

**Matemáticas para Primer Curso
de Grado en Biología**

José Luis López Fernández

Clase 1

Una introducción a los conceptos de función y punto fijo

Veinte y dos años ha que ando tras [de] hallar el punto fijo, y aquí lo dejo y allí lo tomo, y pareciéndome que ya lo he hallado y que no se me puede escapar en ninguna manera, cuando no me cato, me hallo tan lejos dél, que me admiro. Lo mismo me acaece con la cuadratura del círculo: que he llegado tan al remate de hallarla, que no sé ni puedo pensar cómo no la tengo ya en la faldriquera [...]

(Fragmento de la novela *Coloquio de los perros*, de Miguel de Cervantes)

El objetivo principal de esta lección consiste en comprender el significado matemático de **función**. A este respecto resulta conveniente comenzar reflexionando sobre el siguiente ejemplo rutinario, para acceder después con mayor garantía de éxito a una abstracción del concepto y lo que este representa.

Supón que en una determinada máquina expendedora de cambio¹ solamente quedasen monedas de un euro. En tal caso, si introdujeses un billete de veinte euros en la hendidura dispuesta a tal efecto obtendrías como respuesta de la máquina la devolución del mismo importe (o, al menos, eso es lo esperable) en términos de las antedichas monedas. Y, claramente, al no haber más combinaciones posibles de monedas por haberse agotado todos los demás tipos, es apreciable que cualquiera que sea el importe representado por el billete introducido, la máquina devolverá como **única opción** la misma cuantía en monedas de un euro.

En definitiva, si la máquina reconoce que el **dato de entrada** es un billete de diez euros, asignará automáticamente como único posible **dato de**

¹El ejemplo elegido en estas notas fue sugerido por María Rosillo Fernández, alumna del grupo B de primer curso del Grado en Biología

Clase 1. Una introducción a los conceptos de función y punto fijo

salida ese mismo importe expendido en fracciones de a euro. Este (a veces misterioso) proceso de **transformación** y las **leyes** que lo rigen es lo que se esconde detrás del concepto matemático de **función**. Aunque dicho concepto ha sido objeto de múltiples polémicas y revisiones a lo largo de la historia de la ciencia, la definición que en su momento formalizó el matemático suizo Leonhard Euler puede invitarnos a la reflexión:

Una función de una cantidad variable es una expresión analítica compuesta de cualquier manera a partir de la cantidad variable y de números o cantidades constantes.

Algunos ejemplos elementales de funciones son los siguientes:

- (a) x^2 : este *diseño de máquina* asigna a cada dato de entrada el cuadrado de su valor, de modo tal que transforma, por ejemplo, el 0 en sí mismo, el 4 en 16 o el -3 en 9. Si la máquina de cambio operase de tan generosa manera nos haríamos ricos en poco tiempo. Hay, además, otra poderosa razón por la que en ningún caso podrían identificarse los *modus operandi* de la máquina de cambio y de x^2 : mientras que es siempre posible calcular la potencia cuadrática de una cantidad cualquiera, no tiene sentido alguno, sin embargo, introducir una *cantidad negativa* de dinero en una máquina de cambio. Decimos en este caso que ambas funciones tienen diferente **dominio**, entendiendo como tal el conjunto de datos de entrada admisibles por la máquina/función en cuestión.
- (b) \sqrt{x} : este diseño se asemeja más a la máquina expendedora, en tanto en cuanto comparten el mismo dominio. Dicho de otro modo, no es posible extraer la raíz cuadrada a una cantidad negativa. Sin embargo se trataría, qué duda cabe, de un negocio nefasto para el usuario, toda vez que veríamos mermado nuestro peculio en proporciones como las siguientes: $4 \rightarrow 2$, $9 \rightarrow 3$ o, en el mejor de los casos, $1 \rightarrow 1$. Llegado este punto merece la pena destacar que, contrariamente a lo que podría pensarse, el dato de salida asociado a cualquier dato de entrada admisible es único. En otras palabras: $\sqrt{4} = 2$, y no $\sqrt{4} = \pm 2$ (lo que no quita, atención, que $(\pm 2)^2 = 4$). En este último caso se infringiría una de las reglas fundamentales del juego, consistente en que **la respuesta a cada estímulo o dato de entrada ha de ser única** si estamos tratando con funciones.
- (c) $|x|$: la función *valor absoluto* es susceptible de actuar sobre cualesquiera valores, dejando invariantes los positivos y el cero y, por contra,

Clase 1. Una introducción a los conceptos de función y punto fijo

cambiando el signo a los negativos. Es así que transforma el 0 en 0, el 1 en 1, o bien el -2 en 2. Si no fuese porque sabe actuar sobre cantidades negativas, la función valor absoluto se comportaría de modo idéntico a la máquina expendedora de cambio: devolviendo exactamente la misma cantidad que recibe.

Una familia de valores destacados dentro del dominio de una función la constituyen los llamados **puntos fijos**. Reciben este nombre porque permanecen invariantes, quietos, inmóviles (fijos, en definitiva) frente a la acción de la correspondiente función. Si retomamos los ejemplos anteriores, se puede verificar sin dificultad que los puntos fijos tanto de x^2 como de \sqrt{x} son los valores $x = 0$ y $x = 1$, mientras que $|x|$ tiene ni más ni menos que infinitos puntos fijos, puesto que aparte de $x = 0$ cualquier cantidad positiva permanece invariante frente a la acción del valor absoluto. Visto lo cual, ¿cuántos puntos fijos dirías que tiene la máquina de cambio?

En última instancia cabe apuntar que no siempre es un proceso tan intuitivo como en los casos anteriores, todos ellos particularmente simples, encontrar los puntos fijos de una determinada función. Sin embargo, sabríamos ciertamente cómo abordar el cálculo subyacente. Pensemos por ejemplo en la siguiente función: $x(2 - x)$. Bastaría con escribir lo que significa la propiedad *ser punto fijo de una función*, esto es: el dato de entrada x ha de coincidir con el dato de salida $x(2 - x)$, luego los puntos fijos de esta función son todos los posibles valores que puede adoptar la variable x para que se vea satisfecha la siguiente relación:

$$x = x(2 - x).$$

Es suficiente, pues, con resolver la ecuación anterior:

$$\begin{aligned} x = x(2 - x) &\iff x - x(2 - x) = 0 \iff x(1 - (2 - x)) = 0 \\ &\iff x(x - 1) = 0 \iff x = 0 \text{ o bien } x = 1. \end{aligned}$$

Para pensar: ¿conoces alguna función que no admita puntos fijos?

Clase 1. Una introducción a los conceptos de función y punto fijo

Clase 2

Ecuaciones en diferencias y diferenciales a vista de pájaro

Hace tiempo que sustento la teoría de que las matemáticas pueden aplicarse ventajosamente a las trivialidades de nuestra vida en este insignificante planeta.

(Fragmento de la novela *Los crímenes del «obispo»*, de S. S. van Dine)

En adelante bautizaremos con el nombre x_n al tamaño característico de la población estudiada en el instante de tiempo n -ésimo (ambas magnitudes, tamaño y tiempo, medidas en las unidades adecuadas que hayan sido adoptadas desde el principio por el usuario). Por ejemplo, si uno considera lo más oportuno medir el tiempo en años y el tamaño de la población en miles de individuos, la expresión $x_5 = 3$ significaría que, al cabo de cinco años de iniciado el recuento, la población ha alcanzado un tamaño de tres mil individuos.

Un modelo de crecimiento poblacional adopta la forma de una *ecuación en diferencias* cuando se adecúa a la siguiente estructura:

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad (2.1)$$

donde f es el nombre que hemos elegido para denotar la función, cualquiera que esta sea, que describe el ritmo al que la población de marras progresa en el tiempo. La información esencial contenida en una ecuación del tipo (2.1) es la siguiente:

No más conociendo el tamaño de nuestra población en un determinado instante de tiempo, x_n , podemos conocer su tamaño en el instante inmediatamente posterior, x_{n+1} , a través de la mera acción de f .

Clase 2. Ecuaciones en diferencias y diferenciales a vista de pájaro

La conclusión cae entonces por su propio peso: basta con que el usuario controle el tamaño inicial de la muestra (es decir, el número de individuos a tiempo cero: x_0) para conocer exactamente (vía f) cuál será el tamaño de la misma en cualquier instante de tiempo posterior (esto es, x_n para cualquier valor $n = 1, 2, 3, \dots$). En efecto, suponiendo conocidas f y x_0 se tendría lo siguiente:

el número de individuos al cabo del primer recuento es $x_1 = f(x_0)$,
el número de individuos al cabo del segundo recuento es $x_2 = f(x_1)$,
el número de individuos al cabo del tercer recuento es $x_3 = f(x_2)$,

y así sucesivamente.

Por ilustrar todo lo dicho, supongamos que se dispone de una muestra inicial conformada por mil individuos ($x_0 = 1$ en la escala de miles de unidades) y analicemos algunos ejemplos simples:

- (a) Tomemos en primer lugar $f(x) = x$ en la ecuación (2.1), en cuyo caso esta pasaría a leerse $x_{n+1} = x_n$. Esto nos dicta automáticamente la siguiente secuencia:

$$x_1 = x_0 = 1, \quad x_2 = x_1 = 1, \quad x_3 = x_2 = 1, \quad \dots$$

Es decir, el tamaño de la población no cambia con el transcurso del tiempo. Es natural que esto suceda a la luz del modelo presentado, pues a poco que se piense cualquier tamaño poblacional (es decir, cualquiera que sea el valor asignado a nuestra variable x) es un punto fijo para f (revítese la clase anterior).

- (b) Consideremos ahora $f(x) = \frac{1}{2}x$. Para esta elección de f se obtiene la ecuación en diferencias $x_{n+1} = \frac{1}{2}x_n$, que genera la siguiente secuencia consecutiva de tamaños:

$$x_0 = 1, \quad x_1 = \frac{1}{2}x_0 = \frac{1}{2}, \quad x_2 = \frac{1}{2}x_1 = \frac{1}{4}, \quad x_3 = \frac{1}{2}x_2 = \frac{1}{8}, \quad \dots$$

En general, podemos reducir la secuencia anterior a una única expresión del siguiente modo:

$$x_n = \frac{1}{2^n}x_0 = \frac{1}{2^n},$$

para cualquier valor entero positivo de n .

Clase 2. Ecuaciones en diferencias y diferenciales a vista de pájaro

Una cosa es clara a partir de las disquisiciones anteriores: las soluciones de una ecuación en diferencias son listas infinitas de números de la forma

$$\{x_0, x_1 = f(x_0), x_2 = f(x_1), x_3 = f(x_2), \dots\}. \quad (2.2)$$

Es más, fijado el tamaño inicial de nuestra población, x_0 , existe una **única solución** del problema

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n) \\ x_0 \text{ conocido} \end{cases}$$

dada por la expresión (2.2).

Antes de proseguir con otros aspectos teóricos conviene dilucidar de dónde procede el apelativo *en diferencias* que engloba a este tipo de ecuaciones. Desde una perspectiva puramente intuitiva, es claro que el número de individuos de una determinada población en el instante de tiempo t_{n+1} , lo que hemos convenido en llamar x_{n+1} , procede de añadir al número de individuos de la población en el instante t_n (es decir, x_n) el número (promedio) de nacimientos acaecidos en el periodo $[t_n, t_{n+1}]$, al que podemos denotar por $N_{[n,n+1]}$, y de restar luego el número (promedio) de defunciones que se producen en el mismo periodo, al que denotaremos $D_{[n,n+1]}$. Esquemáticamente podríamos expresar esta relación de la siguiente forma:

$$x_{n+1} = x_n + N_{[n,n+1]} - D_{[n,n+1]},$$

o bien

$$x_{n+1} - x_n = N_{[n,n+1]} - D_{[n,n+1]}, \quad (2.3)$$

que nos indica cuál es la ley de cambio para la diferencia entre dos tamaños consecutivos de la población, $x_{n+1} - x_n$. En este caso, es evidente que los promedios anteriores vienen dados por

$$N_{[n,n+1]} = N(t_{n+1} - t_n) \quad \text{y} \quad D_{[n,n+1]} = D(t_{n+1} - t_n),$$

siempre que N y D representen el número promedio de nacimientos y de defunciones acaecidos por unidad de tiempo, respectivamente, mientras que $t_{n+1} - t_n$ obviamente describe la separación temporal entre dos recuentos consecutivos. Finalmente, la ecuación (2.3) puede reescribirse del siguiente modo (efectúese el cálculo):

$$\frac{x_{n+1} - x_n}{t_{n+1} - t_n} = N - D. \quad (2.4)$$

Si se hiciesen los recuentos en instantes de tiempo cada vez más próximos entre sí, es decir, si t_{n+1} fuese una magnitud *muy próxima* a t_n , entonces el primer miembro de la ecuación (2.4) sería *muy parecido* a la derivada

Clase 2. Ecuaciones en diferencias y diferenciales a vista de pájaro

de la función $x(t)$ que describe el tamaño de la población en el instante t , y a la que denotaremos por $x'(t)$. Así las cosas, en las condiciones anteriores la ecuación (2.4) podría *aproximarse* por esta otra:

$$x'(t) = N - D,$$

que se trata de una **ecuación diferencial**. En matemáticas, el adjetivo *diferencial* significa que hay derivadas implicadas, las cuales han de entenderse en nuestro contexto como un **ritmo de cambio** o **velocidad de crecimiento o propagación**.

Destaquemos para concluir dos diferencias muy significativas entre las ecuaciones en diferencias y las ecuaciones diferenciales:

- (a) Las soluciones de una ecuación en diferencias son listas infinitas de números, como puede verse en (2.2), mientras que las soluciones de una ecuación diferencial son funciones que, para cada dato de entrada t (un instante de tiempo), devuelven un valor $x(t)$ (el tamaño de la población en dicho instante). Comparten, eso sí, el hecho de que una vez conocido el tamaño inicial de la población (x_0 en el caso de una ecuación en diferencias o bien $x(t = 0)$ en el caso de una ecuación diferencial), hay una **única solución** capaz de predecir el comportamiento futuro de la misma.
- (b) En segundo lugar, la forma **discreta** de contar característica de las ecuaciones en diferencias (es decir, a saltos de tiempo: t_0, t_1, t_2 , etc.) es reemplazada por un **continuo** temporal en el caso de las ecuaciones diferenciales (es decir, la variable de tiempo t puede asumir cualquier valor deseado). Por ejemplo: en un modelo en diferencias en el que los recuentos se hiciesen cada hora, no sabríamos medir el tamaño de la población al cabo de media hora de haber comenzado el proceso. Esto, sin embargo, es perfectamente plausible en un modelo diferencial, pues bastaría con evaluar la solución $x(t)$ en el instante $t = 0.5$.

Clase 3

Comportamientos variopintos de las soluciones de una ecuación en diferencias. El método gráfico

¿Qué es el caos? Sí, porque hablamos mucho del caos... Pero realmente, ¿qué es el caos? Hasta ahora la ciencia lo explicaba todo: el universo estaba dominado por el orden y ya está, todos felices. Claro que la ciencia se olvidaba de pequeños detalles como la forma de las nubes que cambian continuamente, o el caprichoso movimiento del humo, o la impredecible conducta del cerebro... En los 70 algunos científicos empezaron a buscar un camino en el desorden de las cosas... En los 70 algunos científicos descubrieron que pequeñísimas diferencias de entrada o input se transformaban en enormes diferencias de salida o output. Esto científicamente se denominó dependencia sensitiva de las condiciones iniciales y familiarmente se bautizó como el efecto mariposa.

(Fragmento de un diálogo del filme *El efecto mariposa*, dirigido por Fernando Colomo en 1995)

Una de las principales razones que favorecen el empleo de las ecuaciones en diferencias para modelar la evolución temporal de algunos procesos naturales es su capacidad para reproducir una amplia variedad de comportamientos dinámicos, en función de una extrema **sensibilidad respecto de la condición inicial**. En los siguientes ejemplos se puede apreciar claramente esta interesante peculiaridad:

- (a) Como se divisó con anterioridad (cf. *Clase 2*), la ecuación en diferencias $x_{n+1} = x_n$ estipula que, cualquiera que sea el tamaño inicial de la población en cuestión, este se mantendrá constante con el transcurso del tiempo; es decir, que la población no sufrirá alteración alguna de un recuento al siguiente.
- (b) Otro ejemplo abordado también en la clase anterior es $x_{n+1} = \frac{1}{2}x_n$, del que claramente se desprende que la población ve reducido su

Clase 3. Comportamientos variopintos de las soluciones de una ecuación en diferencias. El método gráfico

tamaño a la mitad al cabo de cada recuento: $x_n = \frac{1}{2^n} x_0$. De este modo, es apreciable cómo el tamaño de la misma tiende a cero con el paso del tiempo o, lo que es lo mismo, cómo la población tiende a extinguirse a largo plazo.

- (c) Si, por el contrario, consideramos la ecuación en diferencias $x_{n+1} = 2x_n$, entonces la población se duplicará de un recuento al siguiente: $x_n = 2^n x_0$, por lo que tenderá a crecer indefinidamente a lo largo del tiempo.
- (d) La ecuación $x_{n+1} = 2x_n(1 - x_n)$ reproduce diferentes comportamientos de la población en función de la condición inicial elegida. Es claro que $x_0 = 0$ y $x_0 = 0.5$ generan soluciones constantes (compruébese); por otra parte, $x_0 = 1$ conduce a la extinción de la población en un solo paso: $x_1 = 0 = x_2 = x_3 = \dots$. Sin embargo, $x_0 = 0.9$ (nótese que solo hemos variado en una décima la anterior condición inicial) genera una dinámica bien distinta:

$$\{0.9, 0.18, 0.2952, 0.416114, 0.485926, 0.499604, 0.5, 0.5, 0.5, 0.5, \dots\}.$$

Finalmente, si consideramos $x_0 = 2$ obtenemos el siguiente esquema para las ocho primeras iteraciones:

$$\{2, -4, -40, -3280, -2.15234 \times 10^7, -9.2651 \times 10^{14}, \dots\},$$

donde se aprecia no solo cómo la solución adopta valores negativos desde la primera iteración, sino también cómo estos se van haciendo cada vez más grandes (en valor absoluto).

Las soluciones de una ecuación en diferencias pueden también representarse e interpretarse desde una perspectiva de naturaleza exclusivamente gráfica. Argumentaremos las etapas de este procedimiento en términos abstractos y las ilustraremos en referencia al ejemplo expuesto en el ítem (d) de la batería anterior, en el que se consideró $f(x) = 2x(1 - x)$.

Etapas 1: Se representan gráficamente $y = f(x)$ (esto es, la función que define a la ecuación en diferencias) y la bisectriz del primer cuadrante, representada por la recta $y = x$.

Etapas 2: Se señala la condición inicial x_0 en el eje de abscisas del sistema de coordenadas elegido, sobre el que irán apareciendo paso a paso todas las demás iteraciones que componen la solución de la ecuación en diferencias.

Clase 3. Comportamientos variopintos de las soluciones de una ecuación en diferencias. El método gráfico

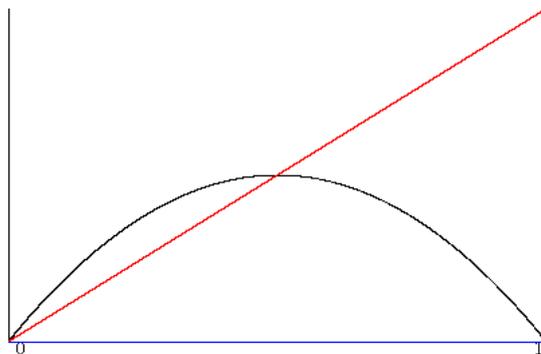


Figura 3.1: Representación gráfica de $y = 2x(1 - x)$ (línea negra) y de $y = x$ (línea roja).

Etapa 3: En la vertical de x_0 se busca el valor $f(x_0)$ y se traslada dicha distancia (que en magnitud ya es de por sí igual a x_1 según dictado de la propia ecuación en diferencias: $x_1 = f(x_0)$) al eje de abscisas, sin más que proyectarla horizontalmente sobre la recta $y = x$ y dejarla luego caer hasta que alcance a cortar el eje OX .

Etapa 4: Se repite sucesivamente el proceso de la *Etapa 3* para obtener x_2 a partir x_1 , x_3 a partir de x_2 , x_4 a partir de x_3 , etc.

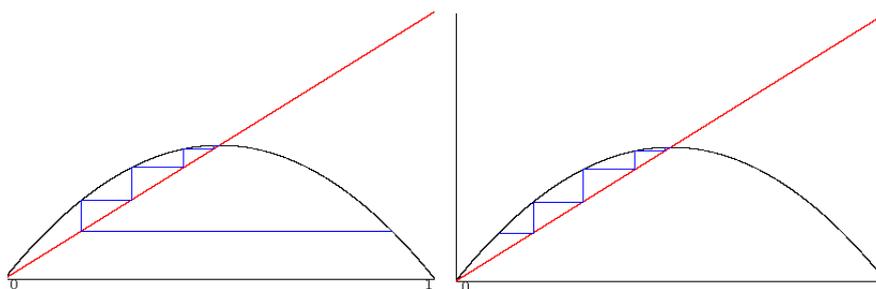


Figura 3.2: De izquierda a derecha: Resolución gráfica de $x_{n+1} = 2x_n(1 - x_n)$ con condiciones iniciales $x_0 = 0.9$ y $x_0 = 0.1$, respectivamente. Complétese el esquema gráfico en cada caso, señalando sobre el eje de abscisas las correspondientes iteraciones de cada una de las soluciones.

Conviene finalmente hacer la siguiente observación: los puntos de corte de la función f y de la diagonal $y = x$ son exactamente las soluciones

Clase 3. Comportamientos variopintos de las soluciones de una ecuación en diferencias. El método gráfico

constantes de la ecuación en diferencias, como se desprende a poco que se reflexione al respecto. Ello quiere decir que, si hacemos corresponder la condición inicial x_0 con uno de dichos puntos de corte, entonces las restantes componentes de la solución no se moverán de x_0 ; en otras palabras, los puntos de corte a los que se ha hecho referencia anteriormente no son más que los puntos fijos de f (cf. *Clase 1*). En el ejemplo que nos trae –y a tenor de las figuras de arriba–, se puede apreciar con claridad que las soluciones constantes son las que arrancan desde $x_0 = 0$ y $x_0 = 0.5$.

Clase 4

Un acercamiento a la estabilidad de las soluciones constantes de una ecuación en diferencias

–No te crees lo que sabes, ¿verdad?
–Sí, lo creo. Sé que te quiero, Bobby. Y sé que una mariposa puede batir sus alas en China y causar un huracán en el Caribe. Todo eso lo creo. Incluso se pueden calcular las probabilidades. Solo que es tan difícil... Y lleva tanto tiempo...

(Fragmento de un diálogo del filme *Habana*, dirigido por Sydney Pollack en 1995)

Una **solución constante** $\{x_0, x_0, x_0, \dots\}$ de una ecuación en diferencias representa de manera evidente, en el ámbito que nos trae, la invariabilidad del tamaño de la población observada. Por ejemplo, decir que las soluciones constantes de la ecuación

$$x_{n+1} = x_n(2 - x_n)$$

son $\{0, 0, 0, \dots\}$ y $\{1, 1, 1, \dots\}$ significa que la población en cuestión permanecerá en equilibrio una vez alcanzado cualquiera de ambos tamaños. En particular, si el tamaño inicial de la población fuese de un millón de individuos ($x_0 = 1$ en las unidades adecuadas) sabemos que permanecerá invariante a lo largo del tiempo. Parece, pues, razonable plantearse que si, por error de cómputo o de resultados de cualquier otro factor plausible el tamaño inicial de la población no se alejase mucho de su tamaño de equilibrio, por ejemplo 950000 individuos ($x_0 = 0.95$), entonces la solución asociada a este nuevo dato debiera mantenerse próxima a la solución

Clase 4. Un acercamiento a la estabilidad de las soluciones constantes de una ecuación en diferencias

de equilibrio $\{1, 1, 1, \dots\}$. Este tipo de comportamientos esperables, y en muchas circunstancias engañosos, son los que pretendemos dilucidar en esta lección.

Grosso modo, el concepto de **estabilidad de una solución constante** $\{x_0, x_0, x_0, \dots\}$ significa que, si alteramos *suficientemente poco* el valor de equilibrio de la población y en lugar de contar inicialmente x_0 individuos contamos y_0 , entonces la solución entera asociada a y_0 , pongamos $\{y_0, y_1, y_2, \dots\}$, se mantiene siempre encajada entre dos valores cualesquiera que encierren al punto fijo, por lo que no podrá alejarse demasiado de la solución de equilibrio.

Por ejemplo: para la ecuación en diferencias $x_{n+1} = 4 - x_n$ su única solución constante viene dada por $\{2, 2, 2, \dots\}$; o, dicho de otro modo, $x = 2$ es el único punto fijo de la función $f(x) = 4 - x$. Por otra parte, las demás soluciones son todas de la forma (compruébese)

$$\{x_0, 4 - x_0, x_0, 4 - x_0, \dots\}$$

Este tipo de soluciones que consisten en la repetición secuencial de dos valores consecutivos reciben el nombre de **2-ciclos** (en general, se llaman **n-ciclos** las soluciones generadas a partir de la repetición periódica de una secuencia de n valores consecutivos). En este caso puede apreciarse con claridad que cualquier solución que arranca *suficientemente cerca* del valor de equilibrio $x_0 = 2$ permanecerá encerrada en un intervalo *tan estrecho como se desee* en torno a dicho valor.

En efecto: para conseguir atrapar toda la solución entre, por ejemplo, los valores 1 y 3, ¿qué valor de partida y_0 deberíamos elegir? Piénsalo: bastaría con tomar $y_0 = 1$, que generaría la solución $\{1, 3, 1, 3, \dots\}$, y ya lo tendríamos. Si, por el contrario, nos empeñásemos en *comprimir* aún más la solución con objeto de encerrarla entre los valores 1.5 y 2.2, ¿podríamos conseguirlo? En cuyo caso, ¿qué valor de partida deberíamos elegir para impedir que la solución se salga de los límites estipulados? La respuesta es que basta con tomar $y_0 = 1.8$, pues en tal caso la solución generada responde al siguiente patrón: $\{1.8, 2.2, 1.8, 2.2, \dots\}$. A tenor de lo expuesto parece intuitivamente claro que cualesquiera que sean las dimensiones del *cajón* elegido conteniendo a $x_0 = 2$, incluso por estrecho que este sea, siempre conseguiremos ajustar un valor de y_0 que haga caber en el mismo a la solución completa.

Observa asimismo que, cuanto más estrecho es el *cajón* en que la solución debe permanecer guardada, más nos tenemos que acercar inicialmente al valor de equilibrio de la ecuación si queremos lograrlo. En definitiva, la conclusión que se desprende de este ejemplo es la siguiente:

Clase 4. Un acercamiento a la estabilidad de las soluciones constantes de una ecuación en diferencias

Siempre podemos encontrar un valor de partida y_0 tal que la solución de la ecuación en diferencias asociada al mismo permanezca encajada entre cualesquiera dos valores establecidos de antemano que encierren al punto fijo.

Cuando conseguir esto es misión imposible, se dice que la correspondiente solución constante (o punto de equilibrio) es **inestable**. Intuitivamente esto quiere decir que, por muy próxima que se seleccione la condición inicial y_0 al valor de equilibrio de la población, la correspondiente solución $\{y_0, y_1, y_2, \dots\}$ se escapará del intervalo delimitado por cualesquiera que sean los límites impuestos *a priori*. Es el caso, por ejemplo, de las soluciones de la ecuación $x_{n+1} = 2x_n$, que dan lugar a tamaños que duplican cada uno al de la iteración inmediatamente anterior. En efecto, por muy próximo que se tome y_0 al (único) valor de equilibrio $x_0 = 0$, pongamos $y_0 = 0.1$, se puede verificar que la solución asociada crecerá sin límite superior:

$$\{0.1, 0.2, 0.4, 0.8, 1.6, 3.2, 6.4, 12.8, 25.6, 51.2, 102.4, \dots\}.$$

Es decir, no hay *cajón* que la contenga.

Hay un caso particular de estabilidad que resulta especialmente interesante. Se trata de aquel en que las soluciones que arrancan próximas al equilibrio poblacional no solamente permanecen próximas a él, sino que incluso tienden hacia él a largo plazo. Cuando esto sucede se dice que el punto de equilibrio es **asintóticamente estable**. A modo de ejemplo podemos pensar en la ecuación en diferencias $x_{n+1} = \frac{1}{2}x_n$ y en su único equilibrio $x = 0$ (es decir, la solución constante $\{0, 0, 0, 0, \dots\}$). En este caso, es claro que cualquier *cajón* que contiene al punto fijo $x = 0$ (por estrecho que sea), contiene también alguna solución completa (descrita, como ya sabemos, por la progresión aritmética $x_n = 2^{-n}x_0$). No solo eso, sino que además es fácil comprobar que cualquier solución tiende hacia el punto fijo $x = 0$ conforme el número de observaciones se hace más y más grande ($n \rightarrow \infty$). En efecto, lo que la ecuación predice es que el tamaño de la población se va reduciendo a la mitad en cada paso de tiempo, lo que conduce a la extinción a largo plazo.

Clase 4. Un acercamiento a la estabilidad de las soluciones constantes de una ecuación en diferencias

Clase 5

Un criterio de estabilidad basado en el estudio de la derivada

Al verme aparecer en una clase práctica de biología, los alumnos se mostraron expectantes y alborozados, pensando sin duda que yo era el nuevo espécimen a disecar.

(Fragmento de la novela corta *Dejen todo en mis manos*, de Mario Levrero)

Supongamos que la evolución de nuestra población viene representada por la ecuación en diferencias $x_{n+1} = f(x_n)$, de la que sabemos que $x = \alpha$ es un punto de equilibrio (es decir, $f(\alpha) = \alpha$). Pretendemos a continuación establecer un criterio matemático simple para dilucidar el carácter de $x = \alpha$ respecto de su estabilidad, dejando de lado el farragoso asunto de los *cajones*.

Para ello recordaremos en primer lugar algo que ya anunciamos en una ocasión anterior (cf. *Clase 2*): cuando uno se enfrenta a cocientes incrementales de la forma

$$\frac{f(x) - f(y)}{x - y}, \quad (5.1)$$

y en tanto que x sea un valor *muy próximo* a y , entonces la expresión (5.1) puede reemplazarse por $f'(y)$ en la certeza de que el error cometido en la aproximación es *despreciable* para nuestros propósitos. Es decir, (5.1) y $f'(y)$ son cantidades *muy parecidas*, lo cual denotaremos del siguiente modo:

$$\frac{f(x) - f(y)}{x - y} \approx f'(y). \quad (5.2)$$

Entonces, restando α en ambos miembros de la ecuación en diferencias, podemos escribir $x_{n+1} - \alpha = f(x_n) - \alpha$, o equivalentemente $x_{n+1} - \alpha =$

Clase 5. Un criterio de estabilidad basado en el estudio de la derivada

$f(x_n) - f(\alpha)$, en tanto en cuanto sabemos que $\alpha = f(\alpha)$ por tratarse de un punto fijo de f . En tal caso, haciendo en (5.2) las asignaciones $x \rightarrow x_n$, $y \rightarrow \alpha$, se obtiene

$$x_{n+1} - \alpha = f'(\alpha)(x_n - \alpha). \quad (5.3)$$

Precisamente será la magnitud de $f'(\alpha)$ la que dictamine el carácter estable o inestable del punto de equilibrio $x = \alpha$. En efecto, si fuese $-1 < f'(\alpha) < 1$ tendríamos que la distancia de x_{n+1} al punto de equilibrio, dada por $|x_{n+1} - \alpha|$, sería más pequeña que $|x_n - \alpha|$, lo que querría decir que la solución de la ecuación en diferencias estaría, a cada paso de tiempo, más cerca de $x = \alpha$. Se trata de un modo de comportarse **asintóticamente estable**. Si, por el contrario, $f'(\alpha) > 1$ o bien $f'(\alpha) < -1$, entonces la solución se va alejando paso a paso del punto fijo, comportándose por consiguiente de forma **inestable**.

Resumiendo, el criterio de estabilidad que acabamos de discutir afirma lo siguiente:

- Si $|f'(\alpha)| < 1$ (o, lo que es lo mismo, si $-1 < f'(\alpha) < 1$), entonces $x = \alpha$ es un punto de equilibrio asintóticamente estable.
- Si $|f'(\alpha)| > 1$ (o, lo que es lo mismo, si $f'(\alpha) > 1$ o bien $f'(\alpha) < -1$), entonces $x = \alpha$ es un punto de equilibrio inestable.

Es importante observar que nada puede afirmarse si $f'(\alpha) = \pm 1$ (caso crítico), salvo que la función f adopte la forma $f(x) = \pm x$, en cuyo caso se conoce perfectamente cómo se comportan todas las soluciones de $x_{n+1} = x_n$ y $x_{n+1} = -x_n$ (recuérdese).

A modo de ejemplo, apliquemos el criterio anterior para estudiar la estabilidad de los puntos de equilibrio de la ecuación $x_{n+1} = x_n(2 - x_n)$. En este caso se tiene que $f(x) = x(2 - x)$, cuyos puntos fijos son $x = 0$ y $x = 1$. Además, si calculamos la derivada de f obtenemos

$$f'(x) = 1 \cdot (2 - x) + x \cdot (0 - 1) = 2 - 2x$$

(en virtud de las reglas 2, 5, 1 y 4 de la Tabla 1). Por consiguiente, se tiene que

$$|f'(0)| = 2 > 1 \quad \text{y} \quad |f'(1)| = 0 < 1.$$

Como consecuencia, podemos concluir que el punto fijo $x = 0$ es inestable mientras que $x = 1$ es asintóticamente estable. Esto, además, pone de manifiesto el hecho de que dos puntos de equilibrio con diferentes comportamientos, uno estable y otro inestable, pueden convivir al amparo de la misma ecuación en diferencias.

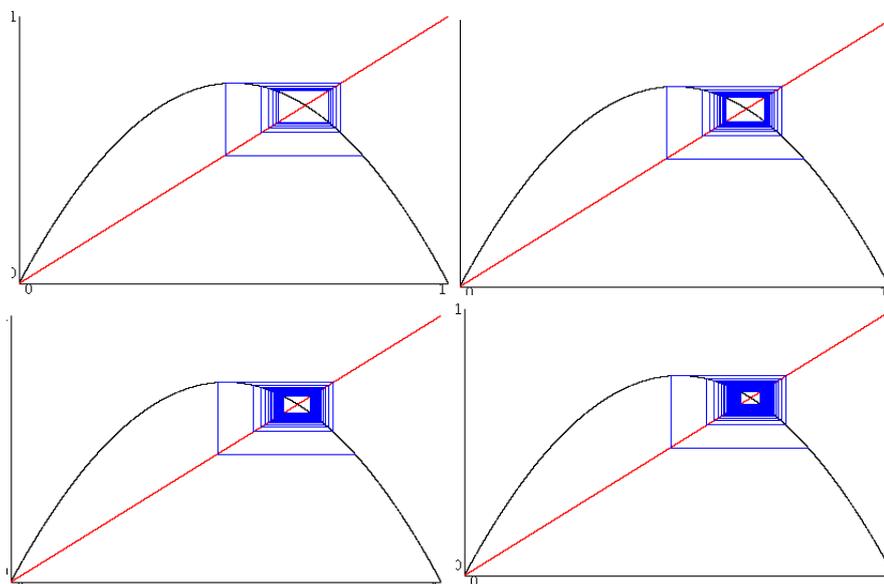


Figura 5.1: De izquierda a derecha y de arriba abajo: Resolución gráfica de $x_{n+1} = 3x_n(1 - x_n)$ con condición inicial $x_0 = 0.8$, donde se han representado 10, 20, 50 y 100 pasos de tiempo, respectivamente. El resultado es una *telaraña* que va cerrándose alrededor del punto de equilibrio $x = 2/3$

Cuando uno se enfrenta al caso crítico debe emplear otros recursos diferentes a los puramente analíticos; en este sentido, el método gráfico resulta en muchas ocasiones de gran ayuda. Para ilustrar este hecho, podemos considerar la ecuación $x_{n+1} = 3x_n(1 - x_n)$. En este caso, $f(x) = 3x(1 - x)$ tiene dos puntos fijos: $x = 0$ y $x = \frac{2}{3}$. Como $f'(x) = 3(1 - 2x)$ (compruébese), se tiene que $f'(0) = 3$, lo que en virtud del criterio anterior conduce a la inestabilidad de $x = 0$, y $f'(2/3) = -1$, que nos abandona a nuestra suerte en el caso crítico. Sin embargo, el método gráfico resulta aquí revelador.

Lo que se aprecia a la luz de las Figuras 5.1, 5.2 y 5.3 es que el punto fijo $x = 2/3$ es asintóticamente estable, a pesar de que el criterio expuesto anteriormente no hubiese sido capaz de detectarlo.

Clase 5. Un criterio de estabilidad basado en el estudio de la derivada

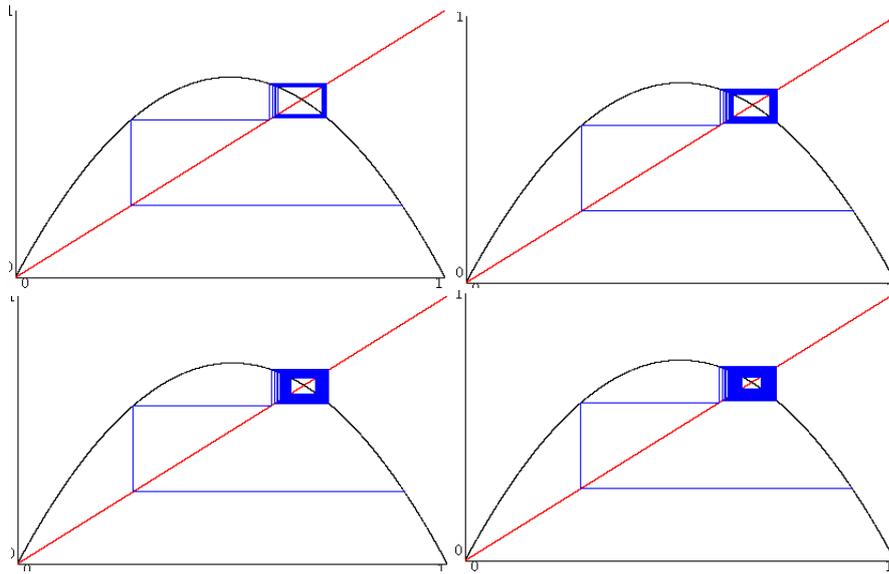


Figura 5.2: Idem que el anterior con condición inicial $x_0 = 0.9$

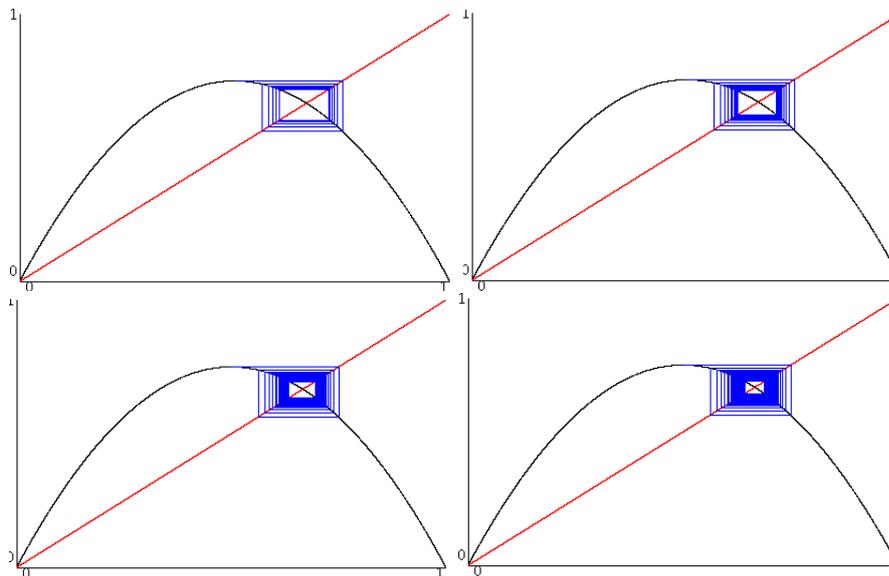


Figura 5.3: Idem que los dos anteriores con condición inicial $x_0 = 0.5$

Clase 6

Modelos poblacionales I: la ecuación de Malthus discreta

No es una cuestión ideológica. O sea que no me llames fascista ni esas tonterías. Tú sólo dime cuántos habitantes tiene Bruselas. Bueno, te lo digo yo: un millón. Más o menos un millón. ¿Sí? [...] De ese millón, la tercera parte son extranjeros, casi todos árabes [...] Pero, ¿sabes cuántos hijos tienen como media los belgas? ¿y sabes cuántos hijos tienen como media los extranjeros? [...] También te lo voy a decir yo: las familias extranjeras tienen tres veces más hijos que los belgas [...] Es una cuestión de matemáticas [...] Si los extranjeros y los belgas continúan reproduciéndose a ese ritmo, dentro de sólo dos generaciones habrá en Bruselas más extranjeros que belgas.

(Fragmento de la novela *Las vidas ajenas*, de José Ovejero)

Modelar la progresión experimentada por el tamaño de una determinada población a través de una ecuación en diferencias tiene una componente intuitiva importante. En efecto, si uno pretende predecir el número de individuos con que contará dicha población en el instante asociado a la observación $(n + 1)$ -ésima, bastará con añadir a los que ya había en el recuento n -ésimo los que han nacido en el periodo interobservacional y sustraer los que han fallecido en el mismo periodo, esto es:

$$P_{n+1} = P_n + [NAC]_{n \rightarrow n+1} - [DEF]_{n \rightarrow n+1}, \quad (6.1)$$

donde $[NAC]_{n \rightarrow n+1}$ y $[DEC]_{n \rightarrow n+1}$ denotan respectivamente el número promedio de nacimientos y defunciones ocurridos en el periodo comprendido entre las observaciones de orden n y $n + 1$. Basta, por tanto, con determinar las cantidades $[NAC]_{n \rightarrow n+1}$ y $[DEF]_{n \rightarrow n+1}$ para tener completamente descrita la ecuación en diferencias.

Para ello, comenzamos definiendo las siguientes cantidades:

Clase 6. Modelos poblacionales I: la ecuación de Malthus discreta

f = **tasa de fecundidad** = número promedio de nacimientos per cápita acaecidos durante el periodo interobservacional,

m = **tasa de mortalidad** = porcentaje promedio de defunciones (en tanto por uno) acaecidas durante el periodo interobservacional.

Claramente ha de ser $f \geq 0$ y $0 \leq m < 1$ para evitar incongruencias de índole biológica. Por ejemplo, $f = 3$ significaría que cada uno de los individuos con que cuenta la población en el n -ésimo periodo engendra en media tres nuevos individuos en el siguiente recuento; por su parte, afirmar que $m = 0.5$ querría decir que la mitad de los individuos con que cuenta la población en el n -ésimo periodo mueren antes de que se lleve a cabo el siguiente recuento. Así las cosas y habida cuenta de que, en virtud de las definiciones anteriores, se tiene que

$$[NAC]_{n \rightarrow n+1} = fP_n, \quad [DEF]_{n \rightarrow n+1} = mP_n,$$

la expresión definitiva de la ecuación (6.1) reza así:

$$P_{n+1} = P_n + fP_n - mP_n = \lambda P_n, \quad \text{con } \lambda = 1 + f - m > 0, \quad (6.2)$$

que recibe el nombre de **ecuación de Malthus discreta**. Si definimos la *razón de crecimiento* como el cociente $R = \frac{P_{n+1}}{P_n}$, es obvio que la ecuación de Malthus proporciona un modelo con razón de crecimiento constante: $R = \lambda$. Y, en términos de la llamada *tasa neta de crecimiento*: $\alpha = \frac{P_{n+1} - P_n}{P_n} = R - 1$, la ecuación de Malthus no es otra que $\alpha = \lambda - 1 = f - m$.¹

Es sencillo comprobar que, fijado un tamaño inicial P_0 , la única solución de la ecuación (6.2) viene dada por la expresión

$$P_n = \lambda^n P_0, \quad n = 1, 2, 3, \dots \quad (6.3)$$

lo que da lugar a tres comportamientos bien diferenciados desde un punto de vista cualitativo:

- (a) Si $\lambda = 1$ (es decir, $f = m$) la ecuación pasa a leerse $P_{n+1} = P_n$, la cual genera únicamente soluciones constantes (como puede también cotejarse por medio de la expresión (6.3)).

¹¿Cuánto ha de valer el parámetro malthusiano, λ , para que la tasa neta de crecimiento asociada al modelo sea, por ejemplo, del 10%?

- (b) Si $\lambda < 1$ (es decir, $f < m$) la población se ve mermada de una observación a la siguiente según un factor λ , lo que a largo plazo ($n \rightarrow \infty$) conlleva su extinción. Piénsese, por ejemplo, en el caso $\lambda = \frac{1}{2}$, en el que la población se reduce a su mitad en cada recuento.
- (c) Por el contrario, si $\lambda > 1$ (es decir, $f > m$) el tamaño de la población incrementa de una observación a la siguiente según un factor λ , dando lugar a un crecimiento ilimitado del mismo que a largo plazo ($n \rightarrow \infty$) supone $P_n \rightarrow \infty$. Piénsese, por ejemplo, en el caso $\lambda = 2$, en el que la población se duplica en cada recuento.

Precisamente este último comportamiento es el foco de una de las mayores críticas que cabe hacer a este controvertido modelo, pues tal tipo de crecimiento ilimitado es inadmisibile –cualquiera que sea la población de la que se trate– desde una perspectiva biológica realista. Esto no quita, sin embargo, que dicho modelo sea útil para predecir de manera fiable comportamientos a corto y medio plazo.

La razón principal de esta desavenencia entre el modelado teórico y la aceptación práctica de los resultados estriba en la simplicidad que acompaña a las hipótesis de trabajo sobre las que hemos construido la ecuación (6.2), que pasan únicamente por admitir que las **tasas** m y f sean **constantes** a lo largo de todo el proceso, esto es, invariantes cualquiera que sea el periodo en que estemos haciendo el recuento; e independientes, por tanto, de que el tamaño de la población sea reducido (en cuyo caso es esperable una tasa pequeña de mortalidad y una natalidad razonablemente elevada) o de que el hábitat esté sobrepoblado (caso en el cual es esperable que se dispare la tasa de mortalidad y se reduzca drásticamente la de fecundidad).

Clase 6. Modelos poblacionales I: la ecuación de Malthus discreta

Clase 7

Modelos poblacionales II: la ecuación logística discreta

Las matemáticas no son difíciles. Es lo que hiciste en la escuela. Tienes una ecuación en x y en y . Cualquier valor para x te da un valor para y . Es así que dibujas un punto donde corresponda para esos valores de x e y . Entonces tomas el siguiente valor para x que te da otro nuevo valor para y . . . Lo que ella hace, cada vez que obtiene un valor para y , es usarlo como siguiente valor para x . Y así sucesivamente. Como una retroalimentación [. . .] Así es como la naturaleza se crea a sí misma, a cualquier escala, ya sea el copo o la tormenta de nieve.

(Fragmento de la obra teatral *Arcadia*, de Tom Stoppard)

Como se discutió en la lección anterior, la crítica más importante que puede hacerse del modelo malthusiano $P_{n+1} = \lambda P_n$ reside en el hecho de que las tasas de fecundidad y mortalidad se mantienen siempre constantes, independientemente de cómo de grande llegue a hacerse la población en el transcurso del tiempo. Para paliar estas inconveniencias, uno puede plantearse la introducción de tasas $f(P)$ y $m(P)$ que varíen con el tamaño de la población, en cuyo caso la ecuación en diferencias que modela la evolución de la misma pasaría a leerse del siguiente modo:

$$P_{n+1} = P_n + f(P_n)P_n - m(P_n)P_n. \quad (7.1)$$

Además, es natural desde un punto de vista biológico asumir que la función $f(P)$ debe ser decreciente (a más individuos en la población menos nacimientos) y la función $m(P)$ creciente (a más individuos en la población más defunciones). Después de las constantes, las siguientes funciones en orden creciente de complejidad son los polinomios de primer grado (líneas rectas en el plano), perfil que asumiremos en adelante tanto

Clase 7. Modelos poblacionales II: la ecuación logística discreta

para $f(P)$ como para $m(P)$. Supondremos entonces que las tasas de fertilidad y mortalidad vienen dadas respectivamente por

$$f(P) = a - bP, \quad m(P) = c + dP, \quad \text{con } a, b, c, d > 0. \quad (7.2)$$

Es claro que $f'(P) = -b < 0$ y $m'(P) = d > 0$, por lo que podemos afirmar sin temor a equivocarnos que f es decreciente y m creciente.¹ Si sustituimos ahora las expresiones de (7.2) en la ecuación (7.1) llegamos a la siguiente cadena de identidades:

$$\begin{aligned} P_{n+1} &= P_n + (a - bP_n)P_n - (c + dP_n)P_n \\ &= (1 + a - c)P_n - (b + d)P_n^2 \\ &= (1 + a - c)P_n \left(1 - \frac{b + d}{1 + a - c} P_n \right). \end{aligned} \quad (7.3)$$

Multiplicando finalmente ambos miembros por el número $\frac{b+d}{1+a-c}$ y renombrando la población como $x_n = \frac{b+d}{1+a-c} P_n$, se obtiene la llamada **ecuación logística discreta**:

$$x_{n+1} = Ax_n(1 - x_n), \quad \text{con } A = 1 + a - c > 0.^2 \quad (7.4)$$

A diferencia del caso malthusiano, la razón de crecimiento deja de ser constante para depender linealmente del tamaño de la población: $R = A - Ax_n$, en tanto que la tasa neta de crecimiento viene ahora dada por la cantidad $\alpha = A - 1 - Ax_n = f(P_n) - m(P_n)$.

Algunas observaciones que merece la pena destacar sobre este modelo son las siguientes:

- (1) Para que la ecuación (7.4) no pierda su sentido biológico es necesario que el valor máximo de la población esté normalizado siempre a la unidad cualquiera que sea el recuento, esto es: $x_n \leq 1$ para todo $n = 1, 2, 3, \dots$, puesto que en caso contrario el recuento siguiente adoptaría un valor negativo. Por otro lado, no es admisible cualquier valor positivo de A en la ecuación (7.4). En efecto, solo interesan aquellos para los que la función $F(x) = Ax(1 - x)$ satisfaga $F(x) \leq 1$, en concordancia con el argumento anteriormente expuesto (nótese que en caso contrario se tendría $x_{n+1} > 1$, luego $x_{n+2} < 0$). Se

¹Recuérdese el papel principal que desempeña la derivada en el estudio sobre el crecimiento y el decrecimiento de una función

²Esta constante ha de ser necesariamente positiva, pues en caso contrario la población $x_n = \frac{b+d}{1+a-c} P_n$ tomaría valores negativos

puede verificar fácilmente que F alcanza su valor máximo en $x = \frac{1}{2}$ y que este vale $F(\frac{1}{2}) = \frac{A}{4}$,³ por lo que bastará con imponer la condición $\frac{A}{4} \leq 1$ o, equivalentemente, $A \leq 4$. Por consiguiente, el rango de valores biológicamente admisibles para la constante A será

$$0 < A \leq 4.$$

- (2) Los puntos fijos de la ecuación logística discreta son los que provienen de resolver

$$Ax(1-x) = x \iff x(A - Ax - 1) = 0 \iff x = 0 \text{ o bien } x = 1 - \frac{1}{A}.$$

- (3) Como $F'(x) = A(1 - 2x)$, es claro que

$$F'(0) = A, \quad F'\left(1 - \frac{1}{A}\right) = 2 - A,$$

en virtud de lo cual se dispone de la siguiente clasificación de los puntos de equilibrio en función de su estabilidad (recuérdese el criterio de estabilidad según la derivada):

- (i) Si $0 < A < 1$, entonces $x = 0$ es asintóticamente estable mientras que $x = 1 - \frac{1}{A}$ es inestable.
 - (ii) Si $1 < A < 3$, entonces $x = 0$ es inestable mientras que $x = 1 - \frac{1}{A}$ es asintóticamente estable.
 - (iii) Si $A > 3$, ambos puntos de equilibrio son inestables.
 - (iv) Los valores $A = 1$ y $A = 3$ se corresponden con los casos críticos para los que el criterio de estabilidad no proporciona información. Recurriendo al análisis gráfico de las soluciones, se puede comprobar que $A = 1$ nos devuelve al caso (i), en tanto $A = 3$ se comporta como en (ii).
- (4) La dinámica asociada a la ecuación logística con parámetro $A > 3$ puede llegar a ser realmente endiablada. Basten a modo de ilustración los ejemplos que se presentan a continuación.

³En efecto, $F'(x) = A(1 - 2x)$, que se anula solamente si $x = \frac{1}{2}$ (pues el caso $A = 0$ debe descartarse por incongruente). Como $F''(\frac{1}{2}) = -2A < 0$, se tiene que $x = \frac{1}{2}$ es un punto de máximo

Clase 7. Modelos poblacionales II: la ecuación logística discreta

- (5) La ecuación logística discreta admite también una escritura en términos de dos parámetros:

$$P_{n+1} = P_n(B - CP_n), \quad (7.5)$$

como se desprende fácilmente de (7.3) sin más que hacer las identificaciones

$$B = 1 + a - c = A, \quad C = b + d.$$

¿Cómo transformarías la ecuación logística dependiente de dos parámetros (ec. (7.5)) en la que solo depende de uno (ec. (7.4))?

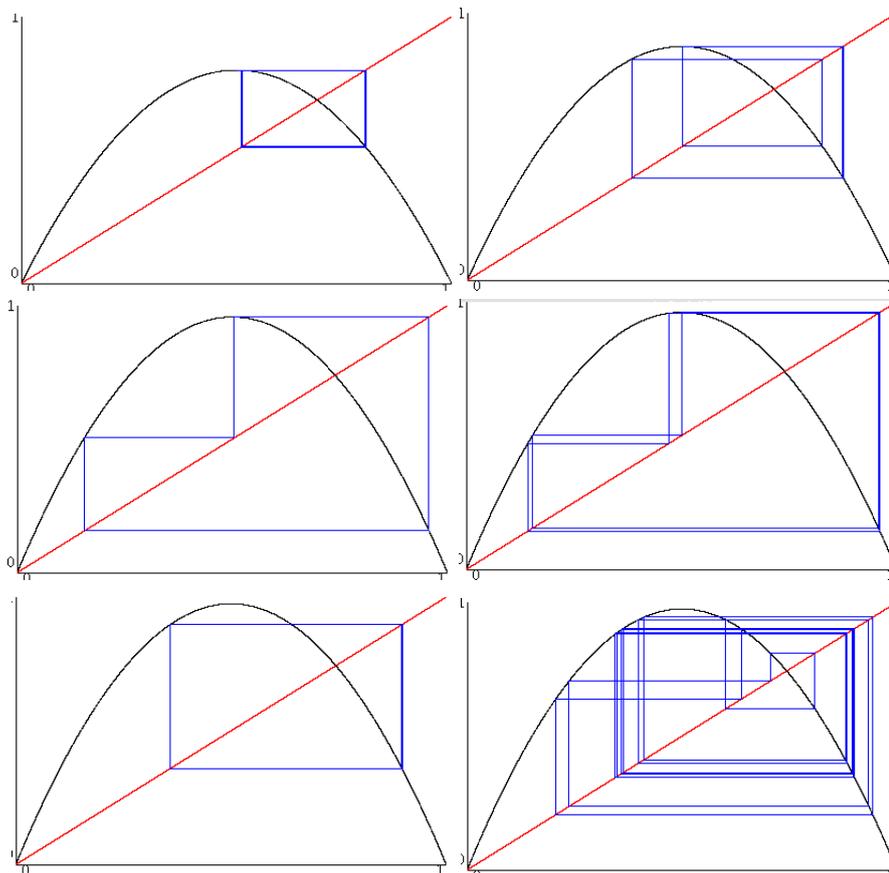


Figura 7.1: De izquierda a derecha y de arriba abajo: Resolución gráfica de $x_{n+1} = Ax_n(1 - x_n)$ con (a) $A = 3.2$ y $x_0 = 0.5$, donde se aprecia la convergencia hacia un 2-ciclo; (b) $A = 3.5$ y $x_0 = 0.5$, donde se aprecia la convergencia hacia un 4-ciclo; (c) $A = 3.83$ y $x_0 = 0.9574$, donde se aprecia la convergencia hacia un 3-ciclo; (d) $A = 3.845$ y $x_0 = 0.96124667$, donde se aprecia la convergencia hacia un 6-ciclo; (e) y (f) $A = 3.9$ y $x_0 = 0.897435$. Tras 10 iteraciones se presume la posible convergencia hacia un 2-ciclo (izquierda), pero después de 30 iteraciones se puede apreciar perfectamente la inestabilidad de tal estructura, que acaba por romperse y degenerar en una dinámica mucho más compleja (derecha)

Clase 7. Modelos poblacionales II: la ecuación logística discreta

Clase 8

Modelos poblacionales III: estructuras grupales

Contengo mi tendencia a ser imaginativo: este oficio precisa de la imaginación sin duda, pero sólo al comienzo. En la primera ojeada. En el instante de construcción de las hipótesis o cuando se intuyen las debilidades de un determinado tipo psicológico. Después cada pieza ha de engranarse en el hueco exacto, recomponerse de un modo natural, volver a su ser matemáticamente.

(Fragmento de la novela *Black, black, black*, de Marta Sanz)

Hasta ahora hemos estado interesados en el cómputo del número de miembros de una determinada población sujeta a cambios a lo largo del tiempo, a expensas de las características propias de dicha población. Es esa la razón por la que bastaba con plantear una (y solo una) ecuación en diferencias $P_{n+1} = f(P_n)$ para, conocido el tamaño inicial de la población, tener descrita su evolución en cada recuento posterior: $P_1 = f(P_0)$, $P_2 = f(P_1)$, \dots .

Sin embargo, cabe también plantearse la posibilidad de que el objeto de interés de nuestro modelo no sea el tamaño de la población como un todo, sino el número de individuos que conforman determinados sectores o grupos de la misma. Por ejemplo, podríamos estar legítimamente interesados en estudiar por separado la evolución del número de individuos de una determinada población que están por encima de un peso crítico y el de los que se encuentran por debajo del mismo; o bien podemos considerar una población estructurada en torno a grupos de individuos que responden a las mismas rutinas (de alimentación, por ejemplo) y pretender analizar la evolución separada de los mismos; o incluso clasificar la población según los grupos de edad que la componen y estudiar cómo dichos grupos

varían con el tiempo.

Todos estos modelos presentan una diferencia fundamental con respecto a los estudiados en clases anteriores. Dicha diferencia estriba en el modo matemático de describir la *incógnita*: si antes bastaba con un número P_0 para representar el tamaño inicial de la población, ahora será necesario uno para cada grupo en que esté dividida la misma, lo que da lugar a un **vector** del tipo

$$P_0 = \begin{pmatrix} P_0^{(1)} \\ P_0^{(2)} \\ \vdots \\ P_0^{(k)} \end{pmatrix},$$

suponiendo que hubiese k grupos poblacionales en nuestro estudio. En efecto, la cantidad $P_0^{(1)}$ indicaría el número inicial de individuos correspondiente al primer grupo, $P_0^{(2)}$ el tamaño inicial del segundo grupo, etcétera.

En este caso necesitaríamos una ecuación para cada uno de los grupos, luego en total harían falta k ecuaciones, según el ejemplo anterior, para describir la dinámica de la población completa. Si utilizamos la notación genérica

$$P_n = \begin{pmatrix} P_n^{(1)} \\ P_n^{(2)} \\ \vdots \\ P_n^{(k)} \end{pmatrix}$$

para representar el estado de cada uno de los grupos de nuestra población tras el n -ésimo recuento, entonces las k ecuaciones de nuestro modelo pueden escribirse de forma cómoda y manejable usando el lenguaje de las **matrices**, de modo que nos encontraremos con expresiones del siguiente tipo:

$$P_{n+1} = MP_n, \tag{8.1}$$

donde P_n y P_{n+1} son los consabidos vectores correspondientes a los recuentos de orden n y $n + 1$, en tanto que M es una matriz cuadrada¹ de orden $k \times k$ cuyas componentes contienen la información biológica de la población bajo estudio.

La representación de las soluciones de la ecuación (8.1) es formalmente análoga a la ya conocida para las ecuaciones en diferencias estudiadas en

¹Mismo número de filas que de columnas

lecciones previas, esto es:

$$P_1 = MP_0, \quad P_2 = MP_1 = M(MP_0) = M^2P_0, \quad \dots \quad P_n = M^n P_0, \quad \dots$$

lo cual nos debe poner en alerta sobre la importancia de disponer de un método eficaz para calcular potencias de matrices y, en general, sobre la necesidad de recordar los rudimentos del álgebra de matrices.

Las aplicaciones biológicas que estudiaremos a lo largo de este tema son las siguientes:

- (a) Poblaciones estructuradas en **grupos de edad**. En este caso debemos imponer algunas limitaciones para evitar complejidades excesivas en el modelo a construir. Nuestras hipótesis (teóricas) de trabajo serán las siguientes:
 - (a1) Los periodos de tiempo correspondientes a cada grupo de edad serán iguales. Puede pensarse, por ejemplo, en una población agrupada en torno a tres sectores de edad: crías (de 0 a 5 años), jóvenes (de 5 a 10 años) y adultos (de 10 a 15 años). Nótese que, en tal caso, la longitud de cada periodo es siempre igual a 5 años.
 - (a2) Cada individuo de la población pertenece a un único grupo de edad. Habrá que convenir, por ejemplo, si un individuo con 5 años es considerado cría o adulto, pero solo podrá pertenecer a uno de los dos grupos.
 - (a3) La distancia temporal entre dos recuentos consecutivos ha de coincidir con los periodos de tiempo correspondientes a cada grupo de edad. En el ejemplo anterior, esto quiere decir que los recuentos proporcionados por nuestro modelo habrán de ser quinquenales.

Continuando con este ejemplo y suponiendo conocidos el vector inicial

$$P_0 = \begin{pmatrix} C_0 \\ J_0 \\ A_0 \end{pmatrix},$$

así como las **tasas de fertilidad** m_1 , m_2 y m_3 , que indican el ritmo promedio al que se reproducen crías, jóvenes y adultos, respectivamente; y las **tasas de supervivencia** l_1 y l_2 , que no son más que las probabilidades de que las crías promocionen a jóvenes y los jóvenes a

Clase 8. Modelos poblacionales III: estructuras grupales

adultos, respectivamente, podemos calcular fácilmente cuántas crías, jóvenes y adultos habrá al cabo del primer recuento:

$$\begin{aligned}C_1 &= m_1 C_0 + m_2 J_0 + m_3 A_0, \\J_1 &= l_1 C_0, \\A_1 &= l_2 J_0.\end{aligned}$$

Para ello hemos tenido en cuenta que ningún individuo que forme parte de uno de los grupos seguirá haciéndolo en el siguiente recuento (cf. ítem (a3)), incluidos los adultos, a los que se supone desaparecidos de uno a otro recuento. Por consiguiente, de un recuento al siguiente se tiene que:

- La (siguiente) población de crías estará conformada únicamente por las que han sido engendradas por crías, jóvenes o adultos del recuento anterior.
- La (siguiente) población de jóvenes estará conformada únicamente por las (antiguas) crías que han promocionado a jóvenes transcurridos 5 años.
- La (siguiente) población de adultos estará conformada únicamente por los (antiguos) jóvenes que han promocionado a adultos transcurridos 5 años.

En términos matriciales, el modelo en cuestión puede escribirse de la siguiente forma:

$$\begin{pmatrix} C_{n+1} \\ J_{n+1} \\ A_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} m_1 & m_2 & m_3 \\ l_1 & 0 & 0 \\ 0 & l_2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_n \\ J_n \\ A_n \end{pmatrix}.$$

La matriz

$$L = \begin{pmatrix} m_1 & m_2 & m_3 \\ l_1 & 0 & 0 \\ 0 & l_2 & 0 \end{pmatrix}$$

que describe el modelo anterior de grupos de edad recibe el nombre de **matriz de Leslie**, y su característica principal es que solo reúne coeficientes (posiblemente) no nulos² en la primera fila y en la sub-diagonal.

²Ojo, que alguna de las tasas podría ser igual a cero

- (b) Poblaciones estructuradas en **estados**, esto es, en base a cualquier otra característica de las mismas diferente a la edad. Por ejemplo, podemos pensar en una población estructurada según la distribución de pesos de sus miembros.
- (c) Modelos vinculados a la **Genética**, de entre los que cabe distinguir los relacionados con:
- (c1) la **herencia autosómica**, en la que los grupos de población responden a las distintas configuraciones asociadas a los alelos A y a (dominante y recesivo, respectivamente) siempre que no estén ligados a los cromosomas sexuales, a saber: AA , Aa y aa ; y
 - (c2) la **herencia ligada al sexo**, en cuyo ámbito los genes X^A y X^a dan lugar a hembras $X^A X^A$, $X^A X^a$ y $X^a X^a$ y a varones $X^A Y$ y $X^a Y$, que al cabo de cada recuento se cruzarán entre sí generando distintas proporciones de cada genotipo en las subsiguientes generaciones.

Clase 8. Modelos poblacionales III: estructuras grupales

Clase 9

The Matrix: cálculo de la matriz inversa

Lo que tenemos ahora es un problema matemático, una de esas ecuaciones enormes con las que don Fernando llenaba la pizarra. ¿Recuerdas? –hizo la pantomima de escribir con tiza–. De pronto el tío se ponía a tachar quebrados de un lado y de otro, y aparecía la solución [...] Lo señaló con el dedo pulgar, sin mirar atrás, como si hiciera autoestop en la limpia autopista de las matemáticas.

(Fragmento de la novela *Niños de tiza*, de David Torres)

Como se anunció en la lección anterior, encontrar la solución del sistema

$$P_{n+1} = MP_n,$$

donde P_n y P_{n+1} son los vectores correspondientes a los recuentos de orden n y $n + 1$ en tanto que M es la matriz cuadrada cuyos coeficientes contienen la información biológica de la correspondiente población estructurada en grupos, pasa por calcular la n -ésima potencia de la matriz M :

$$P_1 = MP_0, \quad P_2 = MP_1 = M(MP_0) = M^2P_0, \quad \dots \quad P_n = M^n P_0, \quad \dots$$

Por consiguiente, parece razonable orientar nuestros esfuerzos hacia el estudio de algún método eficiente de cálculo de potencias de matrices.

La primera idea consistirá en factorizar la matriz del sistema del siguiente modo (siempre que sea posible):

$$M = PDP^{-1},$$

donde

Clase 9. The Matrix: cálculo de la matriz inversa

- P es una matriz cuadrada del mismo orden que M que admite inversa¹, y cuyas columnas estarán formadas por **vectores propios** v_1, v_2, \dots, v_k de la matriz M ;
- D es una matriz diagonal² del mismo orden que P y que M , cuyos coeficientes diagonales $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_k$ serán los llamados **valores propios** de la matriz M ; y
- P^{-1} es la llamada **matriz inversa**³ de P .

La ventaja de tal descomposición radica en el hecho de que al tomar potencias resulta

$$M^n = PD^nP^{-1},$$

donde ahora la potencia n -ésima de la matriz D es fruto de un cálculo inmediato:

$$D^n = \begin{pmatrix} \lambda_1^n & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^n & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3^n & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \lambda_k^n \end{pmatrix}.$$

Por tanto, habremos conseguido reducir la complejidad inaugural de la operación M^n al simple producto de tres matrices.

Comenzaremos abordando el cálculo de la matriz inversa, y postergaremos el de las matrices D y P (es decir, el cálculo de los valores y vectores propios de M) para *The Matrix Reloaded*. Lo primero que cabe plantearse a este respecto es cómo reconocer si una determinada matriz cuadrada es o no invertible.⁴ La respuesta la tiene el **determinante**: si este es distinto de cero la matriz será invertible, mientras que en caso contrario no existirá su inversa (cf. fórmula (9.1) en la página siguiente). El determinante de una matriz cuadrada⁵ es un número que resulta de efectuar las siguientes operaciones:

- (a) Si la matriz es de orden 2, por ejemplo

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 2 & 1 \end{pmatrix},$$

¹Esto es importante, pues no todas las matrices cuadradas admiten inversa

²Es decir, sus únicos elementos no nulos residen en la diagonal principal

³Es la única matriz que satisface las condiciones $PP^{-1} = P^{-1}P = I$, donde hemos denotado I a la matriz identidad del mismo orden que P

⁴No cabe plantearse esta operación en el caso de matrices no cuadradas

⁵No cabe plantearse esta operación en el caso de matrices no cuadradas

su determinante se calcula sin más que restar los productos de los elementos de la diagonal principal y de la diagonal cruzada:

$$\det(A) = 1 \cdot 1 - 2 \cdot 2 = -3.$$

(b) Si la matriz es de orden 3, por ejemplo

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \\ 0 & 2 & 1 \end{pmatrix},$$

su determinante se calcula *saltando de coeficiente en coeficiente a lo largo de la primera columna (o fila)*⁶, cambiando de signo con cada salto, y multiplicando en cada paso el coeficiente correspondiente por el determinante de la submatriz de orden 2 que queda al obviar la fila y columna a que dicho coeficiente pertenece. En nuestro ejemplo nos encontramos con lo siguiente (si operamos siguiendo, por ejemplo, la primera columna):

$$\det(P) = 1 \cdot (1 - 4) - 1 \cdot (0 - 2) + 0 \cdot (0 - 1) = -3 + 2 = -1.$$

En particular $\det(P) \neq 0$, luego puede concluirse que la matriz P admite inversa.

(c) Si la matriz es de orden mayor que 3 se opera como en el caso anterior, tantas veces como sea necesario hasta reducir el cálculo a determinantes de submatrices de orden 2, como en (b).

Para calcular P^{-1} solo nos resta lo siguiente:

(d) Escribir la **matriz traspuesta** de P :⁷

$$P^T = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 2 \\ 1 & 2 & 1 \end{pmatrix}.$$

(e) Calcular la **matriz adjunta** de P^T , a la que denotaremos $\text{Adj}(P^T)$, que es la matriz cuadrada (del mismo orden que P^T) que resulta de reemplazar cada elemento de P^T por el número resultante de calcular el determinante de la submatriz de orden 2 que queda al obviar la fila y columna

⁶Realmente no es necesario que se trate de la columna o fila primeras. De hecho, podría hacerse con cualquier otra fila o columna, pero podemos adoptar este como criterio de cálculo por simplificar las explicaciones

⁷La que resulta de permutar filas y columnas en P

Clase 9. The Matrix: cálculo de la matriz inversa

a que dicho elemento pertenece, acompañado del signo adecuado, que es el que corresponde al siguiente esquema:

$$\begin{pmatrix} + & - & + \\ - & + & - \\ + & - & + \end{pmatrix}.$$

Por ejemplo, el 1 que ocupa la esquina superior izquierda de P^T habría que reemplazarlo por $+\det(A) = -3$. La situación es análoga si el orden de la matriz fuese mayor que 3: basta, de hecho, con recordar que al coeficiente que ocupa la esquina superior izquierda le corresponde siempre un signo $+$, e ir alternándolo en cada salto conforme nos desplazamos por las consiguientes filas y columnas.

Así las cosas, ya conocemos todos los ingredientes que conforman la receta de la matriz inversa:⁸

$$\begin{aligned} P^{-1} &= \frac{1}{\det(P)} \text{Adj}(P^T) & (9.1) \\ &= (-1) \cdot \begin{pmatrix} -3 & 2 & -1 \\ -1 & 1 & -1 \\ 2 & -2 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 & -2 & 1 \\ 1 & -1 & 1 \\ -2 & 2 & -1 \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

⁸Comprueba que los cálculos son correctos y que, en efecto, la matriz obtenida es la inversa de P ; es decir, que $PP^{-1} = P^{-1}P = I$

Clase 10

The Matrix Reloaded: cálculo de valores y vectores propios

*Yo era entonces presa de las Matemáticas.
¡Tiempo oscuro! Niño conmovido por el escalofrío poético.
Se me entregaba vivo a las cifras, negros verdugos.
Se me obligaba a la fuerza a engullir el álgebra.
Se me retorció desde las alas hasta el pico
en el horroroso potro de tortura de las x y las y .
Desgraciadamente, me atiborraban bajo los huesos maxilares
del teorema adornado con todos sus corolarios.
Sin embargo, se puede ser poeta y matemático.*

(¿Infierno o paraíso?, de Victor Hugo)

Nuestro objetivo aquí es construir, siempre que sea posible, las matrices P y D que intervienen en la descomposición $M = PDP^{-1}$, donde M representa la matriz de transición de estados ($P_n \mapsto P_{n+1}$) asociada a un determinado sistema biológico. Para ello es necesario saber resolver previamente el problema consistente en encontrar todos los vectores x (**distintos del nulo**, que es aquel que tiene todas sus componentes iguales a cero) y los números λ que verifican la siguiente relación:

$$Mx = \lambda x. \quad (10.1)$$

Es decir, se trata de encontrar todos aquellos vectores $x \neq \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}$ tales que la acción (multiplicativa) de la matriz M sobre cada uno de ellos se traduce

Clase 10. The Matrix Reloaded: cálculo de valores y vectores propios

en otro vector proporcional a ellos mismos con factor de proporcionalidad igual a λ . A poco que se piense, la ecuación (10.1) equivale a escribir

$$(M - \lambda I)x = 0, \quad (10.2)$$

donde I denota la matriz identidad del mismo orden que M .¹

Podemos extraer algunas conclusiones de antemano sobre el problema a abordar:

- En primer lugar, se trata de un sistema de ecuaciones lineales. En efecto, $M - \lambda I$ hace las veces de matriz de coeficientes de un sistema lineal que tiene tantas ecuaciones e incógnitas como orden tiene la matriz. Por ejemplo, si M fuese una matriz cuadrada de dimensiones 3×3 , entonces el sistema representado en (10.2) tendría tres ecuaciones y tres incógnitas.
- El sistema de ecuaciones planteado en (10.2) es homogéneo,² lo que en particular significa que el sistema en cuestión es siempre compatible.³ Se pueden presentar, de hecho, los dos siguientes casos:
 - El sistema es compatible determinado:⁴ en esta situación la única solución de (10.2) ha de venir dada por el vector nulo, el cual había sido desechado desde el principio para nuestro propósito (recuérdese el fragmento de texto anterior destacado en negrita). Por consiguiente, este caso queda automáticamente excluido de entre los que forman parte de nuestros intereses.
 - El sistema es compatible indeterminado:⁵ es la única alternativa posible a la anterior, luego con la que nos quedamos. En esta situación podemos afirmar que el determinante de la matriz de coeficientes del sistema ha de ser igual a cero, puesto que en

¹Uno puede sentir excesiva querencia al universo de los números y verse tentado a escribir $(M - \lambda)x = 0$, cosa errónea ahora que estamos trabajando en el ambiente de las matrices. De hecho, M es una matriz y λ un número, luego la operación $M - \lambda$ no tiene sentido. Ante tal situación basta con apercebirse de que $x = Ix$ (es decir, la matriz identidad actuando multiplicativamente sobre cualquier vector lo deja inalterado) para poder reescribir correctamente la expresión anterior, pues λI sí es una matriz y la expresión $M - \lambda I$ cobra entonces pleno sentido

²Es decir, los términos independientes de las ecuaciones que lo componen son todos nulos

³Es decir, admite solución. En efecto, el vector nulo es siempre una solución de cualquier sistema homogéneo

⁴Es decir, admite una única solución

⁵Es decir, admite infinitas soluciones

Clase 10. The Matrix Reloaded: cálculo de valores y vectores propios

caso contrario podríamos concluir que la matriz $M - \lambda I$ admite inversa (cf. *The Matrix*), de donde se desprendería que

$$x = (M - \lambda I)^{-1}(M - \lambda I)x = (M - \lambda I)^{-1}0 = 0$$

sin más que multiplicar la ecuación (10.2) por $(M - \lambda I)^{-1}$ (por la izquierda), lo cual –a la vista queda– nos conduciría necesariamente al vector nulo como única solución posible.

En base a la disquisición anterior, lo que ha de quedarnos claro es que la única opción para evitar el vector nulo como única solución posible del sistema (10.2) es **imponer que el determinante de la matrix $M - \lambda I$ sea igual a cero**, lo cual nos revelará aquellos valores del parámetro λ para los que podemos garantizar la existencia de infinitas soluciones de (10.2). Dichos valores admisibles de λ son los llamados **valores propios** de M , en tanto que las infinitas soluciones de (10.2) asociadas a cada uno de dichos valores reciben el nombre de **vectores propios** de M ; de donde se desprende, en particular, que **cada valor propio de M tiene asociados infinitos vectores propios**.

Calcularemos a modo de ejemplo los valores y vectores propios de la siguiente matriz:

$$M = \begin{pmatrix} -1 & 2 & -1 \\ -6 & 7 & -4 \\ -6 & 6 & -4 \end{pmatrix}.$$

El primer paso consiste en escribir el sistema (10.2) para nuestro caso particular, que no es otro que

$$(M - \lambda I)x = \left\{ \begin{pmatrix} -1 & 2 & -1 \\ -6 & 7 & -4 \\ -6 & 6 & -4 \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \lambda & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & \lambda \end{pmatrix} \right\} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

es decir,⁶

$$\begin{pmatrix} -1-\lambda & 2 & -1 \\ -6 & 7-\lambda & -4 \\ -6 & 6 & -4-\lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}. \quad (10.3)$$

Basta entonces con imponer la condición

$$\det \begin{pmatrix} -1-\lambda & 2 & -1 \\ -6 & 7-\lambda & -4 \\ -6 & 6 & -4-\lambda \end{pmatrix} = 0$$

y despejar λ de la ecuación resultante. Resolviendo el determinante (por la primera columna) se obtiene

$$\begin{aligned} & (-1-\lambda)[(7-\lambda)(-4-\lambda) + 24] + 6[2(-4-\lambda) + 6] - 6[-8 + (7-\lambda)] \\ &= (-1-\lambda)[-28 - 7\lambda + 4\lambda + \lambda^2 + 24] + 6[-2\lambda - 2] - 6[-1 - \lambda] \\ &= (-1-\lambda)[-4 - 3\lambda + \lambda^2] + 12[-1 - \lambda] - 6[-1 - \lambda] \\ &= (-1-\lambda)[\lambda^2 - 3\lambda + 2], \end{aligned}$$

expresión que se anula si (y solamente si) λ toma los valores -1 , 1 ó 2 . Estos son los tres valores propios de la matriz M .

Asociados a cada uno de los valores propios existen infinitos vectores propios (las infinitas soluciones del correspondiente sistema de ecuaciones lineales), que son los que pasamos a calcular a continuación:

- Para $\lambda = -1$, el sistema a resolver es (cf. (10.3))

$$\begin{pmatrix} 0 & 2 & -1 \\ -6 & 8 & -4 \\ -6 & 6 & -3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Las infinitas soluciones de este sistema pueden describirse en términos de un parámetro, de modo que si consideramos $z = a \in \mathbb{R}$, las

⁶Obsérvese que lo que pretendemos no es otra cosa que resolver el siguiente sistema de tres ecuaciones lineales con tres incógnitas:

$$\begin{aligned} (-1-\lambda)x + 2y - z &= 0, \\ -6x + (7-\lambda)y - 4z &= 0, \\ -6x + 6y + (-4-\lambda)z &= 0, \end{aligned}$$

para aquellos valores del parámetro λ para los que podemos asegurar que existen infinitas soluciones del mismo. En eso consiste exactamente calcular los valores y vectores propios de M

otras dos incógnitas pasarán a valer

$$y = \frac{a}{2}, \quad x = 0,$$

cualquiera que sea el valor del parámetro a . Es decir, las soluciones que buscamos son todas de la forma

$$\begin{pmatrix} 0 \\ a/2 \\ a \end{pmatrix}, \quad \text{con } a \in \mathbb{R}.$$

- Para el valor propio $\lambda = 1$, el sistema a resolver es ahora

$$\begin{pmatrix} -2 & 2 & -1 \\ -6 & 6 & -4 \\ -6 & 6 & -5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

En este caso se tiene⁷

$$x = b, \quad y = b, \quad z = 0,$$

para cualquier $b \in \mathbb{R}$.

- Finalmente, si $\lambda = 2$ habremos de resolver el sistema

$$\begin{pmatrix} -3 & 2 & -1 \\ -6 & 5 & -4 \\ -6 & 6 & -6 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

cuyas soluciones adoptan la forma

$$\begin{pmatrix} c \\ 2c \\ c \end{pmatrix}, \quad \text{con } c \in \mathbb{R}.$$

El resultado de los cálculos anteriores nos permite ya construir las matrices P y D necesarias para efectuar la descomposición $M = PDP^{-1}$, que era nuestro objetivo. Recordamos que la matriz D es la que contiene los valores propios de M en la diagonal y ceros en todas las demás posiciones, esto es,

$$D = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 2 \end{pmatrix}.$$

⁷Al intentar resolverlo comprenderás que, en este caso, no puede elegirse la incógnita z como parámetro, pues está obligada a valer 0

Clase 10. The Matrix Reloaded: cálculo de valores y vectores propios

Por su parte, cada columna de la matriz P ha de contener un vector propio asociado al valor propio que ocupa el lugar homólogo en la matriz D . Es decir, la primera columna de P será un vector propio asociado al valor propio $\lambda = 1$, por ejemplo

$$\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}$$

(obtenido al considerar el valor $b = 1$ del parámetro); la segunda columna de P resulta de elegir un vector propio asociado al valor propio $\lambda = -1$, por ejemplo

$$\begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 2 \end{pmatrix}$$

(obtenido al considerar el valor $a = 2$ del parámetro); finalmente, como tercera columna de P elegiremos un vector propio cualquiera asociado a $\lambda = 2$, por ejemplo

$$\begin{pmatrix} 1 \\ 2 \\ 1 \end{pmatrix}$$

(obtenido al considerar el valor $c = 1$ del parámetro). Lo único a tener en cuenta en nuestras elecciones es que la matriz P resultante tenga determinante no nulo, para garantizar de ese modo la existencia de su inversa, sin la cual no podríamos llevar a cabo la descomposición pretendida.

Recopilando toda la información anterior, la matriz P así construida es la siguiente:

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \\ 0 & 2 & 1 \end{pmatrix},$$

cuyo determinante es igual a -1 (como ya verificamos en la lección anterior, donde además calculamos su matriz inversa). Por consiguiente, podemos concluir que

$$M = PDP^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \\ 0 & 2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3 & -2 & 1 \\ 1 & -1 & 1 \\ -2 & 2 & -1 \end{pmatrix},$$

de modo que si tuviésemos la intención de calcular P_{50} , que es igual a $M^{50}P_0$ si P_0 es el vector que cuantifica la distribución inicial de los grupos

Clase 10. The Matrix Reloaded: cálculo de valores y vectores propios

en que está estructurada la población, bastaría con escribir

$$P_{50} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \\ 0 & 2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 2^{50} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3 & -2 & 1 \\ 1 & -1 & 1 \\ -2 & 2 & -1 \end{pmatrix} P_0,$$

sin necesidad de tener que multiplicar la matriz M cincuenta veces por sí misma.

No obstante, para una buena parte de las conclusiones biológicas de interés que el usuario puede extraer de este tipo de modelos matemáticos, no será necesario pasar por el cálculo de todos los valores propios de M , sino que bastará con conocer solo uno destacado de entre ellos: el llamado **valor propio dominante**.

Pero esto será objeto de *Matrix Revolutions*.

Clase 10. The Matrix Reloaded: cálculo de valores y vectores propios

Clase 11

Matrix Revolutions: Valor propio dominante, su interpretación biológica y el método de las potencias

¡Mire! ¡Ecuaciones! Es prodigioso que el cerebro humano pueda asimilar tanta ciencia abstracta y convertirla en realidad.

(Fragmento de un diálogo del filme *El regreso del gánster*, dirigido por Lewis Allen en 1955)

En muchas de las aplicaciones biológicas de interés, más que la cuantificación del tamaño de cada grupo o estado en que la población se encuentra dividida conviene reparar en su comportamiento cualitativo a largo plazo. A nivel matemático, esto se traduce en el hecho de que se puede prescindir del tedioso cálculo de los valores propios salvo del de uno de ellos, el llamado **valor propio dominante**, que es aquel cuyo valor absoluto es (estrictamente) mayor que el de los restantes valores propios. De forma análoga, llamaremos **vector propio dominante** a cualquiera de los (infinitos) vectores propios asociados al valor propio dominante, pues todos son proporcionales entre sí y, por consiguiente, contienen la misma información biológica. Por ejemplo, en el caso analizado en *The Matrix Reloaded* los valores propios de nuestra matriz eran -1 , 1 y 2 , luego el dominante es claramente $\lambda = 2$ puesto que $2 = |2| > |1| = |-1| = 1$.

Tres son los aspectos que deben abordarse en este contexto:

- En primer lugar, habrá que argumentar la existencia del valor propio

Clase 11. Matrix Revolutions: Valor propio dominante, su interpretación biológica y el método de las potencias

dominante. Tendremos por tanto que garantizar, a la luz del modelo particular sometido a estudio, la existencia de dicho valor propio (lo que no siempre es así) antes de proceder a su cálculo.

- El cálculo del mismo, sin necesidad de pasar por el procedimiento ya conocido que nos conduce al conocimiento final de todos los valores propios. Ahora únicamente estamos interesados en un valor propio destacado, de modo que aprenderemos a calcularlo (de forma aproximada) a expensas del resto.
- La interpretación biológica tanto del valor propio como del vector propio dominante.

A lo largo de esta clase abordaremos los puntos segundo y tercero, dejando el primero para discutirlo más adelante según el tipo particular de problema a que nos enfrentemos en cada caso.

En lo que concierne a la interpretación biológica referida en el tercer ítem, cabe destacar que el valor propio dominante (al que denotaremos en adelante λ_1) tiene el significado biológico de una **tasa de crecimiento**, e informa sobre el comportamiento de la población bajo estudio una vez su crecimiento se ha estabilizado según el ritmo marcado por λ_1 , lo que puede traducirse en alguna de las siguientes tres situaciones:

- El hecho de que sea $\lambda_1 > 1$ quiere decir que, una vez la población ha estabilizado su ritmo de crecimiento, este conduce a un aumento ilimitado de la misma a largo plazo.
- El hecho de que sea $\lambda_1 < 1$ quiere decir que, una vez la población ha estabilizado su ritmo de crecimiento, este conduce a la población hacia la extinción a largo plazo.
- El hecho de que sea $\lambda_1 = 1$ quiere decir que, una vez la población ha estabilizado su ritmo de crecimiento, esta tiende a alcanzar un estado de equilibrio y mantenerse constante a largo plazo.

En lo referente a la interpretación del vector propio dominante (al que denotaremos en adelante w_1), cabe destacar que cada una de sus componentes representa la **fracción de población –frente al total de la misma– que se agrupa, una vez esta ha estabilizado su ritmo de crecimiento, en cada uno de los sectores en que se encuentra dividida**. En el ejemplo de *The Matrix Reloaded*, es claro que podemos elegir

$$\begin{pmatrix} 1 \\ 2 \\ 1 \end{pmatrix}$$

como vector propio dominante, de donde se desprende inmediatamente que $1/(1+2+1)$ es la fracción de población que se concentra en el primer sector, $2/(1+2+1)$ en el segundo y $1/(1+2+1)$ en el tercero, lo que traducido a porcentajes significa que un 25% de la población se agrupa en los sectores primero y tercero y un 50% en el segundo.

Está justificado, por tanto, invertir buena parte de nuestros esfuerzos en el cálculo de λ_1 y de w_1 . Para ello presentamos el llamado **método de las potencias**. Tal método responde al siguiente esquema:

- (a) Elíjase un vector v_0 arbitrario, con la única precaución de que no se trate de un vector propio de la matriz M de partida.
- (b) Calcúlese la siguiente secuencia de vectores:

$$v_1 = Mv_0, v_2 = Mv_1, v_3 = Mv_2, \dots, v_k = Mv_{k-1} \dots \quad (11.1)$$

- (c) Si suponemos que cada uno de los vectores anteriores tiene n componentes,

$$v_1 = \begin{pmatrix} v_1^{(1)} \\ v_1^{(2)} \\ \vdots \\ v_1^{(n)} \end{pmatrix}, \quad v_2 = \begin{pmatrix} v_2^{(1)} \\ v_2^{(2)} \\ \vdots \\ v_2^{(n)} \end{pmatrix}, \quad \dots, \quad v_k = \begin{pmatrix} v_k^{(1)} \\ v_k^{(2)} \\ \vdots \\ v_k^{(n)} \end{pmatrix} \dots$$

entonces basta con seleccionar una posición común a todos ellos en la que no haya ceros (pongamos que pudiera tratarse de las primeras componentes, aunque podría procederse de forma análoga con cualquiera de las otras) y construir la siguiente secuencia de números:¹

$$\frac{v_2^{(1)}}{v_1^{(1)}}, \quad \frac{v_3^{(1)}}{v_2^{(1)}}, \quad \frac{v_4^{(1)}}{v_3^{(1)}}, \quad \frac{v_5^{(1)}}{v_4^{(1)}}, \dots, \frac{v_k^{(1)}}{v_{k-1}^{(1)}} \dots \quad (11.2)$$

Seguindo este proceso, el último de los cocientes escritos en (11.2) será el valor aproximado de λ_1 , mientras que el último de los vectores escritos en (11.1) aproximará a w_1 .

La pregunta que a estas alturas de discurso cae por su propio peso es: ¿cómo sabemos cuándo podemos interrumpir el cálculo de los vectores

¹El hecho de que vayan apareciendo consecutivamente todas las componentes que ocupan la misma posición en forma de denominador, en este caso las primeras componentes de cada vector, justifica la necesidad de evitar la presencia de ceros entre las mismas

Clase 11. Matrix Revolutions: Valor propio dominante, su interpretación biológica y el método de las potencias

v_n en (11.1) y el de los correspondientes cocientes en (11.2)? La respuesta estriba en la precisión de cálculo que queramos alcanzar. Si, por ejemplo, estuviésemos interesados en aproximar λ_1 con una precisión de tres cifras decimales exactas, bastaría con escribir la secuencia de números referida en (11.2) hasta que el último de ellos coincidiese con el anterior hasta al menos la tercera cifra decimal. A modo de ilustración del método, rescataremos el ejemplo iniciado en *The Matrix Reloaded*:

$$M = \begin{pmatrix} -1 & 2 & -1 \\ -6 & 7 & -4 \\ -6 & 6 & -4 \end{pmatrix}.$$

Como vector de partida para arrancar el método de las potencias² podemos elegir, por ejemplo,

$$v_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix},$$

pues a la vista está que no se trata de un vector propio de M . En efecto, se tiene que

$$Mv_0 = \begin{pmatrix} 0 \\ -3 \\ -4 \end{pmatrix} \neq \lambda v_0 = \begin{pmatrix} \lambda \\ \lambda \\ \lambda \end{pmatrix} \text{ para todo valor de } \lambda.$$

²¿Te aventurarías a explicar por qué el método recibe este nombre?

Clase 11. Matrix Revolutions: Valor propio dominante, su interpretación biológica y el método de las potencias

Entonces se tiene

$$\begin{aligned}v_1 &= Mv_0 = \begin{pmatrix} 0 \\ -3 \\ -4 \end{pmatrix}, & v_2 &= Mv_1 = \begin{pmatrix} -2 \\ -5 \\ -2 \end{pmatrix}, \\v_3 &= Mv_2 = \begin{pmatrix} -6 \\ -15 \\ -10 \end{pmatrix}, & v_4 &= Mv_3 = \begin{pmatrix} -14 \\ -29 \\ -14 \end{pmatrix}, \\v_5 &= Mv_4 = \begin{pmatrix} -30 \\ -63 \\ -34 \end{pmatrix}, & v_6 &= Mv_5 = \begin{pmatrix} -62 \\ -125 \\ -62 \end{pmatrix}, \\v_7 &= Mv_6 = \begin{pmatrix} -126 \\ -255 \\ -130 \end{pmatrix}, & v_8 &= Mv_7 = \begin{pmatrix} -254 \\ -509 \\ -254 \end{pmatrix}, \\v_9 &= Mv_8 = \begin{pmatrix} -510 \\ -1023 \\ -514 \end{pmatrix}, & v_{10} &= Mv_9 = \begin{pmatrix} -1022 \\ -2045 \\ -1022 \end{pmatrix}, \\v_{11} &= Mv_{10} = \begin{pmatrix} -2046 \\ -4095 \\ -2050 \end{pmatrix}, & v_{12} &= Mv_{11} = \begin{pmatrix} -4094 \\ -8189 \\ -4094 \end{pmatrix}, \\v_{13} &= Mv_{12} = \begin{pmatrix} -8190 \\ -16383 \\ -8194 \end{pmatrix}, & v_{14} &= Mv_{13} = \begin{pmatrix} -16382 \\ -32765 \\ -16382 \end{pmatrix}, \\v_{15} &= Mv_{14} = \begin{pmatrix} -32766 \\ -65535 \\ -32770 \end{pmatrix}, & v_{16} &= Mv_{15} = \begin{pmatrix} -65534 \\ -131069 \\ -65534 \end{pmatrix}, \\v_{17} &= Mv_{16} = \begin{pmatrix} -131070 \\ -262143 \\ -131074 \end{pmatrix}, & v_{18} &= Mv_{17} = \begin{pmatrix} -262142 \\ -524285 \\ -262142 \end{pmatrix}.\end{aligned}$$

Si trabajamos sobre las segundas componentes de cada vector (nótese que las primeras componentes incluyen un cero en v_1), el método permite garantizar que la sucesión

$$\alpha_n = \frac{v_{n+1}^{(2)}}{v_n^{(2)}}, \quad n = 1, 2, 3, \dots$$

José Luis López

Clase 11. Matrix Revolutions: Valor propio dominante, su interpretación biológica y el método de las potencias

convergerá hacia el valor propio dominante. En nuestro caso se tiene

$$\begin{aligned}\alpha_1 &= \frac{-3}{1} = -3, & \alpha_2 &= \frac{-5}{-3} = 1.666, \\ \alpha_3 &= \frac{-15}{-5} = 3, & \alpha_4 &= \frac{-29}{-15} = 1.933, \\ \alpha_5 &= \frac{-63}{-29} = 2.172, & \alpha_6 &= \frac{-125}{-63} = 1.984, \\ \alpha_7 &= \frac{-255}{-125} = 2.04, & \alpha_8 &= \frac{-509}{-255} = 1.996, \\ \alpha_9 &= \frac{-1023}{-509} = 2.009, & \alpha_{10} &= \frac{-2045}{-1023} = 1.999, \\ \alpha_{11} &= \frac{-4095}{-2045} = 2.002, & \alpha_{12} &= \frac{-8189}{-4095} = 1.999, \\ \alpha_{13} &= \frac{-16383}{-8189} = 2.000, & \alpha_{14} &= \frac{-32765}{-16383} = 1.999, \\ \alpha_{15} &= \frac{-65535}{-32765} = 2.000, & \alpha_{16} &= \frac{-131069}{-65535} = 1.999, \\ \alpha_{17} &= \frac{-262143}{-131069} = 2.000, & \alpha_{18} &= \frac{-524285}{-262143} = 2.000.\end{aligned}$$

Por tanto, es evidente que se obtiene una buena aproximación (del orden de tres cifras decimales significativas) del valor propio dominante (que recordemos era $\lambda = 2$), mientras que el vector propio asociado viene dado por

$$v_{18} = \begin{pmatrix} -262142 \\ -524285 \\ -262142 \end{pmatrix}$$

que, para el caso que nos trae y dado que los restantes vectores propios dominantes son todos proporcionales a él, podría replantearse multiplicado por -1 y su significado (biológico) no se vería alterado:

$$\tilde{v}_{18} = \begin{pmatrix} 262142 \\ 524285 \\ 262142 \end{pmatrix}.$$

Nótese que los porcentajes que sobre el total de la población representa cada sector son, según la aproximación ofrecida por \tilde{v}_{18} , los siguientes:

- Sector 1: $\frac{262142}{262142+524285+262142} = 0.25$, es decir, aproximadamente el 25% de la población total.

Clase 11. *Matrix Revolutions: Valor propio dominante, su interpretación biológica y el método de las potencias*

- Sector 2: $\frac{524285}{262142+524285+262142} = 0.5$, es decir, aproximadamente el 50 % de la población total.
- Sector 3: $\frac{262142}{262142+524285+262142} = 0.25$, es decir, aproximadamente el 25 % de la población total.

Como puede comprobarse, estos porcentajes aproximan a los predichos anteriormente por el vector propio dominante *exacto*. Insistimos en el hecho de que, en general, la aproximación será tanto mejor cuanto mayor sea el número de pasos experimentados con el método de las potencias.

Clase 11. Matrix Revolutions: Valor propio dominante, su interpretación biológica y el método de las potencias

Clase 12

Algunas generalidades sobre los modelos de Leslie

Ella comenzaba con una ecuación y la transformaba en un gráfico. Yo tengo un gráfico –datos reales– e intento encontrar la ecuación que te proporcionaría dicho gráfico si la usaras de la forma en que ella lo hizo: iterándola. Así es como se observan los cambios poblacionales en biología. Imaginemos peces de colores en un estanque. Este año hay x peces. El año que viene habrá y peces. Algunos nacen y otros son devorados por las garzas. La naturaleza manipula la x y la convierte en y . Entonces y peces de colores es tu población inicial para el año siguiente. Exactamente igual que Thomasina. El valor para y se convierte en tu siguiente valor para x . La pregunta es: ¿qué se le ha hecho a x ? ¿Cuál es la manipulación llevada a cabo? Sea la que fuere, puede escribirse en términos matemáticos. Se llama un algoritmo.

(Fragmento de la obra teatral *Arcadia*, de Tom Stoppard)

Algunas de las propiedades matemáticas más importantes de los modelos de Leslie, sobre todo en lo referente al valor propio dominante y su vector propio asociado, son las siguientes:

- (a) Toda matriz de Leslie tiene un **único valor propio positivo**. Por ejemplo, los valores propios de la matriz

$$L = \begin{pmatrix} \frac{1}{12} & 8 & 10 \\ \frac{1}{48} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{10} & 0 \end{pmatrix}$$

son¹

$$\lambda_1 = \frac{1}{2}, \quad \lambda_2 = -\frac{1}{4}, \quad \lambda_3 = -\frac{1}{6}.$$

¹Compruébese y, en caso de necesidad, consúltense los detalles de este ejemplo en <http://www.ugr.es/~jllopez/fba1.html>

- (b) La existencia de un valor propio dominante está garantizada de antemano para matrices cuyos coeficientes son todos positivos. Este no es el caso, sin embargo, de las matrices de Leslie, pues todos los coeficientes que no se corresponden con alguna de las tasas biológicas del modelo (ya sean de fecundidad o de supervivencia) son nulos. No obstante, si existiesen al menos **dos tasas de fecundidad consecutivas** que fueran **positivas** (en el ejemplo anterior las tres lo son), entonces la matriz de Leslie admitiría un valor propio dominante. En nuestro caso se tiene

$$\left| \frac{1}{2} \right| > \left| -\frac{1}{4} \right| > \left| -\frac{1}{6} \right|,$$

por lo que claramente el valor propio dominante es $\lambda_1 = \frac{1}{2}$. Dicho valor propio rige, como ya es sabido, la dinámica completa del sistema a largo plazo.

- (c) Caso de existir **el valor propio dominante** de una matriz de Leslie, este **ha de coincidir con su único valor propio positivo** (véase (a)). Además, se trata del único que admite un vector propio asociado con todas sus componentes positivas, que es lo biológicamente deseable (recuérdese la interpretación biológica de las mismas).
- (d) El hecho de que, en nuestro caso, el valor propio dominante sea estrictamente menor que 1 nos informa de que la especie tenderá a extinguirse.
- (e) En términos generales, el valor propio dominante es una medida aproximada de la tasa o ritmo al que se estabiliza el crecimiento de cada sector de edad de la población, así como el de la población completa. En nuestra situación, esto quiere decir que llega un momento en que se aprecia que tanto la población total como cada grupo de edad se reduce aproximadamente a la mitad de una observación a la siguiente.
- (f) El vector propio dominante,² en nuestro caso

$$v_1 = \begin{pmatrix} 120 \\ 5 \\ 1 \end{pmatrix},$$

²Cualquiera de ellos, de hecho

Clase 12. Algunas generalidades sobre los modelos de Leslie

informa sobre la proporción de la población total que representa cada uno de los sectores de edad una vez que ha transcurrido el tiempo suficiente como para que se haya estabilizado su crecimiento. En efecto, la información a este respecto es la siguiente:

- El primer sector de edad representa una fracción $\frac{120}{120+5+1} = 0.952381$ del total (que en esta escala es la unidad). Es decir, un 95.2381 % del total.
- El segundo sector de edad representa una fracción $\frac{5}{120+5+1} = 0.0396825$ del total. Es decir, un 3.96825 %.
- El tercer sector de edad representa una fracción $\frac{1}{120+5+1} = 0.00793651$ del total. Es decir, un 0.793651 %.

Clase 12. Algunas generalidades sobre los modelos de Leslie

Clase 13

Algunas generalidades sobre los modelos de estado

Para que uno sea feliz a otro le toca llorar. Es como una matemática de los sentimientos. Un más y un menos que suman y sustraen hasta el infinito y que, aunque dejándolo todo igual en términos generales, producen combinaciones especiales y siempre diferentes. Como las películas, que cuentan las mismas historias desde hace cien años pero uno sigue yendo igualmente al cine porque espera alguna sorpresa.

(Fragmento de un diálogo del filme *Después de medianoche*, dirigido por Davide Ferrario en 2004)

Entenderemos por **modelo de estado** aquel sistema matricial (o, equivalentemente, aquel sistema de ecuaciones lineales) que describe la dinámica de una determinada población constante¹ dividida en sectores que agrupan a los individuos de la misma siguiendo criterios diferentes a los de su edad, ya sean de carácter cuantitativo (por ejemplo, el peso de los mismos) o cualitativo (por ejemplo, el color de su pelaje). A diferencia de lo que ocurría con los modelos de Leslie, ahora un individuo podrá permanecer tras el recuento siguiente en el mismo estado que ocupaba en el recuento anterior. Piénsate, por ejemplo, incluid@ en una población estructurada según tres grupos de pesos (menos de 60, entre 60 y 90 y más de 90 kilogramos) que está sujeta a observaciones mensuales. ¿No crees más que probable que de una observación a la siguiente no cambiarías de estado?²

La estructura matemática a que responden estos modelos es la ya conocida: $P_{n+1} = TP_n$, donde P_n es el vector que contempla cómo se distribuye la población en cuestión, en la observación n -ésima, entre cada uno de

¹Es decir, cuyo número total de individuos no cambia con el tiempo

²Perdón por el ejemplo

Clase 13. Algunas generalidades sobre los modelos de estado

los estados considerados; y donde T es la matriz que, al actuar multiplicativamente sobre P_n , nos devuelve el reparto de la población por estados en la siguiente observación, de modo que en general dispondremos de la siguiente relación (espero bien conocida a estas alturas):

$$P_n = T^n P_0, \quad n = 1, 2, 3, \dots$$

en tanto P_0 represente la distribución inicial de nuestra población. La matriz T recibe el nombre genérico de **matriz de transición**.

Para este tipo de modelos, la matriz de transición responde siempre a una estructura muy particular:

- (a) Cada uno de sus coeficientes (llamémoslos t_{ij} para invocar la posición de la matriz correspondiente a la fila i -ésima y la columna j -ésima) ha de ser no negativo (es decir, positivo o nulo), toda vez que representa la fracción de individuos de la clase j que en el siguiente recuento han pasado a formar parte de la clase i .
- (b) No es, pues, de extrañar que otra de las propiedades de este tipo de matrices sea que, al sumar los coeficientes de cada una de sus columnas, se obtenga como resultado 1 (que no es otra cosa que el total de individuos de cada estado cuando las proporciones vienen medidas en tantos por uno).

Cuando una matriz de transición cumple las propiedades (a) y (b) anteriores recibe el nombre de **matriz de probabilidad**. Las matrices de probabilidad son particularmente interesantes en nuestro ámbito porque **admiten siempre a $\lambda = 1$ como valor propio**. Por desgracia, no es cierto que tal valor propio sea siempre el dominante, en cuyo caso ya tendríamos completamente resuelta la dinámica a largo plazo de nuestra población. Sin embargo, es posible establecer criterios sencillos que nos permitan decidir cuándo $\lambda = 1$ será el valor propio dominante de una matriz de probabilidad. Para ello comenzaremos introduciendo el concepto de **matriz ergódica**.

Una matriz (de coeficientes no negativos) se dice ergódica si existe una potencia de la misma con todos sus coeficientes positivos, es decir: si había ceros en la matriz original, todos *se reconvierten a valores positivos* al hacer una potencia oportuna de la misma. Considérese, por ejemplo, la siguiente matriz:

$$T = \begin{pmatrix} 0.2 & 0.6 & 0.3 \\ 0.4 & 0 & 0.2 \\ 0.4 & 0.4 & 0.5 \end{pmatrix}. \quad (13.1)$$

Claramente T tiene todos sus coeficientes no negativos, luego cabe preguntarse si es o no ergódica. La respuesta es inmediata, pues basta con calcular

$$T^2 = \begin{pmatrix} 0.4 & 0.24 & 0.33 \\ 0.16 & 0.32 & 0.22 \\ 0.44 & 0.44 & 0.45 \end{pmatrix}$$

para darse cuenta de que todos los coeficientes son ya positivos, puesto que el cero que ocupaba la posición central de T ha desaparecido en favor del valor actual 0.32. Por consiguiente, T es ergódica.

Esta forma de verificar la ergodicidad de una matriz es, sin embargo, bastante poco operativa, puesto que pudiera suceder que la potencia que nos hiciese falta para *eliminar* todos los ceros de la matriz de partida fuera muy elevada, en cuyo caso podríamos sucumbir ante la confusión o la desesperación antes de alcanzar la respuesta correcta. Por fortuna, tratándose de matrices de probabilidad (como será nuestro caso siempre que tratemos con modelos de estado) el asunto toma otros derroteros más felices: para comprobar que una matriz de probabilidad es ergódica bastará con verificar que, a partir de cada uno de los estados del sistema, podemos alcanzarlos todos simultáneamente, en un número finito de pasos, sin más que dejarnos guiar por los propios coeficientes de la matriz.

Valga como ejemplo la matriz T expuesta en (13.1). Si llamamos A , B y C a los tres estados que esta representa (por tener dimensiones 3×3) y, por tanto,

$$P_n = \begin{pmatrix} A_n \\ B_n \\ C_n \end{pmatrix},$$

entonces la información contenida en el modelo de estados $P_{n+1} = TP_n$ es idéntica a la proporcionada por el siguiente sistema de ecuaciones lineales:

$$\begin{aligned} A_{n+1} &= 0.2 A_n + 0.6 B_n + 0.3 C_n, \\ B_{n+1} &= 0.4 A_n \quad \quad \quad + 0.2 C_n, \\ C_{n+1} &= 0.4 A_n + 0.4 B_n + 0.5 C_n. \end{aligned}$$

En particular, las siguientes conclusiones son correctas:

- El estado A proporciona acceso directo a cada uno de los tres estados de nuestra población: al propio A con probabilidad 0.2, a B con probabilidad 0.4 y a C con probabilidad 0.4, tal como se desprende del sistema anterior (a través de la primera columna de la matriz T). Gráficamente podríamos representarlo del siguiente modo: $A \rightarrow A + B + C$. Es decir, arrancando desde el estado A y en un

Clase 13. Algunas generalidades sobre los modelos de estado

solo paso hemos conseguido alcanzar simultáneamente los tres estados de que se compone el sistema. En lo que a A respecta, misión cumplida.

- Si nos fijamos ahora en la relación que B guarda con los otros estados, puede comprobarse fácilmente que de una observación a la siguiente se alcanzan solamente A y C (con probabilidades respectivas 0.6 y 0.4). Gráficamente se dispone del esquema $B \rightarrow A + C$. Esto significa que aún no han podido alcanzarse de forma simultánea los tres estados, luego hemos de dar un paso más y analizar ahora cuál es la herencia que nos dejan A y C por separado. Ya sabíamos del ítem anterior que $A \rightarrow A + B + C$, luego en dos pasos alcanzamos nuestro propósito:³

$$B \rightarrow A + C \rightarrow A + B + C.$$

- Por último se tiene, argumentando del mismo modo que antes, que $C \rightarrow A + B + C$ (con probabilidades respectivas 0.3, 0.2 y 0.5).

Recopilando la información aportada por estos tres estudios, podemos afirmar definitivamente que nuestra matriz es ergódica. Además, la potencia de T que permite transformar todos sus coeficientes en cantidades positivas (que ya sabíamos por un cálculo previo que era igual a 2) coincide con el número máximo de pasos que hemos de dar para conseguir alcanzar simultáneamente todos los estados del sistema.

Ni que decir tiene que esto no es siempre posible. Considera, por ejemplo, esta otra matriz:

$$M = \begin{pmatrix} 0.5 & 0.5 & 1 \\ 0 & 0.5 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Claramente se tiene el siguiente esquema:

$$A \rightarrow A + C \rightarrow A + C \rightarrow A + C \rightarrow A + C \rightarrow \dots,$$

lo cual quiere decir que, demos el número de pasos que demos, jamás podremos obtener $A + B + C$ puesto que el estado B nunca aparecerá. Ya podemos afirmar, por consiguiente, que la matriz M no es ergódica (sin siquiera recurrir a los árboles con raíz en B y en C , puesto que *para poder concluir que la matriz es ergódica habría sido necesario haber recuperado en un*

³Obsérvese que ni siquiera ha sido necesario analizar a qué estados da acceso C , puesto que solamente con A ya conseguíamos alcanzar A , B y C

número finito de pasos $A + B + C$ al arrancar desde cualquiera de los tres estados poblacionales).

El hecho de que una matriz de coeficientes no negativos sea ergódica es fundamental en nuestro análisis, pues permite asegurar que existe el valor propio dominante de la matriz de transición del sistema, que a su vez es el único que tiene asociado un vector propio con todas sus componentes positivas. Si además la matriz es **de probabilidad**, entonces podemos asegurar que el valor propio dominante es $\lambda = 1$.

Volviendo a nuestro ejemplo anterior y teniendo en cuenta que, como ya sabemos, la matriz T es de probabilidad y ergódica, a la luz del párrafo anterior podemos concluir que $\lambda = 1$ es el valor propio dominante de T , el cual admite además un vector propio asociado con todas sus componentes positivas. En efecto, puede comprobarse que el vector

$$v = \begin{pmatrix} 1.5 \\ 1 \\ 2 \end{pmatrix}$$

lo es. Biológicamente, las conclusiones que pueden extraerse de las informaciones anteriores son las siguientes:

- Una vez que el proceso de crecimiento de la población se ha estabilizado, las proporciones de la misma que se agrupan en torno a cada uno de los tres estados permanecerán constantes, es decir, ya no variarán en el tiempo.
- Aproximadamente el $\frac{1.5}{1.5+1+2} \times 100 = 33.33\%$ de la población corresponderá a largo plazo al sector A , el $\frac{1}{1.5+1+2} \times 100 = 22.22\%$ al sector B y el $\frac{2}{1.5+1+2} \times 100 = 44.44\%$ al sector C .

Clase 13. Algunas generalidades sobre los modelos de estado

Clase 14

Modelos genéticos I: la herencia autosómica

¿Sabes? No todos tus hijos tienen por qué ser asesinos. Según las teorías de Mendel sobre los genes y sus experimentos con guisantes, en realidad la cosa está bastante clara: solo uno de cada cuatro de tus hijos será un asesino, así que lo que debes hacer es tener solo tres hijos... No, puede que tampoco funcione: quizás el malo fuese el primero... Tendré que estudiarlo.

(Fragmento de un diálogo del filme *La cena de los acusados*, dirigido por W. S. van Dyke en 1934)

Con la siguiente familia de modelos matriciales analizamos desde una perspectiva matemática cómo se transmite un determinado carácter (no ligado al sexo) de una generación a la siguiente. Para ello partimos de la siguiente situación: en cada par de cromosomas homólogos consideramos los dos alelos referidos a un determinado carácter, a los que denotaremos A (dominante) y a (recesivo), de modo que entre ellos pueden producirse tres tipos de combinaciones diferentes (o pares alélicos): la homocigótica para el alelo A (a la que denotaremos AA), la homocigótica para el alelo a (denotada por aa) y la heterocigótica (a la que denotaremos Aa). En lo que sigue, asumiremos por simplicidad que cada uno de estos tres genotipos trae asociado un único fenotipo. Si a continuación planteamos todas las posibilidades de cruzamiento entre cada composición alélica, llegamos a seis configuraciones diferentes de progenie:

$$AA \times AA, \quad AA \times aa.$$

Las probabilidades (o proporciones referidas a la unidad) de que la descendencia asociada a cada uno de estos cruzamientos parentales sea del tipo AA , Aa o aa vienen descritas en la siguiente tabla:

Clase 14. Modelos genéticos I: la herencia autosómica

	$AA \times AA$					
AA	1	1/2	0	1/4	0	0
Aa	0	1/2	1	1/2	1/2	0
aa	0	0	0	1/4	1/2	1

Con esta información ya podemos construir la matriz de transición T asociada a un modelo de este tipo, que vendrá típicamente representado por un esquema discreto de la forma $P_{n+1} = TP_n$, donde el vector P_n recoge en cada una de sus componentes las respectivas proporciones de descendencia del tipo AA , Aa o aa . Nótese que todas las columnas de la tabla anterior suman 1, lo que viene a decirnos que cualquier matriz de transición extraída de dicha tabla será una matriz de probabilidad.

La tercera columna de la tabla responde a la llamada **primera ley de Mendel**, que estipula que *todos los descendientes de un cruzamiento de individuos homocigóticos distintos (AA y aa) son del tipo Aa* . Por su parte, en todas las demás columnas aparece reflejada la **segunda ley de Mendel**, que afirma que *los alelos parentales se separan durante la procreación y se recombinan aleatoriamente para configurar el genotipo de su descendencia*, de modo que si uno se fija, por ejemplo, en la cuarta columna, las conclusiones a las que se llega son: de cuatro recombinaciones posibles (a saber: AA , Aa , aA y aa), solo una corresponde a AA , luego su probabilidad de aparición es $\frac{1}{4}$; solo una corresponde asimismo a aa , por lo que su probabilidad de éxito es también igual a $\frac{1}{4}$; y dos corresponden al genotipo híbrido dominante-recesivo, luego la probabilidad de presencia de Aa en la primera generación es $= \frac{2}{4} = \frac{1}{2}$.

Concluimos presentando un ejemplo de modelado matemático referente a una herencia de tipo autosómico (cf. Ejercicio 8 de la Relación 2):

Una determinada planta puede presentar flores de uno de estos tres colores: azul (AA), verde (Aa) y amarillo (aa). Se considera el siguiente programa de polinización:

- (1) Las plantas de flores azules (AA) se fecundan con polen de flores amarillas (aa).
- (2) Las plantas de flores verdes (Aa) se fecundan con polen de flores verdes (Aa).
- (3) Las plantas de flores amarillas (aa) se fecundan con polen de flores azules (AA).

Calcularemos en primer lugar la matriz de transición asociada a este diseño genético. Para ello solo hay que tener en cuenta que los únicos tres

tipos de cruzamiento que nos interesan son $AA \times aa$ (como se describe en (1)), $Aa \times Aa$ (como se describe en (2)), y $aa \times AA$ (como se describe en (3) ¹). Es decir: las columnas tercera, cuarta y nuevamente tercera (por ese orden) de la tabla anterior, las cuales dan lugar a la siguiente matriz de transición:

$$T = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{4} & 0 \\ 1 & \frac{1}{2} & 1 \\ 0 & \frac{1}{4} & 0 \end{pmatrix}.$$

Es evidente que T es una matriz de probabilidad y muy fácil comprobar que además es ergódica, lo que implica que $\lambda = 1$ es su valor propio dominante. Entonces, si denotáramos

- x_n = proporción de flores azules (AA) en la n -ésima observación,
- y_n = proporción de flores verdes (Aa) en la n -ésima observación,
- z_n = proporción de flores amarillas (aa) en la n -ésima observación,

se tendría que el sistema de ecuaciones a resolver para calcular el vector de proporciones del modelo (es decir, cualquiera de los vectores propios dominantes) habría de ser el siguiente:

$$\begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{4} & 0 \\ 1 & \frac{1}{2} & 1 \\ 0 & \frac{1}{4} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

o, equivalentemente,

$$\begin{aligned} \frac{1}{4}y &= x, \\ x + \frac{1}{2}y + z &= y, \\ \frac{1}{4}y &= z, \end{aligned}$$

cuyas infinitas soluciones² vienen descritas en términos de un parámetro $\lambda \in \mathbb{R}$:

$$x = \lambda, \quad y = 4\lambda, \quad z = \lambda.$$

Basta entonces con elegir un valor cualquiera de λ distinto de cero (por ejemplo, $\lambda = 1$) para obtener una representación de la familia de vectores

¹En realidad, se trata del mismo caso descrito en (1)

²No podía ser de otra manera tratándose del cálculo de vectores propios

Clase 14. Modelos genéticos I: la herencia autosómica

propios dominantes de nuestro modelo:³

$$v = \begin{pmatrix} 1 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix},$$

luego la proporción de flores azules a largo plazo será aproximadamente del $\frac{1}{6} \times 100 = 16.67\%$, la de verdes del $\frac{4}{6} \times 100 = 66.67\%$ y la de amarillas del $\frac{1}{6} \times 100 = 16.67\%$.

³Recuérdese que cualquiera de ellos contiene la misma información biológica

Clase 15

Modelos genéticos II: la herencia ligada al sexo y la deriva genética

–[...] Trabajando en la misma ciudad estaba escrito que algún día os teníais que cruzar. Lo raro es que en tanto tiempo no haya pasado antes.

–Sí, lo que me faltaba, resulta que ahora tengo que dar gracias al azar porque ha tenido a bien que no me lo haya tropezado hasta ahora.

–Piénsalo, sólo con hacer un cálculo de probabilidades...

–Déjalo, ¿sabes qué te digo?, ¡que me cago en las probabilidades! [...]

(Fragmento de la novela *Y punto.*, de Mercedes Castro)

El objetivo de esta lección es rastrear a través de modelos matemáticos de índole matricial la herencia de un determinado carácter vinculado con el cromosoma X. En este caso la información genética que entra en juego es la referente a los alelos X^A , X^a e Y (este último solamente en el caso del varón). Entre ellos pueden producirse tres tipos de combinaciones distintas: la homocigótica para el alelo X^A (a la que denotaremos $X^A X^A$), la homocigótica para el alelo X^a (denotada por $X^a X^a$) y las tres combinaciones heterocigóticas (a las que denotaremos $X^A X^a$ para el caso de la hembra y $X^A Y$, $X^a Y$ para el caso del varón). Si a continuación planteamos todas las posibilidades de cruzamiento entre cada composición alélica, llegamos a seis configuraciones diferentes de progenie (para nombrarlas se han empleado letras minúsculas dobles que hacen referencia al carácter dominante (d), recesivo (r) o cruzado (c) de los correspondientes genes del cromosoma X):

$$\begin{aligned} dd &= X^A X^A \times X^A Y, & dr &= X^A X^A \times X^a Y, & cd &= X^A X^a \times X^A Y, \\ cr &= X^A X^a \times X^a Y, & rd &= X^a X^a \times X^A Y, & rr &= X^a X^a \times X^a Y. \end{aligned}$$

Clase 15. Modelos genéticos II: la herencia ligada al sexo y la deriva genética

Las probabilidades (o proporciones referidas a la unidad) de que la descendencia asociada a cada uno de estos cruzamientos parentales sea del tipo X^AY o X^aY (caso de tratarse de crías varones) o bien X^AX^A , X^AX^a o X^aX^a (caso de tratarse de crías hembras) vienen descritas en la siguiente tabla:

	dd	dr	cd	cr	rd	rr
X^AY	1	1	1/2	1/2	0	0
X^aY	0	0	1/2	1/2	1	1
X^AX^A	1	0	1/2	0	0	0
X^AX^a	0	1	1/2	1/2	1	0
X^aX^a	0	0	0	1/2	0	1

Las dos primeras filas contemplan las probabilidades de vástago varón asociadas a la descendencia de una pareja de progenitores de cualquiera de las seis clases arriba indicadas. Por su parte, las tres últimas filas representan las probabilidades análogas para los vástagos hembra. Es evidente que, por separado, ambas submatrices están configuradas por columnas cuyos coeficientes suman siempre 1.

Como en el caso de la herencia autosómica (cf. *Clase 14*), un modelo de este tipo vendrá típicamente representado por un esquema discreto de la forma $P_{n+1} = TP_n$, donde el vector P_n recogerá en cada una de sus componentes las respectivas proporciones de cruzamientos del tipo dd , dr , cd , cr , rd o rr en cada generación.

Estudiaremos dos experimentos de naturaleza distinta que ilustran el funcionamiento de estos modelos de transmisión genética. El primero de ellos recibe el nombre de **cruzamiento y deriva genética** y consiste en lo siguiente: (1) se elige al azar una pareja cualquiera de progenitores de entre las seis posibilidades de cruzamiento ya conocidas; (2) se elige luego, de entre su descendencia, un varón y una hembra al azar y se vuelven a cruzar; (3) este proceso se repite sucesivamente de generación en generación. Se trata de descubrir qué tipo de patrón de comportamiento prevalecerá a largo plazo.

Desde una perspectiva matemática, sabemos que hablar de comportamientos a largo plazo equivale a estudiar el valor propio y el vector propio dominantes. En este caso, como estamos interesados en el reparto proporcional de cada tipo de cruces con el transcurso de las generaciones, tendremos que hacernos cargo del cálculo del vector de proporciones de la correspondiente matriz de transición, que en nuestro caso viene dada por

$$T = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{4} & 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Veamos por qué. Para ello elegiremos un coeficiente cualquiera de la matriz e intentaremos comprender qué significa el número que este representa. El significado de cualquier otro coeficiente será completamente análogo. Tomemos, por ejemplo, el elemento matricial que ocupa la posición (3,4) (es decir, fila 3 y columna 4), que en nuestro caso es $\frac{1}{4}$. Por pertenecer a la fila 3, y dado que la ecuación matricial con la que estamos trabajando es de la forma $P_{n+1} = TP_n$ con

$$P_n = \begin{pmatrix} (dd)_n \\ (dr)_n \\ (cd)_n \\ (cr)_n \\ (rd)_n \\ (rr)_n \end{pmatrix},$$

donde

$(\cdot)_n$ = proporción de cruzamientos del tipo (\cdot) en la n -ésima generación,¹

se tiene que la ecuación en la que participa dicho coeficiente es la siguiente:

$$(cd)_{n+1} = 0 \cdot (dd)_n + 1 \cdot (dr)_n + \frac{1}{4} \cdot (cd)_n + \frac{1}{4} \cdot (cr)_n + 0 \cdot (rd)_n + 0 \cdot (rr)_n.$$

En particular, se trata del coeficiente que acompaña a $(cr)_n$ en el segundo miembro. Eso quiere decir que es $\frac{1}{4}$ la probabilidad de que un cruzamiento de tipo cr en la n -ésima generación dé lugar a uno de tipo cd en la generación siguiente. Y eso, ¿cómo lo sabemos? La respuesta es que basta con mirar la tabla anterior con *buenos ojos*. En efecto, es suficiente con fijarnos en la columna correspondiente a cr , que es la pareja progenitora de partida, y quedarnos con la probabilidad de que entre su descendencia haya un vástago hembra con genotipo $X^A X^a$ y otro varón con genotipo $X^A Y$ (que

¹Sustitúyase el punto en esta expresión por cualquiera de los posibles emparejamientos: dd, dr, cd, cr, rd o rr

Clase 15. Modelos genéticos II: la herencia ligada al sexo y la deriva genética

son los que configuran una pareja del tipo cd). En este caso las probabilidades respectivas son $\frac{1}{2}$ y $\frac{1}{2}$, luego la probabilidad de cruzamiento entre ambos ($X^A X^a \times X^A Y$) será $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. El razonamiento es, como se convino anteriormente, análogo a la hora de calcular cualquiera de los otros coeficientes de la matriz T .

Lo primero que hemos de observar es que T es una matriz de probabilidad que no es ergódica.² Esto hace que no podamos garantizar que $\lambda = 1$ sea el valor propio estrictamente dominante. Si uno se entretiene en calcular los valores propios de esta matriz (o, como yo, utiliza un ordenador), se obtiene la siguiente lista:

$\{1., 1., 0.809017, -0.5, 0.5, -0.309017\}$.

Lo que puede comprobarse sin dificultad es que el valor propio dominante es 1, pero comparte dominancia con él mismo porque aparece dos veces en la lista de valores propios. De hecho, la relación de orden entre ellos es la siguiente:

$$|1| = |1| > |0.809017| > |0.5| = |-0.5| > |-0.309017|.$$

Si aplicamos ahora el método de las potencias para aproximar un vector propio dominante (es decir, uno de los asociados al valor propio $\lambda = 1$), partiendo por ejemplo del vector

$$v_0 = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.5 \\ 0.5 \\ 0.5 \\ 0.5 \\ 0.5 \end{pmatrix},$$

al cabo de 60 iteraciones del método se obtiene un vector v_{60} con las siguientes componentes:³

$\{1.499996820479682, 7.505829308783636 \cdot 10^{-7},$
 $2.4289373870734106 \cdot 10^{-6}, 2.4289373870734106 \cdot 10^{-6},$
 $7.505829308783636 \cdot 10^{-7}, 1.499996820479682\}$.

²Nótese que el *árbol de ergodicidad* falla ya con el primer grupo, dd , del que no puede obtenerse otro distinto a él en ninguna de las *ramificaciones*

³En esta notación, el asterisco representa la multiplicación usual y el ángulo la correspondiente potencia de 10

Siendo así, si nos conformásemos con una aproximación decimal a la milésima (redondeo a la tercera cifra decimal) obtendríamos la siguiente aproximación al vector propio dominante:

$$v_{60} = \begin{pmatrix} 1.5 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1.5 \end{pmatrix},$$

que nos informa de que, a largo plazo, los únicos posibles cruzamientos que podrán darse serán los del tipo *dd* o *rr*. Con respecto a todos los casos analizados anteriormente en los que se ha calculado el vector de proporciones del modelo, este es peculiar en dos aspectos, ambos relacionados con el hecho de que $\lambda = 1$ no es *estrictamente* dominante (pues *comparte dominancia con él mismo*, como se vio anteriormente):

- (1) Aparecen ceros entre sus componentes, es decir, grupos de población que se extinguen durante el experimento.
- (2) No todos los vectores propios asociados al valor propio $\lambda = 1$ son proporcionales entre sí, luego no podemos extraer uno cualquiera (de los infinitos que hay) que represente de modo único las proporciones de cada grupo poblacional a largo plazo. La razón es que en nuestro caso hacen falta dos parámetros para describir los infinitos vectores propios dominantes:

$$v = \begin{pmatrix} \alpha \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ \beta \end{pmatrix}, \quad \alpha, \beta \in \mathbb{R}.$$

Lo único que, por tanto, podemos afirmar con seguridad es que los cuatro grupos intermedios desaparecen en el proceso de deriva genética.

Clase 15. Modelos genéticos II: la herencia ligada al sexo y la deriva genética

Clase 16

Modelos genéticos III: la deriva genética aplicada a la transmisión de algunas enfermedades

Dígame lo que significa realmente una ROD-2, doctor Cheever. Enséñeles matemáticas [...] El día 1 lo tenían 2 personas, y luego 4, y luego 16... Y cree que lo tiene controlado, pero luego 256, y luego 65000, y se ve completamente desbordado... En 30 pasos hay mil millones de enfermos... 3 meses... Es un cálculo que se puede hacer en una servilleta.

(Fragmento de un diálogo del filme *Contagio*, dirigido por Steven Soderbergh en 2011)

Como estudiamos en la lección anterior, las posibilidades de cruzamiento parental cuando uno indaga en la herencia genética ligada al sexo conducen a seis configuraciones diferentes de progenie:

$$\begin{aligned} dd &= X^A X^A \times X^A Y, & dr &= X^A X^A \times X^a Y, & cd &= X^A X^a \times X^A Y, \\ cr &= X^A X^a \times X^a Y, & rd &= X^a X^a \times X^A Y, & rr &= X^a X^a \times X^a Y, \end{aligned}$$

cuyas probabilidades de descendencia (en el sentido del sexo de sus crías) venían recogidas en la siguiente tabla:

	dd	dr	cd	cr	rd	rr
$X^A Y$	1	1	1/2	1/2	0	0
$X^a Y$	0	0	1/2	1/2	1	1
$X^A X^A$	1	0	1/2	0	0	0
$X^A X^a$	0	1	1/2	1/2	1	0
$X^a X^a$	0	0	0	1/2	0	1

Clase 16. Modelos genéticos III: la deriva genética aplicada a la transmisión de algunas enfermedades

Según analizamos también en el documento *Clase 15*, un argumento matemático *a largo plazo* basado en el cálculo del vector propio dominante (o de proporciones) nos permitía garantizar que los cuatro grupos intermedios desaparecen en el proceso de deriva genética, permaneciendo únicamente las parejas progenitoras del tipo *dd* y *rr*.

En el experimento que nos proponemos abordar a continuación supondremos que la transmisión de una determinada enfermedad está exclusivamente ligada al alelo X^a , lo que permite una división de la población en varones o hembras sanos (X^AY o X^AX^A , respectivamente), varones o hembras enfermos (X^aY o X^aX^a , respectivamente) o bien hembras portadoras de la enfermedad (el caso de X^AX^a). Supondremos también que la transmisión de dicha enfermedad está limitada por la restricción que supone el hecho de que las hembras enfermas X^aX^a no tengan descendencia. Esto pasa no solamente por obviar las dos últimas columnas de la tabla anterior, sino también la última fila. En efecto, si uno eliminara las dos últimas columnas y retuviera la última fila, estaría admitiendo que aún pueden nacer hembras enfermas que más tarde podrían reproducirse, lo cual contradice nuestra hipótesis previa. En consecuencia, la tabla anterior se transforma, a la luz de este ejemplo, en la siguiente:

	<i>dd</i>	<i>dr</i>	<i>cd</i>	<i>cr</i>
X^AY	1	1	1/2	1/2
X^aY	0	0	1/2	1/2
X^AX^A	1	0	1/2	0
X^AX^a	0	1	1/2	1

Nótese que al haber alterado la distribución total de la población (es decir, el reparto de posibles parejas para la procreación) hay que recalcular las probabilidades de descendencia, que también pueden verse alteradas. En nuestro caso, y dado que hemos de admitir que no nacen hembras enfermas (X^aX^a), la probabilidad de que de un cruzamiento *cr* nazca una cría portadora (X^aX^a) pasa de ser $\frac{1}{2}$ (fila 4 y columna 4 en la tabla original) a ser 1.

En este caso la matriz de transición viene dada por

$$T = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \frac{1}{4} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{4} & 0 \\ 0 & 1 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} \\ 0 & 0 & \frac{1}{4} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}.$$

Clase 16. Modelos genéticos III: la deriva genética aplicada a la transmisión de algunas enfermedades

Lo primero que hemos de observar es que T es una matriz de probabilidad que no es ergódica.¹ Esto hace que no podamos garantizar *a priori* que $\lambda = 1$ sea el valor propio dominante de T . Sin embargo, *a posteriori* puede comprobarse que lo es. De hecho, el cálculo de los valores propios de T nos arroja el siguiente resultado:

{1, 0.872322, -0.444614, 0.322292}.

Si aplicamos ahora el método de las potencias para aproximar un vector propio dominante, partiendo por ejemplo del vector

$$v_0 = \begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.5 \\ 0.5 \\ 0.5 \end{pmatrix},$$

al cabo de 60 iteraciones del método llegaríamos a un vector (v_{60}) que tiene las siguientes componentes:²

{1.99958, 0.0000618341, 0.000215757, 0.000144873}.

Si nos conformáramos con una precisión de redondeo a la milésima, obtendríamos, por consiguiente, la siguiente aproximación al vector propio dominante:

$$v_{60} = \begin{pmatrix} 2 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

que nos informa de que, a largo plazo, los únicos posibles cruzamientos que podrán darse serán los del tipo *dd*, esto es, varones y hembras sanos.³

¹Nótese que el *árbol de ergodicidad* falla ya con el primer grupo (*dd*), del que no puede obtenerse otro distinto a él en ninguna de las sucesivas *ramificaciones*

²Recuérdese que el asterisco representa la multiplicación usual y el ángulo la correspondiente potencia de 10

³Obsérvese que incluso los cruzamientos con hembras portadoras de la enfermedad se extinguen a lo largo del proceso de deriva genética

Clase 16. Modelos genéticos III: la deriva genética aplicada a la transmisión de algunas enfermedades

Clase 17

Ecuaciones diferenciales: formulación, concepto de solución y problema de valores iniciales

La ciencia de las matemáticas no trata simplemente de cifras y diseños geométricos [...] una ciencia más importante para la vida que la comida y la bebida [...] una ciencia sin la cual no podría haber música ni poesía ni arte [...] El vuelo del pájaro, el salto del salmón, el ritmo de la danza... todo es matemática.

(Fragmento de un diálogo del filme *Siempre Eva*, dirigido por Tay Garnett en 1937)

Supongamos que la función $P(t)$ explicara el crecimiento de una determinada población a lo largo del tiempo (es decir, que t representara un instante de tiempo en las unidades convenidas y $P(t)$ el tamaño que la población alcanza en dicho instante). Una forma conceptualmente distinta¹ de describir la evolución temporal de la población es la determinada por una **ecuación diferencial**, que relaciona matemáticamente la función incógnita $P(t)$ con su derivada (que recordemos tiene el significado de *ritmo de cambio* o *velocidad de cambio* de la población) y en nuestro ámbito respon-

¹A la estudiada hasta el momento, basada como es sabido en los modelos en diferencias

de a la siguiente formulación general:²

$$P'(t) = f(P(t)). \quad (17.1)$$

Una primera diferencia esencial con respecto a las ecuaciones en diferencias es la que concierne al **concepto de solución** en cada uno de los casos. Recordemos que una solución de una ecuación en diferencias era una **lista infinita de números**, mientras que ahora una solución de (17.1) será una **función $P(t)$ dependiente del tiempo**. De hecho, resolver la ecuación (17.1) consiste en

encontrar todas las funciones P que satisfacen la propiedad de que su derivada coincide con la evaluación $f(P)$.

Por otra parte, cabe también señalar que –contrario a las soluciones de una ecuación en diferencias, las cuales solo arrojan recuentos **transcurrido el correspondiente periodo interobservacional**– las soluciones de una ecuación diferencial son **evaluables en cualquier instante de tiempo intermedio**, de modo que pueden utilizarse para predecir el tamaño de la población en cualquier momento en que estemos interesados en hacerlo. Analicemos algunos ejemplos sencillos:

- Si elegimos $f(P) = 0$, entonces la ecuación diferencial (17.1) pasaría a escribirse $P'(t) = 0$ y sus soluciones serían todas aquellas funciones cuya derivada es igual a cero, es decir, todas las funciones constantes. Por consiguiente, un primer dato a considerar es que en este caso la ecuación tiene infinitas soluciones: $P(t) = A$, cualquiera que sea el valor que adopte la constante A .
- Si elegimos ahora $f(P) = P$, entonces nos encontramos con la ecuación diferencial $P'(t) = P(t)$ o, equivalentemente, con el desafío de encontrar todas aquellas funciones cuya derivada coincide con ellas mismas. Dos soluciones son fácilmente detectables: $P(t) = 0$ y $P(t) = e^t$. Sin embargo, no son las únicas. En efecto, todas las funciones de la forma $P(t) = Ae^t$, con $A \in \mathbb{R}$ cualquiera, son también

²Esto no quiere decir que todas las ecuaciones diferenciales respondan a este esquema, pero sí aquellas en las que estaremos interesados. Por poner un ejemplo simple, $P'(t) = tP(t)$ es también una ecuación diferencial, pues relaciona la función incógnita $P(t)$ con su derivada, a pesar de que el segundo miembro no sea una función que dependa exclusivamente de $P(t)$, sino de $P(t)$ y de t separadamente: $f(P(t), t) = tP(t)$. No obstante, en este curso nos centraremos exclusivamente en aquellas ecuaciones diferenciales que pueden escribirse de la forma $P'(t) = f(P(t))$, las cuales reciben el nombre de *ecuaciones diferenciales autónomas*

Clase 17. Ecuaciones diferenciales: formulación, concepto de solución y problema de valores iniciales

soluciones. Para verificarlo basta con comprobar que ellas y sus derivadas coinciden cualquiera que sea el valor de A , lo cual es tarea simple toda vez que, al derivar, se obtiene $P'(t) = (Ae^t)' = Ae^t = P(t)$. Por consiguiente, volvemos a encontrarnos con infinitas soluciones.

De hecho, esto es lo que ocurrirá cualquiera que sea la ecuación diferencial a que nos enfrentemos, lo cual da lugar al siguiente problema de índole práctica:

Si lo que pretendemos con una ecuación diferencial es modelar el comportamiento evolutivo de una determinada población, ¿cuál de sus infinitas soluciones será la que represente dicho comportamiento? ¿Con qué criterio preferiremos una de ellas frente a todas las demás?

Lo que parece evidente es que dicho comportamiento no puede venir descrito de infinitas maneras distintas. Al fin y al cabo, lo mismo sucedía con los modelos en diferencias: si uno pretendía asegurar la unicidad de solución, tenía que prescribir previamente el tamaño inicial de la población. Ahora ocurre algo similar. Es imprescindible postular una condición adicional a la propia ecuación diferencial para seleccionar la única solución de la misma capaz de describir la evolución de nuestra población. Esta recibe el nombre de **condición inicial** y, junto con la ecuación diferencial, genera lo que se llama un **problema de valores iniciales**. De modo que podemos afirmar que una ecuación diferencial tiene siempre infinitas soluciones, mientras que un problema de valores iniciales admite una única solución.

Por ejemplo: consideremos la ecuación diferencial³ $2P' + P = 0$ y comprobemos que la función $P(t) = e^{-t/2}$ es una de sus soluciones.⁴ Bastará con calcular $P' = (e^{-t/2})' = -\frac{1}{2}e^{-t/2}$ y sustituir ambas expresiones, P y P' , en la expresión $2P' + P$ para comprobar que el resultado, tal como dicta la ecuación, es cero.⁵ En efecto:

$$2P' + P = 2 \left(-\frac{1}{2}e^{-t/2} \right) + e^{-t/2} = 0.$$

³En adelante, aunque no quede explícitamente reflejado en la escritura de la ecuación, asumiremos inmediatamente que P es una función dependiente del tiempo: $P(t)$, luego P' será asimismo $P'(t)$. Por otra parte y para que nadie se lleve a engaños, aunque no lo aparente, la ecuación $2P' + P = 0$ responderá al esquema general descrito en (17.1) en cuanto despejemos P' para obtener $P' = -P/2$, luego el segundo miembro de la ecuación en cuestión es aquel que viene determinado por la función $f(P) = -P/2$

⁴Digo bien: *una de sus soluciones*, pues ya sabemos que tiene infinitas

⁵De no ser así, tendríamos que concluir que P no es una solución de nuestra ecuación diferencial

Clase 17. Ecuaciones diferenciales: formulación, concepto de solución y problema de valores iniciales

No satisfechos aún y teniendo en consideración que nuestra ecuación ha de tener –como se convino anteriormente– infinitas soluciones, comprobemos que todas las funciones de la forma

$$P(t) = Ae^{-t/2}, \quad A \in \mathbb{R}, \quad (17.2)$$

lo son. En efecto:

$$2P' + P = 2 \left(-\frac{A}{2}e^{-t/2} \right) + Ae^{-t/2} = 0.$$

Imaginemos finalmente que el tamaño inicial (es decir, en tiempo $t = 0$) de nuestra población fuese de tres (mil) individuos. ¿Cuál sería entonces la única solución, de entre todas las representadas en (17.2), capaz de describir la evolución de la misma? El planteamiento es sencillo: se trata de extraer de (17.2) la **única** función compatible con la condición $P(0) = 3$. En este caso, en conformidad con (17.2) se ha de cumplir lo siguiente:

$$3 = P(0) = Ae^0 = A,$$

luego ha de ser $A = 3$ y, por tanto, la única solución a nuestro problema es la función $P(t) = 3e^{-t/2}$.

Nótese que una condición inicial no supone estrictamente tener que prescribir el tamaño de la población en el instante $t = 0$. Bastaría con *decirle a la ecuación diferencial* cuál es el tamaño de la población en un instante de tiempo cualquiera. Por poner un ejemplo, si en vez de $P(0) = 3$ se dispusiera de la información $P(2) = 3$, el proceso de aislamiento de una única solución de entre todas las contempladas en la familia (17.2) sería exactamente el mismo:

$$3 = P(2) = Ae^{-1},$$

luego habría de ser $A = 3e$ y, por tanto, la función $P(t) = 3e^{1-t/2}$ es ahora la única solución de nuestro problema.⁶

⁶A la luz de esta solución, ¿serías capaz de describir cómo se comportará dicha población a largo plazo?

Clase 18

Hacia un estudio cualitativo de la ecuación diferencial autónoma: puntos de equilibrio, estabilidad, crecimiento e inflexión

X asiste alguna tarde a las clases de ecuaciones diferenciales de su novia, Y. En principio parece que X desborda amor por Y, y que la quiere acompañar hasta en las aburridas derivadas laplacianas.

(Fragmento del cuento *Cuerpo docente*, incluido en *Cuentos de X, Y y Z*, de F. M.)

En la mayor parte de las ocasiones, pretender dar una expresión explícita de las soluciones de una ecuación diferencial $P' = f(P)$ es tarea harto complicada cuando no imposible. Por ello es importante disponer de una *caja de herramientas bien equipada* para enfrentarnos a tal tipo de inconvenientes. El planteamiento principal es el siguiente:

Dado que es la solución de nuestra ecuación diferencial, $P(t)$, la que ha de explicar cómo es el comportamiento de la población bajo estudio, ¿qué sucede cuando el cálculo de la misma no es viable? ¿Hemos de arrojar la toalla y cambiar de modelo o, por el contrario, nos queda aún algo por decir sobre la dinámica que dicha población exhibe?

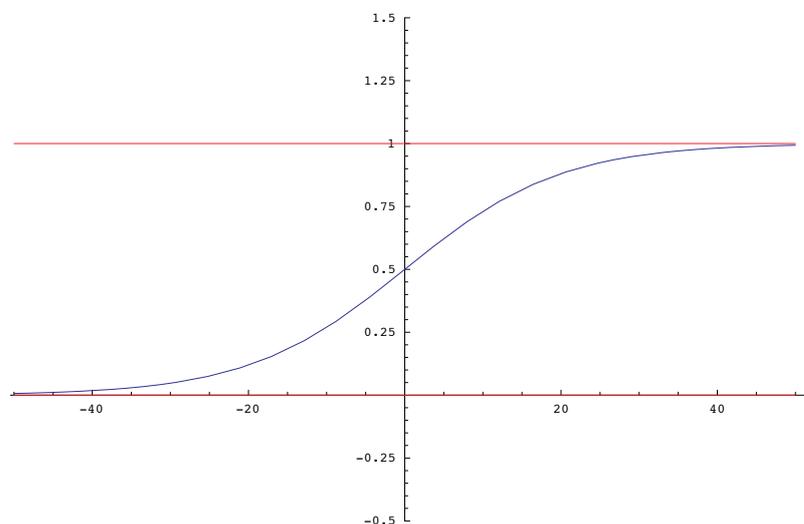
La respuesta, por extraña que pueda parecer, es que aún podemos exprimir la ecuación para extraerle mucho más jugo del *a priori* sospechable (y ello, insisto, sin llegar nunca a conocer cuál es la expresión explícita de la solución). El objetivo de esta lección es aprender a hacerlo. Para ello seguiremos un programa sistemático que consta de las siguientes etapas:

Clase 18. Hacia un estudio cualitativo de la ecuación diferencial autónoma: puntos de equilibrio, estabilidad, crecimiento e inflexión

- ETAPA 1: Cálculo de los **puntos de equilibrio** de la ecuación diferencial. El concepto de punto de equilibrio es, en este nuevo ambiente, exactamente el mismo que para el caso de las ecuaciones en diferencias. Dicho de otro modo, se trata de encontrar las **soluciones constantes** de $P' = f(P)$. Tratándose de soluciones constantes (que en este caso son funciones constantes y no listas de números), habremos de imponer que tengan derivada nula; luego habrá de cumplirse que $P' = 0$ o, equivalentemente, que $f(P) = 0$.¹

Si recuperamos los dos ejemplos manejados en la lección anterior, se tiene que para $P' = P$ el único punto de equilibrio es $P = 0$, mientras que para la ecuación $P' = 0$ todos los puntos son de equilibrio (puesto que todas sus soluciones son constantes). Gráficamente, los puntos de equilibrio (como funciones constantes que son) vienen representados por líneas rectas paralelas al eje de abscisas (en el que se mide el tiempo).

Supondremos (para lo que viene a continuación) que la ecuación diferencial abstracta que nos traemos entre manos, $P'(t) = f(P(t))$, tiene dos puntos de equilibrio, por ejemplo $P = 0$ y $P = 1$ (como en el gráfico de abajo).



- ETAPA 2: Estudio del **crecimiento** de las soluciones. Es bien sabido que el crecimiento o decrecimiento de una función viene determi-

¹Nótese la discrepancia con el caso de las ecuaciones en diferencias, para las que era necesario resolver la ecuación $f(P) = P$ si uno aspiraba a conocer sus soluciones constantes

Clase 18. Hacia un estudio cualitativo de la ecuación diferencial autónoma: puntos de equilibrio, estabilidad, crecimiento e inflexión

nado por el signo de su derivada. En nuestro caso disponemos de entrada de la expresión de $P'(t)$ a través de la propia ecuación diferencial: $P'(t) = f(P(t))$.

Si nos fijamos en el gráfico anterior, los dos puntos de equilibrio dividen el plano en tres regiones claramente diferenciadas: la que se extiende por encima de $P = 1$ (a la que podemos llamar R_1), la comprendida entre ambos puntos de equilibrio (a la que denotaremos R_2) y, por último, la correspondiente a valores negativos de P (R_3). En el interior de cualquiera de estas tres regiones P' no puede cambiar de signo; esto significa que bastará con evaluar P' (es decir, $f(P)$) en un punto P cualquiera de la región que estemos analizando para conocer cuál será su signo en toda la región. La razón es la siguiente: si P' cambiase el signo en el interior de una de las regiones (imagina que pasara de ser positiva a ser negativa), debería existir algún punto (interior a la región) en que tomase el valor cero (en caso contrario tendríamos que admitir que da un salto para pasar de los valores positivos a los negativos, circunstancia que debemos excluir de nuestro estudio). Pero ya sabíamos que los dos únicos valores de P para los que P' es igual a cero son $P = 0$ y $P = 1$, que no son interiores a ninguna de las regiones. Luego no puede suceder que haya un cambio de signo de P' una vez que estemos situados en una cualquiera de las tres regiones.

En el ejemplo anterior, $P' = P$, había un único punto de equilibrio ($P = 0$), luego el plano queda dividido en dos regiones (el semiplano formado por los valores positivos de P y el formado por los negativos, a los que podemos denominar R_+ y R_- , respectivamente). Para averiguar el signo de P' en R_+ basta con evaluar el segundo miembro en un punto cualquiera de dicha región, por ejemplo en $P = 1$, de donde se obtiene $f(1) = 1 > 0$, luego P ha de ser creciente en R_+ . Por el contrario, si elegimos ahora un punto arbitrario de R_- , por ejemplo $P = -1$, resulta que $f(-1) = -1 < 0$, luego P ha de ser decreciente en R_- .

- ETAPA 3: Estudio de la **concavidad** de la solución. En este caso es la segunda derivada de P la que dictará su comportamiento, a la cual podemos acceder sin pasar por el conocimiento previo de P . En efecto, bastará con derivar la ecuación diferencial haciendo uso de la llamada **regla de la cadena**:

$$[f(g(t))]' = f'(g(t))g'(t).$$

José Luis López

Clase 18. Hacia un estudio cualitativo de la ecuación diferencial autónoma: puntos de equilibrio, estabilidad, crecimiento e inflexión

Obtenemos entonces la siguiente expresión para P'' :

$$P'' = (P')' = (f(P))' \stackrel{\text{r.cadena}}{=} f'(P)P' = f'(P)f(P),$$

que únicamente se anula cuando $f'(P) = 0$ o bien cuando $f(P) = 0$. La segunda opción nos devuelve inmediatamente a los puntos de equilibrio de la ecuación diferencial (ya conocidos en virtud de la ETAPA 1), mientras que las soluciones de $f'(P) = 0$ son las funciones candidatas a constituir un **nivel de inflexión** para nuestra solución. Para el ejemplo $P' = P$ se tiene que $P'' = P' = P$, que solo se anula en el punto de equilibrio $P = 0$ (y no en un punto interior a ninguna de las regiones). Por tanto, sus soluciones no tienen niveles de inflexión.

El razonamiento que incumbe al eventual cambio signo de P'' es análogo a la discusión llevada a cabo para el signo de P' en la ETAPA 2. Es decir, no hay cambio de signo posible dentro de una misma región,² luego bastará con evaluar P'' en solo un punto elegido arbitrariamente en cada una de las regiones.

Recuperemos el ejemplo abstracto $P' = f(P)$ para el que hemos supuesto que los puntos de equilibrio son $P = 0$ y $P = 1$, y supongamos ahora que el tamaño inicial de nuestra población fuera $P(0) = \frac{1}{2}$. Claramente, esto nos sitúa en la región R_2 (recuérdese: la delimitada por los dos puntos de equilibrio, $P = 0$ y $P = 1$). Admitamos también que en esa región el signo de P' fuese positivo. En ese caso nos encontraríamos con una gráfica como la de la figura anterior. Obsérvese el hecho crucial de que la (única) solución que en el instante inicial adopta el valor $\frac{1}{2}$, además de ser siempre creciente (porque estamos suponiendo P' positiva en R_2) tiene a los puntos de equilibrio como límites asintóticos por ambos lados. Es decir, en cierto modo nuestra solución $P(t)$ *conecta asintóticamente* el equilibrio inferior con el equilibrio superior. La razón de que $P(t)$ no pueda atravesar ninguno de los dos puntos de equilibrio estriba en el hecho de que, de hacerlo, se violaría la propiedad de unicidad del correspondiente problema de valores iniciales. Por ejemplo: supón que $P(t)$ y $P = 1$ se cortaran en un determinado instante t_0 . En ese caso, si planteásemos el problema de valores iniciales asociado al punto de corte,

$$\begin{cases} P'(t) = f(P(t)) \\ P(t_0) = 1 \end{cases},$$

²Nótese que las distintas regiones son, en este caso, las delimitadas por los niveles de inflexión previamente calculados; o, en su defecto, cualquier otro punto en que se anule la segunda derivada (en el ejemplo anterior, el punto de equilibrio $P = 0$)

Clase 18. Hacia un estudio cualitativo de la ecuación diferencial autónoma: puntos de equilibrio, estabilidad, crecimiento e inflexión

este tendría al menos dos soluciones distintas: $P(t)$ (la curva azul en la gráfica anterior) y $P = 1$ (la línea roja de la parte superior). Un argumento análogo es válido para el caso en que $P(t)$ cortase al otro punto de equilibrio. Por tanto, los puntos de equilibrio actúan siempre como asíntotas horizontales del resto de soluciones.

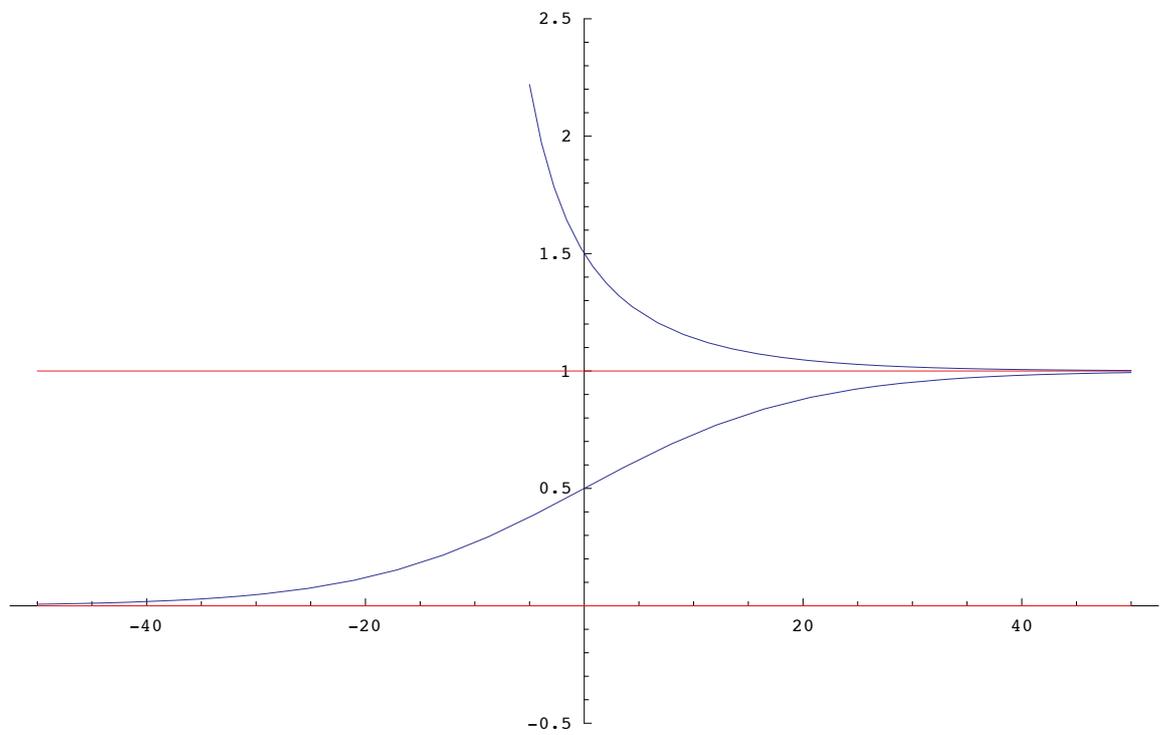
Observemos por último que, si nos atenemos a lo que puede vislumbrarse en la figura anterior, habría de ser $f'(1/2) = 0$ (pues la solución alcanza claramente el nivel de inflexión en $P = 0.5$) y, por consiguiente,

$$f'(P)f(P) > 0 \text{ para valores de } P < 1/2 \Rightarrow P \text{ cóncava hacia arriba,}$$
$$f'(P)f(P) < 0 \text{ para valores de } P > 1/2 \Rightarrow P \text{ cóncava hacia abajo.}$$

- ETAPA 4: El concepto de **estabilidad de los puntos de equilibrio** se hereda directamente del estudiado para los modelos en diferencias. De ese modo, según la gráfica anterior ya podríamos afirmar que el punto de equilibrio $P = 0$ es inestable (es suficiente con que repela a las soluciones que se extienden a uno solo de los lados del equilibrio). El punto de equilibrio $P = 1$, en principio candidato a ser asintóticamente estable por atraer a las soluciones que se extienden bajo él, solo lo será con certeza cuando se compruebe que también atrae a las soluciones por arriba. Bastará entonces con mover de región la condición inicial: por ejemplo, cambiar $P(0) = 1$ (que corresponde a la región R_2) por $P(0) = 1.5$ (que está en R_1). En este caso, si fuera³ $f(1.5) < 0$ tendríamos que la correspondiente solución habría de ser decreciente –luego el esquema gráfico sería como en la figura siguiente–, por lo que ya podría garantizarse que $P = 1$ es un punto de equilibrio asintóticamente estable.

³Ya sabemos que valdría con evaluar f en cualquier punto de R_1 , no necesariamente en $P = 1.5$

Clase 18. Hacia un estudio cualitativo de la ecuación diferencial autónoma: puntos de equilibrio, estabilidad, crecimiento e inflexión



Clase 19

La ecuación diferencial de Malthus

No hay que olvidar que la inacción es un poderoso enemigo y que, como el apetito o el sexo, es de orden exponencial, o sea, que cuanto menos hace uno menos quiere hacer.

(Fragmento de la novela *Un estado del malestar*, de Joaquín Berges)

Como ya se anunció en lecciones anteriores, el paso del discreto al continuo (es decir, de los modelos en diferencias a los diferenciales) se apoya en una *correcta aproximación* de las diferencias entre observaciones consecutivas *próximamente entre sí* (es decir, $P_{n+1} - P_n$) por derivadas (es decir, $P'(t)$). Para ser precisos, es el cociente $(P_{n+1} - P_n)/\Delta t$ la magnitud aproximable por $P'(t)$, donde se ha denotado Δt la distancia temporal entre dos recuentos consecutivos. De este modo, si recordamos que la ley de Malthus discreta venía dada por

$$P_{n+1} - P_n = (f - m)P_n, \quad (19.1)$$

donde f y m eran las respectivas tasas (constantes) de fertilidad y mortalidad, es claro que, según la aproximación anterior, su ecuación homóloga en el caso continuo es la siguiente:

$$P'(t) = rP(t), \quad \text{con } r = \frac{f - m}{\Delta t},$$

sin más que dividir la ecuación (19.1) por Δt y aproximar $(P_{n+1} - P_n)/\Delta t \approx P'(t)$. Luego la **ecuación diferencial de Malthus** es la siguiente:

$$P'(t) = rP(t), \quad (19.2)$$

donde r es una constante típicamente positiva para poblaciones que no están condenadas a la extinción.¹ En este contexto, dado un modelo diferencial que rige el comportamiento de una determinada población, se define la **tasa de crecimiento** (denotémosla por [TC]) asociada a dicho modelo como el cociente entre las dos siguientes cantidades:²

$$[TC] = \frac{P'(t)}{P(t)}.$$

En el modelo de Malthus la tasa de crecimiento es claramente constante y coincide con r .³

Es indudable que lo más deseable cuando uno se enfrenta a un problema de valores iniciales es ser capaz de resolverlo, pues disponiendo de la solución uno puede predecir el tamaño de la población en cualquier instante de tiempo. Sin embargo, esto no siempre es posible. De hecho, solo es esperable poder hacerlo cuando la ecuación diferencial en cuestión sea suficientemente simple. La de Malthus es un buen ejemplo de ello. De hecho, todas sus soluciones⁴ son de la forma

$$P(t) = Ae^{rt}, \quad (19.3)$$

donde A es cualquier número real y r , como ya es sabido, la tasa de crecimiento malthusiano (cf. Tabla 2).

Por ejemplo: supongamos que el tamaño inicial de nuestra población fuese $P(0) = 1$ (en miles de individuos) y la tasa de crecimiento $r = 0.1$. En este caso, la única solución del problema de valores iniciales para la ecuación de Malthus es la que resulta de elegir A en la expresión (19.3) de modo que $P(0) = Ae^0 = 1$, esto es, $A = 1$. Dicho de otro modo, el único valor posible que puede adoptar el parámetro A para que en $t = 0$ el tamaño de la población sea igual a 1 es $A = 1$. Por tanto, la única solución de nuestro problema sería

$$P(t) = e^{0.1t}.$$

Con ella podemos predecir cualquier tamaño futuro. Por ejemplo: si el tiempo viniese medido en años, al cabo de una década el tamaño de la población sería igual a $P(10) = e = 2.71828$ (es decir, 2718 individuos aproximadamente).

¹Es decir, para las que $f > m$

²Nótese la analogía con el concepto homónimo en el ambiente discreto: $\alpha = \frac{P_{n+1} - P_n}{P_n}$

³Basta con despejar P'/P en la ecuación (19.2)

⁴Recuérdese que una ecuación diferencial tiene infinitas soluciones en tanto no se especifique una condición inicial

Este cálculo no habría sido posible de no haber dispuesto de una expresión explícita de la solución del correspondiente problema de valores iniciales. Sin embargo, es posible estudiar otro tipo de características cualitativas de la solución (y con ella de la población) aun sin disponer de la fórmula que la representa. Bastaría para ello con aplicar paso por paso la metodología introducida en la lección anterior (cf. Clase 18). En adelante supondremos que $r > 0$ (en caso contrario los razonamientos serían completamente análogos a los aquí expuestos).

- ETAPA 1: Cálculo de los **puntos de equilibrio** de la ecuación diferencial de Malthus. Se trata de encontrar todas sus soluciones constantes, esto es, aquellas cuya derivada es nula. Por tanto, ha de ser

$$P' = rP = 0 \Rightarrow P = 0,$$

de donde se desprende que la única solución constante de la ecuación de Malthus es $P(t) = 0$ para cualquier valor de t .

- ETAPA 2: Estudio del **crecimiento** de las soluciones. En nuestro caso, el único punto de equilibrio de la ecuación de Malthus ($P = 0$) divide el plano en dos regiones: los semiplanos R_+ (valores positivos de P) y R_- (valores negativos de P). Sabemos ya que en el interior de cada una de estas dos regiones la derivada no puede cambiar de signo, luego bastará con evaluar P' en un punto cualquiera de la región que estemos analizando para conocer cuál será su signo en toda la región.

Para averiguar el signo que adopta P' en R_+ basta con evaluar el segundo miembro en un punto cualquiera de dicha región, por ejemplo en $P = 1$, de donde se obtiene que $P' = r \cdot 1 = r > 0$, luego P ha de ser creciente en R_+ . Por el contrario, si elegimos ahora un punto arbitrario de R_- , por ejemplo $P = -1$, resulta que $P' = r \cdot (-1) = -r < 0$, luego P ha de ser decreciente en R_- .

- ETAPA 3: Estudio de la **concavidad** de las soluciones. La información la proporciona en este caso la segunda derivada de P . Para la ecuación de Malthus se obtiene la siguiente expresión de P'' :

$$P'' = (P')' = (rP)' = rP' = r(rP) = r^2P,$$

que únicamente se anula cuando $P = 0$. Esta (única) opción no nos conduce a ningún (candidato a) nivel de inflexión, pues no es otra cosa que el punto de equilibrio detectado en la ETAPA 1. Por tanto,

Clase 19. La ecuación diferencial de Malthus

las soluciones de la ecuación de Malthus no presentan niveles de inflexión.

Por otra parte, es claro que en R_+ se tiene (tomando, por ejemplo, $P = 1$) que $P'' = r^2 \cdot 1 = r^2 > 0$, luego las soluciones que *viven* en dicha región son siempre cóncavas hacia arriba; mientras que en R_- se tiene (tomando, por ejemplo, $P = -1$) que $P'' = r^2 \cdot (-1) = -r^2 < 0$, luego en R_- las soluciones son siempre cóncavas hacia abajo.

- ETAPA 4: En lo que concierne a la **estabilidad de los puntos de equilibrio** solo cabe decir que $P = 0$ es claramente inestable, pues repele a todas las demás soluciones en virtud de lo establecido en la ETAPA 2 (véase la figura de la página siguiente).

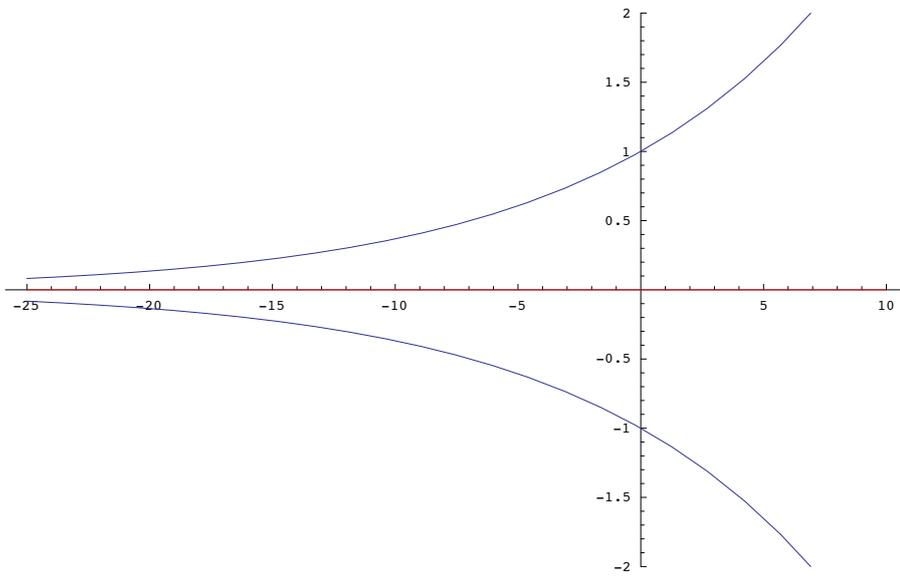
Todos los aspectos analizados en los ítems anteriores (salvo la concavidad de las soluciones) pueden resumirse gráficamente en lo que se denomina **retrato de fases** del modelo, consistente en un segmento (horizontal o vertical, a placer) sobre el que se destacan con trazo grueso los puntos de equilibrio de la ecuación diferencial y en el que se señala con puntas de flecha la dirección que toman las soluciones con referencia a los puntos de equilibrio (hacia adentro si se acercan a ellos o hacia afuera si se van alejando de los mismos). El retrato de fases para la ecuación de Malthus con tasa de crecimiento positiva ($r > 0$) es el siguiente:

$$\text{---} \left\langle \overset{0}{\bullet} \right\rangle \text{---}$$

Finalmente, si recopilamos en una imagen toda la información desgranada en las etapas anteriores, obtendríamos un gráfico como el que sigue:⁵

⁵Se ha destacado en color rojo el único punto de equilibrio ($P = 0$) y en color azul cómo son las soluciones en R_+ y en R_-

Clase 19. La ecuación diferencial de Malthus



Clase 19. La ecuación diferencial de Malthus

Clase 20

La ecuación diferencial logística (o de Verhulst)

Resolver un problema del que tenemos garantía de que existe solución, es como ir de excursión por el monte, con un guía, hacia una cumbre que ya avistamos. La verdad última de las matemáticas está escondida al final del camino, entre los arbustos, sin que nadie sepa dónde. Además, ese lugar no tiene por qué ser la cima. Puede estar entre las rocas de un despeñadero o en el fondo de un valle.

(Fragmento de la novela *La fórmula preferida del profesor*, de Yoko Ogawa)

La ley logística discreta venía dada por la siguiente expresión (cf. Clase 7):

$$P_{n+1} - P_n = (a - bP_n)P_n - (c + dP_n)P_n. \quad (20.1)$$

En este caso, la tasa de fertilidad ($f(P) = a - bP$) tanto como la de mortalidad ($m(P) = c + dP$) dependían linealmente (¡son rectas!) de la propia población (a diferencia del caso malthusiano, en que ambas eran constantes). Aquí a, b, c, d eran números positivos. Reordenando términos en (20.1) y suponiendo que $a > c$, se llega fácilmente a la siguiente expresión:

$$P_{n+1} - P_n = P_n(a - c - (b + d)P_n) = (a - c)P_n \left(1 - \frac{b + d}{a - c}P_n\right).$$

Dividiendo finalmente esta ecuación por Δt , que denotaba la distancia temporal entre dos recuentos consecutivos, y teniendo en cuenta que el cociente incremental $(P_{n+1} - P_n)/\Delta t$ puede aproximarse por $P'(t)$ cuando Δt es pequeño, es claro que en el caso continuo se obtiene la siguiente ecuación diferencial:

$$P'(t) = rP(t) \left(1 - \frac{P(t)}{K}\right), \quad \text{con } r = \frac{a - c}{\Delta t} \text{ y } K = \frac{a - c}{b + d},$$

Clase 20. La ecuación diferencial logística (o de Verhulst)

que recibe el nombre de **ecuación diferencial logística o de Verhulst**.¹

Llegados a este punto es importante detenerse a hacer algunas observaciones:

- (1) Cabe destacar que un nuevo parámetro hace acto de presencia en la ecuación logística si se compara con modelo malthusiano $P' = rP$ estudiado en la lección anterior. Se trata de la constante (positiva) K , que recibe el nombre de **capacidad de carga** del medio y *grosso modo* representa el número máximo de individuos que la población es capaz de soportar (nótese que en esta constante aparecen resumidas un buen número de circunstancias que influyen de forma decisiva en el desarrollo de la población, a saber: factores climatológicos, disponibilidad de nutrientes, recursos del medio, etc.)
- (2) Comparando de nuevo con la ecuación de Malthus, en el caso logístico la tasa de crecimiento deja de ser constante para pasar a autorregularse según el tamaño de la población en cada instante. En efecto, ahora se tiene que²

$$[TC] = \frac{P'(t)}{P(t)} = r \left(1 - \frac{P(t)}{K} \right).$$

- (3) La ecuación diferencial logística es una de las que pueden resolverse explícitamente y sus soluciones vienen dadas por la siguiente expresión (cf. Tabla 2):

$$P(t) = \frac{K}{1 + Ae^{-rt}}, \quad (20.2)$$

donde A es cualquier número real, r la **tasa de crecimiento intrínseca** del modelo y K su capacidad de carga. Por ejemplo: supongamos que el tamaño inicial de nuestra población fuera $P(0) = 1$ (en miles de individuos), la tasa de crecimiento intrínseca $r = 0.1$ y la capacidad de carga $K = 5$. En este caso, la única solución del problema de valores iniciales para la ecuación logística es la que resulta de elegir A en la expresión (20.2) de modo que $P(0) = \frac{5}{1+ Ae^0} = \frac{5}{1+A} = 1$, esto es, $A = 4$. Dicho de otro modo, el único valor posible que puede adoptar el parámetro A para que en $t = 0$ el tamaño de la población sea igual a 1 es $A = 4$. Por tanto, la única solución de nuestro

¹Pierre Francois Verhulst, matemático belga que publicó en 1938 la ecuación que hoy se conoce como logística

²Sin más que despejar $\frac{P'}{P}$ de la ecuación logística

problema sería

$$P(t) = \frac{5}{1 + 4e^{-0.1t}}. \quad (20.3)$$

Con ella podemos predecir cualquier tamaño futuro. Por ejemplo: si el tiempo viniese medido en años, al cabo de una década el tamaño de la población sería igual a $P(10) = \frac{5}{1+4e^{-1}} = 2.02305$ (es decir, 2023 individuos aproximadamente).³ Este cálculo no habría sido posible de no haber dispuesto de una expresión explícita de la solución del correspondiente problema de valores iniciales.

A continuación llevaremos a cabo un análisis cualitativo de las soluciones de la ecuación logística apartando el hecho de que se conoce su expresión explícitamente (cf. (20.2)). Supondremos para ello que $r > 0$ (en caso contrario los razonamientos serían completamente análogos a los aquí expuestos) y procederemos según la metodología expuesta en la *Clase 18* y aplicada anteriormente a la ecuación de Malthus en la *Clase 19*.

- ETAPA 1: Cálculo de los **puntos de equilibrio** de la ecuación logística. Se trata de encontrar todas sus soluciones constantes, esto es, aquellas cuya derivada es nula. Por tanto, ha de ser

$$P' = rP \left(1 - \frac{P}{K} \right) = 0 \Rightarrow P = 0 \text{ o bien } P = K.$$

En consecuencia, los dos únicos puntos de equilibrio de la ecuación logística son $P(t) = 0$ y $P(t) = K$ para cualesquiera valores de t .

- ETAPA 2: Estudio del **crecimiento** de las soluciones. En este caso, los dos puntos de equilibrio de la ecuación logística ($P = 0$ y $P = K$) dividen el plano en tres regiones: R_1 (valores por encima de K , en cuyo caso se dice que la situación es de sobrepoblación), R_2 (para tamaños poblacionales entre 0 y K , que es el caso biológico estándar) y R_3 (para valores negativos de P , que genera una situación no biológica). Sabemos ya que en el interior de cada una de estas regiones la derivada no puede cambiar de signo, luego bastará con evaluar P' en un punto cualquiera de la región que estemos analizando para conocer cuál será su signo en la región entera.

Para averiguar el signo de P' en R_1 basta con evaluar el segundo miembro en un punto cualquiera que sea mayor que K , por ejemplo

³Compárese con el resultado obtenido, con estos mismos parámetros, para la ecuación de Malthus en la *Clase 19*

Clase 20. La ecuación diferencial logística (o de Verhulst)

$P = 2K$, de donde se obtiene que $P' = r \cdot 2K \cdot (1 - 2) = -2rK < 0$, luego P ha de ser decreciente en R_1 , lo que concuerda asimismo con lo que la intuición biológica dicta en un régimen de sobrepoblación. Si elegimos ahora un punto arbitrario de R_2 , por ejemplo $P = \frac{K}{2}$, resulta que $P' = r \cdot \frac{K}{2} \cdot (1 - \frac{1}{2}) = \frac{rK}{4} > 0$, luego P ha de ser creciente en R_2 . Por último, repitiendo este cálculo en R_3 (usando, por ejemplo, el valor $P = -K$) se obtiene $P' = r \cdot (-K) \cdot (1 + 1) = -2rK < 0$, que da lugar a soluciones decrecientes.

- ETAPA 3: Estudio de la **concavidad** de las soluciones. La información la proporciona en este caso la segunda derivada de P . Para la ecuación logística se obtiene la siguiente expresión de P'' :

$$\begin{aligned} P'' &= \left[rP \left(1 - \frac{P}{K} \right) \right]' = rP' \left(1 - \frac{P}{K} \right) + rP \left(-\frac{P'}{K} \right) \\ &= rP' \left(1 - \frac{2P}{K} \right) = r^2 P \left(1 - \frac{P}{K} \right) \left(1 - \frac{2P}{K} \right), \end{aligned}$$

que únicamente se anula cuando $P = 0$, $P = K$ o bien $P = \frac{K}{2}$. Las dos primeras opciones no nos conducen a candidatos a nivel de inflexión, pues no son más que los punto de equilibrio del modelo. Por tanto, de existir algún nivel de inflexión este habría de localizarse en $P = \frac{K}{2}$. Esto quiere decir, en particular, que las soluciones que ocupan las regiones R_1 y R_3 no experimentan inflexión de su concavidad (dicho de otro modo, o son siempre cóncavas hacia arriba o siempre cóncavas hacia abajo; de hecho, según el análisis llevado a cabo en la ETAPA 2, no hay alternativa posible a que las soluciones de R_1 sean siempre cóncavas hacia arriba y las de R_3 siempre cóncavas hacia abajo).

Por otra parte, para estudiar el signo de P'' en R_2 y poder concluir de este modo si $P = \frac{K}{2}$ es o no un nivel de inflexión, basta con elegir un punto cualquiera entre 0 y $\frac{K}{2}$ (por ejemplo, $P = \frac{K}{4}$), otro entre $\frac{K}{2}$ y K (por ejemplo, $P = \frac{3K}{4}$), evaluar P'' en ambos puntos y verificar si se produce o no un cambio de signo. Caso de producirse podríamos ya asegurar que en $\frac{K}{2}$ se localiza, en efecto, un nivel de inflexión. Se tiene que

$$\begin{aligned} P'' &= r^2 \cdot \frac{K}{4} \left(1 - \frac{1}{4} \right) \left(1 - \frac{2}{4} \right) = \frac{3r^2K}{32} > 0 \quad \text{si } P = \frac{K}{4}, \\ P'' &= r^2 \cdot \frac{3K}{4} \left(1 - \frac{3}{4} \right) \left(1 - \frac{6}{4} \right) = -\frac{3r^2K}{32} < 0 \quad \text{si } P = \frac{3K}{4}, \end{aligned}$$

luego en el nivel $P = \frac{K}{2}$ la solución pasa de ser cóncava hacia arriba ($P'' > 0$) a ser cóncava hacia abajo ($P'' < 0$), por lo que $\frac{K}{2}$ es un auténtico nivel de inflexión para la ecuación logística.

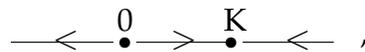
Uno podría también pretender calcular cuánto tiempo ha de transcurrir hasta que la solución correspondiente alcance dicho nivel de inflexión. Situémonos, por fijar el valor de los parámetros, en las condiciones del ejemplo (20.3). En ese caso, tal cálculo consistiría en despejar la variable temporal t de la siguiente expresión:⁴

$$\frac{5}{1 + 4e^{-0.1t}} = \frac{5}{2}, \quad (20.4)$$

de donde se desprende que $t = 13.8629$ años.

- ETAPA 4: En lo que concierne a la **estabilidad de los puntos de equilibrio**, es inmediato concluir que $P = 0$ es claramente inestable (hay soluciones a las que repele) mientras que $P = K$ es asintóticamente estable (atrae a todas las demás soluciones).

Finalmente, el retrato de fases para la ecuación logística con $r > 0$ es el siguiente:

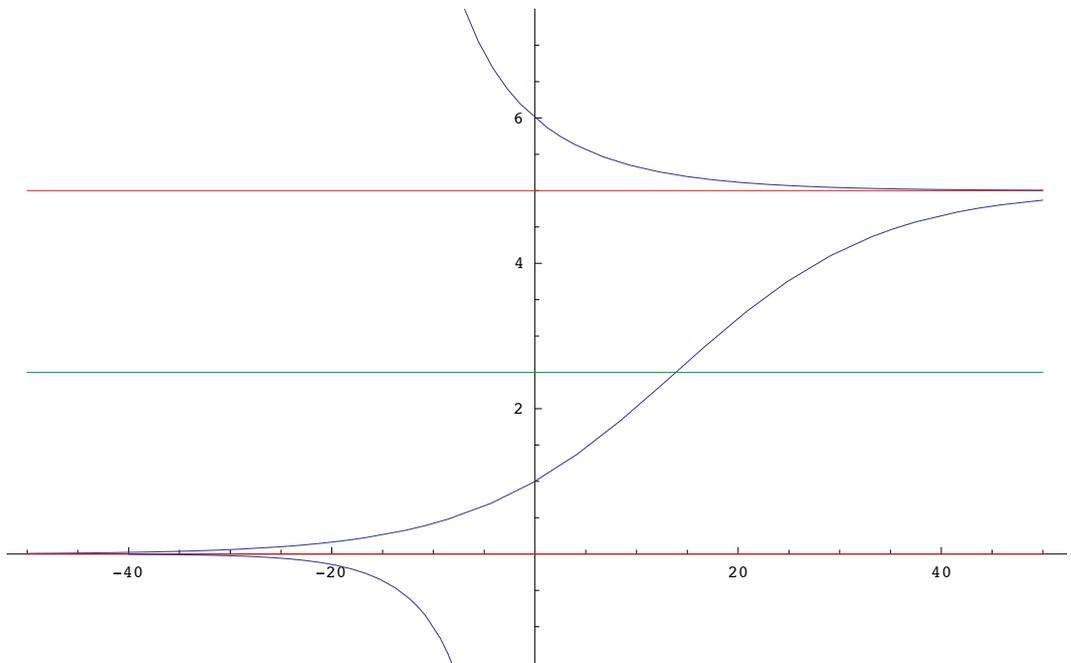


que se corresponde con la representación gráfica esbozada en la siguiente figura:⁵

⁴Recuérdese que en dicho ejemplo la capacidad de carga tomaba el valor $K = 5$, luego el nivel de inflexión se alcanza en $P = \frac{5}{2}$

⁵La figura se corresponde con el ejemplo descrito en (20.3). Se han destacado en color rojo los dos puntos de equilibrio ($P = 0$ y $P = 5$); en color azul cómo son las soluciones en R_1 , R_2 y R_3 ; y en color verde el nivel de inflexión $P = 5/2$. Nótese cómo la gráfica reproduce aproximadamente el tiempo de inflexión predicho en en (20.4)

Clase 20. La ecuación diferencial logística (o de Verhulst)



Clase 21

¿Qué modelo predice mejor los resultados de un experimento?

—¿Conoces a Charles?

—¡Ah! Ese chico alto y tímido que siempre anda jugando con animales... Sí, creo que lo he visto un par de veces. No es tímido, es un científico.

—¡Ah, así que es eso! Sabía que era un tanto peculiar.

(Fragmento de un diálogo del filme *Las tres noches de Eva*, dirigido por Preston Sturges en 1941)

Un ganadero está interesado en medir la longitud media (a la que denotaremos $L(t)$) que tendrían las astas de sus vacas durante la sexta mensualidad ($t = 6$). Para ello dispone de los siguientes datos empíricos:

- (i) En un manual sobre ganadería vacuna, el interesado ha encontrado que la tasa de crecimiento típica para este proceso es $r = 0.2$ y que la longitud media máxima que alcanzan las astas en las vacas es de 6 cm.
- (ii) La longitud media de las astas en el instante en que el ganadero efectúa la primera medición ($t = 0$) es de 3 cm.
- (iii) Al cabo de un mes, la longitud media de las astas ha aumentado hasta alcanzar los 3.2 cm.

Para llevar a cabo su estimación, el ganadero duda entre emplear una ley de Malthus o una de Verhulst (logística). Quizá tú puedas ayudarlo si respondes bien a las siguientes cuestiones:

Clase 21. ¿Qué modelo predice mejor los resultados de un experimento?

- (a) Calcula la única solución del modelo de Malthus que se ajusta a los datos anteriores.
- (b) Calcula la única solución de la ecuación de Verhulst que se ajusta a los datos anteriores.
- (c) Justifica razonadamente cuál de los dos modelos es el más adecuado en este caso.
- (d) Utiliza el modelo del ítem (c) para predecir el valor $L(6)$.
- (e) Usa el modelo de Verhulst para calcular cuánto tiempo habría de transcurrir para que la longitud observada de las astas fuese de 10 cm.
- (f) ¿Cuánto tiempo ha de transcurrir para que las soluciones de cada uno de los modelos anteriores (ítems (a) y (b)) alcancen su correspondiente nivel de inflexión?



Facilitémosle la vida al ganadero. En lo que concierne al apartado (a), la expresión general de las soluciones de la ecuación de Malthus viene dada por (véase la Tabla 2)

$$L(t) = Ae^{rt},$$

donde r representa la tasa de crecimiento intrínseca (que en nuestro caso es, según el primero de los datos de que dispone el ganadero, $r = 0,2$) y $A \in \mathbb{R}$ es, en principio, una constante arbitraria. Para determinar su valor debemos emplear el dato (ii) (es decir, la condición inicial $L(0) = 3$). Entonces se tiene que $L(0) = A = 3$, luego nuestra solución (ya única) ha de ser

$$L(t) = 3e^{0,2t}$$

Clase 21. ¿Qué modelo predice mejor los resultados de un experimento?

(en adelante la denotaremos por $L_M(t)$ para hacer hincapié en el hecho de que se trata de la solución a la ecuación de Malthus).

Procedamos ahora con (b). La expresión general de las soluciones de la ecuación de Verhulst viene dada por (véase la Tabla 2)

$$L(t) = \frac{K}{1 + Ae^{-rt}}.$$

De nuevo conforme al dato (i), el ganadero sabe que $r = 0.2$ y que la capacidad de carga del modelo es $K = 6$. Como antes, determinamos A por medio de la condición inicial $L(0) = 3$, de donde obtenemos que $L(0) = 6/(1 + A) = 3$ o, equivalentemente, $A = 1$. Por consiguiente, nuestra solución (ya única) es

$$L(t) = \frac{6}{1 + e^{-0.2t}}$$

(en adelante la denotaremos $L_V(t)$ para hacer hincapié en el hecho de que se trata de la solución a la ecuación de Verhulst).

(c) El dato experimental de que dispone el ganadero es $L(1) = 3.2$. Veamos qué predicciones arrojan los modelos anteriores al cabo de un mes:

$$L_M(1) = 3e^{0.2} = 3.66 \text{ cm.}, \quad L_V(1) = \frac{6}{1 + e^{-0.2}} = 3.29 \text{ cm.}$$

Por tanto, el valor que más se aproxima al real es el proporcionado por la ecuación de Verhulst, lo que la convierte en la más adecuada de las dos para modelar este proceso de crecimiento.

Claramente $L_V(6) = \frac{6}{1 + e^{-1.2}} = 4.61 \text{ cm.}$, lo cual responde a lo solicitado en (d). Por otra parte, resulta imposible observar 10 cm. con el modelo de Verhulst, pues la capacidad de carga es $K = 6 \text{ cm.}$ Eso convierte a (e) en un enunciado *tramposo*.

Finalmente, para dar cumplida respuesta a (f) basta con recordar que L_V alcanza su nivel de inflexión cuando llega a $\frac{K}{2} = 3 \text{ cm.}$ Por consiguiente, se trata de despejar el tiempo de la siguiente expresión:¹

$$\begin{aligned} L_V(t) = 3 &\Rightarrow \frac{6}{1 + e^{-0.2t}} = 3 \Rightarrow 1 + e^{-0.2t} = 2 \\ &\Rightarrow \ln(e^{-0.2t}) = \ln(1) = 0 \Rightarrow t = 0. \end{aligned}$$

¹A menos que uno repare desde el principio en que la respuesta está oculta en la propia condición inicial: $L(0) = 3$

Clase 21. ¿Qué modelo predice mejor los resultados de un experimento?

Observación. Esto, por supuesto, no quiere decir que el modelo logístico sea siempre preferible al de Malthus. De hecho, solo significa que para esta elección de los parámetros y a juzgar por los datos del experimento, la ecuación de Verhulst ha resultado más adecuada en este caso.

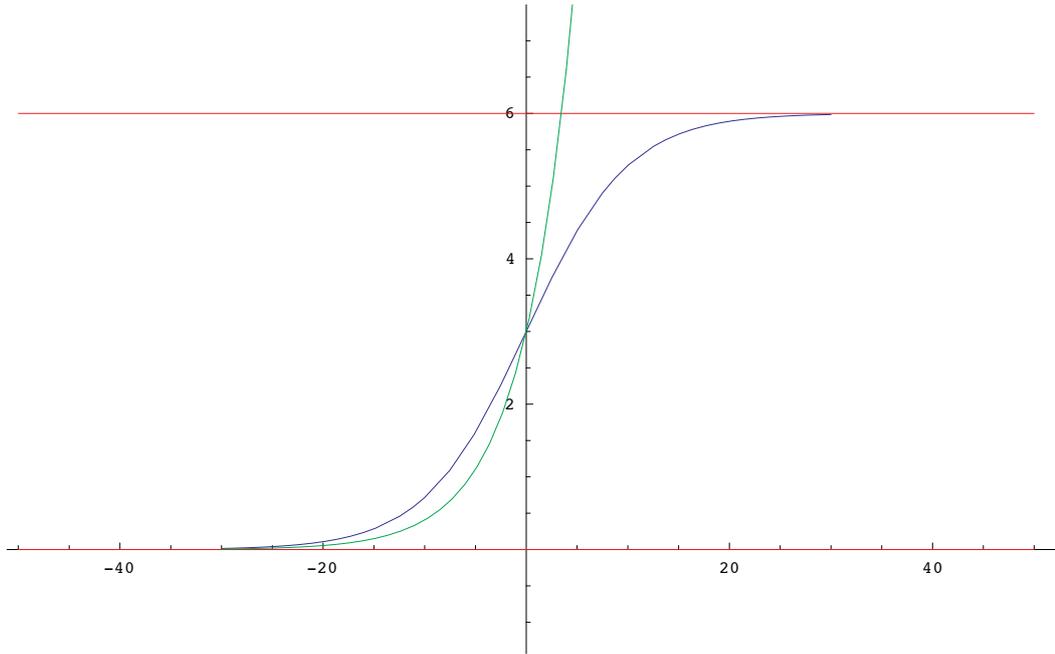


Figura 21.1: Representación gráfica de ambas soluciones: L_V (en azul) y L_M (en verde), en la que se puede apreciar perfectamente cómo el crecimiento exponencial de la solución a la ecuación de Malthus rebasa el límite de carga impuesto por la ecuación logística

Clase 22

La ecuación diferencial de Gompertz

*La primavera llueve sobre Los Ángeles
en esa triste hora en que la policía
ignora el suicidio de los triángulos isósceles
más la melancolía de un logaritmo neperiano
y el unibusquibusque facial.*

(Fragmento del poema *Harold Lloyd, estudiante*, de Rafael Alberti, perteneciente a la obra *Yo era un tonto y lo que he visto me ha hecho dos tontos*)

La ecuación diferencial de Gompertz viene dada por la siguiente expresión:

$$P'(t) = r P(t) \ln \left(\frac{K}{P(t)} \right),$$

que incluye los mismos parámetros biológicos que la ecuación de Verhulst: la tasa intrínseca de crecimiento r y la capacidad de carga K . La tasa de crecimiento del nuevo modelo,

$$[TC] = \frac{P'(t)}{P(t)} = r \ln \left(\frac{K}{P(t)} \right),$$

es por tanto de orden logarítmico. La ecuación de Gompertz es otra de las que pueden resolverse explícitamente y sus soluciones vienen dadas por la siguiente expresión (cf. Tabla 2):

$$P(t) = Ke^{-Ae^{-rt}}, \quad (22.1)$$

Clase 22. La ecuación diferencial de Gompertz

donde A es un número real cualquiera.

Volviendo al problema que maltraía al ganadero en la *Clase 21*, si hacemos participar también a la ecuación de Gompertz en la comparativa allí planteada encontramos que

$$P(0) = 3 \Rightarrow 6e^{-A} = 3 \Rightarrow A = \ln(2),$$

luego la curva de Gompertz que describiría el crecimiento de las astas de las vacas sería

$$P(t) = 6e^{-\ln(2)e^{-0.2t}}.$$

En concreto, la predicción que dicha ley arroja pasado un mes desde la primera observación es $P(1) = 6e^{-\ln(2)e^{-0.2}} = 3.4$, que es más cercana al dato experimental que la asociada al modelo de Malthus pero no tan realista como la de Verhulst.

A continuación llevaremos a cabo un análisis cualitativo de las soluciones de la ecuación de Gompertz, dejando de lado el hecho de que conocemos su expresión explícitamente y fijándonos solamente en la ecuación diferencial de la que se parte. Supondremos para ello que $r > 0$ (en caso contrario los razonamientos son completamente análogos a los que a continuación se exponen) y procederemos según la metodología expuesta en la *Clase 18* y aplicada anteriormente a la ecuación de Malthus en la *Clase 19* y a la de Verhulst en la *Clase 20*.

- ETAPA 1: Cálculo de los **puntos de equilibrio** de la ecuación de Gompertz. Basta con resolver la ecuación

$$P' = rP \ln \left(\frac{K}{P} \right) = 0.$$

Procediendo *con ligereza* uno diría que los dos únicos puntos de equilibrio de la ecuación de Gompertz son $P = 0$ y $P = K$ y, afortunadamente, no se equivocaría. Sin embargo, para poder afirmar que $P = 0$ lo es se hace imprescindible un análisis algo más sutil. La razón estriba en el hecho de que la función $f(P) = P \ln \left(\frac{K}{P} \right)$ no está bien definida en $P = 0$, pues genera una indeterminación del tipo $0 \times \infty$.¹ Sin embargo, disponemos de una potente herramienta analítica para deshacer dicha indeterminación. Se trata de la llamada **regla de L'Hôpital**, según la cual $f(P)$, que también puede escribirse

¹Recuérdese cómo es la gráfica de la función logaritmo neperiano

como un cociente de la siguiente forma:²

$$f(P) = P \ln \left(\frac{K}{P} \right) = \frac{\ln \left(\frac{K}{P} \right)}{\frac{1}{P}} = \frac{\ln(K) - \ln(P)}{\frac{1}{P}},$$

se comporta *cerca de* $P = 0$ igual que³

$$\frac{(\ln(K) - \ln(P))'}{\left(\frac{1}{P}\right)'} = \frac{-\frac{1}{P}}{-\frac{1}{P^2}} = P.$$

En consecuencia, lo que *a priori* parecía ser una indeterminación resulta no ser más que una expresión matemática que en cero se comporta igual que lo hace P , es decir, $f(0) = 0$.

- ETAPA 2: Estudio del **crecimiento** de las soluciones. Como en el caso de la ecuación logística, los dos puntos de equilibrio ($P = 0$ y $P = K$) dividen el plano en tres regiones: R_1 (valores por encima de K), R_2 (para tamaños poblacionales entre 0 y K) y R_3 (para valores negativos de P). Sabemos ya que en el interior de cada una de estas regiones la derivada no puede cambiar de signo, luego bastará con evaluar P' en un punto cualquiera de la región que estemos analizando para conocer cuál será su signo en toda la región.

Para averiguar el signo de P' en R_1 basta con evaluar el segundo miembro en un punto cualquiera que sea mayor que K , por ejemplo $P = 2K$, de donde se obtiene que $P' = r \cdot 2K \cdot \ln\left(\frac{1}{2}\right) = -2rK \ln(2) < 0$, luego P ha de ser decreciente en R_1 , lo que concuerda con lo que la intuición biológica dicta en un régimen de sobrepoblación.

Si elegimos ahora un punto arbitrario de R_2 , por ejemplo $P = \frac{K}{2}$, resulta que $P' = r \cdot \frac{K}{2} \cdot \ln(2) > 0$, luego P ha de ser creciente en R_2 . Por último, si uno pretendiera repetir este cálculo en R_3 (usando, por ejemplo, el valor $P = -K$) llegaría a la situación absurda de tener que evaluar el logaritmo neperiano en una cantidad negativa, lo que carece de cualquier sentido.

²Nótese cómo se ha aplicado la propiedad del logaritmo neperiano según la cual se tiene que $\ln\left(\frac{a}{b}\right) = \ln(a) - \ln(b)$.

³EL símbolo $'$ denota en este contexto la derivada con respecto a P y no con respecto a t , como estamos acostumbrados. Esto quiere decir que en la expresión siguiente la derivada de P es igual a 1 y no a $P'(t)$

Clase 22. La ecuación diferencial de Gompertz

- ETAPA 3: Estudio de la **concavidad** de las soluciones. Para la ecuación de Gompertz se obtiene la siguiente expresión de P'' :⁴

$$\begin{aligned}P'' &= \left[rP \ln \left(\frac{K}{P} \right) \right]' = rP' \ln \left(\frac{K}{P} \right) + rP \left((\ln(K))' - (\ln(P))' \right) \\ &= rP' \ln \left(\frac{K}{P} \right) - rP \left(\frac{P'}{P} \right) = rP' \left(\ln \left(\frac{K}{P} \right) - 1 \right) \\ &= r^2 P \ln \left(\frac{K}{P} \right) \left(\ln \left(\frac{K}{P} \right) - 1 \right),\end{aligned}$$

que únicamente se anula cuando $P = 0$, $P = K$ o bien $P = \frac{K}{e}$.⁵ Las dos primeras opciones no nos conducen a candidatos a nivel de inflexión, pues no son más que los puntos de equilibrio del modelo. Por tanto, de existir algún nivel de inflexión este habría de localizarse en $P = \frac{K}{e}$. Para estudiar el signo de P'' en R_2 y poder concluir de ese modo si $P = \frac{K}{e}$ es o no un nivel de inflexión, basta con elegir un punto cualquiera entre 0 y $\frac{K}{e}$ (por ejemplo, $P = \frac{K}{2e}$), otro entre $\frac{K}{e}$ y K (por ejemplo, $P = \frac{K}{2}$), evaluar P'' en ambos puntos y verificar si se produce o no un cambio de signo. Caso de producirse, podría asegurarse que en $\frac{K}{e}$ se alcanza, en efecto, un nivel de inflexión. Se tiene que

$$\begin{aligned}P'' &= r^2 \cdot \frac{K}{2e} \cdot \ln(2e) \cdot (\ln(2e) - 1) > 0 \quad \text{si } P = \frac{K}{2e}, \\ P'' &= r^2 \cdot \frac{K}{2} \cdot \ln(2) \cdot (\ln(2) - 1) < 0 \quad \text{si } P = \frac{K}{2},\end{aligned}$$

luego en $P = \frac{K}{e}$ la solución pasa de ser cóncava hacia arriba ($P'' > 0$) a ser cóncava hacia abajo ($P'' < 0$), por lo que $\frac{K}{e}$ es un auténtico nivel de inflexión.

Uno podría también pretender calcular cuánto tiempo ha de transcurrir hasta que la solución correspondiente alcance dicho nivel de inflexión. Situémonos, por fijar el valor de los parámetros, en las condiciones del ejemplo analizado en la *Clase 21*. En tal caso, el cálculo

⁴Volvemos a recuperar la notación tradicional en el ambiente que nos ocupa, según la cual P' denota la derivada de la función P con respecto a su argumento t

⁵Este último punto resulta de resolver

$$\ln \left(\frac{K}{P} \right) - 1 = 0 \Rightarrow \frac{K}{P} = e \Rightarrow P = \frac{K}{e}$$

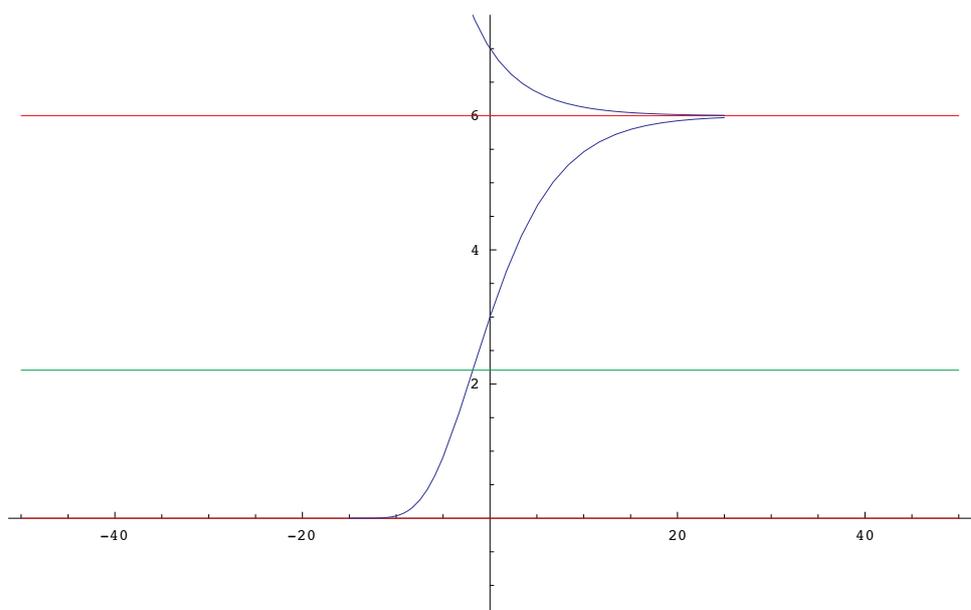
consistiría en despejar la variable temporal t de la siguiente expresión:⁶

$$6 e^{-\ln(2)e^{-0,2t}} = \frac{6}{e}, \quad (22.2)$$

de donde se desprende que ha de ser

$$\begin{aligned} e^{-\ln(2)e^{-0,2t}} &= \frac{1}{e} \Rightarrow e^{1-\ln(2)e^{-0,2t}} = 1 \Rightarrow 1 - \ln(2)e^{-0,2t} = 0 \\ \Rightarrow e^{-0,2t} &= \frac{1}{\ln(2)} \Rightarrow -0.2t = \ln\left(\frac{1}{\ln(2)}\right) = -\ln(\ln(2)), \end{aligned}$$

luego $t = -1.83$ meses. Es decir, desde que arranca el experimento (en $t = 0$) la solución es siempre cóncava hacia abajo, pues viene de haber alcanzado ya su nivel de inflexión en el pasado. Este hecho se ve notablemente corroborado a la luz de la gráfica siguiente:⁷



- ETAPA 4: En lo que concierne a la **estabilidad de los puntos de equilibrio**, es inmediato concluir que $P = 0$ es claramente inestable mientras que $P = K$ es asintóticamente estable.

⁶Recuérdese que en dicho ejemplo la capacidad de carga tomaba el valor $K = 6$, luego el nivel de inflexión se alcanza en $P = \frac{6}{e}$

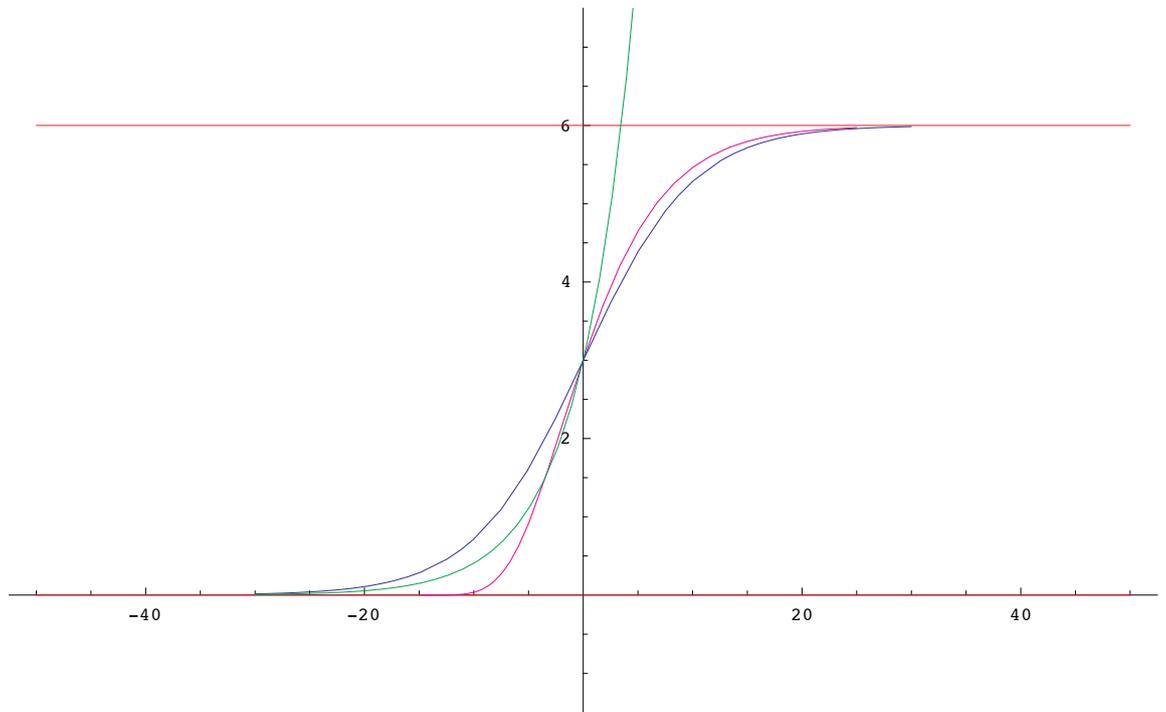
⁷La figura se corresponde con el ejemplo descrito en la Clase 21. Se han destacado en color rojo los dos puntos de equilibrio ($P = 0$ y $P = 6$); en color azul cómo son las soluciones en R_1 y R_2 ; y en color verde el nivel de inflexión $P = \frac{6}{e} = 2.20728$. Obsérvese cómo la gráfica reproduce aproximadamente el tiempo de inflexión predicho por la fórmula (22.2)

Clase 22. La ecuación diferencial de Gompertz

Finalmente, el retrato de fases para la ecuación de Gompertz con $r > 0$ es el siguiente:⁸

$$\bullet \xrightarrow{0} \bullet \xleftarrow{K} \bullet ,$$

que se corresponde con la representación gráfica esbozada en la figura anterior. La segunda de las figuras reproduce el estudio comparativo iniciado en la *Clase 21*, con la incorporación de la curva de Gompertz (en magenta) a las ya analizadas previamente.



⁸Obsérvese que, tal como se estableció anteriormente, la región correspondiente a los valores negativos de P genera incongruencias relativas al logaritmo neperiano, por lo que no tiene ningún sentido en este modelo

Clase 23

El efecto Allee

Las matemáticas son un paisaje inmenso y abierto. Te diriges hacia el horizonte que siempre retrocede [...]

(Fragmento de un diálogo del filme *Smilla, misterio en la nieve*, dirigido por Bille August en 1997)

Se dice que una población experimenta el **efecto Allee** (también denominado **efecto Alle fuerte** en algunos textos) cuando existe un tamaño crítico de la misma por debajo del cual el éxito reproductor se ve drásticamente mermado y esta decae hasta desaparecer. La manifestación de este fenómeno puede apreciarse claramente en el siguiente ejemplo (Ejercicio 22 de la Relación de Ejercicios 3): *La dinámica de una determinada población viene descrita por la siguiente ecuación diferencial*

$$P' = P(P - 0.3)(8 - P), \quad (23.1)$$

donde $P(t)$ denota el número de individuos (en miles) que hay en el hábitat en el instante t .

- Determina los puntos de equilibrio de la ecuación (23.1).
- Dibuja el correspondiente retrato de fases y estudia la estabilidad de los puntos de equilibrio.
- Explica el significado de los resultados obtenidos en el apartado anterior en términos de la dinámica de la población.
- Determina qué ocurrirá con la población a largo plazo si en el instante inicial hay 250 individuos en el hábitat. Repite el argumento en el caso en que inicialmente hay 500 individuos.

Solución: Los puntos de equilibrio son claramente $P = 0$, $P = 0.3$ y $P = 8$, que son los únicos tres valores constantes de P que anulan el segundo miembro de la ecuación (23.1). La presencia de estas tres soluciones constantes plantea cuatro alternativas para la correspondiente condición inicial P_0 del problema de valores iniciales: $P_0 < 0$, $0 < P_0 < 0.3$, $0.3 < P_0 < 8$ o bien $P_0 > 8$.

- En el primer caso (tómese por ejemplo $P = -1$ como valor test) se tiene que $P' = -1 \cdot (-1.3) \cdot 9 > 0$, luego la correspondiente solución es creciente.
- En el segundo caso (tómese por ejemplo $P = 0.1$ como valor test) se tiene que $P' = 0.1 \cdot (-0.2) \cdot 7.9 < 0$, luego la correspondiente solución es decreciente.
- En el tercer caso (tómese por ejemplo $P = 1$ como valor test) se tiene que $P' = 1 \cdot 0.7 \cdot 7 > 0$, luego la correspondiente solución es creciente.
- En el último de los casos (tómese por ejemplo $P = 9$ como valor test) se tiene que $P' = 9 \cdot 8.7 \cdot (-1) < 0$, luego la correspondiente solución es decreciente.

Luego el retrato de fases es el siguiente:



de donde se desprende que $P = 0$ y $P = 8$ son asintóticamente estables, en tanto que $P = 0.3$ es inestable.

Lo anteriormente expuesto significa que la población está condenada a extinguirse a menos que consiga alcanzar un tamaño crítico, determinado en este caso por el punto de equilibrio $P = 0.3$ (es decir, 300 individuos). Por el contrario, la población está destinada a crecer hacia $P = 8$ una vez que tal tamaño crítico es alcanzado. Se observa, por tanto, la presencia clara del efecto Allee en el modelo de nuestro ejemplo.

Por último, si inicialmente hay 250 individuos (es decir, $P_0 = 0.25$), nos encontramos con que el tamaño de la población no es suficiente para rebasar el umbral marcado por el efecto Allee ($P = 0.3$), por lo que esta tenderá a extinguirse a largo plazo. Sin embargo, si inicialmente se dispone de 500 individuos ($P_0 = 0.5$), entonces la población crecerá hacia su capacidad de carga $P = 8$.

Clase 24

La ecuación diferencial de von Bertalanffy

La ecuación diferencial de von Bertalanffy¹ viene dada por la siguiente expresión:

$$P'(t) = r(K - P(t)),$$

donde r denota la tasa de crecimiento intrínseca y K la capacidad de carga del hábitat. Esta ecuación puede resolverse explícitamente y sus soluciones vienen dadas por la siguiente expresión (cf. Tabla 2):

$$P(t) = K + Ae^{-rt}, \quad (24.1)$$

donde A es un número real cualquiera. Si hiciéramos participar también a la ecuación de von Bertalanffy en la comparativa de modelos planteada en la *Clase 21*,² encontramos que

$$P(0) = 3 \Rightarrow 6 + A = 3 \Rightarrow A = -3,$$

luego la curva de von Bertalanffy que describiría el crecimiento de las astas de las vacas sería

$$P(t) = 6 - 3e^{-0.2t}.$$

En concreto, la predicción que dicha solución arroja pasado un mes desde la primera observación es $P(1) = 6 - 3e^{-0.2} = 3.54381$, que es más cercana al dato experimental que la asociada al modelo de Malthus, pero no tan realista en este caso como la de Gompertz o la de Verhulst.

¹Ludwig von Bertalanffy (1901–1972), biólogo de origen austriaco

²Érase una vez un ganadero que deseaba modelar correctamente el crecimiento de las astas de sus vacas ...

A continuación llevaremos a cabo un análisis cualitativo de las soluciones de la ecuación de von Bertalanffy, dejando de lado el hecho de que conocemos su expresión explícita y fijándonos solamente en la ecuación diferencial de partida. Supondremos para ello que $r > 0$ (en caso contrario los razonamientos son completamente análogos a los que a continuación se exponen) y procederemos según la metodología ya conocida y aplicada en reiteradas ocasiones.

- ETAPA 1: Cálculo de los **puntos de equilibrio** de la ecuación de von Bertalanffy. Basta con resolver la ecuación

$$r(K - P) = 0,$$

cuya única solución es $P(t) = K$.³

- ETAPA 2: Estudio del **crecimiento** de las soluciones. En este caso, el punto de equilibrio $P = K$ divide el plano en dos únicas regiones: R_1 (valores por encima de K) y R_2 (para tamaños poblacionales menores que K). Sabemos ya que en el interior de cada una de estas regiones la derivada no puede cambiar de signo, luego bastará con evaluar P' en un punto cualquiera de la región que estemos analizando para conocer cuál será su signo en la región completa.

Para averiguar el signo de P' en R_1 basta con evaluar el segundo miembro en un punto cualquiera que sea mayor que K , por ejemplo $P = 2K$, de donde se obtiene que $P' = r \cdot (-K) < 0$, luego P ha de ser decreciente en R_1 , lo que concuerda también con lo que la intuición biológica dicta en un régimen de sobrepoblación.

Si elegimos ahora un punto arbitrario de R_2 , por ejemplo $P = 0$, resulta que $P' = rK > 0$, luego P ha de ser creciente en R_2 .

- ETAPA 3: Estudio de la **concavidad** de las soluciones. Para la ecuación de von Bertalanffy se obtiene la siguiente expresión de P'' :

$$P'' = [r(K - P)]' = -rP' = -r^2(K - P), \quad (24.2)$$

que únicamente se anula cuando $P = K$, que ya sabemos no puede ser un nivel de inflexión puesto que se trata del punto de equilibrio del modelo. Por tanto, las soluciones han de ser siempre cóncavas

³Nótese que la ecuación también es satisfecha si $r = 0$, pero: (a) estamos asumiendo que la tasa de crecimiento intrínseca es una cantidad estrictamente positiva; (b) aunque pudiera darse el caso $r = 0$, esto jamás sería un punto de equilibrio: recuerda que los puntos de equilibrio son los valores constantes de P que resuelven la ecuación diferencial

Clase 24. La ecuación diferencial de von Bertalanffy

hacia arriba o cóncavas hacia abajo, pero en ningún caso cambiarán el sentido de su curvatura. Para estudiar el signo de P'' en R_1 y R_2 basta con elegir un punto cualquiera en cada una de dichas regiones (por ejemplo, $P = 2K$ en R_1 y $P = 0$ en R_2) y sustituirlo en la ecuación (24.2), de donde se obtiene

$$\begin{aligned} P'' &= -r^2 \cdot (-K) > 0 & \text{si } P = 2K, \\ P'' &= -r^2 K < 0 & \text{si } P = 0, \end{aligned}$$

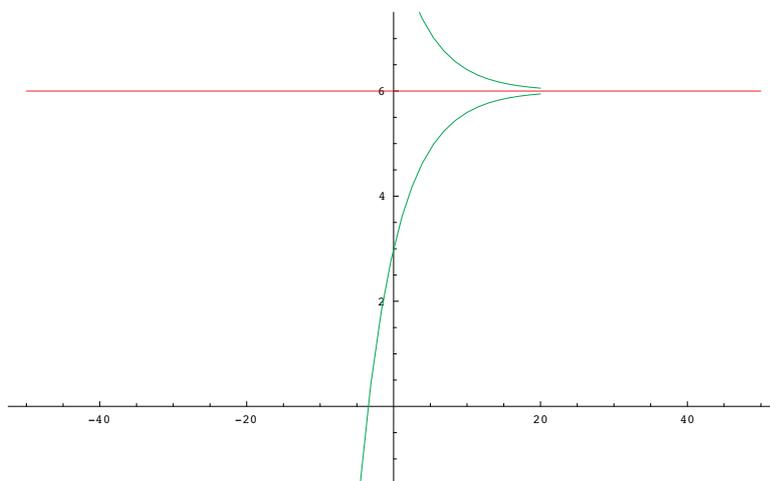
luego las soluciones que *viven* en R_1 son todas cóncavas hacia arriba ($P'' > 0$) en tanto que las que *viven* en R_2 son todas cóncavas hacia abajo ($P'' < 0$).

- ETAPA 4: En lo que concierne a la **estabilidad de los puntos de equilibrio**, es inmediato concluir que $P = K$ es asintóticamente estable, puesto que atrae a todas las soluciones.

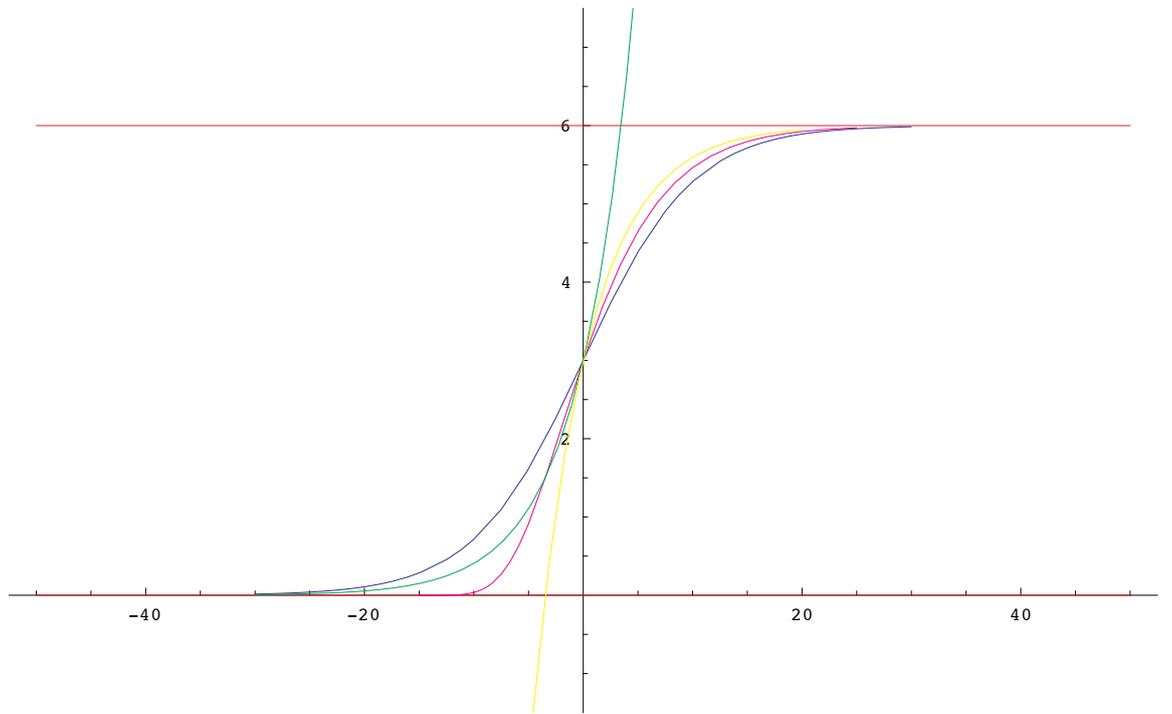
Finalmente, el retrato de fases para la ecuación de von Bertalanffy con $r > 0$ es el siguiente:



que se corresponde con la representación gráfica esbozada en la figura de abajo. La segunda de las figuras reproduce el estudio comparativo iniciado en la *Clase 21*, con la incorporación de la curva de von Bertalanffy (en amarillo) a las ya analizadas previamente.



Clase 24. La ecuación diferencial de von Bertalanffy



Clase 25

Un modelo logístico de depredación

Mathematics seems to endow one with something like a new sense

(Charles Darwin)

Hasta el momento hemos analizado modelos evolutivos que explican el desarrollo de una determinada población en un hábitat aislado, ajeno a cualquier tipo de influencia externa. Dicho de otro modo, hemos depositado nuestro interés exclusivamente en la observación del crecimiento de la población sin tener en cuenta agentes de ningún tipo que pudieran poner freno al mismo, limitándolo de algún modo. Pero ¿qué ocurriría si la población se viese amenazada por la presencia de una especie depredadora? Podemos pensar, por ejemplo, en describir la evolución de una determinada especie de gusanos arborícolas sometida al continuo acecho de los pájaros. En este caso parece lo más natural incorporar a nuestras ecuaciones un término capaz de explicar cómo (es decir, a qué ritmo) son depredados los individuos (gusanos) de nuestra población de interés.

Para modelar dicho efecto usaremos como base el tipo de crecimiento expuesto por la ecuación logística, el cual habrá que corregir con una contribución que debe oponerse al mismo (es decir, que debe venir precedida por un signo negativo) y que supondremos proporcional al tamaño de la población de gusanos en cada instante. En términos matemáticos, la ecuación logística quedaría modificada en el siguiente sentido:

$$P'(t) = rP(t) \left(1 - \frac{P(t)}{K} \right) - dP(t),$$

Clase 25. Un modelo logístico de depredación

donde $r > 0$ denota la tasa de crecimiento intrínseca de la población y K la capacidad de carga del hábitat, en tanto que el número $d > 0$ es el coeficiente que determina el ritmo de depredación, el cual supondremos menor que r para evitar la extinción de los gusanos.¹

Así las cosas, los puntos de equilibrio del nuevo modelo vienen dados por la ecuación

$$rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) - dP = 0,$$

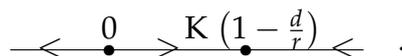
o equivalentemente $P(r(1 - \frac{P}{K}) - d) = 0$, cuyas soluciones son $P(t) = 0$ y $P(t) = K(1 - \frac{d}{r})$.

Supongamos que el tamaño inicial de la población estuviera comprendido entre los dos puntos de equilibrio (por ejemplo, el punto medio entre ambos: $P = \frac{K}{2}(1 - \frac{d}{r})$). En ese caso la derivada de la correspondiente solución tendría signo positivo, como se desprende del siguiente cálculo directo:²

$$\begin{aligned} P' &= r \cdot \frac{K}{2} \left(1 - \frac{d}{r}\right) \left(1 - \frac{\frac{K}{2}(1 - \frac{d}{r})}{K}\right) - d \cdot \frac{K}{2} \left(1 - \frac{d}{r}\right) \\ &= \frac{rK}{2} \left(1 - \frac{d}{r}\right) \left(1 - \frac{1}{2} \left(1 - \frac{d}{r}\right)\right) - \frac{dK}{2} \left(1 - \frac{d}{r}\right) \\ &= \frac{K}{2} \left(1 - \frac{d}{r}\right) \left\{ r \left(\frac{1}{2} + \frac{d}{2r}\right) - d \right\} = \frac{K}{2} \left(1 - \frac{d}{r}\right) \left(\frac{r-d}{2}\right) > 0. \end{aligned}$$

Por el contrario, para averiguar cómo se comportan las soluciones en el caso de sobrepoblación bastaría con elegir un tamaño poblacional superior al valor $P(t) = K(1 - \frac{d}{r})$ (por ejemplo, $P(t) = K$) y repetir el cálculo anterior. En este caso se tiene que $P' = -dK < 0$, luego dichas soluciones han de ser todas decrecientes.

A raíz de lo ya estudiado se puede concluir que $P(t) = 0$ es un punto de equilibrio inestable mientras que $P(t) = K(1 - \frac{d}{r})$ es asintóticamente estable, como queda reflejado en el diagrama de fases del modelo:



¹Nótese que en este modelo tan simple de depredación estamos teniendo en cuenta, al nivel de la ecuación diferencial, solo una de las poblaciones (gusanos) de las dos que entran en juego (gusanos y pájaros). El siguiente tema del curso, de hecho, estará dedicado al modelado de este tipo de interacciones entre especies

²Recuérdese que habíamos asumido $r > d$

Clase 25. Un modelo logístico de depredación

La principal novedad de este tipo de modelos a nivel cualitativo consiste en corroborar lo que la intuición biológica dicta: que la población de gusanos no puede aspirar a alcanzar su capacidad de carga K , como ocurriría en circunstancias normales (entendiendo como tal que viniera modelada por la ecuación puramente logística), sino un tamaño estrictamente inferior: el determinado por el punto de equilibrio $P(t) = K(1 - \frac{d}{r})$, lo que evidentemente viene motivado por el efecto reductor ocasionado por el fenómeno de depredación.



Clase 25. Un modelo logístico de depredación

Clase 26

¿Y si la ecuación diferencial que me interesa estudiar no fuese autónoma?

Cariño, en las matemáticas uno nunca puede perderse. En la vida, muy a menudo. En el amor, siempre. Pero en las matemáticas dos y dos son cuatro siempre, y eso es maravilloso.

(Fragmento de un diálogo del filme *Amor que mata*, dirigido por Curtis Bernhardt en 1947)

Supongamos que nos interesase analizar cualitativamente el siguiente problema de valores iniciales:

$$\begin{cases} P' = 2t(P - 1)(P - 4) \\ P(0) = 3 \end{cases} ,$$

que se trata claramente de un modelo no autónomo debido a la presencia de un factor t en el segundo miembro de la ecuación diferencial. Veamos cómo cambia esto las cosas cuando intentamos esbozar la gráfica de la única solución de este problema.

ETAPA 1: Para calcular los puntos de equilibrios (recuérdese: los valores constantes de P que satisfacen la ecuación diferencial) tenemos que resolver la siguiente ecuación en la variable P :

$$2t(P - 1)(P - 4) = 0 ,$$

cuyas únicas soluciones son $P = 1$ y $P = 4$. Sin embargo, no nos debe pasar desapercibido el hecho de que tal ecuación también es satisfecha si

Clase 26. ¿Y si la ecuación diferencial que me interesa estudiar no fuese autónoma?

$t = 0$, lo cual significa que $P'(0) = 0$. En particular, esto quiere decir que $t = 0$ es un candidato (de hecho, es el único) a ser máximo o mínimo relativo de nuestra solución $P(t)$.

ETAPA 2: Estudiemos a continuación el crecimiento de $P(t)$. Como ya sabemos que el único candidato a extremo es el valor $t = 0$, bastará con observar el signo de P' a uno y otro lado de dicho valor:

- Para valores negativos de t , y dado que el producto $(P - 1)(P - 4)$ es siempre negativo en el caso que nos trae,¹, se tiene que $P' > 0$, luego $P(t)$ es creciente hasta llegar a $t = 0$.
- Argumentando como antes, para valores positivos de t se tiene que $P' < 0$, luego $P(t)$ es decreciente desde $t = 0$.

La conclusión es que $P(t)$ alcanza un máximo en $t = 0$, donde toma el valor $P(0) = 3$. Este comportamiento es bien distinto a todos los estudiados hasta ahora para modelos autónomos, donde las soluciones eran siempre crecientes o siempre decrecientes (y, en particular, no tenían máximos ni mínimos).

ETAPA 3: Para averiguar si hay o no niveles de inflexión hemos de calcular

$$\begin{aligned} P'' &= [2t(P - 1)(P - 4)]' \\ &= (2t)'(P - 1)(P - 4) + 2t[(P - 1)(P - 4)]' \\ &= 2(P - 1)(P - 4) + 2t[P'(P - 4) + (P - 1)P'] \\ &= 2(P - 1)(P - 4) + 2tP'(2P - 5) \\ &= 2(P - 1)(P - 4) + 4t^2(P - 1)(P - 4)(2P - 5) \\ &= 2(P - 1)(P - 4)[1 + 2t^2(2P - 5)]. \end{aligned}$$

Claramente $P'' = 0$ cuando $P = 1$, $P = 4$ o bien $1 + 2t^2(2P - 5) = 0$. Los dos primeros casos conducen a puntos de equilibrio, luego el único posible nivel de inflexión es el que resulta de resolver la tercera posibilidad, lo que se traduce en

$$P_{inf}(t) = \frac{1}{2} \left(5 - \frac{1}{2t^2} \right).$$

De hecho lo es, pues para valores de P menores que P_{inf} es inmediato verificar que $P'' > 0$, en tanto que P'' se torna positiva si P se mantiene por encima de P_{inf} (compruébese).

¹Recuerda que el dato inicial es $P(0) = 3$

Clase 26. ¿Y si la ecuación diferencial que me interesa estudiar no fuese autónoma?

Esto nos conduce a otra diferencia sustancial con los modelos estudiados previamente, en que los niveles de inflexión eran, caso de existir, siempre constantes² (por lo que gráficamente los representábamos como rectas horizontales). Veamos el aspecto que adopta en nuestro caso la curva de inflexión P_{inf} :

- P_{inf} tiene una asíntota vertical³ en $t = 0$.
- P_{inf} tiene una asíntota horizontal⁴ en $\frac{5}{2}$, valor hacia el que tiende tanto por la derecha ($t \rightarrow \infty$) como por la izquierda ($t \rightarrow -\infty$).
- $P'_{inf} = \frac{1}{2t^3}$, que es > 0 para valores positivos de t y < 0 para valores negativos de t , luego P_{inf} es decreciente hasta $t = 0$ y creciente desde $t = 0$.

Es suficiente con el análisis de estos tres aspectos para llegar a la conclusión de que P_{inf} debe responder al esquema gráfico de la Figura 26.1.

Combinando finalmente con pericia todas las pistas acumuladas hasta el momento, podemos precisar que la solución a nuestro problema es como la que aparece representada en la Figura 26.2.

²Recuerda que en el modelo logístico $P_{inf} = \frac{K}{2}$ y en el de Gompertz $P_{inf} = \frac{K}{e}$

³Recuerda: los valores que anulan el denominador

⁴Recuerda: los límites de la función en $+\infty$ y en $-\infty$

Clase 26. ¿Y si la ecuación diferencial que me interesa estudiar no fuese autónoma?

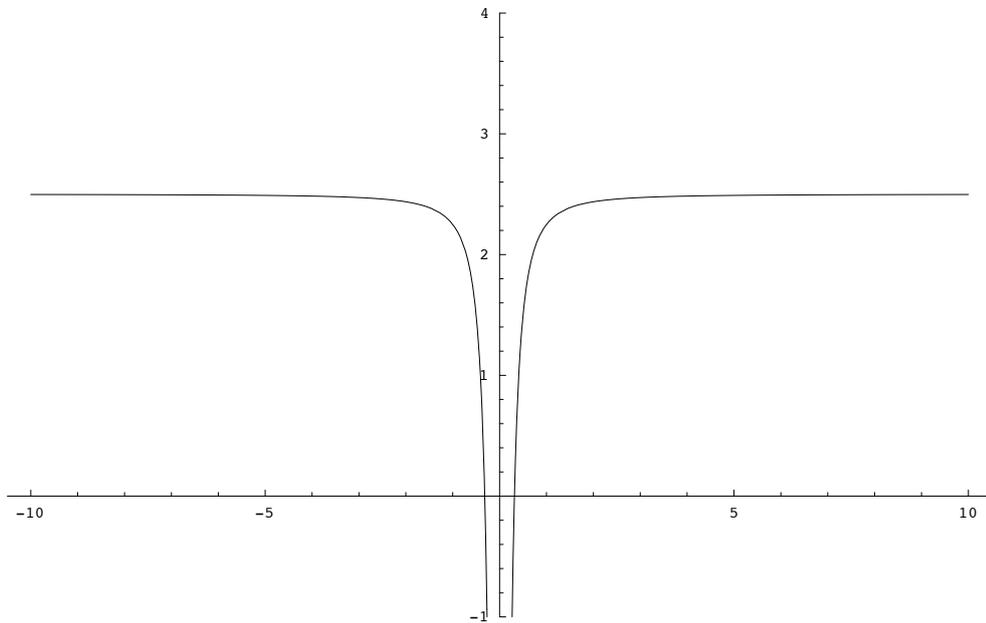


Figura 26.1: Representación gráfica de P_{inf}

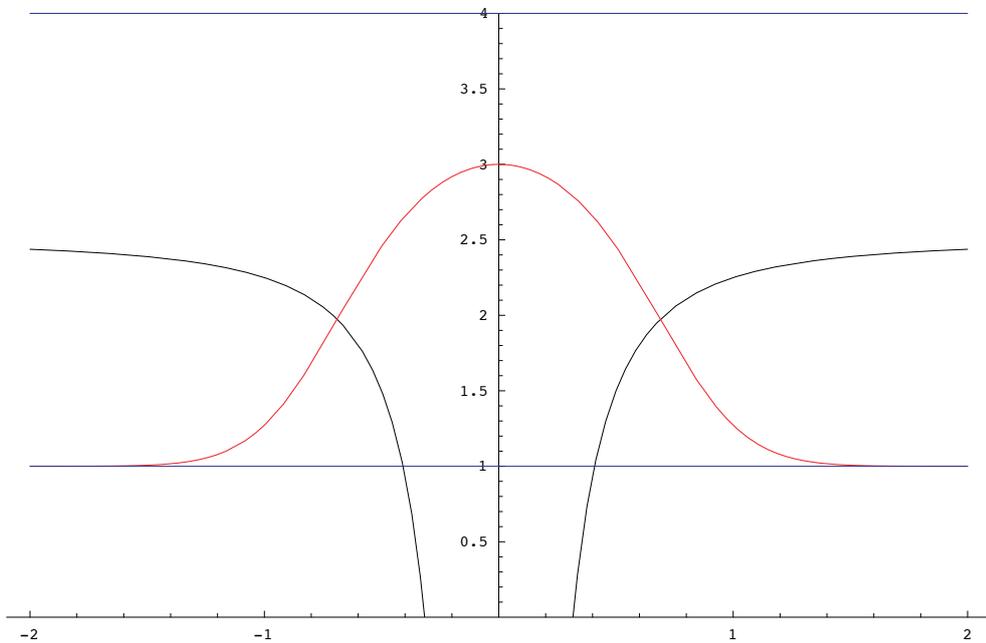


Figura 26.2: Representación gráfica de la solución buscada (en rojo) junto con la curva de inflexión P_{inf} (en negro) y los puntos de equilibrio del modelo (en azul)

Clase 27

Sistemas de ecuaciones diferenciales I: modelización matemática y tipos de interacción entre especies

Sólo puedo decir que la vida es lucha, lo pone en los libros de ciencias naturales. Lucha entre congéneres, contra los elementos, por el alimento, la luz, el agua y el aire, una combinación de estrategias ofensivas y defensivas que nos conduce circularmente desde el no ser hasta el dejar de ser. Todo lo que no sea así entendido carece de vida [...] todos los órdenes vegetales y animales están permanentemente en pie de guerra, combatiendo por mantener la vida, escondiéndose de sus predadores y depredando a sus presas, a veces de forma individual, otras en grupo, pero siempre guerreando sobre este planeta en que sólo pueden cohabitar los más dotados.

(Fragmento de la novela *Un estado del malestar*, de Joaquín Berges)

En la *Clase 25* ya esbozamos un primer modelo que consideraba la interacción (subliminal) entre dos especies (pájaros y gusanos), a pesar de que, por simplicidad en la presentación, solo la ecuación para los gusanos era tenida en cuenta. En aquel caso la interacción entre ambas especies respondía a un modelo de depredación, en el que la única información de que disponíamos consistía en la merma de la población de gusanos a un ritmo proporcional a su propio tamaño en cada instante de tiempo.

En esta lección atenderemos a la formulación completa de los modelos matemáticos pertinentes cuando dos poblaciones distintas¹ interactúan en

¹Por simplicidad en el desarrollo teórico consideraremos únicamente dos poblaciones, si bien los mismos argumentos son válidos para cualquier número de especies interactuando entre sí

Clase 27. Sistemas de ecuaciones diferenciales I: modelización matemática y tipos de interacción entre especies

el mismo hábitat. Es decir, diseñaremos una ecuación diferencial por cada una de las especies que participan en la interacción, de modo que el sistema general de ecuaciones diferenciales que vendrá a representar finalmente el fenómeno interactivo responderá al siguiente esquema:

$$\begin{cases} x'(t) = (a + bx(t) + cy(t)) x(t) \\ y'(t) = (d + ex(t) + fy(t)) y(t) \end{cases} \quad (27.1)$$

donde $a, b, c, d, e, f \in \mathbb{R}$ son los parámetros biológicos del modelo. Tales sistemas reciben el nombre de **sistemas de Lotka–Volterra**. El significado de las constantes es el siguiente:

- a y d representan las *tasas de crecimiento intrínsecas* asociadas a las poblaciones x e y , respectivamente;
- b y f son los *coeficientes de autoinfluencia* (influencia sobre su propio crecimiento) de las poblaciones representadas por x e y , respectivamente;
- por último, las cantidades c y e son los *coeficientes de influencia cruzados* de la especie y sobre la especie x y de la especie x sobre la especie y , respectivamente.

Es interesante observar que las dos ecuaciones que conforman el sistema (27.1) responden a un esquema de tipo logístico. En efecto, ambas proceden de la siguiente escritura:

$$x' = r_1 x \left(1 - \frac{x}{K_1} \right) + cyx, \quad y' = r_2 y \left(1 - \frac{y}{K_2} \right) + exy,$$

sin más que haber elegido $a = r_1$, $d = r_2$, $b = -\frac{r_1}{K_1}$, $f = -\frac{r_2}{K_2}$ en (27.1) (verifíquese).

Si a continuación planteamos todas las posibilidades en lo referente al signo que pueden adoptar los coeficientes de influencia cruzada c y e (+, 0, o bien –), llegamos a nueve configuraciones de interacción posibles (de seis formas distintas) entre ambas especies, como aparece contemplado en la siguiente tabla:

	+	0	–
+	Mutualismo	Comensalismo	Antagonismo
0	Comensalismo	Neutralismo	Amensalismo
–	Antagonismo	Amensalismo	Competencia

Algunos ejemplos de estos tipos de interacción son los siguientes:

- La relación simbiótica entre un hongo y un alga da lugar a un organismo que recibe el nombre de líquen. Se trata de un ejemplo de **mutualismo forzado**, pues de otro modo no tendría presencia en la naturaleza dicho organismo. Otro ejemplo lo constituyen los insectos que favorecen el ciclo polinizador (las abejas, sin ir más lejos) a cambio de alimento para sus crías.
- Cualquier modelo de presa y depredador (por ejemplo, el ya comentado de algunas familias de pájaros que se alimentan de gusanos que viven en los árboles) constituye un ejemplo de **antagonismo**. También lo es cualquier relación de parasitismo: la garrapata en el perro, la solitaria en el ser humano...
- Cualesquiera dos especies que compartan hábitat en pugna por el alimento (animales) o por la luz y el agua (vegetales) ilustran el modo de interacción en **competencia**.
- La rémora se adhiere al tiburón para ingerir los restos de las presas que no son aprovechados por este. Es un claro ejemplo de **comensalismo**. Del mismo modo proceden los animales carroñeros: hienas, buitres...
- Los árboles de mayor tamaño impiden en algunos bosques la captura de luz por parte de matorrales o arbustos que viven a ras de suelo. Se trata de un ejemplo de **amensalismo**, pues nada aporta el matorral a favor ni en contra del árbol.
- Por último, para ilustrar la relación de **neutralismo** podríamos escoger una especie de animales carnívoros y cualquier especie vegetal que convivan en el mismo hábitat (bajo una especie de *pacto de no agresión*).

Para ilustrar lo expuesto elijamos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales de Lotka–Volterra:

$$\begin{cases} x' = (12 - 5x + 2y)x \\ y' = (24 - 4x - 2y)y \end{cases} \quad (27.2)$$

Los valores de los coeficientes de influencia cruzada son $c = +2$ y $e = -4$, lo cual quiere decir que la presencia de la especie y favorece el desarrollo de la especie x pero, por contra, la presencia de x perjudica el

desarrollo de y . Se trata, por consiguiente, de un caso de **antagonismo**. Para entender en profundidad el efecto último de la interacción es conveniente analizar qué le sucedería separadamente a cada una de las poblaciones en ausencia de la otra.

- **Ausencia de la especie y :** Se trata del caso en que $y = 0$, luego la segunda de las ecuaciones en (27.2) no aporta ninguna información relevante ($0 = 0$), mientras que la primera de ellas se reduce a

$$x' = (12 - 5x)x. \quad (27.3)$$

Los puntos de equilibrio de (27.3) son $x = 0$ y $x = 2.4$, luego cualquier solución cuyo dato inicial se encuentre entre ambos puntos de equilibrio (por ejemplo, $x_0 = 1$) verifica que es creciente ($x' = (12 - 5 \cdot 1) \cdot 1 = 7 > 0$), por lo que a largo plazo tenderá hacia el valor de la correspondiente capacidad de carga: $K_1 = 2.4$.

- **Ausencia de la especie x :** Ahora $x = 0$, luego es la primera de las ecuaciones en (27.2) la que no aporta información relevante. La segunda, sin embargo, nos informa de que

$$y' = (24 - 2y)y. \quad (27.4)$$

Los puntos de equilibrio de (27.4) son $y = 0$ e $y = 12$, luego cualquier solución cuyo dato inicial se encuentre entre ambos puntos de equilibrio (por ejemplo, $y_0 = 1$) verifica que es creciente ($y' = (24 - 2 \cdot 1) \cdot 1 = 22 > 0$), por lo que a largo plazo tenderá hacia el valor de la correspondiente capacidad de carga: $K_2 = 12$.

- **Ambas especies conviven e interactúan:** Entonces, como vimos con anterioridad, la especie x sale beneficiada ($c = +2$) mientras que y es perjudicada ($e = -4$). La intuición biológica nos dicta que el comportamiento conjunto de ambas especies a largo plazo debe traducirse en una capacidad de carga mayor que 2.4 para la especie x (fruto del beneficio obtenido a costa de y) y menor que 12 para la especie y (fruto del perjuicio provocado por la presencia de x). Esto será motivo de estudio en las siguientes lecciones.

Clase 28

Sistemas de ecuaciones diferenciales II: concepto de solución y puntos de equilibrio

El concepto de **solución** de un sistema de ecuaciones diferenciales (o modelo de interacción entre especies) es una extensión inmediata al caso de más de una ecuación del concepto homólogo estudiado para ecuaciones diferenciales simples (o modelo de especies aisladas). En el caso de una única ecuación diferencial, decíamos que una función dada era solución de la misma si cumplía exactamente lo que aquella dictaba. Por ejemplo, la función $P(t) = e^{2t}$ es claramente solución de la ecuación de Malthus $P' = 2P$, pues su derivada coincide con dos veces ella misma. Si atendemos ahora al caso de un sistema formado por dos ecuaciones diferenciales (o, en general, n ecuaciones diferenciales), sus soluciones serán pares de funciones (o, en general, n -uplas; es decir, listas formadas por n funciones: tantas como especies interactúan entre sí) que satisfacen lo dictado por cada una de las ecuaciones del sistema. Por ejemplo, es sencillo verificar que el par de funciones

$$x(t) = e^{-t} + 3e^{4t}, \quad y(t) = -e^{-t} + 2e^{4t}$$

constituyen una solución del sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{cases} x' = 2x + 3y \\ y' = 2x + y \end{cases} .$$

Clase 28. Sistemas de ecuaciones diferenciales II: concepto de solución y puntos de equilibrio

En efecto,

$$\begin{aligned}x'(t) &= (e^{-t} + 3e^{4t})' = -e^{-t} + 12e^{4t}, \\2x(t) + 3y(t) &= 2(e^{-t} + 3e^{4t}) + 3(-e^{-t} + 2e^{4t}) = -e^{-t} + 12e^{4t}, \\y'(t) &= e^{-t} + 8e^{4t}, \\2x(t) + y(t) &= 2(e^{-t} + 3e^{4t}) + (-e^{-t} + 2e^{4t}) = e^{-t} + 8e^{4t}.\end{aligned}$$

El concepto de **punto de equilibrio** para un sistema de ecuaciones diferenciales constituye también una extensión completamente natural del concepto mismo para el caso de ecuaciones diferenciales simples. De este modo, seguiremos entendiendo como tal cualquier solución constante, en este caso del sistema diferencial. Es por ello que la forma de proceder para calcularlos es también análoga a la que se llevaba a cabo en el caso de poblaciones aisladas. Bastará, por tanto, con imponer que las derivadas poblacionales (es decir, los ritmos de crecimiento de las especies) sean todas nulas y resolver el sistema de ecuaciones (en general **no lineales**) resultante.

Utilizaremos la siguiente nomenclatura:

- Llamaremos **estado trivial** al punto de equilibrio cuyas componentes son todas nulas (no hay individuos en ninguna de las poblaciones). El estado trivial es siempre uno de los puntos de equilibrio de cualquier sistema de Lotka–Volterra (cf. *Clase 27*).
- Llamaremos **estado semitrivial** a cualquiera de los puntos de equilibrio del modelo en los que alguna de sus componentes (no todas) es nula. Por ejemplo, en un caso de interacción entre dos especies, $x(t)$ e $y(t)$, los dos estados semitriviales posibles adoptan la forma $(0, y)$ o bien $(x, 0)$.
- Llamaremos **estado de coexistencia** (o estado de equilibrio positivo) a aquel punto de equilibrio, caso de existir, cuyas componentes son todas positivas.

Estudiemos, por ejemplo, los puntos de equilibrio de los dos siguientes sistemas de ecuaciones diferenciales:

- (1) Supongamos que dos especies interactúan según las siguientes leyes:

$$\begin{cases} x' = (12 - 5x + 2y)x \\ y' = (24 - 4x - 2y)y \end{cases}.$$

Claramente se trata de una relación antagonista de la cual la especie y sale perjudicada y la especie x beneficiada. En ausencia de alguna de ellas, es fácil comprobar que x crecería hacia el nivel de carga $K_1 = \frac{12}{5}$ en tanto y lo haría hacia $K_2 = 12$ (cf. Clase 27). Es intuitivo pensar, por tanto, que la evolución conjunta de ambas especies condujera a un aumento de K_1 y una reducción de K_2 , como veremos ratificado a continuación cuando hayamos calculado los estados de coexistencia del modelo.

Para calcular los puntos de equilibrio hemos de resolver el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{cases} (12 - 5x + 2y)x = 0 \\ (24 - 4x - 2y)y = 0 \end{cases} \quad (28.1)$$

Claramente el estado trivial es un punto de equilibrio, tal como se apuntó con anterioridad. Si exploramos las posibilidades de existencia de estados semitriviales llegamos a la siguiente conclusión:

$$\begin{aligned} x = 0 &\Rightarrow (24 - 2y)y = 0 \Rightarrow y = 0 \text{ o bien } y = 12, \\ y = 0 &\Rightarrow (12 - 5x)x = 0 \Rightarrow x = 0 \text{ o bien } x = \frac{12}{5}. \end{aligned}$$

Por consiguiente, las únicas combinaciones que generan estados semitriviales son $(0, 12)$ y $(2.4, 0)$.

Calculemos finalmente los estados de coexistencia, caso de haber alguno. Para ello buscamos soluciones del sistema (28.1) cuyas componentes sean ambas positivas. En tal caso podemos dividir la primera ecuación por x y la segunda por y y detenernos a resolver el sistema resultante, que viene dado en esta ocasión por

$$\begin{cases} 12 - 5x + 2y = 0 \\ 24 - 4x - 2y = 0 \end{cases} \quad '$$

y cuya única solución es¹ $x = 4$, $y = 4$. Nótese cómo el estado de coexistencia que acabamos de encontrar (el único posible) responde a la intuición biológica sobre el modelo expuesta anteriormente.

- (2) Supongamos ahora que tres especies interactúan entre sí según las siguientes leyes:

$$\begin{cases} x' = (5 - 3y + 2z)x \\ y' = (-2 + 2x - 2z)y \\ z' = (-8 + 4x - 20y)z \end{cases} \quad .$$

¹Compruébese

Clase 28. Sistemas de ecuaciones diferenciales II: concepto de solución y puntos de equilibrio

Para encontrar los puntos de equilibrio del modelo hemos de resolver el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{cases} (5 - 3y + 2z)x = 0 \\ (-2 + 2x - 2z)y = 0 \\ (-8 + 4x - 20y)z = 0 \end{cases} .$$

Nuevamente se nos presenta el estado trivial como solución del mismo. Por su parte, al enfrentar el cálculo de los estados semitriviales nos encontramos con la siguiente casuística:

- $x = 0 \Rightarrow \{(-2 - 2z)y = 0, (-8 - 20y)z = 0\} \Rightarrow y = 0$ y $z = 0$, o bien $z = -1$ e $y = -\frac{2}{5}$. Luego o bien recuperamos el estado trivial o bien obtenemos el punto de equilibrio $(0, -\frac{2}{5}, -1)$, que no tiene sentido biológico alguno al considerar poblaciones negativas.
- $y = 0 \Rightarrow \{(5 + 2z)x = 0, (-8 + 4x)z = 0\} \Rightarrow x = 0$ y $z = 0$, o bien $z = -\frac{5}{2}$ y $x = 2$. En este caso volvemos a recuperar el estado trivial o bien obtenemos el punto de equilibrio $(2, 0, -\frac{5}{2})$, que tampoco tiene sentido biológico.
- $z = 0 \Rightarrow \{(5 - 3y)x = 0, (-2 + 2x)y = 0\} \Rightarrow x = 0$ e $y = 0$, o bien $y = \frac{5}{3}$ y $x = 1$. Luego o bien recuperamos el estado trivial o bien obtenemos el punto de equilibrio $(1, \frac{5}{3}, 0)$, que es el único estado semitrivial con significación biológica.

Por último, de cara a calcular los posibles estados de coexistencia hemos de resolver el siguiente sistema de ecuaciones lineales (después de haber dividido la primera ecuación por x , la segunda por y y la tercera por z):

$$\begin{cases} 5 - 3y + 2z = 0 \\ -2 + 2x - 2z = 0 \\ -8 + 4x - 20y = 0 \end{cases} . \quad (28.2)$$

En este caso, al tratarse de un número de ecuaciones (e incógnitas) aún reducido, pueden emplearse métodos *directos* como el de sustitución o reducción para averiguar las soluciones en pocos pasos. No obstante, un modelo de interacción que involucrara un número elevado de especies requeriría, a la hora de calcular sus estados de coexistencia, de métodos más eficientes para la resolución del correspondiente sistema lineal, por ejemplo el **método de Gauss**. En nuestro caso particular es sencillo verificar que la única solución del

Clase 28. Sistemas de ecuaciones diferenciales II: concepto de solución y puntos de equilibrio

sistema (28.2) viene dada por la terna $(x = -3, y = -1, z = -4)$. Por consiguiente, ha de concluirse que el modelo carece de estados de coexistencia.

Clase 28. Sistemas de ecuaciones diferenciales II: concepto de solución y puntos de equilibrio

Clase 29

Sistemas de ecuaciones diferenciales III: cálculo de estados de coexistencia a partir del método de Gauss

–Lo más importante en las matemáticas es dominar el pánico. No son difíciles si se tiene confianza y tranquilidad.

–¿Y qué me dice usted del eje de coordenadas, de las secciones cónicas o de las ecuaciones paramétricas?

–No ofrecen gran dificultad...

(Fragmento de un diálogo del filme *Cuna de héroes*, dirigido por John Ford en 1955)

Supongamos que estamos interesados en calcular, caso de haberlos, los estados de coexistencia asociados al siguiente modelo de interacción entre tres especies:

$$\begin{cases} x' = (2 - x - y + 9z)x \\ y' = (12 - 5x - 6y + 45z)y \\ z' = (\alpha + 4x - 3y - \alpha^2 z)z \end{cases},$$

donde $\alpha \in \mathbb{R}$ es un parámetro biológico relacionado con la interacción. En ese caso estaríamos llamados a resolver el siguiente sistema de ecuaciones lineales (cf. *Clase 28*):

$$\begin{cases} 2 - x - y + 9z = 0 \\ 12 - 5x - 6y + 45z = 0 \\ \alpha + 4x - 3y - \alpha^2 z = 0 \end{cases}.$$

Clase 29. Sistemas de ecuaciones diferenciales III: cálculo de estados de coexistencia a partir del método de Gauss

Una forma eficiente de hacerlo la proporciona el llamado **método de Gauss**,¹ consistente en reducir la matriz de coeficientes del sistema lineal a resolver, que en nuestro caso es

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -1 & 9 & -2 \\ -5 & -6 & 45 & -12 \\ 4 & -3 & -\alpha^2 & -\alpha \end{pmatrix},$$

a otra matriz equivalente (es decir, que genera las mismas soluciones que A) en la cual todos los coeficientes situados debajo de la diagonal principal son nulos. Para llevar a cabo tal reducción se procede acogiéndose en cada paso a alguna de las siguientes transformaciones admisibles:

- (1) *Permutación de dos filas entre sí.* Esta acción se corresponde, al nivel del sistema de ecuaciones original, al intercambio de las posiciones entre dos de ellas, lo cual es obvio que no afecta a sus soluciones.
- (2) *Permutación de dos columnas entre sí.* Esta acción se corresponde, al nivel del sistema de ecuaciones original, al intercambio en cada una de las ecuaciones de las posiciones entre dos de sus términos, lo cual es obvio que tampoco afecta a las soluciones.
- (3) *Sumar a una fila un múltiplo de otra.* Debidamente ejecutada, esta acción se traduce en la eliminación de una de las incógnitas en la ecuación sobre la que se actúa. Por ejemplo: si uno estuviera interesado en resolver el sistema $\{x + y = 0, x - y = 1\}$, podría sumar a la segunda ecuación la primera y de ese modo eliminar la incógnita y , pues el resultado sería $2x = 1$.

Establecidas así las reglas del juego, procedamos a jugar. Para ello es fundamental emprender la cadena de acciones sobre la matriz A de forma ordenada, entendiendo como tal que el orden en que debemos convertir en ceros los elementos situados debajo de la diagonal principal es rigurosamente *de arriba abajo y de izquierda a derecha*. En nuestra situación esto quiere decir que en primer lugar hemos de transformar en cero el coeficiente -5 que ocupa la posición $(2,1)$ en la matriz A (esto es, fila 2 y columna 1); luego transformaremos en cero el coeficiente 4 que ocupa la posición $(3,1)$; para acabar convirtiendo en cero el elemento -3 situado en la posición $(3,2)$.

¹Johann Carl Friedrich Gauss (1777–1855), prestigioso matemático alemán muy influyente en una amplia variedad de campos de la ciencia

PASO 1: Sumamos a la segunda fila (F_2) de la matriz A el siguiente múltiplo de la primera fila (F_1): $F_2 \mapsto F_2 + (-5) \cdot F_1$, de modo que A se transforma en

$$G_1 = \begin{pmatrix} -1 & -1 & 9 & -2 \\ 0 & -1 & 0 & -2 \\ 4 & -3 & -\alpha^2 & -\alpha \end{pmatrix}$$

y ya hemos conseguido nuestro primer cero.

PASO 2: Para conseguir a continuación un cero en la posición $(3,1)$, sumamos a la tercera fila (F_3) de la matriz G_1 el siguiente múltiplo de F_1 :² $F_3 \mapsto F_3 + 4 \cdot F_1$, de modo que G_1 pasa a ser

$$G_2 = \begin{pmatrix} -1 & -1 & 9 & -2 \\ 0 & -1 & 0 & -2 \\ 0 & -7 & 36 - \alpha^2 & -\alpha - 8 \end{pmatrix}.$$

PASO 3: Finalmente, para conseguir un cero en la posición $(3,2)$, sumamos a la tercera fila de G_2 el siguiente múltiplo de F_2 :³ $F_3 \mapsto F_3 + (-7) \cdot F_2$, de modo que G_2 pasa ahora a ser

$$G_3 = \begin{pmatrix} -1 & -1 & 9 & -2 \\ 0 & -1 & 0 & -2 \\ 0 & 0 & 36 - \alpha^2 & 6 - \alpha \end{pmatrix}.$$

Ya que todos los elementos situados debajo de la diagonal principal son nulos, podemos dar el método por terminado.

La forma de abordar el final del proceso no es única. Por ejemplo, para el modelo que nos trae la última etapa podría haberse sustituido por las dos siguientes:

PASO 3A: Intercambiando las columnas segunda y tercera en G_2 se obtiene

$$G_{3A} = \begin{pmatrix} -1 & 9 & -1 & -2 \\ 0 & 0 & -1 & -2 \\ 0 & 36 - \alpha^2 & -7 & -\alpha - 8 \end{pmatrix}.$$

PASO 3B: Intercambiando ahora las filas segunda y tercera en G_{3A} se obtiene

$$G_{3B} = \begin{pmatrix} -1 & 9 & -1 & -2 \\ 0 & 36 - \alpha^2 & -7 & -\alpha - 8 \\ 0 & 0 & -1 & -2 \end{pmatrix},$$

²Necesariamente hemos de apoyarnos en F_1 para conseguir un cero en la posición $(3,1)$, pues ningún múltiplo de F_2 sumado con F_3 nos conduce a este resultado

³Necesariamente hemos de apoyarnos en F_2 para conseguir un cero en la posición $(3,2)$, pues de hacerlo en F_1 perderíamos el cero ya conseguido en la posición $(3,1)$

Clase 29. Sistemas de ecuaciones diferenciales III: cálculo de estados de coexistencia a partir del método de Gauss

que es una matriz con todos sus coeficientes nulos bajo la diagonal principal.

Las matrices G_{3B} y G_3 son, a pesar de su bien distinta apariencia, equivalentes (en el sentido en que representan al mismo sistema de ecuaciones y, por tanto, generan las mismas soluciones). La única precaución que hay que tener al permutar columnas es que se está permutando también el orden de las incógnitas. De este modo, la última fila de la matriz G_{3B} (escrita en forma de ecuación) se ha de leer $(-1) \cdot y = -2$, y no $(-1) \cdot z = -2$ (como correspondería si se hubiera conservado el orden natural de las incógnitas).

Finalmente, para calcular las soluciones del sistema de ecuaciones original basta con reinterpretar las filas de la matriz de coeficientes G_3 (o G_{3B}) en términos de ecuaciones, de donde resulta

$$\begin{cases} -x - y + 9z = -2 \\ -y = -2 \\ (36 - \alpha^2)z = 6 - \alpha \end{cases}.$$

Luego ha de ser $y = 2$, $z = \frac{6-\alpha}{36-\alpha^2}$ y $x = \frac{9(6-\alpha)}{36-\alpha^2}$.

Claramente hemos de analizar por separado los casos en que $\alpha = \pm 6$, pues para ambos valores se anulan los denominadores de x y de z .

- Si $\alpha = -6$ la última fila de G_3 se traduce en $0 = 12$, lo que significa que el sistema no admite soluciones (**incompatible**).
- Si $\alpha = 6$ la última fila de G_3 se traduce en $0 = 0$, lo que significa que el sistema responde solamente a las ecuaciones

$$-y = -2, \quad -x - y + 9z = -2.$$

En este caso existen infinitas soluciones que vienen descritas a través de un parámetro $\lambda \in \mathbb{R}$:

$$\{(9\lambda, 2, \lambda) : \lambda \in \mathbb{R}\}.$$

Dicho de otro modo, para $\alpha = 6$ el sistema es **compatible indeterminado**. En este caso podemos afirmar que existen infinitos estados de coexistencia siempre que elijamos $\lambda > 0$.

- Finalmente, si $\alpha \neq \pm 6$ se tiene que el sistema es **compatible determinado**, y la única solución del mismo viene representada por

$$x = \frac{9}{6 + \alpha}, \quad y = 2, \quad z = \frac{1}{6 + \alpha},$$

Clase 29. Sistemas de ecuaciones diferenciales III: cálculo de estados de coexistencia a partir del método de Gauss

donde hemos empleado la relación $36 - \alpha^2 = (6 + \alpha)(6 - \alpha)$, según dicta una de las conocidas fórmulas notables. En este caso existen estados de coexistencia siempre que elijamos $\alpha > -6$.

Procedamos, para acabar, con este otro ejemplo:

$$\begin{cases} x' = (1 - x - y)x \\ y' = (4 - 5x - \alpha y)y \end{cases} \prime$$

donde $\alpha \in \mathbb{R}$ vuelve a representar un parámetro biológico relacionado con la interacción entre las dos poblaciones. Es claro que el modelo es de competencia para cualquier valor que tome α , pues los coeficientes de influencia cruzados son ambos negativos (-1 y -5). Estudiemos la existencia de puntos de equilibrio positivos. Para ello ha de resolverse el siguiente sistema de ecuaciones lineales:

$$\begin{cases} 1 - x - y = 0 \\ 4 - 5x - \alpha y = 0 \end{cases} \prime$$

cuya matriz de coeficientes asociada es

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -1 & -1 \\ -5 & -\alpha & -4 \end{pmatrix}.$$

En este caso el método de Gauss acaba en un solo paso, sin más que sumar a F_2 el siguiente múltiplo de F_1 : $F_2 \mapsto F_2 + (-5) \cdot F_1$, lo que da lugar a la matriz reducida

$$G = \begin{pmatrix} -1 & -1 & -1 \\ 0 & 5 - \alpha & 1 \end{pmatrix}.$$

De aquí se desprende que ha de ser

$$\begin{cases} -x - y = -1 \\ (5 - \alpha)y = 1 \end{cases} \prime$$

luego

$$y = \frac{1}{5 - \alpha}, \quad x = 1 - y = \frac{4 - \alpha}{5 - \alpha}.$$

Por consiguiente, el sistema carece de soluciones si $\alpha = 5$ y, supuesto que $\alpha \neq 5$, existen estados de coexistencia siempre que elijamos $\alpha < 4$.

Clase 29. Sistemas de ecuaciones diferenciales III: cálculo de estados de coexistencia a partir del método de Gauss

Clase 30

Sistemas de ecuaciones diferenciales IV: retratos de fases

¡Nada de peros! Pueden jugar a la extinción más tarde

(Fragmento de un diálogo del filme *Ice age*, dirigido por Chris Wedge y Carlos Saldanha en 2002)

Supongamos que estuviéramos interesados en esbozar las trayectorias¹ asociadas al siguiente modelo de interacción mutualista entre dos especies, a las que denotaremos por las variables x e y :

$$\begin{cases} x' = (4 - 2x + y)x \\ y' = (3 + x - 3y)y \end{cases} .$$

Para ello calculamos en primer lugar los estados de equilibrio. Claramente se dispone del estado trivial ($x = y = 0$), como en cualquier modelo de Lotka–Volterra. Para encontrar los semitriviales analizamos cómo se comporta cada especie en ausencia de la otra. En ausencia de la especie y , la especie x responde a la siguiente ecuación diferencial de tipo logístico²:

¹Quien esté interesado, puede utilizar el *software* implementado en el siguiente sitio web

<http://www.math.rutgers.edu/courses/ODE/sherod/phase-local.html>

para, sin más que cambiar a placer el sistema diferencial a estudiar y marcar sobre el plano la condición de partida con un clic de ratón, observar el sentido de las trayectorias y, con ello, la dinámica general del modelo. Lo único a tener en cuenta es que, al introducir las ecuaciones diferenciales en sus correspondientes casillas, cada producto debe indicarse con un asterisco. Por ejemplo, el término $2xy$ debe introducirse como $2 * x * y$

²Comprueba que, en efecto, se trata de una ecuación logística

Clase 30. Sistemas de ecuaciones diferenciales IV: retratos de fases

$x' = (4 - 2x)x$, la cual modela el crecimiento de la población hacia el nivel de carga $K_1 = 2$. Por otra parte, en ausencia de x la especie y evoluciona según la ley (también logística) $y' = (3 - 3y)y$, según la cual y crece hacia el nivel de carga $K_2 = 1$. Finalmente, para calcular los estados de coexistencia ha de resolverse el siguiente sistema de ecuaciones lineales:

$$\begin{cases} 4 - 2x + y = 0 \\ 3 + x - 3y = 0 \end{cases} \quad (30.1)$$

cuya única solución viene dada por el par $x = 3, y = 2$. Este resultado es coherente con nuestra intuición biológica, pues al tratarse de un modelo mutualista es natural pensar que, al evolucionar conjuntamente, ambas especies verán incrementados sus correspondientes niveles de carga.

Recordamos brevemente que, en el caso de una especie aislada (es decir, una única ecuación diferencial representando su evolución temporal), su retrato de fases consistía en la proyección unidimensional de la dinámica asociada a la misma sobre un segmento en el que se destacaban los estados de equilibrio (con puntos gruesos) y se marcaban las direcciones de las trayectorias (con puntas de flecha) según convergiesen o no hacia el correspondiente punto de equilibrio. En la situación que ahora nos ocupa, nos limitaremos a extender dicho procedimiento al caso bidimensional.

En efecto, al tratar con dos especies necesitaremos un eje de coordenadas para representar cada una de ellas, de modo que el comportamiento dinámico de la interacción resultante quedará esbozado en el primer cuadrante del plano (es decir, $x \geq 0$ e $y \geq 0$, como es natural). El primer bosquejo (Figura 30.1) consistirá en destacar sobre dicha región del plano tanto los puntos de equilibrio previamente calculados como las dos rectas representadas por cada una de las ecuaciones del sistema (30.1), que son $y = 2x - 4$ e $y = 1 + \frac{x}{3}$. De este modo, el cuadrante queda fragmentado en cuatro regiones delimitadas por las dos rectas anteriores y por los dos ejes coordenados.

Para concluir basta con estudiar cómo es la dinámica del modelo en cada una de las cuatro regiones, es decir, cómo es el crecimiento de ambas especies en función de la región en que se elige la condición inicial.

Región I: Supongamos que la condición inicial viniera dada por el par $(x = 1, y = 1)$. Este punto cae claramente en la región inferior izquierda de las cuatro representadas en la Figura 30.1, a la cual podemos llamar Región I cada vez que nos refiramos a ella. Lo primero que debemos tener presente es que la dinámica no cambia en el interior de una misma región, luego elijamos la condición inicial que elijamos siempre llegaremos al mismo tipo de evolución temporal de las especies. En este caso, sustituyendo la

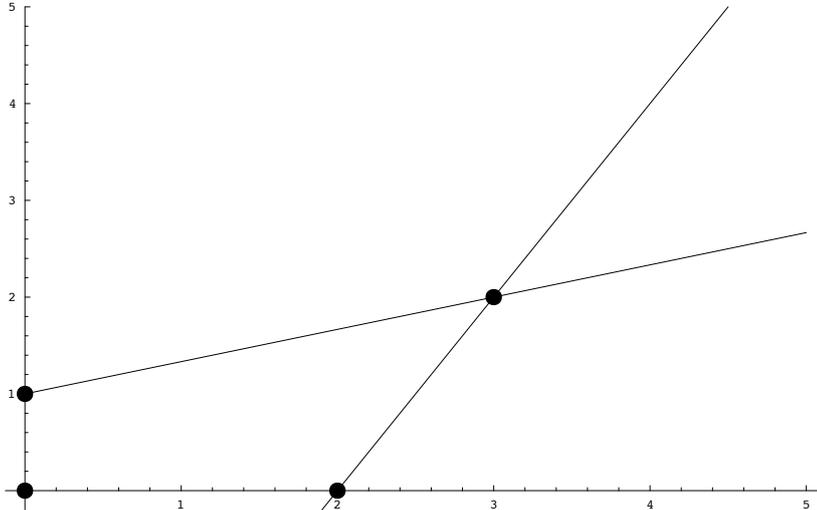


Figura 30.1: Representación gráfica de los puntos de equilibrio de nuestro modelo así como de las ecuaciones del sistema (30.1)

condición elegida en nuestro sistema diferencial observamos fácilmente que

$$\begin{aligned}x' &= (4 - 2 \cdot 1 + 1) \cdot 1 = 3 > 0, \\y' &= (3 + 1 - 3 \cdot 1) \cdot 1 = 1 > 0,\end{aligned}$$

luego ambas especies están destinadas a crecer en el interior de la Región I. El sentido de crecimiento de la especie x (eje de abscisas) es claramente de izquierda a derecha, mientras que el sentido de crecimiento para la especie y es de abajo arriba. De ello se desprende que las trayectorias asociadas a datos iniciales pertenecientes a la Región I han de esbozarse de izquierda a derecha y de abajo arriba. En realidad, habría bastado con observar la dinámica sobre los ejes (esto es, el crecimiento de cada una de las especies por separado) para dilucidar cómo ha de ser la evolución conjunta.

Región II: Supongamos ahora que la condición inicial viniese dada por el par $(x = 4, y = 1)$. Este punto cae claramente en la región inferior derecha de las cuatro representadas en la Figura 30.1, a la cual podemos llamar Región II cada vez que nos refiramos a ella. Sustituyendo la condición elegida en nuestro sistema diferencial observamos fácilmente que

$$\begin{aligned}x' &= (4 - 2 \cdot 4 + 1) \cdot 4 = -12 < 0, \\y' &= (3 + 4 - 3 \cdot 1) \cdot 1 = 4 > 0,\end{aligned}$$

luego la especie y está destinada a crecer en el interior de la Región II mientras que la especie x decrecerá. Esto quiere decir que las trayectorias asociadas a datos iniciales pertenecientes a la Región II han de esbozarse de derecha a izquierda (decrecimiento de x) y de abajo arriba (crecimiento de y). Nuevamente, habría bastado con reducirse al estudio de la dinámica sobre los ejes para obtener la información deseada.

Región III: Llamaremos Región III a la que ocupa el extremo superior derecho de entre las cuatro representadas en la Figura 30.1. Elegir un punto en su interior a modo de condición inicial puede resultar algo más confuso que en los casos anteriores, por lo que comprobaremos que nuestra percepción no nos juega una mala pasada. Teniendo en cuenta únicamente consideraciones gráficas, podría parecer que el punto $(x = 4, y = 3)$ es un buen candidato a pertenecer a la Región III. Veamos que es así: para ello basta con advertir que la segunda componente (la altura) de cualquier punto de dicha región debe mantenerse entre los niveles delimitados por las dos rectas de la Figura 30.1, es decir: $1 + \frac{x}{3} < y < 2x - 4$. En nuestro caso, si elegimos $x = 4$ habría de cumplirse $\frac{7}{3} < y < 4$, luego $y = 3$ es un valor admisible, con lo que el par $(x = 4, y = 3)$ pertenece definitivamente a la Región III. Sustituyendo este punto en nuestro sistema diferencial observamos fácilmente que

$$\begin{aligned}x' &= (4 - 2 \cdot 4 + 3) \cdot 4 = -4 < 0, \\y' &= (3 + 4 - 3 \cdot 3) \cdot 3 = -6 < 0,\end{aligned}$$

luego ambas especies están destinadas a decrecer en el interior de la Región III. Esto quiere decir que las trayectorias asociadas a datos iniciales pertenecientes a dicha región han de esbozarse de izquierda a derecha (decrecimiento de x) y de arriba abajo (decrecimiento de y). La misma conclusión se desprende de un análisis dinámico de los retratos de fases correspondientes a cada especie por separado (es decir, de la proyección sobre los ejes).

Región IV: Supongamos finalmente que la condición inicial viniese dada por el par $(x = 1, y = 3)$. Este punto cae claramente en la región superior izquierda de las cuatro representadas en la Figura 30.1, a la cual podemos llamar Región IV cada vez que nos refiramos a ella. Sustituyendo la condición elegida en nuestro sistema diferencial observamos fácilmente que

$$\begin{aligned}x' &= (4 - 2 \cdot 1 + 4) \cdot 1 = 6 > 0, \\y' &= (3 + 1 - 3 \cdot 4) \cdot 4 = -32 < 0,\end{aligned}$$

luego la especie x está destinada a crecer en el interior de la Región IV mientras que la especie y decrecerá. Esto quiere decir que las trayectorias

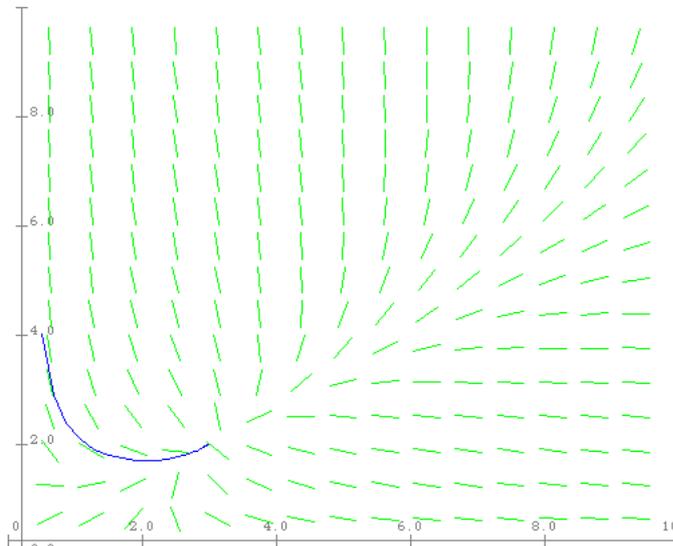


Figura 30.2: Detalle de la trayectoria que pasa por el punto $(1,2)$, en el que se puede apreciar cómo ésta comienza descendiendo (Región IV) para luego ascender (Región I) en la dirección del estado de coexistencia

asociadas a datos iniciales pertenecientes a la Región IV han de esbozarse de izquierda a derecha (crecimiento de x) y de arriba abajo (decrecimiento de y), como se desprende igualmente del correspondiente análisis dinámico sobre los ejes.

Es importante destacar que las trayectorias pueden atravesar una región e ingresar en otra, si bien están obligadas siempre a cumplir las *reglas del juego* impuestas por cada una de las regiones. Por ejemplo: si uno partiera de la condición inicial $(1,2)$ (Región IV), la correspondiente trayectoria sería siempre descendente (de izquierda a derecha), de modo que la única manera posible de converger hacia el estado de coexistencia sería atravesando la Región IV e ingresando en la Región I, donde podría volver a crecer (también de izquierda a derecha). La Figura 30.2 nos proporciona la evidencia gráfica de lo aquí expuesto.

En este ejemplo el estado de coexistencia es asintóticamente **estable**, puesto que atrae a todas las soluciones circundantes, mientras que los restantes puntos de equilibrio (trivial y semitriviales) son **inestables** (véase la Figura 30.3).

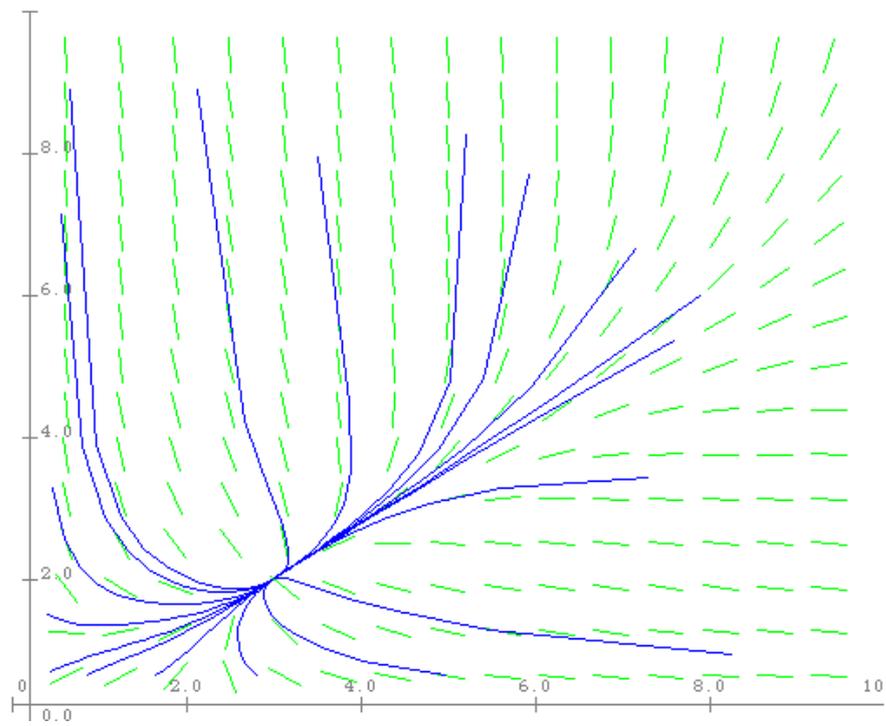


Figura 30.3: Esbozo general del retrato de fases asociado a nuestro modelo mutualista

Prueba 1

Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

1.- La evolución de una determinada población viene descrita por la ecuación en diferencias $x_{n+1} = f(x_n)$, de la que se sabe que

$$f(1) = 1 \quad \text{y} \quad f'(x) = -xe^{-x^2}.$$

- (a) La función $f(x) = \frac{1}{2}e^{-x^2} + 1 - \frac{1}{2e}$ cumple las condiciones de la situación anterior.
- (b) $x = 1$ es un punto de equilibrio inestable.
- (c) Si inicialmente $x_0 = 1$ (esto es, la población tiene 1000 individuos entendiendo que los recuentos se hacen en miles de unidades), entonces a largo plazo la población tiende hacia los 1000 individuos.
- (d) La función f' no tiene puntos fijos.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: La afirmación (a) es correcta. Para verificarlo basta con evaluar f en $x = 1$, tras lo cual se obtiene

$$f(1) = \frac{1}{2}e^{-1} + 1 - \frac{1}{2e} = \frac{1}{2e} + 1 - \frac{1}{2e} = 1.$$

Por otra parte, un sencillo cálculo nos conduce a

$$f'(x) = \left(\frac{1}{2}e^{-x^2}\right)' = \frac{1}{2}(e^{-x^2})' = \frac{1}{2}(-2x)e^{-x^2} = -xe^{-x^2}.$$

Que $x = 1$ es un punto de equilibrio de la ecuación en diferencias es claro, puesto que se trata de un punto fijo de f . Entonces $f'(1) = -e^{-1}$, que es una cantidad comprendida entre -1 y 1 , lo que nos informa de que $x = 1$ es asintóticamente estable y no inestable como se afirma en (b).

La afirmación (c) es inmediatamente cierta desde el conocimiento de que $x = 1$ es un punto fijo de f .

Finalmente, para comprobar que f' sí tiene puntos fijos basta con darse cuenta de que la ecuación $-xe^{-x^2} = x$ o, equivalentemente, $x(1 + e^{-x^2}) = 0$, admite a $x = 0$ como solución.

2.- Se proponen los dos siguientes modelos para estudiar la evolución anual de una determinada población:

$$\text{Modelo 1 : } x_{n+1} = x_n \ln(2 + x_n),$$

$$\text{Modelo 2 : } y_{n+1} = y_n + \frac{1}{4}e^{y_n} - \frac{1}{4}.$$

- (a) Si la evolución de la población contemplara dos estados constantes, el más apropiado para describir su dinámica sería el Modelo 1.
- (b) Si la especie tendiera a la extinción, el más apropiado para describir su dinámica sería el Modelo 2.
- (c) Si la dinámica de la población exhibiera un equilibrio inestable, el más apropiado sería el Modelo 1.
- (d) Si inicialmente $x_0 = 100$ y en el segundo año se conoce que la población tiene alrededor de 3000 individuos, el más apropiado sería el Modelo 1.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: Los estados constantes de la población son los puntos fijos de la función que describe, en cada caso, su dinámica. Para el primer modelo, los puntos fijos de $f(x) = x \ln(2 + x)$ son aquellos que resultan de resolver la ecuación $x \ln(2 + x) = x$ o, equivalentemente, $x(\ln(2 + x) - 1) = 0$. Por una parte resulta $x = 0$, mientras que el otro punto fijo es el que satisface $\ln(2 + x) = 1$, que equivale a decir (tomando exponenciales para despejar la incógnita) que $2 + x = e$, esto es, $x = e - 2$. Por su parte, los puntos de equilibrio del segundo modelo son los que resultan de resolver $g(y) = y + \frac{1}{4}e^y - \frac{1}{4} = y$, es decir, $\frac{1}{4}e^y - \frac{1}{4} = 0$, cuya única solución es $y = 0$. De este modo el Modelo 1 tiene dos puntos de equilibrio, mientras que el Modelo 2 solo tiene uno, luego la afirmación (a) es correcta.

Para el Modelo 1 se tiene que

$$f'(x) = (x \ln(2+x))' = \ln(2+x) + x \cdot \frac{1}{2+x},$$

de donde se desprende que $f'(0) = \ln(2) = 0.693$. Por tanto, $x = 0$ es asintóticamente estable. Además, $f'(e-2) = 1 + (e-2) \cdot \frac{1}{e} = 1.26424$, luego $x = e-2$ es inestable. Para el Modelo 2 se tiene que

$$g'(y) = \left(y + \frac{1}{4}e^y - \frac{1}{4}\right)' = 1 + \frac{1}{4}e^y,$$

de manera que $g'(0) = 1 + \frac{1}{4} = 1.25 > 1$, por lo que $x = 0$ es inestable. Esto nos permite concluir que ni (b) ni (c) son verdaderas, en el primer caso porque el estado de extinción solo es asintóticamente estable (es decir, se tiende hacia él) para el Modelo 1, y en el segundo caso porque tanto el Modelo 1 como el Modelo 2 poseen un punto de equilibrio inestable, por lo que no hay razón alguna a priori para preferir uno frente al otro.

Finalmente, para el Modelo 1 es sencillo calcular

$$\begin{aligned}x_1 &= x_0 \ln(2+x_0) = 100 \ln(102) = 462.497, \\x_2 &= x_1 \ln(2+x_1) = 462.497 \ln(464.497) = 2840.18,\end{aligned}$$

mientras que para el Modelo 2 se tiene

$$\begin{aligned}y_1 &= y_0 + \frac{1}{4}e^{y_0} - \frac{1}{4} = 100 + \frac{1}{4}e^{100} - \frac{1}{4} = 6.72029 \times 10^{42}, \\y_2 &= y_1 + \frac{1}{4}e^{y_1} - \frac{1}{4} = \text{una monstruosidad},\end{aligned}$$

lo que convierte en cierta la afirmación (d).

3.- De una determinada población se conoce que sus tasas de fertilidad y mortalidad vienen dadas por

$$f(P) = 2P + a, \quad m(P) = (P+1)^2 - bP^2 + 1,$$

respectivamente, donde a y b son números positivos.

- (a) Si $b = 1$, el modelo en diferencias que rige la dinámica de esta población es de Malthus para cualquier valor de a mayor que 1.
- (b) Ninguna elección de a y b conduce a un modelo logístico.

- (c) Si $b = 1$ y $a = 2$ la población crece ilimitadamente.
- (d) Si $a = 3$ y $b = 2$, entonces $P = 0$ es un punto de equilibrio inestable.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: El modelo a considerar es

$$\begin{aligned}
 P_{n+1} &= P_n + f(P_n)P_n - m(P_n)P_n \\
 &= P_n + (2P_n + a)P_n - ((P_n + 1)^2 - bP_n^2 + 1)P_n \\
 &= P_n + (2P_n + a)P_n - ((1 - b)P_n^2 + 2P_n + 2)P_n \\
 &= P_n + 2P_n^2 + aP_n - (1 - b)P_n^3 - 2P_n^2 - 2P_n \\
 &= (a - 1)P_n - (1 - b)P_n^3.
 \end{aligned}$$

Si $b = 1$ se tiene $P_{n+1} = (a - 1)P_n$, que genera una ecuación de Malthus si $a > 1$. Por consiguiente, (a) es verdadera.

Para obtener un modelo logístico, es decir, una ecuación de la forma $P_{n+1} = AP_n(1 - P_n)$, necesitaríamos en primer lugar que no apareciera la potencia cúbica de P_n en nuestra ecuación, luego habría que exigir de entrada $b = 1$. Pero en ese caso ya hemos comprobado que se llega a un modelo malthusiano y no a uno logístico, luego (b) también es verdadera.

Si $b = 1$ y $a = 2$ es inmediato comprobar que $P_{n+1} = P_n$, luego la población se mantiene siempre constante y, en consecuencia, (c) es falsa.

Por último, si $a = 3$ y $b = 2$ entonces $P_{n+1} = 2P_n + P_n^3$. En este caso $f(P) = 2P + P^3$ tiene por puntos fijos a las soluciones de $2P + P^3 = P$ o, equivalentemente, $P(1 + P^2) = 0$. Luego $P = 0$ es, en efecto, un punto de equilibrio. Para ver que es inestable basta con calcular $f'(P) = 2 + 3P^2$ y luego $f'(0) = 2 > 1$.

Prueba 2

1.- La evolución de una determinada población viene descrita por la siguiente matriz de transición:

$$T = \begin{pmatrix} 0.5 & 0.8 & 1 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ a & b & 0 \end{pmatrix},$$

donde a y b son parámetros ≥ 0 a ajustar. Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

- (a) T no puede ser una matriz de Leslie para ningún valor posible de a y de b .
- (b) Si se elige $a \neq b$, entonces T no es una matriz de probabilidad.
- (c) Si se elige $a = 0$ y $b \neq 0$, entonces T es una matriz ergódica.
- (d) Si se elige $a = 0$, entonces $\lambda = 1$ es el valor propio dominante de la matriz T para cualquier valor posible de b .
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: La afirmación (a) es FALSA, puesto que sí existen valores de a y de b para los que T es una matriz de Leslie: basta con elegir $a = 0$ y cualquier $b \geq 0$.

Para que T sea una matriz de probabilidad es necesario que todos sus coeficientes sean ≥ 0 , lo cual se cumple sin restricciones, y que todas sus columnas sumen 1, luego han de ser $a = b = 0.2$. Por consiguiente, si $a \neq b$ T no puede ser de probabilidad y la afirmación (b) es VERDADERA.

En las condiciones de la afirmación (c) se tiene que

$$T = \begin{pmatrix} 0.5 & 0.8 & 1 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & b > 0 & 0 \end{pmatrix},$$

de donde se desprende fácilmente que

$$T^2 = \begin{pmatrix} 0.49 & 0.4 + b & 0.5 \\ 0.15 & 0.24 & 0.3 \\ 0.3b & 0 & 0 \end{pmatrix},$$

$$T^3 = \begin{pmatrix} 0.365 + 0.3b & 0.392 + 0.5b & 0.49 \\ 0.147 & 0.12 + 0.3b & 0.15 \\ 0.15b & 0.24b & 0.3b \end{pmatrix}.$$

Por consiguiente, T es ergódica con índice de ergodicidad igual a 3 y la afirmación (c) es VERDADERA. Nótese que se llega a la misma conclusión esbozando los correspondientes diagramas de árbol.

Finalmente, si se elige $a = 0$ y, por ejemplo, $b = 0$, es sencillo verificar que $\lambda = 1$ ni siquiera es valor propio. En efecto: para que se cumpliera que $\lambda = 1$ es valor propio tendría que ocurrir

$$\begin{pmatrix} 0.5 & 0.8 & 1 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix},$$

que solo es factible si

$$0.5x + 0.8y + z = x, \quad 0.3x = y, \quad z = 0,$$

sistema de ecuaciones lineales cuya única solución es $x = y = z = 0$, que es bien sabido que no constituye un vector propio. Por consiguiente, la afirmación (d) es FALSA.

2.- Un equipo de botánicos ha sido contratado para llevar a cabo un tratamiento de fertilización sobre una muestra de 50 plantas de la misma especie, con objeto de testar la eficacia de un nuevo producto fertilizante. Para contrastar los niveles de éxito del experimento han dividido dicha población en tres sectores según la longitud media de sus tallos: (A) entre 0 y 5 cm., (B) entre 5 y 15 cm, y (C) más de 15 cm., y han llamado x_n, y_n y z_n a la proporción de plantas que ocupan los sectores A, B y C tras el n -ésimo recuento, respectivamente. Tras un tiempo de observación, los científicos

han llegado a la conclusión de que el siguiente modelo en diferencias se adecúa a los presupuestos del experimento:

$$\begin{aligned}x_{n+1} &= 0.4 x_n + 0.7 y_n, \\y_{n+1} &= 0.1 y_n + 0.6 z_n, \\z_{n+1} &= 0.6 x_n + 0.2 y_n + 0.4 z_n.\end{aligned}$$

Se pide lo siguiente:

- Calcula la matriz de transición del modelo.
- Calcula el valor propio dominante de la matriz del apartado (a).
- Comprueba que $v = \begin{pmatrix} 7 \\ 6 \\ 9 \end{pmatrix}$ es un vector propio dominante del modelo.
- Describe las proporciones de cada sector de población a largo plazo.
- Si se tiene en cuenta que cada aplicación del tratamiento requiere dos dosis por planta, calcula el número de dosis que se prevén necesarias para cada sector de población hacia el fin del experimento.

Solución: La matriz que se nos pide en el apartado (a) es

$$T = \begin{pmatrix} 0.4 & 0.7 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0.6 \\ 0.6 & 0.2 & 0.4 \end{pmatrix}.$$

Dicha matriz es claramente de probabilidad y, tras una sencilla verificación, ergódica. Por tanto, $\lambda = 1$ es su valor propio dominante. Esto resuelve (b).

Para resolver (c) basta con calcular el producto $T \cdot v$ y comprobar que el resultado obtenido coincide con v . En efecto,

$$\begin{pmatrix} 0.4 & 0.7 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0.6 \\ 0.6 & 0.2 & 0.4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 7 \\ 6 \\ 9 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 7 \\ 6 \\ 9 \end{pmatrix}.$$

Las proporciones de cada sector de población a largo plazo vienen descritas por el vector propio dominante normalizado, luego $\frac{7}{22} \cdot 100 = 31.8182\%$ de los individuos se concentran en el sector A (aproximadamente 16 plantas), $\frac{6}{22} \cdot 100 =$

27.2727% en B (aproximadamente 14 plantas) y $\frac{9}{22} \cdot 100 = 40.9091\%$ en C (aproximadamente 20 plantas). Esto resuelve (d).

Entendiendo la expresión hacia el fin del experimento como un a largo plazo, es claro que se necesitará el doble de dosis que plantas haya en cada sector de la población, luego aproximadamente 32 dosis para el sector A, 28 para B y 40 para C según los datos obtenidos en el apartado (d).

Prueba 3

1.- La evolución de una determinada población viene descrita en términos de la siguiente ecuación diferencial:

$$P'(t) = aP(t)(12 - 4P(t)), \quad (30.2)$$

donde $a \in \mathbb{R}$ es un parámetro biológico del modelo. Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

- (a) La función $P(t) = \frac{6e^{12at}}{1+2e^{12at}}$ es la única solución de la ecuación diferencial (30.6) asociada al dato inicial $P(0) = 2$.
- (b) La ecuación diferencial (30.6) es de tipo logístico con tasa de crecimiento intrínseca $r = 12a$.
- (c) Si el tamaño inicial de la población es $P(0) = 3$, éste disminuirá con el paso del tiempo.
- (d) Existe una solución creciente que satisface $P(0) = 2$ y $P(1) = 4$.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: La afirmación (a) es VERDADERA. En efecto, se tiene que

$$\begin{aligned} P'(t) &= \left(\frac{6e^{12at}}{1+2e^{12at}} \right)' \\ &= \frac{72ae^{12at}(1+2e^{12at}) - (6e^{12at})(24ae^{12at})}{(1+2e^{12at})^2} = \frac{72ae^{at}}{(1+2e^{12at})^2}, \\ aP(t)(12-4P(t)) &= \frac{6ae^{12at}}{1+2e^{12at}} \left(12 - \frac{24e^{12at}}{1+2e^{12at}} \right) \\ &= \frac{6ae^{12at}}{1+2e^{12at}} \left(\frac{12}{1+2e^{12at}} \right) = \frac{72ae^{at}}{(1+2e^{12at})^2}, \end{aligned}$$

luego $P(t)$ es solución de la ecuación diferencial (30.6), y además se cumple que $P(0) = \frac{6}{1+2} = 2$.

La afirmación (b) es también VERDADERA, pues basta con reescribir la ecuación (30.6) del siguiente otro modo (sin más que sacar factor común 12):

$$P'(t) = 12aP(t) \left(1 - \frac{4}{12}P(t) \right) = 12aP(t) \left(1 - \frac{P(t)}{3} \right),$$

que representa una ecuación logística con tasa de crecimiento intrínseca igual a $12a$ y capacidad de carga igual a 3.

La afirmación (c) es FALSA, puesto que $P = 3$ es uno de los puntos de equilibrio (la capacidad de carga del modelo, de hecho), de modo que alcanzado dicho valor la población ha de mantenerse siempre constante (luego no puede disminuir con el paso del tiempo).

Finalmente, la afirmación (d) es también FALSA, puesto que para que la solución creciera desde el valor 2 hasta el valor 4 tendría que atravesar el valor 3, que es un punto de equilibrio.

2.- Tres especies animales que comparten hábitat (representadas por $x(t)$, $y(t)$ y $z(t)$) interactúan según el siguiente modelo diferencial, donde a y b son parámetros biológicos no nulos relacionados con la interacción:

$$\begin{aligned}x' &= (1 - 2x + y)x, \\y' &= (x - y - z + 1)y, \\z' &= (ax + 2y + bz - 2)z.\end{aligned}$$

Se pide lo siguiente:

- Determina todos los posibles tipos de interacción dos a dos según los valores de a y b .
- Determina el comportamiento a largo plazo de cada una de las poblaciones en ausencia de las otras dos.
- Para el caso particular en que $a = -2$ y $b = 2$ encuentra, caso de haberlos, todos los estados de coexistencia del modelo.
- Esboza el retrato de fases de la interacción x - y (en ausencia de z) y discute la estabilidad de los correspondientes puntos de equilibrio.
- Para el modelo del apartado anterior (interacción x - y en ausencia de z) y el dato inicial

$$x(0) = \frac{2}{3}, \quad y(0) = \frac{3}{2},$$

determina analítica y gráficamente la dirección de crecimiento o decrecimiento de la correspondiente trayectoria.

Solución: (a) La interacción entre las especies x e y es siempre mutualista (independientemente de los valores que adopten los parámetros a y b), ya que los dos coeficientes de influencia cruzados son positivos (ambos son iguales a 1); la interacción entre la especie y y la especie z es antagonista, pues y beneficia a z (con coeficiente 2) en tanto que z perjudica a y (con coeficiente -1), nuevamente a expensas de los valores asumidos por a y b ; por último, la influencia de z sobre x es siempre nula, mientras que la de x sobre z depende del signo el parámetro a : en efecto, si $a > 0$ la especie x influye positivamente sobre la especie z , luego la interacción es de tipo comensalista; mientras que si $a < 0$ se trata de una relación de amensalismo.

(b) En ausencia de y, z , la especie x se rige por la siguiente ecuación diferencial: $x' = (1 - 2x)x$, cuyos puntos de equilibrio son $x = 0$ y $x = 1/2$, de modo que considerada una condición inicial arbitraria $0 < x_0 < 1/2$ (por ejemplo, $x_0 = 1/4$) es inmediato comprobar que el signo de x' es positivo, luego a largo plazo la especie x tendería hacia su capacidad de carga, $K_1 = \frac{1}{2}$, en ausencia de las otras dos. Si consideramos ahora el modelo que rige la evolución de la especie y en ausencia de x, z obtenemos que $y' = (1 - y)y$, cuyos puntos de equilibrio son $y = 0$ e $y = 1$ y cuyas soluciones, para un dato inicial cualquiera $0 < y_0 < 1$, son todas crecientes (pues y' es positiva). Por consiguiente, la especie y crecerá hacia su capacidad de carga $K_2 = 1$ en ausencia de las otras dos especies. Finalmente, en ausencia de x, y la especie z se comporta tal como dicta la ecuación diferencial $z' = (bz - 2)z$, cuyos puntos de equilibrio son $z = 0$ y $z = \frac{2}{b}$. Las soluciones biológicas de este modelo son todas decrecientes independientemente del signo que tenga b (basta con elegir como dato inicial $z_0 = \frac{1}{b}$, por ejemplo, para verificar que z' es negativa), luego z tenderá a extinguirse.

(c) Si $a = -2$ y $b = 2$, el sistema de ecuaciones lineales a resolver para encontrar los estados de coexistencia es

$$\begin{aligned} 1 - 2x + y &= 0, \\ x - y - z + 1 &= 0, \\ -2x + 2y + 2z - 2 &= 0. \end{aligned} \tag{30.3}$$

Nótese que la última ecuación es prescindible, pues equivale a la anterior (sin más que multiplicarla por el factor -2). Escrito en forma matricial (según el orden convencional: primera columna para la incógnita x , segunda para y , tercera para z y última para los términos independientes), el sistema pasa a leerse de la siguiente

forma:

$$A = \begin{pmatrix} -2 & 1 & 0 & -1 \\ 1 & -1 & -1 & -1 \end{pmatrix}.$$

Utilizaremos el método de Gauss para resolverlo. Para ello basta con efectuar la operación $F_2 \mapsto F_2 + \frac{1}{2}F_1$, de donde resulta

$$G = \begin{pmatrix} -2 & 1 & 0 & -1 \\ 0 & -\frac{1}{2} & -1 & -\frac{3}{2} \end{pmatrix},$$

o, lo que es lo mismo, el siguiente sistema de ecuaciones lineales equivalente a (30.7):

$$\begin{aligned} -2x + y &= -1, \\ -\frac{1}{2}y - z &= -\frac{3}{2}. \end{aligned}$$

Para resolverlo hemos de introducir un parámetro (por ejemplo, $z = \lambda \in \mathbb{R}$), de donde se desprende que las infinitas soluciones del sistema (30.7) son de la forma

$$x = 2 - \lambda, \quad y = 3 - 2\lambda, \quad z = \lambda,$$

para cualquier valor $\lambda \in \mathbb{R}$. Luego existen infinitos estados de coexistencia (recuérdese: todas las componentes han de ser positivas) que vienen determinados por los valores de λ comprendidos en el intervalo $0 < \lambda < \frac{3}{2}$.

(d) Véase la siguiente figura, en que aparecen representadas las trayectorias correspondientes a la evolución conjunta de las especies x (eje de abscisas) e y (eje de ordenadas) a partir del sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} x' &= (1 - 2x + y)x, \\ y' &= (x - y + 1)y. \end{aligned} \tag{30.4}$$

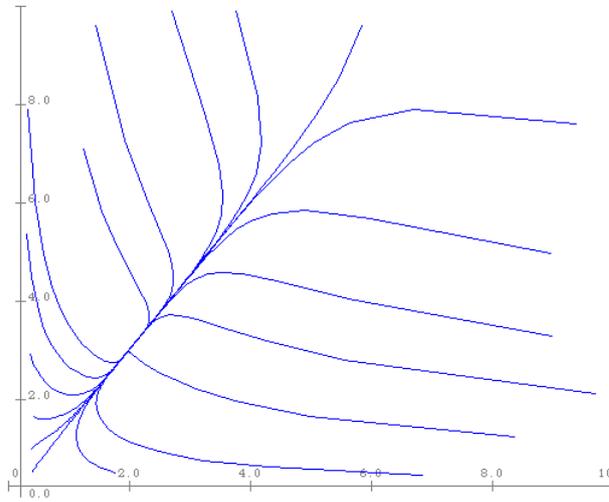
Claramente el único punto de equilibrio estable (o atractor) es el estado de coexistencia, representado por el par $x = 2, y = 3$.

(e) Desde un punto de vista analítico, es claro que la trayectoria buscada crece en el sentido de ambas especies, pues

$$x' = \left(1 - 2 \cdot \frac{2}{3} + \frac{3}{2}\right) \cdot \frac{2}{3} = \frac{7}{9} > 0, \quad y' = \left(\frac{2}{3} - \frac{3}{2} + 1\right) \cdot \frac{3}{2} = \frac{1}{4} > 0.$$

Dado que las rectas a considerar para determinar las cuatro regiones del plano en que varía la dinámica del sistema son

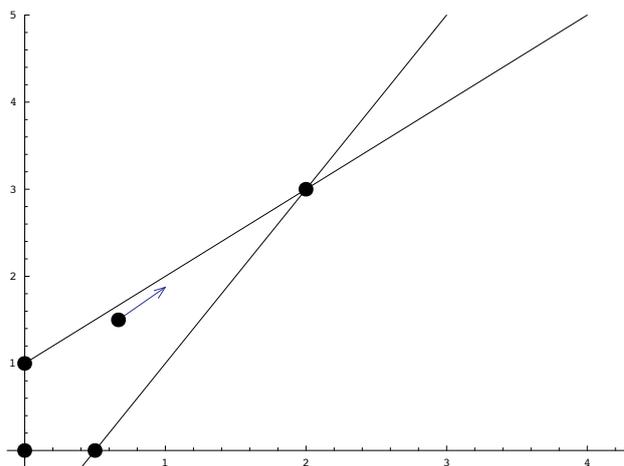
$$y = 2x - 1, \quad y = x + 1,$$



es claro que el punto $(\frac{2}{3}, \frac{3}{2})$ pertenece a la región inferior izquierda puesto que, fijada la componente $x = \frac{2}{3}$, se cumple

$$2 \cdot \frac{2}{3} - 1 = \frac{1}{3} < \frac{3}{2} < \frac{2}{3} + 1 = \frac{5}{3}.$$

Por tanto, la situación es como la planteada en la siguiente figura:



Prueba 4

1.- Un equipo europeo de biólogos se encuentra realizando unas investigaciones relacionadas con las preferencias que manifiestan los orangutanes del parque natural de Gunung Leuser, en Sumatra, a la hora de confeccionar los nidos en que pasarán la noche en las copas de los árboles. Para ello han elegido una comunidad concreta formada por 40 de estos primates y se han centrado en tres especies de árboles diferentes, a las que haremos mención aquí como A , B y C . Los científicos han propuesto el siguiente modelo matemático para reproducir de modo aproximado la variabilidad sobre la elección diaria que los orangutanes hacen de la especie de árbol en el que construirán su *cama*:

$$\begin{aligned}A_{n+1} &= 0.6 A_n + 0.2 C_n, \\B_{n+1} &= 0.4 A_n + 0.5 B_n, \\C_{n+1} &= 0.5 B_n + 0.8 C_n.\end{aligned}$$

Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

- (a) El 20 % de los orangutanes que un día construyen su nido en un árbol de la especie A , cambian a un árbol de la especie C al día siguiente.
- (b) El modelo anterior viene descrito por una matriz de probabilidad.
- (c) La matriz que describe el modelo anterior admite un valor propio estrictamente dominante.
- (d) A largo plazo, la población de orangutanes se distribuye entre las tres especies de árboles según los porcentajes aproximados 26.3 % (para la especie A), 21 % (para la especie B) y 52.6 % (para la especie C).
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: El enunciado (a) es FALSO, puesto que 0.2 (o, en términos porcentuales, 20%) es la fracción de la comunidad de orangutanes que cambian de árbol de la especie C a árbol de la especie A, y no al revés. La matriz asociada al modelo es la siguiente:

$$M = \begin{pmatrix} 0.6 & 0 & 0.2 \\ 0.4 & 0.5 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0.8 \end{pmatrix},$$

que es claramente de probabilidad, luego la afirmación (b) es VERDADERA. Además, es sencillo comprobar que se trata de una matriz ergódica:

$$\begin{aligned} A &\rightarrow A + B \rightarrow A + B + C, \\ B &\rightarrow B + C \rightarrow A + B + C, \\ C &\rightarrow A + C \rightarrow A + B + C. \end{aligned}$$

por lo que $\lambda = 1$ será su valor propio estrictamente dominante, lo que implica que el enunciado (c) es también VERDADERO. Finalmente, para verificar la veracidad de lo expuesto en (d) basta con calcular un vector propio dominante de la matriz M. Para ello planteamos el sistema³

$$\begin{pmatrix} 0.6 & 0 & 0.2 \\ 0.4 & 0.5 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0.8 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} A \\ B \\ C \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A \\ B \\ C \end{pmatrix}$$

o, equivalentemente,

$$\begin{aligned} 0.6A + 0.2C &= A, \\ 0.4A + 0.5B &= B, \\ 0.5B + 0.8C &= C. \end{aligned}$$

Una posible solución (de las infinitas que tiene) es $A = 10$, $B = 8$, $C = 20$. Luego los porcentajes a largo plazo vienen dados por

$$\begin{aligned} A &: \frac{10}{10 + 8 + 20} \times 100 = 26.3\%, \\ B &: \frac{8}{10 + 8 + 20} \times 100 = 21\%, \\ C &: \frac{20}{10 + 8 + 20} \times 100 = 52.6\%. \end{aligned}$$

Esto hace que la afirmación (d) sea también VERDADERA.

³Recuerda que $\lambda = 1$ es el valor propio dominante



2.- Una determinada población está estructurada en base a tres grupos diferentes de edad: crías (hasta los 3 años), jóvenes (de 3 a 6 años) y adultos (de 6 a 9 años). Es conocido que cada cría engendra en media una nueva cría, cada joven engendra en media 1.5 crías y cada adulto engendra en

media 0.5 crías. Además, las observaciones arrojan el dato de que la mitad de las crías llegan a jóvenes, en tanto que ningún joven sobrevive.

- Construye la matriz del modelo.
- Si la distribución de tamaños iniciales es $P_0 = (3, 1, 0)^T$ (en las unidades adecuadas), calcula cuál será la distribución de tamaños al cabo de seis años.
- Justifica la existencia del valor propio estrictamente dominante para este modelo y aproxímalo usando seis pasos del método de las potencias con vector de partida $(1.5, 0.4, 0)^T$. Trabaja con dos cifras decimales.
- ¿Es $(3, 1, 0)^T$ un vector propio dominante? Justifica la respuesta.
- A la luz de los resultados anteriores, explica el comportamiento a largo plazo de la población (incluyendo su distribución porcentual por grupos de edad).

Solución: (a) Se trata de un modelo de Leslie, luego la matriz que lo representa ha de ser

$$L = \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

en función de las tasas proporcionadas en el enunciado del ejercicio.

(b) Como cada recuento es trianual (dado que cada periodo de edad comprende tres años), lo que necesitamos calcular es el vector P_2 , que vendrá dado por $P_2 = LP_1$, donde

$$P_1 = LP_0 = \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4.5 \\ 1.5 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Es decir:

$$P_2 = \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 4.5 \\ 1.5 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 6.75 \\ 2.25 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

(c) El valor propio dominante de L existe porque existen dos tasas de fertilidad contiguas estrictamente positivas. Eligiendo $v_0 = (1.5, 0.4, 0)^T$ como vector de

partida en el método de las potencias se tiene:

$$\begin{aligned}
 v_1 = Lv_0 &= \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1.5 \\ 0.4 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2.1 \\ 0.75 \\ 0 \end{pmatrix}, \\
 v_2 = Lv_1 &= \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 2.1 \\ 0.75 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3.22 \\ 1.05 \\ 0 \end{pmatrix}, \\
 v_3 = Lv_2 &= \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3.22 \\ 1.05 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4.79 \\ 1.61 \\ 0 \end{pmatrix}, \\
 v_4 = Lv_3 &= \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 4.79 \\ 1.61 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 7.2 \\ 2.39 \\ 0 \end{pmatrix}, \\
 v_5 = Lv_4 &= \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 7.2 \\ 2.39 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 10.78 \\ 3.6 \\ 0 \end{pmatrix}, \\
 v_6 = Lv_5 &= \begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 10.78 \\ 3.6 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 16.18 \\ 5.39 \\ 0 \end{pmatrix}.
 \end{aligned}$$

Entonces, las primeras componentes⁴ generan la siguiente sucesión:

$$\left\{ 1.5, \frac{2.1}{1.5} = 1.4, \frac{3.22}{2.1} = 1.53, \frac{4.79}{3.22} = 1.48, \frac{7.2}{4.79} = 1.5, \frac{10.78}{7.2} = 1.49, \frac{16.18}{10.78} = 1.5 \dots \right\}$$

(d) Como se calculó anteriormente,

$$\begin{pmatrix} 1 & 1.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4.5 \\ 1.5 \\ 0 \end{pmatrix} = 1.5 \begin{pmatrix} 3 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix},$$

lo cual quiere decir que $(3, 1, 0)^T$ es un vector propio de L asociado al valor propio $\lambda = 1.5$. Además sabemos que tal valor propio ha de ser el dominante, pues se

⁴También habrían valido las segundas pero no las terceras, puesto que hay ceros. En efecto, para las segundas componentes se obtiene la siguiente sucesión:

$$\left\{ 0.4, \frac{0.75}{0.4} = 1.87, \frac{1.05}{0.75} = 1.4, \frac{1.61}{1.05} = 1.53, \frac{2.39}{1.61} = 1.48, \frac{3.6}{2.39} = 1.5, \frac{5.39}{3.6} = 1.49 \dots \right\}$$

trata del único valor propio positivo que una matriz de Leslie admite. En consecuencia, podemos afirmar que $(3, 1, 0)^T$ es un vector propio dominante de L .

(e) Una vez que se ha estabilizado el ritmo de crecimiento de la población, ésta tenderá a largo plazo a crecer ilimitadamente porque el valor propio dominante de L es (aproximadamente) igual a 1.5 (> 1), según calculamos en (c). Como ya conocemos un vector propio dominante (cf. ítem (d)), las proporciones de cada grupo de edad a largo plazo vendrán dadas por

$$\frac{3}{3+1} \times 100 = 75\% \text{ crías}, \quad \frac{1}{3+1} \times 100 = 25\% \text{ jóvenes},$$

y no habrá individuos adultos.

Prueba 5

1.- La evolución de una determinada población se rige según el siguiente esquema discreto:

$$\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \\ z_{n+1} \end{pmatrix} = T \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \\ z_n \end{pmatrix}, \quad T = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

- (a) T es una matriz de Leslie.
- (b) T es una matriz ergódica.
- (c) $\lambda = 1$ es un valor propio de T .
- (d) $v = (1, 1, 0)^T$ es un vector propio de T .
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: El enunciado (a) es claramente falso, pues el elemento que ocupa la posición (2,3) en la matriz T es no nulo. El enunciado (b) es también falso, pues el árbol de ergodicidad genera estructuras cíclicas que nunca alcanzan los tres estados simultáneamente. El enunciado (c) es verdadero porque T es una matriz de probabilidad. Finalmente, el enunciado (d) es también verdadero como se desprende de la propia definición de vector propio, sin más que plantear: $Tv = \lambda v$. De hecho, haciendo el cálculo resulta que $\lambda = 1$.

2.- Un ganadero está interesado en medir la longitud media $L(t)$ que tendrían las astas de sus vacas durante la sexta mensualidad ($t = 6$). Para ello dispone de los siguientes datos:

- (i) En un manual sobre ganadería vacuna, el interesado ha encontrado que la tasa de crecimiento típica para este proceso es $r = 0.2$ y la longitud media máxima que alcanzan las astas es $K = 15$ cm.
- (ii) La longitud media de las astas en el instante en que el ganadero efectúa la primera medición ($t = 0$) es de 3 cm.

Para llevar a cabo su estimación, el ganadero duda entre emplear una ley de Malthus o una de Gompertz. Quizá tú puedas ayudarlo si respondes bien a las siguientes cuestiones:

- (a) Calcula la única solución del modelo de Malthus que se ajusta a estos datos.
- (b) Calcula la única solución del modelo de Gompertz que se ajusta a estos datos.
- (c) Experimentalmente, el ganadero ha conseguido comprobar que al cabo de un mes la longitud media de las astas de sus vacas ha aumentado hasta alcanzar los 5 cm. Justifica razonadamente cuál de los dos modelos sería el más adecuado en este caso.
- (d) Utiliza el modelo obtenido en el apartado (c) para predecir el valor de $L(6)$.
- (e) Usa el modelo de Gompertz para calcular cuántos meses habrían de transcurrir para que la longitud observada de las astas fuese de 17 cm.

Solución: (a) La expresión general de las soluciones de la ecuación de Malthus viene dada por (véase la correspondiente tabla) $L(t) = Ae^{rt}$, donde r representa la tasa de crecimiento (que en nuestro caso es, según el dato (i) de que dispone el ganadero, $r = 0,2$) y $A \in \mathbb{R}$ es, en principio, una constante arbitraria. Para determinarla debemos usar el dato (ii) (es decir, la condición inicial $L(0) = 3$). Entonces se tiene que $L(0) = A = 3$, luego nuestra solución (ya única) es

$$L(t) = 3e^{0.2t}$$

(en adelante la denotaremos $L_M(t)$ para hacer hincapié en el hecho de que se trata de la solución de la ecuación de **M**althus).

(b) La expresión general de las soluciones de la ecuación de Gompertz viene dada por (véase la correspondiente tabla) $L(t) = Ke^{-Ae^{-rt}}$. De nuevo conforme al dato (i), el ganadero sabe que la capacidad de carga del modelo es $K = 15$ y

$r = 0.2$. Como antes, determinamos A a través de la condición inicial $L(0) = 3$, de donde obtenemos que $L(0) = 15e^{-A} = 3$ o, equivalentemente, $e^{-A} = 1/5$. Tomando finalmente logaritmos neperianos se obtiene el valor $A = -\ln(1/5) = \ln(5)$. Por consiguiente, nuestra solución (ya única) es

$$L(t) = 15e^{-\ln(5)e^{-0.2t}}$$

(en adelante la denotaremos $L_G(t)$ para hacer hincapié en el hecho de que se trata de la solución de la ecuación de Gompertz).

(c) El dato experimental de que dispone el ganadero es $L(1) = 5$. Veamos qué predicciones arrojan los modelos anteriores al cabo de un mes:

$$L_M(1) = 3e^{0.2} = 3.66 \text{ cm.}, \quad L_G(1) = 15e^{-\ln(5)e^{-0.2}} = 4.02 \text{ cm.}$$

Por tanto, el valor que más se aproxima al real es el proporcionado por la ecuación de Gompertz, lo que la convierte en la más adecuada de las dos para modelar este proceso.

$$(d) L_G(6) = 15e^{-\ln(5)e^{-1.2}} = 9.24 \text{ cm.}$$

(e) Es imposible observar 17 cm. con el modelo de Gompertz, pues la capacidad de carga es $K = 15$ cm.

Prueba 6

Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

1.- La evolución de una determinada población de batracios viene descrita por la ecuación en diferencias $P_{n+1} = AP_n(2 - P_n)$, donde A es un parámetro positivo.

- (a) Si $A > 2$, el modelo no tiene sentido biológico.
- (b) Si $P_0 = 1$ y $P_3 = 0$, entonces ha de ser $A = 2$.
- (c) Si $A = \frac{1}{2}$, la ecuación tiene dos soluciones constantes.
- (d) La variable poblacional $x_n := \frac{P_n}{2}$ satisface una ecuación en diferencias logística con parámetro igual a $2A$.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: El primer enunciado es claramente verdadero. De hecho, bastaría con elegir (por ejemplo) $P_0 = 1$ para concluir que $P_1 = AP_0(2 - P_0) = A > 2$, luego $P_2 = AP_1(2 - P_1) = A^2(2 - A) < 0$ generaría una población con tamaño negativo.

Si $P_0 = 1$, se tiene (como acabamos de verificar) que $P_1 = A$ y $P_2 = A^2(2 - A)$, luego ha de ser $P_3 = AP_2(2 - P_2) = A^3(2 - A)(A^3 - 2A^2 + 2)$. Como P_3 ha de ser igual a cero y A es un parámetro positivo, las únicas alternativas posibles son $2 - A = 0$ (es decir, $A = 2$) o bien $A^3 - 2A^2 + 2 = 0$; sin embargo esta última opción no puede darse, dado que la función $f(A) = A^3 - 2A^2 + 2$ no se anula para valores positivos de A ,⁵ por lo que la afirmación (b) es verdadera.

⁵Una forma sencilla de verificar que tal función no se anula para $A \in (0, +\infty)$ es

Si $A = \frac{1}{2}$, las soluciones constantes de nuestro modelo coinciden con los puntos fijos de $f(P) = \frac{1}{2}P(2 - P)$, que son los que resultan de resolver la ecuación $\frac{1}{2}P(2 - P) = P$. Es muy sencillo comprobar que tal ecuación admite como única solución $P = 0$, luego (c) es falso.

Finalmente, si introducimos el cambio de escala $x_n := \frac{P_n}{2}$, la ecuación de partida puede reescribirse de la forma $x_{n+1} = 2A x_n(1 - x_n)$, sin más que dividir por 2 ambos miembros y tener en cuenta que $2 - P_n = 2(1 - \frac{P_n}{2}) = 2(1 - x_n)$. Por consiguiente, el enunciado (d) es verdadero.⁶

2.- Para una cierta especie de cernícalos se ha comprobado que las tasas de fertilidad y mortalidad vienen dadas por $f(P) = 2$ y $m(P) = 1 - e^{-P}$, respectivamente.

- (a) La ecuación en diferencias asociada a las tasas anteriores no tiene puntos de equilibrio.
- (b) Todos los puntos de equilibrio de la ecuación en diferencias asociada a las tasas anteriores son inestables.
- (c) Existe un tamaño inicial crítico, $P_0 \neq 0$, para el que la población se extingue en un número finito de recuentos.
- (d) En este modelo, cuantos más cernícalos hay más mueren.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: La ecuación en diferencias asociada a las tasas del enunciado es

$$P_{n+1} = P_n + 2P_n - (1 - e^{-P_n})P_n = 3P_n - (1 - e^{-P_n})P_n. \quad (30.5)$$

esbozar su gráfica. Para ello, uno puede comprobar sin dificultad que el valor mínimo que adopta f es $\frac{22}{27} > 0$: en efecto, $f'(A) = 3A^2 - 4A$ solamente se anula si $A = 0$ (que no nos sirve, puesto que A ha de ser positivo) o bien $A = \frac{4}{3}$. En este último caso se tiene que $f(\frac{4}{3}) = \frac{22}{27}$. Intenta ahora dibujar la gráfica de f y entenderás que nunca se anula para valores positivos de A . He de admitir que mi intención era que en el enunciado de (b) hubiese aparecido la condición $P_2 = 0$, lo cual habría facilitado mucho los cálculos, pero por equivocación escribí $P_3 = 0$. Mis disculpas

⁶Este argumento nos proporciona además otra forma de ver que el enunciado (a) es verdadero, pues sabemos que nuestro modelo puede reescribirse como una ecuación logística, a saber: $x_{n+1} = 2A x_n(1 - x_n)$. Entonces ha de cumplirse $0 < 2A \leq 4$ para que la población no pueda alcanzar valores negativos, luego A tiene que ser menor o igual que 2 si queremos que la ecuación sea biológicamente admisible

Para encontrar sus puntos de equilibrio basta con plantear $3P - (1 - e^{-P})P = P$, que nos conduce a tener que resolver $(1 - e^{-P})P = 2P$, lo cual se traduce en el hecho de que $P = 0$ o bien $1 - e^{-P} = 2$, que es equivalente a escribir $e^{-P} = -1$ (sin solución, pues la función exponencial es siempre positiva; o, dicho de otro modo, $\ln(-1)$ no existe). Por consiguiente, la ecuación en diferencias tiene un (único) punto de equilibrio que es $P = 0$. Esto hace que la afirmación (a) sea falsa.

Para verificar (b) podemos aplicar el criterio de la derivada a la función $f(P) = 3P - (1 - e^{-P})P$. Se tiene que $f'(P) = 3 - (e^{-P}P + 1 - e^{-P}) = 2 - e^{-P}(P - 1)$. Luego $f'(0) = 3 > 1$ y, en consecuencia, el punto de equilibrio $P = 0$ es inestable y el enunciado (b) verdadero.

Para que la población se extinguiera en alguno de los recuentos tendría que suceder, en virtud de (30.6), que $3P_n - (1 - e^{-P_n})P_n = 0$ para algún valor de n . Sin embargo, esta relación es solo cierta si $P_n = 0$ (es decir, si la población estuviera ya extinta de antes: $P_0 = P_1 = \dots = P_n = 0$, que contradice el hecho de que $P_0 \neq 0$ expuesto en el enunciado) o bien si $3 = 1 - e^{-P_n}$, que no tiene solución por la misma razón de antes (en este caso, no existe $\ln(-2)$). La conclusión es, pues, que la afirmación (c) es falsa.

Finalmente, es inmediato verificar que, cuanto más grande es el valor de P , mayor es también el valor que toma $m(P)$. De otro modo: $m'(P) = e^{-P} > 0$, luego la tasa de mortalidad es una función creciente. Por consiguiente, el enunciado (d) es verdadero.

3.- Se considera la ecuación en diferencias siguiente: $P_{n+1} = P_n(e^{P_n} - 1)$, que rige la dinámica temporal (con recuentos anuales) de una determinada población de secuoyas (medida en cientos de individuos).

- (a) Es un buen modelo para describir una población con tres estados constantes.
- (b) Si inicialmente $P_0 = \ln(2)$ y se sabe que transcurridos 3 años hay 600 secuoyas, el modelo propuesto es más adecuado que el de Malthus con parámetro $\lambda = 2$.
- (c) A largo plazo, el tamaño de la población tiende al valor $\ln(2)$.
- (d) Sea cual sea el tamaño inicial de la población, ésta crecerá sin límite.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: Las soluciones constantes de la ecuación en diferencias del enunciado son las que resultan de resolver $P(e^P - 1) = P$, esto es, $P = 0$ y $P = \ln(2)$.

Esto quiere decir que dicho modelo solo sería útil para describir poblaciones con dos estados constantes, por lo que (a) es falso.

Veamos ahora qué información arroja el criterio de la derivada para $f(P) = P(e^P - 1)$. Se tiene que $f'(P) = e^P - 1 + Pe^P = e^P(1 + P) - 1$. Luego $f'(0) = 0 \in (-1, 1)$ y $f'(\ln(2)) = 2(1 + \ln(2)) - 1 = 1 + 2\ln(2) > 1$. Por consiguiente, $P = 0$ es asintóticamente estable y $P = \ln(2)$ es inestable, luego las afirmaciones (c) y (d) son falsas.

El modelo de Malthus con parámetro $\lambda = 2$ es $P_{n+1} = 2P_n$. Si partimos, como dice el enunciado, del dato inicial $P_0 = \ln(2)$, transcurridos 3 años obtendremos $P_3 = 2^3 P_0 = 8\ln(2) = 5.54517$, es decir, una predicción de aproximadamente 555 secuoyas para aproximar las 600 reales. Por otra parte, con el modelo del ejercicio obtendríamos una predicción de $P_3 = P_0 = \ln(2) = 0.69314$ (pues $P = \ln(2)$ es una solución constante como se ha comprobado previamente) o, lo que es lo mismo, un número aproximado de 69 secuoyas. A la vista está que resulta más adecuado el modelo de Malthus, luego el enunciado (b) es falso. En conclusión, la única opción válida es la que corresponde al enunciado (e).

Prueba 7

1.- Tres especies (denotadas $x(t)$, $y(t)$ y $z(t)$) interactúan en un determinado hábitat según el siguiente modelo de Lotka–Volterra:

$$\begin{cases} x' = (4 - x + y - 2z)x, \\ y' = (x + z)y, \\ z' = (1 + 2x - \alpha y - 5z)z, \end{cases}$$

donde $\alpha \in \mathbb{R}$ es un parámetro biológico relacionado con los recursos y las condiciones del medio.

- Estudia las relaciones que se establecen entre las especies dos a dos según los posibles valores de α .
- ¿Hay estados de coexistencia para algún valor de α ? En caso afirmativo, calcúlalos.
- Encuentra todos los puntos de equilibrio para las especies x e y (en ausencia de la especie z).
- En ausencia de la especie y , esboza el retrato de fases para las especies x y z y discute la estabilidad de los puntos de equilibrio.
- Interpreta biológicamente la situación del apartado anterior.

Solución: (a) La interacción entre las especies x e y es de tipo mutualista, pues los coeficientes de influencia de una sobre la otra son ambos positivos (e iguales a $+1$); las especies x y z siguen una relación de antagonismo, dado que z perjudica a x (con coeficiente de influencia igual a -2) y x beneficia a z (con coeficiente de influencia igual a $+2$); por último, en la relación establecida entre las especies y y z es claro que z actúa siempre en beneficio de y (con coeficiente de influencia igual a $+1$), en tanto que la acción de y sobre z dependerá del rango de valores en que se

mueva el parámetro α . En efecto: si $\alpha > 0$, entonces y perjudica a z y la relación entre ambas especies es antagonista; si $\alpha < 0$, entonces también y favorece a z y se genera una relación de mutualismo; y si $\alpha = 0$, entonces y no influye sobre z y se establece en tal caso una relación de comensalismo.

(b) Para estudiar si hay o no estados de coexistencia ha de analizarse el sistema de ecuaciones lineales

$$\begin{cases} 4 - x + y - 2z = 0, \\ x + z = 0, \\ 1 + 2x - \alpha y - 5z = 0. \end{cases}$$

Quizá la manera más cómoda de resolver el sistema consista en despejar una de las incógnitas en la segunda ecuación (pongamos $z = -x$) y trasladar dicha información a las otras ecuaciones, de donde resulta

$$\begin{cases} 4 + x + y = 0, \\ 1 + 7x - \alpha y = 0. \end{cases}$$

Entonces $x = -4 - y$, luego $1 + 7(-4 - y) - \alpha y = 0$, de donde se desprende que $y = -\frac{27}{7+\alpha}$. Finalmente, se tiene que $x = -4 - y = -4 + \frac{27}{7+\alpha} = -\frac{1+4\alpha}{7+\alpha}$. Por consiguiente, para que existiesen estados de coexistencia habría de suceder que $\alpha < -7$ (para que el número de individuos en equilibrio de la especie y fuese positivo) y, simultáneamente, que $\alpha > -\frac{1}{4}$ (para que el número de individuos en equilibrio de la especie x fuese también positivo), lo cual es imposible. En conclusión, nuestro modelo de tres especies no admite estados de coexistencia.

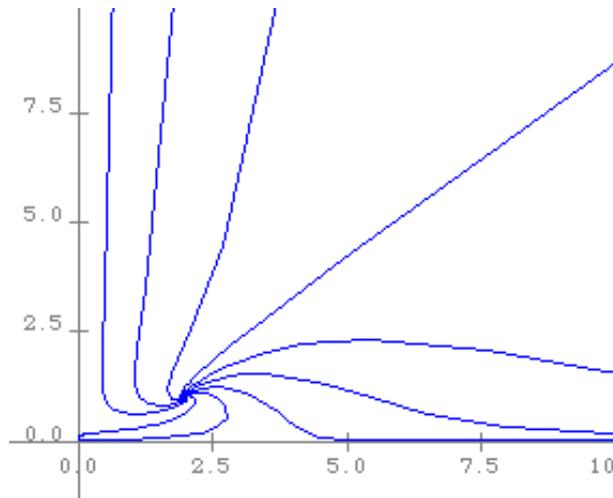
(c) En ausencia de la especie z , el sistema diferencial que rige la evolución conjunta de las especies x e y se lee del siguiente modo:

$$\begin{cases} x' = (4 - x + y)x, \\ y' = xy. \end{cases}$$

Entonces (como siempre en estos casos) tendremos, por una parte, el estado trivial ($x = 0, y = 0$). Los estados semitriviales proceden de estudiar cómo se comporta cada especie en ausencia de la otra: en nuestra situación, si $y = 0$ se tiene $x' = (4 - x)x$, luego ha de ser claramente $x = 4$; en tanto que si $x = 0$, entonces $y' = 0$, lo que nos lleva a deducir que y puede asumir cualquier valor real. Finalmente, los restantes puntos de equilibrio son los que resultan de resolver el sistema

$$\begin{cases} 4 - x + y = 0, \\ x = 0, \end{cases}$$

que admite como única solución $x = 0, y = -4$. En definitiva, los puntos de equilibrio para la interacción entre las especies x e y son: $(x = 4, y = 0)$ y todos los de la forma $(x = 0, y = \lambda \in \mathbb{R})$.



(d) Véase la gráfica de superior.

(e) Se trata de un modelo antagonista (con coeficiente de influencia de x sobre z igual a $+2$ y coeficiente de influencia de z sobre x igual a -2) en que se puede apreciar cómo, a largo plazo, ambas especies se estabilizan (colectivamente) en un número de individuos, ($x = 2, z = 1$), que hace disminuir la capacidad de carga (individual) de x (igual a 4) y aumentar la de z (igual a $\frac{1}{5}$).

2.- Supongamos que el número de bacterias que hay en un cultivo en el instante t , $N(t)$, se rige por la ley logística $x' = ax(3 - x)$, donde a es un parámetro positivo. Si inicialmente hay 1200 bacterias en el cultivo ($N(0) = 1.2$), se puede afirmar que

- (a) La tasa de crecimiento intrínseca del modelo logístico en cuestión es $r = 3a$.
- (b) $x = 3$ es un punto de equilibrio inestable.
- (c) A largo plazo, la población de bacterias se estabiliza en torno a un cierto número de individuos.
- (d) Al cabo de dos días habrá 3400 bacterias.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

Solución: La ley (logística) del enunciado corresponde, escrita en forma canónica, a la siguiente ecuación logística: $x' = 3ax(1 - \frac{x}{3})$, cuyos parámetros biológicos son $r = 3a$ y $K = 3$. Luego el enunciado (a) es VERDADERO.

Que $x = 3$ es un punto de equilibrio del modelo es claro (se trata, de hecho, de la capacidad de carga del mismo). Sin embargo, no es cierto que se trate de un punto de equilibrio inestable, pues al ser $r = 3a > 0$ las soluciones de la ecuación logística tienden a largo plazo hacia la capacidad de carga (tanto las que arrancan desde la región biológica estándar, $0 < N < 3$, como las que lo hacen desde la región de sobrepoblación, $N > 3$). Esto nos conduce a afirmar que el enunciado (b) es FALSO y el (c) VERDADERO.

Si inicialmente se dispone de 1200 bacterias, es imposible que se rebase al cabo de cualquier periodo de tiempo el número de bacterias determinado por la capacidad de carga del modelo, por lo que el enunciado (d) es FALSO.

Prueba 8

1.- Tres especies interactúan en un determinado hábitat según el siguiente modelo:

$$\begin{cases} x' = (2 - x - y - z)x, \\ y' = (y - z)y, \\ z' = (1 + ax - y - 3z)z, \end{cases}$$

donde $a \in \mathbb{R}$ es un parámetro biológico relacionado con el medio. Indica las afirmaciones que sean correctas (no es necesario justificar las respuestas).

- (a) En ausencia de la especie representada por $y(t)$ se tiene que, si $a < 0$, entonces la relación entre $x(t)$ y $z(t)$ es de competencia.
- (b) Solo puede encontrarse algún estado de coexistencia si $a > -\frac{1}{2}$.
- (c) En ausencia de la especie representada por $z(t)$, existen tres puntos de equilibrio para las especies $x(t)$ e $y(t)$.
- (d) En ausencia de la especie representada por $x(t)$, el par de valores $(y = \frac{1}{4}, z = \frac{1}{4})$ constituye un punto de equilibrio asintóticamente estable.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: (a) El coeficiente de influencia de $x(t)$ sobre $z(t)$ es igual a -1 (negativo), luego la presencia de la especie $x(t)$ perjudica el desarrollo de la especie $z(t)$. Por otra parte, si se elige $a < 0$, el coeficiente de influencia de $x(t)$ sobre $z(t)$ se vuelve también negativo, luego la interacción entre ambas especies es de competencia y la afirmación (a) es VERDADERA.

(b) Los estados de coexistencia hay que buscarlos entre las soluciones del sistema de ecuaciones

$$\begin{cases} 2 - x - y - z = 0, \\ y - z = 0, \\ 1 + ax - y - 3z = 0. \end{cases}$$

Es fácil comprobar que, salvo para el caso $a = -2$, el sistema anterior admite como única solución a la terna

$$x = \frac{6}{4 + 2a}, \quad y = \frac{1 + 2a}{4 + 2a}, \quad z = \frac{1 + 2a}{4 + 2a}.$$

Basta, pues, con observar que para que las tres componentes de la solución sean positivas ha de tomarse $4 + 2a > 0$ y también $1 + 2a > 0$, lo cual se traduce en la condición común $a > -\frac{1}{2}$. Luego la afirmación (b) es VERDADERA.

(c) En ausencia de $z(t)$, la interacción entre las especies $x(t)$ e $y(t)$ viene regida por el sistema

$$\begin{cases} x' = (2 - x - y)x, \\ y' = y^2, \end{cases}$$

cuyos puntos de equilibrio resultan de resolver

$$\begin{cases} (2 - x - y)x = 0, \\ y = 0. \end{cases}$$

Por consiguiente, tales puntos de equilibrio son únicamente el trivial $(0, 0)$ y el semitrivial $(2, 0)$. Luego la afirmación (c) es FALSA.

(d) En ausencia de $x(t)$, la interacción entre las especies $y(t)$ y $z(t)$ viene regida por el sistema

$$\begin{cases} y' = (y - z)y, \\ z' = (1 - y - 3z)z. \end{cases}$$

Claramente $(y = \frac{1}{4}, z = \frac{1}{4})$ es un punto de equilibrio (pues anula tanto y' como z'). Para estudiar su estabilidad recurrimos a esbozar el correspondiente retrato de fases (Figura 30.4), en el que se observa cómo repele a las trayectorias, luego la afirmación (d) es FALSA.

2.- El número de bacterias que hay en un cultivo en el instante t (medido en días) se rige por la ley logística

$$P'(t) = \lambda P(t)(2 - P(t)),$$

donde λ es un parámetro positivo. Inicialmente se cuenta con 1000 bacterias en el cultivo ($P(0) = 1$).

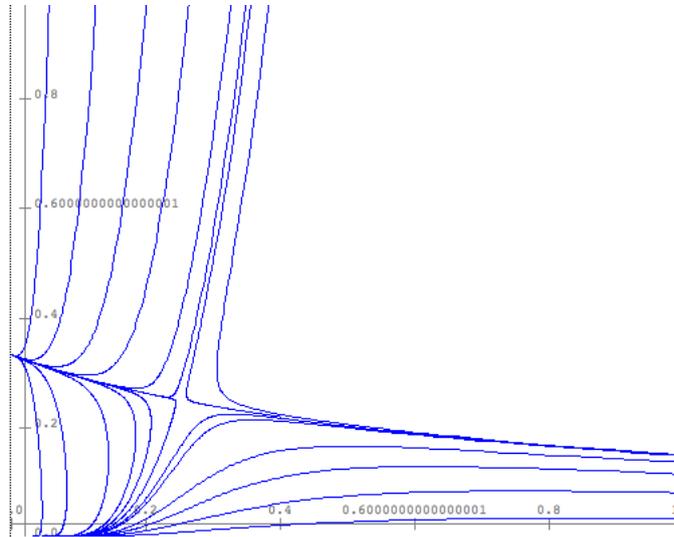


Figura 30.4: Esbozo del retrato de fases del ejercicio 1 (d)

- (a) Da una expresión de la tasa de crecimiento intrínseca del modelo en función del parámetro λ .
- (b) Calcula los puntos de equilibrio del modelo y discute la estabilidad de los mismos.
- (c) Determina el comportamiento a largo plazo de la población de bacterias.
- (d) Determina el número de bacterias que habrá al cabo de un día.
- (e) Determina el tiempo que habrá de transcurrir para que el cultivo alcance las 1500 bacterias.

Solución: (a) Se tiene

$$P'(t) = \lambda P(t)(2 - P(t)) = 2\lambda P(t) \left(1 - \frac{P(t)}{2}\right),$$

que representa un modelo logístico con tasa de crecimiento intrínseca $r = 2\lambda$ y capacidad de carga $K = 2$.

(b) Los puntos de equilibrio son los que resultan de resolver la ecuación

$$\lambda P(t)(2 - P(t)) = 0,$$

esto es, $P = 0$ y $P = 2$. Tras un sencillo análisis cualitativo, se puede verificar sin dificultad que las soluciones que arrancan entre 0 y 2 crecen hacia el estado $P = 2$ (dado que $P' > 0$ en esta región), en tanto que las que arrancan desde un régimen de sobrepoblación ($P > 2$) decrecen hacia el estado $P = 2$ (dado que $P' < 0$ en esta región), luego $P = 2$ es un punto de equilibrio asintóticamente estable, en tanto que $P = 0$ es inestable.

(c) Como el dato inicial es $P(0) = 1$, hay que situar la solución en la región central (entre los dos puntos de equilibrio), luego el comportamiento de la misma será, como se convino en el apartado anterior, creciente hacia el nivel $P = 2$, hacia el que tiende a largo plazo.

(d) Las soluciones del modelo logístico son de la forma (consúltese la tabla pertinente)

$$P(t) = \frac{K}{1 + Ae^{-rt}},$$

donde A es cualquier constante y r, K denotan la tasa de crecimiento intrínseca y la capacidad de carga, respectivamente. En nuestro caso $K = 2$ y $r = 2\lambda$, luego

$$P(t) = \frac{2}{1 + Ae^{-2\lambda t}}.$$

Como además $P(0) = 1$, se tiene que

$$1 = P(0) = \frac{2}{1 + A} \Rightarrow A = 1,$$

luego la única solución a nuestro problema es la que viene dada por

$$P(t) = \frac{2}{1 + e^{-2\lambda t}}.$$

Bastará, por tanto, con evaluarla en $t = 1$, de donde resulta

$$P(1) = \frac{2}{1 + e^{-2\lambda}} \text{ (miles de) bacterias.}$$

(e) Se trata de calcular t tal que $P(t) = 1.5$. Se tiene

$$\begin{aligned} \frac{2}{1 + e^{-2\lambda t}} = 1.5 &\Rightarrow 1.5 e^{-2\lambda t} = 0.5 \Rightarrow e^{-2\lambda t} = \frac{1}{3} \\ &\Rightarrow 2\lambda t = \ln(3) \Rightarrow t = \frac{\ln(3)}{2\lambda} \text{ días.} \end{aligned}$$

Prueba 9

1.- Se considera la siguiente estructuración grupal de una población de tejonos en función de su peso: infrapeso (< 10 kg.), peso adecuado (entre 10 y 16 kg.) y sobrepeso (> 16 kg.). Es conocido que, de un trimestre al siguiente, el 30 % de los tejonos continúa en régimen de infrapeso, el 60 % continúa en régimen de sobrepeso, el 20 % pasan de tener un peso adecuado al sobrepeso y el 10 % pasan de tener un peso adecuado al infrapeso. Por otra parte, si la distribución inicial de pesos responde a las proporciones $(0.4, 0.4, 0.2)^T$ (según el orden infrapeso–peso adecuado–sobrepeso), lo que se observa al cabo de tres meses es que estas han variado del siguiente modo: $(0.16, 0.36, 0.48)^T$. Se pide:

- (i) Construye la matriz del modelo.
- (ii) Justifica teóricamente que existe el valor propio dominante de la matriz del modelo y encuéntralo.
- (iii) Si inicialmente hay 1000 tejonos, determina cuántos habrá al cabo de dos años. ¿Y a largo plazo?
- (iv) Determina las proporciones de cada grupo de pesos a largo plazo.
- (v) Si, después de un largo periodo de vigilancia de sus hábitos alimenticios, pretendiéramos combatir el sobrepeso de los tejonos con un plan de dieta individualizado, ¿de cuántos planes habría que disponer al cabo de dicho periodo?

Solución: (i) *Trasladando las informaciones que aporta el enunciado a la matriz de transición del modelo que pretende construirse obtenemos*

$$M = \begin{pmatrix} 0.3 & 0.1 & \\ & 0.2 & 0.6 \end{pmatrix}.$$

Además, por tratarse de un modelo de estados la matriz que lo representa debe ser de probabilidad, luego el coeficiente de la posición (2,2) ha de ser 0.7. Como los recuentos son trimestrales, es claro a la luz del enunciado que ha de cumplirse

$$\begin{pmatrix} 0.3 & 0.1 & a \\ b & 0.7 & c \\ d & 0.2 & 0.6 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0.4 \\ 0.4 \\ 0.2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.16 \\ 0.36 \\ 0.48 \end{pmatrix},$$

de modo que $b + d = 0.7$ y $a + c = 0.4$. Reescribiendo la formulación matricial anterior en forma de ecuaciones obtenemos

$$\begin{aligned} 0.12 + 0.04 + 0.2a &= 0.16 \\ 0.4b + 0.28 + 0.2c &= 0.36, \\ 0.4d + 0.08 + 0.12 &= 0.48 \end{aligned}$$

de donde se desprende que $a = 0$, $c = 0.4$, $b = 0$ y $d = 0.7$, dando como resultado final la matriz

$$M = \begin{pmatrix} 0.3 & 0.1 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.4 \\ 0.7 & 0.2 & 0.6 \end{pmatrix}.$$

(ii) Es sencillo verificar que la matriz M es de probabilidad y ergódica, luego existe su valor propio dominante y este es $\lambda = 1$.

(iii) En un modelo de este tipo el número total de individuos que componen la población es invariante, por lo que habrá siempre 1000 tejones.

(iv) Debemos calcular un vector propio dominante. Como ya sabemos que el valor propio dominante es $\lambda = 1$, bastará con resolver el siguiente sistema de ecuaciones lineales:

$$\begin{pmatrix} 0.3 & 0.1 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0.4 \\ 0.7 & 0.2 & 0.6 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix},$$

o equivalentemente

$$\begin{aligned} 0.3x + 0.1y &= x \\ 0.7y + 0.4z &= y, \\ 0.7x + 0.2y + 0.6z &= z \end{aligned}$$

de donde resulta que una solución (de las infinitas posibles) es $x = 1$, $y = 7$, $z = 5.25$. Por consiguiente, las proporciones son las siguientes:

$$\begin{aligned}\text{Infrapeso: } & \frac{1}{1 + 7 + 5.25} \times 100 = 7.54\%, \\ \text{Peso adecuado: } & \frac{7}{1 + 7 + 5.25} \times 100 = 52.83\%, \\ \text{Sobrepeso: } & \frac{5.25}{1 + 7 + 5.25} \times 100 = 39.62\%.\end{aligned}$$

(v) Como el plan de dieta es individual y en total la población cuenta con 1000 tejones, habrá que disponer de $\frac{39.62}{100} \times 1000 \approx 396$ tratamientos.



2.- La evolución de una determinada población viene descrita por la siguiente matriz de transición:

$$M = \begin{pmatrix} 0.3 & a & 1 \\ 0.7 & 0 & b \\ 0 & c & 0 \end{pmatrix},$$

donde a , b y c son parámetros ≥ 0 a ajustar. Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

- (a) Si $a = c = 0.5$ y $b = 0$, entonces la matriz M es de probabilidad y ergódica.
- (b) Si $a = c = 0.5$ y $b = 0.2$, entonces la matriz M es de Leslie.
- (c) Si $a = \frac{1}{7}$ y $b = c = 0$, entonces $\lambda = 0.5$ es un valor propio de la matriz M .
- (d) Si $a = \frac{1}{7}$ y $b = c = 0$, entonces la población representada por la matriz M tiende a crecer a largo plazo.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución: La afirmación (a) es claramente VERDADERA, pues todos los coeficientes de la matriz M serían ≥ 0 , la suma de cada una de las columnas de M daría como resultado 1, y todos los coeficientes de la matriz M^3 serían > 0 (como puede constatarse con un simple diagrama de árbol).

La afirmación (b) es FALSA, dado que el valor de b tendría que ser necesariamente igual a 0 para que M representase un modelo de Leslie.

Para verificar la certeza o no del enunciado (c), bastará con comprobar que el sistema de ecuaciones

$$\begin{pmatrix} 0.3 & \frac{1}{7} & 1 \\ 0.7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = 0.5 \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

es compatible indeterminado. Equivalentemente, se trata de resolver

$$\begin{aligned} 0.3x + \frac{1}{7}y + z &= 0.5x \\ 0.7x &= 0.5y \quad , \\ z &= 0 \end{aligned}$$

cuyas soluciones son todas de la forma $x = \lambda$, $y = \frac{7\lambda}{5}$, $z = 0$, cualquiera que sea el valor del parámetro $\lambda \in \mathbb{R}$. Luego la afirmación (c) es VERDADERA.

Como para las elecciones $a = \frac{1}{7}$ y $b = c = 0$ la matriz que resulta es de Leslie y además contiene dos tasas de fertilidad consecutivas estrictamente positivas (de hecho, las tres lo son), podemos concluir que M admite un valor propio dominante. Además, dicho valor propio dominante ha de coincidir con el único valor propio positivo que tiene M . Como acabamos de verificar que $\lambda = 0.5$ es un valor propio de M , este ha de ser el dominante. Al ser menor que 1, a largo plazo la población tenderá a extinguirse, con lo que la afirmación (d) es FALSA.

Prueba 10

Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

1. La evolución estacional de una determinada población de insectos viene descrita por la ecuación en diferencias

$$P_{n+1} = \alpha P_n(1 - \beta P_n),$$

donde α y β son parámetros ≥ 0 .

- (a) Si $\beta = 0$ y $\alpha > 0$, la población crecerá ilimitadamente.
- (b) Si $\beta = 1$ y $\alpha = 3$, la población admite dos puntos de equilibrio inestables.
- (c) Si $\beta = \alpha > 3$, entonces $P = \frac{\alpha-1}{\alpha^2}$ es un punto de equilibrio asintóticamente estable.
- (d) Si $\alpha = 1$ y $\beta \neq 0$, la ecuación solo admite un punto de equilibrio.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución. El primer enunciado es claramente FALSO. Con $\beta = 0$ la ecuación en diferencias se reduce al modelo malthusiano $P_{n+1} = \alpha P_n$, por lo que bastaría con elegir cualquier valor $0 < \alpha \leq 1$ para concluir que la población no crece.

Si $\beta = 1$ y $\alpha = 3$, la ecuación en diferencias se escribe del siguiente modo: $P_{n+1} = 3P_n(1 - P_n)$, que es exactamente un modelo logístico con parámetro $A = 3$. En tal caso, es conocido que existen dos puntos de equilibrio: $P = 0$ y $P = 1 - \frac{1}{A} = \frac{2}{3}$, el primero de ellos inestable y el segundo asintóticamente estable. Luego el enunciado (b) es también FALSO.

Supongamos ahora $\beta = \alpha > 3$. Los puntos de equilibrio de nuestra ecuación en diferencias son aquellos que verifican

$$P = \alpha P(1 - \alpha P) \Rightarrow P(1 - \alpha(1 - \alpha P)) = 0$$

$$\Rightarrow P = 0 \text{ o bien } 1 - \alpha(1 - \alpha P) = 0 \Rightarrow P = 0 \text{ o bien } P = \frac{\alpha - 1}{\alpha^2}.$$

Por otra parte, si llamamos $f(P) = \alpha P(1 - \alpha P)$ entonces $f'(P) = \alpha(1 - \alpha P) - \alpha^2 P = \alpha(1 - 2\alpha P)$, de donde se desprende que

$$f' \left(\frac{\alpha - 1}{\alpha^2} \right) = \alpha \left(1 - 2\alpha \cdot \frac{\alpha - 1}{\alpha^2} \right) = \alpha \left(1 - 2 \cdot \frac{\alpha - 1}{\alpha} \right)$$

$$= \alpha \left(\frac{2}{\alpha} - 1 \right) = 2 - \alpha < -1,$$

dado que $\alpha > 3$. La conclusión es que el punto de equilibrio $P = \frac{\alpha - 1}{\alpha^2}$ es inestable, luego el enunciado (c) es FALSO.

Si $\alpha = 1$ y $\beta \neq 0$, la ecuación en diferencias se lee $P_{n+1} = P_n(1 - \beta P_n)$, cuyos puntos de equilibrio vienen dados a través de

$$P = P(1 - \beta P) \Rightarrow P(1 - (1 - \beta P)) = 0 \Rightarrow P = 0 \text{ o bien } \beta P = 0 \Rightarrow P = 0,$$

con lo que el enunciado (d) es VERDADERO.

2. Para una cierta especie de aves (contada en miles de individuos) se ha comprobado que las tasas de fertilidad y mortalidad vienen dadas por $f(P) = 2 - P$ y $m(P) = P$, respectivamente.

- (a) Existe un tamaño inicial $P_0 > 0$ para el que la población se extingue en un número finito de recuentos.
- (b) $P = 0$ es un punto de equilibrio inestable para este modelo.
- (c) A largo plazo, la población tiende a estabilizarse en torno a 1000 individuos.
- (d) El modelo resultante puede escribirse como una ecuación logística discreta con parámetro $A = 3$.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución. La ecuación en diferencias asociada a las tasas que nos da el enunciado es la siguiente:

$$P_{n+1} = P_n + f(P_n)P_n - m(P_n)P_n = P_n + (2 - P_n)P_n - P_n^2 = P_n(3 - 2P_n).$$

El enunciado (a) es claramente VERDADERO, dado que tomando $P_0 = \frac{3}{2}$ encontramos la población extinta en un solo paso.

Que $P = 0$ es un punto fijo es de verificación inmediata. Para estudiar su estabilidad, derivamos la función $f(P) = P(3 - 2P)$ y obtenemos

$$f'(P) = 3 - 4P \Rightarrow f'(0) = 3 > 1,$$

luego se trata de un punto de equilibrio inestable y el enunciado (b) es VERDADERO.

En nuestra escala de unidades, mil individuos vienen representados por $P = 1$, que es claramente otro punto de equilibrio de este modelo. Utilizando la expresión de la derivada de f calculada previamente, se tiene que $f'(1) = -1$, por lo que el criterio que conocemos no decide. Podemos recurrir entonces a resolver gráficamente o bien a transformar nuestra ecuación en una logística del tipo $x_{n+1} = Ax_n(1 - x_n)$, para lo cual bastaría con reescribirla de la forma

$$P_{n+1} = 3P_n \left(1 - \frac{2}{3}P_n\right) \quad (30.6)$$

y escalar la población como

$$x_n := \frac{2}{3}P_n, \quad (30.7)$$

de donde resulta

$$x_{n+1} = 3x_n(1 - x_n) \quad (30.8)$$

tras multiplicar la ecuación (30.6) por $\frac{2}{3}$. La nueva población x_n tiene un comportamiento logístico con parámetro $A = 3$, lo cual significa que $x = 0$ es un punto de equilibrio inestable en tanto que $x = 1 - \frac{1}{A} = \frac{2}{3}$ es asintóticamente estable. Si reinterpretemos esto último en términos de la población original, P , tendríamos que el punto de equilibrio $x = \frac{2}{3}$ (que ya sabemos es asintóticamente estable) se corresponde con $P = 1$ (en virtud de la fórmula (30.7)), luego el enunciado (c) es VERDADERO.

Finalmente, ya fue comprobado en (30.8) que el enunciado (d) es VERDADERO.

3. De una determinada ecuación en diferencias, $x_{n+1} = f(x_n)$, se conoce que

$$f(2) = 1, \quad f(1) = 1, \quad f'(1) = -1.$$

- (a) $x = 2$ es un punto de equilibrio.
- (b) La ecuación en diferencias $x_{n+1} = x_n^2 - 3x_n + 3$ reproduce las observaciones del enunciado.
- (c) Si se toma $f(x) = x^2 - 3x + 3$, entonces $x = 1$ es un punto de equilibrio asintóticamente estable.
- (d) Para tamaños iniciales $x_0 > 1$, la población es siempre creciente.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Solución. El enunciado (a) es claramente FALSO, pues $f(2) \neq 2$.

Es inmediato comprobar que la función $f(x) = x^2 - 3x + 3$ satisface las propiedades $f(2) = 1$, $f(1) = 1$ y $f'(1) = -1$, luego el enunciado (b) es VERDADERO.

Como $f(1) = 1$, podemos afirmar que $x = 1$ es un punto de equilibrio de nuestra ecuación en diferencias. Por otra parte se tiene que $f'(1) = -1$, luego el criterio de la derivada no decide sobre la estabilidad del mismo. Sin embargo, gráficamente puede comprobarse sin dificultad que se trata de un punto de equilibrio asintóticamente estable, luego el enunciado (c) es VERDADERO.

El enunciado (d) es claramente FALSO, puesto que si elegimos $x_0 = 2$ entonces $x_1 = f(2) = 1$, con lo que el tamaño de la población habría decrecido.

Prueba 11

Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

1.- Se considera el modelo poblacional $P_{n+1} = MP_n$, donde

$$M = \begin{pmatrix} 0.5 & 1 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix}.$$

- (a) La matriz M es de probabilidad.
- (b) $v = (4, 2, 1)^T$ es un vector propio de M .
- (c) A largo plazo, la población tiende a extinguirse.
- (d) $\lambda = 1$ es el valor propio dominante de M .
- (e) Ninguna de las anteriores.

2.- De un determinado experimento se conocen los recuentos $P(0) = 0.5$ y $P(6) = 1$.

- (a) El modelo de Malthus con $r = 0.11$ es adecuado para aproximar los datos que se conocen.
- (b) Si la capacidad de carga de la especie en cuestión es $K = 2$, el modelo de Verhulst con $r = 0.18$ es adecuado para aproximar los datos que se conocen.

- (c) Si la capacidad de carga de la especie en cuestión es $K = 2$, el modelo de Gompertz con $r = 1$ es adecuado para aproximar los datos que se conocen.
- (d) Si la capacidad de carga de la especie en cuestión es $K = 2$, el modelo de von Bertalanffy con $r = 1.5$ es adecuado para aproximar los datos que se conocen.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Prueba 12

1.- Se considera la siguiente ecuación diferencial:

$$x'(t) = -x(t)(x(t) - 2)^2. \quad (30.9)$$

- (a) Calcula los puntos de equilibrio.
- (b) Si $x(0) = 3$, estudia cómo se comporta la población a largo plazo.
- (c) Si $x(0) = 1$, analiza a qué niveles se produce la inflexión de la solución.
- (d) Haz una representación gráfica aproximada de la solución del apartado (c).
- (e) Estudia el retrato de fases de (30.9), indicando cuáles son los puntos de equilibrio estables y cuáles los inestables.

2.- Tres especies interactúan según el siguiente modelo:

$$\begin{cases} x' = (x - 3z)x \\ y' = (-1 - x - y + 9z)y \\ z' = (bx + 2y - z)z \end{cases},$$

donde $b \in \mathbb{R}$. Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

- (a) En ausencia de las especies y, z , la especie x crece indefinidamente.
- (b) La relación entre las especies y, z es siempre de antagonismo.

- (c) Si $x = 0$, el único estado de equilibrio es el trivial.
- (d) Para cualquier $b \in \mathbb{R}$, existe un único estado de coexistencia.
- (e) Ninguna de las anteriores.

3.- Para resolver este ejercicio hay que dejar de lado el corazón. Supongamos que las uñas de los restantes dedos de la mano crecen conforme a las siguientes leyes:

Pulgar \longrightarrow Malthus
 Índice \longrightarrow Verhulst
 Anular \longrightarrow Gompertz
 Meñique \longrightarrow von Bertalanffy

Supongamos que inicialmente el tamaño medio de cada uña, $L(t)$, es 0.5 cm. y que el tiempo se mide en minutos. Experimentalmente se ha comprobado que para estos modelos de crecimiento $r = 0.01$ y $K = 1$ (donde sea aplicable). Indica las afirmaciones que sean correctas. No es necesario justificar las respuestas.

- (a) En ausencia de las especies y, z , la especie x crece indefinidamente.
- (b) La relación entre las especies y, z es siempre de antagonismo.
- (c) Si $x = 0$, el único estado de equilibrio es el trivial.
- (d) Para cualquier $b \in \mathbb{R}$, existe un único estado de coexistencia.
- (e) Ninguna de las anteriores.

Tabla 1. Reglas de derivación

Las fórmulas son válidas para todos los valores de t en los que estén definidas las funciones involucradas

1. $(f(t) + g(t))' = f'(t) + g'(t)$.
2. $(f(t)g(t))' = f'(t)g(t) + f(t)g'(t)$.
3. $\left(\frac{f(t)}{g(t)}\right)' = \frac{f'(t)g(t) - f(t)g'(t)}{g^2(t)}$.
4. $f(t) = c, c = \text{constante} \Rightarrow f'(t) = 0$.
5. $f(t) = t \Rightarrow f'(t) = 1$.
6. $((f(t))^r)' = r(f(t))^{r-1}f'(t), r \in \mathbb{R} - \{0\}$.
7. $(e^{f(t)})' = e^{f(t)}f'(t)$.
8. $(\ln|f(t)|)' = \frac{f'(t)}{f(t)}$.
9. $(\text{sen } f(t))' = f'(t) \cos f(t)$.
10. $(\cos f(t))' = -f'(t) \text{sen } f(t)$.
11. $(\text{tg } f(t))' = (1 + \text{tg}^2 f(t))f'(t) = \frac{1}{\cos^2 f(t)} f'(t)$.
12. $(\text{arc tg } f(t))' = \frac{f'(t)}{1+f(t)^2}$.
13. $(f(t)g(t))' = f(t)g'(t) + g(t)f'(t)$.

Tabla 2. Modelos continuos de crecimiento de poblaciones

Malthus

Ecuación del modelo: $N'(t) = rN(t)$, $r \in \mathbb{R}$.

Familia de soluciones: $N(t) = Ae^{rt}$, $\forall t \in \mathbb{R}$, $A \in \mathbb{R}$.

Verhulst o logística

Ecuación del modelo: $N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)$, $r \in \mathbb{R}$, $K \in \mathbb{R}$.

Familia de soluciones: $N(t) = \frac{K}{1 + Ae^{-rt}}$, $\forall t \in I$, $A \in \mathbb{R}$, donde I es un intervalo adecuado

Gompertz

Ecuación del modelo: $N'(t) = rN(t) \ln\left(\frac{K}{N(t)}\right)$, $r \in \mathbb{R}$, $K \in \mathbb{R}$.

Familia de soluciones: $N(t) = Ke^{-Ae^{-rt}}$, $\forall t \in \mathbb{R}$, $A \in \mathbb{R}$.

von Bertalanffy

Ecuación del modelo: $N'(t) = r(K - N(t))$, $r \in \mathbb{R}$, $K \in \mathbb{R}$.

Familia de soluciones: $N(t) = K + Ae^{-rt}$, $\forall t \in \mathbb{R}$, $A \in \mathbb{R}$.