
Revista del seminario de enseñanza y titulación

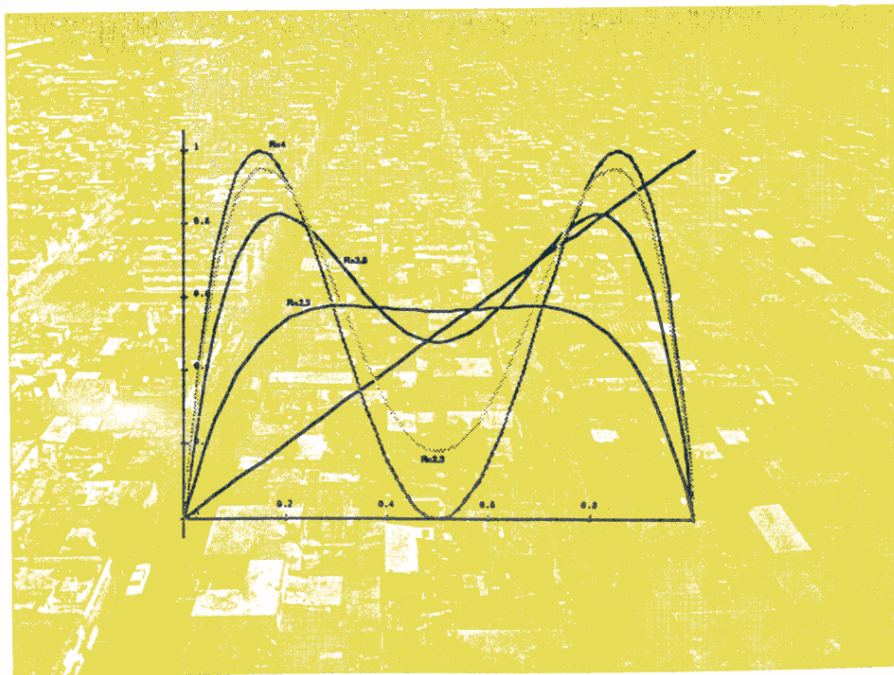
Vol. X

1994

Num. 95

**Ecuaciones funcionales y modelos
en ecología de poblaciones**

José Luis Gutiérrez Sánchez



CONSEJO EDITORIAL

MAT. HÉCTOR GARCÍA SÁNCHEZ (CCH-NAUCALPAN, UNAM)
MAT. GUILLERMO GÓMEZ ALCARAZ (FC, UNAM)
M.en C. JAIME GRABINSKY STEIDER (UAM-A)
DR. SANTIAGO LÓPEZ DE MEDRANO (I M Y F C, UNAM)
DR. JESÚS LÓPEZ ESTRADA (F C, UNAM)
MAT. PILAR MARTÍNEZ TÉLLEZ (F C, UNAM)
FIS. MAT. VÍCTOR PÉREZ TORRES (CCH-OTE, UNAM)
MAT LUIS RAMÍREZ FLORES (CCH-AZC., UNAM)
MAT. FRANCISCO STRUCK CHÁVEZ (F C, UNAM)

AL ENVIAR SUS ARTICULOS TENGAN EN CUENTA LAS SIGUIENTES NORMAS:

-Enviar sus artículos capturados con cualquier procesador de palabra (preferible que tenga "fuentes" para impresora "laser"), o bien

- Mecanografiados en máquina eléctrica con letra tipo "Lether Gothic" a renglón y medio y hojas tamaño carta. En caso necesario diferenciar los números "0" y "1" de las letras "O" y "L".

-El nombre del autor junto con sus datos, incluyendo algún teléfono, deberán aparecer en una hoja por separado del texto.

-Enviar originales y no copias.

-En cada artículo deberá incluirse relación de libros y artículos consultados, bajo el título de "Referencias" o bien "Bibliografía" sobre el tema.

-Cada autor recibirá constancia de recepción de su artículo, y una vez aprobada su publicación, constancia del número en que aparecerá.

-Cada autor tendrá derecho a recibir cinco ejemplares de la revista, donde sea publicado su artículo.

-Los trabajos, y cualquier correspondencia deberán remitirse a:

"Revista del Seminario de Enseñanza y Titulación"
Departamento de Matemáticas, cubículo 030,
Facultad de Ciencias, UNAM. México, CU, 04510, DF.
Tel. (5) 622 4858, FAX: (5) 622 4859
Correo Electrónico: gomal@redvax1.dgsca.unam.unam

La revista del Seminario de Enseñanza y Titulación considera publicables artículos de Ciencias Básicas, en particular de Matemáticas de la manera más amplia, desde la más extrema divulgación hasta artículos tan técnica o conceptualmente sofisticados como lo requiera su contenido y el estilo del autor barriendo aspectos de su enseñanza aplicaciones e investigación. En su caso el arbitraje de los artículos será anónimo, los árbitros no reciben los nombres de los autores y viceversa.

ISSN-0188-6037

Ecuaciones funcionales y modelos en ecología de poblaciones.

José Luis Gutiérrez Sánchez *

junio de 1993

En este trabajo se desarrollan dos tipos elementales de matematización de un fenómeno biológico, el de la variación poblacional de dos especies -asociadas porque una depreda o parasita a la otra- que pueden extenderse a relaciones interespecíficas de competencia o simbiosis.

En la cada vez más extensa literatura sobre modelos matemáticos en biología, los enfoques que aquí se presentan -uno con herramientas diferenciales y, por consiguiente, variable continua, y el otro con ecuaciones funcionales de variable discreta- suelen considerarse complementarios; como se verá, cada uno presenta limitaciones y alcances propios aunque comparten el principio metodológico fundamental que se establece en la sección 1.

En el modelo continuo se consideran directamente dos poblaciones -quiere decirse que no se hace el análisis uniespecífico como se hará en el caso discreto- porque la dinámica demográfica supuesta para las especies aisladas es muy simple: se postula tasa de crecimiento constante, según la ecuación de Malthus, pero tampoco es mucho más complejo -aunque sí es más realista- el suponerlas limitadas por la *capacidad de carga del medio*, lo que implica crecimiento acorde a la ecuación logística o de Verhulst en la que se refleja la competencia intraespecífica por territorio y alimento, y el esfuerzo que ocuparía discutir esta extensión del modelo básico de Lotka-Volterra se dedica al enfoque discreto.

En tal aproximación se considera detalladamente el caso de crecimiento limitado de una especie, básico no sólo para el análisis demográfico posterior sino por su valor matemático intrínseco que muestra la potencia de los métodos funcionales: desde un planteamiento simple -de hecho desde el tipo más sencillo de relación de recurrencia no lineal-, se deduce una dinámica de complejidad asombrosa. Finalmente se plantea el modelo interespecífico discreto.

*) Universidad Autónoma CHAPINGO. Departamento de Matemáticas,
Facultad de Ciencias, UNAM.

1 El sentido de matematizar la biología.

Durante mucho tiempo el desarrollo de la biología se distinguió del de la física y la química por su independencia respecto a la matemática; puede decirse sin exagerar que mientras éstas maduraron a la par que lo hizo la matemática moderna -desde los modelos geométricos prediferenciales de Galileo hasta nuestros días-, aquélla creció en capacidad predictiva y explicativa sólo con el apoyo tardío de la teoría de las probabilidades -generalmente para probar hipótesis surgidas del cuerpo sólido de teorías tan complejas como la de la Evolución o la Genética- o prescindiendo por completo de la ciencia de las formas y las cantidades.

Sin embargo, en la última década -por señalar el lapso más acusado de este hecho-, muchos estudiosos de la biología han empezado a recurrir a la matematización de su disciplina como una forma de llenar los huecos que las teorías clásicas han dejado; se debate desde hace años la posibilidad de establecer una biología teórica equiparable en alcances, métodos y profundidad a la física que desde principios de este siglo desarrollaron Einstein, Schrödinger o Heisenberg.

Un antecedente importante es el establecido por von Bertalanffy a principios de los años sesenta en los postulados y aplicaciones de su Teoría General de los Sistemas [2]; destaca la crítica respecto al sentido que tiene matematizar o modelar matemáticamente un fenómeno biológico. Por su claridad, conviene copiar aquí el comentario que hace cuando discute su modelo de crecimiento animal:

Todos sabemos, primero, que el proceso de crecimiento es inigualablemente complicado y, segundo, que hay en el mercado numerosas fórmulas que pretenden representar satisfactoriamente los datos y curvas de crecimiento que se observan. El procedimiento general consistió en proponer una ecuación más o menos compleja y más o menos plausible; entonces el experimentador se dedicaba a calcular una serie de curvas de crecimiento con la fórmula y quedaba satisfecho si obtenía aproximación suficiente a los datos empíricos. Aquí está la primera ilusión que hay que destruir. Matemáticamente es de sobra sabido que es posible aproximarse a casi cualquier curva si se permiten tres o más parámetros libres -es decir, si una ecuación contiene tres o más constantes que no pueden verificarse de otro modo-. Esto es cierto sin que importe nada la forma particular de ecuación que se elija; la ecuación más sencilla aplicable es una serie de potencias ($y = \alpha_0 + \alpha_1 x + \alpha_2 x^2 + \dots$) llevada, digamos, hasta el término cúbico. Un cálculo así no pasa de ejercicio matemático. Siempre se puede obtener aproximación mayor introduciendo más términos. La consecuencia es que el ajuste de curvas llega a volverse un deporte de gabinete, útil para propósitos de interpolación y extrapolación. Sin embargo, la aproximación de datos empíricos no significa verificación de las particulares expresiones matemáticas usadas. Sólo se puede hablar de verificación y de ecuaciones que representan una teoría si (1)

los parámetros presentes son confirmables por experimentación independiente, y si (2) de la teoría pueden derivarse predicciones de hechos aún no observados...¹

Como se podrá ver en los modelos que son el tema de este trabajo -tanto en la aproximación con ecuaciones diferenciales como en la que se hace en diferencias, consideradas como una subclase de las ecuaciones funcionales-, el planteamiento se apega a la propuesta metodológica bertalanffyana: los parámetros tienen un claro significado biológico, lo que permite verificarlos por experimentación independiente y se deducen hechos aún no observados de carácter cualitativo, extremadamente interesantes, como el comportamiento caótico en el modelo de crecimiento logístico discreto, si bien su valor predictivo local es, todavía, objeto de controversia y no pueda decirse que constituyen ya una teoría.

2 Las ecuaciones de Lotka-Volterra.

Uno de los procesos más interesantes y fecundos de matematización de fenómenos biológicos, específicamente en la rama de la ecología de poblaciones, dió principio con los modelos económico-demográficos de Malthus (fines del siglo XVIII) y Verhulst (hacia 1845) al comenzar a extenderse los métodos de la física clásica a otros campos del conocimiento.

Pero fue en el período entre guerras (alrededor de 1924) que, a instancias del biólogo Giuseppe D'Ancona, el famoso matemático italiano Vito Volterra abordó el problema de la relación interespecífica depredador-presa en especies de peces del Mar Adriático: poco después del fin de la Primera Guerra Mundial se observó que la cantidad de peces depredadores era considerablemente mayor que años atrás, lo que podía deberse a la disminución del esfuerzo pesquero durante las hostilidades austro-italianas, pero esto no era suficiente para explicar porqué esto había beneficiado menos a las presas que a sus enemigos naturales.

El estado incipiente de las herramientas de la matemática finita determinó que, en diferentes procesos de modelación de fenómenos discretos, fuese práctica común utilizar la *matemática de lo continuo*, cuya expresión más desarrollada son las ecuaciones diferenciales.

Por esto, a despecho de que las poblaciones varían 'a saltos' en el tiempo, en las aproximaciones clásicas se hizo abstracción de tal hecho y se postuló un cambio continuo. Esto es algo que no debe perderse de vista y que trata de superarse cuando el problema se matematiza con ecuaciones funcionales de variable discreta.

De hecho, en el caso que nos ocupa, se dio la transposición de un modelo de la cinética química -la llamada Ley de Acción de Masas, en la que había estado trabajado A.J. Lotka (1920) y en donde la hipótesis de continuidad no es inexacta- al ámbito del análisis de las

¹Véase [2], p. 179-180. Todos los subrayados son míos.

los parámetros presentes son confirmables por experimentación independiente, y si (2) de la teoría pueden derivarse predicciones de hechos aún no observados...¹

Como se podrá ver en los modelos que son el tema de este trabajo -tanto en la aproximación con ecuaciones diferenciales como en la que se hace en diferencias, consideradas como una subclase de las ecuaciones funcionales-, el planteamiento se apega a la propuesta metodológica bertalanffyana: los parámetros tienen un claro significado biológico, lo que permite verificarlos por experimentación independiente y se deducen hechos aún no observados de carácter cualitativo, extremadamente interesantes, como el comportamiento caótico en el modelo de crecimiento logístico discreto, si bien su valor predictivo local es, todavía, objeto de controversia y no pueda decirse que constituyen ya una teoría.

2 Las ecuaciones de Lotka-Volterra.

Uno de los procesos más interesantes y fecundos de matematización de fenómenos biológicos, específicamente en la rama de la ecología de poblaciones, dió principio con los modelos económico-demográficos de Malthus (fines del siglo XVIII) y Verhulst (hacia 1845) al comenzar a extenderse los métodos de la física clásica a otros campos del conocimiento.

Pero fue en el período entre guerras (alrededor de 1924) que, a instancias del biólogo Giuseppe D'Ancona, el famoso matemático italiano Vito Volterra abordó el problema de la relación interespecífica depredador-presa en especies de peces del Mar Adriático: poco después del fin de la Primera Guerra Mundial se observó que la cantidad de peces depredadores era considerablemente mayor que años atrás, lo que podía deberse a la disminución del esfuerzo pesquero durante las hostilidades austro-italianas, pero esto no era suficiente para explicar porqué esto había beneficiado menos a las presas que a sus enemigos naturales.

El estado incipiente de las herramientas de la matemática finita determinó que, en diferentes procesos de modelación de fenómenos discretos, fuese práctica común utilizar la *matemática de lo continuo*, cuya expresión más desarrollada son las ecuaciones diferenciales.

Por esto, a despecho de que las poblaciones varían 'a saltos' en el tiempo, en las aproximaciones clásicas se hizo abstracción de tal hecho y se postuló un cambio continuo. Esto es algo que no debe perderse de vista y que trata de superarse cuando el problema se matematiza con ecuaciones funcionales de variable discreta.

De hecho, en el caso que nos ocupa, se dio la transposición de un modelo de la cinética química -la llamada Ley de Acción de Masas, en la que había estado trabajado A.J. Lotka (1920) y en donde la hipótesis de continuidad no es inexacta- al ámbito del análisis de las

¹Véase [2], p. 179-180. Todos los subrayados son míos.

pesquerías del Mediterráneo. Hofbauer y Sigmund [4] refieren -con una de esas afirmaciones que hacen temblar al cielo- que Volterra hizo lo que se tenía que hacer: *denotó con x la densidad de las presas, con y la de los depredadores y planteó una ecuación diferencial.*

Volterra supuso que la tasa de crecimiento de la densidad de las presas era la constante $a > 0$ en ausencia de depredadores, de manera que en condiciones ideales de aislamiento y sin limitaciones de territorio o alimento, su crecimiento sería exponencial (o malthusiano) en el tiempo, según la ecuación:

$$\frac{\dot{x}}{x} = a, \quad x(0) = x_0; \quad \Leftrightarrow \quad x(t) = x_0 e^{at} \quad (1)$$

pero que decrecería linealmente como función de la densidad y de los depredadores, lo que se expresa mediante:

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by \quad (a, b > 0)$$

Por su parte, en ausencia de presas -es decir, sin alimento-, los depredadores morirían, pero su densidad crecería linealmente con x . Así, la ecuación de la tasa de crecimiento de y sería:

$$\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx \quad (c, d > 0)$$

de donde se tiene, equivalentemente, el sistema lineal de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\dot{x} = x(a - by) \quad \dot{y} = y(-c + dx); \quad x(0) = x_0, \quad y(0) = y_0 \quad (2)$$

cuyas soluciones para los casos de aislamiento de unas u otras especies, son o la solución trivial o exponenciales catastróficas y vienen dadas por:

- (i) $x(t) = y(t) = 0$ si $x_0 = 0$
- (ii) $x(t) = 0, \quad y(t) = y_0 e^{-ct}$, si $y_0 > 0$
- (iii) $y(t) = 0, \quad x(t) = x_0 e^{at}$, si $x_0 > 0$

Lo que significa que si la densidad de presas fuese cero, fatalmente los depredadores se extinguirían (en efecto, (ii) implica que $y(t)$ tiende a 0 cuando $t \rightarrow +\infty$) y, en ausencia de depredadores, la densidad de presas crecería más allá de toda cota ((iii) implica que $x(t)$ se dispara a $+\infty$ cuando $t \rightarrow +\infty$), predicción absurda -puesto que ninguna población real puede mantener eternamente una tasa constante de crecimiento- que se corrige cuando las

hipótesis del modelo incluyen factores limitantes como la competencia intraespecífica (para esto véanse, por ejemplo, [5] o [4]).

A cada una de estas soluciones le corresponde una órbita y las tres son la frontera de \mathfrak{R}_+^2 , el primer cuadrante del plano cartesiano XY que es un conjunto *invariante* bajo la transformación $t \mapsto (x(t), y(t))$ en el sentido de que cualquier vector de estado inicial que esté en la región, evolucionará siempre dentro de la misma.

Puesto que la intersección de dos órbitas cualesquiera es vacía, $\text{int}(\mathfrak{R}_+^2)$ -el interior de dicho primer cuadrante- también es invariante y puede demostrarse que el único punto $F = (\bar{x}, \bar{y})$ de equilibrio contenido en él es tal que:

$$\bar{x} = \frac{c}{d}, \quad \bar{y} = \frac{a}{b} \quad (3)$$

En efecto: F es un punto de equilibrio si y sólo si \dot{x} y \dot{y} son nulas en F , lo que ocurre al igualar a cero las dos ecuaciones de (2) y resolver el sistema para obtener (3).

Además, si se trazan paralelas a los ejes de coordenadas que se intersecten en F , se obtienen las regiones I, II, III y IV de la figura 1 en donde ya sea \dot{x} o \dot{y} cambia de signo; es decir, en las que la relación depredador-presa influye de tal modo en las densidades de una u otra población que tienen una variación de diferente signo con respecto a la que presentan en cualquiera de las otras tres regiones.

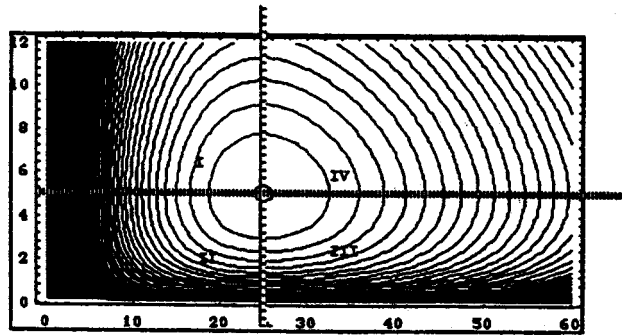


Fig. 1: Curvas de nivel de $V(x, y) = dG(x) + bH(y)$.

Es posible, además, convencerse de que cualquier estado inicial (x_0, y_0) que no coincida con el equilibrio en $\text{int}(\mathfrak{R}_+^2)$, irá moviéndose en el tiempo en una trayectoria que dará la vuelta alrededor de F en el sentido contrario a las manecillas de reloj.

Supongamos, por ejemplo, que (x_0, y_0) está en la región I: tanto \dot{x} como \dot{y} son negativas y ambas densidades disminuyen (quizá porque el esfuerzo depredador ha mermado demasiado el alimento) y tienden a cruzar la línea $y = \bar{y}$; al entrar a la región II y hasta la III, la densidad de las presas se recuperará y si bien en la II los depredadores seguirán decayendo, volverán a aumentar al cruzar la línea $x = \bar{x}$ con lo que las poblaciones tenderán a internarse en la región IV donde, mientras los depredadores seguirán aumentando, las presas volverán a mermar para regresar a la región de partida. De hecho, como se verá enseguida, las trayectorias de los estados $(x(t), y(t))$ son órbitas cíclicas en torno al punto de equilibrio F .

En efecto, consideremos el sistema equivalente a la ecuación (2):

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by, \quad (4)$$

$$\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx \quad (5)$$

si se multiplica la ecuación (4) por $c - dx$ y la ecuación (5) por $a - by$ y se suman, se obtiene:

$$\left(\frac{c}{x} - d\right)\dot{x} + \left(\frac{a}{y} - b\right)\dot{y} = 0$$

o, equivalentemente:

$$\frac{d}{dt}[c \log x - dx + a \log y - by] = 0 \quad (6)$$

ahora, al sustituir aquí los valores de (3) y haciendo:

$$H(x) = \bar{x} \log x - x; \quad G(y) = \bar{y} \log y - y \quad (7)$$

se obtiene

$$V(x, y) = dH(x) + bG(y) \quad (8)$$

y la ecuación (6) puede expresarse como:

$$\frac{d}{dt}V(x(t), y(t)) = 0 \quad (9)$$

Lo que implica que la función V es constante a lo largo de las órbitas del sistema (2) en $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$ (figura 2). Por consiguiente, las órbitas son las curvas de nivel de:

$$V = V(x, y)$$

y el análisis de sus extremos en el primer cuadrante permite afirmar que sólo tiene un máximo relativo -de hecho, en el punto de equilibrio del sistema lotka-volterriano-; en consecuencia, sus curvas de nivel son cerradas y simples lo que significa, desde luego, que al cabo de cierto tiempo T , el sistema depredador-presa volverá al estado inicial y las órbitas serán periódicas.

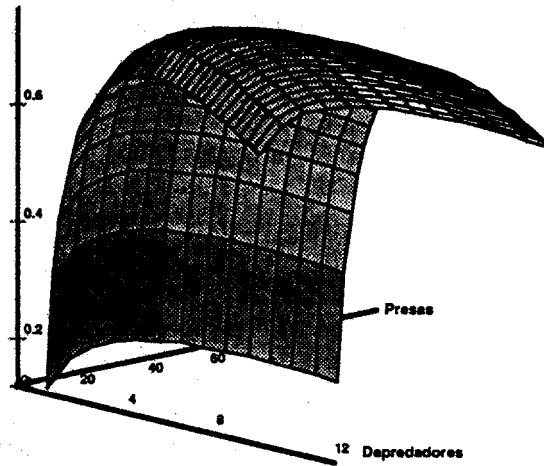


Fig. 2: $V = dG(x) + bH(y)$; $d = 0.012$, $b = 0.02$; $(\bar{x}, \bar{y}) = (25, 5)$.

2.1 El Principio de Volterra.

El resultado que se discutirá ahora es un ejemplo de cómo es posible construir modelos cercanos al ideal que expresa von Bertalanffy en la extensa cita de la primera sección de este trabajo. Se verá en particular cómo, a despecho de la limitación que implica suponer crecimiento malthusiano de presas en ausencia de depredadores -hipótesis relativamente aceptable en el caso de la vida marina, en donde el territorio y el alimento podrían ser lo más cercano en este mundo a los recursos ilimitados que se requerirían para una tasa positiva

de crecimiento sostenido- las ecuaciones de Volterra son lo suficientemente poderosas para explicar la 'Paradoja del Adriático' y algo más...

Como se estableció en la subsección anterior, las densidades de depredadores y presas oscilan periódicamente con una amplitud y una frecuencia que dependen de las condiciones iniciales. Empero, sus respectivos *valores medios en un período T*, que vienen dados por

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt \quad \text{y} \quad \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt \quad (10)$$

son constantes e iguales a \bar{x} y \bar{y} , como se infiere directamente del siguiente cálculo: intégrese miembro a miembro de 0 a T la expresión

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by$$

se sigue que:

$$\log(x(T)) - \log(x(0)) = aT - b \int_0^T y(t) dt \quad (11)$$

pero como el primer miembro en la ecuación (11) es cero, entonces:

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y}$$

y un desarrollo simétrico al anterior, permite obtener el valor promedio de x durante cualquier período. En resumen, las densidades promedio coinciden con las coordenadas del equilibrio:

$$\bar{x} = \frac{c}{d} \quad \text{y} \quad \bar{y} = \frac{a}{b} \quad (12)$$

Consideremos ahora nuevamente el problema original con el que D'Ancona llevó a Volterra al ámbito de la ecología de poblaciones: es evidente que el esfuerzo pesquero modifica las *tasas intrínsecas* pero deja intactas las de *depredación* (b) y *recuperación* (d); si se supone, como suele ser en la realidad, que la pesca afecta tanto a los depredadores como a las presas, es posible postular que mientras la *tasa de crecimiento en solitario* (a) de las presas disminuye, la *tasa de decaimiento aislado* (c) de los depredadores aumenta proporcionalmente al esfuerzo e .

De este modo, si en el período anterior a la Gran Guerra los promedios de las densidades eran, $\bar{x} = \frac{c}{d}$ y $\bar{y} = \frac{a}{b}$, según la ecuación (12), al suspenderse o reducirse la explotación pesquera en el Adriático, los nuevos valores de equilibrio fueron:

de crecimiento sostenido- las ecuaciones de Volterra son lo suficientemente poderosas para explicar la 'Paradoja del Adriático' y algo más...

Como se estableció en la subsección anterior, las densidades de depredadores y presas oscilan periódicamente con una amplitud y una frecuencia que dependen de las condiciones iniciales. Empero, sus respectivos *valores medios en un período T*, que vienen dados por

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt \quad \text{y} \quad \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt \quad (10)$$

son constantes e iguales a \bar{x} y \bar{y} , como se infiere directamente del siguiente cálculo: intégrese miembro a miembro de 0 a T la expresión

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by$$

se sigue que:

$$\log(x(T)) - \log(x(0)) = aT - b \int_0^T y(t) dt \quad (11)$$

pero como el primer miembro en la ecuación (11) es cero, entonces:

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y}$$

y un desarrollo simétrico al anterior, permite obtener el valor promedio de x durante cualquier período. En resumen, las densidades promedio coinciden con las coordenadas del equilibrio:

$$\bar{x} = \frac{c}{d} \quad \text{y} \quad \bar{y} = \frac{a}{b} \quad (12)$$

Consideremos ahora nuevamente el problema original con el que D'Ancona llevó a Volterra al ámbito de la ecología de poblaciones: es evidente que el esfuerzo pesquero modifica las *tasas intrínsecas* pero deja intactas las de *depredación* (b) y *recuperación* (d); si se supone, como suele ser en la realidad, que la pesca afecta tanto a los depredadores como a las presas, es posible postular que mientras la *tasa de crecimiento en solitario* (a) de las presas disminuye, la *tasa de decaimiento aislado* (c) de los depredadores aumenta proporcionalmente al esfuerzo e .

De este modo, si en el período anterior a la Gran Guerra los promedios de las densidades eran, $\bar{x} = \frac{c}{d}$ y $\bar{y} = \frac{a}{b}$, según la ecuación (12), al suspenderse o reducirse la explotación pesquera en el Adriático, los nuevos valores de equilibrio fueron:

$$\bar{x} = \frac{c - k\epsilon}{d} \quad \text{y} \quad \bar{y} = \frac{a + m\epsilon}{b}$$

con lo que los valores medios de las densidades de x y y tendrían que comportarse exactamente como lo había reportado D'Ancona: la guerra, también como es usual, había favorecido más a los tiburones que a sus víctimas.

La generalidad del método aquí discutido permite explicar otros hechos: entre los parasitólogos es famosa la anécdota de los citricultores californianos que para combatir a un insecto que plagaba el naranjo, importaron de Australia otro insecto, depredador natural de aquél. Con ello, si bien no exterminaron al primero, pudieron controlarlo.

Al empezar a usarse los pesticidas -que nunca o casi nunca son específicos, aquellos naranjeros fumigaron sus huertos y mermaron tanto al control biológico (el depredador) como a la plaga. Una sencilla manipulación algebraica de las ecuaciones del Principio de Volterra explica porqué, al poco tiempo, la plaga creció mucho más de lo que lo había hecho durante su coexistencia con su depredador australiano.

3 El modelo discreto de crecimiento limitado de una especie.

3.1 Un tipo especial de ecuaciones funcionales.

Consideremos las siguientes definiciones de J. Aczél [1]:

Definición 1 • Término.

(a) Las variables independientes x_1, x_2, \dots, x_k son términos.

(b) Si A_1, A_2, \dots, A_m son términos y F es una función de m variables, entonces

$$F(A_1, A_2, \dots, A_m)$$

también es un término.

(c) No hay otros términos.

Definición 2 • Ecuación funcional.

Una ecuación funcional es una igualdad

$$A_1 = A_2$$

entre dos términos A_1 y A_2 que contiene

(i) k variables independientes x_1, x_2, \dots, x_k ,

(ii) $n \geq 1$ funciones desconocidas F_1, F_2, \dots, F_n de j_1, j_2, \dots, j_n variables, respectivamente,

y

(iii) un número finito de funciones conocidas.

Y consideremos el agregado de Castillo-Ron y Ruiz-Cobos [3] en términos de que de esta clase se excluyen expresamente las ecuaciones diferenciales, las ecuaciones integrales y otros tipos de ecuaciones que contengan operadores infinitesimales.

Se sigue de esto que son funcionales las ecuaciones que involucran la reiteración de la función incógnita -que, por ello, se llaman ecuaciones de recurrencia- y establecen una dependencia funcional entre los valores de la variable x en un momento determinado y los valores de la misma variable en otro u otros momentos (la terminología temporal es muy adecuada en este caso).

Es más, forman una subclase muy importante porque muchos fenómenos de varios dominios de la ciencia son modelados matemáticamente de manera muy simple mediante ecuaciones del tipo:

$$x_{n+1} = f(x_n), n = 0, 1, 2, \dots$$

equivalentes a:

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

donde el segundo miembro es el incremento Δx de la variable independiente x entre dos valores consecutivos; así que una ecuación de recurrencia es, también, un tipo especial de ecuación en diferencias.

3.2 El modelo logístico discreto: una caja de sorpresas.

Una de las primeras críticas que surgen al aplicar los métodos diferenciales a la matematización de procesos demográficos es la indispensable hipótesis de continuidad de una variable que, en rigor, cambia abruptamente a lo largo del tiempo. En efecto, ésta es la forma en que crece una población durante generaciones sucesivas: si x_n denota el número de individuos (o la densidad, en número de habitantes por unidad de área) que la componen en un momento n , la población x_{n+1} -una unidad de tiempo más tarde- depende de cómo afecten a los x_n individuos originalmente presentes los procesos biológicos de natalidad, migración y muerte;

entre dos términos A_1 y A_2 que contiene

(i) k variables independientes x_1, x_2, \dots, x_k ,

(ii) $n \geq 1$ funciones desconocidas F_1, F_2, \dots, F_n de j_1, j_2, \dots, j_n variables, respectivamente,

y

(iii) un número finito de funciones conocidas.

Y consideremos el agregado de Castillo-Ron y Ruiz-Cobos [3] en términos de que de esta clase se excluyen expresamente las ecuaciones diferenciales, las ecuaciones integrales y otros tipos de ecuaciones que contengan operadores infinitesimales.

Se sigue de esto que son funcionales las ecuaciones que involucran la reiteración de la función incógnita -que, por ello, se llaman ecuaciones de recurrencia- y establecen una dependencia funcional entre los valores de la variable x en un momento determinado y los valores de la misma variable en otro u otros momentos (la terminología temporal es muy adecuada en este caso).

Es más, forman una subclase muy importante porque muchos fenómenos de varios dominios de la ciencia son modelados matemáticamente de manera muy simple mediante ecuaciones del tipo:

$$x_{n+1} = f(x_n), n = 0, 1, 2, \dots$$

equivalentes a:

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

donde el segundo miembro es el incremento Δx de la variable independiente x entre dos valores consecutivos; así que una ecuación de recurrencia es, también, un tipo especial de ecuación en diferencias.

3.2 El modelo logístico discreto: una caja de sorpresas.

Una de las primeras críticas que surgen al aplicar los métodos diferenciales a la matematización de procesos demográficos es la indispensable hipótesis de continuidad de una variable que, en rigor, cambia abruptamente a lo largo del tiempo. En efecto, ésta es la forma en que crece una población durante generaciones sucesivas: si x_n denota el número de individuos (o la densidad, en número de habitantes por unidad de área) que la componen en un momento n , la población x_{n+1} -una unidad de tiempo más tarde- depende de cómo afecten a los x_n individuos originalmente presentes los procesos biológicos de natalidad, migración y muerte;

en este sentido, la población en el tiempo $n + 1$ es una función de la población en el tiempo n . Es decir, que x debe satisfacer una ecuación de recurrencia.

Por consiguiente, si se quiere atender al realismo del modelo, conviene suponer que la variación ocurre de manera discreta y recurrente en el tiempo, de manera que se supere la limitación del modelo con ecuaciones diferenciales. Esto se hace en esta sección.

Si se supone que la tasa r de variación poblacional es constante - es decir que el número de los que nacen más los que llegan menos los que se mueren menos los que se van, dividido por el número de habitantes presentes al empezar el período de que se trate no cambia de una generación a la siguiente- x crece o disminuye como una progresión geométrica de razón $q = 1+r$, según si r es mayor o menor que 0:

$$r = \frac{x_{n+1} - x_n}{x_n} \iff x_{n+1} = x_n q = x_0 q^n \quad (13)$$

De hecho, en el párrafo anterior, se identifica la duración de la unidad de tiempo con el concepto biológico de generación -que puede entenderse como la clase de individuos que se incorporan a una población durante el mismo lapso- y expresa otra hipótesis simplificadora: en este modelo se considera el crecimiento de las poblaciones sin traslapes generacionales; es decir, como si todos los miembros de una generación se incorporasen al inicio de cada unidad de tiempo.

Ahora bien, de las posibilidades correspondientes a $q > 1$ y $q < 1$ en la ecuación (13), la primera es realmente imposible por los factores limitantes que implican la escasez de recursos territoriales o alimentarios que, más tarde o más temprano, frenan el crecimiento de cualquier especie en este mundo.

De hecho, una forma de incorporar esta consideración, es suponer que la tasa de crecimiento es proporcional a la diferencia relativa entre la densidad presente y una densidad límite K , llamada significativamente capacidad de carga del medio, de manera que, para valores lejanos a K , la tasa aumente y vaya frenándose al saturarse el medio.

De esta suerte, si y denota la densidad de la población, la hipótesis anterior viene dada por:

$$\frac{y_{n+1} - y_n}{y_n} = r \left(\frac{K - y_n}{K} \right); y(0) = y_0; \quad (14)$$

que es equivalente a:

$$y_{n+1} = y_n [1 + R(K - y_n)]$$

y, haciendo $K = 1 - \frac{1}{R}$, se obtiene

$$y_{n+1} = Ry_n(1 - y_n); y(0) = y_0;$$

que se puede expresar mediante la ecuación en recurrencias $y_{n+1} = F_R(y_n)$, donde

$$F_R(x) = Rx(1 - x) \quad (15)$$

cuya discusión matemática es extremadamente interesante, a despecho de su evidente sencillez (no puede imaginarse relación no lineal más simple)³.

Vale la pena reflexionar sobre el valor fenomenológico de la ecuación (14); partamos de los comentarios de Hofbauer y Sigmund (op. cit. [4], p. 35), quienes llaman la atención sobre la siguiente limitación: • si y_n excede K , $y_{n+1} < 0$ lo que, evidentemente no tiene sentido y, • si $R > 4$ y y_n está cerca de $\frac{K}{2}$, y_{n+1} supera K y el modelo pierde sentido nuevamente. de manera que es preciso restringir R a valores entre 0 y 4; y afirman, por esto, que el análisis se convierte en un *juego de moral matemática* que, por su riqueza conceptual, es preciso jugar.

Empero, conviene establecer esta distinción entre una simulación y un modelo: en el primer caso, lo que se pretende es construir una herramienta predictiva específica, y habrá que adaptar, nutrir, el *modelo inicial* -incorporando en él los factores que puedan afectar el fenómeno real- para acrecentar su capacidad predictiva; así, la noción de modelo se refiere más a una aproximación *potente y vasta* de los aspectos esenciales del fenómeno. Particularmente iluminador de esta caracterización es el símil de Maynard Smith [5] en el que contrasta los 'modelos' de crecimiento de poblaciones en una caja de Petri con una 'simulación' del mismo fenómeno en condiciones naturales.

³Cabe aquí analizar si (14) es la aproximación por diferencias finitas a la solución general de la forma diferencial de la logística:

$$\frac{\dot{y}}{y} = R(1 - y), \quad x(0) = x_0;$$

y, en todo caso, estudiar las semejanzas y diferencias de las dos aproximaciones, haciendo énfasis en la interpretación fenomenológica correspondiente

3.2.1 Ciclos y puntos de equilibrio en la logística.

La dinámica de una población, su desarrollo en el tiempo, suele analizarse mediante el reconocimiento y caracterización de sus *puntos fijos o de equilibrio* y sus *ciclos* que son valores o secuencias de valores estacionarios de la población. Para esto, conviene tener a mano un puñado de definiciones y teoremas cuya demostración puede leerse en el texto de Smítal (op. cit. [6], p. 58-69).

En lo que sigue, si f es una función, denotaremos por $f^{(n)}(x)$, al valor definido recursivamente de la siguiente manera:

$$f^{(1)}(x) = f(x), f^{(n)}(x) = f(f^{(n-1)}(x))$$

donde tenga sentido.

Definición 3 Sea f una función definida en un intervalo I y sea $\alpha \in I$.

1. Se dice que α es un *punto fijo* de f si $f(\alpha) = \alpha$.
2. Si α es un punto fijo de f , se dice que es:
 - i. un *atractor o equilibrio asintóticamente estable*, si existe una vecindad V de α tal que, para cada $x_0 \in V$, la sucesión infinita de iteraciones de f a partir de x_0 , $\{f^{(n)}(x_0)\}_{n=1}^{\infty}$ converge a α .
 - ii. *repulsivo o de equilibrio inestable*, si existe una vecindad V de α tal que, para cada $x_0 \in V$, $x_0 \neq \alpha$, existe un índice de iteración n para el cual $f^{(n)}(x_0) \notin V$.

Teorema 1 Sea f una función continua definida de un intervalo I en sí mismo; sea α un punto fijo de f y supóngase que f es derivable en α .

1. Si $|\frac{d}{dx}f(\alpha)| < 1$, entonces α es un *atractor*.
2. Si $|\frac{d}{dx}f(\alpha)| > 1$, entonces α es *repulsivo*.

Definición 4 Sea f una función continua definida de un intervalo I en sí mismo. Se dice que $x_0 \in I$ es un *punto periódico* de orden n o que x_0 genera un *ciclo* de orden n , si $f^{(n)}(x_0) = x_0$ y $f^{(i)}(x_0) \neq x_0$ para $i = 1, 2, \dots, n-1$.

3.2.2 Estabilidad de los puntos de equilibrio.

Considérese ahora el sistema dinámico en el intervalo $I = [0, 1]$, definido por la transformación:

$$x \rightarrow Rx(1-x) \tag{16}$$

que tiene en el punto 0 un punto de equilibrio obvio. Por las razones expuestas arriba, debemos restringir la discusión al caso en que R varía entre 0 y 4 pero, dado que $R \leq 1 \Leftrightarrow r \leq 0$ -en cuyo caso la población inicial presentaría una tendencia irreversible a extinguirse y la órbita de cualquier $x > 0$, convergería monótonamente a 0-, lo interesante es considerar los valores de R mayores que 1.

Ahora bien, la gráfica de F_R es una parábola (figura 3) que toma su valor máximo $\frac{R}{4}$ en $x = \frac{1}{2}$ y que interseca la recta $y = x$ en un único punto P en el interior del cuadrado unitario, cuya abscisa p es, por consiguiente, un punto fijo no trivial de F_R . De hecho, si se iguala a x el segundo miembro de (15) y se resuelve la ecuación cuadrática que así se obtiene, se tendrá que:

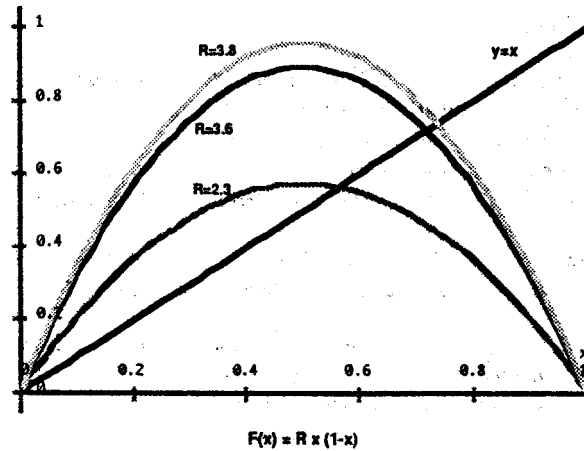


Fig. 3: La relación logística recurrente para diversos valores de R .

$$p = \frac{R-1}{R}$$

cuya estabilidad se desprende del teorema 1: en efecto, puesto que

$$\frac{d}{dx} F_R(p) = 2 - R$$

entonces, p es inestable cuando $3 < R \leq 4$ mientras que p es un punto de equilibrio asintóticamente estable si $1 < R < 3$; de hecho, es posible demostrar que:

- aún cuando $R = 3$, p es un atractor *global* en el sentido de que todas las órbitas en el interior de I convergen a p
- para $R \leq 2$, la convergencia es monótona y
- para $2 < R \leq 3$, las órbitas oscilan alrededor de p .

De esta manera, al interpretar lo anterior en términos de la población cuyos cambios en el tiempo se representan con (16), resulta que si la tasa de crecimiento a bajas densidades -el parámetro R - es muy grande, aunque la población tenga un equilibrio, cualquier variación respecto a éste alejará las órbitas de él. Como se verá en la sección 3.2.4, los valores de R entre 3 y 4 implican una dinámica sumamente compleja.

Por otro lado, si R es razonablemente pequeña, en el largo plazo la población tenderá a estacionarse en p o sus alrededores, ya sea monótonamente o describiendo oscilaciones amortiguadas en su torno.

3.2.3 Bifurcaciones

Una visión más completa de la dinámica de la relación (16) cuando no hay equilibrio estable, merece el análisis de algunos valores de las órbitas de F_R para valores arbitrarios de x en el interior de I : en k generaciones, x se transforma en $F_R^{(k)}(x)$ y cuando $k = 2$, es un polinomio de cuarto grado, con un mínimo local en $x = \frac{1}{2}$ y dos máximos locales situados simétricamente a la derecha y a la izquierda de $\frac{1}{2}$ (véase la figura 4). Es de esperarse que p también sea un punto fijo de $F_R^{(2)}(x)$; de hecho, al desarrollar e igualar a x el segundo miembro de

$$F_R^{(2)}(x) = R[Rx(1-x)][1-Rx(1-x)]$$

se obtiene la siguiente ecuación, caracterizadora de todos los puntos de equilibrio de $F_R^{(2)}(x)$:

$$R^2x - R^3x^2 + 2R^3x^3 - R^2x^2 - R^3x^4 = x$$

cuyas soluciones son, además de 0 y $p = \frac{R-1}{R}$, las siguientes:

$$\frac{R + 1 \pm \sqrt{R^2 - 2R - 3}}{2R} \quad (17)$$

que son reales y distintas sólo si $R^2 - 2R - 3$ es positivo; i.e. si $3 < R \leq 4$. Entonces, cuando $R \in [1, 3]$, la gráfica de $F_R^{(2)}(x)$ sólo se intersecta con la bisectriz del primer cuadrante

en el origen y en (p, p) y cuando $R \in (3, 4]$, lo hace también en otros dos puntos, cuyas abscisas se sitúan una antes y otra después de p , dentro de I . (véase la figura 4).

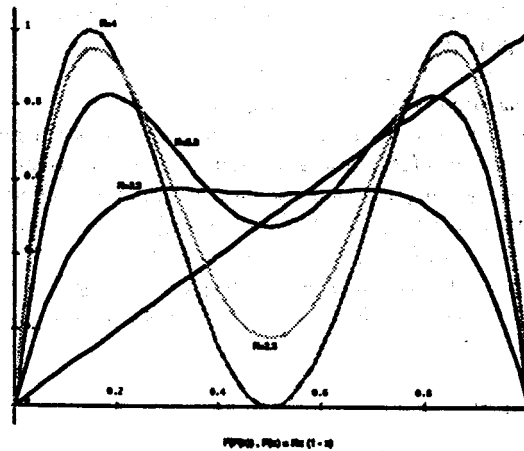


Fig. 4: La segunda generación.

Sean u y v los puntos fijos de $F_R^{(2)}(x)$ que no lo son de $F_R(x)$ y que se obtienen al separar las raíces en la ecuación (17); entonces, u y v generan ciclos de orden 2 y, de hecho, $F_R(u) = v$ y $F_R(v) = u$ ⁴.

El valor $R = 3$ es un *punto de bifurcación*: para valores de R apenas menores, el equilibrio p es asintóticamente estable y no hay oscilaciones periódicas; en cuanto se rebasa este valor, p pierde su estabilidad y aparecen los ciclos; así, el comportamiento del sistema dinámico (16) cambia drásticamente si la tasa de crecimiento a bajas densidades de la población cruza el nivel 3.

Puede demostrarse que si R no es mucho mayor que 3, los puntos u y v son asintóticamente estables como puntos fijos de $x \rightarrow F_R^{(2)}(x)$ pero si R crece, se vuelven repulsivos, aparecen nuevas bifurcaciones y aumenta la cantidad de puntos periódicos; al principio, para $R < R_c = 3.5700$, todos los períodos son de la forma 2^n , de manera que la órbita de cualquier $x \in I$ o es 2^n -periódica o converge a una que lo es.

⁴Una versión geométrica de esta propiedad puede verse en la figura 5.

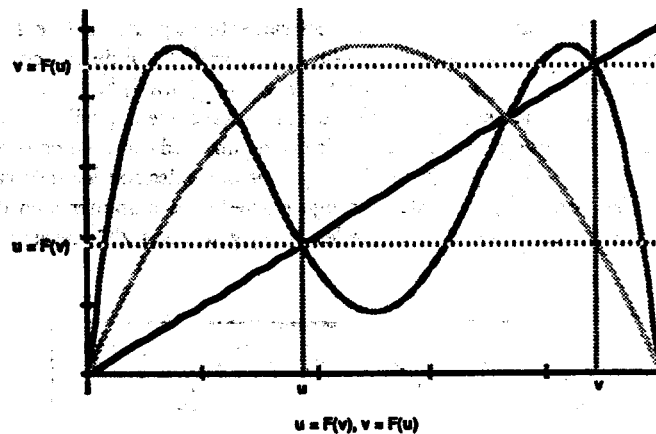


Fig. 5: Un ciclo de orden 2.

Es decir, que para alguna órbita $\{F_R^{(k)}(y)\}_{k=1}^{\infty}$ en la que $F_R^{(k)}(y) = F_R^{(k+2^n)}(y)$, para cualquier k , se tiene que $\lim_{j \rightarrow \infty} |F_R^{(j)}(y) - F_R^{(k)}(j)| = 0$. Lo que significa, en términos demográficos que el número o la densidad de individuos en el muy largo plazo, varía de manera aproximadamente periódica; comportamiento que puede considerarse todavía dentro de lo razonable ⁵.

Por otro lado, si $R > R_c$, siempre es posible encontrar un punto inicial $x \in I$ cuya órbita no presenta regularidad alguna: de hecho, la sucesión $\{F_R^{(k)}(x)\}_{k=1}^{\infty}$ es tan desordenada, que puede tomarse como una sucesión de números aleatorios. Así, la dinámica del sistema se vuelve extremadamente complicada y se dice que se comporta caóticamente. El siguiente ejemplo muestra, con mayor precisión, lo que se quiere decir.

3.2.4 El caos o ¿es cierto que Dios no juega a los dados?.

Sea $R = 4$ en la ecuación (15); la parábola que la grafica, tiene vértice en $(\frac{1}{2}, 1)$ y los intervalos $I_0 = [0, \frac{1}{2}]$ e $I_1 = [\frac{1}{2}, 1]$ se transforman biyectivamente en I bajo F_4 . A su vez, I_0 puede descomponerse en dos subintervalos compactos $I_{00} = [0, q]$ e $I_{01} = [q, \frac{1}{2}]$ (donde

⁵Este comentario sibilino se aclarará al analizar el comportamiento caótico; debe reconocerse, empero, que la noción de lo que es o no razonable es bastante imprecisa y discutible

$q = \frac{1}{2} - \frac{\sqrt{2}}{4}$ que van a dar -biyectiva y respectivamente bajo F_4 a I_0 e I_1 . En forma análoga, I_1 puede descomponerse en $I_{10} = [1-q, 1]$ e $I_{11} = [\frac{1}{2}, 1-q]$ de manera que el primer intervalo se transforma en I_0 y el segundo en I_1 (Véase la figura 6) ⁶.

Generalícese por inducción el proceso anterior: supóngase que es posible obtener 2^n intervalos compactos para cualquier n , con la propiedad de que cada uno de ellos se transforma biunívocamente en $I = [0, 1]$ bajo F_4^n -se dice entonces que tales son los intervalos de rango n -; puesto que, a su vez, cada intervalo de rango n puede descomponerse en dos que, bajo F_4 , se transforman biyectivamente en el que les dió origen, estos 2^{n+1} intervalos son los de rango $n + 1$.

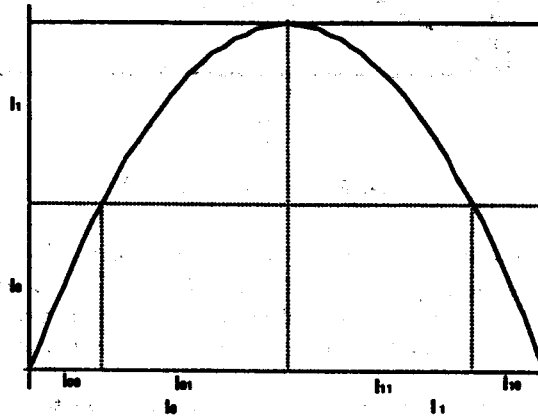


Fig. 6: $R = 4$ implica caos.

La notación para estos intervalos, que sugiere un *desarrollo binario*, se lee así: si $x \in I_{0100}$, por ejemplo, entonces $x \in I_0$, $F_4(x) \in I_1$, $F_4^{(2)}(x) \in I_0$, y $F_4^{(3)}(x) \in I_0$.

Por consiguiente, dada cualquier sucesión de ceros y unos, una población cuya dinámica se ciña a la ecuación (15), oscilará entre I_0 e I_1 con la misma regularidad que presentan la 'cara' y la 'cruz' al caer una moneda que se lanza libremente al aire... es decir, con una

⁶La famosa metáfora einsteiniana que encabeza este apartado viene al caso por la maravillosa complejidad que se deriva de un modelo extremadamente simple: toda una rama de la matemática actual se aboca a estudiar comportamientos como éste, la teoría de los sistemas complejos, que vuelve a plantear el problema epistemológico esencial de dilucidar la relación entre el azar y la necesidad.

total ausencia de regularidad. Además, dados dos puntos cualesquiera, tan cercanos como se desee, siempre es posible hallar un valor de n para el cual tales puntos están en intervalos de rango n *ajenos entre sí* de manera que, a despecho de su proximidad inicial, no habrá correlación alguna entre sus destinos en el futuro lejano. Esta aleatoriedad no se restringe a $R = 4$, se cumple para muchos otros valores de este parámetro. Por ejemplo, la figura 7 muestra los puntos generadores de ciclos al cabo de 10 iteraciones cuando $R = 3.9$.

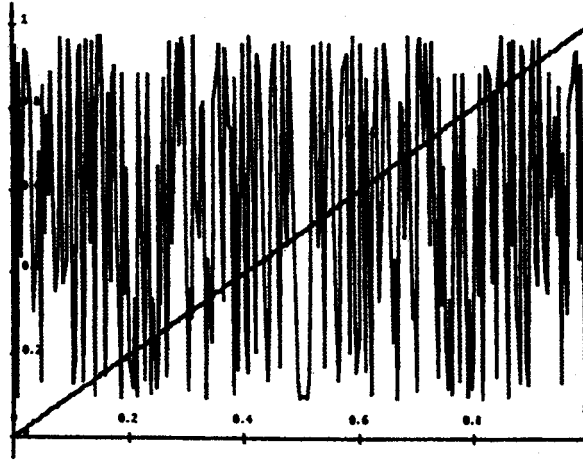


Fig. 7: Iteraciones de la logística: $n = 10$, $R = 3.9$.

Conviene terminar esta sección con las moralejas que desprenden Hofbauer y Sigmund (op. cit. [4], p.40) (cuya presentación se ha seguido paso a paso en el último ejemplo):

Cuál es, entonces, la lección de este 'juego moral'? Esencialmente que **computable no significa predecible** y que, en el largo plazo, **el movimiento determinista puede ser indistinguible del aleatorio**. Hasta una relación de recurrencia de aspecto inocente puede generar bifurcaciones y movimiento caótico. Otra lección es que el correspondiente modelo para generaciones continuas puede ser bastante dócil si se le compara con su contraparte discreta. Esto, de seguro, no siempre es así, y la dinámica continua puede ofrecer todo tipo de comportamientos excitantes. Empero, si lo que se busca es la regularidad, frecuentemente es preferible usar como

modelo una ecuación diferencial y no una en diferencias⁷.

4 El modelo discreto de depredación con competencia intraespecífica.

Como se indicó en la sección inicial, el modelo básico para la relación depredador-presa -que es un caso particular de parasitismo- puede modificarse, atendiendo a los rangos de variación de sus parámetros o incorporando los términos que hagan falta, para describir relaciones de simbiosis, competencia o diversas combinaciones de estos tres tipos de relación ecológica.

En lo que sigue se va a desarrollar un modelo mixto discreto en el que, al tiempo que se considera la acción de una especie depredadora sobre otra presa, se supone que ésta resiente los efectos de factores limitantes como la finitud del territorio o la escasez de alimento.

Sean x_k y y_k el número (o la densidad) de presas y depredadores al cabo de k unidades de tiempo. Supóngase que la dinámica de la población de presas (en aislamiento) es logística y viene dada por la ecuación (15), de manera que:

$$x_{n+1} = Rx_n \left(1 - \frac{x_n}{K}\right); R = (1 + r); x(0) = x_0; \quad (18)$$

que es equivalente, para una adecuada selección de $a > 1$ y $b > 0$, a:

$$x_{n+1} = ax_n - bx_n^2; x(0) = x_0; \quad (19)$$

ecuación que sigue expresando los hechos esenciales de que x crece proporcionalmente a su tamaño y decrece proporcionalmente al número de encuentros de individuos de la misma especie (por la competencia entre ellos), estimado con el término x_n^2 ⁸.

Supongamos ahora, por simplicidad, que el número de depredadores es proporcional al número de encuentros entre ellos y sus presas, de manera que para alguna *tasa de recuperación demográfica* $d > 0$, que parametrize el efecto benéfico de tener qué comer, se tiene:

$$y_{n+1} = dx_n y_n; x(0) = x_0, y(0) = y_0; \quad (20)$$

Falta sólo considerar el efecto del parasitismo sobre las presas: sea $c > 0$ la *tasa de depredación* que mide los estragos del enemigo natural, entonces habrá que restar $cx_n y_n$

⁷Los subrayados son míos.

⁸Recuérdense los argumentos moleculares en cinética química y el estrecho parentesco entre los modelos de aquella y éstos.

en (19), para incorporar al modelo este proceso. De esta suerte, el sistema de ecuaciones funcionales

$$x_{n+1} = ax_n - bx_n^2 - cx_n y_n; \quad y_{n+1} = dx_n y_n; \quad (21)$$

modela el crecimiento de un sistema depredador-presa.

De nueva cuenta, el análisis empieza por la búsqueda de los puntos fijos del sistema (21), que es equivalente a resolver el siguiente sistema de ecuaciones no lineales en x y y :

$$x = ax - bx^2 - cxy; \quad y = dxy; \quad (22)$$

que tiene, además de la solución trivial $(0, 0)$, las siguientes:

$$y = \frac{da - d - b}{dc}, \quad x = \frac{1}{d}; \quad y = 0, \quad x = \frac{a-1}{b} \quad (23)$$

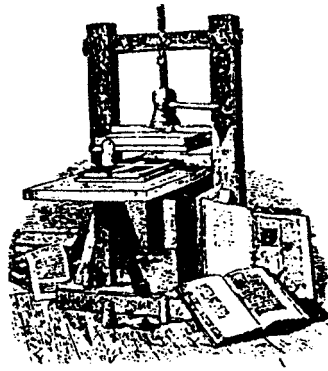
La segunda, desde luego, correspondería al caso discutido en la sección anterior pues $y = 0$ significa el aislamiento de las presas en el que se tiene el punto fijo $x = \frac{a-1}{b} = \frac{R-1}{R}$ -donde R es la tasa de crecimiento de las presas a bajas densidades- ecuación de la que es posible deducir, atendiendo a los cambios de variable que se han hecho, la relación entre los parámetros R y K con a y b .

Así, el caso propiamente interespecífico en el que $y > 0$, tiene como único punto fijo el que queda descrito por la primera de las ecuaciones (23) en donde, para que tenga sentido, se precisa que $d(a-1)$ sea mayor que b . Condición que puede interpretarse en términos del fenómeno como sigue: si los efectos demográficos positivos (caracterizados por a y d) considerados conjuntamente (mediante el producto $d(a-1)$) superan la merma poblacional debida a la competencia intraespecífica de las presas (representada por el parámetro b), es posible que el sistema evolucione hacia un equilibrio no trivial.

Como puede intuirse de la complejidad del modelo (15), el análisis de la estabilidad de los puntos fijos del sistema (22) puede ser extremadamente interesante; hay otras rutas para complementar la discusión que se ha dado aquí: por ejemplo, pueden considerarse el caso real del traslape de generaciones o incorporar en la segunda igualdad de (22) una hipótesis de decaimiento exponencial para y en condiciones de aislamiento (como sí se hace en el modelo diferencial de la ecuación (2))... Todas ellas, quedan fuera del alcance de este trabajo aunque el lector interesado puede apoyarse en la amplia bibliografía del texto de Hofbauer y Sigmund [4].

Referencias

- [1] Aczél, J. **Lectures on functional equations and their applications** New York, Academic Press (Mathematics in science and engineering), 1966 (509 p.).
- [2] Bertalanffy Ludwig von, **Teoría General de los Sistemas**, México, Fondo de Cultura Económica, 1980 (311 p.).
- [3] Castillo-Ron, E. y M. R. Ruiz-Cobos, **Ecuaciones funcionales**, Santander, Edición del Departamento de Matemática Aplicada y Ciencias de la Computación, Universidad de Cantabria, 1993 (263 p.).
- [4] Hofbauer, J. y K. Sigmund, **The Theory of Evolution and dynamical systems. Mathematical aspects of selection**, Cambridge, Cambridge University Press (London Mathematical Society Student Texts 7), 1988 (341 p.).
- [5] Maynard Smith, John, **Models in ecology**, Cambridge, Cambridge University Press, 1974.
- [6] Smítal, Jaroslav. **On functions and functional equations**, Bristol, Adam Hilger, 1988 (155 p.).



Revista del seminario de enseñanza y titulación 95, se terminó de imprimir con 1000 ejemplares en offset, el 11 de noviembre de 1994, en la Sección de Impresión y Reproducción de la UAM-Azcapotzalco. Diseño y cuidado editorial: Salvador Guadarrama Méndez, Sección Editorial de la Coordinación de Extensión Universitaria de la UAM-Azcapotzalco.