OBJETIVOS

Nos proponemos como objetivo principal elaborar material docente multimedia de utilidad para los estudiantes de diferentes titulaciones, que incluya:

- El desarrollo de las aplicaciones biomatemáticas resultado del Proyecto de Innovación Docente del curso 2005/06
- Diseñar y desarrollar nuevos modelos matemáticos avanzados de casuísticas biológicas previamente no incluidas en el Proyecto anteriormente citado
- Incorporar y desarrollar ejemplos de aplicación en las asignaturas:
 - *Técnicas Estadísticas Aplicadas a la Investigación Biológica* (Titulación de Biología)
 - *Bioestadística* (Diplomatura de Enfermería)
 - Fundamentos de Organización Molecular y Celular (Titulación de Ciencias Ambientales)
 - Análisis de datos Multivariantes-I (Diplomatura de Estadística)



PARTICIPANTES

Para garantizar la viabilidad y la calidad de los resultados que puedan obtenerse de los objetivos propuestos, al equipo de profesorado que $llev_4^3$ a cabo el Proyecto de Innovación Docente del curso 2005/06 se han incorporado docentes especialistas en Estadística e Investigación Operativa, responsables bien de las asignaturas de Estadística en la Titulación de Biología y en la Diplomatura de Enfermería, así como de una asignatura de la Diplomatura de Estadística en la que suelen utilizarse ejemplos de aplicación biológica.

A continuación se indican las asignaturas implicadas, y los profesores con docencia en las mismas:

- Bioestadística: Sonia Castillo GutiÚrrez
- Bioquímica y Biología Molecular: Juan B. Barroso Albarracín
- Análisis de Datos Multivariantes I: José Rodríguez Avi
- Fundamentos de Organización Molecular y Celular: Francisco J. Esteban
- Genética Aplicada: Mónica Bullejos Martín
- Genética de Poblaciones: Antonio Sánchez Baca
- Máster en Olivar, Aceite de oliva y Salud (materias asignadas): Eusebio Cano Carmona
- Gestión de Pesca Continental y Caza, y Parasitología Animal: Jesús M. Pérez Jiménez
- Metodología de Evaluación de Ecosistemas: Julio Alcántara Gámez
- Modelos Matemáticos en Biología: Juan Navas Ureña, José M. Quesada
- Pastos y Forrajes: Antonio García Fuertes
- Técnicas Estadísticas Aplicadas a la Investigación Biológica: María Dolores Estudillo Martínez.

También contaremos con la participación de los investigadores y colaboradores del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología, Ana Cano Ortiz y Emmanuel Serrano Ferrón, y de la alumna colaboradora Irene de la Haza Campañ, todos con una experiencia acreditada en modelos biológicos.



.

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Modelos epidemiológicos ¹



Supongamos que una determinada enfermedad se está propagando en una ciudad. Si x(t) representa al número de individuos susceptibles de contraer la enfermedad en el día t e y(t) indica el número de personas infectadas en el día t, entonces para analizar su evolución será necesario establecer unas determinadas hipótesis. Según sean las que se establezcan se obtendrá un tipo de modelo u otro. En esta sección nos centraremos en tres casos muy parecidos pero cuyo comportamiento a largo plazo es diferente.

Primer caso

En primer lugar consideraremos que la evolución de ambas poblaciones viene determinada por:

- Los individuos susceptibles crecen a una tasa constante *a* de *personas/dia* y disminuyen según la probabilidad de encuentro de una persona infectada con una persona inmune
- Los individuos se infectan a un ritmo directamente proporcional a la probabilidad de que una persona infectada se encuentre con una persona susceptible.

 $^{^1\}mathrm{Basado}$ en los modelos propuestos en Lectures 7 y 10. Math 19. de T. Judson. 2005

- En ausencia de personas susceptibles el número de infectados disminuye exponencialmente
- Las personas infectadas después de un cierto tiempo se recuperan o mueren. Si se recuperan se convierten en personas inmunes a la enfermedad. Además, la duración del período de incubación de la enfermedad se considera insignificante.

Las condiciones anteriores pueden resumirse en el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales,

$$\begin{cases} x'(t) = \phi(x, y) = a - bx(t)y(t) = bx\left(\frac{a}{bx} - y\right) \\ y'(t) = \varphi(x, y) = bx(t)y(t) - cy(t) = by\left(x - \frac{c}{b}\right) \end{cases}$$
(1)

siendo a, b, parámetros positivos y $1/c \operatorname{con} c > 0$ el tiempo que por témino medio permanece infectada una persona.

Para realizar el estudio cualitativo del modelo (1) debemos representar las isoclinas nulas

• Las correspondientes a x(t) son aquellos valores que anulan a la derivada x'(t), que coincide con la hipérbola:

$$y(t) = \frac{a}{bx(t)}$$

• Del mismo modo, las isoclinas de y(t) son el eje y(t) = 0 y la recta x(t) = c/b

Los puntos de intersección de estas isoclinas son los puntos de equilibrio del modelo, en nuestro caso P = (c/b, a/c).

Las isoclinas dividen al plano $x \ge 0, y \ge 0$ en cuatro regiones tal y como puede apreciarse en la Figura 1.



Figura 1.- Evolución de ambas poblaciones

En cada una de estas regiones las poblaciones se comportan de manera diferente. Por ejemplo, en la primera de ellas al ser x'(t) < 0 y y'(t) > 0 las personas susceptibles de contraer la enfermedad entarán disminuyendo mientras que aumentará el número de personas infectadas. Al transcurrir el tiempo se atravesará la región II donde ambas poblaciones disminuirán. Un resumen de este comportamiento aparece en la Tabla 1.

	Región I	Región II	Región III	Región IV
x'(t)	Negativa	Negativa	Positiva	Positiva
y'(t)	Positiva	Negativa	Negativa	Positiva

Tabla 1.- Signo de las derivadas

Podemos hacer un estudio local del comportamiento asintótico del modelo en torno al único punto de equilibrio. Para ello empezamos calculando la matriz jacobiana de las funciones $\phi(x, y) \ge \varphi(x, y)$ en el punto P = (c/b, a/c).

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial \phi}{\partial x} & \frac{\partial \phi}{\partial y} \\ \\ \frac{\partial \varphi}{\partial x} & \frac{\partial \varphi}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{ba}{c} & -c \\ \\ \frac{ba}{c} & 0 \end{pmatrix}$$

La traza de esta matriz es -ba/c < 0 y el determinante ba > 0. En consecuencia, el punto de equilibrio P será asintóticamente estable. Como además es el único punto de equilibrio, las dos poblaciones tenderán a largo plazo a estabilizarse en dichos valores.

Este resultado queda confirmado si simulamos el modelo con $\text{Vensim}_{\mathbb{R}}$. En la Figura 2 puede verse el diagrama de *Forrester* correspondiente al modelo (1).



Figura 2.- Diagrama de Forrester

Para los parámetros se han tomado los valores a = 5, b = 0.02, c = 0.2 y como valores iniciales x(0) = 10, y(0) = 2. Los resultados de la simulación muestran que $x(t) \rightarrow 10$ y $y(t) \rightarrow 25$ cuando $t \rightarrow \infty$.



Figura 3.- Resultados de la simulación

En la Figura 4 se ha dibujado con $Maple_{\mathbb{R}}$ el campo de direcciones, algunas órbitas y el plano fase con los valores de los parámetros utilizados en la simulación.



Figura 4.- Plano fase del primer caso

Especial interés tiene el estudio cuando el parámetro a es nulo. Los individuos recuperados quedan inmunizados a la enfermedad y además no se incorporan nuevas personas al sistema. El modelo (1) se reduce al,

$$\begin{cases} x'(t) = -bx(t)y(t) \\ y'(t) = bx(t)y(t) - cy(t) \end{cases}$$

$$\tag{2}$$

y se conoce con el nombre de modelo de Kermack-McKendrick.

Como consecuencia del tipo de ecuaciones diferenciales que componen el modelo, es posible encontrar las ecuaciones explícitas de las órbitas. En efecto,

$$\frac{dy/dt}{dx/dt} = \frac{dy}{dx} = -\frac{bx-c}{bx} = \left(\frac{c}{bx} - 1\right) \,,$$

integrando se obtiene como solución el conjunto de curvas $y(x) = \frac{c}{b} \ln x - x + k$, siendo k un número real. En la Figura 5 puede verse tres de estás órbitas para los valores de los parámetros a = 0.02, b = 0.02, y los valores iniciales

$$(x(0), y(0)) = (30, 2), \quad (x(0), y(0)) = (35, 3), \quad (x(0), y(0)) = (47, 1).$$



Figura 5.- Plano fase y campo de direcciones del modelo de Kermack-McKendrick

Si el número de personas susceptibles a la enfermedad se encuentra por encima del umbral c/b, entonces la epidemia se desarrolla y la cantidad de personas infectadas se incrementa. En el momento en que x(t) está por debajo de c/b la epidemia desaparece puesto que el número de personas infectadas tiende a cero.

Segundo caso

Modificaremos parte de la primera de las hipótesis del modelo (1) suponiendo que el ritmo de crecimiento de los susceptibles no es constante sino que crece a un ritmo proporcional a los individuos susceptibles que hay en cada momento. Es decir,

$$\begin{cases} x'(t) = \phi(x, y) = ax(t) - bx(t)y(t) = bx\left(\frac{a}{b} - y\right) \\ y'(t) = \varphi(x, y) = bx(t)y(t) - cy(t) = by\left(x - \frac{c}{b}\right) \end{cases}$$
(3)

Es inmediato comprobar que las isoclinas correspondientes a x(t) son las rectas y(t) = a/b y x(t) = 0, mientras que las de y(t) son el eje de abscisa y(t) = 0 y la recta x = c/b.

Las isoclinas de x(t) y las de y(t) se cortan en los puntos de equilibrio $P_1 = (0,0)$ y $P_2 = (c/b, a/b)$. Para poder clasificar estos puntos será necesario calcular la matriz jacobiana,

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial \phi}{\partial x} & \frac{\partial \phi}{\partial y} \\ \\ \frac{\partial \varphi}{\partial x} & \frac{\partial \varphi}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - by & -bx \\ by & bx - c \end{pmatrix}$$

Si sustituimos los valores de la jacobiana en el punto $P_1 = (0,0)$ obtenemos una matriz diagonal cuyos valores propios son $\lambda_1 = a > 0$ y $\lambda_2 = -c < 0$. Es decir, el punto P_1 donde ambas poblaciones desaparecen es un punto de silla inestable.

La matriz jacobiana en el segundo punto de equilibrio es,

$$\left(\begin{array}{cc} 0 & -c \\ a & 0 \end{array}\right)$$

cuyos valores propios son los números imaginarios puros $\lambda_1 = \sqrt{ac} i y \lambda_2 = -\sqrt{ac} i$. Al ser la parte real nula el punto P_2 será un centro.



Figura 6.- Diagrama de Forrester

El diagrama de *Forrester* (Figura 6) asociado a (3) sólo difiere del caso anterior en el flujo de entrada del primer nivel, siendo las ecuaciones,



Figura 7.- Resultados de la simulación

La simulación con Vensim_® se ha realizado con los parámetros a = 5, b = 0.02, c = 0.2 y los valores iniciales y(0) = 2 y x(0) = 10. Como puede apreciarse en la Figura 6 izquierda, ambas poblaciones tienen un comportamiento periódico. Las órbitas (Figura 7 derecha) en el plano fase giran en torno al centro que es el punto $P_2 = (10, 250)$.

La siguiente figura corresponde al campo de direcciones, algunas órbitas y al plano fase de la segunda simulación .



Figura 8.- Plano fase del segundo caso

Con frecuencia los brotes de la epidemia se producen de forma cíclica cada cierta cantidad de tiempo. Podemos introducir una ligera modificación al modelo (3) en el sentido de alterar el parámetro b para tener en cuenta esta circunstancia. Basta expresarlo como la función trigonométrica $b(t) = b_0(1 + b_1 \cos(\frac{\pi t}{2}))$

Se ha simulado el modelo con $\mathtt{Vensim}_{\textcircled{R}}$ utilizando los parámetros:

$$a = 0.9, b_0 = 5, b_1 = 0.28, c = 2, x(0) = 0.5, y(0) = 0.2$$



Figura 9.- Diagrama de Forrester y resultado de la simulación $b(t) = b_0(1 + b_1 \cos(\frac{\pi t}{2}))$

Tercer caso

En esta ocasión estudiaremos un modelo del tipo presa-depredador con crecimiento logístico para las presas (susceptibles), es decir,

$$\begin{cases} x'(t) = \phi(x, y) = ax(t) - dx^{2}(t) - bx(t)y(t) = x(a - dx - by) \\ y'(t) = \varphi(x, y) = bx(t)y(t) - cy(t) = by\left(x - \frac{c}{b}\right) \end{cases}$$
(4)

con todos los parámetros positivos.

Las isoclinas nulas de x(t) son el eje x = 0 y la recta a - dx - by = 0, y las isoclinas de y(t) son el eje y = 0 y la recta x = b/c. La intersección de estas isoclinas dan lugar a los puntos de equilibrio,

$$P_1 = (0,0), \quad P_2 = (\frac{a}{d},0), \quad P_3 = (\frac{c}{b},\frac{ab-cd}{b^2}).$$

• Para que el punto P_3 tenga todas sus coordenadas positivas es necesario que ab - cd > 0, lo que obliga a a/d > c/b.



Figura 10.- Plano fase para ab - cd > 0

Para cada una de las cuatro regiones en el que el plano fase queda dividido por las isoclinas nulas, el comportamiento de las poblaciones es diferente. Como sabemos, la evolución de las poblaciones viene determinada por el signo de las derivadas. Por ejemplo, en la primera región donde x > c/b y a - dx - by < 0, se puede comprobar que y'(t) es positiva y x'(t) es negativa. Por tanto, durante el tiempo en que las poblaciones permanezcan en dicha región el número de individuos susceptibles estará disminuyendo y aumentando el número de infectados. En la Tabla 3 aparece un resumen de este comportamiento.

	Región I	Región II	Región III	Región IV
x'(t)	Negativa	Negativa	Positiva	Positiva
y'(t)	Positiva	Negativa	Negativa	Positiva

Tabla 2.- Signo de las derivadas

El estudio anterior pone de manifiesto la estabilidad de algunos de los puntos de equilibrio. Observemos en la Figura 10 que los puntos P_1 y P_2 son inestables.

A continuación clasificaremos los puntos de equilibrio del modelo a través de la matriz jacobina,

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial \phi}{\partial x} & \frac{\partial \phi}{\partial y} \\ \\ \frac{\partial \varphi}{\partial x} & \frac{\partial \varphi}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a - 2dx - by & -bx \\ \\ by & bx - c \end{pmatrix}$$

• Para el primer punto los valores propios de la matriz jacobiana,

$$\left(\begin{array}{cc} a & 0 \\ & \\ 0 & -c \end{array}\right)$$

son $\lambda_1 = a > 0$ y $\lambda_2 = -c < 0$. El punto $P_1 = (0,0)$ es inestable.

• La matriz jacobiana en el punto P_2 es,

$$\left(\begin{array}{cc} -a & -\frac{ba}{d} \\ 0 & -\frac{ba-dc}{d} \end{array}\right)$$

cuyo determinante $-\frac{a}{d}(ab-cd)$ es negativo, ya que estamos suponiendo que ab-cd < 0 y los parámetros a y d son positivos. En consecuencia, el punto de equilibrio $P_2 = (\frac{a}{d}, 0)$ es inestable. • Por último, la jacobiana en P_3 ,

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{dc}{b} & -c\\ \frac{ab-cd}{b} & 0 \end{pmatrix}$$

tiene Traza(J) = -dc/b negativa y determinante $Det(J) = \frac{c}{b}(ab - cd)$ positivo. El punto P_3 será asintóticamente estable.

Como consecuencia del anális que acabamos de realizar podemos afirmar que si ab - cd > 0, entonces el único punto estable es $P_3 = \begin{pmatrix} c \\ b \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} ab-cd \\ b^2 \end{pmatrix}$ y las dos poblaciones a largo plazo se estabilizarán.

Si ab - cd < 0 los puntos de equilibrio, con coordenadas positivas, se reducen al P1₌(0,0) y P₂ = (^a/_d, 0).



Figura 11.- Plano fase para ab - cd < 0

Ahora el plano fase, para valores (x, y) positivos, queda dividido en tres regiones donde las poblaciones evolucionan de la manera que muestra la Tabla 3.

	Región I	Región II	Región III
x'(t)	Negativa	Negativa	Positiva
y'(t)	Positiva	Negativa	Negativa

Tabla 3.- Signo de las derivadas

La Figura 11 muestra que el único punto de equilibrio estable es el P_2 como puede confirmarse estudiando la traza y el determinante de la matriz jacobiana de las funciones $\phi(x, y)$ y $\varphi(x, y)$ particularizada en cada uno de los puntos de equilibrio.

Simulación con Vensim

El diagrama de *Forrester* asociado al modelo (4) se diferencia del diagrama del modelo (3) en el flujo de entrada contacto susceptible – susceptible que representa al término $dx^2(t)$ de la primera ecuación diferencial (Figura 12).



Figura 12.- Diagrama de Forrester del modelo (4)

En la Figura 13 aparecen los resultados de la simulación cuando ab - cd > 0, con los valores iniciales x(0) = 10 y y(0) = 2. En efecto, las dos poblaciones se estabilizan a largo plazo, la primera de en 6.66 y la segunda en 1.11 individuos.



Figura 13.- Resultados de la simulación con a = 1, b = 0.3, c = 2, d = 0.1

Cuando los valores de los parámetros son tales que ab-cd < 0, entonces la población de infectados desaparece y se estabiliza el número de individuos susceptibles en 10

personas (Figura 14).



Figura 14.- Resultados de la simulación con a = 1, b = 0.1, c = 2, d = 0.1

Finalmente, en la Figura 15 se encuentran los planos de fase y el campo de vectores representados con $Maple_{\rm I\!R}$ de las dos simulaciones realizadas.



Figura 15.- Campo de direcciones. Izquierda: ab - cd > 0. Derecha: ab - cd < 0

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Modelo presa-depredador II 2



En general, un modelo del tipo presa-depredador responde al siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias,

$$\begin{cases} x'(t) = \frac{dx(t)}{dt} = x f(x, y) \\ y'(t) = \frac{dy(t)}{dt} = y g(x, y) \end{cases}$$

donde y(t) es el número de depredadores en el tiempo t, y x(t) es el número de presas.

Introducción

Para elaborar nuestro modelo tendremos en cuenta las siguientes hipótesis:

- 1. En ausencia de los depredadores las presas crecen según un modelo logístico con una tasa de crecimiento de 2/3 día⁻¹ y una capacidad de carga de 4 presas
- 2. El efecto de depredación sobre las presas viene dado por la función

$$\delta(x(t), y(t)) = \frac{x(t)y(t)}{1 + x(t)}$$

 $^{^2 \}mathrm{Basado}$ en el modelo propuesto en Lecture 28. Math 19. de T. Judson. 2005

3. Los depredadores evolucionan según un modelo logístico con una tasa de crecimiento r día⁻¹ y una capacidad de carga variable que coincide con el número de presas presentes en cada momento x(t)

Por tanto, la dinámica del sistema está controlada por el sistema,

$$\begin{cases} x'(t) = \phi(x, y) = \frac{2}{3}x(t)\left(1 - \frac{x(t)}{4}\right) - \frac{x(t)y(t)}{1 + x(t)}\\ y'(t) = \varphi(x, y) = ry\left(1 - \frac{y(t)}{x(t)}\right) \end{cases}$$
(5)

Observemos que cuando el número de presas es muy pequeño, el término de depredación $\delta(x, y)$ coincide con xy que es la probabilidad de que una presa se encuentre con un depredador. Por otro lado, si el número de presas es elevado, entonces $\delta(x, y)$ es aproximadamente igual al número de depredadores.

Estudio cualitativo. Puntos de equilibrios

Para estudiar el comportamiento de ambas poblaciones procederemos en primer lugar a realizar un estudio cualitativo del sistema (5). Para ello, es necesario en primer lugar encontrar las isoclinas nulas.

- Las correspondientes a x(t) se calculan resolviendo la ecuación x'(t) = 0, que coinciden con el eje x = 0 y la parábola $y = -\frac{1}{6}(x^2 3x 4) = -\frac{1}{6}(x+1)(x-4)$
- Las isoclinas de y(t) son el eje y = 0 y la recta y = x

Las intersecciones de estas isoclinas definen a los puntos de equilibrio del sistema. En nuestro caso los puntos, $P_1 = (0,4)$ y $P_2 = (\alpha, \alpha)$ siendo $\alpha > 0$ la solución positiva de la ecuación $-\frac{1}{6}(x+1)(x-4) = x$. Es decir, $\alpha = 1$.



Figura 1.- Evolución de ambas poblaciones

Como muestra la Figura 1 las isoclinas nulas dividen al plano $x \ge 0, y \ge 0$ en cuatro regiones.

El estudio del signo de las derivadas,

$$\begin{cases} x' = x \frac{1}{x+1} \left(\frac{2(x+1)}{3} \left(1 - \frac{x}{4} \right) - y \right) = \frac{x}{x+1} \left(-\frac{1}{6} (x^2 - 3x - 4) - y \right) \\ y'(t) = ry \left(1 - \frac{y(t)}{x(t)} \right) = \frac{ry}{x} (x - y) \end{cases}$$

nos indicará el comportamiento de ambas poblaciones. El cuadro siguiente es un resumen de la evolución de las poblaciones.

	Región I	Región II	Región III	Región IV
x'(t)	Negativa	Positiva	Positiva	Negativa
y'(t)	Negativa	Negativa	Positiva	Positiva

Tabla 1.- Signo de las derivadas

Si clasificamos los puntos de equilibrio podemos conocer el comportamiento local de las soluciones. Para ello será necesario encontrar el jacobiano de las funciones $\phi(x, y), \varphi(x, y)$, y por tanto se deben calcular todas las derivadas parciales.

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial \phi}{\partial x} & \frac{\partial \phi}{\partial y} \\ & & \\ \frac{\partial \varphi}{\partial x} & \frac{\partial \varphi}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{2}{3} - \frac{1}{3}x - \frac{y}{(1+x)^2} & -\frac{x}{1+x} \\ & \\ \frac{ry^2}{x^2} & r - \frac{2ry}{x} \end{pmatrix}$$

1. El valor del jacobiano en el punto de equilibrio $P_1 = (4,0)$ es,

$$J_1 = \left(\begin{array}{cc} -\frac{2}{3} & -\frac{4}{5} \\ 0 & r \end{array}\right)$$

Es estudio de estabilidad podemos hacerlo de dos formas:

- Calculando los valores propios de la matriz J_1

$$||J_1 - \lambda I|| = 0 \implies \lambda_1 = -2/3, \quad \lambda_2 = r$$

- Calculando la traza y el determinante de la matriz ${\cal J}_1$

$$Traza(J_1) = -\frac{2}{3} + r$$
, $|J_1| = -\frac{2}{3}r$

En ambos casos, y como consecuencia de que el parámetro r es positivo, podemos afirmar que el punto $P_1 = (4, 0)$ es **inestable**.

2. El valor del jacobiano en el segundo punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$ es,

$$J_2 = \left(\begin{array}{cc} \frac{1}{12} & -\frac{1}{2} \\ \\ r & -r \end{array}\right)$$

donde

$$Traza(J_2) = \frac{1}{12} - r$$
, $|J_2| = \frac{5r}{12}$.

Al ser el parámetro r > 0 hace que el valor del determinante sea siempre positivo y en consecuencia para que el punto P_2 sea asintóticamente estable será necesario que la $traza(J_1)$ sea negativa, lo que obliga a que r sea mayor de 1/12.

Cuenca de atracción

Recordemos que una región C del plano (x, y) es una cuenca de atracción para el sistema de ecuaciones diferenciales que estamos estudiando, cuando una solución (x(t), y(t)) que entre en dicha región C no la abandona. Como puede apreciarse en la Figura 1, donde se ha realizado la evolución de ambas poblaciones (plano fase), el cuadrado $C = \{(x, y) \in \Re^2 / 0 < x(t) < 4, 0 < y(t) < 4\}$ es una cuenca de atracción para (5).

Soluciones periódicas

Para conocer si un sistema del tipo (5) tiene soluciones periódicas es necesario aplicar el Teorema de *Poincaré-Bendixson* cuyo enunciado es:

Si C es una cuenca de atracción del sistema x' = f(x, y), y' = g(x, y) que contiene a un punto de equilibrio simple que es inestable (repulsor), entonces el sistema tiene una solución periódica dentro de C.

En nuestro caso, el punto P_2 es inestable cuando r < 1/2 y está dentro del cuadrado C, por tanto el sistema presa-depredador (5) tiene una solución periódica si el parámetro r sea menor de 1/12.

Simulación con Vensim

Para construir el diagrama de Forrester es necesario detectar aquellos flujos que incrementan la tasa de crecimiento de las dos poblaciones y los flujos de salida. Para ello reescribimos el sistema inicial de ecuaciones diferenciales como,

$$\begin{cases} x' = r_1 x - \frac{r_1}{k} x^2 - \frac{xy}{1+x} \\ y'(t) = r_2 y - r_2 \frac{y^2}{x} \end{cases}$$

Podemos apreciar, en el sistema anterior y en el diagrama de *Forrester* de la Figura 2, que el primer nivel correspondiente a las presas tiene un flujo de entrada relativo al crecimiento exponencial de las presas, un nivel de salida asociado a la lucha entre las presas y otro nivel de salida donde se refleja el hecho de que una presa compite contra un depredador. El segundo de los niveles (depredadores) tiene un flujo de entrada como consecuencia del crecimiento exponencial de la población y otro flujo de salida que representa a la competencia entre las especies.



Figura 2.- Diagrama de Forrester

Para poner de manifiesto los resultados encontrados en los apartados anteriores hemos realizado dos simulaciones manteniendo fijo los parámetros $r_1 = 2/3$, k = 4 y con los valores iniciales y(0) = 4 y x(0) = 3.



Figura 3.- Resultados de la simulación con $r_2 = 0.03$

La primera simulación corresponde al caso donde $r_2 = 0.03$ y el punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$ es inestable ya que $r_2 < 1/12$. En las Figuras 3 y 4 se aprecia como ambas poblaciones tienen un comportamiento periódico.

El campo de direcciones, las órbitas y el plano fase pueden dibujarse con mayor precisión con $Maple_{\mathbb{R}}$.



Figura 4.- Plano fase para $r_2 = 0.03$

En la segunda simulación hemos considerado $r_2 = 0.3$ donde el punto de equilibrio $P_2 = (1, 1)$ es asintóticamente estable ya que $r_2 > 1/12$. En la Figura 5 podemos ver como como las dos poblaciones, a largo plazo, tienen al punto de equilibrio.



Figura 5.- Resultados de la simulación con $r_2 = 0.3$

En la Figura 6 se ha dibujado el campo de direcciones, algunas órbitas y el plano fase de la segunda simuilación .



Figura 6.- Resultados de la simulación con $r_2 = 0.03$

Finalmente incluimos las ecuaciones del modelo introducidas con $Vensim_{\Re}$,

 $\begin{array}{l} \mbox{presas} = \mbox{INTEG}(\mbox{crecimiento presas} - \mbox{depredacion presa} - \mbox{depredadores} - \mbox{depredadores} - \mbox{depredadores} - \mbox{competencia}, 4) \\ \mbox{crecimiento presas} = \mbox{r1} * \mbox{presas}, \qquad \mbox{r_1} = 2/3; \\ \mbox{depredacion presa} - \mbox{presa} = \mbox{r1} * \mbox{presas} * \mbox{presas}/\mbox{k}), \qquad \mbox{k} = 4 \\ \mbox{depredacion presa} - \mbox{depredadores} = \mbox{presas} * \mbox{depredadores}/\mbox{(1 + presas)} \\ \mbox{crecimiento depredadores} = \mbox{r2} * \mbox{depredadores}, \qquad \mbox{r_2} = 0.03 \\ \mbox{competencia} = \mbox{r2} * \mbox{depredadores} * \mbox{depredadores}/\mbox{presas} \end{array}$

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Modelo del movimiento del corazón ³



El objetivo que perseguimos con el estudio de este modelo simplificado del movimiento del corazón es el de analizar un sistema que presenta soluciones periódicas. Como es conocido las válvulas del corazón se abren y cierran a un ritmo relativamente constante. Nos proponemos decir algo más sobre la velocidad de este movimiento.

Las válvulas se controlan a través de un músculo que debe ejercer una fuerza tal que en ocasiones éste se mueve rápidamente y en otras muy lentamente dependiendo de si la válvula está abierta o cerrada. Curiosamente la ecuación $y'' - (2 - y^2)y' + y = 0$ de la teoría de circuitos eléctricos se ajusta muy bien a nuestra necesidades y se conoce como ecuación de *Bonhoeffer-Van del Pol*. Modificando adecuadamente esta ecuación se obtiene el sistema,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\frac{x^3}{3} + x + y \\ \frac{dy}{dt} = -\epsilon x \end{cases}$$
(6)

 $^{^3\}mathrm{Basado}$ en el modelo propuesto en Lecture 29. Math 19. de T. Judson. 2005

siendo x(t) la posición del músculo en el tiempo t y y(t) la concentración de un estímulo químico respecto a una concentración fija en el tiempo t. El inverso del parámetro $\epsilon > 0$ permite estimar el número de veces que x(t) pasa de una a otra posición.

En realidad estas ecuaciones son una simplificación del modelo más general,

$$\begin{cases} \epsilon \left(\frac{dx}{dt}\right) = -\frac{x^3}{3} + x + y - s(t), & 0 < \epsilon << 1\\ \frac{dy}{dt} = x - a + by, & 0 \le b < 1, & a \ge 0 \end{cases}$$

siendo el estímulo s(t) nulo para sistemas autónomos.



Figura 1.-

En primer lugar encontraremos y clasificaremos los puntos de equilibrio del modelo. Para ello dibujamos la isoclina nula de x(t) que es la cúbica $y = x^3/3 - x$ y la correspondiente a la segunda variable y(t) que es el eje x = 0. Estas curvas se cortan en un único punto de equilibrio que es el origen de coordenadas (0,0) (Figura 1).

El estudio del signo de las derivadas en cada una de las cuatro regiones,

$$\begin{cases} x' = \phi(x, y) = -\frac{x^3}{3} + x + y = y - \left(\frac{x^3}{3} - x\right) \\ y' = \varphi(x, y) = -\epsilon x \end{cases}$$

nos informa del comportamiento de las variables $x(t) \ge y(t)$ tal y como aparece en la Tabla 1.

	Región I	Región II	Región III	Región IV
x'(t)	Negativa	Positiva	Positiva	Negativa
y'(t)	Negativa	Negativa	Positiva	Positiva

Tabla 1.- Signo de x'(t) y y'(t)

La matriz jacobiana

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial \phi}{\partial x} & \frac{\partial \phi}{\partial y} \\ \\ \frac{\partial \varphi}{\partial x} & \frac{\partial \varphi}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -x^2 + 1 & 1 \\ \\ -\epsilon & 0 \end{pmatrix}$$

en el punto de equilibrio P = (0, 0) es,

$$J = \left(\begin{array}{cc} 1 & 1\\ -\epsilon & 0 \end{array}\right)$$

Al ser la Traza(J) = 1 positiva y el determinante $|J| = \epsilon$ también positivo, el punto de equilibrio es inestable.

Además, es posible encontrar una cuenca de atracción acotada que contenga al punto (0,0). Aplicando el Teorema de *Poincaré-Bendixson* se puede demostrar la existencia de un ciclo límite, o lo que es lo mismo de soluciones periódicas, tal y como aparece en la Figura 2.



Figura 2.- Plano fase y órbitas. Izquierda $\epsilon = 0.1$. Derecha $\epsilon = 0.4$

El modelo podemos analizarlo fácilmente desde otro punto de vista como es la Dinámia de Sistemas. La Figura 3 corresponde al Diagrama de *Forrester* asociado al sistema (6). De las ecuaciones del modelo observamos la existencia de dos niveles, dos flujos de entrada y uno de salida para el nivel x(t), y un flujo de salida para y(t), y además la variable auxiliar Epsilon.



Figura 3

con las ecuaciones,

```
\begin{split} & \texttt{musculo} = \texttt{INTEG}(\texttt{entrada} + \texttt{entrada2} - \texttt{salida}, \texttt{0.5})) \\ & \texttt{estimulo} \texttt{quimico} = \texttt{INTEG}(-\texttt{cambio}, \texttt{0.2}) \\ & \texttt{entrada} = \texttt{musculo}, \qquad \texttt{Epsilon} = \texttt{0.1}; \\ & \texttt{salida} = \texttt{musculo} * \texttt{musculo} * \texttt{musculo}/\texttt{3} \\ & \texttt{entrada2} = \texttt{estimulo} \texttt{quimico} \\ & \texttt{cambio} = \texttt{Epsilon} * \texttt{musculo} \end{split}
```

Los resultados de la simulación, para $\epsilon = 0.1$, son los que aparecen en la Figura 4.



Figura 4.- Simulación con , $x(0)=0.5,\,y(0)=0.2$

Cuando $\epsilon = 0.4$ el modelo sigue comportándose de forma periódica pero con una frecuencia más elevada que en la simulación anterior (Figura 5).



Figura 5.- Simulación con , $x(0)=0.5,\,y(0)=0.2$

AJUSTE DE DATOS Y MODELOS

Ajuste de curvas y modelos biológicos



Una de las fases más importante en el proceso de modelización matemática es la de verificar si los resultados obtenidos al realizar la simulación del modelo se ajusta "lo mejor posible" a los datos experimentales. Naturalmente es muy importante definir con precisión este concepto de "buena aproximación" y si los errores cometidos al hacer la diferencia entre los valores aportados por el modelo y los datos reales están dentro de cierto rango de tolerancia. Tengamos en cuenta que al construir un modelo se ha realizado una gran simplificación de la realidad lo cual puede originar un modelo matemático cuya simulación se encuentre muy alejada de los datos obtenidos en el laboratorio.

Ajuste de curvas a una colección de datos

Supongamos que los datos obtenidos en el laboratorio relacionados con cierto cultivo de bacteria son los que aparecen en la Tabla 1.

Tiempo t	0	5	10	15	20	25	30
Datos $d(t)$	20	51	84	-	98	99	99
Table 1							

Tabla 1

Como podemos apreciar, los datos se han obtenido de 5 en 5 horas pero con la salvedad de que desconocemos el valor correspondiente a las 15 horas. El problema

matemático de encontrar un valor aproximado del número de bacterias en ese momento se conoce con el nombre de interpolación. Por otro lado, si lo que deseamos es conocer el número de bacterias en el minuto 35 el problema recibe el nombre de extrapolación.

Para ajustar los datos a una curva lo primero que tenemos que hacer es representarlos.



Figura 1.- Representación de la Tabla 1

En la gráfica se pueden apreciar dos etapas bien diferenciadas. Durante las primeras 15 horas la población de bacterias está creciendo muy rápidamente (exponencialmente) y después el crecimiento es muy lento, de tal manera que la población se estabiliza en torno a las 100 bacterias. Como sabemos, estamos en presencia del modelo logístico,

$$y(t) = \frac{k}{1 + A e^{-Bt}}$$

con una capacidad de carga k = 100.



Figura 2

Para encontrar los valores de los parámetros $A \ge B$ utilizamos el hecho de que $y(0) = 20 \ge y$ que y(20) = 98. Es inmediato comprobar que para estos valores,

$$y_1(t) = \frac{100}{1 + 4 e^{-0.263906t}} \,,$$

y la población a las 15 horas será apróximadamente de y(15) = 93 bacterias. Por supuesto, también se pueden elegir otros valores, como por ejemplo y(0) = 20 y y(10) = 84, en cuyo caso,

$$y_2(t) = \frac{100}{1 + 4 \, e^{-0.277259t}} \, .$$

En la Figura 2 puede apreciarse el ajuste realizado, en color azul para el primer conjunto de valores $y_1(t)$ y en verde en el segundo caso. La pregunta que surge de forma natural es ¿cúal de estos ajustes es el mejor? Naturalmente la Figura 2 es de gran ayuda, pero lo interesante sería encontrar un parámetro que nos permita responder a la pregunta de una manera más objetiva. Para ello calculamos los errores e(t) = d(t) - y(t). Como tenemos que trabajar con cantidades positivas, para que no se anulen mutuamente, tomamos valores absolutos y sumamos las cantidades (desviación total), o bien elevamos al cuadrado y sumamos (suma de los cuadrados del error).

Tiempo t	0	5	10	20	25	30
Datos $d(t)$	20	51	84	98	99	99
$y_1(t)$	20	48.33	77.78	98	99.46	99.85
$y_2(t)$	20	50	80	98.46	99.61	99.90
$e_1(t) = d(t) - y_1(t)$	0	2.67	6.22	0	-0.46	-0.85
$e_2(t) = d(t) - y_2(t)$	0	1	4	-0.46	-0.61	-0.90

Tabla	1
-------	---

La desviación total para el primer ajuste es de 10.2 y para el segundo 6.27. La suma de los cuadrados del error en el primer caso es 46.75 y 18.3937 en el segundo. En ambos casos el segundo de los ajustes es el más adecuado. Por último, tenemos que poner de manifiesto que no siempre ocurre así. Dependiendo del criterio utilizado un ajuste puede ser mejor que el otro ya que una desviación total menor no implica que la suma de los cuadrados de los errores sea más pequeña, y recíprocamente.

Ajuste por mínimos cuadrados

Suele ser bastante frecuente que en una primera etapa del crecimiento una población crezca según el modelo exponencial,

$$y(t) = A e^{rt}, \quad A, r \in \mathbb{R}^+.$$
(7)

donde y(t) es el número de individuos de la población en el tiempo t.

Si en (7) tomamos logaritmos neperianos,

$$\ln(y(t)) = \ln(A) + rt, \quad A, r \in \mathbb{R}^+,$$
(8)

donde esta expresión, como puede apreciarse, es del tipo lineal, y por lo tanto, podemos realizar un ajuste lineal de los datos: $\ln(y(t))$ utilizando el método de los mínimos cuadrados.

AÑO	t	y(t) (en millones)	$\ln(y(t))$
1800	0	5.3	1.666771
1810	1	7.2	1.97408
1820	2	9.6	2.26176
1830	3	12.9	2.55723
1840	4	17.1	2.83908
1850	5	23.2	3.14415
1860	6	31.4	3.44681
1870	7	38.6	3.65325
1880	8	50.2	3.91602
1890	9	62.9	4.14155
1900	10	76.2	4.33336

En la tabla siguiente aparecen los datos de la población de Estados Unidos para cada década en el período 1800-1900:

Podemos utilizar $Mathematica_{\Re}$ para la representación gráfica de estos datos.

 $\begin{array}{l} \texttt{A=ListPlot}[\{\{0,5.3\},\{1,7.2\},\{2,9.6\},\{3,12.9\},\{4,17.1\},\ \{5,23.2\},\{6,31.4\},\\ \{7,38.6\},\{8,50.2\},\{9,62.9\},\{10,76.2\}\}] \end{array}$

```
\begin{split} &\texttt{B=ListPlot[\{\{0, Log[5.3]\}, \{1, Log[7.2]\}, \{2, Log[9.6]\}, \{3, Log[12.9]\}, \\ &\{4, Log[17.1]\}, \{5, Log[23.2]\}, \{6, Log[31.4]\}, \{7, Log[38.6]\}, \{8, Log[50.2]\}, \\ &\{9, Log[62.9]\}, \{10, Log[76.2]\}\}, \texttt{PlotStyle} \rightarrow \texttt{RGBColor[0,0,1]} \end{split}
```



• Empezaremos encontrando la recta y = at + b de ajuste de mínimos cuadrados para estos datos. Como es conocido, debemos buscar los parámetros $a \ge b$ tales

que hagan mínimo la expresión,

$$\Phi(a,b) = \sum_{i=0}^{i=10} \left(\ln(y(t_i)) - at_i - b \right)^2 \,,$$

lo que obliga a resolver el sistema

$$\int \frac{\partial \Phi}{\partial a} = 0 \longrightarrow -2 \sum_{i=0}^{i=10} \left(\ln(y(t_i)) - at_i - b \right) t_i = 0$$
$$\int \frac{\partial \Phi}{\partial b} = 0 \longrightarrow -2 \sum_{i=0}^{i=10} \left(\ln(y(t_i)) - at_i - b \right) = 0.$$

Ahora bien, en lugar de resolver el sistema de dos ecuaciones con dos incógnitas anterior, es preferible hacer uso de algunos de los múltiples programas diseñados para tal fin, por ejemplo Mathematica $_{\Re}$.

Fit[{{0,Log[5.3]},{1,Log[7.2]},{2,Log[9.6]},{3,Log[12.9]},
{4,Log[17.1]}, {5,Log[23.2]},{6,Log[31.4]},
{7,Log[38.6]},{8,Log[50.2]},{9,Log[62.9]}, {10,Log[76.2]}},
{1,t},t]

La respuesta que obtenemos es:

$$1.73224 + 0.270552t$$

Ahora representamos la recta anterior

ajuste=Plot[1.73224+0.270552t,{t,0,10}]

y finalmente superponemos los datos reales $(\ln(y(t))$ y la recta obtenida en el ajuste.



Figura 3.- Datos y recta de ajuste.

Para terminar encontramos los parámetros $A \ge r$ de (7),

$$\ln(y(t)) = \ln(A) + rt = 1.73224 + 0.270552t,$$

o bien,

$$A = e^{1.73224} \approx 5.65$$
, $r \approx 0.27$.

es decir

$$y(t) = Ae^{rt} = 5.65e^{0.27t}.$$



Figura 4.- Datos y(t) y función 5.65 $e^{0.27 t}$.

De esta manera, podemos tener una estimación de la población para el año 1910,

$$y(11) = 5.65 e^{0.27*11} = 110.13$$
 millones.

• Un segundo método consiste en hacer uso de los datos

$$y(0) = 5.3, \quad y(5) = 23.3,$$

a fin de determinar los parámetros A y r del modelo (7). De esta manera

$$y(0) = 5.3 \longrightarrow 5.3 = Ae^0 \longrightarrow A = 5.3,$$

además

$$y(5) = 23.2 \longrightarrow 23.2 = 5.3 e^{5r} \longrightarrow r = \frac{1}{5} \ln\left(\frac{23.2}{5.3}\right) \approx 0.295289.$$

En consecuencia,

$$y(t) = 5.3 e^{0.295 t}$$
.



Figura 5.- Puntos = y(t); Rojo = 5.65 $e^{0.27 t}$; Verde =5.3 $e^{0.295 t}$

Ejercicio propuesto 1. En la tabla siguiente se encuentran los datos de población para Estados Unidos de 1910 a 1980. Realizar un análisis similar al ejemplo anterior para estimar la población en el año 1990.

AÑO	y(t) (en millones)
1910	92.2
1920	106.0
1930	123.2
1940	132.2
1950	151.3
1960	179.3
1970	203.3
1980	226.5

Ejercicio propuesto 2. Recientemente hay un gran debate sobre la importancia de preservar parte del terreno para mantener la biodiversidad. Muchos de los argumentos utilizados están basados en estudios realizados en islas del Caribe. En este ejercicio se utilizará la ley potencial, en la cual se supone que el número de animales N en el área A de la isla viene dado por

$$N = kA^a, \quad k, a \in \mathbb{R}^+.$$
(9)

Supongamos los siguientes datos:

	\acute{A} rea = A (Km^2)	Número = N
Redunda	1	3
Montserrat	33	10
Jamaica	4.41	38
Cuba	46.74	97

Hacer uso de la metodología utilizada en el Ejemplo 1.1 para completar la tabla:

	\acute{A} rea = A (Km^2)	Número = N
Saba	5	
Puerto Rico		40
Santa Cruz	80	
Española		88

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Replicación del ADN en Escherichia coli⁴



La DnaA es la principal proteína involucrada en el inicio de la replicación del ADN de la Escherichia coli. Todo comienza en una única sucesión llamada el origen de la replicación oriC. La Figura 1 muestra un esquema del modelo que se propone en [27] donde el conjunto total de la proteína DnaA se ha dividido en cuatro clases.

La primera de ellas es la forma activa Dna.ATP (x(t)) que puede estar en el oriC, y se sabe que es necesario un nivel crítico de estas moléculas para iniciar la replicación. La forma activa también puede existir en un enlace inverso al cromosoma (y(t)) o anclarse libremente en el citoplasma (z(t)). La cuarta variable w(t) corresponde a una forma inactiva ubicada en el citoplasma.

El siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales proporciona una explicación de como el Dna.ATP puede ser la principal molécula que controla el inicio de

 $^{^{4}}$ Basado en [27]

la replicación.

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = 4(k_0 z(t) - k_d) \\ \frac{dy(t)}{dt} = k_{g1} z(t) \left([GS] - y(t) \right) - (k_{g2} + \mu) y(t) \\ \frac{dz(t)}{dt} = \frac{k_{r1}}{1 + k_{r2} \left(z(t) + \gamma w(t) \right)} - k_{g1} z(t) \left([GS] - y(t) \right) \\ + k_{g2} y(t) - (k_{r3} + \mu) z(t) \\ \frac{dw(t)}{dt} = k_{r3} z(t) - \mu w(t) \end{cases}$$
(10)

Las ecuaciones se obtienen aplicando las diversas interacciones químicas que tienen lugar. Por ejemplo, la segunda ecuación puede descomponerse en dos partes, la primera se obtiene aplicando la ley de balance de masas en la formación y liberación de enlaces DnaA.ATP. La segunda parte surge al tener en cuenta su descomposición.



Figura 1.- Modelo para la iniciación de la replicación [27]

En la última de las ecuaciones puede apreciarse un flujo de entrada correspondiente a la conversión de DnaA.ATP libre en inactivo y un flujo de salida relacionado con el ritmo en el que el DnaA.ATP inactivo se descompone.

Las variables de estados y los parámetros del modelo tienen el siguiente significado:

- y(t) Concentración de DnaA.ATP enlazado a la sucesión
- z(t) Concentración de DnaA. ATP libre en el citoplasma
- w(t) Concentración de varias formas inactivas de proteinas DnaA
- γ Fracción de w(t) asociada con la autorepresión del gen dnaA
- GS Número de genes situados en la sucesión
- k_0 Tasa de uniones del DnaA.ATP al OriC
- k_d Constante de disociación del DnaA.ATP al OriC
- k_{qs} Tasa de formación de la sucesión a lo largo del cromosoma
- k_{q1} Tasa de uniones del DnaA. ATP a la sucesión
- k_{q2} Tasa de separación del DnaA.ATP a la sucesión
- k_{r1} Tasa de producción de DnaA.ATP desde los genes dnaA
- k_{r2} Constante de equilibrio para la asociación del DnaA.ATP con la región operativa del gen dnaA
- k_{r3} Tasa neta de conversión de DnaA.ATP libre en inactivo
- μ Tasa de disolución igual a $\ln 2/\tau$, siendo τ el tiempo de generación.



Figura 2.- Diagrama de *Forrester* correspondiente al modelo (10)

En el Diagram de Forrester se han incluido las variables auxiliares

division pulse = PULSE TRAIN(15, 13, 38, 1000) affinity = RANDOM NORMAL(0.3, 1, 0.65, 0.3, Time)

para tener en cuenta las divisiones celulares y los sucesos aleatorios.

El resto de las ecuaciones son:

```
x(t) = INTEG(inAo - outAo, 0)
y(t) = INTEG(inAg - out2Ag - outAg, 0)
z(t) = INTEG(in2Af + in3Af + inAf - out2Af - outAf, 0)
w(t) = INTEG(inAi - outAi, 0)
inAo = 4 * ko * z(t)
outAo = 4 * kd * division pulse * x(t)
inAg = kg1 * z(t) * GS * affinity
outAg = kg1 * z(t) * y(t)
out2Ag = kg2 + mu * y(t)
inAf = division pulse * kr1/(1 + kr2 * (z(t) + gamma * w(t)))
in2Af = kg2 * y(t)
in3Af = kg1 * y(t)
outAg = kg1 * z(t) * GS
out2Ag = kr3 + mu * z(t)
inAi = kr3 * z(t)
outAi = mu * w(t)
kr1 = 46.7
                                kr3 = 0.58
                 kr2 = 2
                                                 kg1 = 0.0186
                                                                      kg2 = 0.35
gamma = 0.01
                  GS = 123.8 mu = 0.154
                                                 ko = 4 * 0.13
                                                                      kd = 0.35
\texttt{total DnaA} = \texttt{z}(\texttt{t}) + \texttt{y}(\texttt{t}) + \texttt{w}(\texttt{t}) + \texttt{x}(\texttt{t})
```

Para estos valores de los parámetros los resultados de la simulación de cada una de las variables de estados así como del total son los que aparecen en el la Figura 3.



Figura 3.- Resultados de la simulación con $\mathtt{Vensim}_{\mathbb{R}}$

De los resultados obtenidos se deduce que DnaA+ATP es el elemento principal para controlar el tiempo de iniciación para la replicación. Estos resultados están en correspondencia con los datos experimentales obtenidos en el laboratorio.

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Dinámica estomática ⁵



La mayor parte del agua absorbida por las plantas se pierde por ellas mismas en estado de vapor por un proceso que recibe el nombre de transpiración. Este concepto es esencial para comprender la fotosíntesis de un sistema vegetal.

La transpiración viene definida como $E = G_s * W$; donde E es el valor que toma la transpiración, G_s es la conductancia de la apertura estomática y W expresa la diferencia del potencial de agua entre el interior y el exterior de la hoja.

La transpiración se realiza mayoritariamente en las hojas, a través de los estomas. Los estomas son discontinuidades del tejido epidérmico que resultan de la disposición frente a frente de dos células denominadas células guarda, las cuales dejan entre ellas un hueco que se denomina ostiolo. El conjunto de las células guarda y del ostiolo es lo que denominamos estoma. El mayor o menor volumen del ostiolo y por consecuencia de las células guarda es la dinámica estomática.

El modelo, que intenta estudiar este hecho, considera que esta dinámica está regulada por las presiones relativas que ejercen las células guarda y epidérmicas como consecuencia de los cambios de turgencia que sufren debido a la captación de agua

 $^{{}^{5}}$ Basado en [20], página 241

proveniente del xilema. Esta captación se produce por las diferentes concentraciones de iones que hay en las células guarda y epidérmicas en cada momento.

Los tres flujos de entrada, en el modelo, determinan el volumen de estos dos tipos de células.

- J1 es el flujo de agua desde el xilema hasta las células epidérmicas. Está determinado por el potencial de agua en el xilema, por el potencial de agua en el tejido epidérmico, por la presión de turgencia en las células epidérmicas y por la presión osmótica en dichas células.
- J2 representa la evaporación de agua desde las células epidérmicas. Es un valor proporcional a la diferencia entre la presión de vapor interna, en la planta, y externa en la atmósfera.
- J3 valora el flujo de agua entre las células guarda y epidérmicas. Está determinado por la diferencia de potencial hídrico entre las células guarda y epidérmicas.

En este modelo se intenta representar la dinámica estomática y para ello se consideran tres variables principales:

- Volumen de las células guarda V_q
- Volumen de las células epidérmicas V_e
- Concentración de iones en las células guardas N_q



Figura 1.- Esquema de la dinámica estomática

En respuesta a diferentes agentes, las células guarda toman o pierden agua con lo que aumentan o disminuyen su volumen y, respectivamente, se abre o se cierra el estoma, es decir, aumenta o disminuye el tamaño del ostiolo. Este sistema es fundamental para controlar la velocidad de transpiración de la planta.



Figura 2.- Diagrama de Forrester de 11

El modelo propuesto en $\left[20\right]$ está basado en el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales,

$$\begin{cases}
\frac{dV_g}{dt} = C_3 \left[\left(-\left(\epsilon_g \left(\frac{V_g}{V_{a_{g,ft}}} - 1 \right) + P_{g,ft} \right) \right) + \frac{N_g RT}{V_g} \\
+ \left(\epsilon_g \left(\frac{V_e}{V_{a_{e,ft}}} - 1 \right) + P_{e,ft} \right) - \frac{N_e RT}{V_e} \right] \\
\frac{dV_e}{dt} = C_1 \left[\Psi_x - \left(\epsilon_e \left(\frac{V_e}{V_{a_{e,ft}}} - 1 \right) + P_{e,ft} \right) + \frac{N_e RT}{V_e} \right] - g_t(c_s - c_a) \\
- C_3 \left[\left(- \left(\epsilon_g \left(\frac{V_g}{V_{a_{g,ft}}} - 1 \right) + P_{g,ft} \right) \right) + \frac{N_g RT}{V_g} \right] \\
+ \left(\epsilon_e \left(\frac{V_e}{V_{a_{e,ft}}} - 1 \right) + P_{e,ft} \right) - \frac{N_e RT}{V_e} \right] \\
\end{cases}$$
(11)
$$\frac{dN_g}{dt} = sP_e - r \left(N_g - N_{gmin} \right) .$$

A partir de estas ecuaciones construimos el Diagrama de *Forrester* que aparece en la Figura 2, cuyas ecuaciones son,

```
Volumen Celulas Guarda = INTEG(input g - sacar g, 1000))
Volumen Celulas Epidermicas = INTEG(input e - output e, 10000))
Concentracion Iones en las celulas guarda = INTEG(input c - output c, 1017))
                   sacar g = valor g;
input g = J3;
                          \texttt{output } \texttt{e} = \texttt{J2} + \texttt{J3} + \texttt{valor2} \, ;
input e = J1 + 9600;
input c = 290000 + (S * Pe);
\texttt{output } c = \texttt{Rr} * (\texttt{Concentracion Iones en las celulas guarda} - \texttt{Ngmin}) - \texttt{valor};
sacar = PULSE TRAIN(10, 10, 20, 1000)
J1 = C1 * (X - Pe + Pie); J2 = Gt * (Cs - Ca); J3 = C3 * (-1 * Pg + Pig + Pe - Pie)
Pg = Eg * (Volumen Celulas Guarda/Vgft - 1) + Pgft;
Pe = Ee * (Volumen Celulas Epidermicas/Veft - 1) + Peft;
Pie = Ne * R * T/Volumen Celulas Epidermicas
Pig = Concentracion Iones en las celulas guarda * R * T/Volumen Celulas Guarda
valor g = 10000 * sacar; X = 0 + sacar g; C3 = 1; C3 = 1;
Vgft = 4200;
                  Eg = 50;
                               Pgft = 15;
                                               C1 = 15
R = 0.08319;
                 T = 298;
                               Ne = 678.4;
Ee = 50; Veft = 42000; Peft = 10;
a = B0 + Bg * Pg - Be * Pe;
                               Ge = a * K1; Be = 1;
                                                            Bg = 1;
                                                                         B0 = 0;
                                        \texttt{Gb} = \texttt{3};
K1 = 0.1; Gt = Gb * Ge/Gb + Ge;
                                                     Ca = 20; Cs = 30;
                                                                               S = 10
```

De todas ecuaciones merece prestar especial atención a la variable **sacar**, por la forma en que está definida y por su significado dentro del sistema.

Los resultados numéricos de la simulación aparecen en la Figura 3. En un principio todas las variables se incrementan hasta un momento en el que el sistema presenta un comportamiento oscilatorio en cada una de las variables (Figura 3 derecha). Este hecho es bien conocido y ha sido comprobado experimentalmente.



Figura 3.- Izquierda: Simulación en el intervalo [0, 1000]. Derecha: resultados en [200, 300]

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

El bruselator⁶



En 1963 E.N. Lorenz con el trabajo "Deterministic Nonperiodic Flow" revolucionó al mundo científico al presentar una nueva teoría conocida con el nombre de la Teoría del Caos. Al contrario de lo que pasa con el resto de las teorías donde su implantación se hace de una manera lenta y progresiva, el caos fue aceptado de forma inmediata y traspasado del campo de la Física a otros muy diversos.

Modelos matemáticos muy elementales, como el modelo discreto logístico:

$$x_{t+1} = \lambda x_t (1 - x_t), \quad t = 0, 1, 2, \cdots$$

presentan comportamientos caóticos para valores concretos del parámetro $\lambda > 0$. Una de las razones de tal proceder se debe al carácter no lineal de las relaciones entre los elementos del sistema, en nuestro ejemplo de la ecuación logística.

En esta sección analizaremos un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales en el contexto de las reacciones químicas, del tipo $A + X \longrightarrow 2X$, donde la producción del elemento X se obtiene del mismo producto X y del A.

En general, la reacción anterior se descompone en una serie de estados intermedios

 $^{^{6}}$ Basado en [21], página 77

estudiados inicialmente por A.M. Turing y posteriormente por el premio nobel L.I.Prigogine en Bruselas y se conocen con el nombre de bruselator,

$$A \longrightarrow X$$

$$2X + Y \longrightarrow 3X$$

$$B + X \longrightarrow Y + D$$

$$X \longrightarrow E$$
(12)

Se puede alcanzar el equilibrio en estas reacciones si añadimos constantemente los productos $A \ge B$ y al mismo tiempo extraemos $D \ge E$.

Como suele ocurrir con los modelos matemáticos, este tipo de modelos puede trasladarse a contextos muy diferentes como por ejemplo a los sistemas ecológicos. G. Gündüz en [19], propone las siguientes relaciones entre la hierba (H), los conejos (C) y los zorros (Z),

$$\begin{array}{c} H+C \longrightarrow C+C \\ C+Z \longrightarrow Z+Z \\ Z \longrightarrow E \end{array}$$

como puede apreciarse, los conejos comen hierba y después se multiplican. Del mismo modo, en la segunda de las relaciones, los zorros se alimentan de conejos y su población crece. Finalmente, por la tercera relación los zorros se extinguen.

De (12), y procediendo de forma similar a como lo hicimos en el modelo de *Michaelis-Menten*, se deduce el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales, donde para simplificar se ha considerado todos los parámetros unitarios,

$$\begin{cases}
\frac{dX}{dt} = \phi(X, Y) = A + X^2 Y - B X - X \\
\frac{dY}{dt} = \varphi(X, Y) = B X - X^2 Y
\end{cases}$$
(13)

A partir de este sistema es inmediato construir el siguiente diagrama,



Figura 1.- Diagram de *Forrester* de (13)

siendo sus ecuaciones,

El resultado de la simulación con $\text{Vensim}_{\textcircled{B}}$ permite comprobar que para valores iniciales X(0) = 0.7; Y(0) = 2/0.7 las soluciones son constantes y por lo tanto el punto P = (0.7, 2/0.7) es de equilibrio. Además, se trata de un equilibrio inestable ya que al modificar ligeramente los valores, X(0) = 0.75, Y(0) = 2.85, las variables de estado, a largo plazo, no regresan al punto de equilibrio.

Para valores iniciales diferentes a los del punto de equilibrio el sistema se comporta de forma periódica (Figura 2),



Figura 2.- Simulación de (12) con A = 0.7; B = 2, X(0) = 1; Y(0) = 2.5

y el sistema alcanza un ciclo límite (Figura 2 derecha y Figura 3).



Figura 3.- Campo de direcciones de (12) con A = 0.7; B = 2; y diferentes valores iniciales

A continuación realizaremos un breve estudio matemático del sistema (13) siendo A > 0 y B > 0 con el objetivo de confirmar los resultados obtenidos en la simulación.

Resolviendo el sistema no lineal $\phi(X, Y) = 0$, $\varphi(X, Y) = 0$ se obtiene un único punto de equilibrio P = (A, B/A). Para clasificarlo, será necesario encontrar la matriz jacobiana particularizada en el punto P,

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial \phi}{\partial X} & \frac{\partial \phi}{\partial Y} \\ \frac{\partial \varphi}{\partial X} & \frac{\partial \varphi}{\partial Y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2XY - 3 & X^2 \\ 2 - 2XY & -X^2 \end{pmatrix}; \quad J_1 = \begin{pmatrix} -1 + B & A^2 \\ -B & -A^2 \end{pmatrix}$$

La traza de la matriz J_1 es $-1 + B - A^2$ y su determinante asociado es $A^2 > 0$. Por tanto, para que el punto P = (A, B/A) sea estable deberá suceder que $Traza(J_1) = -1 + B - A^2 < 0$; es decir $B < A^2 + 1$.

En concreto, para los valores de la simulación A = 0.7; B = 2 el punto P = (0.7, 2/0.7) será inestable. Por ejemplo, si A = 3; B = 2 el punto de equilibrio P = (A, B/A) = (3, 2/3) será asintóticamente estable, como puede apreciarse en las Figuras 5 y 6.



Figura 5.- Simulación de (12) con A = 3; B = 2, X(0) = 1; Y(0) = 2.5



Figura 6.- Campo de direcciones de (12) con A = 3; B = 2; y diferentes valores iniciales

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN ECUACIONES DIFERENCIALES

Dinámica de poblaciones con retardos ⁷



Los modelos matemáticos elementales elaborados para estudiar la dinámica de una población progresan desde el más simple como es el modelo exponencial hasta los distintos modelos dependientes de la densidad de la población. Para cada uno de ellos la evolución de la población es muy distinta, desde un crecimiento exponencial ilimitado, un punto de equilibrio estable, un comportamiento periódico, y en algunos casos un comportamiento caótico. En general, y en una primera etapa del modelado no suele tenerse en cuenta los retardos. No obstante, existen poblaciones donde se produce un retraso entre el cambio en el total de la población y la respuesta del animal.

Las investigaciones llevadas a cabo durante los últimos cincuenta años en relación a este tema se centraron en poblaciones de lemmings que son unos roedores que viven en las tundras y praderas árticas, en el norte del continente americano, y en algunas regiones de eurasia que se alimentan principalmente de hierbas, raíces y frutos.

El interés por su estudio se debe a la dinámica tan curiosa que presentan. Se ha observado que el número de lemmings fluctúa de forma cíclica con una serie de interrupciones que suelen producirse cada 2 o 4 años.

⁷Basado en [21] página 159

1.- Modelo básico

En esta sección elaboraremos un modelo matemático que trate de reproducir la dinámica de este roedor. El punto de partida será el modelo logístico,

$$\frac{dx(t)}{dt} = r x(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) ,$$

donde x(t) representa al número de individuos en el tiempo t, r > 0 la tasa intrínseca de crecimiento y K la capacidad de carga del sistema. Como sabemos, con este modelo la población x(t) tiende a K al aumentar los valores de t, independientemente del valor inicial de la población.

Ahora debemos introducir las modificaciones oportunas en nuestro modelo para que pueda originar los ciclos observados en los datos experimentales. Para ello tendremos en cuenta el fenómeno conocido con el nombre de dependencia de la densidad retardada. Es decir, la densidad de población actual depende de la densidad de un periodo de tiempo T anterior, con lo cual el modelo logístico se transforma en,

$$\frac{dx(t)}{dt} = r x(t) \left(1 - \frac{x^*(t)}{K}\right), \qquad (14)$$

donde $x^*(t)$ es el tamaño de la población en un momento anterior de periodo T.

La Figura 1 muestra el Diagrama de *Forrester* del modelo



Figura 1.- Diagrama de Forrester de (14)

De todas las ecuaciones que debemos introducir, la más interesante es,

```
retardo = DELAY FIXED(poblacion, periodo, 0)
```

donde se refleja un retraso del nivel **poblacion** a partir del momento inicial de 18 meses. El resto de las ecuaciones son:

En la Figura 2 se han superpuesto los resultados de las tres simulaciones realizadas para distintos valores del período T. En verde se encuentra la típica curva logística para un modelo sin retraso, mientras que en rojo y en azul pueden observarse distintos comportamientos periódicos como consecuencia de introducir retrasos de períodos T = 12 y T = 18 meses.



Figura 2.- Resultados de la simulación con $\text{Vensim}_{\mathbb{R}}$ para r = 0.15; K = 78; x(0) = 2

Para conocer el efecto que cada parámetro ejerce sobre el modelo realizamos un análisis de sensibilidad.



Figura 3.- Análisis de sensibilidad con $0.10 \leq tasa \leq 0.20$; T = 12

En el primer caso hemos variado de forma aleatoria el parámetro **tasa** entre los valores 0.10 y 0.20 con 200 simulaciones (Figura 3 izquierda). El resultado refleja que cambios pequeños hacen que se alteren de forma significativa tanto la amplitud de las oscilaciones como su período, (Figura 3 derecha).



Figura 4.- Análisis de sensibilidad con $50 \leq$ capacidad carga ≤ 100 ; T = 18

Un resultado distinto se obtiene si variamos los valores de capacidad carga entre 50 y 100 (Figura 5), de tal manera que ahora la única alteración en el resultado se debe a la amplitud de la función pero no afecta a su período.



Figura 6.- Izquierda: $10 \leq \text{periodo} \leq 20$. Derecha: $10 \leq \text{periodo} \leq 40$.

En la Figura 6 se encuentran los resultados del análisis de sensibilidad del modelo con los parámetros tasa = 0.15; capacidad carga = 78 y variando el período T desde 10 hasta 20, en el primer caso, y desde 10 hasta 40 en el segundo. El comportamiento es diferente ya que puede observarse como a partir de un determinado momento para valores de T la población puede llegar a extinguirse.

2.- Dinámica de la población con estacionalidad

En esta segunda fase del modelado vamos a introducir en nuestro modelo el hecho de que la tasa intrínseca de crecimiento r no sea constante sino que dependa de la estación del año r(t). El nuevo diagrama de *Forrester* es el siguiente,



Figura 7.- Diagrama de Forrester del modelo modificado

En concreto, deseamos que durante el tiempo que dura el invierno (aproximadamente 16 semanas) esta tasa sea nula, mientras que en el resto su valor sea de 0.15. La

función que tenemos que definir es,

$$r(t) = \begin{cases} 0.15 & si & 0 \le t < 36\\ 0 & si & 36 \le t \le 52 \end{cases}$$

y corresponde a la variable,

```
tasa = IF THEN ELSE(semana >= (52 - invierno) : AND : semana <= 52, 0, r)
```

siendo

```
semana = MODULO(Time, 52) + 1
invierno = 16
```

Además, se han introducido en el modelo las siguientes ecuaciones,

```
\label{eq:poblacion} \begin{array}{l} \texttt{poblacion retardada} = \texttt{IF THEN ELSE}(\texttt{Time} > \texttt{periodo}, \texttt{retardo}, \texttt{0}) \\ \texttt{salida} = \texttt{tasa} * \texttt{poblacion} * \texttt{poblacion retardada} / \texttt{capacidadcarga} \end{array}
```

En la Figura 8 izquierda se encuentra el resultado de la simulación a lo largo de 600 semanas con T = 18; K = 78 y x(0) = 2, mientras que a la derecha aparece el análisis de sensibilidad del modelo cuando el período T varía entre los valores 10 y 40.



Figura 8.- Resultados de la simulación.

3.- Dinámica de la población con cambios estacionales sinusoidales

En esta tercera versión del modelo haremos que la tasa intrínseca de crecimiento r cámbie de forma continua entre cero y su máximo valor 0.15 de forma senoidal y con una amplitud de un año (52 semanas). Es decir,

$$tasa = 0.075 * SIN(Time * 2 * 3.14/52) + 0.075$$

Las ecuaciones más significativas del modelo que aparece en la Figura 9 son,



Figura 9.- Diagrama de Forrester del tercer modelo

El resultado de la simulación con K = 78; x(0) = 2; T = 18 se encuentra en la Figura 10 izquierda,



Figura 10.- Resultados de la simulación.

La Figura 10 derecha corresponde al análisis de sensibilidad del modelo para valores del período entre 10 y 40.

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Oscilaciones de calcio citosólico⁸



Muchas células utilizan el ión calcio Ca^{2+} como señal intracelular activadora, por lo que poseen mecanismos que regulan de forma precisa la concentración de este ión en el citosol. Algunas actividades fundamentales, como la contracción muscular, la secreción de neurotransmisores, hormonas o enzimas digestivas y la apertura y el cierre de los canales iónicos, se regulan por cambios transitorios del calcio intracelular. El calcio iónico del citosol se regula, entre otras causas, por la expulsión al medio externo a través del intercambiador Na⁺/Ca²⁺ de la membrana celular (*http* : //*www.ugr.es/ jhuertas/FH – FE/fh_homeostasis.html*).

Las oscilaciones en la concentración de calcio intracelular pueden ser caracterizadas tanto por su frecuencia como por su amplitud. Para estudiar estas oscilaciones podemos servirnos de la Dinámica de Sistemas. En concreto, en esta sección y para la construcción del modelo matemático utilizaremos las siguientes variables:

- Z(t)representará la concentración de ${\rm Ca}^{2+}$ citosólico en el tiempot
- Y(t) será la concentración de Ca²⁺ que se encuentra en el interior de los diferentes órganos celulares en el tiempo t

 $^{^8\}mathrm{Basado}$ en [9]

• A(t) representará la concentración de inositol trifosfato (IP₃), que es también un importante mensajero intracelular. Dentro del modelo su papel es el de automodulación de las oscilaciones de Ca²⁺ que puede sufrir el sistema.

Las siguientes ecuaciones diferenciales, propuestas en [9], representa la evolución en el tiempo de las variables definidas anteriormente,

$$\frac{dZ}{dt} = V_0 + \beta V_1 - V_2 + V_3 + k_f Y - kZ$$

$$\frac{dY}{dt} = V_2 - V_3 - k_f Y \qquad (15)$$

$$\frac{dA}{dt} = \beta V_4 - V_5 - \epsilon A ,$$

siendo:

- V_0 la constante de entrada de Ca^{2+} procedente del medio extracelular
- $0<\beta<1$ el parámetro de estimulación externo
- V_1 la tasa máxima de estímulo inducido por el medio extracelular
- V_2 el flujo de Ca²⁺ citosólico del interior con valor máximo V_{M2} , y definido como:

$$V_2 = V_{M2} \frac{Z^2}{k_2^2 + Z^2}$$

• V_3 la liberación del Ca²⁺ desde el interior con valor máximo V_{M3} , y definida como:

$$V_3 = V_{M3} \frac{Z^m}{k_Z^m + Z^m} \frac{Y^2}{k_Y^2 + Y^2} \frac{A^4}{k_A^4 + A^4}$$

- V_4 la tasa máxima de estímulo inducido por la síntesis de IP₃
- V_5 la tasa de fosforilación de IP₃ con un valor máximo V_{M5} y una constante de saturación media K_5 , definida como:

$$V_5 = V_{M5} \frac{A^p}{K_5^p + A^p} \frac{Z^n}{k_d^n + Z^n}$$

- k_2 el umbral de bombeo de Ca²⁺
- k_Y el umbral para la liberación de Ca²⁺
- k_Z el umbral para la activación por Ca²⁺
- k_A el umbral para la activación por IP₃

- k_f tasa constante de trasvase de ${\rm Ca}^{2+}$ des de el interior de los orgánulos celulares hasta el citos ol
- k la constante que representa el transporte lineal de calcio citosólico al medio extracelular
- k_d umbral de quinasa estimulada por Ca²⁺

El Diagrama de Forrester de la Figura 1 es la interpretación mediante Dinámica de Sistemas del modelo (15)



Figura 1.- Diagrama de *Forrester* del modelo

Las ecuaciones más significativas introducidas en el programa $Vensim_{\mathbb{R}}$ para realizar la simulación (en el primer caso que estudiaremos) son,

```
\begin{array}{l} \texttt{Z} = \texttt{INTEG}(\texttt{inputZ} - \texttt{outputZ}, \texttt{0.1}) \\ \texttt{inputZ} = \texttt{V0} + \texttt{beta} * \texttt{V1} + \texttt{V3} + \texttt{kf} * \texttt{Y} \,; \quad \texttt{outputZ} = \texttt{V2} + \texttt{k} * \texttt{Z} \\ \texttt{Y} = \texttt{INTEG}(\texttt{inputY} - \texttt{outputY}, \texttt{0.2}) \\ \texttt{inputY} = \texttt{V2} \,; \qquad \texttt{outputY} = \texttt{V3} + \texttt{kf} * \texttt{Y} \\ \texttt{A} = \texttt{INTEG}(\texttt{inputA} - \texttt{outputA}, \texttt{0.2}) \\ \texttt{inputA} = \texttt{beta} * \texttt{V4} \,; \qquad \texttt{outputA} = \texttt{V5} + \texttt{A} * \texttt{epsilon} \\ \texttt{V2} = (\texttt{Vm2} * \texttt{Z} * \texttt{Z})/((\texttt{K2} * \texttt{K2}) + (\texttt{Z} * \texttt{Z})) \\ \texttt{V3} = \texttt{Vm3} * ((\texttt{Z} * \texttt{Z})/((\texttt{Kz} * \texttt{Kz}) + (\texttt{Z} * \texttt{Z}))) * (\texttt{Y} * \texttt{Y}/((\texttt{Ky} * \texttt{Ky}) \\ + (\texttt{Y} * \texttt{Y}))) * (\texttt{A} * \texttt{A} * \texttt{A} * \texttt{A}/((\texttt{Ka} * \texttt{Ka} * \texttt{Ka} + \texttt{Ka}) + (\texttt{A} * \texttt{A} * \texttt{A}))) \\ \texttt{V5} = \texttt{Vm5} * ((\texttt{A} * \texttt{A})/(\texttt{K5} * \texttt{K5}) + (\texttt{A} * \texttt{A})) * ((\texttt{Z} * \texttt{Z} * \texttt{Z} * \texttt{Z})/((\texttt{Kd} * \texttt{Kd} * \texttt{Kd}) \\ + (\texttt{Z} * \texttt{Z} * \texttt{Z} * \texttt{Z}))) \end{array}
```

Las simulaciones del modelo para diferentes valores de los parámetros muestran que el comportamiento del calcio sitosólico puede presentar oscilaciones periódicas simples, explosiones, oscilaciones casi-periódicas, y además puede tener un comportamiento caótico. Analizaremos cada una de estas situaciones de una manera más detallada.

Primer caso: oscilaciones simples

Con los valores de los parámetros introducidos en el modelo que aparecen en la tabla siguiente,

n	m	p	β		k_2	k_5	k_A	k_d	k_Y	k_Z
4	2	2	0.	$5 \mid 0$.1	1	0.2	0.4	0.2	0.5
k	k_f		e	V_0	V_1	V_i	M2	V_{M3}	V_4	V_{M5}
10	1	0	.1	2	2	(6	20	2	5

se observa que las tres variables oscilan con amplitud y frecuencia fijas (Figura 2 izquierda)



Figura 2.- Resultados simulación del primer caso con $\beta = 0.5$

Al realizar el análisis de sensibilidad del modelo haciendo que el parámetro β varíe desde 0.1 hasta 0.8 podemos ver (Figura 2 derecha) que el rango de comportamiento, de la variable Z, es muy diverso perdíendose incluso la periodicidad. En la Figura 3 puede comprobarse la estabilidad del sistema cuando $\beta = 0.85$ y el resto de los parámetros siguen siendo los mismos.



Figura 3.- Resultados simulación del primer caso con $\beta = 0.85$

Segundo caso: explosión

En este apartado introduciremos los siguientes valores para los parámetros,

	n	m	p	,	β	k_2	k_5	k_A	k_d	ky	<u>/</u>	k_Z
	2	4	1	().46	0.1	1	0.1	0.6	0.	2	0.3
ĺ	k	k	f	ϵ	V_0	V_1	V_{M2}	$_2 \mid V_I$	M3	V_4	V	M_{5}
Ì	1()	1	1	2	2	6	2	0	2.5		30

Los resultados de la simulación (Figura 4) ponen de manifiesto un comportamiento periódico para cada unas de las variables de estados, con la particularidad de un valor "explosivo" (un pico) para un valor interior al período de oscilación.



Figura 4.- Resultados simulación del segundo caso

Tercer caso: Casi-periódica

Para mostrar un nuevo comportamiento del modelo que estamos analizando utilizaremos los siguientes valores para los parámetros,



Figura 5.- Resultados simulación del tercer caso

En la Figura 5 se comprueba como la evoluación en el tiempo de cada una de las variables es casi-periódica, hecho que puede apreciarse con más detalles cuando nos centramos en la variable Z (Figura 5 derecha).

Cuarto caso: Caos

Como habíamos comentado anteriormente, el modelo es caótico para los valores de los coeficientes

n	m	p	β	k_2	k_5	k_A	k_d	k_Y	k_Z
4	2	1	0.65	0.1	0.3194	0.1	1	0.3	0.6

k	k_f	ϵ	V_0	V_1	V_{M2}	V_{M3}	V_4	V_{M5}
10	1	13	2	2	6	30	3	50

El comportamiento "irregular" de las variables de estado que aparece en la Figura 6 se remarca mucho más al aumentar Ω el número total de moléculas de calcio citosólico Ca²⁺, calcio intravesicular y IP₃ intracelular (véase Fig. 7, página 207 de [9])



Figura 6.- Resultados simulación del cuarto caso

Por último, queremos poner de manifiesto que para este tipo de modelos la elección de un tipo u otro de método numérico para la resolución del sistema de ecuaciones diferenciales es importante ya que los resultados se alteran cuando cambiamos el método de resolución (Figura 7)



Figura 7.- Rojo: Euler. Azul: Runge-Kutta 4

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Teoría de catástrofes: Dinámica de Spruce Budworm⁹



El científico francés *René Thom* nacido en 1923 es el padre de la teoría de las catástrofes que está basada en la Topología y que sirve para explicar acontecimientos muy diversos como por ejemplo los terremotos o la dinámica de poblaciones de insectos. En palabras de su creador, "... se trata de una metodología o una especie de lenguaje que se esfuerza por describir las discontinuidades, que pudieran presentarse en la evolución de un sistema ...". En cierta forma está conectada con los fractales, ya que como sabemos con ellos se pretende construir una geometría de las discontinuidades.

Spruce Budworm es un grupo de insectos cercano al género de las *Choristoneura*. Existe una docena de especies y subespecies distribuidas en el oeste de Estados Unidos y Canadá, donde producen un daño intenso en los bosques de coníferas.

Su dinámica está controlada por el siguiente proceso: durante años la densidad de población es pequeña y por tanto los árboles pueden crecer hasta su madurez momento en el que la población de Spruce Budworm aumenta de una forma extraordinaria

 $^{^9\}mathrm{Basado}$ en [21], página 303

alimentándose de las hojas de los árboles y produciendo su destrucción. Al faltar de nuevo el alimento la población de insectos disminuye hasta los niveles mínimos.

Las variables de estados que intervienen en el modelo son:

- x(t) la densidad de población de budworm
- y(t) la densidad de terreno
- z(t) el porcentaje de hojas en los árboles.

Una primera aproximación al problema es el siguiente modelo matemático que describe la evolución en el tiempo de estas variables,

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = R_1 x(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K y(t)} \right) - \frac{C x^2(t)}{(K_1 y(t))^2 + x^2(t)} \\ \frac{dy}{dt} = R_2 y(t) \left(1 - \frac{y(t)}{K_2 z(t)} \right) \\ \frac{dz}{dt} = R_3 z(t) \left(1 - z(t) \right) - \frac{P x(t) z^2(t)}{y(t)} \end{cases}$$
(16)

En la primera ecuación podemos observar un crecimiento logístico de la población, con una tasa de crecimiento R_1 y una capacidad de carga variable Ky(t). La segunda parte de esta ecuación representa al efecto de la depredación de los insectos sobre las hojas de las coníferas, y viene modelizada por una función de *Holling* siendo C la tasa máxima de depredación.



Figura 1.- Diagrama de *Forrester* del modelo

El Diagrama de *Forrester* asociado al modelo (16) se encuentra representado en la Figura 1 pero antes de proceder a su simulación realizaremos un breve estudio matemático de los puntos de equilibrio para los valores de los parámetros que definen al siguiente sistema,

$$\begin{cases} x' = 2x\left(1 - \frac{x}{y}\right) - \frac{x^2}{(0.1y)^2 + x^2} \\ y' = 3y\left(1 - \frac{y}{2.5z}\right) \\ z' = 2z\left(1 - z\right) - \frac{0.01xz^2}{y} \end{cases}$$
(17)

Para localizar los puntos de equilibrio del modelo tenemos que resolver el sistema de ecuaciones no lineal x' = 0, y' = 0, z' = 0. Si x = 0 se anula la primera ecuación y de las dos restantes obtenemos z = 1 y además y = 2.5z = 2.5. Para el resto de los puntos consideramos las funciones,

$$\varphi(x) = 2\left(1 - \frac{x}{2.5}\right), \quad \phi(x) = \frac{x}{(0.1 * 2.5)^2 + x^2}$$

donde $\varphi(x)$ representa es la ecuación de una recta y $\phi(x)$ la gráfica en rojo de la Figura 2. Dependiendo de los valores de los parámetros, la recta puede tocar a la gráfica de la función $\phi(x)$ en uno (caso 1), dos (caso 2), o tres puntos (caso 3), dando lugar a uno, dos o tres puntos de equilibrio. En nuestro caso, las soluciones aportadas por Mathematica_® (Figura 2 derecha) son:

 $C_1 = (0.1706, 2.499, 0.999), \quad C_2 = (0.5, 2.497, 0.998), \quad C_3 = (1.818, 2.499, 0.999),$



Figura 2.- Posibles posiciones relativas de $\varphi(x)$ y $\phi(x)$

Los puntos C1 y C3 son estables mientras que C2 es inestables como podemos comprobar realizando un análisis de sensibilidad del modelo (17) con $\text{Vensim}_{\textcircled{B}}$ (Figura 3),

Sensitivity Simulation Setup									
Sensitivity Control. Edit the filename to save changes to a different control file									
Filename: insecto.vsc	Choose New File Clear Settings								
Number of 50 Noise 1234	Multivariate C Univariate								
simulations , Seed ,	C Latin Hypercube C Latin Grid								
Uisplay warning messages	C File Sel								
Currently active parameters (drag to reorder)									
valor inicial insectos=RANDUM_UNIFURM[0.1,0.3	Delete Selected								
	Modify Selected								
	Add Editing								
	Distribution								
Parameter	RANDOM_UNIFORM								
Model Minimum Maximum									
Value Value									
"									
< Prev N	lext > Finish Cancel								

Figura 3.- Ventada del análisis de sensibilidad

con 50 simulaciones y variando el número inicial de insectos x(0) desde 0.1 hasta 0.99 (Figura 4)



Figura 4.- Resultados. Izquierda: intervalos de confianza. Derecha: trazos individuales

Las ecuaciones introducidas en el programa correspondientes al modelo (17) son,

```
insectos = INTEG(+entrada insecto - depredacion - salida insectos, valor
           inicial insectos)
valor inicial insectos = 3
entrada insectos = R1 * insectos
salida insectos = R1 * insectos * insectos/(K * arboles)
depredacion = C * insectos * insectos/((K1 * arboles)^2 + insectos^2)
arboles = INTEG(entrada arboles - salida arboles, 2.5)
entrada arboles = R2 * arboles
salida arboles = R2 * arboles * arboles/(K2 * hojas)
hojas = INTEG(entrada hojas - salida hojas, 0.5)
entrada hojas = R3 * hojas * (1 - hojas)
salida hojas = factor; factor = P * insectos * hojas * hojas/(arboles)
R1 = 2;
           K = 1;
                     C = 1;
                               K1 = 0.1
R2 = 3;
           K2 = 2.5;
                        R3 = 2;
                                  P = 0.01
R = (R1 * K1 * Arboles)/C
```

En la Figura 5 se comprueba la estabilidad de las soluciones ya que $x(t) \rightarrow (1.818, 2.5, 1)$ cuando $t \rightarrow \infty$.



Figura 5.- Estabilidad de las variables de estado

A continuación hemos realizados análisis de sensiblidad para los valores de los parámetros K_1 y K_2 . En ambos se han realizado 200 simulaciones con $0.1 \le K1 \le 1$ en el primer caso (Figura 6 derecha) y con $0.8 \le K2 \le 4.5$ en el segundo (Figura 6 izquierda), para comprobar la influencia de estos perámetros en el comportamiento del modelo.



Figura 6.- Estabilidad de las variables de estado

Por último, en la Figura 7 puede verse la gráfica correspondiente a la variable R definida como $R_1 K_1 y(t)/C$.



Figura 7.-

MODELOS MATEMÁTICOS BASADOS EN SISTEMAS DE ECUACIONES DIFERENCIALES

Dinámica del ayuno en humanos 10



El modelo de ecuaciones diferenciales no lineales desarrollado describe la dinámica del almacenamiento de energía en forma de grasa, músculo y cuerpos cetánicos durante una situación de ayuno prolongado. Los parámetros del modelo han sido estimados usando datos recogidos durante 7 días de ayuno. A esta prueba fue sometido un individuo normal con un índice de masa corporal entre 19 y 24.

El ayuno es definido formalmente como la condición en la que se priva de energía al organismo; aunque en este modelo se asume que el ayuno no incluye la privación de agua. Durante un pequeño período de ayuno (3 o 4 días), la reserva de glucosa se agota y el cerebro la obtiene porque es sintetizada por las proteínas procedentes del músculo.

Puesto que la experimentación en humanos nos es una opción segura y fiable, el objetivo del modelo que se presenta es conocer los efectos de un período de ayuno prolongado, con la intención de saber como el cuerpo metaboliza la energía en ausencia de alimento. Por este motivo consideramos que el tiempo inicial representa los niveles energéticos y el estado metabólico del organismo después de un corto período de ayuno, aproximadamente una semana. La energía utilizada por el cuerpo se la

 $^{^{10}}$ Basado en [36]

proporcionará el almacén de grasa y la masa muscular. Recalcamos que, aunque la masa muscular está formada en su mayoría por proteínas, además contiene un porcentaje pequeño de glucosa. Así mismo, suponemos que durante este período de ayuno prolongado, el cerebro usa exclusivamente los cuerpos cetónicos como fuente de energía. En resumen, el modelo proporcionará información sobre el tiempo que una persona puede sobrevivir durante un ayuno prolongado.

Para entender la dinámica del modelo hay que tener en cuenta las siguientes hipótesis:

- 1. El almacén de proteína se encuentra en la masa muscular, aunque ésta también contiene un pequeño porcentaje de glucosa y grasa. El aporte de energía que facilitarían, glucosa y grasa, no es significativo
- 2. El período prolongado de ayuno no incluye la privación de agua o vitaminas. Así, la alteración que se produce en el organismo procede exclusivamente de la privación de energía
- 3. El cerebro requiere un constante aporte de energía hasta que se produce su muerte
- 4. La muerte se produce cuando se agotan los cuerpos cetónicos, que alimentan al cerebro, o cuando la masa corporal disminuye hasta un valor crítico. Este valor crítico está estimado en la mitad del valor de la masa corporal original.

El modelo está basado en el balance de enérgía de acuerdo con la primera ley de la termodinámica en un sistema abierto (el cuerpo humano), que puede expresarse como:

$$\frac{dE}{dt} = \frac{dQ}{dt} - \frac{dW}{dt} + E_i - E_s \,,$$

donde dE/dt es la tasa de acumulación de energía dentro del sistema, dQ/dt la tasa de entrada del flujo de calor en el sistema, dW/dt la tasa del trabajo realizado por el sistema, E_i representa la tasa de energía suministrada al sistema y E_s la tasa de energía que sale del sistema.

Teniendo en cuenta los comentarios anteriores, se propone el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales,

$$\begin{cases} \frac{dF(t)}{dt} = -F_k - F_B\\ \frac{dM(t)}{dt} = -M_B\\ \frac{dK(t)}{dt} = V F_k - K_B \end{cases}$$
(18)

siendo, F(t) los kilos de grasa en el tejido adiposo, M(t) los kilos de masa muscular, K(t) los kilos de cuerpos cetónicos, todos ellos referidos al día t. Además, F_K representa la tasa de conversión de grasa en cuerpos cetónicos, F_B y M_B son las tasas de grasa y masa muscular usadas para alimentar a todo el organismo menos el cerebro, K_B es la tasa de cuerpos cetónicos requeridos por el cerebro, y V corresponde a una constante de conversión de un kilo de grasa en un kilo de cuerpos cetónicos.

Tras un determinado proceso, el sistema (18) se transforma en el modelo,

$$\int \frac{dF(t)}{dt} = -r(K) F(t) - \frac{1}{\lambda_F} \frac{F(t)}{F(t) + M(t)} (C + k(L(t) + F(t)))$$

$$\frac{dM(t)}{dt} = -\frac{1}{\lambda_M} \frac{M(t)}{M(t) + F(t)} (C + k(L(t) + F(t)))$$
(19)
$$\int \frac{dK(t)}{dt} = V r(K) F(t) - b$$

Los símbolos utilizados son:

Símbolo	Interpretación	Valor
L(t)	Masa del cuerpo (sin reserva grasa)	M(t) + 30.4
r(K)	Proporción en la cual la grasa es	
	transformada en cuerpos cetónicos	0.013/(1+K)
С	Término Harris-Benedict de la tasa	
	metabólica basal (BMR)	772.3
k	Proporción constante de masa corporal en BMR	12.33
λ_F	Valor calórico de un kilo de grasa	7777.8
λ_M	Constante de conversión de un kilo de grasa	
	en un kilo de cuerpos cetónicos	1400
b	Tasa constante de uso por parte del	
	cerebro de los cuerpos cetónicos	0.0747
V	Constante conversión	0.9

La Figura 1 corresponde al Diagrama de *Forrester* del sistema (19), donde aparecen los tres niveles que se identifican con las tres variables de estado del modelo.



Figura 1.- Diagrama de *Forrester* correspondiente al modelo (19)

Las ecuaciones que se han introducido con $\mathtt{Vensim}_{\mathfrak{R}}$ son:

En la Figura 2 se ha representado el resultado de la simulación con los valores iniciales $F(0) = 8.7 \,\mathrm{Kg}, \ M(0) = 30.9 \,\mathrm{Kg}, \ y \ K(0) = 0.02 \,\mathrm{Kg}$ para una persona "normal"



Figura 2.- Resultado de la simulación del modelo (19)

La simulación nos muestra que el número de días estimados que puede sobrevivir una persona normal es de 50 (Figura 3), ya que es cuando L(t) = M(t) + 30.4 toma el valor 30.75



Figura 3.- Supervivencia para una persona normal

Si la persona es obesa, los valores iniciales que tenemos que introducir en el ordenador antes de realizar la simulación son: F(0) = 25 Kg, M(0) = 43.6 Kg, yK(0) = 0.02 Kg. Ahora, el número de días que puede sobrevivir esta persona sería de 92, tal y como aparece reflejado en la Figura 4.



Figura 4.- Supervivencia para una persona obesa

Los datos experimentales a lo largo del tiempo, en un período de ayuno, son escasos por razones obvias. Así este modelo puede jugar un papel muy importante a la hora de predecir valores en futuras investigaciones. El modelo que se ha simulado presenta, entre otras, las siguientes limitaciones:

- Las ecuaciones descritas representan un período de ayuno con las condiciones ambientales controladas. El ayuno mantenido fuera de este control generalmente incluye la privación de agua y vitaminas
- La muerte del individuo puede ocurrir por combinación de una serie de factores, antes de que se alcance el valor crítico de masa corporal
- Un ayuno prolongado en el tiempo causa efectos neurológicos muy negativos, los cuales pueden cambiar la condición del tiempo inicial.

APLICACIONES BIOESTADÍSTICAS



En el mundo se cultivan unos 10 millones de hectáreas de olivar, enmarcadas principalmente en la cuenca mediterránea. El olivar español se caracteriza por la extensión que ocupa y por la antigüedad de las plantaciones. En la provincia de Jaén el cultivo del olivar representa grandes extensiones de monocultivo debido a las condiciones climáticas específicas. Una buena parte de la superficie agraria ocupada por el olivar mantiene unas técnicas de cultivo que no se adaptan a las condiciones socioculturales de la actualidad, siendo muchas zonas poco productivas. Además de este problema, es patente la creciente problemática de erosión de los suelos, contaminación de acuíferos, pérdida de biodiversidad, introducción de elementos florísticos invasores, desequilibrios poblacionales de plagas debido a la pérdida de ecosistemas, etc. Por estos motivos es necesaria la implantación de una agricultura que respete el medio ambiente y además que sea rentable para el agricultor, en definitiva lo que se define como agricultura sostenible.

El estudio de los bioindicadores ecológicos es una buena herramienta para la implantación de una agricultura sostenible. A partir del estudio minucioso de la flora arvense del olivar y del análisis del suelo en el que las asociaciones vegetales se encuentran -el cual se caracteriza por los valores de parámetros edáficos tales como capacidad de intercambio catiónico, carbonatos, calcio de cambio, fósforo asimilable, magnesio de cambio, materia orgánica oxidable, nitrógeno total, pH, potasio de cambio, capacidad de filtración de agua (pF 1/3 atmósferas, pF 15 atmósferas), textura (de arcilla, limo o arena), conductividad eléctrica, sodio, tamiz y salinidad-, es interesante conocer si existe relación entre la presencia de un determinado taxón, en asociaciones fitosociológicas, y determinadas propiedades o la presencia de elementos en el suelo de un olivar. De esta forma podemos hacer tratamientos de relevancia y planes de gestión para que se obtengan beneficios tanto ecológicos como económicos si se mantienen las cubiertas vegetales naturales. De este modo podemos hacer compatible la producción con el mantenimiento de la flora, ya que la presencia de determinadas especies vegetales podría ser utilizada como herramienta para conocer el estado nutricional del suelo y, de este modo, los agricultores pueden conocer la necesidad o no de aporte de fertilizantes con sólo conocer el tipo de flora presente en su parcela de cultivo. Pero obtener la información que nos permita relacionar la presencia de una especie con el estado nutritivo del suelo para aplicaciones futuras no es un abordaje sencillo. En primer lugar hay que realizar un muestreo adecuado para obtener los inventarios fitosociológicos y analizar las muestras edáficas obtenidas de las mismas parcelas. Los inventarios fitosociológicos pueden llegar a incluir cientos de especies (y muy diferentes según el tipo de asociación vegetal) y los parámetros edáficos básicos son los 18 anteriormente citados. Es por ello que se hace necesario el uso de diferentes técnicas estadísticas, desde las básicas descriptivas y multivariantes hasta la aplicación de métodos robustos avanzados.



Figura 1. Olivos.

Los ejemplos de aplicaciones bioestadísticas que se muestran a continuación corresponden a los resultados obtenidos en una investigación real llevada a cabo en parcelas de cultivo de olivar en el sur de España. Se realizaron muestreos de diez asociaciones fitosociológicas, y para cada una de ellas se levantaron entre 19 y 21 inventarios (en total 204 inventarios). El número medio de especies diferentes detectadas en cada inventario fue de unas 12, y el número total de especies detectadas teniendo en cuenta todas los inventarios fue de 301 (hay que tener en cuenta que hay especies puede detectarse en diferentes parcelas). La presencia de cada especie se caracteriza numéricamente por su índice de abundancia/dominancia, que presenta un rango de 0 a 9, donde cero indica su no presencia y 9 una abundancia en el inventario de entre el 90-100 %. El número de atributos edáficos analizados por parcela fue de 18 (los citados previamente), y las unidades de medida de cada uno de ellos se indican en las tablas de resultados.

A continuación se muestran los resultados obtenidos según el tipo de análisis estadístico realizado. Los datos originales pueden ser solicitados a los autores siempre que se utilicen con fines académicos.

0.1. Análisis de correlación

En primer lugar, y con el fin de encontrar la posible existencia de una relación cuantitativa y cualitativa existente entre las diferentes parcelas atendiendo sólo a las especies presentes, se puede realizar un análisis de correlación múltiple, de modo que se obtenga el coeficiente de correlación entre parcelas y el p-valor de significación de correlación.



Figura 2. Mapa de color de la correlación fitosociológica existente entre los inventarios de las asociaciones estudiadas, donde se muestra el rango de variación del coeficiente de correlación (desde el azul (0) hasta el rojo oscuro (1)). AH: Anacyclo clavati-Hordeetum leporini nova; BH: Bromo scoparii-Hordeetum leporini; FS: Fedio cornucopiae-Sinapietum mairei; PD: Papaveri rhoeadis-Diplotaxietum virgatae; RC: Resedo albae-Chrysanthemetum coronarii; UM: Urtico urentis-Malvetum neglectae; LR: Linario spartei-Raphanetum raphanistrii nova; CS: Carduo bourgaeani-Silybetum mariani; TT: Trifolio cherleri-Taeniatheretum capitis-medusae; TP: Trifolio cherleri-Plantaginetum bellardii.

Esta comparación se puede estudiar con una matriz de datos que contenga los índices de abundancia-dominancia en la que cada fila de la matriz corresponde a una especie (observación) y cada columna a un inventario (variable). Estos datos los podemos representar mediante un gráfico de colores (Figuras 2 y 3.



Figura 3. Mapa de color del nivel de significación estadística (*p*-valor) asociada a la correlación entre los inventarios de las asociaciones estudiadas. El color azul oscuro indica *p*-valores inferiores a 0.05 mostrándonos que la correlación entre esos inventarios es estadísticamente significativa.

0.2. Análisis de conglomerados

Con el fin de formar grupos (conglomerados, o cluster en la terminología anglosajona) en los que clasificar las parcelas según sus características fitosociológicas, y de manera que los datos (especies) de cada uno de los grupos, sean lo más similares posibles y los grupos (de parcelas) lo más diferentes posibles los unos de otros, realizamos un Análisis de Conglomerados. Esta es una técnica orientada a la clasificación cuando no existe un criterio previo establecido. Para el agrupamiento de todos los datos se elabora una matriz de similitudes o de distancias. Lo que varía de una técnica a otra son las reglas utilizadas para construir la matriz (en nuestro caso correlación centrada) y el tipo de agrupamiento elegido para elaborar los cluster (utilizamos el agrupamiento jerárquico de tipo completo). En el caso del análisis general de las parcelas, los resultados obtenidos mostraron cómo el análisis multivariante permite agrupar de modo adecuado las parcelas sobre la base de sus características fitosociológicas (Figura 4).


Figura 4. Análisis de conglomerados general para las parcelas estudiadas.

0.3. Estadística descriptiva

Hemos utilizado métodos de estadística clásica para obtener los siguientes estadísticos descriptivos de cada uno de los parámetros edáficos por asociación: media, mediana, varianza, desviación típica, error estándar, mínimo, máximo, rango, primer cuartil, segundo cuartil, y coeficiente de variación. Además de presentar las tablas con estos resultados (Tablas 1 a 5), también incluimos los diagramas de cajas y bigotes, como una visión sencilla de los mismos (Figuras 6 y 7). Estos diagramas representan de forma gráfica el conjunto de datos, y presenta la ventaja de no exigir un número elevado de datos para su construcción, además de resultar más sencillo su manejo cuando el objetivo es comparar las pautas de variabilidad existentes en distintos grupos de datos. Cuanto más simétrica sea la figura, incluyendo la mediana, más se ajustan a una distribución normal los datos; en contraposición de una gráfica más asimétrica que indica la presencia de datos anómalos. En las gráficas de cajas-bigotes puede observarse como, en casi todos los casos estudiados, se obtienen figuras asimétricas y la presencia de datos anómalos, lo que nos justifica el empleo posterior de métodos robustos.



Figura 5. Olivos.

	Frecuencia	Media	Mediana	Várianza	Desviaciación típica	Eror estándar	Minimo	Máximo	Rango	Primer cuantil	Segundo cuartil	Coef. de variación
A_HCIC	8	15,365	15,8245	6, j): (10, 10, 10, 10, 10, 10, 10, 10, 10, 10,	2,58,261	0,577489	11,304	8	8,696	13,2605	17,174	16,81%
A_HCarboratos	8	47,53	48,9	139,583	11,8146	2,64181	28,8	72,4	43.B	39,66	54.2	24,86%
ALHP	8	9,2075	8,5	46,3385	6,73339	1,50563	0,15	27	26,85	5,5	=	72,34%
A_HMg	8	1,68285	1,5945	0,946895	\$80626'0	0,217588	0,258	5,135	4,877	1,101	2,025	57,82%
A_HM00	8	1,5405	1,465	0,311226	0,557876	0,124745	0,68	2,72	2.04	1,14	1,77	36,21%
A_HN	8	0,11485	0,105	0,00115561	0,0339942	0,00760134	0,066	0,194	0,128	0,0835	0,1295	29,65%
A_HpH	8	8,275	8,35	0,0472368	0,21734	0,048598.8	2,6	5 ,5	0,9	8,2	8,4	2,63%
A_HK	8	0,79025	0,7415	0,140418	0,380547	0,0864344	0,409	1,688	1,279	0,486	0,87	48,91%
A_HpF1/8	8	27,4785	28,15	17,2926	4,15844	0,929856	16,14	32,555	16,41	26,21	30,335	15,13%
A_HpF15	8	15,3215	15,485	5,93009	2,43518	0,544622	11,18	19,15	187	13,92	16,605	15,89%
A_HTxArcilla	8	17,7575	12,825	189,521	13,7,606	3 07832	3,65	40,2	46,55	5,575	53	77,53%
A_HToArena	8	20,448	18,246	82/03/28	9.79478	2,19018	978	42,92	33,14	12,54	25,14	47,90%
A_HTxLimo	8	61,7935	59,62	283,353	17,1276	3 82984	35,63	85,32	40,69	44,51	2978'82	27,72%
A_HTamiz	ន	35,408	34,75	164,022	12,8071	2,86375	2,33	56.87	54,54	30'08	45,49	38,17%
A_HSalinidad	8	0,355	0,215	0,162468	0,403074	0.08013	0,16	2	1.84	0,19	0,315	113,54%
	Frecuencia	Media	Mediana	Varianza	Desviaciación ápica	Error estándar	Minimo	Mácimo	Rango	Primer cuartil	Segundo cuartil	Coef. de variación
B_HCIC	ន	10,5435	9,3475	18,6213	4,31523	0,964016	5,052	21,739	16,087	7,3915	12,826	40,93%
B_HCarbonatos	2	4,40	2,46	53,1778	7,29231	1,63061	2	342	33,1	1,95	3,255	162,41%
BHP	8	15,4	4	1418,04	37,0569	8,42034	-	169	168	2,5	9	244,53%
B_HMg	8	1,08775	0,7225	0.622489	0,78898	0,176421	0,401	3,104	2,703	0,611	1,1565	1.05(57
B_HM00	2	1,067	1,475	2,06691	1,43767	0,321474	0,26	7.21	6,95	0,92	1,785	86.24%
BHN	8	0,1329	0,1115	0,00808031	0,089890,0	0,0201001	01040	0,455	0,406	0,0835	0.14	67,84%
B_HpH	8	7,475	7.75	0,430395	0,656046	0,146696	58	8,2	2,4	112	7,96	8,78%
BHK	8	0,37525	0,2285	0,207237	0,465233	0,101793	0,056	1739	1,683	0,1305	0,3835	121,32%
B_HpF1.8	2	21,1446	19.78	40,8406	7,08043	1,57876	12.77	40,94	28,17	15,17	25,175	33,30%
B_HpF15	8	8,203	202'2	13,426	3,06415	0,819328	2,25	62'21	15,54	5.76	10,225	44.67%
B_HTbArcilla	8	14,5025	13,325	27,1362	5,20924	1,16482	26'2	27,05	19.7	107	18,1	35,92%
B_HTMrena	8	54,2535	53,846	241,48	15,5396	3,47477	26,18	80,12	53,94	43,805	90'29	28.64%
B_HTixLimo	8	31,2445	32,135	140,845	8298'11	2,05373	11,03	54,17	42,54	20,055	40,86	31,98%
B_HTamiz	2	19,042	19,03	80,7157	8,98419	2,00893	26'9	41,06	35,00	12,03	24,24	47,18%
B_HSafiridad	20	0,1215	0,13	0,00292921	0,0541222	0.0121021	90'0	0.24	0,19	0,08	0,15	44,55%

 ${\bf Tabla \ 1.} \ {\rm Estad} {\rm \acute{s}ticos} \ {\rm descriptivos} \ {\rm correspondientes} \ {\rm a} \ {\rm las} \ {\rm asociaciones} \ {\rm AH} \ {\rm y} \ {\rm BH}.$

	Frecuencia	Media	Mediana	Varianza	Desviación ápica	Error estándar	Minimo	Máximo	Rango	Primer cuartil	Segundo cuartil	Coef. de variación
c_scic	19	11,8,785	10,435	19,2825	4,39119	1,00741	6,087	22,609	16,522	8,696	13,913	34/6/96
C_S Carboratos	10	20.6158	18,1	100,787	10,0383	2,30317	3,6	51,8	48,2	15,9	23,2	48,70%
C_SP	10	27,1053	16	810,655	28,472	6,53193	-	120	119	8	\$	105.04%
C_SMg	10	2,25084	2,346	0,780113	0,88324	0,202629	0,933	3,889	2,956	1,338	2,979	39,24%
C_SM00	10	1,68,263	1,19	3,07351	1,75314	0,402199	0.4	8,54	8,14	0.94	1,50	104,19%
C_SN	10	0,119895	0,095	0,0115992	2201'0	0,024708	0,039	0,533	0,404	0,069	0,112	\$63.¥
C_SpH	19	8,18947	8,3	0,104327	0,3229988	0.07410.07	7.2	8.6	1,4	8	8.4	3,94%
C_Sk	10	1,36289	0,921	0,958023	0,978786	0,224640	0,205	3734	3,529	999'0	2,046	71,82%
C_SpF1/3	13	22,1779	21,05	23,6565	4,96379	1,11583	14,48	34,26	19,78	18,15	25,9	21,93%
C_SpF15	10	12,0111	11,42	9,97662	3,15858	0,724628	8,35	19,72	11,37	9.64	12,5	206,30%
C_STxArcilla	10	25,5963	22,75	79,8879	8568	2,05052	15,46	46,26	30,81	18,7	33,9	34,92%
C_STXArena	10	46,6516	40,06	128.94	11,3552	2,00505	18,66	09 D0	47,03	37,97	2/09	24,87%
C_STxMimo	10	28,4358	38,38	88,5472	3,40995	2,15879	4,28	46.87	41,59	24,7	33,50	33,00%
C_STamiz	10	22.6142	25,52	178,273	13,2519	3,06313	1,28	48,92	47,64	9.64	33,78	59,04%
C_S Salinidad	19	0,444737	0,33	0.0757041	0,275144	0,0631223	0,16	1,34	1.18	0.29	0.ß	61,87%
	Frecuencia	Media	Mediana	Varianza	Desviación típica	Error estándar	Minimo	Mávimo	Rango	Primer cuartil	Segundo cuartil	Coef. de variación
F_SCIC	8	12,2413	11,067	47.B	3 B444	OBCCCC	1,301	23,013	16,522	10,230	13,043	31,41%
F_SCarbonatos	8	62,16	20102	130,085	11,8145	2,64463	33 D	71,5	8	4 8,1	05 ,2	22,64%
₽,	8	13,1	~	615,356	22,7015	507821	-	2 0	ē	•	8	173/2006
F_SMg	8	2,6265	17475	10,0012	3,20074	0,731136	9'0	14,067	13.B67	1,2005	2,0015	115,00%
F_SM00	8	1,030	0,005	0,100441	0,446467	0,000005	120	2,26	2 D 8	0,85	1,205	42,67%
F_SN	8	0,0862	9/0/0	0,00113636	0,0637300	0,007541415	0000	0,104	0,155	0,0065	6	19. TA
F_8pH	8	8,06	8D5	00382105	0,1002001	0,0425503	7,7	8,5 2,8	90	7,05	82	2,36%
₹ ¥	8	0,0413	0,716	0,262630	0/09/826	0,11882	90268	2,711	2,303	0,0000	0,905	68,21%
F_86F1/3	8	31,203	30242	33,0005	674722	128512	23,36	19	21,05	27,36	33,555	16,36%
F_3bF15	8	16,7865	18,525	20,0867	4,46204	10021	11,82	31,30	10'01	15,005	22,005	23,80%
F_STXArdila	R	36,175	36, 1 5	136,726	11,003	2,61483	10,45	9'00	9, 19	26,675	30,2	33,24%
F_STXArena	8	24/2015	24325	102,005	10,1204	2,200	4 ,0 2	8	46,06	16,065	27,62	41,85%
F_STXLimo	8	40,6236	6	67,7134	6,22661	184002	22B	4077	20,07	31,010	46,36	20,20%
F_STamiz	R	17,200	10725	203/732	17,1386	3 B3 231	121	62,25	90'09	4,000	247705	00'72W
F 88afinidad	8	0,0805	0,32	0,053947	0,806606	0,16061	024	2.B	236	820	0,275	117 28%

 ${\bf Tabla \ 2.} \ {\rm Estad} {\rm \acute{s}ticos} \ {\rm descriptivos} \ {\rm correspondientes} \ {\rm a} \ {\rm asociaciones} \ {\rm CS} \ {\rm y} \ {\rm FS}.$

	Frecuencia	Media	Mediana	Varianza	Desviación típica	Error estándar	Minimo	Máximo	Rango	Primer cuartil	Segun do cuartil	Coef. de variación
L_RCIC	22	6,6608	5852	11,8575	3,44347	0,688683	2,174	16,087	13,913	3,913	7,826	5170%
L_RCarbonatos	52	2,59008	1.4	8,19509	2,86271	0,572541	•	12,1	12,1	Ð	2,3	110,53%
L_RP	22	4824	4	12,7411	3,56946	0713883	-	=	9	2	7	7399%
L_RMg	52	0,83508	0,72	0,378926	0.015569	0,123114	0,194	3,204	3 D1	0,518	926'0	73/1%
LRMOO	22	0,7406	0,63	0,192804	0,43,9095	0,0878189	0,24	2,12	1,88	0,53	0,8	28282
LRN	22	0,06392	00030	0 ,000544327	0,0233308	0 00466616	0,029	0,116	0,087	90'0	220'0	36,50%
L_RoH	22	6,616	112	1,19723	1,09418	0.218836	4,3	7.8	3,5	5,6	2.B	16.54%
L_RK	52	0,25944	0,236	0,0117298	0,108304	0,0216608	0,069	0,512	0,443	0,174	0,358	4175%
L_RpF1.8	8	15,356	14,47	26,1999	5,11858	1,02372	9,02	28,98	19,96	11,28	19,22	33,33%
L_RpF15	52	7,3056	6,6	11,0484	3,32361	0,664722	3,24	16,81	13,57	5,01	9,22	46,12%
L_RTxArcilla	52	17,2804	14	942397	17707,8	1,94154	5,3	44,5	39,2	107	21,55	56,18%
L_RTxArera	R	64,2376	90 [°] 60	123,351	13,1063	2,63325	33,06	83,9	20,85	53,72	74,41	2050%
L_RTxLimo	52	18,5104	15,98	60,0372	7,74837	1,54067	10,43	47.79	37,36	14,24	22,45	41,86%
L_RTamiz	52	8,91424	8,46	715217	8,46705	1,69141	•	17	27	1,12	13,85	3487%
L_RSafiridad	25	0,2112	0,23	0,005511	0,0742361	0,0148472	0,04	0,31	0,27	0.18	0,26	35,15%
	Frecuencia	Media	Mediania	Varianza	Desviación típica	Error estándar	Minimo	Mávimo	Rango	Primer cuartil	Segundo cuartil	Coef. de variación
2002 -	8	14,3048	13,476	16,0022	4,12217	002/744	290'9	23,478	102'11	11,730	16,3045	28,82%
P_DCarbonatos	8	40 ,26	4,0	2367	16,3625	3,48203	200	017	62,1	36,75	66,76	31,10%
90,4	8	16,35	•	336,976	18,2000	4,10473	2	6	R	•	13,5	110,00%
P.DMG	8	2,361	2,0185	1/570	1,20748	0/2000	00e4	6,802	5,118	1,542	2,8045	61,30%
P.DMOO	8	1,02	0,085	0000000	0,311481	0,0000362	840	198	1 5	0,045	1,115	3053%
NO	8	0,0807	0000	0,000005484	00348088	0,0066022	0032	0,162	0,12	0,0775	900'0	ZI (43%
Had	8	8De5	8,1	0.0128211	0,113671	0,0254175	1,0	8,3	64	8	82	1,41%
¥0.ª	8	1,00245	1,074	0,0600054	0,20042	0,0000572	9/9	1, Dee	1228	0,7415	1,1785	2067%
P_DpF1/3	8	30,311	30,105	21,34	4,61002	1,06206	21,78	42,71	20102	21/8/12	32,500	1524%
P_DpF16	8	10,117	16,06	16,0061	4,0065	0/800038	11,06	20,05	18,27	17.D4	20,975	20,07%
P_UTXArdila	8	40,015	36,575	71,5006	8,40016	1,60065	202	8,8	20/12	33,15	46,05	21,13%
P_UTXArena	8	990'01	21,405	40,6280	7,06767	1,57367	627	20,05	2400	14,300	26705	3521%
P_UTXUmo	8	300005	30/02	28,3708	6,32600	1,10115	R/08	86,86	17,87	37,200	43,645	13,32%
P_UTamiz	8	18,000	16,02	206,167	14,3005	3,21066	2,05	68,17	00,EC	8,24	24245	7080%
P_DSalinidad	8	0,2865	027	0,00363668	0,0000041	0,0134844	02	0,45	0.25	0,24	033	21,12%

 ${\bf Tabla \ 3.} \ {\rm Estad} {\rm (sticos \ descriptivos \ correspondientes \ a \ las \ asociaciones \ LR \ y \ PD.}$

le variación	1.18%	1.269	7,20%	175%	6,14%	1,98'0.	1.60	8,23%	1.950	2,05%	592%	2100	6,82%	1.9/6	5,13%	de variación	8,73%	0,13%	1.68 8.	0,25%	5.43%	0,15%	1.90%	3,30%	8,20%	2,31%	3.78,8	1.60	3.28'0	1.84	
Coef. o	4	e	8	ŝ	=	Ŧ		1	2	4	\$	4	e	9	8	Coef	3	2	C,	4	2	3	4	e,	3	e	4	Ű	5	•	
Segundo cuartil	13,043	46,3	8	2,905	1,56	0,123	8,1	1,432	24,95	15,1	31,1	43.7	40,06	15,13	0,41	Secundo cuartil	58Q.8	1,5	e	0,551	1,94	0,105	6,2	0,189	14,8	4,89	15,05	78,62	18,17	25.50	
Primer cuartil	8,696	28.9	5	2,107	0/20	0,075	7,8	0,639	20,44	10,95	16,4	31,40	31,24	6,51	0,3	Primer cuantil	4,348	1,3	-	0,393	1,255	0,068	5,8	0,111	10,05	4,08	5,9	74,85	8,31	15.30	~~~~
Rango	20,435	51,1	184	6,371	8.75	0,686	9'0	9,846	25,23	nn	52,15	55,08	52,56	31,73	2,15	Rando	6,087	1,8	8	1,246	1,37	62010	-	0,161	15,8	172	12,55	35,13	35,31	23.55	~~~~~
Mácimo	26.957	58,3	186	7,175	9,18	0,737	8,2	10,102	42.71	29,95	56.5	68,47	62'69	34,57	2.4	Máximo	3926	1,8	8	1,382	1,17	0,123	9'9	0,225	23,89	10.7	17.6	82,23	39'62	30.00	~~~~~
Minimo	6,522	7.2	2	0,804	0,43	0,051	2,6	0,256	17,42	172	3,35	12,79	17,23	2.84	0,25	Mnimo	3,478	0	-	0,137	0'0	0,044	5,6	0,064	808	3,48	505	47.1	4,34	7 44	
Eror estándar	1,02375	2,86973	8,55889	0,306679	0,398996	0,0311975	0,0362343	0,446234	1,58567	1,32504	2,95771	3,30396	3,04807	1,97567	0,102016	Error estándar	0,343921	0,0914639	2,16003	0,0586705	0,0915605	0 /005 13181	0,0563885	0,0108806	0.817069	0,255048	1,08759	1,67829	1,73544	1.54061	
Desviación típica	4,60143	13,1507	39,2218	1,40538	1,82843	0,142965	0,166046	2,04032	7,31226	6 0721	13,5539	15,1406	13,968	9063016	0,467406	Desviación Épica	1,40912	0,308682	9,41537	0,255739	0,389103	0,022369	0,246783	0.0474275	3,56152	1,54762	4,7407	7,21552	7,56462	8 715 28	
Vàrianz a	22 0096	172.942	1538,35	1,97509	3,34316	0,0204389	0,0275714	4,1629	53,4092	36,8703	183,709	229,239	195,105	81,9687	0,2,18553	Varianza	2,24736	0,158947	88,6401	0,0054022	0,159283	0,000500374	0,0604094	0,00224037	12,6844	2,39512	22,4742	53,5168	57,2235	46 0062	
Mediana	₽	33,7	9	2,585	1,19	0,003	~	1,023	22,52	11,94	1.12	37.57	34,88	11,97	0,34	Mediana	5,217	1,5	2	0.474	1,45	980'0	9	0,125	11.7	4,38	202	30'92	14,81	20.30	
Media	11.877	35,5714	20,9524	2,71576	1,57429	0,128857	7,94286	1,476	24,7362	14,2381	24,2381	37,8462	37,9405	12,979	0,401429	Media	5,21732	1,36842	5,26316	0,519316	1,56947	0,0855263	6.04737	0,142421	12/6316	4,79053	9 68158	75,47	14,8695	20.5005	
Frecuencia	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	Frecuencia	19	19	19	19	19	19	10	10	19	19	19	10	19	10	•
	R CCIC	R_CCarbonatos	R_CP	R_CMg	R_CM00	R_CN	R_CpH	R_CK	R_CpF1.8	R_CpF15	R_CTxAreilla	R_CTxArena	R_CTxLimo	R_CTamiz	R_CSalinidad		T_PCIC	T_PCarboratos	T_PP	T_PNg	T_PN00	T_PN	T_PpH	T_Pk	T_PpF1/3	T_PpF15	T_PTxArcilla	T_PTxMrena	T_PTxLimo	T PTamiz	

 ${\bf Tabla \ 4.} \ {\rm Estad} {\rm (sticos \ descriptivos \ correspondientes \ a \ las \ asociaciones \ RC \ y \ TP.$

	Frecuencia	Media	Mediana	Varianza	Desviación típica	Eror estándar	Minimo	Máximo	Rango	Primer cuartil	Segundo cuartil	Coef. de variación
T TCC	30	9.6304	7 826	255 4250	50434	117774	3 408	30.425	18.957	5 2605	13.428	53 37 %
T TCathorntos	1 8	1 64	17	0.496.727	D 60 7665	0.1550002	-	36	3.6	13	1 05	42 544
T TP	। ন্ন	4815	1.5	79,1621	8.89731	1.9895	0.15	8	38,86	·	3.5	192,79%
T_TMg	20	1 09735	0 7855	0,796482	0,89,2468	0,19956	0,339	40.95	3,756	0,4785	1,577	81,33%
T_TM00	8	1,458	1,47	0,29028	0,538776	0,120474	0,29	2,35	2,06	1,13	1,825	396'96
TTN	8	0.0840.5	0 /0815	0.00106521	0.0326375	2626720010	0,025	0,147	0,122	0,0865	0,090	38,83%
T_TpH	2	6,13	6.1	0,109579	0,331027	0 0740199	5,6	6,6	-	5,9	6.4	5,40%
ттк	8	0,1559	0,1305	0.00461199	0,0679116	0.0151855	0,064	0207	0,243	0,11	0,1955	43,56%
T_TpF1.8	8	16,9215	15,1	34,5796	5,88044	1,31401	10,26	32,94	22,68	13,74	18,05	34,75%
T_TpF15	8	6,6733	5,615	11,2463	3,3534	0,740844	3,54	17,23	13,69	4,793	6,546	50,25%
T_TTxArcilla	8	13,587.5	12,525	39,7463	6,30447	1,40972	6,7	29,8	23,1	8,025	15,8	46,40%
T_TTXArena	2	64,9245	73,12	347,881	18,0516	4,17062	25,62	82,13	56,51	63,105	74,485	28,73%
T_TXUmo	2	21,488	16,98	221,322	14,8769	3,32658	4,35	51,55	47.2	12,085	24,295	10,23%
T_Tamiz	8	20,085	17,015	107,136	10,3506	2,31447	878	44,04	32,76	11,405	25,58	51,53%
T_TSalinidad	20	0.0485	0,05	0,000045	0,0067082	0,0015	0.04	0,06	0,02	0,04	90'0	13,83%
	Frequencia	Media	Mediana	Varianza	Desviación típica	Error estándar	Minimo	Máximo	Rando	Primer cuartil	Sequndo cuartil	Coef, de variación
U_MCIC	24	10,960	9220	44,8048	6,00364	1/8067	4,783	37,301	32,008	6,261	12,174	\$14
U_MCarbonatos	N	31,0010	36.4	110'200	10,0251	4,34802	1,1	715	4 P.	16,7	6 .1	02,34%
AMU	3	36,1005	\$	2769,26	62,4715	11/4602	4	38	2 8	۲	6	144,00%
DHM	R	1,00948	1,083	1,4830	1,10745	0,261307	0,305	5B12	5,447	0)880	2,104	\$102'02
DOMIN	R	1,00420	1,10	0,0663	3,01086	0,067024	0,4	14,64	4 ,4	0,77	1 0 6	108,11%
NMU	R	0,178048	9000	00664267	0,203086	0,0641634	604	1,423	1,362	1-2010	0, 10	164,20%
Hawin	ы	7,77610	7 D	0,322005	0,00024F	0,124002	66	8,5	20	77	8	731%
UMK	R	1,2008	0,021	1,70083	1,22007	0,200224	0/200	6,371	6,115	0,512	1,176	105,02%
U_MpF13	R	24,5143	20/30	2005,032	16,2706	3,00204	11,44	6,8	90'e.	9/9	26,06	CC/41%
U_MpF15	ы	13,1071	11,53	9039(25	1/2/006	1,08645	6,74	37,13	31,30	8,45	16,20	560,00%
U_MTxArdila	R	21,2020	1775	124,45	11,1002	2/848	6,26	44,865	305	16,B	203	62,30%
U_MTxArena	ы	46,0014	99 DB	308,006	10/2007	4,18003	13 p4	20'22	98/99	80	6 ,8	44,74%
U_MTxLimo	R	32,7110	33,10	182,125	13/4054	2,04404	12,05	68 ,23	46,28	20/23	8 ,8	41,20%
U_MTamiz	N	10,5070	22'0	117,750	10,8517	2,20804	# ¹⁰	62,36	61,80	4 4	12,04	102,40%
U_M8elinided	24	0,000238	0,34	0,363106	0,004003	0,120066	0,17	2,5	2,33	0 <i>3</i>	0,42	105,14%

 ${\bf Tabla \ 5.} \ {\rm Estad} {\rm \acute{s}ticos \ descriptivos \ correspondientes \ a \ las \ asociaciones \ TT \ y \ UM.$



Figura 6. Diagramas de cajas y bigotes correspondientes a los parámetros edáficos CIC, carbonatos, P, Mg, MOO, N, pH y K para todas las asociaciones.



Figura 7. Diagramas de cajas y bigotes correspondientes a los parámetros edáficos pF (1/3 y 15), textura de arena, textura de arcilla, textura de limo, tamiz y salinidad para todas las asociaciones.

0.4. Métodos robustos

Puesto que el análisis clásico pone de manifiesto la presencia de datos anómalos así como una elevada heterocedasticidad para muchas de las asociaciones estudiadas, queda justificado el uso de métodos estadísticos robustos tanto para describir como para comparar dichos atributos edáficos según la asociación a la que pertenecen los inventarios de los que proceden. Como estimador robusto de la media se ha utilizado la media -Winsorizada muestral (media-win) que evita la sensibilidad a la presencia de valores extremos. Como estimador robusto de la mediana se ha utilizado el Mestimador de localización de Huber (mediana-est), estimador que coincidirá con la media muestral si en el modelo los datos no son anómalos ya que la media muestral es en realidad el estimador de mayor eficiencia (Tablas 6 a 10). Compárense, por ejemplo en la tablas la media con la mediana-est para los valores de pH, lo que indica la ausencia de datos anómalos, y de nuevo para los valores de P, comparación que en este caso indica la presencia de datos anómalos. Además se han obtenido los errores de muestreo del estimador cuantil (ngse) y el de la mediana muestral (mestse). En estas tablas aparece MAD = 0 cuando el estimador de la media robusta es 0 en cuyo caso mestse no puede calcularse. También se han obtenido los errores de muestreo del estimador cuantil (ngse) y el de la mediana muestral (mestse).

C.I.C. (meq/100g)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	15.365	10.544	11.877	12.241	6.661	14.304	11.677	5.217	9.630	10.889
media-win	15.343	9.935	11.419	11.445	6.139	13.913	10.621	5.011	8.956	9.814
mediana	15.825	9.348	10.435	11.087	5.652	13.478	10.000	5.217	7.826	9.565
mediana-est	15.397	9.906	11.275	11.445	6.272	13.946	10.527	5.028	8.510	9.816
ngse	0.824	1.007	1.157	0.737	0.725	0.986	0.929	0.541	1.556	1.115
mestse	0.676	0.932	0.820	0.461	0.714	0.871	0.827	0.288	1.415	0.731

Carbonatos (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	47.5	4.5	20.6	52.2	2.6	49.3	35.6	1.4	1.6	32.0
media-win	47.5	2.5	19.2	52.8	1.7	46.3	36.7	1.5	1.6	31.1
mediana	48.9	2.5	18.1	50.1	1.4	47.9	33.7	1.5	1.7	35.4
mediana-est	47.3	2.5	19.1	52.1	1.6	47.0	36.2	1.4	1.6	31.6
nqse	3.7	0.3	1.4	4.9	0.2	3.4	4.2	0.1	0.2	8.1
mestse	2.8	0.3	1.5	3.2	0.2	3.0	3.1	0.1	0.1	4.3

P (ppm)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	9.31	15.40	27.11	13.10	4.82	15.35	20.95	5.26	4.62	36.19
media-win	8.10	5.40	22.74	7.00	4.66	9.60	12.24	2.63	2.25	25.19
mediana	8.50	4.00	16.00	7.00	4.00	9.00	10.00	2.00	1.50	15.00
mediana-est	8.21	5.42	22.04	7.00	4.57	9.73	11.09	1.97	1.60	22.35
ngse	1.36	1.68	7.37	0.49	0.90	1.59	2.99	0.58	0.37	8.51
mestse	1.03	1.46	6.56	0.50	0.91	1.59	2.63	0.67	0.26	8.32

Tabla 6. Estadísticos robustos para CIC, carbonatos y P.

Mg (meq/100g)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	1.683	1.068	2.251	2.829	0.835	2.351	2.716	0.519	1.097	1.698
media-win	1.558	0.844	2.211	1.863	0.737	2.190	2.489	0.492	0.958	1.524
mediana	1.595	0.723	2.345	1.748	0.720	2.019	2.585	0.474	0.766	1.583
mediana-est	1.570	0.818	2.232	1.857	0.732	2.144	2.526	0.477	0.943	1.557
nqse	0.204	0.110	0.330	0.256	0.108	0.249	0.338	0.033	0.244	0.299
mestse	0.133	0.099	0.216	0.297	0.083	0.246	0.232	0.035	0.159	0.184

M.O.O. (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	\mathbf{TT}	UM
media	1.54	1.67	1.68	1.04	0.75	1.02	1.57	1.57	1.46	1.90
media-win	1.46	1.36	1.33	1.06	0.67	0.99	1.18	1.58	1.47	1.19
mediana	1.46	1.48	1.19	0.96	0.63	0.99	1.19	1.45	1.47	1.19
mediana-est	1.48	1.40	1.26	1.02	0.65	0.99	1.19	1.57	1.48	1.21
nqse	0.15	0.21	0.14	0.14	0.07	0.06	0.17	0.13	0.15	0.19
mestse	0.13	0.15	0.14	0.09	0.06	0.06	0.14	0.10	0.13	0.14

N (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	0.115	0.133	0.120	0.086	0.064	0.090	0.129	0.086	0.084	0.179
media-win	0.110	0.115	0.097	0.084	0.062	0.087	0.101	0.086	0.083	0.113
mediana	0.105	0.112	0.095	0.078	0.059	0.089	0.093	0.086	0.082	0.098
mediana-est	0.110	0.113	0.095	0.081	0.061	0.088	0.101	0.086	0.082	0.112
ngse	0.008	0.012	0.011	0.006	0.005	0.005	0.011	0.008	0.007	0.018
mestse	0.008	0.009	0.010	0.007	0.005	0.003	0.009	0.006	0.006	0.014

Tabla 7. Estadísticos robustos para Mg, MOO y N.

pH	AH	BH	CS	FS	\mathbf{LR}	PD	RC	TP	TT	UM
media	8.3	7.5	8.2	8.1	6.6	8.1	7.9	6.0	6.1	7.8
media-win	8.3	7.6	8.2	8.1	6.7	8.1	8.0	6.0	6.1	7.9
mediana	8.4	7.8	8.3	8.1	7.1	8.1	8.0	6.0	6.1	7.9
mediana-est	8.3	7.6	8.3	8.1	6.7	8.1	8.0	6.0	6.1	7.9
nqse	0.0	0.2	0.1	0.1	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.1
mestse	0.0	0.2	0.1	0.0	0.3	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1

K (meq/100g)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	0.790	0.375	1.363	0.841	0.259	1.002	1.476	0.142	0.156	1.266
media-win	0.688	0.249	1.231	0.716	0.258	0.985	1.064	0.141	0.149	0.921
mediana	0.742	0.229	0.921	0.716	0.236	1.074	1.023	0.125	0.131	0.921
mediana-est	0.710	0.256	1.164	0.726	0.257	0.995	1.066	0.138	0.146	0.943
ngse	0.071	0.048	0.286	0.088	0.031	0.100	0.169	0.016	0.019	0.166
mestse	0.063	0.056	0.292	0.078	0.022	0.066	0.127	0.016	0.015	0.133

pF 1/3 atm (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	тт	UM
media	27.48	21.14	22.18	31.26	15.36	30.31	24.74	12.63	16.92	24.51
media-win	28.18	20.66	21.91	30.49	14.93	30.08	22.78	12.19	15.63	21.78
mediana	28.15	19.78	21.65	30.55	14.47	30.16	22.52	11.70	15.10	20.39
mediana-est	28.07	20.56	21.92	30.49	15.09	30.06	22.82	12.00	15.43	21.60
nqse	1.24	2.12	1.54	1.52	1.37	1.03	1.07	0.65	0.99	2.24
mestse	0.84	1.38	1.06	1.05	1.04	0.96	1.00	0.73	0.89	1.73

Tab	la 8.	Estadísticos	robustos	para	pH.	Κ	у	pF	1/	/3.
-----	-------	--------------	----------	------	-----	---	---	----	----	-----

pF 15 atm (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	15.32	8.20	12.01	18.79	7.37	19.12	14.24	4.79	6.67	13.20
media-win	15.33	7.69	11.28	18.71	6.99	19.01	12.70	4.48	5.65	11.94
mediana	15.49	7.51	11.42	18.53	6.60	18.96	11.94	4.38	5.62	11.53
mediana-est	15.42	7.75	11.40	18.48	7.00	18.97	12.90	4.48	5.71	12.17
nqse	0.70	0.88	0.68	1.51	0.85	0.92	1.12	0.18	0.41	1.70
mestse	0.65	0.81	0.52	0.88	0.65	0.79	1.09	0.13	0.40	1.25

Tx arcilla (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	17.76	14.50	25.60	35.18	17.28	40.02	24.24	9.68	13.59	21.29
media-win	16.49	14.15	24.80	33.74	15.99	39.06	23.59	9.52	12.30	21.81
mediana	12.83	13.33	22.75	35.15	14.00	38.58	27.10	7.05	12.53	17.75
mediana-est	16.63	14.21	23.92	34.42	15.97	39.27	23.53	7.84	12.72	20.98
nqse	5.07	1.61	2.27	2.62	2.40	2.77	3.59	1.78	1.34	3.92
mestse	3.59	1.12	2.70	1.89	2.37	2.22	2.89	1.23	1.18	2.51

Tx arena (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM
media	20.45	54.25	45.65	24.20	64.24	19.99	37.85	75.47	64.92	46.00
media-win	18.51	55.18	45.82	23.56	65.17	20.31	36.14	76.63	69.19	46.79
mediana	18.25	53.85	49.06	24.33	69.66	21.47	37.57	76.08	73.12	50.89
mediana-est	19.37	54.70	46.03	23.80	65.69	20.16	37.30	76.70	72.66	46.19
ngse	2.41	5.60	3.27	2.13	4.50	2.45	4.70	0.87	3.55	6.94
mestse	2.24	3.75	2,81	1.77	3.35	1.57	3.30	0.76	1.44	4.71

Tabla 9. Estadísticos robustos para pF15, textura de arcilla y textura de arena.

1												
Tx limo (%)	AH	BH	CS	FS	LR	PD	RC	TP	TT	UM		
media	61.79	31.24	28.44	40.62	18.51	40.00	37.94	14.87	21.49	32.71		
media-win	61.99	30.85	28.71	42.18	17.57	40.26	37.82	14.01	18.40	32.21		
mediana	59.62	32.14	28.38	43.10	15.98	39.10	34.88	14.81	16.98	33.19		
mediana-est	61.79	31.08	28.56	42.06	17.44	40.12	37.31	14.16	17.18	32.54		
ngse	6.90	4.71	1.80	2.19	1.63	1.70	5.14	2.12	2.48	5.01		
mestse	3.83	2.71	1.61	1.67	1.21	1.48	3.25	1.21	2.72	3.02		
Tamiz 2mm (%	AH (c	BH	CS	5	FS	LR.	PD	RC	TP	ΤT	UM	
media	35.41	19.04	22.6	51	17.27	8.91	18.70	12.98	20.50	20.09	10.60	
media-win	36.92	18.03	22.6	50	13.64	8.25	16.33	10.93	20.80	18.10	8.67	
mediana	34.75	19.03	25.5	52	10.73	8.46	15.02	11.97	20.39	17.02	9.32	
mediana-est	35.95	18.62	22.3	34	12.81	8.74	16.67	11.68	20.85	18.57	8.67	
nqse	4.35	2.89	5.2	2	3.73	2.70	3.28	2.01	2.00	2.56	1.81	
mestse	2.68	2.30	3.0	5	3.78	1.72	2.23	2.01	1.66	2.61	1.25	
						224			7.4			779.6
Sammoato (mim	nos/cm)	AH	EIE		CS	FS	LIR	PD	RC	TIP		UM
media		0.36	0.12		0.44	0.69	0.21	0.29	0.49	0.05	0.05	0.57
media-win		0.25	0.12		0.40	0.33	0.22	0.28	0.36	0.05	0.05	0.38
mediana		0.22	0.13		0.33	0.32	0.23	0.27	0.34	0.04	0.05	0.34
mediana-est		0.25	0.12		0.39	0.33	0.22	0.28	MAD=0.	MAD=0.	MAD=0.	MAD=0
nqse		0.03	0.02		0.05	0.02	0.02	0.02	0.02	0.00	0.00	0.03
mestse		0.03	0.01		0.05	0.02	0.01	0.01	MAD=0	MAD=0.	MAD=0.	MAD=0

 $Tabla \ 10. \ {\rm Estad{\rm (sticos robustos para textura de limo, tamiz y salinidad.}$

0.5. Análisis de varianza

Hemos utilizado métodos robustos para una mayor fiabilidad en el análisis de la varianza. Los contrastes de hipótesis lineales sobre las medias recortadas poblacionales y en particular sobre las comparaciones múltiples, se han llevado a cabo tras definir una hipótesis nula a contrastar sobre las medias recortadas poblacionales. Para una fácil interpretación, a continuación hemos realizado unos gráficos (Figuras 8 a 12) en los que se muestran las comparaciones múltiples entre asociaciones para cada parámetro edáfico; en ellos, la existencia de una diferencia estadísticamente significativa (p < 0.05) se representa cuando el valor de la barras del histograma es positivo.

Por ejemplo, para los valores de CIC, existen diferencias significativas entre las asociaciones AH-TP, BH-TP, CS-LR, CS-TP, FS-LR, FS-TP, LR-PD, LR-RC, PD-TP, RC-TP, LR-UM, PDTT, PD-UM y TP-UM, y no existen diferencias significativas para cualesquiera otras comparaciones que se realicen. Los códigos empleados para las comparaciones se indican en la Tabla 11.

Nom.Asociación	Nom.Asociación	Comparación	Nom.Asociación	Nom.Asociación	Comparación
AH	BH	1	LR	PD	23
AH	CS	2	LR	RC	24
AH	FS	3	LR	TP	25
AH	LR	4	PD	RC	26
AH	PD	5	PD	TP	27
AH	RC	6	RC	TP	28
AH	TP	7	AH	TT	29
BH	CS	8	AH	UM	30
BH	FS	9	BH	TT	31
BH	LR	10	BH	UM	32
BH	PD	11	CS	TT	33
BH	RC	12	CS	UM	34
BH	TP	13	FS	TT	35
CS	FS	14	FS	UM	36
CS	LR	15	TT	UM	37
CS	PD	16	LR	TT	38
CS	RC	17	LR	UM	39
CS	TP	18	PD	TT	40
FS	LR	19	PD	UM	41
FS	PD	20	RC	TT	42
FS	RC	21	RC	UM	43
FS	TP	22	TP	TT	44
			TP	UM	45

Tabla 11. Códigos empleados para representar las comparaciones entre asociaciones en elanálisis de la varianza robusto (Figuras 8 a 12).



Figura 8. Análisis de la varianza para los parámetros CIC, carbonatos y P.



 ${\bf Figura~9.}$ Análisis de la varianza para los parámetros Mg, MOO y N.



Figura 10. Análisis de la varianza para los parámetros pH, K y pF 1/3.



Figura 11. Análisis de la varianza para los parámetros pF 15, textura de arcilla y textura de arena.



Figura 12. Análisis de la varianza para los parámetros textura de limo, tamiz y salinidad.

0.6. Componentes principales

El análisis de componentes principales nos permite obtener combinaciones lineales entre variables incorreladas entre sí. La influencia que tiene cada variable en una determinada componente principal es proporcional a la magnitud de su coeficiente asociado, por lo que la selección de las variables con los mayores componentes puede ser representativa de alguna característica común subyacente a ambas, en nuestro caso desde un punto de vista biológico. Además otra de las aplicaciones que se pueden realizar con los componentes principales es la determinación de los grupos de datos homogéneos (tipo cluster).

Con el fin de obtener la máxima información posible, hemos realizado una representación gráfica en 3D (Figuras 14 a 16) en la que se indican, para cada variable el peso en los tres primeros componentes principales (los que reúnen una mayor variabilidad; las coordenadas en x, y, z) y las variables con un mayor coeficiente en cada componente principal hasta incluir, al menos, el 70 % de variabilidad (se indican en color hasta 5 componentes distintos: 1 rojo; 2 verde; 3 azul; 4 naranja; 5 rosa; el coeficiente de mayor valor de cada componente se indica en negrita) Así pues, podremos tratar de inferir las características comunes entre grupos de variables tanto por su localización en lugares próximos del espacio 3D como por coincidencia en componente (color)



Figura 13. Aceitunas.



Figura 14. Gráficas de componentes principales de las asociaciones según los parámetros edáficos: CIC, Mg, carbonatos, MOO, P y N.



Figura 15. Gráficas de componentes principales de las asociaciones según los parámetros edáficos: pH, pF15, K, textura de arcilla, pF1/3 y textura de arena.



Figura 16. Gráficas de componentes principales de las asociaciones según los parámetros edáficos: textura de limo, tamiz y salinidad.

0.7. Redes probabilísticas bayesianas

Las redes bayesianas son una aproximación probabilística que representan un conjunto de incertidumbres relacionadas. Se basan en la Teoría de la Probabilidad (teorema de Bayes) y en la Teoría de Grafos para representar modelos de la realidad. Las redes bayesianas se han utilizado, entre otras, para tratar la incertidumbre que caracteriza las fluctuaciones de los mercados financieros, en la toma de decisiones que implica el diagnóstico médico o en el estudio de ecosistemas naturales; sin embargo, y para nuestro conocimiento, no han sido ampliamente utilizadas en la disciplina de la Biología Vegetal, y mucho menos en el análisis de las relaciones planta-suelo.

Las redes bayesianas tienen una dimensión cualitativa y otra cuantitativa. En su aspecto cualitativo, las redes bayesianas pueden entenderse como una representación gráfica (un grafo o red) de un conjunto de relaciones de dependencia entre variables; el tipo de redes que se consiguen se denominan grafos dirigidos acíclicos, donde cada nodo representa a una variable y los arcos indican la relación existente entre los nodos. La ventaja de este tipo de representación de un modelo es que permite la codificación de relaciones de dependencia e independencia condicional entre variables, lo que facilita la interpretación y los cálculos sobre el modelo. El abordaje cuantitativo se basa en que la incertidumbre asociada a cada variable de una red bayesiana es tratada bajo la Teoría de la Probabilidad. Así, cada variable de un modelo tiene un número limitado de posibles estados (o niveles) y cada uno de ellos lleva asociado un valor, una probabilidad para la ocurrencia de ese estado. Estas probabilidades son susceptibles de modificación cuando tenemos alguna evidencia previa sobre alguna de las variables del modelo. En ese caso, cuando conocemos el valor que toma una determinada variable del modelo, esa información se propaga por la red y se recalculan los valores asociados a otras variables utilizando como operador básico el teorema de Bayes; esto es lo que se denomina propagación de la evidencia. Gracias a los principios de dependencia e independencia condicional codificados por la estructura gráfica y a los algoritmos desarrollados para operar sobre ellos, los cálculos son realizados en un corto periodo de tiempo frente a lo que cabría esperar si tuviésemos que manejar todo el conjunto de variables que componen el modelo. En nuestro caso podríamos realizar los gráficos dirigidos acíclicos y las tablas de probabilidades para todas las especies características de cada asociación. A continuación veremos solo un ejemplo.

Para el caso de *Filago lutescens*, antes de realizar la propagación de la evidencia se observa que, de modo general, la mayoría de los parámetros edáficos son de amplio rango y que esta especie también puede encontrarse con diferente índice de abundancia/dominancia; sin embargo, cuando se establece la evidencia previa de que la especie se encuentra con el mayor índice de abundancia (9 en este caso), la propagación de la misma da como resultado una distribución característica y acotada para muchos de los atributos del suelo, lo que nos permite detectar que esta especie se encuentra en mayor abundancia en suelos de composición muy concreta y característica.



Figura 17. Red bayesiana y propagación de la evidencia para Filago lutescens en la asociación Anacyclo radiati-Hordeetum leporini.

Bibliografía

- [1] ALLMAN E.S.; RHODES J.A. Mathematical Models in Biology. An Introduction. Cambridge University Press, (2004)
- [2] ARANA J. Seminario impartido en Palencia el 5 de abril de 2001.
- [3] BATSCHELET E.; BRAND L.; STEINER A. On the Kinetics of lead in the human body. Journal of Mathematical Biology 15-23, (1979).
- [4] BELTRAMI E. Mathematical Models for Society and Biology. Academic Press, San Diego, (2002).
- [5] BORRELLI R.; COLEMAN C.S. Ecuaciones diferenciales. Una perspectiva de modelización. Oxford University Express, Mexico, (2002).
- [6] BRITTON N.F. Essential Mathematical Biology. Springer-Verlag, London, (2003).
- [7] CAUGHLEY G. Mortality patterns in mammals. Ecology, 47, 906-918, (1966).
- [8] CAUGHLEY G.; GUNN A. Conservation Biology in Theory and Practice. Blackwell Science, Massachusetts, 147-149, (1996).
- CHUN-LIAN ZHU; YA JIA; QUAN LIU; XUAN ZHAN A mesoscopic stochastic mechanism of cytosolic calcium oscillations, Biophysical Chemistry, 125, 201-212, (2007).
- [10] CONEJERO C.M.; MARTÍNEZ FUNES J.; NAVAS J.; ESTEBAN F.J. Aplicación de la Geometría fractal a la Ecología de Paisajes. Departamentos de Matemática y Biología Experimental, Universidad de Jaén, (2005).
- [11] DE L HAZA I.; COBO-MOLINOS J.; GARRIDO-GARCÍA M. NAVAS J.; RUEDA P.; TORRES C.; CARÚZ A.; ESTEBAN F.J. Fractal dimension of U373 astrocytoma cells in DMEM or RPMI cultures. HarFA -Harmonic and Fractal Image Analysis 94-96, (2005). http : //www.fch.vutbr.cz/lectures/imagesci/download_journal/22₁.Haza.pdf
- [12] ESTEBAN F.J.; NAVAS J.; JIMÉNEZ J.P.; QUESADA J.M.; GOÑI J.; VÉLEZ DE MENDIZÁBAL N.; VILLOSLADA P. System Dynamics

as a tool in Stem Cells/Tissue Engineering. Histology and Histopathology, Suppl. 1, 150-151, (2005).

- [13] ESTEBAN F.J.; NAVAS J.; QUESADA J.M. Aplicaciones bioinformáticas en la docencia de Modelos Matemáticos en Biología. II Reunión de la Red de Bioninformática de Andalucía. Baeza, ESPAÑA.
- [14] FOLLARI, R. Interdisciplinaridad, espacio ideológico. Simposio sobre Alternativas Universitarias, UAM-Azcapotzalco, México, (1980).
- [15] FONTDEVILA, A. M. Introducción a la genética de poblaciones. Síntesis, Madrid 112-117,(1999).
- [16] FORESTER, J.W. Principles of Systems. SMIT Press, Cambridge, M.A.(1968).
- [17] GALACH, M. Dynamics of the tumor-inmune system competition. The effect of time delay, Int. J. Appl. Math. Comput. Sci., Vol. 13, n⁰ 3, 395-406, (2003).
- [18] GARCÍA CASTRO A.; GARRIDO PALOMERA E., ENDRINO M.I.; NAVAS J.; ESTEBAN F.J. Dimensión Fractal de Imágenes MRI-T2 en la enfermedad de Alzheimer. Departamentos de Matemáticas y Biología Experimental, Universidad de Jaén, (2005).
- [19] GUNDUZ Ancient and Current Chaos Theories, Interdisciplinary Description of Complex Systems, Vol. 4, n⁰ 1, 1-18, (2006).
- [20] HAEFNER, J.W. Modeling Biological Systems. Principles and Applications. Chapman and Hall, New York, (1996).
- [21] HANNON B.; RUTH M. Modeling Dynamic Biological Systems. Systems Springer, New York 82-86, (1997).
- [22] HANNON B.; RUTH M. Modeling Dynamic Biological Systems. Systems Springer, New York 65-68, (1997).
- [23] HARTLOVE J.; SHAFFER D.; RAGAN S. *Glucose-Insuline Model.* The Maryland Virtual High School of Science and Mathematics, (2001).
- [24] HORN H.S. *The ecology of secondary succession*. Annual Review of Ecology and Systematics 5:25-37, (1974).
- [25] LEMAIRE V.; TOBIN F.L.; GRELLER L.D.; CHO C.R.; SUVA L.J. Modeling the interactions between osteoblast and osteoclast activities in bone remodeling, Journal of Theorical Biology, 229, 293-309, (2004).
- [26] LI B.L. Ecological Modelling, 132, 33-50, (2000).

- [27] MAHAFFY J.M.; ZYSKIND J.W. A model for the initiation of replication in Escherichia coli. Journal Theory Biology, 140, 453-477, (1989).
- [28] MANDELBROT B. *The Fractal Geometry of Nature*, Eds. W.H.Freeman and Company, New York, (1983).
- [29] MARTÍN-GARCÍA J. Teoría y Ejercicios Prácticos de Dinámica de Sistemas, Barcelona, (2003).
- [30] NOWAK M.A.; MAY R.M. Virus Dynamics, Oxford University Press, New York 16-26, (2000).
- [31] MARUSIC M., BAJZER Z., FREYER J.P.; VUC-PAVLOVIC, S. Analysis of growth of multicellular tumour spheroids by mathematical models. Cell, Prolif., 27, 73-94, (1994).
- [32] NAVAS J.; QUESADA J.M.; GONI J.; VÉLEZ DE MENDIZÁBAL N.; VILLOSLADA P.; ESTEBAN F.J. Glioma-Immune evasion: a system dynamics approach. proceedings of the II International Conference on Computational Bioengineering, 699-710, Rodrigues et al. (Eds.), IST Press, ISBN: 972-8469-37-3, (2005).
- [33] ORTEGA H. Un modelo logístico para el crecimiento tumoral en presencia de células asesinas. Revista Mexicana de Ingeniería Biomédica, volumen XX, nº 3, 61-67, (1999).
- [34] RIOS, S. Moldelización, Alianza Universidad, Madrid, (1995).
- [35] SERRANO C.; RODRÍGUEZ I.; MARTOS D.; NAVAS J.; ESTEBAN F.J. Geometría Fractal de la Sustancia Blanca Cerebral durante el desarrollo de Esclerosis Múltiple. Departamentos de Matemáticas y Biología Experimental, Universidad de Jaén, (2005).
- [36] SONG B.; THOMAS D.M. Dynamics of starvation in humans. Jornal Mathematical Biology, 54, 27-43, (2007).
- [37] VRIES G. DE; HILLEN T.; LEWIS M.; MÜLLER, J. SCHÖNFISH B. A Course in Mathematical Biology. Quantitative Modeling with Mathematical and Computational Methods. SIAM (Mathematical Modeling and Computation) (2006).
- [38] WARTON D.A.; GRAHAM W. An approach to the teaching of host-parasite population modelling. International Journal for Parasitology vol. 19; 451-45, (1989).
- [39] WERNER P.A.; CASWELL H. Population growth rates and age vs. stage distribution models for teasel (Dipsacus sylvestris) Huds. Ecology 58: 1103-1111, (1977).

[40] YEARGERS E.K.; SHONKWILER R.W.; HEROLD J.V. An Introduction to the Mathematics of Biology: with Computer Algebra models, Birkhäuser, Berlin, (1996).