



## Tema 4

---

# MODELOS BASADOS EN SISTEMAS DE E.D.O

---

### 4.1. Modelo de un riñón artificial II

Iniciaremos los modelos continuos basados en sistemas de ecuaciones diferenciales, ampliando el estudio realizado en el Tema 3 para modelizar el funcionamiento de un riñón artificial.

Supongamos que  $x(t)$  sea la concentración de impurezas en la sangre a lo largo de la membrana en el tiempo  $t$ , e  $y(t)$  la concentración de impurezas en el líquido de diálisis. Aplicando la ley de *Fick*, obtenemos el sistema

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{a}{v}(y(t) - x(t)), & x(0) = x_0 \\ \frac{dy}{dt} = \frac{a}{V}(x(t) - y(t)), & y(0) = y_0 \end{cases} \quad (4.1)$$

siendo  $a \in \mathbb{R}^+$  la constante que mide la eficacia del líquido de diálisis, y las constantes  $v$  y  $V$  las tasas de flujo volumétrico de la sangre y del líquido de diálisis, respectivamente.

#### 4.1.1. Búsqueda de las soluciones

Para poder encontrar las soluciones de (4.1) necesitamos saber los valores propios de la matriz de los coeficientes. Resolvemos la ecuación característica:

$$\begin{vmatrix} -\frac{a}{v} - \lambda & \frac{a}{v} \\ \frac{a}{V} & -\frac{a}{V} - \lambda \end{vmatrix} = \lambda \left( \frac{a}{v} + \frac{a}{V} + \lambda \right) = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda_1 = 0, \quad \lambda_2 = -\frac{a}{v} - \frac{a}{V}.$$

Estos valores propios tienen asociados los siguientes vectores propios

$$\vec{v}_1 = (1, 1), \quad \vec{v}_2 = \left( 1, -\frac{v}{V} \right).$$

En consecuencia, la solución general adopta la forma

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = c_1 e^0 \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} + c_2 e^{-\left(\frac{a}{v} + \frac{a}{V}\right)t} \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{v}{V} \end{pmatrix}.$$

Es decir

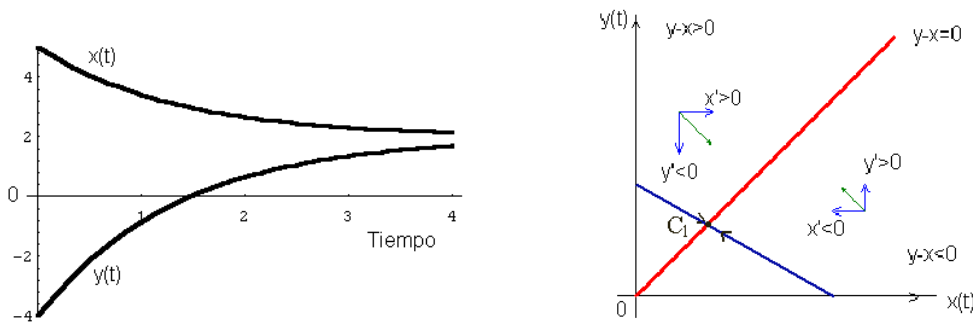
$$\begin{cases} x(t) = c_1 + c_2 e^{-\left(\frac{a}{v} + \frac{a}{V}\right)t} \\ y(t) = c_1 - \frac{v}{V} c_2 e^{-\left(\frac{a}{v} + \frac{a}{V}\right)t} \end{cases}$$

Las constantes  $c_1$  y  $c_2$  se pueden determinar a partir de las condiciones iniciales.

$$\begin{cases} x_0 = c_1 + \frac{c_2}{v} \\ y_0 = c_1 - \frac{c_2}{V} \end{cases} \Rightarrow c_1 = \frac{V y_0 + v x_0}{V + v}, \quad c_2 = \frac{V}{V + v} (x_0 - y_0).$$

Si deseamos conocer el comportamiento del modelo a largo plazo, hacemos que  $t \rightarrow \infty$ , entonces

$$x(t) \rightarrow c_1 = \frac{V y_0 + v x_0}{V + v}, \quad y(t) \rightarrow c_1 = \frac{V y_0 + v x_0}{V + v}.$$



**Figura 5.1.** Curvas solución y el diagrama de fases.

### 4.1.2. Estudio cualitativo

En este momento estamos interesados en analizar el comportamiento de las soluciones de (4.1) a través de sus puntos de equilibrio. Para poderlos encontrar, resolvemos el sistema

$$\begin{cases} \frac{a}{v}(y(t) - x(t)) = 0 \\ \frac{a}{V}(x(t) - y(t)) = 0. \end{cases}$$

Los puntos de equilibrio son  $(\alpha, \alpha)$ ,  $\alpha \geq 0$ . Es decir todos aquellos que están situados en la bisectriz del primer cuadrante y el origen. Para clasificarlos necesitamos calcular

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} -\frac{a}{v} & \frac{a}{v} \\ \frac{a}{V} & -\frac{a}{V} \end{pmatrix},$$

que como podemos apreciar, coincide con la matriz de los coeficientes. Por ello, sus valores propios serán  $\lambda_1 = 0, \lambda_2 = -a/v - a/V$ , y aplicando el Teorema 3.5.4, concluimos que estos puntos de equilibrio son asintóticamente estables.

Para encontrar las órbitas resolvemos la ecuación diferencial

$$\frac{dy}{dx} = \frac{v(x-y)}{V(y-x)} \Rightarrow dy = -\frac{v}{V} dx \Rightarrow y = -\frac{v}{V}x + C.$$

Observemos como el campo de direcciones en el plano fase no depende de  $a$ , pero depende fuertemente de  $-v/V$ . La Figura 5.1 (derecha) representa a este campo de direcciones, y puede observarse cómo las órbitas se desplazan hacia la derecha si  $y > x$ , mientras que si  $y < x$  lo hacen hacia la izquierda.

## 4.2. Un modelo elemental de dos poblaciones

En el Tema 3 estudiamos un modelo de crecimiento para una sola especie  $x(t)$ , que disponía de una fuente de recursos ilimitados. Por tanto, suponíamos que el ritmo de crecimiento de esta especie, en el tiempo  $t$ , era proporcional al número de individuos que constituyen la población en ese mismo tiempo  $t$ . Es decir,  $x'(t) = rx(t)$ , dando lugar al modelo de crecimiento exponencial  $x(t) = x(0)e^{rt}$ . Supongamos ahora que tenemos dos especies, que de encontrarse separadas, seguirían una ley de crecimiento exponencial

$$x'(t) = r_1 x(t), \quad y'(t) = r_2 y(t).$$

Si ambas especies se ponen en contacto, entonces sus ritmos de crecimiento decrecen en proporción al número de encuentros de la especie  $x(t)$  con la  $y(t)$ . Tenemos entonces un modelo muy simple que describe el crecimiento de ambas especies

$$\begin{cases} x'(t) = r_1 x(t) - ax(t)y(t), & x(t_0) = x_0 \\ y'(t) = r_2 y(t) - bx(t)y(t), & y(t_0) = y_0 \end{cases}$$

donde  $a$  y  $b$  son constantes positivas.

### 4.2.1. Resolución y análisis cualitativo

Con el objetivo de simplificar los cálculos, analizaremos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineal

$$\begin{cases} x' = x(5 - y) \\ y' = y(5 - x) \end{cases}$$

siendo  $x \geq 0, y \geq 0$ , para que el estudio tenga sentido biológico.

Estamos ante un tipo de sistemas para el que no disponemos de métodos de resolución. En este caso, lo que haremos será analizar de manera cualitativa el problema, para ver el comportamiento de sus soluciones.

Si calculamos las órbitas, debemos resolver la ecuación diferencial de variables separables

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(5-x)}{x(5-y)} \Rightarrow \int \left(\frac{5}{y} - 1\right) dy = \int \left(\frac{5}{x} - 1\right) dx,$$

cuya solución es

$$5 \ln y - y = 5 \ln x - x + c.$$

Notemos que en esta ecuación no podemos obtener una función explícita del tipo  $y = \varphi(x)$ . Solamente podemos deducir que si  $c = 0$ , entonces  $y = x$  es una solución.

Nos vemos obligados a utilizar un nuevo método, que consiste en buscar los puntos de equilibrio y analizar las curvas de pendiente nula.

Es inmediato ver que los puntos de equilibrio son el  $(0, 0)$  y el  $(5, 5)$ . Podemos clasificarlos utilizando el Teorema 3.5.4.

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5 - y & -x \\ -y & 5 - x \end{pmatrix}.$$

En el primero de los puntos

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 5 & 0 \\ 0 & 5 \end{pmatrix},$$

tiene al 5 como valor propio doble. El punto  $(0, 0)$  es asintóticamente inestable. Del mismo modo

$$J(5, 5) = \begin{pmatrix} 0 & -5 \\ -5 & 0 \end{pmatrix},$$

posee los valores propios  $\lambda = \pm 5$ . En consecuencia, el  $(5, 5)$  es un punto de equilibrio asintóticamente inestable.

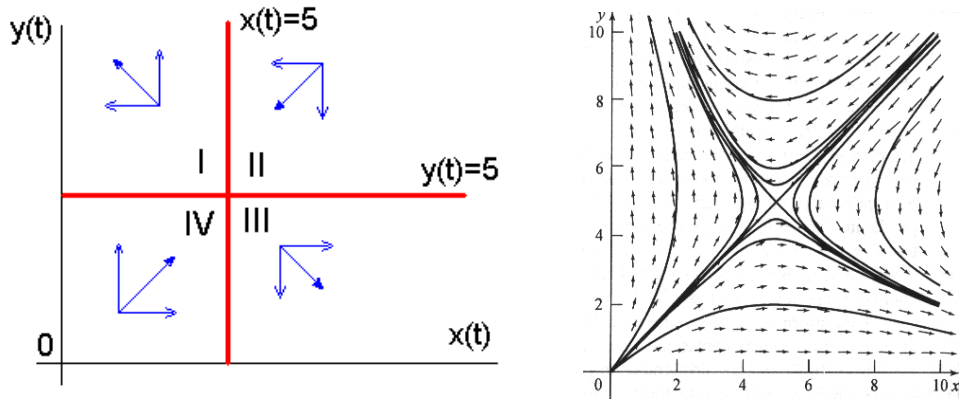


Figura 5.2. Análisis cualitativo y órbitas del modelo.

El análisis del crecimiento y decrecimiento aparece reflejado en la Tabla 5.1

REGIÓN	$x(t), y(t)$	$x'(t)$	$y'(t)$
I	$x < 5, y > 5$	NEGATIVO	POSITIVO
II	$x > 5, y > 5$	NEGATIVO	NEGATIVO
III	$x > 5, y < 5$	POSITIVO	NEGATIVO
IV	$x < 5, y < 5$	POSITIVO	POSITIVO

Tabla 5.1

Si una órbita entra en la región I, no puede escapar de ella y cuando  $t$  aumenta  $x \rightarrow 0$  e  $y \rightarrow \infty$ . De manera semejante, las órbitas que están en la región III no pueden escapar y cuando  $t$  aumenta, ocurre que  $x \rightarrow \infty$  e  $y \rightarrow 0$ . En cuanto a las órbitas que se encuentran en la segunda de las regiones, tienen dos posibilidades, tienden al punto de equilibrio  $(5, 5)$  o por el contrario entran en la región I o III, y se comportan como hemos comentado anteriormente. Por último, las órbitas de la cuarta región se alejan del punto de equilibrio  $(0, 0)$  hasta llegar al punto  $(5, 5)$  o por el contrario cruzan a las regiones I o III. En resumen, el punto  $(0, 0)$  es un **nodo inestable**, mientras que el  $(5, 5)$  es un **punto de silla**.

Ahora, podemos hacer algunos comentarios sobre el comportamiento a largo plazo del modelo. Si en el momento inicial la población  $x$  es mayor que la de  $y$ , entonces esta segunda población se extinguirá, y viceversa. Este tipo de comportamiento se conoce con el nombre de principio de exclusión competitiva y lo estudiaremos en el próximo apartado. Si inicialmente coincide el número de individuos de ambas poblaciones, entonces tendrán la tendencia a coexistir y tenderán al punto de equilibrio  $(5, 5)$  cuando  $t$  aumente.

### 4.2.2. Principio de exclusión competitiva

Es bastante frecuente observar en la naturaleza que la lucha por la existencia entre dos especies similares, que compiten por un mismo alimento y un mismo espacio vital, ambos limitados, termina casi siempre con la completa extinción de una de las especies. Este fenómeno fue descubierto por *Darwin* en 1859 y se conoce como el principio de exclusión competitiva:

*Debido a que las especies de un mismo género presentan usualmente, aunque no en forma invariable, mucha mayor similitud en habitat, constitución y siempre en estructura, la lucha entre ellos será por lo general más intensa si llegan a competir entre sí que si lo hacen con especies de géneros distintos.*

Hay una explicación biológica muy interesante para este hecho, que está basada en la idea de nicho ecológico.

**DEFINICIÓN 4.2.1** *Un nicho indica la ubicación característica de una especie dada en una comunidad, es decir, cuáles son sus hábitos, alimentación y modo de vida*

Se ha observado que como resultado de la competición, dos especies similares rara vez ocupan el mismo nicho. Mas bien, cada una de las especies adopta aquel tipo de alimentación y modo de vida con los cuales tiene ventaja sobre sus competidores. Si las dos especies tienden a ocupar el mismo nicho, entonces la lucha por la supervivencia entre ellas será muy intensa y el resultado será la extinción de la especie más débil.

El Principio de la exclusión competitiva, puede ser definido del siguiente modo:

**DEFINICIÓN 4.2.2** *Si dos especies competidoras coexisten en un ambiente estable, lo hacen como resultado de la diferenciación de los nichos. Sin embargo, si no existe dicha diferenciación, o si el hábitat la hace imposible, una de las especies competidoras eliminará o excluirá a la otra. Así, la exclusión se produce cuando el nicho del competidor superior llena por completo aquellas partes del nicho del competidor inferior que se encuentran en el hábitat.*

El principio de exclusión competitiva ha sido ampliamente aceptado,

- porque el peso de la evidencia se halla a su favor,
- porque parece intuitivamente lógico,
- porque existen razones teóricas para creer en él, por ejemplo el modelo de *Lotka-Volterra*.

### 4.3. El modelo presa-depredador

Uno de los temas más clásicos en Biología es el estudio de un sistema reducido a dos elementos (suelen ser dos especies), que actúan recíprocamente, representado por la relación entre depredador y presa: el modelo zorros y conejos. Este modelo puede extenderse a un parásito y su “huésped”, a herbívoros y pastos, a una población explotada (por ejemplo una población de peces) y al hombre que la explota. Se trata pues, de un modelo de amplia aplicación en Biología.

El estudio matemático de la dinámica de poblaciones data de *Volterra*, *Lotka* y *Gause*. Es razonable tratar el problema del modelo presa-depredador sobre las hipótesis de que el sistema, aunque muestre fluctuaciones, se mantiene en equilibrio durante cierto tiempo. Si no fuera así, el sistema ya hubiera degenerado en tiempos pasados, reduciéndose a una sola especie o a ninguna.

Del modelo matemático que describe fluctuaciones, cuya pertinencia se ha comprobado empíricamente, se pueden formular, siguiendo a *Volterra*, en forma de unas cuantas reglas sencillas:

- Regla de los ciclos periódicos. Si existen fluctuaciones, son periódicas.
- Regla de conservación de las medias.
- Regla de las perturbaciones medias. Si se destruyen de manera uniforme y proporcional individuos de ambas especies, la media del número de individuos de la especie comida aumenta y disminuye la población media del depredador.
- Las fluctuaciones de corto periodo están sincronizadas.
- La destrucción uniforme del depredador acelera las fluctuaciones, y la de las presas las retarda.

Vimos en el Tema 3 que en los modelos estudiados, se obtenía información sobre una única función desconocida. Sin embargo, en algunas aplicaciones intervienen dos funciones desconocidas que están ligadas entre sí por medio de un sistema de ecuaciones diferenciales. En el presente tema, estudiaremos una situación biológica en el cual analizaremos un sistema de dos ecuaciones diferenciales no lineal, con el objetivo de obtener información sobre el comportamiento de dos funciones desconocidas.

Sabemos que existe una competición constante por la supervivencia entre las diferentes especies animales que habitan un mismo entorno. Un tipo de animales sobrevive alimentándose de otros; un segundo, desarrollando métodos de evasión para evitar ser comido;

etc. Como simple ejemplo de este conflicto universal entre presas y depredadores, imaginemos una isla habitada por zorros y conejos. Los zorros se alimentan de conejos y los conejos de alfalfa. Supondremos que la alfalfa es tan abundante que los conejos nunca tienen escasez de alimento. Cuando los conejos son abundantes, los zorros no tienen problemas y su población aumenta. Cuando los zorros son ya demasiado numerosos y necesitan para comer demasiados conejos, comienza un período de hambre y su población disminuye. En consecuencia, los conejos están relativamente a salvo y se multiplican. Esto conlleva un nuevo aumento de la población de zorros, y con el transcurso del tiempo, el ciclo se repite una y otra vez, con crecimientos y decrecimientos alternos de las poblaciones de las dos especies.

Se han desarrollado dos tipos principales de modelos para intentar comprender la dinámica presa-depredador. Uno de ellos, basado originariamente en el trabajo de *Nicholson y Bailey* (1935), utiliza ecuaciones de diferencia para representar las interacciones de huésped-parasito con generaciones discretas. Estos modelos fueron revisados por *Hassell* (1978), *Begon y Mortimer* (1981). El segundo tipo, se basa en ecuaciones diferenciales y utiliza sobre todo modelos gráficos simples.

El modelo con ecuación diferencial más sencillo recibe el nombre de sus creadores: *Lotka-Volterra* (*Lotka*, 1925; *Volterra*, 1926). Es muy elemental, pero es un punto de partida muy útil. El biólogo italiano *Umberto D'Ancona*, recopiló información sobre los porcentajes de capturas de diferentes especies en diversos puertos del Mediterráneo durante los años de la Primera Guerra Mundial. En particular, la información incluía los porcentajes de capturas de tiburones los cuales no son adecuados como pescado comestible.

*D'Ancona* observó un gran aumento en el porcentaje de capturas de tiburones durante el período de la guerra. Pensó que el incremento en tal porcentaje se debía a la gran reducción en los niveles de pesca durante el mismo período. La pregunta era ¿cómo afecta la intensidad de la pesca a la población de peces? La respuesta a tal pregunta era de gran importancia para *D'Ancona* en su investigación acerca de la lucha por la existencia entre especies en competición. También era de mucho interés para la industria pesquera.

Lo que distingue a los tiburones de los peces comestibles es que los primeros son depredadores, mientras que los segundos son sus presas; los tiburones dependen de los peces comestibles para su supervivencia. Inicialmente *D'Ancona* pensó que esa era la razón del incremento de los tiburones durante la Primera Guerra Mundial. Como se había reducido fuertemente el nivel de captura en dicho período, había entonces más presas disponibles para los tiburones, los cuales se reprodujeron más rápidamente y con éxito. Sin embargo, la explicación tenía un fallo ya que también había más peces comestibles en ese período. La teoría de *D'Ancona* muestra solamente que hay más tiburones si la pesca se realiza a niveles más bajos; no explica por qué un bajo nivel de pesca es más benéfico para el depredador que para la presa. La pregunta clave es, ¿por qué una disminución de la intensidad de la pesca, provoca un aumento en la población de los peces depredadores, y por tanto, es más beneficioso para éstos que para los peces comestibles

*D'Ancona* trasladó el problema al matemático italiano *Vito Volterra*, que inició su análisis separando a los animales en dos poblaciones: las presas  $x(t)$  y los depredadores  $y(t)$ . Su razonamiento fue entonces que los peces comestibles no compiten muy intensamente entre sí por su alimento, ya que éste es muy abundante y la población de peces no es muy densa.

Por ello, en ausencia de los tiburones, los peces comestibles crecerían de acuerdo con la ley exponencial del crecimiento de las poblaciones  $x'(t) = ax(t)$ , si suponemos que el número de muertes de presas por unidad de tiempo es proporcional al número de contactos presa-depredador  $bx(t)y(t)$  para una constante positiva  $b$ . Por lo tanto

$$x'(t) = \frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - bx(t)y(t).$$

De la misma manera, pensó que en el tiempo  $t$ , los depredadores estarán muriendo a una razón de  $cy(t)$ , para alguna constante positiva  $c$ . Parece razonable suponer que están prosperando y creciendo (ya que se están alimentando) a una razón  $dx(t)y(t)$  que es proporcional a su número en ese momento  $y(t)$  y al suministro de alimento  $x(t)$ . Se tiene

$$y'(t) = \frac{dy(t)}{dt} = -cy(t) + dx(t)y(t).$$

En consecuencia, el sistema de ecuaciones diferenciales

$$\begin{cases} x'(t) = bx(t) \left( \frac{a}{b} - y(t) \right), & x(t_0) = x_0 \\ y'(t) = dy(t) \left( x(t) - \frac{c}{d} \right), & y(t_0) = y_0, \end{cases} \quad (4.2)$$

siendo  $a, c$ , las tasas per capita de cambio en ausencia uno de otro y  $b, d$ , las tasas de intercambios de interacción, describe la evolución de los tiburones y los peces comestibles en el caso de no haber pesca alguna. El modelo fue descubierto de manera independiente por *Lotka* y *Volterra*, y se ha demostrado que este modelo es bastante exacto cuando predice los cambios en las poblaciones de alces y lobos o de conejos y zorros, siempre que estas especies vivan en ecosistemas aislados.

A continuación estudiaremos este sistema y obtendremos algunas propiedades. Al final, incluiremos en el modelo el efecto de la pesca y se demostrará que un bajo nivel de la captura es más benéfico para los tiburones que para las especies comestibles. De hecho, llegaremos al sorprendente resultado de que un bajo nivel de pesca, en realidad, es dañino para los peces comestibles.

### 4.3.1. Análisis cualitativo del sistema

Observemos en primer lugar que el sistema tiene dos puntos de equilibrio

$$x(t) = 0, y(t) = 0; \quad \text{y} \quad x(t) = \frac{c}{d}, y(t) = \frac{a}{b}.$$

Para clasificarlos aplicamos el Teorema 3.5.4. De esta manera, la matriz que nos aparece al realizar las derivadas parciales respecto de  $x$  y de  $y$  es:

$$\begin{pmatrix} a - by & -bx \\ dy & -c + dx \end{pmatrix},$$

que particularizada en el punto  $(0, 0)$  es

$$\begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}.$$



Esta matriz tiene como valores propios  $\lambda_1 = a > 0$  y  $\lambda_2 = -c < 0$ . Por tanto, el punto crítico  $(0, 0)$  es un **punto de silla inestable**.

Para el punto  $(c/d, a/b)$  se obtiene  $\lambda_1 = +i\sqrt{cd}$ ,  $\lambda_2 = -i\sqrt{cd}$ , y el Teorema 3.5.4 nos dice que estamos ante un **centro estable**.

Por supuesto, la primera de las soluciones no interesa. Es inmediato comprobar que el sistema tiene también la familia de soluciones

$$x(t) = x_0 e^{at}, y(t) = 0; \quad x(t) = 0, y(t) = y_0 e^{-ct}.$$

Las órbitas del sistema para  $x \neq 0$  e  $y \neq 0$ , son las curvas soluciones de la ecuación diferencial de primer orden

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

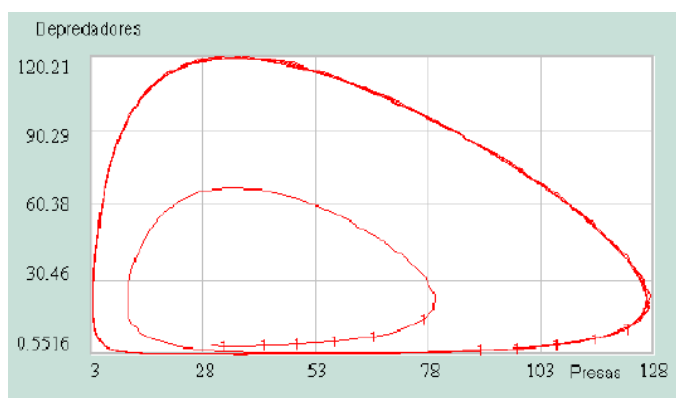
Esta ecuación es de variables separable, ya que puede expresarse de la forma

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

Por consiguiente,  $a \ln y - by + c \ln x - dx = k_1$ , para una constante  $k_1$ . Tomando exponenciales en ambos lados de esta ecuación se obtiene

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

para una constante  $K$ . Así pues, las órbitas del sistema son la familia de curvas definidas por la ecuación anterior. Puede demostrarse que se trata de curvas cerradas en cuyo centro se encuentra el punto que corresponde a la solución de equilibrio, donde las poblaciones pueden mantenerse indefinidamente.



**Figura 5.3.** Órbitas para un modelo presa - depredador

Las trayectorias son curvas cerradas, correspondientes a soluciones que son periódicas en el tiempo. Así que tanto el eje  $x$  como el eje  $y$  son órbitas del sistema. Eso implica que toda solución  $x(t), y(t)$  del sistema, que empieza en el primer cuadrante  $x > 0; y > 0$  en el instante  $t = t_0$  permanecerá ahí para todo tiempo futuro  $t \geq t_0$ .

Aparte de la solución constante  $y(t) = a/b; x(t) = c/d$ , deseamos saber cuándo  $x(t)$  e  $y(t)$

crecen y cuándo decrecen. Una forma, intuitiva aunque no rigurosa, es la siguiente.

Dado que  $x(t)$  es mayor que cero, la primera de las ecuaciones diferenciales implica que  $x'(t) > 0$  cuando  $y(t) < a/b$  y que  $x'(t) < 0$  cuando  $y(t) > a/b$ . De la misma manera se obtiene que  $y(t)$  es creciente cuando  $x(t) > c/d$  y es decreciente cuando  $x(t) < c/d$ .

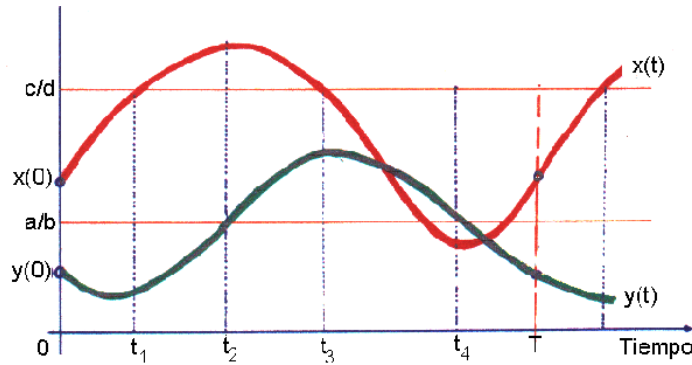


Figura 5.4 Evolución de presas y depredadores en el tiempo.

Supongamos que  $c/d > a/b$ , trazamos las rectas  $y = c/d$  y  $y = a/b$  que corresponden a las soluciones constantes. Los valores iniciales de  $x(t)$  y de  $y(t)$  pueden ser cualquier número positivo. Supongamos, por ejemplo que para  $t = 0$  se tiene que  $y(0) < a/b$  y  $x(0) < c/d$ . Entonces  $x(t)$  es creciente e  $y(t)$  es decreciente. Este comportamiento continúa hasta un tiempo  $t_1$  en que  $x(t)$  alcanza la recta  $y = c/d$ . Como  $y(t_1) < a/b$  se tiene que  $x(t)$  continúa creciendo. En consecuencia,  $x(t) > c/d$  para  $t > t_1$ , y por lo tanto  $y(t)$  es creciente para  $t > t_1$ . Sigue pasando el tiempo, hasta un instante  $t_2$  en que  $y(t_2) = a/b$  y a partir de este momento  $y(t)$  es creciente, pero  $x(t)$  decrece hasta que  $x(t_3) = c/d$ . Continuando con el análisis se llega a que existe un tiempo  $t_5$  tal que  $x(t_5) = c/d = x(t_1)$ . También se puede demostrar que  $y(t_5) = y(t_1)$ . En realidad, existe un tiempo  $T$  entre  $t_4$  y  $t_5$  donde  $x(t)$  e  $y(t)$  toman sus valores iniciales. Las funciones  $y(t)$  y  $x(t)$  serán periódicas de período  $T$ .

**TEOREMA 4.3.1** *El valor promedio de  $x(t)$  es  $a/b$  y el de  $y(t)$  es  $c/d$ . Esto es, no importa cómo de grandes sean las poblaciones iniciales de las dos especies ni importa cómo sean las variaciones, el promedio en las poblaciones es siempre el mismo. Esta propiedad se puede considerar como **ley de conservación de la naturaleza***

**Demostración.** Como ocurre que  $(\ln x(t))' = x'(t)/x(t) = a - by(t)$  se tiene que

$$y(t) = \frac{1}{b}(a - (\ln x(t))').$$

El valor promedio de  $y(t)$  sobre el intervalo  $[0, T]$  es

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{1}{T} \frac{1}{b} \int_0^T (a - (\ln x(t))') dt = \frac{a}{b}. \quad \blacksquare$$

### 4.3.2. El problema de la pesca.

A continuación vamos a incluir los efectos de la pesca en el modelo inicial (4.2). La pesca reduce la población de los peces comestibles en una cantidad  $\epsilon x(t)$ , y la de los tiburones en

$\epsilon y(t)$ , donde la constante  $\epsilon$  representa a la intensidad de la pesca, que depende del número de barcos pesqueros y el número de redes en el agua. Ahora, el modelo adopta la forma

$$\begin{aligned}x'(t) &= ax(t) - bx(t)y(t) - \epsilon x(t) &= (a - \epsilon)x(t) - bx(t)y(t) \\y'(t) &= -cy(t) + dx(t)y(t) - \epsilon y(t) &= -(c + \epsilon)y(t) + dx(t)y(t)\end{aligned}$$

Este sistema es del mismo tipo (para  $a - \epsilon > 0$ ) que el (4.2). Los valores medios serán para este nuevo modelo,  $(c + \epsilon)/d$ , para los peces comestibles y  $(a - \epsilon)/b$ , para las presas.

Por consiguiente, **un nivel moderado de pesca ( $\epsilon < a$ ), en realidad incrementa en promedio la cantidad de peces comestibles y disminuye la de los tiburones. O dicho de otra forma, un nivel bajo de pesca favorece por tanto a los tiburones.** Este resultado se conoce como **principio de Volterra**. Con él se da una explicación a los datos de capturas de peces recogidos por *D'Ancona* y resuelve el problema planteado.

El principio de *Volterra* tiene aplicaciones interesantes para los tratamientos con insecticidas que destruyen tanto al insecto depredador como a su presa. Implica que la aplicación de insecticidas en realidad incrementará la población de aquellos insectos que son mantenidos bajo control por otros insectos depredadores.

Los insectos considerados usualmente como plagas son herbívoros (por ejemplo pulgones, orugas, gorgojos, escarabajos). Ellos tienen sus depredadores (por ejemplo las avispas). Un insecticida es una substancia que mata a todos los insectos. Después de usar insecticida la plaga aumenta y el número de depredadores disminuye. De esta manera la situación empeora (principio de *Volterra*). Cuando usamos DDT se acumula en altos niveles y causa más daño a los depredadores que a las presas (plagas). El tiempo de cambio de generaciones, es más rápido para las presas que para los depredadores. Las presas se adaptan más rápido a los insecticidas, y las siguientes generaciones son más resistentes que las anteriores. Finalmente tenemos un resultado adverso. Por esto, antes de usar insecticidas debemos saber cuáles son sus depredadores y como reaccionan a los medios químicos.

Una confirmación sorprendente de tal principio se encuentra en el caso del pulgón de los cítricos, el cual al ser introducido en 1868 accidentalmente en Estados Unidos proveniente de Australia, amenazaba con destruir la industria citrícola de aquel país. Posteriormente se introdujo la mariquita, su depredador natural en Australia. La mariquita redujo el número de pulgones a un nivel bajo. Cuando se descubrió que el DDT mataba a los pulgones fue aplicado por los fruticultores con la esperanza de reducir aún más su nivel. Sin embargo, y de acuerdo con el principio de *Volterra*, el resultado fue un incremento en el número de tales insectos.

El modelo de *Lotka-Volterra* no es perfecto. Es un paso en la dirección correcta, pero no representa de forma exacta al comportamiento de la naturaleza. Los puntos débiles del modelo son los siguientes:

- Las oscilaciones son inestables con respecto a las perturbaciones aleatorias. Debido a esto la trayectoria puede alejarse del punto  $(c/d, a/b)$  y finalmente pasar muy cerca del cero. Prácticamente esto significa la extinción de las especies.
- El modelo no es estructuralmente estable. Cambiando un poco las funciones de la derecha del sistema, podemos obtener imágenes topológicamente distintas. Por ejemplo, que todas las trayectorias se van al punto  $(c/d, a/b)$ , que existan trayectorias cerradas y las demás se acercan a ellas, etc.

- Finalmente, ningún experimento ha confirmado el modelo. Se han llevado a cabo muchos experimentos con dos especies que tienen la relación presa-depredador en un ambiente cerrado. Siempre la presa se extingue y después el depredador.

De todos modos, el modelo de *Lotka-Volterra* resulta útil por cuanto señala la tendencia en las interacciones presa-depredador a generar fluctuaciones de la población de presas seguidas por fluctuaciones de la población de depredadores (es decir, oscilaciones acopladas); y el mecanismo básico reside en el retraso en el tiempo inherente en la secuencia que va desde muchas presas a muchos depredadores, a pocas presas, a pocos depredadores, a muchas presas, etc.

Muchos ecólogos y biólogos se negaron a aceptar como exacto el modelo de *Volterra*. Hacían notar que en la mayoría de los sistemas depredador presa que se observaban, no ocurría el comportamiento oscilatorio predicho por el modelo de *Volterra*. Mas bien, conforme el tiempo transcurre, la mayoría de estos sistemas tienden a estados de equilibrio. La respuesta a tales argumentos es que el sistema de ecuaciones diferenciales inicial no debe ser interpretado como un modelo general de las interacciones presa-depredador. Esto se debe a que tanto los peces comestibles como los tiburones no compiten intensamente entre sí por los recursos disponibles. En la próxima sección analizaremos un modelo más completo donde tendremos en cuenta que tanto las presas como los depredadores compiten entre sí por los recursos disponibles.

Por último comentaremos que hay algunas interacciones presa-depredador en la naturaleza que no pueden ser modeladas por ningún sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. Tales casos ocurren cuando la presa dispone de un refugio que no es accesible a los depredadores. En tales circunstancias es imposible afirmar nada acerca del número futuro de presas y depredadores, ya que no puede predecirse cuantas presas abandonarán el refugio. Dicho de otro modo, tal proceso es **aleatorio**, más que **determinista**, y por lo tanto no puede ser modelado por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias.

### 4.3.3. Modelo presa-depredador modificado

En secciones anteriores hemos tenido la oportunidad de estudiar modelos del tipo presa-depredador. Una modificación de los mismos son los llamados modelos del tipo *Gause*, cuya dinámica viene determinada por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales autónomo,

$$\begin{cases} x'(t) = x f(x) - a g(x) y \\ y'(t) = b g(x) y - c y \end{cases}$$

donde  $x(t)$ ,  $y(t)$  representan a la cantidad de presas y depredadores, respectivamente, en el tiempo  $t > 0$ . En el sistema anterior,  $x f(x)$  se identifica con el crecimiento natural de las presas, mientras que  $g(x)$  es la función de consumo de los depredadores<sup>1</sup>.

Otra modificación viene dada por los modelos tipo *Leslie* o logísticos,

$$\begin{cases} x'(t) = x f(x) - a g(x) y \\ y'(t) = \beta y \left(1 - \frac{y}{K_1}\right) \end{cases}$$

---

<sup>1</sup>Basado en [?]

donde, como puede observarse, los depredadores evolucionan según un modelo logístico con una capacidad de carga que depende de las presas disponibles ( $K_1 = K(x)$ ). En concreto, en 1926 *Leslie* propuso la siguiente modificación al modelo de *Lotka-Volterra*

$$\begin{cases} x'(t) = F(x, y) = \alpha x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy \\ y'(t) = G(x, y) = \beta y \left(1 - \frac{y}{nx}\right) \end{cases} \quad (4.3)$$

donde la interacción presa-depredador  $g(x) = xy$  es lineal (función de *Holling* del tipo I). Los parámetros son todos positivos y tienen el siguiente significado biológico.

- $\alpha$ : es la tasa de crecimiento “per capita” de las presas
- $K$ : es la capacidad de carga del medio
- $a$ : es la tasa de consumo de los depredadores
- $\beta$ : es la tasa de crecimiento “per capita” de los depredadores
- $n$ : es la calidad de la cantidad de alimento que favorece el nacimiento de depredadores.

Los puntos de equilibrio del modelo (4.3) se obtienen al resolver el sistema no lineal,

$$\begin{cases} \alpha x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy = 0 \\ \beta y \left(1 - \frac{y}{nx}\right) = 0 \end{cases}$$

donde  $(0, 0)$  no es factible puesto que el sistema no está definido en  $x = 0$ . El resto de los puntos son:

$$P_1(K, 0), \quad P_2\left(\frac{K\alpha}{\alpha + Kna}, n\frac{K\alpha}{\alpha + Kna}\right)$$

Para clasificar estos puntos, tenemos que encontrar el jacobiano de las funciones  $F(x, y)$ ,  $G(x, y)$ ,

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \alpha - \frac{2\alpha x}{K} - ay & -ax \\ -\frac{\beta y^2}{nx^2} & \beta - \frac{2\beta y}{nx} \end{pmatrix}$$

y sustituir en los puntos de equilibrio,

$$J(K, 0) = \begin{pmatrix} -\alpha & -aK \\ 0 & \beta \end{pmatrix}$$

cuyos valores propios son  $\lambda_1 = -\alpha < 0$  y  $\lambda_2 = -\beta > 0$ . Es decir, el punto  $P_1$  es un punto de silla para cualquier conjunto de parámetros. La clasificación del segundo punto de equilibrio a través de este procedimiento no es posible debido a la dificultad de encontrar los valores propios de la matriz jacobiana. Se hace necesario utilizar otros procedimientos mucho más sofisticados (funciones de *Liapunov*) que quedan fuera del objetivo del curso.

## 4.4. Especies en competencia

En esta sección continuaremos con el razonamiento geométrico, utilizado en la sección anterior, para estudiar de forma cualitativa el comportamiento de un sistema de dos ecuaciones autónomas.

Consideremos el problema biológico de dos especies competidoras. Supongamos que tenemos dos especies semejantes que compiten por un suministro limitado de alimento. Por ejemplo, dos especies de peces en un estanque que no se devoran entre sí, pero que compiten por el alimento disponible. Sean  $x(t)$  e  $y(t)$  las poblaciones de las dos especies en el instante  $t$ . El estudio del crecimiento logístico sugiere que, en ausencia de la especie  $y$ , el desarrollo de la especie  $x$  está gobernado por una ecuación de la forma

$$\frac{dx(t)}{dt} = x'(t) = x(t)(a - bx(t)),$$

y que, en ausencia de la especie  $x$ , el desarrollo de la especie  $y$  está regido por una ecuación de la forma

$$\frac{dy(t)}{dt} = y(t)(c - dy(t)).$$

Sin embargo, cuando las dos especies están presentes, cada una cambiará el abastecimiento de alimento disponible para la otra. De hecho, reducen mutuamente las tasas de crecimiento y las poblaciones de saturación. La expresión más sencilla para la reducción de la rapidez de desarrollo de la especie  $x$ , debido a la presencia de la especie  $y$ , es reemplazar el factor de la rapidez de desarrollo  $a - bx(t)$  de la ecuación anterior por  $a - bx(t) - my(t)$  donde  $m$  es la medida del grado en que la especie  $y$  interfiere con la especie  $x$ . De modo semejante, en la segunda ecuación reemplazamos  $c - dy(t)$  por  $c - dy(t) - nx(t)$ . Así, tenemos el sistema de ecuaciones:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x'(t) = x(a - bx - my), & x(t_0) = x_0 \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t)(c - dy(t) - nx(t)), & y(t_0) = y_0. \end{cases} \quad (4.4)$$

Los valores reales de las constantes  $a, c, b, d, m, n$  dependen del problema biológico que estudiemos.

Para determinar los puntos de equilibrio, resolvemos

$$\begin{cases} 0 = x(t)(a - bx(t) - my(t)) \\ 0 = y(t)(c - dy(t) - nx(t)) \end{cases}.$$

Se ve fácilmente que las soluciones correspondientes a  $x(t) = 0$  o bien,  $y(t) = 0$  son  $x(t) = 0, y(t) = 0$ ;  $x(t) = 0, y(t) = c/d$ ;  $x(t) = a/b, y(t) = 0$ . Además, existe una solución constante correspondiente a la intersección de las rectas  $a - bx - my = 0$  y  $c - dy - nx = 0$  si estas rectas se cortan. No hay otras soluciones constantes del sistema anterior.

Geoméricamente, estas soluciones pueden representarse como puntos en el plano  $OXY$  al que le hemos dado el nombre de plano fase. Recordemos que su significado era el siguiente: En el plano, resulta muy útil imaginar una solución del sistema como un punto  $(x, y)$  que se mueve como una función del tiempo. En el instante  $t = 0$  las poblaciones iniciales de las

dos especies proporcionan un punto inicial  $(x_0, y_0)$  en el plano; entonces seguimos el movimiento del punto  $(x, y)$  que representa las poblaciones de las dos especies en el instante  $t$ , a medida que traza una curva en el plano. A estas curvas las hemos llamado órbitas o caminos del sistema. Como sabemos, podemos obtener información considerable acerca del comportamiento de las soluciones del sistema, sin resolver realmente el problema.

En la Figura 5.5, observamos que de la primera de las ecuaciones del sistema (4.4),  $x(t)$  crece o decrece a medida que  $a - bx - my > 0$  ó  $a - bx - my < 0$ . De modo semejante, de la segunda de las ecuaciones,  $y(t)$  crece o decrece a medida que  $c - dy - nx > 0$  ó  $c - dy - nx < 0$ .

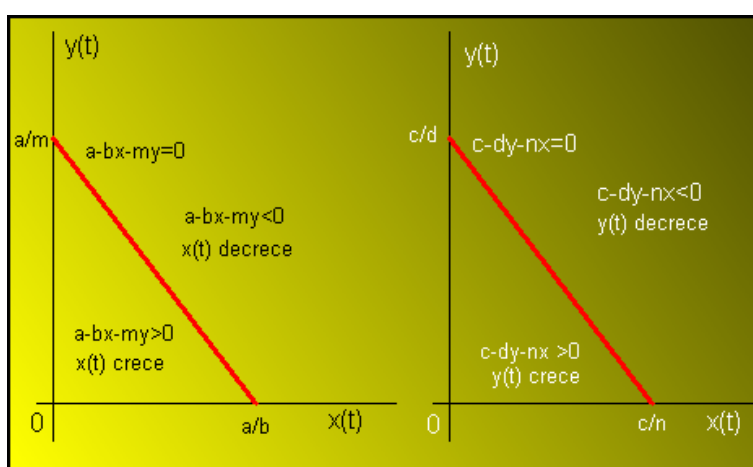


Figura 5.5

Con el fin de ver lo que le está ocurriendo a las dos poblaciones simultáneamente, debemos sobreponer los diagramas. Existen cuatro posibilidades, como se muestra en la Figura 5.6 y Figura 5.7, donde hemos destacado los puntos críticos.

A continuación vamos a estudiar con algo más de detalle los dos casos más interesantes.

Supondremos que cada una de las poblaciones iniciales  $x_0$  e  $y_0$  son diferentes de cero.

#### 4.4.1. Primer caso

Supongamos el caso correspondiente a la Figura 5.6 izquierda. Si las poblaciones iniciales están en la primera región, entonces tanto  $x$  como  $y$  crecerán, si el punto se mueve hacia la segunda región, entonces la especie  $y$  seguirá creciendo, pero la especie  $x$  empezará a decrecer.

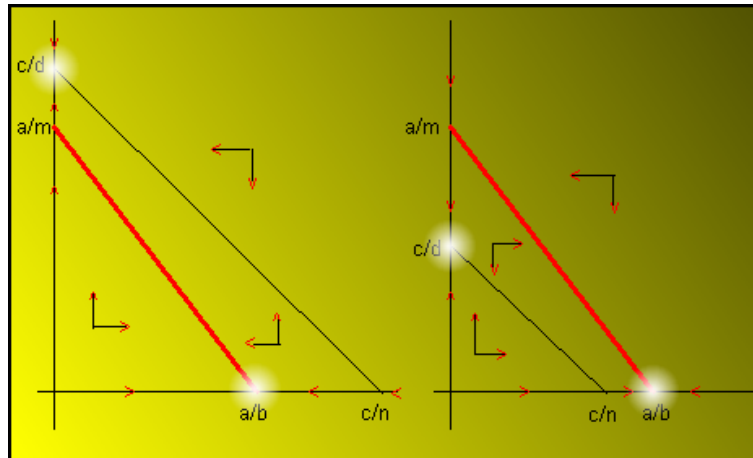


Figura 5.6. Primer y segundo caso.

De modo semejante, si el punto inicial está en la tercera región, entonces tanto  $x$  como  $y$  decrecerán; si el punto se mueve hacia la región segunda, entonces  $x$  seguirá decreciendo mientras que  $y$  ahora empieza a crecer. Esto sugiere que, para poblaciones que al principio están razonablemente próximas a  $(0, c/d)$  el punto  $(x, y)$  que representa a las poblaciones en el instante  $t$  se aproxima al punto crítico  $(0, c/d)$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Esto se muestra en la Figura 5.8 (izquierda), para varios estados iniciales diferentes. Esta situación corresponde a la extinción de la población  $x$ , con la población  $y$  alcanzando un estado de equilibrio de tamaño  $c/d$ .

Podríamos preguntarnos si el punto  $(0, a/b)$  es también un estado límite posible, puesto que, superficialmente, las poblaciones que empiezan cerca de este punto, parece que se aproximan a él cuando  $t \rightarrow \infty$ . La respuesta es negativa. En la primera región, el punto  $(x, y)$  se aleja del eje  $y$  mientras se mueve hacia arriba y, en la segunda región, aún cuando se mueve hacia el eje  $y$ , el punto  $(x, y)$  todavía se mueve hacia arriba.

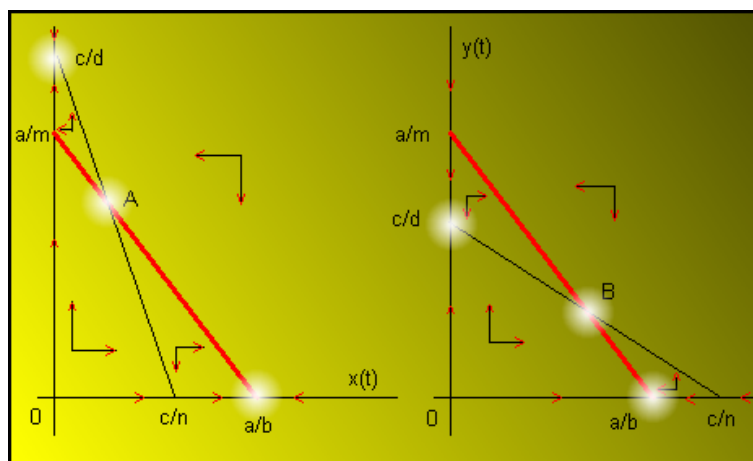


Figura 5.7. Tercer y cuarto caso.

Es más, notemos que  $(0, a/b)$  no es un punto crítico; es decir  $x = 0, y = a/b$  no es solución de las ecuaciones del sistema inicial. Los otros puntos críticos son el  $(0, 0)$  y el  $(a/b, 0)$ . Sin



embargo, una inspección de la Figura 5.6 (izquierda), se observa que una solución  $(x, y)$  que parte de valores diferentes de cero  $(x_0, y_0)$  no puede tender hacia cualquiera de estos puntos cuando  $t \rightarrow \infty$ .

#### 4.4.2. Segundo Caso

Consideremos el correspondiente a la Figura 5.7 (derecha). Un estudio de esta figura sugiere que el punto de las poblaciones  $(x, y)$  se moverá hacia la intersección de las dos rectas divisorias, a medida que  $t$  crece. Esto se muestra esquemáticamente en la Figura 5.8 (derecha), para varios estados iniciales diferentes. En este caso, ambas especies pueden coexistir con las poblaciones de equilibrio dadas por las coordenadas del punto crítico B.

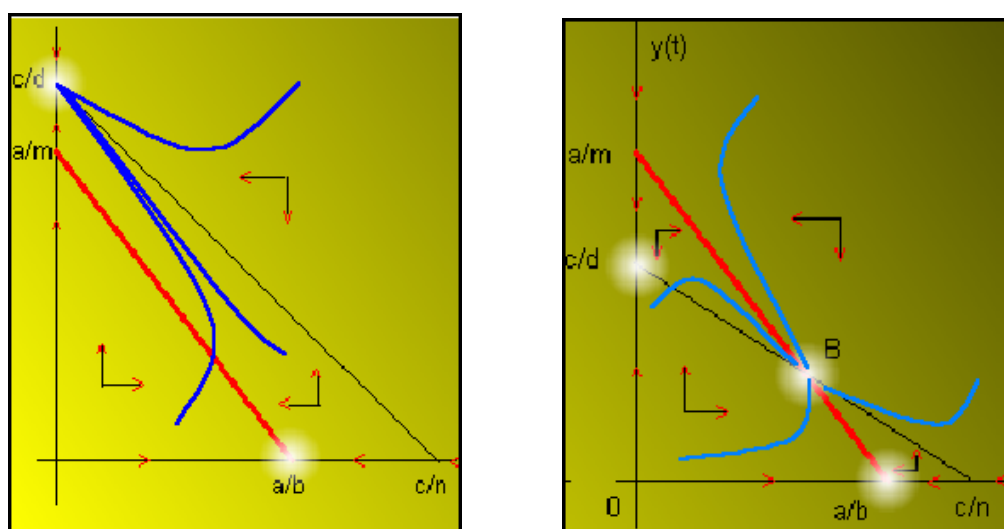


Figura 5.8

Veamos que también podemos llegar al mismo resultado aplicando el Teorema 3.5.4. En efecto, en primer lugar calculamos la matriz correspondiente a las primeras derivadas

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} a - 2bx - my & -mx \\ -ny & c - 2dy - nx \end{pmatrix}.$$

Supongamos que queremos clasificar el punto de equilibrio  $(0, c/d)$ . Calculamos

$$J(0, c/d) = \begin{pmatrix} \frac{ad - mc}{d} & 0 \\ -\frac{nc}{d} & -c \end{pmatrix},$$

cuyos valores propios son

$$\lambda_1 = \frac{ad - mc}{d}, \quad \lambda_2 = -c.$$

Según el Teorema 3.5.4

- Si  $ad - mc > 0$ , es decir  $a/m > c/d$ , entonces  $(0, c/d)$  es un punto de equilibrio inestable

- Si  $ad - mc < 0$ , es decir  $a/m < c/d$ , entonces  $(0, c/d)$  es un punto de equilibrio estable.

Para el resto de los puntos se procede de forma similar.

## EJEMPLO 4.1

- Al estudiar el modelo de especies en competencia siguiente:

$$\begin{cases} x'(t) = x(t)\left(5 - \frac{5}{8}x(t) - y(t)\right) \\ y'(t) = y(t)\left(5 - \frac{5}{8}y(t) - x(t)\right) \end{cases},$$

empezamos encontrando los puntos de equilibrio,

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = (0, 8), \quad P_3 = (8, 0), \quad P_4 = (40/13, 40/13).$$

En la Figura 5.9 (izquierda) se ha representado las cuatro rectas de pendiente nula  $x = 0$ ,  $y = 5 - 5x/8$ ,  $y = 0$ ,  $y = 8(5 - x)/5$  así como el estudio del crecimiento de cada una de las especies.

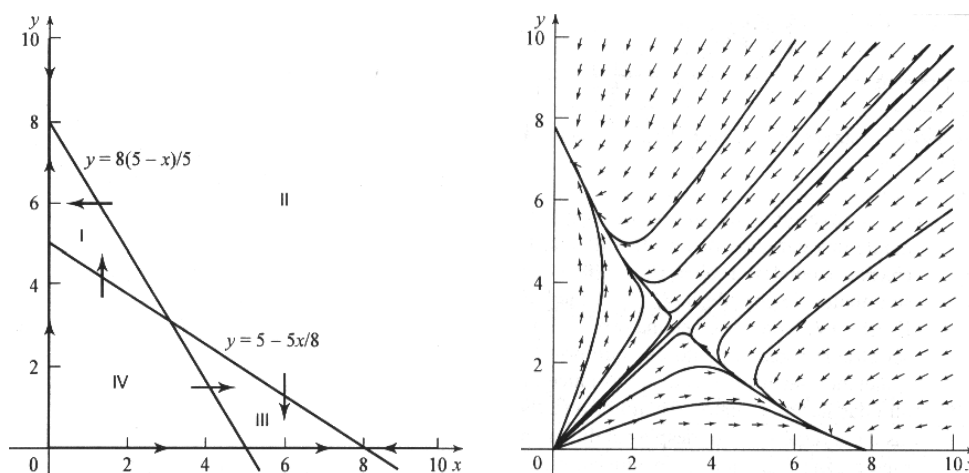


Figura 5.9. Curvas de pendiente nula y órbitas del modelo.

Si una órbita entra en la región I, no puede escapar y parece que es atraída por el punto  $(0, 8)$  cuando  $t$  aumenta. Lo mismo sucede en la región III con el punto  $(8, 0)$ . Las órbitas en la región II son desplazadas hacia el punto de equilibrio  $(40/13, 40/13)$  o cruzan una curva de pendiente nula en las regiones I o III. Una vez que entran a esas regiones, ya conocemos hacia donde se desplazan. Las órbitas de la IV región se alejan del punto de equilibrio  $(0, 0)$  o se dirigen hacia el punto de equilibrio  $(40/13, 40/13)$  o bien cruzan una curva de pendiente nula en las regiones I o III. De esta manera, el punto de equilibrio  $(0, 0)$  es un **nodo inestable**, los puntos  $(0, 8)$  y  $(8, 0)$  son **nodos estables** y el  $(40/13, 40/13)$  es un **punto de silla**.

En conclusión, si inicialmente la población  $x(t)$  es superior a la población  $y(t)$ , entonces esta población se extinguirá, y la población  $x(t)$  se estabiliza en 8. Por otro lado, si en el momento inicial  $y(t) > x(t)$ , entonces se extinguirá la primera de las poblaciones, mientras que la segunda  $y(t) \rightarrow 8$ .

Podemos contrastar este resultado si aplicamos el Teorema 3.5.4

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f(x, y)}{\partial x} & \frac{\partial f(x, y)}{\partial y} \\ \frac{\partial g(x, y)}{\partial x} & \frac{\partial g(x, y)}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5 - 5x/4 - y & -x \\ -y & 5 - 5y/4 - x \end{pmatrix}.$$

Para el primero de los puntos

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 5 & 0 \\ 0 & 5 \end{pmatrix},$$

sus valores propios correspondientes son  $\lambda = 5$ . En consecuencia, el punto  $(0, 0)$  es asintóticamente inestable.

Del mismo modo, para el punto  $(0, 8)$  tenemos

$$J(0, 8) = \begin{pmatrix} -3 & 0 \\ -8 & -5 \end{pmatrix},$$

que tiene por valores propios  $\lambda_1 = -5$  y  $\lambda_2 = -3$ . Entonces el punto  $(0, 8)$  es asintóticamente estable.

Finalmente, para  $(40/13, 40/13)$  la matriz que debemos estudiar es

$$\begin{pmatrix} -25/13 & -40/13 \\ -40/13 & -25/13 \end{pmatrix}.$$

Ahora, los valores propios son  $\lambda_1 = -5$  y  $\lambda_2 = -15/13$ , y el punto de equilibrio  $(40/13, 40/13)$  será inestable.

## 4.5. Modelo epidemiológico II

Supongamos que un pequeño grupo de personas, que tiene una enfermedad infecciosa, se introduce en una población más grande. El problema que planteamos es el de saber si, cuando aumenta el tiempo, desaparecerá la enfermedad o por el contrario se presentará una epidemia.

Supondremos también que la enfermedad otorga inmunidad permanente a cualquier individuo que se haya recuperado de ella, y además que su período de incubación es muy breve. Por lo tanto, un individuo que contrae una enfermedad se convierte rápidamente en agente de contagio.

Dividiremos a la población en tres clases de individuos:

- (a) **La clase infectiva**  $I$ , formada por todos aquellos individuos que están en condiciones de transmitir la enfermedad a otros.
- (b) **La clase susceptible**  $S$ , formada por los individuos que no son agentes de transmitir la infección pero que están en condiciones de padecerla y volverse infecciosos.

- (c) **La clase retirada**  $R$ , que la constituye los individuos que adquirieron la enfermedad y murieron, los que se han recuperado y son inmunes permanentemente, y los que fueron aislados hasta su recuperación y adquisición de inmunidad permanente.



Hieronimus Bosch (El Bosco), 1450-1516

Representaremos por  $S(t)$ ,  $I(t)$  y  $R(t)$  al número de individuos en las clases  $S$ ,  $I$  y  $R$  respectivamente, en el tiempo  $t$ . Para construir nuestro modelo, tendremos en cuenta las siguientes hipótesis:

- **Regla 1:** En el intervalo de tiempo considerado, la población permanece en un nivel fijo  $N$ . Ello significa, que no hacemos caso de los nacimientos, muertes por causas ajenas a la enfermedad considerada, inmigración y emigración.
- **Regla 2:** La rapidez de variación de la población susceptible es proporcional al producto del número de miembros de  $S(t)$  y de  $I(t)$ .
- **Regla 3:** Los individuos que se retiran de la clase infectiva  $I(t)$ , lo hacen según una tasa proporcional al tamaño de  $I(t)$ .

De estas hipótesis es inmediato deducir que  $S(t)$ ,  $I(t)$  y  $R(t)$  cumplen el siguiente problema de valores iniciales:

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -aSI & , \quad S(t_0) = S_0 \\ \frac{dI}{dt} = aSI - bI & , \quad I(t_0) = I_0 \\ \frac{dR}{dt} = bI & , \quad R(t_0) = R_0, \end{cases}$$

donde la constante de proporcionalidad  $a > 0$ , se conoce como **tasa de infección** y la constante de proporcionalidad  $b > 0$  se denomina **tasa de retiro**.

Una vez que se conocen los valores de  $S(t)$  e  $I(t)$ , es posible resolver  $R(t)$  ya que  $d(S + I + R)/dt = 0$ . De modo que  $S(t) + I(t) + R(t) = \text{constante} = N$ . Así que  $R(t) = N - S(t) - I(t)$ .

De esta manera consideramos únicamente el sistema de ecuaciones

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -aSI, & S(t_0) = S_0 \\ \frac{dI}{dt} = aSI - bI, & I(t_0) = I_0, \end{cases} \quad (4.5)$$

para las dos funciones desconocidas  $S(t)$  e  $I(t)$ .

Las órbitas de (4.5) son las curvas soluciones de la ecuación diferencial de primer orden

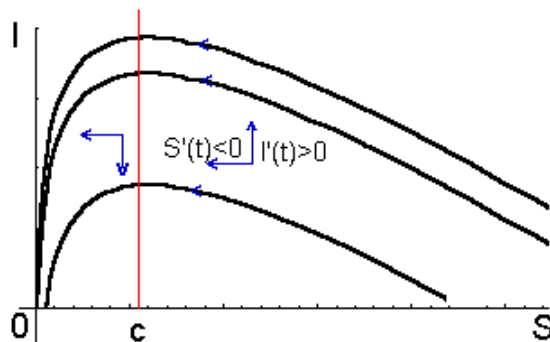
$$\frac{dI}{dS} = \frac{aSI - bI}{-aSI} = -1 + \frac{b}{aS}.$$

Integrando esta ecuación diferencial obtenemos

$$I(S) = I_0 + S_0 - S + c \ln \left| \frac{S}{S_0} \right|,$$

siendo  $c = b/a$ .

Para analizar el comportamiento de las curvas anteriores, estudiamos el signo de  $I'(S) = -1 + c/S$ . Esta cantidad es negativa para  $S > c$ , y positiva para  $S < c$ . Por tanto,  $I(S)$  es una función de  $S$  que es creciente para valores de  $S < c$  y decreciente para  $S > c$ .



**Figura 5.10.** Órbitas en el plano fase  $(S, I)$ .

Observemos además que  $I(0) = -\infty$  e  $I(S_0) = I_0 > 0$ . Por tanto, existe un único punto  $S_\infty$ , con  $0 < S_\infty < S_0$ , tal que  $I(S_\infty) = 0$  e  $I(S) > 0$  para  $S_\infty < S \leq S_0$ . El punto  $(S_\infty, 0)$  es un punto de equilibrio del sistema (4.5), ya que tanto  $dS/dt$  como  $dI/dt$  se anulan cuando  $I = 0$ . Así pues, las órbitas de (4.5) para  $t_0 \leq t < \infty$  tienen la forma que se indica en la Figura 5.10. Veamos ahora lo que ocurre con la enfermedad en una determinada población. Conforme  $t$  aumenta de  $t_0$  a  $\infty$ , el punto  $(S(t), I(t))$  se mueve a lo largo de la curva

$$I(S) = I_0 + S_0 - S + c \ln \left| \frac{S}{S_0} \right|, \quad (4.6)$$

y lo hace en la dirección en la que  $S$  es creciente, ya que  $S(t)$  decrece monótonamente en el tiempo. Por tanto, Si  $S_0$  es menor que  $c$ , entonces  $I(t)$  decrece monótonamente en el tiempo. Si  $S_0$  es mayor que  $c$ , entonces  $I(t)$  decrece monótonamente a cero y  $S(t)$  decrece

monótonamente a  $S_\infty$ .

En resumen, si se incluye un pequeño grupo de infecciosos  $I_0$  en un grupo susceptible  $S_0$ , con  $S_0 < c$ , entonces la enfermedad desaparecerá rápidamente. Por otro lado, si  $S_0$  es mayor que  $c$ , entonces  $I(t)$  crece mientras  $S(t)$  decrece hasta el valor de  $c$ , momento en que  $I(t)$  alcanza su valor máximo cuando  $S = c$ . Por otro lado,  $I(t)$  empieza a decrecer solamente cuando el número de susceptibles se encuentra por debajo del valor de umbral  $c$ . De estos resultados se pueden sacar las siguientes conclusiones.

- (a) Se presentará una epidemia sólo si el número de susceptibles en la población excede el valor de umbral  $c = b/a$ .
  
  
  
  
  
  
  
  
  
  
- (b) La propagación de la enfermedad no se detiene por falta de una población susceptible; finaliza solamente por falta de infecciosos. En particular, siempre escaparán de contraer la enfermedad algunos individuos.

La primera de las conclusiones corresponde a una observación general de que las epidemias tienden a desarrollarse más rápidamente si la densidad de los susceptibles es alta, debido, por ejemplo, a la sobrepoblación, y si la tasa de retiro es baja, debido por ejemplo a la ignorancia, aislamiento inadecuado o tratamiento médico insuficiente. Por otro lado, si las condiciones sociales permiten una densidad más baja de los susceptibles, entonces los brotes tienden a ser de alcance limitado. Lo mismo ocurre si las tasas de retiro son altas debido a un buen control y buena vigilancia de la salud pública.

Si el número  $S_0$  de susceptibles es inicialmente mayor que el valor de umbral  $c$ , aunque cercano a él, entonces es posible estimar el número de individuos que contraerán finalmente la enfermedad. En concreto, si  $S_0 - c$  es pequeño comparado con  $c$ , entonces el número de individuos que por fin contraerán la enfermedad es aproximadamente  $2(S_0 - c)$ . Este es el **Teorema del Umbral en Epidemiología**, el cual fue demostrado por primera vez en 1927 por los biólogos matemáticos *Kermack* y *McKendrick*.

**EJEMPLO 4.2**

- La Tabla 5.2 muestra los datos correspondientes a una plaga en Eyam, un pueblo de Inglaterra de 261 habitantes, desde el comienzo de la epidemia (18-6-1666) hasta llegar a su finalización (20-10-1666), en intervalos de tiempo de 15 días.

Tiempo	$R(t)$	$I(t)$	$S(t)$
0.0	0.0	7.0	254.0
0.5	11.5	14.5	235.0
1.0	38.0	22.0	201.0
1.5	78.5	29.0	153.5
2.0	120.0	20.0	121.0
2.5	145.0	8.0	108.0
3.0	156.0	8.0	108.0
3.5	167.5	4.0	89.5
4.0	178.0	0.0	83.0

En primer lugar ajustaremos la nube de puntos  $(S(t), I(t))$  a la solución de nuestro modelo (4.6)

$$I(S) = I_0 + S_0 - S + c \ln \left| \frac{S}{S_0} \right|.$$

Necesitamos tener una aproximación de  $c$ , sabiendo que  $N = 261$ ,  $S(0) = 254$ , para ello conocemos que cuando  $I \rightarrow 0$ , entonces  $S \rightarrow 83$ . Por tanto

$$0 = 261 - 83 + c \ln \left( \frac{83}{254} \right) \Rightarrow c \approx 159.$$

En la Figura 5.11 hemos representado la nube de puntos y la curva

$$I(S) = 261 - S + 159 \ln \left| \frac{S}{254} \right|,$$

que nos ofrece información sobre el número de personas infectadas en función del número de personas susceptibles de padecer la enfermedad.

