Apéndice G

Ecuaciones diferenciales (II)

En este anexo desarrollamos más la teoría de las ecuaciones diferenciales ordinarias: pasamos de una variable dependiente a varias: a sistemas de ecuaciones diferenciales.

1. El modelo Predador-Presa (o de Lotka-Volterra)

El primer sistema de ecuaciones diferenciales que modela un sistema biológico complejo es el de "Lotka-Volterra": se utiliza para describir la evolución de un entorno en el que dos especies conviven; una de ellas actúa como depredador y otra como presa (el ejemplo más habitual que se da es el de zorros y conejos).

Supongamos que x(t) denota la población de la especie "presa" en el momento t y que y(t) denota la población de la especie "predador". La ecuación diferencial de Lotka-Volterra que describe la evolución conjunta de las dos especies se basa en las siguientes suposiciones (simplistas, claro está):

- La población de presas crece, sin mirar la interacción con los predadores, en proporción a su tamaño, pues tiene alimento suficiente (pongamos, yerba). En realidad, las muertes están incluidas en este apartado, pues basta reducir el incremento para incluirlas.
- 2. Las presas, además, mueren como consecuencia de ser víctima de un depredador. Esto ocurre con una probabilidad constante.
- 3. La población de depredadores muere, en ausencia de interacción con las presas, en proporción a su tamaño.
- 4. Los predadores solo se multiplican en proporción a las presas que comen.

Estas cuatro reglas elementales (insistimos, muy simples), se trasladan a ecuaciones como se explica a continuación. Pese a lo elemental de la descripción, el modelo, como se verá presenta propiedades interesantes

Del punto 1 se deduce que existe una constante $\alpha > 0$ tal que

$$\dot{x}(t) = \alpha x(t) + \dots$$

donde los puntos denotan otra expresión que habrá que descubrir. Si solo se tuviera esta ecuación, habría un crecimiento de presas exponencial (la ecuación $\dot{x}(t) = \alpha x(t)$ tiene como solución $x(t) = Ke^{\alpha t}$, donde K es el valor inicial).

Del punto 3 se deduce que existe un número $\gamma > 0$ tal que

$$\dot{y}(t) = -\gamma y(t) + \dots$$

igual que antes para las presas. Esto hace que, de por sí, los depredadores decrezcan según una ley exponencial negativa.

Es fácil convencerse de que la probabilidad de que un depredador se encuentre con una presa en algún lugar del terreno es proporcional al producto del número de predadores y de presas. Pero como no todo encuentro mutuo termina en una caza, se modela la probabilidad de que un predador coma a una presa como una constante β por dicho producto: $\beta x(t)y(t)$ (con $\beta > 0$). Por otro lado, el hecho de que un depredador se alimente no garantiza que se reproduzca; haremos que esto ocurra con un factor δ . Así, los puntos suspensivos que hemos dejado arriba han de sustituirse por $-\beta x(t)y(t)$ (en la parte de las presas) y por $\delta x(t)y(t)$ (en la parte de los depredadores). Se obtiene el sistema de ecuaciones diferenciales de Lotka-Volterra:

(1)
$$\dot{x}(t) = \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) \\ \dot{y}(t) = -\gamma y(t) + \delta x(t)y(t)$$

2. Cómo se aplica Heun al sistema Predador-Presa

En lugar de tratar de implementar el algoritmo de Euler y luego el de Heun para un sistema de ecuaciones, describimos directamente el segundo (así que el primero queda incluido en él). Como ya se explicó, el algoritmo de Euler es casi siempre inadecuado.

En el momento en que aparece más de una variable, los cálculos se multiplican pero la filosofía es siempre la misma: discretizar la variable independiente e ir *paso a paso* sin precipitarse.

El Problema de Condición Inicial es:

$$\begin{cases} \dot{x} = 0.8x - 0.4xy & x(0) = 18\\ \dot{y} = -2y + 0.2xy & y(0) = 3 \end{cases}$$

(los valores iniciales en un sistema Predador-Presa siempre se conciben como densidades de población, no como números absolutos, pues si fuera esto llegaríamos a poblaciones de "medio zorro" o "doscientos conejos y cuarto").

La variable independiente es el tiempo, que denotamos con una t. Fijemos una discretización, por ejemplo h=0.25 y calculemos dos pasos (más sería demasiado pesado).

La única diferencia con el caso de una variable es que, en cada paso, hay que hacer tantos cálculos como variables dependientes. Dos para este ejemplo.

La función que da la derivada de x con respecto a t es f(t,x,y) = 0.8x - 0.4xy. Para la variable y, la función correspondiente es g(t,x,y) = -2y + 0.2xy. Obsérvese — esto es importante— que tanto f como g podrían depender de t, aunque en este caso no ocurra así.

- 1. **Primer paso,** $t_0 = 0$. Tenemos que $\tilde{x}_0 = x(0) = 18$ y que $\tilde{y}_0 = y(0) = 3$.
 - a) La pendiente de Euler de la x en el punto inicial es:

$$m_{e.x} = f(t_0, \tilde{x}_0, \tilde{y}_0) = -7.2.$$

b) La pendiente de Euler de la y en el punto inicial es:

$$m_{e,y} = g(t_0, \tilde{x}_0, \tilde{y}_0) = 4.8.$$

c) Calculamos la predicción que daría el algoritmo de Euler para la x:

$$x_e = \tilde{x}_0 + h \cdot m_{e,x} = 18 + 0.25 \cdot (-7.2) = 16.2.$$

d) Calculamos la predicción que daría el algoritmo de Euler para la y:

$$y_e = \tilde{y}_0 + h \cdot m_{e,y} = 3 + 0.25 \cdot 4.8 = 4.2.$$

e) Calculamos la pendiente de la x en el punto final:

$$m_{f,x} = f(t_0, \tilde{x}_e, \tilde{y}_e) = -14.256.$$

f) Calculamos la pendiente de la y en el punto final:

$$m_{f,y} = g(t_0, \tilde{x}_e, \tilde{y}_e) = 5.208.$$

g) Las pendientes medias son, por tanto:

$$m_x = (-7.2 - 14.256)/2 = -10.728,$$

 $m_y = (4.8 + 5.208)/2 = 5.004.$

h) Así que, por fin:

$$x_1 = x_0 + h \cdot m_x = 15.318$$

 $y_1 = y_0 + h \cdot m_y = 4.251.$

- 2. **Segundo paso,** $t_1 = 0.25$. Tenemos que $\tilde{x}_1 = 15.318$ y que $\tilde{y}_1 = 4.251$.
 - a) Pendientes de Euler (las dos):

$$m_{e,x} = f(t_1, x_1, y_1) = -13.79233$$

 $m_{e,y} = g(t_1, x_1, y_1) = 4.5214.$

b) Predicciones de Euler:

$$x_e = x_1 + h \cdot m_{e,x} = 11.87$$

 $y_e = y_1 + h \cdot m_{e,y} = 5.381.$

c) Pendientes en el punto final:

$$m_{f,x} = f(t_1, x_e, y_e) = -16.055$$

 $m_{f,y} = g(t_1, x_e, y_e) = 2.013$.

d) Pendientes medias:

$$m_x = (m_{e,x} + m_{f,x})/2 = -14.923$$

 $m_y = (m_{e,y} + m_{f,y})/2 = 3.267.$

e) Valores de \tilde{x}_2, \tilde{y}_2 :

$$\tilde{x}_2 = \tilde{x}_1 + h \cdot m_x = 11.587$$

 $\tilde{y}_2 = \tilde{y}_1 + h\dot{m}_y = 5.068.$

Los valores exactos son x(0.5) = 11.7 e y(0.5) = 5.131. Se aprecia una muy buena aproximación para lo grande que es el paso (0.25).

Pero lo más claro es lo laborioso del cálculo. Hoy día estas cuentas se realizan por ordenador. Durante el programa Apollo, la mayoría de estas operaciones se llevaban a cabo a mano. Quienes lo hacían son los héroes no reconocidos de la Carrera Espacial (aunque ya se ha hecho alguna película al respecto).

3. Representación de una solución

En la Figura 1, se ha representado un ejemplo de solución (usando el algoritmo de Heun) del sistema de Lotka-Volterra de la sección anterior. Obsérvese (esto es quizás lo más importante de este sistema) que ambas poblaciones tienen un comportamiento creciente y decreciente con un desfase entre ellas.

Con algo de esfuerzo se puede verificar que los puntos críticos de la función x(t) se alcanzan cuando la función y(t) vale γ/δ y que los puntos críticos de y(t) se alcanzan cuando la función x(t) vale α/β (¿cómo se puede comprobar esto? es fácil pero requiere una explicación).

Sin embargo, se sabe (desde el punto de vista teórico) que el sistema de Lotka-Volterra *es periódico*. Las soluciones que se han dibujado no lo son (si uno calculara las soluciones para tiempos mucho más largos, vería cómo las funciones se vuelven cada vez más exageradamente "puntiagudas").

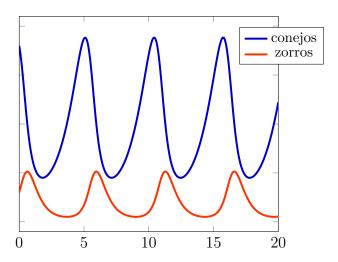


FIGURA 1. Ejemplo de sistema predador-presa. En este sistemas se supone siempre que los valores son "densidades de población".