Las matemáticas de la vida

Modelos numéricos para la biología y la ecología

Rafael Lahoz-Beltra

El mundo es matemático

Las matemáticas de la vida

Modelos numéricos para la biología y la ecología

El paisaje de la vida se nos aparece como un fértil caos de formas en movimiento; fascinante pero tumultuoso. Sin embargo, si nos ponemos las gafas matemáticas, el caos pasa a convertirse en orden para, de nuevo, volver al caos de la mano del cambio climático y la ecología. En este libro el lector encontrará los conceptos clave de la biología matemática, así como numerosos ejemplos y sorprendentes aplicaciones seleccionados del mundo real.

© 2010, Rafael Lahoz-Beltra por el texto
© 2011, RBA Coleccionables, S.A.

Realización: EDITEC
Diseño cubierta: Llorenç Martí
Diseño interior: Babel, disseny i maquetació, S.L.
Fotografías: Getty Images, Age Fotostock

Reservados todos los derechos. Ninguna parte de esta publicación puede ser reproducida, almacenada o transmitida por ningún medio sin permiso del editor.

ISBN: 978-84-473-6970-6
Depósito legal: NA-1672-2011

Impreso y encuadernado en Rodesa, Villatuerta (Navarra)

Impreso en España - *Printed in Spain*

Sumario

Prefacio 9

Capítulo 1. La biología matemática, una perspectiva histórica 11
El nacimiento de la biología matemática 11
La teoría de la evolución 14
El desarrollo matemático de la teoría de la evolución 15
El ordenador en el estudio matemático de la vida 16
Las aportaciones de Alan Turing 17
Los albores de la biología de sistemas 23
La década de 1970, la década del cambio 26
La biología matemática moderna 27
El modelo matemático en biología 30
El ordenador, un tubo de ensayo 32
El software de computación simbólica 33
Algunos ejemplos de matemáticas aplicadas a la biología 36
Gestionando poblaciones de ciervos, ardillas y otros animales del bosque: la matriz de Leslie 36
Los autómatas celulares 39
El modelo predador-presa con autómatas celulares 42
Teoría de conjuntos en un modelo matemático del sistema inmune 44

Capítulo 2. La vida, un fenómeno cambiante 47
Extrayendo el regalo «y» del huevo de Pascua 49
La ecuación diferencial de *Parque Jurásico* 51
Ecuaciones diferenciales en biotecnología 53
Malthus, Verhulst y el crecimiento de la población 54
El estudio matemático del cáncer: tumores en el ordenador 58
Sida, gripe A y otras epidemias tratables matemáticamente 62
El número *e* y la colonia de bacterias de *Escherichia coli* 64

Capítulo 3. El microbiólogo que sucumbió al caos 67
La ecuación diferencial $y' = ry$ y sus restricciones 67
Cuatro experimentos a modo de ejemplo 70

Estudiando, salto a salto, el comportamiento de la naturaleza 73
¿Es la naturaleza fractal? 78
Los conjuntos de Julia y Mandelbrot 81
El «juego del caos» de Barnsley 83

Capítulo 4. Jugando al sudoku con la vida 85
Tablas, sudokus y matrices 85
Operaciones con matrices 89
Suma 89
Resta 90
Multiplicación 91
Aplicación del producto de una matriz por un vector 93
Obtención de la traspuesta de una matriz 95
Determinantes 95
El determinante de una matriz cuadrada 3×3 97
¿Cómo dividir matrices? La inversa de una matriz y sus aplicaciones en biología 99
Matrices y guisantes: las leyes de Mendel 101
¿Es la herencia independiente? 105
Matrices de Markov, ADN y bioinformática 107

Capítulo 5. Magnitudes orientadas. Vectores en biomecánica, circuitos neuronales y sistemas de ecuaciones 109
Vectores y matrices 109
Sumando vectores: contracción muscular y locomoción de los animales 112
Multiplicando vectores y su aplicación en los circuitos neuronales 115
El aprendizaje, el caso de la captación del sonido 117
El producto vectorial o exterior 120
Un modelo de la memoria animal y humana 121
Resolviendo sistemas de ecuaciones. Pero ¿qué fue de los insectos? 124
¿Tiene solución un sistema de ecuaciones? 126
¿Cuántos insectos jóvenes y adultos hay? La regla de Cramer 127

Capítulo 6. Ecología y matemáticas, una pareja de conveniencia 131
Construcción de modelos 132
El modelo de Volterra-Lotka: lobos y conejos 134

Modelos matemáticos del clima. Pero ¿hay un cambio climático? 139
¿Y si modificamos la atmósfera? Gaia y el planeta de las margaritas 146

Anexo. La magia de lo complejo 151

Bibliografía 155

Índice analítico 157

Prefacio

La vida es uno de los fenómenos más bellos y complejos que existen en nuestro planeta. Desde principios del siglo xx la biología, disciplina cuyo objeto de estudio es precisamente la vida en todas sus manifestaciones, se ha convertido en la cenicienta de otras disciplinas científicas. Los físicos primero, y más tarde los matemáticos, descubrieron en la biología toda una serie de fenómenos novedosos susceptibles de ser tratados y descritos en el lenguaje de las matemáticas. Científicos como Rashevsky, Von Bertalanffy y Turing iniciaron este fructífero noviazgo entre las ciencias de la vida y el formalismo matemático. Los ordenadores consolidaron el estudio cuantitativo de los problemas biológicos, y nació así una nueva disciplina, la biología matemática o biomatemática. Ya sea a través del estudio teórico de sistemas dinámicos —tales como el cerebro, las hormigas o los ecosistemas— o de la investigación sobre cuestiones de índole práctica —como el cáncer o epidemias como el sida o la gripe A—, la biología matemática ha contribuido, y sigue haciéndolo, al avance de la biología.

En la actualidad son numerosos los problemas de biología y biomedicina que se benefician del análisis matemático. Por ejemplo, la proliferación de células cancerosas en cierta clase de tumores se ajusta a la ley de crecimiento de Gompertz. En muchos procesos de la industria biotecnológica la monitorización de los biorreactores requiere de ecuaciones diferenciales. Incluso problemas de actualidad como la posibilidad de un cambio climático en la Tierra pueden ser razonados con la ayuda de modelos matemáticos, como el modelo climático de Lorenz.

El presente libro ofrece una visión panorámica de los diferentes aspectos tratados por la biomatemática. El primer capítulo presenta los principales hitos y antecedentes históricos de esta disciplina. El segundo capítulo describe la capacidad que han tenido las matemáticas para capturar, a través de las llamadas ecuaciones diferenciales, la esencia dinámica de los fenómenos vitales; es decir, aquellos fenómenos que hacen posible el mantenimiento y la perpetuación de la vida. Desde los problemas demográficos que ya tratara Malthus en 1798 hasta la técnica propuesta en la década de 1950 por Libby para la datación de un fósil a partir del C-14, son innumerables los beneficios que la humanidad le debe a esta clase de ecuaciones.

Pero no sólo eso: las matemáticas no han sido capaces de resistirse a la tentación de adentrarse en ese fenómeno tan extraño como apasionante que es el caos. El caos, tema abordado en el tercer capítulo, está en todas partes, ya se trate del

crecimiento de una población, el comportamiento de los índices bursátiles o el electroencefalograma humano. Este capítulo también ofrece una aproximación a otra cuestión relacionada con el caos, los fractales, a través de su presencia en la naturaleza —ya sea en la estructura de un cristal de hielo o en el sistema de ramificación de una planta— y su representación gráfica mediante el ordenador. El estudio del caos y los fractales conlleva la introducción de los números complejos, sin cuya comprensión es imposible acercarse, siquiera en sus aspectos más lúdicos y ornamentales, al mundo fractal.

El cuarto capítulo muestra cómo la biología matemática se sustenta en gran parte en el uso de tablas o matrices, y se centra, por lo tanto, en las operaciones con matrices. El capítulo concluye con el estudio por medio de matrices de las leyes de Mendel, lo que permite familiarizarse con uno de los conceptos cuantitativos más importantes en biología: el diseño experimental. El quinto capítulo analiza una clase de objeto matemático especialmente útil por sus aplicaciones: los vectores, y se describe su utilidad en los casos de la biomecánica, el modelado de circuitos neuronales y la resolución de sistemas de ecuaciones lineales.

La relación entre las matemáticas y la ecología pondrá fin a este singular viaje. Hoy en día, cualquier proyecto de conservación y gestión medioambiental no puede olvidar el aparato formal de las matemáticas. Una vez definido el concepto de ecosistema, el sexto capítulo nos introduce en los modelos BIDE, una clase de modelos ecológicos que, basados en el uso de matrices, son de gran utilidad en el estudio y la conservación de las poblaciones, y se hace especial énfasis en uno de los modelos más emblemáticos en biología matemática, el modelo predador-presa de Volterra-Lotka. La siguiente cuestión abordada suscita una gran polémica en la actualidad: ¿estamos ante un futuro cambio climático? Veremos cómo el cambio climático es un problema de «naturaleza matemática», por lo que una posible respuesta a tal pregunta requiere un conocimiento suficiente de los modelos climáticos y de todo el instrumental matemático que éstos precisan. El libro concluye con el análisis de Daisyworld, un modelo matemático que, inspirado en la hipótesis de Gaia formulada en la década de 1980 por Lovelock, supone un reto al darwinismo y a la visión clásica que de la vida tiene la biología.

Capítulo 1

La biología matemática, una perspectiva histórica

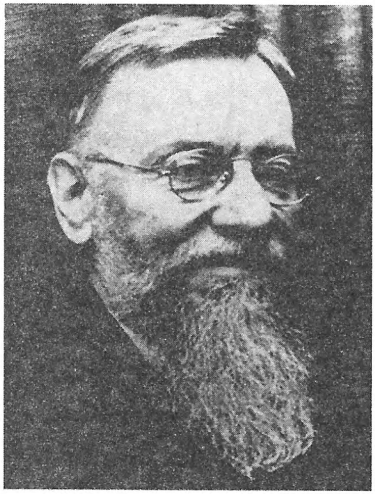
A principios del siglo xx Rusia era un hervidero en el que distintos acontecimientos hacían presagiar un incierto futuro. Una profunda crisis económica y el descontento popular tras varios conflictos militares —la guerra de 1904-1905 contra Japón y la intervención a partir de 1914 en la Primera Guerra Mundial frente a Alemania— condujeron en octubre de 1917 a la revolución bolchevique. Ésta fue la causa de que el físico teórico de origen ucraniano Nicolas Rashevsky, hoy considerado el fundador de la biología matemática o biomatemática, abandonara el país junto a su esposa, la condesa Emilia. Tras recorrer diversos países, el matrimonio se instaló en 1924 en Estados Unidos.

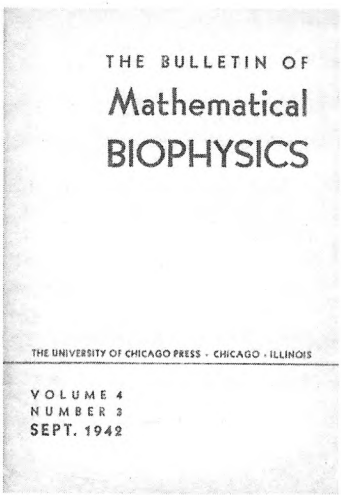
El nacimiento de la biología matemática

Una vez en tierras americanas, Rashevsky fue contratado por los laboratorios de investigación Westinghouse, dedicándose al estudio del proceso conocido como división celular. De este modo, el fenómeno de la multiplicación celular era por vez primera estudiado desde el punto de vista de la física y la matemática, lo que por aquel entonces resultaba tremendamente novedoso.

En 1934 Nicolas Rashevsky se trasladó a la Universidad de Chicago en calidad de profesor ayudante, siendo su destino el Departamento de Fisiología. Poco tiempo después verían la luz dos de las principales contribuciones de este investigador. Por un lado, la publicación en 1938 del primer texto científico sobre biomatemática, el célebre *Matemática biofísica: fundamentos físico-matemáticos de la biología*, y de otro, la creación en 1939 de la primera revista científica de publicación periódica sobre investigación en biología matemática, cuyo título original fue *The Bulletin of Mathematical Biology*.

Sin embargo, todavía quedaba un largo camino, no exento de dificultades, para que la biología matemática adquiriese por derecho propio el rango de disciplina del que hoy disfruta.





Nicolas Rashevsky (1899-1972) fundó la Sociedad de Biología Matemática y en 1939 editó la primera revista centrada en esta disciplina. La publicación se denominó inicialmente The Bulletin of Mathematical Biophysics, *para más tarde pasar a llamarse* The Bulletin of Mathematical Biology.

Posteriormente Rashevsky desarrolló un trabajo más bien teórico y aplicó la teoría de conjuntos y la lógica proposicional a la investigación sobre los sistemas biológicos. Entre sus preocupaciones figuraba el estudio de las sociedades humanas y el modo en el que los seres vivos parecen organizarse o, si se prefiere, responder a una cierta jerarquía; una cuestión que hoy resulta obvia (considérese, por ejemplo, la sucesión moléculas → células → tejidos → órganos → sistemas → individuo → población). Rashevsky introdujo la teoría de las relaciones biológicas, la biología relacional, y lo que bautizó con el nombre de «conjuntos organísmicos». Todas estas aportaciones pasaron inadvertidas en su día —y posiblemente hasta bien recientemente— para la mayor parte de los científicos de la vida, más interesados en el trabajo de campo y de laboratorio. El verdadero alcance y utilidad de todo el aparato teórico construido pacientemente por Rashevsky sólo se puso de manifiesto con el surgimiento de la llamada biología de los sistemas complejos, cuyo desarrollo, a su vez, no habría sido posible sin la popularización y difusión de la que hoy goza de ser una de las invenciones más importantes del siglo XX, el ordenador.

Tal vez sea la influencia de la física en la biología una de las características más importantes de esta primera época de la biología matemática, a la que nos referiremos de ahora en adelante como etapa fundacional de la biomatemática. Y ello no es de extrañar si tenemos en cuenta que allá por 1921 Rashevsky fue profesor de teoría de la relatividad en Praga. De una forma similar a como Einstein

dedicó sus últimos años a lo que él llamó «teoría unificada», Rashevsky intentó en la década de 1960 formular su propia teoría unificada sobre la biología. Se trató de un sueño formular mediante axiomas y expresar matemáticamente aquellos principios biológicos que gobiernan ese fenómeno apasionante y complejo que es la vida, sea cual sea la forma en la que ésta se manifieste, ya se trate de plantas, animales o microorganismos.

Al igual que otros físicos contemporáneos, como Schrödinger, Rashevsky también se preguntó ¿qué es la vida? Sin embargo, aquel ruso soñador fue sorprendido por un ataque al corazón en 1972. Con su muerte, y pese a todos los años transcurridos desde entonces, los científicos siguen actualmente sin hallar una respuesta satisfactoria a esta pregunta.

Billete austriaco ilustrado con la efigie de Erwin Schrödinger (1887-1961), Premio Nobel de Física en 1933 y autor de la obra ¿Qué es la vida?, *texto publicado en 1944 que tendría una gran influencia en el desarrollo de la biología.*

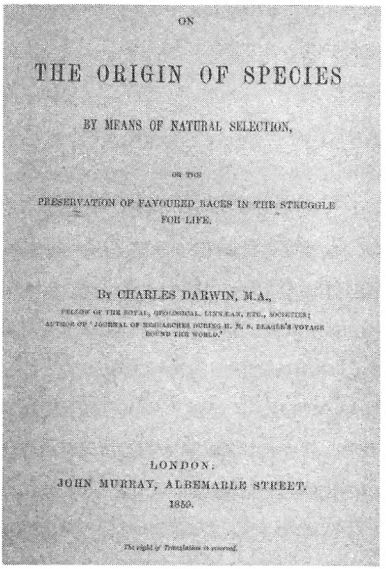
En contraste con el enfoque teórico de la biología matemática, del que fue pionero Rashevsky, otros científicos exploraron una vertiente de las matemáticas más aplicada a la biología. Tal fue el caso del austriaco Karl Ludwig von Bertalanffy, quien nació en 1901 y estudió en las universidades de Innsbruck y Viena, aunque ejerció su carrera en otros centros, desde la Universidad de Londres hasta diversas facultades canadienses, para concluir sus días en la Universidad Estatal de Nueva York. Curiosamente, falleció repentinamente por causas parecidas y en el mismo año, 1972, que su colega Rashevsky. Aunque su principal contribución fue la teoría general de sistemas, que será comentada más adelante, a Von Bertalanffy también se deben otras aportaciones de cierto relieve en biología matemática. Así,

en 1938, introdujo su célebre ecuación del crecimiento, que actualmente se aplica en las piscifactorías, al relacionar el tamaño $L(t)$ de un pez con su edad t (siendo L_K el tamaño máximo, L_0 el tamaño inicial y k la constante de crecimiento):

$$L(t) = L_K - (L_K - L_0)\, e^{-kt}.$$

La teoría de la evolución

Uno de los tópicos más importantes de la biología es el de evolución, concepto al que la biología matemática prestó desde sus orígenes en la década de 1930 una justa y merecida atención. La evolución es, en un sentido general, los cambios fisiológicos, entre otros, que las especies experimentan a lo largo del tiempo. A lo largo de millones de años, y como resultado de estos cambios y también de las transformaciones del medio ambiente, unas especies sobrevivirán y otras se extinguirán. Desde hace años se sabe que existen varias causas —concretamente, los mecanismos biológicos— que provocan que los seres vivos cambien. De todos los propuestos hasta la fecha, el de mayor éxito es la teoría de la selección natural de Charles Darwin, desarrollada en 1859, en plena época victoriana, en su conocida obra *El origen de las especies*.



ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.

By CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNEAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE ROUND THE WORLD.'

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

The right of Translation is reserved.

Charles Darwin fotografiado a los 51 años, poco después de la publicación de su revolucionario texto El origen de las especies.

De acuerdo con Darwin, los seres vivos, ya sean plantas, animales o microorganismos, representan posibles soluciones a un problema común: su adaptación al medio ambiente. Éste puede abarcar distintos entornos, desde una cierta región del océano o un lago hasta el medio aéreo o el terrestre. Pero incluso hay una gran variabilidad dentro de un cierto entorno, ya que la jungla, un robledal o el desierto son muy diferentes. Según Darwin, cuanto mejor sea la «solución» que representa un ser vivo, concretamente su especie, mejor estará adaptado a su ambiente, siendo por tanto mayor su adaptabilidad o, como se conoce en lengua inglesa, *fitness*. A mayor adaptabilidad, los individuos de esa especie gozarán de una mayor probabilidad de supervivencia y, en consecuencia, de mayores opciones para alcanzar la edad reproductora. La reproducción es, desde la perspectiva darwiniana, un premio. Si un organismo logra reproducirse, entonces la solución que el sujeto representa, concretamente sus genes, pasarán a la siguiente generación.

Pero ¿cómo buscan los seres vivos nuevas soluciones en un ambiente que representa un desafío para su supervivencia? La respuesta se halla en la genética; es decir, en mecanismos —como por ejemplo las mutaciones— que alteran de un modo fortuito el significado de los genes. Dentro de ciertos límites, cuanto más cambien los genes, mejor será para la especie. De esta forma, sus individuos disfrutarán de una mayor gama o riqueza de posibles soluciones frente a futuros cambios del ambiente. Por consiguiente, de acuerdo con Darwin, el ambiente «seleccionará» a las especies más idóneas para ese ambiente.

El desarrollo matemático de la teoría de la evolución

En la segunda mitad del siglo XIX, tras la publicación de la obra de Darwin, nació en Reino Unido lo que se conoce como «escuela biométrica inglesa», y con personajes de la talla de Francis Galton y Karl Pearson se inició la aplicación de los métodos estadísticos en biología. Años más tarde, en 1930, Ronald A. Fisher, uno de los investigadores que más ha contribuido al desarrollo de la biomatemática y la bioestadística, publicó el «teorema fundamental de la selección natural», el cual explica en lenguaje matemático la teoría de la evolución por selección natural propuesta por Darwin.

Según Fisher, bajo determinadas condiciones, en un determinado tiempo t, el ritmo o la velocidad a la que aumenta la adaptabilidad promedio de una determinada especie es igual a la gama o riqueza de «posibles valores en los genes». Sustituyamos el aumento de adaptabilidad promedio por $\Delta\overline{W}$, la adaptabilidad promedio por $\overline{W}$ y la

gama o riqueza de los posibles valores en los genes por lo que los estadísticos llaman variabilidad o varianza genética σ_W^2. Por consiguiente, en biología matemática el teorema anterior es comúnmente expresado como

$$\Delta\overline{W} = \frac{\sigma_W^2}{\overline{W}},$$

resumiendo en una sola «fórmula» y de modo preciso la idea anteriormente enunciada.

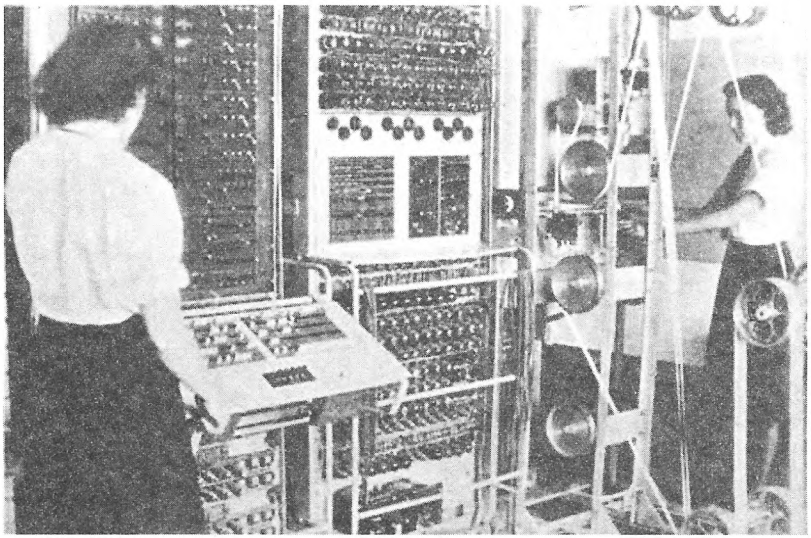
El teorema desarrollado por Fisher es un buen ejemplo de la importancia que la matemática posee en el desarrollo y el avance posterior de la biología. Fue, por tanto, a partir de la década de 1930 cuando los problemas biológicos comenzaron a ser expresados con un lenguaje matemático. Desde entonces, la tendencia a desarrollar trabajos cuantitativos en biología ha sido imparable. Otro acontecimiento importante para la biología matemática fue la propuesta formulada por Alfred J. Lotka en 1925, y por Vito Volterra al año siguiente, del modelo comúnmente conocido como predador-presa de Volterra-Lotka. Se trata de uno de los modelos matemáticos más emblemáticos en esta disciplina, y uno de los más populares en ecología, que será explicado en detalle en el capítulo 6.

El ordenador en el estudio matemático de la vida

Concluida la Segunda Guerra Mundial, y como consecuencia de tan trascendental contienda, aparecieron en Gran Bretaña y Estados Unidos los primeros ordenadores. Los dos países, que fueran aliados, compitieron entonces por ser los primeros en construir un ordenador. Curiosamente, no fueron las aplicaciones científicas y comerciales las que impulsaron esta competencia, sino las necesidades militares. El enemigo que había que combatir era la Unión Soviética, surgiendo un nuevo escenario geopolítico a lo largo del periodo histórico conocido como «guerra fría». Esta nueva situación afectó también al trabajo de los científicos en todo el mundo.

Aunque 1946 ha sido considerado por los historiadores de la ciencia como el año en el que nació en Estados Unidos el primer ordenador, el popular ENIAC (siglas de Electronic Numerical Integrator And Computer), hoy se sabe que fue Colossus, construido en Gran Bretaña en 1944, el pionero de los ordenadores actuales.

En 1950 Alan Turing, uno de los científicos británicos más prolíficos del siglo XX, construyó en el Laboratorio Nacional de Física el ACE (Automatic Com-



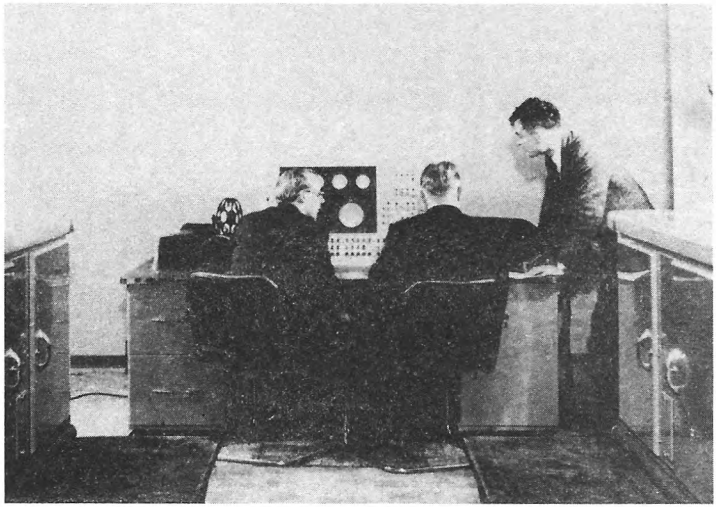
Colossus, el primer ordenador de la historia, construido en Reino Unido en 1944.

puting Engine). Se trataba de un ordenador con una capacidad de almacenamiento muy similar a la de los primeros ordenadores Macintosh de la década de 1980. El ordenador de Turing fue el competidor británico del norteamericano EDVAC (Electronic Discrete Variable Automatic Computer), una máquina emparentada con el ENIAC y en cuya creación participó otro genio de esta época, John von Neumann.

A su vez, los británicos, con el fin de «derrotar» a su rival EDVAC, crearon el EDSAC (Electronic Delay Storage Automatic Calculator), otro ordenador de características muy similares. Sin embargo, para esas fechas nació en Estados Unidos el UNIVAC (UNIVersal Automatic Computer), descendiente directo del ENIAC y el EDVAC, siendo su empresa constructora —Remington Road— la primera en ofrecer al mundo ordenadores comerciales.

Las aportaciones de Alan Turing

En 1948 la Universidad de Manchester contaba con uno de los ordenadores más avanzados de la época, y en 1951 ya disponía del Ferranti Mark I, ordenador con el que trabajó Turing. Desde 1952 hasta 1954, fecha de su muerte, Turing fue de los primeros científicos que utilizó un ordenador en el tratamiento matemático y la simulación de un problema biológico.



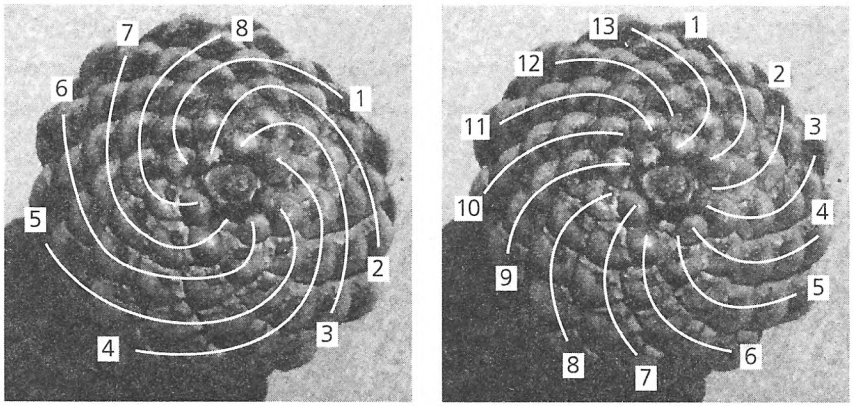
El Ferranti Mark I, ordenador con el que trabajó Alan Turing (de pie, a la derecha).

Por aquel entonces Turing estaba muy interesado en el estudio matemático de la morfogénesis. Uno de los problemas más interesantes de esta disciplina consiste en explicar cómo los seres vivos adquieren su forma final, como por ejemplo la forma arborescente característica de las plantas, el diseño de los artrópodos «en piezas» o el cuerpo en anillos de los anélidos. Otro de los problemas clásicos estudiados por la morfogénesis es la formación de patrones, como los que exhiben en la piel algunos vertebrados; tal es el caso de las bandas de las cebras o las machas redondeadas de los dálmatas.

Turing inició una nueva forma de acercarse al estudio de los problemas biológicos con la ayuda del ordenador, siendo, por lo tanto, uno de los investigadores pioneros en el enfoque computacional de la biomatemática. De esta forma, Turing promovió con sus estudios un enfoque aplicado de esta disciplina, aproximándola al trabajo de laboratorio habitual en biología. Ello animaría a lo largo del siglo XX, y también en la actualidad, a que los biólogos y otros científicos se dedicaran al estudio matemático de la vida. Además, Turing abrió un nuevo campo en biología matemática al plantear por vez primera una teoría matemática de la morfogénesis. En uno de sus trabajos aplicó la sucesión de Fibonacci a las estructuras de las plantas.

La sucesión de Fibonacci 0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, etc. se obtiene aplicando el siguiente procedimiento: si se asigna 0 al primer término de la sucesión, haciendo $a_1 = 0$, y 1 al segundo término a_2, se obtienen el resto de los términos de la sucesión; esto es, a_n, a partir de la suma de los dos términos que le

preceden, tal que $a_n = a_{n-1} + a_{n-2}$. Curiosamente, el número de pétalos y sépalos en las flores, o la disposición en espiral de las escamas de las piñas o de las hojas de una planta, se ajustan a esta sucesión.

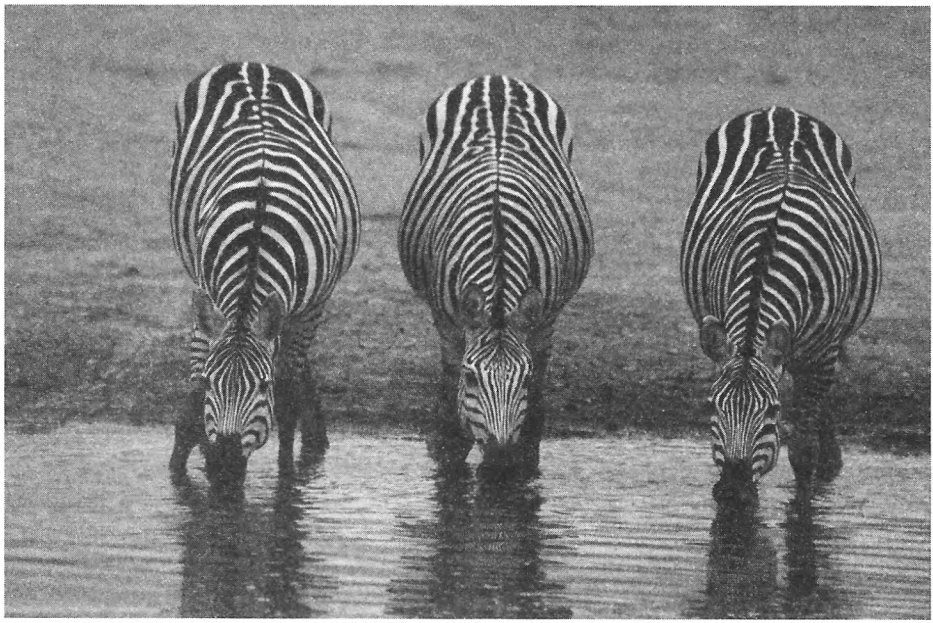


El número de espirales (8, 13) en cada uno de los dos sentidos de giro de esta piña son términos contiguos de la sucesión de Fibonacci.

La existencia de los números de Fibonacci en las plantas fue bautizada como filotaxis de Fibonacci. Así, en el caso de las hojas de las plantas, su disposición de acuerdo con esta sucesión optimiza su exposición a la luz del sol. Piénsese que una hoja compite con otras vecinas por la captación de la luz disponible. Por consiguiente, ¿cuál es la disposición más idónea para que todas las hojas capten el máximo de luz posible? La sucesión de Fibonacci parece ser una buena solución.

Prosiguiendo con sus estudios, Turing realizó su más célebre contribución en este ámbito, el modelo matemático de reacción-difusión. El investigador expresó sus ideas en el artículo *La base química de la morfogénesis*, publicado en 1952 en la prestigiosa revista científica de la Royal Society británica. Turing intentó explicar a través de las ecuaciones diferenciales algo que realmente le intrigaba, a pesar de que su formación era la de un matemático, y no la de un biólogo, como sería de esperar ante tales inquietudes. Aun así, Turing se preguntaba: ¿cómo era posible que a partir de un tejido homogéneo de células en estado embrionario muy similares, por ejemplo las células de la piel de los vertebrados, pudiera emerger un patrón de rayas o manchas? Desde un punto de vista biológico el patrón resultante es consecuencia de la diferenciación de distintos tipos celulares; concretamente, células pigmentadas y no pigmentadas. En consecuencia, la piel de una cebra, por ejemplo, sería el resultado de la «rotura» de esa uniformidad inicial en las células embrionarias de la piel.

Sin embargo, lo que a Turing le intrigaba era el mecanismo biológico que llevaba a tales patrones, ya que él suponía que el patrón celular resultante, las bandas de una cebra, representaban un estado inestable. Para Turing el estado estable sería el estado uniforme de la piel embrionaria aún sin un patrón característico. Utilizando un ordenador Ferranti Mark I, Turing realizó experimentos de simulación, es decir, utilizó el ordenador como si de un «tubo de ensayo» se tratase, demostrando que el patrón resultante dependía de los valores asignados a los parámetros del modelo matemático.



Las bandas en la piel de las cebras constituyen un ejemplo de las ecuaciones de reacción-difusión de Turing.

En un modelo matemático un parámetro es un valor que representa alguna cualidad no directamente observable de un cierto fenómeno. Turing obtuvo algunos patrones con un gran parecido a la distribución de los tentáculos en una hidra u otros que le recordaron a la disposición de los pétalos de una flor. Asumiendo que las células eran circulares, Turing también modeló la blástula. Se trata de uno de los estados o fases por los que pasa un embrión, en el que ya puede observarse el inicio de la formación de patrones. Estudió el embrión de los anfibios y los erizos, individuos que actualmente son ampliamente utilizados por sus características como modelos en estudios de morfogénesis. La hipótesis de Turing proponía que la formación de

patrones tendría lugar por procesos de reacción-difusión. Según esta conjetura, en un tejido embrionario, un grupo de células agregadas en un plano, habría células pigmentadas que producirían una clase de sustancias bautizadas con el nombre de morfógeno. Las moléculas de esta misteriosa sustancia reaccionarían entre sí, una vez se hubieran extendido a lo largo del tejido embrionario por un fenómeno de difusión. El resultado de la reacción química entre morfógenos era la definición de lo que se llama un patrón de concentración, una «huella» que posteriormente indicará a las células embrionarias cuál debe ser el patrón final en el que deberán diferenciarse. Por tanto, el «dibujo» de bandas, manchas o cualquier otro que podamos observar en un animal no será más que una réplica del patrón de concentración. Aunque no se analizarán aquí con detalle, éstas son las célebres ecuaciones de reacción-difusión propuestas por Turing:

$$\frac{\partial M_A}{\partial t} = f(M_A, M_I) + D_A \nabla^2 M_A,$$
$$\frac{\partial M_I}{\partial t} = g(M_A, M_I) + D_I \nabla^2 M_I.$$

Estas expresiones explican, y de ahí su interés, cómo varía a lo largo del tiempo la cantidad o la concentración de dos sustancias conjeturadas por Turing, a las cuales les dio el nombre de morfógeno activador (M_A) y morfógeno inhibidor (M_I). Estas sustancias son producidas o sintetizadas únicamente por células pigmentadas, como ya se ha comentado. Por su parte, $f(M_A, M_I)$ y $g(M_A, M_I)$ son dos funciones que representan la reacción entre aquellas, y las expresiones $D_A \nabla^2 M_A$ y $D_I \nabla^2 M_I$ hacen referencia al modo en el que se extienden o difunden las dos clases de morfógenos sobre el tejido. Así, una vez que los morfógenos han sido liberados al exterior por las células pigmentadas, su difusión sería similar a como un terrón de azúcar se difunde en un vaso de agua. De acuerdo con Turing, el morfógeno activador estimularía la producción de sí mismo y también la del morfógeno inhibidor. Otra peculiaridad importante es que el morfógeno inhibidor alcanzaría una mayor distancia de difusión que el morfógeno activador; sus diferentes distancias de difusión son representadas a través de D_A y D_I, las tasas de difusión del morfógeno activador e inhibidor, respectivamente.

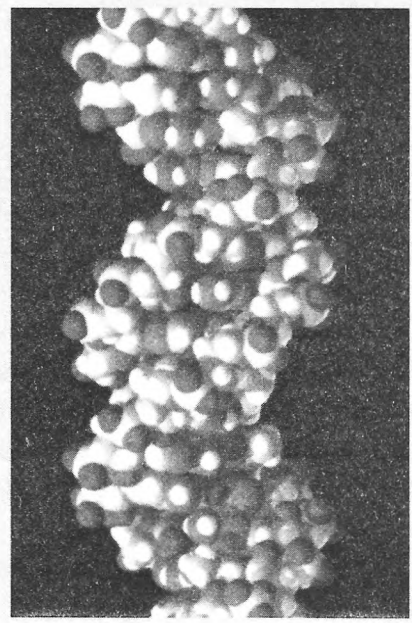
En 1954 Alan Turing se quitó la vida a la temprana edad de 41 años; desaparecía así uno de los científicos más brillantes del siglo XX. Prueba de su genialidad es que las sustancias químicas que él predijo matemáticamente, los denominados morfóge-

nos, fueron descubiertas experimentalmente bastantes años después, a principios de la década de 1990. Además, algunos de los patrones estudiados por Turing con su ordenador Ferranti Mark I fueron encontrados en el pez ángel azul o *Pomacanthus semicirculatus*. En la actualidad, la morfogénesis es uno de los campos de los que se ocupa la biología matemática, y científicos como por ejemplo Murray y Meinhardt, entre otros, han tomado el testigo de este apasionante camino que tiempo atrás iniciara Alan Turing.

LA VIDA ES INFORMACIÓN

Un año antes de la desaparición de Turing, en 1953, Watson y Crick propusieron la estructura en hélice del ADN. Con anterioridad, científicos como John von Neumann y Alan Turing ya sostenían, anticipándose, que «la vida es información». Sin embargo, está visión, hoy perfectamente asumida, fue revolucionaria en su época. De acuerdo con la representación de la secuencia del ADN, el material del que están hechos los genes, cuatro letras se corresponden con cada una de las cuatro posibles subunidades que componen el ADN: *A* para adenina, *T* para timina, *G* para guanina y *C* para citosina.

Paralelamente, otro hito importante de la época fue la informática. Los ordenadores manejan una representación en sistema binario de la información, la cual está codificada en secuencias de sólo dos dígitos, 0 y 1. Por consiguiente, el ordenador es una máquina con la que de una manera natural es posible estudiar la vida, describir sus partes, explorar sus mecanismos más íntimos y hacer predicciones acerca de su futuro. Desde entonces, el ordenador ha sido el instrumento que ha ayudado a consolidar una estrecha relación entre las matemáticas y la biología. Con el tiempo, el enfoque computacional iniciado por Turing no sólo contribuyó a dicha consolidación, atrayendo la atención de numerosos científicos, sino que, además, condujo a que ambas disciplinas se fundaran en una sola, la biología matemática.

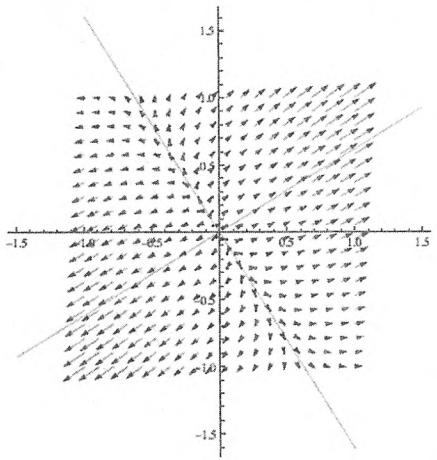


Molécula de ADN descrita en 1953 por Watson y Crick.

Los albores de la biología de sistemas

A partir de la décadas de 1950 y 1960 el estudio matemático con ordenadores de los seres vivos, y en general de la vida, se realiza asumiendo que plantas, animales y microorganismos se encuentran en lo que se llama «estado estacionario». Se asume también que los seres vivos se encuentran en un régimen estable gracias a que disponen de mecanismos de autorregulación. Ahora bien, para mantenerse en un estado estacionario los seres vivos necesitarán «en pago» gastar una gran cantidad de energía a través de tales mecanismos de auto-regulación u *homeostasis*. La importancia de la homeostasis en biología ya llamó la atención en la década de 1940 a través de las investigaciones pioneras del británico W. Ross Ashby. Por ejemplo, en una persona, la tendencia natural es tener una cierta cantidad de glucosa en sangre; ante un exceso de glucosa, el páncreas liberará insulina, y ante un defecto de glucosa, glucagón. Es decir, el cuerpo «tiene que trabajar» para que nada cambie.

Otra forma habitual de enfrentarse al estudio matemático de la vida con ayuda del ordenador es asumir, en el caso de que sea posible, que un fenómeno tiene «comportamiento lineal». Los sistemas lineales son los más sencillos de estudiar, ya que el estado o comportamiento global de un sistema es matemáticamente la suma de los estados o comportamientos de sus partes. Por ejemplo, supóngase un ser vivo primitivo, al que llamaremos z, cuya fisiología fuera tan simple que estuviera formado únicamente por dos órganos, x e y. Si denominamos los estados fisiológicos de x e y como $f(x)$ y $f(y)$, entonces el estado vital del organismo $f(z)$ será la suma de los estados de sus órganos $f(x) + f(y)$. En el estado estacionario, la derivada de $f(z)$ será 0; es decir, la función matemática que describe su estado vital parará de crecer o decrecer.



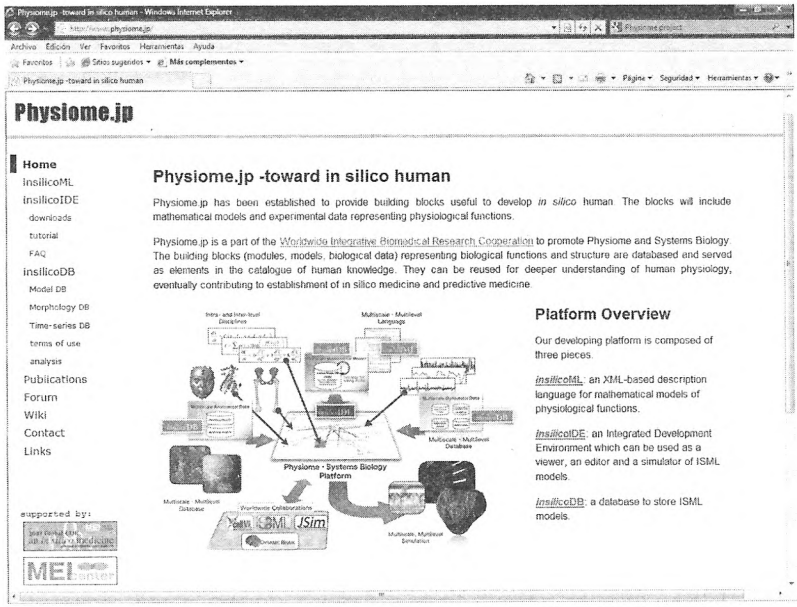
Sistemas lineales: son los más asequibles de estudiar desde un punto de vista matemático.

El estudio matemático de los sistemas lineales está relacionado con la visión holística u organicista de la vida de Von Bertalanffy. Este enfoque no sólo afectó a la biología, sino también a otras disciplinas a través de la obra publicada en 1968 bajo el título original de *General System Theory: Foundations, Development, Applications*. De hecho, esta teoría tuvo un profundo efecto en la forma en la que los científicos abordaron la utilización del ordenador para simular —es decir, recrear, describir y predecir— a través de un modelo matemático fenómenos tan dispares como el clima, el metabolismo, las células o los mercados financieros. Un sistema es un conjunto de objetos con existencia física, por ejemplo partes o elementos, o de naturaleza abstracta, por ejemplo variables, con atributos o propiedades, y lo que es más relevante, con conexiones o interrelaciones entre sí.

Un detalle importante de la teoría de sistemas de Von Bertalanffy es que los sistemas están inmersos en un ambiente. Es decir, no sólo hay interacciones entre las partes de un sistema, sino que, además, los sistemas son abiertos, no cerrados, interaccionando a su vez con el ambiente. La interacción de un sistema con el ambiente tendrá lugar a través de la entrada de información procedente del ambiente al sistema o *input*, que una vez procesada o transformada por el propio sistema dará como resultado una respuesta o salida hacia el ambiente, el *output*. Conceptos como el de autorregulación o *feedback*, y la noción de balance u homeostasis, surgirán de manera espontánea bajo este enfoque.

Esta visión global de la naturaleza, bajo la que un sistema es considerado como un «todo», es conocida como holística, y ha influido enormemente a lo largo del siglo XX en nuestra manera de observar el mundo. No sólo ha mostrado su influencia en biología, sino también en sociología, economía e incluso en el modo de entender disciplinas tan dispares como la química o la lingüística; además, también ha influido en el modo en el que las matemáticas serán aplicadas al mundo real. En ecología el enfoque holístico fue introducido por la escuela de ecólogos norteamericana representada por Howard T. Odum. Su visión revolucionó en la década de 1950 el modo en el que se estudian, desde entonces hasta nuestros días, todos los problemas relacionados con el medio ambiente. El resultado de todo ello condujo en la década de 1960 a la llamada biología sistémica. Bajo este enfoque los científicos estudian cualquier fenómeno biológico desde un punto de vista holístico, y representan el fenómeno por medio de un modelo matemático. Por ejemplo, uno de los modelos emblemáticos de esta tendencia es el primer modelo diseñado con ordenador de un órgano, el corazón, publicado por Denis Noble en 1960 en la prestigiosa revista *Nature*. Este investigador británico jugó un importante papel en el proyecto internacional Physiome, iniciado en la década

de 1990, cuyo objetivo es la interpretación del genoma, el conjunto de genes de un organismo. Ahora bien, esa interpretación tendrá lugar a partir de la realización de simulaciones con ordenador de modelos matemáticos en fisiología.



Página web de una de las diversas instituciones vinculadas a Physiome, un proyecto de biología sistémica.

Una característica del proyecto es la integración de distintos niveles, desde la bioquímica o las células hasta los órganos. De hecho, una peculiaridad importante de la biología sistémica es que los proyectos son realizados por equipos multidisciplinares, que incluyen biólogos, físicos, matemáticos, informáticos y un largo etcétera. Se trata de un enfoque que se contrapone a la visión reduccionista que impregnó la biología durante varias décadas bajo el dominio —facilitado por sus numerosos éxitos— de la biología molecular. El éxito de esta disciplina arrinconó por un tiempo a la biología matemática, y también a cualquier intento, por interesante que fuera, de «hacer matemáticas con la vida». Sin embargo, la acumulación de datos experimentales procedentes de la biología molecular, así como los avances espectaculares en el estudio de los genes, las proteínas y el metabolismo que tuvieron lugar durante la segunda mitad del siglo xx, provocó el surgimiento de tres disciplinas cuyo estudio rápidamente se expandió por todo el mundo: la genómica, la proteómica y la metabolómica. La suma de estos factores rescató del olvido la biología sistémica, y con ello el estudio cuanti-

tativo de la vida. No obstante, se tuvo que esperar hasta finales del siglo xx para que la biología sistémica se pusiera nuevamente de moda, recuperándose así, aunque de una forma indirecta, el interés por la biología matemática.

La década de 1970, la década del cambio

La llegada de la década de 1970 supuso un cambio radical en la forma en la que los científicos «veían» los fenómenos biológicos, afectando al modo de hacer matemáticas con la vida. Las ideas de Ilya Prigogine, Premio Nobel de Química en 1977, tuvieron una influencia decisiva. De acuerdo con su teoría de los sistemas disipativos, aquellos sistemas que continuamente intercambian materia y energía con el ambiente —por ejemplo algunas reacciones químicas complejas, o los huracanes— se mantienen en funcionamiento gracias a que se encuentran lejos de una situación de equilibrio. Una característica de los sistemas disipativos es la formación de estructuras complejas, unos patrones muy llamativos, algunos con apariencia caótica, lo que llamó la atención de los científicos que volvieron a replantearse problemas clásicos de la biología. Efectivamente, los biomatemáticos recuperaron problemas ya conocidos de antiguo, reinterpretándolos bajo las ideas de Prigogine. Por ejemplo, los patrones estudiados por Turing. De acuerdo con Turing, un tejido homogéneo de células en estado embrionario muy similares, por ejemplo las células de la piel de los vertebrados, representa una situación de equilibrio. Sin embargo, una vez se diferencian las células, el animal exhibirá en la piel un patrón de rayas o manchas. El mantenimiento de este patrón en el animal a lo largo de su vida representa para Turing y Prigogine una situación alejada del equilibrio. Por consiguiente, las ecuaciones de reacción-difusión serán una de las herramientas formales con las que los biomatemáticos estudiarán algunos sistemas disipativos, como los citados patrones de manchas en la piel de algunos vertebrados.

Artístico sello belga dedicado a Ilya Prigogine (1917-2003), emitido dos años antes de la muerte del ilustre científico ruso.

Otra característica de los sistemas alejados del equilibrio son sus oscilaciones; un ejemplo son las célebres ecuaciones predador-presa de Volterra-Lotka. Ahora bien, lamentablemente no hay unos principios universales que gobiernen la formación de estos patrones tan llamativos que se observan en los sistemas disipativos. No ocurre así cuando un sistema se mantiene en equilibrio. Por ejemplo, el «aspecto tridimensional» de una proteína es tal que siempre será el mismo, ¿por qué? Sencillamente porque es su configuración más estable o de «energía mínima» desde un punto de vista energético. Otro ejemplo de sistema en equilibrio es la siguiente reacción química:

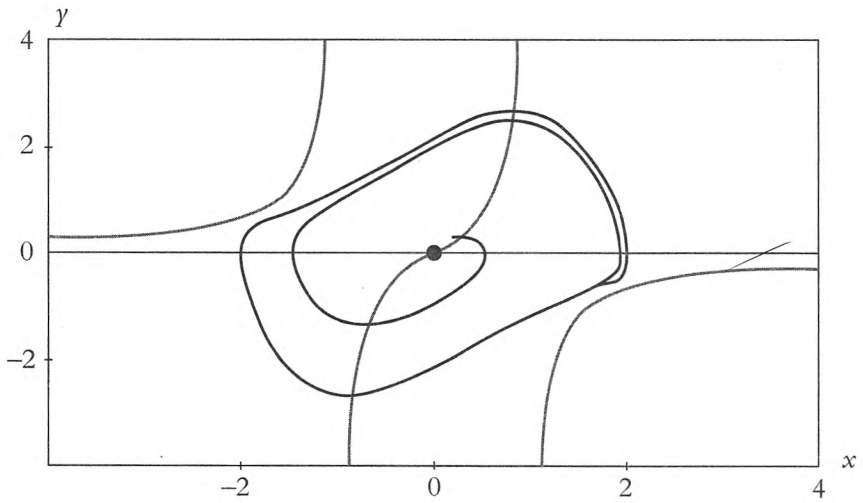
$$A + B \rightarrow C + D.$$

Si la velocidad a la que las sustancias A y B se transforman en C y D es la misma a la que las sustancias C y D se vuelven a transformar en A y B, entonces el balance final es tal que la reacción está en equilibrio. Supóngase ahora que ocurre «algo» que rompe este balance. Si la velocidad a la que las sustancias A y B se transforman en C y D ya no es igual a la velocidad de la reacción contraria, entonces la reacción estará lejos del equilibrio. Por este motivo, porque no hay reglas generales para los sistemas alejados del equilibrio, no existe un método matemático común para su estudio; de modo que los científicos deben realizar experimentos de simulación con ordenador. La vida cuenta con numerosos ejemplos de sistemas alejados del equilibrio. Estas ideas configurarán poco a poco nuestra visión moderna de la biología, y, por consiguiente, de su formalización matemática.

La biología matemática moderna

El estudio durante la década de 1970 de los sistemas alejados del equilibrio y la búsqueda de métodos computacionales, es decir, con ordenador, que permitiesen su simulación, puso de moda en las décadas de 1980 y 1990 el estudio de los sistemas no lineales. En éstos el comportamiento del sistema no puede ser descrito como la suma de los comportamientos de sus partes. Ello se debe fundamentalmente a la existencia de interacciones entre sus partes. Retomemos de nuevo el ejemplo del ser vivo primitivo al que llamamos z, y que asumimos que estaba formado únicamente por dos órganos, x e y. En el caso de que su comportamiento fisiológico fuera no lineal, entonces el estado vital del organismo $f(z)$ sería, por ejemplo, el producto o multiplicación, y no la simple suma, de los estados de sus órganos $f(x)$ e $f(y)$. Un

ejemplo de la vida diaria es la toma de medicamentos; la toma de dos o más medicamentos no implica la suma de sus efectos terapéuticos, más bien al contrario: hay multitud de situaciones en las que las interacciones entre medicamentos conducen a efectos contrarios y perjudiciales al organismo.



Sistemas no lineales: son difíciles de estudiar al carecer de un método matemático común a todos ellos, aunque su comportamiento sea parecido. Por ejemplo, un péndulo, tras darle impulso, oscila hasta detenerse alcanzando una situación de reposo. Situaciones similares tienen lugar en el sistema inmune y la memoria a largo plazo.

Una peculiaridad de los sistemas no lineales es la posibilidad de comportamientos caóticos. Los sistemas caóticos son sistemas que tienen un comportamiento complejo y difícil de prever al ser atraídos, y repelidos al mismo tiempo, hacia una situación de equilibrio. Por ejemplo, la atmósfera y el clima, las placas tectónicas, la epilepsia, o las poblaciones que se comportan por la llamada ecuación de Verhulst, entre otras muchas situaciones que describiremos en este libro, representan o ilustran sistemas con este comportamiento. El estudio del caos puso de moda en biología los llamados fractales, encontrándose en la naturaleza ejemplos tan característicos como el sistema de ramificación de las plantas.

A mediados de la década de 1980 los científicos reunieron en un mismo grupo el estudio de los sistemas no lineales, caóticos y disipativos, bajo el término común de sistemas complejos. La biología es una de las disciplinas que más estudia esta clase de sistemas, que se encuentran por ejemplo en las colonias de hormigas, el cerebro, el sistema inmune, la célula, la morfogénesis o los ecosistemas. En algunos casos su

estudio se aborda aplicando métodos habituales en biología matemática. Sin embargo, hay casos en los que la complejidad del sistema es tal que se precisa de métodos alternativos con los que obtener soluciones aproximadas con el ordenador. Estas técnicas reciben el nombre de métodos heurísticos. Por ejemplo, en la actualidad la técnica de los autómatas celulares representa una seria alternativa para el modelado y la simulación de aquellos sistemas complejos de los que se desconocen sus ecuaciones diferenciales. Un ejemplo clásico de autómata celular son las colonias de hormigas. En otros casos, aunque se conocen las ecuaciones diferenciales, como por ejemplo en los patrones de manchas de la piel de los vertebrados estudiados por Turing, resulta más asequible y rápida su simulación por medio de autómatas celulares. Además, los autómatas celulares permiten dibujar los patrones, por ejemplo las bandas de una cebra, lo que no es posible con las ecuaciones diferenciales. Otro ejemplo que ilustra esta última situación es Wa-Tor, un autómata celular del modelo predador-presa de Volterra-Lotka.

A partir de la década de 1980 uno de los acontecimientos que ayudará a promover el interés por la biología matemática es la popularización de software científico en matemáticas, especialmente de computación simbólica. Se trata de programas de ordenador con los que es posible encontrar la solución a un problema cuando ésta es una expresión y no un valor numérico. Por ejemplo, el cálculo de una integral definida como

$$\int_0^2 x^2\,dx$$

es relativamente fácil, obteniéndose como resultado un valor numérico con ordenador. Para resolver el ejemplo con un ordenador bastaría con aplicar métodos numéricos clásicos, como la regla de Simpson, la regla trapezoidal, etc. Sin embargo, ¿cómo calcular la integral que se muestra a continuación?

$$\int e^x \cos x\,dx.$$

Gracias a los programas de computación simbólica es posible resolver esta integral de modo más rápido que a mano. Esta clase de software ha familiarizado a los biólogos y otros científicos de la vida en el manejo de sofisticados métodos matemáticos, facilitando considerablemente la resolución de problemas en biología matemática.

En este capítulo hemos realizado un bosquejo de las principales etapas históricas de esta disciplina. Obsérvese cómo no sólo los orígenes, sino el desarrollo posterior,

y la actual consolidación de la biología matemática, están profundamente influenciados por la interpretación que en cada etapa histórica hace la física de la vida y los organismos. Más aún, la biología matemática es una disciplina que ha fomentado el análisis minucioso de los fenómenos biológicos y los datos experimentales. En la actualidad, el diseño de modelos matemáticos en biología, con los que se realizan sofisticados experimentos de simulación en ordenador, representa otra de las principales contribuciones de esta disciplina.

El modelo matemático en biología

Desde siempre el ser humano ha sentido la necesidad de comprender, manipular y predecir el comportamiento de todo aquello que está presente en la naturaleza. Los científicos de todas las épocas y lugares han sido herederos de esta necesidad, construyendo modelos del mundo circundante. En un sentido general, un modelo es una representación o una abstracción de algún sistema o algunos fenómenos presentes en el mundo real.

La utilidad de un modelo es múltiple. Por un lado, permite comprender cierto fenómeno, explicarlo a través de su descripción; por ejemplo, un modelo sobre el ciclo celular o el metabolismo de la glucosa. Por otra parte, permite, y esto es especialmente importante, predecir el estado o los comportamientos futuros de un sistema o fenómeno en estudio; por ejemplo, la predicción climatológica o ante ciertas situaciones hipotéticas, como los efectos en caso de accidente de una central nuclear sobre la fauna y la vegetación de la región afectada.

Además, hay modelos que sirven a los científicos para poner a prueba ciertas conjeturas o hipótesis por medio de la realización de experimentos de simulación con el ordenador. Por ejemplo, pueden hacerse experimentos de simulación con los que contrastar una hipótesis sobre el origen de la vida, o sobre un mecanismo que explique la evolución de una especie. En otros casos un modelo puede servir para inspirar, por ejemplo, a un grupo de ingenieros en la búsqueda de cierta solución a un problema dado. Sea como fuere, la construcción de modelos es una de las tareas esenciales de la ciencia, ya sea por su utilidad práctica o porque es la única forma en una época dada de ir construyendo, paso a paso, nuestra visión del mundo y del universo.

En biología, al igual que en otras disciplinas, la clase de modelo que resulta de utilidad es el matemático: realizar una abstracción de un sistema o fenómeno, utilizando para tal fin el lenguaje y formalismo propios de las matemáticas. Por

ejemplo, un modelo de una célula, del corazón o de un ecosistema representará sus partes o subsistemas y sus interacciones a través de expresiones matemáticas. Éstas relacionarán un conjunto de variables de entrada I_1, I_2..., I_n o *inputs* con una variable de salida O u *output*. Las variables de entrada representarán cualidades que el científico puede observar y, por lo tanto, contar o medir. Una de estas variables de entrada suele ser el tiempo t, representando el instante en el que se obtuvieron los valores de entrada $I_1(t)$, $I_2(t)$..., $I_n(t)$. Una vez que estos valores son conocidos experimentalmente o por cualquier otro procedimiento —por ejemplo, asumiendo ciertos supuestos teóricos— son «introducidos» en el modelo. Con las expresiones matemáticas del modelo el científico obtendrá un valor de la variable de salida $O(t)$. Este último valor representa alguna cualidad del sistema, tal vez la más importante para el científico por ser el objeto de estudio. Habitualmente esta cualidad será el estado o el comportamiento del sistema o fenómeno para un cierto valor del tiempo t.

En las expresiones matemáticas hay parámetros. Éstos, a diferencia de las variables de entrada y salida, representan cualidades que no pueden ser observadas directamente por el científico, como, por ejemplo, las tasa de natalidad, la constante de desintegración de un isótopo, la velocidad de reacción en una reacción bioquímica, etc. Por consiguiente, sus valores son estimados en campo o en el laboratorio.

Estimar significa que nos contentaremos con obtener un valor aproximado del parámetro y para ello se suelen utilizar sofisticados métodos estadísticos. Sin embargo, en ocasiones el valor de los parámetros ya es conocido, pudiéndose consultar en tablas publicadas por otros investigadores. Un ejemplo de esto último podría ser, en un modelo sobre dietas, las calorías de los alimentos. Otros ejemplos de parámetros conocidos son la tasa de infección en la gripe estacional, o el tiempo de generación de un cultivo bacteriano. Ahora bien, ¿qué función desempeñan los parámetros? Su finalidad es enlazar, relacionar, las variables de entrada $I_1(t)$, $I_2(t)$..., $I_n(t)$ con la variable de salida $O(t)$ a través o por medio de las expresiones del modelo matemático.

Modelo matemático, variables de entrada (I) *y de salida* (O).

El ordenador, un tubo de ensayo

Un concepto fundamental hoy en día, relacionado con la idea de modelo matemático, es el de simulación. Un experimento de simulación consiste en predecir el estado futuro de un sistema, esto es $O(t + 1)$, a partir de un modelo computacional del sistema que es objeto de la simulación. Por ejemplo, la predicción del tiempo que hará en los próximos días se basa en un modelo computacional del clima; la predicción del número de lobos y conejos en cierto lugar se establece a partir de un modelo computacional de la relación predador-presa, o el número de personas afectadas por la gripe estacional en días sucesivos puede ser predicho utilizando para tal fin un modelo computacional de una epidemia. Éstos son sólo algunos ejemplos que ilustran la utilidad de la simulación en la predicción de los estados futuros de un sistema. Así pues, la predicción requerirá de un modelo computacional.

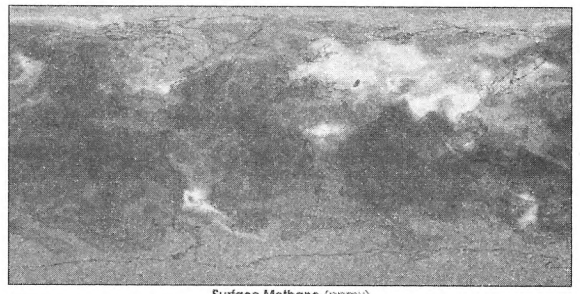
Un modelo computacional es, en un sentido general, un programa de ordenador en el que ha sido «escrito» en un lenguaje de programación (Visual Basic, C/C + +, Java, etc.) un modelo matemático. Por consiguiente, un experimento de simulación consiste en «poner a trabajar» un modelo matemático en un ordenador buscando la respuesta a preguntas relacionadas con el futuro de cierto fenómeno o sistema: ¿qué pasaría si...? El ordenador se convierte así en un «tubo de ensayo», un auténtico laboratorio en el que investigar cuestiones que no pueden ser tratadas directamente en el campo o en el laboratorio real.

La receta para hacer un experimento de simulación es sencilla, y hay varias posibilidades. En primer lugar, un experimento de simulación puede consistir en definir las condiciones iniciales y preguntarse cuál será el estado futuro del sistema. Las condiciones iniciales son los valores de las variables de entrada del modelo, que son conocidos, a partir de los cuales se hará la predicción. Los científicos llaman a este punto de partida «tiempo cero», de ahí que las condiciones iniciales se escriban $I_1(0)$, $I_2(0)$..., $I_n(0)$. Por ejemplo, si a día de hoy hay 1.247 personas afectadas de gripe A, de las que 1.240 viven y 7 han fallecido, entonces las condiciones iniciales son $I_1(0) = 1.247$, $I_2(0) = 1.240$ y $I_3(0) = 7$. A partir de esta situación inicial, y haciendo uso de un modelo computacional de una epidemia, podemos preguntarnos: ¿cuántas personas habrá afectadas dentro de siete días?

En segundo lugar, un experimento de simulación puede consistir en variar el valor de los parámetros y preguntarnos cómo esos valores afectarán al estado futuro del sistema. Por ejemplo, ¿qué pasaría en el ejemplo de la gripe A si en lugar de

COMPARAR MODELOS

Hay situaciones en las que un experimento de simulación puede consistir en hacer predicciones de un fenómeno comparando las predicciones que se obtienen con diferentes modelos computacionales, y, por lo tanto, con distintos modelos matemáticos. Esta situación es consecuencia de la existencia de varios modelos matemáticos para tratar un mismo fenómeno. Por ejemplo, se pueden comparar varios modelos matemáticos del clima a partir de sus distintas predicciones para una situación común a todos ellos, simular el comportamiento de una colonia de hormigas con distintos modelos computacionales, o comparar el número de predadores y presas en un tiempo determinado confrontando los datos obtenidos con un modelo de autómatas celulares con los obtenidos con las ecuaciones de Volterra-Lotka.



El incremento de metano en la corteza terrestre y en la estratosfera, según un modelo computacional que será comparado con otros modelos que muestren el mismo fenómeno.

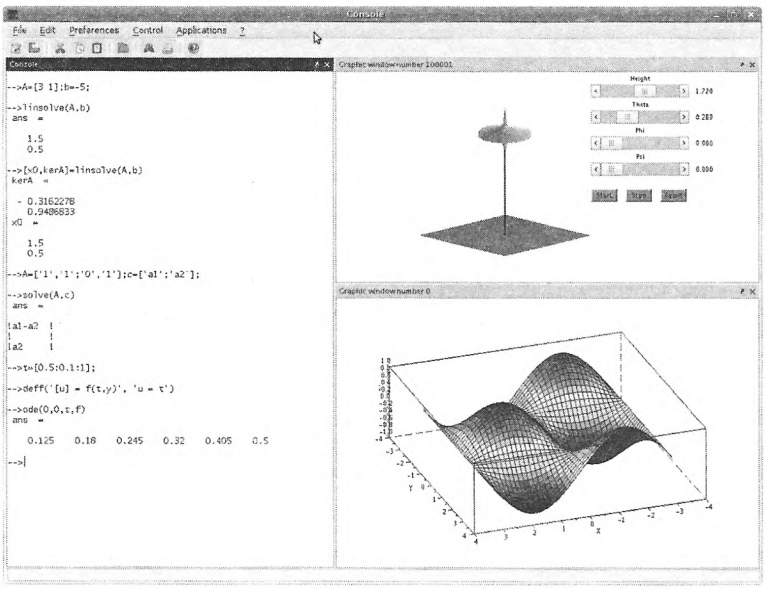
utilizar una tasa de mortalidad de 0,78% ésta fuera de 2,96%? ¿Cuántas personas fallecerían dentro de un mes?

En tercer, y último lugar, un experimento de simulación puede consistir en preguntarse sobre el estado futuro de un sistema dadas unas condiciones iniciales y unos valores de los parámetros determinados.

El software de computación simbólica

Un programa de computación simbólica permite la manipulación de expresiones matemáticas en forma simbólica. Los primeros programas de esta clase aparecieron en la década de 1960, siendo uno de los primeros productos comerciales de la Inteligencia Artificial. Los físicos fueron sus primeros usuarios, aunque con el tiempo su utilización se extendió a otros especialistas. En los albores de la computación simbólica nacieron algunos programas como Schoonschip y MathLab, pero no fue

hasta el desarrollo de muMath, Reduce, Macsyma y Derive cuando el software de computación simbólica adquirió cierta popularidad en los entornos académicos. En la actualidad, además de su uso en universidades y centros escolares, es una herramienta habitual en proyectos científicos y de ingenieria. Hoy, los programas comerciales más populares son Maple y Mathematica, y los gratuitos (de software libre) SciLab y Octave.



Aspecto gráfico de SciLab, programa gratuito de cálculo científico y computación simbólica.

En la actualidad estos programas representan una herramienta insustituible en biología matemática; por ejemplo, en el estudio de los llamados sistemas dinámicos en ecología, epidemiología, farmacología, etc. Veamos algunos ejemplos de operaciones sencillas que ilustren su utilización. Supóngase que en un estudio sobre la flora de cierta región se requiere obtener la derivada de la siguiente expresión:

$$\frac{d}{dx}(x^3 + \text{sen}(x)),$$

siendo x una variable que guarda relación con la cobertura vegetal. Con el fin de calcular la derivada utilizaremos un programa de computación simbólica. Elegiremos para ilustrar el ejemplo Derive 4.11 para el sistema operativo Windows. De acuerdo

con la notación simbólica de este entorno, la expresión es representada de forma simbólica como: DIF(x^3 + SIN(x), x), obteniéndose su derivada $\cos(x) + 3x^2$.

Otro ejemplo muy ilustrativo es el cálculo de los límites de una función. Por ejemplo, sea la expresión:

$$\lim_{x\to 2} \frac{x^5 - 2x^3}{4x^2 - 6},$$

que en forma simbólica, y si entrar en la explicación de los detalles, escribiremos: LIM((x^5 − 2 · x^3)/(4 · x^2 − 6), x, 2, 1), siendo el límite 8/5.

Estos ejemplos ilustran algunos problemas sencillos en los que son útiles los entornos de computación simbólica. Éstos, además de permitir editar y corregir expresiones, incluyen muchas otras posibilidades; por ejemplo, representar gráficos en dos y tres dimensiones, enlazarse a programas externos o disponer de librerías de rutinas orientadas a las más diversas aplicaciones en química computacional. También cuentan con métodos de computación evolutiva, bioinformática, técnicas estadísticas, ecuaciones diferenciales y un largo etcétera. Entre las tareas que realizan destaca la simplificación de expresiones, la obtención de polinomios de Taylor, la factorización de polinomios, el cálculo de límites, derivadas e integrales, las operaciones con matrices y vectores, etc.

Al incluir un lenguaje de programación el usuario puede escribir programas con sus propias «recetas» de cálculo. Su aplicación a cierta clase de problemas en biología ha conducido a una nueva especialidad en biología matemática, la biología algebraica. Esta disciplina nació en 2005 de la aplicación de los métodos de computación simbólica en biología. Su finalidad es la construcción de modelos con los que explicar satisfactoriamente fenómenos biológicos, otorgando una mayor importancia al «problema biológico» que a la manipulación matemática de las expresiones simbólicas. Actualmente se la considera una rama o especialidad de la biología de sistemas. Entre sus aplicaciones destaca el análisis y modelado por métodos algebraicos de computación simbólica de sistemas biológicos, con aplicaciones en el diseño de modelos de reacciones bioquímicas, regulación genética, biología celular y diversos problemas de biología molecular.

No obstante, sus aplicaciones van más allá del modelado de células y moléculas, siendo también de utilidad en el estudio de poblaciones de organismos, epidemiología, etc. De hecho, hay aplicaciones tan sofisticadas como la construcción de árboles filogenéticos mostrando las relaciones evolutivas entre distintas especies.

Incluso, y sin entrar en detalles, hay un modelo sobre uno de los mecanismos más célebres de la biología molecular, el funcionamiento del llamado operón *lac* de la bacteria *Escherichia coli*. Este sistema fue descubierto por Jacob y Monod, galardonados con el Premio Nobel de Medicina en 1965. Ahora bien, ¿qué utilidad cabe esperar de un modelo computacional desarrollado recientemente sobre «algo» que fue descubierto en la década de 1960? Efectivamente, el álgebra computacional es una potente herramienta, además de novedosa, con la que analizar y construir de una manera sistemática modelos en biología. No se trata de hacer nuevos hallazgos de laboratorio, sino de contar con un procedimiento que permita al investigador entender con mayor claridad, manipular e incluso «jugar» con todos los elementos implicados en un mecanismo complejo como es, por ejemplo, el operón *lac*.

Algunos ejemplos de matemáticas aplicadas a la biología

El último apartado de este capítulo está dedicado a cuatro casos relevantes de matemáticas aplicadas a la biología: la matriz de Leslie, los autómatas celulares, el modelo predador-presa con autómatas celulares y la teoría de conjuntos en un modelo matemático del sistema inmune.

Gestionando poblaciones de ciervos, ardillas y otros animales del bosque: la matriz de Leslie

Patrick H. Leslie nació en 1900, fue ecólogo y desarrolló su trabajo en calidad de miembro de la Oficina de Población Animal en la localidad inglesa de Oxford. En 1945 publicó un modelo sobre la estructura poblacional muy utilizado en ecología de poblaciones y demografía. El modelo permite determinar el crecimiento de una población teniendo en cuenta su estructura de edad. Leslie combinó dos funciones: una relacionada con la fertilidad y la otra, con la mortalidad, diseñando una matriz poblacional a la que se conoce como matriz de Leslie. La matriz de Leslie es cuadrada, es decir, tiene el mismo número de filas que de columnas, coincidiendo este número con el número de elementos de un cierto vector. Además, el modelo asume que la población está aislada, sin incorporar nuevos individuos como consecuencia de la migración. Otro supuesto es que sólo se estudian o contabilizan las hembras. Esto es así porque el modelo sólo es aplicable a animales con reproducción sexual y, por lo general, el número de machos no afecta al crecimiento de la población. El vector al que nos referimos

anteriormente es tal que sus elementos representan el número de individuos que pertenecen a una edad.

Explicaremos el modelo de Leslie considerando el siguiente ejemplo. Supóngase que en un entorno natural, por ejemplo, un parque o una reserva, se hace un muestreo de ciervos anotando el número de individuos hembra que para un tiempo t (relacionado, por ejemplo, con la fecha de muestreo) pertenecen a las clases de edad 0, 1, 2, 3 y 4: N_t^0, N_t^1, N_t^2, N_t^3 y N_t^4. Obsérvese que 0, 1, 2, 3 y 4 son tan sólo etiquetas que expresan intervalos de edad, por ejemplo, en años, ordenados de jóvenes a viejos. En el ejemplo se asume que la esperanza de vida de los ciervos puede repartirse en cinco tramos o clases de edad. Asimismo, se supone que también se conoce su fecundidad. Es decir, se considera que los ecólogos que trabajan en la reserva conocen el número medio de descendientes que rinde una hembra de una cierta edad. Esto significa que, considerada la población en conjunto, el número de ciervos «recién» nacidos que se incorporan a la clase de edad formada por los individuos más jóvenes es igual en la siguiente generación, esto es, en el tiempo $t + 1$:

$$N_{t+1}^0 = f_0 \cdot N_t^0 + f_1 \cdot N_t^1 + f_2 \cdot N_t^2 + f_3 \cdot N_t^3 + f_4 \cdot N_t^4.$$

Ahora demos un paso más en el razonamiento. Consideraremos también el hecho de que hay ciervos que mueren, sea cual sea la causa. En tal caso, el individuo no sobrevivirá para pasar desde la clase de edad en la que se encuentra a la siguiente. Llamaremos s_0, s_1, s_2 y s_3 a la fracción, o porcentaje, de individuos que sobrevive en una clase de edad y, por lo tanto, pasa a la siguiente clase. Este número se expresará en tanto por uno (probabilidad). Por consiguiente, y a efectos del modelo, esto significa que el número de ciervos hembra que pasan de una clase de edad a la siguiente es dado por, $N_{t+1}^1 = s_0 N_t^0$, $N_{t+1}^2 = s_1 N_t^1$, $N_{t+1}^3 = s_2 N_t^2$ y $N_{t+1}^4 = s_3 N_t^3$. En biología matemática, el modelo de Leslie es un modelo matemático que ilustra un planteamiento muy elegante y original. Su autor reunió estas expresiones en una matriz de paso o transición L, que es la que recibe el nombre de matriz de Leslie:

$$\begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ s_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix}$$

Finalmente, reunimos en un vector N_t para la generación t el número de ciervos hembra en cada clase de edad, esto es, N_t^0, N_t^1, N_t^2, N_t^3 y N_t^4:

$$\begin{pmatrix} N_t^0 \\ N_t^1 \\ N_t^2 \\ N_t^3 \\ N_t^4 \end{pmatrix}$$

De un modo similar, reunimos en un vector N_{t+1} el número de ciervos hembra en cada clase de edad para la siguiente generación $t+1$:

$$\begin{pmatrix} N_{t+1}^0 \\ N_{t+1}^1 \\ N_{t+1}^2 \\ N_{t+1}^3 \\ N_{t+1}^4 \end{pmatrix}$$

El ejemplo concluye relacionando en una misma expresión en notación matricial la matriz L y los vectores N_t y N_{t+1} descritos anteriormente. Es inmediato comprobar que para obtener la estructura de edades de la población desde una generación t hasta la siguiente $t+1$ basta con efectuar el producto del vector que corresponde a la generación t por la matriz L:

$$\begin{pmatrix} N_{t+1}^0 \\ N_{t+1}^1 \\ N_{t+1}^2 \\ N_{t+1}^3 \\ N_{t+1}^4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & f_3 & f_4 \\ s_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_t^0 \\ N_t^1 \\ N_t^2 \\ N_t^3 \\ N_t^4 \end{pmatrix}$$

De forma abreviada: $N_{t+1} = L \cdot N_t$.

Sin entrar ahora en detalles sobre las operaciones con matrices (asunto que se tratará en el capítulo 4), supóngase que los datos experimentales de los que se disponen para los ciervos, organizados en clases de edad, son de más a menos joven, como sigue: 190, 80, 56, 18 y 6 siendo la matriz *L*:

$$\begin{pmatrix} 0,2 & 1,0 & 2,0 & 0,8 & 0,2 \\ 0,9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,4 & 0 \end{pmatrix}$$

Si se multiplica el vector con los datos iniciales por la matriz *L* se obtiene el vector siguiente:

$$\begin{pmatrix} N_1^0 \\ N_1^1 \\ N_1^2 \\ N_1^3 \\ N_1^4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0,2 & 1,0 & 2,0 & 0,8 & 0,2 \\ 0,9 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,6 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 190 \\ 80 \\ 56 \\ 18 \\ 6 \end{pmatrix}$$

Si se multiplica el vector obtenido por la matriz *L*, se obtiene otro nuevo vector que se volverá a multiplicar por la matriz *L*, y así sucesivamente. Al cabo de 10 unidades de tiempo, iterando una y otra vez el modelo, se obtiene que la población total de ciervos se estructura de más a menos joven, como sigue: 48%, 29%, 16%, 6% y 4%.

Los autómatas celulares

Era la década de 1940 cuando dos mentes geniales, Stanislaw Ulam y John von Neumann, introdujeron una técnica de modelado y simulación que se conoce con el nombre de autómatas celulares. Ulam trabajaba estudiando el crecimiento de los cristales, mientras que Von Neumann estudiaba por vez primera desde una perspectiva teórica la reproducción asexual a la que él llamó autorreplicación. Ambos coincidieron en el Laboratorio Nacional de Los Alamos, donde se inventó

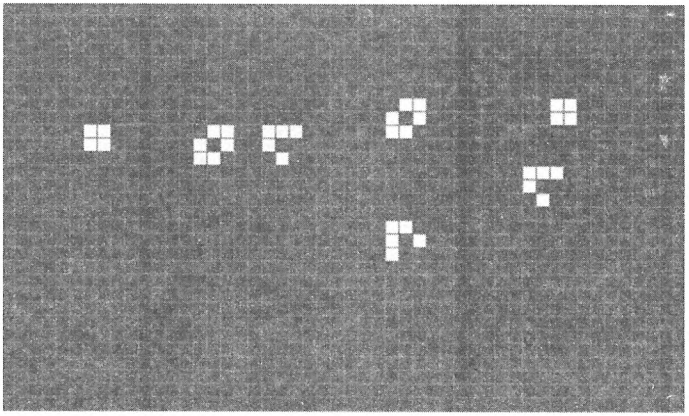
la primera bomba atómica y donde también realizó una estancia otro genio de la época, Alan Turing.

John von Neumann, el creador junto a Stanislaw Ulam de los autómatas celulares.

Los autómatas celulares son modelos con los que es posible abordar la misma clase de situaciones que con las ecuaciones diferenciales. Sin embargo, tienen varias ventajas, como que no es necesario conocer ninguna ecuación sobre el fenómeno o sistema; tampoco requieren un ordenador especialmente potente y los resultados son obtenidos rápidamente. Además, la predicción sobre el estado futuro de un fenómeno o sistema, es decir, la solución buscada, adopta la forma de atractivos gráficos en el ordenador. Así, por ejemplo, el modelo de reacción-difusión con el que Turing explicaba los patrones en la piel de los vertebrados, tales como las bandas en las cebras, puede ser simulado —y, por lo tanto, visualizado en el ordenador— con autómatas celulares sin necesidad de utilizar sus ecuaciones.

En 1970 el británico John Horton Conway popularizó esta técnica a través del llamado *Juego de la vida*. Este autómata fue, y es hoy en día, tan célebre que traspasó los laboratorios para aterrizar en los ordenadores de muchos hogares. En 2002 Stephen Wolfram, unos de los científicos involucrados en el estudio de los autómatas celulares y padre del programa Mathematica, escribió un polémico libro titulado *A New Kind of Science*. En este libro Wolfram pronosticaba el nacimiento de una nueva física, cuyos cimientos serían precisamente los autómatas celulares. En la actualidad, los autómatas celulares permiten simular fenómenos tan dispares como los anillos de un planeta

—por ejemplo, Saturno—, una columna de humo —y, por lo tanto, la agregación de partículas—, el comportamiento de un grupo de hormigas, el crecimiento de un cristal, los patrones que exhiben en la piel los vertebrados o las conchas o incluso las opiniones de un grupo de personas y la intención de voto ante un proceso electoral.



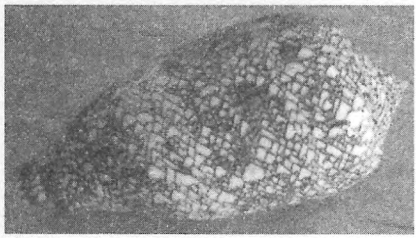
Pantalla mostrando algunas configuraciones clásicas del Juego de la vida *ideado por John Horton Conway. Las distintas formas o patrones que configuran los autómatas son «soluciones» alternativas a las obtenidas con ecuaciones diferenciales.*

Un autómata celular es una rejilla cuyas celdas presentan un estado determinado de un conjunto posible de estados. Por ejemplo, si sólo hubiera dos estados, las celdas podrían estar en estado 1 (color negro u *on*) o 0 (color blanco u *off*). Las celdas se llaman autómatas finitos; por ejemplo, un semáforo es un autómata finito con tres posibles estados: verde, ámbar y rojo. Todas las celdas tienen a otras como vecinas, incluyéndose habitualmente una celda como parte de la vecindad. Aunque hay muchas clases de vecindad, una posible vecindad es aquella en la que para una cierta celda sus vecinas son las celdas situadas a norte, sur, este y oeste, incluida ella misma.

En un experimento de simulación cualquiera se define el estado inicial ($t = 0$) de las celdas de la rejilla aplicando algún criterio elegido previamente. Seguidamente, se actualiza el estado de las celdas a su nuevo estado ($t + 1$), que se ha obtenido aplicando algunas reglas especificadas previamente, para lo cual se habrá tenido en cuenta tanto el estado presente de la celda que se debe actualizar como el de sus vecinas. Esta actualización se repetirá una y otra vez hasta que se considere que se ha concluido el experimento de simulación. Sobre la rejilla del autómata celular surgirán patrones, a veces espectaculares, que serán interpretados como la solución; esto es, serán una «radiografía» del estado futuro del sistema que se está estudiando.

AUTÓMATAS CELULARES EN LA NATURALEZA

Un ejemplo clásico en biología matemática es el constituido por las conchas del género *Conus* y *Cymbiola*. Estas conchas cuentan con llamativos patrones producidos por pigmentos activadores e inhibidores que parecen estar gobernados por lo que se conoce como «Regla 30», una de las reglas estudiadas por Stephen Wolfram. No sería raro que alguien considerara estas conchas como dos buenos ejemplos de autómatas celulares en la naturaleza.



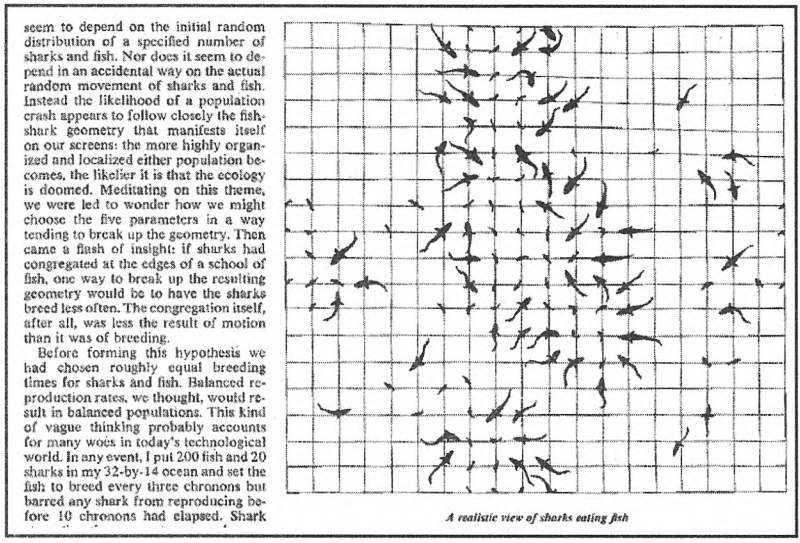
Un ejemplar de Conus textile*; los dibujos de su concha siguen un patrón similar al obtenido con el autómata celular conocido como «Regla 30».*

El modelo predador-presa con autómatas celulares

El modelo predador-presa de Volterra-Lotka es uno de los primeros modelos matemáticos en biología, y tal vez uno de los más emblemáticos en biología matemática. Como ya se ha apuntado anteriormente, una de las ventajas de los autómatas celulares es que no es necesario conocer la ecuación diferencial que gobierna cierto fenómeno o sistema. Un ejemplo de esta posibilidad es la versión con autómatas celulares del modelo predador-presa de Volterra-Lotka. El modelo fue introducido en 1984 por A.K. Dewdney en el artículo *Shark and Fish Wage an Ecological War on the Toroidal Planet Wa-Tor*. Sin utilizar ni una sola de las ecuaciones introducidas por Volterra y Lotka, Dewdney fue capaz de llegar a resultados similares con un simple ordenador con las prestaciones propias de la década de 1980. El objetivo consistía en encontrar los valores apropiados de los parámetros del modelo que permitieran la coexistencia en una rejilla de pequeñas dimensiones de dos poblaciones, una de predadores, los tiburones, y otra de presas, los peces. Los parámetros fueron:

— Número de presas (peces).
— Tiempo umbral para la reproducción de las presas. Si un pez sobrevive a un número de ciclos —o tiempo de simulación prefijado— y una celda está libre, allí nacerá un pez.
— Número de predadores (tiburones).

— Tiempo máximo de hambruna en los predadores. Si un tiburón permanece sin alimentarse de peces un número de ciclos —o tiempo de simulación prefijado—, entonces muere.
— Tiempo umbral para la reproducción de los predadores. Es similar en definición, aunque efectivamente no tiene porque tener el mismo valor, que para los peces.



seem to depend on the initial random distribution of a specified number of sharks and fish. Nor does it seem to depend in an accidental way on the actual random movement of sharks and fish. Instead the likelihood of a population crash appears to follow closely the fish-shark geometry that manifests itself on our screens: the more highly organized and localized either population becomes, the likelier it is that the ecology is doomed. Meditating on this theme, we were led to wonder how we might choose the five parameters in a way tending to break up the geometry. Then came a flash of insight: if sharks had congregated at the edges of a school of fish, one way to break up the resulting geometry would be to have the sharks breed less often. The congregation itself, after all, was less the result of motion than it was of breeding.

Before forming this hypothesis we had chosen roughly equal breeding times for sharks and fish. Balanced reproduction rates, we thought, would result in balanced populations. This kind of vague thinking probably accounts for many woes in today's technological world. In any event, I put 200 fish and 20 sharks in my 32-by-14 ocean and set the fish to breed every three chronons but barred any shark from reproducing before 10 chronons had elapsed. Shark

A realistic view of sharks eating fish

Fragmento del artículo de Alexander K. Dewdney sobre el modelo predador-presa publicado en el número de diciembre de 1984 por la revista norteamericana Scientific American.

En el modelo, la rejilla —es decir, el autómata celular— tiene forma toroidal con objeto de lograr un efecto de continuidad al eliminar los bordes, como si del mar se tratara. Las celdas sólo tendrán tres estados o colores, uno para indicar su ocupación por un pez, otro para informar que un tiburón está allí, y otro si estuviera sin ocupar, libre. A su vez, los peces (celdas de un color) «nadan» al azar a una de las cuatro celdas de su vecindad (norte, sur, este, oeste) si una o más estuvieran libres (sin color). Un tiburón se «comerá» a un pez si éste está en una celda adjunta (celda de color elegido para los peces). En caso de que no haya pez en una celda adjunta, el tiburón nadará a una celda libre.

El comportamiento dinámico en un experimento de simulación es similar al obtenido matemáticamente con las ecuaciones de Volterra-Lotka. Si hay pocos tiburones, entonces los peces crecerán en número rápidamente. Al aumentar

espectacularmente la población de peces, es decir, el alimento de los tiburones, estos últimos también crecerán en número, decreciendo paulatinamente el número de peces. Dependiendo de cuál sea la cantidad y distribución de los tiburones en la rejilla toroidal durante el descenso del número de peces, los peces pueden llegar a su extinción. En tal caso la población de tiburones será la única presente, extinguiéndose también rápidamente al carecer de su alimento, los peces. Por consiguiente, ¿cuáles son las condiciones de coexistencia para que el escenario descrito no se produzca? Le invitamos a que juegue a Wa-Tor y encuentre usted mismo los parámetros más apropiados del modelo para que la coexistencia sea posible.

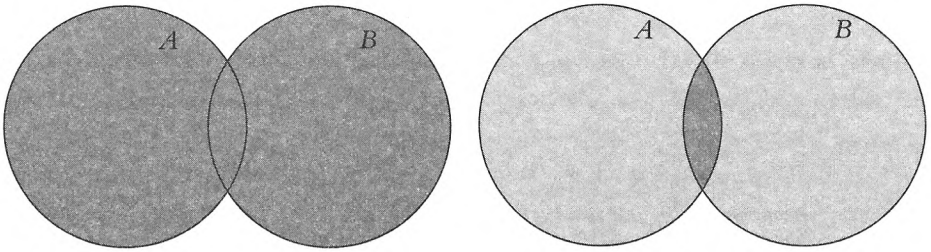
Teoría de conjuntos en un modelo matemático del sistema inmune

El sistema inmunológico es un conjunto de mecanismos que protegen al organismo de infecciones. Ante una infección la primera línea de defensa son los macrófagos. Una vez detectado el agente invasor o antígeno, éste es capturado por los macrófagos y destruido, uniéndose los péptidos resultantes —moléculas formadas por la unión de otras menores llamadas aminoácidos— a las denominadas moléculas HLA. La unión péptido-HLA será reconocida por otra clase de células, los linfocitos T, continuando el sistema de defensa del organismo con la producción de anticuerpos por otras células, los linfocitos B. La unión entre un péptido y la molécula HLA ha sido estudiada aplicando la teoría de conjuntos. Iniciada por Dedekind y Cantor hacia 1870, la teoría de conjuntos es una rama de las matemáticas que estudia las colecciones de objetos. Durante años fue uno de los temas de moda en la enseñanza de la matemática moderna.

De acuerdo con la teoría de conjuntos, un conjunto es la reunión de objetos, o elementos, que cumplen alguna característica definida previamente. Sea A un conjunto; un elemento x pertenece al conjunto A si x presenta o cumple cierta propiedad P previamente definida. Utilizando la notación matemática: $A = \{x | x \in P\}$.

Además si los elementos del conjunto A pertenecen también al conjunto B, entonces A es un subconjunto de B, lo que se escribe como $A \subseteq B$. En teoría de conjuntos hay dos operaciones fundamentales, la unión y la intersección. La unión de los conjuntos A y B, en notación $A \cup B$, es el conjunto formado por todos los elementos que son miembros de A, B, o de ambos a la vez. Por ejemplo, la unión de $\{1, 3, 5\}$ y $\{2, 4, 5\}$ es $\{1, 2, 3, 4, 5\}$. Asimismo, la intersección de dos conjuntos A y B, esto es $A \cap B$, es el conjunto formado por los elementos

pertenecen simultáneamente a los conjuntos *A* y *B*. Por ejemplo, la intersección de {1, 3, 5} y {2, 4, 5} es {5}. Los conjuntos se pueden representar gráficamente por medio de los diagramas de Venn, concebidos por John Venn en 1880. En la actualidad son ampliamente utilizados en estudios de lingüística, teoría de la probabilidad, lógica e informática.



A la izquierda, diagrama de la unión de los conjuntos A *y* B*; a la derecha, el de su intersección.*

Tal y como ha demostrado Javier Rodríguez Velásquez en un artículo publicado en 2008 por la revista mexicana *Ciencias de la salud*, mediante la teoría de conjuntos es posible caracterizar la unión de los péptidos y las moléculas HLA a partir de la construcción de una serie de reglas (*R*) para la determinación de los conjuntos:

— R_1: presencia de Val, Leu, Phe, Tyr, Ile, Met o Trp en la posición 1 del péptido.
— R_2: presencia de Arg en la posición 2.
— R_3: presencia de Gly o Pro en la posición 3.
— R_4: presencia de Ala, Val, Leu o Met en la posición 4.
— R_5: presencia de Arg, Lys, Ser, Thr, Ala o Gly en la posición 6.
— R_6: presencia de Asn, Gln, Leu o Met en la posición 7.
— R_7: presencia de Ala, Leu o Met en la posición 9.
— R_8: presencia de Phe, Tyr o Trp en la posición 1 y de Asn y Leu en cualquier otra posición.

Utilizando las reglas anteriores se definió el siguiente conjunto. Sea *x* un péptido cualquiera, tendremos que *x* pertenece al conjunto *A* si cumple la primera regla: $A=\{x|x\in R_1\}$. De una forma similar se definieron los conjuntos: $B=\{x|x\in R_2\}$, $C=\{x|x\in R_4\}$, $D=\{x|x\in R_7\}$, $E=\{x|(x\in C)\cap(x\notin D)\}$ y $F=\{x|x\in R_8\}$.

Obsérvese que un péptido pertenece al conjunto *E* si pertenece al conjunto *C* y (operador intersección) no pertenece al conjunto *D*.

Se estudiaron 48 péptidos, de los cuales 25 se unían a la molécula HLA. El resultado obtenido mostraba que estos péptidos unidos a la molécula HLA eran los que pertenecían al conjunto K:

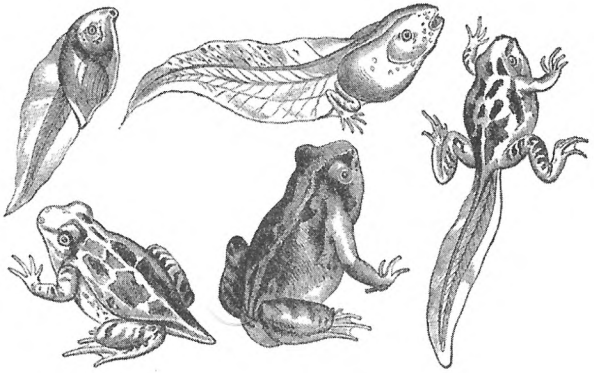
$$K = (A \cap B) \cup (A \cap D) \cup (A \cap E) \cup (B \cap F),$$

comprobándose experimentalmente que una característica de los péptidos que se unen a la molécula HLA es que todos tienen un aminoácido hidrofóbico en la primera posición (R_1) y Arg en la segunda posición (R_2). Por consiguiente, y de acuerdo con la notación propia de la teoría de conjuntos, se cumple que $A \cap B$.

Capítulo 2

La vida, un fenómeno cambiante

Los seres vivos, o algunas de sus partes, parecen estar siempre ocupados en las más diversas tareas, incluidas las que tienen por finalidad mantener a flote ese fenómeno tan fascinante como complejo que es la vida. El constante ajetreo de las hormigas durante el pecoreo (es decir, el transporte de alimentos u otros materiales), el movimiento de los glóbulos rojos a lo largo del torrente sanguíneo, la formación de bandadas de aves, la incesante transmisión de señales entre las neuronas del cerebro, la transformación de unas sustancias en otras en el metabolismo celular, el latido cardiaco, las etapas por las que pasa un embrión hasta el nacimiento del individuo o las transformaciones que experimenta un renacuajo durante su metamorfosis son algunos ejemplos que ilustran el comportamiento dinámico de los seres vivos. Por consiguiente, éstos son sistemas cambiantes en tanto que su «situación», su estado vital o su comportamiento cambian con el tiempo. Si pudiéramos observar todo lo que ocurre en el interior de una simple célula antes y después de apenas transcurrido un segundo nos quedaríamos maravillados de todas las transformaciones acaecidas en ese lapso de tiempo. Esta clase de sistemas recibe el nombre de sistemas dinámicos.



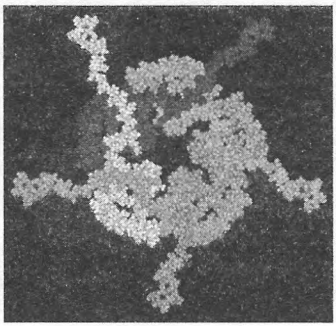
La vida es el resultado de un conjunto de fenómenos dinámicos que hacen posible su mantenimiento y perpetuación. En la imagen, el ciclo vital de las ranas según un grabado alemán de finales del siglo XIX.

En el estudio de los seres vivos y los ecosistemas pueden aplicarse las mismas teorías y métodos que en cualquier otro sistema que posea características dinámicas. Así, por ejemplo, los sistemas biológicos están formados por un conjunto de elementos, ya sean hormigas, neuronas, sustancias metabólicas o aves, con la peculiaridad de que su comportamiento o estado (ya sea del hormiguero, del cerebro, del metabolismo o de la bandada de aves) cambiará con el tiempo.

Otra característica importante es que el comportamiento o estado que muestra un sistema es el resultado de las relaciones o interacciones entre sus partes o elementos. Por ejemplo, el estado en el que se encuentra un hormiguero en el tiempo t será el resultado de las interacciones entre las hormigas en dicho periodo. A partir de esta propiedad resulta evidente que un modelo matemático debe incluir aquellas características observables que sean representativas del estado o el comportamiento del sistema que se va a estudiar. Por ejemplo, en el caso del hormiguero, el número de hormigas obrero, soldados, etc., y en el ejemplo del metabolismo, las cantidades de sustancias metabólicas A, B, C, etc.

PREDICCIÓN Y SIMULACIÓN

La idea de predicción ha calado profundamente en las sociedades de los siglos XX y XXI, siendo decisivo para el futuro del ser humano poder disponer de una herramienta con la que controlar los cambios futuros, ya sean sociales, económicos, epidemiológicos o ambientales. Desde la invención del ordenador, la predicción del futuro, a través de la realización de experimentos de simulación con un cierto modelo matemático, representa una de las técnicas más utilizadas por científicos y tecnólogos. Su utilidad e interés abarca todas las áreas de la actividad humana, desde el estudio de los sistemas ecológicos (por ejemplo, el crecimiento de las poblaciones, los ecosistemas, los modelos climáticos, la biosfera, etc.) y fisiológicos (por ejemplo, el metabolismo, las células, el corazón, el cerebro, los músculos, la farmacología, etc.) en biología o medicina hasta el estudio de los sistemas sociales (por ejemplo, opiniones, votaciones electorales, empleo, mercados, etc.) en ciencias políticas y economía.



Simulación realizada por ordenador sobre el comportamiento de las proteínas relacionadas con la enfermedad de Parkinson.

Para el matemático, las características observables de un sistema, cuyo valor puede ser obtenido experimentalmente en el campo o en el laboratorio, son las variables del modelo, que se representan como x, y,..., z. Si se conoce el valor de estas variables en el tiempo, $x(t)$, $y(t)$..., $z(t)$, entonces se sabrá cuál es el estado o el comportamiento del sistema (por ejemplo, el hormiguero, el cerebro, el metabolismo o la bandada de aves) en el instante de tiempo t. Obsérvese cómo en un sistema dinámico el tiempo t representa la variable independiente o *input*; por su parte, el *output* es el estado del sistema, el cual viene definido por el conjunto de variables dependientes $x(t)$, $y(t)$..., $z(t)$. La utilidad del modelo matemático no sólo es describir el estado u *output* de un sistema en un cierto instante de tiempo t, sino que también pretende predecir su estado futuro para un valor de t suficientemente alejado del instante actual, tal y como ocurre por ejemplo con las predicciones meteorológicas o durante el curso de una epidemia. Las predicciones sobre la gripe A, el mal de las vacas locas o el sida han sido temas de actualidad durante las últimas décadas.

Extrayendo el regalo «y» del huevo de Pascua

Uno de los problemas clásicos de las matemáticas es el siguiente. Supóngase que se sabe cuál es la derivada de cierta función, pero se desconoce cuál es la función a partir de la que se obtuvo dicha derivada; por ejemplo, $3x^2$ es la derivada y' de una función desconocida y (en lenguaje matemático, $y' = 3x^2$). La pregunta es: ¿quién es y? Esta función y, a la que también se conoce como primitiva, puede ser hallada calculando simplemente la integral de la expresión para la derivada: $\int 3x^2\,dx$.

En primer lugar, se saca el 3, al ser una constante, fuera de la integral: $3\int x^2\,dx$. En segundo lugar, al tratarse de lo que se conoce como una integral inmediata, bastará con recordar que:

$$\int x^n\,dx = \frac{x^{n+1}}{n+1} + C,$$

siendo C la llamada constante de integración. En nuestro caso, se tendrá, por lo tanto, que la expresión de y es:

$$3\int x^2\,dx = 3\frac{x^3}{3} + C.$$

Simplificando y eliminando el 3 en el resultado, se obtiene la expresión de la función y, $y = x^3$. Obsérvese una vez más que todo lo que se ha hecho es aplicar el procedimiento habitual para hallar la expresión $y = f(x)$ a partir de la información disponible, que no es otra que la expresión que corresponde a la derivada de la función $y' = f(x)$. El problema ha sido satisfactoriamente resuelto aplicando como procedimiento el cálculo integral.

Ahora bien, ¿qué ocurre cuando y' no está expresada directamente como $f(x)$, por ejemplo, tal y como vimos $y' = 3x^2$? Hay numerosos casos prácticos en los que tanto y' como y están comprendidas en una misma expresión o ecuación, que se conoce como ecuación diferencial. Por consiguiente, una ecuación diferencial no es más que una expresión que contiene una función desconocida y y su derivada y'. Además, contiene la variable independiente x, que se sustituye en el caso de los sistemas dinámicos por el tiempo t. A efectos de escritura se sustituye y' por su equivalente dy/dt. Es decir, en el caso más sencillo, una ecuación diferencial será una expresión del tipo:

$$\frac{dy}{dt} = f\left[y(t), t\right].$$

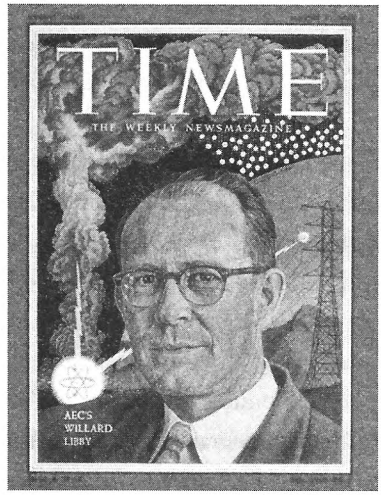
Pero demos un paso más sobre el significado de los términos que contiene una ecuación diferencial. Concretamente, ¿qué significa y'? o, si se prefiere, ¿qué es dy/dt? La derivada expresa cuál es la tasa de cambio, razón de cambio, velocidad o ritmo al que cambia un sistema. Recuérdese que una característica de los sistemas dinámicos es que su estado depende de las interacciones entre sus elementos y que cualquier cambio que ocurra en alguno de sus elementos afectarán al estado del sistema, y. Es decir, si se conoce el estado de un sistema en el tiempo t, por ejemplo $y(t)$, y se sustituye su valor en la expresión de la ecuación diferencial, entonces se obtiene una medida del cambio experimentado por el sistema, siendo su valor precisamente y'. Obsérvese cómo las ecuaciones diferenciales, a causa de sus características, son la herramienta matemática más adecuada, incluso natural, al contener todo lo necesario, para construir modelos matemáticos de sistemas dinámicos. De ahí su importancia en biología matemática, modelando con éxito muchos fenómenos biológicos y ecológicos, tal y como iremos desentrañando poco a poco en este capítulo.

Pero, ¿cómo hallar y en una ecuación diferencial? El problema ya no es tan sencillo como el ejemplo en el que conociendo su derivada, $y' = 3x^2$, se obtenía y aplicando directamente el método del cálculo integral. En el caso de las ecuaciones diferenciales se debe recurrir a la expresión de la ecuación diferencial, no únicamente a la derivada y'.

Si se compara la expresión de una ecuación diferencial con un huevo de Pascua de chocolate que contiene en su interior un pequeño juguete, resolver la ecuación consiste en obtener el regalo y por medio de la manipulación, paso a paso, de la expresión o huevo de chocolate. Por ejemplo, se comenzaría por quitar el envoltorio; se continuaría comiendo el chocolate, hasta finalmente llegar al regalo o expresión de y. Por lo tanto, resolver una ecuación diferencial no es otra cosa que hallar la expresión de y. Si se manipula el huevo de Pascua «a mano», o si se prefiere, «con lápiz y papel», aplicando un conjunto de métodos o recetas, entonces se habrán obtenido y aplicado métodos analíticos de resolución. Y en efecto, en alguna de sus etapas habrá que recurrir al cálculo integral. Alternativamente, también pueden resolverse con ordenador, disponiéndose de varias técnicas para hallar y, como, por ejemplo, los populares métodos de Euler y Runge-Kutta. A estas técnicas se las conoce en los laboratorios de farmacología o en los estudios ecológicos en ordenador como métodos numéricos de integración. Su popularidad se debe a la gran cantidad de programas disponibles para resolver ecuaciones diferenciales en prácticamente cualquier lenguaje de programación (C/C ++, Java, Visual Basic, etc.).

La ecuación diferencial de *Parque Jurásico*

En la década de 1950 Willard Libby ideó un ingenioso sistema para datar la edad aproximada de un fósil. El método de Libby se basaba en medir en el fósil, o el objeto de que se trate, por ejemplo la Sábana Santa de Turín, la cantidad de carbono radioactivo o carbono 14 (C-14).



El químico estadounidense Willard Libby (1908-1980) en la portada que le dedicó la revista Time.

El C-14 es un isótopo cuya cantidad es constante en la atmósfera terrestre. Los seres vivos incorporan a lo largo de su vida C-14, ya sea a través de la respiración o al alimentarse de otros seres vivos. En cualquier caso, e independientemente de cuál sea la vía por la que incorporan el C-14, su cantidad también es constante en los organismos. Ahora bien, cuando un ser muere, cesa la absorción, reduciéndose paulatinamente el C-14 acumulado.

Utilizaremos la expresión de la solución de la ecuación del crecimiento maltusiano para obtener una expresión que nos permita datar un objeto. En tal caso y será la cantidad de C-14 para un valor de tiempo t, siendo y_0 la cantidad de C-14 que se ha medido en el fósil. Además, en la expresión se incluye r, que recibe el nombre de constante de desintegración, siendo conocida para cada isótopo: $y = y_0 e^{rt}$.

Puesto que se sabe que la vida media del C-14 es de 5.600 años, entonces ello se tiene que sustituir en la expresión anterior:

$$\frac{1}{2}y_0 = y_0 e^{5.600r}.$$

Realizando una serie de operaciones se obtiene: $y = y_0 e^{-0,00012378t}$, expresión a partir de la que, despejando el tiempo t, se obtiene la fórmula con la que paleontólogos y arqueólogos datan los fósiles y cualquier otro hallazgo de interés histórico:

$$t = \frac{\ln(c)}{0,00012378}.$$

La expresión anterior es útil en tanto que el objeto hallado no supere la edad de 50.000 años.

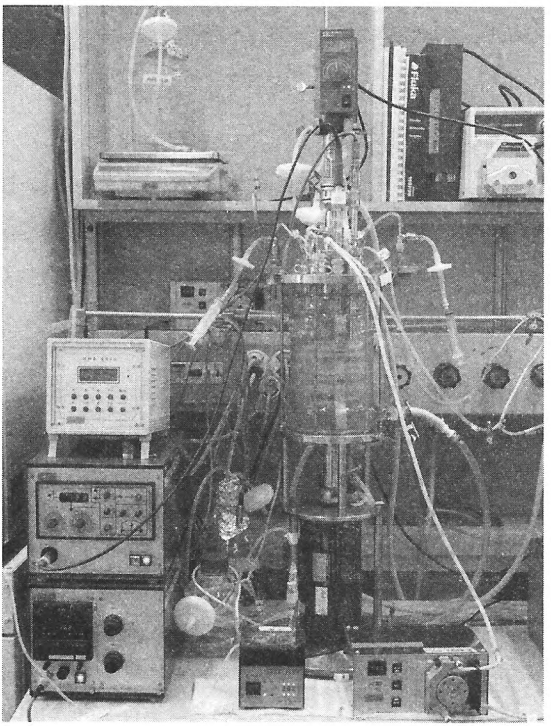
Por ejemplo, si se encuentra un hueso de un animal prehistórico en el que queda 1/100 de C-14, ¿qué edad tiene el fósil? De acuerdo con los datos, c será igual a 100; sustituyendo en la expresión:

$$t = \frac{\ln(100)}{0,00012378} = \frac{4,60517018}{0,00012378} \approx 37.204$$

se podrá concluir que el hueso tiene unos 37.000 años de antigüedad aproximadamente.

Ecuaciones diferenciales en biotecnología

La biotecnología es un área de la biología en la que las técnicas de ingeniería genética y de cultivos celulares encuentran numerosas aplicaciones en agricultura, farmacología, medicina y nutrición. Uno de los dispositivos más empleados en biotecnología es el quimiostato, un tanque o biorreactor destinado a la producción de sustancias útiles a partir del cultivo de microorganismos.



Un biorreactor de laboratorio cargado con células bacterianas.

La idea es lograr que tanto el número de microorganismos N como el de nutrientes C sean «casi constantes» manteniendo a los microorganismos en crecimiento exponencial. El motivo de mantener los microorganismos en tal forma de crecimiento es que de este modo producen sustancias útiles, como por ejemplo los antibióticos. Se deben aportar continuamente nutrientes, eliminando al mismo tiempo líquido, toxinas y cualquier otra sustancia producida por el metabolismo microbiano, manteniéndose el volumen del medio de cultivo constante. En la industria, el quimiostato se utiliza para producir, por ejemplo, etanol, alimentos resultado de fermentaciones

como los quesos, proteínas con valor terapéutico como la insulina, etc. En investigación se usa en estudios de ecología de los microorganismos, así como para estudiar la evolución con bacterias y otros microorganismos.

Aunque aquí no se entrará en detalles, las ecuaciones diferenciales son aplicadas con éxito a los biorreactores. Por este motivo, las ecuaciones diferenciales son la herramienta con la que trabajan los ingenieros bioquímicos y otros biotecnólogos. El manejo y aplicación de estas ecuaciones es toda una especialidad en biología matemática. Así, por ejemplo, en el caso del quimiostato, las ecuaciones diferenciales que describen su funcionamiento son:

$$\frac{dN}{dt} = K(C)N - F\frac{N}{V},$$

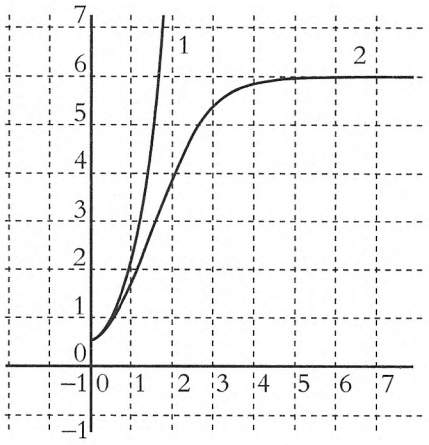
$$\frac{dC}{dt} = -\alpha K(C)N - F\frac{C}{V} + F\frac{C_0}{V}.$$

siendo N el número de microorganismos, C la concentración de nutrientes, F el flujo (con F igual a $F_{entrada} = F_{salida}$ en el quimiostato) y V el volumen. En las ecuaciones diferenciales $K(C)$, α y C_0 son parámetros del modelo. Obsérvese que la expresión que modela el ritmo de N, la primera ecuación diferencial, recuerda a la ecuación logística. En esta ecuación es en la que ha sido introducido el flujo F. A partir de estas ecuaciones, entre otras, se ha desarrollado un variado software para el control del quimiostato. Una de las aplicaciones de este software, por ejemplo, es el control de las fermentaciones desde un ordenador.

Malthus, Verhulst y el crecimiento de la población

En 1798 Thomas Robert Malthus publicó el *Ensayo sobre el principio de la población*. De acuerdo con su conjetura, en algún momento en la vida del planeta Tierra, y en referencia a las poblaciones humanas, podría ocurrir que el número de seres humanos creciese numéricamente en progresión geométrica, o exponencialmente. Sin embargo, y éste es el problema detectado por Malthus, los recursos alimenticios (aunque ello podría extenderse a cualquier otra cuestión, como por ejemplo los recursos energéticos) lo harían aritméticamente, o linealmente. Así, el número de seres humanos crecería 2 (2^1), 4 (2^2), 8 (2^3), 16 (2^4), 32 (2^5), 64 (2^6), etc., mientras que los alimentos lo harían 2, 3, 4, 5, 6, etc. Por consiguiente, se llegaría a una situación —según este célebre párroco odiado por los marxistas al considerar que sus

teorías eran un ataque a la clase obrera— en la que la alta natalidad, especialmente entre los trabajadores, estaría por encima del nivel de alimentos disponibles.



El clérigo anglicano Thomas Robert Malthus (1766-1834) y, al lado, las dos modelos de crecimiento: exponencial (1) y lineal (2).

Supóngase que aplicamos el modelo malthusiano, concretamente $y' = ry$ a alguna población no necesariamente humana; por ejemplo, de animales o microorganismos. Obsérvese que, a fin de cuentas, el modelo de crecimiento malthusiano significa que la velocidad o ritmo y' (esto es, la tasa) a la que una población crece es proporcional a su tamaño actual y. Así pues, usando las argucias propias de las matemáticas, es posible reorganizar los términos de la ecuación diferencial tal y como se muestra a continuación. En primer lugar, se reescribe la expresión como sigue: $dy/dt = ry$, siendo r el parámetro que expresa el nacimiento o incorporación de nuevos individuos en cantidad constante, generación tras generación, recibiendo el nombre de tasa o razón específica de crecimiento de la población.

En segundo lugar, se pasa a la derecha dt, tal que: $dy = rydt$. Seguidamente, si nos fijamos en la forma en la que está escrita la expresión, parece estar «pidiéndonos» que reagrupemos todos los términos relativos a y. Por consiguiente, se puede pasar y a la izquierda, con lo que se obtiene: $dy/y = rdt$.

Finalmente, y con el fin de resolver la expresión, se debe integrar en ambos términos, el de la derecha y el de la izquierda, tal y como se muestra a continuación:

$$\int \frac{dy}{y} = \int r\,dt.$$

Es posible que llegados a este punto tengamos la impresión de que en lugar de resolver el problema del microbiólogo, el razonamiento se está complicando más de la cuenta. Sin embargo, analicemos la expresión cuidadosamente. En lo que se refiere al término de la derecha, se trata de la integral elemental, la más sencilla posible, de las llamadas inmediatas. Puesto que r es una constante puede sacarse fuera de la integral, resultando así:

$$\int \frac{dy}{y} = r \int dt.$$

Recuérdese que $\int dt = t + C$, por lo que ya hemos resuelto el término de la derecha:

$$\int \frac{dy}{y} = rt + C.$$

El término de la izquierda también es una de las clásicas integrales inmediatas. Obsérvese que al estar dy en el numerador e y en el denominador, la integral es el logaritmo de y, es decir:

$$\int \frac{1}{y} dy = \ln(y) + C.$$

Por lo tanto,

$$\ln(y) = rt + C.$$

Si se quita el logaritmo y se reorganizan los términos, se obtiende la solución de la ecuación diferencial $y' = ry$. Para ello, se introduce en la solución la cantidad inicial de bacterias —denominadas anteriormente como y_0—, obteniendo la expresión de y, que estaba oculta en el huevo de Pascua:

$$y = y_0 e^{rt}.$$

En 1838 el matemático Verhulst modificó la expresión del crecimiento malthusiano, introduciendo el hecho de que debe haber un tamaño máximo de población o valor k, al que se conoce como «capacidad de carga» dado que el espacio o medio ambiente es limitado. Resultado de estas consideraciones fue la siguiente ecuación diferencial: $y' = ry\ (k-y)$.

El matemático belga Pierre Francois Verhulst (1804-1849), uno de los grandes expertos en teoría de números de la primera mitad del siglo XIX.

La solución de la ecuación de Verhulst es la célebre ecuación logística, modelo al que se ajusta, además del crecimiento de las poblaciones, también el de las epidemias y el del tamaño de las redes sociales en Internet, por ejemplo Facebook, entre otras:

$$y = \frac{k y_0}{y_0 + (k - y_0)e^{-rt}}.$$

La ecuación logística es útil en aquellos fenómenos de crecimiento en «forma de S». Se trata de un modelo de crecimiento exponencial pero acotado; es decir, el crecimiento se frena porque los recursos que lo favorecen son limitados, ya se trate de espacio físico o alimento, clientes de telefonía móvil o miembros de una red social. Por el contrario, el crecimiento exponencial es un modelo de crecimiento ilimitado y, por tanto, utópico, al no encontrarse limitados los recursos; esto es, mientras el modelo exponencial asume que los individuos se encuentran en un mundo ideal con recursos inagotables o «jardín del edén», el modelo logístico considera un mundo real, por ejemplo, el planeta Tierra, cuyos recursos obviamente son limitados.

Resulta curioso considerar que esta clase de modelos fueron propuestos en el siglo XIX en plena revolución industrial. En esa esa época coinciden en el tiempo científicos tales como Charles Darwin, padre de la teoría evolutiva de la selección natural, y Charles Babbage, inventor de las máquinas analítica y diferencial, precursoras de los actuales ordenadores. Estas coincidencias presagiaban ya una fecunda colaboración entre las matemáticas y los ordenadores, lo que resultó decisivo en el estudio de la vida durante el siglo XX. A título de ejemplo, en los siguientes apartados se explorará el modo en el que se abordan, con ayuda matemática, dos de las afecciones más importantes de entre las que aquejan al ser humano: el cáncer y las epidemias de naturaleza vírica.

El estudio matemático del cáncer: tumores en el ordenador

El cáncer es una enfermedad en la que un grupo de células crece de manera descontrolada formando un tumor, excepto en el caso de la leucemia, destruyendo las células y tejidos próximos. En realidad, un tumor incluye células normales, además de las células cancerosas, procediendo estas últimas de alguna célula normal tras un proceso de transformación maligna. Por tratarse de una enfermedad clásica, el cáncer ha sido uno de los temas de estudio de la biología matemática. Es tal su importancia que en la actualidad existe una base de datos conocida como QCDB (Quantitative Cancer Modelling DataBase) en la que la información sobre esta enfermedad es almacenada para ser usada por biomatemáticos de todo el mundo.

La aplicación de las matemáticas en el estudio del cáncer tiene lugar a través del uso de modelos matemáticos y de la realización de experimentos de simulación en el ordenador. La aportación de las matemáticas a la lucha contra esta enfermedad es doble. Por un lado, las matemáticas ayudan a la hora de proponer nuevas hipótesis o conjeturas sobre las causas que conducen a la formación de un tumor. De otro, el uso de modelos matemáticos permite integrar y, por lo tanto, comprender mucho mejor la abundancia de datos experimentales y clínicos de los que se dispone.

Hoy en día los biólogos y los matemáticos tratan los tumores como sistemas complejos. Es decir, se considera que un tumor es un sistema dinámico en el que las células cancerosas mantienen interacciones entre sí y con otros elementos allí presentes, surgiendo comportamientos que no pueden explicarse si aisláramos las células del tumor y las analizáramos por separado. De acuerdo con este enfoque, un tumor no sería el resultado del fallo de un gen concreto, esto es, de un gen que funciona mal. Actualmente se considera que el cáncer sería un fallo colectivo debido al mal funcionamiento de un número grande de interacciones entre genes. Por consiguiente, si estableciéramos un paralelismo con Internet, el cáncer sería el resultado o lo que ocurriría si se viniera abajo el «trabajo colectivo» de un número elevado de máquinas de la red (servidores DNS, direccionadores, etc.), más que al fallo de una única máquina.

En 1964 un investigador llamado Laird observó que el crecimiento de los tumores, cuando se da la circunstancia de que se desarrollan en condiciones limitadas tanto de espacio como de alimento, responde a la conocida ecuación de crecimiento de Gompertz. Un ejemplo clásico a este respecto es el del cáncer de mama. Según esta ecuación diferencial, el ritmo o velocidad y' al que aumenta el tamaño y de un tumor en tales circunstancias —tamaño que puede ser expresado por medio de su

volumen o, si se prefiere, por su número de células— es modelado de acuerdo con la siguiente ecuación diferencial:

$$y' = \alpha \log\left(\frac{K}{y}\right) y.$$

En la expresión, α es un parámetro que guarda relación con la habilidad con la que proliferan las células cancerosas del tumor, siendo K el tamaño máximo que puede alcanzar el tumor, ya que, recuérdese, el tejido del que dispone el tumor es limitado, así como limitados son los nutrientes. Si se resuelve la ecuación diferencial, se obtiene la solución, que en este caso corresponde a la llamada ley de crecimiento de Gompertz. Esta ley fue propuesta en 1825 por el matemático británico Benjamin Gompertz como un refinamiento del modelo de Malthus, utilizándose por vez primera por las compañías de seguros. La idea que subyace en la ley de Gompertz es que la tasa de mortalidad aumenta en progresión geométrica con la edad.

A título de curiosidad Gompertz describió la relación entre la tasa de mortalidad, a la que llamaremos R_m, con la edad, o tiempo t, a través de la siguiente expresión:

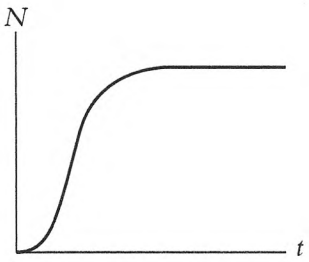
$$R_m = R_0 e^{\beta t} + A.$$

Lo curioso de esta expresión es que el término A cumple un sorprendente papel en el modelo: recoge el efecto en la mortalidad de aquellos factores no relacionados con la edad de la persona. Por ejemplo, el aumento de longevidad en los países avanzados se debe precisamente a que se ha logrado reducir considerablemente el valor de A. Su reducción ha sido posible a través del aumento del nivel de vida, lo que ha repercutido en un ambiente más saludable para las personas. Factores que han podido influir en la reducción de A son la construcción de ciudades y edificaciones más confortables, y en las que, por tanto, se está más protegido de las inclemencias del clima y se mejora la higiene, la sanidad, la alimentación, etc. Sin embargo, β, el parámetro conocido como pendiente de Gompertz, permanece aún sin modificar. Las enfermedades coronarias y el cáncer son las responsables de que, pese haberse reducido R_m a través de aquellas políticas que han reducido A, R_m aumente aún hoy en día con la edad. ¿Lograremos algún día eliminar o reducir significativamente el efecto de la edad o t en R_m?

Si aplicamos la ley de Gompertz en un contexto diferente, concretamente al cáncer, el tamaño y de un tumor estará entonces gobernado por la expresión:

$$y = Ke^{\left(\log\left(\frac{y(0)}{K}\right)e^{-\alpha t}\right)}.$$

siendo $y(0)$ el tamaño inicial del tumor. Según este modelo, si el paciente está bajo tratamiento, entonces $y(0)$ será inferior a K, aumentando su tamaño en caso contrario.



*Curva de Gompertz en el crecimiento de un tumor canceroso (*N *es el tamaño del tumor y* t*, el tiempo).*

Se trata de una función con forma sigmoidea muy similar a la función logística, con la que comparte la peculiaridad de que el crecimiento es más lento al principio y al final del proceso. Al final, la desaceleración del crecimiento del tumor resulta evidente si tenemos en cuenta, por ejemplo, que a medida que aumenta su tamaño, las células que forman su interior reciben menos oxígeno, muriendo y causando la necrosis del núcleo del tumor. Seguidamente, su tamaño se estabiliza una vez que la tasa de crecimiento de la zona exterior iguala a la de muerte o necrosis del interior del tumor.

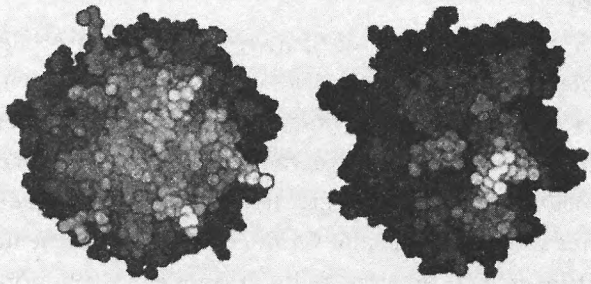
La dinámica de crecimiento de algunas empresas, concretamente aquellas con una fuerte componente tecnológica, por ejemplo, farmacéuticas, de telefonía móvil, etc., se ajusta a esta ley. Al principio, los costes en investigación, patentes, etc. superan a las ventas, pero después la empresa experimenta un periodo de gran crecimiento y, por lo tanto, de beneficios. Finalmente, hay una etapa en la que las ventas disminuyen, al ir saturándose el mercado. Otro ejemplo, especialmente relevante en biología matemática, es el crecimiento de los órganos en un embrión, que también se ajusta a la ley de Gompertz. O lo que resulta más curioso: cuando una lagartija pierde parte de su cola, su regeneración también se ajusta a esta ley de crecimiento.

Aunque la expresión que hemos obtenido anteriormente puede parecer compleja, debe tenerse presente que hoy en día esta clase de expresiones son relativamente fáciles de computar gracias a los ordenadores. De hecho, se trata de una expresión cuya dificultad de cálculo no es otra que su aparente formato, es decir, se trata de una expresión del tipo $y = ae^{be^{rt}}$, en la que un exponencial forma parte o está anidado dentro de otro.

En la década de 1980 un investigador llamado Wheldon observó que el crecimiento de los tumores de pequeño tamaño no se ajusta muy bien a esta ley que, además, no tiene en cuenta algunos aspectos biológicos, como por ejemplo la función que desempeña el sistema inmune. El refinamiento introducido por

MATEMÁTICAS Y NUEVAS VÍAS DE INVESTIGACIÓN

En 2005, un investigador de la Universidad Complutense de Madrid, Antonio Brú, propuso que el cáncer avanzado podía tratarse y ser curado causando una inflamación peritumoral que fuera persistente y duradera. Esta idea fue el resultado de estudios matemáticos sobre el crecimiento de las células tumorales, en los que se observó que todas las células crecían según un mismo patrón, al que Brú denominó dinámica universal del crecimiento tumoral. En este modelo, era muy importante la actividad de las células al borde del tumor, y Brú basó en estas células periféricas su propuesta de tratamiento. Buena parte de la controversia suscitada por esta propuesta procede del hecho de que este modelo difiere de los modelos matemáticos clásicos del cáncer en dos aspectos: por un lado, asume que el crecimiento no es exponencial, sino lineal, y por otro, que el crecimiento no está gobernado por el alimento que «buscan» las células cancerosas, sino por el espacio. Se trata de un buen ejemplo que ilustra la forma en la que las matemáticas sugieren a los investigadores nuevas rutas en la búsqueda de tratamientos para una de las enfermedades que más víctimas ha causado a lo largo de la historia, el cáncer.



Modelo matemático y simulación en ordenador del crecimiento de un tumor.

Wheldon considera que al principio del crecimiento del tumor las células cancerosas no compiten por los recursos disponibles, siendo su crecimiento exponencial o malthusiano. Sin embargo, hay un valor crítico del tamaño del tumor, superado el cual, el crecimiento abandona su crecimiento malthusiano para ajustarse a la ley de Gompertz.

Sida, gripe A y otras epidemias tratables matemáticamente

En 1983 un investigador francés, Luc Montagnier, descubrió el virus del sida o VIH (Virus de la Inmunodeficiencia Humana); es esférico, tiene un diámetro de 100 nanómetros e incluye una envoltura y cápsida de proteínas. Se trata de lo que los virólogos llaman retrovirus, al estar su genoma formado por una cadena de ARN. Según datos de la Organización Mundial de la Salud en 2006 había en el mundo unos 39,5 millones de personas infectadas. El que de este total unos 24 millones sean personas del continente africano, junto con las vías habituales de transmisión principal del virus, concretamente por relaciones sexuales sin protección o por vía parenteral, esto es, por contacto con la sangre de alguien que esté infectado, fueron y han sido parte de la polémica que desde sus orígenes ha acompañado a esta enfermedad.

En 2009 saltaba a los medios de información la noticia de una nueva pandemia, la ya célebre gripe A. De acuerdo con la OMS se trata del virus H1N1/09, siendo su material genético, su genoma, una mezcla de material aviario, porcino y humano. Por este motivo se cree que el virus saltó entre especies. No exenta también de polémica, la gripe A fue la noticia de moda durante el verano y el otoño de 2009 en todos los medios de comunicación. Inicialmente su letalidad fue alta, reduciéndose con el tiempo, coincidiendo dicha reducción con el inicio de los llamados tratamientos antivirales.

Esta clase de enfermedades de carácter pandémico son fuente de polémica y alarma en la sociedad. Ahora bien, ¿cómo realizan sus predicciones y su seguimiento las autoridades sanitarias de todo el mundo? Más aún, en un determinado país, ¿cómo se sabe en qué momento preciso se encuentra el curso de la epidemia? ¿Cuándo debe vacunarse a las personas que pertenezcan a un grupo de riesgo? Efectivamente, ello se sabe gracias a toda una serie de modelos matemáticos que representan el núcleo formal de una disciplina con gran repercusión en la actualidad, la epidemiología, la cual estudia los factores que afectan a la salud y enfermedad en las poblaciones humanas. Dada su importancia para la salud, la epidemiología ya llamó la atención

de las matemáticas a principios del siglo XX, siendo hoy en día una de las áreas de trabajo de la biología matemática.

Los investigadores pioneros en dar un enfoque matemático a las epidemias fueron William Hammer y Ronald Ross, quienes aplicaron la ley de acción de masas al comportamiento de una epidemia. Posteriormente, Lowell Reed y Wade H. Frost desarrollaron el modelo epidémico de Reed-Frost, relacionando matemáticamente el número de personas sanas susceptibles de ser infectados (S), el número de personas infectadas (I) y los individuos inmunes a padecer la enfermedad.

Es precisamente a través del uso de las ecuaciones diferenciales como los especialistas evalúan el curso de una epidemia. Supóngase que en una población humana formada por un total de N individuos hay I personas infectadas por un virus. Esto significa que el número de personas sanas, es decir, no infectadas es $N - I$. Puesto que las personas infectadas, y cuyo número es igual a I, conviven con el resto, es decir con las personas no infectadas $N - I$, estas últimas serán las personas sanas susceptibles (S) de ser infectadas. Por consiguiente, puede afirmarse que $S = N - I$.

Uno de los modelos clásicos de la epidemiología establece que el ritmo al que varía el número de personas infectadas con el tiempo es expresado de acuerdo con la siguiente ecuación diferencial: $I' = kI\,(N - I)$, o si se prefiere, de manera más simplificada, $I' = kIS$. La solución de la ecuación diferencial planteada es la célebre ecuación logística, modelo al que se ajustan las epidemias, siendo su expresión:

$$I = \frac{NI_0}{I_0 + (N - I_0)e^{-kNt}}.$$

Obsérvese que cuando comienza una epidemia, lo que para las matemáticas significa que el tiempo t es pequeño, o más exactamente «tiende a cero», entonces la ecuación logística se aproxima a lo que se llama crecimiento exponencial o malthusiano. Por este motivo, el número de personas infectadas aumenta tan rápidamente al principio de una epidemia. Esto significa que en el caso de enfermedades que causan alarma social, como el sida o la gripe A, las noticias sobre nuevos casos se acumulan en las redacciones de los medios de comunicación, aumentando aún más la alarma social.

Si se asume que el tope de infecciones corresponde precisamente a todas las personas susceptibles aún sanas, es decir, N, entonces habrá un momento que representará el punto a partir del cual la epidemia se desacelera, reduciéndose naturalmente el ritmo del número de nuevas personas infectadas I. Resulta evidente que este valor, tan «ansiado» por las autoridades sanitarias de un país, se sabe que

es alcanzado cuando el número de personas infectadas I es la mitad del total de la población, concretamente $N/2$. Con posterioridad, el número de nuevos casos se estabilizará hasta conclusión de la epidemia.

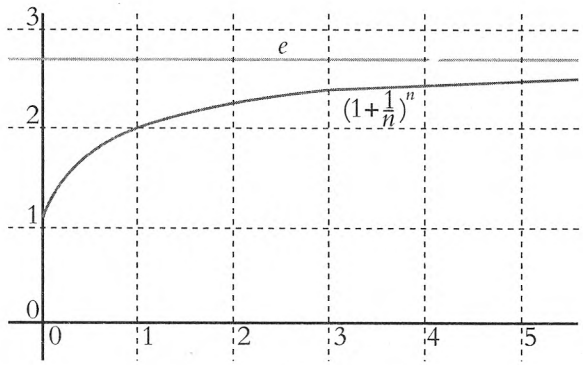
En la actualidad, y con la ayuda del ordenador y de modelos similares al descrito, es posible evaluar matemáticamente el progreso en un país de una enfermedad, por ejemplo, la gripe estacional, lo que permite a las autoridades sanitarias gestionar el calendario de vacunación de la población. Algunos de los programas de ordenador utilizados en epidemiología son Epigrass, AnyLogic Model-Builder, o STEM (SpatioTemporal Epidemiological Modeler).

El número *e* y la colonia de bacterias de *Escherichia coli*

No hay un campo de la ciencia en el que no aparezca antes o después: ya se trate de la biología molecular o la estadística, la física o la química, el número *e* es un «diablo» presente en muchos fenómenos naturales. El número *e* es un número de los llamados irracionales, al no terminar nunca su parte decimal, ni repetirse, compartiendo parentesco con π. Se cree que el número *e* fue descubierto por Jacob Bernoulli al estudiar el límite:

$$\lim_{n\to\infty}\left(1+\frac{1}{n}\right)^n,$$

obteniendo como resultado 2,71828. Con un programa de computación simbólica como Derive el cálculo del límite puede ser efectuado de forma inmediata: LIM((1 + 1/n)^n, n, INF, 0), obteniendo el resultado anterior.



Aproximación al número e.

En 1618 Napier ya hablaba de este número en sus tablas de logaritmos, siendo la base de los logaritmos neperianos $\log_e(x)$ o abreviadamente $ln(x)$. Fue el matemático Euler quien lo bautizó en 1727 como número e. Entre las curiosidades que rodea a este número destacan las que afectan a la función exponencial e^x. En primer lugar, la derivada de $f(x) = e^x$ es la misma función, esto es, $f'(x) = e^x$. Si además se obtiene la derivada en el punto $x = 0$ entonces $f'(x) = 1$. En segundo lugar, y con respecto a la integral de esta función, ocurre otro tanto, ya que $\int e^x dx = e^x + C$. En tercer lugar, si sumamos los infinitos términos de la siguiente serie $1/0! + 1/1! + 1/2! + \ldots + 1/n!$ entonces el resultado será el número e.

Obsérvese como los denominadores de los términos de la serie son factoriales de un número, por ejemplo, 4!, $4 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1$. Ahora bien, si la serie fuera $1 + x + + x^2/2! + x^3/3! + x^4/4! + \ldots + x^n/n!$ entonces la suma se aproximará a la función exponencial e^x.

Ello aparece naturalmente en numerosos fenómenos. Tal es el caso del crecimiento exponencial estudiado por Malthus en las poblaciones. Un ejemplo que ilustra el crecimiento exponencial es el crecimiento de una colonia de bacterias. Sea N_0 el número inicial de bacterias de *Escherichia coli* en una placa Petri (recipiente de laboratorio en el que los bacteriólogos cultivan bacterias) y r la tasa de crecimiento de la población, entonces el número de bacterias de la colonia N_t en el tiempo t vendrá dado por la siguiente expresión:

$$N_t = N_0 e^{rt}.$$

Puesto que el tiempo de generación de las bacterias puede rondar los 30 minutos, en poco tiempo tendremos millones de bacterias en la placa Petri. Otro ejemplo con interés práctico en biología matemática es la distribución de Poisson. Se trata de la ley de probabilidad a la que se ajustan los sucesos aleatorios con baja probabilidad. Sea por ejemplo la placa Petri en la que tenemos un cultivo de bacterias de *Escherichia coli*, si irradiamos con luz ultravioleta entonces la probabilidad de obtener un cierto número de mutantes x será igual:

$$p(x) = \frac{e^{-\lambda}\lambda^x}{x!},$$

siendo λ el parámetro de la ley de probabilidad. Aparece también en las funciones hiperbólicas, las cuales tienen numerosas aplicaciones en biología.

Capítulo 3

El microbiólogo que sucumbió al caos

Considérese el caso de un microbiólogo que está interesado en realizar una serie de experimentos para los que requiere un número suficiente de bacterias de la especie *Escherichia coli*. Con el fin de proveerse de las bacterias necesarias, realiza un cultivo en una placa Petri, según los procedimientos habituales de un laboratorio de bacteriología. Supóngase que inocula en la placa una cantidad inicial de bacterias a la que denominaremos, sea cual sea su valor, como y_0. De acuerdo con la teoría de la que hoy disponemos en biología matemática, se sabe que el crecimiento de una población sigue o se ajusta a la ecuación diferencial $y' = ry$. Esto significa que la velocidad y' a la que crecerá el cultivo de bacterias, esto es, el número de bacterias, será igual al número de bacterias presentes en el cultivo en el instante t multiplicado por r, siendo r la tasa instantánea de crecimiento.

Es importante destacar que las bacterias crecerán al ritmo indicado en la ecuación diferencial si se cumple algo que a primera vista resulta insólito en el mundo real: el alimento presente en el medio de cultivo no debe agotarse; una situación parecida puede lograrse experimentalmente en un laboratorio de microbiología, utilizando el quimiostato, tal y como vimos en el capítulo anterior. Además, el espacio físico tampoco debe ser una restricción al crecimiento. Esto significa que las bacterias deben disponer, al menos en teoría, de un espacio ilimitado en el que habiten todas las nuevas bacterias que surjan generación tras generación. En el hipotético caso de que esto fuera posible en la naturaleza se trataría de lo que se conoce como crecimiento malthusiano, propuesto por Malthus en 1798.

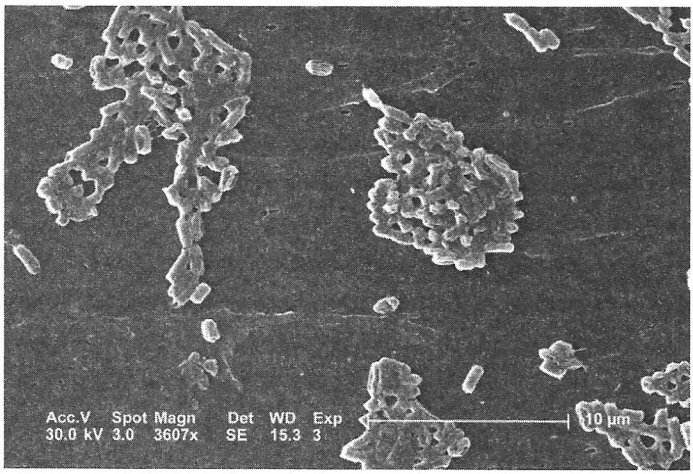
La ecuación diferencial $y' = ry$ y sus restricciones

Resolviendo la ecuación diferencial $y' = ry$, obtendremos la siguiente expresión para la solución:

$$y = y_0 e^{rt}.$$

Esta expresión nos dice que el número de bacterias y en cierto instante de tiempo t será igual al número inicial y_0 multiplicado por un término exponencial. El término exponencial es el número e, elevado al producto de r por el tiempo t. Respecto al valor de r, se trata de un parámetro, es decir, de alguna cualidad no directamente observable. Su valor se determina en el laboratorio estimándolo, o consultándolo en algún manual. Recuérdese que el número e es un número como π —perteneciente al grupo de los llamados irracionales—, siendo su valor 2,71828.

Obsérvese que el número de bacterias crecerá en régimen exponencial si las condiciones anteriormente indicadas se cumplen, y con la expresión indicada al inicio de este apartado el microbiólogo ya será capaz de saber cuánto tiempo deberá esperar para obtener un cultivo con el número de bacterias requerido en su experimento.



Escáner que muestra el crecimiento de un grupo de bacterias de Escherichia coli.

Obviamente, todo lo anterior sólo es válido si el microbiólogo es capaz de suministrar al cultivo de *E. coli* una cantidad de alimento ilimitada y las bacterias no ven restringido su crecimiento en número por limitación del espacio disponible. Sin embargo, en la práctica, esta última condición difícilmente se podría cumplir. Actuando en consecuencia, el microbiólogo es capaz de calcular el número máximo de bacterias que puede albergar un recipiente en el laboratorio: un parámetro que, independientemente de su valor, llamaremos k. Este parámetro, el tamaño poblacional máximo, es también conocido como capacidad de carga. Por lo tanto, se debe modificar la expresión del crecimiento malthusiano $y' = ry$, multiplicándola

por $(k - y)$. Es decir, ahora se dispondrá de una nueva ecuación diferencial en la que queda recogida esta nueva restricción, el tamaño poblacional máximo que es posible albergar o que «cabe» en cierto entorno o ambiente:

$$y' = ry(k - y).$$

Esta expresión, tal y como vimos en el capítulo anterior, recibe el nombre de ecuación de Verhulst, y fue introducida por este matemático belga en 1838. Resulta evidente que si el número de bacterias y aumenta, entonces $k - y$ disminuye, y viceversa, es decir, si las bacterias disminuyen en número y, aumenta $k - y$, regulándose así el tamaño de la población. Se trata de un mecanismo de regulación que es similar al modo en el que un termostato regula la temperatura ambiental de una habitación, y al que se conoce como retroalimentación negativa o *feedback*.

Obsérvese que en el caso particular de las bacterias —y, de hecho, de muchos otros seres vivos— el número máximo de individuos puede alcanzar cifras millonarias, siendo muy incómodo trabajar con números tan grandes. Por este motivo, nada impide que por una mayor comodidad se defina 1 como el número máximo de individuos, sabiendo que efectivamente será en realidad un número todo lo grande que se requiera. Efectuando este cambio de escala, la población oscilará entre 0 y 1; por ejemplo, 0,67, 0,16, etc., valores que, conociendo cuánto representa 1, podrán ser traducidos al tamaño real de población. Teniendo en cuenta el cambio de escala, la expresión para la ecuación diferencial pasa a ser:

$$y' = ry(1 - y).$$

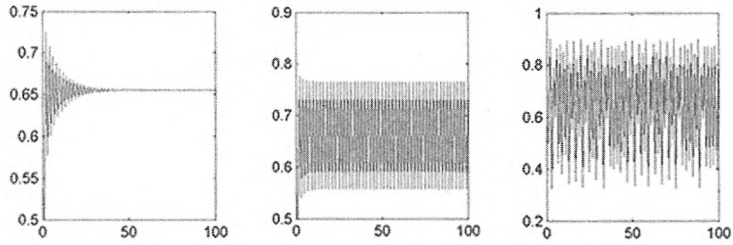
Antes de experimentar con esta ecuación daremos un último paso: sustituir y' por $y(t + 1)$ e y por $y(t)$, que serán el número de bacterias en tiempo futuro $t + 1$ y tiempo presente t, respectivamente. Rescribiremos una vez más la ecuación diferencial, obteniendo lo que se conoce como expresión en diferencias:

$$y(t + 1) = ry(t)(1 - y(t)).$$

Como puede observarse, se trata de una expresión que puede ser tratada fácilmente con un ordenador. Esta expresión fue utilizada en 1976 por el biólogo Robert May simulando el crecimiento de las poblaciones.

Cuatro experimentos a modo de ejemplo

Supongamos ahora que el microbiólogo realiza cuatro experimentos con su ordenador, que numeraremos como 1, 2, 3 y 4, siendo r—la tasa instantánea de crecimiento— 0,4, 2,4, 3,0 y 3,6, respectivamente. En todos ellos se parte de un mismo número inicial de bacterias $y(0)$. Por ejemplo, consideraremos que inicialmente se inoculan en el recipiente un número de bacterias igual al 70% del tamaño poblacional máximo 1 que pueden ocupar el recipiente. En consecuencia, $y(0)$ será igual a 0,7. Obsérvese que lo único que se variará en cada experimento es el valor de r, representando gráficamente para cada valor del tiempo t el número de bacterias $y(t + 1)$.



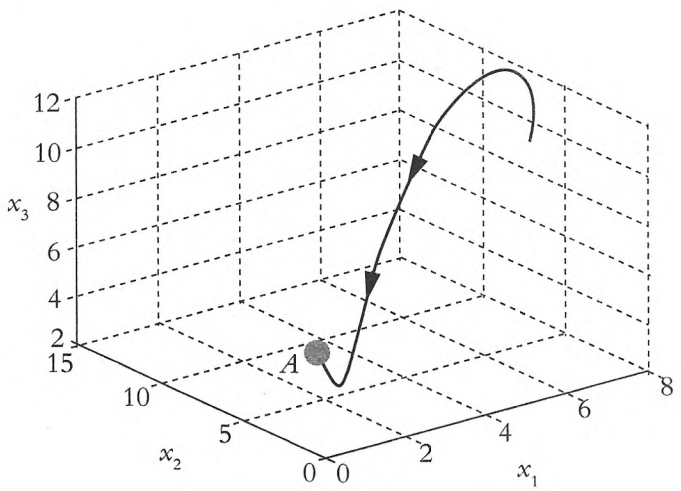
Gráficos correspondientes a los experimentos de crecimiento de Escherichia coli. *De izquierda a derecha, experimento 2 (r = 2,4), experimento 3 (r = 3,0) y experimento 4 (r = 3,6).*

Realicemos el experimento 1 con un valor $r = 0,4$. En primer lugar, se calculará con la expresión en diferencias el número de bacterias al cabo de una unidad de tiempo $y(1) = 0,24y(0)(1 - y(0))$, sustituyendo $y(0) = 0,5$. Una vez obtenido $y(1)$, se calcula el número de bacterias al cabo de dos unidades de tiempo $y(2)$, es decir, $y(2) = 0,24y(1)(1 - y(1))$. A continuación, se obtiene $y(3)$, $y(4)$ y así sucesivamente hasta un valor del tiempo t todo lo grande que se desee. Por ejemplo, estudiaremos el crecimiento de la población hasta que transcurran $t = 100$ unidades de tiempo, tiempo para el que el número de bacterias será $y(100)$. Finalmente, se representa para cada tiempo t el número de bacterias $y(t)$. Obsérvese que dado un valor inicial del número de bacterias, esto es $y(0)$, y un cierto valor del parámetro r, se obtiene con el ordenador una secuencia del número de bacterias para distintos tiempos; es decir, $y(0)$, $y(1)$ $y(2)$..., $y(100)$, secuencia de valores a la que los matemáticos llaman órbita. La pregunta que nos haremos es ¿hacia dónde evoluciona la órbita? Es decir, ¿cuál será el destino final de una población?

Con el fin de responder a esta cuestión se aplica en el resto de los experimentos el protocolo anterior, aunque los cálculos se hacen con su correspondiente valor r.

¿Qué se observa? En el experimento 1 la población de bacterias se extingue; transcurrido un tiempo, no habría bacterias en el recipiente. Sin embargo, desde un punto de vista matemático, se dice que la población ha alcanzado el equilibrio, lo cual sucede cuando el número de individuos no varía y, por tanto, la tasa de cambio y', o lo que es lo mismo dy/dt, es 0.

En el experimento, la población ha alcanzado lo que se denomina un atractor puntual en $y = 0$. Puesto que $y = 0$ entonces se ha producido la extinción, uno de los posibles estados a los que puede evolucionar una población en la naturaleza. Un atractor no es más que el punto o conjunto de puntos al que tiende o se aproxima un sistema dinámico —en nuestro experimento, la órbita formada por el número de bacterias de la población—. Por consiguiente, el equilibrio significa que el comportamiento del sistema es estacionario, no varía, ya que se ha alcanzado un atractor, y, signifique lo que signifique y, desde el punto de vista biológico, se cumple el equilibrio, dado que $dy/dt = 0$.

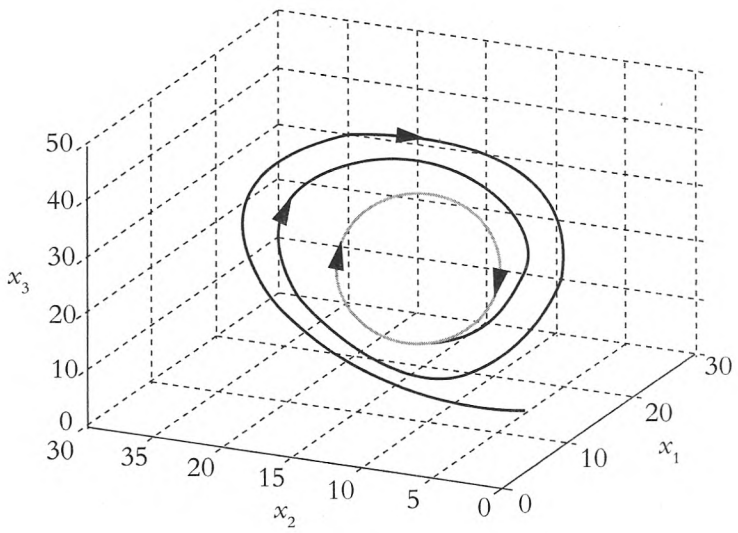


Atractor puntual.

Comparado con el primer experimento, mejor destino ha alcanzado la población de bacterias en el experimento 2. La población ha evolucionado también hacia el equilibrio, pero en esta ocasión no se ha extinguido al tratarse de un atractor puntual en $y = 0{,}6$. En el experimento 3 el número de bacterias parece oscilar entre un valor máximo y otro mínimo. Esto significa que dependiendo de en qué momento, o instante de tiempo t, el microbiólogo hiciera un recuento

de bacterias en el recipiente, el valor final del recuento variaría entre un número máximo y otro mínimo. Se dice entonces que la población ha alcanzado igualmente el equilibrio.

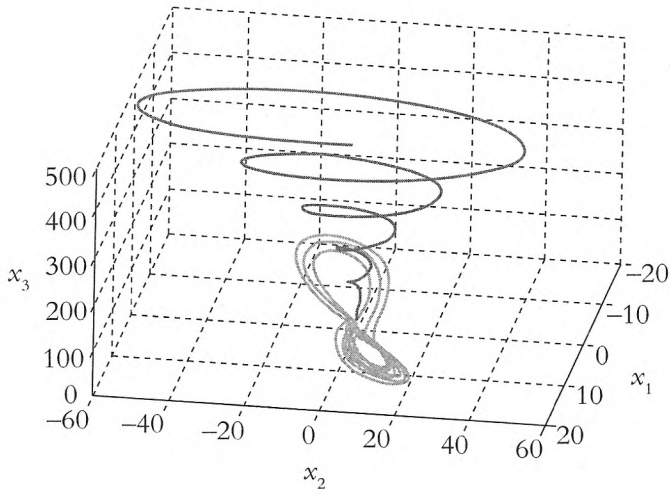
Ahora bien, dada esta oscilación entre dos extremos, el equilibrio es ahora responsabilidad de lo que se llama ciclo límite. Se trata de una órbita o trayectoria cerrada, y suele ser característico de sistemas cuyo comportamiento es oscilante. Desde un punto de vista geométrico, un atractor actúa como un sumidero, pudiendo tratarse de un punto, una curva o incluso un fractal, concepto que describiremos en breve. Por consiguiente, los sistemas estables, por ejemplo, el cultivo de bacterias que estamos estudiando, son aquellos que a lo largo del tiempo tienden hacia un atractor, mientras que los sistemas inestables escapan de los atractores.



Ciclo límite.

Pero ¿qué observamos en el último experimento, el experimento 4? Se comprueba inmediatamente que en este experimento no existe un patrón de oscilación en la curva. Las oscilaciones y, por tanto, la población se comportan de un modo caótico. En tales circunstancias es imposible conocer con exactitud cuál será el número de bacterias de la población, ya que según en qué instante se hiciese el recuento, su número variará significativamente. Además, y ésta es la cuestión, esa variación del número de bacterias no se ajusta «aparentemente» a patrón alguno, a

diferencia de lo que ocurre en los tres primeros experimentos. Por consiguiente, concluiremos que el caos es la ausencia de un patrón de oscilación, surgiendo este comportamiento cuando el sistema alcanza un valor crítico del parámetro de una ecuación diferencial. En el experimento el valor crítico del parámetro es $r = 3{,}6$, ocurriendo que la población, su órbita de valores $y(0)$, $y(1)$, $y(2)...$, $y(100)$, ha sido atrapada por lo que se conoce como un atractor extraño. El clima del planeta Tierra, los índices de la bolsa o el electroencefalograma humano exhiben de forma natural comportamientos caóticos, estando gobernados en su comportamiento dinámico por un atractor extraño.



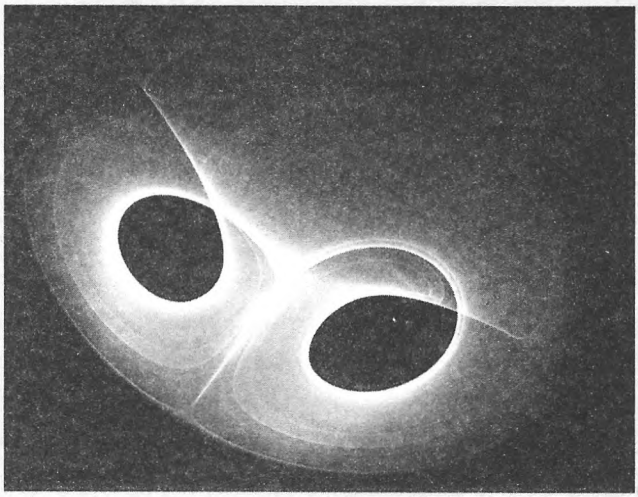
Atractor extraño.

Estudiando, salto a salto, el comportamiento de la naturaleza

A lo largo del capítulo anterior nos hemos familiarizado con la forma en la que la biología matemática estudia los fenómenos y sistemas biológicos por medio de una clase de expresiones clásicas, las ecuaciones diferenciales. Sin embargo, éstas no son el único procedimiento del que se dispone para estudiar los sistemas dinámicos y, por tanto, abordar el modelado y la simulación de los fenómenos biológicos. Otra de las técnicas actualmente de moda, especialmente debido a la influencia creciente de los ordenadores, son las funciones o mapas. En realidad, se trata de un método aparentemente más sencillo que el representado por el uso

PROPIEDADES DEL CAOS

Una de las características de los sistemas caóticos es que se comportan como si fueran estables e inestables al mismo tiempo. Esto significa que existe un atractor hacia el que el sistema se siente atraído, pero del que también se aleja. Este comportamiento «indeciso» del sistema hace que exhiba propiedades muy interesantes. Por ejemplo, son sistemas muy sensibles a las condiciones iniciales. Pequeñas diferencias en las condiciones iniciales, incluso de apenas unos decimales por error en las medidas, hacen que el pronóstico de su estado futuro cambie bruscamente; un ejemplo es el clima y la atmósfera terrestre. Incluso si conocemos el estado actual de un sistema caótico no podemos predecir con seguridad su estado en un momento posterior; por ejemplo, el comportamiento de la bolsa: la decisión de un pequeño inversor de comprar o vender algunas de sus acciones en función del estado de la bolsa, a día de hoy y en una determinada hora, puede tener un gran efecto unas horas después en los índices bursátiles. Por tanto, resulta paradójico que, pese a tratarse de sistemas gobernados por ecuaciones diferenciales, los sistemas caóticos exhiban comportamientos complejos. Este comportamiento se explica por la existencia de un atractor extraño. Así, por ejemplo, el atractor de Lorenz representa un atractor extraño del modelo más sencillo posible sobre el clima terrestre. Otro atractor extraño es el de Henon, que guarda relación con la forma en la que los circuitos neuronales del cerebro animal y humano memorizan un patrón en las conexiones o sinapsis entre neuronas. Un atractor extraño son los conjuntos de Julia. Se trata de fractales, auténticos atractores que explican algunas formas biológicas, como las de bacterias y protozoos.



Atractor extraño de Lorenz.

de ecuaciones diferenciales. Un ejemplo clásico es el llamado mapa logístico. En lugar de utilizar la ecuación diferencial de Verhulst $y' = ry(k - y)$ se utiliza la expresión $y_{n+1} = ry_n(k - y_n)$, a la que por su forma se denomina ecuación en diferencias. Recuérdese que esta última expresión es la que se utilizó en el capítulo anterior al introducirnos en el estudio del caos.

En las ecuaciones en diferencias n es la forma habitual en la que se hace referencia al tiempo t. Ahora el tiempo, y ésta es una observación importante, será discreto, es decir, irá a saltos, 0, 1, 2, 3..., t, tal y como ocurre en los relojes digitales. Obsérvese que en el caso de utilizar en un experimento con ordenador la expresión del mapa logístico, nos limitaremos a iterar una y otra vez la expresión. Es decir, una vez elegido el valor de k, r y el número inicial de individuos, por ejemplo bacterias, $y(0)$, todo lo que debe hacerse es computar los valores de $y(1)$, $y(2)$, $y(3)$, etc. para lo que se usa la expresión computacional:

$$y\ (t + 1) = r\star y(t)\star(k - y(t)),$$

siendo * el operador producto utilizado en los lenguajes de programación. Los matemáticos acostumbran a decir que dadas las condiciones iniciales $y(0)$ la secuencia de valores $y(1)$, $y(2)$, $y(3)$, etc. representa la órbita del punto $y(0)$. Si se dispone de conocimientos de programación, por elementales que éstos sean e independientemente del lenguaje que se domine, puede comprobarse que el programa se reduce al siguiente código:

```
'condiciones iniciales y parámetros del mapa logístico
y(0): r: k
'tiempo máximo de simulación
tmax
'Ecuación en diferencias
For t = 0 TO tmax
y(t + 1) = r*y(t)*(k - y(t))
print t, y(t + 1)
End
```

La diferencia entre esta metodología y las ecuaciones diferenciales es que se sustituye la integración por la iteración. Es decir, ya no se necesita calcular ninguna integral; en su lugar se repiten una y otra vez las mismas operaciones matemáticas.

Esta idea de repetición de los cálculos conduce al concepto de mapeo, un vocablo muy utilizado por los especialistas. Así, por ejemplo, los ecólogos mapean el estado futuro de un sistema $y(t + 1)$, por ejemplo una laguna o una dehesa, a partir de su estado actual $y(t)$. Si se repite esta estrategia una y otra vez, se puede predecir cuál será el curso o evolución de la laguna o la dehesa.

Atrevámonos a dar un paso más: ¿cómo quedaría el programa anterior si en lugar de utilizar el mapa logístico se utilizara en el ordenador la ecuación de Verhulst? En tal caso no se debería iterar, sino integrar, tal y como describimos en el capítulo anterior.

La integración de una ecuación diferencial puede ser abordada aplicando diferentes métodos. Estos métodos no sólo son habituales en los estudios de ecología, fisiología y farmacología, sino también son profusamente utilizados en muchas otras disciplinas, como la economía, la ingeniería química y un largo etcétera que incluye materias tan dispares como las ciencias políticas.

A estos métodos de integración de ecuaciones diferenciales con ordenador se les conoce como métodos numéricos de integración. El más sencillo y popular es el método de Euler, o de las tangentes, aunque en la práctica uno de los más precisos es el llamado método de Runge-Kutta de cuarto orden. Aplicando cualquiera de estos métodos se obtendrán valores aproximados de $y(1)$, $y(2)$, $y(3)$, etc., mientras que estos valores serán exactos si fueran obtenidos integrando «a mano» en la expresión de la ecuación diferencial y seguidamente se sustituyeran en la expresión de la solución el valor t igual a 1, 2, 3 etc. Supóngase que se aplica el método de Euler; en tal caso el programa con el que se simula la ecuación diferencial de Verhulst sería:

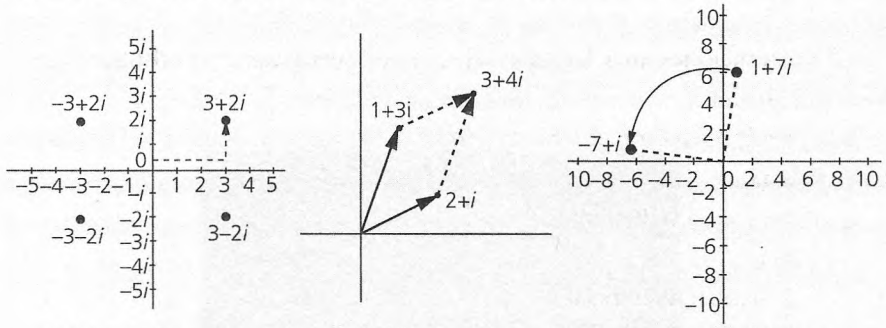
```
'condiciones iniciales y parámetros de la ecuación de Verhulst
y(0): r: k
'tiempo máximo de simulación
tmax
'Incremento de tiempo
Inct
'Ecuación diferencial
For t = 0 TO tmax
y(t + 1) = y(t) + Inct*( r*y(t)*(k - y(t)) )
print t, y(t + 1)
End
```

Es inmediato comprobar que resolver una ecuación diferencial con el ordenador aplicando el método de Euler consiste en predecir el estado futuro del sistema $y(t+1)$ a partir del estado actual en el que nos encontremos $y(t)$, tal y como si

LA MAGIA DE LOS NÚMEROS COMPLEJOS

Desde antiguo el ser humano ha sentido un deseo irrefrenable por superar sus propias limitaciones. Esta tendencia ha hecho posible toda clase de invenciones, pero si hay un ámbito en el que el ser humano ha sido especialmente creativo es el de las matemáticas. Un ejemplo son los números complejos. Las preguntas ¿existe algún número cuyo cuadrado sea negativo? y ¿existen raíces cuadradas de números negativos? fueron respondidas afirmativamente por dos matemáticos italianos, Girolamo Cardano y Rafael Bombelli, a mediados del siglo XVI. Dicho número fue bautizado con el poético nombre de número imaginario. Desde entonces, y por convenio, se representa la unidad imaginaria con la letra *i* siendo su valor $i = \sqrt{-1}$ o, alternativamente, $i^2 = -1$.

A partir de la unidad imaginaria se definieron los llamados números complejos. Mientras que en la vida diaria estamos acostumbrados a utilizar números tales como 10,23, 6, 1/2, etc., en distintos campos de la ciencia y tecnología, los científicos y tecnólogos acostumbran a utilizar de manera natural los números complejos. Éstos constan de dos partes, una parte real *a* y otra imaginaria *b*, siendo números complejos por ejemplo 3 + 2*i*, 6 + 7*i*, etc., al ajustarse a la forma *a* + *bi*, que es la forma en la que se escriben esta clase de números. No obstante, obsérvese que *a* y *b* son números reales. Lo que resulta realmente sorprendente es el hecho de que los números complejos cuentan con infinidad de aplicaciones en biología, ingeniería, matemática aplicada, etc. En el anexo del presente volumen, estos números fascinantes, así como las operaciones que es posible hacer con ellos, son analizados con mayor detalle.



A la izquierda, representación de los números complejos: eje-X parte real, eje-Y parte imaginaria; en el centro, suma de dos números complejos: (1 +3i) +(2 +i), y a la derecha, multiplicación de (1 +7i) por el número imaginario i.

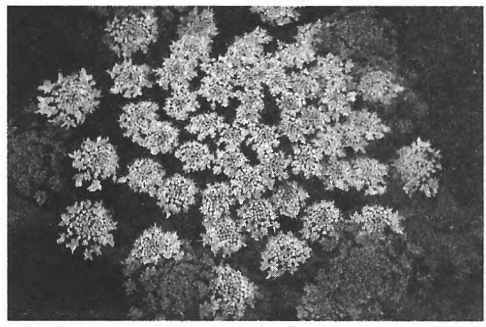
iterásemos una ecuación en diferencias. Ahora bien, debe hacerse una salvedad, y es que incluimos en el cómputo final el producto del tiempo transcurrido, entre $y(t + 1)$ e $y(t)$, por la expresión de la ecuación diferencial. Se puede comprobar que la expresión de Euler no es más que la ecuación de una recta, siendo su pendiente precisamente la ecuación diferencial. Utilizando esta recta tangente a un punto puede predecirse el estado o comportamiento futuro $y(t + 1)$ del sistema con mayor precisión que utilizando la ecuación de diferencias.

Además de las ecuaciones diferenciales, y del uso de las funciones o mapas, se dispone de una tercera técnica de modelado y simulación de sistemas dinámicos, los autómatas celulares.

¿Es la naturaleza fractal?

La naturaleza construye objetos inanimados —por ejemplo, nubes, montañas, costas, cristales de hielo, etc.—, seres vivos —tales como plantas, microorganismos, algas, corales, etc.— o sus estructuras —como el sistema bronquial, el sistema vascular o las ramificaciones en neuronas— aplicando un simple procedimiento: repitiendo, una y otra vez, cierto patrón. Sea cual sea el nivel al que se realice la observación, se comprobará que existe un patrón que se repite, una y otra vez, sin importar que estemos observándolo a una escala de metros, centímetros o incluso milímetros. A estas estructuras autosimilares se les llama fractales.

La idea es simple: la naturaleza construye estructuras aplicando un criterio de economía. Crea un patrón o «motivo arquitectónico» y lo repite a diferentes escalas dentro y fuera del objeto. Un ejemplo clásico que ha llamado desde siempre la atención de los botánicos es el sistema de ramificación de las plantas. Así, por ejemplo, es fácil comprobar como la organización o estructura de una rama es, junto con las ramas que contiene, una versión repetida del conjunto de la planta.



Las ramificaciones en la plantas son un ejemplo de estructura fractal.

En la actualidad se cree que la enfermedad es la pérdida de complejidad del sistema. El cuerpo perdería su situación de sistema caótico adoptando en la enfermedad un estado de respuestas repetitivas. Es decir, en un estado de salud, la temperatura corporal, el ritmo respiratorio o la tensión arterial, tienen una semejanza con los fractales. Si se miden sus valores cada diez minutos, una vez a la semana o cada mes, y se representan gráficamente, se comprobará cómo se cumple un patrón de autosimilitud. Sin embargo, ante una enfermedad, este patrón se pierde. La pérdida de salud hace que el cuerpo pierda complejidad. Por consiguiente, las variables fisiológicas perderán su comportamiento fractal.

Otro ejemplo es el electroencefalograma humano. Si se obtiene el atractor a partir del electroencefalograma, el atractor resultante tendrá naturaleza fractal. Si se calcula su dimensión *D*, concepto que se abordará a continuación, se obtendrá un valor numérico. Lo realmente llamativo desde un punto de vista neurofisiológico es que el valor *D* depende del estado del sujeto, variando en función de que se trate de una persona sana despierta, sana bajo los efectos de la anestesia o epiléptica.

Pero, ¿qué propiedades tienen los fractales que los hagan tan interesantes? En primer lugar, su dimensión no es entera. Es decir, en nuestro mundo, que los matemáticos llaman euclidiano, acostumbramos a manejar dimensiones que sean números enteros. Así, por ejemplo, una hoja de papel tiene largo y ancho, por lo que su dimensión *D* es 2. Si se dibuja con ayuda de una regla una recta en la hoja de papel, se dirá que su dimensión *D* es 1. La habitación en la que hay una mesa sobre la que hemos apoyado la hoja de papel en la que a su vez hemos dibujado una recta, tiene largo, ancho y alto. Esto significa que la habitación tiene tres dimensiones, siendo $D = 3$. Afirmar que los fractales tienen dimensión no entera quiere decir que el valor de su dimensión *D* es 1,8, 2,6 o valores por el estilo.

Además, los fractales son infinitos; es decir, observemos al nivel que observemos, son estructuras que parecen no agotarse. Éste es uno de los clásicos experimentos con ordenador que pueden realizarse con programas como Fractint o Ultra Fractal: al aplicar un zoom a una región del fractal, siempre es posible ir más allá, hasta el infinito. Más aún, si se realiza este experimento, se comprobará que los fractales son autosimilares. Es decir, tendremos la sensación de estar observando un mismo patrón o motivo todo el tiempo, patrón que se mostrará con toda su belleza y complejidad, pero sin que éste cambie sea cual sea el nivel de observación al que tengamos fijado el zoom.

DIBUJANDO FRACTALES CON EL ORDENADOR

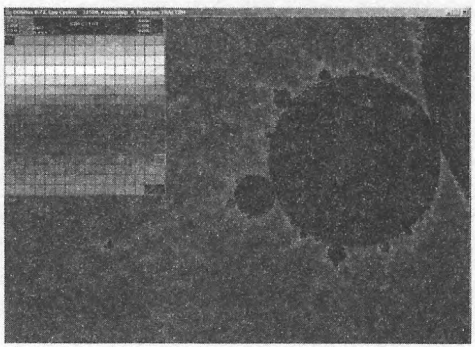
Uno de los programas clásicos para dibujar fractales con el ordenador es FractInt, del que existen versiones para Windows, Linux y Mac Os. Una de sus características más llamativas es su poderoso zoom, con el que puede navegarse en el interior de un fractal con una precisión de 1.600 decimales. Se trata, sin duda, de uno de los programas mejor diseñados por la potencia de sus algoritmos y su alta precisión matemática.

Otras características que se deben tener en cuenta en esta clase de programas son sus herramientas. Por ejemplo, con Ultra Fractal es posible crear fractales cambiando los colores, usar capas y máscaras, realizar animaciones, etc. El uso de capas permite dibujar un fractal en cada capa para combinarlas posteriormente, logrando así efectos realmente llamativos. Aunque orientada al diseño de fractales de aspecto «nebuloso», Aphysis es otra herramienta que vale la pena tener en cuenta. Este programa, desarrollado por Mark Townsend, permite crear esta clase de fractales y sus variantes a partir de la simulación de mutaciones sobre un fractal previamente definido.

Dentro de la variedad de programas disponibles, hay algunos que destacan por sus numerosas opciones. Por ejemplo, Fractal Explorer posee 148 clases de fractales; se pueden crear atractores extraños (atractores en 3D) e incluye sistemas de función iterada y hasta 22 clases de lo que se conoce como cuaterniones. Además, permite crear efectos especiales por medio de 117 filtros, dispone de 12 algoritmos de color, posibilidad de crear animaciones en formato AVI, etc. Entre las prestaciones más interesantes de este programa está FEParser (© Kyle McCord), un compilador para fórmulas orientado a usuarios avanzados que quieran experimentar con sus propios fractales.

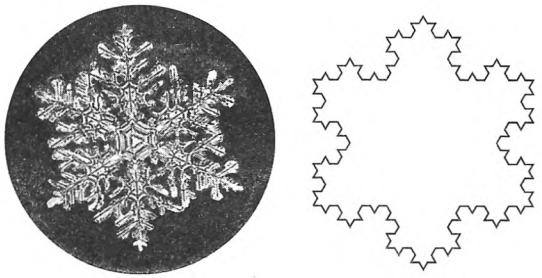
Otros programas, como por ejemplo XenoDream, destacan por su vertiente artística, pudiendo añadirse texturas e iluminaciones y crear fractales en 3D e incluso animaciones y estereogramas.

Estos programas representan tan sólo algunos ejemplos de una amplia oferta adaptada a todas las necesidades, desde el mero disfrute de su representación al estudio matemático de estos objetos o la creación de arte con ordenador.



La paleta de colores del programa Fractint.

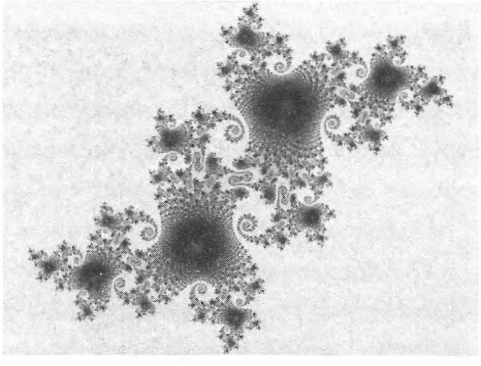
Estas propiedades estarán presentes en todos los fractales construidos por los matemáticos. Es decir, los fractales generados con ordenador son objetos matemáticos que son «perfectos» o ideales si se comparan con los fractales de tamaño finito, y no ideales o «imperfectos», construidos por la naturaleza. Aun así, dada la belleza y complejidad de los fractales de la naturaleza, ésta nunca dejará de sorprendernos.



Cristal de hielo (en una imagen realizada por Wilson Bentley) y su fractal, el cristal de Koch.

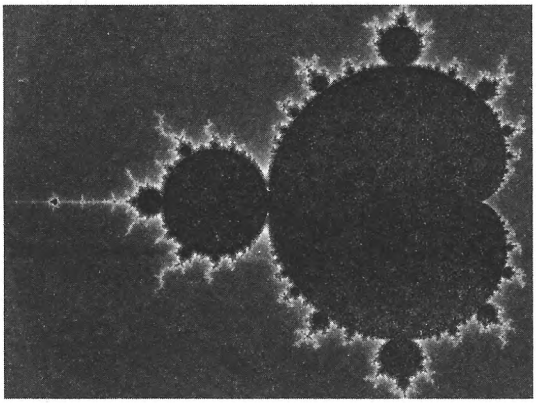
Los conjuntos de Julia y Mandelbrot

Gaston Julia fue un matemático francés precursor del estudio de los fractales. A pesar de la importancia de sus hallazgos, falleció en 1978 sin llegar a disfrutar de notoriedad alguna. Uno de los motivos de esta situación es que los ordenadores de su época no disponían todavía de las prestaciones gráficas de las que gozan hoy en día, que permiten mostrar toda la belleza y aparente complejidad de los objetos fractales. Además, y aunque resulte anecdótico, Julia no fue muy afortunado, ya que una lesión en la cara producida durante la Primera Guerra Mundial le obligó a llevar parcialmente oculto el rostro de por vida.



Fractal conjunto de Julia.

Supóngase una función del tipo $Z_{n+1} = Z_n^2 + C$, siendo Z una variable y C una constante. En esta expresión, el valor del término situado a la izquierda en la iteración $n + 1$ es igual al cuadrado de Z en la iteración anterior n más el valor de la constante C. En principio, la expresión no tiene mucho interés, excepto si la variable Z y la constante C fueran números complejos. Éste fue precisamente el caso estudiado por Julia. Años más tarde, Benoit Mandelbrot estudió también esta clase de expresiones iterativas con ayuda del ordenador. De alguna manera, Mandelbrot continuó el trabajo iniciado por Gaston Julia con los fractales, siendo uno de los personajes que más ha contribuido a la popularidad de esta clase de objetos. En 1958 se incorporó a un centro de investigación de IBM en Estados Unidos e investigó la utilidad de los fractales no sólo en física, por ejemplo, en dinámica de fluidos, sino también en economía. En 1975 acuñó el término fractal para describir esta clase de objetos y, estudiando con ordenador los conjuntos de Julia, encontró los conjuntos que llevan su nombre, los conjuntos de Mandelbrot.



Fractal de Mandelbrot.

En 1982 Mandelbrot publicó el libro *La geometría fractal de la naturaleza*, en el que argumentaba cómo la naturaleza construye sus formas con fractales (por ejemplo, en los casos de las líneas costeras, las montañas, las plantas o los vasos sanguíneos y pulmones). Ahora bien, ¿en qué se diferencian estas dos clases de fractales? En los conjuntos de Mandelbrot se estudia lo que se conoce con el nombre de órbita 0. Mandelbrot propuso estudiar la iteración, una y otra vez, de la expresión $Z_{n+1} = Z_n^2 + C$ para el caso particular de que Z_0 sea 0. La idea era observar en esas condiciones cuál era el conjunto de valores de C en los que la órbita resultante no iba hacia el infinito. Precisamente ese conjunto de valores fue bautizado como conjunto de Mandelbrot. Por el contrario, en los conjuntos de

Julia se asigna a la constante compleja C un valor fijo, estudiando a continuación el comportamiento de la función, la órbita y, por tanto, Z_0, Z_1, Z_2,..., etc. Puesto que un ordenador no puede trabajar con números complejos, entonces se considera que tanto la variable como la constante pueden ser escritas del siguiente modo:

$$Z = X + iY$$
$$C = p + iq,$$

descomponiendo la función $Z_{n+1} = Z_n^2 + C$ en su parte real X e imaginaria Y. Ahora, con ordenador, ya es posible representar los puntos de la órbita en el plano de Argand, esto es en el sistema cartesiano X-Y, representando aquellos puntos que cumplan la condición de que el $\sqrt{X^2 + Y^2}$ sea inferior a un valor prefijado, no escapando al infinito. Esta órbita que no escapa al infinito, pero que es frontera de los puntos que sí escapan hacia el infinito, es denominada conjunto de Julia.

El «juego del caos» de Barnsley

Los sistemas caóticos son una clase de sistemas dinámicos, tal y como demostró el profesor del Instituto de Tecnología de Georgia, Michael F. Barnsley, al explicar a sus alumnos la teoría del caos a través de un juego matemático al que llamó «juego del caos». Lo que Barnsley trataba de mostrar no era como un sistema caótico se comporta de forma dinámica, sino la peculiaridad de que lo que resultaba desordenado era sólo en apariencia, obteniéndose siempre, al final, la misma figura. Esta figura era evidentemente un atractor, concretamente un fractal, aunque no resultaba reconocible hasta que el experimento de simulación se encontraba en fase avanzada. Recuérdese que un atractor no es más que el punto o conjunto de puntos al que tiende o se aproxima un sistema dinámico. El juego consistía en representar gráficamente los puntos (x, y) obtenidos con el siguiente sistema matricial:

$$\begin{pmatrix} x_{t+1} \\ y_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_t \\ y_t \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} e \\ f \end{pmatrix}$$

Al principio se obtenía una nube de puntos colocados con apariencia aleatoria. Sin embargo, hacia el final del experimento, y una vez se había representado un número suficiente de puntos, siempre se obtenía un extraño atractor, que se conoce como triángulo de Sierpinski.

La idea de Barnsley era sencilla y elegante, además de espectacular. Cualquier punto que dibujemos en el futuro, lo que es indicado como $t + 1$, tendrá coordenadas (x_{t+1}, y_{t+1}), siendo obtenido a partir del punto que acabamos de representar gráficamente en el tiempo t con coordenadas (x_t, y_t). Obsérvese que se trata de un mapeo que recuerda al experimento con el mapa logístico o ecuación de Verhulst. Sobre qué son las matrices, y su aplicación en biología matemática, hablaremos en el siguiente capítulo. Por ahora baste con saber que la expresión anterior resulta en otras dos más convencionales, obteniéndose las coordenadas del nuevo punto a partir de las siguientes transformaciones:

$$x_{t+1} = ax_t + by_t + e,$$
$$y_{t+1} = cx_t + dy_t + f.$$

El experimento realizado por Barnsley en el «juego del caos» consistía en definir tres lotes de transformaciones, a las que llamaremos respectivamente:

Lote 1	Lote 2	Lote 3
$x_{t+1} = 0{,}5x_t + 1$ $y_{t+1} = 0{,}5y_t + 1$	$x_{t+1} = 0{,}5x_t + 50$ $y_{t+1} = 0{,}5y_t + 1$	$x_{t+1} = 0{,}5x_t + 1$ $y_{t+1} = 0{,}5y_t + 50$

Elegido un punto inicial cualquiera (x_t, y_t), se obtiene por algún sistema de sorteo un número 1, 2 o 3. Por ejemplo, se lanza un dado, y si se obtiene 1 o 2 se elige el lote 1; con 3 o 4, el lote 2, y con 5 o 6, el lote 3. Seleccionado un lote de ecuaciones, se obtiene el nuevo punto (x_{t+1}, y_{t+1}) a partir del punto anterior, representándolo gráficamente. A continuación, se sortea un nuevo lote de transformaciones, transformando el punto anterior y obteniendo otro punto, y así sucesivamente.

Obsérvese que en el experimento que conduce al triángulo de Sierpinski a y d son siempre 0,5 mientras que b y c son 0. Los valores de e y f varían en cada transformación. Otros fractales que representan formas biológicas, por ejemplo hojas de plantas, helechos, etc., pueden ser obtenidos aplicando este procedimiento si se asignan distintos valores de a, b, c, d, e, y f a las transformaciones.

El procedimiento descrito, uno de los métodos más interesantes para construir fractales en el ordenador, ha sido bautizado con el nombre de sistemas de función iterada. La conclusión es sorprendente: muchas formas y estructuras biológicas son fractales. Si, por ejemplo, se realiza sobre los puntos que representan células, lo que los matemáticos llaman transformación (giros, desplazamientos, cambios de escala), se obtendrá la estructura final, que será un fractal, por ejemplo la hoja de una planta.

Capítulo 4

Jugando al sudoku con la vida

Una de las tareas más comunes de los científicos es la observación de la naturaleza y la realización de experimentos en el campo o en el laboratorio. En estas circunstancias, lo habitual es que la observación de un fenómeno implique la toma de datos por parte del investigador. El estudio de la contaminación ambiental a partir de la presencia o no de ciertos líquenes utilizados como indicadores, el número de mutantes de una bacteria determinada en un cultivo bacteriano o el peso de las ratas de una misma camada ilustran algunas de estas situaciones. Es durante esta fase cuando el científico efectúa un recuento, como por ejemplo el número de hormigas que pasan por un determinado lugar por minuto o la cantidad de glóbulos rojos en una muestra de sangre. En otros casos, el científico no realiza un recuento sino una medida. Así, mide la acidez de una sustancia por medio del llamado pH, o tal vez el peso, la estatura o cualquier otra medida fisiológica en la que el valor final incluirá, por definición de medida, decimales.

Tablas, sudokus y matrices

Una vez realizada la toma de datos, los valores son organizados en tablas. Supóngase que un invernadero dispone de siete variedades de plantas en lotes de cuatro, siendo abonada cada una de las plantas del lote con un abono distinto; se dispone, por lo tanto, de cuatro abonos posibles. Al cabo de un tiempo, y con el fin de estudiar si el tipo de abono tiene un efecto estimulante sobre el número de hojas, se cuentan cuántas hojas hay en cada planta. Llamaremos x a este número de hojas, sea el valor que sea. La forma habitual de esta clase de tablas es la que se muestra a continuación:

	1	2	3	4
1	x_{11}	x_{12}	x_{13}	x_{14}
2	x_{21}	x_{22}	x_{23}	x_{24}
3	x_{31}	x_{32}	x_{33}	x_{34}
4	x_{41}	x_{42}	x_{43}	x_{44}
5	x_{51}	x_{52}	x_{53}	x_{54}
6	x_{61}	x_{62}	x_{63}	x_{64}
7	x_{71}	x_{72}	x_{73}	x_{74}

Así, por ejemplo, x_{23} será el número de hojas en la planta 2 con abono 3, y x_{74} el número de hojas en la planta 7 con abono 4. Esta clase de situaciones experimentales ha sido estudiada por los matemáticos desde la antigüedad, dado su interés agrícola, a través del concepto de cuadrado latino. Una clase de cuadrado latino, popular hoy en día, es el conocido juego del sudoku.

							1	
					2			3
			4					
						5		
6		1	7					
		4	1					
	5					2		
				8			6	
	3		9	1				

Aα	Bγ	Cδ	Dβ
Bβ	Aδ	Dγ	Cα
Cγ	Dα	Aβ	Bδ
Dδ	Cβ	Bα	Aγ

A la izquierda, un ejemplo de sudoku, un popular pasatiempo japonés, y a la derecha, un cuadrado latino. Se trata de tablas o matrices en las que un símbolo, por ejemplo un número, o la combinación de dos o más símbolos aparecen únicamente una vez en cada fila y en cada columna.

Supóngase ahora que se busca una definición general de la tabla definida en el experimento con plantas y abonos. En tal caso, y recurriendo al lenguaje matemático, puede decirse que se dispone de m plantas y n clase de abonos, reescribiendo la tabla anterior entre dos grandes paréntesis:

$$\begin{pmatrix} x_{11} & x_{12} & x_{13} & \cdots & x_{1n} \\ x_{21} & x_{22} & x_{23} & \cdots & x_{2n} \\ x_{31} & x_{32} & x_{33} & \cdots & x_{3n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ x_{m1} & x_{m2} & x_{m3} & \cdots & x_{mn} \end{pmatrix}$$

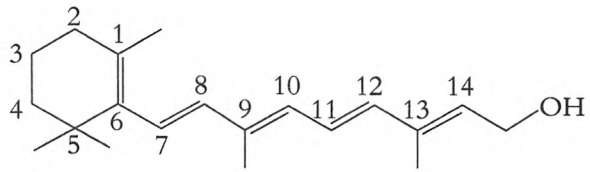
Esta forma de presentar los datos se llama matriz. Por consiguiente, una matriz de dimensión $m \times n$ es simplemente un conjunto de $m \times n$ elementos ordenados en m filas y n columnas. Las matrices se suelen representar por letras en mayúscula: A, B, C, etc. Su importancia práctica se debe a que no sólo permiten organizar datos, sino también representar sistemas de ecuaciones. Por ejemplo, supóngase el sistema de ecuaciones lineales que se muestra a continuación:

$$\begin{cases} 3x+2y=7 \\ 5x-y=4. \end{cases}$$

Utilizando la notación matricial, el sistema de ecuaciones puede ser representado así:

$$\begin{pmatrix} 3 & 2 \\ 5 & -1 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} 7 \\ 4 \end{pmatrix}$$

Más aún, utilizando matrices es posible efectuar el análisis de la estructura química de una molécula. Por ejemplo, si etiquetamos arbitrariamente los átomos de C de la vitamina A o retinol, tal y como se muestra a continuación:



entonces la siguiente matriz representará la molécula de la vitamina A:

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

Obsérvese que todo lo que se ha hecho es asignar el valor $x_{ij} = 1$ si dos átomos i, j tienen un enlace entre sí, siendo 0 para el caso contrario, es decir, si estos átomos no comparten un enlace.

MATRICES, EN LA VARIEDAD ESTÁ EL GUSTO

Es muy frecuente encontrarse con toda una nomenclatura relativa a las matrices. En este recuadro se definen algunos de los términos más utilizados.

Matriz cuadrada, aquella que tiene el mismo número de filas *m* que de columnas *n*:

$$\begin{pmatrix} 2 & 3 & -1 \\ 5 & 2 & 8 \\ 9 & 7 & 6 \end{pmatrix}$$

Matriz simétrica, matriz cuadrada en la que se cumple que $x_{ij} = x_{ji}$:

$$\begin{pmatrix} 3 & 1 & 5 \\ 1 & 2 & -4 \\ 5 & -4 & 0 \end{pmatrix}$$

Matriz unidad o identidad, matriz cuadrada en la que todos sus elementos son 0, excepto los elementos 1 de la diagonal principal; se suele denominar matriz I:

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

Matriz diagonal, matriz cuadrada en la que todos sus elementos son 0, excepto los elementos de la diagonal principal:

$$\begin{pmatrix} 2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & -1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 5 \end{pmatrix}$$

Matriz nula, matriz no necesariamente cuadrada con todos sus elementos 0; se suele denominar matriz 0:

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

Matriz triangular, matriz cuadrada en la que los elementos situados por encima o por debajo de la diagonal principal son 0. La matriz de la izquierda es un ejemplo de matriz triangular superior, mientras que la de la derecha ilustra el caso de una matriz triangular inferior.

$$\begin{pmatrix} 8 & 3 & -2 \\ 0 & -5 & 9 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad \begin{pmatrix} 2 & 0 & 0 \\ -1 & 4 & 0 \\ 5 & 6 & 7 \end{pmatrix}$$

La relación entre elementos puede ser representada utilizando lo que se llama un grafo. Los elementos de un circuito neuronal o del metabolismo celular, por ejemplo, pueden ser representados por nodos conectados entre sí por enlaces o arcos. De esta forma, es posible asociar una matriz a un grafo, tal y como hemos efectuado con la vitamina A.

Las matrices son sumamente interesantes ya que nos permiten representar datos experimentales, sistemas de ecuaciones y grafos. Ahora bien, lo verdaderamente importante es que, además, podemos hacer operaciones con matrices. Desde mediados del siglo XIX se sabe cómo efectuar operaciones con «datos ordenados en filas y columnas», por ejemplo, sumar y multiplicar matrices. Esto significa que se conocen las reglas que deben seguirse para realizar estas operaciones, desarrollándose desde entonces lo que se conoce como álgebra de matrices, la cual representa la base de muchas técnicas cuantitativas en biología matemática y otras disciplinas. Por ejemplo, el estudio de los sistemas dinámicos en ecología y fisiología o el análisis y resolución de numerosas situaciones en genética es usualmente abordado realizando operaciones con matrices.

Operaciones con matrices

En esta sección describiremos algunas de las operaciones con matrices más utilizadas. Conocer estas operaciones nos permitirá entender un sinfín de aplicaciones.

Suma

Una de las operaciones más elementales con matrices es la suma. Supóngase que en un experimento un biólogo dispone de dos matrices 2×2, a las que llamaremos A y B:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}, \; B = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{pmatrix}$$

tal que:

$$A = \begin{pmatrix} 2 & 4 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}, \; B = \begin{pmatrix} 5 & -6 \\ 3 & 1 \end{pmatrix}$$

¿Cuál será la matriz C que resulta de la suma $A + B$? Efectivamente, la matriz C es obtenida siendo sus elementos $c_{11} = a_{11} + b_{11}$, $c_{12} = a_{12} + b_{12}$, $c_{21} = a_{21} + b_{21}$ y $c_{22} = a_{22} + b_{22}$:

$$C = \begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} \\ c_{21} & c_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 7 & -2 \\ 3 & 0 \end{pmatrix}$$

Un requisito es que el número de columnas de A sea igual al número de filas en B. Por ejemplo, supóngase un laboratorio para el tratamiento de la fertilidad humana en el que se utiliza un modelo con el que se etiqueta un óvulo o espermatozoide que porta un gen en forma dominante A como 1, siendo 0 si el gen estuviera en forma recesiva a. Si un espermatozoide fecundara un óvulo, entonces la siguiente suma daría como resultado todos los embriones posibles para el gen considerado:

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

En el ejemplo, 2, 1 y 0 representan embriones AA, Aa y aa respectivamente.

Resta

La resta de dos matrices $A - B$ recuerda a una suma, siendo resuelta como la suma $A + (-1)B$. Para restar las matrices A y B del primer ejemplo:

$$\begin{pmatrix} 2 & 4 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 5 & -6 \\ 3 & 1 \end{pmatrix}$$

en primer lugar deberá cambiarse de signo los elementos de B:

$$\begin{pmatrix} -5 & 6 \\ -3 & -1 \end{pmatrix}$$

y al sumar la matriz resultante con A, se obtendrá la resta de las dos matrices:

$$\begin{pmatrix} -3 & 10 \\ -3 & -2 \end{pmatrix}$$

Multiplicación

Otra de las operaciones elementales con matrices es el producto de un número por una matriz. Sea k un número cualquiera —por ejemplo, una constante o incluso una función $y(x)$—, al que los matemáticos se refieren con el nombre de escalar, y A, una matriz.
El producto o multiplicación $k \cdot A$:

$$k\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$$

es igual a

$$\begin{pmatrix} k \cdot a_{11} & k \cdot a_{12} \\ k \cdot a_{21} & k \cdot a_{22} \end{pmatrix}$$

Por ejemplo, supóngase que en un terreno empobrecido por los anteriores cultivos se experimentan los efectos de cuatro clases de abonos en los que varía la proporción de nitrógeno, fósforo y potasio. Abonando con cada uno de estos abonos cuatro parcelas diferentes se observó que en la primera germinaban el 5% de las semillas; en la segunda, el 15%; en la tercera, el 8%, y en la cuarta, el 27%. Si se siembran 80 semillas en cada parcela, utilizando a_{11}, a_{12}, a_{21}, y a_{22} para la primera, segunda, tercera y cuarta parcelas, el número de las semillas que germina en cada una de ellas es igual a:

$$80\begin{pmatrix} 0{,}05 & 0{,}15 \\ 0{,}08 & 0{,}27 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 & 12 \\ 6 & 22 \end{pmatrix}$$

El producto o multiplicación de matrices es una de las operaciones con más aplicaciones en biología matemática y otras disciplinas. El requisito para poder multiplicar dos matrices A_{mxn} y B_{nxp} es que el número de columnas n de A sea igual al número de filas n de B, obteniéndose una vez realizado el producto $A \cdot B$ una matriz C_{mxp} con m filas y p columnas. Utilizaremos la notación habitual de los textos de matemáticas para definir esta operación, que ilustraremos seguidamente con un ejemplo.

Sean dos matrices A y B:

$$A=\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \cdots & a_{mn} \end{pmatrix}, \quad B=\begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & \cdots & b_{1p} \\ b_{21} & b_{22} & \cdots & b_{2p} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{n1} & b_{n2} & \cdots & b_{np} \end{pmatrix}$$

su producto será igual a la matriz C:

$$C=\begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & \cdots & c_{1p} \\ c_{21} & c_{22} & \cdots & c_{2p} \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ c_{m1} & c_{m2} & \cdots & c_{mp} \end{pmatrix}$$

En la matriz C el elemento general c_{ij} es dado por la siguiente expresión:

$$a_{i1}b_{1j} + a_{i2}b_{2j} + \ldots + a_{in}b_{nj}.$$

De este modo, para determinar el elemento c_{11} es necesario tomar los elementos $a_{11}, a_{12}\ldots, b_{11}, b_{21}\ldots$, y con ellos calcular $a_{11}b_{11} + a_{12}b_{21} + \ldots + a_{1n}b_{n1}$.

No obstante, lo más sencillo es ilustrar el producto de dos matrices con un caso práctico. Por ejemplo, supóngase dos matrices A y B:

$$A=\begin{pmatrix} 3 & 2 & 1 \\ 0 & -1 & 6 \\ 7 & 4 & 5 \end{pmatrix}, \quad B=\begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 6 & 1 \\ -3 & 4 \end{pmatrix}$$

Se efectúa el producto $A \cdot B$ de acuerdo con las siguientes operaciones:

$$\begin{pmatrix} (3)\cdot(2)+(2)\cdot(6)+(1)\cdot(-3) & (3)\cdot(0)+(2)\cdot(1)+(1)\cdot(4) \\ (0)\cdot(2)+(-1)\cdot(6)+(6)\cdot(-3) & (0)\cdot(0)+(-1)\cdot(1)+(6)\cdot(4) \\ (7)\cdot(2)+(4)\cdot(6)+(5)\cdot(-3) & (7)\cdot(0)+(4)\cdot(1)+(5)\cdot(4) \end{pmatrix}$$

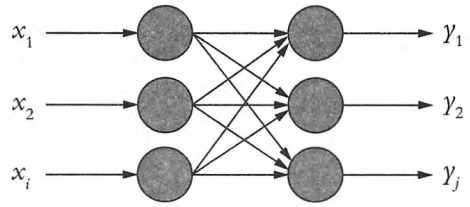
siendo el resultado la matriz:

$$\begin{pmatrix} 15 & 6 \\ -24 & 23 \\ 23 & 24 \end{pmatrix}$$

Es importante tener en cuenta que mientras en la suma de dos matrices $A + B$ el resultado no varía tanto si realizamos $A + B$ como $B + A$, siendo por lo tanto la suma conmutativa, no ocurre lo mismo con la multiplicación, que es una operación no conmutativa. Para la multiplicación de matrices no se cumple que $A \cdot B$ sea igual a $B \cdot A$. Teniendo en cuenta esta peculiaridad, una de las operaciones más interesantes es el producto de una matriz A por una matriz B para el caso en el que B está compuesto por una sola columna. Es decir, el producto $A_{mxn} \cdot B_{nx1}$. Esta matriz con una sola columna recibe el nombre de vector columna. Por sus aplicaciones en biología, volveremos a ello más adelante.

Aplicación del producto de una matriz por un vector

Con el fin de ilustrar una aplicación del producto de una matriz por un vector, supóngase que un neurocientífico diseña un modelo de circuito neuronal. En el circuito, un grupo de neuronas representadas por círculos, a las que llamaremos aferentes o sensitivas, tienen por misión recibir impulsos del mundo exterior, por ejemplo a través de los órganos sensoriales. Las neuronas aferentes envían señales nerviosas a otras neuronas, las neuronas eferentes o motoras, a través de su conexión o sinapsis con estas últimas. La misión de las neuronas eferentes es enviar la respuesta o salida del circuito a cierta señal de entrada vía neuronas aferentes, respuesta que es enviada a un músculo, una glándula, etc. Llamaremos a la señal de entrada que llega a las neuronas aferentes vector $\vec{u}$, siendo los elementos del vector columna $x_1, x_2 \ldots, x_i$ las características, por ejemplo, de cierto objeto. Representaremos por $y_1, y_2 \ldots, y_j$ a los componentes de un vector $\vec{v}$ que represente la respuesta enviada por las neuronas eferentes, una vez procesado por el circuito neuronal la señal de entrada.



Modelo de circuito neuronal.

Finalmente, representaremos a las conexiones o sinapsis entre las neuronas aferentes y eferentes del circuito neuronal por una matriz M. Bautizaremos a esta matriz,

adoptando un punto de vista biológico, con el nombre de matriz memoria. En esta matriz, cada elemento c_{ij} representará la conexión o sinapsis entre una neurona de entrada o aferente i y otra de salida o eferente j. Resumiendo lo expuesto sobre el circuito neuronal, un modelo de su funcionamiento puede ser formulado utilizando el álgebra de matrices. Así pues, tendremos que:

$$\begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & \cdots & c_{1j} \\ c_{21} & c_{22} & \cdots & c_{2j} \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ c_{m1} & c_{m2} & \cdots & c_{mj} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ \vdots \\ y_j \end{pmatrix}$$

Si un neurocientífico que utiliza en su trabajo de laboratorio este modelo desea conocer la respuesta de la neurona eferente 2, conocidos el resto de los valores, sólo tiene que calcular:

$$y_2 = c_{21}x_1 + c_{22}x_2 + \ldots + c_{2j}x_i.$$

¿Y si quisiera conocer la salida de la primera neurona eferente? Entonces, bastaría con calcular $y_1 = c_{11}x_1 + c_{12}x_2 + \ldots + c_{1j}x_i$.

Con el fin de aclarar ideas consideremos el siguiente ejemplo. Supóngase un circuito neuronal con tres neuronas de entrada o aferentes, y tres de salida o eferentes, siendo la matriz M de las conexiones o sinapsis entre las neuronas del circuito neuronal la mostrada a continuación:

$$\begin{pmatrix} 0{,}2 & 0{,}6 & 0{,}8 \\ 0{,}3 & 0{,}9 & 0{,}4 \\ 0{,}1 & 0{,}2 & 0{,}3 \end{pmatrix}$$

Si a la capa de neuronas de entrada llegase desde el exterior una señal:

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

¿cuál sería la salida de la primera neurona eferente? De acuerdo con el modelo descrito más arriba:

$$\begin{pmatrix} 0{,}2 & 0{,}6 & 0{,}8 \\ 0{,}3 & 0{,}9 & 0{,}4 \\ 0{,}1 & 0{,}2 & 0{,}3 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ y_3 \end{pmatrix}$$

tendremos que la salida solicitada es $y_1 = (0{,}2)(1) + (0{,}6)(0) + (0{,}8)(1)$ y, por tanto, $y_1 = 1$.

En la actualidad, esta clase de modelos matemáticos son utilizados para el reconocimiento de patrones, por ejemplo, letras, números, fotografías, etc., en sistemas a los que los ingenieros dotan así de Inteligencia Artificial.

Obtención de la traspuesta de una matriz

Otra de las operaciones habituales con matrices es la obtención de la llamada traspuesta de una matriz. La operación es tan elemental como intercambiar filas por columnas, obteniendo así la traspuesta A^t de la matriz A. Por ejemplo, sea la matriz A:

$$A=\begin{pmatrix} 6 & 7 & -1 \\ 0 & 1 & 2 \\ -7 & 4 & 3 \end{pmatrix}$$

siendo la transpuesta A^t la matriz:

$$\begin{pmatrix} 6 & 0 & -7 \\ 7 & 1 & 4 \\ -1 & 2 & 3 \end{pmatrix}$$

La operación es inmediata. Efectivamente, si transponemos la matriz traspuesta, es decir, si efectuamos $(A^t)^t$, entonces se obtiene de nuevo la matriz A. Más adelante mostraremos cuál es la utilidad de esta operación.

Determinantes

Supóngase que un científico trabaja con cierto modelo en el que hay definida una matriz cuadrada, es decir, una matriz con el mismo número de filas m que de columnas n. En tal caso, existe un número especial asociado a dicha matriz, siendo importante este número porque informa sobre algunas peculiaridades de la matriz. Este número se

obtiene a través de lo que se conoce como determinante de una matriz. Por ejemplo, y en el caso más sencillo de una matriz 2×2, esto es, que sólo tuviera dos filas y dos columnas, y cuyos elementos los representaremos como a, b, c y d:

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

el determinante de la matriz A, será:

$$|A| = \begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix}$$

siendo el valor del determinante $a \cdot d - b \cdot c$. Es decir, multiplicamos los elementos de la diagonal principal, restándole el producto de la diagonal secundaria. Por ejemplo, el determinante de la matriz A es 2, ya que:

$$A = \begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 4 & 3 \end{pmatrix}, \; |A| = \begin{vmatrix} 2 & 1 \\ 4 & 3 \end{vmatrix} = (2) \cdot (3) - (4) \cdot (1) = 6 - 4 = 2.$$

Es importante observar que hemos cambiado el gran paréntesis característico de una matriz por dos barras paralelas, siendo éste el modo habitual de referirse a los determinantes. Curiosamente, los determinantes precedieron a las matrices, conociéndose unos trescientos años antes de Cristo en la antigua China. Los antiguos chinos utilizaban

El matemático suizo Gabriel Cramer (1704-1752) acuñó la regla que lleva su nombre, la cual resuelve sistemas lineales de ecuaciones mediante determinantes.

algo similar a un determinante colocando las incógnitas de un sistema de ecuaciones lineales sobre un tablero de ajedrez. Sin embargo, no fue hasta 1750 cuando en Europa el matemático Cramer fue capaz de utilizar determinantes para resolver sistemas de ecuaciones lineales. Hacia el siglo XIX otros matemáticos, como Cauchy, también trabajaron sobre determinantes. Más tarde aparecieron las matrices, bautizándose con el nombre de matriz para resaltar su papel de «madre» de los determinantes.

Una característica de los determinantes es su orden. Esta propiedad hace referencia al número de filas y columnas del determinante. Así, por ejemplo, un determinante de orden 1 sólo contendrá un elemento; un determinante de orden 2, dos filas y dos columnas; si el determinante es de orden 3, tres filas y tres columnas, y así sucesivamente:

$$|a_{11}|, \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{vmatrix}, \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{vmatrix}, \text{ etc.}$$

Efectivamente el valor de un determinante de orden 1 será el del único elemento que contiene, es decir, a_{11}. También hemos expuesto antes cómo calcular un determinante de orden 2, pero ¿cómo se calcula uno de orden 3?

El determinante de una matriz cuadrada 3 × 3

Tal vez sea la regla de Sarrus uno de los métodos más recordados por populares en matemáticas. Sin embargo, resulta más útil el método descrito a continuación. Sea, tal y como dicen los matemáticos, una matriz cuadrada de orden 3:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix}$$

Considérese que cada posición de la matriz tiene un signo + o −, como si se tratara de un cristal de cloruro sódico, la sal común:

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

Se elige, por ejemplo, la primera fila de la matriz y se elimina. Se borra ahora la columna primera de la matriz:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & \cdots & \cdots \\ \vdots & a_{22} & a_{23} \\ \vdots & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix}$$

realizando con los elementos las siguientes operaciones:

$$a_{11} \cdot \begin{vmatrix} a_{22} & a_{23} \\ a_{32} & a_{33} \end{vmatrix} = a_{11} \cdot (a_{22} \cdot a_{33} - a_{23} \cdot a_{32}).$$

Obsérvese que a_{11} es positivo por ser éste el signo que le corresponde a su ubicación en la matriz.

Además, una vez eliminadas la primera fila y la primera columna, los elementos que quedan forman una nueva matriz. Al determinante que resulta de esta matriz se llama menor M_{ij}, siendo i y j el número de fila y el número de columna que han sido eliminados previamente, $i = 1$ y $j = 1$ en el ejemplo.

Se realiza lo propio con la segunda columna, esto es, eliminarla:

$$\begin{pmatrix} \cdots & a_{12} & \cdots \\ a_{21} & \vdots & a_{23} \\ a_{31} & \vdots & a_{33} \end{pmatrix}$$

y teniendo en cuenta que el elemento a_{12} es negativo, se obtiene:

$$-a_{12} \cdot \begin{vmatrix} a_{21} & a_{23} \\ a_{31} & a_{33} \end{vmatrix} = -a_{12} \cdot (a_{21} \cdot a_{33} - a_{23} \cdot a_{31}).$$

Finalmente, se procede a repetir estas operaciones con la tercera columna:

$$\begin{pmatrix} \cdots & \cdots & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & \vdots \\ a_{31} & a_{32} & \vdots \end{pmatrix}$$

Si se tiene en cuenta que el signo de a_{13} es positivo, se tiene que:

$$a_{13}\cdot\begin{vmatrix} a_{21} & a_{22} \\ a_{31} & a_{32} \end{vmatrix} = a_{13}\cdot(a_{21}\cdot a_{32} - a_{22}\cdot a_{31}).$$

Una vez realizadas estas operaciones, el determinante de la matriz A se obtiene reuniendo en una sola expresión los resultados anteriores:

$$a_{11}(a_{22}\cdot a_{33} - a_{23}\cdot a_{32}) - a_{12}(a_{21}\cdot a_{33} - a_{23}\cdot a_{31}) + a_{13}(a_{21}\cdot a_{32} - a_{22}\cdot a_{31}).$$

Por ejemplo, sea la matriz A:

$$\begin{pmatrix} 2 & 4 & 1 \\ 3 & 7 & 5 \\ 6 & 1 & 4 \end{pmatrix}$$

su determinante es calculado a partir de:

$$2\begin{vmatrix} 7 & 5 \\ 1 & 4 \end{vmatrix} - 4\begin{vmatrix} 3 & 5 \\ 6 & 4 \end{vmatrix} + 1\begin{vmatrix} 3 & 7 \\ 6 & 1 \end{vmatrix} = 79.$$

Supóngase ahora que hay tres vectores que coinciden en el mismo vértice. Por ejemplo, $\vec{u} = (2,-1,4)$, $\vec{v} = (3,3,-2)$ y $\vec{w} = (-3,2,1)$. Si se calcula el determinante:

$$\begin{vmatrix} 2 & -1 & 4 \\ 3 & 3 & -2 \\ -3 & 2 & 1 \end{vmatrix}$$

se obtiene 71. Pero ¿qué significa este valor? En el ejemplo propuesto, y al coincidir los vectores en el mismo vértice, el valor del determinante será el volumen del paralelepípedo resultante de los tres vectores.

¿Cómo dividir matrices? La inversa de una matriz y sus aplicaciones en biología

Un aspecto curioso de las operaciones con matrices es la no posibilidad de dividir una matriz entre otra matriz. Ahora bien, recurriendo al ingenio habitual de los

matemáticos, es posible hacerlo de la siguiente manera. Supóngase que se desea dividir 5 entre 2, es decir 5/2, con la restricción de que no se puede recurrir al procedimiento propio de la división. Recuérdese que:

$$\frac{5}{2}=5\cdot\frac{1}{2}\ \text{y}\ 5\cdot\frac{1}{2}=5\cdot 2^{-1}.$$

Por consiguiente, si se sustituyen los números 5 y 2 por las matrices A y B, se tiene que:

$$\frac{A}{B}=A\cdot B^{-1},$$

siendo B^{-1} la inversa de la matriz B. Obsérvese que si se multiplica ahora $B \cdot B^{-1}$ el resultado será la matriz identidad I. Es importante indicar que la matriz B deberá ser cuadrada, es decir, tener el mismo número de filas que de columnas. Además, para que B tenga inversa, el determinante de B deberá ser distinto de 0.

La inversa de una matriz cuenta con numerosas e importantes aplicaciones. Aunque el cálculo de la inversa de una matriz 3×3 no resulta difícil, sí es algo tedioso, y le resultará fácil al lector interesado encontrar información sobre el método de obtención de la inversa. No obstante, y por su inmediatez, la inversa de una matriz 2×2 puede ser obtenida como sigue. Supóngase una matriz A:

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$$

Su inversa A^{-1} puede ser obtenida directamente, siendo igual a:

$$\begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}^{-1}=\frac{1}{ad-bc}\begin{pmatrix} d & -b \\ -c & a \end{pmatrix}$$

Recuérdese que $1/(ad - bc)$ es la inversa del determinante de la matriz. Por ejemplo, y aunque no mostremos aquí los pasos intermedios, utilizando el programa de computación simbólica Derive se obtiene la siguiente inversa de la matriz A:

$$\begin{pmatrix} 3 & 2 & 5 \\ 6 & 9 & 1 \\ 2 & 7 & 8 \end{pmatrix}$$

Si se escribe la orden A^(−1) en el programa, se obtiene A^{-1}, esto es, la inversa de la matriz:

$$\begin{pmatrix} \frac{65}{223} & \frac{19}{223} & -\frac{43}{223} \\ -\frac{46}{223} & \frac{14}{223} & \frac{27}{223} \\ \frac{24}{223} & -\frac{17}{223} & \frac{15}{223} \end{pmatrix}$$

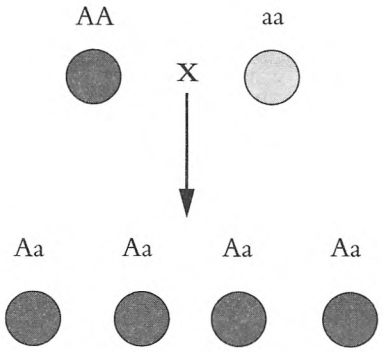
La inversa de una matriz es muy utilizada en simulaciones con ordenador en tres dimensiones o 3D, mientras que la multiplicación de matrices es útil para realizar las rotaciones, como la de la cabeza de un dinosaurio simulado en el ordenador. Estas simulaciones están hoy a la orden del día en biomedicina. También es útil en la codificación —y, por lo tanto, protección— de mensajes. Además, es el fundamento de algunas de las técnicas estadísticas más importantes del llamado análisis multivariante, una colección de métodos estadísticos de gran utilidad en el análisis de datos experimentales en biología y medicina. Pero si hay una aplicación interesante es como método para la resolución de sistemas de ecuaciones lineales, que será analizado en el siguiente capítulo.

Matrices y guisantes: las leyes de Mendel

Desde un punto de vista histórico, las leyes de Mendel no sólo representan uno de los hitos en biología al contribuir al nacimiento de la genética, sino que, además, han promocionado el estudio y el desarrollo de la biología matemática al representar un buen ejemplo de diseño experimental. En esta sección introduciremos un modelo elemental con matrices de las famosas leyes de la herencia.

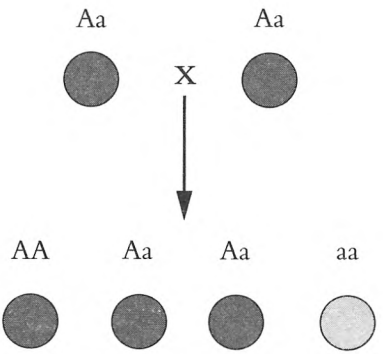
La primera ley de Mendel o ley de la uniformidad de los híbridos (Aa) en la primera generación F_1, fue deducida experimentalmente como sigue: supóngase que cruzamos dos plantas que son razas puras (AA y aa); la planta AA produce siempre semillas amarillas, y la planta aa, siempre semillas verdes. El cruce se hace por el método de polinización cruzada: se cortan con una tijera los estambres a la planta receptora, por ejemplo aa, evitando así su autopolización. Seguidamente, con un pincel se recoge polen de los estambres de la planta donadora, AA, fecundando a la planta receptora aa al impregnar con el pincel la abertura de su carpelo. Al observar la

descendencia, a la que Mendel denominó primera generación filial o F_1, comprobó que todos los guisantes eran amarillos del tipo híbrido Aa.



Primera ley de Mendel.

Una vez concluidos los experimentos que condujeron a Mendel a la primera ley, el investigador se propuso averiguar algo más sobre esta generación. Se preguntó si los guisantes amarillos (F_1) que había obtenido en los experimentos eran todos ellos iguales o no a los guisantes de raza pura (AA) de la generación parental. ¿Cómo encontró la respuesta? Mendel diseñó un ingenioso experimento. El monje autopolinizó los guisantes de la generación F_1 observando más tarde la descendencia, hasta un total de 8.023 guisantes. Tras realizar un meticuloso recuento del número de guisantes amarillos y del número de guisantes verdes, encontró que 3/4 partes de los guisantes eran amarillos, siendo verdes 1/4 de los restantes. Este resultado forjó la segunda de sus leyes o ley de la segregación de los caracteres en la segunda generación.



Segunda ley de Mendel.

Si se formula la segunda ley en forma matricial se tiene que:

$$\begin{pmatrix} \frac{3}{4} \\ \frac{1}{4} \end{pmatrix}$$

Obsérvese que este vector recoge las proporciones que los genéticos llaman de segregación fenotípica. Más aún, si se suman sus elementos, en este caso los de la columna que es única, la suma será la unidad. Se trata de lo que en biología matemática se conoce como vector estocástico. Si fuera una matriz cuadrada con esta propiedad entonces sería una matriz estocástica.

Supóngase que realizamos un experimento en un «huerto mendeliano» obteniendo 660 guisantes, realizando a continuación un recuento del número de guisantes amarillos y del número de guisantes verdes. Si encontramos que 510 son amarillos y 150 verdes, ¿se ajustan nuestros resultados a la segunda ley de Mendel? Con el fin de comprobar hasta qué punto se ajustan o no deberemos preguntarnos ¿cuántos guisantes amarillos y verdes deberíamos haber obtenido en conformidad con dicha ley? Multipliquemos el número total de guisantes de la descendencia, 660, por el vector columna que recoge la segunda ley:

$$660 \cdot \begin{pmatrix} \frac{3}{4} \\ \frac{1}{4} \end{pmatrix}$$

con lo que se obtiene el vector:

$$\begin{pmatrix} 495 \\ 165 \end{pmatrix}$$

Es decir, de acuerdo con la segunda ley de Mendel, deberíamos haber obtenido 495 guisantes amarillos y 165 verdes. Entonces ¿qué concluiremos? Seguidamente describiremos el procedimiento con el que los genéticos averiguan si los datos de un experimento se ajustan o no a una ley matemática; comprobaremos si nuestros resultados se ajustan o no a la segunda ley de Mendel.

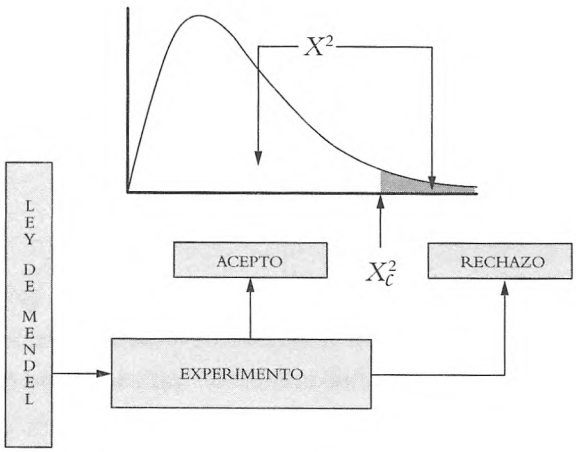


Diagrama del método experimental aplicado a las leyes de la herencia mendeliana, uno de los pilares de la biología matemática.

Utilizaremos para tal fin una de las pruebas estadísticas más populares en biología, que se conoce como test de chi-cuadrado. Sin entrar en detalles sobre este test estadístico, calculemos la suma de las siguientes expresiones con las que evaluaremos la desviación de nuestros datos con respecto a los valores que deberíamos haber obtenido en conformidad con la segunda ley de Mendel. Esta suma la representaremos por la letra griega χ (léase «chi»), por tanto:

$$\chi^2 = \frac{(510-495)^2}{495} + \frac{(150-165)^2}{165} = 0{,}45 + 1{,}36 = 1{,}81.$$

A continuación, la suma se compara con una valor de referencia al que llamaremos chi-cuadrado crítico y que se representa como χ_c^2. En el caso de los experimentos mendelianos elementales el valor de χ_c^2 es 3,84. Finalmente, se aplica el siguiente criterio. Si la suma χ^2 es superior al valor χ_c^2 concluiremos que nuestros resultados no se comportan o ajustan a lo que predice la segunda ley de Mendel. Por el contrario, si la suma χ^2 es inferior al valor χ_c^2, entonces los resultados experimentales se ajustan a lo que predice la segunda ley. Puesto que 1,81 es inferior al valor crítico 3,84 concluiremos que los resultados del experimento están en conformidad con dicha ley. Por consiguiente, las diferencias entre nuestros datos, 510 y 150, y los que predice la teoría, 495 y 165, son debidas a efectos del azar sin un significado experimental.

¿Es la herencia independiente?

Recuérdese que la segunda ley de Mendel establece que las distintas alternativas de un gen, A o a, se transmiten independientemente una de otra. El investigador se atrevió a dar un paso más, preguntándose si dos caracteres se presentan simultáneamente en un individuo, ¿cómo se trasmiten a la siguiente generación? ¿Es su herencia independiente la una de la otra? Con el fin de encontrar la respuesta, Mendel diseñó un experimento con el siguiente protocolo.

Considérense los dos siguientes caracteres que pueden ser observados en el guisante: su aspecto liso (A) o rugoso (a) y su color amarillo (B) o verde (b). Una vez que Mendel se decidió por estos dos caracteres, cruzó plantas de dos razas puras, una con guisantes de superficie lisa y color amarillo (AABB) y otra en la que los guisantes tenían aspecto exterior rugoso y color verde (aabb). Las plantas de estos cruces representaron la generación parental P, obteniéndose la descendencia correspondiente a la primera generación filial F_1. Nótese como los gametos producidos por las plantas AABB eran todos del tipo AB, siendo ab todos los gametos producidos por las plantas aabb. Por consiguiente, y tras realizar la polinización cruzada entre plantas de distinta raza, todas las plantas de la F_1 producían guisantes lisos y amarillos, teniendo genotipo AaBb. Llegado a este punto del experimento, Mendel se preguntó qué clase de descendencia cabría esperar de la reproducción de las plantas AaBb que había obtenido en la F_1, ¿cómo sería la siguiente generación filial, es decir la F_2? Con los resultados obtenidos, Mendel formuló su tercera ley o ley de la herencia independiente de los caracteres.

AaBb × AaBb

↓

	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Tercera ley de Mendel.

Efectivamente, los 16 resultados de la F_2 se obtienen combinando sobre un tablero las cuatro clases de gametos que producen las plantas AaBb, es decir, AB, aB, Ab y ab. El tablero se llama tablero de Punnett, y resulta de gran utilidad cuando se desea conocer cuáles son los descendientes de la F_2 en la tercera ley de Mendel.

Obsérvese que los 16 tipos obtenidos pueden ser reagrupados como sigue:

- 9 guisantes son lisos y amarillos (AxBy).
- 3 guisantes son rugosos y amarillos (aaBy).
- 3 guisantes son lisos y verdes (Axbb).
- 1 guisante es rugoso y verde (aabb).

Y x puede ser A o a, siendo y B o b. Una vez más, si se formula esta ley de la herencia en forma matricial tendremos que:

$$\begin{pmatrix} \frac{9}{16} \\ \frac{3}{16} \\ \frac{3}{16} \\ \frac{1}{16} \end{pmatrix}$$

Concluiremos esta sección suponiendo que realizamos un nuevo experimento en un huerto mendeliano obteniendo 1.425 guisantes. Una vez realizado el recuento del número de guisantes de cada tipo, obtenemos 807 guisantes lisos y amarillos (AxBy), 270 rugosos y amarillos (aaBy), 265 lisos y verdes (Axbb) y 93 rugosos y verdes (aabb). ¿Cómo comprobaremos la conformidad de nuestros resultados con la tercera ley de Mendel? En primer lugar, tienen que calcularse los valores que deberíamos haber obtenido de acuerdo con la tercera ley:

$$1.425 \cdot \begin{pmatrix} \frac{9}{16} \\ \frac{3}{16} \\ \frac{3}{16} \\ \frac{1}{16} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 802 \\ 267 \\ 267 \\ 89 \end{pmatrix}$$

MENDEL Y LAS LEYES DE LA HERENCIA

Gregor Mendel fue un botánico nacido en Austria en 1822 y ordenado monje agustino en 1843, tras lo cual se retiró al monasterio de Königskloster, situado en la actual República Checa. En su pequeño huerto de tan sólo 35 metros de largo y 7 de ancho Mendel inició en 1857 los experimentos de hibridación con guisantes que condujeron más tarde al establecimiento de sus famosas leyes de la herencia de los caracteres.

La genialidad de Mendel fue el estudio de unos pocos caracteres —y su consideración por separado— en la planta del guisante *Pisum sativum*. Además, Mendel distinguió entre caracteres dominantes, representados por una letra mayúscula (A, B, C...), y recesivos, en minúscula (a, b, c...). Los caracteres más conocidos elegidos en la planta por este genial investigador fueron la forma de la semilla (lisa A, rugosa a), el color de la semilla (amarilla B, verde b), aspecto de la semilla (lisa C, rugosa c), además de otros elementos que también se heredan de acuerdo a sus leyes, como la posición de la flor, la forma de la vaina, el color de la vaina, etc. Uno de los motivos que le condujeron al éxito fue la utilización de razas puras (AA, aa), evitando durante los experimentos que se produjera de manera fortuita la autopolinización de la planta.

Su principal conclusión fue que la herencia de los caracteres puede expresarse por leyes matemáticas sencillas, enviando sus resultados a Nägeli, un famoso científico suizo que ignoró por completo sus descubrimientos. Mendel publicó su trabajo bajo el título *Versuche über Pflanzenhybriden (Experimentos sobre hibridación de plantas)*, presentándolo en 1865 a la Sociedad de Ciencias Naturales de Brno, donde una vez más su trabajo pasó inadvertido. Al parecer, también escribió una carta a Darwin, comentándole los resultados de sus experimentos, pero Darwin nunca la leyó. Ignorado durante 35 años, Mendel murió en 1884 y su trabajo sólo sería redescubierto hacia 1900.

En segundo lugar, tiene que evaluarse si las desviaciones entre los resultados que predice la tercera ley y los obtenidos por nosotros experimentalmente son suficientes o no para aceptar su ajuste a la tercera ley de Mendel. Para ello se aplica de nuevo el test de chi-cuadrado. Dejamos al lector interesado las comprobaciones pertinentes, ¿qué ha concluido?

Matrices de Markov, ADN y bioinformática

Una de las áreas más prometedoras de la bioinformática es el estudio del genoma de una especie, es decir, de la totalidad de la información genética almacenada en el ADN de sus células. El análisis de los genomas de varias especies es una de

las formas habituales con la que los biólogos estudian la evolución de las especies. Para tal fin se utiliza un tipo de matriz cuyos elementos son probabilidades. Aunque no entraremos en detalles, baste decir que la probabilidad es una medida de la frecuencia con la que se obtiene un resultado en un fenómeno o experimento aleatorio. Como tal medida, es un número que varía entre 0 y 1. Cuando el resultado de un experimento es imposible que ocurra se dice que su probabilidad es 0; si el resultado siempre tiene que ocurrir, su probabilidad es 1. Por ejemplo, en el lanzamiento de un dado la probabilidad de obtener un resultado {1, 2, 3, 4, 5, 6} es 1/6, mientras que la probabilidad de que el resultado sea par {2, 4, 6} es 1/2.

Una característica de estos experimentos en los que lanzamos un dado o una moneda es la ausencia de memoria; esto es, el hecho de obtener un resultado es independiente del resultado obtenido anteriormente en otro experimento similar. Sin embargo, el matemático Andrei Markov estudió una clase de fenómeno o experimento aleatorio con memoria, que se conoce con el nombre de cadena de Markov. En una cadena de Markov la probabilidad de obtener un resultado depende del resultado obtenido anteriormente. Por consiguiente, son experimentos o fenómenos que «recuerdan» el último resultado, lo que afectará a las posibilidades de resultados futuros. Por ejemplo, en el ADN la probabilidad de que en un tiempo futuro $t + 1$ cierto sitio de la cadena tenga una base {A, T, G, C} (siglas de adenina, timina, guanina y citosina) dependerá de la base que ocupaba dicho lugar en la cadena en el tiempo anterior t.

Si se tienen en cuenta todos los posibles cambios o mutaciones que puede experimentar una determinada base del ADN, se obtendrá entonces la siguiente matriz:

$$\begin{pmatrix} P_{AA} & P_{AT} & P_{AG} & P_{AC} \\ P_{TA} & P_{TT} & P_{TG} & P_{TC} \\ P_{GA} & P_{GT} & P_{GG} & P_{GC} \\ P_{CA} & P_{CT} & P_{CG} & P_{CC} \end{pmatrix}$$

Por ejemplo, y de acuerdo con esta matriz, dada cierta molécula de ADN, la probabilidad de que en un determinado sitio de la cadena una subunidad de adenina, A, cambie a citosina, C, tendrá un valor de probabilidad p_{AC}.

Las cadenas de Markov se utilizan en la predicción de las regiones dentro del genoma que codifican para proteínas, así como en estudios sobre la evolución de las especies, obteniéndose familias de ADN. Esta clase de modelos también se utilizan en estudios sobre la estructura de las proteínas.

Capítulo 5

Magnitudes orientadas. Vectores en biomecánica, circuitos neuronales y sistemas de ecuaciones

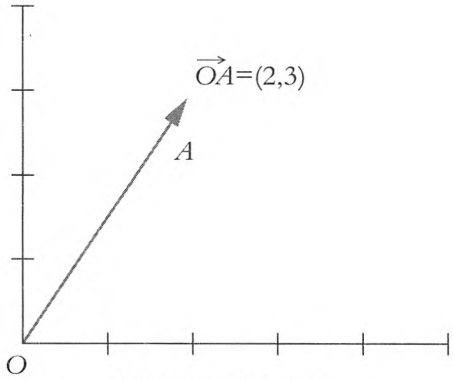
En la vida diaria estamos acostumbrados a medir el valor de ciertas magnitudes, como pueden ser, por ejemplo, la temperatura de una habitación o el peso de una bolsa con café molido. En el laboratorio, un químico suele medir la acidez de una cierta sustancia por medio del valor de su pH, y un biólogo mide la presión parcial de O_2 mediante un biorreactor. Todas estas medidas tienen una característica en común y es que su valor no depende de la orientación ni del sentido en el que se haga la medida. Por ejemplo, la temperatura ambiental no dependerá a grandes rasgos del lugar donde se coloque el termómetro, o, en el caso del pH, se asume que la sustancia es suficientemente homogénea, por lo que no afecta el lugar donde se coloque el electrodo. Al reducirse su valor a un único número, estas medidas reciben el nombre de magnitudes escalares.

Sin embargo, hay muchas otras situaciones en las que la orientación y el sentido son tan importantes como el valor de la magnitud en estudio. Por ejemplo, en física, la velocidad, la aceleración, la fuerza, el campo eléctrico o la gravedad no sólo tienen un valor numérico concreto, sino también una dirección y un sentido. En biología, en los animales vertebrados, el mecanismo de la contracción muscular es tal que el músculo se contrae en una cierta dirección. Esta clase de magnitudes en las que, además de su valor numérico, también importa su dirección y sentido, reciben el nombre de magnitudes vectoriales.

Vectores y matrices

Como sugiere su nombre, las magnitudes vectoriales se representan por medio de un objeto matemático llamado vector. Éste tiene un valor numérico llamado módulo,

que corresponde a su longitud y que es precisamente el valor de la magnitud que representa, por ejemplo, la velocidad; además posee una dirección, y dentro de esa dirección un sentido u otro.



Vector en un plano xy.

Pero ¿qué relación tienen los vectores con las matrices? Las operaciones con matrices son una vía de efectuar operaciones con magnitudes vectoriales que, como es fácil comprobar, no sólo tienen aplicación en la ciencia y la tecnología, sino también en numerosas cuestiones de la vida diaria.

Así pues, una matriz con un número cualquiera de filas, m, y una única columna, representará en notación matricial a un vector; por consiguiente, la matriz es un vector columna $m \times 1$. Los vectores se representan mediante la notación $\vec{u}$, $\vec{v}$, etc. Por ejemplo, el vector $\vec{u}$:

$$\begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ \vdots \\ u_m \end{pmatrix}$$

También parece lógico pensar que el número m de elementos del vector guarde relación con alguna propiedad importante, y así es, ya que su número corresponde a la dimensión del espacio en el que estemos trabajando. En particular, el vector:

$$\begin{pmatrix} 2 \\ 7 \end{pmatrix}$$

representa una magnitud vectorial en un plano, concretamente al vector cuyo origen es (0,0) y cuyo extremo es (2,7), mientras que el siguiente vector hace lo propio en el espacio, obviamente tridimensional:

$$\begin{pmatrix} 3 \\ 1 \\ 5 \end{pmatrix}$$

siendo su origen el punto (0,0,0), mientras que el extremo corresponde al punto con coordenadas (3,1,5).

Ahora bien, ¿cuál es el valor de la magnitud que representa un vector? El método para obtener este valor, también llamado módulo, es sencillo. Si se considera el vector $\vec{u}$ bastaría con calcular:

$$\sqrt{u_1^2 + u_2^2 + ... + u_m^2}.$$

A efectos de nomenclatura los matemáticos representan el módulo entre barras, concretamente $|u|$. Por ejemplo, para los dos vectores indicados antes, su valor o módulo será:

$$\sqrt{2^2 + 7^2} = 7{,}28 \text{ y } \sqrt{3^2 + 1^2 + 5^2} = 5{,}91.$$

EL ESPACIO VECTORIAL

El estudio de las matrices y los sistemas de ecuaciones lineales condujo en el siglo XVII al concepto de espacio vectorial. Aunque no trataremos esta cuestión en detalle, desde un punto de vista matemático la posibilidad de sumar vectores (es decir, $\vec{u}+\vec{v}$) y de multiplicar un número cualquiera k por un vector $\vec{u}$ (esto es, $k \cdot \vec{u}$) permite —junto con el cumplimiento de ciertas propiedades— definir un determinado conjunto de vectores como espacio vectorial. En biología matemática es uno de los conceptos esenciales y ha sido utilizado, entre otros, en estudios filogenéticos, en la clasificación de secuencias de ADN, en modelos ecológicos —por ejemplo, en el crecimiento de las poblaciones—, en investigación de rutas metabólicas o en la percepción de los colores, así como en otros muchos campos.

Por definición, los matemáticos entienden que, si no se dice otra cosa, los vectores son vectores columna.

Si fuera necesario definirlos como vectores fila, entonces bastará indicarlo con el símbolo de la trasposición:

$$(u_1 \quad u_2 \quad \dots \quad u_m).$$

El concepto de espacio vectorial es uno de los más importantes en biología matemática y de los que con más aplicaciones cuenta en este campo.

A continuación, aplicaremos estas ideas al estudio de la locomoción animal y de los circuitos neuronales.

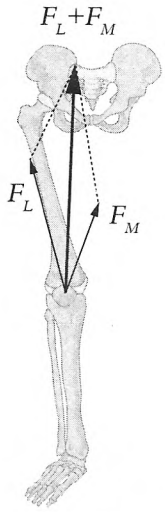
Sumando vectores: contracción muscular y locomoción de los animales

Una de las aplicaciones más interesantes de los vectores se da en el estudio de la locomoción de los animales. Los saltamontes saltan, los humanos podemos levantar un peso voluntariamente con el brazo, los peces nadan y las aves vuelan. Las operaciones con vectores permiten entender la naturaleza mecánica de estos ejemplos de cinética animal.

De esta manera, si se considera el caso del brazo de una persona, se puede asociar un vector al bíceps para representar la fuerza que resulta de la contracción muscular; un segundo vector para representar la fuerza de reacción del codo, y finalmente un tercer vector para representar el peso de un objeto que se sujeta con la mano.

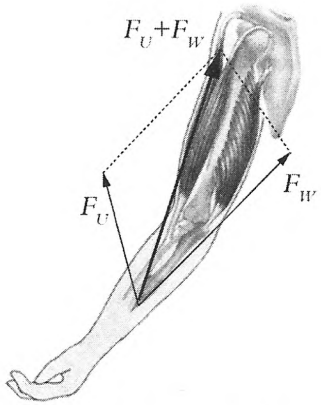
Más aún, utilizando la suma de vectores es posible entender la función de algunos músculos en el esqueleto humano. Uno de los métodos para sumar dos vectores es la conocida regla del paralelogramo. El procedimiento consiste en unir por su origen los dos vectores cuya suma se desea efectuar. Seguidamente, se completa un paralelogramo, una vez trazadas hasta que se crucen dos líneas paralelas a los vectores.

Así, por ejemplo, si se considera una pierna, y se representa la porción lateral del cuádriceps con el vector $\vec{F}_L$ y la porción medial de este músculo con el vector $\vec{F}_M$, aplicando la regla descrita se obtiene que la suma de ambas fuerzas, es decir, de los dos vectores $\vec{F}_L + \vec{F}_M$, da como resultado una fuerza total del músculo cuádriceps representada por el vector suma $\vec{F}$.



Suma de vectores en la pierna por la regla del paralelogramo.

Otro ejemplo clásico es la fuerza $\vec{F}$ que realiza el músculo flexor del antebrazo. Si se representa por un vector, entonces la fuerza de este músculo es el resultado de la suma de otros dos vectores con representación anatómica. Uno los vectores, al que llamaremos $\vec{F}_U$, es perpendicular al antebrazo y el otro vector, $\vec{F}_W$, es paralelo al antebrazo.



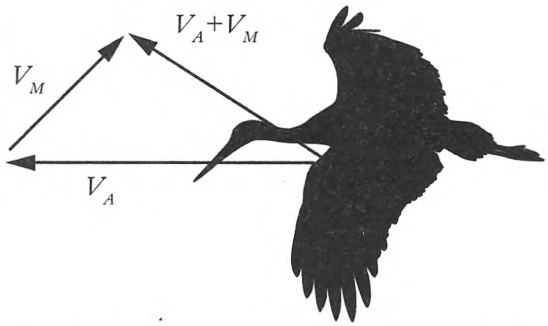
Suma de vectores en el brazo por la regla del paralelogramo.

Ahora bien, también es posible sumar más de dos vectores, aplicándose en este caso la técnica del polígono de fuerzas. El método consiste en unir el extremo de un vector con el origen del siguiente, de modo que el vector suma o total es tal que

su origen se une al origen del primer vector y su extremo coincide con el extremo del último de los vectores. Esta técnica resulta especialmente útil en el cálculo de la velocidad de navegación o desplazamiento de un nadador o un pez, y en el vuelo de las aves.

En los casos del vuelo de las aves y del desplazamiento de un pez la velocidad final de navegación del animal es la suma de únicamente dos vectores. Aún así, en estos casos se aplica, por las características del problema, la técnica del polígono en lugar de la regla del paralelogramo.

Consideremos que el animal, pez o ave, se desplaza por el agua o el aire a una velocidad representada por el vector $\vec{V}_A$, siendo $\vec{V}_M$ la velocidad del agua o del viento, según sea el caso. Por consiguiente, tendremos que el vector que expresa la velocidad resultante $\vec{V}$ a la que se desplaza el animal es la suma de las velocidades $\vec{V}_A$ y $\vec{V}_M$ que se obtiene aplicando la técnica del polígono.



Suma de vectores en el vuelo de un ave por la técnica del polígono.

Baste recordar que en todos estos ejemplos, si se desea obtener el resultado como vector columna, por ejemplo $\vec{F}$, $\vec{V}$:

$$\begin{pmatrix} f_1 \\ f_2 \\ \vdots \\ f_m \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \vdots \\ v_m \end{pmatrix}$$

habrá que proceder sumando tal y como se hizo con las matrices, es decir $\vec{F}_U + \vec{F}_W$, $\vec{F}_L + \vec{F}_M$ y $\vec{V}_A + \vec{V}_M$ respectivamente.

Multiplicando vectores y su aplicación en los circuitos neuronales

Además de la suma de dos vectores y sus aplicaciones en el estudio de la locomoción animal y biomecánica, otras operaciones con vectores poseen numerosas aplicaciones en los más variados ámbitos de los estudios de la vida. El producto o multiplicación de vectores es una de ellas, aplicándose con éxito en el desarrollo de modelos matemáticos que simulan algunas de las tareas más características del cerebro.

Así, por ejemplo, recuérdese que al describir las operaciones que se pueden efectuar con matrices se introdujo un modelo de circuito neuronal basado en el producto de un vector por una matriz:

$$\begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & \cdots & c_{1j} \\ c_{21} & c_{22} & \cdots & c_{2j} \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ c_{m1} & c_{m2} & \cdots & c_{mj} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ \vdots \\ y_n \end{pmatrix}$$

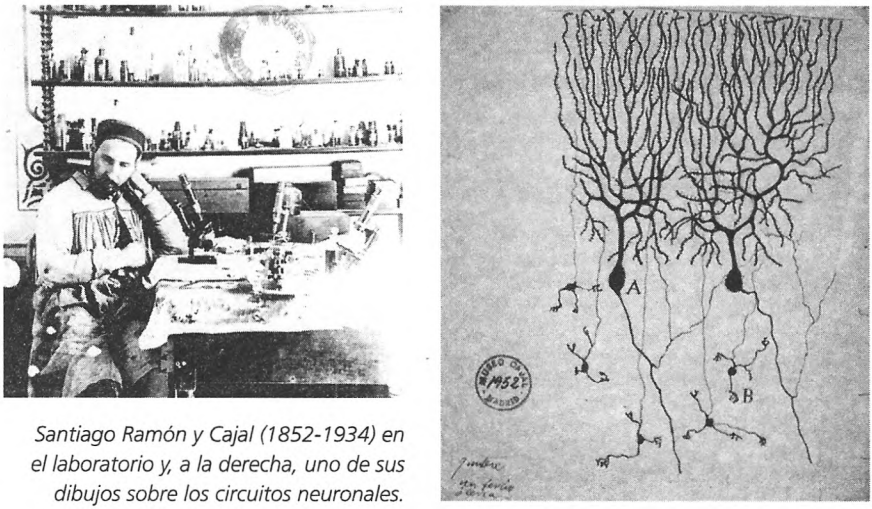
El circuito neuronal también puede ser expresado de manera más simplificada como:

$$M \cdot \vec{u} = \vec{v}.$$

De acuerdo con lo que ya explicamos anteriormente, $\vec{u}$ es el vector que representa la capa de neuronas de entrada o aferentes, y $\vec{v}$ el vector que representa la capa de neuronas de salida o eferentes.

Asimismo, M es la matriz de conexiones entre las neuronas de las dos capas, que se denomina matriz memoria. Este nombre está relacionado con el hecho de que son las conexiones o sinapsis entre neuronas los lugares en los que el cerebro guarda cuanto sabemos.

Esta idea fue introducida por el investigador español Santiago Ramón y Cajal y desarrollada posteriormente por el norteamericano Donald Hebb. Desde entonces los neurocientíficos asumen que es en la conexión entre neuronas donde se registran los rasgos del rostro que nos permiten identificar a una persona, la forma de las letras o los números y muchos otros patrones.



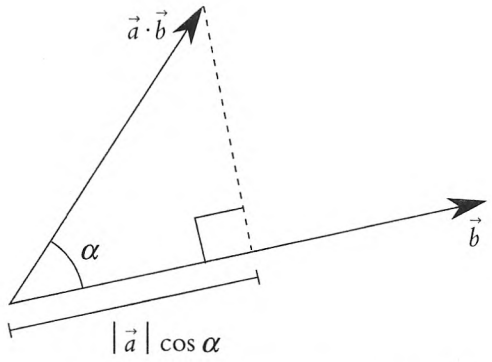
Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) en el laboratorio y, a la derecha, uno de sus dibujos sobre los circuitos neuronales.

Por consiguiente, si se considera una fila cualquiera de la matriz M como un vector fila en el que se recogen las conexiones entre una cierta neurona de salida y todas las de la capa de entrada, el cálculo del estado de dicha neurona de salida se obtiene tal y como se describió en el capítulo anterior. La operación entre tales vectores es conocida como producto escalar de dos vectores. Por ejemplo, supóngase dos vectores, uno vector fila $\vec{a}$ (al que, por una cuestión meramente formal, añadiremos el signo t de traspuesto) y otro vector columna $\vec{b}$. El producto escalar de estos dos vectores será igual a:

$$\vec{a}^t \cdot \vec{b} = \begin{pmatrix} 1 & -3 & 5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 2 \\ 6 \\ 4 \end{pmatrix} = (1)\cdot(2)+(-3)\cdot(6)+(5)\cdot(4).$$

Si se realizan las operaciones aritméticas pertinentes, se obtiene que el resultado final es igual a 4.

El producto escalar también recibe el nombre de producto interior de dos vectores, obteniéndose un número cuyo significado es el valor de la proyección del vector fila $\vec{a}$ sobre el vector $\vec{b}$. Si se conoce la longitud de los dos vectores, concretamente $|\vec{a}|$ y $|\vec{b}|$, además del ángulo α entre ellos, entonces el producto escalar $\vec{a} \cdot \vec{b}$ será igual a $|\vec{a}| \cdot |\vec{b}| \cdot \cos\alpha$. Este resultado es especialmente interesante para nuestros propósitos si tenemos en cuenta que $|\vec{a}| \cdot \cos\alpha$ es el valor de la proyección del vector $\vec{a}$ sobre el vector $\vec{b}$.



Producto escalar o interior de dos vectores $\vec{a} \cdot \vec{b}$.

EMPUJANDO OBJETOS, ¿QUÉ ES EL TRABAJO?

El trabajo que realizamos al empujar un objeto sobre el suelo es otro ejemplo que ilustra la utilidad del producto escalar. De acuerdo con la mecánica clásica, el trabajo se define como el producto escalar de la fuerza $\vec{F}$ que se ejerce sobre el objeto por el desplazamiento $\vec{D}$ que éste experimenta. Es decir, si los vectores $\vec{F}$ y $\vec{D}$ forman un ángulo α entre ellos, entonces el trabajo W será igual a $|F| \cdot |D| \cdot \cos\alpha$. Obsérvese que utilizando una misma fuerza $\vec{F}$ se obtiene más o menos trabajo en función de cuál sea el ángulo entre vectores. Efectivamente, si ambos vectores, $\vec{F}$ y $\vec{D}$, tienen la misma dirección, siendo el ángulo α entre ellos 0, entonces el trabajo es máximo, ya que el coseno de 0 es la unidad. Asimismo, es inmediato comprobar que para valores del ángulo α superiores a 0° el trabajo tomará valores por debajo del máximo.

El aprendizaje, el caso de la captación del sonido

Desde principios del siglo XX, gracias a los trabajos de Santiago Ramón y Cajal, los neurocientíficos saben que el mecanismo biológico del aprendizaje es la modificación de las conexiones entre neuronas, la cual recibe el nombre de sinapsis. Desde el punto de vista de la biología matemática, el aprendizaje en un animal o un humano podrá ser simulado, cambiando simplemente uno o más de los valores de las conexiones representadas en el vector fila $\vec{a}$. El resultado es que tras este cambio, es decir, tras el aprendizaje, cambiará el valor o estado de la neurona de salida o eferente, y por tanto la respuesta del sujeto a un cierto estímulo.

Por ejemplo, supóngase que las características de un cierto sonido repentino son recogidas en el vector:

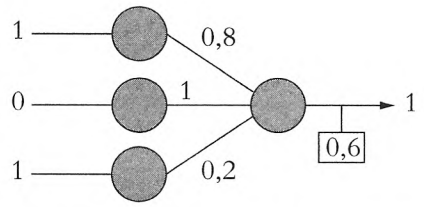
$$\begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

representando cada elemento la presencia o ausencia de una cierta característica del sonido. Supóngase que la primera característica hace referencia a si el sonido tiene una intensidad superior a 30 decibelios (1) o inferior a este valor (0). Un valor de 30 decibelios sería el caso por ejemplo de una calle sin tráfico, e inferior a este valor el paso de las hojas de un libro. La segunda característica hace referencia a la frecuencia, siendo (1) si está comprendida entre 100-5.000 herzios, intervalo para la mayoría de los sonidos o ruidos que causan molestia; fuera de este intervalo es (0). Finalmente, la tercera característica recogida en el vector es la potencia sonora, siendo (1) si dicho valor es superior a 1 vatio, lo que corresponde al sonido producido por un martillo neumático o un avión reactor. Por el contrario, es (0) para valores inferiores a 1 vatio, por ejemplo, si el sonido es producido por un automóvil, un piano, una conversación, etc. Considérese ahora que las conexiones entre las tres neuronas de la capa de entrada o aferente —neuronas cuya función es «leer» este vector con los datos del sonido recibido por el oído— están conectadas con una neurona de la capa de salida o eferente, siendo las conexiones:

$$\begin{pmatrix} 0{,}8 & 1 & 0{,}2 \end{pmatrix}.$$

Si se realiza el producto escalar entre los dos vectores, se obtiene que el estado de la neurona de salida es igual a 1,0, ya que $(0{,}8) \cdot (1) + (1) \cdot (0) + (1) \cdot (0{,}2)$.

Supóngase ahora que, para la neurona de la capa de salida, se añade una mejora con el fin de dar un mayor realismo al modelo. Así, se considera que la neurona se excita, responde activamente, si su valor de salida supera un cierto valor umbral prefijado arbitrariamente. Por ejemplo, sea θ el valor umbral, fijando el valor 0,6. Esto significa que si el resultado del producto escalar es mayor o igual a θ, entonces la neurona se excita, llamando 1 a este estado. En caso contrario, si el producto escalar es inferior a θ, la neurona no habrá sido estimulada suficientemente por el estímulo, permaneciendo en reposo, estado al que denominaremos 0. En el ejemplo, puesto que el resultado del producto escalar es 1, se habrá superado el valor umbral 0,6, excitándose la neurona y, por tanto, adoptando el estado 1.

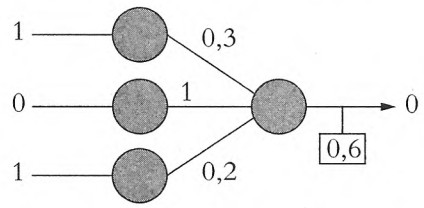


Ejemplo de circuito neuronal antes del entrenamiento.

Pero ¿qué ocurre si la persona es entrenada frente a diferentes sonidos? ¿Qué sucede cuando un animal o una persona aprende? En tal caso, cambia el valor de sus conexiones. Supóngase por ejemplo que tras una sesión de entrenamiento el sujeto ha cambiado el valor de una de sus conexiones, concretamente:

$$\begin{pmatrix} 0{,}3 & 1 & 0{,}2 \end{pmatrix}.$$

Esto significa que la importancia de dicha conexión ha disminuido desde 0,8 hasta 0,3, otorgando una menor influencia a los decibelios de la señal sonora. Si se efectúa el producto escalar, es decir, si se estimula el circuito neuronal con el mismo estímulo, tras el aprendizaje se tendrá que el estado de la neurona de salida es 0,5, ya que es fácil comprobar que $(0{,}3) \cdot (1) + (1) \cdot (0) + (1) \cdot (0{,}2)$. Seguidamente, si se compara el estado de la neurona eferente con el valor umbral θ, 0,6, se comprobará que ahora la neurona permanece en reposo, en estado 0.



Ejemplo de circuito neuronal después del entrenamiento.

Obsérvese que el aprendizaje puede ser interpretado como la rotación del vector de conexiones fila $\vec{a}$ sobre $\vec{b}$. Cuanto mayor sea la proyección del vector de conexiones $\vec{a}$ sobre el vector con el estímulo $\vec{b}$, mayor será la respuesta de la neurona de salida.

Por consiguiente, la respuesta de la neurona es máxima cuando el vector de conexiones tiene la misma dirección que el estímulo. Ahora bien, ¿y si ambos vectores son perpendiculares? Entonces la respuesta de la neurona de salida será 0, ya que cos 90 es 0.

En resumen, hemos simulado el fenómeno del aprendizaje, una de las tareas más fascinantes del cerebro animal y humano, interpretando su significado biológico a través de una operación con vectores. Este modelo matemático fue introducido en 1946 por McCulloch y Pitts, siendo desde entonces la base de un número considerable de modelos con los que se simulan distintas facetas del cerebro a través de circuitos neuronales elementales.

El producto vectorial o exterior

Otra forma de realizar la multiplicación o producto entre vectores es el producto vectorial, también llamado producto exterior entre dos vectores.

Utilizando los mismos vectores del ejemplo del producto escalar, introduciremos con este ejemplo el procedimiento.

A tal efecto supónganse dos vectores, uno vector $\vec{a}$ y el otro vector $\vec{b}$. El producto vectorial de los dos vectores será igual a:

$$\vec{a}\times\vec{b}=\begin{vmatrix} \hat{i} & \hat{j} & \hat{k} \\ 1 & -3 & 5 \\ 2 & 6 & 4 \end{vmatrix}=$$

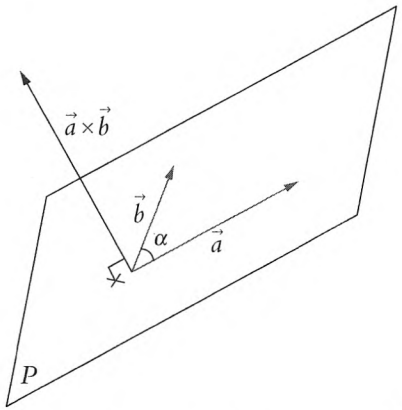
$$=\begin{vmatrix} -3 & 5 \\ 6 & 4 \end{vmatrix}\hat{i}-\begin{vmatrix} 1 & 5 \\ 2 & 4 \end{vmatrix}\hat{j}+\begin{vmatrix} 1 & -3 \\ 2 & 6 \end{vmatrix}\hat{k}$$

siendo el vector que resulta, tras realizar las operaciones aritméticas pertinentes, el siguiente:

$$-42\hat{i}$$
$$-46\,\hat{i}+6\,\hat{j}+12\hat{k}.$$

Obsérvese que distinguimos esta clase de producto del producto escalar utilizando el operador $\times$. Más aún, mientras en el producto escalar el resultado de la operación es un número, en el producto vectorial el resultado es un vector. Otra diferencia

que se puede resaltar es el hecho de que mientras el producto escalar $\vec{a}^t \cdot \vec{b}$ significa la proyección del vector fila $\vec{a}$ sobre el vector columna $\vec{b}$, el producto vectorial $\vec{a} \times \vec{b}^t$ da como resultado un vector, al que llamaremos $\vec{c}$, que es perpendicular al plano definido por los dos vectores.



Producto vectorial o exterior de dos vectores $\vec{a} \times \vec{b}$.

Efectivamente, el valor o módulo de este nuevo vector $\vec{c}$, el resultado de la operación, recuerda al del producto escalar, excepto que ahora es igual a $|\vec{a}| \cdot |\vec{b}| \cdot \text{sen } \alpha$, cuyo valor numérico final es precisamente el área del paralelogramo construido con los vectores. El sentido del vector $\vec{c}$ se obtiene aplicando la conocida «regla del sacacorchos».

En biología, el estudio de moléculas esenciales para la vida requiere del producto vectorial. Es el caso de las proteínas como la mioglobina y de la molécula más célebre entre todas las descritas hasta la fecha, la molécula de ADN. En estos estudios los biofísicos utilizan conceptos clásicos de la física, midiendo magnitudes cuyo cálculo se basa, precisamente, en lo que hemos denominado como vector $\vec{c}$, como por ejemplo el momento dipolar, o en otros casos el cálculo de la fuerza magnética a la que se ve sometida una partícula en el interior de un campo magnético.

Un modelo de la memoria animal y humana

Hay una aplicación de otro producto, el tensorial, que resulta realmente llamativa: es aquella en la que se utiliza un modelo matemático de circuito neuronal para la memoria, animal o humana, y su simulación en ordenador. Por ejemplo, supóngase

un vector $\vec{v}$ compuesto únicamente por unos y ceros, es decir, un vector binario. Cada uno de los elementos del vector representa la presencia (1) o ausencia (0) de alguna característica de un cierto objeto. Si efectuamos el producto tensorial entre $\vec{v}$ y $\vec{v}$ se obtiene la siguiente matriz:

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

Obsérvese el procedimiento por el que se ha obtenido la matriz a partir de los siguientes productos con los elementos de los dos vectores:

$$\begin{pmatrix} (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) \\ (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) \\ (0)\cdot(1) & (0)\cdot(1) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(1) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(1) & (0)\cdot(1) \\ (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) \\ (0)\cdot(1) & (0)\cdot(1) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(1) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(1) \\ (0)\cdot(1) & (0)\cdot(1) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(1) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(0) & (0)\cdot(1) \\ (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) \\ (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(0) & (1)\cdot(1) & (1)\cdot(1) \end{pmatrix}$$

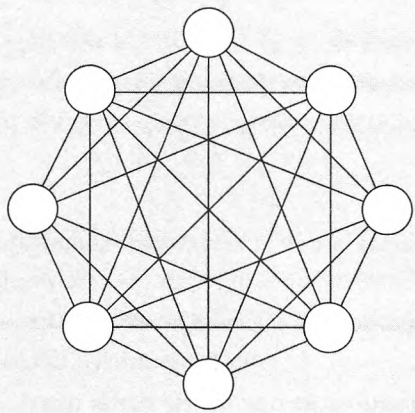
Pese a su aparente dificultad, solamente «visual», el procedimiento es en realidad sencillo. La matriz obtenida es una matriz memoria con la propiedad de «memorizar» el objeto «mostrado» al circuito neuronal. La idea es simular con ordenador la capacidad de las personas y los animales de memorizar a otros seres y objetos. Puesto que los elementos de la matriz representan conexiones entre neuronas, el modelo asume que en un circuito neuronal, una neurona no puede estar conectada consigo misma. Las neuronas sólo pueden conectarse con otras del circuito neuronal. Por consiguiente, todos los elementos de la diagonal principal deberán ser iguales a 0, corrigiéndose aquellos cuyo valor sea la unidad:

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

Por supuesto, hay procedimientos matemáticos para «recuperar» el objeto almacenado en la matriz, simulando así el fenómeno del recuerdo y el reconocimiento de patrones.

LA RED DE HOPFIELD

La forma en la que las personas aprenden, memorizando las letras, los números o las señales de tráfico, puede ser simulado con un circuito neuronal como el descrito en este apartado. Este modelo de memoria, que resulta de una aplicación del producto tensorial, es conocido como red de Hopfield, en honor de John Joseph Hopfield, el investigador que lo introdujo en la década de 1980. En la actualidad hay sistemas digitales que utilizan este principio para numerosas aplicaciones. De hecho, el producto tensorial no sólo subyace en numerosas situaciones estudiadas por la física, sino que también es utilizado en electrónica digital y en el procesamiento de imágenes.



Modelo de memoria de Hopfield con ocho neuronas.
Una neurona se conecta con todas las demás excepto consigo misma.

Resolviendo sistemas de ecuaciones. Pero ¿qué fue de los insectos?

Una de las aplicaciones de la inversa de una matriz es la resolución de sistemas de ecuaciones. La idea es sencilla e ingeniosa. Supóngase un sistema de tres ecuaciones con tres incógnitas como el que se muestra a continuación:

$$\begin{aligned} a_{11}x + a_{12}y + a_{13}z &= b_1, \\ a_{21}x + a_{22}y + a_{23}z &= b_2, \\ a_{31}x + a_{32}y + a_{33}z &= b_3. \end{aligned}$$

Una de las aplicaciones de las matrices es precisamente la que permite representar con dicha notación el sistema de ecuaciones:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{pmatrix}$$

que de forma equivalente, puede indicarse como la igualdad:

$$A \cdot X = B.$$

Si se obtuviera la inversa de A, es decir, A^{-1}, y se multiplicasen ambos lados de la igualdad por la matriz inversa, es decir:

$$A^{-1} \cdot A \cdot X = A^{-1} \cdot B,$$

es fácil comprobar que puesto que $A \cdot A^{-1}$ es la matriz identidad I, entonces se tiene que:

$$I \cdot X = A^{-1} \cdot B.$$

Además, como el producto de una matriz por la matriz I da como resultado la propia matriz, finalmente se tiene:

$$X = A^{-1} \cdot B.$$

En resumen, puede resolverse el sistema, es decir, averiguar el valor de x, y, z, obteniendo la inversa de la matriz de los coeficientes y multiplicando a continuación el vector de los términos independientes por dicha matriz.

Ilustraremos el método con un ejemplo al que llamaremos el «experimento del entomólogo». Supóngase que salimos al campo en busca de un determinado tipo de insecto y colocamos diferentes trampas en un área en la que sabemos que abunda dicha especie. Al cabo de unos días regresamos para recoger los insectos capturados. Una vez en el laboratorio, contabilizamos un total de 180 individuos. Los individuos capturados se clasifican en dos grupos, individuos juveniles y adultos. Llamamos x al número de individuos juveniles e y al número de individuos adultos. De acuerdo con lo anterior tendremos una primera ecuación como sigue:

$$x + y = 180.$$

Por datos obtenidos años atrás en capturas similares, sabemos que para esta especie de insecto la relación entre capturas de individuos juveniles y adultos es de 2 a 1, comprobándose además que por causas naturales han fallecido 6 adultos:

$$2x = y - 6.$$

Con el fin de determinar el número de individuos juveniles y adultos, se debe resolver el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned} x + y &= 180, \\ 2x &= y - 6. \end{aligned}$$

Obsérvese que la segunda ecuación puede ser escrita tras ordenar los términos como $2x - y = -6$, quedando el sistema de ecuaciones como se muestra a continuación:

$$\begin{aligned} x + y &= 180, \\ 2x - y &= -6. \end{aligned}$$

De acuerdo con la notación matricial, el sistema estudiado en nuestro experimento puede ser escrito del siguiente modo:

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 180 \\ -6 \end{pmatrix}$$

¿Tiene solución un sistema de ecuaciones?

Los matemáticos, con su perspicacia habitual, tienen la costumbre nada desdeñable de no malgastar el tiempo en operaciones inútiles. Uno de los ejemplos que mejor lo ilustra es el estudio de los tipos de sistemas. Los sistemas de ecuaciones se pueden clasificar atendiendo al número de soluciones. Analicemos qué situaciones pueden presentarse.

En primer lugar, puede ocurrir que el sistema no tenga solución, recibiendo en tal caso el nombre de sistema incompatible. Por ejemplo, si el sistema fuera de dos ecuaciones, concretamente dos rectas, entonces las ecuaciones corresponderían a dos rectas paralelas, no cortándose en ningún punto, lo que hace imposible la existencia de solución alguna. Otra posibilidad es que el sistema tenga solución, pero su número sea infinito. Es decir, si fuera un sistema con dos ecuaciones que representasen dos rectas, entonces las rectas están una sobre la otra teniendo todos sus puntos comunes. Ahora bien, ¿qué ocurre si el sistema de dos ecuaciones es tal que las rectas que representan las ecuaciones sólo se cortan en un punto? En este caso se dice que el sistema es compatible determinado, teniendo las rectas un único punto de corte (x, y), que es la solución del sistema.

Una forma sencilla de saber si un sistema será o no compatible determinado es aplicar el siguiente procedimiento. Supóngase un sistema de tres ecuaciones al que representamos en notación matricial como sigue:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{pmatrix}$$

El sistema es compatible determinado si el determinante de la matriz A, es decir:

$$\begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{vmatrix}$$

es distinto de 0. En caso contrario, si el determinante de A es igual a 0, entonces el sistema será compatible indeterminado o incompatible. Por ejemplo, en el experimento del entomólogo, el sistema de ecuaciones era en notación matricial:

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & -1 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} 180 \\ -6 \end{pmatrix}$$

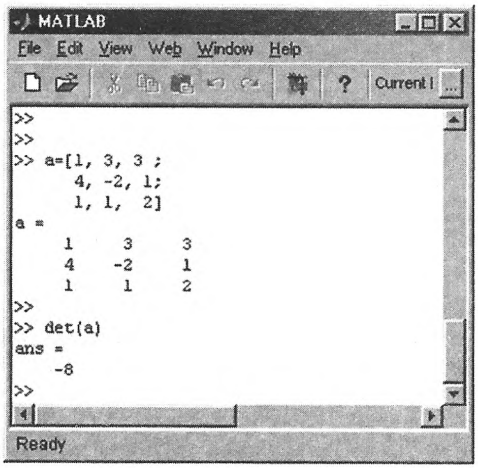
De acuerdo con el criterio descrito, el sistema puede ser resuelto satisfactoriamente, siendo compatible determinado, ya que si calculamos el determinante:

$$\begin{vmatrix} 1 & 1 \\ 2 & -1 \end{vmatrix}=(1)\cdot(-1)-(1)(2)=-3,$$

su valor es distinto de 0.

¿Cuántos insectos jóvenes y adultos hay? La regla de Cramer

La regla de Cramer es un teorema con el que es posible resolver sistemas de ecuaciones lineales utilizando determinantes. El método fue introducido por Gabriel Cramer en 1750.



Etapa intermedia en la aplicación de la regla de Cramer con el programa MatLab.

El valor de las incógnitas se obtiene a partir del cálculo del determinante de dos clases de matrices: D_j y D. La regla sólo puede ser utilizada si se cumple que el número de ecuaciones es igual al número de incógnitas, y el determinante de la matriz de los coeficientes es distinto de 0 (det(D) $\neq$ 0). Explicaremos la regla de

Cramer utilizando para tal fin el experimento del entomólogo. Sea el sistema de ecuaciones lineales:

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 2 & -1 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}=\begin{pmatrix} 180 \\ -6 \end{pmatrix}$$

llamaremos D a la matriz de coeficientes del sistema:

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

siendo su determinante det(D) igual a -3. Puesto que el sistema tiene dos incógnitas, x e y, tendremos dos matrices D_j: D_x y D_y. Las matrices D_j se construyen sustituyendo la columna j en D por el vector formado por los términos independientes:

$$\begin{pmatrix} 180 \\ -6 \end{pmatrix}$$

En nuestro experimento, y puesto que x es la primera incógnita, j será igual a 1. Si se sustituye la primera columna de la matriz D por el vector formado por los términos independientes, entonces la matriz D_x es:

$$\begin{pmatrix} 180 & 1 \\ -6 & -1 \end{pmatrix}$$

siendo det(D_x) igual a -174, ya que $(180) \cdot (-1) - (1) \cdot (-6)$. Razonando de forma similar, y puesto que y es la segunda incógnita en el sistema de ecuaciones, con $j = 2$, tendremos que la matriz D_y es:

$$\begin{pmatrix} 1 & 180 \\ 2 & -6 \end{pmatrix}$$

obteniendo que el valor de su determinante es -366, ya que det(D_y) es igual al número que resulta de $(1) \cdot (-6) - (180) \cdot (2)$.

La regla de Cramer establece que la solución al sistema de ecuaciones se encontrará a partir de la siguiente división entre determinantes:

$$x = \frac{\det(D_x)}{\det(D)},\ y = \frac{\det(D_y)}{\det(D)}.$$

Por consiguiente, en el experimento del entomólogo, se tendrá que:

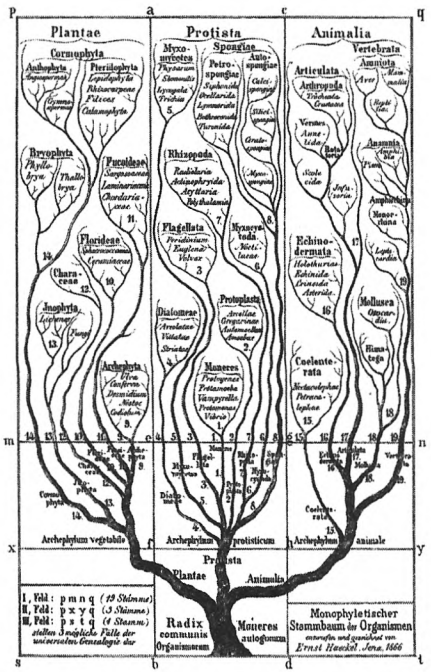
$$x = \frac{-174}{-3},\ y = \frac{-366}{-3},$$

habiendo capturado 58 insectos juveniles (x) y 122 adultos (y).

Capítulo 6

Ecología y matemáticas, una pareja de conveniencia

En la naturaleza los seres vivos, ya sean plantas, animales o microorganismos, no se encuentran aislados, sino que se relacionan entre sí y con el ambiente. Por lo general, los organismos de las diferentes especies comparten un espacio natural común, que se denomina ecosistema. Se trata de un determinado lugar o ambiente natural en el que es posible distinguir unos factores físicos, también llamados por su naturaleza «no biológica» como abióticos, de otros factores denominados bióticos, en referencia a los organismos que habitan y comparten un cierto hábitat. Factores abióticos son la luz, el agua, la temperatura, la atmósfera o el suelo, y, en general, todos aquellos debidos a la geología y el clima, mientras que ejemplos de factores bióticos son las plantas, los animales herbívoros y carnívoros, los hongos, las bacterias, etc.



Ernst Haeckel (1834-1919) fue el científico que acuñó el término ecología. A la derecha, su diseño del «árbol de la vida».

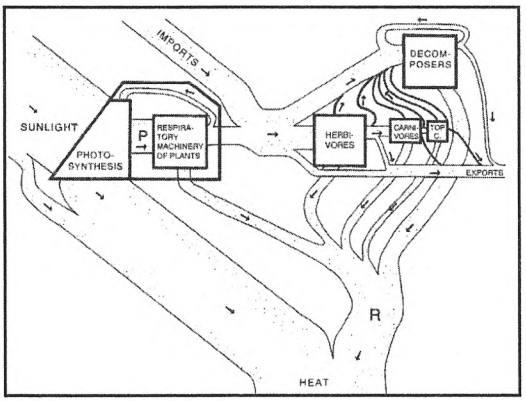
La ecología, disciplina nacida de la biología en el siglo XIX, estudia los ecosistemas. Los problemas que investiga esta ciencia son principalmente la riqueza de seres vivos, lo que actualmente se conoce como biodiversidad, así como las relaciones entre los seres vivos y las de éstos con el ambiente. Un aspecto interesante de la ecología es que desde sus orígenes los ecólogos sintieron la necesidad de recurrir a la biología matemática con el fin de construir modelos matemáticos, de modo que pudieran describir y predecir los fenómenos ecológicos. El resultado de esta tendencia fue que la ecología tuvo un rápido desarrollo, construyendo conceptos y teorías con ayuda de las matemáticas. Los modelos ecológicos son, por tanto, representaciones matemáticas de los ecosistemas.

Construcción de modelos

La transferencia de energía entre los organismos que habitan un ecosistema tiene lugar a través del alimento. Puesto que unos organismos se alimentan de otros, el resultado es la formación de lo que se conoce como cadena trófica. Una cadena típica sería planta → herbívoros → carnívoros → descomponedores. En un modelo matemático cada eslabón de la cadena estaría representado, por ejemplo, por el número de organismos, describiéndose en el modelo la circulación de energía, entre otros aspectos. Puesto que los ecosistemas suelen ser bastante complejos, tanto por el número de especies como por el de sus interacciones, los ecólogos suelen simplificar sus modelos todo lo posible. Por ejemplo, en un modelo de ecosistema, los hongos y bacterias pueden ser englobados —y, por tanto, simplificados— dentro de un subsistema común, el de los descomponedores. Además, el modelo de ecosistema se engloba junto con otros modelos, construyéndose así el modelo final. Uno de los que se incluirá en el modelo final es el de medio ambiente, ya sea el medio terrestre, el océano o cualquier otro. Este proceso de construcción del modelo facilitará sin duda la realización de los experimentos de simulación con el ordenador.

Esta forma de entender la ecología se debe en gran parte al célebre ecólogo H.T. Odum, quien en la década de 1950 introdujo la utilización de diagramas similares a los circuitos eléctricos para representar los ecosistemas. A partir de dicha representación tenía lugar la simulación con ordenador. Entre sus contribuciones destaca, además, la integración de la ecología con la teoría de sistemas.

Los primeros modelos matemáticos en ecología estudiaron la dinámica de las poblaciones. La idea era describir los cambios en el número de individuos de una población y su distribución en edades como consecuencia de su interacción con el



Modelo basado en los diagramas de H.T. Odum, cuya innovadora metodología supuso un nuevo modo de estudiar los ecosistemas.

ambiente. Los orígenes de estos estudios se remontan al siglo XVIII de la mano de Thomas Malthus con el modelo de crecimiento exponencial, o maltusiano, de la población. Posteriormente, en 1938, Pierre François Verhulst introdujo el modelo de crecimiento logístico.

En la década de 1920 Vito Volterra y Alfred J. Lotka describieron dos modelos, auténticos pilares de la ecología matemática: el modelo de competencia de dos especies y el modelo predador-presa. Ambos modelos tienen una estructura similar, pero difieren en que el modelo de competencia entre dos especies asume que las poblaciones exhiben un crecimiento logístico, mientras que en el modelo predador-presa el crecimiento es exponencial. Unos veinte años después, en la década de 1940, Patrick H. Leslie introdujo la matriz de Leslie, un modelo sobre la estructura de una población en el que se combina la dinámica de poblaciones con la demografía. Mientras que los modelos de Malthus, Verhulst y Volterra-Lotka se basaban en el uso de ecuaciones diferenciales, el mérito de Leslie fue mostrar la utilidad de los modelos matemáticos con matrices.

El álgebra de matrices se ha revelado como una herramienta formidable para el modelado ecológico y la simulación con ordenador de la dinámica de la vida animal y de las poblaciones humanas. A estas expresiones con matrices se las llama BIDE, un acrónimo del inglés «Births, Immigrants, Deaths, Emigrants» (Nacimientos, Inmigrantes, Fallecimientos, Emigrantes). Una ventaja obvia de las operaciones con matrices es la facilidad con la que los ordenadores son capaces de realizar tareas que de otra manera resultarían tediosas y repetitivas.

En un modelo BIDE una población puede ser modelada por la expresión general:

$$N_{t+1} = N_t + B + I - D - E,$$

UN MODELO ELEMENTAL BIDE

Uno de los modelos ecológicos más sencillo, basado en el álgebra de matrices es el que se describe a continuación. Supóngase que se estudia una población de ciervos en la que se conoce el número de hembras jóvenes en edad no fértil N^J que sobreviven S^J en el intervalo que transcurre entre el tiempo t y $t + 1$, así como el número de hembras adultas N^A que sobreviven S^A en el mismo periodo de tiempo, esto es, entre el tiempo t y $t + 1$. Si P^J es el porcentaje de hembras jóvenes que sobreviven por cada hembra reproductora, entonces la población se irá actualizando con el tiempo de acuerdo con el siguiente modelo:

$$\begin{pmatrix} N^J_{t+1} \\ N^A_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} S^J P^J & S^A P^J \\ S^J & S^A \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N^J_t \\ N^A_t \end{pmatrix}.$$

A partir de esta clase de modelos elementales es posible construir otros más complejos, por ejemplo, el modelo basado en la matriz de Leslie descrito al principio de este libro.

donde el número de individuos en el tiempo futuro $t + 1$ viene dado por su número presente en tiempo t y por el balance de todos aquellos factores que conducen tanto al aumento como a la disminución del número de individuos: el número de nacidos B entre el tiempo t y $t + 1$, el número de individuos inmigrantes I que se incorporan a la población entre el tiempo t y $t + 1$, el número de muertes D entre el tiempo t y $t + 1$, y el número de individuos que emigran E abandonando la población entre el tiempo t y $t + 1$.

El modelo de Volterra-Lotka: lobos y conejos

Durante el tiempo que duró la Primera Guerra Mundial, entre 1914 y 1918, la pesca fue suspendida al norte del mar Adriático. Concluida la contienda, las actividades pesqueras volvieron a la normalidad. Fue entonces, durante la década de 1920, cuando un biólogo italiano, Umberto d'Ancona, realizó un estudio cuantitativo de las especies de peces que eran vendidas en los mercados de Venecia, Fiume y Trieste. D'Ancona obtuvo como resultado que allí se vendían muchos más peces predadores que aquellos peces que, por su menor tamaño, constituían el alimento natural de los predadores, sus presas. D'Ancona mantenía una relación sentimental con la hija de un célebre matemático de la época, Vito Volterra, a quien sugirió que realizara un estudio matemático que condujera a una explicación satisfactoria

del diferente número de peces predadores y presas. Así fue como su futuro suegro propuso en 1926 un sistema de ecuaciones diferenciales. Un sistema similar ya había sido propuesto un año antes, aunque de forma independiente, por el físico-químico norteamericano Alfred J. Lotka. El resultado de su trabajo es conocido popularmente como ecuaciones de Volterra-Lotka.

El sistema de ecuaciones diferenciales que modela la relación predador-presa es uno de los primeros modelos, y también uno de los más emblemáticos, de la biología matemática. Su utilidad ecológica es evidente si se desea repoblar de especies una determinada región geográfica o, en un parque temático, elegir el número de peces que coexistirán en un acuario con otras de predadores, por ejemplo, tiburones. Además, el modelo también se aplica en otros ámbitos, como en inmunología a la relación entre un virus y el sistema inmune, o entre células cancerosas y el sistema inmune; en parasitología, a la relación entre el individuo huésped y un parásito; e incluso en economía, a la relación entre los consumidores y los recursos, entre muchas otras aplicaciones.

Explicaremos de una manera intuitiva el significado de este importante modelo. En el modelo llamaremos x a los predadores, por ejemplo, tiburones, lobos, etc., e y a las presas, por ejemplo, peces, conejos, etc. Además, asumiremos que los predadores sólo se alimentan de presas, mientras que el alimento de las presas está en abundancia suficiente, siendo irrelevante si su naturaleza es vegetal, animal o cualquier otro. Ya sea la relación tiburones-peces o lobos-conejos la que elijamos como ejemplo, el modelo es igualmente válido para miles de relaciones predador-presa, ya entre insectos, entre protozoos, etc. No obstante, las dos relaciones mencionadas figuran entre las más populares.

Para ilustrar el modelo elegiremos arbitrariamente la relación lobos-conejos. Supóngase que las dos poblaciones estuvieran aisladas entre sí. Esto significa que los predadores no podrían alimentarse de las presas, y en consecuencia la hambruna entre los individuos los llevaría a su muerte, decreciendo la población de predadores a una velocidad o ritmo de acuerdo con la siguiente expresión:

$$\frac{dx}{dt} = -px.$$

Se trata de una sencilla ecuación diferencial en la que el signo negativo de p representa la tasa de mortalidad de los predadores. Si se resuelve la ecuación diferencial se obtiene la solución:

$$x(t) = x_0 e^{-pt}.$$

Ahora bien, ¿qué significa la ecuación de la solución? En la expresión, si x_0 es el número inicial de predadores (por ejemplo, los lobos que tiempo atrás colonizaron una región), entonces, a medida que transcurre el tiempo t, el número de predadores $x(t)$, y, por tanto, de lobos, disminuirá rápidamente en «régimen exponencial». Esta forma de extinción se denomina decrecimiento maltusiano.

Por otro lado, las presas (por ejemplo, conejos), que viven aisladas de los predadores y cuentan con alimento suficiente, crecerán en número, aumentando, a una velocidad o ritmo de acuerdo con:

$$\frac{dy}{dt} = ry.$$

Obsérvese que se trata de una sencilla ecuación diferencial similar a la de los predadores, excepto en el signo positivo de r, la tasa de natalidad de las presas. Efectivamente, si se resuelve la ecuación diferencial se obtiene la ecuación de la solución, pero para las presas:

$$y(t) = y_0 e^{rt}.$$

Como se puede comprobar, se trata del modelo de crecimiento exponencial de Malthus, por lo que si y_0 es el número inicial de presas (por ejemplo, conejos colonizadores de una región), entonces el número de presas $y(t)$ en el tiempo t aumentará rápidamente en «régimen exponencial» de acuerdo al crecimiento maltusiano.

Supóngase ahora que las dos poblaciones, predadores y presas, coexisten en una misma región, ¿qué ocurrirá? Efectivamente, el encuentro entre predadores y presas debe ser incluido en las expresiones de las dos poblaciones cuando ambas estaban aisladas una de la otra. Por consiguiente, en la expresión que explica la velocidad o ritmo al que varía la población de predadores, se incluirá un término qxy que exprese su aumento como resultado del «encuentro» con las presas, siendo q el parámetro que modele dicho encuentro. De acuerdo con el ejemplo, q puede definirse como una tasa que guarda relación con el consumo de herbívoros, concretamente, de conejos. El resultado es que la expresión quedará tal y como sigue:

$$\frac{dx}{dt} = -px + qxy.$$

Obsérvese que la tendencia natural a la extinción de los predadores es compensada aumentando su número (de ahí el signo positivo en qxy) al alimentarse de las presas. Por consiguiente, los predadores ya no se extinguen, sobreviven, gracias al disponer de alimento, las presas.

De un modo similar, la tendencia natural de las presas a crecer desmesuradamente es compensada disminuyendo su número, al incluirse en su ecuación diferencial el término $-sxy$ con signo negativo, siendo s el parámetro que modele dicho encuentro. El término expresa su muerte debido al encuentro con los predadores, debido a la peculiaridad de ser su fuente de alimento:

$$\frac{dy}{dt} = ry - sxy.$$

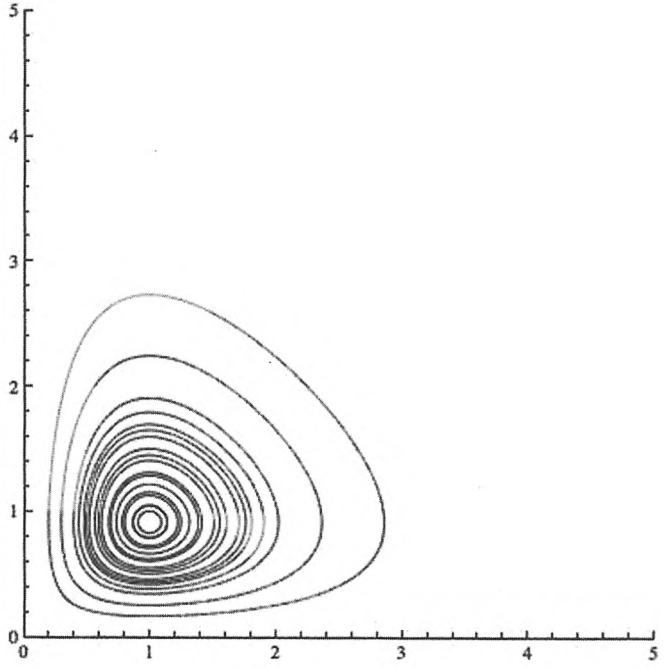
Uno de los supuestos que manejaron Volterra y Lotka fue que los individuos, por ejemplo, los lobos y los conejos, se comportaban como si fueran partículas de gas. Es decir, estableciendo un paralelismo con lo que se llama la ley de acción de masas, los encuentros entre predadores y presas dependían de algo tan obvio como el número de predadores x y el número de presas y. Por este motivo, dicho encuentro es modelado como el producto de tales números, esto es $x \cdot y$. Este producto es el que aparece en los términos qxy y $-sxy$.

Reuniendo en un sistema las dos ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dx}{dt} = -px + qxy \text{ y } \frac{dy}{dt} = ry - sxy,$$

tendremos el célebre sistema de ecuaciones de Volterra-Lotka.

Una vez incluidos los términos que modelan el encuentro entre predadores y presas, la obtención de una solución al sistema no resulta tan sencilla como antes, cuando ambas poblaciones se encontraban aisladas. De acuerdo con el modelo, el número de predadores aumentará si éstos disponen de abundantes presas, su alimento, pero al irse consumiendo las presas, el número de predadores también disminuirá. A su vez, y debido a la disminución de predadores, el número de presas volverá a crecer, aumentando de nuevo el número de predadores. Este comportamiento oscilante de predadores y presas será tal que si se representa en un mismo gráfico el número de predadores y presas se obtendrá un ciclo, que ha sido bautizado como «ciclo solución», precisamente por ser la solución de las ecuaciones de Volterra-Lotka.



Modelo predador-presa de Volterra-Lotka:
el número de predadores figura en el eje Y y el de presas en el eje X.

A partir del sistema de ecuaciones hay varias vías de razonamiento matemático para llegar al ciclo solución, pero tal vez lo más importante sea la idea de oscilación, tanto del número de predadores como de presas. La «forma» del ciclo depende de las condiciones iniciales, es decir del número de predadores y presas que había en un principio.

Asimismo, el punto de equilibrio es fácil de calcular, ya que es conocido que sus coordenadas son:

$$\left\{x = \frac{p}{q},\ y = \frac{r}{s}\right\}$$

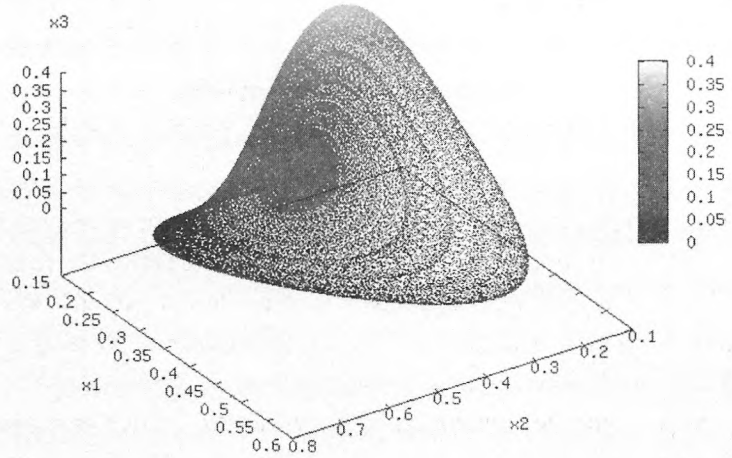
De ahora en adelante, conviene tener muy presente la idea de comportamiento oscilante aquí explicada, tanto respecto a los predadores como a las presas, especialmente cuando hablemos de oscilaciones en los modelos climáticos en el siguiente apartado del presente capítulo.

LA COMPETENCIA ENTRE DOS ESPECIES

Además del modelo predador-presa de Volterra-Lotka, sus autores introdujeron otro modelo en el que lo que tenía lugar entre dos poblaciones o dos especies era una relación de competencia. Supóngase dos poblaciones que compiten por un mismo recurso, y cuyo crecimiento es logístico. Si x e y son el número de individuos de cada población, entonces tendremos que:

$$\frac{dx}{dt} = r_x x\left(\frac{k_x - x - \alpha_{xy} y}{k_x}\right) \text{ y } \frac{dy}{dt} = r_y y\left(\frac{k_y - y - \alpha_{yx} x}{k_y}\right)$$

siendo r_x, r_y las tasas específicas de crecimiento y k_x, k_y las capacidades de carga en cada una de las poblaciones. Asimismo, en las expresiones se recogen los coeficientes de interacción α, tratándose del parámetro que modela la interacción entre los individuos de las poblaciones. Es decir, α_{xy} representa el efecto de la especie y sobre x, mientras que α_{yx} el efecto de x sobre y. El modelo puede ampliarse para más de dos especies, siendo el análisis de las posibles situaciones algo complejo.



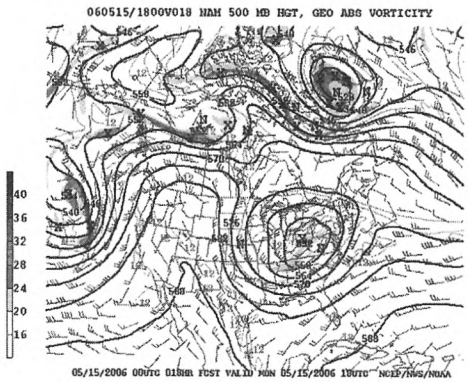
Modelo de competencia de Volterra-Lotka para cuatro especies.

Modelos matemáticos del clima. Pero ¿hay un cambio climático?

En las últimas décadas el clima es un tema de actualidad. A diario los medios de comunicación nos informan del tiempo que hará durante la jornada y predicen el de los próximos días. Este trabajo se realiza en los centros de predicción meteorológica

y para ello se utilizan complicados modelos matemáticos. Pero no sólo basta con hacer las predicciones del día a día. En la actualidad los meteorólogos se han visto involucrados en la necesidad de estudiar si efectivamente estamos ante un cambio climático o no.

Los modelos matemáticos utilizados en meteorología se llaman modelos climáticos, los cuales se basan en descripciones del funcionamiento de la atmósfera y en la simulación con ordenador de las interacciones de la atmósfera con los océanos, tierra firme y los polos. Ahora bien, ¿cómo son estos modelos? Una vez más son modelos de ecuaciones diferenciales basadas en las leyes de la física. Lo habitual es dividir el planeta en una rejilla dividida a su vez en celdas sobre las que se aplican las ecuaciones. Seguidamente se calcula la velocidad de los vientos, la humedad relativa, la transferencia de calor, etc. así como las interacciones entre lugares vecinos. A partir de la interpretación final de los resultados de la simulación, el meteorólogo obtiene las predicciones.



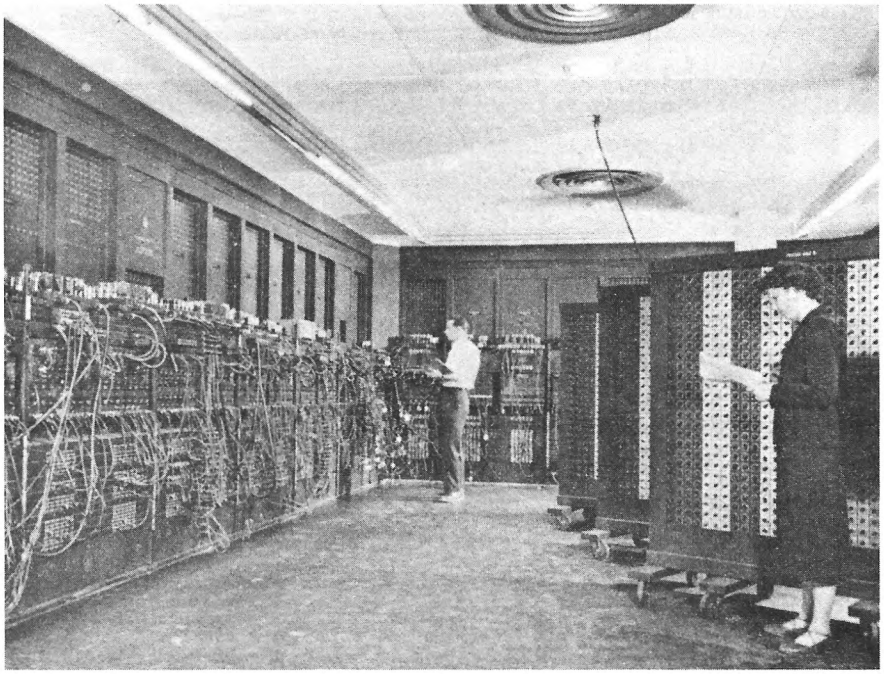
Los modelos matemáticos de la atmósfera permiten predecir el tiempo.

Puesto que en la actualidad sabemos que la atmósfera es un sistema caótico, podemos preguntarnos ¿hasta qué punto son fiables las predicciones? Uno de los datos más fiables utilizados por meteorólogos son los llamados «regímenes climáticos». Se trata de patrones de vientos y otros indicios meteorológicos que informan del tiempo que cabe esperar, ya sea soleado, cubierto, lluvioso, etc. Estos regímenes se obtienen aplicando métodos estadísticos a los registros históricos del tiempo, ya sea en un país o una región del planeta.

Esta clase de problemas motivaron a Edward N. Lorenz a estudiar la atmósfera bajo la perspectiva de la teoría del caos. Sin embargo, los primeros intentos de

predecir el tiempo tuvieron lugar ya antes de los trabajos de Lorenz en la década de 1960. Jule Charney, Philip Thompson, Larry Gates, Ragnar Fjörtoff y el genial John von Neumann realizaron hacia la década de 1950 los primeros experimentos de predicción del tiempo. Para ello utilizaron uno de los primeros ordenadores de la historia, el norteamericano ENIAC.

Hoy en día resulta curioso considerar que por aquel entonces se requería de un total de 24 horas de computación para predecir el tiempo del día siguiente. Además, ni que decir tiene que los pronósticos dejaban mucho que desear. De esta época procede la frase «el clima es lo que se espera, el tiempo lo que hará». El modelo que se usaba para la predicción representaba la atmósfera con una rejilla con 270 puntos que cubrían localizaciones de Norteamérica, distando unas de otras 700 km. Aplicando el método de las diferencias finitas, se resolvían con ENIAC ecuaciones diferenciales, obteniendo así las predicciones. Estos científicos pioneros usaban como modelo del clima un modelo simplificado del comportamiento de la atmósfera en el que se utilizaba la llamada ecuación de vorticidad barotrópica. Esta ecuación, por sus características, podía ser computada en un ordenador tan primitivo como el ENIAC.



El ENIAC y, en primer plano, Betty Zinder, una de sus primeras programadoras.

Durante la década de 1960 Lorenz trabajaba en el prestigioso Instituto Tecnológico de Massachussets (Estados Unidos). Para Lorenz la atmósfera se comportaba como un fluido turbulento, manifestándose muy sensible a los pequeños cambios. Con objeto de que le resultara manejable matemáticamente, diseñó un modelo climático lo más sencillo posible, definiendo únicamente tres variables x, y, z. Esto significa que para Lorenz el «tiempo que hace hoy» es un punto (x, y, z) en un espacio 3D. Asimismo, la «predicción del tiempo para varios días» será la línea o trayectoria que une el punto anterior con otros puntos. Por consiguiente, todas las situaciones o «tiempos posibles» están recogidos en lo que se conoce como el atractor de Lorenz.

En 1963 Lorenz obtuvo tres ecuaciones diferenciales con las que explicar los movimientos de convección en la atmósfera. Se entiende por convección el movimiento de las moléculas dentro de un fluido, y es una de las formas principales de transporte de masa y transferencia de calor en la Tierra. Por este motivo, las ecuaciones de Lorenz tienen una gran importancia para el clima y la predicción meteorológica. Pero si hay algo que resulte interesante en estas ecuaciones diferenciales es que, pese a que la atmósfera terrestre se comporta en principio de forma completamente previsible, su comportamiento está sujeto a cambios bruscos y aparentemente aleatorios. Esto se explica porque de forma similar a las ecuaciones de Volterra-Lotka, las ecuaciones de Lorenz tampoco son lineales. De hecho, hasta el año 2001 no se demostró su comportamiento caótico para ciertos valores de sus parámetros. Lorenz propuso el siguiente modelo matemático, un arquetipo para el problema de la predicción del tiempo:

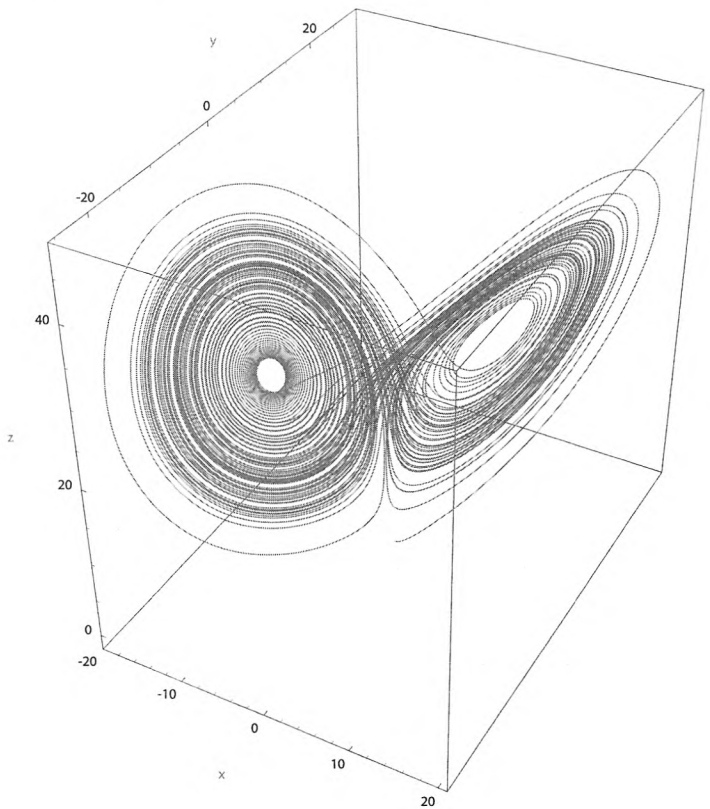
$$\frac{dx}{dt} = \sigma(y - x),\ \frac{dy}{dt} = x(\rho - z) - y,\ \frac{dz}{dt} = xy - \beta z,$$

donde σ, ρ y β son los parámetros del modelo.

Los fenómenos de convección ocurren en la naturaleza cuando un sistema se vuelve inestable, manifestándose a través de un movimiento de la masa. Por ejemplo, si se calienta agua en un recipiente, se forma una corriente o calor de convección. El resultado es el desplazamiento de la masa, en este caso del agua caliente, que al ser menos densa se mueve hacia la superficie. Por el contrario, el agua fría, más densa, se desplaza hacia el fondo del recipiente. La caracterización de esta clase de fenómenos tiene lugar por lo que se conoce como número de Rayleigh. En las ecuaciones de Lorenz este número está representado por el parámetro ρ. Además, este parámetro es

el que explica en este modelo de clima tan simplificado el comportamiento caótico de la atmósfera. Cuando ρ es 28 el comportamiento de la atmósfera se vuelve caótico.

De estas consideraciones se concluye que el atractor de Lorenz es un oscilador que representa un modelo de clima en tres dimensiones. Es decir, tal y como hemos comentado anteriormente, hay tres variables en juego x, y, z, que exhiben un flujo caótico evolucionando, una y otra vez, sin que se repita el patrón. Aunque se trata de un modelo climático muy simplificado, las dos «grandes alas de mariposa» del atractor sirven para explicar el comportamiento de los regímenes climáticos.



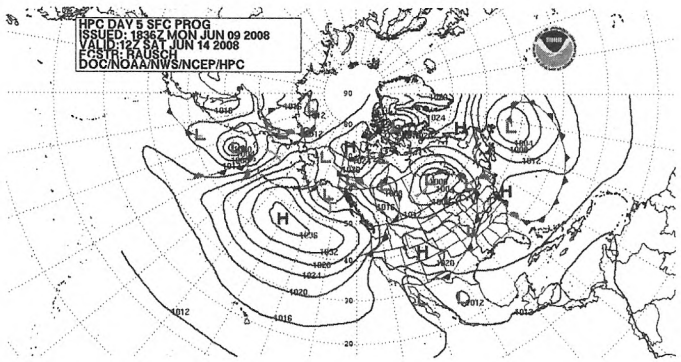
Un modelo de clima elemental: el atractor de Lorenz.

Curiosamente, fue el propio Lorenz quien introdujo en 1972 el popular «efecto mariposa»: ¿puede el aleteo de las alas de una mariposa en Brasil causar un tornado en Texas? En la práctica esto significa que las predicciones cambian brutalmente ante pequeñas variaciones, mínimas en el número de decimales, en las condiciones iniciales de la atmósfera. Así, por ejemplo, si hoy en un determinado lugar hace

un tiempo que se corresponde con un punto (x, y, z) en el «ala de mariposa» derecho, el tiempo de los próximos días vendrá dado por una trayectoria cuyo origen es el punto (x, y, z). El tiempo será más o menos similar al de hoy si la trayectoria evoluciona dentro del «ala de mariposa» a la derecha. Pero también podría ocurrir que la trayectoria evolucionase hacia el «ala de mariposa» izquierdo, cambiando drásticamente la predicción.

La evolución del tiempo en una u otra trayectoria depende de las características meteorológicas de la atmósfera «a día de hoy», eso que en los modelos matemáticos hemos llamado condiciones iniciales. Es decir, dependiendo de las condiciones iniciales en el punto (x, y, z), así será la trayectoria que el tiempo siga en días posteriores. En conclusión, el tiempo es un sistema caótico. Por tanto, predecir el tiempo es predecir «una trayectoria individual» en el atractor del clima. En la práctica, el tiempo, esa trayectoria individual, se puede predecir a partir de las condiciones iniciales dadas por el tiempo que hace a día de hoy. Es ésta una tarea para la que los meteorólogos se ayudan de potentes ordenadores utilizando modelos climáticos con muchas más de las tres variables x, y, z elegidas por Lorenz.

Además, la predicción se complica porque la Tierra incluye distintos escenarios. No es lo mismo hablar de las latitudes medias del planeta que de los trópicos. En las primeras cualquier manifestación meteorológica es producida por la atmósfera, mientras que en los segundos tales manifestaciones se deben a un fuerte acoplamiento dinámico entre la atmósfera y el océano, fenómeno que es popularmente conocido como «El Niño». Los huracanes y monzones sería uno de sus efectos más conocidos. Más aún, ciertos fenómenos observados en el océano Pacífico introducen un elemento de incertidumbre en el estado inicial de la atmósfera, perturbando así el estado a partir del que se establece la predicción.



Mapa correspondiente al pronóstico de la presión de superficie a cinco días vista.

Puesto que desde 1963 se sabe, gracias a Lorenz, la dificultad de hacer predicciones fiables, debido precisamente a la naturaleza caótica del clima, se acostumbra a seguir la siguiente estrategia: la utilización de distintos modelos matemáticos del clima, o de distintos valores de sus parámetros y condiciones iniciales, lo cual

LOVELOCK Y LA HIPÓTESIS DE GAIA

James Lovelock es un investigador inglés, nacido en 1919, célebre por ser autor de la «hipótesis de Gaia». De acuerdo con Lovelock, los seres vivos son responsables del mantenimiento de la atmósfera terrestre. Así, según su hipótesis, el medio terrestre, los océanos, los seres vivos y la atmósfera formarían en conjunto un sistema cibernético. La idea de sistema cibernético fue llevada hasta sus últimas consecuencias por la investigadora norteamericana Lynn Margulis, quien propuso que el planeta Tierra es en realidad un «superorganismo» capaz de regular las condiciones que hacen posible la evolución y el mantenimiento de la vida.

Sin embargo, las ideas de James Lovelock y Lynn Margulis tuvieron, y tienen aún hoy en día, sus detractores. Desde un primer momento, los biólogos evolucionistas como Stephen Jay Gould y Richard Dawkins se opusieron a ellas. Así, los evolucionistas darwinianos se preguntan: ¿no es acaso el medio ambiente el que selecciona los seres vivos tal y como predice la teoría de la evolución por selección natural de Darwin? Y si esto es así, entonces, ¿cómo se justifica que los seres vivos modifiquen lentamente el ambiente en el que habitan favoreciendo así su adaptación al medio? Pese a estas objeciones, hay otros ejemplos que parecen confirmar la hipótesis de Gaia. Así, las bacterias y las algas mantienen la temperatura en la superficie terrestre, también regulan la salinidad de los mares e intervienen en el almacenamiento del carbono en las rocas sedimentarias. Su intervención en el ambiente tiene lugar, según esta hipótesis ecológica, a través de lo que se conoce en cibernética como bucles de retroalimentación negativa. Un ejemplo que ilustra esta clase de mecanismo es el sistema de aire acondicionado en un hogar. Un aumento o disminución de la temperatura en una habitación es detectado por un termostato, resultando en una respuesta del sistema de climatización en sentido contrario, esto es, disminuyendo o aumentando la temperatura, respectivamente.

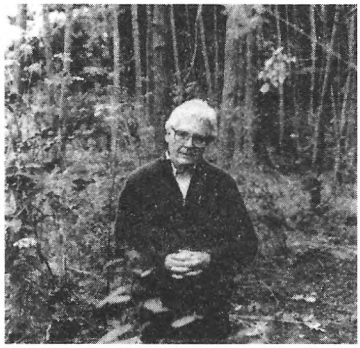
La hipótesis de Gaia sostiene que la Tierra es un sistema cibernético a escala planetaria, un superorganismo.

permite a los meteorólogos obtener distintas predicciones. Aplicando ciertos métodos, se evalúa la concordancia o grado de coincidencia entre las distintas predicciones, obteniéndose así una predicción promedio y una desviación o varianza entre las predicciones. En esta metodología también se tiene en cuenta el número de veces que un cierto modelo del conjunto de modelos utilizados acierta en sus predicciones. Este método por el que se utiliza un conjunto de modelos del clima, en lugar de un único modelo, tal y como se hacía en la época de los trabajos de John von Neumann con el ENIAC, se conoce en lengua inglesa como *multi-model ensemble*.

Finalmente, la pregunta continúa abierta: ¿estamos ante un cambio climático? Antes de abordar una posible respuesta debe definirse qué se entiende por cambio climático. Desde un punto de vista matemático, significa un cambio de la forma y posición del atractor del clima. Este cambio puede deberse a fuerzas de la naturaleza que escaparían a nuestro control, a la acción del ser humano o a una combinación de ambos factores. Ahora bien, si este cambio se ha producido, ¿es significativo? ¿O se trata tan sólo de una pequeña perturbación sobre alguna peculiaridad del atractor? Probablemente aún sea pronto para dar una respuesta definitiva a esta cuestión. No obstante, el clima puede cambiar debido a la acción de los seres vivos. Para complicar aún más las cosas, a principios de la década de 1980 James Lovelock propuso la hipótesis de Gaia, según la cual los seres vivos son responsables del mantenimiento de la atmósfera terrestre. Un modelo matemático simplificado basado en la hipótesis de Lovelock es Daisyworld, que describiremos a continuación.

¿Y si modificamos la atmósfera? Gaia y el planeta de las margaritas

El «mundo de las margaritas», o Daisyworld en lengua inglesa, es un modelo matemático y de simulación que fue introducido en 1983 por Andrew Watson y James Lovelock. De una forma similar a como las ecuaciones de Lorenz son un modelo simplificado del clima, la propuesta de Watson y Lovelock representa un mundo simplificado habitado únicamente por dos poblaciones de margaritas, unas de color blanco y otras negras. Su idea era explicar con un sencillo modelo cómo los seres vivos pueden modificar la atmósfera, en este caso, la temperatura del planeta. En principio la idea que subyace parece un tanto anti-darwiniana, ya que con su acción sobre el ambiente los seres vivos conseguirían un entorno más favorable, mejorando así su adaptación.



James Lovelock, creador de la hipótesis de Gaia, fotografiado en 1993.

El modelo asume la existencia de un sol de características similares a nuestra estrella, y, por tanto, la presencia de luminosidad solar. El modelo también considera el albedo, es decir, la cantidad de luz procedente del sol que es reflejada por las margaritas, ya sean las negras o las blancas, y por el suelo libre, esto es, sin margaritas. Si se adopta como referencia el albedo del suelo libre, entonces las margaritas blancas reflejarán más luz que el suelo libre, siendo su temperatura local inferior a la del suelo; mientras que las margaritas negras reflejarán menor cantidad de luz que el suelo, siendo su temperatura local superior. En el modelo de Watson y Lovelock el balance de energía en el planeta es calculado teniendo en cuenta qué áreas del planeta están ocupadas por las margaritas negras, por las blancas y por el suelo libre. Asimismo, considerando la tasa de mortalidad de las margaritas, así como una función matemática de la temperatura, el modelo establece dos ecuaciones diferenciales con las que es posible simular el crecimiento del número de margaritas negras y blancas en este planeta imaginario:

$$\frac{dx}{dt} = x(\beta(T_x)S - \gamma), \quad \frac{dy}{dt} = y(\beta(T_y)S - \gamma),$$

Estas ecuaciones gobernarán el ritmo al que el número de margaritas aumentará o disminuirá con el tiempo. De acuerdo con la primera ecuación, la velocidad o ritmo al que varía el número de margaritas blancas x depende de su número en el tiempo t, de un factor de crecimiento $\beta(T_x)$, así como de la fracción de superficie del planeta sin margaritas S, y de su tasa de mortalidad γ. Obsérvese que el crecimiento en número de las margaritas blancas $\beta(T_x)$ depende a su vez de la temperatura local T_x a la que se encuentra la población de margaritas.

De un modo similar, la segunda de las ecuaciones, recoge la dinámica para la población de margaritas negras. En este caso y es el número de margaritas negras en el tiempo t, $\beta(T_y)$, su factor de crecimiento, que dependerá de la temperatura local T_y a la que se encuentren las margaritas negras, siendo S la superficie del planeta sin margaritas y γ su tasa de mortalidad. Asumiremos que γ es idéntica en las dos poblaciones de margaritas.

Además, se considera que el factor de crecimiento se comporta de manera similar tanto para las margaritas blancas como para las negras, teniendo un comportamiento parabólico. De acuerdo con este comportamiento, el modelo asume de modo arbitrario que las dos clases de margaritas tienen una temperatura de crecimiento óptima igual a 22,5 °C. Así pues, cuando la temperatura es la óptima, entonces tanto el factor de crecimiento de las margaritas blancas $\beta(T_x)$ como el de las negras $\beta(T_y)$ es máximo e igual a la unidad. Puesto que el comportamiento de los factores de crecimiento es parabólico, su valor disminuirá hasta 0 a medida que la temperatura se aproxima a 5 o 40 °C, valores elegidos de un modo arbitrario en el modelo. Por consiguiente, el factor de crecimiento variará entre 0 y 1 para las dos clases de margaritas, expresándose de una manera similar en las dos poblaciones, tal y como se muestra a continuación:

$$\beta(T_x) = 1 - 0{,}003265(22{,}5 - T_x)^2,$$
$$\beta(T_y) = 1 - 0{,}003265(22{,}5 - T_y)^2.$$

Es importante recordar que las temperaturas de estas expresiones son locales, pudiendo aumentar el número de margaritas, y, por tanto, crecer su población, si la temperatura se encuentra dentro del rango comprendido entre 5 y 40 °C. Puesto que las margaritas blancas reflejan más energía solar, el resultado será el «enfriamiento» de la región en la que se encuentran. Por el contrario, las margaritas negras absorben la energía solar, «calentándose» la región. El resultado de los distintos efectos de las dos clases de margaritas hace que la temperatura de las regiones ocupadas por las margaritas blancas o T_x y las margaritas negras o T_y, pueda ser expresada por:

$$T_x = Q(A - A_x) + T_m$$
$$T_y = Q(A - A_y) + T_m$$

siendo Q el factor de absorción del calor, valor que es igual a 20 en el modelo, y T_m la temperatura media del planeta. En las expresiones A es el albedo del planeta; A_x, el albedo debido a las margaritas blancas, y A_y, el albedo debido a las margaritas negras.

La temperatura media del planeta, es decir, el valor T_m en Daisyworld, es calculado de acuerdo con la ley de Stefan-Boltzmann. Esta ley establece que la energía que radia un objeto es proporcional a la cuarta potencia de la temperatura de dicho objeto. Si aplicamos esta ley al planeta de nuestro modelo se obtiene la siguiente expresión:

$$T_m = \left(E_i \cdot \frac{1-A}{\sigma} \right)^{\frac{1}{4}} - 273,$$

siendo $\sigma = 5.669 \cdot 10^{-8}\ \mathrm{W/m^2 \cdot K^4}$ la constante de Stefan-Boltzmann, y E_i la energía solar recibida en el planeta. Obsérvese que en la expresión, si se quisiera simular que el planeta carece de vida, es decir, si no estuviera habitado por las margaritas, entonces se fijaría un valor de albedo $A = 0{,}5$. El albedo del planeta A, es decir, la cantidad de luz reflejada por el planeta, es una función de cómo la superficie del planeta está cubierta por las margaritas blancas y negras. Esto significa que el albedo del planeta A vendrá dado por la siguiente expresión:

$$A = A_s \cdot S + A_x \cdot S_x + A_y \cdot S_y,$$

donde A_s es el albedo de un suelo sin margaritas que ocupa una fracción de superficie del planeta igual a S; A_x es el albedo debido a las margaritas blancas que ocupan una fracción de superficie del planeta igual a S_x, y A_y es el albedo debido a las margaritas negras que ocupan una fracción de superficie del planeta igual a S_y. Obsérvese que la expresión del albedo representa un modelo del balance de energía del planeta. Recuérdese que, tal y como comentamos anteriormente, puesto que la cantidad de luz reflejada o albedo es menor en las margaritas negras que en el suelo sin plantas, y menor en el suelo sin plantas que en las margaritas blancas, entonces se cumple que $A_y < A_s < A_x$.

El experimento de simulación más sencillo con Daisyworld estudia cómo las margaritas blancas y negras ganan o pierden superficie en el planeta. Los valores habituales de los parámetros del modelo son $A_y = 0{,}25$, $A_s = 0{,}50$, $A_x = 0{,}75$ y $\gamma = 0{,}30$. Un planeta con abundancia de margaritas blancas será más frío que uno con preponderancia de margaritas negras. En general, si aumenta la temperatura del planeta, la temperatura decrecerá por el efecto de una mayor proporción de margaritas blancas; y al contrario, cualquier descenso de la temperatura del planeta será contrarrestado con una mayor proporción de margaritas negras. Además, para algunas constantes solares hay dos posibles estados de equilibrio, o un planeta sin vida o, por el contrario, repleto de margaritas.

A lo largo de estas páginas hemos recorrido una apasionante travesía en la que con numerosos ejemplos se ha ilustrado cómo la biología y la biomedicina deben parte de sus espectaculares avances a un fecundo maridaje entre las matemáticas y las ciencias de la vida. El uso de las ecuaciones diferenciales, la teoría del caos, el software de cálculo simbólico o el manejo de vectores y matrices —y en este último caso, el uso del álgebra lineal— permiten a los biomatemáticos describir por medio de expresiones matemáticas la belleza y la complejidad de los fenómenos vitales. Más aún, las matemáticas permiten a los científicos construir modelos con los que hacer predicciones con ordenador sobre cómo serán en el futuro los aspectos más variados de la vida, ya se trate de genes, proteínas, células, organismos, poblaciones o ecosistemas. Esperemos que a través de las páginas de este libro hayamos animado al lector a profundizar en el estudio de la biología matemática o biomatemática, una disciplina con gran tradición y proyección de futuro.

Anexo

La magia de lo complejo

Por algún extraño motivo, los números complejos subyacen en los entresijos de muchos fenómenos físicos. Así, por ejemplo, están presentes en el electromagnetismo —utilizándose en electricidad y electrónica—, en la mecánica cuántica o en el comportamiento ondulatorio, como en el caso de las ondas que se transmiten por el agua cuando lanzamos una piedra a un lago. En biología matemática encuentran su aplicación en el estudio de los llamados ritmos biológicos. Los números complejos son útiles en la teoría del caos e imprescindibles en la representación gráfica de los fractales con ordenador.

La representación gráfica de los números complejos es sencilla. Si se asume que un número complejo es un punto z, se obtiene que utilizando un sistema cartesiano, aquí llamado plano complejo, el eje horizontal X servirá para representar la parte real a, y el eje vertical Y, la parte imaginaria b. Si, además, se tiene en cuenta que r es la distancia desde el origen al punto z, entonces es fácil comprobar que dicha distancia —que se conoce como *módulo* y se representa así $|z|$— es igual a $\sqrt{a^2+b^2}$. Más aún, si se tiene en cuenta que la parte real a es el coseno, por definición el cateto adyacente del ángulo α, y b o parte imaginaria, el seno o cateto opuesto del ángulo α, multiplicados por el módulo, tendremos que, en lo que se llama forma polar, el punto z es igual a:

$$z = r(\cos(\alpha) + i\,\mathrm{sen}(\alpha)).$$

Una de las peculiaridades más interesantes de los números complejos es que amplían las posibilidades de modelado de la realidad, superando las limitaciones de los números reales. Para poder manejarlos de una manera natural, es útil pensar que cuando se trabaja con el plano complejo, el científico tiene un pie en el mundo real (o parte a) y otro en un mundo imaginario (o parte b). Según lo necesite, viajará de un mundo a otro, superando así las limitaciones propias de los números reales. De este modo, por ejemplo, la suma y la multiplicación con números complejos amplía el significado de estas dos operaciones, tal y como se ha comprobado en el estudio de dos clases de fractales, los de Mandelbrot y los conjuntos de Julia.

Suma y resta de números complejos

La suma y resta son operaciones que también pueden ser efectuadas con números complejos. Aunque a primera vista parezca enrevesado, nada más lejos de la realidad.

La suma, la adición de dos números complejos, $a + bi$ y $c + di$ es igual a:

$$(a + bi) + (c + di) = (a + c) + (b + d)\, i.$$

Por ejemplo, $(2 + 5i) + (3 - i) = (2 + 3) + (5 - 1)\, i = 5 + 4i$.

La sustracción es la operación opuesta a la suma, en tanto que la resta de dos números complejos, $a + bi$ y $c + di$ es igual a:

$$(a + bi) - (c + di) = (a - c) + (b - d)\, i.$$

Por ejemplo, $(1 + 3i) - (4 + 2i) = (1 - 4) + (3 - 2)\, i = -3 + i$.

Multiplicación y división de números complejos

De forma similar a otras operaciones aritméticas, también es posible multiplicar y dividir números complejos.

El producto de dos números complejos, $a + bi$ y $c + di$ es igual a:

$$(a + bi) \cdot (c + di) = (ac - bd) + (ad + bc)i.$$

Obsérvese que el resultado de la multiplicación puede obtenerse de una manera más intuitiva, operando de la siguiente manera:

$$(a + bi) \cdot (c + di) = a \cdot c + a \cdot d \cdot i + b \cdot c \cdot i + b \cdot d \cdot i^2.$$

Recuerde que $i^2 = -1$, entonces:

$$a \cdot c + a \cdot d \cdot i + b \cdot i \cdot c - b \cdot d.$$

Si se reorganizan los términos, se obtendrá que:

$$(ac - bd) + (ad + bc)i.$$

Por ejemplo, $(2 + 6i) \cdot (8 + 2i) = (2 \cdot 8 - 6 \cdot 2) + (2 \cdot 2 + 6 \cdot 8)i = 4 + 52i$.
El cociente de dos números complejos, $a + bi$ y $c + di$ es igual a:

$$\frac{a+bi}{c+di} = \left(\frac{ac+bd}{c^2+d^2}\right) + \left(\frac{bc-ad}{c^2+d^2}\right)i.$$

Por ejemplo,

$$\frac{3-5i}{6+2i} = \left(\frac{3\cdot 6-5\cdot 2}{6^2+2^2}\right) + \left(\frac{-5\cdot 6-3\cdot 2}{6^2+2^2}\right)i = \left(\frac{18-10}{36+4}\right) + \left(\frac{-30-6}{36+4}\right)i = \frac{8}{40} - \frac{36}{40}i.$$

Obsérvese una vez más, que el cociente de dos números complejos es el resultado de efectuar el siguiente conjunto de operaciones:

$$\frac{a+bi}{c+di} = \frac{(a+bi)\cdot(c-di)}{(c-di)\cdot(c-di)} = \frac{a\cdot c - a\cdot d\cdot i + b\cdot c\cdot i - b\cdot d\cdot i^2}{(c-di)\cdot(c-di)},$$

de tal modo que si se reorganizan los términos, se obtiene:

$$\left(\frac{ac+bd}{c^2+d^2}\right) + \left(\frac{bc-ad}{c^2+d^2}\right)i.$$

Una de las expresiones más bellas de las matemáticas: la fórmula de Euler

Los números complejos encuentran su utilidad no sólo en la representación gráfica de los fractales. Son, además, moneda común para los ingenieros familiarizados con el manejo de los circuitos eléctricos. Así, por ejemplo, mientras la potencia de un aparato casero común se mide con números reales, la potencia de un aparato industrial se hace con números complejos. En biología matemática el estudio de los ciclos biológicos o fases por las que atraviesa un individuo, y en física el estudio de las oscilaciones (por ejemplo, un objeto pendiendo de un muelle), comparten ciertas similitudes, utilizándose en todos los casos números complejos. Es por este motivo que quienes están familiarizados con estas aplicaciones de los números complejos acostumbran a utilizar la que ha sido considerada como una de las más bellas y útiles fórmulas de las matemáticas. Aunque no entraremos en detalles, mostraremos

cómo es esta expresión. Se trata de la fórmula de Euler, con la que se relacionan el número imaginario *i*, las potencias del número *e* y las funciones trigonométricas seno y coseno:

$$e^{\alpha i} = \cos(\alpha) + i\,\mathrm{sen}(\alpha)$$

Es fácil comprobar que en el plano complejo, si dibujamos una circunferencia de radio unidad, en el eje real *X* estará representado el coseno del ángulo α, mientras que en el eje imaginario *Y* se ubicará el seno de α. Al parecer, la fórmula fue descubierta, y redescubierta en varias ocasiones, a lo largo del siglo XVIII. En 1748 Euler dio con ella a partir de la manipulación de lo que se conoce como series de potencias, sin que nadie fuera capaz de representarla en el plano complejo. La idea, tan sencilla, de representar números complejos en un plano cartesiano no surgió hasta más tarde, hacia 1800, gracias al ingenio de Jean-Robert Argand. No fue hasta entonces cuando pudimos ver representada gráficamente una de las fórmulas más bellas de las matemáticas.

Bibliografía

Batschelet, E., *Introduction to Mathematics for Life Scientists*, Berlin-Heidelberg, Springer-Verlag, 1971.

Bazin, M. (ed.), *Mathematics in Microbiology*, Londres, Academic Press, 1983.

Briggs, J., Peat F. D., *Turbulent Mirror. An Ilustrated Guide to the Chaos Theory and the Science of Wholeness*, Nueva York, Harper & Row Publisher, 1989.

Lahoz-Beltra, R., *Bioinformática. Simulación, vida artificial e inteligencia artificial*, Madrid, Ediciones Díaz de Santos, 2004.

—: *¿Juega Darwin a los dados?* Madrid, Nivola, 2008.

—: *Turing. Del primer ordenador a la inteligencia artificial*, 2ª edición, Madrid, Nivola, 2009.

Martínez Calvo, M.C., Pérez de Vargas, A., *Métodos matemáticos en biología*, Madrid, Centro de Estudios Ramón Areces, 1993.

Martínez Calvo, M.C., Fernández Bermejo, E., González Manteiga, M.T., Lahoz-Beltra, R., Perales Gravan, C., *Matemáticas básicas para biólogos*, CD-ROM. Innovación Educativa (ISBN 84-7491-786-7), Madrid, Editorial Complutense, 2005.

Rietman, E., *Exploring the Geometry of Nature. Computer Modeling of Chaos, Fractals, Cellular Automata and Neural Networks*, Nueva York, Windcrest, 1989.

Indice analítico

ADN 22, 107-108, 111, 121
atractor
  ciclo límite 72
  extraño 73, 74
  Henon 74
  Lorenz 74, 142, 143
  puntual 71
autómatas celulares 29, 39-42, 78
  juego de la vida 40, 41
  regla 30 42
  Wa-Tor 29, 42, 44

Barnsley, Michael F. 83-84
bioinformática 35, 107-108
biología
  algebraica 35
  de sistemas 23-26
  relacional 12
  sistémica 24-26
biorreactor 9, 53, 54, 109

cáncer 58-62, 135
caos 67, 73-75
  juego del 83-84
carbono 14 51-52
chi-cuadrado, test de 104, 107
circuito neuronal 89, 93-94, 115, 119, 121-123
  red de Hopfield 123
clima 28, 32, 33, 139-146
computación simbólica 29, 33-35, 64, 100
condiciones iniciales 32-33, 74-76, 144-145
conjuntos
  de Julia 74, 1-82, 151
  de Mandelbrot 81-82
  teoría de 12, 36, 44-46
Cramer, regla de 127-129
crecimiento
  exponencial (véase malthusiano) 53, 62, 63, 65, 133, 136
  ley de Gompertz 9, 58, 59
  logístico (véase Verhulst) 133
  malthusiano 55-56, 62, 67, 68
  piscifactorias 14

Daisyworld 146, 149
Darwin, C. 14-15, 57, 107
Derive 34, 64, 100
determinante 95-100, 126-128
  menor 98
  orden 97, 101

ecosistema 48, 131-133
ecuación
  de Verhulst 28, 57, 69, 76, 84
  diferencial 50-51, 54-59, 67-69, 75-78
  en diferencias 69-70, 75, 78
  Malthus 59, 133, 136
  reacción-difusión 19-21, 26, 40
efecto mariposa 143
ENIAC 16-17, 141, 146
epidemia 57, 62-64
  gripe A 32, 62-64
  Sida 62-64
equilibrio 26-28, 71-72, 128

Escherichia coli 64-65, 67-70
espacio vectorial 111-112
evolución 14-16, 30, 76, 108, 145

feedback 24, 69
Fibonacci, sucesión de 18-19
Fisher, R.A. 15-16
fósil 51-52
fractal 78-84, 151, 153

Gaia, hipótesis de 145-147

heurísticos, métodos 29
hipótesis 30, 146
homeostasis 23, 24

input 24, 31, 49
Inteligencia Artificial 33, 95

Julia, G. 81-83

Leslie, P.H. 36, 133
locomoción 112, 115
Lorenz, E.N. 140, 142-145
Lotka, A.J. 16, 133, 135, 137
Lovelock, J. 145-147

magnitudes
  escalares 109
  vectoriales 109-110
Malthus, T.R. 54-55, 65, 67, 133
Mandelbrot, B. 82
Markov, cadena de 108
mapa 73-76, 78, 84
matriz
  cuadrada 88, 95, 97-99, 103
  de Leslie 36-39, 133, 134
  diagonal 88
  de Markov 107-108
  de paso 37
  estocástica 103
  inversa 99-101, 124-125
  nula 88
  operaciones 39, 89-93, 99, 110
  simétrica 88
  traspuesta 95
  triangular 88
  unidad 88
medida 50, 74, 85, 108, 109
Mendel, leyes de 101-107
métodos
  analíticos 51
  numéricos 29, 51, 76
modelo
  BIDE 133-134
  climático 142, 143
  de competencia 133, 139
  epidémico 63
  matemático 20, 24, 30-32, 44-46, 48-49
  predador-presa 16, 27, 42-43, 133-135, 138
  reacción-difusión 19-21, 26, 40
módulo 109, 111, 121, 151
morfogénesis 18-22, 28

neurona 74, 78, 93-94, 115-123
  McCulloch-Pitts 120
número
  complejo 151, 153
  e 64-65, 68, 154
  imaginario 77, 154

órbita 70-75, 82-83
output 24, 31, 49

parámetros 20, 31-33, 42, 68, 142
población 36-44, 54-57, 63-73, 132-139, 146-148
Poisson, distribución de 65
Prigogine, I. 26
producto
  escalar 116-121
  vectorial 120-123

Rashevsky, N. 11-13
recuento 71-72, 85, 102-103, 106
regla del paralelogramo 112-114
ritmo 15, 50, 67, 135-136

selección natural, teoría de 14-15, 57, 145
Sierpinsky, triángulo de 83-84
simulación 27-33, 41-43, 48
sistemas
  caóticos 28, 74, 83
  cambiantes 47
  complejos 12, 28-29, 58
  de ecuaciones 111, 124-129
  de función iterada 80, 84
  dinámicos 34, 47, 50, 73, 78, 83
  disipativos 26-28
  lineales 23-24, 96
  matricial 83
  no lineales 27-28
  teoría general 13

tasa de cambio 50, 71
técnica del polígono de fuerzas 113
Turing, A. 16-22, 26, 40

variables 31-32
vector
  columna 93, 103, 110, 114, 116, 120
  estocástico 103
  fila 116-117, 120-121
velocidad 27, 114
Verhulst, P.F. 54-57, 69, 133
vitamina A 87, 89
Volterra, V. 16, 42, 133, 134, 137
Volterra-Lotka 33, 43, 133-135, 142
  modelo de competencia 133, 139
  modelo predador-presa 16, 27, 29, 42-44, 138-139
Von Bertalanffy, K.L. 13, 24
Von Neumann, J. 17, 22, 39-40, 141, 146