Dinámica poblacional. Caso: Una población

Jesús López Estrada

última revisión Febrero de 2015

Resumen

Se estudía la evolución del crecimiento de una población bajo distintos supuestos de modelación, lo que nos lleva a tres modelos que ocurren con frecuencia en las aplicaciones, determinando para cada uno de ellos los tiempos de vida media y media esperada, óbien de crecimiento medio y medio esperado.

1. Introducción

Considérese a una población de seres vivos que se desenvuelve en un cierto medio físico natural, ó bien, acondicionado por el hombre. Denotemos por $P(t)$ el tamaño de dicha población (i.e., el número de individuos) y supongamos que $P(t)$ en una función continua y continuamente diferenciable. Claramente, éste es un supuesto de trabajo para poder modelar la evolución de la población recurriendo a las Ecuaciones Diferenciales Ordinarias (EDOs).

La *ley fundamental* básica escrita en términos de EDOs y basada en el *Principio de Continuidad*, es la siguiente:

$$\frac{1}{P}\frac{dP}{dt} = \beta(t, P) - \mu(t, P) \tag{1}$$

con dominio de definición $D = \mathbb{R} \times [0, \infty)$ con sentido biológico, y en donde

a) $\dfrac{1}{P}\dfrac{dP}{dt}$ es la tasa per capita de "crecimiento" neto.

b) $\beta(t, P)$ es la tasa per capita de crecimiento ó natalidad de la población.

c) $\mu(t, P)$ es la tasa per capita de muerte de la población.

En lo que sigue se hacen supuestos diversos que nos permiten hacer distintas propuesta para $\beta(t, P)$ y $\mu(t, P)$.

2. Modelo de Malthus

Si se supone que el medio en el que se desarrolla la población bajo estudio es infinito y con recursos ilimitados, entonces es razonable proponer que $\beta(t, P)$ y $\mu(t, P)$ son funciones constante. Esto es, que $\beta(t, P) \equiv \beta$ y $\mu(t, P) \equiv \mu$. Luego, la ecuación (1), toma la forma

$$\frac{1}{P}\frac{dP}{dt} = \lambda, \qquad \text{donde} \qquad \lambda = \beta - \mu \tag{2}$$

ó bien de la forma

$$\dot{P} = \lambda\, P \tag{3}$$

Este es el bien conocido modelo de Malthus.

Es inmediato ver que $P(t) \equiv 0$ es una solución trivial de esta ecuación.

Por considerar tres casos:

$$\lambda > 0, \qquad \lambda = 0 \quad \text{y} \quad \lambda < 0$$

En el primer caso la tasa per capita de crecimiento es mayor a la de muerte. En el segundo, son iguales. Y en el tercero, la tasa per capita de muerte es mayor que la de crecimiento.

a) Si $\lambda > 0$ y $P(t) > 0$, entonces $P(t)$ es creciente con respecto al tiempo t. Ahora, como $\ddot{P} = \lambda^2\, P$, se tiene que $P(t)$ es creciente y de gráfica convexa. Y dado que la solución de (**3**) con condición inicial $P(0) = P_0$, $P_0 \geq 0$ está dada por

$$P(t) = e^{\lambda\, t} P_0$$

se concluye que las soluciones de (**3**) tienen un crecimiento exponencial.

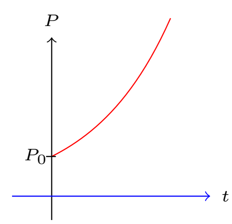

Figura 1:

b) Si $\lambda = 0$, entonces la ecuación (**3**) se reduce a $\dot{P} = 0$. En cuyo caso las soluciones son $P(t) \equiv P_0$, si $P(0) = P_0 \geq 0$.

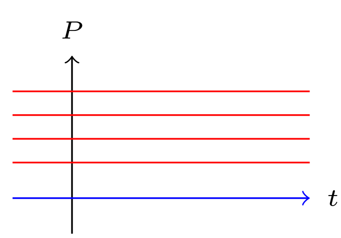

Figura 2:

c) Si $\lambda < 0$, es conveniente -por claridad- sustituir λ por $-\lambda$ con λ ahora positiva. Así, la ecuación (3) se reescribe como

$$\dot{P} = -\lambda\, P \tag{4}$$

Luego, por analogía al primer caso, sus soluciones son decrecientes y con gráfica convexa (figura (3)).

Ejercicio 2.1.
Para demostrar que la población $P(t)$ se desvanece hasta extinguirse, sea $0 \leq \alpha = \inf\{P(t) \,\|\, t \geq 0\}$, donde $P(t)$ es solución de (4) con $P(0) = P_0 > 0$. Claramente, α existe bajo el supuesto que $P(t) > 0$ para toda $t > 0$. Demuestra que necesariamente $\alpha = 0$.

Queda abierta la pregunta ¿Se extingue la población en tiempo finito?

Ejercicio 2.2.
Demuestra, sin resolver la ecuación (4), que la población no puede extinguirse en tiempo finito.
Sugerencia: Usa el teorema de existencia y unicidad.

Y como la solución de (4) con condición inicial $P(0) = P_0$, $P_0 \geq 0$ está dada por

$$P(t) = e^{\lambda\, t} P_0$$

se concluye que las soluciones de (4) tienen un desvanecimiento exponencial hasta desaparecer en tiempo infinito.

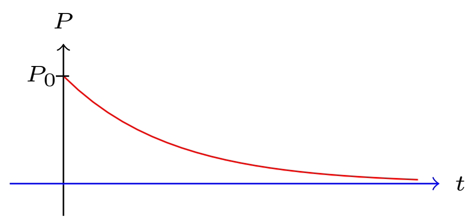

Figura 3:

2.1. Vida media y vida media esperada

La vida media de una población $P(t)$ en extinsión, según el modelo de Malthus:

$$\dot{P} = -\lambda\, P \quad \text{con} \quad P(0) = P_0 > 0 \tag{5}$$

se define como el tiempo $t = t_{1/2}$ para el cual el tamaño de la población inicial se ha reducido a la mitad; i.e.,

$$P(t_{1/2}) = \frac{1}{2} P_0 \tag{6}$$

Así, dado que la solución de (5) está dada por

$$P(t) = P_0\, e^{-\lambda t} \tag{7}$$

de (6) y (7) se sigue que

$$t_{1/2} = \frac{\ln 2}{\lambda} \tag{8}$$

Ahora, tomando $y(t) = P(t)/P_0$, se tiene que

$$y(t) = e^{-\lambda\, t}$$

Y como

$$\begin{aligned}\int_0^\infty y(t)dt &= \int_0^\infty e^{-\lambda t}dt \\ &= -\frac{1}{\lambda}\int_0^\infty e^{-\lambda t}(-\lambda dt) \\ &= -\frac{1}{\lambda}e^{-\lambda t}\Big|_0^\infty \\ &= \frac{1}{\lambda}\end{aligned}$$

se obtiene que la función

$$\begin{aligned}f(t,\lambda) &= y(t)\Big/\int_0^\infty y(t)dt \\ &= \lambda\, e^{-\lambda t}\end{aligned}$$

define una función de densidad de probabilidad para t sobre el intervalo $[0,\infty)$, que es precisamente la la función de densidad de la distribución exponencial, la cual tiene media $\mu = 1/\lambda$ y desviación estandar $\sigma = 1/\lambda$ también, como el lector bien puede verificar.

Luego, se tiene que el tiempo de la vida media esperada $\bar{t}_{1/2} \equiv \mathbb{E}[t]$ para una población malthussiana con respecto a la distribución exponencial, está dado por

$$\bar{t}_{1/2} = \frac{1}{\lambda} \tag{9}$$

Así, la relación entre $\bar{t}_{1/2}$ y $t_{1/2}$ está dada por

$$t_{1/2} = \ln 2 \cdot \bar{t}_{1/2} \tag{10}$$

De donde se tiene que $\bar{t}_{1/2} > t_{1/2}$.

Nótese que en términos probabilísticos se puede reescribir a $P(t)$ como

$$P(t) = \frac{P_0}{\lambda}f(t,\lambda)$$

donde $f(t,\lambda) = \lambda e^{-\lambda\, t}$ ¿Cuál es la interpretación de este hecho?

3. Crecimiento con saturación. Caso I: Por inhibición del crecimiento.

Si la población bajo estudio se desenvuelve en un medio físco finito y con recursos limitados, entonces aparecen factores que inhiben la tasa per capita de "crecimiento" neto. Uno de ellos corresponde a la inhibición de la tasa per capita de natalidad ó de crecimiento. Lo cual se observa, por ejemplo, en la mayoría de los países más desarrollados de Europa, donde los matrimonios difícilmente tienen más de 2 hijos, incluso, no siendo raro observar a matrimonios sin hijos.

En tales casos es razonable suponer que la tasa per capita de natalidad o de crecimiento sea inversamente proporcional al tamaño de la población misms $P(t)$. Esto es, que

$$\beta(t,P) \propto \frac{1}{P}$$

ó bien que

$$\beta(t,P) = \frac{\beta}{P} \tag{11}$$

en donde $\beta > 0$ es la constante de proporcionalidad, llamada *tasa de crecimiento*. Y que la tasa per capita de muerte es constante. Esto es, que

$$\mu(t,P) = \mu \tag{12}$$

Luego, la *ley fundamental básica* de "crecimiento" neto de una población (1) bajo los supuestos anteriores derivados por desenvolverse la población en un medio finito y con recursos limitados, toma la forma

$$\frac{1}{P}\,\dot{P} = \frac{\beta}{P} - \mu$$

ó bien la forma

$$\dot{P} = \beta\left(1 - \frac{P}{K}\right), \tag{13}$$

en donde

$$K \equiv \frac{\beta}{\mu} \tag{14}$$

es conocida como población de saturación ó capacidad de carga que soporta un medio finito con recursos limitados.

Es directo verificar que $P(t) \equiv K$ es la única solución de equilibrio de la ecuación (13). Y que

$$\begin{aligned} \dot{P} &> 0, \qquad \text{si } P < K \\ \dot{P} &< 0, \qquad \text{si } P > K \end{aligned} \tag{15}$$

Ahora, tomando la segunda derivada a lo largo de las soluciones de (13), se tiene que

$$\begin{aligned} \ddot{P} &= \frac{d}{dt}\,\dot{P} \\ &= \frac{d}{dt}\left\{\beta\left(1 - \frac{P}{K}\right)\right\} \\ &= -\frac{\beta}{K}\,\dot{P} \\ &= -\frac{\beta^2}{K}\left(1 - \frac{P}{K}\right) \end{aligned}$$

ó sea que

$$\ddot{P} = -\frac{\beta^2}{K}\left(1 - \frac{P}{K}\right)$$

De donde se sigue que

$$\begin{aligned} \ddot{P} &< 0, \qquad \text{si } P < K \\ \ddot{P} &> 0, \qquad \text{si } P < K \end{aligned} \tag{16}$$

Luego, de (**15**) y (**16**) se concluye que las soluciones de (**13**) son crecientes y con gráfica cóncava, si están por debajo de la solución de equilibrio $P \equiv K$. Y que son decrecientes y gráfica convexa, si están por arriba de $P \equiv K$.

Para establecer que las soluciones de la ecuación (**13**) bajo estudio tienden asintóticamente a la solución de equilibrio $P = K$, basta con verificar que la integral impropia

$$\int_{P_0}^{K^\pm} \frac{dP}{1 - \dfrac{P}{K}}, \qquad P_0 \neq K \tag{17}$$

es divergente. Dejamos al lector mostrar que

$$\int_{P_0}^{K^\pm} \frac{dP}{1 - \dfrac{P}{K}} = K \begin{cases} \displaystyle\int_{0^+}^{1-P_0/K} \frac{du}{u}, & \text{si } P_0 < K \\ \displaystyle\int_{0^+}^{P_0/K-1} \frac{du}{u}, & \text{si } P_0 > K \end{cases}$$

de donde se sigue que la integral impropia (**17**) es efectivamente divergente.

Resumiendo, la conducta cualitativa de la evolución de la población $P(t)$ es como la que se ilustra en la Figura 4.

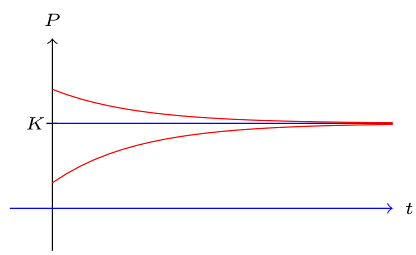

Figura 4:

Por otro lado, es directo verificar que la solución de la ecuación (**13**) con condición inicial $P(0) = P_0 \geq 0$ está dada por

$$P(t) = K\left[1 - \left(1 - \frac{P_0}{K}\right) e^{-\frac{\beta}{K}t}\right] \tag{18}$$

de donde es directo corroborar que $P(t) \to K$, cuando $t \to \infty$.

3.1. Vida media $t_{1/2}$.

Por la *vida media* $t_{1/2}$ de la población $P(t)$ gobernada por la ecuación (**13**) y con condición inicial $P(0) = P_0 > 0$ se entenderá, por analogía al modelo de Malthus, el tiempo $t = t_{1/2}$ para el cuál,

$$P(t_{1/2}) = \frac{1}{2}(P_0 + K) \tag{19}$$

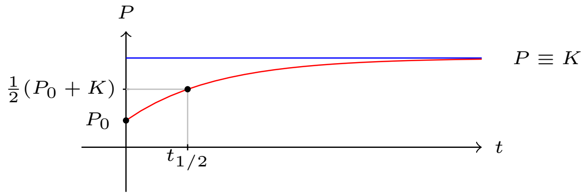

Figura 5:

De las ecuaciones (18) y (19) se obtiene que

$$\frac{1}{2}(P_0 - K) = (P_0 - K)e^{-\frac{\beta}{K}t_{1/2}}$$

ó bien que

$$\ln 2 = \frac{\beta}{K} t_{1/2}$$

ó sea que

$$t_{1/2} = \frac{\ln 2}{\lambda}, \qquad \text{donde} \quad \lambda = \frac{\beta}{K} \tag{20}$$

Que es el resultado esencialmente obtenido para el modelo de Malthus.

3.2. Vida media esperada $\bar{t}_{1/2}$.

Si se toma a $y(t) \equiv P(t)/K$, donde $P(t)$ es solución de la ecuación (13) con condición inicial $P(0) = P_0$ con $0 < P_0 < K$, entonces se tiene que

$$y(t) = 1 - (1 - y_0)e^{-\lambda t}, \qquad \lambda = \frac{\beta}{K}$$

Claramente, se tiene que $y(t) > 0$, es creciente, y $y(t) \to 1$, cuando $t \to \infty$. Por tanto, $y(t)$ es una función de distribución de probabilidad definida sobre el intervalo $[0, \infty)$. Luego su correspondiente función de densidad viene dada, salvo por una posible normalización, por

$$\phi(t; \lambda, y_0) \equiv \dot{y}(t)$$

ó sea por

$$\phi(t; \lambda, y_0) = (1 - y_0)\lambda\, e^{-\lambda t} \tag{21}$$

y como

$$\int_0^\infty \phi(t; \lambda, y_0) dt = 1 - y_0$$

se obtiene la función de densidad asociada a la distribución de probabilidad $y(t)$ viene dada por

$$f(t; \lambda) \equiv \frac{\phi(t; \lambda, y_0)}{1 - y_0}$$

ó sea por

$$f(t; \lambda) = \lambda\, e^{-\lambda t} \tag{22}$$

i,e., la distribución exponencial con parámetro

$$\lambda = \frac{\beta}{K} \tag{23}$$

Luego, se sigue que -como ya se vió antes- que la vida media esperada $\bar{t}_{1/2}$ viene dada por

$$\bar{t}_{1/2} = \mathbb{E}[t] = 1/\lambda \tag{24}$$

que es el esencialmente el mismo resultado obtenido para el modelo de Mlathius. Y que en el caso presente toma la forma específica siguiente

$$\bar{t}_{1/2} = \frac{K}{\beta}$$

lo que dice que la vida media esperada de la población $P(t)$ es inversamente proporcional a β con constante de proporcionalidad la población de saturación K.

Y consecuentemente, se tiene que

$$t_{1/2} = \ln 2\, \bar{t}_{1/2}$$

tal y como ocurre con el modelo de Malthus.

Se deja como ejercicio, obtener estos mismos resultado para el caso $P_0 > K$.

4. Crecimiento con saturación. Caso II: Por competencia intra-especie.

Como ya se dijo en la sección anterior, si la población bajo análisis se desenvuelve en un medio físco finito y con recursos limitados, entonces aparecen factores que inhiben la tasa per capita de "crecimiento" neto. Uno de ellos corresponde a la inhibición de la tasa per capita de natalidad ó de crecimiento, el cuál ya se discutió en la sección anterior.

El otro factor corresponde a la competencia intra-especie, que bien se puede modelar razonablemente suponiendo que la tasa de muerte per cápita es proporcional al tamaño de la población $P(t)$, ó como dice un dicho popular "mientras menos burros más olotes". Esto es que

$$\mu(t, P) \propto P$$

ó sea que

$$\mu(t, P) = \mu\, P \tag{25}$$

donde μ es la constante de proporcionalidad llamada tasa de muerte. Y por otro lado, que la tasa per cápita de natalidad o "crecimiento" es constante. Esto es, que

$$\beta(t, P) = \beta \tag{26}$$

Luego, de la *ley fundamental* básica de "crecimiento" neto de una población (1) bajo los supuestos anteriores derivados por competencia intra-especie debido al desenvolvimiento de la población en un medio finito y con recursos limitados, toma la forma

$$\frac{1}{P}\, \dot{P} = \beta - \mu P$$

ó bien la forma

$$\dot{P} = \beta P(1 - \frac{P}{K}) \tag{27}$$

ecuación que es conocida como ecuación lógistica ó de Verhulst y en donde

$$K = \frac{\beta}{\mu} \tag{28}$$

es conocida como población de saturación ó capacidad de carga que soporta un medio finito con recursos limitados.

Es directo verificar que $P(t) \equiv 0$ y $P(t) \equiv K$ son las soluciones de equilibrio de la ecuación (27). Y que

$$\begin{aligned} \dot{P} &> 0, \qquad \text{si } 0 < P < K \\ \dot{P} &< 0, \qquad \text{si } P > K \end{aligned} \tag{29}$$

Luego, tomando la segunda derivada a lo largo de las soluciones de (27), se tiene que

$$\begin{aligned} \ddot{P} &= \frac{d}{dt}\{\dot{P}\} \\ &= \beta\,\dot{P}\left(1 - \frac{P}{K}\right) + \beta\,P\left(-\frac{\dot{P}}{K}\right) \\ &= \beta\,\dot{P}\left(1 - 2\frac{P}{K}\right) \end{aligned}$$

ó sea

$$\ddot{P} = \beta P\left(1 - \frac{P}{K}\right)\left(1 - 2\frac{P}{K}\right)$$

De donde se sigue que

$$\begin{aligned} \ddot{P} &< 0, \qquad \text{si } K/2 < P < K \\ \ddot{P} &> 0, \qquad \text{si } P > K \text{ ó } P < K/2 \end{aligned}$$

Y consecuentemente que (i) La evolución de la población, si tiene un punto de inflexión, lo tiene cuando cruza la recta $P = K/2$; (ii) que la gráfica de la solución es convexa, si $P > K$ ó $0 < P < K/2$; y (iii) que la gráfica de la solución es concava, si $K/2 < P < K$.

Ahora, para probar que las soluciones de la ecuación logística (27), tiende asintóticamente a la solución de equilibrio $P = K$, basta con mostrar que la integral impropia

$$\int_{P_0}^{K^{\pm}} \frac{dP}{P(1 - P/K)} \tag{30}$$

es divergente.

Ejercicio 4.1.
Prueba que la integral impropia (30) es divergente.

Así, se tiene que las soluciones de la ecuación logística tienen una conducta cualitativa como la que se ilustra en la Figura 6.

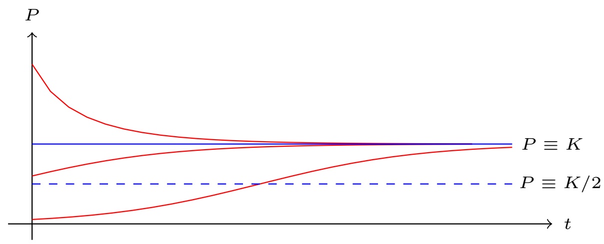

Figura 6:

Ejercicio 4.2.
Halla la solución del problema de Cauchy

$$\begin{aligned} \dot{P} &= \beta P(1 - \frac{P}{K}) \\ P(0) &= P_0 \end{aligned}$$

y constata que $P(t) \to K$, cuando $t \to \infty$.

4.1. Vida media logística

En este caso la vida media $t_{1/2}$ de la población $P(t)$ se define como el tiempo donde se alcanza la máxima tasa de crecimiento. Esto es, cuando $\ddot{P}(t) = 0$, lo que tiene lugar cuando $P(t) = K/2$ (figura 7).

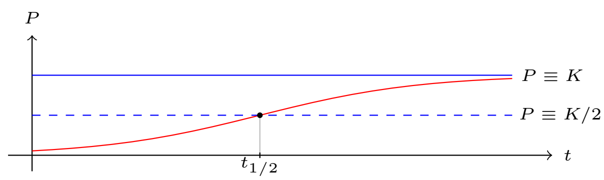

Figura 7:

Y como la solución (véase el ejercicio 4.2, arriba) de la ecuación logística (**27**), con condición inicial $P(t) = P_0$ viene dada por

$$P(t) = \frac{K\,P_0}{P_0 + (K - P_0)e^{-\beta\,t}} \tag{31}$$

El tiempo de vida media $t_{1/2}$ se obtiene resolviendo la ecuación

$$\frac{K}{2} = P(t_{1/2}) = \frac{K\,P_0}{P_0 + (K - P_0)e^{-\beta t_{1/2}}}$$

ó bien la ecuación

$$\frac{1}{2} = \frac{P_0}{P_0 + (K - P_0)\,e^{-\beta\,t_{1/2}}}$$

ó sea que

$$P_0 + (K - P_0)e^{-\beta\,t_{1/2}} = 2P_0$$

ó bien que

$$(K - P_0)\, e^{-\beta\, t_{1/2}} = P_0$$

luego que

$$e^{\beta\, t_{1/2}} = \left(\frac{K}{P_0} - 1\right) \tag{32}$$

por tanto, finalmente se obtiene que

$$t_{1/2} = \frac{1}{\beta} \ln\left(\frac{K}{P_0} - 1\right) > 0 \tag{33}$$

Ahora, reescribiendo (**31**) como

$$P(t) = K \frac{1}{1 + \left(\dfrac{K}{P_0} - 1\right) e^{-\beta\, t}}$$

y usando la ecuación (**32**) se tiene que

$$\frac{1}{1 + e^{-\beta\,(t - t_{1/2})}} = F\left(t; t_{1/2}, \beta\right)$$

donde

$$F(t; \mu, \sigma) = \frac{1}{1 + e^{-\sigma(t-\mu)}} \tag{34}$$

es la conocida distribución de probabilidad logística con media μ y desviación estandard σ definida sobre toda la recta real. Resumiendo, se tiene que

$$P(t) = K F(t; t_{1/2}, \beta)$$

Y consecuentemente, que

$$\bar{t}_{1/2} \equiv \mathbb{E}[t] = t_{1/2} \tag{35}$$

en donde $\mathbb{E}[t]$ es calculada con respecto a la distribución logística para t en todo $\mathbb{R}$.

Para ver que (**35**) es válida si se considera a la distribución logística restringida al intervalo $[0, \infty)$, considérese a la función de densidad asociada a $F\left(t; t_{1/2}, \beta\right)$, la cual está dada por

$$f\left(t; t_{1/2}, \beta\right) = F'\left(t; t_{1/2}, \beta\right) = \frac{\beta\, e^{-\beta\left(t - t_{1/2}\right)}}{\left[1 + e^{-\beta\left(t - t_{1/2}\right)}\right]^2}$$

Ahora, como

$$F\left(0, t_{1/2}, \beta\right) = \frac{P_0}{K}$$

se tiene que $P\{t \leq 0\} = \dfrac{P_0}{K}$, y que $P\{t \geq 0\} = \left(1 - \dfrac{P_0}{K}\right) = \dfrac{P_0}{K}\left(\dfrac{K}{P_0} - 1\right)$. Por tanto

$$\int_0^\infty f\left(t, t_{1/2}, \beta\right) dt = \frac{P_0}{K}\left(\frac{K}{P_0} - 1\right)$$

Sea

$$f^{*}\left(t, t_{1/2}, \beta\right) = \left[\frac{1}{\displaystyle\int_0^{\infty} f\left(\xi, t_{1/2}, \beta\right) d\xi}\right] f\left(t, t_{1/2}, \beta\right)$$

la función de densidad de la distribución logística para el intervalo $[0, \infty)$. Luego se tiene que

$$f^{*}\left(t; t_{1/2}, \beta\right) = \frac{1}{\left(\dfrac{K}{P_0} - 1\right)} \cdot \frac{\beta\left(\dfrac{K}{P_0}\right) e^{-\beta\,(t - t_{1/2})}}{\left[1 + e^{-\beta\left(t - t_{1/2}\right)}\right]^2}$$

que usando (**32**), se puede reescribir también como

$$f^{*}\left(t; t_{1/2}, \beta\right) = \frac{\beta\left(\dfrac{K}{P_0}\right) e^{-\beta\, t}}{\left[1 + e^{-\beta\left(t - t_{1/2}\right)}\right]^2}$$

Finalmente, se deja al lector calcular la vida media esperada $\bar{t}_{1/2}$ de la población logística $P(t)$ con respecto a la función de densidad $f^{*}\left(t; t_{1/2}, \beta\right)$, ahora definida sobre el intervalo $[0, \infty)$:

$$\begin{aligned} \bar{t}_{1/2} &= \mathbb{E}[t] \\ &= \int_0^{\infty} t f^{*}\left(t; t_{1/2}, \beta\right) dt \\ &= t_{1/2}\,??? \end{aligned}$$