



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

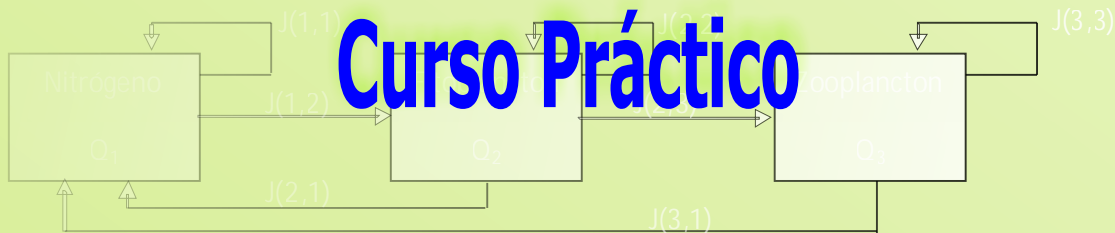
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

UNIDAD MULTIDISCIPLINARIA DE DOCENCIA E INVESTIGACIÓN
SISAL, YUCATÁN

FACULTAD DE CIENCIAS

Modelación Matemática en Biología.

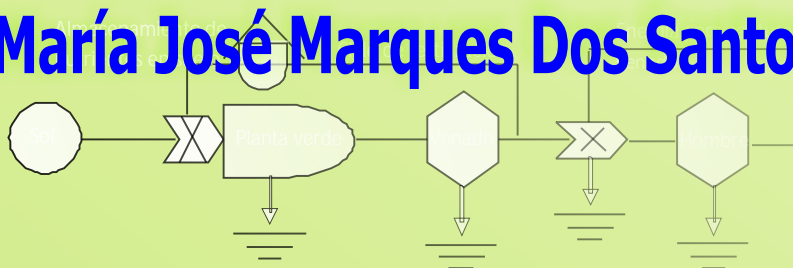
Curso Práctico



Armando Cervantes Sandoval

Xavier Chiappa Carrara

María José Marques Dos Santos



Modelación matemática en Biología.

Curso práctico

Modelación matemática en Biología.

Curso práctico

Armando Cervantes Sandoval

Xavier Chiappa Carrara

María José Marques Dos Santos



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

México 2009

Primera edición: 2009

**D.R. © Facultad de Estudios Superiores Zaragoza
UMDI-Sisal, Facultad de Ciencias**

ISBN: 978-607-2-00006-3

Impreso y hecho en México

Formación, Diseño editorial y portada: Armando Cervantes Sandoval

Desarrollado con apoyo de los proyectos PAPIIME PE201106 y PE101606

Material de uso libre para fines académicos, con la cita o referencia bibliográfica correspondiente.

Prohibida su reproducción total o parcial con fines de lucro.

Contenido

	Pág.
Prólogo	1
Capítulo 1	
Aspectos básicos. Términos y conceptos	3
1.1. Estructura de un sistema	3
1.2. ¿Qué es un modelo?	4
1.3. Computadora y modelación	6
1.4. Sistemas Dinámicos	7
1.5. Dos aproximaciones de modelación	8
1.5.1 Enfoque analítico	8
1.5.2 Enfoque numérico	9
1.6. ¿Qué se puede hacer con los modelos?	10
1.7. Construyendo un modelo	11

1.7.1. Modelo conceptual	12
1.7.2. Modelo en diagrama	13
1.7.3. Construcción de modelos matemáticos, relaciones funcionales entre variables	15
1.8. Herramientas matemáticas de la modelación	17
1.8.1 Ecuaciones generales	17
1.8.2 Arreglos y matrices	20
1.8.3 Ecuaciones en diferencias	20
1.8.4. Modelos computarizados	21
1.8.4.1. Validación de un modelo	22
1.8.4.2. Análisis de sensibilidad	23
1.9. Algunos términos y conceptos adicionales	23
Capítulo 2	
Representación gráfica de energía y materia	25
2.1. Fuentes o funciones forzantes	26
2.2. Pozo de calor	27
2.3. Almacenamiento (Variable de estado)	27
2.4. Compuertas de trabajo e intersecciones	28
2.5. Consumidores (otra variable de estado)	29
2.6. Productor (otra variable de estado)	30
2.7. Módulo flujo-control	31
2.8. Integración (ejemplo)	32

2.9. Representación actual	33
2.10. Comentario final	34

Capítulo 3

Elementos matemáticos en la modelación	35
3.1. Agregación	36
3.2. Tasas de flujo	36
3.3. Tasas de cambio	43
3.4. Ecuaciones predictivas	46
3.5. Modelos de ecosistemas acuáticos	50
3.6. Técnicas de solución	58
3.7. Métodos numéricos de solución de ecuaciones diferenciales	63
3.8. Sensibilidad	65
3.9 Modelos dinámicos y estado estable	66

Capítulo 4

Pasos prácticos para construir un modelo	69
4.1. Pasos a seguir	70
4.1.1. Objetivos	71
4.2. Estructura de subsistemas	73
4.3. Construcción y validación	74
4.4 Estructura del modelo	75

4.5.	Análisis de sensibilidad y estudio del comportamiento del sistema ...	76
4.6.	Validación y estructura causal	77
4.7.	Comentario final	77
Capítulo 5		
	Herramientas software para Construir modelos matemáticos	79
5.1.	Software de programación visual	80
5.2.	Software de uso libre	81
5.2.1	NetLogo	81
5.2.1.1	Los Conceptos básicos	82
5.2.2	Octave	82
Capítulo 6		
	La Bio-matemática en México	85
	Bibliografía	89

Prólogo

Con el formato de un curso, se hace una revisión de los conceptos básicos de la modelación dinámica. Se revisan ejemplos básicos de problemas biológicos, se analizan los fundamentos de los métodos numéricos para la solución de ecuaciones diferenciales y se da una lista de referencias bibliográficas donde se muestra la aplicación de la modelación dinámica en diversas áreas del conocimiento. Finalmente se presentan algunas herramientas software para identificar, entender y desarrollar modelos de sistemas dinámicos, en diversas áreas de investigación dirigidas a la conservación o la producción, enfatizando en el estudio de procesos biológicos.

Se pretende que este escrito motive la lectura de material más formal en su presentación y desarrollo matemático, pero sobre todo que el estudiante o profesional de la Biología se anime a desarrollar sus propios modelos de los procesos a los que se enfrenta cotidianamente.

Como toda actividad humana, esta obra es perfectible, por lo que agradecemos de antemano, cualquier crítica, sugerencia o comentario que permita corregir errores, omisiones o malas interpretaciones, que ayude a que realmente cumpla su función de material de apoyo didáctico.

Los autores

Capítulo 1

Aspectos básicos. Términos y conceptos

1.1. Estructura de un sistema

Un **sistema** se define como una colección de elementos que interactúan en el tiempo para formar un todo unificado. Mientras que a las relaciones subyacentes y conexiones entre los componentes de un sistema se les conoce como **estructura** del sistema.

Por ejemplo, la estructura de un ecosistema queda definida por las interacciones entre poblaciones animales, tasas de nacimiento y mortalidad, cantidades de alimento y otras variables específicas a un ecosistema en particular. Esta estructura debe incluir las variables de mayor influencia en el sistema.

Una definición más concreta la dan Hall y Day (1977), de la siguiente manera: *Cualquier fenómeno, ya sea estructural o funcional, que tiene al menos dos componentes separables y alguna interacción entre estos componentes.*

Lo interesante, en cualquier estudio, consiste en analizar la estructura de un sistema, más que simplemente acotarlo.

Un sistema es parte de una jerarquía de otros sistemas. Por lo que es fundamental seleccionar y definir los niveles y límites espaciales, temporales y conceptuales.

Definir límites es de alguna forma arbitrario, ya que los ecosistemas generalmente comprenden todos los componentes de una unidad o paisaje con continuidad geográfica y geológica. Algunos ejemplos son: pozas, lagos, estuarios, campos, granjas o ciudades. En la práctica, los límites los define el investigador, así como todas las estructuras e interacciones de interés en el ecosistema.

Al estudiar un sistema, cada nivel de complejidad encuentra su explicación de mecanismos en los niveles inferiores y su significancia en los niveles superiores (Bartholomew, 1964).

Es importante resaltar que la modelación de procesos biológicos es común el análisis de sistemas complejos, siguiendo el enfoque holístico de la teoría de sistemas, lo que es contrario a las tendencias reduccionistas en la ciencia. Ya que aislar, controlar y estudiar muy pequeños componentes son de las herramientas de investigación que históricamente más le han ayudado al hombre a entender la naturaleza.

1.2. ¿Qué es un modelo?

Un modelo es cualquier simplificación de un sistema, que debe contener los atributos funcionales más importantes del sistema real. Son abstracciones de la realidad que obligan a confrontar la realidad con los supuestos acerca de la estructura y dinámica del proceso en estudio, luego entonces:

1. La modelación sirve para auxiliar la conceptualización y la medición en sistemas complejos y algunas veces para predecir las consecuencias de una acción que puede ser cara, difícil o destructiva, como para hacerla en el sistema real.
2. Los modelos son dispositivos que pueden predecir el comportamiento de una entidad compleja o poco entendida, a partir del comportamiento de partes que están bien entendidas.
3. Los modelos se pueden considerar como la formalización del conocimiento que se tiene de un sistema.

Al elaborar un modelo es importante identificar los procesos y variables claves para generar una versión abstracta de eventos reales. En particular, se deben esquematizar las relaciones entre variables, estableciendo así la estructura del modelo.

Con respecto a su comportamiento en el tiempo, se puede hablar de los modelos que representan un fenómeno en un punto particular, por ejemplo un mapa; otro tipo de modelos buscan capturar y representar cambios en el tiempo, ya sea en tiempo real o simulado. Estos últimos, se conocen como **modelos dinámicos**.

En Biología, la modelación es necesaria para entender los procesos naturales, ya que su complejidad es generalmente abrumadora. Los modelos generados se deben revisar frecuentemente y comparar con las condiciones del mundo real, para asegurar que su representación es adecuada o que la forma en que se está abordando el proceso en estudio no es la más indicada.

Un principio básico de la modelación, tanto en Biología como en cualquier disciplina, es mantener el modelo tan simple como sea posible, ya que modelos muy complejos tienden a ser más complicados y difíciles de entender que la realidad misma.

1.3. Computadora y modelación

Actualmente los recursos computacionales permiten representar un modelo en computadora, con relativa facilidad. Resaltando que los modelos computarizados son causales en su construcción, ya que utilizan reglas generales que describen la forma en que cada elemento del sistema responde a cambios en otros elementos (relaciones funcionales).

Cuando un modelo se representa en una computadora, cada uno de los elementos que lo conforman está especificado por sus condiciones iniciales y la computadora trabaja sobre las respuestas del sistema de acuerdo a las relaciones especificadas entre elementos. Estas condiciones iniciales se establecen con base en mediciones, información empírica o en suposiciones razonables y se utilizan para ilustrar el proceso particular, más que para probar la exactitud de la información empírica.

Este tipo de modelos ayudan a entender la dinámica de los procesos del mundo real, mimetizando en la computadora las fuerzas que influyen en el comportamiento del sistema.

La modelación es un proceso de aprendizaje, totalmente repetitivo (iterativo y heurístico), que en cada paso debe construir, revisar, comparar y cambiar el modelo, hasta llegar a una versión final. En cada ciclo se entiende mejor la realidad en estudio.

Es necesario resaltar la utilidad de los modelos como **herramienta de aprendizaje**, antes de su potencial como herramienta de predicción o pronóstico.

1.4. Sistemas Dinámicos

Un sistema dinámico es aquel donde las variables interactúan para promover cambios en el tiempo. Un aspecto común a todos los sistemas dinámicos es que su conducta está determinada a la vez por su estructura.

Los sistemas dinámicos enlazan el comportamiento de un sistema a su estructura subyacente. Por lo que es importante analizar cómo o por qué la estructura de un sistema físico o biológico conduce al comportamiento que dicho sistema muestra. Por ejemplo, al definir la estructura de un ecosistema se puede utilizar el análisis de sistemas dinámicos para trazar su comportamiento sobre el tiempo.

El enfoque de sistemas dinámicos permite analizar como los cambios estructurales en una parte del sistema pueden afectar la conducta del sistema como un todo. Refiriéndose de nueva cuenta al ecosistema, se puede probar el impacto de una sequía en el ecosistema o analizar el impacto de la eliminación de una especie animal en particular sobre el comportamiento del sistema entero.

Modelar la estructura de un sistema obliga a considerar detalles típicamente mal valorados, sobre-valorados o devaluados, en un modelo exclusivamente mental. En concreto, la teoría de Sistemas Dinámicos es un paradigma para la modelación y estudio de fenómenos que presentan cambios temporales y espaciales (Carretero, 2002).

Un sistema dinámico está gobernado por leyes de control que comúnmente se representan por ecuaciones. Estas leyes permiten determinar el estado de un sistema a partir de un estado anterior.

Los sistemas dinámicos proporcionan una herramienta de comunicación que conecta muchas disciplinas académicas. A partir del proceso para desarrollar y analizar la estructura de un sistema, las herramientas de sistemas dinámicos obligan a pensar críticamente acerca del o de los problemas. Lo más importante es que permite hacer un enlace mental entre la estructura de un sistema y el comportamiento que ésta estructura produce en él.

1.5. Dos aproximaciones de modelación

Por cuestiones prácticas, se puede hablar de dos grandes tipos de modelos y modeladores: analíticos y numéricos. Aunque ambas aproximaciones aumentan el entendimiento y predicción de los sistemas ecológicos y sus componentes, en la práctica los dos métodos utilizan aproximaciones matemáticas diferentes.

Los modelos analíticos se caracterizan por el uso de papel, lápiz y matemáticas relativamente complicadas. La modelación numérica se caracteriza por el uso de matemáticas más simples, en conjunción con las computadoras.

1.5.1. Enfoque analítico. Se refiere a un conjunto de procedimientos para encontrar soluciones exactas a ecuaciones diferenciales u otro tipo de ecuaciones. Este enfoque se ha aplicado con éxito en sistemas relacionados a la física. También se ha aplicado considerablemente en algunos aspectos de ecología, especialmente en biología y genética de poblaciones.

Estos métodos también son útiles en el desarrollo de modelos teóricos que constituyen la base para muchos desarrollos en teoría ecológica. En algunos casos se han utilizado en el desarrollo de programas de manejo de poblaciones. Desafortunadamente son poco utilizados en el estudio de ecosistemas complejos. La principal razón es que sólo son útiles bajo ciertas condiciones o cuando se tienen pocas ecuaciones.

El enfoque analítico no es muy útil en el estudio de ecosistemas complejos, ya que requieren la solución simultánea de docenas a cientos de ecuaciones, muchas de las cuales pueden ser no lineales. Por lo que se debe recurrir a procedimientos considerados bajo el título de "modelos numéricos". Esto último hace referencia al proceso de colocar cualquier conjunto de ecuaciones en una computadora y explorar consecuencias. Técnicamente, el término numérico es antónimo de analítico.

En un modelo con este enfoque se deben generar las ecuaciones diferenciales necesarias, garantizar que tengan solución y en el mejor de los casos que las soluciones sean únicas.

1.5.2. Enfoque numérico. El enfoque de técnicas numéricas no da solución exacta a una ecuación en el tiempo, como lo hace un modelo analítico, entonces hay una serie de imprecisiones, por la misma naturaleza inexacta de la solución.

Con las técnicas numéricas no es necesario contar con una bien entendida función matemática y todos sus componentes, para aproximarse a la actividad biológica. Aunque el beneficio real de las técnicas numéricas es que están idealmente vinculadas a las computadoras.

Por ejemplo, los estudios descriptivos de campo permiten desarrollar buenos modelos numéricos, aún cuando sus mecanismos no se conozcan a detalle. Y aunque se pueden plantear ecuaciones que describan la relación de dos variables, sin ninguna indicación de causalidad, es preferible incluir mecanismos que relacionen una variable a otra. Las

simulaciones por computadora, que no se basan en algún conocimiento de mecanismo de causalidad, pueden ser herramientas importantes para sugerir procedimientos de investigación sobre los mecanismos que de hecho son importantes.

En el pasado, estos enfoques generaron dos grupos de trabajo que difícilmente se comunicaban, aunque esto ha cambiado:

- Modeladores analíticos, generalmente físicos o matemáticos, interesados en la estética y potencia de las matemáticas puras.
- Modeladores numéricos o de simulación, gente con formación más práctica (biólogos o ingenieros), cuyo interés no son tanto la potencia de las matemáticas, sino la inclusión en el modelo de todos los parámetros que ellos consideran importantes, aún aquellos cuyo mecanismo de acción se conozca de manera parcial o imperfecta.

Actualmente, se visualiza un futuro donde ambas vertientes sean aliadas, para lograr mejores resultados. Desafortunadamente no hay fórmulas mágicas que permitan, al modelador, definir de antemano el enfoque más adecuado. Por lo que en cada paso es necesario utilizar el mejor juicio, de acuerdo a las condiciones del problema a estudiar o de las herramientas que mejor maneje.

1.6. ¿Qué se puede hacer con los modelos?

Los modelos son útiles a la ciencia en una variedad de formas, una de las más importantes es que ayudan a conceptualizar, organizar y comunicar fenómenos o procesos complejos.

Los modelos pueden hacer considerablemente más, como: entender a detalle un proceso y hasta optimizarlo. Si se entiende bien el comportamiento de ciertas partes de

un sistema, así como la relación entre ellas, éstas pueden combinarse en un modelo más complejo. Lo que genera propiedades emergentes, esto es información del comportamiento del sistema que no era obvio a partir del comportamiento de sus partes, lo que ayuda a generar nuevas hipótesis comprobables con relación al sistema.

Uno de los principales usos de los modelos es generar o comprobar hipótesis. Ya que cuando se desarrolla un modelo, razonablemente adecuado, es posible revisar o contrastar los datos o supuestos que permiten comparar el comportamiento del modelo como si fuera el sistema real.

Otro uso de los modelos es probar la validez de las mediciones de campo y los supuestos derivados de los datos.

Los modelos son una herramienta disponible al científico, donde el objetivo principal no es necesariamente la construcción o los resultados del modelo, sino aumentar y fortalecer el entendimiento de sistemas complejos y forzar al científico a establecer sus supuestos de manera explícita.

Si lo que se desea es conocer más de la estructura y comportamiento de la naturaleza, tanto ahora como en el futuro, los modelos son una herramienta que pueden ayudar en este proceso.

1.7. Construyendo un modelo

Modelar generalmente empieza con una concepción de cuáles son las partes importantes del sistema y de cómo estas se interconectan. En esta etapa el desarrollo del modelo depende fuertemente de la experiencia e intuición del modelador, esto significa que él asume que es importante en su sistema y que espera encontrar al realizar la modelación. Un conocimiento de cuáles son los componentes relevantes y sus

interacciones, así como de su importancia, se puede obtener directamente de experiencias de campo o, con menos precisión, de estudios anteriores realizados en otros sistemas. Entonces, un modelo se construye, se "corre" y se comparan las respuestas, de preferencia por más de un medio. Si las respuestas no son realistas, entonces se recopila más información y el proceso se repite.

La definición de cuáles son las preguntas más importantes, los componentes y sus relaciones, han sido de los aspectos de separación o división entre modeladores analíticos y numéricos. Idealmente, los modelos ecológicos se pueden construir por biólogos de campo, trabajando en equipo con modeladores matemáticos. Recientemente se ha incrementado el número de modeladores que son buenos biólogos de campo y buenos matemáticos.

La construcción de un modelo requiere de una serie de pasos, que cambian de un autor a otro. Aunque un enfoque general se apega a las siguientes fases:

CONCEPTUAL →DIAGRAMÁTICO →MATEMÁTICO →COMPUTARIZADO

1.7.1. Modelo conceptual

Un modelo conceptual es simplemente una extensión del proceso científico. Ya que se toman los componentes, interacciones y mecanismos que se piensa influyen en el sistema y se consideran dentro de un cierto marco o del sistema completo, así como las interrogantes de interés.

Para construir un modelo conceptual se realizan planteamientos como: **"Realmente es ésta la forma que tiene mi sistema"**. Lo que puede hacerse "a priori" - con base en la lógica pura-, o empíricamente - con base en la experiencia, de datos colectados para algún otro propósito o sobre un modelo previo construido para algún otro sistema-.

1.7.2. Modelo en diagrama

Con frecuencia, al modelo conceptual le sigue un modelo diagramático que se traza en papel o elaborado con alguna herramienta software específica para este proceso. Los modelos diagramáticos también representan abstracciones de la naturaleza y son útiles para entender y expresar la esencia de un sistema, de la misma forma en que lo hace el modelo del átomo.

Un tipo de diagrama, simple y de gran utilidad, es el de compartimiento o de caja-flecha.

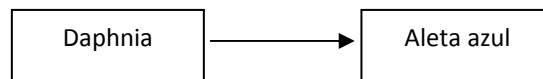


Figura 1.1. Diagrama caja-flecha

Es común que un problema complejo o muy grande se divida en módulos o compartimientos más pequeños, considerando solamente la entrada y salida de cada compartimiento. En este caso, la flecha representa el movimiento o flujo de energía o materiales de Daphnia al aleta azul, durante el proceso de alimentación. Las entradas a un compartimiento desde el exterior del sistema en estudio se conocen como *funciones forzantes*, *variables de manejo* o *variables exógenas*. De la misma forma, a las internas se les llama *endógenas*.

Los contenidos de las cajas representan entidades llamadas *variables de estado* del sistema, es decir, representaciones cuantitativas de las entidades (estados) que cambian (varían) con el tiempo.

También es común que la complejidad de los sistemas del mundo real se simplifiquen por la agregación de componentes y procesos que son similares o semejantes, en grupos funcionales, tales como niveles tróficos (de alimentación) o tamaño de partícula.

En la construcción de cualquier modelo se debe decidir la simplicidad o complejidad del mismo. Si es muy simple puede que no describa adecuadamente al sistema, pero si es muy complejo se corre el riesgo de perderse en los detalles o generar un modelo que sea tan complejo o más que el sistema real que se está estudiando.

Es común que muchos procesos ecológicos no se conozcan a detalle, es más, que se desconozca su importancia, por lo que se deben hacer supuestos con la esperanza de que el "grueso" de las observaciones empíricas incluyan sus efectos a una escala más fina de la que se conoce.

Un ejemplo puede ser, desarrollar un modelo que cuantifique la cantidad total de fotosíntesis en un pequeño estanque. Entonces, se tienen algunas ecuaciones algebraicas que describen adecuadamente la tasa de fotosíntesis como una función de la luz, claridad del agua y contenido de clorofila en el estanque, esto es:

$$P = f(L, C, Chl)$$

Donde:

P = Fotosíntesis

L = Luz

C = Claridad

Chl = Clorofila

Cuya representación en diagrama es:

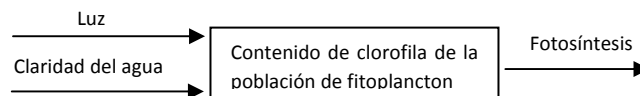


Figura 1.2. Fotosíntesis en modelo caja-flecha

Este diagrama muestra un modelo con un alto grado de agregación, ya que diferentes especies; profundidades de agua y microzonas están aglutinadas en una sola variable de estado. Si se cuenta con información que indica que la fotosíntesis fue uniforme en los metros superficiales del lago, pero que en las secciones más profundas se presentó una fotosíntesis diferente, entonces se puede realizar un modelo menos agregado.

El nivel de agregación de un modelo generalmente depende de la información disponible. Entonces, el nivel de agregación es un aspecto secundario, es más importante decidir cuáles son los componentes funcionales e interacciones que se deben incluir en el modelo.

Una forma de determinar el mejor nivel de agregación es dejar que el modelador utilice su intuición y vea si sus colegas o críticos pueden sugerir algo mejor. Otra opción es construir diferentes niveles de agregación, en diferentes modelos del mismo sistema y ver si las salidas de los modelos son diferentes con respecto a las preguntas que se están planteando.

En general, el nivel de agregación depende de las preguntas que se quieran resolver y de los recursos disponibles para contestarlas.

1.7.3. Construcción de modelos matemáticos, relaciones funcionales entre variables

Los modelos, ya sean analíticos o de simulación, se basan en relaciones entre funciones forzantes y variables de estado, relaciones entre variables de estado o relaciones entre ellas y el comportamiento de las variables de estado. Por ejemplo, el nivel de incidencia de la luz solar (una función forzante) y la fotosíntesis (comportamiento de una variable de estado) en un pequeño estanque están relacionadas. Además, cuando la salida de un sistema cambia siempre de manera semejante o regular cuando una entrada del sistema cambia, entonces se dice que la salida está en función de la entrada. En la figura

anterior, se dice que la fotosíntesis es función de la luz, así como de la cantidad de clorofila y claridad del agua.

Una vez que se decide cuales funciones y variables de estado son importantes, para incluirlas en el modelo, se debe determinar:

- 1) Los valores iniciales de todas las variables de estado
- 2) Las funciones forzantes que afectan y cambian las variables de estado
- 3) Las relaciones funcionales entre las variables de estado

Después de elaborar un modelo conceptual y trazar el modelo diagramático, el siguiente paso es generar un modelo matemático, normalmente algebraico. Aspectos que se explica mediante el siguiente ejemplo.

Para construir un modelo matemático sencillo, de la transferencia de energía alimenticia de Daphnia al Aleta azul, se tiene la ecuación.

$$J_{db} = kQ_d \quad \text{unidades: } \frac{\text{Cal}}{(\text{m}^2)(\text{hr})} \quad \dots\dots (1)$$

Donde Q es una variable de estado, J es un flujo y k es un coeficiente de alimentación.

La ecuación (1) indica que la cantidad de energía consumida por el aleta azul durante el intervalo de tiempo, t, es igual a, k veces la concentración de Daphnia en el estanque. Modelo que se representa mediante una línea recta.

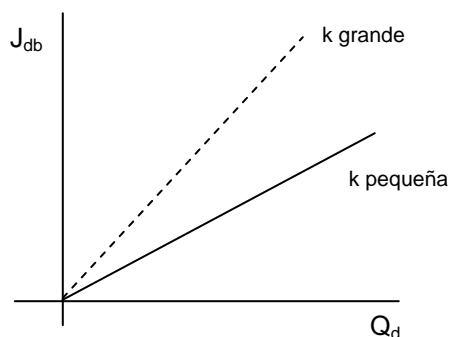


Figura 1.3. Modelo Daphnia-Aleta azul

Si el número de Daphnias que se consumen depende no sólo de la biomasa de Daphnias sino también de la biomasa de aleta azul, entonces la ecuación (1) se re-escribe como.

$$J_{db} = kQ_dQ_b \quad \dots \quad (2)$$

Ahora se tiene la duda de ¿cuál de las ecuaciones anteriores (1 o 2) representa mejor lo que ocurre en la naturaleza? Aunque también se puede agregar un término adicional que muestre las relaciones de alimentación entre las dos especies, para representar efectos como el de saciedad por parte del depredador.

Si el flujo de energía de la presa al depredador es una función solamente de la presa, se llama una interacción *donador-controlada*, ya que la tasa de flujo depende sólo del donador, de la fuente o del material transferido. De manera similar, cuando tanto el donador y receptor están involucrados, como en la ecuación (2) se dice que es una interacción *donador-receptor-controlada*. En general, es mucho más difícil modelar adecuadamente interacciones entre organismos que relacionar funciones forzantes y organismos.

La siguiente pregunta es: ¿cómo medir los coeficientes para las ecuaciones de interacción? Si se considera la relación de la ecuación (1), esta ecuación se puede arreglar como $k = \frac{J}{Q}$, lo que mide la cantidad del donador y la tasa de flujo, y permite resolver para el coeficiente de transferencia.

1.8. Herramientas matemáticas de la modelación

1.8.1. Ecuaciones generales

Si no se conoce el mecanismo del proceso que se quiere modelar y se quiere encontrar una curva que represente adecuadamente el proceso de interés, entonces conviene

revisar el cuadro 1 y la figura 4, donde se muestran algunas ecuaciones particularmente útiles en el proceso de modelación.

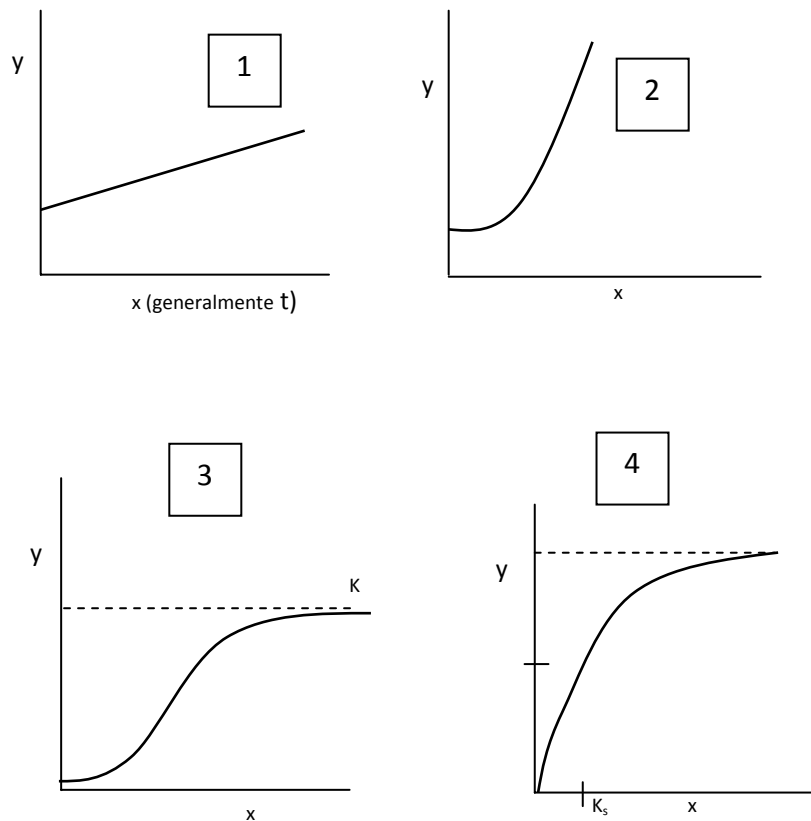


Figura 1.4. Gráficos de los modelo más comunes

Nombre	Fórmula simple	Ejemplo
1. Lineal	$y = a + kx$	Fotosíntesis contra luz, a bajas intensidades de luz
2. Exponencial	$y = ae^{kx}$	Curvas de crecimiento sin restricciones
3. Logística	$y = \frac{1}{a + be^{kx}}$	Curva de crecimiento de poblaciones animales, frecuentes en la naturaleza
4. Michaelis - Menten	$y = k \frac{x}{x + K_s}$	Respuesta de crecimiento a un factor limitante conforme el factor se hace no limitante

Cuadro 1. Ecuaciones de curvas tipo (Hall & Day, 1977, p. 25)

Una vez que ya se tiene una ecuación, que representa la relación a modelar, es necesario determinar los coeficientes que hagan que la curva se aproxime lo más posible a los datos del mundo real. Esto se hace mejor mediante métodos empíricos, por observación o experimentación. Aunque también se pueden utilizar datos de la literatura. Se tiene dos métodos empíricos a utilizar: aislamiento y correlación.

El aislamiento consiste en aislar la trayectoria o interrelación de estudio, en el laboratorio y bajo condiciones cuidadosamente controladas. Siempre hay problemas cuando se ejerce demasiado control en el laboratorio, ya que se pierde realismo, al controlar variables que influyen en condiciones naturales.

Una forma de eliminar la artificialidad del laboratorio es aplicar el segundo método, el de correlación de campo, para examinar hasta donde las variables en la naturaleza varían conjuntamente de manera lineal en el tiempo y el espacio. Las técnicas de correlación ayudan a decidir qué procesos están ocurriendo conjuntamente. Ya que si dos variables muestran una correlación alta, se puede cuantificar esta relación mediante técnicas de regresión, para propósitos de modelación,.

1.8.2. Arreglos y matrices

Si se considera que los ecosistemas se componen de muchas variables de estado lógicamente similares (por ejemplo, diferentes especies de plantas o diferentes subregiones de un ecosistema) conviene considerar a estos grupos en alguna forma organizada, entonces, los arreglos o matrices son muy útiles para este fin. El proceso iterativo (repetitivo), en conjunto con arreglos, es una herramienta básica para la modelación por computadora. Por ejemplo, se puede calcular la energía de alimento total transferido entre varios depredadores y presas.

1.8.3. Ecuaciones en diferencias

Cuando ya se tiene modelo conceptual, las funciones forzantes, variables de estado y coeficientes arreglados en vectores, la herramienta matemática más común son las ecuaciones en diferencias, como la que se presenta a continuación.

$$Q_{t_2} = Q_{t_1} + \sum_{i=1}^b J_i$$

Donde la cantidad, Q , al tiempo t_2 es igual a su cantidad en el tiempo t_1 más todos los flujos durante el intervalo de tiempo $t_1 - t_2$.

Esta ecuación expresa un cambio, una diferencia, que ocurre durante una unidad de tiempo bajo ciertas condiciones, por ejemplo, la ecuación anterior puede representar el cambio en la biomasa de una población de aleta azul que está comiendo *Daphnia*.

Las ecuaciones en diferencias son muy útiles en modelación, ya que fácilmente pueden medir cambios que están ocurriendo sobre una unidad discreta de tiempo o bajo ciertas condiciones. Entonces, esos cambios se puede sumar o integrar sobre un largo periodo de tiempo o bajo un conjunto más complicado de condiciones, para dar resultados que de otra forma son difíciles de alcanzar.

Otra función de un modelo es simplificar un proceso dependiente de condiciones. En la práctica esto significa medir funciones complicadas de una por una, suponiendo que la relación encontrada para cada una se conserva igual cuando se trabajan varias de ellas simultáneamente.

Actualmente se combinan los procesos tiempo–dependientes y condición–dependientes, proporcionando una poderosa herramienta para describir procesos muy complicados. Cuyos resultados se pueden comparar con el sistema real.

1.8.4. Modelos computarizados

Después de escribir una serie de ecuaciones de diferencias que adecuadamente describen el sistema en estudio, se puede construir un modelo de computadora.

1.8.4.1. Validación de un modelo

Un paso final en el proceso de modelación es determinar hasta donde el modelo "mimetiza" al mundo real, a lo que se le llama *validación*. Hay varias formas de hacer esto y el proceso se puede considerar iterativo. Esto se hace por experimentación y comparación. Dadas las mismas entradas, ¿al hacer los sistemas más grandes (extrapolar) el modelo da los mismos resultados? (por partes o el sistema completo).

Si el modelo y el sistema natural no concuerdan, el modelo no está obligadamente mal. La diferencia puede ser porque es un modelo incompleto o porque mide inadecuadamente el sistema natural, entonces el modelo puede indicar cuáles son las mediciones incompletas o erróneas. Para esto se han desarrollado una serie de procedimientos más formales para validar los componentes de un modelo, que se pueden revisar en Caswel, 1976. (Caswel, H., 1976, The validation problem in B.C. Pattern (Ed.). System analysis and simulation in ecology, Vol. 4. Academic, New York, pp. 313-325).

Otra forma de comprobar lo adecuado de un modelo es por *predicción experimental*. Si hay un conjunto razonable de condiciones que pueden ocurrir en el sistema natural, que aún no se han observado, las condiciones se pueden programar en el modelo y registrar sus resultados. Si estas condiciones ocurren, o se hace que ocurran, en un sistema más grande, encontrando resultados similares, eso garantiza alguna confianza en la validación del modelo.

Una tercera forma de verificar la validez de un modelo es exponerlo a la crítica. Aspecto poco mencionado en la literatura, pero frecuente en la práctica.

1.8.4.2. Análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad permite determinar la importancia de los diferentes componentes del modelo y los coeficientes que están en las salidas del modelo, además ayudan al investigador a entender cuáles componentes se deben medir más cuidadosamente. En la práctica el *análisis de sensibilidad* consiste en realizar una serie de "corridos" o de "corridos parciales" de un modelo computarizado en el cual se varían algunas estructuras o coeficientes sobre rangos esperados o posibles, notando la importancia de cada resultado.

1.9. Algunos términos y conceptos adicionales

Los modelos que dan una única salida, a un conjunto dado de entradas, se conocen como determinísticos.

Si se le agrega al modelo cierta incertidumbre (por ejemplo, si se utilizan funciones forzantes con algoritmos que producen números aleatorios con una distribución estadística) el modelo se dice que es *estocástico* y las salidas de un análisis pueden ser diferentes de uno a otro.

Por regla general, los modelos determinísticos son más baratos y simples de construir. Pero cuando se necesita explorar todos los posibles estados futuros de un sistema, se requieren modelos estocásticos.

Levins en 1996 (Levins, R., 1966. The strategy of model building in population biology, Amer, Sci., 54:421-431) caracteriza los modelos por su respectivo grado de *precisión*, *generalidad* y *realismo*. Aspectos que se logran a expensas unos de los otros. Por

ejemplo, los modelos que se construyen de manera que sean representaciones muy precisas de un cierto sistema tienden a perder su generalidad, lo que impide efectividad para representar un amplio rango de sistemas similares. Los modelos que mimetizan ciertas variables muy cercanamente se consideran *precisos* y aquellos que consideran todas las variables y relaciones relevantes son *realistas*. Por otro lado, a las conclusiones que no son particularmente sensibles a la estructura del modelo se les conoce como *robustas*.

Finalmente, no hay fórmulas mágicas para que indiquen cuales son las características más adecuadas para un estudio dado. Aunque es importante no confundir *precisión* (cuánta significancia figura) con *adecuación* (la extensión en la cual una medición o simulación refleja la realidad).

Se resalta la idea de que la construcción mecánica de un modelo es algo relativamente fácil, particularmente cuando se compara con la complejidad de determinar los atributos importantes y relaciones de un ecosistema.

Capítulo 2

Representación gráfica de energía y materia

Muchos de los procesos naturales son muy complicados para expresarlos solamente con palabras o comprenderlos a partir de una serie de ecuaciones diferenciales. Por lo que es necesario, al analizar sistemas complejos, crear diagramas que organicen y simplifiquen los procesos que se están considerando.

Una aproximación clásica, que tiende al desuso, es usar un lenguaje de flujos basado en una serie de módulos que representan procesos del sistema y funciones matemáticas; conectados por líneas que indican las vías de transferencias de energía, materiales o información.

La enorme ventaja de este tipo de lenguajes generales es que fácilmente se pueden trasladar a un lenguaje de computadora o a la representación de algún software específico.

2.1. Fuentes o funciones forzantes

El círculo se utiliza para representar una fuente de energía o materiales desde el exterior del sistema que se está estudiando.

Por ejemplo, se presenta el sol como un círculo, describiendo una fuente de energía, otras fuentes forzantes se representan en la figura 2.1.



Figura 2.1. Ejemplos de funciones forzantes

Por cuestiones de notación, se debe recordar que se están utilizando, X's para representar fuerzas, J's para flujos y Q's para cantidades de materiales o energías.

La entrada de luz solar a un ecosistema, (J_s), en un día completamente claro, es común representarlo por una onda sinoidal, como en la figura 2.2.

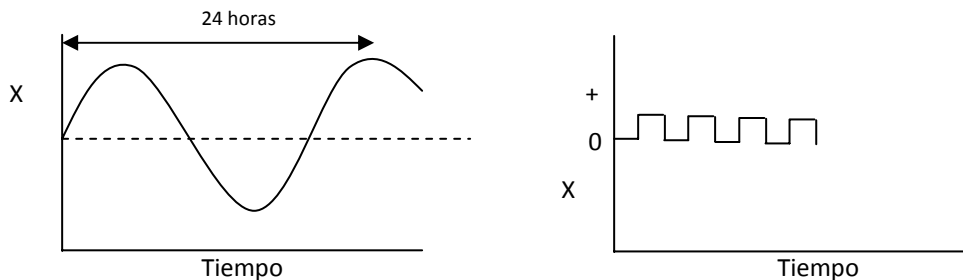


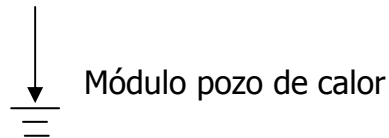
Figura 2.2. Entrada en onda sinoidal y en forma cuadrada, donde el flujo está on u off

En el ejemplo anterior, la entrada de la luz del sol fuerza la fotosíntesis del sistema. Otro ejemplo puede ser la adición "a pulsos" de materia orgánica a un río, cuando caen las hojas en el otoño.

2.2. Pozo de calor

El símbolo pozo de calor representa energía que debe ser degradada en calor (J_H) en cualquier proceso real, de acuerdo a la segunda ley de la termodinámica.

Para construir un modelo de cualquier proceso que use energía, se requiere el módulo de pozo de energía o su equivalente para representar el almacenaje de energía o el consumo de energía útil. Uno de los usos más comunes, de este símbolo, en la modelación ecológica es representar el metabolismo de mantenimiento, es decir la energía utilizada para mantener un organismo, contra la degradación entrópica o depreciación.



2.3. Almacenamiento (Variable de estado)



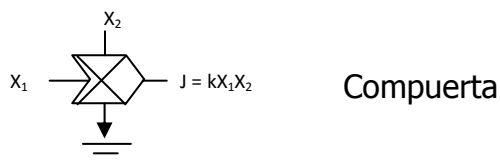
En la figura anterior se representan el Almacenamiento pasivo y almacenamiento potencial de generación de trabajo

2.4. Compuertas de trabajo e intersecciones

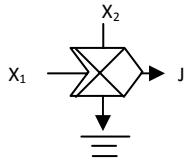
Representan puntos de intersección de energía o materiales, donde un flujo interactúa con otros. Las interacciones representadas por este símbolo son procesos de trabajo termodinámico, por lo que deben incluir la pérdida de energía a un pozo de calor.

Ejemplos de esto incluyen la energía utilizada por un depredador para capturar una presa, o la energía del petróleo utilizada para crear un fertilizante que se aplica a la agricultura. En este último ejemplo se puede ver el fertilizante como los minerales mismos o como la energía requerida para hacer y utilizar el fertilizante.

El símbolo de compuerta es importante ya que se utiliza para mostrar ciclos de retroalimentación mediante los cuales se regulan los sistemas.

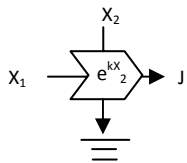
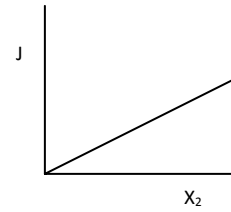


En estos diagramas se recomienda agregar la naturaleza de la interacción, la cual puede ser de diferentes tipos, como se muestra a continuación.



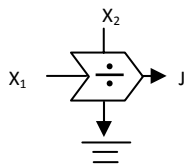
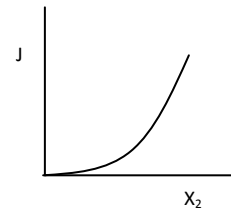
$$J = X_1 * X_2$$

Multiplicación



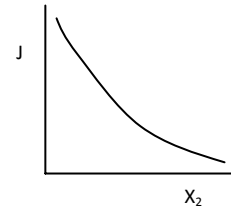
$$J = X_1 * e^{kX_2}$$

Exponencial



$$J = \frac{X_1}{X_2}$$

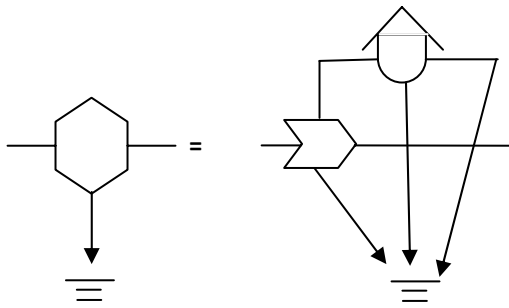
División



2.5. Consumidores (otra variable de estado)

Este símbolo es común para representar el almacenamiento de energía contra un gradiente y utilizar la energía almacenada para realizar trabajo de auto-mantenimiento, tal como utilizar su propia energía para obtener y utilizar alimento.

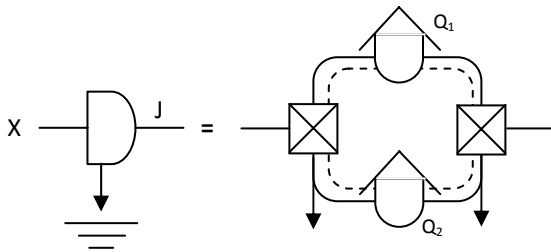
Se representan con un hexágono, y como ejemplos se tienen animales, descomponedores o ciudades. Este módulo es una combinación de los módulos de almacenaje y compuerta.



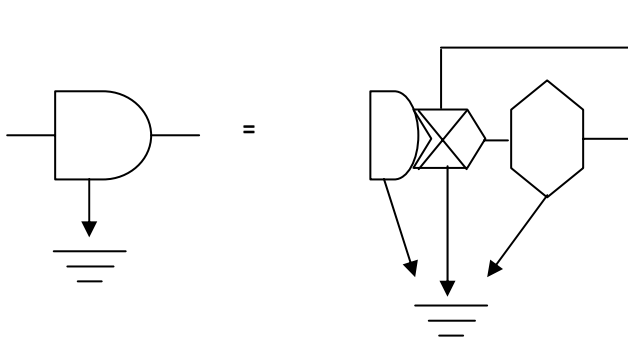
Módulo de consumidor. Los tres pozos de calor representan, de izquierda a derecha (1) la energía pérdida en la alimentación, (2) energía pérdida en almacenar energía y (3) metabolismo de mantenimiento.

2.6. Productor (otra variable de estado)

Este módulo generalmente representa a los vegetales y es una combinación de varios módulos. Todos los vegetales tienen funciones heterótrofas de mantenimiento, como lo hacen las poblaciones animales, pero además tienen mecanismos para capturar la luz del sol y utilizar esa energía para producir compuestos de carbono ricos en energía.



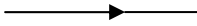
Receptor de energía pura. Por ejemplo un cloroplasto. En este módulo la energía interactúa con algún material que se cicla (como la clorofila), generando un estado de energía activada que pasa a un estado de energía desactivada, transfiriendo energía al siguiente paso en la cadena del proceso.



Modulo planta verde. En su proceso de vida las plantas capturan energía del sol (fotosíntesis) y utilizan esta energía para reducir carbono. Los consumidores, incluyendo los componentes heterotróficos de las plantas verdes movilizan esta energía, reoxidando estos compuestos de carbono en el proceso de respiración.

2.7. Módulo flujo-control

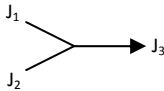
Los módulos se relacionan por varios tipos de flujos



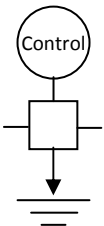
Camino o trayectoria donde no hay fuerzas contrarias, por ejemplo la descarga de un tinaco de agua.



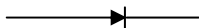
Trayectoria con una fuerza contraria. Por ejemplo, Un tinaco llenando otro tinaco.



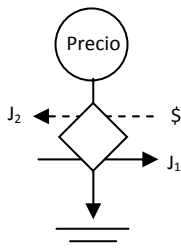
Switch de control cuando dos flujos se agregan a uno solo.



Switch de control que se utiliza cuando los flujos tienen una sola condición de **encendido o apagado**. Ejemplos: migración, votaciones o reproducción estacional.



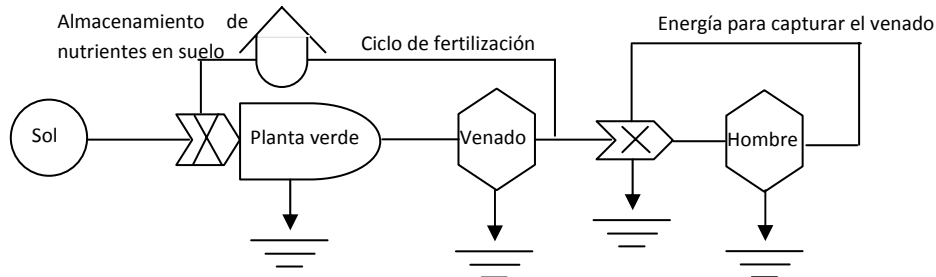
Válvula de una vía, indica que el flujo se da en una sola dirección. Ejemplo, descarga de una pipa de agua en una pendiente, sin bombeo.



Módulo de transacción monetaria, se utiliza cuando el dinero, así como la energía está fluyendo. Se debe notar que el flujo de dinero es opuesto al flujo de energía o materiales, como cuando se compra cualquier producto.

2.8. Integración (ejemplo)

Estos símbolos muestran su utilidad cuando se integran en circuitos simples o complejos, como el que se presenta a continuación.



En este ejemplo, a la planta verde se la come un venado. Las heces del venado actúan como fertilizante para las plantas y aceleran el crecimiento de la planta en un ciclo de retroalimentación a la compuerta de trabajo. Se puede agregar al hombre como un depredador que se alimenta del venado, en ese caso se agrega la energía que el depredador utiliza para cazar al venado.

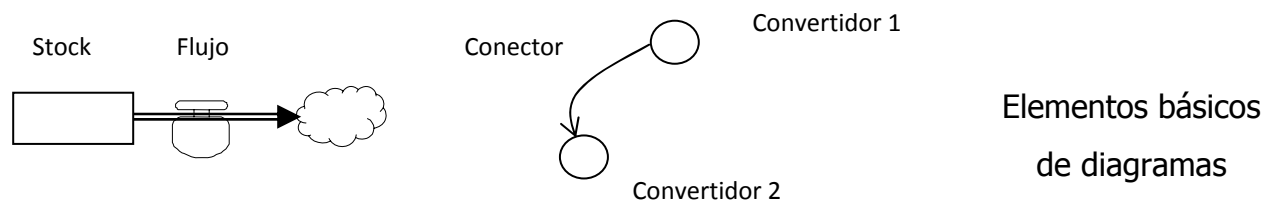
Después de construir el diagrama conceptual, se pueden insertar más flujos y almacenamientos, hasta representar el sistema lo más adecuadamente posible. Entonces, se pueden agregar las ecuaciones diferenciales o en diferencias para representar cambios en las variables de estado como función de los flujos de entrada y salida. El paso final es desarrollar un modelo computacional, a partir de estas ecuaciones y correr experimentos computacionales (simulación).

Estos diagramas son una representación "heredada" de los primeros modeladores de sistemas ecológicos, bastante comunes en la literatura científica. Aunque están siendo desplazados por la representación específica de software como Stella© o Madonna©. Aunque estos diagramas y modelos, no son mejores que la concepción, supuestos y

números que contienen. Si sirven para describir sistemas muy complejos y hacer representaciones adecuadas de la naturaleza.

2.9. Representación actual

Toda la complejidad de un sistema se puede representar muy bien, con sólo 4 elementos o bloques de construcción: *stock*, *flujo*, *conector* y *convertidor*.



Stock: Es un símbolo genérico para cualquier cosa que acumula o consume recursos.

Flujo: Un flujo es la tasa de cambio de un stock.

Convertidor: Un convertidor se utiliza para tomar datos de entrada y manipularlos para convertir esa entrada en alguna señal de salida.

Conector: Un conector es una flecha que le permite a la información pasar entre: convertidores; stocks y convertidores; stocks, flujos y convertidores. Un conector cuya dirección va de un convertidor 1 a un convertidor 2 significa que el convertidor 2 es función del convertidor 1. En otras palabras, el convertidor 1 afecta al convertidor 2.

2.10. Comentario final

Estas herramientas son fundamentales para representar cualquier tipo de sistema, aún los más complejos, ya que un dibujo o imagen es más atractivo que un conjunto de ecuaciones diferenciales, motivando así la participación de los involucrados en el proceso de modelación.

Capítulo 3

Elementos matemáticos en la modelación

En el desarrollo de un modelo hay muchos pasos a seguir, pero uno de los fundamentales es “llegar” a una representación matemática, que empieza con establecer relaciones entre los componentes de un sistema. Después estas relaciones se utilizan para construir ecuaciones en diferencias o diferenciales que predigan cambios en el sistema a través del tiempo.

Uno de los primeros pasos en la modelación es definir las variables que describen el estado o condición de un sistema ecológico (*variables de estado*). Un modelo que tiene más de una variable de estado se conoce como multidimensional. Un modelo multidimensional de un ecosistema incluye variables de estado que describen tanto componentes bióticos como abióticos del sistema. Aún el modelo ecológico más simple puede tener variables de estado representando biomasa de plantas, biomasa animal y la cantidad de nutrientes en el ecosistema.

3.1. Agregación

Al agrupamiento de dos o más variables de estado en una sola se conoce como agregación. Por ejemplo, el nitrógeno se puede representar como nitrógeno total (una variable de estado) o como la cantidad de amonio, nitrato, nitrito y nitrógeno orgánico (cuatro variables de estado).

3.2. Tasas de flujo

Las tasas de movimiento de materiales, biomasa o información entre los factores descritos por las variables de estado de un sistema se conocen como tasas de flujo. Por ejemplo, la depredación es un flujo de energía y materiales entre dos componentes de un sistema ecológico, en este caso un depredador y su presa. El movimiento de individuos de una clase de edad a otra en una población es también una tasa de flujo. El símbolo, $J(i,j)$ denota la tasa de flujo de material desde una variable de estado Q_i a una variable Q_j . El símbolo $J(i,i)$ denota los cambios en la variable de estado Q_i , por efecto de sí misma.

En un sistema que tiene una sola variable Q_1 , la única tasa de flujo es $J(1,1)$.

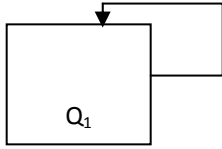


Figura 3.1. Población donde $J(1,1)$ representa el incremento neto en la biomasa de la población. El incremento neto es la tasa neta de crecimiento, r (la tasa de nacimiento menos la tasa de mortalidad), por el número de individuos. Si r es constante, entonces,

$$J(1,1) = rQ_1 \quad \dots \dots \dots (1)$$

En ocasiones, la tasa neta de crecimiento por individuo decrece conforme se incrementa el tamaño de la población Q_1 , tal vez por estrés de hacinamiento, escasez de alimento o pocos sitios de reproducción. En muchos casos los datos indican que el decremento en la tasa neta de crecimiento se puede modelar reemplazando la tasa constante de crecimiento r , con el término.

$$r' = r \left(\frac{K - Q_1}{K} \right) = r \left(1 - \frac{Q_1}{K} \right) \quad \dots \dots \dots (2)$$

Donde K es la capacidad de carga, la población máxima que puede soportar el ambiente. Se puede notar que la tasa de crecimiento, r' , es cero cuando la densidad poblacional es igual a la capacidad de carga. Además, cuando Q_1 es muy pequeño, en relación a K , r' es aproximadamente igual a la máxima tasa de crecimiento r . Si se sustituye r' de la ecuación (2), en la ecuación (1) se tiene

$$J(1,1) = r'Q_1 = rQ_1\left(\frac{K - Q_1}{K}\right) \dots\dots (3)$$

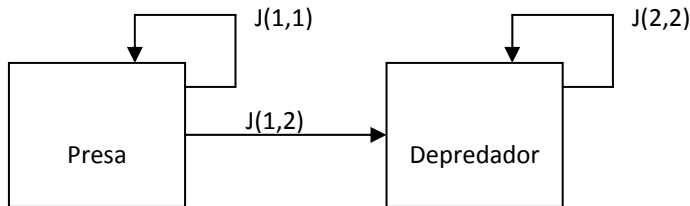


Figura 3.2. $J(1,2)$ es la tasa a la cual la biomasa de presas Q_1 está siendo consumida por los depredadores Q_2 ; $J(1,1)$ es la tasa neta de crecimiento de la población de presas y $J(2,2)$ es la tasa

neta de crecimiento de la población de depredadores sin el consumo de presas. Dado que esta última población puede decrecer sin alimento, $J(2,2)$ es negativo. Se debe notar que $J(2,1)$ es cero, pues no hay flujo de materiales de la población de depredadores hacia la de presas.

Para construir un modelo de este sistema, se deben desarrollar ecuaciones para cada uno de las tasas de flujo, $J(i,j)$. Las tasas, $J(1,1)$ y $J(2,2)$ son funciones de crecimiento neto que se pueden describir por ecuaciones como la (1) y (3).

La tasa de depredación, $J(1,2)$, es una función de las densidades de presas y depredadores. La más simple de las descripciones supone que el número de presas consumidas es una fracción fija del número de presas encontradas. El número de presas encontradas por un solo depredador es la tasa de búsqueda (en el área o volumen donde busca el depredador en una unidad de tiempo) multiplicada por la densidad de presas en el área.

El número total de presas consumidas es: el número de presas encontradas por cada depredador multiplicado por la densidad de depredadores multiplicada por la fracción de presas encontradas que se consumen, esto es.

$$J(1,2) = S_p Q_1 Q_2 \alpha \dots\dots (4)$$

$$= a Q_1 Q_2 \dots\dots (5)$$

Donde:

α = fracción encontrada de presas que son consumidas

S_p = tasa de búsqueda del depredador

Q_1 y Q_2 = densidades de presas y depredadores

$a = \alpha S_p$

Si se considera que la capacidad de consumo de un depredador es finita. Y si la densidad de la población de presas es tan alta que aQ_1 excede la capacidad de un depredador, entonces la ecuación (4) sobrestima la tasa de depredación. En ese caso se debe modificar la tasa de consumo, α , para disminuir la fracción de consumo conforme las presas se hacen más abundantes y los depredadores menos hambrientos. En los casos de una alta densidad de presas, la fracción de consumo, α' , se puede aproximar por.

$$\alpha' = \alpha \frac{K}{K + Q_1} \dots \dots (6)$$

para obtener un valor apropiado de K . De manera que si el valor de Q_1 es pequeño en relación a K , los depredadores pueden no estar saciados y α' es aproximadamente igual a α , la tasa máxima de consumo. De aquí que cuando Q_1 se incrementa y se aproxima a los límites de la capacidad del depredador, la fracción de consumo α' es solamente la mitad de la fracción máxima, α . Por esta razón, K es conocido como el coeficiente de saturación media. Si en la ecuación (6) se sustituye α por α' se obtiene la tasa de depredación.

$$J(1,2) = S_p Q_1 Q_2 \alpha = S_p Q_1 Q_2 \alpha' = S_p Q_1 Q_2 \alpha \frac{K}{K + Q_1} = \alpha \frac{K S_p}{K + Q_1} Q_1 Q_2 \dots \dots (7)$$

o

$$J(1,2) = \frac{aKQ_1}{K + Q_1} Q_2 \dots \dots \dots (8)$$

Se debe notar que para grandes densidades de presas, el lado derecho de la ecuación (8) es aproximadamente igual a aKQ_2 . (esto significa que $\frac{Q_1}{K + Q_1} \approx 1$). Entonces, el consumo total por depredador nunca excede aK independientemente del tamaño de la población de presas. Esta última expresión se ha utilizado para describir la absorción o asimilación de nutrientes por el fitoplancton. En cuyo caso Q_1 y Q_2 se refiere a la concentración de nutrientes y fitoplancton, respectivamente.

Las tasas de flujo pueden estar influenciadas por variables cuyos valores están directamente determinados por decisiones de manejo, a las que se les conoce como *variables de decisión*. La cantidad de pesticida o desechos industriales liberados en un ecosistema, son ejemplos de variables de decisión.

Las tasas de flujo también pueden ser influenciadas por factores fuera del sistema que afectan el comportamiento del sistema, pero que no son afectadas por el sistema o por variables de decisión. A las variables que describen tales factores se les llama variables *exógenas*. Temperatura, precipitación y radiación solar son ejemplos de este tipo de variables y tienen una influencia muy importante sobre muchas tasas de flujo, incluyendo productividad neta y absorción de nutrientes.

Frecuentemente, las tasas que dependen de varios factores se representan matemáticamente por la multiplicación conjunta del efecto de todos los factores que actúan independientemente unos de otros. Por ejemplo, la tasa de absorción de un nutriente, Q_1 , por el fitoplancton se puede representar como:

$$J(1,2) = MG_1(Q_1)G_2(W_2)G_3(W_3)Q_2 \dots \dots \dots (9)$$

Donde G_1 , G_2 y G_3 describen los efectos de la concentración de los nutrientes, Q_1 , y las variables exógenas temperatura, W_2 , y radiación solar, W_3 , sobre la absorción de nutrientes por la población de fitoplancton Q_2 . El efecto de la concentración de nutrientes frecuentemente tienen la forma, $G_1(Q_1) = \alpha' Q_1$, donde α' está dado en la ecuación (6).

Una forma más general de la relación multiplicativa es.

$$J(i, j) = M \prod_{m=1}^N G_m(X_m) \dots \dots (10)$$

Donde \prod representa el producto y X_m se refiere a todas las variables del modelo (estado, decisión y exógenas) que afectan a $J(i, j)$. Cada una de las funciones, $G_m(X_m)$ se mide manteniendo las otras variables constantes y calculando el cambio fraccional en $J(i, j)$ conforme X_m cambia. Si $Y = (y_1, y_2, \dots, y_N)$ es el conjunto base de valores en el cual las otras variables se mantienen constantes, entonces M es el valor de la tasa de flujo cuando todas las variables, X_m , son iguales a sus valores base, y_m . Usualmente los valores base se seleccionan de manera que maximicen $J(i, j)$.

De manera más precisa.

$$M = J(i, j | y_1, y_2, \dots, y_N) \dots \dots (11)$$

$$G_m(X_m) = \frac{J(i, j | y_1, y_2, \dots, y_{m-1}, X, y_{m+1}, \dots, y_N)}{J(i, j | y_1, \dots, y_N)} \dots \dots (12)$$

Donde

$Y = y_1, y_2, \dots, y_N =$ Conjunto de valores base de las variables del modelo utilizadas para comparación.

$J(i, j | y_1, y_2, \dots, y_N) =$ el valor de la tasa de flujo, $J(i, j)$, dado que las variables del modelo tienen los valores (y_1, y_2, \dots, y_N) .

La cantidad de datos requeridos se puede reducir significativamente si se supone que los efectos de las diferentes variables sobre las tasas de flujo, $J(i,j)$ se pueden representar por una relación multiplicativa.

Es importante entender los supuestos para que sea válida la ecuación (10) al describir una tasa de flujo. La relación multiplicativa es adecuada solamente si los efectos de cambio en algunas variables es igual al producto de los efectos debidos a cambios en los valores uno a la vez. Por ejemplo, para cualesquiera dos valores de x_1 y x_2 .

$$J(i, j | x_1, x_2, y_3, \dots, y_n) = \frac{J(i, j | x_1, y_2, \dots, y_m) J(i, j | y_1, x_2, y_3, \dots, y_n)}{M} \dots \dots (13)$$

Se puede notar que en general los valores de $G_m(x)$ no siempre son los mismos, si se miden en diferentes valores base (y_1, y_2, \dots, y_N) . Por esta razón, las mediciones usualmente se basan en los valores, y , que maximizan el valor de $J(i,j)$. Por ejemplo. Si $J(i,j)$ es una tasa de crecimiento, los valores base de las y 's pueden representar los valores óptimos de radiación solar, temperatura, concentración de nutrientes y así por el estilo.

En la práctica, las variables usualmente tienen efectos de interdependencia que afectan las tasas de flujo. Esto significa que la ecuación (13) no se aplica a todos los valores de x_1 y x_2 . Aunque la aproximación multiplicativa es adecuada para muchos propósitos. Una estimación del error resultante de los supuestos se puede obtener midiendo la tasa $G_m(x)$, para diferentes conjuntos de valores base, Y . Usualmente el error decrece al reducir el rango de los valores x_i 's, de manera que $X - Y = \sum |x_m - y_m|$ sea suficientemente pequeño (aunque se debe definir el concepto de suficientemente pequeño).

3.3. Tasas de cambio

La cantidad total de las tasas de cambio de una variable de estado, Q_1 , es la suma de los flujos de entrada a Q_1 , desde otras variables, menos los flujos de salida de Q_1 . De manera que.

$$F_i = \sum_{j=1}^N \alpha_{ji} J(j, i) - \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i}}^N J(i, k) \quad \dots (14)$$

Donde:

F_i = tasa total de cambio de Q_1

α_{ji} = razón de conversión del material Q_i al material Q_j

$\sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i}}^N J(i, k)$ = la suma para $k = 1, 2, \dots, i-1, i+1, \dots, N$

$J(j, k)$ = tasa de flujo de Q_j a Q_k .

Es decir que el valor de F es igual a la suma de todo lo que entra a Q_1 menos la suma de todo lo que sale de Q_1 .

La importancia de las tasas de cambio, F_i , consiste en que son la base de las ecuaciones diferenciales o de diferencias que describen y predicen el comportamiento de un sistema ecológico.

Es necesario incluir las constantes α_{ji} , en las tasas de cambio de la ecuación (14), ya que al transferir $J(i, j)$ unidades de la variable Q_j no necesariamente resulta en el mismo número de unidades de variable Q_i . Por ejemplo, si la cantidad a transferir está

medida en calorías de biomasa de Q_j , solamente una fracción (alrededor del 10%) de $J(j,i)$ será transformada en calorías de biomasa Q_i ya que la digestión nunca es 100% eficiente.

Si el flujo es entre dos variables con unidades semejantes (por ejemplo, calorías de biomasa), entonces α_{ji} es adimensional. Si el flujo es entre variables con diferentes unidades, α_{ji} incorpora los cambios en unidades. Por ejemplo, si Q_1 es la concentración de nitrógeno en miligramos por litro y Q_2 es la biomasa de fitoplancton en miligramos por litro, entonces α_{21} es la fracción de la biomasa de fitoplancton que es nitrógeno y está en unidades de gramos de nitrógeno por gramo de carbono.

Para el caso unidimensional (una sola variable) de la figura 1, la tasa de cambio, F_1 , a partir de la ecuación (14) es simplemente.

$$F_1 = J(1,1) \dots \dots (15)$$

El término, $J(1,1)$ puede tener una de las formas listadas en las ecuaciones (1) y (2), es decir que para el crecimiento independiente de la densidad

$$F_1 = rQ_1 \dots \dots (16)$$

Y para el crecimiento que se limita conforme la densidad se aproxima a la capacidad de carga K ,

$$F_1 = rQ_1 \left(\frac{K - Q_1}{K} \right) \dots \dots (17)$$

Las tasas de cambio de sistemas dos-dimensionales se pueden construir similarmente. Por ejemplo, para el sistema planta-herbívoro o presa-depredador, ilustrado en la figura 2, $J(2,1) = 0$ y $N = 2$. Así de la ecuación (14).

$$F_1 = J(1,1) - J(1,2) \quad \dots \dots (18)$$

$$F_2 = \alpha_{12}J(1,2) + J(2,2) \quad \dots \dots (19)$$

Dado que la población del depredador, Q_2 , disminuye sin un aporte de alimento, Q_1 , entonces $J(2,2)$ es negativo.

Si las tasas de crecimiento y muerte de las poblaciones de presas y depredadores son dependientes de la densidad y la tasa de consumo del depredador es proporcional a la densidad de la presas, entonces $J(1,2)$ tiene la forma dada en la ecuación 5, entonces $J(1,1)$ y $J(2,2)$ tienen la forma correspondiente a la ecuación (1). De tal forma que las tasas de cambio de Q_1 y Q_2 de las ecuaciones (18) y (19) son.

$$F_1 = r_1Q_1 - a_1Q_1Q_2 \quad \dots \dots (20)$$

$$F_2 = r_2Q_2 - a_2Q_1Q_2 \quad \dots \dots (21)$$

donde:

$a_2 = \alpha_{12}a_1$ y $r_1 > 0$, como ya se mencionó

$J(2,2) < 0$, entonces $r_2 < 0$

Si el crecimiento de la población de presas, $J(1,1)$, es dependiente de la densidad, ecuación (2), entonces las tasas de cambio son.

$$F_1 = r_1 Q_1 \left(\frac{K - Q_1}{K} \right) - a_1 Q_1 Q_2 \quad \dots \dots (22)$$

$$F_2 = r_2 Q_2 - a_2 Q_1 Q_2 \quad \dots \dots (23)$$

3.4. Ecuaciones predictivas

Las ecuaciones predictivas convierten las tasas de cambio, F_i , en ecuaciones que predicen los valores de las variables de estado, $Q_i(t)$, a través del tiempo. Si el tiempo se divide en unidades discretas tales como días, generaciones o años, el valor de la variable de estado, Q_i , al tiempo $t + \Delta t$, es el valor de la variable de estado, Q_i , al tiempo, t , más la tasa de cambio F_i multiplicada por Δt , el número de unidades de tiempo que han transcurrido. La representación matemática de esta relación es.

$$Q_i(t + \Delta t) = Q_i(t) + F_i(t) * \Delta t \quad \dots \dots (24)$$

La ecuación (24) se conoce como una ecuación en diferencias. Usualmente, las unidades de t se seleccionan de manera que Δt es igual a 1. En cuyo caso, la ecuación de diferencias queda como.

$$Q_i(t + 1) = Q_i(t) + F_i(t) \quad \dots \dots (25)$$

Sustituyendo la ecuación (14), que expresa la tasa de cambio, F_i , como una función de las tasas de flujo $J(i, j)$, en la ecuación (25), se obtiene.

$$Q_i(t+1) = Q_i(t) + \sum_{j=1}^N \alpha_{ji} J(j,i) - \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i}}^N J(i,k) \quad \dots \quad (26)$$

Las ecuaciones que tienen la forma de la ecuación (26) predicen cambios en unidades discretas de tiempo.

Las ecuaciones predictivas que describen la dinámica de un sistema de manera continua a través del tiempo se conocen como ecuaciones diferenciales. Este tipo de ecuaciones se basan en la derivada de $Q_i(t)$, (la tasa instantánea de cambio de $Q_i(t)$) y se

representa por el símbolo $\frac{dQ_i(t)}{dt}$ o \dot{Q} . La derivada está definida por.

$$\frac{dQ_i}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{Q_i(t + \Delta t) - Q_i(t)}{\Delta t} = L \quad \dots \quad (27)$$

Esto quiere decir que el cociente se acerca a L , cuando Δt se acerca a 0. El requerimiento matemático para que L sea un límite, es que para algún número positivo ε , seleccionando otro número positivo, δ , se cumpla que.

$$-\varepsilon < \left(L - \frac{Q_i(t + \Delta t) - Q_i(t)}{\Delta t} \right) < \varepsilon \quad \text{si} \quad -\delta < \Delta t < \delta \quad \dots \quad (28)$$

Si existe un valor de L que cumpla con la ecuación (28), entonces, la derivada existe y se dice que $Q_i(t)$ es diferenciable en el punto t .

Para relacionar la ecuación (27) a las tasas de cambio, F_i , la ecuación (24) se puede reescribir como.

$$\frac{Q_i(t + \Delta t) - Q_i(t)}{\Delta t} = F_i(t) \quad \dots \quad (29)$$

De las ecuaciones (27) y (29) se tiene

$$\frac{dQ_i}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{Q_i(t + \Delta t) - Q_i(t)}{\Delta t} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} F_i(t) = F_i(t) \quad \dots \dots (30)$$

En esta última ecuación $F_i(t)$ no depende de Δt , así que la derivada es igual a la tasa de cambio F_i , definida en la ecuación (14), esto es.

$$\frac{dQ_i}{dt} = F_i(t) = \sum_{j=1}^N \alpha_{ji} J(j, i) - \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i}}^N J(i, k) \quad \dots \dots (31)$$

Los dos modelos más utilizados para describir el crecimiento de una sola especie se obtienen al sustituir las ecuaciones (16) y (17) en la ecuación (31), para obtener.

$$\frac{dQ}{dt} = F = rQ \quad \dots \dots (32)$$

$$\frac{dQ}{dt} = F = rQ \left(\frac{K - Q}{K} \right) \quad \dots \dots (33)$$

La ecuación (32) representa el crecimiento exponencial (diferencial) y la ecuación (33) el crecimiento logístico (diferencial). Mientras que la forma de estos modelos en ecuaciones en diferencias es.

$$Q(t+1) = Q(t) + rQ(t) \quad \dots \dots (34)$$

y

$$Q(t+1) = Q(t) + rQ(t) \left(\frac{K - Q(t)}{K} \right) \quad \dots \dots (35)$$

Que se obtienen al sustituir las ecuaciones (16) y (17) en la ecuación (25).

Los modelos que predicen el comportamiento de dos especies interaccionando se pueden construir de manera similar. La derivada $\frac{dQ_i}{dt}$, de cada variable de estado se calcula sustituyendo las tasas de flujo, $J(j,i)$, en la ecuación (31). Por ejemplo, la dinámica de las poblaciones de presas y depredadores cuyas interacciones las describen las ecuaciones (20) y (21) se pueden predecir de la ecuación (31), por las siguientes ecuaciones diferenciales.

$$\frac{dQ_1}{dt} = F_1 = r_1 Q_1 - a_1 Q_1 Q_2 \quad \dots \quad (36)$$

$$\frac{dQ_2}{dt} = F_2 = r_2 Q_2 + a_2 Q_1 Q_2 \quad \dots \quad (37)$$

donde:

$$r_1, a_1, \text{ y } a_2 > 0 \text{ y } r_2 < 0.$$

A este sistema de ecuaciones se le conoce como el modelo de Lotka-Volterra.

Si la población de presas tiene una tasa de crecimiento que decrece cuando crece la densidad de presas, el conjunto de ecuaciones diferenciales se sustituye por las tasa de cambio F_1 y F_2 definidas en las ecuaciones (22) y (23), las cuales son un modelo más adecuado.

Este método de construcción de modelos se puede extender para incorporar otras especies y sustancias. Como se muestra en el ejemplo de la siguiente sección.

3.5. Modelos de ecosistemas acuáticos

A continuación se presenta y analiza el modelo presentado por Di Toro y colaboradores en 1971, para predecir la respuesta de la población del fitoplancton a los nutrientes liberados en el río San Joaquín por fuentes industriales y municipales. Este ejemplo muestra la aplicación del método discutido hasta el momento y es importante porque se ha utilizado como base para el desarrollo de muchos modelos reportados en la literatura del área.

El modelo de Di Toro consiste de una población de Zooplancton (Q_3), una población de fitoplancton (Q_2) y un nutriente (Q_1). El zooplancton se alimenta del fitoplancton que a su vez absorbe nutrientes.

A través de la excreción y muerte, las poblaciones de zooplancton y fitoplancton regresan nutrientes al agua. Como se ilustra en la figura 3.3.

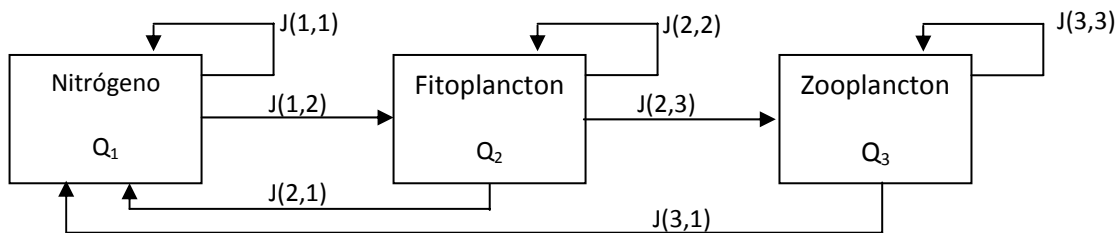


Figura 3.3. Tasas de flujo en un ecosistema acuático

El primer paso, para construir un modelo del ecosistema descrito en la figura anterior, consiste en desarrollar ecuaciones para cada una de las tasas de flujo, $J(i,j)$. Aún cuando alguno de estos flujos sea cero. Por ejemplo, el zooplancton no absorbe

nutrientes directamente, de manera que $J(1,3)$ es cero, de manera semejante, el fitoplancton no come zooplancton, entonces $J(3,2)$ es cero también.

Un término que no es cero es $J(2,3)$, la tasa del pastoreo que hace el zooplancton sobre el fitoplancton. El zooplancton pastorea el fitoplancton por filtración del agua. La cantidad de agua filtrada por cada zooplancton se multiplica por la cantidad de fitoplancton en el agua filtrada para obtener la cantidad de fitoplancton ingerido por cada zooplancton. Al multiplicar esta cantidad por el número de zooplancton se tiene la cantidad total de fitoplancton consumida por el zooplancton, esto es.

$J(2,3)$ = tasa de filtración *concentración de fitoplancton *número de zooplancton

$$J(2,3) = C_g * \left(\frac{Q_2}{V} \right) * Q_3 \quad \dots \dots (38)$$

o simplemente

$$J(2,3) = aQ_2Q_3 \quad \dots \dots (39)$$

donde:

V = volumen,

C_g = tasa de filtración,

$$a = \frac{C_g}{V}$$

Q_2 , Q_3 , son el número de fitoplancton y zooplancton respectivamente

Se puede notar que la ecuación (39) tiene la misma forma matemática que la expresión general de depredación (ecuación 5).

La tasa $J(1,2)$ es la cantidad de nutrientes consumidos por la población de fitoplancton por unidad de tiempo: Esta tasa es directamente proporcional a la tasa de crecimiento de la población de fitoplancton, la cual depende de la temperatura, radiación solar y la

cantidad de nutrientes disponibles. Suponiendo que los efectos de diferentes factores se pueden representar por una relación multiplicativa, como en la ecuación (9) Di Toro y colaboradores describen la tasa de absorción de nutrientes como.

$$J(1,2) = G_T(X_T) * G_S(X_S) \frac{a_1 K_1 Q_1 Q_2}{K_1 + Q_1} * M \quad \dots \dots (40)$$

donde:

$G_T(X_T)$ y $G_S(X_S)$ son funciones que describen los efectos de la temperatura, X_T , y la radiación solar, X_S , sobre el crecimiento del fitoplancton. Ellos toman valores estimados de estas funciones de la literatura. La forma exacta de estas funciones G_T y G_S , se dan en el cuadro 3.1.

En un ecosistema acuático, los nutrientes se retornan al agua por las excreciones y muerte de fitoplancton y zooplancton. El flujo de este material, desde la población de fitoplancton se representa por.

$$J(2,1) = Q_2 G_T^P(X_T) \quad \dots \dots (41)$$

donde la función $G_T^P(X_T)$, describe el efecto de la temperatura X_T , sobre $J(2,1)$ y está dado en el cuadro 3.1.

Di Toro y colaboradores suponen que la tasa a la cual el nitrógeno se regresa al agua, debido a la muerte de zooplancton y respiración, es directamente proporcional al tamaño de la población de zooplancton, esta es de la forma, $K_3 Q_3$, para una constante dada, K_3 . Además, el zooplancton también retorna nutrientes al agua por excreción de materiales de fitoplancton que el zooplancton no asimila. Datos publicados indican que la cantidad de fitoplancton asimilada por zooplancton se pueden estimar por una

ecuación del tipo de la ecuación (8), es decir que la cantidad de fitoplancton asimilada es igual a.

$$\frac{a_2 K_2 Q_2 Q_3}{K_2 + Q_2} \dots \dots (42)$$

Así la cantidad de la biomasa de fitoplancton que no se asimila es la cantidad total ingerida, aQ_2Q_3 , de la ecuación 39) menos el termino de la ecuación (42).

$$aQ_2Q_3 - \frac{a_2 K_2 Q_2 Q_3}{K_2 + Q_2} = \left[a - \frac{a_2 K_2}{K_2 + Q_2} \right] Q_2 Q_3 \dots \dots (43)$$

El flujo total de nutrientes desde la población de zooplancton, Q_3 al pool de nutrientes, Q_1 , es la tasa, K_3Q_3 , de la muerte y respiración más la tasa de excreción de fitoplancton sin asimilar (ecuación 43). De aquí que.

$$J(3,1) = K_3Q_3 + \alpha_{23} \left[a - \frac{a_2 K_2}{K_2 + Q_2} \right] Q_2 Q_3 \dots \dots (44)$$

Es necesario multiplicar el último término por α_{23} para convertir unidades de biomasa de fitoplancton en unidades de biomasa de zooplancton.

En un sistema acuático, también hay cambios en las concentraciones de nitrógeno, fitoplancton y zooplancton que resultan de las entradas y salidas de agua al sistema. Este cambio se agrega en $J(i,i)$, que define los cambios en la variable Q_i independientemente de las demás variables. La tasa $J(i,i)$ es igual a la cantidad de variable Q_i que entra al sistema por ingreso de agua menos la cantidad de variable Q_i removida por la salida de agua. Si q es la tasa a la cual en agua entra y sale del sistema, entonces q multiplicada por la concentración, $\frac{Q_i}{V}$ (donde V = volumen) da la tasa a la cual se remueve la sustancia Q_i . Similarmente, si c_i es la concentración de

sustancia i en la entrada de agua, entonces qc_i es la tasa a la cual la sustancia i está entrando al sistema. Entonces.

$$J(i,i) = qc_i - q \frac{Q_i}{V} \quad \dots \dots (45)$$

En los modelos utilizados para evaluar la relación entre la carga de nutrientes y la eutrofización, la cantidad de nutrientes entrando al sistema es dependiente de la decisión con respecto al manejo de los alrededores de las áreas de drenaje, decisiones como el nivel de tratamiento de los desechos industriales y municipales y el uso del suelo permitido. Así la concentración de nutrientes entrantes se puede representar como una función de la variable de decisión $c_1 = D_1(v)$. Entonces.

$$J(1,1) = qD_1(V) - q \frac{Q_1}{V} \quad \dots \dots (46)$$

Las ecuaciones para todas las tasas de flujo, $J(i,k)$ se resumen en el cuadro 3.3. De estas ecuaciones, las tasas de cambio, F_i se pueden calcular como la suma de todos los flujos de entrada en el compartimiento de la variable de estado, i , menos los flujos de salida.

Efectos de variables exógenas	Relación funcional
T°C x_T sobre la respiración del fitoplancton	$G_T^P(X_T) = (0.005)X_T$
T°C x_T sobre el crecimiento de fitoplancton	$G_T(X_T) = \frac{X_T}{30}$
Intensidad de luz $I(x_s)$ sobre el crecimiento de fitoplancton	$G_s(X_s) = \frac{I(X_s)}{I_s} e^{(1 - \frac{I(X_s)}{I_s})}$
Radiación solar x_s y profundidad z sobre la intensidad de luz	$I(X_s) = X_s e^{-kz}$

Cuadro 3.1. Relaciones funcionales en el modelo

Descripción del parámetro	Símbolo	Valor
Factores de conversión		
Nitrógeno a Fitoplancton	α_{12}	5.88 g C/g N
Fitoplancton a Zooplancton	α_{23}	0.6 g C /g C
Zooplancton a Nitrógeno	α_{31}	0.28 g N/gC
Fitoplancton a Nitrógeno	α_{21}	0.17 g N /g C
Coefficientes de saturación media		
Consumo de Nitrógeno por el Fitoplancton	K_1	0.025 mg N/l-día
Consumo de Fitoplancton por el Zooplancton	K_2	3 mg C /l-día
Decaimiento de Zooplancton	K_3	0.075/day
Tasa de pastoreo del Zooplancton/volumen	a	0.013/V litros/día-g C
Tasa de crecimiento máximo saturada	M	3 día ⁻¹ C ⁻¹
Intensidad de saturación de luz	I_s	300 Iy/día

Cuadro 3.2. Valores de parámetros utilizados en el modelo

$J(1,1) = qD_1(v) - q \frac{Q_1}{V}$
$J(1,2) = \frac{a_1 K_1 Q_1 Q_2}{K_1 + Q_1} G_T(X_T) G_S(X_S)$
$J(2,1) = Q_2 G_T^P(X_T)$
$J(2,2) = qc_2 - q \frac{Q_2}{V}$
$J(2,3) = a Q_2 Q_3$
$J(3,1) = K_3 Q_3 - \alpha_{23} \left[a - \frac{a_2 K_2}{K_2 + Q_2} \right] Q_2 Q_3$
$J(3,3) = qc_3 - q \frac{Q_3}{V}$

Cuadro 3.3. Tasas de flujo en el modelo

Sustituyendo las ecuaciones del cuadro 3.3. en la ecuación (31) se obtiene.

$$\frac{dQ_1}{dt} = F_1 = J(1,1) + \alpha_{21} J(2,1) + \alpha_{31} J(3,1) - J(1,2)$$

$$\frac{dQ_1}{dt} = qD_1(v) - q \frac{Q_1}{V} + \alpha_{21} Q_2 G_T^P(X_T) + \alpha_{31} \left[K_3 Q_3 + \alpha_{23} \left(a - \frac{a_2 K_2}{K_2 + Q_2} \right) Q_2 Q_3 \right] - \frac{a_1 K_1 Q_1 Q_2}{K_1 + Q_1} G_T(X_T) G_S(X_S) \quad (47)$$

$$\frac{dQ_2}{dt} = F_2 = J(2,2) + \alpha_{12} J(1,2) - J(2,1) - J(2,3)$$

$$\frac{dQ_2}{dt} = qc_2 - q\frac{Q_2}{V} + \alpha_{12}\frac{a_1K_1Q_1Q_2}{K_1+Q_1}G_T(X_T)G_S(X_S) - Q_2G_T^P(X_T) - aQ_2Q_3 \quad \dots \quad (48)$$

además

$$\frac{dQ_3}{dt} = F_3 = J(3,3) + \alpha_{23}J(2,3) - J(3,1)$$

$$\frac{dQ_3}{dt} = qc_3 - q\frac{Q_3}{V} + \alpha_{23}aQ_2Q_3 - \left[K_3Q_3 + \alpha_{23}\left(a - \frac{a_2K_2}{K_2 + Q_2} \right) Q_2Q_3 \right] \quad \dots \quad (49)$$

El modelo completo se obtiene sustituyendo los valores de los parámetros y las relaciones funcionales del cuadro 3.2 y 3.1, en las ecuaciones 47, 48 y 49.

El desarrollo de la ecuaciones 47, 48 y 49 ilustra el método por el cual un modelo relativamente complicado se construye por una serie de pasos simples.

- I. El primer paso es definir las variables de estado, variables exógenas y las variables de decisión.
- II. El siguiente paso es matemáticamente describir los flujos de materiales entre variables. Las tasas de cambio, F_i , se determinan para cada variable como una función de las tasas de flujo (ecuación 14). Las tasas de cambio se usan, entonces, para construir ecuaciones que predigan el comportamiento del sistema.

Una aproximación similar se ha utilizado para desarrollar modelos más complejos y detallados de ecosistemas acuáticos. Tales modelos tienen variables de estado adicionales para describir subclases de poblaciones y nutrientes y para incluir sustancias adicionales y poblaciones. Por ejemplo, los grupos de fitoplancton y zooplancton se pueden categorizar por tamaños de especies. También se pueden incluir niveles tróficos mayores, como los peces. Los componentes de los nutrientes se pueden expandir para

que incluyan no sólo diferentes nutrientes, por ejemplo fósforo y sílice, así como el nitrógeno en sus diferentes formas de nutrientes, por ejemplo, nitrógeno orgánico, amonio y nitratos.

3.6. Técnicas de solución

El propósito de las ecuaciones predictivas es determinar el valor de Q_i en cada punto del tiempo, t . Una expresión que da los valores de $Q_i(t)$ se le conoce como la *solución* de las ecuaciones predictivas.

Si una solución se puede establecer explícitamente por una expresión matemática esta es llamada *solución de forma cerrada* o *solución analítica*. Por ejemplo, la ecuación exponencial

$$\frac{dQ}{dt} = rQ, \quad Q(t_0) = c$$

tiene solución cerrada: $Q(t) = ce^{r(t-t_0)} \dots \dots (50)$

Una lista de las soluciones cerradas más comunes se presenta en el cuadro 3.4. Aunque se debe aclarar que las soluciones cerradas o analíticas están asociadas a modelos muy simples o que tienen una forma especial. Por la complejidad de los sistemas ecológicos, la mayoría de los modelos que buscan ser realistas no tienen soluciones de forma cerrada y se deben resolver numéricamente.

Para resolver numéricamente las ecuaciones de diferencias, los valores de las variables de estado $Q_i(t)$ se calculan recursivamente; esto es, los valores de las variables a un tiempo, t , se toman en cuenta para calcular los valores al tiempo $t + 1$, los cuales a su vez se utilizan para calcular los valores al tiempo $t + 2$ y así sucesivamente. Este proceso inicia con $t = t_0$, para lo que se requiere el valor inicial $Q_i(t_0)$. Por ejemplo, si se considera un modelo de ecuaciones en diferencias de las poblaciones de presas y depredadores cuyas tasas de cambio se definieron en las ecuaciones (20) Y (21). Entonces, de la ecuación (25).

$$Q_1(t+1) = Q_1(t) + r_1 Q_1(t) - a_1 Q_1(t) Q_2(t) \quad \dots \quad (51)$$

$$Q_2(t+1) = Q_2(t) + r_2 Q_2(t) - a_2 Q_1(t) Q_2(t) \quad \dots \quad (52)$$

Para resolver estas ecuaciones, se especifican los valores de los parámetros y se definen los valores iniciales de las variables de estado. De manera que:

$$r = 0.5, \quad a_1 = a_2 = 0.001 \quad \text{y} \quad r_2 = -1. \quad \text{Con } Q_1(0) = 1000 \quad \text{y} \quad Q_2(0) = 400$$

Sustituyendo estos valores en las ecuaciones (51) y (52) se tiene

$$Q_1(1) = Q_1(0) + 0.5 Q_1(0) - (0.001) Q_1(0) Q_2(0) \quad \dots \quad (53)$$

$$= 1000 + (0.5)(1000) - (0.001)(1000)(400)$$

$$= 1000 + 500 - 400 = 1100$$

y

$$Q_2(1) = Q_2(0) - 1 Q_2(0) + (0.001) Q_1(0) Q_2(0) \quad \dots \quad (54)$$

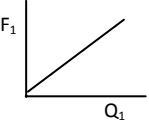
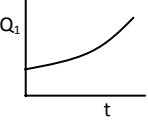
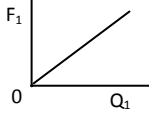
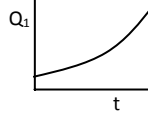
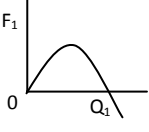
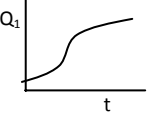
$$= 400 - 400 + (0.001)(1000)(400)$$

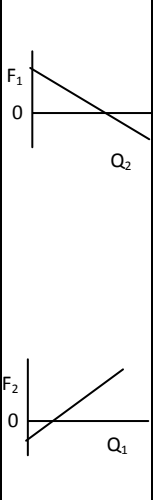
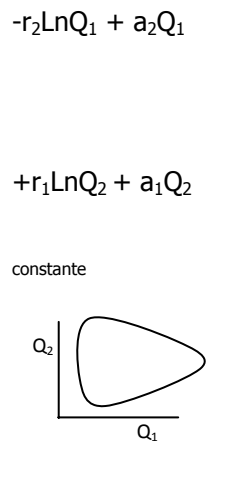
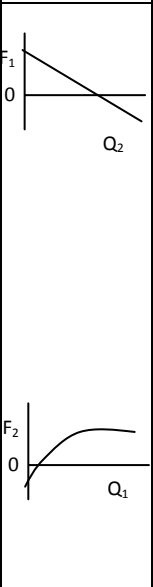
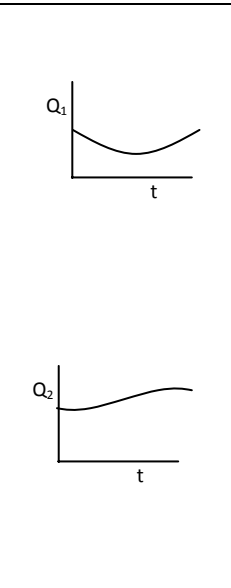
$$= 400 - 400 + 400 = 400$$

Los resultados, hasta el tiempo 10 se presentan a continuación.

Q1	1000	tiempo	Q1	Q2
Q2	400	0	1000.00	400.00
r1	0.5	1	1100.00	400.00
r2	-1	2	1210.00	440.00
a1 = a2	0.001	3	1282.60	532.40
		4	1241.04	682.86
		5	1014.11	847.45
		6	661.75	859.41
		7	423.91	568.72
		8	394.78	241.09
		9	496.99	95.18
		10	698.19	47.30

Al hablar de individuos los decimales no hacen sentido, por lo que estos resultados se aproximan al número entero más cercano.

Nombre	Tasa de cambio	Gráfica de F_i	Ecuación de predicción	Solución cerrada	Soluciones de equilibrio	Gráfica de $Q_i(t)$
Crecimiento exponencial (ecuación diferencial)	$F_1 = rQ_1$		$\frac{dQ_1}{dt} = rQ_1$	$Q_1(t) = Q_1(0)e^{rt}$	$Q_1^* = 0$ (no estable)	
Crecimiento exponencial (ecuación diferencial)	$F_1 = rQ_1$		$Q_1(t+1) = (1+r)Q_1(t)$	$Q_1(t) = (1+r)^t Q_1(0)$	$Q_1^* = 0$ (no estable)	
Crecimiento logístico	$F_1 = rQ_1 \left[\frac{K - Q_1}{K} \right]$		$\frac{dQ_1}{dt} = rQ_1 \left[\frac{K - Q_1}{K} \right]$	$Q_1(t) = \frac{K}{1 + ce^{-rt}}$ $c = \frac{K}{Q_1(0)} - 1$	$Q_1^* = 0$ (no estable) $Q_1^* = K$ (estable)	

<p>Lotka Volterra</p>	$F_1 = r_1 Q_1 + a_1 Q_1 Q_2$ $F_2 = r_2 Q_2 + a_2 Q_1 Q_2$		$\frac{dQ_1}{dt} = r_1 Q_1 - a_1 Q_1 Q_2$ $\frac{dQ_2}{dt} = r_2 Q_2 + a_2 Q_1 Q_2$	<p>No hay forma cerrada</p>	$(Q_1^*, Q_2^*) = (0, 0)$ <p>(no estable)</p> $(Q_1^*, Q_2^*) = \left(\frac{r_2}{a_2}, \frac{r_1}{a_1} \right)$ <p>(no estable)</p>	$-r_2 \ln Q_1 + a_2 Q_1$ $+r_1 \ln Q_2 + a_1 Q_2$ <p>constante</p> 
<p>Michaelis Menten</p>	$F_1 = I - \frac{\mu Q_1 Q_2}{K_1 + Q_1}$ $F_2 = \frac{\mu Q_1 Q_2}{K_1 + Q_1} - K_2 Q_2$		$\frac{dQ_1}{dt} = I - \frac{\mu Q_1 Q_2}{K_1 + Q_1}$ $\frac{dQ_2}{dt} = \frac{\mu Q_1 Q_2}{K_1 + Q_1} - K_2 Q_2$	<p>No hay forma cerrada</p>	$Q_1^* = \frac{K_1 K_2}{\mu + K_2}$ $Q_2^* = I \left[\frac{\mu - K_2}{\mu K_2} + \frac{1}{\mu} \right]$	

Cuadro 3.4. Soluciones cerradas más comunes

3.7. Métodos numéricos de solución de ecuaciones diferenciales

Existen varios métodos para el cálculo numérico de la solución de ecuaciones diferenciales. Algunos de ellos se basan en la expansión de una serie de Taylor de la función, $Q(t)$. Por el teorema de Taylor, una función finita con valores reales, $Q(t)$, para la cual existe una derivada finita $\frac{dQ}{dt}$ en el intervalo $t \leq s \leq t + \Delta t$, se puede representar como.

$$Q(t + \Delta t) = Q(t) + \frac{dQ(t)}{dt} \Delta t + \dots + \frac{d^m Q(t)}{dt^m} \frac{(\Delta t)^m}{m!} + \varepsilon(\Delta t^{m+1}) \quad \dots \quad (57)$$

donde m es un entero mayor de cero y $\varepsilon(\Delta t^{m+1})$ es un término del error. Si $\Delta t < 1$, el error se hace muy pequeño conforme m aumenta. Si $m = 1$, la ecuación (57) se transforma en.

$$Q(t + \Delta t) = Q(t) + \frac{dQ(t)}{dt} \Delta t + \varepsilon(\Delta t^2) \quad \dots \quad (58)$$

Una de las técnicas más simples, para la solución de ecuaciones diferenciales, es el método de Euler, que se basa en la ecuación (58). Con este método el valor de la variable, Q , al tiempo $t + \Delta t$, se calcula de la ecuación.

$$Q(t + \Delta t) = Q(t) + \frac{dQ(t)}{dt} \Delta t \quad \dots \quad (59)$$

$$Q(t + \Delta t) = Q(t) + F(Q, t) \Delta t \quad \dots \quad (60)$$

Donde $F(Q,t)$ es la tasa de cambio (como en la ecuación 14). Se puede ver en una comparación con la ecuación (58) que el error en esta aproximación es $\varepsilon(\Delta t^2)$, el cual es pequeño si Δt es menor de 1. La ecuación (60) es una ecuación en diferencias que se puede resolver recursivamente para calcular los valores de $Q(t)$ en $t_0 \leq t \leq T$, si $Q(t)$ es diferenciable en $t_0 \leq t \leq T$.

Para resolver la ecuación (60) para $t_0 \leq t \leq T$, se deben hacer recursivamente al menos $\frac{(T-t_0)}{\Delta t}$ cálculos. Si Δt es pequeño, este número puede ser muy grande. De manera que aunque el error en cada paso del método de Euler es pequeño, del orden de $(\Delta t)^2$, su acumulación en muchos pasos puede tener un efecto significativo sobre lo adecuado del resultado final.

Hay métodos que tienen un error más pequeño que $\varepsilon(\Delta t^2)$ en cada paso. Uno de estos es el método de Runge-Kutta que se basa en una aproximación de diferencias de la forma.

$$Q(t + \Delta t) = Q(t) + \sum_{i=1}^N C_i F(Q(t) + a_i t + b_i) + \varepsilon(\Delta t)^{N+1} \quad \dots \quad (61)$$

donde C_i , a_i y b_i se seleccionan de forma que la ecuación (61) es igual a la expansión de la serie de Taylor, ecuación (57). Hay muchas formas de seleccionar los valores de C_i , a_i y b_i , de manera que satisfagan estos requerimientos. Por ejemplo, para $N = 4$, una aproximación de Runge Kutta es.

$$Q(t + \Delta t) = Q(t) + \frac{1}{6} (m_1 + 2m_2 + 2m_3 + m_4) \Delta t \quad \dots \quad (62)$$

donde :

$$m_1 = F(Q(t), t)$$

$$m_2 = F(Q(t) + \frac{1}{2}m_1\Delta t, t + \frac{1}{2}\Delta t)$$

$$m_3 = F(Q(t) + \frac{1}{2}m_2\Delta t, t + \frac{1}{2}\Delta t)$$

$$m_4 = F(Q(t) + \frac{1}{2}m_3\Delta t, t + \frac{1}{2}\Delta t)$$

La ecuación (62) es una ecuación de diferencias que se puede resolver recursivamente. El error en cada paso es del orden de $(\Delta t)^5$, el cual es mucho más pequeño que el error del método de Euler $(\Delta t)^2$ (para $\Delta t < 1$). Actualmente existe software que incluye este tipo de rutinas.

Una descripción más a detalle de estos métodos, así como sus algoritmos se pueden revisar en: Franks, 1972, pp. 45-61 y en Chapra y Canale, 2002, donde se además de los algoritmos de Euler y Runge-Kutta se proponen algunas mejoras a estos algoritmos y métodos alternativos, para la solución numérica de ecuaciones diferenciales, como el de Heun y el de Fehlberg.

3.8. Sensibilidad

Independientemente del método de solución, es necesario conocer cómo cambian las soluciones al cambiar los valores iniciales de los parámetros. Un modelo se dice que es sensible a un parámetro si cambios pequeños en el valor del parámetro causan grandes cambios en la solución del modelo. La evaluación del efecto de los cambios del valor de

los parámetros sobre la solución se conoce como *análisis de sensibilidad*. Aspecto importante ya que se deben identificar cuáles son los parámetros a medir con mayor precisión.

3.9 Modelos dinámicos y estado estable

Los modelos donde las variables cambian a través del tiempo se llaman dinámicos. Cambiando dinámicamente los sistemas pueden eventualmente alcanzar un estado en el cual los valores de las variables permanezcan estables. Un sistema en el cual todas las variables de estado permanecen constantes a través del tiempo se dice que está en un estado estable o en equilibrio.

Algunos estudios se pueden enfocar sobre el comportamiento del estado estable más que sobre sus fluctuaciones. De aquí que sea importante obtener los valores de las variables de estado donde el sistema eventualmente es estable.

Sean $Q^* = (Q_1^*, \dots, Q_n^*)$ los valores de equilibrio de las variables de estado, dado que los valores de la variable de estado no cambian, las tasas de cambio se igualan a cero, esto es.

$$F_i(Q^*) = 0 \quad , \quad i = 1, 2, \dots, n \quad \dots \dots \quad (63)$$

Esta última ecuación se utiliza para calcular soluciones en el equilibrio. Por ejemplo, para calcular las soluciones en el equilibrio de las ecuaciones logísticas (33) y (35), se sustituye la ecuación (2) en la (63) para obtener.

$$F_1(Q_1^*) = rQ_1^* \left(\frac{K - Q_1^*}{K} \right) = 0 \quad \dots\dots (64)$$

$$rQ_1^* \left(\frac{K - Q_1^*}{K} \right) = 0 \Rightarrow K = Q_1^* \quad \dots\dots (65)$$

Para obtener la solución en el equilibrio de las ecuaciones de Lotka-Volterra, se sustituyen las ecuaciones (20) y (21) en (63), para obtener.

$$F_1(Q_1^*, Q_2^*) = r_1 Q_1^* - a_1 Q_1^* Q_2^* = 0 \quad \dots\dots (66)$$

$$F_2(Q_1^*, Q_2^*) = r_2 Q_2^* - a_2 Q_1^* Q_2^* = 0 \quad \dots\dots (67)$$

Obteniendo los puntos de equilibrio.

$$Q_2^* = \frac{r_1}{a_1} \quad \dots\dots (68)$$

$$Q_1^* = \frac{r_2}{a_2} \quad \dots\dots (69)$$

Es importante considerar esta secuencia de trabajo, al desarrollar un modelo matemático, por lo que sólo resta empezar a practicar.

Capítulo 4

Pasos prácticos para construir un modelo

Aunque hacer modelos tiene como eje central desarrollar las ecuaciones que describen el proceso, también es un hecho que antes que nada el modelador se debe enfrentar a “pintar” el conocimiento relevante del pool científico y organizarlo de manera adecuada a los objetivos del modelo. Al grado que se pueda complementar el conocimiento ya existente, o inventar nuevas estructuras que traten de responder a preguntas poco usuales. El arte reside en saber qué no incluir y qué hacer con las partes necesarias.

Se debe enfatizar que modelar es más que un arte, ya que las técnicas son necesarias pero no suficientes. El mejor de los matemáticos no puede construir un buen modelo hasta que él desarrolla al arte de “trazar”, desde la información que aporta el científico, la esencia del sistema que se está modelando y representar esta esencia en una forma parsimoniosa y tratable.

La intuición juega un papel importante, pero la intuición se puede desarrollar por ejercicio y por un esfuerzo consciente para construir modelos de acuerdo a los criterios de la buena modelación. Adoptar una estrategia estable de modelación es un paso esencial en este desarrollo.

Una estrategia viable puede empezar con expresar los objetivos del modelo, como una lista de las especificaciones del modelo. Esta lista debe describir las propiedades de los modelos finalizados y los usos para los cuales se diseñaron. Después, se debe buscar una estrategia que reduzca las tareas grandes o muy laboriosas a tareas de tamaño manejable. Entonces, los sub-modelos se construyen y validan, para después ensamblar y validar el modelo completo. Al construir y validar el modelo, se pueden obtener respuestas a las preguntas específicas, a las que surjan en el proceso y a situaciones no consideradas.

El objetivo de la modelación es poner el conocimiento en una forma más estructurada. Si las estructuras son principalmente matemáticas, es porque las estructuras matemáticas se diseñan con este propósito y por lo tanto constituyen una herramienta fundamental en el desarrollo de modelos. Entonces, la modelación requiere trabajo y conocimiento de la estructura de la modelación matemática.

4.1. Pasos a seguir

La estrategia general se puede considerar, como:

1. Listar los objetivos del modelo, como una lista de especificaciones del modelo
2. Reducir tareas a un tamaño manejable, identificar sub-modelos y sub-objetivos
3. Construir y validar los sub-modelos
4. Ensamblar los sub-modelos en un modelo completo y validarlo

5. Buscar respuesta a las preguntas objetivo
6. Examinar el comportamiento general del modelo: identificar comportamientos de interés
7. Por análisis de sensibilidad, identificar la estructura y parámetros, que son causales del comportamiento de interés
8. Validar esas estructuras y parámetros causales

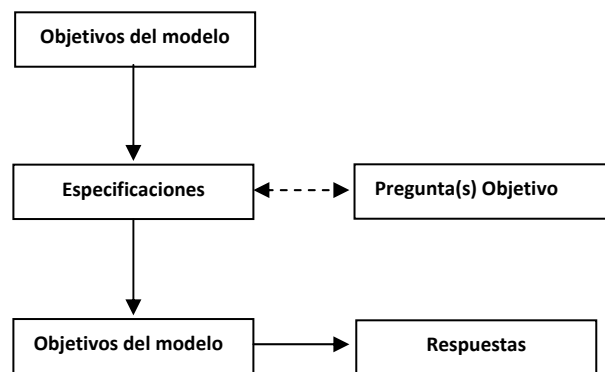


Figura 4.1. Estrategia de modelación

4.1.1. Objetivos

Al revisar la literatura es difícil encontrar los objetivos para los cuales se desarrolló un modelo. Y también es común que se critique que los modelos responden a preguntas y necesidades para las cuales no fueron diseñados inicialmente.

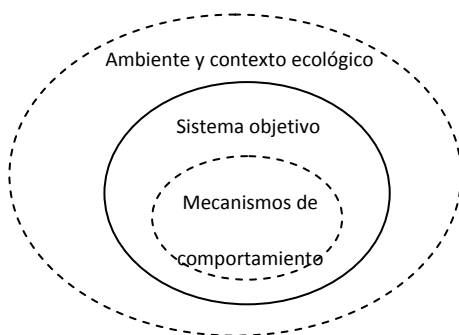
Por lo que es importante que al construir un modelo, para propósitos específicos, se indiquen explícita y adecuadamente sus propósitos y objetivos, de tal forma que se pueda someter a la crítica y se revise hasta donde cumple con sus especificaciones, de manera que si no las cumple entonces el modelo no está completo o terminado. Este primer paso puede proporcionar una estrategia de construcción del modelo, aunque

antes de ir a este ejercicio se recomienda una amplia discusión de los propósitos, metas, objetivos, actividades y conceptos asociados.

Para elaborar la lista de especificaciones, se deben considerar las preguntas del tipo: "cuáles serán los efectos de . . . ". El primer paso es identificar los subsistemas del ecosistema al cual se relacionan estas preguntas. A esto se le llama *sistema objetivo*.

No se deben incluir en el modelo mecanismos que no se entiendan, ni excluir aquellos que son esenciales para los propósitos del modelo. Aspecto que requiere conocimiento previo del sistema a estudiar o la colaboración de un experto.

Dependiendo de la naturaleza del propósito, puede ser necesario incorporar *mecanismos* trayéndolos del nivel bajo más cercano al sistema objetivo. Si el propósito requiere solamente describir un comportamiento normal, entonces los niveles inferiores generalmente no se requieren. Pero si se modifica algo que cambia el comportamiento normal, entonces se requiere modelar los mecanismos que contienen la explicación causal de cómo el sistema trabaja e incluye estos mecanismos en el modelo.



El sistema objetivo se debe considerar en el contexto y ambiente apropiado. En algunos casos es necesario modelar los mecanismos internos para responder a los estímulos especificados por los objetivos.

Los elementos de las especificaciones que hacen explícitos los objetivos son:

1. La pregunta o interrogante objetivo
2. Cambios y estímulos a realizar

3. Sistema objetivo exacto al cual aplicar las interrogantes
4. Sistema de mayor nivel del cual forma parte el sistema objetivo
5. Ambiente exacto al cual se aplican las interrogantes
6. Región del comportamiento descrito
7. Región de extrapolación y predicción
8. Base factual e hipotética (conjunto de datos, supuestos, fuentes de conocimiento)
9. Criterios empíricos de validación (funciones objetivos para el ajuste de curvas y criterios para probar la predicción)
10. Criterios teóricos de validación (realismo, concordancia con conocimiento aceptado y teorías)

En la práctica es necesario producir la lista de especificaciones, para guiar los siguientes pasos del proceso de modelación. Estas especificaciones proporcionan las propiedades del modelo que se necesitan para cumplir por completo los objetivos para los cuales se está construyendo el modelo.

4.2. Estructura de subsistemas

La razón más práctica para identificar subsistemas es reducir el problema de modelación a proporciones manejables. Esta división en módulos se justifica desde el punto de vista teórico, ya que se ha encontrado que los sistemas reales son jerárquico-modulares.

La palabra estructura se utiliza en varias formas, como ya se vio en el capítulo 1, en este caso se considera como identificar los subsistemas y sus acoplamientos, tanto en su forma matemática como en su relación entre variables. Se debe hacer distinción entre estructura de subsistemas y estructura relacional.

Si el sistema a modelar se define por los objetivos del modelo, entonces los sub-modelos también se deben definir por objetivos y sub-objetivos implicados en cada sub-modelo, lo que conduce a una perspectiva interesante en la estrategia de modelación.

Cada módulo puede requerir herramientas diferentes para cumplir sus objetivos por completo. Por ejemplo, alguno de los módulos puede operar en un tiempo continuo, mientras que otros operan en tiempos discretos. Una parte puede requerir un modelo de flujo de energía, otra un modelo de población estadístico. La descomposición en partes permite que cada parte se modele de la manera más adecuada para cumplir los objetivos. La integración en un todo debe quedar definida en las reglas de composición y descomposición.

4.3. Construcción y validación

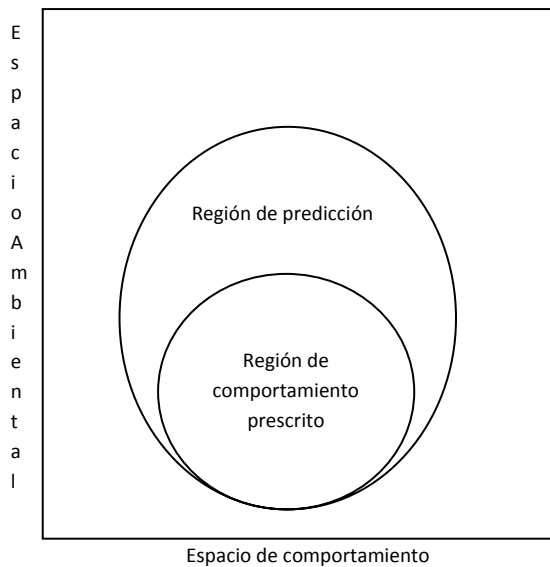
El proceso general de modelación se puede visualizar como un algoritmo iterativo, del tipo:

1. Construir un modelo y generar resultados, *ir a 3*
2. Revisar el modelo y generar resultados, *ir a 3*
3. Probar contra los criterios de validez, *parar o regresar a 2*

Esto significa que la actividad cesa cuando el modelo alcanza los estándares de validación o cuando se admita que no hay forma de alcanzar dichos estándares. Cuando el modelo pasa las pruebas de validación, está listo para los propósitos para los cuales se construyó.

La validación *extendida* algunas veces es posible mediante experimentos subsecuentes que se conducen para probar las predicciones.

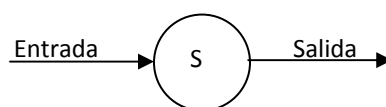
La validación está muy relacionada a la prueba de hipótesis y al ajuste de curvas, considerando que la validación está asociada al concepto de adecuación. Aquí se debe notar que la relación lineal es poco real en la biología, pero han sido de gran utilidad en el desarrollo de sistemas, sobre todo para la comunicación de ideas.



Es importante aclarar que la validación de la capacidad de extrapolación es un aspecto teórico, mientras que la validación del comportamiento sobre la región en la cual se ha observado el sistema es un aspecto empírico.

4.4 Estructura del modelo

Todos los sistemas generales tienen una relación funcional que se interpreta como una función entre dos conjuntos de variables. La conceptualización más simple es el sistema (S) como una función de entradas y salidas.



Entonces el modelo es cualquier regla que genera salidas a partir de entradas. En esta representación se dice que la estructura del modelo la proporciona la regla, que se representa mediante una ecuación, de la cual se deben encontrar sus parámetros.

Estudiar procesos en los que todas las salidas estén determinadas por completo, de acuerdo a los valores de entrada, es de poco interés en la investigación biológica. Los sistemas de mayor interés son los que están determinados por el estado anterior o secuenciales, en éstos, las salidas son función de valores anteriores de entradas y salidas, así como de las entradas actuales. Para realizar esto se deben identificar las variables de estado que conceptualmente se puedan medir, así como sus valores actuales. Aquí "correr" un modelo es simplemente generar salidas de acuerdo a las reglas y sobre un intervalo específico de tiempo, dados un conjunto particular de *estados iniciales* y un conjunto particular de entradas sobre el conjunto de tiempos.

Se debe recalcar que al definir un sistema, el *comportamiento* está relacionado con la naturaleza del sistema y la *estructura* a la interacción de las partes, es decir al entendimiento de cómo el sistema trabaja.

4.5. Análisis de sensibilidad y estudio del comportamiento del sistema

Al modelar se requiere el análisis de sensibilidad o de cómo cambia el comportamiento por efecto de una perturbación. Cambios en los parámetros o cambios estructurales se requiere para cumplir por completo con esta actividad.

El análisis de sensibilidad involucra cambios en los resultados por variaciones en los valores iniciales de las variables del sistema. Esto se tipifica por el gráfico de fases, el cual se estudia para determinar la dirección de cambio desde diferentes posiciones. Los aspectos a identificar son: isoclinas, puntos de equilibrio y algunos otros aspectos que

ayuden a resumir el comportamiento. El análisis de estabilidad tiene lugar en este espacio, relacionando el comportamiento del sistema en la vecindad de aspectos como equilibrios y ciclos.

4.6. Validación y estructura causal

Después de descubrir comportamientos interesantes del modelo y la identificación de la estructura causal por análisis de sensibilidad, uno se enfrenta con el problema de validar la estructura. Idealmente, un sub-sistema se puede aislar y el comportamiento de interés identificado con un comportamiento del sub-sistema. Entonces se procede a validar el sub-sistema por verificación de la concordancia con conocimiento existente, teoría y conjuntos de datos. Lo que puede hacer necesario construir nuevos experimentos de campo. También es común que las variables internas no sean representadas por un conjunto de datos, ya que a veces no se pueden medir directamente, de manera que se deben relacionar las interrogantes a mediciones indirectas o estimaciones.

4.7. Comentario final

De manera simplista se puede decir que los pasos básicos para crear y analizar modelos cuantitativos.

1. Formular el modelo
2. Analizar el modelo
3. Resolver el modelo (ecuaciones, valores iniciales, etc.)
4. Entender el modelo
5. Aceptar (o en algunos casos rechazar) el modelo

Un análisis más a detalle de estos pasos se encuentra en: Piedrahita, 1988 y en Chiappa y Sanvicente, 1998.

El gran objetivo de la modelación es adquirir habilidades de pensamiento crítico y una metodología para abordar problemas complejos. Donde el proceso de modelación es una actividad continua que debe mejorar el juicio humano y fortalecer la toma de decisiones.

El uso de los modelos para considerar ciertas condiciones (qué pasa si . . .), se conoce como experimentación (simulación). Por lo que al construir un modelo y especificar las condiciones iniciales, se puede simular en una computadora el comportamiento de las diferentes variables del modelo a través del tiempo.

La simulación por computadora no sólo es útil para modelar sistemas difíciles de observar en la realidad. También es una herramienta muy poderosa, que puede influir en el proceso de aprendizaje, sobre todo cuando se combina con la experimentación real.

Un paso final en el proceso de modelación es determinar hasta donde el modelo "mimetiza" al mundo real, a lo que se le llama *validación*. Hay varias formas de hacer esto y el proceso se puede considerar iterativo. Esto se hace por simulación y comparación. Dadas las mismas entradas, ¿al hacer los sistemas más grandes (extrapolar) el modelo da los mismos resultados? (por partes o el sistema completo).

Si el modelo y el sistema natural no concuerdan, el modelo no está obligadamente mal. La diferencia puede ser porque es un modelo incompleto o porque mide inadecuadamente el sistema natural, entonces el modelo puede indicar cuáles son las mediciones incompletas o erróneas. Para esto se han desarrollado una serie de procedimientos más formales para validar los componentes de un modelo (Caswel, 1976).

Capítulo 5

Herramientas software para Construir modelos matemáticos

Actualmente hay una gran cantidad de “paquetes” de cómputo para desarrollar modelos matemáticos en cualquier área del conocimiento, que si bien requieren de un buen nivel de conocimiento del proceso a modelar, se pueden trabajar y obtener resultados satisfactorios a corto plazo con relativamente pocos conocimientos matemáticos.

A nivel comercial se puede considerar el software de programación visual Stella[®], el cual es muy sencillo en su manejo, cuenta con una interfaz gráfica amigable y es bastante potente en sus rutinas de cálculo numérico. Si acaso el principal inconveniente sería el precio, pero aún así está entre los más accesibles.

5.1. Software de programación visual

Una lista de software de este tipo y con el mismo enfoque se presenta a continuación.

STELLA ITHINK (www.iseesystems.com). Sitio de **Stella** donde se presentan Demos, ejemplos, tutorales en línea y bibliografía. Así como el acceso a una versión de prueba.

MADONNA (www.berkeleymadonna.com). Sitio de **MadonnaBerkeley** un software muy semejante Stella donde se presentan Demos, tutorales en línea y bibliografía. Así como el acceso a una versión de prueba.

ModelMaker (www.modelkinetix.com). Sitio de *Modelkinetix*, donde uno de sus productos es *ModelMaker* un software muy semejante Stella y Madonna. Presenta Demos, tutorales en línea y bibliografía. Así como el acceso a una versión de prueba.

SAAMII (www.saam.com). También es un software de modelación numérica, aunque está más enfocado al área Farmacéutica y Biomédica. En su sitio presenta Demos, tutorales en línea y bibliografía. Así como el acceso a una versión de prueba.

PowerSim (www.powersim.com). Software de modelación dinámica, muy enfocado a aspectos empresariales-administrativos. En su sitio presenta Demos, tutorales en línea y bibliografía. Así como el acceso a una versión de prueba.

5.2. Software de uso libre

Se describen a continuación dos herramientas software de licencia GNU, que se pueden utilizar sin pagar y sin caer en el uso de copias ilegales.

5.2.1. NetLogo

Consiste en un lenguaje de programación simple y adaptada a la *modelación/simulación* de fenómenos en los que aparecen muchos individuos interactuando, como en los fenómenos habituales que se dan en la naturaleza, las sociedades o muchas áreas de la matemática.

Tiene como orientación principal modelar sistemas compuestos por individuos que interaccionan entre sí y con el medio. Y se basa en el paradigma de modelización por agentes:

Netlogo tiene muchas facilidades de programación, que por el momento no se van a revisar, ya que el interés central está en el Modelador de Sistemas Dinámicos, donde no se programa la conducta de agentes individuales, en cambio, se programa cómo las poblaciones de agentes se comportan en conjunto.

El Modelador de Sistemas Dinámicos permite dibujar un diagrama que define estas poblaciones, o acciones, y cómo interactúan. El Modelador lee el diagrama y genera los códigos adecuados, las variables globales, procedimientos y reporteros para ejecutar el modelo.

5.2.1.1. Los Conceptos básicos

En NetLogo, un modelo se hace con cuatro tipos de elementos: Los Stock, Variables, Flujos y Enlaces.

Un **stock** representa una colección de materia o un agregado. Por ejemplo, una Acción puede representar una población de ovejas o el agua en un lago.

Un **Flujo** lleva las cosas hacia dentro o hacia fuera de una acción. Los flujos se parecen a las cañerías con un grifo, porque el grifo controla cuánto pasa de material a través de la cañería.

Una **Variable** es un valor empleado en el diagrama. Puede ser una ecuación que depende de otras Variables, o puede ser un valor numérico.

Un **Enlace** conecta un valor de una parte del diagrama con algún otro. Un enlace transmite el valor de una Variable o una Acción hacia otra Acción o Flujo

5.2.2. Octave

Octave es un lenguaje de programación de alto nivel, inspirado en el software comercial MATLABr (MATrixLABoratory). MATLABr nace como una herramienta pensada para álgebra numérica lineal (matrices, vectores y sus operaciones), y para los alumnos de Ingeniería Química de las Universidades de Wisconsin-Madison y Texas. A partir de ese momento, las contribuciones de los usuarios han hecho evolucionar este software agregándole bibliotecas y funciones. Ahora, las aplicaciones de Octave ya no se limitan al simple trabajo con matrices y vectores, como una mera calculadora, sino que ahora aparte de aplicaciones puramente matemáticas o numéricas, se usa en otros campos de la ciencia e ingeniería.

Si acaso tiene algún pero, es su interfaz de usuario la cual es a base de línea de comandos, donde se escriben directamente las instrucciones de programación de manera interpretada. Lo cual se compensa con su enorme facilidad para realizar operaciones matriciales y para resolver sistemas de ecuaciones diferenciales.

Además de su facilidad para “comunicarse” con otros lenguajes de programación como C++, Pascal (Delphi) e incluso Fortran.

Es necesario aclarar que estos no son las únicas herramientas de este tipo con licencia de uso libre, pero si puede ser una manera de empezar a trabajar con este tipo de software.

Capítulo 6

La Bio-matemática en México

En México se tienen trabajos serios para fortalecer el vínculo entre las Matemáticas y la Biología. Entre los que se pueden mencionar:

- 1) Garduño y Carvajal, 1985. Que escriben sobre los fundamentos de la modelación matemática en Biología. Y cuyo eje central es el capítulo 2: El pensamiento sistémico en Biología como metodología.

- 2) Esteva y Falconi, 2002. Quienes compilan una serie de materiales que revisan los fundamentos y los enfoques con los que se trabajan los sistemas dinámicos en México.
- 3) Sánchez, Miramontes y Gutiérrez, 2002. Coordinan la compilación de una serie de biografías de autores clásicos, cuya influencia a trascendido y tendido puentes de trabajo interdisciplinarios y transdisciplinarios entre la biología y las matemáticas.
- 4) Miramontes, 2004. Habla de la relación biología estadística, de la biología matemática o biomatemática, de la modelación matemática en biología y cuestiona la existencia de una biología teórica.

También hay materiales *on-line*, resaltando un curso que incluye una serie de materiales de consulta y ejercicios que de manera gradual y constante permite adquirir los conocimientos básicos de la modelación:

Voinov, 1999, <http://www.likbez.com/AV/Simmod.html>

No hay que olvidar el sitio que se está desarrollando en la FES Zaragoza, con material sobre estos temas y que se puede consultar en:

enlinea.zaragoza.unam.mx/biomat

Es una realidad que todas las universidades, a nivel mundial, que cuentan de manera conjunta con un departamento de Matemática y uno de Biología, tienden a generar este

vínculo. Aunque puede variar el nombre, a disciplinas como: Biología teórica, Bioinformática, Ecología cuantitativa o Biomatemática, en esencia el objeto de estudio y, a veces, hasta el enfoque es el mismo.

Para culminar con este material, se debe aclarar y recalcar que modelar requiere de la adquisición y manejo de habilidades y no sólo del manejo de información, así que la mejor forma de aprender a modelar es haciendo modelos, así que manos a la obra y a realizar todos los modelos posibles.

Bibliografía

Se dan las referencias de un conjunto de materiales que se considera pueden servir para iniciarse en el amplio y fascinante mundo de la modelación matemática

1. Beltrami J. Edward, 1998, **Mathematics for Dynamic Modeling**, 2ª. Edición, Academia Press, USA, 219 pp.

2. Borrelli L. R., y Coleman S. C., 2002, **Ecuaciones diferenciales**. Una perspectiva de modelación, Oxford University Press, México, 828 pp.

3. Bruce Hannon and Matthias Ruth, 1997, **Modeling Dynamic Biological Systems**, Springer Verlag, New Cork, Inc, 399 pp.

4. Bruce Hannon and Matthias Ruth, 2001, **Dynamic Modeling**, 2ª edición, Springer Verlag, New Cork, Inc, 409 pp.

5. Caswel, H., 1976, **The validation problem** in B.C. Pattern (Ed.). System analysis and simulation in ecology, Vol. 4. Academic, New York, págs. 313-325.

6. Chapra, C. S., y Canale, P. R., 2002, **Métodos Numéricos para Ingenieros. Con programas de aplicación**, McGraw-Hill Internacional, México, págs. 703-759.

7. Charles A. S. Hall & John W. Day, Jr. (Editores), 1977, **Ecosystem Modeling in Theory and Practice: An introduction with Case Histories**, John Wiley & Sons, 1977, USA, 684 pp.

8. Chiappa–Carrara, X. y L. Sanvicente–Añorve, 1998, **El papel de los modelos en el proceso de la investigación**. Tópicos de Investigación y Posgrado, 5(4): 204–211.

9. Elaydi, S. N., 1996, **An Introduction to Difference Equations**, Springer Verlag, USA, 427 pp.

10. Esteva L y Falconi M. (compiladores), 2002, **Biología matemática**. Un enfoque desde los sistemas dinámicos, Ed. Las prensas de ciencias, UNAM, México, 207 pp.

11. Franks, G. E. R., 1972, **Modeling and Simulation in Chemical Engineering**, Wiley-Interscience, 411 pp.

12. Fry, J.C.(editor), 1996, **Biological Data Analysis**, Oxford University Press, 418 pp.

13. García, G. L., 1997, **Cibernética Matemática**, Instituto Politécnico Nacional, México, 176 pp.

14. Garduño O. R. Y Carvajal R., 1985, **Biología y Pensamiento de Sistemas: una aproximación bibliográfica**, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), México, 121 pp.

15. Hall, A. S. Ch., and Day, W. J., 1977, **Ecosystem Modeling in Theory and Practice: An introduction with Case Histories**, John Wiley and Sons, U.S.A., 684 pp.

16. Hall, A. S. Ch., and Day, W. J., 1977(b), **Systems and Models: Terms and Basic Principles**, pp. 6-36, en Hall, A. S. Ch., and Day, W. J., 1977, *Ecosystem Modeling in Theory and Practice: An introduction with Case Histories*, John Wiley and Sons, U.S.A., 684 pp.

17. Huntley, I.D. and D. J. G. James, 1992, **Mathematical Modelling: a Source Book of Case Studies**, Oxford University Press, Great Britain, 462 pp.

18. Jong, D. E., 2005, **Dynamical Systems, Individual-Based Modeling, and Self-Organization**, Artificial Intelligence Laboratory, Vrije Universiteit Brussel, <http://arti.vub.ac.be>

19. Leslie A. M., 1997, **The First Step**, Prepared for the MIT System Dynamics in Education Project under the supervision of Dr. Jay W. Forrester., 59 pp.

20. Levins, R., 1966. **The strategy of model building in population biology**, Amer, Sci., 54:421-431

21. Matthias Ruth and James Lindholm, 2002, **Dynamic Modeling for Marine Conservation**, Springer Verlag, New Cork, Inc, 449 pp.

22. Meryl E. Wastney, Blossom H. Patterson, Oscar A. Linares, Meter C. Greif, Ray C. Boston, 1999, **Investigatig Biological Systems Using Modeling**, Academia Press, U.S.A., 382 pp.

23. Miramontes V. P., 2004, **La Biología Matemática**, en Bautista R. R., Martínez E. J.R y Miramonte P., 2004, *Las Matemáticas y su Entorno*, Siglo XXI editores SA de CV, México, págs. 47-65.

24. Piedrahita, R.H. 1988. **Introduction to computer modeling of aquaculture pond ecosystems**. Aquacult. Fish. Management, 19(1): 1-12.

25. Sanchez G. F., Miramontes P., y Gutiérrez S. J. L. (coords.), 2002, **Clásicos de la Biología Matemática**, Siglo XXI Editores, SA de CV, México, 177 pp.

26. Voinov, A., 1999, **Simulation Modeling. On-Line Course**, <http://www.likbez.com/AV/Simmod.html>

27. Wiegert, G. R., 1996, **Compartment Models**, pp. 345-379, en Fry, J.C.(editor), Biological Data Analysis, Oxford University Press.

28. Wiggins, S., 2003, **Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos**, 2a. Ed., Springer Verlag, USA, 843 pp.

29. William E. Grant, Ellen K. Pedersen, Sandra L. Marin, 1997, **Ecology and Natural Resource Management. System Analysis and Simulation**, John Willey and Sons, U.S.A., 373 pp.

Modelación matemática en Biología.

Curso práctico

1ª. Edición

Se imprimió en el Laboratorio de Aplicaciones
Computacionales de la FES Zaragoza

Con un tiraje de 100 ejemplares y su edición en formato
electrónico para difundirlo en el sitio electrónico:

enlinea.zaragoza.unam.mx/biomat

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
UMDI-SISAL, FACULTAD DE CIENCIAS

De manera sencilla, se revisan los fundamentos teóricos de la modelación matemática. En el capítulo uno se da una visión general de qué es, para qué sirve y cómo se hace la modelación de procesos biológicos; en el capítulo dos se analizan las herramientas para representar de manera gráfica cualquier sistema; el capítulo tres muestra, mediante ejemplos relativamente sencillos, cómo se va construyendo paso a paso la representación matemática de un proceso biológico; en el cuatro se presenta una propuesta metodológica para elaborar modelos; en el cinco se habla del software que se puede utilizar y finalmente en el capítulo seis se mencionan, brevemente, algunas de las instituciones académicas y grupos de trabajo que desarrollan modelos matemáticos con enfoque biológico.

Para conservar la vigencia del material, sólo se presentan los aspectos teóricos, lo que permite que se desarrollen ejemplos prácticos o estudios de caso en el software que mejor maneje el lector.

