

Nicolas Bacaër

con

Rafael Bravo de la Parra & Jordi Ripoll

Breve historia de los modelos matemáticos en dinámica de poblaciones



**Breve historia de los modelos
matemáticos en dinámica de poblaciones**

Nicolas Bacaër

con

Rafael Bravo de la Parra & Jordi Ripoll

Nicolas Bacaër
Institut de recherche pour le développement
nicolas.bacaer@ird.fr

Rafael Bravo de la Parra
Universidad de Alcalá
rafael.bravo@uah.es

Jordi Ripoll
Universitat de Girona
jripoll@imae.udg.edu

Las personas que deseen comprar la versión en papel de este libro pueden enviar un mensaje a nicolas.bacaer@ird.fr.

«Los microbios que en el siglo XVI no mataban a los europeos, que ya eran inmunes, mataron a los amerindios. Del mismo modo, los rasgos culturales que hacen saludable a un estadounidense pueden ser patológicos en un europeo.»

Régis Debray

Civilización - Cómo nos hemos convertido en americanos

Fotos de la portada: Friso mural de la Casa de México, la Fundación Abreu de Grancher, el Colegio de España y la Casa Argentina en la Ciudad Internacional Universitaria de París

Titre original : Histoires de mathématiques et de populations
© Cassini, Paris, 2008

Pour l'édition espagnole :
© Nicolas Bacaër, 2021
ISBN : 9791034365883
Dépôt légal : avril 2021

Introducción

En recuerdo de Ovide Arino

La dinámica de poblaciones es el área de la ciencia que trata de explicar de forma mecánica y sencilla las variaciones temporales del tamaño y la composición de las poblaciones biológicas, como las de seres humanos, animales, plantas o microorganismos. Está relacionada con el área más descriptiva de la estadística de poblaciones, es bastante distinta. Un punto en común es que ambas hacen un amplio uso del lenguaje matemático.

La dinámica de poblaciones se encuentra en la intersección de varios campos: las matemáticas, las ciencias sociales (demografía), la biología (genética y ecología de poblaciones) y la medicina (epidemiología). Por ello, no suele presentarse como un todo, a pesar de las similitudes entre los problemas que se abordan en las distintas aplicaciones. Una notable excepción en francés es el libro *Teorías matemáticas de la población* de Alain Hillion¹. Pero presenta el tema desde el punto de vista del matemático, distinguiendo varios tipos de modelos: modelos en tiempo discreto ($t = 0, 1, 2, \dots$) y modelos en tiempo continuo (t es un número real), modelos deterministas (los estados futuros se conocen con exactitud si el estado presente se conoce con exactitud) y modelos estocásticos (donde las probabilidades intervienen). A continuación, el libro considera lógicamente modelos deterministas discretos, modelos deterministas continuos, modelos estocásticos discretos y modelos estocásticos continuos.

En este libro se intenta tratar el mismo tema pero desde un punto de vista histórico. La investigación se explica en su contexto. Se incluyen breves biografías de científicos. Esto debería facilitar la lectura del libro a los menos familiarizados con las matemáticas y, por lo general, puede ayudar a comprender el origen de los problemas estudiados. Pero este libro no se limita a la historia. También puede servir como introducción a la modelización matemática. Me pareció importante incluir los detalles de la mayoría de los cálculos para que el lector pueda ver realmente las limitaciones de los modelos. Las partes técnicas se destacan en recuadros grises y pueden saltarse en la primera lectura. El último capítulo se centra en los numerosos problemas contemporáneos de la dinámica de poblaciones que se pueden intentar analizar desde un punto de vista matemático. Para los que quieran saber más, las listas de

¹Presses Universitaires de France, Paris, 1986.

referencias al final de cada capítulo incluyen también sitios web de los que se pueden descargar artículos originales.

No era posible en un libro de esta extensión dar una visión completa de todos los trabajos desarrollados hasta ahora ni hablar de todos los científicos que han contribuido al tema. La elección realizada contiene necesariamente un componente de arbitrariedad, sobre todo para las décadas más recientes. Espero, no obstante, que la muestra elegida sea lo suficientemente representativa y que me disculpen las personas activas dentro del área cuyos trabajos no se mencionan.

Este libro estaría especialmente indicado para

- Estudiantes de secundaria y universitarios que se preguntan qué vínculos pueden existir entre los cursos de matemáticas a los que tienen que asistir y el mundo que les rodea, o estudiantes que preparan un trabajo personal sobre un tema relacionado con la dinámica de poblaciones.
- Los profesores de matemáticas que intentan hacer su curso más atractivo. El conocimiento de las cuatro operaciones elementales es suficiente para entender la mayoría de los capítulos 1, 2 y 5. El capítulo 3 puede servir de introducción a las aplicaciones de los logaritmos. Este libro también cubre: las ecuaciones en diferencias en los capítulos 1, 3, 8, 11, 14, 21, 23, 24; las ecuaciones diferenciales en los capítulos 4, 6, 12, 13, 16; las ecuaciones en derivadas parciales en los capítulos 20, 25; una ecuación integral en el capítulo 10; y aplicaciones de la teoría de la probabilidad en los capítulos 2, 7, 8, 9, 15, 16, 17, 18, 19 y 22.
- Personas ya familiarizadas con la demografía, la epidemiología, la genética o la ecología y dispuestas a comparar su área favorita con otras que puedan implicar modelos matemáticos similares.
- Lectores interesados en la historia de la ciencia.

Este libro es esencialmente una traducción de la edición francesa publicada por Cassini Éditeurs (París) en 2008 con el título *Histoires de mathématiques et de populations*. Algunos capítulos han sido reorganizados o reescritos. Se han añadido cuatro figuras. Se han corregido algunas erratas. Se han ampliado y actualizado las listas de referencias al final de cada capítulo. Estas listas incluyen los sitios web que muestran las obras originales. Se ha publicado una traducción al inglés con el título *A Short History of Mathematical Population Dynamics* (Springer, 2011).

Para la traducción al español, estoy muy agradecido a Rafael Bravo de la Parra, profesor de la Universidad de Alcalá, y a Jordi Ripoll, profesor de la Universidad de Girona, que revisaron y corrigieron la traducción automática del software DeepL.

Capítulo 1

La sucesión de Fibonacci (1202)

En 1202, Leonardo de Pisa, también conocido como Fibonacci, publicó un libro que popularizó en Europa el sistema numérico decimal indio que también habían adoptado los matemáticos árabes. Entre los muchos ejemplos que se dan en el libro, uno se refiere al crecimiento de una población de conejos. Es probablemente uno de los ejemplos más antiguos de un modelo matemático para la dinámica de poblaciones.

Leonardo de Pisa, llamado Fibonacci mucho tiempo después de su muerte, nació alrededor de 1170 en la República de Pisa, cuando ésta se encontraba en el apogeo de su poder comercial y militar en el mundo mediterráneo. Hacia 1192, el padre de Fibonacci fue enviado por la República al puerto de Bejaia, actualmente en Argelia, para dirigir un puesto comercial. Su hijo se unió a él poco después para prepararse como comerciante. Leonardo empezó a aprender el sistema numérico decimal que los árabes habían traído de la India y que sigue utilizándose hoy en día casi en la misma forma: 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 y 9. Mientras viajaba por negocios por el Mediterráneo, comparó los diferentes sistemas numéricos y estudió las matemáticas árabes. De vuelta a Pisa en 1202, terminó de escribir un libro en latín titulado *Liber abaci* en el que explicaba el nuevo sistema numérico y mostraba cómo utilizarlo para la contabilidad, las conversiones de peso y moneda, los tipos de interés y muchas otras aplicaciones. También compiló la mayor parte de los resultados en álgebra y aritmética conocidos por los árabes.

Fibonacci consideró en su libro lo que hoy se llamaría un problema de dinámica de poblaciones. Pero apareció sólo como un ejercicio de cálculo en medio de otros temas no relacionados: la sección anterior del libro es sobre números perfectos que son la suma de sus factores, como $28 = 14 + 7 + 4 + 2 + 1$, y la sección siguiente es un problema sobre el reparto de dinero entre cuatro personas que equivale a un sistema lineal de cuatro ecuaciones. He aquí una traducción del latín del problema poblacional:

«Un cierto hombre tenía una pareja conjunta de conejos en un lugar cerrado. Se desea saber cuántas serán creadas a partir de esta pareja en un año, cuando por su naturaleza, en un solo mes dan a luz a otra pareja y a partir del segundo mes los nacidos también dan a luz.»

Si hay una pareja de conejos recién nacidos al principio del primer mes, esta pareja aún no será fértil hasta al cabo de un mes y seguirá habiendo una sola pareja de conejos al principio del segundo mes. Esta pareja de conejos dará a luz a otra pareja al principio del tercer mes, por lo que habrá dos parejas en total. La pareja inicial de conejos volverá a parir otra pareja al principio del cuarto mes. Pero la segunda pareja de conejos aún no será fértil. Sólo habrá tres parejas de conejos.

Utilizando notaciones modernas, sea P_n el número de parejas de conejos al principio del mes n . El número de parejas de conejos P_{n+1} en el mes $n + 1$ es la suma del número P_n de parejas en el mes n y del número de parejas recién nacidas en el mes $n + 1$. Pero sólo las parejas de conejos que tienen al menos dos meses de edad dan lugar a nuevas parejas de conejos en el mes $n + 1$. Son las parejas que ya existían en el mes $n - 1$ y su número es P_{n-1} . Así que

$$P_{n+1} = P_n + P_{n-1}.$$

Se trata de una relación de recurrencia: da la población del mes $n + 1$ en función de la población de los meses anteriores. Por lo tanto, Fibonacci podría construir fácilmente la siguiente tabla, donde $1 + 1 = 2$, $1 + 2 = 3$, $2 + 3 = 5$, $3 + 5 = 8$, etc.

n	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
P_n	1	1	2	3	5	8	13	21	34	55	89	144	233

De hecho, Fibonacci consideró como condición inicial la situación en el mes $n = 2$. Como $P_{14} = 144 + 233 = 377$, finalmente obtuvo 377 parejas de conejos doce meses después de su punto de partida. Observó que esta sucesión de números podía continuar indefinidamente.

Después del año 1202, Fibonacci escribió varios libros más, como *Practica geometriae* en 1220 y *Liber quadratorum* en 1225. Su fama le llevó a entrevistarse con el emperador Federico II, que apreciaba la ciencia. En 1240, la República de Pisa concedió a Fibonacci una pensión anual. Se desconoce el año de su muerte.

Durante los siglos posteriores, el problema de los conejos de Fibonacci cayó en el olvido y no tuvo ninguna influencia en el desarrollo de los modelos matemáticos de la dinámica de poblaciones. Varios científicos se encontraron con la misma sucesión de números en sus estudios, pero no se refirieron a Fibonacci ni a ninguna población. Varios libros de Kepler contienen la observación de que la relación P_{n+1}/P_n converge, cuando n tiende al infinito, al número áureo $\phi = (1 + \sqrt{5})/2$. Este es un caso particular de una propiedad

común a la mayoría de los modelos de poblaciones: la tendencia a aumentar geoméricamente (véanse los capítulos 3 y 21). En 1728 Daniel Bernoulli obtuvo la fórmula exacta

$$P_n = \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\frac{1 + \sqrt{5}}{2} \right]^n - \frac{1}{\sqrt{5}} \left[\frac{1 - \sqrt{5}}{2} \right]^n$$

al estudiar series recurrentes en general. Las obras completas de Fibonacci se publicaron en el siglo XIX. A partir de entonces, la secuencia (P_n) se podía encontrar en los libros de matemáticas recreativas con el nombre de secuencia de Fibonacci.

Es evidente que, para modelizar una población de conejos, las hipótesis que conducen a la secuencia de Fibonacci están lejos de ser realistas: no hay mortalidad, no hay separación de sexos, etc. El interés por esta secuencia en las últimas décadas en biología proviene del hecho de que varias plantas contienen estructuras que implican algunos de los números P_n , por ejemplo, 8 y 13 en las piñas o 34 y 55 en los girasoles. Incluso existe una revista científica, *The Fibonacci Quarterly*, dedicada por completo a las propiedades y aplicaciones de la secuencia de Fibonacci.

Más información

1. Bernoulli, D.: Observaciones de seriebus... *Comment. Acad. Sci. Imp. Petropolitanae* 3, 85–100 (1728/1732) → *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2, Birkhäuser, Basel, 1982, 49–64.
2. Sigler, L.E.: *Fibonacci's Liber Abaci*. Springer, New York (2002).
3. Vogel, K.: Leonardo Fibonacci. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 4, 604–613. Scribner, New York (1971)

Capítulo 2

Tabla de vida de Halley (1693)

En 1693, el famoso astrónomo inglés Edmond Halley estudió los registros de nacimientos y defunciones de la ciudad de Breslau, que habían sido transmitidos a la *Royal Society* por Caspar Neumann. Elaboró una tabla de vida que mostraba el número de personas que sobrevivían hasta cada edad de una cohorte nacida el mismo año. También utilizó su tabla para calcular el precio de las rentas vitalicias. Este capítulo recuerda este trabajo y lo sitúa en el contexto de la vida de Halley y de los primeros desarrollos de la «aritmética política» y la teoría de la probabilidad, que interesaron a personas como Graunt, Petty, De Witt, Hudde, Huygens, Leibniz y de Moivre.

Edmond Halley nació cerca de Londres en 1656. Su padre era un rico fabricante de jabón. Edmond se interesó por la astronomía desde muy joven. Comenzó a estudiar en el *Queen's College* de la Universidad de Oxford. Cuando se inauguró el Observatorio de Greenwich en 1675, Halley ya pudo visitar a Flamsteed, el Astrónomo Real. Interrumpió sus estudios de 1676 a 1678 para ir a la isla de Santa Elena y establecer un catálogo de las estrellas que se pueden ver desde el hemisferio sur. A su regreso a Inglaterra se convirtió en miembro de la *Royal Society*. Publicó también las observaciones que había realizado sobre la circulación de los vientos durante su viaje a Santa Elena. En 1684 visitó a Newton en Cambridge para discutir la relación entre las leyes del movimiento planetario de Kepler y la fuerza de atracción ejercida por el Sol. Animó a Newton a escribir los famosos *Principios matemáticos de la filosofía natural*, libro que finalmente publicó a su costa. Por entonces trabajaba como secretario de la *Royal Society*. En 1689 diseñó una campana para bucear bajo el agua, que él mismo probó.

Más o menos en la misma época, Caspar Neumann, un teólogo que vivía en Breslau, recopilaba datos sobre el número de nacimientos y muertes en su ciudad. Breslau pertenecía al imperio de los Habsburgo (ahora está en Polonia y se llama Wrocław). Los datos incluían la edad a la que había muerto la gente. De este modo, se podía construir una tabla de vida que mostraba la probabilidad de sobrevivir hasta una edad determinada.

La primera tabla de vida se publicó en Londres en 1662 en un libro titulado *Observaciones naturales y políticas sobre las estadísticas de mortalidad*.

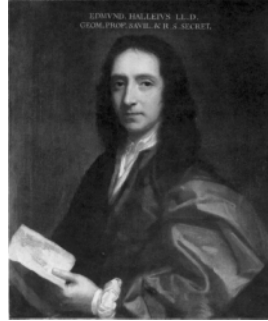


Figura 2.1:
Edmond Halley (1656–1742)

Este libro suele considerarse como el texto fundador tanto de la estadística como de la demografía y tiene una extraña particularidad: la gente se pregunta todavía hoy si fue escrito por John Graunt, comerciante londinense y autor indicado en la portada del libro, o por su amigo William Petty, uno de los fundadores de la *Royal Society*¹. En cualquier caso, la tabla de vida contenida en el libro trataba de aprovechar los boletines que informaban regularmente de los entierros y bautizos en Londres desde principios del siglo XVII. Estos boletines se utilizaban principalmente para informar a la población sobre las recurrentes epidemias de peste. Por ello, indicaban la causa de la muerte y no la edad a la que se fallecía. Para obtener una tabla de vida que diera la probabilidad de sobrevivir en función de la edad, Graunt o Petty tuvieron que adivinar cómo se relacionaban las diferentes causas de muerte con los grupos de edad. Debido a ello, su tabla de vida pudo estar sujeta a grandes errores. No obstante, el libro tuvo mucho éxito, con cinco ediciones entre 1662 y 1676. Varias ciudades de Europa habían empezado a publicar boletines similares al de Londres.

Así fue casi treinta años después de esta primera tabla de vida cuando, siguiendo la sugerencia de Leibniz, Neumann envió a Henry Justel, secretario de la *Royal Society*, sus datos demográficos de la ciudad de Breslau para los años 1687–1691. Justel murió poco después, y Halley se hizo con los datos, los analizó y en 1693 publicó sus conclusiones en las *Philosophical Transactions of the Royal Society*. Su artículo se titula *Una estimación de los grados de la mortalidad de la humanidad, extraída de curiosas tablas de los nacimientos y funerales en la ciudad de Breslaw, con un intento de determinar el precio de las rentas vitalicias*.

Durante el periodo de cinco años estudiado, Halley observó que el número de nacimientos en Breslau era más o menos igual al número de muertes,

¹Para un análisis detallado, véase el libro de Hervé Le Bras en las referencias.

de modo que la población total era casi constante. Para simplificar el análisis, supuso que la población se encontraba exactamente en estado estacionario: el número anual de nacimientos (llamado P_0), la población total, la población de edad k (P_k) y el número anual de muertes a la edad k (D_k) son todos constantes a medida que pasa el tiempo. Esto pone de relieve una propiedad adicional interesante de los datos de Breslavia, ya que tal simplificación no habría sido posible para una ciudad de rápido crecimiento como Londres, donde las estadísticas también estaban sesgadas por el flujo de población procedente del campo.

Cuadro 2.1: La tabla de vida de Halley que muestra la población P_k de edad k .

k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k	k	P_k
1	1.000	15	628	29	539	43	417	57	272	71	131
2	855	16	622	30	531	44	407	58	262	72	120
3	798	17	616	31	523	45	397	59	252	73	109
4	760	18	610	32	515	46	387	60	242	74	98
5	732	19	604	33	507	47	377	61	232	75	88
6	710	20	598	34	499	48	367	62	222	76	78
7	692	21	592	35	490	49	357	63	212	77	68
8	680	22	586	36	481	50	346	64	202	78	58
9	670	23	579	37	472	51	335	65	192	79	49
10	661	24	573	38	463	52	324	66	182	80	41
11	653	25	567	39	454	53	313	67	172	81	34
12	646	26	560	40	445	54	302	68	162	82	28
13	640	27	553	41	436	55	292	69	152	83	23
14	634	28	546	42	427	56	282	70	142	84	20

Los datos de Breslau tenían una media de 1 238 nacimientos al año: éste es el valor que Halley tomó para P_0 . En principio, también podía calcular a partir de los datos la media anual D_k del número de muertes entre las personas de edad k para todo $k \geq 0$. Utilizando la fórmula

$$P_{k+1} = P_k - D_k, \quad (2.1)$$

pudo construir la tabla 2.1 que da P_k . A la inversa, se pueden encontrar los valores de D_k que utilizó a partir de la fórmula $D_k = P_k - P_{k+1}$: $D_0 = 238$, $D_1 = 145$, $D_2 = 57$, $D_3 = 38$ y así sucesivamente. De hecho, Halley reordenó un poco sus resultados, unas veces para obtener números redondos (es el caso de D_1 , que se ha modificado ligeramente para que $P_1 = 1000$) y otras para suavizar ciertas irregularidades debidas al pequeño número de muertes a edades avanzadas en un estudio de cinco años. Calculando la suma de todos los

números P_k de la tabla, Halley obtuvo una estimación de la población total de Breslau cercana a los 34 000 habitantes².

En resumen, este método tenía la gran ventaja de no requerir un censo general, sino sólo el conocimiento del número de nacimientos y defunciones y de la edad a la que morían las personas durante unos años.

La tabla de vida de Halley sirvió de referencia para varios trabajos en el siglo XVIII (véase el capítulo 4). En efecto, aunque los valores de P_k eran específicos de la ciudad de Breslau, se podía considerar que la relación P_{k+1}/P_k era la probabilidad de sobrevivir hasta la edad $k + 1$ sabiendo que ya se había alcanzado la edad k . Esta probabilidad podría utilizarse razonablemente para las poblaciones de otras ciudades europeas de la época. Por ejemplo, cabría esperar que un niño de un año tuviera 661 probabilidades sobre 1000 de llegar a los 10 años o 598 sobre 1000 de llegar a los 20.

Halley también utilizó su tabla de vida para calcular el precio de las rentas vitalicias. Durante los siglos XVI y XVII, varias ciudades y estados habían vendido este tipo de rentas vitalicias a sus ciudadanos para recaudar dinero. Los compradores recibían cada año, hasta su muerte, una cantidad fija de dinero, que equivalía a un determinado porcentaje de la suma pagada inicialmente, a menudo al doble del tipo de interés de la época, pero independientemente de la edad del comprador. Por supuesto, la institución se arriesgaba a la quiebra si demasiadas personas con una esperanza de vida muy larga compraban estas rentas vitalicias. El problema no podía abordarse correctamente sin una tabla de vida fiable.

En 1671 Johan De Witt, primer ministro de Holanda, y Johannes Hudde, uno de los alcaldes de la ciudad de Ámsterdam, ya habían pensado en el problema de calcular el precio de las rentas vitalicias. Temiendo una invasión de las tropas francesas, querían recaudar dinero para reforzar el ejército. Disponían de datos relativos a las personas que habían comprado rentas vitalicias varias décadas antes, en particular la edad a la que se habían comprado las rentas y la edad a la que habían fallecido. Habían conseguido calcular el precio de las rentas vitalicias de forma más o menos correcta, pero su método fue olvidado posteriormente. Holanda fue invadida al año siguiente y De Witt fue linchado por la multitud.

Halley volvió a considerar el problema en 1693 con la tabla de vida de Breslau y asumiendo un tipo de interés del 6%. El método de cálculo es sencillo. Sea i el tipo de interés. Sea R_k el precio al que una persona de edad k puede comprar una renta vitalicia de, por ejemplo, una libra al año. Esta persona tiene una probabilidad P_{k+n}/P_k de seguir viva a la edad $k + n$. La libra que el Estado se compromete a pagar si llega a esa edad puede obtenerse

²Para los mayores de 84 años, Halley simplemente menciona que su número es 107.

colocando $1/(1+i)^n$ de la suma inicial al tipo de interés i . Por lo tanto, si se hace la suposición simplificadora de que la suma inicial se utiliza únicamente para pagar las rentas vitalicias, el precio debería ser

$$R_k = \frac{1}{P_k} \left(\frac{P_{k+1}}{1+i} + \frac{P_{k+2}}{(1+i)^2} + \frac{P_{k+3}}{(1+i)^3} + \dots \right). \quad (2.2)$$

Halley obtuvo así la tabla 2.2, que muestra el factor R_k por el que hay que multiplicar la anualidad deseada para obtener la suma inicial necesaria. Un hombre de 20 años obtendría cada año $1/12,78 \simeq 7,8\%$ de la suma inicial. En cambio, un hombre de 50 años obtendría $1/9,21 \simeq 10,9\%$, porque le quedarían menos años de vida. Obsérvese que el doble del tipo de interés del 6% correspondería a una anualidad igual al 12% de la suma inicial, o lo que es lo mismo, a un precio igual al $1/12\% = 8,33$ veces la anualidad.

Cuadro 2.2: Factor multiplicador que da el precio de las rentas vitalicias.

k	R_k	k	R_k	k	R_k	k	R_k	k	R_k
1	10,28	15	13,33	30	11,72	45	9,91	60	7,60
5	13,40	20	12,78	35	11,12	50	9,21	65	6,54
10	13,44	25	12,27	40	10,57	55	8,51	70	5,32

Los cálculos son, por supuesto, bastante tediosos. Sin embargo, Halley pudo utilizar tablas de logaritmos para obtener el término general $P_{k+n}/(1+i)^n$ más rápidamente. Como no mostró valores para P_k superiores a 84 años, no es posible comprobar sus cálculos con exactitud. Por último, el trabajo de Halley no tuvo ninguna repercusión inmediata: durante varias décadas, las rentas vitalicias en Inglaterra y en otros lugares siguieron vendiéndose a un precio independiente de la edad del comprador y a un precio mucho más bajo de lo que podría ser, por ejemplo 7 veces la renta vitalicia.

Las cuestiones derivadas de las tablas de vida interesaron a muchos científicos de la época de Halley. El holandés Christiaan Huygens, autor en 1657 del primer folleto dedicado a la teoría de las probabilidades, discutió en 1669 en su correspondencia con su hermano Graunt la tabla de vida y el cálculo de la esperanza de vida³. Unos años antes de poner a Neumann en contacto con la *Royal Society*, Leibniz también escribió sobre el cálculo de la esperanza de vida en un ensayo que permaneció inédito. En 1709 fue el turno de Nikolaus I Bernoulli. En 1725, Abraham de Moivre publicó todo un *Tratado sobre las anualidades*. Se dio cuenta, en particular, de que el precio R_k podía calcularse fácilmente para las edades antiguas, ya que la fórmula (2.2)

³La esperanza de vida a la edad k viene dada por la fórmula (2.2) con $i = 0$.

sólo contenía unos pocos términos. Se podía entonces utilizar la fórmula de recurrencia hacia atrás

$$R_k = \frac{P_{k+1}}{P_k} \frac{1 + R_{k+1}}{1 + i},$$

que se demuestra fácilmente a partir de (2.2). Utilizando el valor que Halley da para el precio a los 70 años, se pueden comprobar los demás valores⁴ de la tabla 2.2.

Tras esta pausa centrada en la demografía, Halley volvió a sus principales temas de investigación. Entre 1698 y 1700 navegó por el océano Atlántico para dibujar un mapa del campo magnético de la Tierra. En 1704 fue nombrado profesor de la Universidad de Oxford. Al año siguiente publicó un libro sobre cometas y predijo que el cometa de 1682, que Kepler había observado en 1607, volvería en 1758: se le conoció como «el cometa de Halley». También publicó una traducción del libro de Apolonio de Perga sobre las cónicas. En 1720 sustituyó a Flamsteed como astrónomo real. Intentó resolver el problema de la determinación precisa de la longitud en el mar a partir de la observación de la Luna, un problema de gran importancia práctica para la navegación. Murió en Greenwich en 1742 a la edad de 86 años.

Más información

1. Fox, M.V.: *Scheduling the Heavens: The Story of Edmond Halley*. Morgan Reynolds, Greensboro (2007)
2. Graunt, J.: *Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index and Made upon the Bills of Mortality*, 3rd edn. London (1665). echo.mpiwg-berlin.mpg.de
3. Hald, A.: *A History of Probability and Statistics and Their Applications before 1750*. Wiley, Hoboken (2003).
4. Halley, E.: An estimate of the degrees of the mortality of mankind, drawn from curious tables of the births and funerals at the city of Breslaw; with an attempt to ascertain the price of annuities upon lives. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 17, 596–610 (1693). gallica.bnf.fr
5. Heyde, C.C.: John Graunt. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 14–16. Springer, New York (2001)
6. Koch, P.: Caspar Neumann. In: *Ibíd.*, 29–32.
7. Le Bras, H.: *Naissance de la mortalité*. Gallimard, Paris (2000)

⁴Parece que hay algunos errores en la tabla, en particular para las edades de 5 y 15 años.

Capítulo 3

Euler y el crecimiento geométrico de poblaciones (1748–1761)

Euler escribió en varias ocasiones sobre la dinámica de poblaciones. En su tratado de 1748, *Introducción al análisis del infinito*, el capítulo dedicado a la función exponencial contenía cuatro ejemplos sobre el crecimiento exponencial de una población. En 1760 publicó un artículo que combinaba este crecimiento exponencial con una estructura de edades para la población. Este trabajo es un precursor de la teoría de poblaciones estables, que se desarrolló en el siglo XX y desempeña un importante papel en demografía. En 1761, Euler también ayudó a Süssmilch con la segunda edición de su tratado de demografía. Elaboró un interesante modelo, que es una especie de variante de la sucesión de Fibonacci, pero no publicó su análisis detallado.

Leonhard Euler nació en 1707 en Basilea, Suiza. Su padre era ministro protestante. En 1720, Euler comenzó a estudiar en la universidad. También recibió clases particulares de matemáticas de Johann Bernoulli, uno de los matemáticos más famosos de la generación posterior a Leibniz y Newton. Se hizo amigo de dos de los hijos de Johann Bernoulli: Nikolaus II y Daniel. En 1727, Euler se unió a Daniel en la recién creada Academia de Ciencias de San Petersburgo. Además de las matemáticas, se interesó por la física y otros muchos temas científicos y técnicos. En 1741 el rey Federico II de Prusia le invitó a ser director de la sección de matemáticas de la Academia de Ciencias de Berlín. Euler publicó un número considerable de artículos y libros sobre todos los aspectos de la mecánica (astronomía, elasticidad, fluidos, sólidos) y las matemáticas (teoría de números, álgebra, series infinitas, funciones elementales, números complejos, cálculo diferencial e integral, ecuaciones diferenciales ordinarias y en derivadas parciales, optimización, geometría), pero también sobre demografía. Fue el matemático más prolífico de su época.

En 1748, Euler publicó un tratado en latín titulado *Introducción al análisis del infinito*. En el capítulo sobre exponenciales y logaritmos consideró seis ejemplos: uno sobre la teoría matemática de las escalas musicales, otro sobre la devolución de un préstamo con intereses y cuatro sobre la dinámica de poblaciones. En estos últimos, Euler supuso que la población P_n en el año n



Figura 3.1: Euler (1707–1783)

satisface

$$P_{n+1} = (1+x)P_n$$

para todo número entero n . La tasa de crecimiento x es un número real positivo. Partiendo de una condición inicial P_0 , la población en el año n viene dada por

$$P_n = (1+x)^n P_0.$$

Esto se llama crecimiento geométrico o exponencial. En el primer ejemplo se pregunta:

«Si la población de una determinada región aumenta anualmente en una trigésima parte y en un momento dado había 100 000 habitantes, nos gustaría saber la población al cabo de 100 años.»

La respuesta es

$$P_{100} = (1 + 1/30)^{100} \times 100\,000 \simeq 2\,654\,874.$$

Para este ejemplo, Euler se inspiró en el censo de Berlín que se realizó en 1747 y que arrojó una estimación de 107 224 habitantes. Su cálculo demuestra que una población puede multiplicarse por más de diez en un siglo. Esto es precisamente lo que se observó en su momento para la ciudad de Londres.

Hay que tener en cuenta que calcular $(1 + 1/30)^{100}$ es muy fácil con una calculadora de bolsillo moderna. Pero en la época de Euler había que utilizar logaritmos para evitar numerosas multiplicaciones a mano y obtener el resultado rápidamente. Se calcula primero el logaritmo decimal (en base 10) de P_{100} . La propiedad fundamental del logaritmo $\log(ab) = \log a + \log b$ muestra

que

$$\begin{aligned}\log P_{100} &= 100 \log(31/30) + \log(100\,000) \\ &= 100(\log 31 - \log 30) + 5.\end{aligned}$$

Los logaritmos habían sido introducidos en 1614 por el escocés John Napier. Su amigo Henry Briggs había publicado la primera tabla de logaritmos decimales en 1617. En 1628 el holandés Adriaan Vlacq había completado el trabajo de Briggs publicando una tabla que contenía logaritmos decimales de números enteros de 1 a 100 000 con una precisión de diez dígitos. Este es el tipo de tabla que Euler utilizó para obtener

$$\log 30 \simeq 1,477121255, \quad \log 31 \simeq 1,491361694,$$

y finalmente $\log P_{100} \simeq 6,4240439$. Queda por encontrar el número P_{100} cuyo logaritmo se conoce. Como los logaritmos decimales de los enteros de 1 a 100 000 van de 0 a 5, se busca en cambio el logaritmo de $P_{100}/100$, que es 4,4240439. Se puede comprobar en la tabla de logaritmos que $\log 26\,548 \simeq 4,424031809$ y $\log 26\,549 \simeq 4,424048168$. Sustituyendo la función logarítmica por una recta entre 26 548 y 26 549, Euler obtuvo que

$$\frac{P_{100}}{100} \simeq 26\,548 + \frac{4,4240439 - 4,424031809}{4,424048168 - 4,424031809} \simeq 26\,548,74.$$

Así que $P_{100} \simeq 2\,654\,874$.

El segundo ejemplo relativo a la dinámica de poblaciones en el libro de Euler es el siguiente:

«Dado que después del Diluvio todos los hombres descienden de una población de seis, si suponemos que la población al cabo de doscientos años era de 1 000 000, nos gustaría encontrar la tasa de crecimiento anual.»

Dado que

$$10^6 = (1+x)^{200} \times 6,$$

obtenemos con una calculadora de bolsillo

$$x = (10^6/6)^{1/200} - 1 \simeq 0,061963.$$

Con las tablas de logaritmos hay que pasar por

$$\log(10^6) = 200 \log(1+x) + \log 6$$

para obtener

$$\log(1+x) = (6 - \log 6)/200 \simeq 0,0261092$$

y $1+x \simeq 1,061963$. Así, Euler pudo concluir que la población aumentaría en $x \simeq 1/16$ al año. Para entender el origen de este ejemplo, hay que recordar que los filósofos contemporáneos empezaban a negar la veracidad de los relatos bíblicos. Una lectura literal fijaría el momento del Diluvio en torno al 2350 a.C. con los siguientes supervivientes: Noé, sus tres hijos y sus esposas. El libro del Génesis dice:

«Estos tres son los hijos de Noé, y de ellos fue llena toda la tierra.»

Una tasa de crecimiento de la población de $1/16$ (o 6,25 %) por año después del Diluvio no le parecía a Euler demasiado irreal. Siendo hijo de un ministro protestante y habiendo permanecido religioso toda su vida, concluyó:

«Por esta razón es bastante ridículo para los incrédulos objetar que en un espacio de tiempo tan corto no se pudo poblar toda la tierra empezando por un solo hombre.»¹

Euler también se dio cuenta de que si el crecimiento hubiera continuado al mismo ritmo hasta 400 años después del Diluvio, la población habría sido de $(1+x)^{400} \times 6 = (10^6/6)^2 \times 6 \simeq 166$ mil millones:

«Sin embargo, toda la tierra nunca podría sostener esa población.»

Esta idea sería desarrollada en gran medida por Malthus medio siglo después (véase el capítulo 5).

El tercer ejemplo de Euler pregunta:

«Si cada siglo la población humana se duplica, ¿cuál es la tasa de crecimiento anual?»

¹En el libro publicado por Graunt en 1662 (véase el capítulo 2), se encuentra una observación similar:

«Una pareja, es decir, Adán y Eva, duplicándose cada 64 años de los 5.160 años, que es la edad del mundo según las Escrituras, producirá mucha más gente de la que hay ahora. Por lo tanto, el mundo no tiene más de 100 mil años, como algunos imaginan vanamente, ni más de lo que dicen las Escrituras.»

Como

$$(1+x)^{100} = 2,$$

obtenemos con una calculadora de bolsillo $x = 2^{1/100} - 1 \simeq 0,00695$. Con las tablas de logaritmos, $100 \log(1+x) = \log 2$. Así que $\log(1+x) \simeq 0,0030103$ y $1+x \simeq 1,00695$. Por tanto, la población crece $x \simeq 1/144$ cada año. El cuarto y último ejemplo se plantea de la misma manera:

«Si la población humana aumenta anualmente en $1/100$, nos gustaría saber cuánto tiempo tardará la población en ser diez veces mayor.»

Con

$$(1 + 1/100)^n = 10,$$

encontramos $n \log(101/100) = 1$. Así que $n = 1/(\log 101 - 2) \simeq 231$ años. Esto es todo lo que se puede encontrar en la *Introducción al análisis del infinito* de 1748 sobre la dinámica de poblaciones. Euler volvería a tratar este tema con más profundidad algunos años después.

En 1760 publicó en las actas de la Academia de Ciencias de Berlín un trabajo titulado *Una investigación general sobre la mortalidad y la multiplicación de la especie humana*. Este trabajo era una especie de síntesis entre su análisis previo del crecimiento geométrico de las poblaciones y los estudios anteriores sobre las tablas de vida (véase el capítulo 2). Euler consideró, por ejemplo, el problema

«Conocido el número de nacimientos y muertes que se producen en el transcurso de un año, hallar el número de todos de individuos vivos y su incremento anual, para una hipótesis de mortalidad dada.»

Euler asumió aquí que se conocen los siguientes números:

- el número de nacimientos B_n durante el año n ;
- el número de muertes D_n durante el año n ;
- la proporción q_k de recién nacidos que alcanzan la edad $k \geq 1$ ².

Sea P_n la población³ en el año n . Euler hizo dos suposiciones implícitas adicionales:

- la población aumenta geométricamente: $P_{n+1} = rP_n$ (fijamos $r = 1+x$);

²Más concretamente, que sigan vivos al principio del año de su k -ésimo cumpleaños.

³De hecho, P_n es el número de personas vivas durante al menos una parte del año n . Esto incluye a las personas vivas al principio del año y a las personas nacidas durante el año.

- la relación entre los nacimientos y la población es constante: $B_n/P_n = m$.

Estos dos supuestos implican que el número de nacimientos aumenta geoméricamente y al mismo ritmo: $B_{n+1} = rB_n$. Euler consideró entonces el estado de la población en el intervalo de cien años, digamos entre los años $n = 0$ y $n = 100$, suponiendo que nadie sobrevive más allá de los cien años. Para aclarar la presentación, llamemos $P_{k,n}$ ($k \geq 1$) a la población viva al principio del año n , que ha nacido en el año $n - k$. Llamemos $P_{0,n} = B_n$ al número de nacimientos durante el año n . A partir de la definición del coeficiente de supervivencia q_k , tenemos que $P_{k,n} = q_k P_{0,n-k} = q_k B_{n-k}$. Por tanto,

$$\begin{aligned} r^{100} P_0 &= P_{100} = P_{0,100} + P_{1,100} + \cdots + P_{100,100} \\ &= B_{100} + q_1 B_{99} + \cdots + q_{100} B_0 \\ &= (r^{100} + r^{99} q_1 + \cdots + q_{100}) B_0. \end{aligned}$$

Dividiendo esta ecuación entre $r^{100} P_0$, obtenemos

$$1 = m \left(1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}} \right). \quad (3.1)$$

Esta es la ecuación que a veces se llama «ecuación de Euler» en demografía. Contando los nacimientos y las muertes por separado, obtenemos

$$rP_n = P_{n+1} = P_n - D_n + B_{n+1} = P_n - D_n + rB_n. \quad (3.2)$$

Por lo tanto, el número de muertes también aumenta geoméricamente: $D_{n+1} = rD_n$. Además,

$$\frac{1}{m} = \frac{P_n}{B_n} = \frac{D_n/B_n - r}{1 - r}. \quad (3.3)$$

Sustituyendo esto en la ecuación (3.1), llegamos finalmente a la ecuación

$$\frac{D_n/B_n - 1}{1 - r} = \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}}, \quad (3.4)$$

donde sólo queda una incógnita: r . Esto es lo que se suele llamar una ecuación implícita porque no podemos extraer r como función de los otros parámetros. Pero podemos calcular los lados izquierdo y derecho de la ecuación (3.4) para un valor fijo de r y dejar que r varíe hasta que los dos lados sean iguales. El valor de r así obtenido da la tasa de crecimiento $x = r - 1$ de la población. Obsérvese que a partir de las ecuaciones (3.1) y (3.3), obtenemos para la población P_n la siguiente expresión:

$$P_n = B_n \left(1 + \frac{q_1}{r} + \frac{q_2}{r^2} + \cdots + \frac{q_{100}}{r^{100}} \right).$$

Cuando la población es estacionaria ($r = 1$), esta expresión es la misma que la utilizada por Halley para estimar la población de la ciudad de Breslau (véase el capítulo 2).

Euler también consideró la siguiente cuestión:

«Dadas las hipótesis de mortalidad y fecundidad, si se conoce el número de todos los individuos vivos, encontrar cuántos habrá de cada edad.»

Dado que se conocen los coeficientes de supervivencia q_k y el coeficiente de fertilidad m , la tasa de crecimiento r puede calcularse a partir de la ecuación (3.1). Durante el año n , el número de personas nacidas en el año $n - k$ es $q_k B_{n-k} = q_k B_n / r^k$ (con $q_0 = 1$). Por tanto, la proporción de la población total que tiene una edad de k es

$$\frac{q_k / r^k}{1 + q_1 / r + q_2 / r^2 + \cdots + q_{100} / r^{100}}.$$

Esta proporción es constante. Utilizando la terminología de Lotka (véase el capítulo 10), se dice que la población es «estable»: la pirámide de edades mantiene la misma forma a lo largo del tiempo.

A continuación, Euler reexaminó el problema de la construcción de una tabla de vida cuando la población no es estacionaria, sino que aumenta geométricamente:

«Conocido el número de todos los individuos vivos, así como el número de nacimientos con el número de muertes de cada edad en el transcurso de un año, encontrar la ley de mortalidad.»

Por ley de mortalidad, Euler entendía el conjunto de coeficientes de supervivencia q_k . Ahora se supone que la población total se conoce a través de un censo, lo que no era el caso de Halley (véase el capítulo 2). La ecuación (3.2) muestra que la tasa de crecimiento es $r = (P_n - D_n) / (P_n - B_n)$. Sea $D_{k,n}$ el número de personas que mueren a la edad k durante el año n : estas personas han nacido en el año $n - k$. Por lo tanto, $D_{k,n} = (q_k - q_{k+1}) B_{n-k}$. Pero $B_{n-k} = B_n / r^k$. Por tanto, los coeficientes de supervivencia q_k pueden calcularse con la fórmula de recurrencia $q_{k+1} = q_k - r^k D_{k,n} / B_n$ para todo $k \geq 0$, con $q_0 = 1$. Esta fórmula multiplicada por B_n devuelve la fórmula (2.1) utilizada por Halley para el caso estacionario $r = 1$. Euler insistió, sin embargo, en el hecho de que su método para calcular los coeficientes de supervivencia q_k supone que la población aumenta regularmente, excluyendo accidentes como epidemias de peste, guerras, hambrunas, etc. Si los censos de la época de Euler hubieran registrado la edad de las personas (como en Suecia),

esta suposición habría sido innecesaria y los coeficientes q_k podrían haberse calculado más fácilmente.

Dados los coeficientes de supervivencia q_k , Euler también mostró cómo calcular el precio de las rentas vitalicias. No mencionó los trabajos de Halley o de Moivre sobre este tema. Euler utilizó un tipo de interés del 5% y la tabla de vida publicada en 1742 por el holandés Willem Kersseboom.

Euler no era el único científico interesado en la demografía en la Academia de Berlín. Su colega Johann Peter Süßmilch había publicado en 1741 un tratado en alemán titulado *El orden divino en los cambios de la generación humana, a través del nacimiento, las muertes y la procreación de los mismos establecidos*, que se considera hoy en día como el primer tratado enteramente dedicado a la demografía. Süßmilch también había escrito un libro *Sobre el rápido crecimiento de la ciudad de Berlín* en 1752.



Figura 3.2:
Süßmilch (1707–1767)

En 1761, Süßmilch publicó una segunda edición de su tratado. En el capítulo titulado *Sobre la tasa de crecimiento y el tiempo de duplicación de las poblaciones*, incluyó un interesante modelo matemático que Euler había elaborado para él. El modelo era similar al de Fibonacci (véase el capítulo 1) pero para una población humana. Partiendo de una pareja (un hombre y una mujer) de 20 años en el año 0, Euler supuso que las personas mueren a los 40 años y se casan a los 20 años, mientras que cada pareja tiene seis hijos: dos hijos (un niño y una niña) a los 22 años, otros dos a los 24 años y los dos últimos a los 26 años. Contando los años de dos en dos, de modo que B_i es el número de nacimientos durante el año $2i$, Euler concluye que

$$B_i = B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13} \quad (3.5)$$

para todo $i \geq 1$. Las condiciones iniciales corresponden a $B_{-12} = 0$, $B_{-11} = 0$, $B_{-10} = 2$ y $B_i = 0$ para $-9 \leq i \leq 0$. Así, Euler pudo calcular el número

de nacimientos, como se muestra en la segunda columna de la tabla 3.1. El número de muertes D_i en el año $2i$ es entonces igual al número de nacimientos en el año $2i - 40$: $D_i = B_{i-20}$ para $i \geq 10$ mientras que $D_i = 0$ para $i \leq 9$. En cuanto al número P_i de personas vivas en el año $2i$, es igual al número de personas vivas en el año $2i - 2$, más el número de nacimientos en el año $2i$, menos el número de muertes en el año $2i$: $P_i = P_{i-1} + B_i - D_i$.

Este capítulo del libro de Süssmilch termina con una observación que podría haberse hecho ya sobre la sucesión de Fibonacci:

«El gran desorden que parece prevalecer en la tabla de Euler no impide que el número de nacimientos siga una especie de progresión que se llama serie recurrente [...] Sea cual sea el desorden inicial de estas progresiones, se convierten en una progresión geométrica si no se interrumpen y los desórdenes del principio se desvanecen poco a poco y desaparecen casi por completo.»

El libro no dice más sobre las matemáticas de este modelo de población. Sin embargo, Euler llevó el estudio mucho más allá en un manuscrito titulado *Sobre la multiplicación de la raza humana*, que permaneció inédito en vida. Buscando una solución de la ecuación (3.5) de la forma $B_i = cr^i$, es decir, de la forma de una progresión geométrica, obtuvo tras una simplificación una ecuación polinómica de grado 13:

$$r^{13} = r^2 + r + 1. \quad (3.6)$$

Buscó una solución cercana a $r = 1$ y observó, utilizando una tabla de logaritmos para el cálculo de r^{13} , que

$$1 + r + r^2 - r^{13} \simeq \begin{cases} 0,212 & \text{si } r = 1,09, \\ -0,142 & \text{si } r = 1,10. \end{cases}$$

Así que la ecuación (3.6) tiene una raíz entre 1,09 y 1,10. Aproximando la función $1 + r + r^2 - r^{13}$ por un segmento de recta en este intervalo, Euler obtuvo

$$r \simeq \frac{0,142 \times 1,09 + 0,212 \times 1,10}{0,142 + 0,212} \simeq 1,0960.$$

Como los años se cuentan de dos en dos, el número de nacimientos tiende a multiplicarse por \sqrt{r} cada año. Este número se duplica cada n años si $(\sqrt{r})^n = 2$, es decir, cada $n = 2 \log 2 / \log r \simeq 15$ años. Como asintóticamente $B_i \simeq cr^i$ y como el número D_i de muertes en el año $2i$ es igual a B_{i-20} , obtenemos $D_i \simeq B_i / r^{20}$ con $r^{20} \simeq 6,25$. El número de nacimientos es aproximadamente

Cuadro 3.1: La tabla de Euler.

i	naci- mientos	muertes	vivos	i	naci- mientos	muertes	vivos
0	0	0	2	40	20	0	206
1	2	0	4	41	8	0	214
2	2	0	6	42	2	0	216
3	2	0	8	43	0	2	214
4	0	0	8	44	0	6	208
5	0	0	8	45	2	12	198
6	0	0	8	46	10	14	194
7	0	0	8	47	30	12	212
8	0	0	8	48	60	6	266
9	0	0	8	49	90	2	354
10	0	2	6	50	102	0	456
11	0	0	6	51	90	0	546
12	2	0	8	52	60	0	606
13	4	0	12	53	30	0	636
14	6	0	18	54	10	2	644
15	4	0	22	55	2	8	638
16	2	0	24	56	2	20	620
17	0	0	24	57	12	32	600
18	0	0	24	58	42	38	604
19	0	0	24	59	100	32	672
20	0	0	24	60	180	20	832
21	0	2	22	61	252	8	1076
22	0	2	20	62	282	2	1356
23	2	2	20	63	252	0	1608
24	6	0	26	64	180	0	1788
25	12	0	38	65	100	2	1886
26	14	0	52	66	42	10	1918
27	12	0	64	67	14	30	1902
28	6	0	70	68	16	60	1858
29	2	0	72	69	56	90	1824
30	0	0	72	70	154	102	1876
31	0	0	72	71	322	90	2108
32	0	2	70	72	532	60	2580
33	0	4	66	73	714	30	3264
34	2	6	62	74	786	10	4040
35	8	4	66	75	714	2	4752
36	20	2	84	76	532	2	5282
37	32	0	116	77	322	12	5592
38	38	0	154	78	156	42	5706
39	32	0	186	79	72	100	5678

seis veces superior al número de muertes. Siendo el número P_i de personas vivas en el año $2i$ igual a $B_i + B_{i-1} + \dots + B_{i-19}$, también obtenemos que

$$P_i \simeq B_i \left(1 + \frac{1}{r} + \dots + \frac{1}{r^{19}} \right) = B_i \frac{1 - r^{20}}{r^{19} - r^{20}} \simeq 9,59 B_i .$$

La población total es aproximadamente diez veces superior al número de nacimientos.

La prueba de que la sucesión (B_i) que se muestra en la tabla 3.1 efectivamente crece asintóticamente como r^i es más complicada. Se sabía desde los trabajos de Abraham de Moivre sobre series recurrentes que, introduciendo la función generadora $f(x) = \sum_{i=0}^{+\infty} B_i x^i$, se podría expresar $f(x)$ como una función racional. Euler había explicado el método en su *Introducción al análisis del infinito* en 1748: la relación recurrente (3.5) da efectivamente

$$\begin{aligned} f(x) &= \sum_{i=0}^{12} B_i x^i + \sum_{i=13}^{+\infty} (B_{i-11} + B_{i-12} + B_{i-13}) x^i \\ &= 2x + 2x^2 + 2x^3 + 2x^{12} + f(x)(x^{11} + x^{12} + x^{13}) . \end{aligned}$$

Así que

$$f(x) = \frac{2x + 2x^2 + 2x^3 + 2x^{12}}{1 - x^{11} - x^{12} - x^{13}} .$$

Euler sabía que dicha función racional podía descomponerse en la forma

$$f(x) = \frac{a_1}{1 - \frac{x}{x_1}} + \dots + \frac{a_{13}}{1 - \frac{x}{x_{13}}} ,$$

siendo los números x_1, \dots, x_{13} las raíces reales o complejas de la ecuación $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$. Así que

$$f(x) = \sum_{i \geq 0} a_1 \left(\frac{x}{x_1} \right)^i + \dots + a_{13} \left(\frac{x}{x_{13}} \right)^i .$$

Como B_i es el coeficiente de x^i en $f(x)$, Euler obtuvo que

$$B_i = \frac{a_1}{x_1^i} + \dots + \frac{a_{13}}{x_{13}^i} \simeq \frac{a_k}{x_k^i}$$

cuando $i \rightarrow +\infty$, donde x_k es la raíz con el módulo más pequeño. En otras palabras, B_i tiende a crecer geoméricamente como $(1/x_k)^i$. Quedaba por señalar que x_k es una raíz de la ecuación $1 - x^{11} - x^{12} - x^{13} = 0$ si y sólo si $r = 1/x_k$ es una raíz de la ecuación (3.6). Algunos detalles de la prueba fueron finalmente aclarados por Gumbel en 1916.

Süssmilch publicó una tercera edición de su tratado en 1765 y murió en Berlín en 1767. En malos términos con el rey de Prusia, Euler regresó a San Petersburgo en 1766. A pesar de perder la vista, siguió publicando un gran número de obras con la ayuda de sus hijos y colegas, especialmente sobre álgebra, cálculo integral, óptica y construcción naval. Sus *Cartas sobre diversos temas de la filosofía natural dirigidas a una princesa alemana*, escritas en Berlín entre 1760 y 1762, se publicaron entre 1768 y 1772 y se convirtieron en un éxito de ventas en toda Europa. Euler murió en San Petersburgo en 1783. Su contribución a la demografía matemática, especialmente su análisis de la pirámide de edad estable en una población de crecimiento exponencial, no se redescubriría hasta el siglo XX (véanse los capítulos 10 y 21).

Más información

1. Euler, L.: Recherches générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain. *Hist. Acad. R. Sci. B.-Lett. Berl.* 16, 144–164 (1760/1767). eulerarchive.maa.org
2. Euler, L.: Sur la multiplication du genre humain. In: *Leonhardi Euleri Opera omnia*, Ser. I, vol. 7, 545–552. Teubner, Leipzig (1923)
3. Euler, L.: *Introductio in analysin infinitorum*, Tomus primus. Bousquet, Lausanne (1748). → Leonhardi Euleri *Opera omnia*, Ser. I, vol. 8, Teubner, Leipzig (1922). gallica.bnf.fr
4. Fellmann, E.A.: *Leonhard Euler*. Birkhäuser, Basel (2007)
5. Gumbel, E.J.: Eine Darstellung statistischer Reihen durch Euler. *Jahresber. dtsh. Math. Ver.* 25, 251–264 (1917). digizeitschriften.de
6. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
7. Rohrbasser, J.M.: Johann Peter Süssmilch. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 72–76. Springer, New York (2001)
8. Süssmilch, J.P.: *Die göttliche Ordnung in den Veränderungen des menschlichen Geschlechts aus der Geburt, dem Tode und der Fortpflanzung desselben*. Berlin (1761). echo.mpiwg-berlin.mpg.de
9. Warusfel, A.: *Euler, les mathématiques et la vie*. Vuibert, Paris (2009)

Capítulo 4

Daniel Bernoulli, d'Alembert y la inoculación de la viruela (1760)

En 1760, Daniel Bernoulli escribió un artículo sobre la viruela. En su época había mucha controversia en torno a la inoculación, una práctica que podía proteger a la gente pero que también podía ser mortal. Utilizó la tabla de vida de Halley y algunos datos relativos a la viruela para demostrar que la inoculación era ventajosa si el riesgo de morir asociado era inferior al 11 %. La inoculación podía aumentar hasta tres años la esperanza de vida al nacer. D'Alembert criticó el trabajo de Bernoulli, que fue el primer modelo matemático en epidemiología.

Daniel Bernoulli nació en 1700 en Groningen (Países Bajos). En su familia ya había dos matemáticos famosos: su padre Johann Bernoulli y su tío Jakob Bernoulli. En 1705, Johann se trasladó a Basilea, en Suiza, donde ocupó la cátedra que había quedado vacante por la muerte de Jakob. Johann no quería que su hijo estudiara matemáticas. Por ello, Daniel se dedicó a la medicina y se doctoró en 1721 con una tesis sobre la respiración. Se trasladó a Venecia y comenzó a centrarse en las matemáticas, publicando un libro en 1724. Ese mismo año ganó un premio de la Academia de Ciencias de París por un ensayo *Sobre la perfección del reloj de arena en un barco en el mar*, y obtuvo una cátedra en la nueva Academia de San Petersburgo. Durante estos años, trabajó especialmente en las series recurrentes o en la «paradoja de San Petersburgo» en teoría de la probabilidad. En 1733 Daniel Bernoulli volvió a la Universidad de Basilea, donde enseñó sucesivamente botánica, fisiología y física. En 1738 publicó un libro sobre la dinámica de los fluidos que sigue siendo famoso en la historia de la física. Hacia 1753 se interesó, al mismo tiempo que Euler y d'Alembert, por el problema de las cuerdas vibrantes, que provocó una importante controversia matemática.

En 1760 presentó a la Academia de Ciencias de París un trabajo titulado *Un intento de nuevo análisis de la mortalidad causada por la viruela y de las ventajas de la inoculación para prevenirla*. La cuestión era si la inoculación (la introducción voluntaria de una pequeña cantidad de viruela menos virulenta en el cuerpo para protegerlo contra infecciones posteriores) debería fomentarse aunque a veces sea una operación mortal. Esta técnica era conocida desde hacía tiempo en Asia y había sido introducida en 1718 en Inglaterra



Figura 4.1:
Daniel Bernoulli (1700–1782)

por Lady Montagu, esposa del embajador británico en el Imperio Otomano. En Francia, a pesar de la muerte del hijo mayor de Luis XIV a causa de la viruela en 1711, se tuvo en cuenta la inoculación con renuencia. Voltaire, que había sobrevivido a la viruela en 1723 y que había vivido varios años en el exilio en Inglaterra observando las últimas innovaciones, abogó por la inoculación en sus *Cartas filosóficas* de 1734. El científico francés La Condamine, que también había sobrevivido a la viruela, abogó por la inoculación en la Academia de Ciencias de París en 1754.

Antes de morir en Basilea en 1759, Maupertuis animó a Daniel Bernoulli a estudiar el problema de la inoculación desde un punto de vista matemático. Más concretamente, el reto consistía en encontrar una forma de comparar el beneficio a largo plazo de la inoculación con el riesgo inmediato de morir. Para ello, Bernoulli hizo las siguientes suposiciones simplificadoras:

- las personas infectadas con viruela por primera vez mueren con una probabilidad p (independiente de la edad) y sobreviven con una probabilidad $1 - p$;
- todo el mundo tiene una probabilidad q de infectarse cada año; más concretamente, la probabilidad de que un individuo se infecte entre la edad x y la edad $x + dx$ es qdx , donde dx es un periodo de tiempo infinitesimal;
- las personas que sobreviven a la viruela están protegidas contra nuevas infecciones durante el resto de su vida (han sido inmunizadas).

Sea $m(x)$ la mortalidad a la edad x debida a causas distintas de la viruela: la probabilidad de que un individuo muera en un periodo de tiempo infinitesimal dx , entre la edad x y la edad $x + dx$, es $m(x) dx$. Considerando un grupo de P_0 personas nacidas el mismo año, llamémosle

- $S(x)$ el número de personas «susceptibles» que siguen vivas a la edad x sin haberse infectado nunca de viruela¹;
- $R(x)$ el número de personas que están vivas a la edad x y que han sobrevivido a la viruela;
- $P(x) = S(x) + R(x)$ el número total de personas vivas a la edad x .

El nacimiento corresponde a la edad $x = 0$. Por tanto, $S(0) = P(0) = P_0$ y $R(0) = 0$. Aplicando los métodos de cálculo que habían sido desarrollados a finales del siglo XVII por Newton, Leibniz y posteriormente por su padre, Daniel Bernoulli observó que, entre la edad x y la edad $x + dx$ (con dx infinitamente pequeña), cada individuo susceptible tiene una probabilidad qdx de infectarse de viruela y una probabilidad $m(x)dx$ de morir por otras causas. Por tanto, la variación del número de personas susceptibles es $dS = -Sqdx - Sm(x)dx$, lo que lleva a la ecuación diferencial

$$\frac{dS}{dx} = -qS - m(x)S. \quad (4.1)$$

En esta ecuación, dS/dx se llama la derivada de la función $S(x)$. Durante el mismo pequeño intervalo de tiempo, el número de personas que mueren de viruela es $pSqdx$ y el número de personas que sobreviven a la viruela es $(1 - p)Sqdx$. Además, también hay $Rm(x)dx$ personas que mueren por causas distintas a la viruela. Esto conduce a una segunda ecuación diferencial:

$$\frac{dR}{dx} = q(1 - p)S - m(x)R. \quad (4.2)$$

Sumando las dos ecuaciones, obtenemos

$$\frac{dP}{dx} = -pqS - m(x)P. \quad (4.3)$$

A partir de las ecuaciones (4.1) y (4.3), Bernoulli pudo demostrar que la fracción de personas que aún son susceptibles a la edad x es

$$\frac{S(x)}{P(x)} = \frac{1}{(1 - p)e^{qx} + p}. \quad (4.4)$$

¹Más exactamente, es la esperanza de este número, que puede variar continuamente y no sólo por unidades de uno.

Para obtener la fórmula (4.4), Bernoulli eliminó $m(x)$ entre las ecuaciones (4.1) y (4.3):

$$-m(x) = q + \frac{1}{S} \frac{dS}{dx} = pq \frac{S}{P} + \frac{1}{P} \frac{dP}{dx}.$$

Tras la reorganización, se deduce que

$$\frac{1}{P} \frac{dS}{dx} - \frac{S}{P^2} \frac{dP}{dx} = -q \frac{S}{P} + pq \left[\frac{S}{P} \right]^2.$$

Observamos que el primer miembro es la derivada de $f(x) = S(x)/P(x)$, que es la fracción de personas susceptibles en la población de edad x . Así que

$$\frac{df}{dx} = -qf + pqf^2. \quad (4.5)$$

La solución de este tipo de ecuación se conocía desde hacía varias décadas gracias a los trabajos de Jakob Bernoulli, tío de Daniel. Dividiendo la ecuación por f^2 y fijando $g(x) = 1/f(x)$, vemos que $dg/dx = qg - pq$ y que $g(0) = 1/f(0) = 1$. Estableciendo $h(x) = g(x) - p$, obtenemos $dh/dx = qh$. Por tanto, $h(x) = h(0)e^{qx} = (1-p)e^{qx}$. Por último $g(x) = (1-p)e^{qx} + p$ y $f(x) = 1/g(x)$.

Para aplicar su teoría, Bernoulli utilizó la tabla de vida de Halley (véase el capítulo 2). Esta tabla da el número de personas que siguen vivas al principio del año x (con $x = 1, 2, \dots$) entre una cohorte de 1 238 nacidos durante el año 0. Pero en el marco de su modelo, Bernoulli necesitaba el número de personas $P(x)$ que realmente alcanzan la edad x , que es ligeramente diferente. Como Bernoulli, al igual que la mayoría de sus contemporáneos, no se dio cuenta de la diferencia (el artículo de Halley no es muy explícito, por cierto), mantuvo los números de la tabla de Halley, excepto el primer número 1 238, que sustituyó por 1 300 para obtener una mortalidad realista durante el primer año de vida. Estas cifras aparecen en la segunda columna de la tabla 4.1.

Bernoulli eligió para la probabilidad de morir de viruela $p = 1/8 = 12,5\%$, lo que concuerda con las observaciones de su época. La probabilidad anual de contraer la viruela q no se podía estimar directamente. Así que Bernoulli probablemente probó varios valores para q y finalmente eligió aquel en el que el número de muertes debidas a la viruela después de todos los cálculos, presentados a continuación, es aproximadamente $1/13$ del número total de muertes, una proporción que se había observado entonces en varias ciudades europeas. La elección de $q = 1/8$ por año resultó ser un buen ajuste, como veremos a

Cuadro 4.1: La tabla de vida de Halley y los cálculos de Bernoulli.

Edad x	Vivos $P(x)$	Susceptibles $S(x)$	Inmunes $R(x)$	Muertes por viruela	Sin viruela $P^*(x)$
0	1300	1300	0	17,2	1300
1	1000	896	104	12,3	1015
2	855	685	170	9,8	879
3	798	571	227	8,2	830
4	760	485	275	7,0	799
5	732	416	316	6,1	777
6	710	359	351	5,2	760
7	692	311	381	4,6	746
8	680	272	408	4,0	738
9	670	238	432	3,5	732
10	661	208	453	3,0	726
11	653	182	471	2,7	720
12	646	160	486	2,3	715
13	640	140	500	2,1	711
14	634	123	511	1,8	707
15	628	108	520	1,6	702
16	622	94	528	1,4	697
17	616	83	533	1,2	692
18	610	72	538	1,1	687
19	604	63	541	0,9	681
20	598	55	543	0,8	676
21	592	49	543	0,7	670
22	586	42	544	0,6	664
23	579	37	542	0,5	656
24	572	32	540		649
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

continuación².

Con la fórmula (4.4) y los valores de $P(x)$ de la segunda columna de la tabla, podemos calcular el número $S(x)$ de personas susceptibles de edad x : se trata de la tercera columna de la tabla redondeada al entero más cercano. La cuarta columna muestra el número $R(x) = P(x) - S(x)$ de personas de edad x que han sobrevivido a la viruela. La quinta columna muestra en la fila correspondiente a la edad x el número de muertes por viruela entre la edad x y la edad $x + 1$. En teoría este número debería ser la integral $p q \int_x^{x+1} S(t) dt$ pero la fórmula $p q [S(x) + S(x + 1)]/2$ da una buena aproximación, como se observa en la figura 4.2: el área del trapecio está cerca del área bajo la curva, es decir, de la integral de la función.

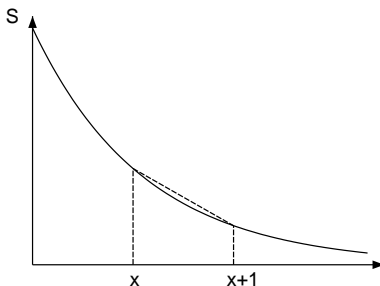


Figura 4.2: El área del trapecio, en trazo discontinuo, aproxima la integral de la función S entre x y $x + 1$.

Bernoulli observó que la suma de todos los números de la quinta columna da 98 muertes por viruela antes de los 24 años. Si continuáramos la tabla para edades más avanzadas, encontraríamos sólo tres muertes más por viruela entre las 32 personas que aún son susceptibles a los 24 años. En resumen, a partir de 1 300 de nacimientos, el destino de 101 personas es morir de viruela. Esto es casi exactamente la fracción esperada $1/13$.

Bernoulli consideró entonces la situación en la que la viruela se inocularía a todo el mundo al nacer y no causaría ninguna muerte. La viruela sería erradicada y la cuestión es estimar el aumento de la esperanza de vida. Partiendo del mismo número de nacimientos P_0 , llamemos $P^*(x)$ al número de personas de edad x cuando la viruela haya desaparecido. Entonces

$$\frac{dP^*}{dx} = -m(x)P^*. \quad (4.6)$$

²El hecho de que p y q sean iguales es sólo una coincidencia.

Bernoulli pudo demostrar que

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - p + pe^{-qx}}, \quad (4.7)$$

donde $P(x)$ es como arriba la población de edad x cuando la viruela está presente.

En efecto, eliminando como antes $m(x)$ entre las ecuaciones (4.6) y (4.3), Bernoulli obtuvo tras el reordenamiento

$$\frac{1}{P^*} \frac{dP}{dx} - \frac{P}{P^{*2}} \frac{dP^*}{dx} = -pq \frac{S}{P} \frac{P}{P^*}.$$

Estableció $h(x) = P(x)/P^*(x)$. Utilizando la fórmula (4.4), multiplicó el numerador y el denominador por e^{-qx} y obtuvo

$$\frac{1}{h} \frac{dh}{dx} = -pq \frac{e^{-qx}}{1 - p + pe^{-qx}},$$

que es equivalente a

$$\frac{d}{dx} \log h = \frac{d}{dx} \log(1 - p + pe^{-qx}),$$

donde \log significa aquí el logaritmo natural y no el logaritmo decimal. Pero $h(0) = 1$. Así que $h(x) = 1 - p + pe^{-qx}$.

Obsérvese que la relación $P(x)/P^*(x)$ tiende a $1 - p$ cuando la edad x es suficientemente alta. La sexta columna de la tabla 4.1 muestra $P^*(x)$. Una forma de comparar $P(x)$ y $P^*(x)$ es estimar la esperanza de vida al nacer, cuya expresión teórica con viruela es

$$\frac{1}{P_0} \int_0^{+\infty} P(x) dx.$$

Una expresión similar con $P^*(x)$ sustituyendo a $P(x)$ es válida sin viruela. Bernoulli utilizó la fórmula aproximada $[\frac{1}{2}P(0) + P(1) + P(2) + \dots] / P_0$, que es la dada por el método de los trapecios (figura 4.2). Continuando la tabla más allá de los 24 años hasta los 84 años (ver tabla 2.1), obtuvo finalmente una esperanza de vida E con viruela igual a $[\frac{1}{2}1300 + 1000 + \dots + 20] / 1300 \simeq 26,57$ años, es decir, 26 años y 7 meses. Sin viruela, obtuvo una esperanza de vida E^* igual a $[\frac{1}{2}1300 + 1015 + \dots + 23] / 1300 \simeq 29,65$ años, es decir, 29 años y 8 meses. La inoculación al nacer aumentaría la esperanza de vida en más de tres años.

Podemos observar que existe un método más sencillo y rápido que el utilizado por Bernoulli para obtener estas fórmulas. Partiendo de la ecuación diferencial (4.1) para $S(x)$, vemos primero que

$$S(x) = P_0 e^{-qx} \exp\left(-\int_0^x m(y) dy\right).$$

Usando esta expresión en la ecuación (4.2) para $R(x)$, encontramos que

$$R(x) = P_0 (1-p) (1 - e^{-qx}) \exp\left(-\int_0^x m(y) dy\right).$$

La ecuación (4.6) para $P^*(x)$ muestra que

$$P^*(x) = P_0 \exp\left(-\int_0^x m(y) dy\right). \quad (4.8)$$

¡Las fórmulas (4.4) y (4.7) son consecuencias inmediatas!

Por supuesto, la inoculación con una cepa menos virulenta de viruela no es completamente segura. Si p' es la probabilidad de morir de viruela justo después de la inoculación ($p' < p$), entonces la esperanza de vida sería $(1 - p')E^*$ si todo el mundo pasara por la inoculación al nacer. Esta esperanza de vida sigue siendo mayor que la esperanza de vida «natural» E si $p' < 1 - E/E^*$ o alrededor del 11 %. Los datos relativos a p' eran difíciles de obtener en aquella época. Pero Bernoulli estimó que el riesgo p' era inferior al 1 %. Para él no había duda: la inoculación debía ser promovida por el Estado. Concluyó:

«Simplemente deseo que, en un asunto que concierne tan de cerca al bienestar de la raza humana, no se tome ninguna decisión sin todo el conocimiento que un poco de análisis y cálculo pueden proporcionar.»

El trabajo de Bernoulli fue presentado en la Academia de Ciencias de París en abril de 1760. En noviembre, d'Alembert presentó un comentario titulado *Sobre la aplicación de la teoría de la probabilidad a la inoculación de la viruela*. El comentario se publicó poco después en el segundo volumen de sus *Opuscles mathématiques* con cálculos más detallados y junto con otro trabajo titulado *Teoría matemática de la inoculación*. D'Alembert criticó las suposiciones de Bernoulli sobre la probabilidad de infección y la probabilidad de morir de viruela que son independientes de la edad. Sugirió una solución

diferente que no requiere estas suposiciones. Llamemos $v(x)$ a la mortalidad debida a la viruela a la edad x , $m(x)$ a la mortalidad debida a otras causas y $P(x)$ al número de personas que siguen vivas. Entonces

$$\frac{dP}{dx} = -v(x)P - m(x)P. \quad (4.9)$$

Comparando con la ecuación (4.3), vemos que en realidad $v(x) = pqS(x)/P(x)$. Aquí obtenemos

$$P^*(x) = P(x) \exp\left(\int_0^x v(y) dy\right), \quad (4.10)$$

donde $P^*(x)$ representa el número de personas vivas a la edad x cuando la viruela ha desaparecido.



Figura 4.3:
D'Alembert (1717–1783)

En efecto, podemos o eliminar la función $m(x)$ entre las ecuaciones (4.6) y (4.9) o utilizar la fórmula (4.8) para $P^*(x)$ y observar que la solución de (4.9) viene dada por

$$P(x) = P_0 \exp\left(-\int_0^x [v(y) + m(y)] dy\right).$$

La fórmula (4.10) dada por d'Alembert no contradice la fórmula de Bernoulli (4.7). Simplemente utiliza un tipo diferente de información $v(x)$, que no estaba disponible en ese momento porque los registros de defunción incluían la causa de la muerte pero no la edad de la víctima. D'Alembert sugirió que no se podía concluir realmente si la inoculación era útil antes de que se dispusiera de este tipo de datos.

D'Alembert también criticó la utilidad de la esperanza de vida como criterio de decisión, ya que da el mismo peso a todos los años, ya sea en un futuro

próximo o lejano. Observó que, desde el punto de vista del individuo o del Estado, no todos los años tienen la misma «utilidad», siendo menos valiosas las edades jóvenes que las medias. A pesar de todas estas críticas, d'Alembert se declaró a favor de la inoculación.

Debido a los retrasos en la publicación, la obra de Bernoulli no se publicó hasta 1766, mientras que d'Alembert consiguió que su propia obra se publicara muy rápidamente. Bernoulli expresó su amargura en una carta a Euler:

«Qué decir de los enormes tópicos del gran d'Alembert sobre las probabilidades: como me encuentro con demasiada frecuencia injustamente tratado en sus publicaciones, he decidido ya hace tiempo no leer nada más que salga de su pluma. He tomado esta decisión con motivo de un manuscrito sobre la inoculación que envié a la Academia de París hace ocho años y que fue muy apreciado por la novedad del análisis. Fue, me atrevo a decir, como incorporar una nueva provincia al cuerpo de las matemáticas. Parece que el éxito de este nuevo análisis le causó dolores de corazón. Lo ha criticado de mil maneras, todas igualmente ridículas, y después de tenerlo bien criticado, pretende ser el primer autor de una teoría que ni siquiera oyó mencionar. Él, sin embargo, sabía que mi manuscrito sólo podía aparecer después de unos siete u ocho años. Sólo podía tener conocimiento de él en su calidad de miembro de la Academia. En este sentido, mi manuscrito debería haber permanecido sagrado hasta que se hiciera público. *Dolus an virtus quis in hoste requirat!*»³

A pesar de los trabajos de Bernoulli y d'Alembert, la inoculación no se realizó a gran escala en Francia. El rey Luis XV murió de viruela en 1774. Los médicos de la corte sí inocularon al resto de la familia real poco después. El problema perdió importancia cuando Edward Jenner descubrió que la inoculación de la viruela de las vacas a los humanos («vacunación») protegía contra la viruela y era segura. Su obra, *Una investigación sobre las causas y los efectos de la variolae vaccina*, se publicó en 1798. La vacunación se extendió rápidamente por toda Europa. Sin embargo, los métodos desarrollados para el cálculo del aumento de la esperanza de vida si se elimina una causa de muerte se siguen utilizando hoy en día.

En las décadas siguientes, se dispuso de datos relativos a la edad en que la gente moría de viruela. El problema fue reconsiderado especialmente por

³«¿Qué importa si por valor o por estratagema vencemos al enemigo!» Vergil: Eneida, Libro II.

- Johann Heinrich Lambert, matemático de la Academia de Berlín, en 1772;
- Emmanuel-Étienne Duvillard, entonces encargado de las estadísticas de la población en el Ministerio del Interior en París, en su *Análisis y tablas de la influencia de la viruela en la mortalidad de cada edad*. (1806);
- Pierre-Simon Laplace en su *Teoría analítica de la probabilidad* (1812).

Duvillard y Laplace mostraron, por ejemplo, cómo modificar la fórmula (4.7) cuando los parámetros p y q dependen de la edad:

$$P^*(x) = \frac{P(x)}{1 - \int_0^x p(y) q(y) e^{-\int_0^y q(z) dz} dy}.$$

Aquí, $p(x)$ es la probabilidad de morir de viruela si se infecta a la edad x y $q(x)$ es la probabilidad de infectarse de viruela a la edad x .

Después de este trabajo sobre la viruela, Daniel Bernoulli no consideró ningún otro problema de dinámica de poblaciones. Murió en Basilea en 1782. D'Alembert murió en París un año después.

Más información

1. D'Alembert, J.: Onzième mémoire, Sur l'application du calcul des probabilités à l'inoculation de la petite vérole. In: *Opuscules mathématiques*, Tome second, págs. 26–95. David, Paris (1761). gallica.bnf.fr
2. Bernoulli, D.: Réflexions sur les avantages de l'inoculation. *Mercur de France*, 173–190 (juin 1760). retronews.fr
3. Bernoulli, D.: Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée par la petite vérole et des avantages de l'inoculation pour la prévenir. *Hist. Acad. R. Sci. Paris*, 1–45 (1760/1766). gallica.bnf.fr
4. Dietz, K., Heesterbeek, J.A.P.: Daniel Bernoulli's epidemiological model revisited. *Math. Biosci.* 180, 1–21 (2002)
5. Duvillard, E.E.: *Analyse et tableaux de l'influence de la petite vérole sur la mortalité à chaque âge*. Imprimerie Impériale, Paris (1806). archive.org
6. Lambert, J.H.: *Contributions mathématiques à l'étude de la mortalité et de la nuptialité* (1765 et 1772). INED, Paris (2006).
7. Laplace, P.S.: *Théorie analytique des probabilités*. Courcier, Paris (1812). gallica.bnf.fr
8. Straub, H.: Bernoulli, Daniel. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 2, págs. 36–46. Scribner, New York (1970)
9. Tent, M.B.W.: *Leonhard Euler and the Bernoullis*. A K Peters, Natick (2009)
10. Voltaire: *Lettres philosophiques*. Lucas, Amsterdam (1734). gallica.bnf.fr

Capítulo 5

Malthus y los obstáculos al crecimiento geométrico (1798)

En 1798 Malthus publicó *Un ensayo sobre el principio de la población*, en el que sostenía que el suministro de alimentos no podía seguir durante un largo periodo de tiempo la tendencia natural de las poblaciones humanas a crecer exponencialmente. Si la población se mantenía relativamente constante, era porque gran parte de la humanidad sufría escasez de alimentos. Malthus veía el «principio de la población» como un argumento contra los escritos de Godwin y Condorcet, que hacían hincapié en el progreso de las sociedades humanas. El ensayo de Malthus influyó en la teoría de la evolución de Darwin y Wallace y fue criticado por Marx, pero se puso en práctica con la política china del hijo único.

Thomas Robert Malthus nació en 1766 cerca de Londres, siendo el sexto de siete hijos. Su padre, amigo y admirador de Jean-Jacques Rousseau, fue su primer maestro. En 1784, el joven Malthus comenzó a estudiar matemáticas en la Universidad de Cambridge. Obtuvo su diploma en 1791, se convirtió en miembro del *Jesus College* en 1793 y en sacerdote anglicano en 1797.



Figura 5.1:
Malthus (1766–1834)

En 1798, Malthus publicó de forma anónima un libro titulado *Un ensayo sobre el principio de la población, en la medida en que afecta a la mejora futura de la sociedad, con observaciones sobre las especulaciones del Sr. Godwin, el Sr. Condorcet y otros escritores*. Fue una reacción contra el libro

de Godwin *Investigación sobre la justicia política* (1793) y el *Esbozo de un cuadro histórico del progreso de la mente humana* de Condorcet (1794). A pesar de los horrores que la Revolución Francesa hizo en nombre del progreso, los dos autores afirmaban que el progreso de la sociedad era inevitable. Malthus no compartía el mismo optimismo. Sostenía que las leyes inglesas de pobreza, que ayudaban a las familias pobres con muchos hijos, favorecían el crecimiento de la población sin fomentar un crecimiento similar en la producción de alimentos. Le parecía que estas leyes no aliviaban realmente a los pobres, sino todo lo contrario. En general, al tender la población a crecer siempre más rápido que la producción de alimentos, una parte de la sociedad parecía estar condenada a la miseria, al hambre o a las epidemias: éstas son las lacras que frenan el crecimiento demográfico y que, en opinión de Malthus, son los principales obstáculos para el progreso de la sociedad. Todas las teorías que prometen el progreso serían simplemente utópicas. Estas ideas llevaron a Malthus a publicar su libro en 1798. Así es como resumió su tesis:

[...] «el poder de la población es indefinidamente mayor que el poder de la tierra para producir la subsistencia del hombre. La población, cuando no se controla, aumenta en una proporción geométrica. La subsistencia sólo aumenta en una proporción aritmética. Un ligero conocimiento de los números mostrará la inmensidad de la primera potencia en comparación con la segunda. Por esa ley de nuestra naturaleza que hace que el alimento sea necesario para la vida del hombre, los efectos de estos dos poderes desiguales deben mantenerse iguales. Esto implica un fuerte y constante control de la población por la dificultad de subsistencia. Esta dificultad debe recaer en algún lugar; y necesariamente debe ser sentida severamente por una gran parte de la humanidad.»

El libro de Malthus tuvo mucho éxito. Aun así contenía pocos datos. Malthus observó, por ejemplo, que la población de Estados Unidos se había duplicado cada veinticinco años durante el siglo XVIII. En realidad, no intentó traducir sus tesis en modelos matemáticos, pero preparó el camino para los trabajos posteriores de Adolphe Quetelet y Pierre-François Verhulst, que serán objeto del próximo capítulo.

Tras la publicación de su libro, Malthus viajó con unos amigos, primero a Alemania, Escandinavia y Rusia, y luego a Francia y Suiza. Recopilando la información recogida durante sus viajes, publicó bajo su nombre en 1803 una segunda edición muy ampliada, con un subtítulo diferente: *Un ensayo sobre el principio de la población, o una visión de sus efectos pasados y presentes*

sobre la felicidad humana, con una investigación sobre nuestras perspectivas respecto a la futura eliminación o mitigación de los males que ocasiona. En esta nueva edición se analizan detalladamente los obstáculos al crecimiento demográfico en diversos países: el retraso del matrimonio, el aborto, el infanticidio, el hambre, la guerra, las epidemias, los factores económicos... Para Malthus, el retraso del matrimonio era la mejor opción para estabilizar la población. Le siguieron otras cuatro ediciones del libro en 1806, 1807, 1817 y 1826. En 1805 Malthus se convirtió en profesor de historia y economía política en una nueva escuela creada por la Compañía de las Indias Occidentales para sus empleados. También publicó *Una investigación sobre la naturaleza y el progreso de la renta* (1815) y *Principios de economía política* (1820). En 1819 Malthus fue elegido miembro de la *Royal Society*. En 1834 fue uno de los miembros fundadores de la Sociedad de Estadística y murió cerca de Bath ese mismo año.

La obra de Malthus tuvo una fuerte influencia en el desarrollo de la teoría de la evolución. Charles Darwin, de vuelta de su viaje a bordo del *Beagle*, leyó el libro de Malthus sobre la población en 1838. Esto es lo que escribió en la introducción de su famoso libro *El origen de las especies*, publicado en 1859:

«En el capítulo siguiente se examinará la lucha por la existencia entre todos los seres orgánicos en todo el mundo, lo cual se sigue inevitablemente de la elevada razón geométrica de su aumento. Es ésta la doctrina de Malthus aplicada al conjunto de los reinos animal y vegetal.»

Alfred Russel Wallace, que desarrolló la teoría de la evolución al mismo tiempo que Darwin, también dijo que sus ideas surgieron tras leer el libro de Malthus.

En contraste, aquí está el punto de vista de Karl Marx sobre el éxito del libro de Malthus, como se puede leer en una nota a pie de página de su *Capital*:

«Si el lector me recordase el nombre de Malthus, cuyos *Essay on Population* vieron la luz en 1798 le diría que, en su primera forma, esta obrilla no era más que un plagio superficial y curescamente declaratorio de Sir James Steuart, de Foe, Townsend, Franklin, Wallace y otros, sin una sola línea original. El gran ruido que armó este panfleto se debió exclusivamente a los intereses partidistas. La revolución francesa había encontrado fervientes defensores en el Reino británico: el “principio de la población”,

que había ido gestándose lentamente a lo largo del siglo XVIII y que luego, en medio de una gran crisis social, se proclamaba con trompetas y tambores como contraveneno frente a las doctrinas de Condorcet y otros, fue jubilosamente saludado por la oligarquía inglesa como el gran exterminador de todos los apetitos de perturbación humana. Malthus, asombradísimo de su éxito, se dedicó a embutir en el viejo esquema nuevos materiales, compilados a la ligera, y a añadirle cosas nuevas, pero no descubiertas, sino simplemente anexionadas por él.»

Ciertamente, las tesis de Malthus no eran completamente nuevas. Por ejemplo, a menudo se le atribuye la idea de que la población tiende a crecer geoméricamente, aunque ya vimos en el capítulo 3 que esta idea ya era conocida por Euler medio siglo antes¹. Sin embargo, Malthus le dio publicidad vinculándolo de forma polémica a problemas legislativos reales. Irónicamente, fue en la China comunista donde la sugerencia de Malthus de limitar los nacimientos encontraría su aplicación más llamativa (véase el capítulo 25).

Más información

1. Condorcet: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*. Agasse, Paris (1794). gallica.bnf.fr
2. Darwin, C. (trad. Zulueta, A. de): *El origen de las especies por medio de la selección natural*. Calpe, Madrid (1921). cervantesvirtual.com
3. Godwin, W.: *An Enquiry Concerning Political Justice*. Robinson, London (1793). archive.org
4. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population*, 1st edn. London (1798). econlib.org
5. Marx, K.: *El Capital*, tomo I. biblio3.url.edu.gt
6. Simpkins, D.M.: Malthus, Thomas Robert. In: Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 9, 67–71. Scribner, New York (1974)

¹R. A. Fisher (véanse los capítulos 14 y 20) llamaría «parámetro malthusiano» a la tasa de crecimiento de las poblaciones. Malthus mencionó el tratado de Süßmilch en su propio libro.

Capítulo 6

Verhulst y la ecuación logística (1838)

En 1838, el matemático belga Verhulst introdujo la ecuación logística, que es una especie de generalización de la ecuación del crecimiento exponencial pero con un valor máximo para la población. Utilizó datos de varios países, en particular de Bélgica, para estimar los parámetros desconocidos. El trabajo de Verhulst no se redescubrió hasta los años veinte del siglo XX.

Pierre-François Verhulst nació en 1804 en Bruselas. Se doctoró en matemáticas en la Universidad de Gante en 1825. También se interesó por la política. Durante su estancia en Italia para contener su tuberculosis, abogó sin éxito a favor de una constitución para los Estados Pontificios. Tras la revolución de 1830 y la independencia de Bélgica, publicó un ensayo histórico sobre un patriota del siglo XVIII. En 1835 fue nombrado profesor de matemáticas en la recién creada Universidad Libre de Bruselas.



Figura 6.1:
Verhulst (1804–1849)

Ese mismo año 1835, su compatriota Adolphe Quetelet, estadístico y director del observatorio de Bruselas, publicó *Un tratado sobre el hombre y el desarrollo de sus facultades*. Quetelet sugería que las poblaciones no podían crecer geométricamente durante un largo periodo de tiempo porque los obstáculos mencionados por Malthus formaban una especie de «resistencia», que

él pensaba (por analogía con la mecánica) que era proporcional al cuadrado de la velocidad de crecimiento de la población. Esta analogía no tenía ninguna base real, pero inspiró a Verhulst.

En efecto, Verhulst publicó en 1838 una *Nota sobre la ley del crecimiento demográfico*. Aquí hay algunos extractos:

«Sabemos que el célebre Malthus demostró el principio de que la población humana tiende a crecer en una progresión geométrica hasta duplicarse al cabo de cierto tiempo, por ejemplo cada veinticinco años. Esta proposición es indiscutible si se hace abstracción de la creciente dificultad para encontrar alimentos. [...]

»El aumento virtual de la población está, pues, limitado por el tamaño y la fertilidad del país. En consecuencia, la población se acerca cada vez más a un estado estacionario.»

Verhulst probablemente se dio cuenta de que la analogía mecánica de Quetelet no era razonable y propuso en su lugar la siguiente ecuación diferencial (todavía algo arbitraria) para la población $P(t)$ en el tiempo t :

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right). \quad (6.1)$$

Cuando la población $P(t)$ es pequeña comparada con el parámetro K , obtenemos la ecuación aproximada $dP/dt \simeq rP$, cuya solución es $P(t) \simeq P(0)e^{rt}$, es decir, un crecimiento exponencial¹. La tasa de crecimiento disminuye a medida que $P(t)$ se acerca a K . Incluso se volvería negativa si $P(t)$ pudiera superar K . Para obtener la expresión exacta de la solución de la ecuación (6.1), podemos proceder como Daniel Bernoulli para la ecuación (4.5).

Dividiendo la ecuación (6.1) entre P^2 y usando la nueva variable $p = 1/P$, obtenemos $dp/dt = -rp + r/K$. Con $q = p - 1/K$, obtenemos $dq/dt = -rq$ y $q(t) = q(0)e^{-rt} = (1/P(0) - 1/K)e^{-rt}$. Así que podemos deducir $p(t)$ y $P(t)$.

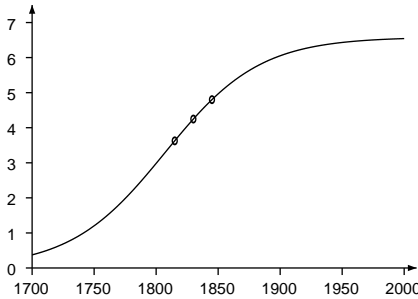
Finalmente obtenemos tras la reordenación

$$P(t) = \frac{P(0)e^{rt}}{1 + P(0)(e^{rt} - 1)/K}. \quad (6.2)$$

La población total aumenta progresivamente desde $P(0)$ en el tiempo $t = 0$ hasta el límite K , que se alcanza sólo cuando $t \rightarrow +\infty$ (figura 6.2). Sin dar los

¹Se suele hablar de crecimiento geométrico en los modelos de tiempo discreto y de crecimiento exponencial en los modelos de tiempo continuo, pero es esencialmente lo mismo.

Figura 6.2: La población de Bélgica (en millones) y la curva logística. Los puntos de datos corresponden a los años 1815, 1830 y 1845. Los valores de los parámetros son los del artículo de 1845.



valores que utilizó para los parámetros desconocidos r y K , Verhulst comparó su resultado con datos relativos a la población de Francia entre 1817 y 1831, de Bélgica entre 1815 y 1833, del condado de Essex en Inglaterra entre 1811 y 1831, y de Rusia entre 1796 y 1827. El ajuste resultó ser bastante bueno.

En 1840, Verhulst se convirtió en profesor de la Real Escuela Militar de Bruselas. Al año siguiente publicó un *Tratado elemental de las funciones elípticas* y fue elegido miembro de la Real Academia de Bélgica. En 1845 continuó sus estudios sobre la población con un artículo titulado *Investigaciones matemáticas sobre la ley del crecimiento demográfico*. En primer lugar, se refirió a la observación de Malthus, según la cual la población de Estados Unidos se duplicaba cada 25 años (tabla 6.1). Si calculamos la relación en-

Cuadro 6.1: Censos oficiales de la población de los Estados Unidos.

año	población	año	población
1790	3 929 827	1820	9 638 131
1800	5 305 925	1830	12 866 020
1810	7 239 814	1840	17 062 566

tre la población del año $n + 10$ y la del año n , encontramos respectivamente 1,350, 1,364, 1,331, 1,335 y 1,326, que es bastante constante. Por lo tanto, la población se ha multiplicado por término medio por 1,34 cada 10 años y por $1,34^{25/10} \simeq 2,08$ cada 25 años. Por lo tanto, había seguido duplicándose cada 25 años desde el ensayo de Malthus, casi medio siglo antes. Sin embargo, Verhulst añadió:

«No insistiremos en la hipótesis de la progresión geométrica, dado que sólo puede sostenerse en circunstancias muy especiales; por ejemplo, cuando un territorio fértil de extensión casi ilimitada resulta estar habitado por personas con una civilización avanzada, como fue el caso de las primeras colonias americanas.»

En su artículo, Verhulst también volvió a la ecuación (6.1), a la que llamó «logística». Observó que la curva $P(t)$ aumenta con una curvatura positiva (es convexa) mientras $P(t) < K/2$ y luego sigue aumentando hacia K pero con una curvatura negativa (es cóncava) en cuanto $P(t) > K/2$. Así, la curva tiene la forma de una letra S distorsionada (figura 6.2).

En efecto, $d^2P/dt^2 = r(1 - 2P/K) dP/dt$. Así que $d^2P/dt^2 > 0$ si $P < K/2$ y $d^2P/dt^2 < 0$ si $P > K/2$.

Verhulst también explicó cómo se pueden estimar los parámetros r y K a partir de la población $P(t)$ en tres años diferentes pero igualmente espaciados. Si P_0 es la población en el momento $t = 0$, P_1 la del momento $t = T$ y P_2 la del momento $t = 2T$, entonces un tedioso cálculo a partir de la ecuación (6.2) muestra que

$$K = P_1 \frac{P_0 P_1 + P_1 P_2 - 2 P_0 P_2}{P_1^2 - P_0 P_2}, \quad r = \frac{1}{T} \log \left[\frac{1/P_0 - 1/K}{1/P_1 - 1/K} \right].$$

Utilizando las estimaciones de la población de Bélgica en los años 1815, 1830 y 1845 (respectivamente 3,627, 4,247 y 4,801 millones), obtuvo $K = 6,584$ millones y $r = 2,62\%$ por año. Entonces pudo utilizar la ecuación (6.2) para predecir que la población de Bélgica sería de 4,998 millones a principios del año 1851 y de 6,064 millones a principios del año 1900 (figura 6.2). Verhulst realizó un estudio similar para Francia. Obtuvo $K = 39,685$ millones y $r = 3,2\%$ al año. Como las poblaciones de Bélgica y Francia han superado ampliamente estos valores de K , vemos que la ecuación logística puede ser un modelo realista sólo para períodos de tiempo de unas pocas décadas, como en el artículo de Verhulst de 1838, pero no para períodos más largos.

En 1847 apareció una segunda investigación sobre la ley del crecimiento demográfico en la que Verhulst renunciaba a la ecuación logística y elegía en su lugar una ecuación diferencial que puede escribirse de la forma $dP/dt = r(1 - P/K)$. Pensó que esta ecuación se cumpliría cuando la población $P(t)$ estuviera por encima de un determinado umbral. La solución es $P(t) = K + (P(0) - K)e^{-rt/K}$. Utilizando los mismos datos demográficos de Bélgica, Verhulst estimó de nuevo los parámetros r y K . Esta vez encontró

$K = 9,4$ millones para la población máxima. Vemos cuánto puede depender el resultado de la elección del modelo.

Verhulst se convirtió en presidente de la Real Academia de Bélgica en 1848, pero murió al año siguiente en Bruselas, probablemente de tuberculosis. A pesar de las dudas de Verhulst entre los modelos de ecuaciones, la ecuación logística fue reintroducida de forma independiente varias décadas después por diferentes personas. Robertson la utilizó en 1908 para modelar el crecimiento individual de animales, plantas, seres humanos y órganos del cuerpo. McKendrick y Kesava Pai la utilizaron en 1911 para el crecimiento de poblaciones de microorganismos. Pearl y Reed lo utilizaron en 1920 para el crecimiento de la población de los EE.UU., que había comenzado a disminuir. En 1922 Pearl se fijó finalmente en el trabajo de Verhulst. A partir de entonces, la ecuación logística inspiró muchos trabajos (véanse los capítulos 13, 20 y 24). La población máxima K acabó conociéndose como la «capacidad de carga».

Más información

1. Lloyd, P.J.: American, German and British antecedents to Pearl and Reed's logistic curve. *Pop. Stud.* 21, 99–108 (1967)
2. McKendrick, A.G., Kesava Pai, M.: The rate of multiplication of micro-organisms: A mathematical study. *Proc. R. Soc. Edinb.* 31, 649–655 (1911)
3. Pearl, R.: *The Biology of Death*. Lippincott, Philadelphia (1922). archive.org
4. Pearl, R., Reed, L.J.: On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 275–288 (1920). pnas.org
5. Quetelet, A.: *Sur l'homme et le développement de ses facultés*. Bachelier, Paris (1835). gallica.bnf.fr
6. Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850). archive.org
7. Quetelet, A.: *Sciences mathématiques et physiques au commencement du XIXième siècle*. Mucquardt, Bruxelles (1867). gallica.bnf.fr
8. Robertson, T.B.: On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. *Arch. Entwicklungsmechanik Org.* 25, 581–614 (1908)
9. Verhulst, P.-F.: Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. *Corresp. Math. Phys.* 10, 113–121 (1838). archive.org
10. Verhulst, P.-F.: Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouv. Mém. Acad. R. Sci. B.-lett. Brux.* 18, 1–45 (1845). gdz.sub.uni-goettingen.de
11. Verhulst, P.-F.: Deuxième mémoire sur la loi d'accroissement de la population. *Mém. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 20 (1847). archive.org

Capítulo 7

Bienaymé, Cournot y la extinción de los apellidos (1845–1847)

El estadístico francés Bienaymé comprendió en 1845 cómo calcular la probabilidad de que un apellido se extinga si cada varón tiene un número de hijos que sigue una determinada distribución de probabilidad. Si la media de hijos es inferior o igual a uno, el apellido se extinguirá. Si la media es mayor que uno, la probabilidad de extinción es estrictamente menor que uno. La prueba de su resultado se publicó dos años después en un libro escrito por su amigo Cournot. Estos trabajos han sido redescubiertos recientemente.

Irenée Jules Bienaymé nació en 1796 en París. Estudió en la Escuela Politécnica y desarrolló su carrera en el Ministerio de Finanzas, alcanzando el alto nivel de inspector general. Influido por el libro *Teoría analítica de la probabilidad* escrito por Laplace, Bienaymé también encontró tiempo para publicar artículos sobre muchas aplicaciones de la teoría de la probabilidad, como las estadísticas demográficas y médicas (mortalidad infantil, número de nacimientos, esperanza de vida), la probabilidad de errores en la justicia, la teoría de los seguros y la representatividad de los sistemas de votación.



Figura 7.1:
Bienaymé (1796–1878)

En 1845 Bienaymé escribió una breve nota *Sobre la ley de la multiplica-*

ción y la duración de las familias, que se publicó en el boletín de la *Société Philomatique de París*. Varios autores ya habían escrito sobre este tema. En la segunda edición de *Un ensayo sobre el principio de la población* (1803), Malthus incluyó un capítulo sobre la población de Suiza y observó que

«en la ciudad de Berna, desde el año 1583 hasta 1654, el consejo soberano había admitido en la burguesía a 487 familias, de las cuales 379 se extinguieron en el espacio de dos siglos, y en 1783 sólo quedaban 108.»

En 1842 Thomas Doubleday afirmaba de forma más general que las familias de clase alta de la nobleza o de la burguesía tenían una mayor tendencia a desaparecer que las de clase baja. Ideas similares fueron expuestas en Francia por Émile Littré en 1844 en un texto de introducción a la filosofía positivista de Auguste Comte y por Benoiston de Châteauneuf –amigo de Bienaymé– que publicó en 1845 un ensayo *Sobre la duración de las familias nobles en Francia*.

En este contexto, Bienaymé trató de explicar cómo podía ser que la población de un país tendiera a crecer geoméricamente mientras desaparecía un gran número de familias. Para atacar este problema consideró el caso simplificado de que todos los hombres tuvieran las mismas probabilidades de tener 0, 1, 2, 3,... hijos que llegaran a la edad adulta. Más concretamente, se preguntó cuál era la probabilidad de que un hombre tuviera una descendencia que llevara su nombre después de n generaciones. Si el número medio de hijos es inferior a uno, es evidente que esta probabilidad debe tender a cero a medida que n crece hasta el infinito. Bienaymé observó que la misma conclusión seguiría siendo cierta si el número medio de hijos fuera exactamente uno¹, por ejemplo, si hay una probabilidad 1/2 de no tener ningún hijo y una probabilidad 1/2 de tener dos hijos. Pero en ese caso la probabilidad de tener descendencia en la generación n tiende a cero más lentamente: en el ejemplo seguiría siendo del 5% después de 35 generaciones, es decir, después de once o doce siglos si hay tres generaciones por siglo². Bienaymé observó finalmente que si el número medio de hijos es mayor que uno, la extinción de la línea familiar no es segura: su probabilidad puede calcularse resolviendo alguna ecuación algebraica.

El artículo de Bienaymé no contenía más explicaciones. En 1847, su amigo Antoine-Augustin Cournot, matemático y economista, incluyó algunos detalles en un libro titulado sobre el origen y los límites de la correspondencia entre el álgebra y la geometría. Presentó el problema en forma de juego de

¹Excepto si cada hombre tiene exactamente un hijo.

²Como se verá más adelante, esta probabilidad es igual a $1 - x_{35}$ con $x_{n+1} = \frac{1}{2} + \frac{1}{2} x_n^2$ y $x_0 = 0$.

azar, pero reconoció que era idéntico al estudio de Bienaymé sobre la extinción de los apellidos. Si mantenemos la interpretación en términos de apellidos, Cournot consideró primero el caso especial en el que los hombres tienen como máximo dos hijos, siendo p_0 , p_1 y p_2 respectivamente la probabilidad de tener 0, 1 o 2 hijos. Por supuesto, $p_0 + p_1 + p_2 = 1$. Partiendo de un ancestro, la probabilidad de extinción después de una sola generación, llamada x_1 , es obviamente igual a p_0 . La probabilidad de extinción en dos generaciones es $x_2 = p_0 + p_1 x_1 + p_2 x_1^2$: o bien la familia ya se había extinguido en la primera generación (probabilidad p_0), o bien sólo había un hijo en la primera generación que no tenía descendencia masculina (probabilidad $p_1 x_1$), o bien había dos hijos en la primera generación y cada uno de ellos no tenía descendencia masculina (probabilidad $p_2 x_1^2$). De forma más general, la probabilidad de extinción en n generaciones es

$$x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 (x_{n-1})^2.$$

En efecto, si hay, por ejemplo, dos hijos en la primera generación (probabilidad p_2), la familia se extinguirá $n - 1$ generaciones después (es decir, en la generación n) con una probabilidad igual a $(x_{n-1})^2$. Cournot observó que x_n es una sucesión creciente con $x_n \leq 1$ para todo n . Así que x_n tiene un límite $x_\infty \leq 1$, que es una solución de la ecuación $x = p_0 + p_1 x + p_2 x^2$. Utilizando $p_1 = 1 - p_0 - p_2$, esta ecuación es equivalente a $0 = p_2(x - 1)(x - p_0/p_2)$. Por tanto, hay dos raíces: $x = 1$ y $x = p_0/p_2$. Se distinguen tres casos en función del número medio de hijos $p_1 + 2p_2$, que también es igual a $1 - p_0 + p_2$ y que llamaremos \mathcal{R}_0 . Si $\mathcal{R}_0 < 1$, entonces $p_0/p_2 > 1$. Por tanto, $x = 1$ es el único valor posible para el límite x_∞ . Seguramente el apellido se extinguirá. Si $\mathcal{R}_0 = 1$, ambas raíces son iguales a 1 y la conclusión es la misma. Si $\mathcal{R}_0 > 1$, entonces Cournot argumentó que x_∞ debería ser igual a la segunda raíz p_0/p_2 , ya que la probabilidad de extinción obviamente tiene que ser 0 en el caso especial en que $p_0 = 0$.

Cournot mencionó brevemente el caso más general en el que los hombres pueden tener como máximo m hijos con probabilidades p_0, p_1, \dots, p_m . La conclusión depende igualmente del valor de

$$\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + mp_m,$$

el número medio de hijos, con respecto a 1. La ecuación de x_∞ , que es $x = p_0 + p_1 x + \dots + p_m x^m$, tiene siempre la raíz $x = 1$. Sólo tiene otra raíz positiva, que da la probabilidad de extinción x_∞ cuando $\mathcal{R}_0 > 1$.

Por desgracia, el artículo de Bienaymé y las pocas páginas del libro de Cournot pasaron completamente desapercibidos en su momento. El artículo

no se conoció hasta la década de 1970 y las páginas del libro hasta veinte años más tarde. Mientras tanto, el problema y su solución habían sido redescubiertos por otros y el tema se desarrolló considerablemente. Volveremos a ello en los capítulos 9, 17 y 18.

Bienaymé tuvo que dejar su puesto en el Ministerio de Finanzas tras la revolución de 1848. La cátedra de teoría de las probabilidades en la Universidad de París, para la que sin duda era el mejor candidato, también fue concedida a otra persona. Sin embargo, Bienaymé pudo volver a trabajar en el Ministerio de Finanzas después de 1850, pero dimitió en 1852. Ese mismo año fue elegido miembro de la Academia de Ciencias, donde era el especialista en el campo de la estadística. En 1853 demostró lo que algunos libros de texto modernos denominan la desigualdad Bienaymé–Tchebychev. En 1875 se convirtió en presidente de la recién creada Sociedad Matemática de Francia. Murió en París en 1878.

Más información

1. Bienaymé, I.J.: De la loi de multiplication et de la durée des familles. *Extr. p. v. séances - Soc. Philomat. Paris*, 37–39 (1845) biodiversitylibrary.org
2. Bru, B.: À la recherche de la démonstration perdue de Bienaymé. *Math. Sci. Hum.* 114, 5–17 (1991). archive.numdam.org
3. Bru, B., Jongmans, F., Seneta, E.: I.J. Bienaymé: Family information and proof of the criticality theorem. *Int. Stat. Rev.* 60, 177–183 (1992)
4. Cournot, A.-A.: *De l'origine et des limites de la correspondance entre l'algèbre et la géométrie*. Hachette, Paris (1847). archive.org
5. Doubleday, T.: *The True Law of Population*. Simpkin, Marshall, & Co., London (1842). archive.org
6. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I.J. Bienaymé: Statistical Theory Anticipated*. Springer-Verlag, New York (1977)
7. Kendall, D.G.: The genealogy of genealogy: branching processes before (and after) 1873. *Bull. Lond. Math. Soc.* 7, 225–253 (1975)
8. Littré, É.: *Conservation, révolution et positivisme*. Ladrance, Paris (1852). gallica.bnf.fr
9. Malthus, T.R.: *An Essay on the Principle of Population*, 2nd edn. Bensley, London (1803). archive.org
10. Martin, T.: Antoine Augustin Cournot. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 152–156. Springer, New York (2001)
11. Seneta, E.: Irenée-Jules Bienaymé. In: *Ibid.*, 132–136.

Capítulo 8

Mendel y la herencia (1865)

En 1865 Mendel publicó los resultados de sus experimentos pioneros sobre la hibridación de los guisantes. Su análisis utilizaba aspectos elementales de la teoría de la probabilidad. También consideró un modelo dinámico para una población de plantas autofecundadas. Su trabajo, que no fue redescubierto hasta 1900, es un hito en la historia de la genética.

Johann Mendel nació en 1822 en Moravia, entonces parte del imperio austriaco y ahora parte de la República Checa. Su padre era campesino. Con sus buenos resultados en el instituto y su mala salud, Mendel prefirió seguir estudiando en lugar de trabajar en la granja familiar. Pero no podía permitirse ir a la universidad. Así que en 1843 ingresó en la abadía de Santo Tomás de Brunn (actual Brno), donde tomó el nombre de Gregor. Estudió teología, pero también asistió a algunos cursos de agricultura. En 1847 fue ordenado sacerdote. Dio clases en un instituto durante unos años, pero no superó el examen para convertirse en profesor ordinario. Entre 1851 y 1853, gracias al apoyo de su jerarquía, pudo no obstante continuar sus estudios en la Universidad de Viena, donde asistió a cursos de física, matemáticas y ciencias naturales. Después regresó a Brunn y enseñó física en una escuela técnica.



Figura 8.1:
Mendel (1822–1884)

Entre 1856 y 1863, Mendel realizó una serie de experimentos con un gran número de plantas en el jardín de su abadía. En 1865, presentó sus resultados

en dos reuniones de la Sociedad de Historia Natural de Brünn, de la que era miembro. Su trabajo, *Experimentos sobre la hibridación de plantas*, se publicó en alemán al año siguiente en las actas de la Sociedad. Mendel explicó cómo había llegado a estudiar las variaciones de los guisantes, plantas que se reproducen naturalmente por autofecundación y cuyas semillas pueden adoptar diferentes formas fácilmente identificables: redondas o arrugadas, amarillas o verdes, etc. Al cruzar una planta procedente de un linaje con semillas redondas y otra procedente de un linaje con semillas arrugadas, observó que siempre obtenía híbridos que daban semillas redondas. Llamó al carácter «semillas redondas» dominante y al carácter «semillas arrugadas» recesivo. También demostró que el carácter «semillas amarillas» era dominante y que el carácter «semillas verdes» era recesivo.

Mendel observó entonces que la autofecundación de plantas cultivadas a partir de semillas híbridas daba en la primera generación nuevas semillas que tenían el carácter dominante o el recesivo en proporciones aparentemente aleatorias. Además, se dio cuenta de que repitiendo el experimento muchas veces obtenía, por término medio, unas tres veces más semillas con el carácter dominante que con el recesivo. Por ejemplo, en un primer experimento obtuvo un total de 5 474 semillas redondas y 1 850 semillas arrugadas, lo que corresponde a una proporción de 2,96 a 1. Un segundo experimento dio un total de 6 022 semillas amarillas y 2 001 verdes, lo que corresponde a una proporción¹ de 3,01 a 1.

Mendel también observó que entre las plantas cultivadas a partir de las semillas de la primera generación con el carácter dominante, las que daban por autofecundación semillas con el carácter dominante o recesivo eran aproximadamente el doble que las que daban semillas con el carácter dominante solamente. Por ejemplo, entre las 565 plantas cultivadas a partir de semillas redondas de la primera generación, 372 dieron tanto semillas redondas como arrugadas, mientras que 193 dieron sólo semillas redondas; la proporción es igual a 1,93. Del mismo modo, entre las 519 plantas cultivadas a partir de semillas amarillas de la primera generación, 353 dieron semillas tanto amarillas como verdes, mientras que 166 sólo dieron semillas amarillas; la proporción es igual a 2,13.

Para explicar estos resultados, Mendel tuvo la brillante idea de considerar el carácter aparente de una semilla como el resultado de la asociación de dos

¹Como R. A. Fisher (véase el capítulo 14) observó más tarde, la probabilidad de llegar a resultados experimentales tan cercanos al valor teórico es bastante pequeña. Es probable que Mendel arreglara sus datos. Por ejemplo, en el segundo experimento sobre $n = 6022 + 2001 = 8023$ semillas, la probabilidad de que la proporción difiera de 3 en menos de 0,01 es sólo de un 10 %.

factores ocultos, cada uno de los cuales es dominante (escrito A) o recesivo (escrito a). Así, hay tres combinaciones posibles: AA , Aa y aa . Las semillas con los factores AA o Aa tienen el mismo carácter dominante A . Las semillas con los factores aa tienen el carácter recesivo a . Mendel supuso además que durante la fecundación, los granos de polen y los óvulos (los gametos) transmiten sólo uno de los dos factores, cada uno con una probabilidad $1/2$.

Por lo tanto, el cruce de los linajes puros AA y aa da lugar a híbridos que tienen todos los factores Aa y el carácter dominante A . Los gametos del híbrido Aa transmiten el factor A con probabilidad $1/2$ y el factor a con probabilidad $1/2$. La autofecundación de una planta cultivada a partir de una semilla híbrida Aa da, por tanto, AA con probabilidad $1/4$, Aa con probabilidad $1/2$ y aa con probabilidad $1/4$, como se muestra en la tabla 8.1.

Cuadro 8.1: Posibles resultados de la autofecundación de un híbrido Aa y sus probabilidades en función de los factores transmitidos por los gametos masculinos (en líneas) y por los gametos femeninos (en columnas).

Factor (Probabilidad)	A ($1/2$)	a ($1/2$)
A ($1/2$)	AA ($1/4$)	Aa ($1/4$)
a ($1/2$)	Aa ($1/4$)	aa ($1/4$)

Mendel se dio cuenta de que las proporciones $AA : Aa : aa$, que eran $1 : 2 : 1$, también podían obtenerse mediante el cómputo formal $(A + a)^2 = AA + 2Aa + aa$. Como las semillas AA y Aa tienen el carácter aparente A mientras que sólo las semillas aa tienen el carácter aparente a , hay efectivamente tres veces más semillas con el carácter A que con el carácter a . Además, hay una media del doble de semillas Aa que AA . La autofecundación de las plantas cultivadas a partir de las primeras da semillas con el carácter dominante (AA o Aa) o con el carácter recesivo (aa). En cuanto a la autofecundación de plantas cultivadas a partir de semillas AA , siempre da semillas AA con el carácter dominante. Todas las observaciones quedan así explicadas.

Mendel también examinó las generaciones siguientes. Partiendo de N semillas híbridas Aa y suponiendo por simplicidad que cada planta da por autofecundación sólo cuatro semillas nuevas, calculó que el número medio de semillas $(AA)_n$, $(Aa)_n$ y $(aa)_n$ en la generación n vendría dado por la tabla 8.2, en la que por claridad de la presentación los resultados se han dividido por N .

Estos números se obtienen simplemente a partir de las fórmulas

$$(AA)_{n+1} = (Aa)_n + 4(AA)_n, \quad (8.1)$$

$$(Aa)_{n+1} = 2(Aa)_n, \quad (8.2)$$

Cuadro 8.2: Las generaciones sucesivas.

n	0	1	2	3	4	5
$(AA)_n$	0	1	6	28	120	496
$(Aa)_n$	1	2	4	8	16	32
$(aa)_n$	0	1	6	28	120	496
total	1	4	16	64	256	1024

y $(aa)_{n+1} = (Aa)_n + 4(aa)_n$, que dicen que AA da después de la autofecundación cuatro semillas AA , que aa da cuatro semillas aa y que Aa da en promedio una semilla AA , dos semillas Aa y una semilla aa . Mendel observó además que $(AA)_n = (aa)_n = 2^{n-1}(2^n - 1)$ y $(Aa)_n = 2^n$.

En efecto, de la ecuación (8.2) y de la condición inicial $(Aa)_0 = 1$ se deduce que $(Aa)_n = 2^n$. Sustituyendo esto en la ecuación (8.1), obtenemos que $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n + 2^n$. Nos damos cuenta fácilmente de que $(AA)_n = c2^n$ es una solución particular cuando $c = -1/2$. La solución general de la ecuación «homogénea» $(AA)_{n+1} = 4(AA)_n$ es $(AA)_n = C4^n$. Finalmente, sumando estas dos soluciones, vemos que $(AA)_n = C4^n - 2^{n-1}$ satisface la condición inicial $(AA)_0 = 0$ si $C = 1/2$. En cuanto a la sucesión $(aa)_n$, satisface la misma relación de recurrencia y la misma condición inicial que $(AA)_n$. Por tanto, $(aa)_n = (AA)_n$.

En conclusión, la proporción de híbridos Aa en la población total, que es $2^n/4^n = 1/2^n$, se divide por dos en cada generación por autofecundación.

El trabajo de Mendel pasó totalmente desapercibido durante su vida. Algunos años más tarde, Mendel también intentó realizar experimentos similares con otras especies vegetales, publicó algunos artículos sobre meteorología e investigó la herencia de las abejas. Tras convertirse en abad en 1868, dedicó la mayor parte de su tiempo a gestionar problemas administrativos. Murió en 1884. No fue hasta 1900 cuando el trabajo de Mendel fue finalmente redescubierto de forma independiente y casi simultánea por Hugo De Vries en Ámsterdam, Carl Correns en Tubinga y Erich von Tschermak en Viena. Con ello se inicia una nueva era en lo que hoy llamamos genética.

Más información

1. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge (1913). archive.org
2. Mendel, J.G.: *Versuche über Pflanzenhybriden*. *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn* 4, 3–47 (1866). www.esp.org
3. Fisher, R.A.: Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. Sci.* 1, 115–137 (1936). library.adelaide.edu.au

Capítulo 9

Galton, Watson y el problema de la extinción (1873–1875)

En 1873, el estadístico británico Galton y su compatriota el matemático Watson se plantearon el problema de la extinción de los apellidos sin conocer los trabajos de Bienaymé. Watson observó que la función generadora asociada a la distribución de probabilidad del número de hombres en cada generación podía calcularse recursivamente. Pero analizó incorrectamente la probabilidad de extinción.

Francis Galton nació en 1822, el mismo año que Mendel, cerca de Birmingham, en Inglaterra. Era el menor de siete hijos. Su padre era un rico banquero. A través de su madre, era primo de Charles Darwin. Galton empezó a estudiar medicina en 1838, primero en un hospital de Birmingham y después en Londres. Durante el verano de 1840, realizó su primer viaje largo por Europa hasta Estambul. Luego estudió en el *Trinity College* de la Universidad de Cambridge durante cuatro años. Pero su padre murió en 1844, dejando una importante fortuna. Galton abandonó la idea de convertirse en médico. Viajó a Egipto, Sudán y Siria. Durante los años siguientes mantuvo un estilo de vida ocioso, pasando su tiempo cazando, viajando en globos y barcos o intentando mejorar el telégrafo eléctrico. En 1850 organizó una expedición de exploración al suroeste de África (actual Namibia). A su regreso a Inglaterra, en 1852, fue elegido miembro de la *Royal Geographical Society*. Allí pudo seguir las noticias de las expediciones a África oriental en busca del nacimiento del Nilo. Se instaló en Londres y escribió una guía para viajeros que se convirtió en un best seller. En 1856 fue elegido miembro de la *Royal Society*. Se interesó entonces por la meteorología e inventó la palabra «anticiclón». Tras la publicación en 1859 por su primo Darwin de *El origen de las especies*, Galton se dedicó al estudio de la herencia. En 1869 publicó *El genio hereditario*, en el que afirmaba que las facultades intelectuales podían transmitirse por herencia.

En 1873, Alphonse de Candolle, un botánico suizo, publicó un libro titulado *Historia de la ciencia y de los científicos en los dos últimos siglos*, que contenía también un ensayo sobre *La influencia respectiva de la herencia, la variabilidad y la selección en el desarrollo de la especie humana y en el futuro probable de esta especie*. Allí hacía las siguientes observaciones:



Figura 9.1: Galton (izquierda) y Watson (derecha).

«Entre las informaciones precisas y las opiniones muy juiciosas del Sr. Benoiston de Châteauneuf, de Galton y de otros estadísticos, no he visto la importante observación que deberían haber hecho sobre la inevitable extinción de los apellidos. Por supuesto, todo nombre tiene que extinguirse [...] Un matemático podría calcular cómo se produciría la disminución de los nombres o títulos, conociendo la probabilidad de tener una hija o un hijo y la probabilidad de no tener ningún descendiente para una pareja determinada.»

Es el mismo problema que Bienaymé había estudiado en 1845. Pero Candolle, que no conocía los trabajos de Bienaymé, pensaba que todas las familias estaban destinadas a la extinción. Galton se fijó en el párrafo anterior del libro de Candolle. Como tampoco conocía el trabajo de Bienaymé, Galton lo puso como un problema abierto para los lectores del *Educational Times*:

«Problema 4001: Una gran nación, de la que sólo nos ocuparemos de los varones adultos, N en número, y que llevan cada uno apellidos diferentes colonizan un distrito. Su ley de población es tal que, en cada generación, a_0 por ciento de los varones adultos no tienen hijos varones que lleguen a la vida adulta; a_1 tienen un hijo varón de este tipo; a_2 tienen dos; y así sucesivamente hasta a_5 que tienen cinco.

»Encuentre (1) qué proporción de sus apellidos se habrán extinguido después de r generaciones; y (2) cuántos casos habrá de

apellidos que correspondan a m personas.»

Nótese que la segunda parte del problema no había sido abordada por Bienaymé. Galton no recibió ninguna respuesta satisfactoria de los lectores de la revista y aparentemente no pudo encontrar la solución del problema por sí mismo. Así que pidió a su amigo Henry William Watson, un matemático, que intentara resolverlo.

Watson nació en Londres en 1827. Su padre era oficial de la marina británica. Estudió primero en el *King's College* de Londres y luego se dedicó a las matemáticas en el *Trinity College* de la Universidad de Cambridge, desde 1846 hasta 1850, pocos años después de Galton. Fue sucesivamente becario del *Trinity College*, ayudante de maestro en la *City of London School*, profesor de matemáticas en el *King's College* y catedrático de matemáticas en la *Harrow School* entre 1857 y 1865. Aficionado al alpinismo, formó parte de una expedición que alcanzó la cima del Monte Rosa en Suiza en 1855. Se ordenó como diácono en 1856 y como sacerdote anglicano dos años después. Desde 1865 hasta su jubilación fue rector de Berkswell con Barston, cerca de Coventry, cargo que le dejaba suficiente tiempo para la investigación.

Galton y Watson escribieron juntos un artículo titulado *Sobre la probabilidad de extinción de las familias*, que se publicó en 1875 en el *Journal of the Royal Anthropological Institute*. Galton presentó el problema y Watson explicó sus cálculos y las conclusiones a las que había llegado. Suponían que los hombres tienen como máximo q hijos, siendo p_k la probabilidad de tener k hijos ($k = 0, 1, 2, \dots, q$). En otras palabras, $p_k = a_k/100$ si utilizamos las notaciones originales de Galton. Por tanto, $p_0 + p_1 + \dots + p_q = 1$. Consideremos la situación en la que la generación 0 está formada por un solo hombre. La generación 1 está formada por s hombres con una probabilidad p_s . Utilizando un truco bien conocido en su época y que había sido introducido mucho antes por Abraham de Moivre, Watson consideró la función generadora

$$f(x) = p_0 + p_1x + p_2x^2 + \dots + p_qx^q \quad (9.1)$$

asociado a las probabilidades p_0, \dots, p_q . Análogamente, sea $f_n(x)$ el polinomio para el que el coeficiente de x^s es la probabilidad de tener s varones en la generación n partiendo de un hombre en la generación 0. Entonces $f_1(x) = f(x)$. Watson observó que

$$f_n(x) = f_{n-1}(f(x)), \quad (9.2)$$

una fórmula que permite calcular $f_n(x)$ recursivamente.

En efecto, fijemos

$$f_n(x) = p_{0,n} + p_{1,n}x + p_{2,n}x^2 + \cdots + p_{q^n,n}x^{(q^n)}.$$

Obsérvese que hay como máximo q^n hombres en la generación n . Si en la generación $n - 1$ hay s hombres numerados de 1 a s , llamaremos t_1, \dots, t_s al número de sus hijos varones. En tal caso, habrá t hombres en la generación n con una probabilidad igual a

$$\sum_{t_1 + \cdots + t_s = t} p_{t_1} \times \cdots \times p_{t_s}.$$

Cuando $s = 0$, hay que entender que esta probabilidad es igual a 1 si $t = 0$ e igual a 0 si $t \geq 1$. Por tanto,

$$p_{t,n} = \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} \times \sum_{t_1 + \cdots + t_s = t} p_{t_1} \times \cdots \times p_{t_s}.$$

De ello se deduce que

$$\begin{aligned} f_n(x) &= \sum_{t \geq 0} p_{t,n} x^t \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} \sum_{t \geq 0} \sum_{t_1 + \cdots + t_s = t} (p_{t_1} x^{t_1}) \times \cdots \times (p_{t_s} x^{t_s}) \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [p_0 x^0 + p_1 x^1 + p_2 x^2 + \cdots]^s \\ &= \sum_{s \geq 0} p_{s,n-1} [f(x)]^s = f_{n-1}(f(x)). \end{aligned}$$

En particular, la probabilidad x_n de extinción del apellido en n generaciones es igual a $p_{0,n}$, que es lo mismo que $f_n(0)$. Como primer ejemplo, Watson tomó

$$f(x) = (1 + x + x^2)/3,$$

es decir, $q = 3$ y $p_0 = p_1 = p_2 = 1/3$. Calculó los polinomios $f_n(x)$ para $n = 1, \dots, 4$ utilizando la ecuación (9.2). Obtuvo, por ejemplo

$$\begin{aligned} f_2(x) &= \frac{1}{3} \left[1 + \frac{1+x+x^2}{3} + \left(\frac{1+x+x^2}{3} \right)^2 \right] \\ &= \frac{13 + 5x + 6x^2 + 2x^3 + x^4}{27} \end{aligned}$$

y $f_2(0) = 13/27 \simeq 0,481$. El cálculo de $f_n(x)$ para $n \geq 3$ se hace muy tedioso, tanto que Watson ya se equivocó para $n = 4$. Como $x_5 = f_5(0) = f_4(f(0))$ puede evitar el cálculo de $f_5(x)$, obtuvo la siguiente lista de probabilidades de extinción $x_n = f_n(0)$:

$$x_1 \simeq 0,333, \quad x_2 \simeq 0,481, \quad x_3 \simeq 0,571, \quad x_4 \simeq 0,641, \quad x_5 \simeq 0,675.$$

Los valores correctos son $x_4 \simeq 0,632$ y $x_5 \simeq 0,677$, como se puede comprobar utilizando la sencilla fórmula $x_n = f(x_{n-1})$ derivada por Bienaymé. Como veremos en el capítulo 17, esta última fórmula también puede derivarse de la ecuación (9.2).

Watson observó que cada hombre tiene por término medio

$$\mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + \dots + qp_q$$

hijos y que $\mathcal{R}_0 = 1$ en su primer ejemplo. Por lo tanto, se podría pensar que si el número inicial de miembros masculinos de la familia era lo suficientemente grande, el tamaño de la familia se mantendría más o menos constante. Sin embargo, Watson afirmó que la probabilidad de extinción x_n converge hacia 1 cuando $n \rightarrow +\infty$, aunque con bastante lentitud. En otras palabras, toda la familia llegará a la extinción, como había sugerido Candolle. La figura 9.2a, que no está dibujada en el artículo original, y los resultados de Bienaymé confirman que esta conclusión para el primer ejemplo es correcta.

Como segundo ejemplo, Watson consideró la distribución de probabilidad binomial

$$p_k = \binom{q}{k} \frac{a^{q-k} b^k}{(a+b)^q}, \quad (9.3)$$

para la cual la función generadora (9.1) es

$$f(x) = (a + bx)^q / (a + b)^q.$$

Calculó $f_2(x)$ y $x_2 = f_2(0)$. En este punto se dio cuenta de que $x_2 = f(x_1)$ y que $x_n = f(x_{n-1})$ para todo n . Pero pensó que esta fórmula era cierta sólo para el caso especial de la binomial (9.3). Aplicándola al caso en que $q = 5$, $a = 3$ y $b = 1$, obtuvo

$$x_1 \simeq 0,237, \quad x_2 \simeq 0,347, \quad x_3 \simeq 0,410, \quad \dots$$

$$x_9 \simeq 0,527, \quad x_{10} \simeq 0,533, \dots$$

Watson se dio cuenta de que x_n tiene que converger a un límite x_∞ a medida que $n \rightarrow +\infty$, que satisface

$$x_\infty = f(x_\infty) = (a + bx_\infty)^q / (a + b).$$

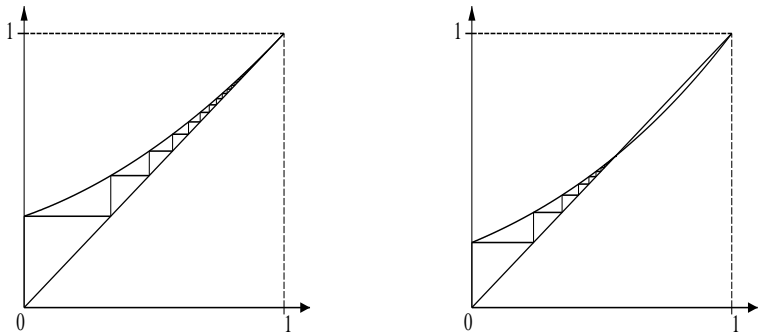


Figura 9.2: Gráfica de las funciones $y = f(x)$ y $y = x$. La probabilidad de extinción $x_n = f(x_{n-1})$ en n generaciones es la altura del n -ésimo «paso de la escalera». (a): $f(x) = (1 + x + x^2)/3$. (b): $f(x) = (3 + x)^5/4^5$.

Se dio cuenta de que $x = 1$ es una solución de esta ecuación, pero no se dio cuenta de que podía haber otras soluciones cuando $\mathcal{R}_0 > 1$. Así que concluyó erróneamente, engañado por Candolle, que hay extinción ($x_\infty = 1$) en todos los casos, incluido el ejemplo numérico que acababa de considerar. La figura 9.2b muestra que no es así.

Watson se dio cuenta de que el número medio de hijos en este ejemplo numérico era mayor que 1 (se puede demostrar que $\mathcal{R}_0 = qb/(a + b) = 5/4$), lo que significa que la población tiende a aumentar exponencialmente. Pero esto no le ayudó a descubrir su error. Incluso conjeturó que la extinción del apellido era cierta para toda distribución de probabilidad (p_k), es decir, no sólo para el caso binomial. Volveremos a este problema en los capítulos 17 y 18.

Galton prosiguió su estudio estadístico de las familias con un libro titulado *Hombres de ciencia ingleses, su naturaleza y su educación*, que se centraba en la genealogía de los miembros de la *Royal Society*. También se interesó por la antropometría, la medida del cuerpo humano. Aprovechó una exposición internacional celebrada en 1884 en Londres para recopilar datos sobre un gran número de personas. Sus resultados se publicaron en 1889 en un libro titulado *Herencia natural*, cuyo apéndice reproducía el artículo escrito en colaboración con Watson. Este libro también introdujo un nuevo vocabulario estadístico como «percentil» y «cuartil», así como la palabra «eugenesia», es

decir, la mejora de la especie humana desde el punto de vista de los caracteres hereditarios. A partir de 1888 Galton desarrolló la técnica de reconocimiento de huellas dactilares que sería utilizada unos años más tarde por la policía británica. También siguió estudiando el papel respectivo de la herencia (naturaleza) y del entorno (crianza) en las características físicas e intelectuales de los gemelos, en el tamaño de los guisantes cultivados durante varias generaciones o en el color de los ratones criados en laboratorio. Esto le llevó a la noción de «coeficiente de correlación» entre dos variables. En 1904 se fundó el Laboratorio Galton en el *University College* de Londres. Galton fue nombrado caballero en 1909 y murió en 1911.

Watson publicó varios libros, en particular un tratado sobre la teoría cinética de los gases en 1876 y un tratado sobre la teoría matemática de la electricidad y el magnetismo en dos volúmenes (1885 y 1889). Fue elegido miembro de la *Royal Society* en 1881 y murió en Brighton en 1903.

En 1924, en el segundo volumen de su biografía de Galton, Karl Pearson resumió el artículo sobre la extinción de los apellidos sin advertir el error. Este error sería finalmente advertido en 1930 (véase el capítulo 18).

Más información

1. De Candolle, A.: *Histoire des sciences et des savants depuis deux siècles suivie d'autres études sur des sujets scientifiques en particulier sur la sélection dans l'espèce humaine*. Georg, Genève (1873). [archive.org](#)
2. Galton, F.: *Natural Inheritance*. Macmillan, London (1889). [galton.org](#)
3. Galton, F.: *Memories of my Life*. Methuen & Co., London (1908). [galton.org](#)
4. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
5. Pearson, K.: *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914). [galton.org](#)
6. Pearson, K.: *The Life, Letters and Labours of Francis Galton*, vol. 2. Cambridge University Press (1924). [galton.org](#)
7. S.H.B.: Henry William Watson, 1827-1903. *Proc. R. Soc. Lond.* 75, 266–269 (1905). [gallica.bnf.fr](#)
8. Watson, H.W., Galton, F.: On the probability of the extinction of families. *J. Anthropol. Inst.* 4, 138–144 (1875). [galton.org](#)

Capítulo 10

Lotka y la teoría de la población estable (1907–1911)

En 1907, el químico estadounidense Alfred Lotka comenzó a estudiar la relación entre la tasa de natalidad, la tasa de mortalidad por edades y la tasa de crecimiento de la población mediante un modelo en tiempo continuo. En 1911 publicó otro artículo sobre el mismo tema con Sharpe, que también incluía la tasa de fecundidad por edades. La ecuación implícita que da la tasa de crecimiento de la población se conoce como «ecuación de Lotka».

Alfred James Lotka nació de padres estadounidenses en Lemberg, que formaba parte del Imperio Austrohúngaro (actualmente L'viv en Ucrania). Estudió primero en Francia y Alemania y en 1901 se licenció en física y química en la Universidad de Birmingham (Inglaterra). Después pasó un año en Leipzig, donde Wilhelm Ostwald, que recibiría el premio Nobel de Química en 1909, destacó el papel de la termodinámica en la química y la biología. Lotka se instaló en Nueva York en 1902 y comenzó a trabajar para la *General Chemical Company*.



Figura 10.1:
Lotka (1880–1949)

En 1907 y 1911¹, Lotka abordó el estudio de la dinámica de poblaciones estructuradas por la edad sin conocer los trabajos de Euler sobre el mismo

¹El segundo artículo fue escrito en colaboración con Sharpe, un matemático de la Universidad de Cornell.

tema (véase el capítulo 3). A diferencia de Euler, asumió que el tiempo y la edad son variables continuas. Sea $B(t)$ la tasa de natalidad masculina (el número de nacimientos de machos por unidad de tiempo) en el tiempo t , $p(x)$ la probabilidad de seguir vivo a la edad x y $h(x)$ la fecundidad a la edad x : $h(x) dx$ es la *probabilidad* de que un hombre tenga un hijo recién nacido entre la edad x y $x + dx$, si dx es infinitamente pequeño. Luego $\int_0^{+\infty} p(x) dx$ es la esperanza de vida al nacer. Además, $B(t-x)p(x) dx$ es el número de varones nacidos entre el tiempo $t-x$ y $t-x+dx$, que siguen vivos en el tiempo t . Estos machos tienen $B(t-x)p(x)h(x) dx$ hijos por unidad de tiempo en el momento t . Por lo tanto, la tasa total de natalidad masculina en el tiempo t viene dada por $B(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)p(x)h(x) dx$, que es una ecuación de renovación donde implícitamente se ha supuesto una historia de nacimientos conocida $B(\theta) = \phi(\theta)$, $\theta \leq 0$. Buscando una solución exponencial para esta ecuación integral en la incógnita $B(t)$ de la forma $B(t) = be^{rt}$, Lotka obtuvo dividiendo ambos lados por $B(t)$ la ecuación

$$1 = \int_0^{+\infty} e^{-rx} p(x) h(x) dx, \quad (10.1)$$

que ahora se llama «ecuación de Lotka» en demografía². Euler había obtenido la ecuación implícita análoga (3.1) para la tasa de crecimiento cuando el tiempo y la edad son variables discretas. Lotka observó que el lado derecho de (10.1) es una función decreciente de r que tiende a $+\infty$ cuando $r \rightarrow -\infty$ y que tiende a 0 cuando $r \rightarrow +\infty$. Así que hay un valor único de r , llámese r^* , tal que la ecuación (10.1) se cumple. Además, $r^* > 0$ si y sólo si

$$\mathcal{R}_0 = \int_0^{+\infty} p(x) h(x) dx > 1. \quad (10.2)$$

El parámetro \mathcal{R}_0 es el famoso número reproductivo básico (la notación fue introducida por Dublin y Lotka en 1925) y se interpreta como el número esperado de hijos que un hombre puede tener a lo largo de su vida.

Lotka sugirió³ que, sea cual sea la estructura de edad inicial en la población, el número de nacimientos de varones por unidad de tiempo era, en efecto, tal que $B(t) \sim be^{r^*t}$ cuando $t \rightarrow +\infty$, donde b es una constante. La población total viene dada entonces por $P(t) = \int_0^{+\infty} B(t-x)p(x) dx$. De ello se deduce que $P(t)$ también aumenta o disminuye como e^{r^*t} cuando $t \rightarrow +\infty$:

²R.A. Fisher llegó de forma independiente a la misma ecuación en 1927 y más tarde interpretó la raíz r^* como una medida de «aptitud darwiniana» en la teoría de la evolución por selección natural.

³Esto fue demostrado rigurosamente en 1941 por Feller. En 1968, Crump, Mode y Jagers desarrollaron un enfoque probabilístico.

la tasa de crecimiento exponencial es igual a r^* . Además, la estructura de la población en edades (perfil de edades), dada por $B(t-x)p(x)/P(t)$, tiende a $\frac{e^{-r^*x}p(x)}{\int_0^\infty e^{-r^*y}p(y)dy}$. Esto es lo que Lotka llamaba una «población estable»: la pirámide de edad mantiene la misma forma a lo largo del tiempo, pero la población total aumenta o disminuye exponencialmente en el tiempo. La conclusión es, pues, la misma que en el modelo en tiempo discreto de Euler. Sin embargo el estudio de Lotka tiene en cuenta la dependencia de la fecundidad respecto de la edad. Por lo tanto, es en cierto modo más general que el de Euler.

Lotka siguió trabajando en este tema durante toda su vida. En 1908-1909 reanudó sus estudios en la Universidad de Cornell para obtener una maestría. Trabajó para el *National Bureau of Standards* desde 1909 hasta 1911 y como editor de la revista *Scientific American Supplement* desde 1911 hasta 1914. En 1912 obtuvo un doctorado en la Universidad de Birmingham al recopilar los artículos que había publicado desde 1907 sobre dinámica de poblaciones y demografía. Durante la Primera Guerra Mundial, volvió a trabajar para la *General Chemical Company* sobre cómo fijar el nitrógeno de la atmósfera. En 1920, uno de sus artículos sobre las oscilaciones biológicas (véase el capítulo 13) causó una profunda impresión en Raymond Pearl, un profesor de biometría de la Universidad Johns Hopkins que acababa de «redescubrir» la ecuación logística (véase el capítulo 6). Con la esperanza de encontrar un trabajo en el Instituto Rockefeller de Investigación Médica de Nueva York, Lotka trabajó en los modelos matemáticos desarrollados por Ross para la malaria (véase el capítulo 12). Finalmente consiguió una beca de dos años en la Universidad Johns Hopkins, que le permitió escribir un libro titulado *Elementos de Biología Física*, publicado en 1925 y significativamente reeditado en 1956 bajo el nombre de *Elementos de Biología Matemática*. A continuación, pasó a dirigir el departamento de investigación de la *Metropolitan Life Insurance Company* de Nueva York. Se centró en el análisis matemático de cuestiones demográficas y publicó varios libros en colaboración con un colega, el estadístico y vicepresidente de la compañía Louis Israel Dublin: *El valor monetario de un hombre* (1930), *Duración de la vida* (1936) y *Veinticinco años de progreso sanitario* (1937). Fue elegido presidente de la *Population Association of America* para 1938–1939. Entre sus diversos estudios estadísticos, la «ley de Lotka» (que se remonta a 1926) afirma que el número de autores que han escrito n artículos en un campo científico determinado disminuye más o menos como $1/n^2$ a medida que n aumenta. Lotka también publicó un libro en francés titulado *Teoría analítica de las asociaciones biológicas*. La primera parte, más filosófica, apareció en 1934. La segunda parte, más técni-

ca, se publicó en 1939 y resumía todas sus investigaciones sobre demografía humana desde 1907. En su libro, Lotka también presentó su contribución al problema de la extinción de los nombres de familia. Tras la publicación en 1930 del primer artículo de Steffensen sobre el tema (véase el capítulo 18), aplicó la teoría a los datos contenidos en el censo de 1920 de la población blanca de los Estados Unidos. Observó que la distribución observada $(p_k)_{k \geq 0}$ del número de hijos se aproxima bien por una ley geométrica decreciente para todo $k \geq 1$: $p_0 = a$, $p_k = bc^{k-1}$ ($k \geq 1$), con $a = 0,4825$, $b = 0,2126$ y $c = 1 - b/(1 - a)$. De este modo, $\sum_{k \geq 0} p_k = 1$. La función generatriz asociada es $f(x) = a + \frac{bx}{1-cx}$. Las dos soluciones de la ecuación $x = f(x)$ son $x = 1$ y $x = a/c$. La probabilidad de extinción x_∞ es la más pequeña de estas dos soluciones (véase el capítulo 7). Con los valores numéricos de los parámetros para EE.UU. encontró $x_\infty \simeq 0,819$, mientras que el número medio de hijos era $\mathcal{R}_0 = f'(1) = (1 - a)^2/b \simeq 1,260 > 1$. A pesar de un número medio de hijos (incluyendo hijos e hijas podemos aproximar por el doble) cercano a 2,5, la probabilidad de extinción del apellido es superior al 80 %.

Lotka fue elegido presidente de la *American Statistical Association* en 1942. Se jubiló en 1947 y murió en 1949 en Nueva Jersey. Como ya se ha mencionado, en 1956 se publicó una nueva edición de su libro de 1925 con un título ligeramente diferente: *Elementos de biología matemática*.

Más información

1. Crump, K.S., Mode, C.J.: A general age-dependent branching process. *J. Math. Anal. Appl.* 24, 494–508 (1968)
2. Dublin, L.I., Lotka, A.J.: On the true rate of natural increase. *J. Amer. Stat. Assoc.* 20, 305–339 (1925)
3. Feller, W.: On the integral equation of renewal theory. *Ann. Math. Stat.* 12, 243–267 (1941). projecteuclid.org
4. Fisher, R.A.: The actuarial treatment of official birth records. *Eugen. Rev.* 19, 103–108 (1927). digital.library.adelaide.edu.au
5. Gridgeman, N.T.: Lotka, Alfred James. In Gillespie, C.C. (ed.) *Dictionary of Scientific Biography*, vol. 8, pág. 512. Scribner, New York (1981)
6. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature*, 2nd edn., Chicago (1995).
7. Lotka, A.J.: Relation between birth rates and death rates. *Science* 26, 21–22 (1907) → Smith & Keyfitz (1977).
8. Lotka, A.J.: *Théorie analytique des associations biologiques*, 2^e partie. Hermann, Paris (1939) gallica.bnf.fr
9. Sharpe, F.R., Lotka, A.J.: A problem in age-distribution. *Philos. Mag. Ser. 6*, 21, 435–438 (1911) → Smith & Keyfitz (1977).
10. Smith, D.P., Keyfitz, N.: *Mathematical Demography*. Springer (1977)

Capítulo 11

La ley de Hardy-Weinberg (1908)

En 1908, el matemático británico Hardy y el médico alemán Weinberg descubrieron por separado que en una población infinitamente grande que se aparea al azar según las leyes de Mendel, las frecuencias de los genotipos obtenidos de dos alelos permanecen constantes a lo largo de las generaciones. Su modelo matemático fue uno de los puntos de partida de la genética de poblaciones.

Godfrey Harold Hardy nació en 1877 en Surrey, Inglaterra. Sus padres eran profesores. Estudió matemáticas en el *Trinity College*, Universidad de Cambridge, desde el año 1896, luego se convirtió en miembro de su universidad en 1900 y finalmente en profesor asociado de matemáticas en 1906. Después de un primer libro sobre *La integración de funciones de una sola variable* (1905), publicó en 1908 *Un curso de matemáticas puras*, que fue reeditado muchas veces y traducido a muchas lenguas.



Figura 11.1:
Hardy (1877–1947)

En aquella época, el redescubrimiento de los trabajos de Mendel había suscitado algunas dudas. Algunos biólogos se preguntaban por qué los caracteres dominantes no se hacían más frecuentes de generación en generación. Reginald Punnett, que había escrito en 1905 un libro titulado *Mendelismo*, planteó la cuestión a Hardy, con quien jugaba al críquet en Cambridge. Hardy escribió su solución en un artículo sobre las *Proporciones mendelianas en una población mixta*, que se publicó en 1908. Para simplificar el análisis, él imaginó la situación de una gran población en la que la elección de la pareja

sexual fuera aleatoria. Además, restringió su atención a sólo dos factores (o «alelos») A y a , siendo A dominante y a recesivo. Para la generación n , sea p_n la frecuencia del «genotipo» (o tipo genético) AA , $2q_n$ la de Aa y r_n la de aa . Naturalmente, $p_n + 2q_n + r_n = 1$. Hardy supuso también que ninguno de estos genotipos provocaba un exceso de mortalidad o una disminución de la fertilidad en comparación con los otros dos genotipos. Las frecuencias en la generación $n + 1$ pueden calcularse fácilmente observando que un individuo elegido al azar en la generación n transmite el alelo A con una probabilidad $p_n + q_n$: o bien el genotipo es AA y el alelo A se transmite con seguridad o bien el genotipo es Aa y el alelo A se transmite con un 50% de probabilidad. Del mismo modo, el alelo a se transmite con una probabilidad $q_n + r_n$. De ahí uno puede construir la tabla 11.1 de la misma manera que la tabla 8.1.

Cuadro 11.1: Cálculo de las frecuencias de los genotipos en la generación $n + 1$ a partir de las frecuencias de los alelos de los padres (las filas son para la madre, las columnas para el padre).

Alelo Frecuencia	A $p_n + q_n$	a $q_n + r_n$
A $p_n + q_n$	AA $(p_n + q_n)^2$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$
a $q_n + r_n$	Aa $(p_n + q_n)(q_n + r_n)$	aa $(q_n + r_n)^2$

Las frecuencias de los genotipos AA , Aa y aa en la generación $n + 1$ son respectivamente p_{n+1} , $2q_{n+1}$ y r_{n+1} . Por lo tanto, Hardy encontró que

$$p_{n+1} = (p_n + q_n)^2 \quad (11.1)$$

$$2q_{n+1} = 2(p_n + q_n)(q_n + r_n) \quad (11.2)$$

$$r_{n+1} = (q_n + r_n)^2. \quad (11.3)$$

A continuación, investigó en qué condiciones las frecuencias de los genotipos podían permanecer constantes a través de las generaciones siendo iguales a p , $2q$ y r . Ya que por definición $p + 2q + r = 1$, vemos que las ecuaciones (11.1)-(11.3) dan todas la misma condición $q^2 = pr$.

Por ejemplo, la primera ecuación da $p = (p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$, lo que equivale a $p(1 - p - 2q) = q^2$ y finalmente a $pr = q^2$.

Partiendo de condiciones iniciales arbitrarias $(p_0, 2q_0, r_0)$ con $p_0 + 2q_0 + r_0 = 1$, Hardy observó que

$$q_1^2 = (p_0 + q_0)^2(q_0 + r_0)^2 = p_1 r_1.$$

Por lo tanto, el estado $(p_1, 2q_1, r_1)$ ya es un equilibrio. Por lo tanto, $(p_n, 2q_n, r_n)$ es igual a $(p_1, 2q_1, r_1)$ para todos los $n \geq 1$. Si fijamos $x = p_0 + q_0$ para la frecuencia del alelo A en la generación 0, entonces $1 - x = q_0 + r_0$ es la frecuencia del alelo a . Usando el sistema (11.1)–(11.3) una vez más, obtenemos

$$p_n = x^2, \quad 2q_n = 2x(1 - x), \quad r_n = (1 - x)^2$$

para todo $n \geq 1$ (Fig. 11.2).

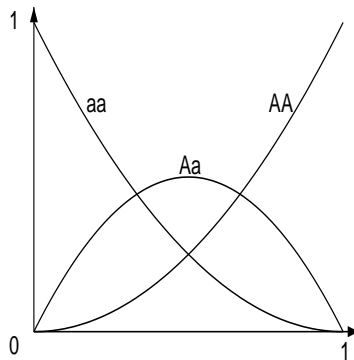


Figura 11.2: Gráficas de las funciones x^2 , $2x(1 - x)$ y $(1 - x)^2$ correspondientes a las frecuencias de equilibrio de los genotipos AA , Aa y aa .

En conclusión, las hipótesis anteriores conducen a la ley según la cual las frecuencias de los genotipos AA , Aa y aa permanecen invariables a lo largo de las generaciones. La teoría de Mendel no conduce a un aumento progresivo de la frecuencia del carácter dominante como se había pensado en un principio.

Algunos años más tarde, Fisher insistiría en un importante corolario de esta ley: en una primera aproximación (es decir, suponiendo que las hipótesis del modelo sean realistas), una población mantiene una varianza genética constante. Esta observación resuelve uno de los problemas planteados por la teoría de la evolución por selección natural de Darwin. En efecto, Darwin pensaba, al igual que sus contemporáneos, que en cada generación las características fisiológicas de los hijos eran una especie de promedio de las características de los dos progenitores, aportando cada uno de ellos una mitad. Esta idea fue posteriormente estudiada a fondo mediante la estadística por Francis Galton y su sucesor en el laboratorio de biometría, Karl Pearson.

Si fuera cierta, la varianza de estas características en una población debería dividirse por dos en cada generación y pronto habría una homogeneidad tal que la selección natural, supuesta para explicar la evolución, sería imposible. No obstante, varios años fueron necesarios para que este mecanismo de promedio fuera rechazado, ya que había muchos practicantes de la biometría defendiendo el punto de vista original de Darwin y siendo reticentes de admitir que las leyes de Mendel eran inevitables para entender la evolución.

Después de este trabajo, en 1908, Hardy volvió a las matemáticas puras. En su autobiografía, *La disculpa de un matemático*, incluso afirmó con orgullo haber evitado descubrimientos de cualquier uso práctico. En 1910 fue elegido miembro de la *Royal Society*. En 1913 descubrió al prodigio indio Ramanujan y le invitó a trabajar en Cambridge. Tras la Primera Guerra Mundial, se convirtió en profesor de la Universidad de Oxford y continuó una fructífera colaboración con su compatriota Littlewood. Entre 1931 y 1942 volvió a ser profesor en Cambridge. Publicó muchos libros, a menudo en colaboración: *Órdenes de infinidad* (1910), *La teoría general de las series de Dirichlet* con Marcel Riesz (1915), *Desigualdades* con Littlewood y Pólya (1934), *Introducción a la teoría de los números* con E. M. Wright (1938), *Ramanujan* (1940), *Series de Fourier* con Rogosinski (1944) y *Series divergentes* (1949). Murió en Cambridge en 1947.



Figura 11.3:
Weinberg (1862–1937)

Varias décadas después, la gente se dio cuenta de que la ley de Hardy para las frecuencias genéticas también había sido descubierta ese mismo año 1908 por un médico alemán, Wilhelm Weinberg. Weinberg nació en Stuttgart en 1862. Tras estudiar en Tübingen y Múnich hasta doctorarse en medicina, trabajó varios años en hospitales de Berlín, Viena y Fráncfort. Fijó su residencia en 1889 en Stuttgart como médico practicante general y de obstetricia.

A pesar de estar muy ocupado con su trabajo, había encontrado tiempo para escribir muchos artículos en revistas científicas alemanas. En 1901 había estudiado desde un punto de vista estadístico la frecuencia de gemelos del mismo sexo. El artículo de 1908, en el que explicaba la misma ley que había encontrado Hardy, había sido publicado en una revista científica local y no había llamado la atención. Pero, a diferencia de Hardy, había continuado este estudio los años siguientes, descubriendo, por ejemplo, la generalización al caso en que hay más de dos alelos. También había contribuido al área de la estadística médica. Weinberg murió en 1937. Tras el redescubrimiento de su artículo de 1908, los genetistas llamaron a la ley de estabilidad de las frecuencias de los genotipos la «ley de Hardy–Weinberg».

Hoy en día, esta ley se utiliza a menudo de la siguiente manera. Si un alelo recesivo raro a no tiene ninguna influencia en la supervivencia o la fertilidad y si conocemos la frecuencia x^2 del genotipo aa porque por ejemplo aa produce un fenotipo particular, entonces podemos calcular x y estimar la frecuencia $2x(1-x) \simeq 2x$ del genotipo Aa . Como ejemplo, si la frecuencia de aa es $1/20.000$, entonces tenemos que $x \simeq 1/140$. Así que $2x \simeq 1/70$ es la frecuencia del genotipo Aa . El alelo recesivo a , el cual podría parecer muy raro si inspeccionamos los fenotipos, es en realidad no tan infrecuente.

Más información

1. Hardy, G.H.: Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28, 49–50 (1908). esp.org
2. Hardy, G.H.: *A Mathematician's Apology*. Cambridge University Press (1940). archive.org
3. Punnett, R.C.: *Mendelism*, 2nd edn. Cambridge University Press (1907). archive.org
4. Stern, C.: The Hardy–Weinberg law. *Science* 97, 137–138 (1943)
5. Stern, C.: Wilhelm Weinberg 1862–1937. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
6. Titchmarsh, E.C.: Godfrey Harold Hardy, 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
7. Weinberg, W.: Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahresh. Wuertt. Ver. vaterl. Natkd.* 64, 369–382 (1908). biodiversitylibrary.org

Capítulo 12

Ross y la malaria (1911)

En 1911, el médico británico Ronald Ross, que ya había recibido el premio Nobel en 1902 por sus trabajos sobre la malaria, estudió un sistema de ecuaciones diferenciales que modelizaba la propagación de esta enfermedad. Demostró que la malaria sólo puede persistir si el número de mosquitos supera un determinado umbral. Por lo tanto, no es necesario matar a todos los mosquitos para erradicar la malaria, sino que basta con matar sólo a una determinada fracción. Kermack y McKendrick desarrollaron posteriormente modelos epidémicos similares.

Ronald Ross nació en 1857 en el norte de la India, donde su padre era oficial del ejército británico. Estudió medicina en Londres, pero prefirió escribir poemas y dramas. Tras trabajar un año en un barco como cirujano, consiguió entrar en el Servicio Médico de la India en 1881. Su trabajo médico en la India le dejó mucho tiempo libre, durante el cual escribió obras literarias y aprendió por su cuenta algo de matemáticas. De permiso en Inglaterra, en 1888, obtuvo un diploma en salud pública y estudió bacteriología, una nueva ciencia creada unos años antes por Pasteur y Koch. De vuelta a la India, Ross comenzó a estudiar la malaria. Durante su segundo permiso, en 1894, conoció en Londres a Patrick Manson, un especialista en medicina tropical que le mostró al microscopio lo que el médico militar francés Alphonse Laveran había observado en 1880: la sangre de los pacientes con malaria contiene parásitos. Manson sugirió que los parásitos podían proceder de los mosquitos porque él mismo había descubierto en China el parásito de otra enfermedad tropical (la filariasis) en estos insectos. Sin embargo, creía que los humanos se infectaban con el parásito al beber agua contaminada por los mosquitos. Desde 1895 hasta 1898, Ross continuó sus investigaciones en la India y comprobó la idea de Manson. En 1897 descubrió en el estómago de una especie de mosquito que no había estudiado antes (anopheles) unos parásitos similares a los observados por Laveran. Como sus superiores le enviaron a Calcuta durante una temporada en la que los casos de paludismo eran escasos, decidió estudiar el paludismo en las aves de jaula. Encontró el parásito en las glándulas salivales de los mosquitos anofeles y consiguió infectar experimentalmente a aves sanas dejando que los mosquitos las picaran: esto demostró que el paludismo se transmite por picaduras de mosquitos y no por ingestión

de agua contaminada. En 1899 Ross dejó el Servicio Médico de la India para enseñar en la Escuela de Medicina Tropical de Liverpool, que se había creado un año antes. Fue elegido miembro de la *Royal Society* en 1901 y recibió en 1902 el Premio Nobel de Fisiología o Medicina por sus trabajos sobre el paludismo. Viajó a África, a Mauricio y a la zona del Mediterráneo para popularizar la lucha contra los mosquitos. El método tuvo éxito en Egipto a lo largo del canal de Suez, a lo largo del canal de Panamá en construcción en aquella época, en Cuba y en Malasia. Tuvo menos éxito en otras zonas. Ross publicó un *Informe sobre la prevención de la malaria en Mauricio* en 1908 y *La prevención de la malaria* en 1910.



Figura 12.1:
Ross (1857–1932)

A pesar de sus pruebas sobre el papel de ciertos mosquitos en la transmisión de la malaria, Ross se encontró con el escepticismo cuando afirmó que la malaria podía erradicarse simplemente reduciendo el número de mosquitos. En la segunda edición de su libro sobre *La prevención del paludismo*, publicado en 1911, intentó construir modelos matemáticos de la transmisión del paludismo para apoyar su afirmación. Uno de sus modelos consistía en un sistema de dos ecuaciones diferenciales. Introduzcamos las siguientes notaciones:

- N : población humana total en una zona determinada (se supone constante);
- $I(t)$: número de humanos infectados con malaria en el momento t ;
- n : población total de mosquitos (se supone constante);
- $i(t)$: número de mosquitos infectados por la malaria;
- b : frecuencia de picadura de los mosquitos;
- p (respectivamente p'): probabilidad de transmisión de la malaria de humano a mosquito (respectivamente de mosquito a humano) durante

- una picadura;
- a : ritmo de recuperación de la malaria en los seres humanos;
- m : mortalidad de los mosquitos.

Durante un pequeño intervalo de tiempo dt , cada mosquito infectado pica a bdt humanos, entre los cuales una fracción igual a $\frac{N-I}{N}$ aún no está infectada. Teniendo en cuenta la probabilidad de transmisión p' , hay $b p' i \frac{N-I}{N} dt$ nuevos humanos infectados. Durante el mismo intervalo de tiempo, el número de humanos que se recuperan es $aI dt$. Por consiguiente obtenemos la ecuación

$$\frac{dI}{dt} = b p' i \frac{N-I}{N} - aI.$$

Del mismo modo, cada mosquito no infectado pica a bdt humanos, entre los cuales una fracción igual a I/N ya está infectada. Teniendo en cuenta la probabilidad de transmisión p , hay $b p (n-i) \frac{I}{N} dt$ nuevos mosquitos infectados. Mientras tanto, suponiendo que la infección no influye en la mortalidad, el número de mosquitos que mueren es $mi dt$. Por lo tanto llegamos a la ecuación

$$\frac{di}{dt} = b p (n-i) \frac{I}{N} - mi.$$

Dado que la malaria existe de forma permanente en la mayoría de los países infectados, Ross consideró sólo los estados estacionarios (o de equilibrio) de su sistema de dos ecuaciones diferenciales: el número de humanos infectados $I(t)$ y el número de mosquitos infectados $i(t)$ permanecen constantes a lo largo del tiempo ($dI/dt = 0$ y $di/dt = 0$). En primer lugar, siempre existe el estado estacionario con $I = 0$ y $i = 0$, que corresponde a la ausencia de malaria. En segundo lugar, Ross buscó un estado estacionario tal que $I > 0$ y $i > 0$ y encontró que

$$I = N \frac{1 - amN/(b^2 p p' n)}{1 + aN/(b p' n)}, \quad i = n \frac{1 - amN/(b^2 p p' n)}{1 + m/(b p)}. \quad (12.1)$$

Dividiendo las ecuaciones del estado estacionario por el producto $I \times i$, el problema se convierte en un sistema lineal de dos ecuaciones con dos incógnitas $1/I$ y $1/i$,

$$\frac{b p'}{I} - \frac{a}{i} = \frac{b p'}{N}, \quad -\frac{m}{I} + \frac{b p n}{N i} = \frac{b p}{N}.$$

Su solución se obtiene fácilmente.

Se puede observar que $I > 0$ y $i > 0$ si el número de mosquitos está por encima de un umbral crítico:

$$n > n^* = \frac{amN}{b^2 p p'}.$$

En este caso, el estado estacionario corresponde a la situación en la que la enfermedad es endémica, es decir, está presente de forma permanente. Ross llegó a la conclusión de que si el número de mosquitos n se reduce por debajo del umbral crítico n^* , el único estado estacionario posible es $I = 0$ y $i = 0$, por lo que la malaria debería desaparecer. En concreto, no es necesario exterminar a todos los mosquitos para erradicar la malaria. Este es precisamente el punto que Ross quería destacar con su modelo.

Para ilustrar su teoría, Ross buscó valores numéricos razonables para los parámetros de su modelo. Supuso que

- la mortalidad de los mosquitos es tal que sólo un tercio de ellos sigue vivo después de diez días; por lo tanto, $e^{-10m} = \frac{1}{3}$ y $m = (\log 3)/10$ por día;
- la mitad de las personas siguen infectadas después de tres meses; por tanto, $e^{-90a} = 1/2$ y $a = (\log 2)/90$ al día;
- uno de cada ocho mosquitos pica cada día; por tanto, $e^{-b} = 1 - 1/8$ y $b = \log(8/7)$ al día.
- Los mosquitos infectados no suelen ser infecciosos durante los primeros diez días después de su infección porque los parásitos tienen que pasar por varias etapas de transformación. Como un tercio de los mosquitos puede sobrevivir diez días, Ross supuso que también hay un tercio de todos los mosquitos infectados que son infecciosos: $p' = 1/3$;
- $p = 1/4$.

Ross pudo entonces calcular con la fórmula (12.1) la fracción infectada I/N en la población humana en función de la relación n/N entre el mosquito y la población humana. Mostró sus resultados en una tabla equivalente a la Fig. 12.2.

La forma de la curva muestra que la fracción de humanos infectados ya es superior al 50% si la relación n/N está ligeramente por encima del valor crítico n^*/N . Pero esta fracción no cambia mucho cuando la relación n/N aumenta más. Esto explica por qué la correlación entre el número de mosquitos y la presencia de malaria nunca se había observado antes. Sin embargo, Ross observó que el valor numérico del umbral n^*/N era muy sensible a pequeños

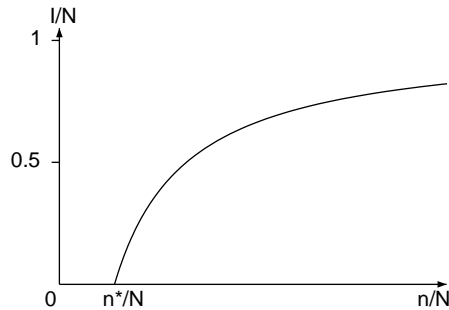


Figura 12.2: Fracción I/N de humanos infectados en función de la relación n/N entre el mosquito y la población humana.

cambios en la tasa de picaduras b , pero que esto no cambiaba la forma general de la curva de la figura 12.2. Su explicación cualitativa es más importante que los resultados cuantitativos, que sufren la incertidumbre que rodea a los valores numéricos de los parámetros.

Para interpretar el umbral crítico n^* descubierto por Ross¹, consideremos un humano infectado introducido en una población de humanos y mosquitos, ambos libres de malaria. Este humano permanece infectado por término medio durante un periodo de tiempo igual a $1/a$. Recibe bn/N picaduras por unidad de tiempo, por lo que en promedio $bn/(aN)$ picaduras en total mientras está infectado. Así que infecta una media de $bpn/(aN)$ mosquitos. Cada uno de estos mosquitos infectados vive de media durante un periodo de tiempo igual a $1/m$, pica a b/m humanos e infecta a bp'/m humanos. En total, tras la transmisión del primer humano infectado a los mosquitos y de éstos a otros humanos, el número medio de nuevos humanos infectados es el producto de los dos resultados anteriores, es decir

$$\mathcal{R}_0 = \frac{b^2 p p' n}{amN}. \quad (12.2)$$

Este \mathcal{R}_0 , el número reproductivo básico para un contexto epidemiológico, es interpretado como el número de casos humanos secundarios debidos a un caso humano primario. Así, el proceso de infección que se produce de forma continua en el tiempo también puede considerarse a través de generaciones sucesivas. La malaria puede «invadir» la población sólo si $\mathcal{R}_0 > 1$. Esta condición equivale precisamente a $n > n^*$.

¹Esta interpretación se acentuó mucho después del trabajo de Ross.

En conclusión, Ross abogó de forma más general por la modelización matemática en epidemiología:

«De hecho, toda la epidemiología, que se ocupa de la variación de la enfermedad de un tiempo a otro o de un lugar a otro, debe considerarse matemáticamente, a pesar de que puedan haber muchas variables implicadas, si se quiere considerar científicamente. Decir que una enfermedad depende de ciertos factores no es decir mucho, hasta que podamos también dar una estimación de la medida en que cada factor influye en el resultado final. Y el método matemático de tratamiento no es más que la aplicación de un razonamiento cuidadoso a los problemas en cuestión.»

Ross fue nombrado caballero en 1911. Se trasladó a Londres y se convirtió en asesor del ejército británico durante la Primera Guerra Mundial. En 1923 publicó su autobiografía, memorias con un relato completo del gran problema de la malaria y su solución. En 1926 se inauguró el Instituto Ross de Enfermedades Tropicales (actualmente parte de la Escuela de Higiene y Medicina Tropical de Londres), del cual llegó a ser director. Ross murió en Londres en 1932.

Más información

1. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross, 1857-1932. *Obit. Not. Fellows Roy. Soc.* 1, 108–115 (1933)
2. Ross, R.: *The Prevention of Malaria*, 2nd edn. John Murray, London (1911) [archive.org](#)
3. Ross, R.: *Memoirs with a Full Account of the Great Malaria Problem and its Solution*. John Murray, London (1923) [archive.org](#)
4. Rowland, J.: *The Mosquito Man, The Story of Sir Ronald Ross*. Roy Publishers, New York (1958)

Capítulo 13

Lotka, Volterra y el sistema depredador-presa (1920–1926)

En 1920 Alfred Lotka estudió un modelo depredador-presa y demostró que las poblaciones podían oscilar permanentemente. Desarrolló este estudio en su libro de 1925 *Elementos de biología física*. En 1926, el matemático italiano Vito Volterra se interesó por el mismo modelo para responder a una pregunta planteada por el biólogo Umberto d'Ancona: ¿por qué había más peces depredadores capturados por los pescadores en el mar Adriático durante la Primera Guerra Mundial, cuando el esfuerzo pesquero era bajo?

En 1920 Lotka publicó un artículo titulado *Nota analítica sobre ciertas relaciones rítmicas en los sistemas orgánicos*. Desde hacía algunos años, se había interesado por algunas reacciones químicas que mostraban extrañas oscilaciones transitorias en los experimentos de laboratorio. El propósito de su artículo era sugerir que un sistema de dos especies biológicas podía incluso oscilar permanentemente. El ejemplo que consideraba era el de una población de herbívoros alimentándose de plantas. Por analogía con las ecuaciones utilizadas en la cinética química, consideró el siguiente modelo: sea $x(t)$ la masa total de las plantas y $y(t)$ la masa total de los herbívoros en el tiempo t . Lotka utilizó como modelo el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad (13.1)$$

$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy, \quad (13.2)$$

donde los parámetros a , b , c y d son todos positivos. El parámetro a es la tasa (per cápita) de crecimiento de las plantas cuando no hay herbívoros, mientras que c es la tasa (per cápita) de decrecimiento de la población de herbívoros cuando no hay plantas disponibles. Los términos $-bxy$ y dxy expresan que cuanto más animales y plantas hay, mayor es la transferencia de masa desde las plantas hacia los animales (la transferencia incluye alguna pérdida de masa por lo que $d \leq b$). Fijando $dx/dt = 0$ y $dy/dt = 0$, Lotka observó que hay dos estados estacionarios:

- Equilibrio trivial ($x = 0, y = 0$), la población de herbívoros se extingue y no hay más plantas;
- Equilibrio de coexistencia ($x = c/d, y = a/b$), los herbívoros y las plantas coexisten.

También escribió sin demostraciones que si en el tiempo $t = 0$, $(x(0), y(0))$ no es uno de estos dos estados estacionarios, entonces las funciones $x(t)$ e $y(t)$ oscilan periódicamente: hay un número $T > 0$ tal que $x(t + T) = x(t)$ y $y(t + T) = y(t)$ para todo $t > 0$ (figura 13.1)¹. Si, por ejemplo, las plantas son muy abundantes, la población de herbívoros aumentará, provocando una disminución de la masa total de plantas. Cuando esta masa sea insuficiente para alimentar a los herbívoros, algunos animales morirán de hambre y la masa total de plantas comenzará a crecer de nuevo hasta alcanzar un nivel igual a su valor inicial. El fenómeno se repetirá indefinidamente a lo largo del tiempo.

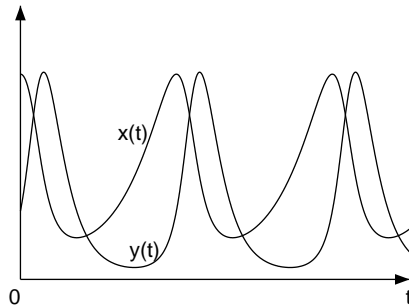


Figura 13.1: Oscilaciones de la biomasa total de plantas $x(t)$ y de la biomasa total de herbívoros $y(t)$ en función del tiempo.

Lotka estudió el modelo un poco más en un segundo artículo publicado en 1920, titulado *Oscilaciones sin amortiguación derivadas de la ley de acción de masas*. Explicó por qué el sistema podía oscilar de forma periódica. Esto se deduce del hecho de que el punto $(x(t), y(t))$ tiene que permanecer en una trayectoria cerrada en el plano con x en el eje horizontal e y en el eje vertical; más concretamente, en el cuadrante donde $x \geq 0$ e $y \geq 0$ (figura 13.2).

En efecto, dividiendo la ecuación (13.1) por la ecuación (13.2), obtene-

¹El período T depende de las condiciones iniciales, pero Lotka no se dio cuenta de este hecho hasta 1925.

mos, tras una reordenación

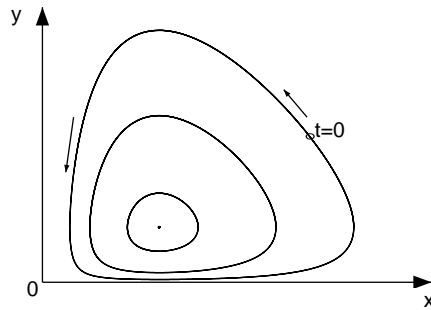
$$\left(-\frac{c}{x} + d\right) \frac{dx}{dt} = \left(\frac{a}{y} - b\right) \frac{dy}{dt}.$$

La integración por separación de variables da

$$dx(t) - c \log x(t) = a \log y(t) - by(t) + K,$$

donde K es una constante que depende sólo de la condición inicial. Por lo tanto, el punto $(x(t), y(t))$ se mantiene en la curva $dx - c \log x = a \log y - by + K$, la cual resulta ser una curva cerrada en el plano (figura 13.2).

Figura 13.2: Diagrama con la biomasa total de plantas $x(t)$ en el eje horizontal y la biomasa total de herbívoros $y(t)$ en el eje vertical. Las tres curvas cerradas alrededor del estado estacionario corresponden a diferentes condiciones iniciales.



La trayectoria de $(x(t), y(t))$ gira en torno al estado estacionario $(c/d, a/b)$ en sentido contrario a las agujas del reloj, como puede verse fácilmente estudiando el signo de dx/dt y de dy/dt . Cerca del estado estacionario, el sistema presenta pequeñas oscilaciones con un período igual a $2\pi/\sqrt{ac}$.

En efecto, fijemos $x = \frac{c}{d} + x^*$ e $y = \frac{a}{b} + y^*$ donde $x^* \ll \frac{c}{d}$ y $y^* \ll \frac{a}{b}$. Entonces

$$\begin{aligned} \frac{dx^*}{dt} &= -by^* \left(\frac{c}{d} + x^*\right) \simeq -\frac{bc}{d} y^*, \\ \frac{dy^*}{dt} &= dx^* \left(\frac{a}{b} + y^*\right) \simeq \frac{ad}{b} x^*. \end{aligned}$$

A partir de estas dos ecuaciones, obtenemos

$$\frac{d^2x^*}{dt^2} \simeq -acx^*, \quad \frac{d^2y^*}{dt^2} \simeq -acy^*.$$

Estas ecuaciones son las mismas que para las oscilaciones del péndulo simple en física. El período es $2\pi/\sqrt{ac}$.

Raymond Pearl, que había comunicado el primer artículo de 1920 en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, ayudó a Lotka a conseguir una beca de dos años en la Universidad Johns Hopkins para escribir un libro titulado *Elementos de biología física*. El libro se publicó en 1925. La sección que resumía el trabajo de 1920 también mencionaba que los sistemas de dos especies, una especie como huésped y otra como parásito o una especie como presa y otra como depredador, podían describirse con el mismo modelo (13.1)–(13.2). Desgraciadamente, el libro de Lotka no llamó mucho la atención cuando se publicó. Sin embargo, el famoso matemático Volterra redescubrió de forma independiente ese mismo modelo poco después mientras estudiaba un problema relacionado con la pesca.

Vito Volterra nació en el gueto judío de Ancona en 1860, poco antes de la unificación de Italia, cuando la ciudad aún pertenecía a los Estados Pontificios. Era hijo único. Su padre, un comerciante de telas, murió cuando Vito tenía dos años y dejó a la familia sin dinero. Buen estudiante en el instituto, Volterra consiguió seguir estudiando a pesar de la pobreza, primero en la Universidad de Florencia y después en la *Scuola Normale Superiore* di Pisa. En 1882 se doctoró en física y al año siguiente se convirtió en profesor de mecánica en la Universidad de Pisa. En 1892 se incorporó a la Universidad de Turín y en 1900 se trasladó a la Universidad de La Sapienza en Roma con la cátedra de física matemática. Se convirtió en senador en 1905. Muchas de las conferencias que pronunció en Roma o en universidades extranjeras se publicaron en forma de libro: *Tres lecciones sobre algunos progresos recientes de la física matemática* (Universidad de Clark, 1909), *Lecciones sobre ecuaciones integrales e integrodiferenciales* (Roma, 1910), *Lecciones sobre las funciones lineales* (París, 1912), *La teoría de las funciones permutables* (Princeton, 1912). Fue oficial del ejército italiano durante la Primera Guerra Mundial y dirigió la oficina de inventos de guerra. Tras la guerra, participó activamente en la fundación de la Unión Matemática Italiana (1922) y del Consejo Nacional Italiano de Investigación (1923), siendo el primer presidente de este último. También fue presidente de la Comisión Internacional para el Estudio Científico del Mar Mediterráneo (1923) y presidente de la histórica Accademia dei Lincei (1924). En 1924 se publicó otra monografía,

escrita en colaboración con J. Péres, *Lecciones sobre composición y funciones permutables*.



Figura 13.3: Volterra (1860–1940) recibió el doctorado *honoris causa* por la Universidad de Cambridge en 1900.

En 1925, a la edad de 65 años, Volterra se interesó por un estudio del zoólogo Umberto D’Ancona, que más tarde se convertiría en su yerno, sobre la proporción de peces cartilaginosos (como los tiburones y las rayas) desembarcados como pesca durante los años 1905–1923 en tres puertos del mar Adriático: Trieste, Fiume² y Venecia. D’Ancona había observado que la proporción de estos peces había aumentado durante la Primera Guerra Mundial, cuando el esfuerzo pesquero se había reducido (Tabla 13.1).

Cuadro 13.1: Porcentaje de peces cartilaginosos en las pesquerías de Trieste, Fiume y Venecia antes, durante y después de la Primera Guerra Mundial.

año	1910	1911	1912	1913	1914	1915	1916
Trieste	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Fiume	-	-	-	-	11,9	21,4	22,1
Venecia	21,8	-	-	-	-	-	-
año	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Trieste	15,4	-	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Fiume	21,2	36,4	27,3	16,0	15,9	14,8	10,7
Venecia	-	-	30,9	25,3	25,9	25,8	26,6

Al ser los peces cartilaginosos depredadores de los peces más pequeños,

²Actualmente Rijeka en Croacia.

parecía que una disminución del esfuerzo pesquero tendría que favorecer a las especies depredadoras. Volterra, que no conocía los trabajos de Lotka, explicó esta observación utilizando el mismo modelo

$$\frac{dx}{dt} = ax - bxy, \quad \frac{dy}{dt} = -cy + dxy,$$

donde $x(t)$ representa el número de presas y $y(t)$ el número de depredadores. Notó, al igual que Lotka, que este sistema puede oscilar de forma periódica con un periodo T que depende de la condición inicial (x_0, y_0) . También observó que

$$\frac{d}{dt} \log x = a - by, \quad \frac{d}{dt} \log y = -c + dx.$$

Integrando sobre un período T (de modo que $x(0) = x(T)$ e $y(0) = y(T)$), obtuvo

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{c}{d}.$$

Por lo tanto, el promedio a lo largo un periodo en el número de presas y en el número de depredadores son independientes de las condiciones iniciales. Además, si el esfuerzo pesquero disminuye, la tasa (per cápita) de crecimiento a de las presas aumenta, mientras que la tasa (per cápita) de extinción c de los depredadores disminuye. En conclusión, el promedio de $x(t)$ disminuye y el promedio de $y(t)$ aumenta: la proporción de depredadores aumenta. Esto es precisamente lo que se había observado en las estadísticas pesqueras del Mar Adriático.

Volterra publicó su artículo primero en italiano en 1926. Unos meses después apareció un resumen en inglés en *Nature*. Lotka informó a Volterra y a otros científicos de la prioridad de su estudio de los sistemas depredador-presa. Pero su artículo de 1920 y su libro de 1925 no serían siempre mencionados. Lotka ya trabajaba entonces para una compañía de seguros, por lo que su trabajo se centró en la demografía humana. Volterra siguió trabajando en variantes del sistema depredador-presa durante una década. En 1928-1929 pronunció una serie de conferencias en el recién creado Instituto Henri Poincaré de París. Las notas de estas conferencias se publicaron en 1931 con el título de *Lecciones sobre la teoría matemática de la lucha por la vida*. En 1935 Volterra publicó en colaboración con Umberto D'Ancona otro libro sobre *Asociaciones biológicas desde un punto de vista matemático*.

Aunque el modelo depredador-presa parece explicar correctamente los datos de las pesquerías, el debate sobre el realismo de los modelos simplificados en ecología acababa tan solo de empezar y sigue siendo todavía objeto

de disputa científica. Hoy en día, el modelo depredador-presa se conoce ampliamente como el modelo de Lotka-Volterra y es uno de los más citados en trabajos de ecología.

En 1931, Volterra se negó a rendir pleitesía a Mussolini. Perdió su condición de catedrático en la universidad de Roma y fue expulsado de las academias científicas italianas, de las que era uno de los miembros más famosos. A partir de entonces permaneció principalmente fuera de Italia, viajando por Europa y dando conferencias. Publicó con J. Péres el primer volumen de una *Teoría General de los Funcionales* (1936) y un libro con B. Hostinský sobre *Operaciones lineales infinitesimales* (1938). Murió en Roma en 1940.

Más información

1. Goodstein, J.R.: *The Volterra Chronicles, The Life and Times of an Extraordinary Mathematician 1860-1940*. American Mathematical Society (2007)
2. Guerraggio, A., Nastasi, P.: *Italian Mathematics between the Two World Wars*. Birkhäuser, Basel (2005)
3. Israel, G., Gasca, A.M.: *The Biology of Numbers – The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*. Birkhäuser, Basel (2002)
4. Kingsland, S.E.: *Modeling Nature*, 2nd edn. University of Chicago Press (1995)
5. Lotka, A.J.: Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 6, 410–415 (1920) pnas.org
6. Lotka, A.J.: Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.* 42, 1595–1599 (1920) archive.org
7. Lotka, A.J.: *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins, Baltimore (1925) archive.org
8. Volterra, V.: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Lincei* 6, 31–113 (1926) → *Opere matematiche*, vol. 5, Accademia nazionale dei Lincei, Roma (1962) liberliber.it
9. Volterra, V.: Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560 (1926). → L.A. Real, J.H. Brown (eds.) *Foundations of Ecology*, 283–285. University of Chicago Press (1991)
10. Volterra, V.: *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris (1931)
11. Volterra, V., D'Ancona, U.: *Les Associations biologiques au point de vue mathématique*. Hermann, Paris (1935)
12. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 3, 690–729 (1941)

Capítulo 14

Fisher y la selección natural (1922)

En 1922, el biólogo matemático británico Ronald Fisher publicó un artículo muy influyente sobre genética de poblaciones. Este capítulo considera sólo una parte del artículo, que se centra en una variante del modelo de Hardy–Weinberg que incluye la selección natural. Fisher demostró que si el heterocigoto se ve favorecido, ambos alelos pueden coexistir. Si uno de los dos homocigotos se ve favorecido, entonces el otro alelo desaparece. El problema subyacente es el de explicar por qué algunos genes pueden tener varios alelos.

Ronald Aylmer Fisher nació en Londres en 1890, el último de seis hijos. Su padre era subastador, pero más tarde se declaró en bancarota. Fisher estudió matemáticas y física en el *Gonville and Caius College* de la Universidad de Cambridge entre 1909 y 1913. La genética se desarrollaba rápidamente en esa época. A partir de 1911, Fisher participó en las reuniones de la Sociedad de Eugenesia iniciadas por Galton. Comenzó a centrarse en problemas estadísticos relacionados con los trabajos de Galton y Mendel. Tras finalizar sus estudios universitarios, pasó un verano trabajando en una granja en Canadá y luego trabajó para la *Mercantile and General Investment Company* en la City de Londres. Debido a su extrema miopía, no pudo participar en la Primera Guerra Mundial a pesar de haberse presentado como voluntario. Pasó estos años dando clases en institutos de secundaria. Durante su tiempo libre, se ocupó de una granja y continuó con sus investigaciones. Obtuvo nuevos e importantes resultados que relacionaban los coeficientes de correlación con la genética mendeliana. En 1919 empezó a trabajar como estadístico en la Estación Experimental de Rothamsted, centrada en la agricultura.

En 1922, Fisher publicó un artículo titulado *Sobre la relación de dominancia*. Entre otras importantes ideas nuevas, este artículo consideraba un modelo matemático que combinaba las leyes de Mendel y la idea de la selección natural destacada por Darwin para la teoría de la evolución. Fisher consideró la misma situación que Hardy con dos alelos A y a y con la hipótesis del apareamiento aleatorio. Pero supuso que los individuos con genotipos AA , Aa y aa tienen mortalidades diferentes antes de llegar a la edad adulta, imitando así la selección natural. Estableciendo p_n , $2q_n$ y r_n para las frecuencias de los tres genotipos entre los individuos adultos en la generación n , hay

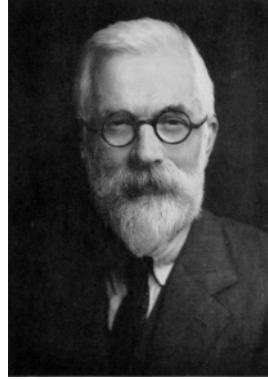


Figura 14.1:
Fisher (1890–1962)

respectivamente $(p_n + q_n)^2$, $2(p_n + q_n)(q_n + r_n)$ y $(q_n + r_n)^2$ recién nacidos en la generación $n + 1$ que tienen estos genotipos. Sean u , v y w las respectivas probabilidades de supervivencia desde el nacimiento hasta la edad adulta. Entonces las frecuencias de los genotipos entre los individuos adultos de la generación $n + 1$ son p_{n+1} , $2q_{n+1}$ y r_{n+1} con

$$p_{n+1} = \frac{u(p_n + q_n)^2}{d_n} \quad (14.1)$$

$$q_{n+1} = \frac{v(p_n + q_n)(q_n + r_n)}{d_n} \quad (14.2)$$

$$r_{n+1} = \frac{w(q_n + r_n)^2}{d_n}, \quad (14.3)$$

donde fijamos por conveniencia

$$d_n = u(p_n + q_n)^2 + 2v(p_n + q_n)(q_n + r_n) + w(q_n + r_n)^2.$$

Recordando que $p_n + 2q_n + r_n = 1$, vemos que cuando $u = v = w$ (es decir, cuando no hay selección natural), el sistema (14.1)-(14.3) se reduce al sistema (11.1)-(11.3) considerado por Hardy.

Sea $x_n = p_n + q_n$ la frecuencia del alelo A entre los individuos adultos de la generación n . Entonces $q_n + r_n = 1 - x_n$ es la frecuencia del alelo a . Sumando (14.1) y (14.2), obtenemos

$$x_{n+1} = \frac{ux_n^2 + vx_n(1 - x_n)}{ux_n^2 + 2vx_n(1 - x_n) + w(1 - x_n)^2}.$$

Esta ecuación se puede reescribir en la forma

$$x_{n+1} - x_n = x_n(1 - x_n) \frac{(v - w)(1 - x_n) + (u - v)x_n}{ux_n^2 + 2vx_n(1 - x_n) + w(1 - x_n)^2}. \quad (14.4)$$

Siempre hay al menos dos estados estacionarios en los que la frecuencia x_n permanece constante a lo largo de las generaciones: $x = 0$ (la población está formada totalmente por *aa* homocigotos) y $x = 1$ (la población está formada totalmente por *AA* homocigotos).

Utilizando la ecuación (14.4), se puede demostrar que si el homocigoto *AA* tiene más posibilidades de sobrevivir que los otros dos genotipos ($u > v$ y $u > w$), entonces el alelo *a* desaparecerá progresivamente de la población. Este caso no debería ser muy común en la naturaleza si sabemos que ambos alelos coexisten. Sin embargo, si el heterocigoto *Aa* tiene una ventaja selectiva sobre los homocigotos *AA* y *aa* ($v > u$ y $v > w$), entonces los tres genotipos pueden coexistir en la población. Este es el caso más común y puede explicar el «vigor» de los híbridos que observan los agricultores.

En efecto, el estado estacionario $x = 1$ es estable cuando $u > v$ porque $x_{n+1} - x_n \simeq (1 - x_n) \simeq (u - v)/u$ cuando x_n es cercano a 1. La población tiende a este estado estacionario. El estado estacionario $x = 1$ es inestable cuando $u < v$, en cuyo caso hay un tercer estado estacionario

$$x^* = \frac{v - w}{2v - u - w}$$

con $0 < x^* < 1$. Además podemos comprobar que éste es estable. El estado estacionario x^* corresponde a una mezcla entre los tres genotipos.

Por lo tanto, combinando simplemente las leyes de Mendel y una hipótesis de selección natural (aquí, diferentes probabilidades de supervivencia para los tres genotipos), podemos explicar las dos situaciones de coexistencia o desaparición de genotipos. Después de Fisher, este modelo también fue desarrollado por J.B.S. Haldane (véase el capítulo 17) y por Sewall Wright (véase el capítulo 19).

Anticipando el capítulo 20, obsérvese que si *A* es completamente dominante y el homocigoto *aa* está en desventaja con respecto a los otros dos genotipos, estando los números $u : v : w$ en una proporción $1 : 1 : 1 - \varepsilon$, entonces la ecuación (14.4) se convierte en

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\varepsilon x_n(1 - x_n)^2}{1 - \varepsilon(1 - x_n)^2} \simeq \varepsilon x_n(1 - x_n)^2 \quad (14.5)$$

para $\varepsilon \ll 1$. Si la supervivencia del heterocigoto Aa se encuentra a medio camino entre la de los dos homocigotos, entonces los números $u : v : w$ están en una proporción $1 : 1 - \varepsilon/2 : 1 - \varepsilon$ y

$$x_{n+1} - x_n = \frac{\frac{\varepsilon}{2} x_n (1 - x_n)}{1 - \varepsilon(1 - x_n)} \simeq \frac{\varepsilon}{2} x_n (1 - x_n) \quad (14.6)$$

cuando $\varepsilon \ll 1$.

En Rothamsted, Fisher analizó datos a largo plazo sobre el rendimiento de los cultivos y la meteorología. Pero también hizo grandes aportaciones a la metodología estadística. En 1925 publicó un libro titulado *Métodos estadísticos para los investigadores*, que tuvo un gran éxito y se reeditó muchas veces. En 1929 fue nombrado miembro de la *Royal Society*. En 1930 Fisher publicó un libro sobre *La teoría genética de la selección natural*, un hito en la historia de la genética de poblaciones. En 1933 se convirtió en profesor de eugenesia en el *University College* de Londres, sucediendo a Karl Pearson en el Laboratorio Galton. En 1943 se trasladó a la Universidad de Cambridge con una cátedra de genética, esta vez sucediendo a R.C. Punnett (véase el capítulo 11). También publicó varios libros: *El diseño de experimentos* (1935), *La teoría de la endogamia* (1949) y *Métodos estadísticos e inferencia científica* (1956). Nombrado caballero británico en 1952, se instaló en Australia tras jubilarse en 1959 y murió en Adelaida en 1962. Volveremos a tratar otra parte de su obra en el capítulo 20.

Más información

1. Fisher Box, J.: R.A. Fisher, *The Life of a Scientist*. John Wiley & Sons, New York (1978)
2. Fisher, R.A.: On the dominance ratio. *Proc. R. Soc. Edinb.* 42, 321–341 (1922) library.adelaide.edu.au
3. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford (1930) archive.org
4. Yates, F., Mather, K.: *Ronald Aylmer Fisher 1890–1962. Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963)

Capítulo 15

Yule y la evolución (1924)

En 1924, el estadístico británico Yule estudió un modelo de evolución en el que las especies pueden producir nuevas especies mediante pequeñas mutaciones y los géneros pueden producir nuevos géneros mediante grandes mutaciones. Su objetivo era explicar la distribución del número de especies dentro de cada género, la mayoría de los cuales contienen una sola especie, y unos pocos géneros contienen un gran número de especies. El «proceso de nacimiento» estocástico que introdujo Yule en su modelo sigue siendo una herramienta básica en el estudio de los árboles filogenéticos y en muchas otras áreas.

George Udny Yule nació en Escocia en 1871. Su padre ocupaba un alto cargo en la administración británica en la India. A los 16 años, Yule empezó a estudiar en el *University College* de Londres para convertirse en ingeniero. En 1892 cambió de orientación y pasó un año investigando en Bonn bajo la supervisión del físico Heinrich Hertz, que había demostrado la existencia de las ondas electromagnéticas unos años antes. Cuando Yule regresó a Inglaterra, Karl Pearson le ofreció un puesto de profesor adjunto de matemática aplicada en el *University College*. Yule, siguiendo a Pearson, comenzó a centrarse en la estadística. En 1911 publicó *Introducción a la teoría de la estadística*, que se reeditó 14 veces. Al año siguiente se trasladó a la Universidad de Cambridge. Su trabajo de investigación se centró en los aspectos teóricos de la estadística, pero también en las aplicaciones a la agricultura y a la epidemiología. En 1922 fue nombrado miembro de la *Royal Society*.

En 1924 Yule publicó un artículo titulado *Una teoría matemática de la evolución basada en las conclusiones del Dr. J. C. Willis*. Willis era un colega de la *Royal Society* que había publicado en 1922 un libro titulado *Edad y área, un estudio sobre la distribución geográfica y el origen de las especies*. Había estudiado la distribución de las especies entre los distintos géneros en la clasificación de plantas y animales. Los datos que había recopilado mostraban que la mayoría de los géneros contenían una sola especie, que cada vez menos géneros contenían un mayor número de especies y que todavía había unos pocos géneros que contenían un gran número de especies.

La tabla 15.1 muestra los datos relativos a las serpientes, los lagartos y dos familias de escarabajos (los Chrysomelidae y los Cerambycinae). Las



Figura 15.1:
Yule (1871-1951)

1580 especies de lagartos que se conocían en ese momento se habían clasificado en 259 géneros, 105 géneros que contenían sólo una especie, 44 sólo dos especies, 23 sólo tres especies, etc., y dos géneros que contenían más de cien especies. Para otras familias de animales y plantas, la distribución de los géneros según el número de especies que contienen tenía una forma muy similar.

Yule sugirió a Willis que intentara representar sus datos en un gráfico con escalas logarítmicas. Esto dio un resultado sorprendente (Figura 15.2): el logaritmo del número Q_n de géneros que contienen n especies disminuye más o menos linealmente con $\log(n)$. En otras palabras, hay constantes $\alpha > 0$ y $\beta > 0$ tales que $Q_n \simeq \alpha n^{-\beta}$. La distribución sigue una «ley potencial». En su artículo de 1924, Yule buscó un modelo matemático de evolución que pudiera explicar dicha distribución estadística.

Para ello imaginó primero un modelo estocástico¹ en tiempo continuo para el crecimiento del número de especies dentro de un género (Figura 15.3a). Partiendo de una sola especie en el momento $t = 0$, supuso que la probabilidad de que una especie diera lugar por mutación a una nueva especie del mismo género durante un intervalo de tiempo «pequeño» (en la escala temporal de la evolución) era igual a $r dt$ con $r > 0$.

Sea $p_n(t)$ la probabilidad de que haya n especies en el momento t (n es un número entero pero t es un número real). Para calcular $p_n(t + dt)$, Yule consideró varios casos:

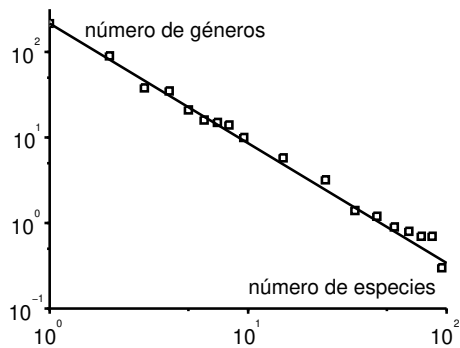
- si hay $n - 1$ especies en el tiempo t , cada especie tiene una probabilidad $r dt$ de generar una nueva especie entre t y $t + dt$; en el límite $dt \rightarrow 0$,

¹McKendrick (véase el capítulo 16) ya había comenzado a estudiar este tipo de modelos en la dinámica de poblaciones en un trabajo publicado en 1914.

Cuadro 15.1: Datos compilados por Willis : (a) Escarabajos Chrysomelidae, (b) Escarabajos Cerambycinae, (c) Serpientes, (d) Lagartijas.

Número de especies	Número de géneros			
	(a)	(b)	(c)	(d)
1	215	469	131	105
2	90	152	35	44
3	38	82	28	23
4	35	61	17	14
5	21	33	16	12
6	16	36	9	7
7	15	18	8	6
8	14	17	8	4
9	5	14	9	5
10	15	11	4	5
11-20	58	74	10	17
21-30	32	21	12	9
31-40	13	15	3	3
41-50	14	8	1	2
51-60	5	4	0	0
61-70	8	3	0	1
71-80	7	0	1	0
81-90	7	1	0	0
91-100	3	1	1	0
101-	16	4	0	2
total	627	1024	293	259

Figura 15.2: El número de géneros en función del número de especies que contienen, en escalas logarítmicas decimales. Datos para los Chrysomelidae. Para suavizar las fluctuaciones cuando n (el número de especies) es grande, se contaron los géneros para rangos de valores de n , como en la tabla 15.1. El número medio de géneros para un único valor de n puede ser, por lo tanto, inferior a 1.



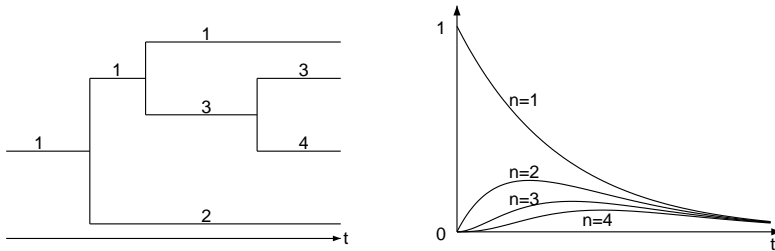


Figura 15.3: (a) Una simulación de la evolución del número de especies dentro de un género. La especie 1 genera las especies 2 y 3. La especie 3 genera la especie 4. (b) La probabilidad $p_n(t)$ de que haya n especies dentro del mismo género en el momento t , para $1 \leq n \leq 4$.

- habrá n especies en el tiempo $t + dt$ con una probabilidad $(n - 1) r dt$;
- si hay n especies en el tiempo t , habrá $n + 1$ especies en el tiempo $t + dt$ con una probabilidad $n r dt$.

Así, $p_n(t)$ viene dado por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales

$$\frac{dp_1}{dt} = -r p_1, \quad \frac{dp_n}{dt} = (n - 1) r p_{n-1} - n r p_n \quad (15.1)$$

para todo $n \geq 2$. De la primera ecuación obtenemos $p_1(t) = e^{-rt}$ porque $p_1(0) = 1$. Se puede demostrar que la solución de la segunda ecuación que satisface la condición inicial $p_n(0) = 0$ es

$$p_n(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^{n-1} \quad (15.2)$$

para todo $n \geq 2$ (Figura 15.3b). Así que para un tiempo fijo t , la distribución de probabilidades $(p_n(t))_{n \geq 1}$ es una progresión geométrica de razón igual a $1 - e^{-rt}$.

En efecto, observamos en primer lugar que la ecuación (15.1) es equivalente a

$$\frac{d}{dt} [p_n e^{nr t}] = (n - 1) r p_{n-1} e^{nr t}, \quad (15.3)$$

a partir de la cual, y usando las condiciones iniciales, podemos calcular sucesivamente $p_2(t)$, $p_3(t)$, \dots . Obtenemos $p_2(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})$, luego $p_3(t) = e^{-rt} (1 - e^{-rt})^2$, lo que sugiere la fórmula (15.2) para la

solución general. Finalmente se puede comprobar que esta fórmula es una solución de la ecuación (15.3).

Yule también dedujo de la fórmula (15.2) que el número esperado de especies aumenta exponencialmente con el tiempo: $\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{rt}$.

En efecto, observamos primero que para $|x| < 1$,

$$\sum_{n=1}^{\infty} n x^{n-1} = \frac{d}{dx} \sum_{n=0}^{+\infty} x^n = \frac{d}{dx} \left(\frac{1}{1-x} \right) = \frac{1}{(1-x)^2}.$$

Así,

$$\sum_{n=1}^{+\infty} n p_n(t) = e^{-rt} \sum_{n=1}^{+\infty} n (1 - e^{-rt})^{n-1} = e^{rt}.$$

En particular, si T es el tiempo de duplicación definido por $e^{rT} = 2$, entonces la distribución de probabilidad $(p_n(t))_{n \geq 1}$ del número de especies en el tiempo $t = T$ es una progresión geométrica de razón $1/2$: $\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16} \dots$. En el tiempo $t = kT$, es una progresión geométrica de razón $1 - 1/2^k$ y $p_1(kT) = 1/2^k$.

A continuación, Yule consideró, paralelamente al crecimiento del número de especies pertenecientes a un mismo género, un proceso similar debido a mutaciones mayores que conducen a la creación de nuevos géneros. Sea $s dt$ la probabilidad de que un género existente genere un nuevo género durante un pequeño intervalo de tiempo dt . Como antes, suponiendo que sólo hay un género en el momento $t = 0$, el número esperado de géneros en el momento t es e^{st} . El número medio de géneros creados por unidad de tiempo en el momento t es la derivada $s e^{st}$. En el límite² donde $t \rightarrow +\infty$, el número medio de géneros que en el tiempo t han existido entre x y $x + dx$ unidades de tiempo es entonces $s e^{s(t-x)} dx$. La probabilidad en el tiempo t de que un género elegido al azar haya existido entre x y $x + dx$ unidades de tiempo es $s e^{-sx} dx$.

Si un género elegido al azar en el tiempo t ha existido entre x y $x + dx$ unidades de tiempo, la probabilidad de que este género contenga n especies es, según la fórmula (15.2), igual a $e^{-rx} (1 - e^{-rx})^{n-1}$ para todo $n \geq 1$. Así, la probabilidad q_n de que un género elegido al azar en el tiempo t contenga n especies es $q_n = \int_0^{+\infty} s e^{-sx} e^{-rx} (1 - e^{-rx})^{n-1} dx$. Fijamos $u = r/s$. Un cálculo

²Yule consideró también el caso en el que t no puede suponerse muy grande en comparación con el tiempo de duplicación de e^{st} . Los cálculos son un poco más complicados pero los resultados finales no son muy diferentes.

fácil muestra que $q_1 = 1/(1+u)$ y que

$$q_n = \frac{1}{1+u} \frac{u}{1+2u} \frac{2u}{1+3u} \cdots \frac{(n-1)u}{1+nu} \quad (15.4)$$

para todo $n \geq 2$.

De hecho, tenemos $(1 - e^{-rx})^{n-1} = (1 - e^{-rx})^{n-2} (1 - e^{-rx})$. Así,

$$q_n = q_{n-1} - s \int_0^{+\infty} e^{-(r+s)x} (1 - e^{-rx})^{n-2} e^{-rx} dx.$$

Integrando por partes, obtenemos

$$q_n = q_{n-1} - \frac{r+s}{(n-1)r} q_n \quad \text{y} \quad q_n = \frac{(n-1)r/s}{1+nr/s} q_{n-1}.$$

La fórmula (15.4) muestra que la secuencia de probabilidades $(q_n)_{n \geq 1}$ es decreciente. Así, el máximo se alcanza para $n = 1$: la mayoría de los géneros contienen una sola especie. Esto es precisamente lo que muestran los datos. Además, la disminución de q_n hacia 0 cuando n tiende a infinito es relativamente lenta porque $q_n/q_{n-1} \rightarrow 1$. Esto puede explicar por qué algunos géneros contienen un gran número de especies. Más concretamente, Yule demostró que $\log q_n$ disminuye linealmente con $\log(n)$.

Por definición, la función Gamma de Euler es $\Gamma(z) = \int_0^{+\infty} t^{z-1} e^{-t} dt$. Entonces $\Gamma(n+1) = n! = n \times (n-1) \times \cdots \times 2 \times 1$ si n es entero, y $\Gamma(z+1) = z\Gamma(z)$. Luego (15.4) toma la forma

$$q_n = \frac{(n-1)!}{u(1+\frac{1}{u})(2+\frac{1}{u}) \cdots (n+\frac{1}{u})} = \frac{\Gamma(n)\Gamma(1+\frac{1}{u})}{u\Gamma(n+1+\frac{1}{u})}.$$

Pero la aproximación de Stirling da $\log \Gamma(n) \simeq n \log n - n - \frac{1}{2} \log n + \text{constante}$. De la misma manera, $\log \Gamma(n+1+\frac{1}{u}) \simeq n \log n - n + (\frac{1}{u} + \frac{1}{2}) \log n + \text{constante}$. Finalmente $\log q_n \simeq -(1+\frac{1}{u}) \log n + \text{constante}$.

Consideremos, por ejemplo, el caso de los lagartos. El parámetro u puede estimarse a partir de la proporción $q_1 = 1/(1+u)$ de géneros que contienen una sola especie. Según la tabla 15.1, tenemos $q_1 = 105/259$ por lo que $u \simeq 1,467$. Entonces podemos calcular la probabilidad teórica q_n y el número esperado Q_n de géneros que contienen n especies multiplicando q_n por el número total de especies, que es 259 (Tabla 15.2).

Yule observó que la concordancia entre las observaciones y los cálculos es relativamente buena³ dada la simplicidad del modelo, que no tiene en cuenta, por ejemplo, los cataclismos que han atravesado las especies a lo largo de millones de años de evolución.

Cuadro 15.2:
Comparación
entre los datos
y la teoría
en el caso de
los lagartos
(1580 especies
clasificadas en
259 géneros).

Número de especies por género	Número observado de géneros	Número calculado de géneros
1	105	105,0
2	44	39,2
3	23	21,3
4	14	13,6
5	12	9,6
6	7	7,2
7	6	5,6
8	4	4,5
9	5	3,7
10	5	3,1
11-20	17	16,6
21-30	9	6,9
31-40	3	3,9
41-50	2	2,6
51-60	0	1,9
61-70	1	1,4
71-80	0	1,1
81-90	0	0,9
91-100	0	0,7
101-	2	10,1
total	259	259

Después de 1931, Yule se retiró progresivamente de la Universidad de Cambridge. Se interesó por la distribución estadística de la longitud de las frases para identificar a autores de libros. Lo aplicó, en particular, al libro publicado por John Graunt (véase el capítulo 2), pero posiblemente se inspiró en William Petty. En 1944 publicó un libro sobre *El estudio estadístico del vocabulario literario*. Murió en 1951.

En la actualidad, el modelo de Yule se sigue utilizando para analizar los «árboles filogenéticos» (los árboles genealógicos de las especies). Estos ár-

³Para el número de géneros que contienen más de 100 especies, Yule obtuvo un mejor ajuste que en la Tabla 15.2 al considerar que t no era grande en comparación con el tiempo de duplicación de e^{st} .

boles, similares al de la figura 15.3, son más conocidos gracias a los nuevos datos procedentes de la biología molecular. Pero las aplicaciones del proceso estocástico definido por las ecuaciones (15.1) no se limitan a la teoría de la evolución. Este proceso es un bloque de construcción de muchos modelos en la dinámica de poblaciones, desde el nivel microscópico (para modelizar, por ejemplo, colonias de bacterias) hasta el nivel macroscópico (para modelizar el comienzo de una epidemia). Se denomina «proceso de nacimiento puro» o «proceso de Yule». Una variante sencilla incluye una probabilidad $m dt$ de morir durante cualquier intervalo de tiempo pequeño dt : el tamaño esperado de la población en el tiempo t para este «proceso de nacimiento y muerte» es entonces $e^{(r-m)t}$. En cuanto a la distribución de probabilidad (15.4), a veces se denomina distribución de Yule. Las distribuciones con colas que satisfacen las leyes de potencia han atraído mucha atención en diversas áreas de la ciencia. El estudio de las epidemias sobre redes complejas aleatorias con una distribución de grados (número de conexiones de cada nodo) de tipo ley potencial es un ejemplo.

Más información

1. Aldous, D.J.: Stochastic models and descriptive statistics for phylogenetic trees, from Yule to today. *Stat. Sci.* 16, 23–34 (2001) projecteuclid.org
2. Edwards, A.W.F.: George Udny Yule. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 292–294. Springer, New York (2001)
3. McKendrick, A.G.: Studies on the theory of continuous probabilities with special reference to its bearing on natural phenomena of a progressive nature. *Proc. Lond. Math. Soc.* 13, 401–416 (1914)
4. Simon, H.A.: On a class of skew distribution functions. *Biometrika* 42, 425–440 (1955)
5. Willis, J.C.: *Age and Area*. Cambridge University Press (1922) archive.org
6. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8, 308–323 (1952)
7. Yule, G.U.: A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 213, 21–87 (1925) gallica.bnf.fr

Capítulo 16

McKendrick y Kermack sobre la modelización de epidemias (1926–1927)

En 1926 McKendrick estudió un modelo estocástico de epidemias y encontró un método para calcular la probabilidad de que una epidemia alcance un determinado tamaño final. También descubrió la ecuación en derivadas parciales que gobierna la densidad con respecto a la edad de las poblaciones en un contexto en tiempo continuo. En 1927 Kermack y McKendrick estudiaron un modelo epidémico determinista y obtuvieron una ecuación para el tamaño final de la epidemia, que hace hincapié en un determinado umbral para la densidad de población. Pueden producirse grandes epidemias por encima pero no por debajo de este umbral. Estos trabajos siguen siendo muy utilizados en la epidemiología contemporánea.

Anderson Gray McKendrick nació en 1876 en Edimburgo, siendo el último de cinco hijos. Estudió medicina en la Universidad de Glasgow, donde su padre era profesor de fisiología. En 1900 ingresó en el Servicio Médico de la India. Antes de ir a la India, acompañó a Ronald Ross en una misión para combatir la malaria en Sierra Leona. Después sirvió en el ejército durante 18 meses en Sudán. A su llegada a la India, fue nombrado médico en una prisión de Bengala, donde intentó controlar la disentería. En 1905 se incorporó al nuevo Instituto Central de Investigación Médica de Kasauli (en el norte de la India). Trabajó sobre la rabia, aunque también estudió matemáticas. En 1920, tras contagiarse de una enfermedad tropical, regresó a Edimburgo y se convirtió en el superintendente del laboratorio del Royal College of Physicians.

En 1926 McKendrick publicó un artículo sobre las *Aplicaciones de las matemáticas a los problemas médicos*, que contenía varias ideas nuevas. En particular, introdujo un modelo matemático en tiempo continuo para las epidemias que tenía en cuenta el carácter estocástico de los procesos de infección y recuperación.

Consideremos una población de tamaño N con una sola persona infectada inicialmente. Las personas pueden pasar sucesivamente por tres estados: el estado susceptible (de ser infectado) S , el estado infectado I y el estado



Figura 16.1: McKendrick (1876–1943) y Kermack (1898–1970)

recuperado (con inmunidad permanente) R (Figura 16.2)¹.

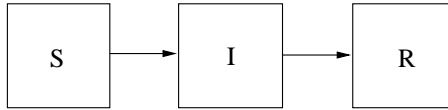


Figura 16.2: Estados posibles: susceptible (S), infectado (I), recuperado (R).

Sea $p_{i,r}(t)$ la probabilidad de que la población contenga en el momento t exactamente i personas en el estado I y r personas en el estado R , donde i y r son números enteros tales que $1 \leq i + r \leq N$. En este caso se dice que la población está en el estado (i, r) . El número de personas susceptibles es entonces $s = N - i - r$. Siguiendo el trabajo de Ross sobre la malaria (véase el capítulo 12), McKendrick asumió que, durante un pequeño intervalo de tiempo dt , la probabilidad de que se produzca una nueva infección es igual a $asi dt$ (es decir, proporcional al número de personas susceptibles y al número de personas infectadas). La probabilidad de que se produzca una nueva recuperación es igual a $biddt$. Tanto a como b son parámetros positivos. Para calcular $p_{i,r}(t + dt)$, hay que distinguir varios casos:

- la población está en el estado $(i - 1, r)$ en el momento t y una nueva infección hace que la población pase al estado (i, r) entre t y $t + dt$; la probabilidad de este suceso es $as(i - 1) dt$ con $s = N - (i - 1) - r$;

¹El modelo de Daniel Bernoulli (véase el capítulo 4) incluía los estados S y R pero no I , siendo la duración de la infección mucho más corta que la esperanza de vida media.

- la población está en el estado (i, r) en el momento t y una nueva infección hace que la población pase al estado $(i + 1, r)$ entre t y $t + dt$; la probabilidad de este suceso es $asid t$ con $s = N - i - r$;
- la población está en el estado $(i + 1, r - 1)$ en el momento t y una nueva recuperación hace que la población pase al estado (i, r) entre t y $t + dt$; la probabilidad de este suceso es $b(i + 1) dt$;
- la población está en el estado (i, r) en el momento t y una nueva recuperación hace que la población pase al estado $(i - 1, r + 1)$ entre t y $t + dt$; la probabilidad de este suceso es $bi dt$.

Por lo tanto, McKendrick obtuvo las ecuaciones

$$\begin{aligned} \frac{dp_{i,r}}{dt} = & a(N - i - r + 1)(i - 1)p_{i-1,r} - a(N - i - r)ip_{i,r} \\ & + b(i + 1)p_{i+1,r-1} - bip_{i,r} \end{aligned} \quad (16.1)$$

para $1 \leq i + r \leq N$. El primer término del lado derecho debe desaparecer cuando $i = 0$, mientras que el tercer término debe desaparecer cuando $r = 0$. Las condiciones iniciales son $p_{i,r}(0) = 0$ para todo (i, r) excepto $p_{1,0}(0) = 1$.

Con este modelo McKendrick consiguió calcular la probabilidad de que la epidemia termine con n personas infectadas, que es el límite de $p_{0,n}(t)$ cuando $t \rightarrow +\infty$. En efecto, no es necesario resolver el sistema (16.1). Basta con observar que, mientras haya i personas infectadas y r personas recuperadas, la probabilidad de una nueva infección durante un pequeño intervalo de tiempo dt es $a(N - i - r)idt$ y la probabilidad de una nueva recuperación es $bi dt$. Así, las probabilidades de transición (como se suelen llamar en la teoría de las cadenas de Markov) del estado (i, r) al estado $(i + 1, r)$ o al estado $(i - 1, r + 1)$ son respectivamente

$$\mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i+1,r)} = \frac{a(N - i - r)}{a(N - i - r) + b}, \quad \mathcal{P}_{(i,r) \rightarrow (i-1,r+1)} = \frac{b}{a(N - i - r) + b},$$

para todo $i \geq 1$ (Figura 16.3).

Sea $q_{i,r}$ la probabilidad de que la población pase por el estado (i, r) durante la epidemia. Como $i = 1$ y $r = 0$ cuando $t = 0$, tenemos $q_{1,0} = 1$. Los demás estados se alcanzan tras una infección o tras una recuperación:

$$q_{i,r} = q_{i-1,r} \mathcal{P}_{(i-1,r) \rightarrow (i,r)} + q_{i+1,r-1} \mathcal{P}_{(i+1,r-1) \rightarrow (i,r)}.$$

El primer término del lado derecho debe desaparecer cuando $i = 0$ o $i = 1$. El segundo término debe desaparecer cuando $r = 0$. A partir de esta fórmula, podemos calcular primero $(q_{i,0})_{2 \leq i \leq N}$, luego $(q_{i,1})_{0 \leq i \leq N-1}$, luego $(q_{i,2})_{0 \leq i \leq N-2}$,

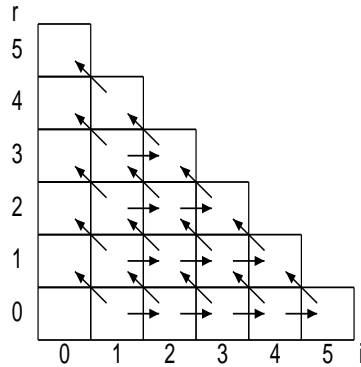


Figura 16.3: Diagrama que muestra los posibles estados de una población con $N = 5$ (i en el eje horizontal, r en el eje vertical) y las posibles transiciones debidas a la infección (flechas horizontales) o a la recuperación (resto de flechas).

etc. La probabilidad de que la epidemia infecte finalmente a n personas es $q_{0,n}$. En 1926 estos cálculos eran bastante tediosos. Así que McKendrick se limitó a ejemplos relativos a poblaciones muy pequeñas, por ejemplo una familia. Con $N = 5$ personas y $b/a = 2$, obtuvo la tabla 16.1. Las mayores probabilidades corresponden al caso en que sólo una persona de la familia está infectada y al caso en que toda la familia está infectada.

Cuadro 16.1: Probabilidad de que una epidemia en una familia de cinco personas infecte a n cuando $b/a = 2$.

n	1	2	3	4	5
$q_{0,n}$	0,33	0,11	0,09	0,13	0,34

El mismo artículo de 1926 contiene también una nueva formulación de problemas demográficos considerando el tiempo como una variable continua. Para dx infinitamente pequeño, sea $P(x, t)$ la población con una edad entre x y $x + dx$ en el tiempo t . Sea $m(x)$ la tasa de mortalidad a la edad x . Entonces

$$P(x+h, t+h) \simeq P(x, t) - m(x)P(x, t)h$$

para h infinitamente pequeño. Introducimos la definición de las derivadas par-

ciales de la función $P(x, t)$ con respecto a x y t :

$$\frac{\partial P}{\partial x}(x, t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(x+h, t) - P(x, t)}{h}, \quad \frac{\partial P}{\partial t}(x, t) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{P(x, t+h) - P(x, t)}{h}.$$

Usando que

$$P(x+h, t+h) \simeq P(x, t) + h \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) + h \frac{\partial P}{\partial t}(x, t),$$

McKendrick obtuvo la siguiente ecuación en derivadas parciales:

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x, t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) + m(x)P(x, t) = 0.$$

Una ecuación de este tipo aparece de forma natural en problemas de dinámica de poblaciones estructuradas por una variable continua, como la edad en demografía/ecología (véase el capítulo 25) o el tiempo desde la infección (edad de infección) en epidemiología.

En 1921, William Ogilvy Kermack había sido nombrado responsable de la sección química del Laboratorio del Real Colegio de Médicos de Edimburgo. Kermack nació en 1898 en un pequeño pueblo de Escocia. Estudió en la Universidad de Aberdeen y empezó a investigar en el campo de la química orgánica en un laboratorio industrial de Oxford. A pesar de quedarse completamente ciego tras una explosión en su laboratorio de Edimburgo en 1924, continuó su trabajo en la química con la ayuda de colegas y estudiantes. Kermack también comenzó a colaborar con McKendrick en la modelización matemática de las epidemias. A partir de 1927, publicaron juntos una serie de *Contribuciones a la teoría matemática de las epidemias* en la que estudiaban modelos epidémicos deterministas. Sea N el tamaño de la población con N suficientemente grande. Supongamos, como en el artículo de 1926, que las personas pueden ser susceptibles, infectadas o recuperadas. Si la enfermedad puede ser mortal, el tercer estado incluye de hecho los casos muertos también. Sean $S(t)$, $I(t)$ y $R(t)$ el número de personas en cada uno de los tres estados en el tiempo t . El modelo es (de forma simplificada) un sistema de tres ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\frac{dS}{dt} = -aSI, \tag{16.2}$$

$$\frac{dI}{dt} = aSI - bI, \tag{16.3}$$

$$\frac{dR}{dt} = bI. \tag{16.4}$$

Por lo tanto, el número de nuevas infecciones por unidad de tiempo es, como en el modelo estocástico de 1926, proporcional tanto al número de personas susceptibles como al número de personas infectadas. Al principio de la epidemia, en el momento $t = 0$, hay un cierto número de personas infectadas: $S(0) = N - I_0$, $I(0) = I_0$ y $R(0) = 0$, suponiendo $0 < I_0 < N$.

Aunque el sistema (16.2)-(16.4) no tiene una solución cerrada (solución explícita), se pueden demostrar varias de sus propiedades:

- la población total $S(t) + I(t) + R(t)$ se mantiene constante e igual a N a lo largo del tiempo;
- $S(t)$, $I(t)$ y $R(t)$ permanecen no negativos (como debe ser ya que son poblaciones);
- cuando $t \rightarrow +\infty$, $S(t)$ disminuye hasta un límite $S_\infty > 0$, $I(t)$ tiende a 0 y $R(t)$ aumenta hasta un límite $R_\infty < N$;
- Además, la ecuación

$$-\log \frac{S_\infty}{S(0)} = \frac{a}{b}(N - S_\infty), \quad (16.5)$$

da implícitamente $S_\infty > 0$ y por lo tanto también el tamaño final de la epidemia $R_\infty = N - S_\infty$.

En efecto, vemos primero que

$$\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0.$$

Así que $S(t) + I(t) + R(t) = S(0) + I(0) + R(0) = N$. Las ecuaciones (16.2) y (16.3) pueden reescribirse como

$$\frac{d}{dt} \left[S(t) e^{a \int_0^t I(\tau) d\tau} \right] = 0, \quad \frac{d}{dt} \left[I(t) e^{bt - a \int_0^t S(\tau) d\tau} \right] = 0.$$

De ello se deduce que

$$S(t) = S(0) e^{-a \int_0^t I(\tau) d\tau} > 0, \quad I(t) = I(0) e^{a \int_0^t S(\tau) d\tau - bt} > 0.$$

Las ecuaciones (16.2) y (16.4) muestran entonces que la función $S(t)$ es decreciente y que la función $R(t)$ es creciente (en particular, $R(t) \geq 0$). Dado que $S(t) \geq 0$ y $R(t) \leq N$, las funciones $S(t)$ y $R(t)$ tienen límites cuando $t \rightarrow +\infty$. Dado que $I(t) = N - S(t) - R(t)$, $I(t)$ también tiene un límite cuando $t \rightarrow +\infty$, que sólo puede ser cero como puede verse

integrando (16.4). La ecuación (16.2) también muestra que

$$-\frac{d}{dt}[\log S] = aI.$$

Integrando entre $t = 0$ y $t = +\infty$, encontramos

$$\log S(0) - \log S_\infty = a \int_0^{+\infty} I(t) dt.$$

La ecuación (16.3) puede reescribirse como

$$\frac{dI}{dt} = -\frac{dS}{dt} - bI.$$

Integrando entre $t = 0$ y $t = +\infty$, obtenemos

$$-I(0) = S(0) - S_\infty - b \int_0^{+\infty} I(t) dt.$$

Combinando los dos resultados, obtenemos la fórmula (16.5), que muestra que $S_\infty > 0$.

Cuando el número inicial de personas infectadas I_0 es pequeño en comparación con el tamaño de la población N , es decir $S(0) \simeq N$, lo que suele ocurrir al comienzo de una epidemia en una ciudad o región, la fórmula (16.5) puede reescribirse utilizando $S_\infty = N - R_\infty$ como

$$-\log\left(1 - \frac{R_\infty}{N}\right) \simeq \mathcal{R}_0 \frac{R_\infty}{N}, \quad (16.6)$$

donde se ha definido

$$\mathcal{R}_0 = \frac{aN}{b}.$$

La ecuación (16.6) tiene una solución positiva sólo si $\mathcal{R}_0 > 1$. Así, Kermack y McKendrick llegan a la siguiente conclusión: la epidemia infecta a una fracción no despreciable de la población sólo si $\mathcal{R}_0 > 1$. Existe un umbral para el tamaño de la población $N^* = b/a$ por debajo del cual no se produce la epidemia.

Cuando el tamaño de la población N está justo por encima de este umbral ($N = N^* + \varepsilon$), se produce una epidemia de pequeña amplitud. Se deduce de (16.6) que $R_\infty \simeq 2\varepsilon$. Por lo tanto, $S_\infty \simeq N^* - \varepsilon$: la epidemia hace que la población susceptible esté tan por debajo del umbral N^* como lo estaba inicialmente.

En efecto, utilizando la aproximación $-\log(1-x) \simeq x + \frac{x^2}{2}$, la ecuación (16.6) se convierte en

$$\frac{R_\infty}{N} + \frac{1}{2} \left(\frac{R_\infty}{N} \right)^2 \simeq \mathcal{R}_0 \frac{R_\infty}{N}.$$

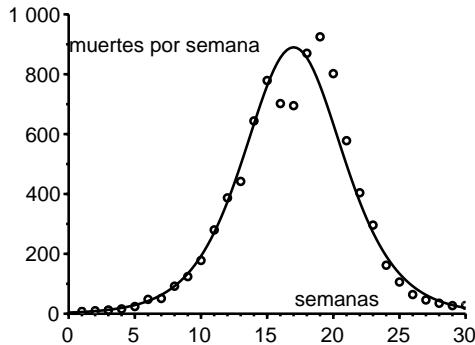
Así,

$$R_\infty \simeq 2(\mathcal{R}_0 - 1)N = 2 \frac{\varepsilon}{N^*} (N^* + \varepsilon) \simeq 2\varepsilon.$$

Al igual que en el modelo de la malaria de Ross (capítulo 12), la condición $\mathcal{R}_0 > 1$ tiene una interpretación sencilla. Dado que aN es el número de personas que una persona infectada infecta por unidad de tiempo al principio de la epidemia y que $1/b$ es el período infeccioso medio, $\mathcal{R}_0 = aN/b$ es el número medio de casos secundarios debidos a una persona infectada al principio de la epidemia (número reproductivo básico).

Para las enfermedades mortales, $R(t)$ es el número acumulado de fallecidos desde el comienzo de la epidemia y dR/dt es el número de fallecidos por unidad de tiempo. Kermack y McKendrick observaron que el gráfico de la función dR/dt en su modelo matemático tiene la forma de campana que se espera de una curva epidémica (Figura 16.4).

Figura 16.4: La curva dR/dt en función del tiempo y los datos del número de muertes por semana durante una epidemia de peste en Bombay entre 1905 y 1906.



Para obtener dR/dt , dividieron (16.2) por (16.4) para obtener $dS/dR = -aS/b$. Por tanto,

$$S(t) = S(0) \exp(-aR(t)/b).$$

Sustituyendo esto en la ecuación (16.4) y utilizando $S(t) + I(t) + R(t) = N$, obtuvieron la ecuación

$$\frac{dR}{dt} = b \left[N - R - S(0) \exp\left(-\frac{a}{b} R\right) \right], \quad (16.7)$$

que todavía no puede resolverse explícitamente. Sin embargo, si $\frac{a}{b} R(t)$ se mantiene pequeña durante toda la epidemia, la aproximación $\exp(-u) \simeq 1 - u + u^2/2$ da

$$\frac{dR}{dt} \simeq b \left[N - R - S(0) + S(0) \frac{a}{b} R - S(0) \frac{a^2}{2b^2} R^2 \right]. \quad (16.8)$$

Se trata de una ecuación llamada de Riccati con dos soluciones constantes, una positiva R_+ y otra negativa R_- , dadas por las raíces del polinomio de segundo grado en R en el lado derecho de (16.8). Sea $\tilde{R}(t)$ la solución exacta de (16.8) y fijemos $Q(t) = \tilde{R}(t) - R_+$. Entonces $Q(t)$ satisface una ecuación diferencial de Bernoulli similar a las encontradas por Daniel Bernoulli y Verhulst (véase (4.5) y (6.1)). Por lo tanto, se puede adaptar directamente la fórmula (6.2) para obtener $Q(t)$. Un cálculo fácil pero tedioso muestra que dQ/dt es de la forma $\alpha / \cosh^2(\beta t - \gamma)$, donde α , β y γ son constantes que dependen de forma complicada de los parámetros del modelo. Como $dR/dt \simeq d\tilde{R}/dt = dQ/dt$, Kermack y McKendrick podrían elegir (α, β, γ) para ajustar sus datos. Por supuesto, los ordenadores y programas modernos pueden resolver fácilmente de forma numérica la ecuación diferencial (16.7) sin pasar por estas aproximaciones.

La curva de dR/dt así obtenida se ajustaba bien a los datos del número de muertes por semana durante la epidemia de peste en Bombay entre diciembre de 1905 y julio de 1906 (Figura 16.4).

Kermack y McKendrick también consideraron el modelo más general donde la infecciosidad $a(x)$ depende del tiempo x desde la infección (la llamada edad de infección) y en el que la tasa de recuperación $b(x)$ también depende de x . La ecuación que da el tamaño final de la epidemia (cuando el número inicial de casos infectados es pequeño) sigue siendo (16.6) pero con

$$\mathcal{R}_0 = N \int_0^\infty a(x) \exp\left(-\int_0^x b(y) dy\right) dx. \quad (16.9)$$

El parámetro \mathcal{R}_0 , el número reproductivo básico, tiene la misma interpretación que en el caso anterior: es el número medio de casos secundarios debidos

a una persona infectada al principio de la epidemia. Obsérvese la similitud entre (16.9) y la fórmula de Lotka (10.2) para \mathcal{R}_0 en demografía: la edad se sustituye por el tiempo transcurrido desde la infección, la supervivencia por la probabilidad $\exp(-\int_0^x b(y) dy)$ de seguir infectado, la fertilidad por la tasa de contacto $Na(x)$.

Kermack y McKendrick desarrollaron otros modelos matemáticos de epidemias durante la década de 1930. Éstos siguen siendo los pilares de la mayoría de los modelos más complejos utilizados hoy en día en epidemiología. El parámetro \mathcal{R}_0 sigue desempeñando un papel central en el análisis de los modelos.

McKendrick se retiró en 1941 y murió en 1943. Entre 1930 y 1933, Kermack fue coautor de algunos artículos sobre física matemática con William McCrea y Edmund Whittaker, ambos del departamento de matemáticas de la Universidad de Edimburgo. Durante las décadas de 1930 y 1940, el equipo de químicos de Kermack intentó sintetizar nuevas moléculas con actividad antipalúdica, pero con un éxito limitado. En 1938, Kermack fue coautor, junto con Philip Eggleton, de un popular libro sobre bioquímica elemental, *El material del que estamos hechos*. Fue elegido miembro de la *Royal Society* en 1944 y ocupó la cátedra de bioquímica de la Universidad de Aberdeen en 1949. Posteriormente fue decano de la Facultad de Ciencias. Se jubiló en 1968 y murió en 1970.

Más información

1. Advisory Committee appointed by the Secretary of State for India, the Royal Society and the Lister Institute: Reports on plague investigations in India, XXII. *J. Hyg.* 7, 724–798 (1907) ncbi.nlm.nih.gov
2. Davidson, J.N., Yates, F., McCrea, W.H.: William Ogilvy Kermack 1898–1970. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 17, 399–429 (1971)
3. Gani, J.: A.G. McKendrick. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, 323–327. Springer, New York (2001)
4. Harvey, W.F.: A.G. McKendrick 1876–1943. *Edinb. Med. J.* 50, 500–506 (1943)
5. McKendrick, A.G.: Applications of mathematics to medical problems. *Proc. Edinb. Math. Soc.* 13, 98–130 (1926)
6. Kermack, W.O., McKendrick, A.G.: A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proc. R. Soc. Lond. A* 115, 700–721 (1927) gallica.bnf.fr

Capítulo 17

Haldane y las mutaciones (1927)

En otra sección de su artículo de 1922, Fisher consideró el problema de un gen mutante que puede transmitirse a un número aleatorio de descendientes con una distribución de probabilidad determinada. El problema era formalmente el mismo que el de la extinción de los apellidos pero en un contexto genético. Fisher demostró que si la distribución de probabilidad era una distribución de Poisson y si el gen mutante no tenía ninguna ventaja selectiva, entonces el gen mutante podía desaparecer de la población muy lentamente. En 1927, el biólogo británico Haldane profundizó en el estudio de este modelo y demostró que la probabilidad de que un gen mutante ventajoso se mantuviera era el doble de su ventaja selectiva. También dio un tratamiento más riguroso al problema de la extinción.

John Burdon Sanderson Haldane nació en 1892 en Oxford, donde su padre era profesor de fisiología en la universidad. Haldane estudió en el *Eton College* y después de 1911 en el *New College* de la Universidad de Oxford. Tras centrarse en las matemáticas en su primer año, se dedicó a las humanidades. Sus estudios se vieron interrumpidos por la Primera Guerra Mundial, durante la cual sirvió en Francia e Irak. Tras ser herido, fue enviado como instructor militar a la India. En 1915 publicó un primer artículo sobre los experimentos genéticos con ratones que había iniciado antes de la guerra. En 1919 se convirtió en miembro del *New College*, enseñando fisiología y estudiando la respiración como su padre. En 1923 se incorporó al laboratorio de bioquímica de F. G. Hopkins¹ en la Universidad de Cambridge, donde se centró en la cinética de las enzimas. También publicó una novela de ciencia ficción, *Daedalus o la ciencia y el futuro* (1923), y un ensayo titulado *Callinicus, una defensa de la guerra química* (1925). Entre 1924 y 1934, escribió una serie de diez artículos titulados *Una teoría matemática de la selección natural y artificial*.

En el quinto artículo de la serie, publicado en 1927, Haldane reconsideró otro modelo genético que Fisher había estudiado en 1922, un modelo centrado en las mutaciones. Fisher había estudiado la probabilidad de que un gen

¹Frederick Gowland Hopkins, que recibió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1929 por sus trabajos sobre las vitaminas.



Figura 17.1:
Haldane (1892–1964)

mutante invada una población o desaparezca. Este problema es formalmente el mismo que el de Bienaymé, Galton y Watson sobre la extinción de los apellidos. Pero Fisher no hizo ninguna referencia a estos trabajos, aunque podría haber leído el artículo de Galton y Watson reproducido en el apéndice del libro de Galton de 1889 *La herencia natural*. Como en el capítulo 9, llama p_k a la probabilidad de que un gen se transmita a k descendientes en la primera generación ($k \geq 0$). Fisher consideró también la función generadora $f(x) = p_0 + p_1x + p_2x^2 + \dots + p_kx^k + \dots$, salvo que no fijó ningún límite superior para k : la suma puede incluir un número infinito de términos. Se dio cuenta de que, partiendo de un individuo con el gen mutante en la generación 0, la probabilidad de que este gen esté en k individuos es el coeficiente de x^k en $f_1(x) = f(x)$ para la generación 1, en $f_2(x) = f(f(x))$ para la generación 2, en $f_3(x) = f(f(f(x)))$ para la generación 3, etc. De este modo, queda claro que se cumple la siguiente ecuación.

$$f_n(x) = f(f_{n-1}(x)) \quad (17.1)$$

Esta ecuación es mucho más práctica que la ecuación $f_n(x) = f_{n-1}(f(x))$ derivada por Watson. En particular, se deduce de (17.1) que la probabilidad de extinción dentro de n generaciones $x_n = f_n(0)$ satisface la fórmula de iteración $x_n = f(x_{n-1})$, como ya había notado Bienaymé.

Como ejemplo, Fisher consideró el caso de una planta con un gen mutante que puede producir N semillas, teniendo cada semilla una probabilidad q de sobrevivir para producir una nueva planta. La probabilidad p_k de obtener k descendientes con el gen mutante es binomial:

$$p_k = \binom{N}{k} q^k (1-q)^{N-k}$$

para todo $0 \leq k \leq N$ y $p_k = 0$ para $k > N$. La función generadora es entonces $f(x) = (1 - q + qx)^N$. Sea $\mathcal{R}_0 = Nq$ el número medio de semillas que sobreviven para producir una nueva planta. Cuando N es grande y q es pequeño, entonces

$$f(x) = \left(1 + \frac{\mathcal{R}_0}{N}(x-1)\right)^N \simeq e^{\mathcal{R}_0(x-1)} = e^{-\mathcal{R}_0} \sum_{k=0}^{+\infty} \frac{(\mathcal{R}_0 x)^k}{k!}.$$

La distribución de probabilidad (p_k) tiende a

$$e^{-\mathcal{R}_0} \frac{(\mathcal{R}_0)^k}{k!},$$

lo que se llama una distribución de Poisson. Fisher calculó entonces la probabilidad de extinción en n generaciones, utilizando $x_0 = 0$, $x_n \simeq e^{\mathcal{R}_0(x_{n-1}-1)}$ y los valores numéricos $N = 80$ y $q = 1/80$. En este caso, $\mathcal{R}_0 = Nq = 1$. Un cálculo tedioso muestra que $x_{100} \simeq 0,98$: un gen mutante sin ventaja selectiva ($\mathcal{R}_0 = 1$) desaparece muy lentamente. Todavía hay un 2 % de posibilidades de que el gen esté presente en la población después de 100 generaciones. En 1922 Fisher no impulsó el estudio de este modelo.

Continuando con el trabajo de Fisher, Haldane observó por primera vez en su artículo de 1927 que, para cualquier distribución de probabilidad (p_k) tal que $p_0 > 0$, la ecuación $x = f(x)$ tiene exactamente dos raíces en el intervalo $(0, 1]$ cuando el número medio de descendientes que llevan el gen mutante \mathcal{R}_0 es estrictamente mayor que 1, es decir, cuando el gen mutante tiene una ventaja selectiva. Además, la probabilidad de extinción x_∞ , que es el límite de x_n cuando $n \rightarrow +\infty$, es la menor de las dos raíces de $x = f(x)$: el gen tiene una probabilidad no nula de establecerse en la población. A diferencia de Bienaymé y Cournot, Haldane proporcionó una prueba para esta conclusión.

En efecto, $f'(x) \geq 0$ y $f''(x) \geq 0$ en el intervalo $[0, 1]$. En otras palabras, la función $f(x)$ es no decreciente y convexa. Los supuestos $f(0) = p_0 > 0$ y $f'(1) = \mathcal{R}_0 = p_1 + 2p_2 + 3p_3 + \dots > 1$ implican que la ecuación $f(x) = x$ tiene exactamente dos soluciones en el intervalo $(0, 1]$: $x = 1$ y x^* tales que $0 < x^* < 1$. Haldane se refirió entonces a un artículo de Gabriel Koenigs de 1883, que demostraba que si $x_n = f(x_{n-1})$ y $x_n \rightarrow x_\infty$, entonces $x_\infty = f(x_\infty)$ y $|f'(x_\infty)| \leq 1$. Cuando $f'(1) > 1$, la única posibilidad es que $x_\infty = x^*$.

Para el caso de una distribución de Poisson con $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$ y \mathcal{R}_0 apenas mayor que 1, la probabilidad de extinción x_∞ es muy cercana a 1. La

ecuación $f(x_\infty) = x_\infty$ es entonces equivalente a

$$\mathcal{R}_0(x_\infty - 1) = \log x_\infty \simeq (x_\infty - 1) - \frac{(x_\infty - 1)^2}{2}.$$

Se deduce que

$$1 - x_\infty \simeq 2(\mathcal{R}_0 - 1).$$

Haldane concluyó que la probabilidad de que el gen mutante no se extinga es el doble de su ventaja selectiva $\mathcal{R}_0 - 1$. Sin citar a Haldane, Fisher tomó como ejemplo en su libro de 1930 el caso en el que $\mathcal{R}_0 = 1,01$, lo que da una probabilidad del 2% de que el gen mutante no se extinga.

Haldane fue nombrado miembro de la *Royal Society* en 1932. Dejó Cambridge para convertirse en profesor de genética y posteriormente de biometría en el *University College* de Londres. Entonces se interesó especialmente por la genética humana: estimación de las tasas de mutación, mapas genéticos de los cromosomas, etc. Además de sus libros científicos (*Biología animal* en 1927 con Julian Huxley, *Enzimas* en 1930, *Las causas de la evolución* en 1932 y *La bioquímica de la genética* en 1954), publicó un gran número de artículos sobre ciencia en la prensa (por ejemplo sobre el origen de la vida) y algunos ensayos (*La desigualdad del hombre* en 1932, *La filosofía de un biólogo* en 1935, *La filosofía marxista y las ciencias* en 1938, *Herencia y política* en 1938 y *Avances de la ciencia* en 1947). Tras varias visitas a España durante la guerra civil, intentó convencer a su propio país de que construyera refugios contra los bombardeos aéreos. Durante la Segunda Guerra Mundial, trabajó en los problemas de respiración de los submarinos. Miembro del partido comunista desde 1942, dimitió en 1950 debido al rechazo oficial de la genética mendeliana en la URSS por influencia de Lysenko. En 1957 se instaló en la India, donde continuó sus investigaciones, primero en el Instituto Indio de Estadística de Calcuta y después en Bhubaneswar. Tras adquirir la nacionalidad india, murió en 1964.

Más información

1. Clark, R.: *J.B.S., The Life and Work of J.B.S. Haldane*. Hodder and Stoughton, London (1968)
2. Haldane, J.B.S.: A mathematical theory of natural and artificial selection, Part V, Selection and mutation. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 23, 838–844 (1927)
3. Haldane, J.B.S.: *The Causes of Evolution*. Longmans (1932) archive.org
4. Pirie, N.W.: John Burdon Sanderson Haldane 1892-1964. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 12, 218–249 (1966)

Capítulo 18

Erlang y Steffensen sobre el problema de la extinción (1929–1933)

En 1929, el ingeniero telefónico danés Erlang volvió a plantearse el problema de la extinción de los apellidos. Su compatriota el estadístico Steffensen elaboró una solución completa del problema. Demostró, en particular, que la esperanza del número de descendientes en cada generación crece exponencialmente, tendiendo así el puente entre los modelos de población estocásticos y deterministas.

Agner Krarup Erlang nació en 1878 en Lønborg, Dinamarca. Su padre era maestro de escuela. Entre 1896 y 1901, el joven Erlang estudió matemáticas, física y química en la Universidad de Copenhague. A continuación, enseñó durante varios años en institutos de enseñanza secundaria, al tiempo que se interesaba por las matemáticas, especialmente por la teoría de la probabilidad. Conoció a Jensen, ingeniero jefe de la Compañía Telefónica de Copenhague y matemático aficionado, que le convenció en 1908 para que se incorporara al nuevo laboratorio de investigación de la empresa. Erlang comenzó a publicar artículos sobre las aplicaciones de la teoría de la probabilidad a la gestión de las llamadas telefónicas. En 1917 descubrió una fórmula para los tiempos de espera, que fue rápidamente utilizada por las compañías telefónicas de todo el mundo. Sus artículos, publicados por primera vez en danés, se tradujeron después a otros idiomas.

En 1929 Erlang se interesó por el mismo problema de la extinción que Bienaymé, Galton y Watson habían estudiado antes que él para los apellidos y que Fisher y Haldane habían estudiado para los genes mutantes. Al igual que sus predecesores, no conocía todos los trabajos que se habían publicado. Llamando de nuevo p_k a la probabilidad de que un individuo tenga k descendientes, observó que la probabilidad x_n de extinción en n generaciones satisface $x_n = p_0 + p_1 x_{n-1} + p_2 x_{n-1}^2 + \dots = f(x_{n-1})$ con $x_0 = 0$. Se dio cuenta también de que la probabilidad de extinción global x_∞ , que es el límite de x_n cuando $n \rightarrow +\infty$, es una solución de la ecuación $x_\infty = f(x_\infty)$. Se dio cuenta de que $x = 1$ era siempre una solución y que existía otra solución entre 0 y 1 cuando el número medio de descendientes $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ es mayor que 1. Pero parece que no pudo averiguar cuál de estas dos soluciones era la correcta.



Figura 18.1:
Erlang (1878–1929)

Al igual que Galton, presentó el problema en 1929 a una revista danesa de matemáticas, *Matematisk Tidsskrift*:

«Pregunta 15. Cuando la probabilidad de que un individuo tenga k hijos es p_k , donde $p_0 + p_1 + p_2 + \dots = 1$, halle la probabilidad de que su familia se extinga.»

Por desgracia, Erlang murió ese mismo año 1929 a la edad de 51 años. De hecho, murió sin hijos¹. Un profesor de matemáticas actuariales de la Universidad de Copenhague, Johan Frederik Steffensen, retomó la cuestión de Erlang. En 1930 publicó su solución en la misma revista danesa: la probabilidad de extinción x_∞ es siempre la raíz más pequeña de la ecuación $x = f(x)$ en el intervalo cerrado $[0, 1]$, como ya habían advertido Bienaymé y Haldane. La prueba de Steffensen es la que se encuentra en los libros de texto modernos.

En efecto, vimos que la probabilidad de extinción x_∞ es una solución de $x = f(x)$ en el intervalo cerrado $[0, 1]$. Sea x^* la solución más pequeña. Por definición, $x^* \leq x_\infty$. Steffensen observó en primer lugar que $x^* = f(x^*) \geq p_0 = x_1$. Supongamos por inducción que $x^* \geq x_n$. Entonces $x^* = f(x^*) \geq f(x_n) = x_{n+1}$ ya que la función $f(x)$ es creciente. Así que $x^* \geq x_n$ para todo n . Tomando el límite, $x^* \geq x_\infty$. Entonces $x_\infty = x^*$.

Steffensen dio también una explicación más formal de por qué $x = 1$ es la única raíz de $x = f(x)$ cuando el número medio de descendientes $\mathcal{R}_0 = f'(1)$

¹En su memoria, el Comité Consultivo Internacional de Telefonía decidió en 1946 llamar «erlang» a la unidad de medida de la intensidad del tráfico telefónico. También se llama «Erlang» a un lenguaje de programación de la empresa Ericsson.

es menor o igual que 1 (figura 18.2a) y por qué sólo hay otra raíz diferente de $x = 1$ en el caso en que $\mathcal{R}_0 > 1$ (figura 18.2b). Observa que $\mathcal{R}_0 = f'(1)$ es la pendiente de la función $f(x)$ en $x = 1$.

Observó que para cualquier raíz de $x = f(x)$,

$$1 - x = 1 - f(x) = 1 - p_0 - \sum_{k=1}^{+\infty} p_k x^k = \sum_{k=1}^{+\infty} p_k (1 - x^k).$$

Suponiendo que $x \neq 1$ y dividiendo por $1 - x$, obtenemos

$$1 = p_1 + p_2(1+x) + p_3(1+x+x^2) + \dots \tag{18.1}$$

Cuando x aumenta de 0 a 1, el lado derecho de la ecuación (18.1) aumenta de $1 - p_0$ a $\mathcal{R}_0 = f'(1)$. Si $\mathcal{R}_0 < 1$, entonces la ecuación (18.1) no tiene solución. Si $\mathcal{R}_0 \geq 1$ y si excluimos el caso trivial donde $p_1 = 1$, entonces el lado derecho de la ecuación (18.1) es una función estrictamente creciente de x . De lo contrario no existiría $k \geq 2$ tal que $p_k \neq 0$ y \mathcal{R}_0 sería igual a $p_1 < 1$. En conclusión, (18.1) tiene una y sólo una solución en el intervalo $[0, 1]$ cuando $\mathcal{R}_0 \geq 1$.

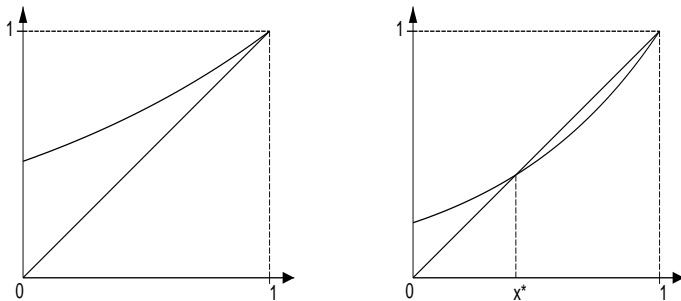


Figura 18.2: Gráfica de las funciones $y = x$ e $y = f(x)$ en el ejemplo del capítulo 17, $f(x) = e^{\mathcal{R}_0(x-1)}$, con $\mathcal{R}_0 = 0,75 < 1$ o $\mathcal{R}_0 = 1,5 > 1$.

Steffensen, que también era presidente de la Sociedad Actuarial Danesa y de la Sociedad Matemática Danesa, fue invitado a la Universidad de Londres en 1930. Su colega británico W. P. Elderton le habló de los trabajos de Galton y Watson. En 1933, Steffensen publicó un nuevo artículo en los anales del Institut Henri Poincaré, donde había dado una conferencia en 1931. Resumió

los resultados de su artículo en danés y los comparó con los de Watson. También demostró que la esperanza matemática del número de descendientes en la generación n es igual a $(\mathcal{R}_0)^n$.

En efecto, sea $p_{k,n}$ la probabilidad de que haya k descendientes en la generación n , partiendo de un individuo en la generación 0. En su artículo de 1930, Steffensen había observado, como sus predecesores, que la función generadora $f_n(x) = \sum_{k=0}^{+\infty} p_{k,n} x^k$ relativa a la generación n satisface $f_1(x) = f(x)$ y $f_n(x) = f(f_{n-1}(x))$. Sea M_n la esperanza del número de crías en la generación n . Entonces $M_n = \sum_{k=1}^{+\infty} k p_{k,n} = f'_n(1)$. Obtenemos $f'_n(x) = f'(f_{n-1}(x)) \times f_{n-1}(x)$. Así, $M_n = f'_n(1) = f'(f_{n-1}(1)) \times f_{n-1}(1) = f'(1) \times M_{n-1} = \mathcal{R}_0 \times M_{n-1}$. Como $M_1 = f'_1(1) = f'(1) = \mathcal{R}_0$, se deduce que $M_n = (\mathcal{R}_0)^n$ para todo n .

Por tanto, el número esperado de descendientes aumenta o disminuye geoméricamente dependiendo de si \mathcal{R}_0 es mayor o menor que 1. El número esperado de descendientes se comporta como en los modelos deterministas de crecimiento de la población considerados por Euler, Malthus, etc. Sin embargo, incluso cuando $\mathcal{R}_0 > 1$, existe una probabilidad no nula x_∞ de que la familia se extinga. Esta posibilidad no se da en los modelos deterministas.

El proceso estocástico estudiado por Steffensen y sus predecesores sigue siendo el elemento básico de muchos modelos más realistas de dinámica de poblaciones. Mencionaremos por última vez este problema en el capítulo 20. En cuanto a Steffensen, siguió siendo profesor de la Universidad de Copenhague hasta 1943 y murió en 1961.

Más información

1. Brockmeyer, E., Halstrøm, H.L., Jensen, A.: The life and works of A.K. Erlang. *Trans. Dan. Acad. Techn. Sci.* 2 (1948)
2. Erlang, A.K.: Opgave Nr. 15. *Mat. Tidsskr. B*, 36 (1929) → Gutterp (1995)
3. Gutterp, P.: Three papers on the history of branching processes. *Int. Stat. Rev.* 63, 233–245 (1995) www.stat.washington.edu/research/reports/1992/tr242.pdf
4. Heyde, C.C.: Agner Krarup Erlang. In: Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.) *Statisticians of the Centuries*, págs. 328–330. Springer, New York (2001)
5. Ogborn, M.E.: Johan Frederik Steffensen, 1873–1961. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 125, 672–673 (1962)
6. Steffensen, J.F.: Om Sandssynligheden for at Afkommet uddør. *Mat. Tidsskr. B*, 19–23 (1930) → Gutterp (1995)
7. Steffensen, J.F.: Deux problèmes du calcul des probabilités. *Ann. Inst. Henri Poincaré* 3, 319–344 (1933) archive.numdam.org

Capítulo 19

Wright y la deriva genética aleatoria (1931)

En 1931, el biólogo estadounidense Sewall Wright desarrolló el estudio de un modelo estocástico en genética de poblaciones, que se basa en los mismos supuestos que la ley de Hardy–Weinberg, salvo que la población no se supone infinitamente grande. Las frecuencias de los genotipos ya no son constantes. De hecho, uno de los dos alelos desaparecerá, pero quizá después de mucho tiempo. La interpretación de este modelo siguió siendo objeto de disputa entre Wright y Fisher, estimando este último que la selección natural desempeña un papel más importante en la evolución que la estocasticidad.

Sewall Wright nació en Massachusetts en 1889. Realizó sus estudios universitarios en un pequeño colegio de Illinois donde su padre enseñaba economía. Tras un máster en biología en la Universidad de Illinois en Urbana y una escuela de verano en el Laboratorio de Cold Spring Harbor, Wright hizo un doctorado en la Universidad de Harvard sobre la herencia del color del pelaje en el cobaya. Entre 1915 y 1925, siguió trabajando en experimentos de endogamia con cobayas en la División de Ganadería del Departamento de Agricultura de Estados Unidos en Washington. Desarrolló el «método de los coeficientes de trayectoria» para analizar estos experimentos. A continuación se incorporó al departamento de zoología de la Universidad de Chicago.

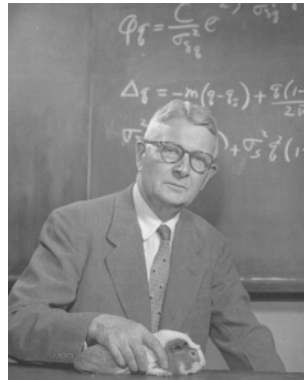


Figura 19.1:
Wright (1889–1988)

Influido por el artículo de Fisher de 1922 sobre genética de poblaciones (véase el capítulo 14), Wright escribió en 1925 un largo artículo titulado *Evolution in Mendelian populations*, que finalmente se publicó en 1931. Estudió en particular un modelo matemático que aparecía también implícitamente en el libro de Fisher de 1930 sobre *La teoría genética de la selección natural*. Al igual que en la ley de Hardy–Weinberg, este modelo considera el caso en el que sólo hay dos alelos posibles A y a para un locus, pero se supone que la población no es infinitamente grande. El objetivo es ver si la eliminación de este supuesto tiene alguna influencia en la composición genética de la población. Así que dejemos que N sea el número total de individuos, que se supone que es el mismo en todas las generaciones. Cada individuo tiene dos alelos. Por tanto, hay un total de $2N$ de alelos en la población en cada generación. El modelo supone también que el apareamiento se produce al azar. Si hay i alelos A y $2N - i$ alelos a en la generación n , entonces un alelo elegido al azar entre los individuos de la generación $n + 1$ será A con una probabilidad $\frac{i}{2N}$ y a con una probabilidad $1 - \frac{i}{2N}$. El número de alelos A en la generación $n + 1$ será por tanto igual a j con una probabilidad

$$p_{i,j} = \binom{2N}{j} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j}, \quad (19.1)$$

donde $\binom{2N}{j}$ es el coeficiente binomial igual a $(2N)!/j!(2N - j)!$. Sea X_n el número de alelos A en la generación n : es una variable aleatoria (figura 19.2).

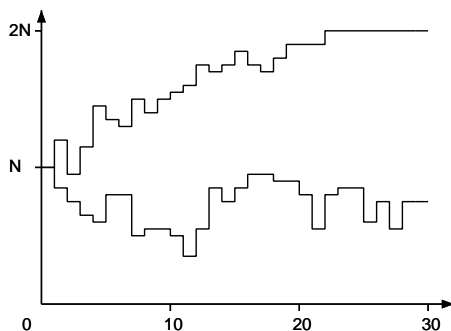


Figura 19.2: Dos simulaciones que muestran las variaciones del número X_n de alelos A durante 30 generaciones si $N = 20$ y $X_0 = 10$.

Se puede demostrar que la esperanza de X_{n+1} sabiendo que $X_n = i$ es igual a i : esto recuerda a la ley de Hardy–Weinberg, donde la frecuencia del alelo A se mantuvo constante a través de las generaciones.

En efecto, consideremos la función generadora

$$f(x) = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} x^j = \left(1 - \frac{i}{2N} + \frac{ix}{2N}\right)^{2N},$$

La esperanza de X_{n+1} sabiendo que $X_n = i$ es entonces

$$\sum_{j=0}^{2N} j p_{i,j} = f'(1) = i. \tag{19.2}$$

Sin embargo, es posible en este modelo que, partiendo de una condición inicial $X_0 = i$ con $0 < i < 2N$, el suceso $X_n = 0$ se produzca por azar después de un cierto número de generaciones. En tal caso, todos los alelos serían del tipo a y X_n seguiría siendo igual a 0 en todas las generaciones futuras. La misma fijación se produciría con el alelo A si $X_n = 2N$ después de un cierto número de generaciones. En resumen, cuando se supone que la población es infinitamente grande como en el modelo de Hardy–Weinberg, los dos alelos no pueden desaparecer porque sus frecuencias permanecen constantes. Cuando se tiene en cuenta el tamaño finito de las poblaciones, como en el modelo de Fisher–Wright, las frecuencias de los dos alelos fluctúan y uno de los alelos puede (y desaparecerá).

Partiendo de $X_0 = i$, se puede calcular fácilmente la probabilidad Q_i de que la población se fije en el estado $X = 0$. En efecto, Q_i tiene que satisfacer las «condiciones límite»

$$Q_0 = 1, \quad Q_{2N} = 0. \tag{19.3}$$

Además,

$$Q_i = \sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} Q_j, \tag{19.4}$$

ya que $p_{i,j} Q_j$ es la probabilidad de estar fijo en el estado $X = 0$ partiendo de $X_0 = i$ y pasando por $X_1 = j$. Como

$$\sum_{j=0}^{2N} p_{i,j} = 1,$$

vemos mediante (19.2) que

$$Q_i = 1 - \frac{i}{2N}$$

es la solución del sistema (19.3)-(19.4). Por tanto, la probabilidad de que, partiendo de i alelos del tipo A en una población de tamaño N , el sistema evolucione hacia una población que contenga sólo el alelo a es igual a $1 - \frac{i}{2N}$. Del mismo modo, la probabilidad de que evolucione hacia una población que contenga sólo el alelo A es igual a $\frac{i}{2N}$.

Wright consiguió demostrar que el número de generaciones que transcurren antes de la fijación en uno de los dos estados extremos es del orden de $2N$ generaciones. Para poblaciones de varios millones de individuos, este tiempo sería tan largo que las frecuencias de los alelos podrían considerarse casi constantes, como en la ley de Hardy-Weinberg.

En efecto, supongamos que hay i_0 alelos del tipo A en la población en la generación 0. Sea $u_i^{(n)}$ la probabilidad de que haya i alelos del tipo A en la población en la generación n (figura 19.3). Entonces

$$u_j^{(n+1)} = \sum_{i=0}^{2N} u_i^{(n)} p_{i,j}$$

para todo $j = 0, \dots, 2N$. Ya hemos visto que, cuando $n \rightarrow +\infty$,

$$u_0^{(n)} \rightarrow 1 - \frac{i_0}{2N}, \quad u_{2N}^{(n)} \rightarrow \frac{i_0}{2N}, \quad u_i^{(n)} \rightarrow 0$$

para todo $0 < i < 2N$. Wright observó que si $u_i^{(n)} = v$ para todo $i = 1, \dots, 2N - 1$, entonces

$$u_j^{(n+1)} = v \binom{2N}{j} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} \quad (19.5)$$

para todo $1 < j < 2N$ porque $p_{0,j} = p_{2N,j} = 0$. Cuando N es lo suficientemente grande,

$$\begin{aligned} \frac{1}{2N} \sum_{i=1}^{2N-1} \left(\frac{i}{2N}\right)^j \left(1 - \frac{i}{2N}\right)^{2N-j} &\simeq \int_0^1 x^j (1-x)^{2N-j} dx \\ &= \frac{j!(2N-j)!}{(2N+1)!}, \end{aligned} \quad (19.6)$$

el valor de la integral se obtiene mediante sucesivas integraciones por partes. Combinando (19.5) y (19.6), llegamos finalmente para $0 < j <$

$2N$ a

$$u_j^{(n+1)} \simeq \frac{2N}{2N+1} v = \left(1 - \frac{1}{2N+1}\right) u_j^{(n)}.$$

Así que las probabilidades $u_j^{(n)}$ para todos los $0 < j < 2N$ disminuyen a un ritmo de aproximadamente $1/2N$ por generación. Este ritmo es muy lento si N es grande. Casi no hay disminución si, por ejemplo, N es del orden de magnitud de millones.

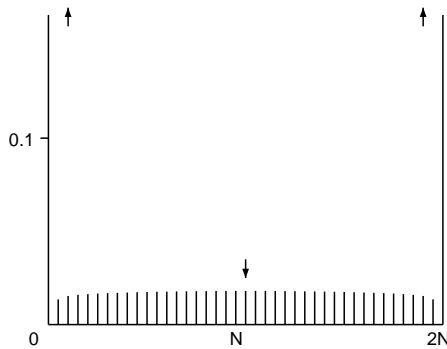


Figura 19.3: Probabilidad de que haya i alelos A en la población ($i = 0, \dots, 2N$ en el eje horizontal) después de 30 generaciones si $N = 20$ y $X_0 = 10$.

En 1922, Fisher ya había intentado estimar esta tasa de fijación ($1/2N$), pero se le escapó un factor 2. En cualquier caso, los dos científicos discrepaban sobre el tamaño típico N de las poblaciones reproductoras. Para la teoría de la evolución, el trabajo de Wright sugería que la deriva genética aleatoria en una población pequeña podía ser un mecanismo para el origen de las especies. En efecto, los biólogos que trabajaban en la clasificación de las especies habían observado que las diferencias entre especies o subespecies a menudo no tenían una explicación aparente en términos de selección natural. Esta idea fue fuertemente combatida durante los años 40 y 50 por Fisher y su colega E. B. Ford, quienes pensaban que la deriva genética aleatoria era insignificante en comparación con la selección natural. Se refirieron en particular a su estudio de las fluctuaciones de las frecuencias génicas en una pequeña población aislada de polillas (*Panaxia dominula*) cerca de Oxford, donde los tres genotipos para un determinado gen (homocigoto común, heterocigoto y ho-

mocigoto raro) podían distinguirse a simple vista. Otra famosa controversia sobre la influencia respectiva de la selección natural y de la deriva aleatoria se centró en los caracoles del género *Cepaea*. Los modelos más realistas de la evolución combinan ahora la deriva aleatoria, la selección, la mutación, la migración, el apareamiento no aleatorio, etc. El papel de la deriva aleatoria fue reafirmado posteriormente por el científico japonés Motoo Kimura con su «teoría neutralista de la evolución molecular». Otra consecuencia fue el desarrollo de la teoría de la coalescencia (introducida por John Kingman en 1982), que rastrea la ascendencia de los genes hacia atrás en el tiempo hasta el punto en que tienen un único ancestro común.

Wright se convirtió en miembro de la Academia Nacional de Ciencias en 1934. Trabajó durante muchos años con Theodosius Dobzhansky en la genética de las poblaciones naturales de moscas (*Drosophila pseudoobscura*) en la región del Valle de la Muerte. Se retiró de la Universidad de Chicago en 1955, pero continuó otros cinco años como profesor en la Universidad de Wisconsin-Madison. Entre 1968 y 1978, publicó un tratado de cuatro volúmenes que resumía su trabajo sobre evolución y genética de las poblaciones. Recibió el Premio Balzan en 1984 y murió en 1988 a la edad de 98 años.

Más información

1. Fisher, R.A.: *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford (1930) archive.org
2. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990)
3. Kimura, M.: *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press (1983)
4. Provine, W.B.: *Sewall Wright and Evolutionary Biology*. University of Chicago Press (1989)
5. Wright, S.: Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159 (1931) www.esp.org
6. Wright, S.: *Evolution and the Genetics of Populations*, Vol. 2, Theory of Gene Frequencies. University of Chicago Press (1969)

Capítulo 20

La difusión de los genes (1937)

En 1937, Ronald Fisher y tres matemáticos rusos, Kolmogorov, Petrovsky y Piskunov, estudiaron por separado una ecuación en derivadas parciales para la difusión geográfica de un gen ventajoso. Demostraron que la frecuencia del gen se comportaba como una onda que viajaba a una velocidad bien definida en función de la ventaja del gen y de un coeficiente de difusión. Sus trabajos fueron el punto de partida de la teoría de las ecuaciones de reacción-difusión.

En 1937 se publicaron dos artículos que introducían un nuevo enfoque en el estudio de la heterogeneidad espacial en la dinámica de poblaciones. Fisher fue el autor del primer artículo, titulado *La ola de avance de los genes ventajosos*, que apareció en los *Annals of Eugenics*. Estudió la propagación espacial de un gen favorable en una población. Como simplificación, consideró un espacio reducido a una sola dimensión y llamó $u(x, t)$ a la proporción de la población situada en el punto x en el tiempo t que posee el gen favorable. Así pues, $0 \leq u(x, t) \leq 1$. Para incluir la selección natural, utilizó la ecuación (14.6) con una variable temporal continua

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1 - u),$$

donde a es un parámetro positivo. Para un valor dado de x , reconocemos la ecuación logística de Verhulst (véase el capítulo 6) con una solución $u(x, t)$ que tiende a 1 a medida que $t \rightarrow +\infty$. Además, Fisher supuso que la descendencia de un individuo situado en el punto x con el gen favorable no permanece en el mismo punto sino que se dispersa aleatoriamente en la vecindad de x . Por analogía con la física, argumentó que hay que añadir un término de difusión (con coeficiente D) a la ecuación de $u(x, t)$, lo que lleva a la ecuación en derivadas parciales

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1 - u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (20.1)$$

Cuando el coeficiente de selección a es cero, esto se reduce a la ecuación de difusión introducida por Fourier en su teoría del calor y posteriormente utilizada por Fick para la difusión de partículas físicas. En 1904, Ronald Ross

había empezado a considerar la dispersión aleatoria en dinámica de poblaciones. Se preguntaba entonces cómo disminuye la densidad de los mosquitos a medida que aumenta la distancia de un lugar de cría. El problema había llamado la atención de Karl Pearson y Lord Rayleigh. En 1937, la literatura científica sobre las ecuaciones de difusión había crecido considerablemente, en particular tras los trabajos de Einstein sobre el movimiento browniano.

Fisher demostró que existen soluciones de la ecuación (20.1) de la forma $u(x,t) = U(x+vt)$ que satisfacen las tres condiciones

$$0 \leq u(x,t) \leq 1, \quad u(x,t) \xrightarrow{x \rightarrow -\infty} 0, \quad u(x,t) \xrightarrow{x \rightarrow +\infty} 1,$$

siempre que $v \geq v^*$ donde

$$v^* = 2\sqrt{aD}.$$

Estas soluciones conectan el estado estacionario $u = 1$ de la población con el gen favorable y el estado estacionario $u = 0$ de la población sin dicho gen. Representan ondas que se propagan a la velocidad v en la dirección de los valores decrecientes de x . En efecto, $u(x-vT, t+T) = u(x,t)$: la parte de la onda que estaba en la posición x en el tiempo t se desplaza a la posición $x-vT$ en el tiempo $t+T$.

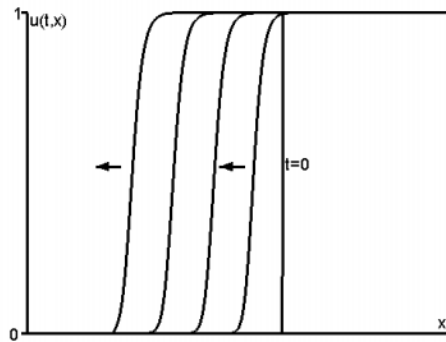


Figura 20.1: Propagación de derecha a izquierda de un gen favorable a la velocidad v^* . La frecuencia del gen $u(t,x)$ en $t = 0$ es una función escalonada.

En efecto, fijando $z = x + vt$, Fisher observó que si $u(x,t) = U(z)$, entonces

$$\frac{\partial u}{\partial t} = vU'(z), \quad \frac{\partial u}{\partial x} = U'(z), \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U''(z).$$

Si u es una solución de la ecuación (20.1), entonces

$$vU'(z) = aU(z)(1 - U(z)) + DU''(z). \quad (20.2)$$

Cuando u está cerca de 0, es decir, cuando $z \rightarrow -\infty$, Fisher esperaba que $U(z) \rightarrow 0$ y $U'(z) \rightarrow 0$. En ese caso, llamando k al límite de $U'(z)/U(z)$ cuando $z \rightarrow -\infty$, sabemos por la regla de L'Hôpital que $U''(z)/U'(z)$ también tiende a k . Por lo tanto,

$$U''(z)/U(z) = [U''(z)/U'(z)] \times [U'(z)/U(z)]$$

tiende a k^2 . Dividiendo la ecuación (20.2) por $U(z)$ y dejando que z tienda a $-\infty$, llegamos a una ecuación de segundo grado $Dk^2 - vk + a = 0$. Pero k debe ser un número real. Así que el discriminante de esta ecuación tiene que ser no negativo: $v^2 - 4aD \geq 0$, o $v \geq 2\sqrt{aD} = v^*$. Por lo tanto, $v \geq v^*$ es una condición necesaria para la existencia de una onda que se propaga a la velocidad v . También es una condición suficiente, como se explica a continuación.

Fisher observó que sólo se selecciona la onda que se propaga exactamente a la velocidad v^* para una gran clase de condiciones iniciales, por ejemplo, para la función escalonada: $u(x, 0) = 0$ para $x < 0$, $u(x, 0) = 1$ para $x \geq 0$. La figura 20.1 muestra cómo esta condición inicial discontinua se convierte progresivamente en una onda suave que se propaga en la dirección de la disminución de x a la velocidad v^* .

Ese mismo año 1937, e independientemente del trabajo de Fisher, Andréi Nikolaevich Kolmogórov, Ivan Georgievich Petrovsky y Nikolai Semenovich Piskunov estudiaron el mismo problema de propagación de un gen dominante.

Kolmogórov nació en 1903 en Tambov, Rusia. Durante sus estudios de matemáticas en la Universidad Estatal de Moscú, realizó importantes trabajos sobre las series trigonométricas. Se convirtió en investigador del Instituto de Matemáticas y Mecánica en 1929 y en profesor universitario en 1931. Trabajó en procesos estocásticos y su relación con las ecuaciones diferenciales y ecuaciones en derivadas parciales. En 1933 publicó un tratado que sentaba las bases modernas de la teoría de la probabilidad. Sus intereses de investigación incluían la topología, la teoría de la aproximación, las cadenas de Markov, el movimiento browniano y también aplicaciones a problemas biológicos. En 1935 publicó un artículo sobre genética en el que discutía los resultados de Hardy, Fisher y Wright. En 1936 publicó un artículo sobre una generalización del sistema de Lotka–Volterra.

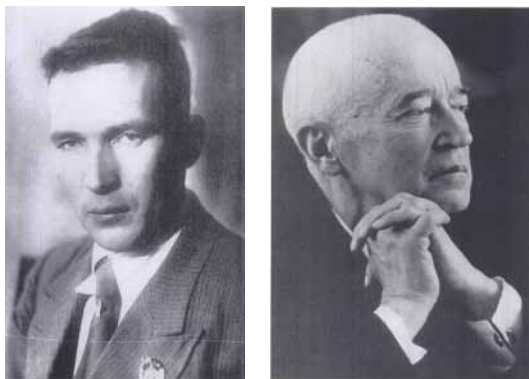


Figura 20.2: Kolmogórov (1903–1987) y Petrovsky (1901–1973)

Petrovsky nació en 1901 en Sevsk, Rusia. Estudió matemáticas en la Universidad Estatal de Moscú, donde llegó a ser profesor en 1933. Trabajó principalmente en la teoría de las ecuaciones en derivadas parciales y en la topología de las curvas algebraicas reales, aunque también escribió algunos artículos sobre ecuaciones diferenciales ordinarias y sobre la teoría de la probabilidad. Piskunov, nacido en 1908, fue otro antiguo estudiante de matemáticas de la Universidad Estatal de Moscú.

En los años 30, Kolmogórov mantuvo contactos con A. S. Serebrovsky, pionero de la genética de poblaciones en Moscú. La defensa de la genética mendeliana en la URSS era cada vez más peligrosa por culpa del ascenso de Lysenko, un agrónomo que había logrado convencer a Stalin de que la genética mendeliana era una mera «pseudociencia burguesa». El Séptimo Congreso Internacional de Genética, previsto inicialmente para 1937 en Moscú, fue cancelado. Muchos genetistas soviéticos fueron ejecutados o enviados a campos de trabajo.

En su artículo de 1937 titulado *Un estudio de la ecuación de difusión con aumento de la cantidad de sustancia y su aplicación a un problema biológico*, que fue publicado en el Boletín de la Universidad Estatal de Moscú, Kolmogórov, Petrovsky y Piskunov utilizaron, no obstante, un modelo matemático basado en la genética mendeliana. Su modelo era una ecuación en derivadas parciales de la forma

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (20.3)$$

donde $u(x, t)$ es de nuevo la frecuencia del gen favorable en el punto x y el tiempo t . Se supone que la función $f(u)$ satisface varias condiciones: $f(0) =$

$f(1) = 0$, $f(u) > 0$ si $0 < u < 1$, $f'(0) > 0$ y $f'(u) < f'(0)$ si $0 < u \leq 1$. Los autores mostraron un resultado análogo al de Fisher pero con una prueba más rigurosa: si la condición inicial es tal que $0 \leq u(x, 0) \leq 1$, $u(x, 0) = 0$ para todo $x < x_1$ y $u(x, 0) = 1$ para todo $x > x_2 \geq x_1$, entonces el gen se propaga a la velocidad $v^* = 2\sqrt{f'(0)D}$.

La búsqueda de una solución $u(x, t) = U(z)$, donde $z = x + vt$, conduce a la generalización obvia de la ecuación (20.2) $vU'(z) = f(U(z)) + DU''(z)$. Esta ecuación diferencial de segundo orden puede reescribirse como un sistema de ecuaciones diferenciales de primer orden

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f(U)}{D}. \quad (20.4)$$

Recordemos que $U(z)$ debe ser tal que $U(z) \rightarrow 0$ cuando $z \rightarrow -\infty$ y $U(z) \rightarrow 1$ cuando $z \rightarrow +\infty$. Cerca del estado estacionario ($U = 0, p = 0$) del sistema (20.4), tenemos $f(U) \simeq f'(0)U$. Así que (20.4) puede ser aproximado por el sistema lineal

$$\frac{dU}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f'(0)U}{D}. \quad (20.5)$$

Buscando soluciones exponenciales de la forma $U(z) = U_0 e^{kz}$ y $p(z) = p_0 e^{kz}$ se obtiene la ecuación característica $Dk^2 - vk + f'(0) = 0$, como en el artículo de Fisher. De nuevo, k debe ser real (si no, u oscilaría y tomaría valores negativos). Así pues, $v \geq 2\sqrt{f'(0)D} = v^*$. Las dos raíces k son entonces reales y positivas. Si $v > v^*$, las dos raíces son diferentes y el estado estacionario ($U = 0, p = 0$) es un nodo inestable. Si $v = v^*$, las dos raíces son idénticas y ($U = 0, p = 0$) es un nodo inestable degenerado como se muestra en la figura 20.3. Del mismo modo, el sistema (20.4) cerca del estado estacionario ($U = 1, p = 0$) conduce al sistema lineal

$$\frac{d(U - 1)}{dz} = p, \quad \frac{dp}{dz} = \frac{vp - f'(1)(U - 1)}{D}$$

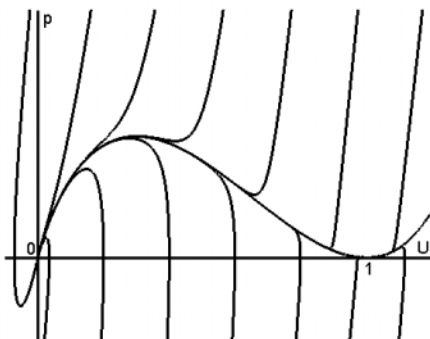
y a la ecuación característica $Dk^2 - vk + f'(1) = 0$. El discriminante es $\Delta = v^2 - 4Df'(1)$ y $\Delta \geq 0$ porque $f'(1) \leq 0$. Si $f'(1) < 0$, hay dos raíces reales de signo contrario y ($U = 1, p = 0$) es un punto de silla. Si $f'(1) = 0$, una raíz es cero y la otra es positiva (véase la figura 20.3). Un análisis detallado muestra, de hecho, que para todo $v \geq 2\sqrt{f'(0)D}$ existe una curva integral única que une los dos estados estacionarios

$(U = 0, p = 0)$ y $(U = 1, p = 0)$, como en el caso especial de la figura 20.3.

Kolmogórov, Petrovsky y Piskunov siguieron demostrando rigurosamente que la ecuación en derivadas parciales (20.3) tiene una solución única $u(x, t)$ que satisface la condición inicial, que esta solución es tal que $0 < u(x, t) \leq 1$ para todo x y $t > 0$, que $u(x, t)$ sigue siendo una función creciente de x si lo es en $t = 0$ y, finalmente, que $u(x, t)$ efectivamente converge hacia un perfil de onda que se propaga a la velocidad v^* . Las pruebas son demasiado largas para resumirlas aquí.

Obsérvese que la función $f(u) = au(1 - u)$ utilizada por Fisher satisface todas estas condiciones con $f'(0) = a$. Inspirándose en la ecuación (14.5), Kolmogórov, Petrovsky y Piskunov consideraron la función $f(u) = au(1 - u)^2$, que satisface las mismas condiciones y da la misma velocidad de propagación.

Figura 20.3: Diagrama (U, p) que muestra algunas curvas integrales del sistema (20.5) y en particular la curva única que une $(U = 1, p = 0)$ con $(U = 0, p = 0)$, que es la que da la forma de la onda que se propaga. Aquí, $f(u) = au(1 - u)^2$, $a = 1$, $D = 1$ y $v = v^* = 2$.



Los artículos de Fisher y de Kolmogórov, Petrovsky y Piskunov fueron el punto de partida para la construcción de muchos modelos matemáticos con difusión geográfica en genética, ecología y epidemiología. Estos modelos se conocen como «sistemas de reacción-difusión».

En cuanto a Kolmogórov, a partir de 1938 también estudió el problema de la extinción de los apellidos considerado por Bienaymé, Galton, Watson, Fisher, Haldane, Erlang y Steffensen: llamó al proceso estocástico común a todos estos trabajos el «proceso de ramificación». En 1939 fue nombrado miembro de la Academia de Ciencias de la URSS. Posteriormente realizó importantes contribuciones al problema de la turbulencia en la mecánica de

fluidos (1941), a la teoría de los sistemas dinámicos vinculados a la mecánica celeste (1953) y a la teoría de la información (a partir de 1956). También contribuyó a la redacción de una enciclopedia y de libros de texto para institutos de secundaria y universidad, ayudó a crear un instituto experimental y dirigió una revista de divulgación científica. Recibió numerosos premios internacionales (entre ellos el Balzan en 1963 y el Wolf en 1980) y murió en Moscú en 1987.

Petrovsky fue nombrado decano de la Facultad de Mecánica y Matemáticas de la Universidad Estatal de Moscú en 1940. Fue rector de la universidad desde 1951 hasta su muerte en 1973. Fue miembro de pleno derecho de la Academia de Ciencias de la URSS desde 1946 y presidente del Congreso Internacional de Matemáticos que se celebró en Moscú en 1966. También escribió libros de texto sobre ecuaciones diferenciales ordinarias, ecuaciones en derivadas parciales y ecuaciones integrales. Piskunov se convirtió en profesor de una academia militar. Su libro de texto sobre cálculo diferencial e integral ha sido utilizado en muchas universidades técnicas. Murió en 1977.

Más información

1. Fisher, R.A.: The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.* 7, 355–369 (1937) digital.library.adelaide.edu.au
2. Kolmogorov, A.N., Petrovskii, I.G., Piskunov, N.S.: Étude de l'équation de la diffusion avec croissance de la quantité de matière et son application à un problème biologique. *Bull. Univ. État Moscou Math. Mec.* 1:6, 1–26 (1937) → V.M. Tikhomirov (ed.) *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 1, 242–270. Kluwer, Dordrecht (1991). → *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part II, 106–132. Gordon and Breach, Amsterdam (1996)
3. Oleinik, O.A.: I.G. Petrowsky and modern mathematics. In: *I. G. Petrowsky Selected Works*, Part I, 4–30. Gordon and Breach, Amsterdam (1996)
4. Pearson, K.: *Mathematical Contributions to the Theory of Evolution, XV, A Mathematical Theory of Random Migration*. Dulau, London (1906) archive.org
5. Rosenfeld, B.A.: Reminiscences of Soviet Mathematicians. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., 75–100. American Mathematical Society (2007)
6. Shiryayev, A.N. (ed.): *Selected Works of A. N. Kolmogorov*, vol. 2. Kluwer (1992)
7. Shiryayev, A.N.: Andrei Nikolaevich Kolmogorov (April 25, 1903 to October 20, 1987). In: *Kolmogorov in Perspective*, 1–88. Am. Math. Soc. (2000)

Capítulo 21

La matriz de Leslie (1945)

En 1945, el ecólogo británico P. H. Leslie analizó un modelo matricial para una población de roedores con estructura en edad, adaptando así el trabajo de Lotka a un marco de tiempo discreto. Destacó que la tasa de crecimiento corresponde a un valor propio de la matriz, y la estructura estable en edades a un vector propio. También estimó numéricamente la tasa de reproducción neta R_0 para una población de ratas pardas.

Patrick Holt Leslie nació en 1900 cerca de Edimburgo, en Escocia. Estudió en el *Christ Church College* de la Universidad de Oxford y obtuvo en 1921 una licenciatura en fisiología. Pero no pudo terminar sus estudios de medicina por problemas de salud. Tras unos años trabajando como asistente de bacteriología en el departamento de patología, se dedicó a la estadística y se incorporó en 1935 a la Oficina de Población Animal, un nuevo centro de investigación creado por Charles Elton. El objetivo de este centro era el análisis de las fluctuaciones de las poblaciones animales mediante estudios de campo y experimentos de laboratorio. La mayor parte de las investigaciones se realizaron sobre roedores: análisis de los ciclos de la liebre y de su depredador el lince utilizando archivos de la Compañía de la Bahía de Hudson en Canadá, seguimiento de la expansión territorial de la ardilla gris a expensas de la ardilla roja en Inglaterra, recolección de datos sobre los topillos en los alrededores de Oxford, etc... . Leslie aplicó a los datos sobre los topillos, los métodos desarrollados por Lotka para la demografía humana. Durante la Segunda Guerra Mundial, las investigaciones del centro se centraron en los métodos de control de ratas y ratones en los silos.

En 1945 Leslie publicó su artículo más famoso en *Biometrika*, una revista que había sido fundada por Galton, Pearson y Weldon en 1901. El artículo se titulaba *Sobre el uso de las matrices en ciertas matemáticas de poblaciones*. Leslie consideraba un modelo para el crecimiento del número de hembras en una población animal, por ejemplo una población de ratas (pero también podría ser humana). La población se divide en $K + 1$ grupos de edad: $P_{k,n}$ es el número de hembras de edad k en el tiempo n ($k = 0, 1, \dots, K; n = 0, 1, \dots$). Llamamos f_k a la fertilidad a la edad k o, más exactamente, al número de hijas nacidas por cada hembra entre el tiempo n y el tiempo $n + 1$. Así, K es la edad máxima con fertilidad no nula ($f_K > 0$). Llamamos s_k a la probabilidad



Figura 21.1: P. H. Leslie (1900–1972)

de que un animal de edad k sobreviva al menos hasta la edad $k + 1$. Entonces la evolución en el tiempo de la estructura en edad de la población (vector de la población) viene dada por el siguiente conjunto de ecuaciones:

$$\begin{cases} P_{0,n+1} = f_0 P_{0,n} + f_1 P_{1,n} + \dots + f_K P_{K,n} \\ P_{1,n+1} = s_0 P_{0,n} \\ P_{2,n+1} = s_1 P_{1,n} \\ \vdots \\ P_{K,n+1} = s_{K-1} P_{K-1,n} \end{cases}$$

Todos los números f_k son no negativos, mientras que las probabilidades de supervivencia s_k satisfacen $0 < s_k < 1$. A finales del siglo XIX y principios del XX, los matemáticos habían adquirido la costumbre de escribir estos sistemas de ecuaciones en la forma abreviada¹

$$P_{n+1} = M P_n, \tag{21.1}$$

donde P_n es el vector columna $(P_{0,n}, \dots, P_{K,n})$ y M es la matriz cuadrada (es decir, la tabla de números con $K + 1$ filas y $K + 1$ columnas)

$$M = \begin{pmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & \dots & f_K \\ s_0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & s_{K-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Para entender el comportamiento del sistema (21.1) en función del tiempo, Leslie buscó una solución geoméricamente creciente o decreciente $P_n = r^n V$. El número r y el vector V deben satisfacer

$$M V = r V. \tag{21.2}$$

¹Lo que significa que $P_{k,n+1} = M_{k,0} P_{0,n} + M_{k,1} P_{1,n} + \dots + M_{k,K} P_{K,n}$ para todo k .

En este caso, r se llama valor propio y V vector propio de la matriz M . En otras palabras, el problema es encontrar la distribución de edades V que en cada paso de tiempo se multiplica por una constante r . Siguiendo la terminología de Lotka, tales distribuciones son referidas como “estables”. Volviendo a las notaciones más habituales, la ecuación (21.2) puede reescribirse como

$$\begin{cases} f_0 V_0 + f_1 V_1 + \cdots + f_K V_K = r V_0, \\ s_0 V_0 = r V_1, \quad s_1 V_1 = r V_2, \quad \dots, \quad s_{K-1} V_{K-1} = r V_K. \end{cases}$$

De las últimas K ecuaciones se deduce que

$$V_1 = \frac{s_0 V_0}{r}, \quad V_2 = \frac{s_0 s_1 V_0}{r^2}, \quad \dots, \quad V_K = \frac{s_0 s_1 \cdots s_{K-1} V_0}{r^K}.$$

Sustituyendo esto en la primera ecuación, dividiendo por V_0 y multiplicando por r^K , Leslie obtuvo la ecuación característica

$$r^{K+1} = f_0 r^K + s_0 f_1 r^{K-1} + s_0 s_1 f_2 r^{K-2} + \cdots + s_0 s_1 \cdots s_{K-1} f_K. \quad (21.3)$$

Esta es una ecuación polinómica en r de grado $K + 1$. Así que hay $K + 1$ raíces reales o complejas r_1, \dots, r_{K+1} . Además, Leslie observó (utilizando la regla de los signos de Descartes para los polinomios) que sólo hay una raíz real positiva. Llamémosla r_1 .

Leslie sugirió también que, en la mayoría de las condiciones biológicamente realistas (que pueden precisarse utilizando la teoría de Perron y Frobenius para matrices no negativas), el valor propio r_1 es estrictamente mayor que el módulo de todos los demás valores propios reales o complejos (llámense r_2, \dots, r_{K+1}). Además, todas las raíces de (21.3) suelen ser diferentes. Para cada valor propio r_i , se puede encontrar un vector propio asociado. Sea Q la matriz cuadrada de tamaño $K + 1$ cuyas $K + 1$ columnas contienen los vectores propios asociados respectivamente a r_1, \dots, r_{K+1} , entonces $MQ = QD$, donde D es la matriz diagonal de los valores propios $[r_1, \dots, r_{K+1}]$. Entonces $M = QDQ^{-1}$ y $P_n = M^n P_0 = QD^n Q^{-1} P_0$. Nótese que D^n es la matriz diagonal $[(r_1)^n, \dots, (r_{K+1})^n]$ y que $D^n / r_1^n \rightarrow \mathcal{D} = [1, 0, \dots, 0]$ cuando $n \rightarrow +\infty$ porque $r_1 > |r_i|$ para $i \neq 1$. Por lo tanto, $P_n / (r_1)^n$ converge hacia $Q \mathcal{D} Q^{-1} P_0$.

A la larga, cada componente del vector de estructura en edad P_n aumenta o disminuye como $(r_1)^n$. Si $r_1 > 1$, la población aumenta exponencialmente. Si $r_1 < 1$, entonces disminuye exponencialmente hacia la extinción. A partir de la ecuación (21.3), se puede demostrar fácilmente que la condición $r_1 > 1$

es cierta si y sólo si el parámetro \mathcal{R}_0 , el número reproductivo básico, definido por

$$\mathcal{R}_0 = f_0 + s_0 f_1 + s_0 s_1 f_2 + \cdots + s_0 s_1 \cdots s_{K-1} f_K,$$

es estrictamente mayor que 1. Nótese que $s_0 s_1 \cdots s_{k-1}$ es la probabilidad de sobrevivir hasta al menos a la edad k . Así que el parámetro \mathcal{R}_0 es el número medio de hijas nacidas de una hembra a lo largo de su vida y es análogo a las fórmulas (10.2), (12.2) y (16.9). El presente modelo es una especie de análogo en tiempo discreto del trabajo de Lotka (véase el capítulo 10) y una generalización que incluye fertilidades dependientes de la edad del trabajo de Euler (véase el capítulo 3).

Leslie ilustró su método utilizando datos publicados por un colega estadounidense sobre los coeficientes de fertilidad y supervivencia f_k y s_k para una población de ratas pardas. Tras unas cuantas operaciones estadísticas para completar los datos de forma razonable, obtuvo $\mathcal{R}_0 \simeq 26$.

La formulación matricial de Leslie para los problemas de dinámica de poblaciones es utilizada actualmente por muchos biólogos. Los cálculos se simplifican en gran medida gracias a los modernos ordenadores y programas científicos que pueden calcular los valores y vectores propios de cualquier matriz. Se puede calcular fácilmente tanto el parámetro \mathcal{R}_0 como la tasa de crecimiento r_1 .

Tras la Segunda Guerra Mundial, Leslie utilizó su método para calcular la tasa de crecimiento de otras especies animales: aves, escarabajos, etc. También trabajó en modelos estocásticos, en modelos de competencia entre especies y en el análisis de datos de captura-recaptura. Se jubiló en 1967. Ese mismo año, al jubilarse también Charles Elton, la Oficina de Población Animal dejó de existir como centro de investigación independiente y pasó a formar parte del Departamento de Zoología de la Universidad de Oxford. Leslie murió en 1972.

Más información

1. Anonymous: Dr P. H. Leslie. *Nature* 239, 477–478 (1972)
2. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, A History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
3. Leslie, P.H.: On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33, 213–245 (1945)

Capítulo 22

Percolación y epidemias (1957)

En 1957, Hammersley y Broadbent consideraron la propagación de un «fluido» en una red cuadrada regular infinita, en la que dos nodos vecinos están conectados con una probabilidad determinada. Entre los ejemplos posibles, mencionaron la propagación de una epidemia en una plantación de árboles. Demostraron que existe una probabilidad crítica por debajo de la cual no puede producirse una gran epidemia y por encima de la cual se producen grandes epidemias con una probabilidad positiva. Su artículo fue el punto de partida de la teoría de la percolación.

John Michael Hammersley nació en 1920 en Escocia, donde su padre trabajaba para una empresa americana de exportación de acero. Comenzó a estudiar en el *Emmanuel College* de la Universidad de Cambridge, pero tuvo que alistarse en el ejército en 1940. Trabajó en la mejora de los cálculos para la artillería. Tras finalizar sus estudios en 1948, se convirtió en asistente en la Universidad de Oxford en el grupo que trabajaba en el diseño y análisis de experimentos. En 1955 se incorporó al Establecimiento de Investigación de la Energía Atómica en Harwell, cerca de Oxford.



Figura 22.1: Hammersley (1920–2004)

Simon Ralph Broadbent nació en 1928. Estudió ingeniería en Cambridge, matemáticas en el *Magdalen College* de Oxford (donde también escribió poesía) y comenzó un doctorado en estadística en el *Imperial College* de Londres sobre *Algunas pruebas de salida desde la dispersión uniforme*. Durante su doctorado, obtuvo una ayuda de la Asociación Británica de Investigación

sobre la Utilización del Carbón para investigar problemas estadísticos que pudieran estar relacionados con la producción de carbón.

En 1954 se celebró en la *Royal Statistical Society* de Londres un simposio sobre los métodos de Montecarlo patrocinado por el Establecimiento de Investigación de la Energía Atómica. Estos métodos, iniciados en la década de 1940 por John von Neumann, Stanisław Ulam y Nicholas Metropolis en el Laboratorio de Los Álamos, utilizan simulaciones estocásticas por ordenador para estimar cantidades matemáticas desconocidas. Hammersley presentó en el simposio de Londres un artículo que había preparado en colaboración con Morton, un colega de Harwell. El trabajo se publicó también en el *Journal of the Royal Statistical Society*. Durante el debate que siguió a la presentación en el simposio, Broadbent mencionó un problema interesante que podría estudiarse utilizando algún método de Montecarlo: dada una red regular de poros en dos o tres dimensiones tal que dos poros vecinos están conectados con una probabilidad p , ¿qué proporción de la red se llenaría con un gas que se introdujera a través de uno de estos poros? De hecho, Broadbent pensaba en el diseño de las máscaras de gas para los mineros del carbón y, en particular, en el tamaño de los poros necesario para su funcionamiento.

Hammersley comenzó entonces a trabajar con Broadbent en este problema de la máscara de gas. Se dieron cuenta de que no era más que un prototipo de una familia de problemas que aún no se había estudiado: la propagación determinista de un «fluido» (el significado concreto depende del contexto) en un medio aleatorio. Hammersley lo llamó «percolación», por analogía con lo que ocurre en una cafetera. En el Instituto de Investigación de la Energía Atómica, Hammersley también tuvo acceso a algunos de los ordenadores más potentes de su época para probar los métodos de Montecarlo en problemas de percolación.

En 1957 Broadbent y Hammersley publicaron finalmente el primer artículo sobre la teoría matemática de la percolación. Entre los ejemplos que consideraron, uno era un modelo de dinámica de poblaciones, concretamente la propagación de una epidemia en un huerto de árboles frutales. Se supone que los árboles de un huerto muy grande están colocados en los nodos de una red cuadrada. Cada uno de los cuatro árboles más cercanos a un determinado árbol infectado tiene una probabilidad p de estar también infectado. La cuestión es si se infectará un gran número de árboles o si la epidemia permanecerá localizada. Esto depende, por supuesto, de la probabilidad p , que a su vez está relacionada con la distancia que separa los árboles, es decir, la anchura de la red.

Broadbent y Hammersley estudiaron el caso límite en el que el huerto es infinito y cubre todo el plano, con un solo árbol infectado al principio. Sea

$f(p)$ la probabilidad de que un número infinito de árboles se infecte a partir de esta fuente. Se espera que $f(p)$ sea una función creciente de p con $f(0) = 0$ y $f(1) = 1$. Su principal resultado fue que existe una probabilidad crítica p^* , $0 < p^* < 1$, tal que:

- si $p < p^*$, entonces $f(p) = 0$ por lo que sólo un número finito de árboles están infectados;
- si $p > p^*$, entonces $f(p) > 0$ y se puede infectar un número infinito de árboles.

La prueba consiste en una comparación con el número de diferentes «paseos auto-evitados» en el plano que parte del foco de infección. Estos paseos pasan por un cierto número de árboles vecinos (recordemos que cada árbol tiene cuatro vecinos) sin visitar ningún árbol más de una vez. Un paseo auto-evitado de n pasos tiene una probabilidad p^n de ser un camino de infección, ya que la infección puede transmitirse de cada árbol visitado al siguiente con una probabilidad p . Sea ahora $q(j, n)$ la probabilidad de que, entre todos los paseos auto-evitados de n pasos, haya exactamente j paseos que sean caminos de infección. Si hay un número infinito de árboles infectados, entonces para todo número entero n existe al menos un paseo auto-evitado de n pasos que es un camino de infección. Así que

$$0 \leq f(p) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} q(j, n) \leq \sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$$

para todo n . Pero

$$\sum_{j=1}^{+\infty} j q(j, n)$$

es el número esperado de paseos auto-evitados de n pasos que son caminos de infección. Este número es igual a $p^n s(n)$, donde $s(n)$ es el número total de paseos auto-evitados de n pasos. Hammersley pudo mostrar en un documento complementario que $s(n)$ crece como $e^{\kappa n}$ cuando $n \rightarrow +\infty$, donde κ es la llamada constante conectiva. Si $p < e^{-\kappa}$, entonces $p^n s(n)$ tiende a 0 cuando $n \rightarrow +\infty$ y $f(p) = 0$. Por tanto, $p^* \geq e^{-\kappa} > 0$.

Por tanto, en la práctica es mejor que los árboles no estén demasiado cerca para mantener p por debajo de p^* en caso de epidemia. Pero cuanto más cerca

estén los árboles, mayor será la producción por hectárea. Hay que llegar a un compromiso.

Como observaron Broadbent y Hammersley, existe una cierta similitud entre la existencia de una probabilidad crítica en los procesos de percolación y la existencia de un umbral en los procesos de ramificación (véase el capítulo 7).

Se puede intentar estimar numéricamente la probabilidad crítica p^* . Para ello, se fija un valor para p y se aproxima la red infinita por una red cuadrada finita de tamaño $N \times N$ con N suficientemente grande. Supongamos, por ejemplo, que el árbol del centro de la red está infectado. Con un ordenador, se puede elegir al azar qué árboles pueden infectar a otros árboles. Las figuras 22.2a y 22.2b muestran los caminos de infección elegidos al azar utilizando aristas como en un gráfico. En la figura 22.2a, p es menor que p^* . En la figura 22.2b, p es mayor que p^* . Se puede determinar fácilmente qué árboles pueden ser infectados, es decir, aquellos a los que se puede llegar por un camino de aristas que parta del árbol infectado del centro. Están marcados con pequeños cuadrados negros en las figuras.

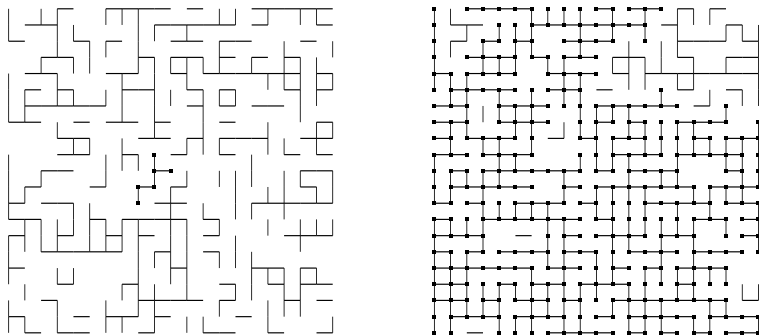


Figura 22.2: Percolación con $p = 0,4$ o $p = 0,55$.

A continuación, se puede comprobar si la epidemia ha alcanzado al menos la frontera de la red $N \times N$. Si esto es así y si N es lo suficientemente grande, se puede considerar que el número de árboles infectados es «casi infinito». Repitiendo este tipo de simulación muchas veces, se puede encontrar un valor aproximado de la probabilidad $f(p)$ de que el número de árboles infectados

sea infinito (este es el método de Monte Carlo). Finalmente, dejando que p varíe entre 0 y 1, se puede obtener una aproximación del umbral p^* , que es el valor más pequeño tal que $f(p) > 0$ si $p > p^*$.

El artículo de Broadbent y Hammersley sólo contenía la prueba de la existencia del umbral p^* . Durante los años siguientes, Hammersley siguió desarrollando la teoría matemática de la percolación, mientras que Broadbent se dedicó a otros temas. Con el desarrollo de los ordenadores en la década de 1970, resultó más fácil realizar las simulaciones descritas anteriormente (figura 22.3). Entonces se conjeturó que $p^* = 1/2$. Este resultado fue finalmente demostrado en 1980 por Harry Kesten, de la Universidad de Cornell.

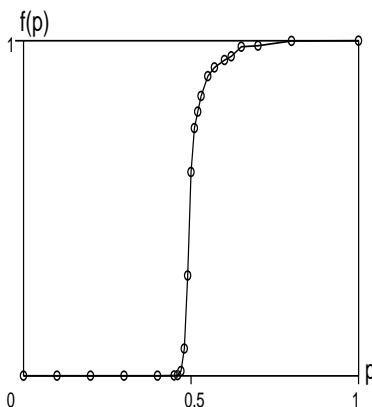


Figura 22.3: Probabilidad $f(p)$ de que se infecten infinitos árboles en función de p . La curva se obtiene ejecutando 1 000 simulaciones en una red de 200×200 .

Entre 1959 y 1969, Hammersley trabajó en el Instituto de Economía y Estadística de la Universidad de Oxford. Llegó a ser miembro del *Trinity College*. En 1964 publicó, en colaboración con David Handscomb, un libro titulado *Métodos de Monte Carlo*. Fue elegido miembro de la Royal Society en 1976. Se jubiló en 1987, pero siguió visitando el Centro de Matemáticas Industriales y Aplicadas de Oxford. Murió en 2004.

Broadbent se doctoró en el *Imperial College* en 1957. Encontró trabajo en una empresa industrial, la *United Glass Bottle Manufacturers*. Tras diez años en la industria, empezó a trabajar en una agencia de noticias, la *London Press Exchange*, que realizaba estudios científicos sobre los lectores. La agencia fue comprada en 1969 por Leo Burnett, una empresa de publicidad estadounidense. Broadbent trabajó en cómo medir la eficacia de la publicidad y publicó varios libros sobre ese tema: *Gastar el dinero de la publicidad*

(1975), *Presupuesto de publicidad* (1989), *Publicidad responsable* (1997) y *Cuándo hacer publicidad* (1999). En 1980 ayudó a crear los Premios a la Eficacia Publicitaria. Pasó varios años en la sede de Leo Burnett en Chicago como director de economía de marca. También dirigió su propia consultoría, *BrandCon Limited*. Murió en 2002.

Más información

1. Grimmett, G., Welsh, D.: John Michael Hammersley. *Biogr. Mem. Fellows R. Soc.* 53, 163–183 (2007)
2. Broadbent, S.R.: Discussion on symposium on Monte Carlo methods. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 68 (1954)
3. Broadbent, S.R., Hammersley, J.M.: Percolation processes I: Crystals and mazes. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 629–641 (1957)
4. Broadbent, T.: Simon Broadbent – The man with a sense of fun who gave advertising a value. *Campaign*, 26 April 2002. <http://www.campaignlive.co.uk/news/143366/>
5. Hammersley, J.M.: Percolation processes II: The connective constant. *Proc. Camb. Philos. Soc.* 53, 642–645 (1957)
6. Hammersley, J.M.: Percolation processes: lower bounds for the critical probability. *Ann. Math. Stat.* 28, 790–795 (1957)
7. Hammersley, J.M.: Origins of percolation theory. In: Deutscher, G. Zallen, R., Adler, J. (eds.) *Percolation Structures and Processes*, 47–57. Israel Physical Society (1983)
8. Hammersley, J.M., Morton, K.W.: Poor man's Monte Carlo. *J. R. Stat. Soc. B* 16, 23–38 (1954)
9. Hammersley, J.M., Handscomb, D.C.: *Monte Carlo Methods*. Fletcher & Son, Norwich (1964)
10. Kesten, H.: The critical probability of bond percolation on the square lattice equals $1/2$. *Comm. Math. Phys.* 74, 41–59 (1980)
11. Metropolis, N., Ulam, S.: The Monte Carlo method. *J. Amer. Stat. Assoc.* 44, 335–341 (1949)

Capítulo 23

Teoría de juegos y evolución (1973)

En 1973 Maynard Smith y Price publicaron un artículo en el que analizaban por qué los animales evitaban utilizar sus armas más peligrosas en los conflictos intraespecíficos. Su modelo utilizaba la teoría de juegos y fue uno de los que lanzó la aplicación de esta teoría matemática a los problemas evolutivos.

John Maynard Smith nació en Londres en 1920. Su padre, que era cirujano, murió cuando él tenía ocho años. Maynard Smith estudió en el *Eton College* y se dedicó a los estudios de ingeniería en el *Trinity College* de la Universidad de Cambridge. Luego se afilió al Partido Comunista de Gran Bretaña. En 1939, cuando estalló la guerra, intentó alistarse como voluntario en el ejército, pero fue rechazado por su mala visión. Terminó sus estudios de ingeniería y trabajó durante algunos años en el diseño de aviones militares. Finalmente decidió dedicarse a la biología, estudiando genética en el *University College* de Londres con Haldane como supervisor. Se convirtió en profesor de zoología en 1952. Abandonó el Partido Comunista tras los acontecimientos de 1956 en Hungría. Su primer libro, titulado *La teoría de la evolución*, se publicó en 1958. En 1965 se convirtió en profesor de biología en la recién fundada Universidad de Sussex. Entonces publicó otros dos libros: *Ideas matemáticas en biología* (1968) y *Sobre la evolución* (1972).

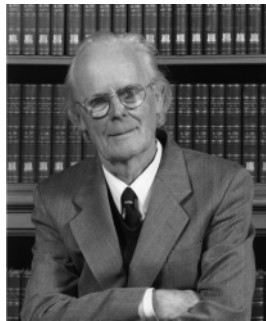


Figura 23.1:
Maynard Smith (1920–2004)

George R. Price nació en 1922 en Estados Unidos. Estudió química en la Universidad de Chicago y se doctoró en 1946 tras haber trabajado en el Pro-

yecto Manhattan, en la construcción de la bomba atómica. En 1950 se convirtió en investigador asociado de medicina en la Universidad de Minnesota. Posteriormente trabajó como periodista independiente para varias revistas antes de volver a la investigación en IBM. En 1967, tras ser tratado de un cáncer de tiroides, se instaló en Inglaterra y se dedicó al estudio de un tema completamente distinto: la biología evolutiva. A partir de 1968 trabajó en Londres en el Laboratorio Galton del *University College*. Su primer artículo en esta nueva área, *Selección y covarianza*, se publicó con la ayuda de W. D. Hamilton en un número de 1970 de *Nature* y contenía lo que ahora se conoce como la ecuación de Price.

Price también presentó otro trabajo en *Nature*, esta vez sobre conflictos con animales. Como no tenía el formato adecuado para esta revista, Maynard Smith, que era el revisor, sugirió preparar una versión más corta. Price se puso a trabajar en otra cosa mientras Maynard Smith empezó a desarrollar la idea de Price por su cuenta. Finalmente, Maynard Smith y Price publicaron un artículo conjunto titulado *La lógica del conflicto animal*, que *Nature* publicó en 1973. El artículo supuso una interesante contribución al uso de la teoría de juegos en la biología evolutiva. Antes de eso, la teoría de juegos se había desarrollado principalmente para la economía y la política, sobre todo después del libro de John von Neumann y Oskar Morgenstern de 1944 titulado *Teoría de juegos y comportamiento económico*. El punto de partida de Maynard Smith y Price fue la siguiente pregunta: ¿cómo es que en los conflictos entre animales de la misma especie, las «armas» de que disponen (cuernos, garras, veneno, etc.) rara vez se utilizan para matar? Siguiendo las ideas de Darwin sobre la lucha por la vida, los animales más agresivos deberían ganar más combates y tener un mayor número de crías, lo que llevaría a una escalada en el uso de las «armas». Hay que tener en cuenta que se trataba de la época de la Guerra Fría, por lo que el tema también tenía un cierto regusto político.

Maynard Smith y Price imaginaron una sucesión de juegos en la que dos animales pueden competir por un recurso como, por ejemplo, un territorio en un hábitat favorable. En la presentación simplificada que Maynard Smith utilizaría en su libro de 1982 *Evolución y teoría de juegos*, cada animal adopta la «estrategia del halcón» o la «estrategia de la paloma». En lo que sigue hablamos simplemente de halcones y palomas, pero nos referimos a estrategias adoptadas por animales de la misma especie. Sea $V > 0$ el valor del recurso, lo que significa que si \mathcal{R}_0 es el número medio normal de crías de un animal, el ganador de la competición tiene por término medio $\mathcal{R}_0 + V$ crías.

Si un halcón se encuentra con otro halcón, luchan por el recurso: el ganador obtiene el recurso de valor V , el perdedor sufre un «coste» $C > 0$. Cada uno de los dos halcones tiene una probabilidad igual a $1/2$ de ganar la com-

petición y la misma probabilidad de perder. La recompensa esperada de una pelea entre dos halcones es, por tanto, $\frac{1}{2}(V - C)$ para los dos competidores. Sin embargo, si un halcón se encuentra con una paloma, el halcón obtiene el recurso V , la paloma escapa sin luchar y el coste es 0. Por último, si dos palomas se encuentran, una de ellas obtiene el recurso V , la otra escapa sin luchar y sin coste alguno. Cada una de las dos palomas tiene la misma probabilidad $1/2$ de ganar, por lo que el resultado esperado cuando dos palomas se encuentran es $V/2$. Los pagos se pueden resumir como en la Tabla 23.1.

Cuadro 23.1: Pagos esperados del juego del halcón y la paloma.

	un halcón	una paloma
recompensa de un halcón contra...	$\frac{1}{2}(V - C)$	V
recompensa de una paloma contra...	0	$V/2$

De forma más general, se pueden imaginar peleas entre individuos que pueden adoptar una de las dos estrategias, llámense 1 y 2, con una matriz de recompensas esperadas $(G_{i,j})_{1 \leq i, j \leq 2}$. En el ejemplo anterior, los halcones siguen la estrategia 1, las palomas la 2, $G_{1,1} = \frac{1}{2}(V - C)$, $G_{1,2} = V$, $G_{2,1} = 0$ y $G_{2,2} = V/2$. En el artículo original de 1973, Maynard Smith y Price ya habían utilizado, de hecho, simulaciones por ordenador para probar más de dos estrategias posibles (se llamaron «halcón», «ratón», «pendenciero», «vengador» y «vengador-sonda»).

Imaginemos ahora una gran población de animales de la misma especie con una proporción x_n de halcones y una proporción $1 - x_n$ de palomas en la generación n . Los halcones en la generación n tienen un número medio de crías igual a

$$R_1(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{1,1} + (1 - x_n) G_{1,2}. \quad (23.1)$$

Del mismo modo, las palomas tienen un número medio de crías igual a

$$R_2(n) = \mathcal{R}_0 + x_n G_{2,1} + (1 - x_n) G_{2,2}. \quad (23.2)$$

Por lo tanto, el número medio de crías en toda la población es

$$R(n) = x_n R_1(n) + (1 - x_n) R_2(n).$$

Olvidando las posibles sutilezas debidas a la reproducción sexual, vemos que la proporción de halcones en la siguiente generación es

$$x_{n+1} = x_n R_1(n) / R(n). \quad (23.3)$$

Por lo tanto, $x_{n+1} > x_n$ si $R_1(n) > R(n)$ y $x_{n+1} < x_n$ si $R_1(n) < R(n)$. Hay tres posibles estados estacionarios: $x = 0$, $x = 1$ y

$$x^* = \frac{G_{1,2} - G_{2,2}}{G_{2,1} - G_{1,1} + G_{1,2} - G_{2,2}}$$

siempre que $0 < x^* < 1$. En el juego del halcón y la paloma, $x^* = V/C < 1$ siempre que $V < C$.

De hecho, $x = 0$ es un estado estacionario obvio de (23.3). Si $x \neq 0$ es otro estado estacionario, entonces $R_1 = R = xR_1 + (1-x)R_2$. Por tanto, o bien $x = 1$ o bien $R_1 = R_2$. Esta última posibilidad equivale a $x, G_{1,1} + (1-x)G_{1,2} = x, G_{2,1} + (1-x)G_{2,2}$, lo que da el estado estacionario x^* .

El estado estacionario $x = 1$ corresponde a una población con el 100% de los individuos que siguen la estrategia 1. Este estado estacionario es estable si no puede ser invadido por unos pocos individuos que sigan la estrategia 2. A partir de (23.3), vemos que esta condición es equivalente a tener $R_1(n) > R(n)$ para todos los x_n suficientemente cercanos a 1. Dado que $R(n) = x_n R_1(n) + (1-x_n)R_2(n)$, la condición se convierte en $R_1(n) > R_2(n)$ para todos los x_n suficientemente cercanos a 1. Observando las expresiones (23.1)-(23.2) de R_1 y R_2 , llegamos a la conclusión de que $x = 1$ es estable si y sólo si se cumple una de las dos condiciones siguientes:

- $G_{1,1} > G_{2,1}$;
- $G_{1,1} = G_{2,1}$ y $G_{1,2} > G_{2,2}$.

Si es así, se dice que la estrategia 1 es una «estrategia evolutivamente estable». En el juego del halcón y la paloma, la condición $G_{1,2} > G_{2,2}$ es siempre cierta. Por lo tanto, la estrategia del halcón es evolutivamente estable si y sólo si $G_{1,1} \geq G_{2,1}$, es decir, si $V \geq C$.

El estado estacionario $x = 0$ corresponde a una población con todos los individuos siguiendo la estrategia 2. Esta situación es simétrica a la anterior si intercambiamos los índices 1 y 2. En el juego de halcones y palomas, tenemos $G_{1,2} = V > G_{2,2} = V/2$ por lo que el estado estacionario $x = 0$ es siempre inestable. La introducción de un pequeño número de halcones en una población de palomas conduciría a una invasión progresiva por parte de los halcones.

Del mismo modo, se puede demostrar que el tercer estado estacionario x^* , siempre que $0 < x^* < 1$, es siempre estable. En el juego de los halcones y las palomas, $x^* = V/C$ corresponde a una población mixta con halcones y palomas.

En conclusión, hay dos casos en el juego de los halcones y las palomas. Si $V \geq C$, es decir, si el valor del recurso es mayor que el posible coste, entonces la población tiende a un estado estacionario con halcones y sin palomas, sea cual sea la condición inicial $x(0)$ con $0 < x(0) < 1$. La estrategia del halcón es entonces una estrategia evolutivamente estable. Si, por el contrario, $V < C$, la población tiende a un estado estacionario mixto con una proporción x^* de halcones y una proporción $1 - x^*$ de palomas. Por tanto, el modelo ofrece una explicación de por qué los individuos con comportamientos menos agresivos pueden sobrevivir cuando $V < C$. La fórmula $x^* = V/C$ muestra además que cuanto mayor sea el coste C para los perdedores, menor será la proporción x^* de halcones en la población. De ahí que las especies con las «armas» más peligrosas rara vez las utilicen para las peleas intraespecíficas: prefieren las peleas rituales inofensivas, en las que los animales que compiten tratan de impresionarse mutuamente, pero evitan las peleas reales que podrían causar lesiones.

El artículo original de 1973 de Maynard Smith y Price discutía el concepto de estrategia evolutivamente estable y utilizaba principalmente simulaciones por ordenador de disputas de animales, registrando las recompensas de las diferentes estrategias. El enfoque mediante ecuaciones dinámicas como (23.3) se desarrolló algo más tarde, en particular por Taylor y Jonker. Desde entonces, muchos autores han aplicado ideas de la teoría de juegos a cuestiones de biología evolutiva o, a la inversa, han aplicado enfoques dinámicos evolutivos a problemas más clásicos de la teoría de juegos. Además de las cuestiones relativas a los conflictos entre animales, se pueden citar, por ejemplo, los problemas de la inversión parental de recursos o de la proporción entre sexos (la razón entre el número de machos y hembras al nacer), estos últimos ya estudiados por Carl Düsing en 1884 y por Ronald Fisher en su libro de 1930 sobre *La teoría genética de la selección natural*. Otros modelos se centran en los aspectos dinámicos del «dilema del prisionero» o del juego «piedra, papel o tijeras». También se ha visto que el concepto de estrategia evolutivamente estable está estrechamente relacionado con el concepto de equilibrio de Nash en la teoría de juegos.

Price, que había sido un ateo convencido, tuvo una experiencia mística en 1970 y se convirtió a la fe cristiana. Abandonó sus investigaciones en 1974 porque consideraba que «el tipo de genética matemática teórica que hacía no era muy relevante para los problemas humanos». Regaló todas sus pertenencias a personas sin hogar y se suicidó unos meses después.

Maynard Smith, en cambio, continuó esta línea de pensamiento y fue elegido miembro de la *Royal Society* en 1977. Publicó muchos libros: *Modelos en Ecología* (1974), *La evolución del sexo* (1978), *La evolución y la teoría de*

juegos (1982), *Los problemas de la biología* (1986), *¿Acertó Darwin?* (1988) y *Genética evolutiva* (1989). También publicó en colaboración con E. Szathmáry *Las principales transiciones en la evolución* (1995) y *Los orígenes de la vida: Del nacimiento de la vida al origen del lenguaje* (1999). Se jubiló en 1985. En 1999 recibió el premio Crafoord de biociencias de la Real Academia Sueca de Ciencias por sus «contribuciones fundamentales al desarrollo conceptual de la biología evolutiva». En 2003 publicó, en colaboración con D. Harper, *Señales animales*. Murió en Sussex en 2004.

Más información

1. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005)
2. Edwards, A.W.F.: Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theor. Pop. Biol.* 58, 255–257 (2000)
3. Frank, S.A.: George Price's contributions to evolutionary genetics. *J. Theor. Biol.* 175, 373–388 (1995)
4. Maynard Smith, J., Price, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18 (1973)
5. Maynard Smith, J.: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press (1982)
6. Schwartz, J.: Death of an altruist: Was the man who found the selfless gene too good for this world? *Lingua Franca* 10, 51–61 (2000) bio.kuleuven.be/ento-/pdfs/schwartz2000.pdf
7. Sigmund, K.: John Maynard Smith and evolutionary game theory. *Theor. Pop. Biol.* 68, 7–10 (2005)
8. Taylor, P.D., Jonker, L.B.: Evolutionary stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* 40, 145–156 (1978)
9. Von Neumann, J., Morgenstern, O.: *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press (1944) archive.org

Capítulo 24

Poblaciones caóticas (1974)

En 1974, Robert May, un físico australiano reconvertido en ecólogo, estudió la ecuación logística en tiempo discreto como modelo de dinámica de poblaciones. Observó que se producían bifurcaciones inesperadas y que el comportamiento asintótico podía ser incluso caótico. Así que las predicciones a largo plazo pueden ser imposibles incluso con un modelo determinista simple. El artículo de May fue uno de los que lanzó la «teoría del caos».

Robert McCredie May nació en 1936 en Australia. Tras estudiar física teórica y doctorarse en la Universidad de Sydney en 1959, pasó dos años en el departamento de matemática aplicada de la Universidad de Harvard. De vuelta a Australia, se convirtió en profesor de física teórica. En 1971, durante una visita al Instituto de Estudios Avanzados de Princeton, cambió de tema de investigación y empezó a centrarse en dinámica de poblaciones animales. En 1973 se convirtió en profesor de zoología en Princeton. Ese mismo año publicó un libro titulado *Estabilidad y complejidad en ecosistemas modelo*.



Figura 24.1: Robert M. May

En 1974 May publicó en *Science* un artículo titulado *Poblaciones biológicas con generaciones no superpuestas: puntos estables, ciclos estables y caos*, en el que demostraba que modelos matemáticos muy sencillos de dinámica de poblaciones pueden comportarse de forma caótica.

Para entender el origen de este problema, hay que remontarse unos diez años en el tiempo. En 1963, Edward Lorenz, un meteorólogo estadounidense que trabajaba en el Instituto Tecnológico de Massachusetts (M.I.T.), se había

dado cuenta, mientras realizaba simulaciones numéricas en su ordenador, de que un modelo simplificado de la atmósfera con sólo tres ecuaciones diferenciales podía comportarse de forma muy sorprendente: un cambio minúsculo de las condiciones iniciales podía cambiar por completo el resultado final de una simulación y, por tanto, también las previsiones meteorológicas. El matemático Henri Poincaré, después de haber trabajado sobre el movimiento de los planetas en el Sistema Solar, ya había pensado en esta posibilidad a principios del siglo XX, mucho antes de la era de los ordenadores. Pero a principios de los años setenta, sólo unos pocos investigadores empezaban a examinar más de cerca esta extraña propiedad. En la Universidad de Maryland, James Yorke reflexionaba sobre los trabajos de Lorenz e introdujo el término «caos» en este contexto. El artículo¹ que escribió junto a su alumno Tien-Yien Li, titulado *El periodo tres implica el caos*, apareció en 1975.

Por su parte, May se centraba en el modelo

$$p_{n+1} = p_n + a p_n(1 - p_n/K), \quad (24.1)$$

donde a y K son parámetros positivos y p_n representa el tamaño de una población animal en el año n . Cuando p_n es pequeño en comparación con la capacidad de carga K , la dinámica se aproxima a un crecimiento geométrico $p_{n+1} \simeq (1+a)p_n$. La ecuación completa es una especie de análogo en tiempo discreto de la ecuación logística introducida por Verhulst (véase el capítulo 6). Pero a diferencia de esta última, May demostró que la ecuación en tiempo discreto puede tener un comportamiento mucho más sorprendente, que es fácil de observar con una simple calculadora de bolsillo haciendo sumas y multiplicaciones (figura 24.2). Maynard Smith ya había considerado la ecuación (24.1) en su libro de 1968 *Ideas matemáticas en biología*. Pero a pesar de haber probado algunos valores numéricos para a , no se había dado cuenta de que había algo especial.

La figura 24.2, que es similar a la del artículo de May de 1974, muestra que la población p_n converge a un estado estacionario cuando $0 < a < 2$. Cuando $2 < a \leq 2,449$ (el límite superior 2,449 es una aproximación), la población p_n tiende a un ciclo de período 2. Cuando $2,450 \leq a \leq 2,544$, la población p_n tiende a un ciclo de período 4. Cuando $2,545 \leq a \leq 2,564$, p_n tiende a un ciclo de período 8, etc. Los intervalos del parámetro a para los que p_n tiende a un ciclo de período 2^n se reducen a medida que aumenta n y nunca superan 2,570. Cuando $a \geq 2,570$, p_n puede comportarse de forma «caótica».

¹Un resultado más general fue demostrado por O. M. Sharkovsky en 1964, pero su artículo publicado en una revista ucraniana de matemáticas no era muy conocido.

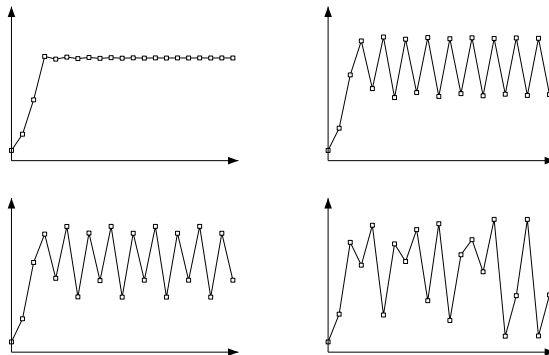


Figura 24.2: En todas las figuras n está en el eje horizontal, p_n en el eje vertical y $p_0 = K/10$. Las líneas se obtienen uniendo los puntos con coordenadas (n, p_n) . Arriba a la izquierda: $0 < a < 2$ (estado estacionario). Arriba a la derecha: $2 < a \leq 2,449$ (ciclo de período 2). Abajo a la izquierda: $2,450 \leq a \leq 2,544$ (ciclo de periodo 4). Abajo a la derecha: $2,570 \leq a \leq 3$ (posiblemente caos).

En 1976 May escribió una revisión del problema, publicada en *Nature*, titulada *Modelos matemáticos sencillos con dinámicas muy complicadas*. Allí recogía no sólo sus propios resultados, sino también los de otros investigadores. En primer lugar, haciendo $x_n = \frac{ap_n}{K(1+a)}$ y $r = 1 + a$ (de modo que $r > 1$), vemos que la ecuación (24.1) puede reescribirse en la forma más sencilla

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n). \quad (24.2)$$

Para que esta ecuación tenga sentido en dinámica de poblaciones, x_n debe ser no negativa para todo n . Así que suponemos que la condición inicial x_0 satisface $0 \leq x_0 \leq 1$ y que $r \leq 4$. Esta última condición garantiza que el lado derecho de (24.2) se mantenga entre 0 y 1. Notablemente, el caso caótico $r = 4$ ya había sido utilizado como generador de números aleatorios por Stanisław Ulam y John von Neumann en 1947. Si introducimos la función $f(x) = rx(1 - x)$, entonces la ecuación (24.2) puede reescribirse como $x_{n+1} = f(x_n)$ y los estados estacionarios son las soluciones de $x = f(x)$. Gráficamente son las intersecciones de las curvas $y = f(x)$ e $y = x$ (figura 24.3). Obsérvese que $x = 0$ es siempre un estado estacionario. Dado que $r > 1$, existe también otro estado estacionario $x^* > 0$ tal que $x^* = rx^*(1 - x^*)$, que es $x^* = 1 - 1/r$.

Como $r > 1$, el estado estacionario $x = 0$ es inestable. En efecto, cuando x_n se aproxima a 0, tenemos $x_{n+1} \simeq rx_n$. Así que x_n tiende a alejarse de 0. En cuanto al estado estacionario x^* , es localmente estable sólo para $1 < r < 3$.

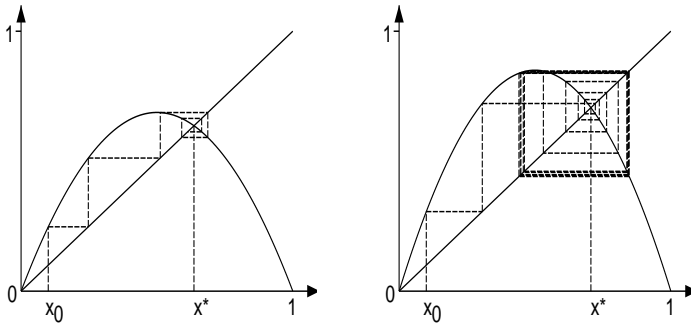


Figura 24.3: La curva $y = f(x)$, la recta $y = x$, el estado estacionario x^* y la sucesión definida por $x_{n+1} = f(x_n)$. (a) : $r = 2,75$, la sucesión tiende a x^* . (b) : $r = 3,4$, el estado estacionario x^* es inestable y la sucesión tiende a un ciclo de período 2.

En efecto, hagamos $y_n = x_n - x^*$. Entonces (24.2) es equivalente a $y_{n+1} = (2 - r - r y_n) y_n$. Si x_n está cerca de x^* , entonces y_n está cerca de 0 e $y_{n+1} \simeq (2 - r) y_n$. Si $y_{n+1} = k y_n$, entonces $y_n = k^n y_0$, de modo que $y_n \rightarrow 0$ cuando $n \rightarrow \infty$ si y sólo si $-1 < k < 1$. Aquí el estado estacionario x^* es localmente estable si y sólo si $-1 < 2 - r < 1$, es decir, cuando $1 < r < 3$.

Cuando $1 < r < 3$, se puede demostrar que para todas las condiciones iniciales $0 < x_0 < 1$, la sucesión x_n tiende realmente a x^* (figura 24.3a). ¿Pero qué ocurre cuando $3 < r \leq 4$? Para responder a esta pregunta, observamos primero que $x_{n+2} = f(x_{n+1}) = f(f(x_n))$. Introducimos la función $f_2(x) = f(f(x)) = r^2 x(1-x)[1 - rx(1-x)]$ y consideramos las soluciones de la ecuación $x = f_2(x)$, que se llaman puntos fijos de la función $f_2(x)$. Gráficamente son las intersecciones de las curvas $y = f_2(x)$ e $y = x$ (figura 24.4).

Si $x = f(x)$, entonces $x = f(f(x)) = f_2(x)$. Entonces $x = 0$ y $x = x^*$ son también puntos fijos de la función $f_2(x)$. Pero cuando $r > 3$, la función $f_2(x)$ tiene otros dos puntos fijos, x_- y x_+ , tales que $f(x_-) = x_+$ y $f(x_+) = x_-$.

En efecto, observamos que $f_2'(x) = f'(f(x)) f'(x)$ por lo que $f_2'(x^*) = [f'(x^*)]^2$. Como $f'(x) = r(1 - 2x)$ y $x^* = 1 - 1/r$, tenemos que $f'(x^*) = 2 - r$ y $f_2'(x^*) = (2 - r)^2$. Por lo tanto, la pendiente de la función $f_2(x)$ en $x = x^*$ es tal que $f_2'(x^*) > 1$ si $r > 3$. Como, además, $f_2(0) = 0$, $f_2'(0) =$

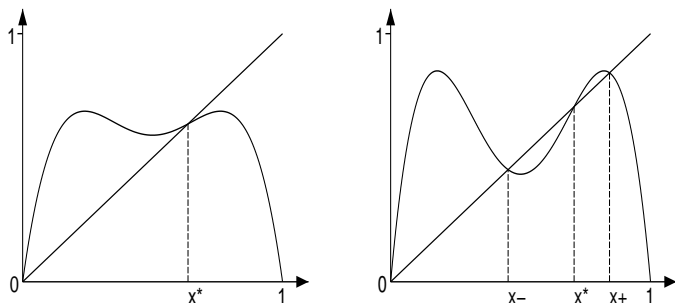


Figura 24.4: Las curvas $y = f_2(x) = f(f(x))$ e $y = x$ y el estado estacionario x^* . (a) : $r = 2,75$. (b) : $r = 3,4$ y las otras dos soluciones x_- y x_+ de la ecuación $x = f_2(x)$.

$r^2 > 1$ y $f_2(1) = 0$, vemos en la figura 24.4b que necesariamente hay otras dos soluciones x_- y x_+ de la ecuación $x = f_2(x)$, con $0 < x_- < x^*$ y $x^* < x_+ < 1$. Otra forma de llegar a la misma conclusión consiste en resolver la ecuación $x = f_2(x)$, que es una ecuación polinómica de grado 4 con dos raíces conocidas: $x = 0$ y $x = x^*$. Las otras dos soluciones x_- y x_+ son las raíces del polinomio

$$x^2 - \frac{1+r}{r}x + \frac{1+r}{r^2} = 0. \quad (24.3)$$

Son reales si el discriminante es positivo, es decir, si $r > 3$. Ya que $f_2(f(x_-)) = f(f(f(x_-))) = f(f_2(x_-)) = f(x_-)$, el punto $f(x_-)$ es también un punto fijo de $f_2(x)$. Pero $f(x_-) \neq x_-$ porque x_- no es un punto fijo de $f(x)$. Y $f(x_-) \neq x^*$, ya que de lo contrario tendríamos $x_- = f(f(x_-)) = f(x^*) = x^*$. Dado que $f(x_-) \neq 0$, concluimos que $f(x_-) = x_+$. Análogamente, $f(x_+) = x_-$.

Por lo tanto, para $r > 3$, vemos que si por ejemplo $x_0 = x_-$, entonces $x_1 = x_+$, $x_2 = x_-$, $x_3 = x_+$, etc. También se puede demostrar que para casi toda condición inicial $0 < x_0 < 1$, la sucesión x_n tiende cuando $n \rightarrow +\infty$ hacia el ciclo de período 2: x_-, x_+, x_-, x_+ , etc. (figura 24.3b y 24.4b). Este ciclo se mantiene estable siempre que r esté por debajo del valor crítico $r_1 = 1 + \sqrt{6} \simeq 3,449$, donde $f_2'(x_-) = -1$.

En efecto, vemos, utilizando (24.3), que $f_2'(x_-) = f'(f(x_-))f'(x_-) = f'(x_+)f'(x_-) = r^2(1 - 2x_+)(1 - 2x_-) = r^2(1 - 2(x_+ + x_-) + 4x_+x_-) = r^2[1 - 2\frac{1+r}{r} + 4\frac{1+r}{r^2}] = -r^2 + 2r + 4$. Entonces $f_2'(x_-) = -1$ si $-r^2 + 2r + 5 = 0$ y en particular si $r = 1 + \sqrt{6}$.

En cierto intervalo $r_1 < r < r_2$, un ciclo de período 4 se hace estable: aparecen cuatro nuevos puntos fijos de la función $f_4(x) = f_2(f_2(x)) = f(f(f(f(x))))$ (figura 24.5a). En cierto intervalo $r_2 < r < r_3$, hay un ciclo de longitud 8, etc... Los números r_n tienden a un límite $r_\infty \simeq 3,570$ cuando $n \rightarrow +\infty$. Cuando $r_\infty < r \leq 4$, ¡el sistema puede ser incluso caótico! La figura 24.5b muestra el diagrama² de bifurcación, que da una idea de la complejidad de la dinámica.

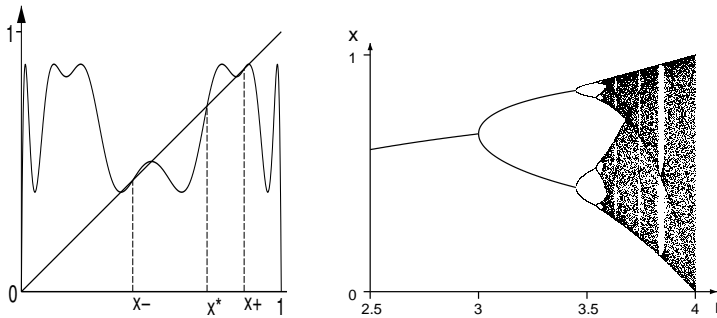


Figura 24.5: (a) La curva $y = f_4(x)$ cuando $r = 3,5$ y la recta $y = x$. Además de x^* , x_+ y x_- , hay otros cuatro puntos fijos, que no son fáciles de distinguir. (b) Diagrama de bifurcación de la ecuación (24.2).

R. M. May concluyó destacando que incluso los sistemas dinámicos muy simples pueden tener un comportamiento muy complicado. Esto no es específico de la ecuación $x_{n+1} = rx_n(1 - x_n)$. La misma «cascada de duplicación de períodos» que conduce al caos aparece en otras ecuaciones con una función $f(x)$ que tiene la forma de una «joroba». Este es el caso, por ejemplo, de otra ecuación utilizada en dinámica de poblaciones: $x_{n+1} = x_n \exp(r(1 - x_n))$.

Este estudio sugiere que no hay que sorprenderse si muchos conjuntos de datos relativos a la dinámica de poblaciones son difíciles de analizar. El modelo también muestra que la distinción entre modelos deterministas y esto-

²Este diagrama se ha obtenido trazando para cada valor dado de r los puntos con coordenadas (r, x_{200}) , (r, x_{201}) , (r, x_{220}) , donde $x_{n+1} = f(x_n)$ y $x_0 = 0,1$. Si x_n tiende a un estado estacionario, sólo vemos un punto en el diagrama. Si x_n tiende a un ciclo de período 2, vemos dos puntos, etc.

cásticos no es tan clara como se pensaba: incluso con un modelo determinista simple, puede ser imposible hacer previsiones a largo plazo si los parámetros están en el régimen caótico.

En 1979 May fue elegido miembro de la *Royal Society*. De 1988 a 1995 fue profesor en la Universidad de Oxford y en el Imperial College de Londres. De 1995 a 2000, fue asesor científico jefe del gobierno británico. En 1996 recibió el premio Crafoord «por su investigación ecológica pionera en el análisis teórico de la dinámica de poblaciones, comunidades y ecosistemas». De la ecología pasó a la epidemiología y la inmunología, y publicó dos libros: *Enfermedades infecciosas del ser humano* (1991, con Roy Anderson) y *Dinámica de los virus, Los fundamentos matemáticos de la inmunología y la virología* (2000, con Martin Nowak). Este último libro analiza la interacción entre las células del sistema inmunitario y el VIH (el virus causante del SIDA) como una especie de sistema depredador-presa (véase el capítulo 13). De 2000 a 2005, May fue presidente de la *Royal Society*. Fue nombrado caballero en 1996 y se convirtió en par vitalicio en 2001.

Más información

1. Gleick, J.: *Chaos, Making a New Science*. Viking Penguin, New York (1987)
2. Levin, S.A.: Robert May receives Crafoord prize. *Not. Amer. Math. Soc.* 43, 977–978 (1996) ams.org
3. Li, T.Y., Yorke, J.A.: Period three implies chaos. *Amer. Math. Monthly* 82, 985–992 (1975)
4. Lorenz, E.N.: Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmosph. Sci.* 20, 130–141 (1963) journals.ametsoc.org
5. May, R.M.: Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186, 645–647 (1974)
6. May, R.M.: Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459–467 (1976)
7. May, R.M., Oster, G.F.: Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Amer. Natur.* 110, 573–599 (1976)
8. Maynard Smith, J.: *Mathematical Ideas in Biology*. Cambridge (1968)
9. Poincaré, H.: *Science et Méthode*. Flammarion, Paris (1908) gallica.bnf.fr
10. Sharkovsky, O.M.: Coexistence of cycles of a continuous mapping of the line into itself (en ruso). *Ukr. Math. J.* 16, 61–71 (1964)
11. Ulam, S.M., von Neumann, J.: On combination of stochastic and deterministic processes. *Bull. Amer. Math. Soc.* 53, 1120 (1947) ams.org

Capítulo 25

La política china de un solo hijo (1980)

En 1980, Song Jian y sus colaboradores, especialistas en teoría de control aplicada a la ingeniería del espacio aéreo, calcularon que si la tasa de natalidad en China se mantenía en su nivel actual, la población alcanzaría más de dos mil millones durante el siglo XXI. Sus resultados, basados en un modelo matemático estructurado por edades, contribuyeron a la decisión del gobierno de recurrir a la política del hijo único.

Song Jian¹ nació en 1931 en Rongcheng, en la provincia china de Shandong. En la década de los 50 estudió en la Unión Soviética, en la Universidad Técnica Estatal Bauman de Moscú y en el Departamento de Matemáticas y Mecánica de la Universidad Estatal de Moscú. Después regresó a China y se convirtió en el jefe de la Oficina de Investigación Cibernética del Instituto de Matemáticas de la Academia China de Ciencias. Fue especialista en la aplicación de la teoría de control al guiado de misiles. También trabajó para el Séptimo Ministerio de Construcción de Maquinaria, que más tarde pasó a llamarse Ministerio Aeroespacial. En 1978 comenzó a centrarse en los vínculos entre la teoría de control y la demografía.



Figura 25.1: Song Jian

Para entender el contexto del trabajo de Song Jian sobre la dinámica de poblaciones, primero hay que dar una idea de lo que es la «teoría del control». Se trata del estudio de sistemas dinámicos cuyo comportamiento depende de

¹Song es el nombre de la familia. Siempre se escribe primero en chino.

unos parámetros que pueden modificarse con el paso del tiempo para optimizar un criterio determinado. Esta teoría se desarrolló especialmente en relación con los programas espaciales de Estados Unidos y de la URSS. En efecto, los ingenieros tenían que «controlar» la trayectoria de las lanzaderas espaciales para llevar los satélites a su órbita alrededor de la Tierra. Pero las aplicaciones no se limitan a los problemas físicos o de ingeniería. Las políticas de control de la natalidad también podrían considerarse como una especie de problema de control óptimo en el sentido matemático.

También hay que mencionar el ensayo titulado *Los límites del crecimiento: Un informe para el Proyecto del Club de Roma sobre Crecimiento de la Humanidad*, publicado en 1972 y redactado por un grupo del Instituto Tecnológico de Massachusetts (M.I.T.). Este estudio se basaba en un modelo matemático del crecimiento económico mundial que tenía en cuenta los recursos naturales, el tamaño de la población y la contaminación. El informe sugería que la economía mundial se dirigía hacia una catástrofe por el agotamiento de los recursos no renovables, por la falta de alimentos para la población o por un exceso de contaminación. La limitación voluntaria de los nacimientos era una de las soluciones propuestas. En resumen, era una especie de versión moderna de las tesis de Malthus. El informe tuvo un gran eco en Occidente durante los años 70.

Desde la fundación de la República Popular en 1949, la tasa de natalidad china había sido muy alta, excepto durante el catastrófico «Gran Salto Adelante». A mediados de la década de 1970, China se recuperaba lentamente de la Revolución Cultural. La planificación familiar instaba a las mujeres a retrasar los nacimientos, a aumentar el tiempo entre dos partos consecutivos y a tener menos hijos. Deng Xiaoping, que se convirtió en el nuevo líder tras la muerte de Mao Zedong en 1976, inició en 1978 la política de las «cuatro modernizaciones»: agricultura, industria, ciencia y tecnología y defensa nacional. El tamaño y el crecimiento de la población china se percibieron entonces como importantes obstáculos para estas modernizaciones. Se animó a los científicos que hasta entonces habían trabajado en aplicaciones militares a encontrar soluciones para este difícil problema.

Con estos antecedentes, Song Jian acudió en 1978 a Helsinki a un congreso de la Federación Internacional de Control Automático. Allí se dio cuenta de que algunos investigadores de Europa habían intentado aplicar la teoría del control a los problemas de población con la idea de que un control estricto de la natalidad podría llegar a evitar las catástrofes anunciadas por el informe sobre *Los límites del crecimiento*. De vuelta a China, creó un pequeño equipo, que incluía a su colega Yu Jingyuan y al informático Li Guangyuan, para aplicar este tipo de modelos matemáticos a los datos relativos a la población

china. En aquella época la comunicación científica entre China y el resto del mundo era escasa. El equipo volvió a desarrollar las ecuaciones que describen la evolución de la estructura de edad de una población, del mismo modo que habían hecho Lotka y McKendrick (véanse los capítulos 10 y 16). Utilizando un modelo de tiempo continuo, se llama

- $P(x, t)$ a la población de edad x en el momento t ;
- $m(x)$ a la mortalidad a la edad x ;
- $P_0(x)$ a la estructura de edad de la población en el momento $t = 0$;
- $b(t)$ a la fecundidad total de las mujeres en el momento t , es decir, el número medio de hijos que tendría una mujer durante su vida si la fecundidad específica por edad siguiera siendo la misma en el momento t ;
- f a la proporción de nacimientos de mujeres;
- $h(x)$ a la distribución de probabilidad de la edad de la madre cuando nace un niño

$$\int_0^{+\infty} h(x) dx = 1.$$

Con estas anotaciones e hipótesis, la evolución de la estructura de edad puede modelarse mediante la ecuación en derivadas parciales

$$\frac{\partial P}{\partial t}(x, t) + \frac{\partial P}{\partial x}(x, t) = -m(x)P(x, t),$$

con la condición inicial $P(x, 0) = P_0(x)$ y la condición de contorno

$$P(0, t) = b(t) f \int_0^{+\infty} h(x) P(x, t) dx,$$

donde $b(t)$ es el parámetro a controlar. Si la fecundidad total de las mujeres es constante y está por encima del umbral crítico

$$b^* = 1 / \left[f \int_0^{+\infty} h(x) \exp \left(- \int_0^x m(y) dy \right) dx \right],$$

entonces la población aumenta exponencialmente. Este criterio es similar al obtenido por Lotka con la fórmula (10.2). El equipo de Song Jian consideró también la versión discreta en el tiempo del modelo, que es similar al modelo de Leslie (véase el capítulo 21). Llamamos $P_{k,n}$ a la población de edad k en el año n . Introducimos igualmente m_k , b_n y h_k . Entonces

$$P_{k+1,n+1} = (1 - m_k) P_{k,n}, \quad P_{0,n+1} = b_n f \sum_{k \geq 0} h_k P_{k,n}.$$

Conociendo a partir de las encuestas por muestreo la mortalidad m_k (figura 25.2a), la proporción de nacimientos femeninos $f \simeq 0,487$, la distribución por edades de las madres h_k (figura 25.2b), la condición inicial $P_{k,0}$ que es la estructura por edades de la población en 1978 (figura 25.3) y la variación de la fecundidad total b (que se supone constante a lo largo de cada simulación), el equipo de Song Jian pudo hacer proyecciones demográficas para su país con un horizonte temporal de cien años, desde 1980 hasta 2080 (figura ??).

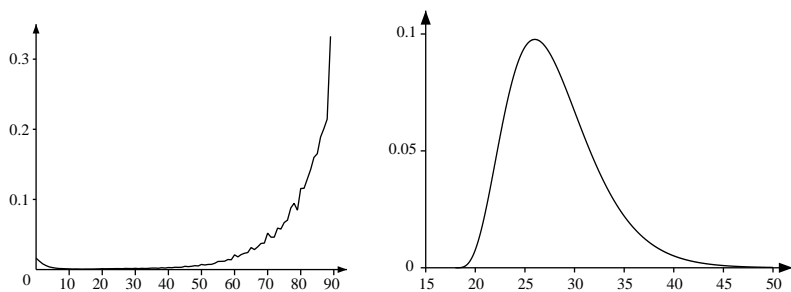


Figura 25.2: (a) Mortalidad (por año) en función de la edad en 1978. (b) Forma suavizada de la fertilidad (por año) en función de la edad en 1978.

Dados los miles de sumas y multiplicaciones necesarias (el año n varía entre 0 y 100 años, la edad k entre 0 y 90 años), era necesario un ordenador. En aquella época, en China, pocas personas tenían acceso a este tipo de equipos, excepto los que trabajaban para el ejército. Song Jian, un destacado experto en guiado de misiles, era uno de ellos.

Las proyecciones sugerían que, aunque China mantuviera su fecundidad de 1978 de $b = 2,3$ hijos por mujer, que está justo por encima del umbral crítico estimado en $b^* = 2,19$, la población pasaría de 980 millones en 1980 a 2 120 millones en 2080. Pero China ya estaba utilizando casi toda la tierra que podía servir para la agricultura. Incluso tenía tendencia a perder parte de estas tierras a causa de la desertización y la urbanización. ¿Cómo alimentar a semejante población si el progreso de los rendimientos agrícolas no es suficiente? Es la misma pregunta que se planteó Malthus dos siglos antes. Con una fertilidad de 1975 de $b = 3,0$, la población podría llegar incluso a 4 260 millones en 2080. Con $b = 2,0$, la población alcanzaría un máximo de 1 530 millones hacia el año 2050 antes de empezar a disminuir ligeramente. Con $b = 1,5$, se alcanzaría un máximo de 1 170 millones hacia el año 2030. Con

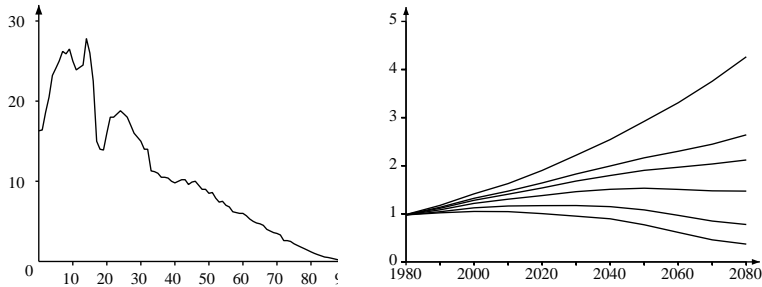


Figura 25.3: (a) Pirámide de edad en 1978. Eje horizontal: edad. Eje vertical: población (en millones). (b) Proyecciones demográficas (en miles de millones) según diferentes hipótesis sobre el número medio de hijos por mujer. De abajo a arriba: $b = 1,0$; $1,5$; $2,0$; $2,3$; $2,5$; $3,0$.

$b = 1,0$, el máximo sería solo de 1 050 millones y se alcanzaría en torno al año 2000. Con esta hipótesis, la población no volvería a su nivel de 1978 hasta 2025.

Lo más sorprendente de este trabajo fueron sus consecuencias prácticas, de hecho de una importancia sin parangón en la historia de los modelos matemáticos en dinámica de poblaciones. De hecho, Li Guangyuan mostró los resultados de las simulaciones del equipo en diciembre de 1979 durante un simposio sobre población en Chengdu, provincia de Sichuan². En enero de 1980, Song Jian, Yu Jingyuan y Li Guangyuan publicaron estos resultados en una revista económica china, abogando de paso por la política de un solo hijo. También enviaron su artículo - *Un informe sobre la investigación cuantitativa de la cuestión del desarrollo demográfico de China*- al principal científico chino, Qian Xuesen, que lo remitió con una recomendación al jefe de la administración de planificación de la natalidad. Los resultados del equipo de Song Jian causaron una profunda impresión en la mayoría de los líderes políticos. Estos ya estaban convencidos de la necesidad de un mayor control de la natalidad a pesar de lo que había escrito Marx (véase el capítulo 5), pero seguían dudando sobre el nivel de control. En febrero de 1980, el Consejo de Estado y el Comité Central del Partido fijaron un objetivo para la población china de 1.200 millones para el horizonte del año 2000. En marzo de 1980,

²A continuación, resumimos el detallado relato de Susan Greenhalgh [1,2].

los resultados del equipo de Song Jian se publicaron en el *Diario del Pueblo*. En abril, una comisión de dirigentes políticos y especialistas en población examinó las consecuencias medioambientales y económicas del crecimiento demográfico y concluyó que era necesaria una política de un solo hijo para alcanzar el objetivo fijado por Deng Xiaoping en cuanto a la renta per cápita en el año 2000. La política se hizo oficial en septiembre de ese mismo año y se publicó una carta abierta explicándola a la población en la primera página del *Diario del Pueblo*.

En 1983, todavía habría muchos nacimientos no autorizados. Se decidió que un miembro de cada pareja que ya tuviera dos hijos sería esterilizado y que se interrumpiría cada embarazo prohibido. Sin embargo, a partir de 1984, se permitió a las parejas rurales con una sola hija tener un segundo hijo. La política del hijo único duró hasta 2015. Se introdujeron progresivamente algunas adaptaciones: si en una pareja tanto el hombre como la mujer eran hijos únicos, entonces podían tener dos hijos. Las medidas represivas contra las parejas que tenían más de un hijo eran duras: los empleados públicos podían perder su trabajo, había que pagar una costosa multa para conseguir los papeles administrativos para la escolarización de un segundo hijo, etc. En resumen, es difícil encontrar en la historia de la modelización matemática otro ejemplo con un impacto social tan fuerte. Por supuesto, el trabajo de Song Jian y sus colaboradores fue sólo uno de los elementos que condujeron a la elección de la política del hijo único. Pero parece haber desempeñado un papel importante.

Al igual que en los capítulos anteriores, el papel de la modelización matemática puede ser objeto de preocupación. Partiendo de una situación de la vida real, se construye un modelo. Puede analizarse matemáticamente o simularse con un ordenador. Así se puede entender cómo se comporta el modelo cuando varían algunos parámetros. Sin embargo, las matemáticas no dicen si el modelo es una imagen fiel de la vida real. Es posible que se hayan descuidado algunos aspectos muy importantes. Algunos modelos también contienen una función objetivo, por ejemplo, mantener la población china por debajo de los 1 200 millones. Las matemáticas no dicen si este objetivo era adecuado³.

En 1980, Song Jian fue también coautor de la nueva edición del libro titulado *Ingeniería Cibernética* de Qian Xuesen, el «padre» del programa espacial chino. Posteriormente, ocupó varios cargos políticos de alto nivel: viceministro y científico-ingeniero jefe del Ministerio de Aeroespacial (1981-1984),

³Se calcula que la población en el año 2000 era de 1 264 millones de habitantes. La renta per cápita ha crecido aproximadamente de 200 a 1000 dólares entre 1980 y 2000. Al mismo tiempo, la proporción de sexos se ha inclinado extremadamente hacia los varones, principalmente a causa del aborto selectivo por sexo.

miembro del Comité Central del Partido Comunista Chino (1982-2002), presidente de la Comisión Estatal de Ciencia y Tecnología (1985-1998), Consejero de Estado (1986-1998), etc. También ha publicado otros dos libros que han sido traducidos al inglés: *Control de la población en China* (1985, con Tuan Chi-Hsien y Yu Jingyuan) y *Control del sistema de población* (1988, con Yu Jingyuan). Estos libros desarrollan la teoría del control óptimo aplicada a la dinámica de poblaciones. Song Jian fue elegido en 1991 miembro de la Academia China de Ciencias y en 1994 de la Academia de Ingenieros, de la que fue presidente de 1998 a 2002.

Más información

1. Greenhalgh, S.: Missile science, population science: The origins of China's one-child policy. *China Q.* 182, 253–276 (2005)
2. Greenhalgh, S.: *Just One Child, Science and Policy in Deng's China*. University of California Press (2008)
3. Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., Behrens, W.W.: *The Limits to Growth, A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*, 2nd edn. Universe Books, New York (1974)
4. Song, J.: Selected Works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999)
5. Song, J.: Some developments in mathematical demography and their application to the People's Republic of China. *Theor. Popul. Biol.* 22, 382–391 (1982)
6. Song, J., Yu, J.: *Population System Control*. Springer, Berlin (1988)

Capítulo 26

Algunos problemas actuales

Este capítulo ofrece una breve visión de algunos problemas contemporáneos de la modelización matemática en dinámica de poblaciones: el envejecimiento de la población en demografía; las enfermedades emergentes (SIDA, SARS, enfermedades transmitidas por vectores...) y la política de vacunación en epidemiología; las políticas pesqueras en ecología; la dispersión de organismos genéticamente modificados en genética de poblaciones. Se mencionan las instituciones especializadas que trabajan en Francia en la modelización de estos problemas. También se hace hincapié en diversos aspectos del trabajo de investigación.

Este capítulo ofrece una breve visión de la investigación contemporánea sobre la modelización matemática en dinámica de poblaciones. Dado que el tema es bastante amplio, sólo se ofrecen aquí algunos ejemplos de estudios desarrollados por investigadores en Francia.

En demografía ha aparecido un problema relativamente nuevo en las últimas décadas: el envejecimiento de la población. Este problema es motivo de preocupación no sólo en Francia (figura 26.1) sino también en muchos otros países europeos, así como en Japón. Tiene importantes consecuencias económicas y sociales: sistemas de pensiones, políticas de inmigración, etc. En Francia, el Instituto Nacional de Estudios Demográficos (INED) y el Instituto Nacional de Estadística y Estudios Económicos (INSEE) desarrollan modelos matemáticos para analizar el fenómeno del envejecimiento. Una de las dificultades de las proyecciones demográficas reside en el hecho de que las tasas de natalidad pueden variar considerablemente a lo largo del tiempo sin que sea posible preverlas ni siquiera con una década de antelación. Esto es especialmente llamativo si se observan las proyecciones realizadas en 1968 para la población francesa en 1985: estas proyecciones¹ no anticiparon el descenso de la natalidad que se produjo durante los años 70. Sería interesante repasar todas las predicciones basadas en modelos matemáticos que resultaron ser erróneas, especialmente las que encontraron eco en los medios de comunicación. Esto contrarrestaría la impresión de «progreso» que da el presente libro, una impresión que puede haber parecido ya sospechosa al lector después de

¹Véase, por ejemplo, el artículo titulado *Population (Géographie de la)* de la *Encyclopaedia Universalis*, escrito en 1968 y reimpresso sin cambios en ediciones posteriores.

leer el capítulo sobre la política china de un solo hijo². Con respecto a este último tema, un nuevo problema está ahora de actualidad: cómo suavizar esta política para evitar el rápido fenómeno del envejecimiento que se espera en las próximas décadas. De nuevo, los modelos matemáticos contribuyen al debate.

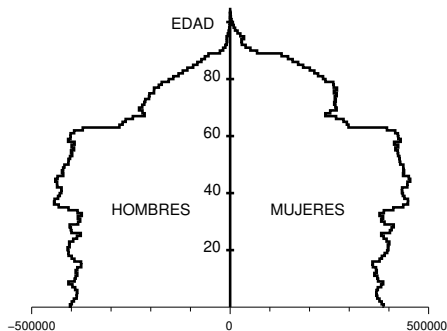


Figura 26.1: Pirámide de edad de la población francesa a 1 de enero de 2010. Fuente: www.insee.fr.

En epidemiología, entre los nuevos problemas que han surgido a nivel mundial en las dos últimas décadas, destaca el desarrollo de la epidemia de sida. Algunos modelos tratan de pronosticar el futuro de la epidemia en los países de más reciente infección, como Rusia, India o China. Es difícil predecir si la epidemia se ralentizará como en Europa Occidental y Norteamérica o si alcanzará a un porcentaje importante de la población como en algunos países subsaharianos. Otras enfermedades emergentes como el ébola en África, la fiebre del Nilo Occidental en Norteamérica, el SARS (síndrome respiratorio agudo severo), la gripe aviar, el chikungunya o la gripe H1N1 han sido analizadas con modelos matemáticos, aunque hay que reconocer que con poco éxito.

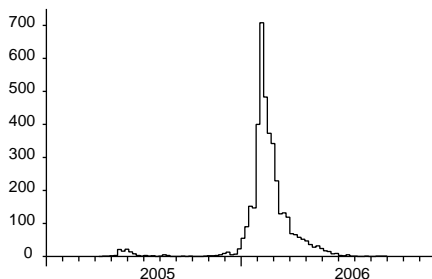
En el caso del SARS, una de las dificultades de la modelización era que la epidemia se mantenía relativamente limitada dentro de cada país, pero podía extenderse muy rápidamente de un país a otro (Hong Kong y China, Singapur, Canadá...). El carácter aleatorio de las curvas de la epidemia en cada nuevo foco no podía pasarse por alto. Como vimos en los capítulos 16 y 22, los modelos estocásticos suelen ser más difíciles de manejar.

Para la epidemia de chikungunya que se produjo entre 2005 y 2006 en la isla de la Reunión (territorio francés de ultramar en el océano Índico), algunos

²Esta política es a menudo criticada en Occidente, pero parece ser relativamente bien aceptada por muchos chinos.

modelos se inspiraron en el de Ross para la malaria (véase el capítulo 12), ya que las dos enfermedades se transmiten por medio de mosquitos. Un aspecto importante a tener en cuenta era la influencia de la estacionalidad. En efecto, la población de mosquitos disminuye durante el invierno austral, lo que reduce la transmisión de la enfermedad. Esto se puede ver en la figura 26.2, que muestra el número de nuevos casos notificados cada semana por una pequeña red de unos treinta médicos de cabecera que cubren sólo una fracción de la población de la isla. La red no detectó ningún caso nuevo durante varias semanas de septiembre y octubre de 2005, pero la transmisión de la enfermedad continuaba. En el Instituto Nacional de Salud e Investigación Médica (INSERM) y en el Instituto francés de Investigación para el Desarrollo (IRD) se elaboraron modelos matemáticos de la epidemia. A pesar de estos modelos, nadie pudo prever que la epidemia no se extinguiría antes del final del invierno austral de 2005, cuando solo había infectado a unos pocos miles de personas. Finalmente, casi un tercio de la población de la isla se infectó, es decir, unas 266 000 personas. Esto demuestra, si cabe, que predecir el futuro de las epidemias puede ser bastante difícil y que no es tan fácil distinguir en los primeros días de una epidemia si será una epidemia menor o mayor. Se puede establecer un paralelismo con la previsión meteorológica. Este tipo de previsión se basa hoy en día en intensas simulaciones por ordenador de complicados modelos matemáticos del océano y de la atmósfera. Sin embargo, las predicciones más allá de unos pocos días no son fiables.

Figura 26.2: La epidemia de chikungunya en la Isla de la Reunión en 2005–2006. Número de nuevos casos notificados por semana por una pequeña red de médicos en función del tiempo. Hay que multiplicar las cifras de este gráfico por unos 67 para obtener el tamaño real de la epidemia. Fuente: www.invs.sante.fr.



Desde un punto de vista más teórico, la epidemia de chikungunya planteó la cuestión de cómo adaptar la noción de número básico de reproducción \mathcal{R}_0 en modelos que suponen que el entorno tiene fluctuaciones estacionales (por ejemplo, periódicas). La adaptación no es tan sencilla y esto suscita cierta preocupación sobre cómo se ha utilizado el parámetro \mathcal{R}_0 para otras epi-

mias influidas por la estacionalidad, como la pandemia de gripe H1N1 de 2009.

Otro problema cada vez más preocupante que los modelizadores han intentado analizar es el de la resistencia a los medicamentos (antibióticos, antipláhdicos). Siempre en el ámbito de la epidemiología, la cuestión recurrente desde los tiempos de Daniel Bernoulli y d'Alembert de cómo equilibrar los costes y los beneficios cuando la inyección de una vacuna conlleva un riesgo potencial sigue siendo objeto de controversia y puede seguir siéndolo a medida que cambie la sensibilidad al riesgo. Así, a raíz de algunas sugerencias de que la vacuna contra la hepatitis B podría causar complicaciones graves en un número muy reducido de casos, el Ministerio de Sanidad francés suspendió en 1998 su campaña de vacunación en las escuelas, aunque el riesgo parecía insignificante en comparación con el de morir tras la infección por el virus de la hepatitis B.

En ecología, el estudio de la dinámica de las poblaciones de peces sigue planteando muchos problemas. Sin embargo, se supone que sirve de base científica para la elección de cuotas de pesca y otras restricciones. La sobrepesca de la anchoa en el Golfo de Vizcaya y del atún rojo en el Mediterráneo son sólo dos ejemplos recientes. Dado que la estimación de las poblaciones de peces suele ser poco fiable, los modelos que utilizan estos datos deben considerarse con precaución. En Francia, este tipo de estudios los realiza principalmente el Instituto de Investigación para la Explotación del Mar (IFREMER). Algunos modelos matemáticos también han desempeñado un papel en las pasadas decisiones de la Comisión Ballenera Internacional.

En genética de poblaciones, la dispersión de los organismos modificados genéticamente es también un tema de controversia que algunos investigadores han tratado de estudiar utilizando modelos de «reacción-difusión» inspirados en el de Fisher (véase el capítulo 20). Este es el ámbito del Instituto Nacional de Investigación Agronómica (INRA).

En el lado más teórico de la investigación, se pueden mencionar:

- los trabajos sobre ecuaciones en derivadas parciales, como las ecuaciones de difusión (véase el capítulo 20) o las ecuaciones con estructura de edad (véase el capítulo 16);
- los trabajos sobre modelos estocásticos con o sin dimensión espacial (véanse los capítulos 16 y 22), incluidos los relativos a las redes aleatorias que modelan la propagación de epidemias y los que buscan aproximaciones deterministas.

Este tipo de investigación es llevada a cabo principalmente por matemáticos aplicados. En los últimos años se han introducido varios cursos de máster en

biología matemática en las universidades francesas y otros centros de enseñanza superior.

Al igual que otros campos científicos, el estudio matemático de la dinámica de poblaciones se organiza principalmente a través de:

- «Sociedades científicas»: Sociedad de Biología Matemática (desde 1973), Sociedad Francesa de Biología Teórica (1985), Sociedad Japonesa de Biología Matemática (1989), Sociedad Europea de Biología Matemática y Teórica (1991), etc.
- revistas especializadas: *Bulletin of Mathematical Biology* (desde 1939), *Mathematical Biosciences* (1967), *Journal of Mathematical Biology* (1974), *Mathematical Medicine and Biology* (1984), *Mathematical Population Studies* (1988), *Mathematical Biosciences and Engineering* (2004) etc.
- conferencias (Reunión Anual de la Sociedad de Biología Matemática, Dinámica de Poblaciones Matemática y Computacional, Conferencia Europea de Biología Matemática y Teórica, etc.).

Sólo se ha hecho referencia a los elementos que dicen estar explícitamente en la interfaz entre las matemáticas y sus aplicaciones a la dinámica de poblaciones. Pero en cada ámbito concreto (demografía, ecología, genética de poblaciones, epidemiología, etc.) se pueden encontrar elementos similares con una dosis variable de modelización matemática.

Para concluir, se invita al lector interesado a consultar los artículos originales que están disponibles en la *World Wide Web*. Las direcciones figuran en las referencias al final de cada capítulo. Como escribió Ronald Fisher sobre Mendel:

«La Historia de la Ciencia ha sufrido mucho por el uso por parte de los profesores de material de segunda mano y la consiguiente obliteración de las circunstancias y la atmósfera intelectual en la que se hicieron los grandes descubrimientos del pasado. Un estudio de primera mano es siempre instructivo y a menudo está lleno de sorpresas.»

Más información

1. Bacaër, N.: Aproximación de \mathcal{R}_0 para enfermedades transmitidas por vectores con una población periódica de vectores. *Bull. Math. Biol.* 69, 1067–1091 (2007) hal.archives-ouvertes.fr
2. Levin, S.A.: Mathematics and biology, the interface. bio.vu.nl/nv-tb/Contents.html

Índice general

1	La sucesión de Fibonacci (1202)	1
2	Tabla de vida de Halley (1693)	4
3	Euler y el crecimiento geométrico (1748–1761)	10
4	Daniel Bernoulli y la inoculación de la viruela (1760)	22
5	Malthus y los obstáculos al crecimiento geométrico (1798)	33
6	Verhulst y la ecuación logística (1838)	37
7	Bienaymé y la extinción de los apellidos (1845)	42
8	Mendel y la herencia (1865)	46
9	Galton, Watson y el problema de la extinción (1873–1875)	50
10	Lotka y la teoría de la población estable (1907–1911)	57
11	La ley de Hardy-Weinberg (1908)	61
12	Ross y la malaria (1911)	66
13	Lotka, Volterra y el sistema depredador-presa (1920–1926)	72
14	Fisher y la selección natural (1922)	79
15	Yule y la evolución (1924)	83
16	McKendrick sobre la modelización de epidemias (1926–1927)	91
17	Haldane y las mutaciones (1927)	101
18	Erlang sobre el problema de la extinción (1929)	105
19	Wright y la deriva genética aleatoria (1931)	109
20	La difusión de los genes (1937)	115
21	La matriz de Leslie (1945)	122
22	Percolación y epidemias (1957)	126
23	Teoría de juegos y evolución (1973)	132
24	Poblaciones caóticas (1974)	138
25	La política china de un solo hijo (1980)	145
26	Algunos problemas actuales	152

Figuras

- pág. 5. Retrato de Thomas Murray (ca. 1687) conservado por la Royal Society de Londres. Chapman, S.: Edmond Halley, F.R.S. 1656–1742. *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 12, 168–174 (1957) © The Royal Society.
- pág. 11. Retrato de Emanuel Handmann (1753) conservado en el Kunstmuseum de Basilea. *Leonhard Euler 1707–1783, Beiträge zu Leben und Werk.* Birkhäuser, Basel (1983)
- pág. 17. Retrato que tuvo la Petri-Kirche, probablemente destruido durante la batalla de Berlín en 1945. Reimer, K.F.: Johann Peter Süssmilch, seine Abstammung und Biographie. *Arch. soz. Hyg. Demogr.* 7, 20–28 (1932)
- pág. 23. Retrato de Johann Nicolaus Gooth (ca. 1750–1755) conservado en el Museo de Historia Natural de Basilea. Speiser, D.: *Die Werke von Daniel Bernoulli*, Band 2. Birkhäuser, Basel (1982)
- pág. 30. Retrato de Maurice Quentin de La Tour (1753) conservado en el Museo del Louvre de París.
- pág. 33. Retrato de John Linnell (1833) en posesión del Haileybury College, Inglaterra. Habakkuk, H.J.: Robert Malthus, F.R.S. (1766–1834). *Notes Rec. R. Soc. Lond.* 14, 99–108 (1959)
- pág. 37. Grabado de Flameng (1850). Quetelet, A.: Pierre-François Verhulst. *Annu. Acad. R. Sci. Lett. B.-Arts Belg.* 16, 97–124 (1850)
- pág. 42. Heyde, C.C., Seneta, E.: *I. J. Bienaymé, Statistical Theory Anticipated.* Springer-Verlag, New York (1977) © Académie des sciences, Institut de France.
- pág. 46. Bateson, W.: *Mendel's Principles of Heredity.* Cambridge University Press (1913)
- pág. 51. Pearson, K.: *The Life, Letters, and Labors of Francis Galton*, vol. 1. Cambridge University Press (1914)
- pág. 51. Retrato de Watson en la Biblioteca del Trinity College, Universidad de Cambridge. Kendall, D.G.: Branching processes since 1873. *J. Lond. Math. Soc.* 41, 385–406 (1966)
- pág. 57. Documentos de Alfred J. Lotka. Documentos de política pública. Departamento de Libros Raros y Colecciones Especiales. © Princeton University Library.
- pág. 61. Titchmarsh, E. C.: Godfrey Harold Hardy 1877–1947. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 6, 446–461 (1949)
- pág. 64. Stern, C.: Wilhelm Weinberg. *Genetics* 47, 1–5 (1962)
- pág. 67. G.H.F.N.: Sir Ronald Ross 1857–1932. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 1, 108–115 (1933) © The Royal Society.
- pág. 76. Whittaker, E.T.: Vito Volterra 1860–1940. *Obit. Not. Fellows R. Soc.*

- 3, 690–729 (1941)
- pág. 80. Yates, F., Mather, K.: Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 9, 91–120 (1963) © The Royal Society/Godfrey Argent Studio.
 - pág. 84. Yates, F.: George Udny Yule. *Obit. Not. Fellows R. Soc.* 8,308–323 (1952)
 - pág. 92. Heyde, C.C., Seneta, E. (eds.): *Statisticians of the Centuries*. Springer, New York (2001)
 - pág. 102. www.britannica.com/EBchecked/topic/252257/J-B-S-Haldane © Basano and Vandyk Studios.
 - pág. 109. Hill, W.G.: Sewall Wright, 21 December 1889–3 March 1988. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 36, 568–579 (1990) © Llewellyn Studios, Chicago.
 - pág. 106. Nybølle, H.C.: Agner Krarup Erlang f. 1. Januar 1878 - d. 3. Februar 1929. *Mat. Tidsskr. B*, 32–36 (1929)
 - pág. 118. Tikhomirov, V.M.: A.N. Kolmogorov. In: Zdravkovska, S., Duren, P.L. (eds.) *Golden Years of Moscow Mathematics*, 2nd edn., págs. 101–128. American Mathematical Society (2007)
 - pág. 118. *I. G. Petrowsky Selected Works Part I*. Gordon and Breach, Amsterdam (1996) © Taylor and Francis Books UK.
 - pág. 123. Fotografía de Denys Kempson. Crowcroft, P.: *Elton's Ecologists, a History of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press (1991)
 - pág. 126. © Geoffrey Grimmett.
 - pág. 132. Charlesworth, B., Harvey, P.: John Maynard Smith, 6 January 1920–19 April 2004. *Biog. Mem. Fellows R. Soc.* 51, 253–265 (2005) © The Royal Society.
 - pág. 138. © Samuel Schläefli / ETH Zürich.
 - pág. 145. Selected works of J. Song. *Science Press*, Beijing (1999) © Song Jian.

Como subrayó Eugene Wigner, las matemáticas han demostrado una eficacia inconmensurable en las ciencias físicas y sus aplicaciones tecnológicas. El papel de las matemáticas en las ciencias biológicas, médicas y sociales ha sido mucho más modesto, pero ha crecido recientemente gracias a la capacidad de simulación que ofrecen los ordenadores modernos.

Este libro recorre la historia de la dinámica de poblaciones - un tema teórico estrechamente relacionado con la genética, la ecología, la epidemiología y la demografía - en la que las matemáticas han aportado importantes conocimientos. Presenta una visión general de la génesis de varios temas de gran relevancia: el crecimiento exponencial, desde Euler y Malthus hasta la política china del hijo único; el desarrollo de los modelos estocásticos, desde las leyes de Mendel y la cuestión de la extinción de los apellidos hasta la teoría de la percolación para la propagación de epidemias, y las poblaciones con dinámicas caóticas, en las que se entremezclan el determinismo y el azar.

El lector de este libro verá, desde una perspectiva diferente, los problemas a los que se enfrentan los científicos cuando los gobiernos piden predicciones fiables para ayudar a controlar epidemias (COVID, gripe, SIDA), gestionar los recursos renovables (cuotas de pesca, propagación de organismos modificados genéticamente) o anticiparse a evoluciones demográficas como el envejecimiento.

Con los recientes avances de la traducción automática, ya no se justifica el virtual monopolio de una sola lengua en la literatura científica. La creciente alienación lingüística en las universidades puede revertirse. Con esta traducción al español, cuidadosamente revisada por dos especialistas en dinámica de poblaciones, esperamos mostrar este nuevo camino.



15€