

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS



BIOMATEMATICAS: TEORIA Y PRACTICA

ECUACIONES DIFERENCIALES ORDINARIAS

TESIS PROFESIONAL

Que Para Obtener el Título de

B I O L O G O
P r e s e n t a

JAMES BARDWELL CURTS GARCIA

México, D. F.

1978



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres, hermanos y abuelos

Quiero agradecer a mi director de tesis Biol. Luis Bojórquez C., la supervisión que tuvo este trabajo. También a la Dra. Rosalia Ridaura y al Biol. Jorge Soberón por sus valiosos comentarios, así como, a Fis. Ma. Luisa Marquina, Fis. Marcial Bonilla y Biol. Nora Espinosa por su apoyo constante.

INDICE

Introducción	pp. 1-3
Primera Parte: Biología y Matemáticas	pp. 4-23
Segunda Parte: Teoría y Práctica	pp. 24-97
Conclusiones.	pp. 98-103

PROLOGO

Carta de un joven Francés a Jean Rostand *

"Tengo diecisiete años, y sueño con la Historia Natural, pero mi mediocridad en el plano de las Matemáticas puede frenarme irremediablemente. Las Matemáticas me inspiran un asco que no -- puedo superar. ¿Realmente sin ellas -- no puedo consagrarme al estudio de la vida? ¿Cómo resignarme a no hacer la carrera que una quiera, y en la que -- uno se encontraría a gusto!"

*Rostand, J. (1971). El Correo de un Biólogo. Alianza Editorial.
Madrid. p. 24

INTRODUCCION

Esta tesis está escrita principalmente para aquellos docentes, biólogos, físicos o matemáticos dedicados a la enseñanza de las matemáticas en Biología, con el propósito de contribuir a mejorar la enseñanza de conceptos matemáticos y su metodología a los alumnos de esta carrera o de otra rama Biomédica.

Lo anterior es con el fin de enseñar a los alumnos a describir o predecir cuantitativamente los fenómenos biológicos, a través de la traducción de las variables, conceptos físicos o biológicos del problema o sistema natural, a un conjunto de relaciones matemáticas, que le permitirán posteriormente, sistematizar y organizar el nivel de conocimiento alcanzado.

Para lograr esta metodología de enseñanza, el presente trabajo se ha dividido en tres partes:

1. La primera, subdividida en cuatro secciones:
 - a) La relación entre la biología y las matemáticas en los últimos trecientos años.
 - b) La descripción cuantitativa de fenómenos biológicos

como un método de análisis en la investigación científica.

c) Los modelos matemáticos como hipótesis cuantitativas en biología.

2. En la segunda parte se desarrollan cinco ejemplos teórico-prácticos, los cuales pretenden los siguientes objetivos generales:

a) Analizar sistemas subcelulares, celulares y supracelulares, a través de ecuaciones diferenciales ordinarias, para orientar la investigación propuesta hacia resultados cuantitativos.

b) Construir sistemas matemáticos, llamados "modelos", como representaciones abstractas de sistemas biológicos.

c) Analizar el mecanismo de retroalimentación entre el sistema real y el sistema matemático.

d) Comprender las simplificaciones realizadas por el modelo con respecto al fenómeno natural.

e) Predecir situaciones biológicas a partir de postulados o supuestos matemáticos.

3. En la tercera parte, se expone como conclusión del presente trabajo, los problemas y las posibles alternativas en la enseñanza de biomatemáticas, señalando como eje --

conceptual el manejo teórico-práctico de los modelos matemáticos analizados en clase.

Algunos de los lectores, posiblemente físicos o matemáticos, sentirán que el desarrollo matemático que se sigue en cada uno de los ejemplos, es demasiado obvio o trivial. Pero en mi experiencia y en la de algunos otros autores (Dudley, 1977; Patton, 1965), aun cuando no se pretende, en este caso, enseñar ecuaciones diferenciales, tanto los docentes como los estudiantes biólogos, aprecian el que se explique con detalle la solución de un problema cuando éste se encuentra desarrollado en términos matemáticos.

Finalmente, deseo señalar, que la idea de esta tesis, surgió en torno a lo expuesto por Gause en 1934:

" No hay duda en que un problema biológico debe ser resuelto mediante la experimentación y no en el escritorio de un matemático. Pero para penetrar más profundamente en la naturaleza del fenómeno, debemos combinar el método experimental con la teoría matemática, una posibilidad que ha sido creada por brillantes investigadores. La combinación del método experimental con la teoría cuantitativa es en general uno de los instrumentos más poderosos en las manos de la ciencia contemporánea"

"BIOLOGIA Y MATEMATICAS"

1.- El papel de las matemáticas en la Biología.

El desarrollo del lenguaje ordinario no sólo se ha limitado a la manipulación, registro o transmisión de nuestras ideas o pensamientos, sino también ha contribuido a la interacción entre el pensamiento y el lenguaje mismo, como es el caso entre el pensamiento y el lenguaje matemático, particularmente cuando utilizamos a este último para propósitos exactos o precisos. (Bailey, 1967, 1977). De acuerdo con Taton (1972), desde la Antigüedad, un cierto número de investigadores han reflexionado con respecto a las interacciones de los diversos dominios del conocimiento científico y en particular, el papel que concierne a las matemáticas en la explicación de los diversos tipos de fenómenos naturales.

Sin embargo, Bartlett (1968) menciona que el uso de las matemáticas en cualquier ciencia es una función bastante crítica, ya que los postulados cuantitativos que emergen de ella, sólo son posibles cuando se elabora un cuerpo coherente de hechos que se quiera analizar.

Esta construcción lógica ha llevado a la Biología

interrelacionarse con las matemáticas a través de las siguientes etapas* :

a) Empírica. De acuerdo a Bernal (1972), la matemática, o por lo menos la aritmética, surgió antes que la escritura. El manejo de los signos representativos de objetos (como simples símbolos) significó la posibilidad de ejecutar por vez primera las operaciones elementales de adición y sustracción sin contar los objetos reales en el campo. Dado que la trayectoria del avance técnico -- fue en principio a partir de la organización social, cacería, domesticación de animales, agricultura, etc., la matemática desarrolló en esta etapa un papel mediocre -- en la Biología, limitándose a la enumeración de especies y otras aplicaciones triviales.

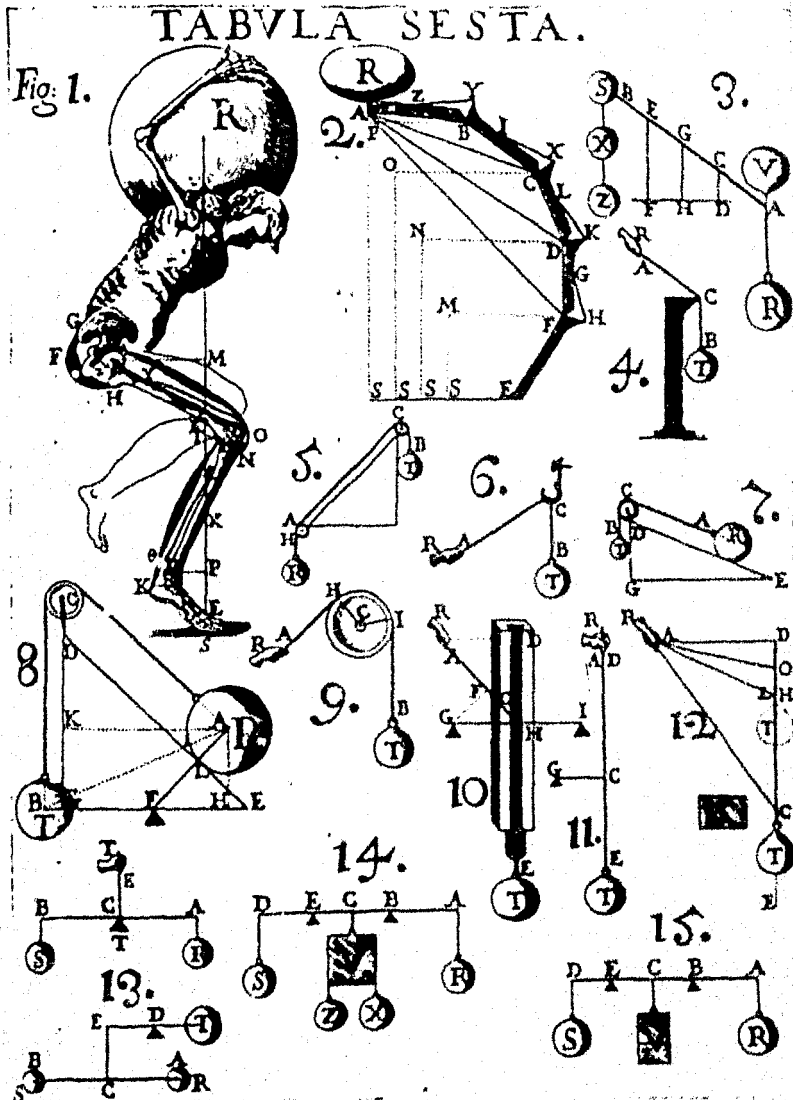
b) Experimental.

El desarrollo de la ciencia física en los siglos XVII, XVIII, XIX originó que en esta etapa se pasara de las enumeraciones a la Geometría y el Algebra. Este desarrollo condujo a un interés renovado por la compren--

* Esta etapas han sido tomadas de Queneau (1971) y su contexto original ha sido adaptado para el caso de la Biología.

si3n cient3fica de los organismos. En el siglo XVII, - por ejemplo, la pr3ctica mecanicista llev3 a Galileo a examinar entre muchos otros aspectos, la altura l3mite de un 3rbol, m3s all3 de la cual un peque1o desplazamiento (de la altura, como dimensi3n lineal) resultaría en - un doblamiento continuo del tronco. Estudia tambi3n

el efecto de incrementar el tama1o de un animal con respecto a sus dimensiones lineales; la elasticidad del esqueleto y de los m3sculos, etc. As3 mismo, en 1628 -- William Harvey (1578-1657) propone un modelo mec3nico pa- ra explicar la circulaci3n de la sangre, a partir de una investigaci3n activa de ingenier3a hidr3ulica, llevada a cabo por medio de experimentos pr3cticos. A finales de - este siglo, Giovanni Alphonso Borelli (1608-1678), llev3 m3s adelante la analog3a de Descartes acerca del animal- m3quina y del hombre-m3quina, al explicar con base en -- principios mec3nicos, el movimiento de las extremidades del hombre y de los animales. Publicado aproximadamente diez a1os antes del escrito *Philosophia Naturalis Princ3pia Mathematica* de Isaac Newton, el trabajo de Borelli - est3 formulado en t3rminos muy fuertes de geometr3a como una aportaci3n a la mec3nica. (Morowitz, 1965)



El diagrama es parte del trabajo de Borelli y, muestra como en términos de la física pre-newtoniana, Bonelli intentó resolver algunos problemas del movimiento mecánico del cuerpo. (Fig. tomada de Morowitz, 1965).

En los siglos XVIII y XIX, el avance de la Biología se debió, de acuerdo a Bernal (1972), a las exploraciones geográficas emprendidas primordialmente con la esperanza de descubrir y explotar nuevos productos naturales; a las necesidades de la medicina, con su énfasis en la fisiología y la anatomía; a las necesidades y problemas -- planteados por la revolución agrícola y finalmente a las necesidades de la industria en expansión. Aunque la gran mayoría de estos trabajos recolectan, examinan y ordenan una enorme cantidad de hechos con un caracter fuertemente verbalista, otros en cambio, expresan o interpretan ciertos problemas o situaciones biológicas en términos matemáticos. Por ejemplo en 1798 Thomas R. Malthus predijo (en su libro *First essay on Population*) el crecimiento de una población de organismos como una progresión geométrica; posteriormente Verhulst en 1839, modifica esta modalidad de crecimiento a través del desarrollo de la función logística. Finalmente, es clásico en el siglo XIX, el trabajo desarrollado por Gregorio Mendel para predecir la segregación de los caracteres transmitidos por herencia en cruza entre homocigotos y heterocigotos.

- c) Analítica; la cual consiste en explicar o predecir hechos, generalmente a través de ecuaciones diferenciales.

Al respecto, comenta Queneau (1971), "sólo la Física ha llegado en su conjunto a esta etapa, y otras ciencias, como la Biología, han quedado muy por detrás tratando con este método dominios muy pequeños". Como ejemplo de este dominio, el autor cita las ecuaciones Íntegro-diferenciales de Volterra como dignas de interés.

Si bien es cierta la diferencia en el uso de las matemáticas en las "ciencias exactas" o "ciencias duras" (Bunge, 1969), Queneau no considera la extensión que han tenido las ecuaciones diferenciales en el avance y desarrollo de la Biología contemporánea, como puede apreciarse al consultar, entre otros a: Atkins (1969), Defares y Sneddon (1961), Maynard Smith (1971), Rashevsky -- (1961) ; Waterman y Morowitz (1965).

- d) Axiomática. El método axiomático y el método experimental son los dos pilares fundamentales en los que se basa y construye la ciencia. El método experimental es utilizado siempre y cuando la observación se haya efectuado. En cambio la axiomatización requiere del razonamiento y se ha caracterizado en la Física y en las Matemáticas -- por deducir hechos a partir de condiciones lógicas admitidas sin demostración, pero apoyadas por algún criterio de verdad.

Entre los primeros trabajos de axiomatización de la Biología, se encuentra el trabajo de Woodger (1937), cuya monografía "The Axiomatic Method in Biology", intenta utilizar la lógica simbólica para formular y ordenar el pensamiento y conocimiento biológico. Sin embargo, para Morowitz (1965), la influencia del trabajo de Woodger habría de aguardar algún tiempo, ya que de momento no se sabía que métodos matemáticos eran los adecuados para la Biología axiomática. Actualmente Williams (1970), ha establecido un conjunto de axiomas que generan la Teoría Darwiniana sobre evolución como un sistema en el cual, - en términos generales, se establecen dos axiomas que esbozan las propiedades fundamentales de reproducción y -- cinco axiomas restantes que delinean las relaciones hereditarias entre el organismo y su medio. Estos siete axiomas contienen todos los conceptos y relaciones fundamentales de la Teoría, y se han deducido a partir de ellos, fenómenos de evolución bastante conocidos, como lo es la descendencia con modificaciones adaptativas. Así mismo, para Williams (1970), el valor de la axiomatización como un sistema deductivo radica, en proveer una técnica para descubrir fenómenos que son demasiado remotos o imperceptibles de la observación e intuición humana*.

2.- La Necesidad de las Matemáticas en la Biología.

El desarrollo de la Biología ha traído consigo -- una interacción cada vez más grande con otras disciplinas, y ha dado por resultado el paso de la descripción meramente cualitativa a la cuantitativa. Para Mather (1971), generalizaciones tan básicas como la teoría celular y principios -- tan importantes como la selección natural, emergieron mientras se procedió a las descripciones y comparaciones cualitativas.

Sin embargo, actualmente la mayoría de la investigación biológica supone el análisis matemático, ya que las observaciones van siendo más precisas y extensivas. Así por ejemplo, basta con que uno considere la aplicación de los -- conceptos de estadística al diseño y análisis de experimentos o el uso de los procesos estocásticos al estudio del -- crecimiento de las poblaciones biológicas, para darse cuenta que hay muchos aspectos de los cuales el pensamiento matemático les proporciona dimensiones del mismo inalcanza--

* Como ejemplo, se puede recordar que la axiomatización de la Mecánica Newtoniana resultó en el descubrimiento del planeta Neptuno.

bles con métodos puramente verbales (Bailey, 1967).

Aunque algunas de estas aplicaciones serán más tarde consideradas con mayor detalle, podemos mencionar de manera breve que la descripción de un sistema biológico -- por métodos matemáticos será siempre en términos precisos y no ambiguos. Así, por ejemplo, para expresar el crecimiento relativo en el tiempo t entre dos dimensiones dadas (x,y) de un organismo, se puede utilizar de manera concreta y precisa la siguiente ecuación diferencial (Huxley, -- 1932):

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = b \cdot \frac{1}{x} \cdot \frac{dx}{dt} \quad (b \text{ es una constante } > 0)$$

El valor especial de las matemáticas en la Biología no radica de manera esencial en que pueda utilizarse como una herramienta de trabajo operativo, sino en su poder de abstracción, que le permite poner al descubierto relaciones fundamentales entre distintas entidades y procesos. -- (Moore, 1964).

Para ilustrar lo anterior, utilizaré como ejemplo un modelo sencillo acerca de la producción de calor en el músculo esquelético, según Hill (1938):

- Casi todas las reacciones químicas y algunos cambios físicos se acompañan por absorción o liberación de calor. La contracción muscular produce calor, y la medida de éste es de considerable interés, debido a que puede suponerse alguna relación entre el calor liberado y las reacciones químicas involucradas en el proceso mismo. Medir la producción de calor es un pre-requisito en cualquier intento de medir la energía producida por la contracción muscular. Esta energía (E), es la suma del trabajo hecho por el músculo contra una carga (W) y el calor producido por la contracción (H), o bien (utilizando el lenguaje matemático):

$$E = H + W$$

Inclusive, si el trabajo hecho por el músculo durante la contracción se define como el producto de la fuerza ejercida (F) por la distancia de acortamiento (x), y consideramos el calor liberado durante la contracción como una relación directamente proporcional a la distancia (x) en la que el músculo se acorta, entonces la energía liberada por el músculo (E), podrá ser definida como:

$$E = \text{Calor de acortamiento} + \text{trabajo mecánico}$$

$$E = a \cdot x + F \cdot x = x(a + F)$$

Por lo tanto, la tasa instantánea de liberación - de energía durante la contracción se puede expresar como:

$$\frac{dE}{dt} = \frac{dx}{dt} (a + F) = v(a + F)$$

(v es la velocidad de acortamiento)

De ejemplo anterior, se concluye en efecto, que las matemáticas pueden proporcionar una descripción abstracta y simplificada del sistema estudiado. Esta abstracción - puede valorarse en términos de tres propiedades (Odum, 1972):

- a) Realismo, que se refiere al grado en que los enunciados matemáticos corresponden, al traducir en palabras, a los conceptos biológicos que se suponen representar.
- b) Precisión, es la capacidad de la abstracción matemática de predecir un cambio numérico y de imitar los datos en que se basa.
- c) Generalidad, se refiere a la amplitud de aplicabilidad - de la abstracción hecha (esto es, al número de situaciones distintas en las que se pueda aplicar).

3.- Los Modelos Matemáticos en Biología.

El concepto de ciencia se aplica tanto para denominar el proceso de elaboración de los conocimientos científicos, como a todo el sistema de conocimientos comprobados por la práctica (Kedrov y Spirkin, 1968). Estos procesos -- tienen que ver con la investigación y la explicación de los fenómenos que rodea al mundo natural, comenzando por lo general, con una idea que se transfiere en hipótesis acerca -- de las relaciones entre algunos de los factores del sistema estudiado.

La comprobación científica de la hipótesis, ya -- sea de origen factual proveniente de ramas que estudian hechos como la física, la química, la biología; o de origen -- formal, como es el caso de la lógica y las matemáticas, representa uno de los pasos fundamentales en la ciencia y en el método científico (Rivera, 1975). Si la hipótesis que ha de ser puesta a prueba es de origen formal, su demostración consistirá en la prueba de su coherencia -- o incoherencia -- con enunciados (axiomas, postulados o definiciones) previamente aceptados. En cambio si el enunciado en cuestión se -- refiere a un problema material, su hipótesis deberá recu-- rrir a la comprobación empírica, que tiene como procedimiento

tos básicos la observación y la experimentación (Bunge, -- 1973).

Sin embargo, si la comprobación de una hipótesis depende de la naturaleza del problema (fáctico o formal), entonces se podrá cuestionar lo siguiente: ¿Cómo confrontar una hipótesis que a su vez sea fáctica y formal?. Para resolver la pregunta planteada, analice el siguiente problema expuesto por D'Arcy Thompson y en el cual se presenta una hipótesis con las características anteriormente cuestionadas:

- Se sabe que cuanto más crece un animal acuático, mayor puede ser su velocidad de desplazamiento; esto es, porque su energía disponible depende de la masa de sus músculos, mientras que a su movimiento a través del agua se opone el "roce de la piel", que aumenta sólo como el cuadrado de sus dimensiones lineales. La velocidad (V) que alcance, depende del trabajo (W) que pueda hacer y la resistencia (R) que pueda vencer; por mecánica elemental tenemos que:

$$\text{Si } W \propto RV^2 \quad \text{y} \quad W \propto L^3, R \propto L^2$$

$$\text{entonces } V^2 \propto \frac{W}{R} \propto \frac{L^3}{L^2}$$

Por lo tanto $v^2 \propto L$ o bien: $v \propto \sqrt{L}$

Nótese, que en términos matemáticos, a partir de un postulado (o suposición), se ha llegado a predecir que v es proporcional a \sqrt{L} , y por lo tanto la demostración en estos términos es completa. ¿Pero se podrá afirmar en términos biológicos que, cuanto mayor es un pez, éste tenderá a ir más rápido, pero sólo en proporción de la raíz cuadrada de su longitud, sin haber pasado por el proceso de verificación?

La pregunta anterior, plantea en términos generales el hecho de como confrontar una hipótesis que a su vez sea fáctica y formal. Se observa que de tratarse de una comprobación formal, su demostración ha sido completa. Sin embargo, como el planteamiento anterior también es un enunciado referente a hechos de experiencia, sólo será verdadero cuando se confirme por la observación o la experiencia. Así mismo, señalaré de acuerdo con Rivera (1975), que una hipótesis es una suposición que pretende dar una explicación de las relaciones que se dan entre un cierto orden de hechos; y pasa a ser verdad demostrada si resulta que del hecho supuesto, y sólo de él, se sigue una consecuencia, cuya validez se averigua mediante la experiencia.

Por lo tanto, y para resumir lo anteriormente expuesto, la autenticidad de una hipótesis de origen fáctico formal común, estará en función no sólo de la deducción matemática, sino también de su comprobación experimental.

Lo anterior nos conduce a preguntar la finalidad de plantear este tipo de hipótesis en Biología. Antes de contestar directamente, observe otra vez la hipótesis $V \propto \sqrt{L}$. Difícilmente, sin la ayuda de la abstracción matemática o del postulado mecánico pudo haberse llegado a esta predicción. Incluso, de no haber recurrido a lo cuantitativo, la hipótesis estaría sólo en términos cualitativos, es decir: - "si la velocidad de un animal acuático depende de la masa de sus músculos, entonces cuanto más crece éste, mayor podrá ser su velocidad".

Por lo tanto, una de las razones fundamentales por la que se construye una hipótesis cuantitativa en Biología, es por su alto poder predictivo que puede establecer entre dos (o más) variables de un fenómeno (en este caso, velocidad y tamaño). Convencionalmente el sistema matemático que proporciona una descripción abstracta y simplificada de algún sistema recibe el nombre de "modelo matemático descriptivo",

En términos generales, las ecuaciones o relacio-

nes que definen a un modelo matemático pueden adoptar una diversidad de formas (teoría y transformación de conjuntos, álgebra matricial, ecuaciones diferenciales, etc). Sin embargo, cualquiera que esta sea, autores como Bartlett (1968), coinciden en señalar que la palabra "modelo" es utilizada de manera deliberada, para sustituir el complejo biológico por un sistema hipotético idealizado. Así mismo, Williams (1967) menciona que el modelo matemático de cualquier fenómeno contribuye al conocimiento del mismo, sólo si las conclusiones obtenidas pueden probarse contra la evidencia experimental.

Es importante hacer notar que existen otro tipo de modelos matemáticos cuyo grado de aproximación no puede medirse como ocurre en un modelo descriptivo; son llamados "Modelos Teóricos" (Soberón, 1977), y de acuerdo con este último autor, los modelos teóricos buscan principalmente -- ayudar a generar hipótesis y proporcionar posibles explicaciones de un fenómeno.

REFERENCIAS DE LA INTRODUCCION.

- 1.- Atkins, G.L. (1969). Multicompartment Models for Biological Systems. Methuen. Londres.
- 2.- Bartlett, M.S. (1968). Biomathematics. The Clarendon Press. Oxford.
- 3.- Bailey, N.T.J. (1967). The Mathematical Approach to -- Biology and Medicine. John Wiley & Sons. Nueva York.
- 4.- ----- (1977). Mathematics, Statistics, and -- Systems for Health. John Wiley & Sons. Nueva York.
- 5.- Bernal, J.D. (1972). La Ciencia en la Historia. Universidad Nacional Autonoma de México. México.
- 6.- Burge, M. (1959). La investigación científica. Ariel. Barcelona.
- 7.- ----- (1973). La Ciencia, su Método y su Filología. Siglo XX. Buenos Aires.
- 8.- Defares, J.G. y I.N. Sneddon. (1960). The Mathematics of Medicine and Biology. Year Book Medical Publishers, Inc. Chicago.
- 9.- Gause, G.F. (1934). The Struggle for Existence. Edición reimpressa en 1964 por Hafner Publ. Co. Nueva York
- 10.- Hill, A.V. (1938). Heat of shortening and dynamic -- constants of muscle. Proc. Roy. Soc. London 126

- 11.- Huxley, J. (1932). Problems of Relative Growth. Edición no abreviada por Dover Publications Inc. Nueva York.
- 12.- Kedrov, M.B. Y A. Spirkin. (1968). La Ciencia. Ed. Grijalbo, S.A. Colección 70. México.
- 13.- Maynard-Smith, J. (1971). Mathematical Ideas in Biology. Cambridge University Press. Londres.
- 14.- Mather, F. (1967). The Elements of Biometry. Chapman and Hall Science Paperbacks. Londres.
- 15.- Morowitz, H.J. (1965). The Historical Background. En: Waterman, T.H. y Morowitz, H.J. Theoretical and Mathematical Biology.
- 16.- Moore, E.F. (1964). Mathematics in the Biological Sciences. Sci. Am. 211(3):148-164.
- 17.- Odum, E.P. (1972). Ecología. Ed. Interamericana. México.
- 18.- Patton, A.R. (1965). Biochemical Energetics and Kinetics. W.B. Saunders Co. Filadelfia.
- 19.- Queneau, R. (1971). El lugar de las Matemáticas en la clasificación de las Ciencias. En: Aparicio, M.L. Antología de las Matemáticas, Lecturas Univesitarias No. 7, U.N.A.M. México.
- 20.- Rashevsky, N. (1960). Mathematical Biophysics. Physico-Mathematical Foundations of Biology. 2 vols. Dover Pu-

- blications Inc. Nueva York.
- 21.- Rivera, M.M. (1975). Comprobación Científica de Hipótesis. A.N.U.I.E.S., México.
 - 22.- Soberón, J. (1977). Algunos Conceptos Ecológicos Implícitos en el Fenómeno de Competencia Interespecífica. Un Modelo Matemático. Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, U.N.A.M. México.
 - 23.- Taton, R. (1972). Historical Observations Concerning the Relationship between Biology and Mathematics. En: Breck, A.D. y W. Yourgrau (ed). Biology, History and Natural Philosophy. Plenum Publ. Corp. Nueva York.
 - 24.- Thompson, D'A.W. (1975). On Growth and Form. Reimpresión de la edición abreviada editada por J.T. Bonner. Cambridge University Press. Londres.
 - 25.- Waterman, T.H. y Morowitz, H.J. ed. (1965). Theoretical and Mathematical Biology. Blaisdell Publ. Co. Nueva York.
 - 26.- Williams, B.M. (1970). Deducing the consequences of evolution: A Mathematical Model. Theor. Biol. 29:343-385.
 - 27.- Williams, E.J. (1967). The development of Biomathematical Models. 36th session, International Statistical Institute. Sydney.

- 28.- Woodger, J.H. (1937). The Axiomatic Method in Biology.
Cambridge University Press. Londres.
- 29.- ----- (1952). Biology and Language. Cambridge
University Press. Londres.

EJEMPLO UNO: VELOCIDAD DE REDUCCION DEL COLORANTE DCPIP EN CLOROPLASTOS AISLADOS.

Los cloroplastos aislados son capaces de llevar a cabo la fase lumínica de la fotosíntesis, la cual se caracteriza por un conjunto de reacciones fotoquímicas que producen la fotólisis del agua y simultáneamente dan origen a dos transportadores de energía: el fosfato de nicotina-adenín-dinucleótido en su forma reducida (NADPH_2) y el trifosfato de adenosina (ATP), los cuales a continuación son utilizados para la reducción del bióxido de carbono en la fase oscura (De Witt, 1977)

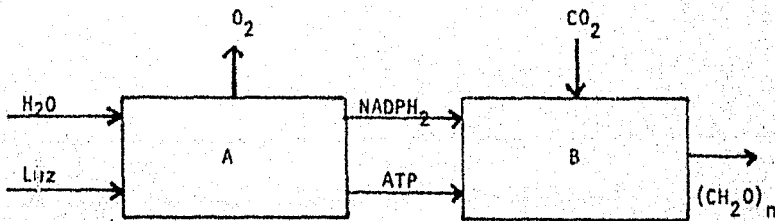


Fig. 1.1 Diagrama de bloques que señala las variables de entrada y salida de las fases lumínica (A) y oscura (B) de la fotosíntesis. (Adaptado de Hall y Rao, 1977)

La actividad fotosintética de los cloroplastos -- (como se explica posteriormente en la parte experimental de este ejemplo), se lleva a cabo cuando la clorofila "a" y -- otros pigmentos asociados al Fotosistema II absorben la e--nergía de los cuantos del extremo de luz azul (400 nm) y roja (800 nm) de acuerdo a la ley de Lambert y Beer (Fogg, --1972). Esta absorción puede ser expresada cuantitativamente de la siguiente forma (Clayton, 1974):

$$-\frac{dI}{I} = \alpha \cdot C \cdot dx \quad (\text{ec. 1.1})$$

en donde:

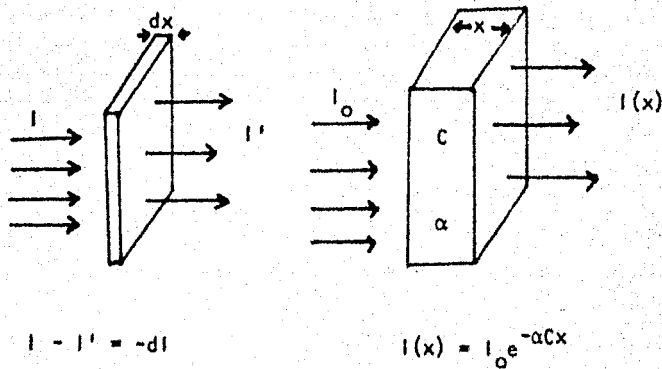
dI = Intensidad de la luz que ha pasado por la solución en un trayecto de dimensión (longitud) dx .

dx = longitud de la trayectoria que la luz atraviesa en la solución.

C = concentración de las moléculas que absorben la luz.

α = constante que especifica la magnitud de la absorción, la que depende a su vez de la longitud de onda y del material que se emplee.

Si la ecuación 1.1 es integrada sobre un grosor finito, de cero a x , entonces se obtendrá la relación que se muestra a continuación (Fig. 1.2).



$$\frac{-dI}{I} = \alpha \cdot C \cdot dx$$

Fig. 1.2 Forma diferencial e integral de la ley de Lambert y Beer. Se supone una iluminación por rayos paralelos de luz monocromática con longitud de onda λ . dx se mide en el sentido del haz de rayos incidentes cuya intensidad es I_0 ; $I'(x)$ e $I(x)$ indican la intensidad de luz que no es absorbida por la solución una vez que el haz incidente ha pasado por una capa de solución cuya longitud es dx y x , respectivamente. α es una constante que depende de λ y del material en solución. (Fig. adaptada de Clayton, 1974).

Al integrar numericamente se obtiene:

$$a) \int_{I_0}^x \frac{dI}{I} = \int_0^x \alpha \cdot C \cdot dx$$

$$b) - \int_0^x \frac{dI}{I} = \alpha \cdot C \int_0^x dx$$

$$c) - \ln I \Big|_0^x = \alpha \cdot C \cdot x \Big|_0^x$$

$$d) \ln I_x - \ln I_0 = -\alpha \cdot C(x - 0)$$

$$e) \ln \frac{I_x}{I_0} = -\alpha Cx$$

$$f) \frac{I_x}{I_0} = e^{-\alpha Cx}$$

$$g) I_x = I_0 e^{-\alpha Cx} \quad (\text{ec. 1.2})$$

Si ahora se supone que la tasa fotosintética -- (dV) dada por la velocidad de reducci3n de un oxidante como el DCPIP (2,6 diclorofeno-indofenol) depende de la longitud de la trayectoria (dx), de la luz que atraviesa la -- soluci3n de cloroplastos, entonces simbolicamente, lo ante

rior puede ser escrito como:

$$-\frac{dv}{v} = k \cdot C \cdot dx \quad (\text{ec. 1.3})$$

Integrando de cero a x , se obtiene la forma integral de la ecuación anterior:

$$v_x = v_0 e^{-kCx}$$

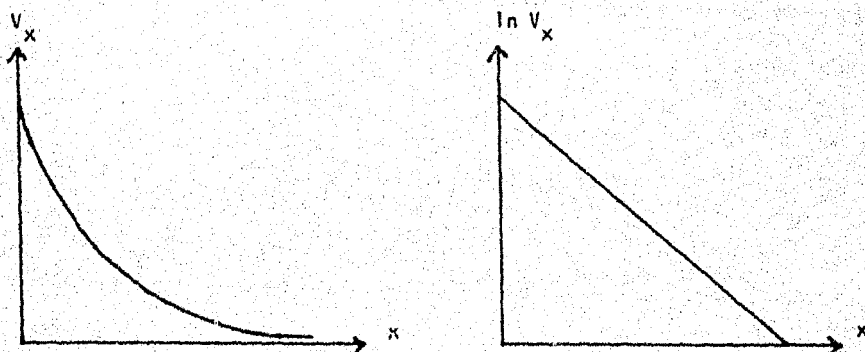


Fig. 1.3 Tasa fotosintética dada por la velocidad de reducción del DCPIP en función de la longitud de la trayectoria (x) de la luz que atraviesa la solución de cloroplastos.

V_x = Velocidad de reducción del DCPIP en función de la longitud de la trayectoria (x) de la luz que atraviesa la solución de cloroplastos.

V_0 = Velocidad inicial de reducción.

k = constante que especifica la magnitud de reducción del colorante. Su valor puede ser calculado a partir de la pendiente de la gráfica (b).

Si bien la validez de la ec. 1.3 como hipótesis depende no sólo de su coherencia matemática, sino también de su comprobación experimental (como se sugiere en la parte experimental de este ejemplo), la importancia de este modelo radica esencialmente en mostrar la analogía entre la absorción de la luz en un sistema de laboratorio con sistemas naturales. Así por ejemplo, con datos experimentales presentados por Fogg (1972), la tasa fotosintética (dada en mg de carbón/m³/día) de un lago cerca de Uppsala, Suecia, en función de la profundidad de éste (Fig. 1.4) es análoga a la forma integral de la ecuación 1.3 en una escala logarítmica, si se considera que la penetración de la luz en sistemas acuáticos obedece la ley de Lambert y Beer.

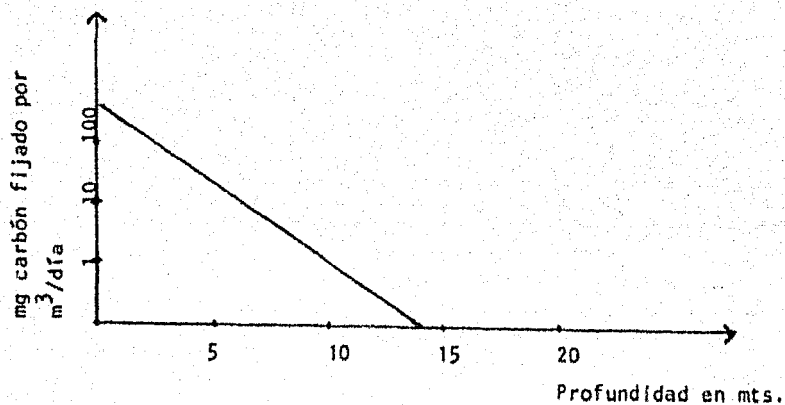


Fig. 1.4 Tasa fotosintética dada en mg de carbono fijado - por m^3 /día en función de la profundidad en un lago cerca - de Uppsala, Suecia, de acuerdo con datos experimentales -- presentados por Fogg (1972).

Finalmente, si el modelo aquí tratado puede considerarse como un sistema hipotético idealizado, habrá que señalar que muchas veces la función de los modelos es proporcionar una descripción abstracta y simplificada de un grupo de observaciones o fenómenos para orientar la investigación hacia resultados cuantitativos.

PARTE EXPERIMENTAL: FOTOSÍNTESIS IN VITRO DE CLOROPLASTOS DE ESPINACA.

Los cloroplastos aislados cuidadosamente son capaces de efectuar una reducción (dependiente de la luz) -- del colorante 2,6 diclorofenol-indofenol, la cual puede -- ser medida colorimétricamente y compararse con un testigo a la oscuridad. La reducción de dicho colorante, también -- conocido como DCPIP, es debido a una reacción dependiente de la luz, ya que el cloroplasto logra utilizar al DCPIP -- como aceptor inicial de electrones (agente reductor) en la parte no cíclica de la fotosíntesis.

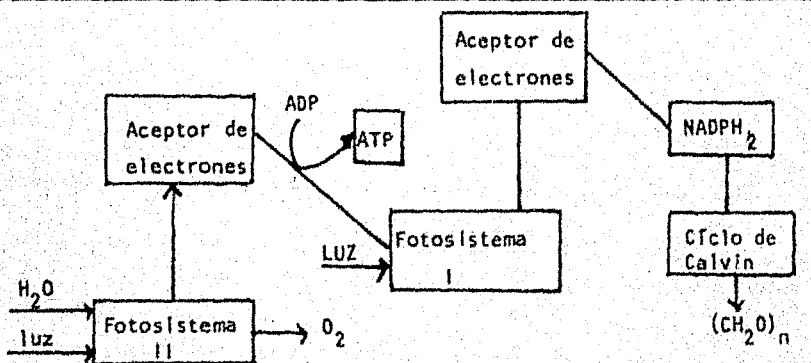
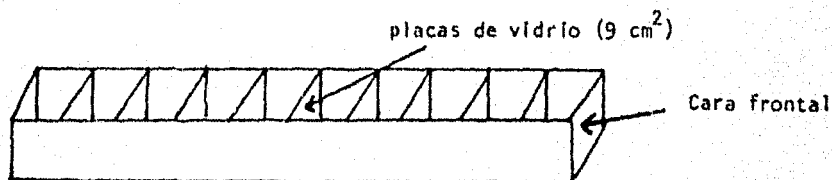


Fig. 1.5 Esquema resumido de la fotosíntesis. (Adaptado de Lehninger, 1975).

Para encontrar experimentalmente la relación entre la velocidad de reducción del DCPIP en función de la intensidad luminosa, de acuerdo con la ley de Lambert y -- Beer, procédase a montar el siguiente dispositivo:



- 1.- Construya el dispositivo rectangular de vidrio con dimensiones de 100 cm de largo por 3 cm de ancho y 3 cm de altura, dejando al descubierto la cara superior.
- 2.- Divida con placas de vidrio de 9 cm² el dispositivo en diez compartimentos iguales.
- 3.- Llene el contenido de cada compartimento con:
 - a) 20 ml de solución de cloroplastos (*)
 - b) 20 ml de DCPIP (*)
 - c) 40 ml de buffer salino (*)

* Para obtener información acerca de la obtención de cloroplastos, la concentración del DCPIP y el PH del buffer, consúltese a De Witt y Brown, 1977; Stegner, 1967.

Al terminar, cubra enseguida completamente el -- dispositivo con papel aluminio, incluyendo la cara des tapada.

- 4.- Coloque a 50 cm de la cara frontal una fuente lumnino-
sa de 40 W (recuerde que la intensidad I , disminuye --
con respecto a la distancia d , al cuadrado: $I \propto 1/d^2$.
Veáse por ejemplo a Dudley, 1977; pp 138-141).
- 5.- Destape sólo la cara frontal e ilumine durante cuatro
minutos. Al finalizar, cubra totalmente al dispositivo.
- 6.- A continuación destape la cara superior y agregue a ca
da compartimento 5 ml de una solución 100 μM de HgCl_2
(Miles et al, 1973), el cual inhibe el transporte de -
electrones al actuar como aceptor competitivo en el fo
tosistema II, y con esto la fotosíntesis cesa. Agite -
bien la solución de cloroplastos al mismo tiempo que -
agrega el cloruro mercúrico.
- 7.- Esper dos minutos y enseguida tome muestras de 10 ml -
con ayuda de jeringas de plástico y mida la densidad -
óptica de cada uno de los compartimentos en el colorí-
metro con filtro azul.
- 8.- Para obtener la velocidad de reducción neta en cada --
compartimento, reste al valor experimental el valor -
del compartimento testigo correspondiente.

- 9.- Haga la gráfica de velocidad de reducción V (como función de la densidad óptica) contra la distancia x (longitud de la trayectoria con la que la luz atraviesa la solución de cloroplastos) y discuta el resultado obtenido al comparar su curva con el modelo propuesto por la ecuación 1.3
- 10.- Discuta la validez del modelo propuesto con respecto al diseño experimental propuesto, a los datos obtenidos y a la analogía entre la absorción de la luz en este sistema de laboratorio con los datos experimentales presentados por Fogg (1972) en la fig. 1.4

REFERENCIAS AL EJEMPLO UNO.

- 1.- Clayton, R.K. (1974). Photosynthesis: How light is converted to chemical energy. An Addison-Wesley Module in Biology No. 13. Addison-Wesley, Reading, Mass.
- 2.- De Witt, W. (1977). Biology of the Cell. An evolutionary approach. W.B. Saunders Co. Filadelfia.
- 3.- De Witt, W. y E.R. Brown (1977). Biology of the Cell. Laboratory Explorations. W.B. Saunders. Filadelfia.
- 4.- Dudley, B.A.C. (1977). Mathematical and Biological Interrelations. John Wiley and Sons. Nueva York.
- 5.- Fogg, G.E. (1972). Photosynthesis. Segunda edición. -- Hodder y Stoughton. Londres.
- 6.- Hall, G.E. y K.K. Rao (1977). Fotosíntesis. Ed. Omega. Barcelona.
- 7.- Lehninger, A.L. (1975). Bioenergética. Fondo Educativo Interamericano, S.A. México.
- 8.- Miles, D.; P. Bolen; S. Farag; R. Goodin; J. Lutz; A. Moustafa; B. Rodríguez y C. Weil (1973). Hg^{++} . A DCMU independent electron acceptor of Photosystem II. Biochemical and Biophysical Research Communications. Vol. 50(4): 1113-1119.

EJEMPLO DOS: CRECIMIENTO EXPONENCIAL DE UNA POBLACION DE BACTERIAS.

La reproducción es una característica común a todas las especies animales y vegetales; constituyendo así, - uno de los criterios fundamentales que distingue el mundo - animado del inanimado. La continuidad de la vida viene asegurada por el fenómeno de reproducción, y tal y como fue se ñalado por Malthus en el siglo XVIII, es un proceso multi-- plicativo, como el que puede apreciarse en la figura 2.1, - donde se muestra un modelo de reproducción asexual de un -- clon bacteriano, cuyas células se dividen por bipartición - dando por resultado una tasa de crecimiento descrita por la siguiente progresión geométrica:

$$N_t = N_0 \cdot 2^t \quad (\text{ec. 2.1})$$

en donde:

N_t = Tamaño de la población después de t divisiones o generaciones.

N_0 = Población inicial. En el ejemplo de la figura 2.1, --

$$N_0 = 1.$$

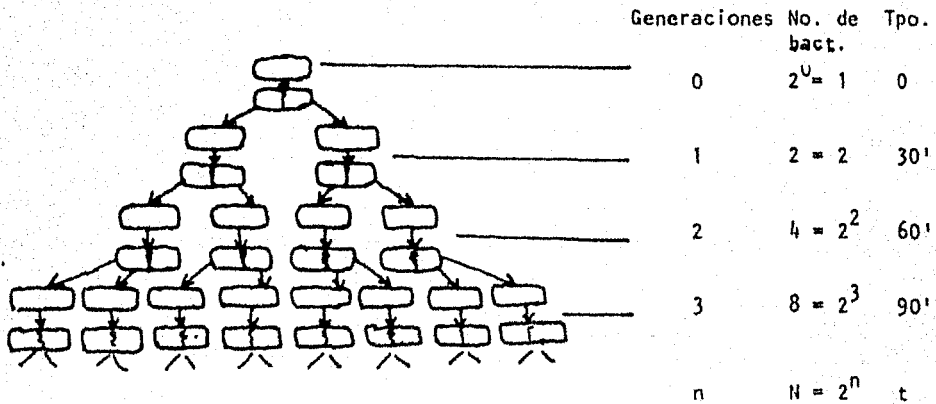


Fig. 2.1 Clon bacteriano cuyas células se dividen por bipartición. Se ha supuesto que la duración de cada generación es de 30 minutos, dando por resultado un crecimiento de tipo exponencial.

En la realidad, cuando se siembran N_0 bacterias en un medio de cultivo, los distintos fenómenos que ocurren con esta población pueden ser descritos por los siguientes períodos de desarrollo (Bryan, 1971):

- a) Una fase de retardo inicial, durante la cual hay poca o ninguna multiplicación dentro de la población; incluso algunas de las bacterias mueren antes de adaptarse al medio.
- b) Una fase logarítmica, en la que los organismos se desa

rollan a velocidad máxima, aumentando en progresión geométrica como resultado de la reproducción por bipartición. La población bacteriana se mantendrá en esta fase si el medio de cultivo no se agota, durante un período de tiempo prolongado.

- c) Una fase estacionaria, o período de meseta en el cual el medio se ha agotado y algunas de las bacterias continúan dividiéndose en condiciones fisiológicas precarias, mientras otras se lisan y mueren. Durante este tiempo, la población se mantiene constante ya que, la tasa de mortalidad es semejante a la de natalidad.
- d) Fase de declinación y muerte, por lo común de 15, 18 o 24 horas, según la especie, la cepa, la temperatura y otras condiciones del cultivo. Se observa un descenso brusco de la viabilidad de las bacterias, y en algunos casos esta fase corresponde a la formación de esporas.

Dado lo anterior, considere el cultivo de bacterias en la primera fase de retardo inicial; al tiempo $t = 0$, el tamaño de la población será N_0 . A partir de esta población inicial, vamos a suponer que en los sucesivos intervalos de tiempo ocurra lo siguiente* :

* El desarrollo que continúa a este modelo se adaptó de Machin (1976).

- a) De la población inicial N_0 , ninguna bacteria se muere.
- b) Una fracción de bacterias de la población inicial N_0 se divide. A esta fracción se le llamará rN_0 .
- c) La fracción restante, o sea la que no se divide, algebraicamente será: $(N_0 - rN_0)$.

Por lo tanto, al finalizar la primera unidad de tiempo, el tamaño de la población será:

$$\begin{aligned} N_1 &= rN_0 \times 2 + (N_0 - rN_0) \\ &= 2rN_0 + N_0 - rN_0 \end{aligned}$$

o bien factorizando:

$$N_1 = N_0(1 + r)$$

El siguiente intervalo de tiempo estará definido por:

$$\begin{aligned} N_2 &= rN_1 \times 2 + (N_1 - rN_1) \\ &= N_1(1 + r) \end{aligned}$$

Si repetimos este argumento varias veces para t intervalos, se obtiene la siguiente expresión:

$$N_t = N_{t-1}(r + 1) \quad (\text{ec. 2.2})$$

Dado que cada N_t puede ser expresado en términos

de N_{t-1} , tenemos que para N_1 se obtiene:

$$\begin{aligned} N_1 &= N_{1-1}(r + 1) \\ &= N_0(r + 1) \end{aligned}$$

Para N_2 :

$$\begin{aligned} N_2 &= N_{2-1}(r + 1) \\ &= N_1(r + 1) \\ &= N_0(r + 1) \cdot (r + 1) \\ N_2 &= N_0(r + 1)^2 \end{aligned}$$

De lo anterior se concluye que cada N_t puede ser expresada como:

$$N_t = N_0(r + 1)^t \quad (\text{ec. 2.3})$$

Nótese que si $r = 1$ en la ecuación 2.2, entonces se llega a que $N_t = N_0 \cdot 2^t$, expresión que corresponde al problema discutido en la primera parte de este ejemplo.

Considérese una vez más la ecuación 2.3. Suponga que dividimos a la unidad de tiempo t en ξ subunidades (por ejemplo, si nuestra unidad de tiempo es un minuto, entonces un segundo es una subunidad $\xi = 1/60$). Sabemos que la fracción de bacterias que se divide con respecto a la unidad de

tiempo t es r ; si esta fracción la expresamos en función de las subunidades ξ y la fracción "nueva" la llamamos ϵ , entonces podemos hacer que:

$$\epsilon = r/\xi$$

Si ahora utilizamos los mismos argumentos para deducir la ecuación 2.3 en términos de las subunidades ξ pero suponiendo que se empieza con una población inicial de N_{t-1} , se obtiene la siguiente ecuación:

$$N_t = N_{t-1} (1 + \epsilon)^\xi$$

Cuando $t = 1$, entonces:

$$\begin{aligned} N_1 &= N_{1-1} (1 + \epsilon)^\xi \\ &= N_0 (1 + \epsilon)^\xi \end{aligned}$$

Para $t = 2$:

$$\begin{aligned} N_2 &= N_{2-1} (1 + \epsilon)^\xi \\ &= N_1 (1 + \epsilon)^\xi \\ &= \{N_0 (1 + \epsilon)^\xi\} \cdot \{(1 + \epsilon)^\xi\} \\ N_2 &= N_0 (1 + \epsilon)^{2\xi} \end{aligned}$$

De lo anterior se concluye por inducción que cada N_t , en estos términos, puede ser expresada como:

$$N_t = N_0 (1 + \epsilon)^{t \cdot \xi} \quad (\text{ec. 2.5})$$

Recordando que $\epsilon = r/\xi$, entonces $\xi = r/\epsilon$. Sustituyendo este último valor en la ecuación 2.5 :

$$N_t = N_0 (1 + \epsilon)^{t \cdot r/\epsilon}$$

Si se enfatiza que ϵ es una fracción, y para ello se denomina a $\epsilon = 1/v$ (con $v > 1$), entonces sustituyendo este último valor en la expresión anterior:

$$N_t = N_0 \left\{ (1/v + 1)^v \right\}^{t \cdot r}$$

Incluso, si se asigna a $\mu = (1/v + 1)^v$, la expresión anterior podrá ser reescrita como:

$$N_t = N_0 \cdot \mu^{r \cdot t} \quad (\text{ec. 2.6})$$

Observe la tabla que se describe a continuación. Nótese que para valores crecientes de v , los valores de la función μ tienden a un cierto valor:

v	$\mu = (1/v + 1)^v$
1	2.0
10	2.593742
100	2.704814
1000	2.716924
10000	2.718146
100000	2.718268
1000000	2.718280
∞	$e = 2.718281828459\dots$

En efecto, cuando $v \rightarrow \infty$, la función μ se aproxima a un límite, tal que su valor numérico es $e = 2.71828182\dots$, y generalmente se le conoce como la constante exponencial. De manera formal, este límite se escribe de la siguiente forma:

$$e = \lim_{v \rightarrow \infty} (1 + 1/v)^v = 2.718281\dots$$

Así mismo, a valores crecientes de v , los valores de ξ disminuyen, lo que lleva a considerar que la función μ en la ecuación 2.6 puede ser sustituida por la constante exponencial e ; de tal manera que, una población de bacterias en un medio ideal de cultivo, crece entre la fase de retardo y la fase logarítmica de acuerdo con el siguiente modelo:

$$N_t = N_0 \cdot e^{rt} \quad (\text{ec. 2.7})$$

A partir de la ecuación 2.7, la tasa de cambio instantánea de esta población con respecto al tiempo, está definida por:

$$\begin{aligned} \frac{dN_t}{dt} &= \frac{d}{dt} (N_0 \cdot e^{rt}) = N_0 \cdot \frac{d}{dt} (e^{rt}) \\ &= N_0 \cdot e^{rt} \cdot \frac{d}{dt} (rt) = (N_0 \cdot e^{rt}) \cdot r \end{aligned}$$

Dado que $N_0 \cdot e^{rt} = N_t$, la expresión anterior queda reducida a la siguiente forma:

$$\frac{dN_t}{dt} = r \cdot N_t \quad (\text{ec. 2.8})$$

En términos biológicos, la ecuación diferencial anterior indica que, el incremento en función del tiempo de una población muy grande de bacterias es proporcional al tamaño mismo de la población, es decir, $dN_t/dt = N_t$. La validez de esta proposición matemática como hipótesis dependerá

también de los resultados experimentales que se obtengan; sin embargo, conviene ~~conviene~~ apuntar, que el modelo sólo describe las dos primeras fases de crecimiento anteriormente expuesta (pp. 37 y 38), ya que de no hacerlo habrá que considerar las siguientes condiciones, según Howland y Grobe (1972):

- a) Las bacterias son inmortales.
- b) La modalidad de crecimiento poblacional implica que no debe existir limitación a la reproducción como consecuencia del tamaño ya alcanzado.
- c) La fuente de nutrientes es inagotable.
- d) La concentración de residuos resultantes del metabolismo de las bacterias no influye en la tasa de incremento de la población.

De lo anterior puede concluirse que aunque en sí el modelo tratado no es irreal del todo, como lo señala -- Kammeyer (1971), simplemente resulta para ciertos fenómenos una burda aproximación (ya que sólo explica el que las bacterias se comporten en un intervalo de tiempo según los -- supuestos) y, por lo tanto no pueden inferirse de él, conclusiones de carácter universal; sin embargo, da resultados satisfactorios que sólo podrán ser afinados a través de -- otros modelos que tomen en cuenta para su cuantificación --

factores bióticos y abióticos que influyan en la modalidad de crecimiento de la población.

PARTE EXPERIMENTAL: OBTENCION DE LA CURVA DE CRECIMIENTO DE BACTERIAS EN CULTIVOS DE LABORATORIO.

Como se señaló anteriormente, la validez de la ecuación diferencial $dN_t/dt = r \cdot N$ o la de su solución integral $N_t = N_0 \cdot e^{rt}$ como hipótesis cuantitativa, depende de los resultados experimentales que se obtengan. Sin embargo, habrá que recordar que en la práctica, la curva de crecimiento que se obtiene de un cultivo de bacterias es la que se muestra en la siguiente figura:

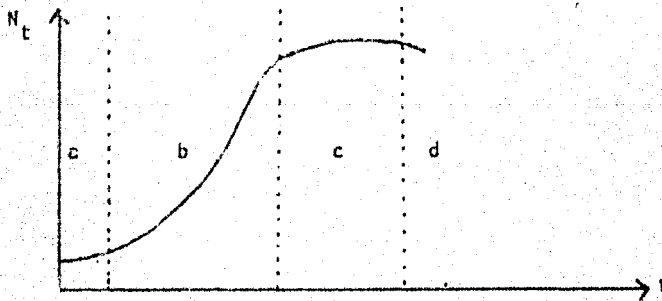


Fig. 2.2 Curva de crecimiento de una población de bacterias. a) fase de latencia; b) fase de crecimiento exponencial; c) fase estacionaria o de meseta; d) fase de declinación.

De lo anterior, se comprende por lo tanto que el dominio del modelo estará comprendido entre las primeras - dos fases de crecimiento.

Para cuantificar experimentalmente el crecimiento de una población de bacterias, se han desarrollado diversas técnicas (Pelczar y Reid, 1965; Sharp y Lyles, 1969), entre ellas dos bastantes simples para Eschericha coli que requie ren que el medio de cultivo sea líquido:

1.- Determinación turbidimétrica.

- a) Calibrar el espectrofotómetro (a 600 nm) o el fotocolorímetro con el medio líquido* no inoculado para medir el 100% de transmitancia
- b) Preparar el cultivo en un matraz nefelométrico, midiendo la transmitancia (la luz se transmitirá en -- proporción inversa al número de bacterias), a diferentes intervalos de tiempo, empezando con un tiempo inicial t_0 que corresponderá a la primera lectura inmediatamente después del inóculo.
- c) Haga la gráfica de transmitancia contra tiempo en pa pel semilogarítmico. Si el resultado es una recta, -

* Consúltese a Sharp y Lyles (1969) para la preparación del medio de cultivo líquido para E. coli, pp. 141 y 265.

encuentre el valor de la pendiente.

- d) Si se supone que la transmitancia es función del número de individuos N_t , entonces el valor de la pendiente representará a la constante r , conocida también como la tasa intrínseca de crecimiento.

2.- Determinación por peso húmedo.

Este método suele ser el más directo como una medida -- cuantitativa confiable. Sin embargo, sólo puede ser utilizado cuando la suspensión de bacterias es densa.

- a) Empezando con un tiempo inicial t_0 , se toman a diferentes intervalos de tiempo, muestras de 15 ml y se somete a centrifugación (2500 rpm) durante veinte minutos.
- b) Deseche el sobrenadante y con una balanza analítica pese el contenido del tubo de centrifuga.
- c) Para obtener el peso neto de bacterias, reste al tubo que contiene el precipitado de bacterias, la tara de un tubo de centrifuga
- d) Haga la gráfica de peso neto contra tiempo en escala semilogarítmica. Si el resultado es una recta, encuentre el valor de la pendiente.
- e) Al igual que el caso anterior, si se supone que el peso neto es función del número de individuos N_t , --

entonces el valor de la pendiente representará a la constante r .

En ambos casos, conviene antes de hacer las gráficas en papel semilogarítmico, trazar las gráficas en papel milimétrico para poder delimitar el dominio del modelo propuesto.

Finalmente, si se desea una relación o curva estándar entre la determinación turbidimétrica y el peso neto, basta con medir la transmitancia de una alicuota de bacterias conocida y posteriormente someter la misma muestra a centrifugación.

REFERENCIAS AL EJEMPLO DOS.

- 1.- Bryan, A.H.; Ch.A.Bryan; Ch.G. Bryan. (1971). Bacteriología. Principios y Prácticas. Primera edición en español. C.E.C.S.A., México.
- 2.- Howland, J.L. y C.A. Grobe, Jr. (1972). A Mathematical Approach to Biology. Heath, Lexington, Mass.
- 3.- Kammeyer, K.C.W. (1971). An Introduction to Population. Chandler Publ. San Francisco.
- 4.- Machin, D. (1976). Biomathematics: An Introduction. The Macmillan Press LTD. Londres. pp. 16-20.
- 5.- Pelczar, M.J. y Reid, R.D. (1965). Microbiology. Segunda edición. McGraw-Hill Book Co. Nueva York.
- 6.- Rubinow, S.I. (1975). Introduction to Mathematical Biology. John Wiley & Sons. Nueva York.
- 7.- Sharp, M.S. y S.T. Lyles. (1969). Laboratory Instructions in Biology of Microorganisms. The C.V. Mosby Company. San Luis, E.U.A.

EJEMPLO TRES: LA ECUACION DE MITSCHERLICH.

Hasta ahora se han considerado ciertos aspectos biológicos para plantear modelos matemáticos muy simples -- del crecimiento de un cultivo de microorganismos. Tales con sideraciones condujeron a postular la ecuación 2.8: $dN_t/dt = rN$, siendo ésta de la forma $dN_t/dt = f(N)$. Se concluyó de -- ésto que la razón de cambio del número de individuos era -- proporcional al tamaño mismo de la población y no del tiempo.

Suponga ahora una situación análoga a la anterior en un sistema supracelular, en la que la razón de crecimien to de un vegetal, definida por la dimensión "y" (longitud), sea proporcional al tamaño mismo del vegetal en cada instan te, es decir:

$$\frac{dy}{dt} \propto y$$

Sin embargo, dado que el crecimiento en los vege tales no es ilimitado, se puede suponer que dado un límite de crecimiento A, dy/dt , estará limitado también; por lo -- tanto:

$$\frac{dy}{dt} \propto A - y$$

Sustituyendo el signo de proporcionalidad por uno de igualdad, agregando una constante k , se tiene:

$$\frac{dy}{dt} = k(A - y) \quad (\text{ec. 3.1})$$

La solución integral* de esta ecuación es:

$$y = A(1 - e^{-kt}) \quad (\text{ec. 3.2})$$

y su gráfica:

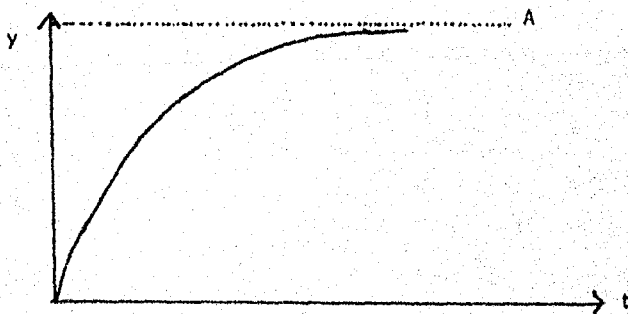


Fig. 3.1 Gráfica de la ec. 3.2. Obsérvese que el crecimiento "y" tiende hacia un máximo A, a medida que la variable tiempo "t" tiende a ∞

* Con mayor detalle se desarrollará, posteriormente, la solución integral de la ecuación 3.1

Experimentalmente, de acuerdo con Mazliak (1976), cuando se analiza el crecimiento en vegetales, por ejemplo, el crecimiento in vitro de tejidos de vid, haciendo variar sistemáticamente la dosis de un ion mineral, en este caso - potasio, en el medio de cultivo, la curva de variación del crecimiento en función de la concentración, presenta generalmente tres partes (Fig. 3.2):

- Una parte creciente, que corresponde a una serie de concentraciones insuficientes de potasio (existe carencia o deficiencia de él).
- Una porción de crecimiento constante, que representa una gama de concentraciones óptimas de potasio.
- Una zona decreciente, que corresponde a dosis tóxicas de potasio.

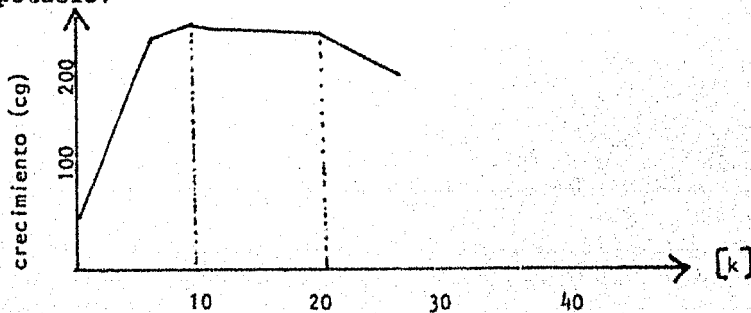


Fig. 3.2 Efecto de la dosis de K^+ sobre el crecimiento in vitro, de tejidos de vid. (Mazliak, 1976).

Lo anterior ha llevado a Mazliak (1976) a proponer que la curva comprendida entre las zonas de deficiencia y concentración óptima, puede aproximarse matemáticamente por la siguiente ecuación:

$$\frac{dy}{dx} = k(A - y) \quad (\text{ec. 3.3})$$

en donde:

y = crecimiento (aumento en longitud, peso, masa, área, etc.), correspondiente a una concentración x

dy = incremento de crecimiento que corresponde a un aumento de concentración dx.

k = constante de proporcionalidad.

A = crecimiento máximo.

La expresión anterior ha recibido el nombre de -- ecuación de Mitscherlich, dado que fue propuesta por el propio E.A. Mitscherlich en 1939 (Batschelet, 1975), y actualmente en la agricultura, se utiliza para obtener fórmulas de abonado correctas, sin sufrir desperdicios considerables.

La solución integral para la ecuación 3.3, se obtiene con la técnica de separación de variables:

a) Si $\frac{dy}{dx} = k(A - y)$, entonces: $dy = \{k(A - y)\} \cdot dx$

b) $\frac{dy}{A - y} = k \cdot dx$

c) Considere ahora:

i) $u = A - y$, entonces: $y = A - u$, y de ésto se sigue que:

$$\frac{dy}{du} = \frac{d}{du} (A - u) = -1; \text{ por lo tanto: } dy = -du$$

Sustituyendo $-du$ en el inciso b) se tiene:

d) $-\frac{du}{u} = k \cdot dx$

Integrando de ambos miembros de la ecuación:

e) $-\int \frac{du}{u} = k \int dx$

f) $-\ln u + C_1 = kx + C_2$ o bien: $-\ln u = kx + C_2 - C_1$

Sea $C_2 - C_1 = C_3$, entonces: $-\ln u = kx + C_3$ o bien:

$$\ln u = -kx - C_3$$

g) $u = e^{-kx} \cdot e^{-C_3}$ Sea $e^{-C_3} = C$, entonces:

$u = C \cdot e^{-kx}$, pero como $u = A - y$, entonces:

h) $A - y = C \cdot e^{-kx}$ o bien: $y = A - C \cdot e^{-kx}$ (sol. gral.)

Sin embargo, si matemáticamente se considera que dada una cierta concentración $x = 0$, entonces $y = 0$; sustituyendo estos valores en la solución general:

i) $0 = A - C \cdot e^0$, lo que da lugar a que: $A = C$, y se obtenga la solución particular para las condiciones iniciales indicadas, dada por:

$$y = A(1 - e^{-kx}) \quad (\text{ec. 3.4})$$

Es importante hacer notar que, los resultados obtenidos al suministrar diversos iones para estudiar el crecimiento en vegetales ha sido de gran interés práctico en el empleo de los abonos minerales en agricultura. Sin embargo, habrá que recordar que el problema de crecimiento vegetal abarca una pluralidad de fenómenos: multiplicación de células, actividades de síntesis, regulaciones hormonales, correlaciones tróficas, etc., y por lo tanto, el formalismo matemático puede resultar en este caso, una abstracción demasiado imperfecta del sistema real. Pero aun con ello, el fracaso de un modelo en cuanto a predecir y/o describir el

comportamiento de las variables en un sistema, es útil en sí mismo, porque señalará posibles fallas en el marco conceptual en las que se basó para postular el problema y el desarrollo del modelo, permitiéndole posteriormente predecir y/o describir la conducta del sistema estudiado mediante el uso de modelos que tomen en cuenta un sólo nivel jerárquico: subcelular, celular o supracelular, facilitando así el análisis de retroalimentación entre el sistema real y el sistema matemático.

PARTE EXPERIMENTAL: EFECTO DE LA DOSIS DE UN SOLO ION
SOBRE EL CRECIMIENTO EN VEGETALES.

Entre los primeros trabajos correspondientes al desarrollo de las plantas superiores y sus necesidades con respecto a los elementos contenidos en el suelo están las investigaciones de Sachs y Knopp en 1860, quienes emplearon cultivos en medio líquido, para demostrar la existencia de los elementos esenciales (Devlin, 1975). Actualmente, los cultivos en medio líquido son utilizados para estudiar principalmente, las modificaciones morfológicas y fisiológicas, que provocan la ausencia o presencia de uno o varios iones.

Existen varias soluciones nutritivas que se utilizan como medios de cultivo, sin embargo para el fin de esta práctica, sólo se desarrollará la composición de los macroelementos y oligoelementos de la solución de Hoagland.

SOLUCION DE HOAGLAND PARA CULTIVO LIQUIDO DE PLANTAS

Agua destilada.....	1,000 ml	$\text{SO}_4\text{Mg}\cdot\text{H}_2\text{O}$	5.0 mg
$(\text{NO}_3)_2\text{Ca}\cdot 4\text{H}_2\text{O}$	5.0 mg	$\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$	1.0 mg
NO_3K	5.0 mg	continúa...pag	60

Agregar a lo anterior 1 ml de tartrato férrico al 0.5 %

Además agregue un mililitro de la siguiente solución:

Agua destilada.....180 ml

LiCl.....0.5 mg

$\text{SO}_4\text{Cu}\cdot 5\text{H}_2\text{O}$10 mg

SO_4Zn10 mg

BO_3H_3110 mg

$(\text{SO}_4)_3\text{Al}_2$10 mg

$\text{SnCl}_2\cdot 2\text{H}_2\text{O}$5 mg

Se sugiere que se monte el dispositivo de Javier y Bertrand (Mazliak, 1976), para estudiar los cambios en crecimiento de leguminosas (trébol, soya, guisante, etc), en función de la concentración del ion férrico, como lo muestra la Fig. 3.3

Debe de tomarse en cuenta que el rango de concentración del tartrato férrico en el lote control se mantenga en 0.5 %.

Para cuantificar experimentalmente el crecimiento en función de la concentración del ion férrico para los lotes experimentales, tómesese en cuenta las siguientes concentraciones de tartrato férrico: 0%, 0.25%, 0.5%, 0.75%, 1%,

1.25% y germine las semillas de las leguminosas con las que se va a trabajar dentro del dispositivo de Javier y Bertrand, marcando cuidadosamente cada uno de los lotes experimentales con las concentraciones antes mencionadas. Dado que el modelo matemático propuesto toma en cuenta que la variable "tiempo" permanece constante mida la longitud alcanzada por los tallos con un vernier después de 15 días de iniciado el experimento. Con los datos obtenidos:

1.- Grafique la longitud (o longitudes promedio por lote) contra la concentración del ion férrico.

2.- A partir de la gráfica determine:

a) La zona de crecimiento donde la concentración es insuficiente.

b) La zona de crecimiento donde la concentración del ion es óptima y, el valor correspondiente al máximo de crecimiento (A)

3.- Discuta:

a) Si los datos obtenidos presentan ciertas semejanzas con la curva propuesta por Mazliak (1976).

b) Si la ecuación de Mitscherlich describe adecuadamente el crecimiento en este caso, de acuerdo con los datos obtenidos.

c) El papel del hierro como mineral indispensable .

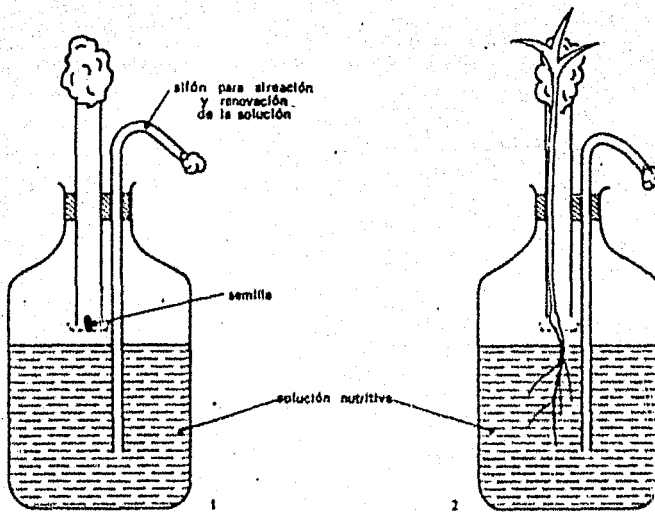


Fig. 3.3 Dispositivo de Javiers y Bertrand para estudiar el crecimiento de una planta superior en solución nutritiva mineral. 1. Depósito de una semilla. 2. Crecimiento de la planta.

REFERENCIAS AL EJEMPLO TRES.

- 1.- Batschelet, E. (1975). Introduction to Mathematics for Life Scientists. 2a Edición. Springer-Verlag. Nueva -- York.
- 2.- Devlin, R.M. (1975). Fisiología Vegetal. Omega. Barcelona.
- 3.- Mazliak, P. (1976). Fisiología Vegetal. Nutrición y Metabolismo. Omega. Barcelona.

EJEMPLO CUATRO: CRECIMIENTO LOGISTICO DE UNA POBLACION

Uno de los principales propósitos que se han tenido con respecto al estudio de la dinámica de poblaciones ha sido determinar, de manera experimental u observacional, aquellos parámetros de la población que se relacionan con la tasa de natalidad y mortalidad, ya que su objetivo, según señala Weatherley (1972), es el poder evaluar la capacidad de la población para incrementarse numéricamente con respecto al tiempo.

Esta capacidad puede ser valorada si se considera que la tasa de cambio neta (ΔN) de una población en un intervalo de tiempo (Δt) es igual a la tasa de natalidad (B) menos la tasa de mortalidad (D), es decir:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D \quad (\text{ec. 4.1})$$

Sin embargo ya que B y D dependen del tamaño de la población (N), entonces algebraicamente estas dos tasas pueden ser descritas en el caso más simple como:

$$B = bN$$

$$D = dN$$

Sustituyendo estos últimos valores en la ec. 4.1 :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = (b - d)N \quad (\text{ec. 4.2})$$

En la práctica, de acuerdo a Boughey (1973), si se denomina a $(b - d) = r$ como la tasa intrínseca de crecimiento de la población entonces:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN \quad (\text{ec. 4.3})$$

Considerando que por definición $\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{dN}{dt}$, la tasa ins-

tantánea de la población será:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (\text{ec. 4.4})$$

De acuerdo con Pianka (1974), b y d pueden considerarse para el caso más sencillo de este modelo como dos funciones lineales tales que:

$$b = b_0 + \alpha N \quad \text{y} \quad d = d_0 - \beta N$$

donde (Ver Fig. 4.1):

b_0 = tasa de natalidad máxima

d_0 = tasa de mortalidad mínima

N = tamaño de la población

α = tasa unitaria de nacimientos

β = tasa unitaria de muertes

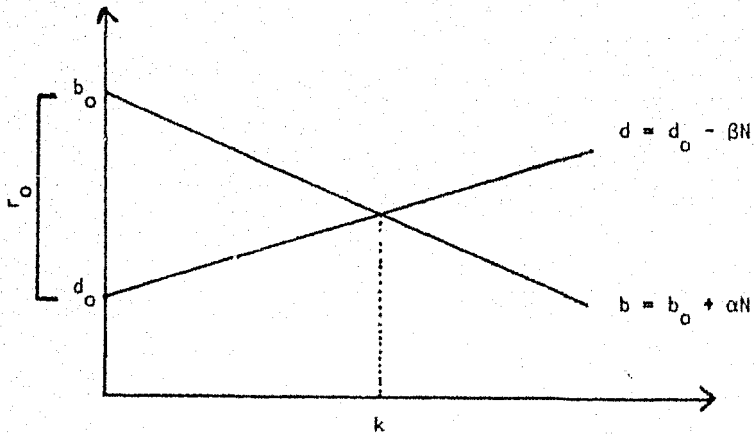


Fig. 4.1. Diagrama que muestra la tasa instantánea de natalidad, por individuo, la cual decrece linealmente con la densidad de la población; en cambio, la tasa de mortalidad, por individuo, aumenta linealmente a medida que la densidad de la población aumenta. Nótese que k es el punto de equilibrio de la densidad poblacional. Figura adaptada de Pianka (1974).

De acuerdo lo con lo anterior, si $r = b - d$, entonces:

$$\begin{aligned} r &= (b_0 - \alpha N) - (d_0 + \beta N) \\ &= (b_0 - d_0 - N(\alpha + \beta)) \end{aligned}$$

Sustituyendo al valor de r en la ecuación 4.4 :

$$\frac{dN}{dt} = \{b_0 - d_0 - N(\alpha + \beta)\}N$$

Para cualquier valor de b y d , indicados con sub-índices, se cumple que $b - d = r$; por lo tanto, si:

$$b_0 - d_0 = r_0 \quad \text{entonces:}$$

$$\frac{dN}{dt} = \{r_0 - N(\alpha + \beta)\}N$$

Sin embargo cuando la población esta estabilizada, es decir, cuando la tasa de natalidad este en equilibrio con la tasa de mortalidad, lo que da por resultado que $\Delta N/\Delta t$ permanezca constante, entonces teóricamente $dN/dt = 0$ y la población alcanza el punto de equilibrio de la densidad poblacional k , conocida también como la capacidad de saturación del ecosistema. (Ver Fig. 4.1 y 4.2). Matemáticamente, este equilibrio puede ser expresado de la siguiente forma:

$$r_0 - N(\alpha + \beta) = 0$$

Por lo tanto:

$$(\alpha + \beta) = \frac{r_0}{k}$$

Sustituyendo este último valor en la ecuación 4.5 :

$$\frac{dN}{dt} = \left(r_0 - N \left(\frac{r_0}{k} \right) \right) = \frac{r_0}{k} N(k - N)$$

Si se denomina a $\frac{r_0}{k} = \lambda$, entonces se obtiene:

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(k - N) \quad (\text{ec. 4.6})$$

La función N_t de crecimiento poblacional se obtiene al resolver la ecuación diferencial indicada en 4.6 por el método de fracciones parciales (Batschelet, 1977), es decir:

a) Si $\frac{dN}{dt} = \lambda N(k - N)$ entonces: $\frac{dN}{N(k - N)} = \lambda \cdot dt$

b) $\int \frac{dN}{N(k - N)} = \int \lambda \cdot dt$

c) $\int \frac{dN}{N(k - N)} = \lambda t + C_1$

Para integrar la fracción de la izquierda, se obtienen las fracciones parciales del integrando de la izquierda:

$$\frac{1}{N(k - N)} = \frac{1}{N(k - N)} \cdot \frac{k}{k}$$

$$= \frac{1}{N(k - N)} \cdot \frac{k - N + N}{k}$$

$$= \frac{1}{k} \left(\frac{k - N + N}{N(k - N)} \right)$$

$$= \frac{1}{k} \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{k - N} \right)$$

Por lo tanto la integral de la fracción de la izquierda puede ser expresada como:

$$d) \quad \frac{1}{k} \left(\int \frac{dN}{N} + \int \frac{dN}{k - N} \right) = \lambda t + C_1$$

Multiplicando por k ambos lados de la igualdad:

$$e) \quad \int \frac{dN}{N} + \int \frac{dN}{k - N} = k\lambda t + kC_1$$

Considere ahora:

$$i) \quad \mu = k\lambda t + kC_1$$

$$ii) \quad v = k - N, \text{ entonces: } dv = -1 \cdot dN \text{ o bien, } dN = -dv$$

Sustituyendo estos últimos valores en el inciso e)

$$f) \int \frac{dN}{N} + \int -\frac{dv}{v} = \mu$$

Integrando y sustituyendo el valor de v:

$$g) \ln N - \ln(k - N) = \mu + C_2 \quad \text{o bien:} \quad \ln \frac{N}{k - N} = \mu + C_2$$

$$h) \frac{N}{k - N} = e^{\mu + C_2} \quad \text{o bien:} \quad N = e^{\mu + C_2}(k - N)$$

$$= ke^{\mu + C_2} - Ne^{\mu + C_2}$$

Dividiendo entre N ambos lados de la igualdad:

$$1 = \frac{ke^{\mu + C_2}}{N} - e^{\mu + C_2}$$

Sumando $e^{\mu + C_2}$ en ambos lados de la igualdad:

$$1 + e^{\mu + C_2} = \frac{ke^{\mu + C_2}}{N}$$

Multiplicando por N ambos lados de la igualdad:

$$N(1 + e^{\mu + C_2}) = ke^{\mu + C_2}$$

Despejando N:

$$N = \frac{ke^{\mu+C_2}}{(1 + e^{\mu+C_2})}$$

Dividiendo el numerador y el denominador entre $e^{\mu+C_2}$

$$N = \frac{k}{1 + e^{-\mu-C_2}}$$

Sustituyendo el valor de la variable μ

$$i) \quad N = \frac{k}{1 + e^{-k\lambda t - kC_1 - C_2}} = \frac{k}{1 + e^{-k\lambda t} \cdot e^{-kC_1 - C_2}}$$

Sea $e^{-kC_1 - C_2} = C$. Sustituyendo:

$$j) \quad N = \frac{k}{1 + Ce^{-\lambda kt}} \quad (\text{ec. 4.7})$$

Al tiempo $t = 0$, el tamaño de la población será -

$N = N_0$, por lo tanto:

$$N_0 = \frac{k}{1 + C} \quad \text{o bien:} \quad C = \frac{k}{N_0} - 1$$

La Fig. 4.2 muestra la gráfica de la ec. 4.7. La curva tiene forma de S o sigmoidea . A esta ecuación se le conoce generalmente como la función logística. Fue propuesta por Verhulst en 1838 y "vuelta a descubrir" por Pearl y Reed en 1920. Posteriormente Lotka (1924), Pearl (1926), - Volterra (1928), Gause (1934), Sang (1950) y recientemente Long et al (1974), entre otros, han aplicado este modelo para expresar el crecimiento de poblaciones experimentales.

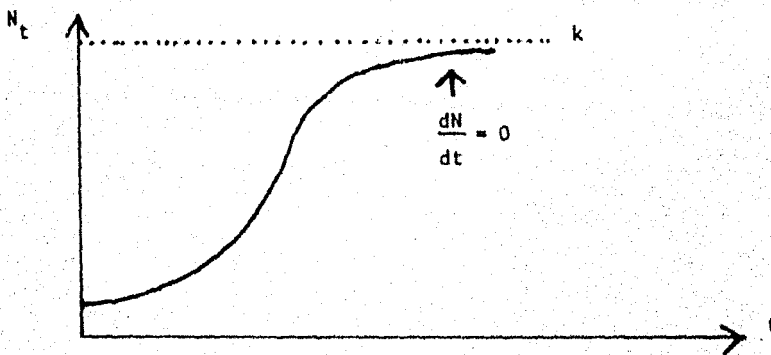


Fig. 4.2 La ecuación logística en su forma integral. Se supone que la población aumenta primero lentamente y luego -- más rápidamente, hasta que se alcanza un nivel equilibrado. Este nivel es llamado capacidad de saturación, ésta representado por el valor de la constante k .

En estas aplicaciones se han asumido varias suposiciones de tipo biológico, para mantener la simplicidad matemática. -- Sin embargo, si bien la simplicidad es una cualidad deseable en cualquier teoría científica, no es prueba definitiva de validez. Por ello, al examinar las suposiciones del modelo logístico, se pueden señalar, de acuerdo con Ayala (1970), aquellas de tales suposiciones que ponen en tela de juicio la validez del modelo:

- 1.- La tasa innata de crecimiento de los organismos permanece constante. Esta suposición implica la existencia de la uniformidad genética de los propios organismos, o -- bien, que la selección no opera.
- 2.- Todos los organismos de la población tienen en cualquier tiempo idénticas propiedades demográficas; ésto significa, que la probabilidad de muerte, reproducción, etc., -- es igual para todos los individuos; o bien, expresado en otra forma, la distribución de edades de la población -- permanece constante.
- 3.- Se supone que existe una relación lineal entre la densidad de la población y la tasa de crecimiento, la cual de crece en proporción constante por cada individuo que se añade a la población. Experimentalmente, Sang (1950), ha mostrado que esta tasa de crecimiento en Drosophila sp -

no es lineal con respecto a la densidad de la población.

4.- Se atribuye que el medio ambiente es constante.

Sin embargo, a pesar de las objeciones, existen numerosos ejemplos en la literatura, que ilustran una cercana correspondencia entre la curva teórica y datos experimentales. Por ejemplo Gause (1934), describe el crecimiento de un cultivo de Paramecium caudatum, Lotka (1956), una población de Drosophila y Odum (1959), el crecimiento de un cultivo de levadura bajo condiciones experimentales controladas.

Pero en algunas otras poblaciones, como la mayoría de los metazoarios, la ecuación logística no es la adecuada para describir crecimientos poblacionales, dado que presentan ciclos de vida complejos y en algunos casos se manifiestan oscilaciones de la población a lo largo de la capacidad de carga o saturación de la población.

Conviene subrayar que, pese a que el crecimiento de una gran diversidad de poblaciones, tanto de laboratorio como naturales, siguen un patrón de curva delineada por la función logística, hay otros tipos de ecuaciones matemáticas que producen una curva sigmoidea. Véase por ejemplo : - Clow y Urquhart (1974), pp. 138-139, o Defares et al (1973), pp. 238-244. Por lo tanto, es necesario, antes de obtener -

conclusiones, confrontar las suposiciones en las que se basan las ecuaciones citadas en la literatura con los datos experimentales obtenidos en las experiencias de laboratorio o de campo.

Finalmente, habrá que recordar que no se supone que los modelos matemáticos sean réplicas de los fenómenos biológicos a estudiar, sino simplificaciones que tienen por objetivo predecir, describir o ayudar a explicar, generalmente, un cambio dinámico con el tiempo, así como, en algunos casos, delimitar aspectos que necesiten nuevos o mejores datos y principios (Odum, 1972).

PARTE EXPERIMENTAL: OBTENCION DE LA CURVA LOGISTICA DE
CRECIMIENTO PARA DROSOPHILA EN CULTIVOS DE LABORATORIO,

La dinámica de crecimiento de una población de la mosca de fruta, Drosophila melanogaster, bajo condiciones experimentales controladas, es sumamente útil para ilustrar experimentalmente la aplicación de la curva logística, ya que los individuos de esta especie se reproducen rápidamente, son fáciles de cultivar y tienen descendencia abundante.

La mosca Drosophila puede crecer prácticamente en cualquier medio de fermentación; sin embargo, ya que es necesario en esta práctica, extraer a los individuos del frasco de cultivo para su conteo periódico, se requiere de un medio de cultivo compacto*

Para comenzar con una población inicial, introduzca dentro de una botella con medio de cultivo, a una hembra virgen y un macho y ciérrelo con un tapón de algodón. El espermatozoide que recibe una mosca hembra durante la cruce es capaz

* Consúltese al Dr. R. Felix Estrada, Lab. de Genética. Fac. de Ciencias para la preparación del medio compacto especial.

de fertilizar un gran número de huevos. Las hembras ovipositan a los dos días de la cruce. El conteo puede iniciarse, aproximadamente 7 a 9 días después de haber iniciado el cultivo. Para poder efectuar el conteo de moscas, en intervalos de tiempo de aproximadamente siete días, es necesario, - inmovilizarlas mediante el empleo de éter.

Para obtener la curva logística de crecimiento, - se grafica en papel milimétrico el número de individuos contra la variable tiempo (en días). La capacidad de carga, k , puede ser estimada visualmente en la propia gráfica. Posteriormente, si se desea calcular la velocidad de crecimiento de la población (considerada en el modelo como la tasa innata), se reorganiza la solución integral de la ec. 4.6 de la siguiente forma:

$$\ln \frac{N}{k - N} = k(\lambda t + C_1) + C_2 . \text{ Pero } \lambda = \frac{r_0}{k} ,$$

Sustituyendo este último valor en la expresión anterior:

$$\ln \frac{N}{k - N} = r_0 t + kC_1 + C_2 . \text{ Si } kC_1 + C_2 = C,$$

entonces esta última expresión, graficada en papel semilogarítmico es de la forma $y = mx + b$, donde:

$$y = \ln \frac{N}{k - N} , \quad mx = r_0 t, \quad b = C$$

Finalmente, para el reconocimiento del sexo de la mosca adulta, métodos de cultivo, manejo de moscas, etc., - consúltese a Demerec y Kaufmann (1962), antes de iniciar el experimento.

REFERENCIAS AL EJEMPLO CUATRO

- 1.- Ayala, F.J. (1970). Competition, Coexistence and Evolution. En: Hecht, M.K y W.C. Steere. eds. Essays in Evolution and Genetics in honor to Theodosius Dobzhansky. Appleton-Century-Crofts. Nueva York.
- 2.- Batschelet, E. (1977). Apuntes de clase. "Biomatemáticas. Problemas sobre su enseñanza". Curso dictado en la Universidad Autonoma Metropolitana, Unidad Xochimilco del 20 de Sept. al 14 de Oct. México.
- 3.- Clow, D.J. y N.S. Urquhart. (1974). Mathematics in Biology. Calculus and Related Topics. W.W. Norton & Co. Nueva York.
- 4.- Defares, J. G.; I.N. Sneddon y M.E. Wise. (1973). -- The Mathematics of Medicine and Biology. Year Book Medical Publ. Inc. Chicago.
- 5.- Demerec, M. y B.P. Kaufmann. (1962). Introducción a la Genética y Citología de Drosophila melanogaster. Traducción: Dr. Rodolfo Felix Estrada. Edición autorizada por la Institución Carnegie de Washington. Editada por la Comisión Nacional de Energía Nuclear. México.

- 6.- Long, G.E.; P.H. Duran; R.O. Jeffords y D.N. Weldon. (1974). An application of the logistic equation to the population dynamics of salt marsh gastropods. *Ther. Populat. Biol.* 5: 450-459.
- 7.- Lotka, A. (1956). *Elements of Mathematical Biology.* Reimpresión del original publicado en 1924 por Williams & Wilkins. Baltimore; por Dover Publications. Nueva York.
- 8.- Odum, E.P. (1959). *Fundamentals of Ecology.* W.B. -- Saunders Co. Filadélfia
- 9.- ----- (1972). *Ecología.* Ed. Interamericana. México.
- 10.- Pearl, R. (1926). Cit. en: Ayala, J.F. (1970).
- 11.- Sang, J.H. (1950). Population Growth in *Drosophila* cultures. *Biol. Rev.* 25: 188-219.
- 12.- Verhulst, P.F. (1838). Cit. en: Lotka, A. (1956).
- 13.- Volterra, V. (1928). Variations and Fluctuations of the number of individuals in animal species living together. En: Chapman, R.N. ed. (1931). *Animal Ecology.* McGraw-Hill Book Co. Nueva York.
- 14.- Weatherley, A.H. (1972). *Growth and Ecology of Fish Populations.* Academic Press. Nueva York.

EJEMPLO CINCO: TAMANO Y CRECIMIENTO

D'Arcy Wentworth thompson (1860-1948), naturalista y matemático, escribió la primera edición de su libro - "On Growth and Form" en 1915, en el cual por primera vez, se aplicó sistemáticamente, en forma global, el análisis - mecánico, anteriormente sólo hecho por ingenieros o fisi--cos, a problemas que contemplarán estructuras biológicas.

Escribió su libro, según explicó, "como una fácil introducción al estudio de las formas orgánicas, por méto--dos que son lugares comunes de la ciencia física, que son por supuesto originales en su aplicación a la historia na--tural; pero sin embargo son poco empleadas por los natura--listas por falta de costumbre". Su sentido pitagórico se - refleja al afirmar que los problemas biológicos se reduz--can en postulados físicos o de ser posible, en matemáticos. Aborda, bajo este sentido, la dureza de los dientes, la ma--temática de las manchas, la forma de las celdas de las abe--jas, el efecto de la temperatura en el crecimiento de las hormigas, transformaciones geométricas para describir di--versas formas de peces, etc.

Los problemas de forma y crecimiento, los expli--

ca en términos físicos y matemáticos. Comienza en el capítulo dos de su libro explicando: "Para todas nuestras concepciones de forma, debemos de referirnos a términos de -- magnitud y dirección. Porque la forma de un objeto queda - definida cuando sabemos su magnitud, real o relativa, en - varias dimensiones, y el crecimiento supone los mismos conceptos de magnitud y dirección, relacionados con el concepto ulterior o -dimensión- de tiempo".

El estudio del fenómeno de crecimiento, comienza con el hecho de que si un cambio en tamaño, no implica un cambio en la forma (Ver fig. 5.1), entonces habrá una relación simple entre las dimensiones lineales, áreas y volumes. Simbólicamente, si L representa la dimensión lineal, entonces la superficie S y el volumen V podrán ser expresados como:

$$S \propto L^2 \quad \text{y} \quad V \propto L^3$$

o bien:

$$S = k_1 L^2 \quad \text{y} \quad V = k_2 L^3$$

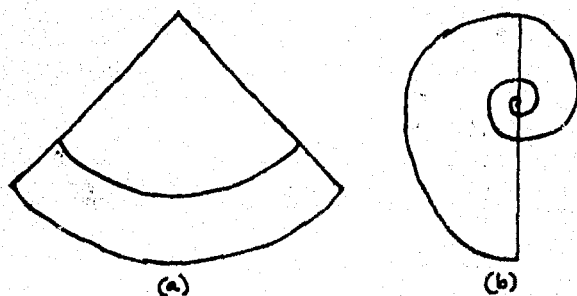


Fig. 5.1 Diagrama de un molusco cónico (a) y uno espiral (b). Obsérvese en cada caso que la región oscura representa un cambio en tamaño, sin la alteración de la forma original. (Tomado de Alexander, 1973).

Partiendo de estos principios elementales, pueden deducirse muchas consecuencias, algunas de gran importancia, como la que siguiente:

- a) Cuando una célula viva crece, su volumen aumenta más rápidamente por unidad que su superficie. Recíprocamente, si la célula es de pequeño tamaño, la superficie es relativamente grande. Con base en lo anterior, pueden predecirse consecuencias acerca de la relación entre el tamaño celular y la velocidad de su actividad metabólica. Las células en las regiones de crecimiento acelerado como los meristemas vegetales, por ejemplo, tienen una al

ta tasa de división mitótica y por lo tanto son muy activas metabólicamente. Como son células muy pequeñas, - mayor es su área por unidad de volumen, y en esta forma el intercambio de material por la membrana puede ocurrir rápidamente. En cambio el gran tamaño que pueden alcanzar algunas otras células como los ovocitos, está directamente relacionado con el hecho de que mientras no -- sean fertilizados son relativamente inactivos y por lo tanto mantienen una baja relación entre la superficie - de la membrana y el volumen celular (Ver fig. 5.2)

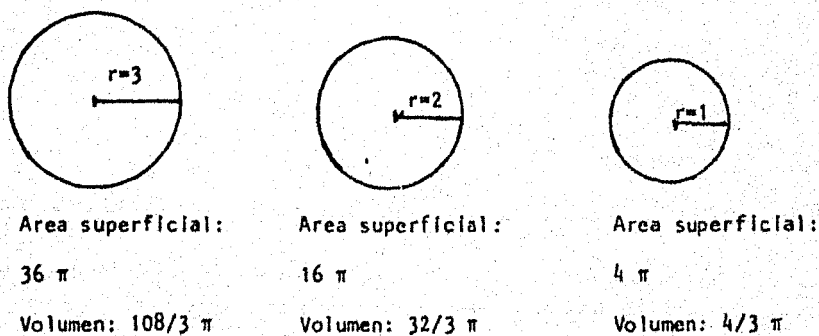


Fig. 5.2 Relación superficie/volumen en estructuras esféricas. Area = $4\pi r^2$; volumen = $4/3\pi r^3$.

Existen diversas relaciones para mostrar la proporcionalidad que existe entre el tamaño, la forma y el crecimiento, pudiéndose inclusive escribir todo un libro sobre el tema. Sin embargo, dada la limitación del presente trabajo, se ilustrará a continuación otro aspecto importante de tamaño y crecimiento. Se recomienda para lecturas posteriores los textos de Alexander (1975), Dudley (1977), Gould (1966, 1971), McMahon (1973), Rashevsky (1973) y Smith (1973).

Al observar como crecen los organismos se ha visto que la velocidad de crecimiento es diferente entre las diversas partes del organismo a estudiar. Cuando el crecimiento es más rápido, o más lento, en una parte del organismo que en otra, el resultado será generalmente un cambio en forma. Es de hacer notar que la idea de crecimiento está asociada al cambio de magnitudes absolutas como la longitud, área, volumen, peso, etc., a través del tiempo, de tal manera que si:

$y = y(t)$ = tamaño (longitud, área, volumen, peso, etc.) de una parte del cuerpo u órgano a considerar;

$x = x(t)$ = es el tamaño máximo con respecto a "y"

Y además se supone que la razón de crecimiento - de cada una de las partes es proporcional a sí misma en el tiempo, ésto es, simbólicamente (Huxley, 1932):

$$\frac{dy}{dt} \propto y \quad \text{y} \quad \frac{dx}{dt} \propto x ,$$

entonces, al efectuar el cociente entre ambas razones de - crecimiento se tiene:

$$\frac{dy}{dt} / \frac{dx}{dt} \propto \frac{y}{x} \quad \text{o bien:} \quad \frac{dy}{dx} \propto \frac{y}{x}$$

Sustituyendo el signo de proporcionalidad por uno de igual- dad, introduciendo una constante C, se tiene:

$$\frac{dy}{dx} = C \cdot \frac{y}{x}$$

Multiplicando por $1/y$ y por dx ambos lados de la expresión anterior para obtener una ecuación diferencial integrable:

$$\frac{dy}{y} = C \cdot \frac{dx}{x}$$

La solución integral de la ec. 5.1 por separación de variables, es como sigue:

$$a) \int \frac{dy}{y} = c \cdot \int \frac{dx}{x}$$

$$b) \ln y = C \cdot \ln x + C_1$$

Como $C \cdot \ln x = \ln x^C$, entonces:

$$c) \ln y - \ln x^C = C_1 \quad \text{o bien;} \quad \frac{y}{x^C} = e^{C_1}$$

Sea $e^{C_1} = b$. Despejando "y" y sustituyendo éste valor en la expresión anterior tenemos finalmente:

$$d) y = bx^C \quad (\text{ec. 5.2})$$

La relación anterior fue propuesta originalmente por Huxley en 1932 y puede entenderse como el patrón de -- crecimiento que siguen dos partes de un organismo o, de -- acuerdo con Gould (1966), quien define a las relaciones de crecimiento que cumplen generalmente con la función potencial $y = bx^C$, con el término de "alometría" como "el es

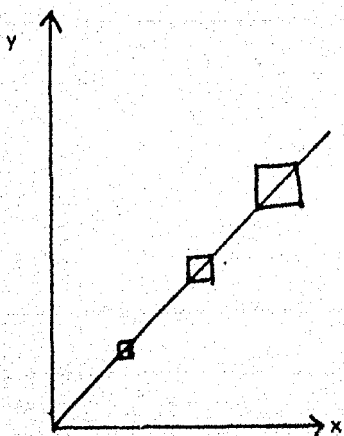
udio de cambios de proporción correlacionados con variaciones en tamaño, ya sea del organismo total o de una de sus partes a considerar. Las variaciones pueden ser morfológicas, fisiológicas o químicas; las diferencias en tamaño -- pueden surgir de procesos de ontogenia o filogenia".

A partir de la ecuación 5.2, autores como Raup y Stanley (1971), distinguen básicamente dos tipos de crecimiento alométrico:

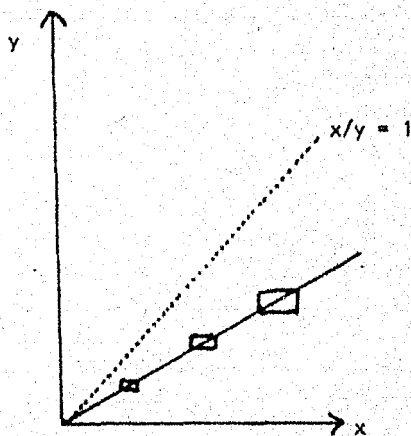
- a) Isométrico, cuando $C = 1$ y, por lo tanto, las proporciones que guardan "y" y "x" no cambian durante la ontogenia (Ver fig. 5.3 A y B).
- b) Anisométrico, cuando $C \neq 1$, lo que da lugar a que no se guarde una relación de proporción y, por lo tanto, exista un cambio de forma durante la ontogenia. (Ver fig. 5.3 C y D).

El tipo de crecimiento anisométrico, ha dado lugar a una gran cantidad de investigaciones dentro del campo biológico, y ha sido aplicado con éxito no sólo a problemas de crecimiento relativo, sino también a problemas relacionados con la taxonomía, fisiología y evolución. -- (Véase por ejemplo: Gould, 1966 y 1971; Schmidt-Nielsen, 1976).

Para el cálculo matemático de las constantes b y c , se remite al lector, respectivamente, a Defares et al - (1973) y a Zar (1968), para el uso de logaritmos y mínimos cuadrados; ya que, al utilizar ambos métodos para un mismo problema, se llega a diferentes resultados y la discusión de los mismos se sale del contexto que ilustra este ejemplo y la tesis en general.



A



B

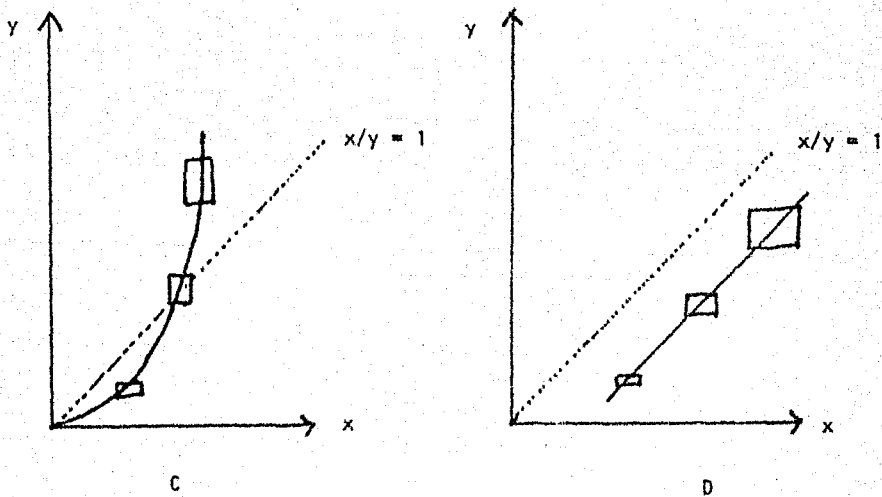


Fig. 5.3 Patrones típicos de crecimiento que se observan cuando dos dimensiones morfológicas "x" y "y" se grafican en un plano cartesiano. En cada gráfica, la forma de un organismo hipotético se muestra por un cuadrado o por un rectángulo en tres diferentes estados ontogenéticos. En A y B, se muestra el crecimiento de tipo isométrico y donde se señala que la forma no cambia, lo que da por resultado que el cociente entre las dimensiones "y" y "x" se mantenga constante. En cambio, en C y D, el crecimiento es anisométrico, la forma cambia continuamente y el cociente anteriormente mencionado no se mantiene constante.

PARTE EXPERIMENTAL: A. RELACIONES DIMENSIONALES EN PARTES ESQUELETICAS DE ANIMALES.

B. CALCULOS ALOMETRICOS EN FOSILES INVERTEBRADOS.

A. LA ESPIRAL EQUIANGULAR EN NAUTILUS.

Las conchas de diversos invertebrados presentan enrollamientos en espiral, y son característicos, entre otros, Globigerina sp y Nautilus sp. Entre los primeros trabajos por describir cuantitativamente esta espiral, encontramos el trabajo de D'Arcy Thompson en 1917, el cual propone una relación matemática para explicar los cambios en tamaño en Nautilus sp en relación a su ontogenia.

Para ilustrar lo anterior, a partir de la Fig. 5.4, haga la gráfica del radio con respecto a su posición angular, siguiendo las siguientes instrucciones:

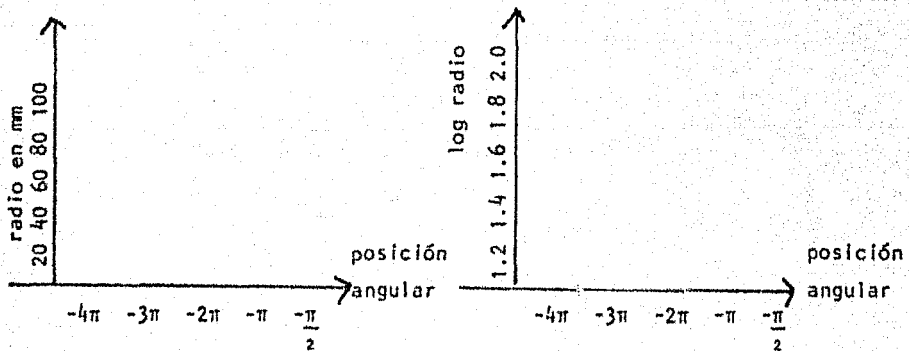
- a) Mida con una regla dividida en milímetros cada una de las distancias marcadas en la fig. 5.4.
- b) Es de hacer notar que los ángulos están dirigidos en el sentido dextrógiro, y por lo tanto debe observarse el signo menos. Lo anterior es con el fin de encontrar una



fig. 5.4

relación entre la posición angular (en radianes) y cada una de las distancias marcadas.

c) Haga las siguientes gráficas:



d) Proponga para cada gráfica la ecuación que describa la distribución de los puntos.

e) En base al punto anterior, discuta si el tipo de crecimiento para este cefalópodo es isométrico o anisométrico durante su ontogenia.

B. DETERMINACION DE LAS CONSTANTES ALOMETRICAS EN UNA MUESTRA POBLACIONAL DE *Pholidostrophia gracilis*.

A continuación se ilustra en una tabla una serie de medidas (en mm) reportadas por Imbrie (1956), de largo y ancho para el braquiópodo del devónico *Pholidostrophia gracilis*.

ANCHO	LARGO	ANCHO	LARGO	ANCHO	LARGO
14	10	18	15	20	15
15	12	18	15	20	16
15	13	18	15	20	16
16	12	18	15	20	16
16	13	18	16	20	17
17	12	18	16	20	17
17	13	18	16	20	18
17	13	19	14	21	15
17	13	19	15	21	16
17	14	19	15	21	17
17	14	19	16	21	17
17	14	19	16	21	18
17	14	19	17	21	18
17	14	19	17	21	19
18	13	19	18	22	15
18	13	20	15	23	18
18	15	20	15		

El objetivo de la siguiente práctica es el calcular las constantes b y c de la función potencial $y = bx^c$ -- con base en la transformación logarítmica de esta función, es decir si:

$$\log y = \log b + c \cdot \log x$$

en donde:

$\log b$ = ordenada al origen

c = pendiente de la recta

entonces:

$$\log b = \frac{\log x_2 \cdot \log y_1 - \log x_1 \cdot \log y_2}{\log x_2 - \log x_1}$$

$$c = \frac{\log y_2 - \log y_1}{\log x_2 - \log x_1}$$

la interpretación biológica de las constantes b y c es la siguiente:

b = índice inicial de crecimiento (Defares et al, 1973)

c = constante alométrica; representa la razón de crecimiento de la parte u órgano con respecto a la razón de crecimiento del todo. Los distintos valores que puede --

adoptar la constante alométrica tienen la siguiente interpretación (Gould, 1966):

- a) $c > 1$, entonces se dice que el crecimiento alométrico es positivo y la tasa o razón de crecimiento de la parte a considerar es mayor a la del todo
- b) $c = 1$, el crecimiento se denomina isométrico u isomórfico y ambas tasas de crecimiento son iguales. Lo anterior representa un mantenimiento de similitud geométrica con respecto al aumento en tamaño. El uso de este criterio requiere que -- las dimensiones "x" y "y" sean las mismas. Sin embargo, es importante hacer notar, que si "y" es la superficie (L^2) y "x" es una dimensión -- (L), entonces, $c = 2$ también representará isometría. O bien, si "y" es la longitud (L) y "x" -- es el volumen (L^3) entonces también, $c = 1/3$ indicará isometría.
- c) $c < 1$, entonces la razón y/x disminuye a medida que la magnitud representada por "x" aumente.
- d) $c = 1.5$ Al tomar un valor cercano a 1.5, entonces esto puede revelar que el crecimiento entre la superficie y el volumen de un órgano u organismo son proporcionales.

REFERENCIAS AL EJEMPLO CINCO.

- 1.- Alexander, R. McN. (1973). Size and Shape. Reimpresión de la primera edición. Edward Arnold Publ. Londres.
- 2.- Defares, J.G.; I.N. Sneddon y M.E. Wise. (1973). The - Mathematics of Medicine and Biology. 2a. ed. Year Book Medical Publ. Inc. Chicago.
- 3.- Dudley, B.A.C. (1977). Mathematical and Biological Interrelations. John Wiley & Sons. Nueva York.
- 4.- Gould, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and philogeny. Biol. Rev. 41: 587-640.
- 5.- (1971). Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in -- the evolution of size. Amer. Natur. 105: 113-136.
- 6.- Huxley, J. (1972). Problems of Relative Growth. Edición no abreviada por Dover Publications Inc. Nueva York.
- 7.- McMahon, T. (1973). Size and Shape in Biology. Science 179:1201-1204.
- 8.- Raup, D.M. y S.M. Stanley. (1971). Principles of Paleontology. W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- 9.- Rashevsky, N. (1973). The Principle of Adequate Design. En: Rosen, R. (ed). Foundations of Mathematical Biology. Vol. III. Academic Press. Nueva York.

- 10.- Schmidt-Nielsen, K. (1976). Cómo Funcionan los Animales. Ed. Omega. Barcelona.
- 11.- Thompson, D'A.W. (1975). On Growth and Form. Reimpresión de la edición abreviada editada por J.T. Bonner. Cambridge University Press. Londres
- 12.- Zar, H.J. (1968). Calculation and miscalculation of - the allometric equation as a model in biological data. BioScience 18(12):1118-1120.

CONCLUSIONES: BIOMATEMATICAS; PROBLEMAS Y ALTERNATIVAS EN
SU ENSEÑANZA.

La introducción del lenguaje matemático en la Biología con el fin primordial de establecer relaciones cuantitativas entre distintas entidades y procesos biológicos, ha planteado diversas situaciones y en general exponen situaciones, como la referida por Kostitzien en 1939:

" Todos estamos de acuerdo, que las Matemáticas tienen el derecho de entrar a las Ciencias Naturales, pero cuando se llega a razonar el por que y/o el uso de ellas, nos topamos con cierta resistencia y repugnancia. ¿Por qué este comportamiento?. Debe admitirse que esta resistencia no siempre se debe a una actitud conservadora, sumisa o pobre en comunicación. El razonamiento en general, no es --obstáculo al naturalista; pero el razonamiento matemático lo sorprende, ya que esta habituado a verificar paso por paso a través de la experimentación"

Este comportamiento se debió a que historicamente la Biología y las Matemáticas eran dos ramas de la Ciencia sin ninguna relación entre ellas, y aparentemente:

- a) No hacía falta la descripción de un problema biológico en términos cuantitativos.
- b) No existía un "tipo de matemáticas" para la descripción de procesos o estructuras biológicas.

Sin embargo, las causas señaladas anteriormente, sólo reflejan el carácter que había tenido la Biología (y sigue teniendo en algunos casos) ejemplo, Botánica y Zoología), como una rama de la Ciencia que históricamente dirigía sus esfuerzos para recolectar, examinar y ordenar una enorme cantidad de hechos biológicos, reportándolos con un carácter fuertemente verbalista.

Lo anterior lleva a considerar que, esa resistencia y repugnancia sea fundamentalmente el razonamiento de tipo matemático hacia el análisis de problemas biológicos. Con respecto a este razonamiento, Bartlett (1968), llega a señalar que, las deducciones lógicas se toman tan rápido (con respecto al proceso experimental) para llegar a un resultado, que pareciera (para el naturalista) un mecanismo falso o arbitrario; y más aun, de acuerdo también con Bailey (1967), cuando cierta ecuación "biomatemática" que intenta describir un proceso biológico sacrifica, debido a la complejidad misma de los fenómenos, una gran cantidad de variables.

Sin embargo, ¿Qué tipo de matemáticas se requiere para el desarrollo anteriormente planteado?. En cuanto a -- ello, varios autores como Eggleston y Kelly (1968), Miller (1968) y Chorbajian (1970) sugieren que según el nivel escolar que tenga el alumno de Biología, se impartan ejemplos -- en los cuales el nivel de matemáticas corresponda, empezando con el nivel escolar de la secundaria. Para el caso particular del nivel licenciatura, Chorbajian (1970) indica -- que el plan de estudios debe considerar los siguientes tópicos matemáticos: Teoría de conjuntos, vectores y matrices, conceptos fundamentales de Cálculo y ecuaciones diferenciales. Específicamente, Miller (1968) se refiere al tipo de -- Matemáticas que según la especialidad, a nivel de Maestría o Doctorado, se tome. Incluye las siguientes áreas: Anatomía, Biofísica, Botánica, Ecología, Genética, Microbiología y/o Virología, Fisiología y Zoología.

Finalmente, el tercer problema consiste en analizar los recursos humanos para la enseñanza de Matemáticas -- en Biología. Aunque Eggleston y Kelly (1968) proponen el hecho de que los Biólogos deban dedicarse a la enseñanza de las Matemáticas en Biología, ésto no constituye la realidad en Escuelas y/o Universidades donde se imparte esta carrera. Lo anterior se debe a que una minoría de Biólogos tienen el

el conocimiento necesario o suficiente para impartir clases de Matemáticas, ya que la mayoría de los estudiantes y profesionales del área, las matemáticas les es una disciplina abstrusa y totalmente alejada de la realidad y de sus necesidades concretas con que se enfrentarán a la vida profesional. Esta conducta, señalada anteriormente por Kostitzien - (1939) es producto también de la educación mecanicista con la que se imparten los cursos de Matemáticas generales.

Para corregir tal deficiencia, los cursos de Matemáticas generales deberán manejar principalmente el manejo teórico y práctico de los modelos analizados en clase, con los cuales será posible que el alumno:

- a) Obtenga y maneje la información básica necesaria en los temas de Matemáticas que se requieran.
- b) Aprenda a utilizar el pensamiento y lenguaje matemático, para abstraer los componentes básicos del fenómeno natural estudiado
- c) Formule Modelos Matemáticos que le permitan establecer - operacionalmente ciertas predicciones mensurables y pueda con ello obtener conclusiones.

Las ventajas pedagógicas de este método son evidentes, pues se le estaría enseñando a los alumnos una disciplina enfocada desde el punto de vista de sus intereses primordiales.

REFERENCIAS A LAS CONCLUSIONES.

- 1.- Bartlett, M.S. (1968). Biomathematics. The Clarendon - Press. Oxford.
- 2.- Chorbajian, T. (1970). Mathematics for Biology Majors. BioScience 20(11):652-654.
- 3.- Eggleston, J.F. y P.J. Kelly. (1968). Mathematics and School Biology. J. Biol. Educ. 2 : 71-86
- 4.- Kostitzin, V.A. (1939). Mathematical Biology. Harrap. Londres.
- 5.- Miller, G.H. (1968). What Mathematics courses should a Biologist take ?. BioScience 18(3):489-491.