Imagen de: https://i.ytimg.com/vi/5Z057ZykJ1k/maxresdefault.jpg

¿Crecimiento poblacional infinito?: La ecuación logística

Carlos Velázquez

Verhulst contra Malthus

La ecuación logística, la heroína en esta aventura de las matemáticas, tuvo un origen bastante inesperado, fue acuñada por un filólogo aficionado a la política que se dedicó a estudiar la teoría de probabilidades por la fascinación que tenía por el juego de lotería, su nombre era Pierre-François Verhulst. A pesar de que esta primera descripción puede sonar un poco estrafalaria, Verhulst fue un científico excepcional, un político comprometido y en definitiva un gran idealista. Nació en 1824 y entre otras cosas tomó parte activa en el surgimiento moderno de su país, Bélgica.

Verhulst vivió una época en la que nuevas ideas de todas las ramas del conocimiento estaban en plena ebullición. Se entablaban apasionadas discusiones que incluían ideas provenientes de la física, la química, la biología y del estudio del ser humano y esto dio lugar a que terminaran reunidas en las disciplinas más inesperadas, por ejemplo, la demografía. Esta disciplina fue lanzada al estrellato el año de 1798, un cuarto de siglo antes de que Verhulst naciera, cuando a un clérigo inglés que se dedicaba a hacer escritos de crítica jurídica y política se le ocurrió hacer uno donde predecía la aparición de catástrofes poblacionales basadas en una sencilla ecuación matemática. El pequeño libro cosechó furias en todos los círculos sociales ingleses, se llamaba *Ensayo sobre el principio de población* y su autor era Thomas Malthus. Aunque fue lo único que escribió sobre este tema, hoy en día sólo recordamos a Malthus por este libro, que quizás es uno de los mejores ejemplos de un *best seller* científico.

Con todo y el revuelo que suscitó, el argumento de Malthus era sencillo. Para empezar, argumentaba que las poblaciones crecen de manera exponencial de modo que llegan a agotar las posibilidades de alimentación que les brinda su ambiente y entonces deviene una época de caos (figura 1) hasta que se logra un reajuste (para ver en detalle que es el crecimiento exponencial ver "¡El mundo se va a acabar!" en *Cienciorama*).

Este pequeño libro de matemáticas puso a toda la correcta sociedad inglesa a temer las catástrofes de la sobrepoblación. A los políticos se les cuestionaba sobre lo que harían para evitarlas, los párrocos se devanaban los sesos tratando de encontrar en la Biblia una explicación a este inexcusable descuido del Creador, y los grandes capitalistas y terratenientes tomaron las ideas de Malthus como bandera política para imponer su agenda y limitar el uso de los impuestos para ayudar a los pobres, argumentando que utilizarlos para la beneficencia pública sólo traería sufrimientos mayores en el futuro.

Figura 1. Malthus predecía que a las épocas de abundancia seguían épocas de catástrofes poblacionales.

Imágenes de: http://4.bp.blogspot.com/-Kx8_xhg1Ykg/U93mpKPAyRI/AAAAAAAABUY/bYlolEslavw/s1600/Imagen3.jpg
http://i2.wp.com/upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3c/Follower_of_Jheronimus_Bosch_Christ_in_Limbo.jpg

Con el tiempo la discusión sobrepasó las fronteras inglesas, y las ideas de Malthus se enfrentaros a mejores críticos, como Ives Guyot, que en 1877, basándose en estadísticas sobre la población y la riqueza en Estados Unidos, Francia e Inglaterra, sostenía que contra toda previsión la riqueza parecía aumentar más rápidamente que la población, contrariando el argumento de Malthus.

Pero los argumentos más firmes vinieron de otro lado, y por gracia del destino le tocó a un jugador empedernido resolver los enigmas que las matemáticas le habían estado planteando a todo el mundo. Se trataba de nuestro conocido Verhulst, su contacto con las ideas de Malthus se dio varios años después de la publicación del *Ensayo sobre el principio de población*, durante la década de 1830, mientras Verhulst desarrollaba su trabajo en teoría de probabilidades. Aunque su interés en la probabilidad se debió a que quería comprender cuáles eran los mecanismos matemáticos detrás de los nuevos juegos de lotería, las ideas que extrajo de ahí las pudo aplicar a campos tan disímiles como la economía política y la demografía, así que ¡vaya que es provechoso estudiar juegos con matemáticas! (De hecho, hay una disciplina matemática dedicada exclusivamente a esto, si quieres saber más detalles sobre ella puedes ver "Teorías, juegos y teoría de juegos", aquí en *Ciencioram*a).

Verhulst se daba cuenta de que había una parte cierta en las ideas de Malthus, pero le molestaba el hecho de que solamente hubiera precisión y lenguaje matemático para describir cómo aumenta la población cuando tiene a su disposición una gran cantidad de recursos. Los argumentos de Malthus en este punto eran claros, pero a la hora de describir lo que pasaría después sólo daba una serie de bosquejos aterrorizantes pero no hacía intento alguno por explicarlos con la misma precisión que había tenido al principio.

Fue por esto que Verhulst se dio a la tarea de extender el análisis de Malthus más allá de las épocas de auge y abundancia para adentrarse en las profundidades de los oscuros tiempos en los que están a punto de agotarse los recursos de una población.

Así que creced y multiplicaos... hasta donde se pueda

Animado por el éxito de Malthus, Verhulst trató de sacar las lecciones apropiadas del trabajo previo y lo primero que llamó su atención fue que en una época de auge se puede modelar de una manera sencilla el aumento de la población, siempre y cuando nos demos cuenta de que todos los complejos fenómenos sociales involucrados en el proceso se encierran en un único parámetro matemático: el factor de crecimiento.

El factor de crecimiento no es más que el número por el que hay que multiplicar la población de un año que se toma como base, para conocer la población que habrá al año siguiente. Todo el argumento de Malthus consiste en suponer que este factor se mantiene constante, lo cual es cierto dentro de periodos limitados de tiempo.

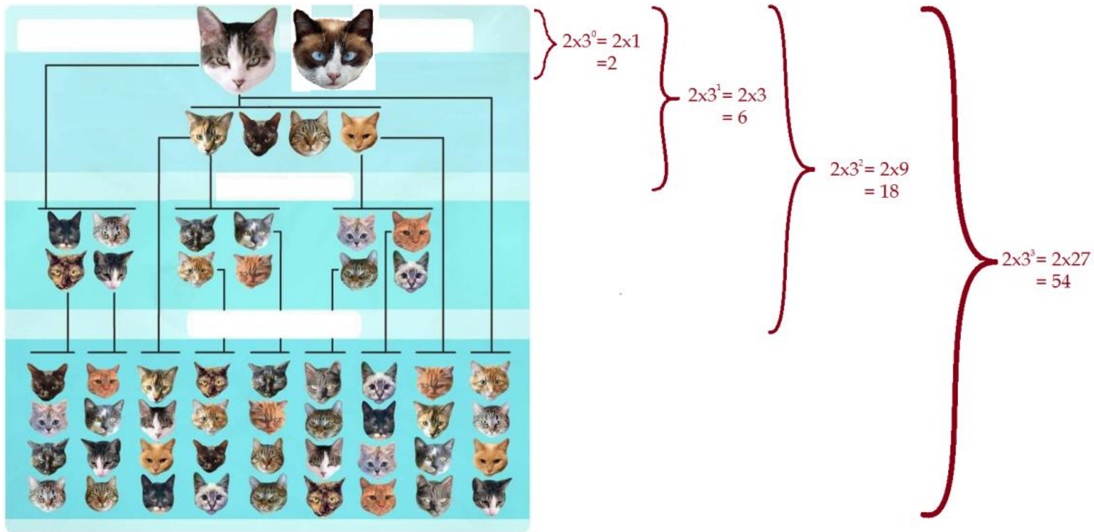

Figura 2. Crecimiento exponencial de la población de gatitos.

Un ejemplo de cómo se da un crecimiento exponencial lo podemos ver con el aumento de una población a partir de una sola pareja por ejemplo de gatos. Si la gatita y las descendientes tienen cuatro gatitos en cada camada, y de éstos la mitad son gatitas, entonces el factor de crecimiento de la población será multiplicar por tres a la población cada 16 meses, que es el periodo de tiempo en el que una gatita es fértil y puede tener a su primera camada (figura 2).

Aplicando algunas consideraciones matemáticas, la predicción de Malthus se puede representar mediante la siguiente ecuación:

$$\frac{dP}{dt} = rP$$

Donde P representa a la población, t al tiempo, el símbolo raro dP/dt quiere decir la velocidad de crecimiento de la población en el tiempo, y r es la llamada tasa de crecimiento instantánea. La tasa de crecimiento aumenta cuando el factor de crecimiento de la población aumenta.

Pero ni la población de gatos ni ninguna otra población puede crecer para siempre, así que Verhulst se empezó a hacer preguntas al respecto: ¿el factor de crecimiento de una población cualquiera se mantiene siempre constante? ¿No existirán otros factores o al menos otro factor principal que balancee el efecto del factor de crecimiento para estabilizar el tamaño de la población? El razonamiento de que es natural intuir que el factor de crecimiento de la población puede sufrir variaciones fue la primera clave de sus ideas. Y esto no es más que el reflejo de que las condiciones que rodean a una población cambian constantemente.

Un ejemplo concreto donde podemos ver una variación del factor de crecimiento de una población humana que desapareció de un lugar, fue descubierto a partir de excavaciones realizadas en Nueva Zelanda. En este lugar existió un asentamiento maorí y se pudieron observar las condiciones en que vivieron a partir de los restos de comida que encontraron y de los entierros que había en el lugar. Con los análisis se determinó que el asentamiento vivía principalmente del cultivo de la batata y de la pesca. En los primeros niveles de las excavaciones se encontró que la calidad de las batatas cultivadas era muy buena, lo cual implicó un periodo de auge en el que la población aumentó. Sin embargo, la calidad de las batatas disminuyó a medida que pasaban las generaciones ya que el suelo no recuperaba su fertilidad. Esto trajo consecuencias directas sobre la población y se pudo comprobar a medida que se analizaban los restos, en los entierros más recientes los individuos estaban peor nutridos. Finalmente se determinó que la zona fue abandonada y la población se desplazó hacia otros lugares de Nueva Zelanda.

Éste es un ejemplo extremo en el que incluso la predicción de Malthus resultó cierta, pero cabe preguntarse si no habrá una forma de comportamiento intermedio en el que podamos ver qué tanto equilibrio alcanzan condiciones del medio como la tendencia al aumento de la población y si esto se puede describir matemáticamente.

En su siguiente razonamiento Verhulst fue directamente al grano. Supuso que una población de animales ocupa de repente un nuevo territorio que tiene una extensión finita, y también supuso que para ese nuevo territorio debe haber una cantidad óptima de individuos que permita que los recursos ambientales se puedan regenerar adecuadamente. Es claro que los animales llegarán a ese sitio en un número reducido y que entonces no hay problema si se reproducen rápidamente con tal de que a medida que vayan llegando a la cantidad óptima de individuos que ese nuevo territorio puede alimentar, se vaya frenando la reproducción. En otra palabras, lo que se está planteando aquí es que el aumento de la población vaya en consonancia con la cantidad de recursos que hay en el lugar, o sea que la población aumente más lentamente cuando hay pocos recursos y más rápidamente cuando hay abundancia de ellos. Aunque esta idea puede parecernos muy sencilla, expresarla en estrictos términos matemáticos requiere una buena cantidad de imaginación y de ensayo y error, y esto es lo que Verhulst hizo. Al final de todos sus intentos llegó a esta ecuación:

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

Como puedes ver, es la misma ecuación que la ecuación de Malthus, excepto que hay un nuevo factor que está entre paréntesis del lado derecho llamado factor de Verhulst. Este factor es el que logra capturar las consideraciones que acabamos de mencionar. Aquí K es valor óptimo del tamaño de la población para el lugar que estamos considerando, y a veces se le llama capacidad de carga del ambiente, y en general se determina de manera empírica. Notemos que cuando P=K, o sea, cuando la población es igual a la capacidad de carga del ambiente, entonces el factor de Verhulst es cero, lo que hace que todo el lado derecho de la ecuación sea cero, y por lo tanto, la velocidad de crecimiento de la población es cero, o sea, no aumenta ni disminuye.

¿Qué pasa si P/K >1? Esto quiere decir que P es mayor que K, y como podemos ver en la ecuación, esto convierte en negativo al factor de Verhulst, y por ende todo el lado derecho es negativo, lo que implica un crecimiento negativo de la población. Un crecimiento negativo es simplemente una disminución, por lo tanto, cuando la población es mayor que la cantidad K, entonces empieza a disminuir, ya que una velocidad de crecimiento negativo significa disminución de la población. Y al contrario, cuando la población P es menor que K, entonces todo el lado derecho es positivo y la población tiende a aumentar.

En otras palabras, el tamaño de la población K es un punto óptimo en el sentido de que si hay menos población que la cantidad K de individuos, la población tiende a aumentar, pero si hay más población que K, la población tiende a disminuir.

¡Esta es la situación intermedia que Verhulst estaba buscando! Como ves, la clave fue que el factor de crecimiento de la población es sensible a la cantidad de recursos del medio mediante un nuevo factor que incluye a K: si el factor de crecimiento aumenta cuando la población es menor que la cantidad óptima K pero disminuye cuando es mayor que K *¡Voila!* Ésta es una explicación matemática muy poderosa, que de hecho nos puede explicar tanto el crecimiento de los gatitos como la desaparición de la comunidad maorí en Nueva Zelanda. El crecimiento exponencial de la población de gatos se da siempre y cuando tengan suficientes recursos a su disposición y las primeras generaciones que colonizan un lugar tienden a tener un crecimiento exponencial mientras haya muchos recursos disponibles, pero sólo durante las primeras generaciones. Por otra parte, en el caso de los maoríes, lo que ocurrió es que el aumento de su población no fue sensible a la cantidad y calidad de recursos que les brindaba el medio. Es un caso de falta de sensibilidad social ante las condiciones medioambientales. Ni qué decir que esto cuestiona directamente la forma en que actualmente extraemos recursos del medio ambiente. Cuánta información se puede extraer de una simple ecuación matemática, ¿no crees?

Por último, antes de ir a los ejemplos, no está de más notar que la sensibilidad de la población a las condiciones del medio la hemos introducido a través de un rodeo, suponiendo que hay una cantidad óptima de población. Siendo rigurosos, esta cantidad óptima podría variar o no existir en absoluto. En estos casos necesitamos otros modelos o considerar otras circunstancias en el medio para poder establecer cómo se comportará la población (te invito a ver otros modelos de crecimiento de poblaciones en los artículos "Atunes y tiburones", "Matemáticas y epidemias" y "El poeta y la malaria", aquí en *Cienciorama*)

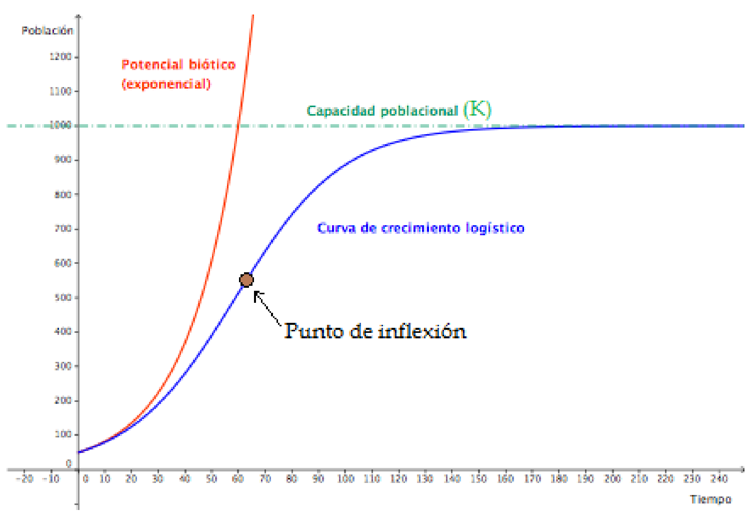

Figura 3. Crecimiento logístico comparado con crecimiento exponencial.
Imagen tomada de: http://e-ducativa.catedu.es/

La famosa logística

Como ves, la ecuación logística satisface muy bien los resultados intuitivos que todos esperaríamos, pero qué tan buena es para predecir el comportamiento real de las poblaciones. Es una pregunta pertinente. En el caso de la evolución de la población humana, ni el modelo de crecimiento exponencial ni el modelo logístico son reales. Las poblaciones humanas aún se encuentran sometidas a muchas variaciones, y resulta casi imposible hacer predicciones que se ajusten a la realidad, ya que hay factores difíciles de predecir como las migraciones, las catástrofes naturales y las guerras. En todo caso, si a escala global el crecimiento de la población fuera logístico, aún no hemos llegado al punto de inflexión en el crecimiento de la población ya que éste es aquel momento en el que el aumento de la población se empieza a moderar para llegar poco a poco al equilibrio, y matemáticamente es el momento en el que la gráfica cambia de curvatura. Puedes ver una comparación de las predicciones del crecimiento exponencial y el crecimiento logístico en la figura 3.

Como vemos, la ecuación logística tampoco es la solución matemática para conocer en detalle la evolución real de la población humana. Sin embargo, desde que Verhulst trabajó en ella tuvo en mente otro tipo de sistemas para probarla: las poblaciones de animales en su medio natural. En rigor, la mejor manera de probar la efectividad de la ecuación logística sería haciendo un experimento de colonización de una isla por un nuevo tipo de animal terrestre, ya que en ella los colonizadores tendrían al principio todos los recursos a su disposición y estarían libres de depredadores, como ocurre, por ejemplo, en las islas volcánicas, donde la colonización y la sucesión ecológica empieza de cero. Lo interesante sería observar qué pasa en el punto en el que los recursos se vuelvan escasos, y comprobar si la población tiende a estabilizarse. Es obvio que esto es muy complicado, pero hay un ejemplo en que la ecuación logística ha probado tener un éxito sin precedentes: el crecimiento de colonias de bacterias en un medio de cultivo.

Bacterias logísticas

Las bacterias (figura 4) resultan un caso de estudio ideal para la dinámica de poblaciones, ya que podemos tener una gran cantidad de individuos en un ambiente controlado con cierta facilidad, y por ello han sido el ejemplo típico de estudio en esta disciplina.

Figura 4. El crecimiento de las colonias de bacterias en condiciones controladas se adapta de manera perfecta a lo predicho por la ecuación logística. Imagen tomada de: http://www.medciencia.com/wp-content/uploads/2013/02/pared_celular_bacteriana.jpg

En este ejemplo las suposiciones de la ecuación logística se satisfacen de una manera prácticamente perfecta y han sido probadas una y otra vez con resultados también prácticamente perfectos. Es más, hoy en día en lugar de tratar de comprobar la validez de esta ecuación en el caso del crecimiento de las bacterias, lo que interesa es buscar explicaciones a los parámetros del modelo, y ver cómo los distintos coeficientes de la ecuación cambian dependiendo de condiciones tales como la temperatura, el pH, la concentración de alimentos, etc. Es de hecho una herramienta tan indispensable, que todos los estudiosos de los microorganismos deben tener un buen dominio de la ecuación logística y de sus principales características ¡Esto sí que es un triunfo de las matemáticas, colarse hasta adentro de la biología después de haber tenido un romance tormentoso con la demografía!

Aquí te dejo un ejemplo de mediciones que se hicieron para algunas especies del género *Salmonella* al poner algunas de estas bacterias sobre trozos de jamón cocido y que se presentaron en el artículo de investigación "Effect of temperature on the growth kinetics of *Salmonella Enteritidis* in cooked ham" (Efecto de la temperatura en la cinética del crecimiento de *Salmonella Enteritidis* en jamón cocido). Las bacterias del género *Salmonella* son conocidas por causar una enfermedad conocida como salmonelosis, y por lo tanto es de mucho interés saber cuál es la velocidad con la que pueden infectar un lote de alimentos, ya que la probabilidad de adquirir una enfermedad es proporcional a la cantidad de bacterias presentes en los alimentos. En este caso particular se investigaba el efecto de la temperatura, por ello cada uno de las gráficas tiene adjunta una medición en grados centígrados (figura 5).

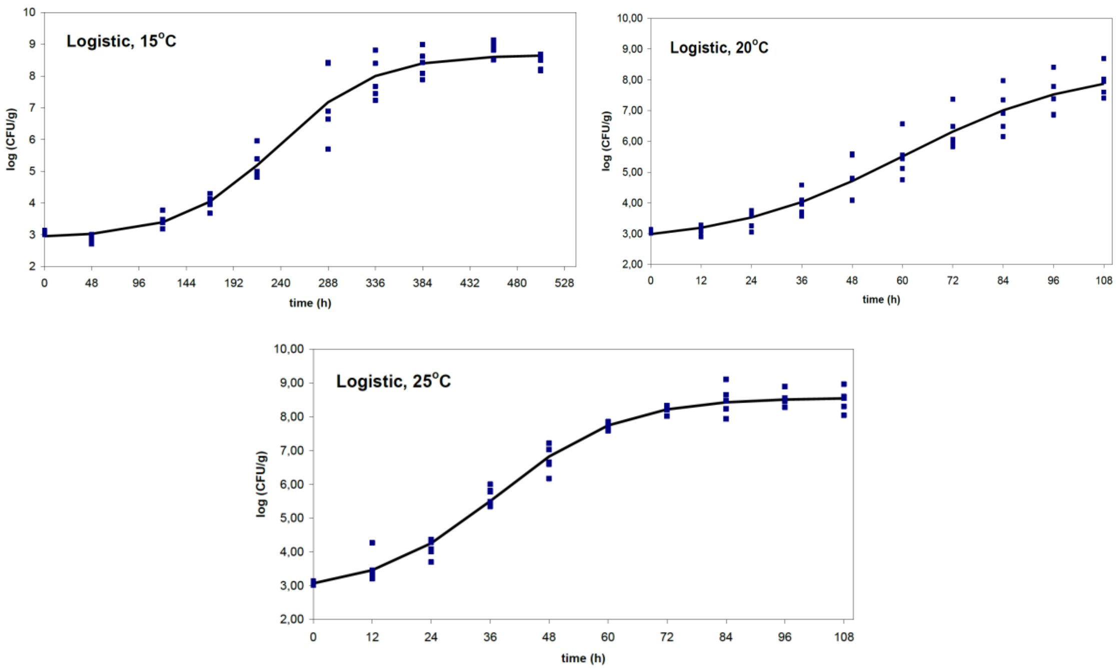

Figura 5. Crecimiento logístico de las bacterias *Salmonella Enteritidis* sometidas a diferentes temperaturas. Nota que en el eje de la variable independiente tenemos al tiempo y en el eje de la función tenemos unidades de Logaritmo de Formación de Colonias sobre gramo (Colony forming unit per gram [log(CFU/g)]), pero aún así podemos ver el perfil logístico de las mediciones.

Bibliografía

- Ludek Berec, *Mathematical modeling in ecology and epidemiology*, Masaryk University, Rep. Checa, 2011.
- Massimo Livi-Bacci, *Introducción a la demografía*, Editorial Ariel, España, 2007.
- Jacques Vallin, *La demografía*, Alianza Editorial, España, 1995.
- Małgorzata Ewa Szczawińska, Jacek Szczawiński, Adriana Łobacz, “Effect of temperature on the growth kinetics of *Salmonella Enteritidis* in cooked ham”, *Bull Vet Inst Pulawy*, 2014.
- Charles Higman, *Los Maoríes*, Ediciones Akal, España, 1991.