

La conjetura de Wright: entre la distribución de los números primos y el crecimiento de la población

EDUARDO LIZ

Departamento de Matemática Aplicada
E.T.S.I. Telecomunicación
Universidad de Vigo, España
e-mail: eliz@dma.uvigo.es

GONZALO ROBLEDO Y SERGEI TROFIMCHUK

Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias
Universidad de Chile
Casilla 653, Santiago, Chile
e-mail: gonverob@icaro.dic.uchile.cl trofimch@uchile.cl

Resumen

El objeto principal de estudio en este trabajo es una ecuación diferencial con retardo que tiene aplicaciones en áreas tan diferentes como la teoría de números y la biología matemática. Tiene la forma

$$y'(t) = -ry(t-1)(1+y(t)), \quad r > 0, \quad (1)$$

y nos referiremos a ella como ecuación de Wright ya que fue este autor quien la introdujo en un artículo de 1955 [41] en relación con el estudio de la distribución de los números primos. Sin embargo, como veremos, sus resultados permitieron avanzar en el análisis cualitativo de un importante modelo matemático para el comportamiento demográfico de algunas poblaciones. La conjetura formulada por Wright en su artículo relativa al comportamiento de las soluciones de la ecuación (1) continúa sin resolverse. En este trabajo discutimos algunos aspectos de esta conjetura y anunciamos nuevos resultados.

1 Sobre la distribución de los números primos

El estudio de la distribución de los números primos $(2, 3, 5, 7, \dots)$ es sin duda uno de los problemas clásicos en Matemáticas y muchos célebres matemáticos dedicaron sus esfuerzos a la investigación de las propiedades de la bien conocida función $\pi(x)$, que asocia a cada real positivo x la cantidad de números primos menores o iguales que x (por ejemplo, $\pi(10) = 4$, $\pi(100) = 25$, $\pi(1000) = 168$).

En 1793 Gauss conjeturó el “Teorema del número primo”, que establece la siguiente fórmula para el comportamiento asintótico de la función π :

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{\pi(x) \ln(x)}{x} = 1. \quad (2)$$

La demostración final se logró en 1896 con trabajos independientes de J. Hadamard y C.J. De la Vallé Poussin. Como estas demostraciones resultaban muy complicadas, otros matemáticos importantes continuaron buscando pruebas más simples y transparentes de la relación (2). En este contexto podemos situar a Lord Cherwell, quien en el año 1942 se sumó a esta tarea y sus razonamientos le condujeron a la ecuación diferencial funcional

$$2xy''(x)/y'(x) + y'(\sqrt{x}) = 0. \quad (3)$$

Sin embargo, esta ecuación dista mucho de ser elemental y Lord Cherwell escribió una carta a su colega el profesor Wright para pedir su ayuda. El problema atrajo el interés de Wright, quien dedicó mucho tiempo a investigar las propiedades de la ecuación (3), llegando incluso a olvidar (según él mismo confesó en un artículo del año 1961 [42]) cuáles eran los razonamientos que ligaban esta ecuación con el Teorema del número primo. Desafortunadamente, como anunció también en su artículo [42], perdió la carta de Lord Cherwell y éste nunca llegó a publicar sus notas. Casi 20 años más tarde, Hoffman de Visme [17] encontró de nuevo, y de manera independiente, la ecuación (3) con la misma intención de Lord Cherwell de obtener una prueba más sencilla de la relación (2). (En el artículo de H. de Visme, la función $y(x)$ que aparece en la ecuación (3) representa la curva diferenciable que mejor aproxima la variación de $\pi(x)$ con x).

Dejamos aquí la parte de nuestro artículo relativa a la teoría de números, instando al lector interesado a que trate de seguir los argumentos heurísticos mediante los que Hoffman de Visme encuentra la ecuación (3) a partir de las propiedades de la función π . (Los autores estarían muy agradecidos a cualquiera que pueda explicar con claridad estos argumentos, pues no

resultan demasiado transparentes, opinión compartida por Driver [5, pag. 237]).

De todos modos, confiando en la intuición de Mr. de Visme y Lord Cherwell (véanse también las referencias más recientes [44, 45]), continuamos con el estudio de la ecuación (3). Wright [42] propone los cambios de variable $y'(x) \ln(x) = 1 + w(v)$ y $\ln(x) = 2^v$; de este modo la ecuación (3) se transforma en

$$w'(v) = -\ln(2)w(v-1)(1+w(v)), \quad (4)$$

que es un caso particular de (1) (parámetro $r = \ln(2)$). Supongamos ahora que

$$\lim_{v \rightarrow +\infty} w(v) = 0, \quad (5)$$

para todas las soluciones de la ecuación (4). Obviamente, en este caso, $\lim_{x \rightarrow +\infty} y'(x) \ln(x) = 1$ y por tanto $\lim_{x \rightarrow +\infty} y'(x) = 0$. De estas dos relaciones, y haciendo uso de la regla de L'Hôpital, se obtiene finalmente que

$$\lim_{x \rightarrow +\infty} \frac{y(x) \ln(x)}{x} = \lim_{x \rightarrow +\infty} (y'(x) \ln(x) + y(x)/x) = 1 + \lim_{x \rightarrow +\infty} y'(x) = 1.$$

En consecuencia, la relación (5) probaría el Teorema del número primo. Esta consideración llevó a Wright a estudiar el comportamiento asintótico de las soluciones de la ecuación (1) para los distintos valores del parámetro $r > 0$. Finalmente él logró probar que la relación (5) no sólo es cierta para $r = \ln(2)$ sino para todo $r \in (0, 3/2]$ (ver [41, Teorema 3]).

2 Dinámica de la población de una especie

En esta sección daremos una breve descripción de los modelos de población para una especie.

Los modelos más simples son los modelos independientes de la densidad, es decir, aquellos en los que se supone que las tasas de natalidad y mortalidad por individuo no dependen del tamaño de la población. Malthus en 1798 propuso un modelo de este tipo en el que las tasas de natalidad y mortalidad en cada instante son proporcionales al número de individuos de la población en ese instante. Si denotamos por $x(t)$ el número de individuos de la población en el instante t (se permite que $x(t)$ tome cualquier valor real positivo, aunque en la interpretación real debe tomar sólo valores enteros), entonces $x'(t)$ representa la tasa de variación del tamaño de la población y viene dada por la ecuación

$$x'(t) = ax(t) - bx(t), \quad (6)$$

donde a y b son respectivamente las tasas de natalidad y mortalidad *per capita*. El parámetro $p = a - b$ se suele llamar *tasa intrínseca de crecimiento* y determina completamente las soluciones de la ecuación (6), que solamente tienen tres comportamientos posibles: crecen exponencialmente si $p > 0$, decrecen exponencialmente hacia cero si $p < 0$ y son constantes si $p = 0$ (esto resulta evidente de la expresión de las soluciones $x(t) = x_0 e^{pt}$, donde x_0 es la población inicial).

El crecimiento exponencial se ajusta bastante a la realidad durante un cierto período de tiempo (se conocen datos reales de la evolución de la población humana que se corresponden con este comportamiento durante unos años [16, 30]). Sin embargo, es natural pensar que a largo plazo no es un modelo realista, debido principalmente al agotamiento de los recursos. Además, el modelo malthusiano tampoco explicaría una situación que se observa con cierta frecuencia en la naturaleza: la estabilización de la población hacia un valor de equilibrio. Podemos concluir que un modelo realista a largo plazo debe tener en cuenta que las tasas de natalidad y mortalidad dependen del tamaño de la población, debido a que cuando ésta crece demasiado debe existir un proceso de autolimitación (llamado comúnmente *competición intraespecífica*).

Verhulst propuso en 1836 su célebre *ecuación logística*, en la cual la tasa de mortalidad se supone constante mientras que la tasa de natalidad depende linealmente del tamaño de la población, de tal modo que la población no puede crecer indefinidamente y existe un valor K de la densidad de población en el cual la tasa de crecimiento *per capita* es cero. Esta constante K actúa como nivel de saturación y se suele determinar en función de la cantidad de recursos disponibles. Estas consideraciones conducen a la ecuación de Verhulst

$$x'(t) = px(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K} \right), \quad x > 0. \quad (7)$$

La ecuación (7) es fácilmente integrable y se puede comprobar que el equilibrio positivo $x = K$ es globalmente asintóticamente estable para $x > 0$. El otro equilibrio ($x = 0$) es inestable y las soluciones tienen un comportamiento como el que indica la Figura 1.

En particular, las soluciones con valor inicial $x_0 < K/2$ presentan un punto de inflexión que se observa habitualmente en las tablas reales (ver [15, 16]).

Sin embargo, existen ejemplos en poblaciones humanas que muestran que la población a veces sigue creciendo por encima del nivel K en lugar de aproximarse indefinidamente a él por debajo. En experimentos reales se observa también un comportamiento periódico en la evolución del tamaño

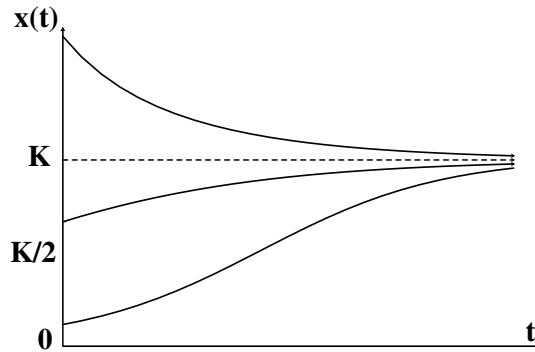


Figura 1: Soluciones de la ecuación de Verhulst

de la población de una especie (ovejas, insectos, ...) que no puede explicar el modelo logístico de Verhulst. Una de las características de la ecuación (7) que podría explicar estas deficiencias reside en el hecho de que considera que la tasa de natalidad actúa instantáneamente, mientras que en general existe un cierto retraso debido a la influencia de factores como el período de madurez y el tiempo de gestación. Hutchinson propuso en 1948 [18] la ecuación logística con retardo

$$x'(t) = px(t) \left(1 - \frac{x(t-h)}{K} \right), \quad (8)$$

donde h representa la edad de máxima capacidad reproductiva de un individuo de la población. En este caso la tasa de crecimiento *per capita* en el instante t es una función lineal de la población en el instante $t-h$. Para la comparación con otros modelos, nos resultará útil escribirla en la forma

$$x'(t)/x(t) = f(x(t-h)), \quad (9)$$

donde en este caso $f(x) = p(1 - x/K)$ (ver Figura 2 (a)).

Un célebre ejemplo del comportamiento de una población según la ecuación (8) se puede encontrar en los experimentos realizados por el entomólogo australiano A.J. Nicholson [31] con poblaciones de la mosca de la oveja (*Lucilia cuprina*). Los datos obtenidos por Nicholson permiten observar un comportamiento oscilatorio de las soluciones y May [29] encontró los valores de los parámetros de la ecuación de Hutchinson que mejor se adaptaban a estos datos (que corresponden aproximadamente a $ph = 2.1$).

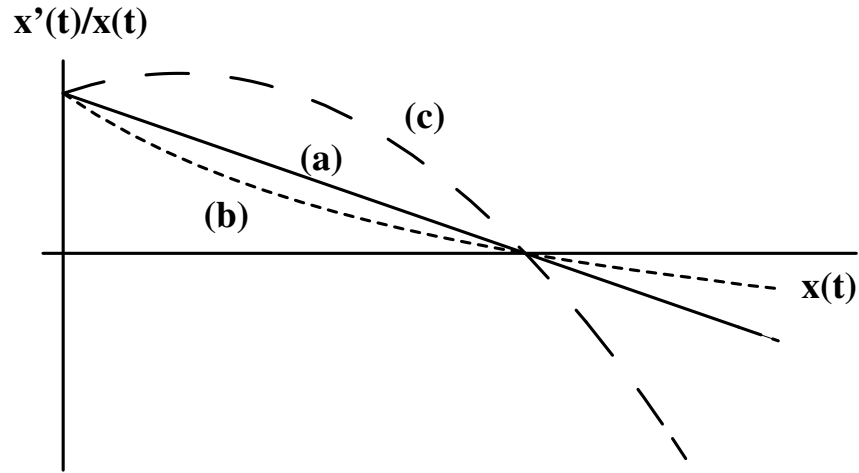


Figura 2: Tasas de crecimiento *per capita* para los modelos (a) logístico, (b) *food-limited*, (c) con efecto Allee.

Hay ciertos aspectos de los experimentos de Nicholson que no se explican bien con la ecuación (8). Gurney et al. propusieron un modelo diferente en un importante trabajo de 1980 [11] al que nos referiremos más adelante.

Nota 2.1 El cambio de variable $y(t) = -1 + x(ht)/K$ transforma la ecuación de Hutchinson (8) en la ecuación de Wright (1) con $r = ph$. Por tanto el resultado de Wright [41, Teorema 3] permite afirmar que si ph toma valores menores o iguales que 1.5 entonces todas las soluciones positivas de la ecuación (8) se aproximan al equilibrio K cuando t tiende a infinito. Nos referiremos a este resultado como “Teorema 3/2 de Wright”.

Más tarde, en 1963, el ecólogo F.E. Smith [36] trató de utilizar la ecuación (8) con $h = 0$ para interpretar sus experimentos sobre el crecimiento de la población de la mosca *Daphnia magna*. Sin embargo, observó que en este caso la tasa de crecimiento *per capita* no es una función lineal de la población como sucedía para la *Lucilia cuprina*. Basándose en sus datos experimentales, sugirió que esta tasa tiene una dependencia de la población regulada por la función (ver Fig. 2 (b))

$$f(x) = \frac{K - x}{K + cpx}, \quad K, c, p > 0.$$

Esto da lugar a la siguiente generalización de la ecuación de Hutchinson:

$$x'(t) = px(t) \frac{K - x(t-h)}{K + cpx(t-h)}, \quad (10)$$

que se conoce con el nombre de “food-limited model” (ver [7]). Nótese que para $c = 0$ se obtiene precisamente la ecuación (8).

Para $h = 0$ (es decir, sin factores de retardo), la ecuación (10) fue considerada por varios autores en sus investigaciones de la influencia de la polución en ciertas poblaciones (véase, por ejemplo, [33]).

Finalmente, los estudios del biólogo W.C. Allee [1] mostraron la fuerte influencia que tienen ciertos “efectos sociales” en el desarrollo interno de la población de algunas especies con conducta cooperativa (abejas, hormigas, peces, etc.). Para estas poblaciones, la tasa de crecimiento *per capita* aumenta hasta el instante en que la población alcanza un valor crítico. Al pasar este valor, empieza a disminuir debido a causas como la competencia por los recursos. Esto se traduce en que la función f no es monótona como en los casos anteriores sino que tiene la forma indicada en la Figura 2 (c). La modificación más sencilla de la ecuación de Hutchinson que permite considerar este comportamiento (conocido como “efecto Allee”) viene dada por la siguiente ecuación [8, 23]:

$$x'(t) = x(t) \left[1 - \frac{x(t-h)}{K} \right] (p + qx(t-h)), \quad x > 0, p > 0, q \geq 0. \quad (11)$$

El carácter no lineal de la función f que relaciona la tasa de crecimiento *per capita* con la densidad de población en las generalizaciones (10) y (11) de la ecuación de Hutchinson (equivalentemente, de Wright), no ha permitido aplicar las técnicas de [41] para conseguir resultados similares al Teorema 3/2. No obstante, como veremos en la próxima sección, estas ecuaciones tienen propiedades comunes con la ecuación (1) que nos han conducido [26] a obtener una generalización del teorema mencionado de Wright para las ecuaciones (10) y (11).

3 La conjetura de Wright

Uno de los aspectos más importantes en el análisis de la dinámica de una población modelada por las ecuaciones (8), (10), (11) es el estudio de la estabilidad asintótica global del equilibrio positivo definido por el nivel de saturación K , es decir, la búsqueda de condiciones bajo las cuales todas

las posibles evoluciones de la población tienden a acercarse a K cuando transcurre el tiempo.

Por ejemplo, para la ecuación de Hutchinson, resolver el problema de la estabilidad asintótica global equivale a encontrar el rango de valores entre los que deben estar los parámetros p y h para que el límite de $x(t)$ cuando t tiende a infinito sea K para cualquier solución positiva x de la ecuación (8). Mediante el cambio de variables indicado en la Nota 2.1, este problema se traduce en hallar los valores de r para los cuales

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = 0 \quad (12)$$

para las soluciones $y(t)$ de (1) tales que $y(t) + 1 = x(ht)/K > 0$.

En primer lugar veremos que no es difícil establecer condiciones necesarias para que se verifique (12). Para ello, nótese que podemos despreciar el término cuadrático $-ry(t-1)y(t)$ en la ecuación (1) cuando $y(t)$ está próximo a cero. De este modo obtenemos la ecuación diferencial lineal con retardo

$$y'(t) = -ry(t-1). \quad (13)$$

Si existen soluciones de (13) que no convergen hacia cero cuando $t \rightarrow +\infty$ entonces podemos afirmar que no se cumple (12). Ahora bien, es inmediato comprobar que $y(t) = e^{\alpha t} \cos(\beta t)$ es una solución de (13) si y sólo si el par $(\alpha, \beta) \in \mathbb{R}^2$ es solución del sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned} \alpha + re^{-\alpha} \cos(\beta) &= 0, \\ \beta - re^{-\alpha} \sin(\beta) &= 0. \end{aligned}$$

Es un ejercicio interesante demostrar que este sistema tiene soluciones (α, β) con $\alpha > 0$ si y sólo si $r > \pi/2$. En consecuencia, es necesario imponer la condición $r \leq \pi/2$ para que (12) pueda ser cierto. Es más, razonamientos estándar de la teoría de ecuaciones diferenciales con retardo permiten demostrar que para $r < \pi/2$ existe un número positivo $\epsilon = \epsilon(r)$ tal que $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$ para todas las soluciones $y(t)$ de (1) que verifican la desigualdad $|y(t)| \leq \epsilon$ sobre un intervalo de tiempo de longitud uno (en otras palabras, la solución cero es localmente asintóticamente estable para la ecuación (1)). Obsérvese que, según el Teorema 3/2 de Wright, se puede tomar $\epsilon = +\infty$ si $r \leq 3/2$. La proximidad entre $3/2 = 1.5$ y $\pi/2 = 1.57\dots$ sugiere la siguiente

Conjetura 3.1 (Wright, 1955) *Si $r \in (0, \pi/2)$ entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$ para todas las soluciones $y(t)$ de (1) tales que $y(0) > -1$.*

En otras palabras, esta conjetura establece que los valores de r para los cuales (12) se verifica para la ecuación lineal (13) son los mismos que los que proporcionan la validez de (12) para la ecuación no lineal (1).

En el momento en que estamos escribiendo este artículo la Conjetura 3.1 sigue siendo un problema abierto a pesar de los esfuerzos que le dedicaron importantes matemáticos (K. Gopalsamy, T. Krisztin, H.O. Walther, entre otros). En apoyo de la Conjetura 3.1, el propio Wright indicó que es posible “*a costa de una considerable elaboración*” demostrar que (12) es cierto para $r \leq 37/24 = 1.54\dots$ y probablemente para $r \leq 1.567\dots$. Sin embargo, en estos casos no llegó a escribir la prueba (véase también el trabajo de Kaschenko [20], donde se revisa la aproximación $37/24$ indicada por Wright). Es interesante indicar que J. Hale [13] calificó el resultado para $r \leq 3/2$ como “*a very difficult theorem of Wright*”.

Para analizar la ecuación (1) resulta útil separar los términos $y(t)$ e $y(t-1)$, de tal modo que para $1 + y(t) > 0$ podemos escribir

$$\frac{d}{dt}(\ln(1 + y(t))) = \frac{y'(t)}{1 + y(t)} = -ry(t-1).$$

Así, el cambio $z(t) = -\ln(1 + y(t))$ conduce a la siguiente forma equivalente de la ecuación (1):

$$z'(t) = r(e^{-z(t-1)} - 1) \tag{14}$$

y la expresión (12) para $y(t) + 1 > 0$ se transforma en $\lim_{t \rightarrow \infty} z(t) = 0$ para toda solución $z(t)$ de (14).

Trabajando con la ecuación (14), H.O. Walther (ver [13]) probó que el conjunto $S \subset (0, \pi/2)$ de todos los valores de r para los cuales es cierta la Conjetura 3.1 es un conjunto abierto. En consecuencia, la Conjetura 3.1 puede escribirse en la siguiente forma indicada por Hale (ver [13, pag. 65]): “*El conjunto S es cerrado*”.

Para arrojar nueva luz sobre la conjetura de Wright, notemos que, en algunas ocasiones, una formulación más general del problema puede ayudar a resolverlo de manera más sencilla. Con esta idea presente, consideramos la ecuación con retardo más general

$$x'(t) = f(x(t-1)), \tag{15}$$

donde f es una función suficientemente regular que verifica las siguientes propiedades:

- (i) $xf(x) < 0$ para todo $x \neq 0$;

(ii) f está acotada inferiormente;

(iii) $f'(x) < 0$, para todo $x \in \mathbb{R}$.

Es inmediato comprobar que la función $f(x) = p(e^{-x} - 1)$ (que proporciona la ecuación de Wright) verifica estas tres condiciones. La condición (i) se conoce habitualmente con el nombre de condición de *feedback negativo*.

El único equilibrio de la ecuación (15) con f en las condiciones (i)-(iii) es $x(t) \equiv 0$. Haciendo un desarrollo de Taylor

$$f(x) = f'(0)x + \frac{f''(0)}{2}x^2 + \dots, \quad (16)$$

podemos despreciar los términos de orden mayor que uno en las proximidades de este equilibrio, obteniendo la ecuación linealizada

$$x'(t) = f'(0)x(t-1),$$

que, como hemos visto anteriormente, es asintóticamente estable si f verifica la condición

(iv) $-f'(0) < \pi/2$.

Ahora es evidente que la conjetura de Wright quedaría probada si somos capaces de demostrar que todas las soluciones de (15) convergen hacia cero cuando f satisface las hipótesis (i)-(iv).

Investigando el problema en este contexto, H.O. Walther [39] construyó ejemplos de funciones f con las propiedades (i)-(iv), con valores de $-f'(0)$ cercanos a $\pi/2$, para las cuales la ecuación (15) tiene una solución periódica no trivial y por tanto la solución constante $x = 0$ no puede atraer a todas las trayectorias de la ecuación. Es más, en [26] hemos probado el

Teorema 3.2 *Para cada $\alpha \in (0, \pi/2)$ es posible construir una función f con las propiedades (i)-(iii) tal que $f'(0) = -\alpha$ y de tal modo que existe al menos una solución periódica no trivial de la ecuación (15).*

Esto significa que para lograr generalizar el Teorema 3/2 de Wright para la ecuación (15) es necesario tener en cuenta otras propiedades de la función $f(x) = p(e^{-x} - 1)$.

Recordando que la conjetura de Wright sería cierta si coinciden las condiciones de estabilidad asintótica de la ecuación (1) con las de la correspondiente ecuación lineal (13), consideraremos sistemas dinámicos más simples en los que podría presentarse la misma situación (téngase en cuenta que

las ecuaciones con retardo definen sistemas dinámicos de dimensión infinita [14]).

Tomemos el sistema dinámico unidimensional definido por la ecuación

$$y_{n+1} = f(y_n), \quad (17)$$

con f en las hipótesis (i)-(iii). En este caso, el análogo de las soluciones $x(t)$ de (15) serían las sucesiones de números reales $\{y_0, y_1, y_2, \dots\}$, donde y_0 es cierto valor inicial e y_n se determina por la ecuación (17) para $n \geq 0$.

Asimismo, como $f(0) = 0$, el análogo de la solución trivial de (15) es la sucesión constantemente igual a cero $\{0, 0, 0, \dots\}$, y la convergencia dada por (12) se convertiría en

$$\lim_{n \rightarrow \infty} y_n = 0. \quad (18)$$

Por otra parte, en vista de la fórmula (16), la ecuación lineal correspondiente a (17) en las proximidades de la solución trivial tiene la forma

$$x_{n+1} = f'(0)x_n, \quad (19)$$

con lo que la expresión para x_n de la solución que parte de x_0 tiene la forma $x_n = x_0(f'(0))^n$, $n \geq 1$. Obviamente, $\lim x_n = 0$ si y sólo si $-f'(0) < 1$.

También en esta situación más sencilla es posible encontrar ejemplos de funciones f que verifican (i)-(iii) y para las cuales la condición $-f'(0) < 1$ no garantiza que todas las soluciones de la ecuación no lineal (17) converjan hacia cero (el lector puede encontrar sin mucha dificultad un ejemplo con la ayuda de un ordenador).

Ahora bien, en la teoría de sistemas dinámicos unidimensionales existe una herramienta que permite evitar esta situación agregando ciertas condiciones. Estamos hablando de la derivada Schwarziana, que fue introducida por H. Schwarz en 1869 en un trabajo sobre aplicaciones conformes y utilizada después por David Singer [35] para el estudio de las soluciones periódicas de la ecuación (17).

Definición 3.3 *Sea f una función real de clase \mathcal{C}^3 . La derivada de Schwarz de f se define como*

$$(Sf)(x) = \frac{f'''(x)}{f'(x)} - \frac{3}{2} \left(\frac{f''(x)}{f'(x)} \right)^2.$$

A continuación enunciamos una propiedad de la derivada Schwarziana que tiene especial importancia para nosotros.

Proposición 3.4 Sean f, g dos funciones de clase \mathcal{C}^3 . Se tiene la siguiente fórmula para la derivada de Schwarz de la composición de f y g :

$$(S(f \circ g))(x) = (Sf)(g(x))(g'(x))^2 + (Sg)(x).$$

Como consecuencia importante de este resultado podemos indicar que si $(Sf)(x) < 0$ para todo x entonces $(Sf^n)(x) < 0$ para todo x , donde $f^n = f \circ \dots \circ f$ es la iterada n -ésima de f . Esta propiedad es de mucha utilidad en las aplicaciones a los sistemas dinámicos unidimensionales, donde está bien desarrollada una teoría sobre las funciones con derivada Schwarziana negativa (ver, por ejemplo, [4]). En particular, nosotros usaremos el siguiente resultado:

Teorema 3.5 Sea $f : [a, b] \rightarrow [a, b]$, $f \in \mathcal{C}^3$, una función estrictamente decreciente o unimodal (es decir, f tiene un único punto crítico $x^* \in [a, b]$ que es un extremo local). Si $f(x)=x$ si y sólo si $x = c$ y además $(Sf)(x) < 0$ para todo $x \neq x^*$ entonces la condición $0 < -f'(c) < 1$ garantiza que todas las soluciones de (17) convergen a cero.

Según este resultado, bastaría agregar la condición

$$(v) \quad (Sf)(x) < 0 \text{ para todo } x \neq x^*,$$

a las hipótesis (i)-(iii) para obtener la equivalencia entre la convergencia a cero de las soluciones de la ecuación lineal (19) y las de la ecuación no lineal (17). Además, este resultado es válido no sólo cuando f es estrictamente decreciente sino también para el caso unimodal.

Motivados por este resultado de Singer, hemos formulado [26] la siguiente generalización de la conjetura de Wright:

Conjetura 3.6 Supongamos que f verifica las condiciones (i), (ii), (v) y (iii') f es estrictamente decreciente o unimodal, con $f'(0) < 0$.

Si $-f'(0) \in (0, \pi/2)$ entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ para todas las soluciones $x(t)$ de la ecuación (15).

En el mismo trabajo hemos probado el siguiente resultado, que engloba el Teorema 3/2 de Wright y apoya nuestra conjetura:

Teorema 3.7 Supongamos que f verifica las condiciones (i), (ii), (iii') y (v). Si $-f'(0) \leq 3/2$ entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ para todas las soluciones $x(t)$ de la ecuación (15).

Para demostrar este teorema hemos utilizado técnicas muy diferentes a las usadas por Wright, quien empleó de manera sustancial varias propiedades específicas de la función exponencial como la monotonía y la forma de su inversa (logaritmo). En particular, nuestros métodos permiten considerar funciones unimodales, así como funciones estrictamente decrecientes más generales que la exponencial. En particular, podemos establecer resultados de estabilidad asintótica global para las generalizaciones (10), (11) de la ecuación de Hutchinson, mejorando las condiciones obtenidas previamente por otros autores [7, 8, 23, 38].

Por ejemplo, para la ecuación con efecto Allee (11), podemos proceder de modo análogo a como se hizo previamente para la ecuación de Wright: el cambio de variable $y(t) = -1 + x(ht)/K$ transforma (11) en

$$y'(t) = -h(1 + y(t))y(t - 1)(p + q + qKy(t - 1)),$$

de modo que de nuevo el cambio $z(t) = -\ln(1 + y(t))$ conduce a la siguiente forma equivalente de la ecuación (11):

$$z'(t) = h(e^{-z(t-1)} - 1) \left[(p + q) + qK(e^{-z(t-1)} - 1) \right] = g(z(t - 1)). \quad (20)$$

En este caso, la función g se puede escribir como la composición de la función $f(x) = e^{-x} - 1$ con el polinomio cuadrático $P(x) = hx(p + q + Kqx)$, de modo que la Proposición 3.4 permite deducir que $(Sg)(x) < 0$ para todo x , ya que esta propiedad se verifica para $f(x)$ y $P(x)$. Además, es sencillo comprobar que g es estrictamente decreciente o unimodal (este último caso es el que se llama propiamente “modelo con efecto Allee”).

Ahora, la aplicación del Teorema 3.7 a la ecuación (20) proporciona la siguiente condición que garantiza que todas las soluciones convergen hacia cero:

$$h(p + q) \leq 3/2. \quad (21)$$

Obsérvese que la condición (21) generaliza de forma natural la condición obtenida por Wright para la ecuación de Hutchinson, ya que para $q = 0$ la ecuación (11) es precisamente la ecuación (8). (Invitamos al lector a que trate de dar una interpretación biológica de cómo influye la cooperación en la complejidad del modelo de población).

Para terminar esta sección, vamos a dar una idea de cómo el resultado de Singer para sistemas dinámicos unidimensionales se puede emplear en el estudio de ecuaciones diferenciales con retardo para probar el Teorema 3.7 bajo la condición más restrictiva $-f'(0) < 1$. Para ello construiremos una aplicación de un intervalo real en sí mismo que refleje algunas propiedades

de la ecuación (15). Sea f una función en las condiciones del Teorema 3.7; por simplicidad en la exposición, escogeremos el caso más sencillo en el que f es estrictamente decreciente. En esta situación, según los resultados de Mallet-Paret y Sell [28], es posible demostrar que todas las soluciones convergen hacia cero si y sólo si la ecuación no tiene soluciones periódicas no triviales (no constantes). Para eliminar la posibilidad de que existan tales soluciones, vamos a proceder por reducción al absurdo: supongamos que existe una solución periódica $p(t)$ de la ecuación (15) con período $T > 0$ (es decir, $p(t + T) = p(t)$ para todo t). Sean $M = p(t_0) = \max_{t \in [0, T]} p(t)$ y $m = p(t_1) = \min_{t \in [0, T]} p(t)$. De la condición (i) se deduce que $m < 0 < M$. Por otra parte, es obvio que $p'(t_0) = p'(t_1) = 0$ y, en consecuencia, $p(t_0 - 1) = p(t_1 - 1) = 0$. Ahora, integrando la ecuación (15) entre $t_0 - 1$ y t_0 , obtenemos

$$M = p(t_0) = \int_{t_0-1}^{t_0} f(p(s-1)) ds \leq \int_{t_0-1}^{t_0} \max_{u \in \mathbb{R}} f(p(u)) ds = f(m), \quad (22)$$

y, de modo completamente análogo, se obtiene que

$$m \geq f(M). \quad (23)$$

Además, como f es decreciente, las relaciones (22) y (23) implican que

$$0 < M \leq f(m) \leq f(f(M)) = f^2(M) \leq f^4(M) \leq \dots \leq f^{(2n)}(M), \quad n \geq 1. \quad (24)$$

Dado que f está en las hipótesis de la Proposición 3.5, la condición $-f'(0) < 1$ implica que $\lim_{n \rightarrow \infty} f^{(2n)}(M) = 0$, en contradicción con (24).

Por supuesto, la obtención del resultado con la condición $-f'(0) \leq 3/2$ requiere una reducción mucho más sofisticada y el hecho de considerar funciones unimodales también añade muchas complicaciones a este estudio.

4 Comentarios finales

Existen muchos trabajos en la literatura dedicados al estudio de los distintos aspectos de la ecuación de Wright y sus diversas generalizaciones. En esta sección haremos un breve resumen de algunos resultados significativos e indicaremos varias referencias donde el lector interesado puede profundizar en este tema.

En primer lugar, es interesante mencionar que para $r > \pi/2$ siempre existen soluciones periódicas con la propiedad de que la distancia entre dos

ceros consecutivos es mayor que uno, es decir, soluciones *lentamente oscilantes* (véase [14, Sección 11.4]). Para una discusión de las bifurcaciones que tienen lugar a partir de $r = \pi/2$, remitimos al lector al trabajo de Chow y Mallet-Paret [3]. Otras propiedades de las soluciones para $p > \frac{\pi}{2}$ se pueden encontrar en [21].

Otro aspecto interesante en las aplicaciones es la relación entre el parámetro r en la ecuación de Wright y el período T de las soluciones periódicas de dicha ecuación (ver, por ejemplo, [30, pag. 11]). Si la conjetura de Wright es cierta, para $r < \pi/2$ no existen tales soluciones; además, para $r = \pi/2$ la ecuación linealizada (13) tiene soluciones 4-periódicas. Sorprendentemente, en contra de los argumentos heurísticos esgrimidos en [30, pag. 10], $T = 4$ fue eliminado como posible valor del período en las soluciones de la ecuación (1) para todo $r \geq \pi/2$ por Nussbaum en un trabajo titulado precisamente “*Wright’s equation has no solutions of period four*” [32].

A continuación haremos algunos comentarios sobre lo que sucede cuando se introduce un término de amortiguación en la ecuación (15), es decir, consideraremos la ecuación

$$x'(t) = -\delta x(t) + f(x(t-1)), \quad \delta > 0. \quad (25)$$

Es evidente que los estados de equilibrio de esta ecuación diferencial con retardo se obtienen como las soluciones de la ecuación escalar $f(x) = \delta x$. Por otra parte, podemos señalar que si f aplica el intervalo $(0, +\infty)$ en sí mismo entonces todas las soluciones de la ecuación (25) correspondientes a condiciones iniciales positivas son positivas en todo punto.

Algunos casos especiales de (25) se obtienen para las funciones $f(x) = pxe^{-ax}$, $a, p > 0$ (ecuación de Nicholson para la dinámica de población de la *Lucila cuprina* propuesta en [11]), $f(x) = pe^{-ax}$, $a, p > 0$ (ecuación propuesta por A. Lasota y M. Wazewska-Czyzewska [40] para un modelo de supervivencia de glóbulos rojos en un animal) y $f(x) = px^m(\theta^n + x^n)^{-1}$, $m = 0, 1$, $p, \theta, n > 0$ (propuesta por Mackey y Glass [27] para modelos de *hematopoesis* o producción de glóbulos rojos en la sangre).

Para estas ecuaciones, se puede formular una conjetura análoga a la Conjetura 3.6, que en el caso particular de la ecuación de Nicholson fue propuesta por Hal Smith [37]:

Conjetura 4.1 *Supongamos que $f : (0, +\infty) \rightarrow (0, +\infty)$ es estrictamente decreciente o unimodal con un único punto crítico x^* que es un máximo local, $f(+\infty) = 0$, $(Sf)(x) < 0$ para todo $x \neq x^*$ y la ecuación $f(x) = \delta x$ tiene una única solución $x = c$. Entonces todas las soluciones positivas de*

la ecuación (25) convergen a c para todos los valores del parámetro δ para los cuales la solución $x(t) \equiv c$ es localmente asintóticamente estable.

Existen algunos resultados que apoyan esta conjetura, aunque no son estimaciones tan finas como las que proporcionan los teoremas de tipo 3/2. En este sentido, podemos indicar los trabajos realizados para la ecuación (25) en [10, 12], la consideración de coeficientes variables en [9], de ecuaciones con retardo infinito en [24] y también un resultado obtenido en [25] para el sistema multidimensional del oscilador de Goodwin (ver [6] y otras referencias en [24]).

Para una revisión reciente de las aplicaciones de las ecuaciones con retardo en la simulación numérica de modelos biológicos, véase [2].

Finalmente, es interesante destacar también que existe un criterio 3/2 para una familia de ecuaciones diferenciales funcionales de naturaleza diferente a las que hemos considerado. Se trata del conocido *criterio 3/2 de Yorke* [22, 43], que fue generalizado recientemente en [19], donde se pueden encontrar otras referencias relacionadas.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado durante una estancia de Eduardo Liz en el Departamento de Matemáticas de la Universidad de Chile. Este autor quiere aprovechar este espacio para agradecer la hospitalidad del Departamento y la ayuda recibida por parte de la *Secretaría Xeral de Investigación e Desenvolvemento* de la Xunta de Galicia (España) para realizar la estancia.

Asimismo, los autores agradecen la financiación recibida de FONDECYT (Chile), proyecto 8990013.

Referencias

- [1] W.C. Allee, *Animal aggregations: a study in general sociology*, Chicago University Press, 1933.
- [2] C. T. H. Baker, G. A. Bocharov y F. Rihan, *A Report on the use of Delay Differential Equations in Numerical Modelling in the Biosciences*, Numerical Analysis Report, **343**, Manchester Centre for computational Mathematics, 1999 (*disponible en* <http://www.ma.man.ac.uk/MCCM/MCCM.html>)
- [3] S-N. Chow y J. Mallet-Paret, *Integral averaging and bifurcation*, J. Differential Equations **26** (1977), 112-159.

- [4] R.L. Devaney, *An introduction to chaotic dynamical systems (Segunda edición)*, Addison-Wesley, 1989.
- [5] R.D. Driver, *Ordinary and delay differential equations*, Springer, 1977.
- [6] B.C. Goodwin, *Oscillatory behavior in enzymatic control processes*. Adv. Enzyme Reg. **3**, (1965), 425-439.
- [7] K. Gopalsamy, M.R.S. Kulenovic y G. Ladas, *On the oscillation and asymptotic behavior of $N'(t) = N(t)[a + bN(t - \tau) - cN^2(t - \tau)]$* . Quart. Appl. Math. **3**, (1990), 433-440.
- [8] K. Gopalsamy y G. Ladas, *Environmental periodicity and time delays in a "food-limited" population*. J. Math. Anal. Appl. **147**, (1990), 545-555.
- [9] K. Gopalsamy y S. Trofimchuk, *Almost periodic solution of Lasota-Ważewska type delay differential equation*. J. Math. Anal. Appl. **237** (1999), 106-127.
- [10] K. Gopalsamy, S. Trofimchuk y N. Bantsur, *A note on global attractivity in models of hematopoiesis*. Ukrainian Math. J. **50** (1998), 3-12.
- [11] W.S.C. Gurney, S.P. Blythe y R.M. Nisbet, *Nicholson's blowflies revisited*. Nature **287**, (1980), 17-21.
- [12] I. Györi y S. Trofimchuk, *Global attractivity in $x'(t) = -\delta x(t) + pf(x(t - \tau))$* . Dynamic Syst. Appl. **8** (1999), 197-210.
- [13] J.K. Hale, *Asymptotic behavior of dissipative systems*. Mathematical Surveys and Monographs 25, A.M.S., Providence, Rhode Island, 1988.
- [14] J. K. Hale y S. M. Verduyn Lunel, *Introduction to functional differential equations*. Applied Mathematical Sciences, Springer-Verlag, 1993.
- [15] T.G. Hallam, *Population dynamics in a homogeneous environment*, en "Mathematical Ecology. An introduction", editado por T.G. Hallan y S.A. Levin, Springer, 1986, pp. 61-94.
- [16] A. Hastings, *Population Biology. Concepts and models*, Springer, 1998.
- [17] G. Hoffman de Visme, *The density of prime numbers*. Math. Gazette **45**, (1961), 13-14.
- [18] G. E. Hutchinson, *Circular causal systems in ecology*. Ann. New York Acad. Sci. **50**, (1948), 221-248.

- [19] A. Ivanov, E. Liz y S. Trofimchuk, *Halalay inequality, Yorke 3/2 stability criterion, and differential equations with maxima*. Tohoku Math. J. (to appear).
- [20] S.A. Kaschenko, *On the question of estimation in a espace of parameters of the domain of global stability of Hutchinson's equation* (en ruso), en "Nonlinear fluctuations in problems of ecology", Yaroslav. Gos. Univ. **130**, (1985), 55-62.
- [21] G.S. Jones, *On the nonlinear differential-difference equation $f'(x) = -\alpha f(x-1)\{1+f(x)\}$* . J. Math. Anal. Appl. **4**, (1962), 440-469.
- [22] V. Kolmanovskii y A. Myshkis, *Introduction to the theory and applications of functional differential equations*. Mathematics and its Applications, Vol. 463, Kluwer Academic Publishers, 1999.
- [23] Y. Kuang, *Delay differential equations with applications in population dynamics*. Academic Press, 1993.
- [24] E. Liz, C. Martínez y S. Trofimchuk, *Attractivity properties of infinite delay Mackey-Glass equations*, Differential Integral Equations (to appear).
- [25] E. Liz, C. Martínez y S. Trofimchuk, *Global attractivity in Goodwin's oscillator model with finite delay*, Nonlinear Anal. **47** (2001), 1221-1232.
- [26] E. Liz, M. Pinto, G. Robledo, V. Tkachenko y S. Trofimchuk, *Wright type delay differential equations with negative Schwarzian*, (submitted).
- [27] M.C. Mackey y L. Glass, *Oscillation and chaos in physiological control systems*. Science **197**, (1977), 287-289.
- [28] J. Mallet-Paret y G. Sell, *The Poincaré-Bendixson theorem for monotone cyclic feedback systems with delay*. J. Differential Equations **125** (1996), 441-489.
- [29] R.M. May, *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton University Press, 1975.
- [30] J.D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer, 1993.
- [31] A.J. Nicholson, *The self-adjustment of populations to change*. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, **22**, 153-173 (1957).

- [32] R.D. Nussbaum, *Wright's equation has no solutions of period four.* Proc. Royal Soc. Edinburgh, Sect. A **113**, (1989),281-288.
- [33] E.C. Pielou, *Mathematical Ecology*, Wiley Interscience, 1977.
- [34] K.H. Rosen, *Elementary number Theory and its applications*, Addison-Wesley, 1985.
- [35] D. Singer, *Stable orbits and bifurcation of maps of the interval.* SIAM J. Appl. Math. **35**, (1978),260-267.
- [36] F. E. Smith, *Population dynamics in Daphnia magna and a new model for population growth*, Ecology **44**, 651-663 (1963).
- [37] H.L. Smith, *Monotone Dynamical Systems. An Introduction to the Theory of Competitive and Cooperative systems.* AMS, Providence, RI, 1995.
- [38] J. W.-H. So y J.S. Yu, *Global stability for a general population model with time delays.* Fields Institute Communications, **21** (1999),447-457.
- [39] H.-O. Walther, *A theorem on the amplitudes of periodic solutions of differential delay equations with applications to bifurcation.* J. Differential Equations **29** (1978), 405-438.
- [40] M. Wazewska-Czyzewska y A. Lasota, *Mathematical problems of red-blood cell system* (en polaco), Ann. Polish Math. Soc. Ser. III, Appl. Math. **6**, (1976), 23-40.
- [41] E. M. Wright, *A non-linear difference-differential equation.* J. Reine Angew. Math. **194**, (1955), 66-87.
- [42] E. M. Wright, *A functional equation in the heuristic theory of primes.* Math. Gazette **45**, (1961), 15-16.
- [43] J.A. Yorke, *Asymptotic stability for one dimensional differential-delay equations.* J. Differential Equations **7**, (1970), 189-202.
- [44] Z.X. Zheng y J.J. Wei, *Asymptotic properties of solutions to the density distribution equation for prime numbers* (en chino), Dongbei Shida Xuebao **4**,(1992), 7-9.
- [45] Z.X. Zheng y H. Wu, *On the functional-differential equation of the distribution of prime numbers.* Ann. Differential Equations **15**, (1999),99-106.