

En consecuencia

$$A^t x(0) \approx \left(\frac{2}{3}, 0, 0, 0, \frac{1}{3}\right)$$

y tendremos una distribución límite en la que la probabilidad de que la pareja de hermanos sea  $A \times AA$  es de  $\frac{2}{3}$  y la probabilidad de que sea  $a \times aa$  es  $\frac{1}{3}$ .

- Razonando en base a la matriz límite  $R$ , si la configuración inicial es  $x(0) = (0, 1, 0, 0, 0)$ . Podemos multiplicar  $Rx(0)$  y obtenemos  $(0.66, 0, 0, 0, 0.33)$ . A largo plazo, la probabilidad de que la pareja hermano y hermana sean del tipo  $A \times AA$  es  $2/3$ , y la probabilidad de que sean del tipo  $a \times aa$  es de  $1/3$ .

## 13.4 Modelo de Leslie

Cuando la variación de una población se realiza en función del tiempo, obtenemos un proceso (continuo o discreto) que recibe el nombre de **dinámica de la población**. El objetivo de la dinámica de poblaciones es estudiar los cambios numéricos que sufren las poblaciones, determinar sus causas, predecir su comportamiento y analizar sus consecuencias ecológicas. Estudiamos en esta sección un importante modelo de dinámica de poblaciones denominado ‘modelo de Leslie’ en honor del autor del método, el fisiólogo Patrick Holt Leslie (1900 - 1974).

Los modelos que estudian el crecimiento de poblaciones independientemente de la densidad de dichas poblaciones, corresponden a los casos más simples. Existen dos procesos que afectan al cambio del tamaño de la población: los nacimientos y las migraciones, que aumentan su tamaño, y las defunciones y las emigraciones que la disminuyen. En los modelos más simplistas podemos suponer que estamos estudiando una población en la que no intervienen ninguno de esos procesos. Las hipótesis más simplistas que podemos plantear serían del tipo:

- Todos los individuos son iguales (especialmente lo que hace referencia a la natalidad y a la supervivencia).
- Los recursos disponibles son ilimitados.

Es evidente que estas hipótesis serán válidas solamente un un número limitado de casos. Parece claro que la tasa de mortalidad será mayor entre los individuos de mayor edad que entre los más jóvenes. Asimismo la tasa de fecundidad depende también de la edad (por ejemplo las hembras demasiado jóvenes no podrán tener hijos en los primeros estadios de su vida).

Con carácter general, podemos suponer que la población consiste enteramente de hembras. En realidad, para la mayoría de las especies la cantidad de machos es prácticamente la misma que la de hembras. Por otra parte, en lo que respecta a las cuestiones reproductivas, el papel determinante es jugado por las hembras y no por los machos.

Vamos a plantear en esta sección modelos para el estudio de una población en los que se tienen en cuenta características particulares de cada uno de los individuos. Según estas características los agruparemos en clases que sean homogéneas a efectos reproductivos y de supervivencia.

Como ya hemos comentado, normalmente el número de descendientes producidos depende de la edad de los adultos. Por ejemplo, en una población humana la mujer adulta con un promedio de edad de 50 años tendrá menos hijos que la mujer con un promedio de 21 años. A fin de superar esta dificultad es necesario introducir un modelo que permita el agrupamiento por edades con diferentes tasas de fertilidad. Este es el modelo que más comúnmente utilizan los demógrafos para el crecimiento de una población (humana o animal). Como en muchas de las poblaciones estudiadas es muy difícil determinar la paternidad, ya hemos mencionado también antes que entonces, por regla general, sólo se analiza la evolución de la población de hembras. Cuando la población que tenemos que estudiar es tal que el número de hembras y machos es

muy diferente, entonces esta hipótesis supone una gran restricción sobre el modelo, pero por lo general, esta circunstancia no suele darse en la mayoría de los casos. Por tanto, el modelo de Leslie describe el crecimiento de la parte femenina de una población clasificando a las hembras por edades en intervalos de igual número de años.

Supongamos que la edad máxima alcanzada por una hembra de una población sea  $L$  años y que esta población la dividimos en  $n$  clases de edades. Cada clase, es evidente que tendrá  $L/n$  años de duración. Por lo tanto, podemos construir la siguiente tabla

$$\begin{array}{rcl} 1 & \cdots & [0, \frac{L}{n}) \\ 2 & \cdots & [\frac{L}{n}, \frac{2L}{n}) \\ \vdots & & \vdots \\ n-1 & \cdots & [(\frac{n-2}{n})L, (\frac{n-1}{n})L) \\ n & \cdots & [(\frac{n-1}{n})L, L] \end{array}$$

Supongamos que en el momento inicial ( $t = 0$ ) conocemos el número de hembras que hay en cada uno de los intervalos. Llamaremos  $x_i(0)$  al número de hembras existentes en el intervalo  $i$ -ésimo en el momento inicial. Podemos construir el vector

$$x(0) = (x_1(0), x_2(0), \cdots, x_n(0)),$$

conocido con el nombre de **vector de la distribución inicial de las edades**. Al pasar el tiempo, por causas biológicas (nacimientos, envejecimiento, muertes), el número de hembras que hay en cada una de las clases se va modificando. Lo que pretendemos es ver como evoluciona el vector  $x(0)$  de distribución inicial con el tiempo.

La manera más fácil de proceder, para estudiar el proceso de envejecimiento es hacer observaciones de la población en tiempos discretos  $t_0, t_1, \cdots, t_k, \cdots$ . El modelo de Leslie requiere que la duración entre dos tiempos consecutivos de observación sea igual a la duración de los intervalos de edad; esto es:

$$t_0 = 0; t_1 = \frac{L}{n}, t_2 = \frac{2L}{n}; \cdots; t_k = \frac{kL}{n}; \cdots$$

Bajo esta hipótesis todas las hembras de la clase  $(i+1)$  en el tiempo  $t_{k+1}$  estaban en la clase  $(i)$  en el tiempo  $t_k$  (suponiendo que no existen muertes ni nacimientos).

Los procesos de nacimiento y muerte entre dos tiempos consecutivos de observación se pueden describir mediante los siguientes parámetros demográficos:

- Al **promedio del número de hijas** que tiene una hembra durante el tiempo que permanece en la clase de orden  $i$ , lo llamaremos  $a_i$  con  $i = 1, 2, \cdots, n$
- La **fracción de las hembras** que están en la clase  $i$  y se espera **que sobrevivan** y pasen a la clase de orden  $i+1$  la llamaremos  $b_i$  con  $i = 1, 2, \cdots, n-1$ .

Es evidente, según las definiciones dadas que

1.  $a_i \geq 0, i = 1, 2, \cdots, n$ .
2.  $0 < b_i \leq 1$  con  $i = 1, 2, \cdots, n-1$ .

El caso  $b_i = 0$ , no puede ocurrir ya que esto supondría que ninguna hembra viviría mas allá de la clase  $i$ . También supondremos que hay al menos un  $a_i > 0$  lo que garantiza que habrá nacimientos. A la clase donde  $a_i > 0$  la llamaremos clase fértil.

Sea  $x(k) = (x_1(k), x_2(k), \cdots, x_n(k))$  el vector de distribución de las edades en el tiempo  $t_k$ .

El número de hembras de la primera clase en el tiempo  $t_k$  vendrá dado, únicamente por las nacidas entre los tiempos  $t_{k-1}$  y  $t_k$ . Podemos escribir,

$$x_1(k) = a_1x_1(k-1) + a_2x_2(k-1) + \cdots + a_nx_n(k-1). \quad (13.4)$$

Por otro lado, el número de hembras en la clase de orden  $i+1$  con  $i = 1, 2, \dots, n-1$  en el tiempo  $t_k$  es igual al número de hembras de la clase de orden  $i$  en el tiempo  $t_{k-1}$  que todavía están vivas en el tiempo  $t_k$ .

$$x_{i+1}(k) = b_ix_i(k-1), \quad i = 1, 2, \dots, n-1. \quad (13.5)$$

Expresando matricialmente (13.4) y (13.5) tenemos,

$$\begin{pmatrix} x_1(k) \\ x_2(k) \\ \vdots \\ x_n(k) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \cdots & a_{n-1} & a_n \\ b_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0, & 0, & \cdots & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(k-1) \\ x_2(k-1) \\ x_3(k-1) \\ \vdots \\ x_n(k-1) \end{pmatrix}$$

O de una forma vectorial,

$$x(k) = Lx(k-1) \quad (13.6)$$

donde

$$L = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \cdots & a_{n-1} & a_n \\ b_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0, & 0, & \cdots & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix},$$

es lo que se denomina **matriz de Leslie**. De (13.6) se tiene que

$$x(k) = L^k x(0).$$

De este modo, conocida la distribución inicial  $x(0)$  y la matriz  $L$ , se puede determinar la distribución de las hembras en cualquier tiempo futuro.

**Ejemplo 13.6.** Supongamos que la edad máxima alcanzada por las hembras de una población animal es de 20 años y que esta población se divide en cuatro clases de edades iguales con intervalos de 5 años. Supongamos que la matriz de crecimiento de Leslie viene dada por

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 3 & 2 \\ \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{10} & 0 \end{pmatrix}.$$

Si inicialmente hay 100 hembras en la primera clase, 60 en la segunda, 20 en la tercera y 10 en la cuarta, podemos estudiar la evolución de la población para los próximos años.

En efecto, el vector inicial es,

$$x(0) = (100, 60, 20, 10).$$

Calculando

$$x(1) = Lx(0) = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 3 & 2 \\ \frac{1}{4} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{1}{10} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 100 \\ 60 \\ 20 \\ 10 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 140 \\ 25 \\ 30 \\ 2 \end{pmatrix}.$$

Del mismo modo,

$$\begin{aligned} x(2) &= Lx(1) = L^2x(0) = (140, 25, 30, 2) \\ x(3) &= Lx(2) = L^3x(0) = (78.5, 29.7, 17.5, 0.3) \\ x(4) &= Lx(3) = L^4x(0) = (84.75, 19.6, 14.8, 1.75) \end{aligned}$$

Por tanto, después de 20 años (4 períodos), aproximadamente habrá 83 hembras en la primera clase, 20 de [5, 10); 15 de [10, 15) y 2 entre 15 y 20 años.

### Comportamiento en el límite

La ecuación  $x(k) = Lx(k-1) = L^k x(0)$  escrita de esta manera, no nos aporta de entrada, un cuadro general de la dinámica del crecimiento. Para ello, debemos recurrir al estudio de los valores y vectores propios de la matriz de Leslie. Recordemos que los autovalores son las raíces de la ecuación característica:

$$P(\lambda) = |L - \lambda I| = \begin{vmatrix} a_1 - \lambda & a_2 & a_3 & \cdots & a_{n-1} & a_n \\ b_1 & -\lambda & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & -\lambda & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & b_{n-1} & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

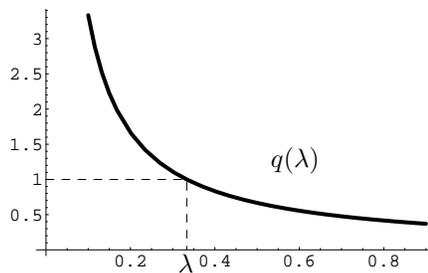
Si desarrollamos este determinante aplicando la definición, obtenemos,

$$\lambda^n - a_1 \lambda^{n-1} - a_2 b_1 \lambda^{n-2} - a_3 b_1 b_2 \lambda^{n-3} - \cdots - a_n b_1 b_2 \cdots b_{n-1} = 0. \quad (13.7)$$

Para resolver la ecuación (13.7), es conveniente introducir una nueva ecuación

$$q(\lambda) = \frac{a_1}{\lambda} + \frac{a_2 b_1}{\lambda^2} + \frac{a_3 b_1 b_2}{\lambda^3} + \cdots + \frac{a_n b_1 b_2 \cdots b_{n-1}}{\lambda^n}. \quad (13.8)$$

Observemos que la ecuación  $P(\lambda) = 0$  es equivalente a la  $q(\lambda) = 1$ . Si dibujamos esta función  $q(\lambda)$  se observa que



- $q(\lambda)$  decrece monótonamente para los valores de  $\lambda > 0$ , ya que si

$$0 < \lambda_1 < \lambda_2 \quad \Rightarrow \quad q(\lambda_2) < q(\lambda_1).$$

- $\lim_{\lambda \rightarrow 0} q(\lambda) = +\infty$ .
- $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} q(\lambda) = 0$ .

Por todo lo anterior, existe un único valor  $\lambda_1$  positivo, tal que  $q(\lambda_1) = 1$ . Esto es, la matriz de Leslie,  $L$  tiene un único autovalor  $\lambda_1$  positivo para el cual  $q(\lambda) = 1$ . Además  $\lambda_1$  es simple, esto es, su grado de multiplicidad es 1 (ya que  $q'(\lambda_1) \neq 0$ ).

Sabemos que un autovalor  $\lambda_1$  es aquel valor no nulo que cumple,

$$Lv_1 = \lambda_1 v_1,$$

siendo  $v_1$  el autovector asociado al autovalor  $\lambda_1$ , en nuestro caso este vector propio asociado, puede calcularse y es

$$v_1 = \left( 1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_1 b_2}{\lambda_1^2}, \frac{b_1 b_2 b_3}{\lambda_1^3}, \dots, \frac{b_1 b_2 b_3 \cdots b_{n-1}}{\lambda_1^{n-1}} \right).$$

Es evidente que al tratarse de un valor propio único  $\lambda_1$  el subespacio  $S_1$  de vectores propios asociados será unidimensional, y en consecuencia, cualquier otro vector propio asociado a  $\lambda_1$  será un múltiplo de  $v_1$ .

Estos resultados, podemos resumirlos en el siguiente:

**Propiedad 13.7.** *Una matriz de Leslie  $L$ , tiene un único valor propio positivo  $\lambda_1$ . Este valor propio es simple y tiene un vector propio asociado  $v_1$  cuyas coordenadas son todas positivas*

A continuación intentaremos justificar que el comportamiento a largo plazo de las edades de la población quedará determinado por este valor propio  $\lambda_1$  y su vector propio  $v_1$  asociado. Para ello veremos que  $\lambda_1$  es el valor propio dominante.

**Propiedad 13.8.** *Si  $\lambda_1$  es el único valor propio positivo de una matriz de Leslie  $L$  y si  $\lambda_i$  es cualquier otro valor propio (real o complejo) de  $L$ , entonces:*

$$|\lambda_i| \leq \lambda_1$$

Para el estudio que estamos realizando se requiere que  $|\lambda_i| < \lambda_1$  para todos los valores propios de  $L$ ; en este caso, ya sabemos por el tema anterior, que  $\lambda_1$  será un **valor propio dominante** de  $L$ . Es posible encontrar situaciones en las que la matriz de Leslie no tiene valor propio dominante. Sin embargo, el siguiente resultado garantiza que en la mayoría de los casos  $\lambda_1$  será un valor propio dominante.

**Propiedad 13.9.** *Si dos entradas consecutivas  $a_i, a_{i+1}$  de la primera fila de la matriz de Leslie son diferentes de cero, el autovalor positivo de  $L$  es dominante.*

En consecuencia, si la población femenina tiene dos clases de edad fértil sucesivas, entonces la matriz de Leslie correspondiente tiene un autovalor positivo dominante. Esto en realidad, si los intervalos son suficientemente pequeños sucederá siempre. De ahora en adelante supondremos que se dan estas condiciones.

Ahora bien, como consecuencia de todos los cálculos que hicimos en el Capítulo 5 sobre el valor propio dominante y el método de las potencias, puesto que  $v_1$  es el vector propio dominante tenemos que

$$\boxed{x(k) \simeq \lambda_1^k x(0)} \quad \text{y} \quad \boxed{x(k) \simeq \lambda_1 x(k-1)}.$$

Es decir, para valores grandes de tiempo, obtenemos las siguientes conclusiones:

- Cada vector de la distribución de las edades es un múltiplo escalar de la distribución inmediatamente anterior, siendo esta constante el valor propio positivo dominante de la matriz de Leslie.
- La proporción de hembras en cada una de las clases será constante.

**Ejemplo 13.10.** Supongamos que ahora la matriz de Leslie sea

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 4 & 3 \\ \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{4} & 0 \end{pmatrix}$$

Resolviendo la ecuación característica :

$$|L - \lambda I| = 0 \Rightarrow \lambda^3 - 2\lambda - \frac{3}{8} = 0.$$

El valor propio positivo es el  $\lambda_1 = 3/2$ . Su vector propio asociado es

$$v_1 = \left( 1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_1 b_2}{\lambda_1^2} \right) = \left( 1, \frac{1}{3}, \frac{1}{18} \right).$$

En consecuencia, para  $k$  suficientemente grande,

$$x(k) \simeq \frac{3}{2}x(k-1).$$

Por tanto, para cada período de tiempo (5 años) aumentará en aproximadamente un 50 % el número de hembras en cada una de las tres clases; como aumentará también el número de hembras en la población,

$$x(k) \approx d \left(\frac{3}{2}\right)^k \left(1, \frac{1}{3}, \frac{1}{18}\right),$$

para cierta constante  $d$  que depende de las cantidades iniciales. Las hembras estarán distribuidas de acuerdo con el vector de proporciones  $(1, \frac{1}{3}, \frac{1}{18})$  que corresponde al vector de porcentajes (72 %, 24 %, 4 %). Es decir, tendremos un 72% de hembras en la primera clase 24 % en la segunda y 4 % en la tercera.

Si consideramos de nuevo la ecuación

$$x(k) = d\lambda_1^k v_1$$

que da el vector de distribución de la población por edades, para valores grandes de tiempo. Sabemos que e presentan tres casos que dependen del valor propio positivo  $\lambda_1$ .

- La población finalmente crece si  $\lambda_1 > 1$ .
- La población finalmente decrece si  $\lambda_1 < 1$ .
- La población finalmente se estabiliza si  $\lambda_1 = 1$ .

Este último caso es de especial interés ya que determina una población de crecimiento cero.

Para cualquier distribución inicial de las edades, la población tiende a una distribución en el límite que es algún múltiplo del vector propio  $v_1$ . Teniendo en cuenta que  $L v_1 = \lambda_1 v_1 = v_1$ , puede comprobarse que,

$$\lambda_1 = 1 \iff a_1 + a_2 b_1 + a_3 b_1 b_2 + \dots + a_n b_1 b_2 \dots b_{n-1} = 1$$

La expresión  $R = a_1 + a_2 b_1 + \dots + a_n b_1 b_2 \dots b_{n-1}$  se conoce con el nombre de **tasa neta de reproducción** de la población, y su interpretación demográfica es la de ser el promedio de crías que tiene una hembra durante su esperanza de vida.

Por lo tanto, una población es de crecimiento nulo si y solo si su tasa neta de reproducción es igual a uno.

**Ejemplo 13.11.** Supongamos que una población de animales hembras está dividida en dos clases de edades. En cada período el 50 % de la primera pasa a la segunda. El número medio de crías hembras de las de la primera clase es de 1 y de las de la segunda es 1.5.

Para construir el modelo de Leslie recordemos que conocemos por supervivencia el porcentaje de hembras que sobreviven en un período de tiempo o más y por fertilidad el número de hembras que por término medio tiene en un período de tiempo cada una de las hembras de la población.

La expresión matricial del modelo de Leslie  $x(k) = Lx(k-1)$  es:

$$\begin{pmatrix} x_1(k) \\ x_2(k) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1.5 \\ 0.5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(k-1) \\ x_2(k-1) \end{pmatrix}.$$

Con los datos que tenemos,

$$x(1) = \begin{pmatrix} 100 \\ 50 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1.5 \\ 0.5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 100 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Del mismo modo,

$$x(2) = \begin{pmatrix} 175 \\ 50 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1.5 \\ 0.5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 100 \\ 50 \end{pmatrix},$$

y así sucesivamente.

Para estudiar su comportamiento en el límite es necesario en primer lugar resolver la ecuación característica,

$$|L - \lambda I| = 0 \Rightarrow \lambda_1 = 1.5; \quad \lambda_2 = -0.5.$$

El vector propio correspondiente al valor propio positivo (que por el teorema estudiado será dominante) es,

$$v_1 = \begin{pmatrix} 1, \frac{b_1}{\lambda_1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1, \frac{1}{3} \end{pmatrix}.$$

Por tanto,

$$x(k) \simeq \frac{3}{2} x(k-1),$$

lo cual indica, que para valores de  $k$  grandes, en cada período de tiempo aumentará el número de hembras en un 50 % en cada una de las clases. Como además,

$$x(k) = d \left(\frac{3}{2}\right)^k \begin{pmatrix} 1, \frac{1}{3} \end{pmatrix}.$$

En consecuencia, las hembras estarán distribuidas de acuerdo a la proporción 3 : 1.

## 13.5 Tablas de vida y modelo de Leslie

Veremos en esta sección cómo a partir de una tabla de datos concretos es posible calcular todos los coeficientes que aparecen en la matriz de Leslie. En otras palabras, vamos a estudiar como plantear en la realidad un modelo de Leslie.

Una tabla de vida es una tabla estadística, donde se recogen el número de individuos en cada una de las edades, sus probabilidades de supervivencia y sus tasas de fecundidad. Para simplificar el problema utilizaremos la notación siguiente: utilizaremos  $x$  para referirnos a la edad de un individuo, generalmente en años (aunque la unidad puede cambiarse). Un individuo está en la edad 0 si se encuentra entre 0 y 12 meses. Usaremos la constante  $k$  para referirnos a la edad final de la tabla de vida, que será aquella en la que han muerto todos los individuos. De forma equivalente, podemos designar también la edad de un individuo por su clase de edad. Decir que se encuentra en la clase  $x$  es tanto como decir que su edad se encuentra entre  $x-1$  y  $x$ . Por lo tanto, si el rango de las edades de la población va de 0 a  $k$ , el rango de las clases de edades va de 1 hasta  $k$ .

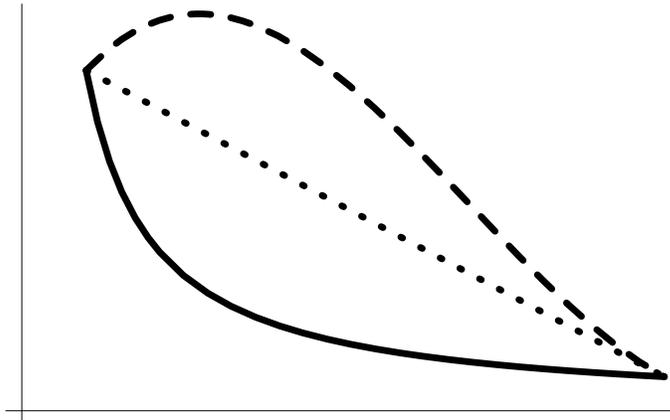
Para la elaboración de nuestro modelo recordemos que estamos suponiendo que el número de hembras y machos son iguales y que estudiamos la evolución de una población de hembras. Definimos la **fertilidad** como el número medio de hembras que han nacido al finalizar la primavera de una hembra con una edad  $x$  determinada, y la representaremos por  $a(x)$ . Por ejemplo  $a(3) = 2$  significa que una hembra de 3 años tiene por término medio, al finalizar la primavera, 2 hembras recién nacidas. La fertilidad será por tanto un número positivo, que al expresar valores medios puede ser cero (el individuo de edad  $x$  no es fértil), o bien un número decimal.

Ahora bien, la fertilidad sólo es una parte de lo que necesitamos, la forma en que crecerá la población dependerá también de la tasa de **supervivencia** para las diferentes edades. ¿Cómo podemos medir dicha tasa?. Representaremos por  $S(x)$  al número de individuos que han sobrevivido al comenzar cada nuevo año, de esta manera, en nuestro ejemplo comenzamos con 500 individuos y al iniciarse el quinto año todos han fallecido. Si  $l(x)$  es la probabilidad de que un individuo sobreviva desde el nacimiento hasta comienzos de la edad  $x$ , entonces

$$l(x) = \frac{S(x)}{S(0)}.$$

La representación gráfica de  $l(x)$  en función de  $x$  nos da una gráfica que se conoce con el nombre de **curva de supervivencia**. Es usual utilizar la escala logarítmica para este tipo de representaciones, obteniéndose tres clases generales de curvas como se observa en la de abajo.

- La curva de trazo discontinuo es típica de poblaciones en las cuales la mayor mortalidad ocurre en las edades mayores. Por ejemplo, en poblaciones humanas pertenecientes a países desarrollados.
- La curva de trazo punteado se da cuando la mortalidad no depende de la edad. Por ejemplo, en muchas especies de pájaros grandes y peces.
- Por último, la curva de trazo continuo es característica de poblaciones con un alto número de mortalidad infantil. Por ejemplo, en las plantas y en algunas especies animales que necesitan de una gran descendencia para que la especie sobreviva.



Observemos en la anterior que  $l(1) = 0.8$ , es decir, el 80% de la población inicial sobrevive hasta llegar a la edad 1. El valor  $l(x)$  nos permite definir la **probabilidad de supervivencia**  $g(x)$ , esto es, la probabilidad de que un individuo de edad  $x$  sobreviva a la edad  $x + 1$ , y viene dada por

$$b(x) = \frac{l(x+1)}{l(x)}.$$

Puesto que  $l(0) = \frac{S(0)}{S(0)} = 1$ , es fácil que

$$b(0)b(1) \dots b(x-1) = l(x). \quad (13.9)$$

Por ejemplo, la tabla siguiente nos da una hipotética tabla de vida para un organismo que vive 4 años.

| $x$ | $S(x)$ | $a(x)$ | $l(x) = S(x)/S(0)$ | $b(x) = l(x+1)/l(x)$ |
|-----|--------|--------|--------------------|----------------------|
| 0   | 500    | 0      | 1.0                | 0.80                 |
| 1   | 400    | 2      | 0.8                | 0.50                 |
| 2   | 200    | 3      | 0.4                | 0.25                 |
| 3   | 50     | 1      | 0.1                | 0.00                 |
| 4   | 0      | 0      | 0.0                | -                    |

Podemos ver en esta tabla que, para este ejemplo, la probabilidad de que un individuo de edad 1 sobreviva y llegue a la edad 2 es de un 50%.

Por ejemplo, la **tasa neta de reproducción**,  $R$ , que ya vimos en la página 336 y que se define como el número de individuos que por término medio tiene una hembra durante toda su vida se puede calcular también en la forma

$$R = l(0)a(0) + l(1)a(1) + \dots + l(k)a(k) = \sum_{x=0}^k l(x)a(x).$$

En realidad si usamos (13.9) es fácil comprobar que esta fórmula es la misma que ya vimos antes para  $R$ . Si  $R > 1$  la población crecerá exponencialmente, por el contrario si la tasa neta de reproducción es menor que uno la población se extinguirá y finalmente si  $R = 1$  entonces la población permanecerá constante. Cuando  $R > 1$  y el crecimiento de la población es de tipo exponencial, el número total de individuos en el año  $G$ , que denotamos  $N_G$ , estará relacionado con la población total inicial,  $N_0$ , mediante la relación exponencial

$$N_G = N_0 e^{rG},$$

donde  $r$  es cierta constante que deberemos calcular a partir de los datos de que disponemos.

Para poder estimar el valor  $r$  a partir de  $l(x)$  y  $a(x)$  es necesario encontrar, en primer lugar, el **tiempo de generación**,  $G$  que se define como la edad media de los hijos de todos los individuos producidos por la población. Se calcula de la manera siguiente:

$$G = \frac{\sum_{x=0}^k l(x)a(x)x}{\sum_{x=0}^k l(x)a(x)}.$$

Si suponemos que una población crece exponencialmente, entonces para el tiempo  $G$  obtenemos  $N_G = N_0 e^{rG}$ , es decir,  $N_G/N_0 = e^{rG}$ . El número  $N_G/N_0$  es aproximadamente la tasa neta de reproducción  $R$ .

$$R = e^{rG} \Rightarrow r \approx \frac{\ln R}{G}.$$

El valor de  $r$  encontrado es sólo una aproximación que se diferencia como máximo en un 10% del valor real (Stearns 1992). Si deseamos saber el valor exacto de  $r$  debemos resolver la ecuación

$$1 = \sum_{x=0}^k e^{-rx} l(x)a(x), \quad (13.10)$$

que es una adaptación de la ecuación de Euler. Desgraciadamente resolver (13.10) es bastante difícil. Lo que a efectos prácticos se hace es calcular un primer valor aproximado aplicando el método de bisección a partir de un dato inicial estimado de  $r \approx \ln R/G$ . Sustituyendo este valor en (13.10) y comprobando los signos que obtenemos podemos ir rectificando para aproximarnos a la solución exacta. En nuestro caso, de la Tabla 4.5. obtenemos los valores

$$R = 2.9, \quad G = 1.48276, \quad r = \frac{\ln R}{G} = 0.718061,$$

que al sustituir en (13.10) con  $r = 0.718061$  comprobamos que  $1.07733 > 1$ . Es decir, el valor encontrado para  $r$  es demasiado pequeño. Probamos con diferentes valores y finalmente vemos que  $r = 0.776$  está cerca del valor exacto de la ecuación de Euler.

Planteemos ahora el modelo de Leslie a partir de los datos de la tabla de vida. Supongamos que

$$x(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_k(t)),$$

donde  $x_i(t)$  indica el número de individuos en la clase  $i$  para el tiempo  $t$ . Ya hemos calculado  $b(i)$  como la probabilidad de que un individuo de la clase  $i$  sobreviva para pasar a la clase  $i + 1$ . Siguiendo la notación que hemos utilizado al introducir el modelo de Leslie tomaremos  $b_i = b(i)$ . Podemos calcular la fertilidad de los individuos que se encuentran en la clase  $i$  como

$$a_i = a(i)b_i$$

ya si tenemos  $x(i)$  hembras en la clase  $i$ , tendrán hijos las que vivan todo ese año que representan un porcentaje  $b_i$  y cada una de ellas tendrá  $a(i)$  hijos. Por ello tomamos  $a_i$  como el producto de ambas cantidades.

Teniendo en cuenta estos valores, podemos describir la evolución de una población dividida en 4 clases de edades, de la siguiente manera:

$$\begin{cases} x_1(t+1) = a_1x_1(t) + a_2x_2(t) + a_3x_3(t) + a_4x_4(t) \\ x_2(t+1) = b_1x_1(t) \\ x_3(t+1) = b_2x_2(t) \\ x_4(t+1) = b_3x_3(t) \end{cases}$$

O bien de forma matricial

$$\begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ x_4(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ x_4(t) \end{pmatrix} \Rightarrow x(t+1) = Lx(t).$$

La matriz  $L$  sabemos que es la matriz de Leslie y tiene como primera fila los valores de la fertilidad y su subdiagonal principal es siempre la probabilidad de supervivencia, el resto de los elementos de la matriz son ceros. En secciones anteriores hemos probado que para una población con tasas de nacimientos y muertes constantes, independientemente de los valores iniciales, cuando ha transcurrido un “número adecuado” de generaciones el porcentaje de individuos en cada una de las clases permanece constante, aunque el tamaño total de la población crece exponencialmente.

**Ejemplo 13.12.** • Supongamos la siguiente tabla de vida para una población de caracoles:

| Edad en años | $S(x)$ | $a(x)$ |
|--------------|--------|--------|
| 0            | 500    | 0      |
| 1            | 400    | 2.5    |
| 2            | 40     | 3      |
| 3            | 0      | 0      |

Construimos la siguiente tabla para calcular  $l(x), b(x), R_0, G$  y estimar el valor de  $r$ .

| $x$ | $S(x)$ | $a(x)$ | $l(x) = S(x)/S(0)$ | $b(x) = l(x+1)/l(x)$ | $l(x)a(x)$ | $l(x)a(x)x$ |
|-----|--------|--------|--------------------|----------------------|------------|-------------|
| 0   | 500    | 0      | 1                  | 0.8                  | 0          | 0           |
| 1   | 400    | 2.5    | 0.8                | 0.1                  | 2          | 2           |
| 2   | 40     | 3      | 0.08               | 0.0                  | 0.24       | 0.48        |
| 3   | 0      | 0      | 0.00               | –                    | 0          | 0           |

Con los valores anteriores calculamos

$$R = \sum_{x=0}^3 l(x)a(x) = 2.24$$

$$G = \frac{\sum_{x=0}^3 l(x)a(x)x}{\sum_{x=0}^3 l(x)b(x)} = \frac{2.48}{2.24} = 1.107 \text{ años}$$

$$r = \frac{\ln R}{G} = 0.729 \text{ individuos}/(\text{individuos} \times \text{año})$$

Para encontrar el valor exacto de la tasa de reproducción  $r$  utilizamos la ecuación de Euler

$$1 = \sum_{x=0}^3 e^{-rx} l(x)b(x),$$

el valor  $r = 0.729$  se encuentra por debajo del valor exacto. Probamos con diferentes valores hasta llegar al  $r = 0.749$ .

- Para construir el modelo de Leslie empezamos completando esta otra tabla, para encontrar las tasas de natalidad  $a_i$ ,  $i = 1, 2, 3$  y de supervivencia  $b_i$ ,  $i = 1, 2$ .

| $x$ | $i$ | $l(x)$ | $a(x)$ | $b_i = l(i)/l(i-1)$ | $a_i = a(i)b_i$ |
|-----|-----|--------|--------|---------------------|-----------------|
| 0   | -   | 1      | 0      | -                   | -               |
| 1   | 1   | 0.8    | 2.5    | 0.8                 | 2               |
| 2   | 2   | 0.08   | 3      | 0.10                | 0.30            |
| 3   | 3   | 0      | 0      | 0.00                | -               |

Nuestro modelo matricial vendrá dado por:

$$\begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 0.3 & 0 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \end{pmatrix},$$

Si suponemos que  $x(0) = (50, 100, 20)$ , entonces podemos encontrar  $x(1)$  y  $x(2)$

$$x(1) = \begin{pmatrix} x_1(1) \\ x_2(1) \\ x_3(1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 0.3 & 0 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 50 \\ 100 \\ 20 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 130 \\ 40 \\ 10 \end{pmatrix}$$

$$x(2) = \begin{pmatrix} x_1(2) \\ x_2(2) \\ x_3(2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 0.3 & 0 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix}^2 \begin{pmatrix} 50 \\ 100 \\ 20 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 272 \\ 104 \\ 4 \end{pmatrix}$$

Podemos hacer una proyección de la población teniendo en cuenta los valores y vectores propios de la matriz de Leslie. Como no existen dos valores consecutivos de  $a_i$ , entonces la matriz  $L$  posee un valor propio dominante cuyo valor es  $\lambda_1 = 2.11355$ , es decir, a la larga, la población crece a un ritmo del 111%. La estabilidad en los porcentajes en cada una de las clases viene dada por el vector propio asociado al valor propio  $\lambda_1$ ,  $v_1 = (0.935114, 0.35395, 0.0167467)$ , de modo que los porcentajes en cada clase para el futuro serán

$$\begin{aligned} 0.935114/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) &= 0.72 &\Rightarrow & 72\% \\ 0.35395/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) &= 0.28 &\Rightarrow & 27\% \\ 0.016746/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) &= 0.01 &\Rightarrow & 1\% \end{aligned}$$

Para terminar, podemos relacionar la tasa de reproducción  $r$  del modelo exponencial con el valor propio dominante. En efecto, sabemos que

$$T_n = T_0 e^{rn} = T_0 e^{r(n-1)} e^r = e^r T_{n-1}.$$

Por otro lado, habíamos demostrado que  $T_n \approx \lambda_1 T_{n-1}$ . En consecuencia,  $e^r \approx \lambda_1$ , o bien  $r \approx \ln(\lambda_1) = \ln(2.11355) = 0.748368$ .

## 13.6 Modelos de Lefkovitch

En 1965 Lefkovich propuso un modelo matricial para estudiar la evolución de una población que generalizaba al modelo propuesto por Leslie. La diferencia fundamental entre ambos modelos reside en el hecho de que ahora se clasifica a los individuos de la población en etapas, en lugar de clases de edades.

En muchos organismos, para estudiar su evolución, la variable edad no es la más importante. Por ejemplo, en el caso de los insectos, los individuos pasan por las etapas de ser huevos, larvas, crisálidas y por fin adultos. La supervivencia ( $b_i$ ), puede estar más influenciada por la etapas del insecto que por su edad. De hecho, la supervivencia de un escarabajo no depende de que tenga 3 o 6 meses, sino de que sea una larva o que se encuentre en la etapa adulta. Ahora bien, es evidente que la edad y la etapa no son

variables independientes. El paso de una etapa a otra es a menudo bastante flexible y depende de factores bióticos (densidad de población, cantidad de comida suplementaria) y factores no bióticos (temperatura, luminosidad). Afortunadamente, podemos modificar la matriz de Leslie para tener en cuenta estos factores.

Ahora  $p_i$  representa la probabilidad de que un individuo que se encuentra en la etapa  $i$  en el período  $n$  permanezca en la misma etapa para el período siguiente  $n + 1$ . En consecuencia, nuestro modelo matricial, en el caso de cuatro etapas diferentes, será ahora

$$\begin{pmatrix} x_1(n+1) \\ x_2(n+1) \\ x_3(n+1) \\ x_4(n+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} p_1 & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & p_2 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & p_3 & 0 \\ 0 & 0 & b_3 & p_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(n) \\ x_2(n) \\ x_3(n) \\ x_4(n) \end{pmatrix}$$

En contraste con la matriz de Leslie, ahora tenemos entradas positivas  $p_i$ , en la diagonal principal.

A continuación mostramos una tabla que nos permite escribir la matriz de transición para un modelo simplificado que representa el ciclo de vida de un insecto, con tres etapas (huevo, larva, adulto).

|        |          |          |          |
|--------|----------|----------|----------|
|        | huevo    | larva    | adulto   |
| huevo  | 0        | 0        | $F_{ah}$ |
| larva  | $P_{hl}$ | $P_{ll}$ | 0        |
| adulto | 0        | $P_{la}$ | $P_{aa}$ |

Como ejemplo más complejo, consideraremos un modelo que analiza el crecimiento de una colonia de corales. Hemos considerado tres clases de tamaños (pequeños, medianos y grandes). La tabla siguiente permite encontrar la matriz de transición

|         |                   |                   |                   |
|---------|-------------------|-------------------|-------------------|
|         | pequeño           | mediano           | grande            |
| pequeño | $P_{pp} + F_{pp}$ | $P_{mp} + F_{mp}$ | $P_{gp} + F_{gp}$ |
| mediano | $P_{pm}$          | $P_{mm}$          | $P_{gm}$          |
| grande  | $P_{pg}$          | $P_{mg}$          | $P_{gg}$          |

Como antes, la diagonal principal representa la probabilidad de que una colonia permanezca en la misma clase de tamaño. Los elementos de la subdiagonal principal representan la probabilidad de que una colonia crezca y pase al tamaño siguiente. Sin embargo, ahora existe la posibilidad de que parte de la colonia pueda fragmentarse ( $P_{gm}$ ) y pasar de ser grande a ser mediana, o bien ( $P_{mp}$ ) pertenecer a las colonias pequeñas. Las colonias pequeñas pueden agruparse y formar colonias medianas ( $P_{pm}$ ) o directamente colonias grandes ( $P_{pg}$ ). Finalmente, observemos que la primera fila es la suma de dos términos, el primero de ellos corresponde a la fecundidad, y el segundo a la transición de un estado a otro. Puede probarse que para este tipo de modelos su comportamiento en el límite es exactamente igual al modelo de Leslie, es decir:

- La población tiene un tipo de crecimiento exponencial, y presenta una distribución estable de etapas.

**Ejemplo 13.13.** La siguiente tabla muestra la matriz de transición para un modelo simplificado que representa el ciclo de vida de un insecto, con tres etapas (huevo, larva, adulto).

|        |       |       |        |
|--------|-------|-------|--------|
|        | huevo | larva | adulto |
| huevo  | 0.25  | 0     | 2      |
| larva  | 0.75  | 0.5   | 0      |
| adulto | 0     | 0.5   | 1      |

A continuación vamos a realizar una proyección a largo plazo de la población sabiendo que inicialmente hay 10 huevos, 5 larvas y 7 adultos. Evidentemente la matriz de transición será

$$A = \begin{pmatrix} 0.25 & 0 & 2 \\ 0.75 & 0.5 & 0 \\ 0 & 0.5 & 1 \end{pmatrix}.$$

Para esta matriz, el valor propio dominante es  $\lambda_1 = 1.5497176$  y el vector propio correspondientes es

$$v_1 = (0.7192950, 0.5139203, 0.467440).$$

A la larga, la población crece a un ritmo del 55% y la distribución entre etapas es

$$\begin{aligned} 0.719295/(0.719295 + 0.5139203 + 0.467440) &= 0.422952 &\Rightarrow & 42.3\% \\ 0.513903/(0.719295 + 0.5139203 + 0.467440) &= 0.302189 &\Rightarrow & 30\% \\ 0.467440/(0.719295 + 0.5139203 + 0.467440) &= 0.274859 &\Rightarrow & 27.7\% \end{aligned}$$

Estos modelos matriciales basados en el tamaño y no en la edad, suelen utilizarse para estudiar la evolución de poblaciones de plantas, donde es más fácil medir su tamaño que conocer su edad. Recordemos que en estos modelos, estamos suponiendo que las tasas de supervivencia y reproducción son constantes y esto hace que en la práctica solamente podamos usarlos para períodos cortos de tiempo, para los cuales estas hipótesis son ciertas.

**Nota.** En ciertas ocasiones, es posible que no todos los individuos de la población se reproduzcan y mueran con la misma tasa. Recordemos que la hipótesis que venimos manteniendo en este tema, es que era la edad la que produce la modificación de las tasas de supervivencia y natalidad, lo cual daba lugar al modelo de Leslie, que es independiente de la densidad de la población.

Es posible introducir esta nueva hipótesis en el estudio de los modelos matriciales. Por ello, al construir un modelo debemos tener en cuenta las siguientes consideraciones:

- ¿Dependerá la tasa de natalidad, o la tasa de supervivencia, de la densidad de la población?
- ¿La densidad depende sólo de la población total o por el contrario el efecto está distribuido sobre varias clases de edades?
- ¿Son los efectos de la densidad instantáneos, o existe un tiempo de retardo?

Todas estas modificaciones del modelo de Leslie inicial conducen planteamientos matriciales similares que pueden, en algunos, casos tratarse de forma parecida.

## 13.7 Explotación de una población de animales

Entendemos por explotación a la separación de algunos animales para su venta o sacrificio. Nosotros nos limitaremos a lo que se conoce como política de explotación duradera, lo cual significa:

- Diremos que una explotación es duradera, si el rendimiento que se obtiene al término de cada período es el mismo y la distribución de las edades de la población se conserva al separar el rendimiento de cada período.

Por tanto, la población animal no se agota, solo se explota el excedente debido al crecimiento. La idea básica del modelo que queremos construir es el siguiente. Se parte de una población con una determinada distribución de las edades. Esta población tiene un período de crecimiento descrito por una matriz de Leslie. Al término de este período, se obtiene como rendimiento una fracción de cada una de las clases de edades. La duración del período de separación de los animales que conforman el rendimiento, debe ser

breve en comparación con el período de crecimiento (para que el crecimiento o los cambios de la población sean despreciables en dicho período de separación). Finalmente, la población debe quedar con la misma distribución de las edades que la población original. Este ciclo se repite después de cada separación y por tanto, el rendimiento es duradero. Sea:

$$x = (x_1, x_2, \dots, x_n),$$

el vector de distribución de las edades de la población al inicio del período de crecimiento;  $x_i$  es el número de hembras de la clase de orden  $i$  que sigue formando parte de la población (que no se separan como rendimiento). La duración de cada clase debe ser igual a la duración del período de crecimiento. Por ejemplo, si el rendimiento se separa una vez al año, la población tendrá que dividirse en clases de un año.

Sea  $L$  la matriz de Leslie que describe el crecimiento de la población; por lo tanto,  $Lx$  será el vector de la distribución de las edades de la población al término del período de crecimiento (esto es, inmediatamente antes de la separación). Sea  $h_i$  con  $i = 1, 2, \dots, n$ , la fracción de hembras que se va a separar de las clases de orden  $i$ . La matriz

$$H = \begin{pmatrix} h_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & h_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & h_n \end{pmatrix},$$

la llamaremos matriz  $H$  de explotación. Por definición se tiene que  $0 \leq h_i \leq 1$  con  $i = 1, 2, \dots, n$ . Como el número de hembras de la clase de orden  $i$  inmediatamente antes de la separación es la entrada  $i$  del vector  $Lx$ ; la entrada de orden  $i$  del vector,

$$HLx = (h_1L(x)(1), h_2L(x)(2), \dots, h_nL(x)(n)),$$

será el número de hembras que se separan de la clase de orden  $i$ . De acuerdo con la definición de la política duradera tenemos:

- La distribución de las edades al final del período de crecimiento menos el rendimiento será igual a la distribución de las edades al comienzo del período de crecimiento.

O bien,

$$Lx - HLx = x \quad \Rightarrow \quad (I - H)Lx = x.$$

Esto es, el vector  $x$  es un vector propio de la matriz

$$(I - H)L,$$

que corresponde al valor propio  $\lambda = 1$ . Por esto, los valores de  $h_i$  y  $x$  tendrán ciertas restricciones que a continuación analizaremos.

Supongamos que la matriz de Leslie sea

$$L = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \cdots & a_{n-1} & a_n \\ b_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

La matriz  $(I - H)L$  será,

$$\begin{pmatrix} (1 - h_1)a_1 & (1 - h_1)a_2 & (1 - h_1)a_3 & \cdots & (1 - h_1)a_{n-1} & (1 - h_1)a_n \\ (1 - h_2)b_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & (1 - h_3)b_2 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & (1 - h_n)b_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Observamos, que esta matriz es del mismo tipo que una matriz de Leslie y sabemos por tanto que la condición necesaria y suficiente para que una matriz de este tipo tenga como valor propio la unidad es que su tasa neta de reproducción  $R$  sea igual a 1. En nuestro caso:

$$(1 - h_1)(a_1 + a_2b_1(1 - h_2) + a_3b_1b_2(1 - h_2)(1 - h_3) + \dots + a_nb_1b_2 \dots b_{n-1}(1 - h_2)(1 - h_3) \dots (1 - h_n)) = 1 \quad (13.11)$$

Esta ecuación, nos da unas restricciones para las fracciones  $h_i$  permitidas en una explotación. Solo aquellos valores que cumplan esta ecuación y pertenezcan al intervalo  $(0, 1)$  dan origen a un rendimiento duradero.

Si  $h_i$  con  $i = 1, 2, \dots, n$  satisfacen esta ecuación, la matriz  $(I - H)L$  tiene como valor propio  $\lambda_1 = 1$  y además sabemos que este valor propio tiene grado de multiplicidad 1 (ya que el valor propio positivo de una matriz de Leslie tiene siempre multiplicidad uno). Por tanto, solo existe un vector propio linealmente independiente que cumple la ecuación,

$$(I - H)Lx = x$$

Tomamos el vector

$$x = v_1 = (1, b_1(1 - h_2), \dots, b_1b_2b_3 \dots b_{n-1}(1 - h_2)(1 - h_3) \dots (1 - h_n)) .$$

Este vector, determinará la fracción de hembras que quedará en cada una de las  $n$  clases después de la separación si se sigue una política de explotación duradera. Este número de animales tiene que estar condicionado por restricciones del tipo ecológico o económico. Por ejemplo, para una población sostenida económicamente, la población máxima que se podría mantener, determinaría la constante por la que habría que multiplicar  $v_1$  para obtener el vector apropiado  $x$  de  $(I - H)Lx = x$ . Para una población silvestre (osos, venados, ..) el espacio natural habitable es el que determinará la magnitud de la población.

### 13.7.1 Explotación uniforme

En muchas poblaciones es difícil distinguir o capturar animales de una determinada edad. Si los animales se capturan al azar, es razonable suponer que se separa la misma fracción de cada clase, por lo tanto, se establecerá que

$$h = h_1 = h_2 = \dots = h_n .$$

Entonces, la ecuación  $(I - H)Lx = x$ , se convertirá en

$$(1 - h)Lx = x \quad \Rightarrow \quad Lx = \left( \frac{1}{1 - h} \right) x .$$

De este modo,  $1/(1 - h)$  debe ser el valor propio único positivo  $\lambda_1$  de la matriz de crecimiento de Leslie,  $L$

$$\lambda_1 = \frac{1}{1 - h} .$$

Despejando  $h$  se obtiene

$$h = 1 - \frac{1}{\lambda_1} .$$

El vector  $x_1$  es, en este caso, igual al vector propio de  $L$  correspondiente al valor propio  $\lambda_1$

$$x_1 = (1, b_1/\lambda_1, b_1b_2/\lambda_1^2, \dots, b_1b_2 \dots b_{n-1}/\lambda_1^{n-1}) .$$

Del valor de  $h$  encontrado, podemos deducir que, cuanto mayor sea  $\lambda_1$ , mayor será la fracción de los animales que se pueden separar de la población sin agotarla. Se observa también que si  $\lambda_1 > 1$ , la fracción a separar  $h$  se encuentra en el intervalo  $(0, 1)$ . Esto era de esperar ya que  $\lambda_1 > 1$  es la condición para que la población sea creciente.

### 13.7.2 Separación de la clase de menor edad

En algunas poblaciones, las hembras más jóvenes son las únicas que tienen valor económico. Por ello, sólo se separan las hembras de la clase de menor edad y se establece la siguiente condición:

$$h_1 = h, \quad h_2 = h_3 = \dots = h_n = 0.$$

Entonces la ecuación (13.11) se transformará en

$$(1-h)(a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 + \dots + a_nb_1b_2 \dots b_{n-1}) = 1,$$

o lo que es lo mismo  $(1-h)R = 1$ , expresión en la cual  $R$  es la tasa neta de reproducción de la población. Luego,

$$h = 1 - \frac{1}{R}.$$

En esta ecuación se observa que una política de explotación duradera se logra cuando  $R > 1$ . Esto es razonable porque significaría que la población es creciente.

El vector de la distribución de las edades después de la separación es proporcional al vector

$$x_1 = (1, b_1, b_1b_2, \dots, b_1b_2 \dots b_{n-1}),$$

ya que ( $\lambda_1 = 1$ ). En efecto,  $(I - H)Lx = x$ ,

$$\begin{pmatrix} (1-h)a_1 & (1-h)a_2 & \dots & (1-h)a_{n-1} & (1-h)a_n \\ b_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix} x = x.$$

En este caso la tasa neta de reproducción  $R'$  será

$$R' = (1-h)[a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 + \dots + a_nb_1b_2 \dots b_{n-1}] = (1-h)R = 1.$$

**Ejemplo 13.14.** Una cierta población de animales está dividida en tres clases de edades de un año de duración y la matriz de Leslie correspondiente es

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 4 & 3 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0, & 1/4, & 0 \end{pmatrix}$$

**Separación uniforme.** Como hemos demostrado, en este caso la fracción que debemos separar, viene dada por la expresión

$$h = 1 - \frac{1}{\lambda_1}.$$

Necesitamos conocer los valores propios de la matriz  $L$

$$|L - \lambda I| = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda_1 = 1.5, \quad \lambda_2 = -1.31; \quad \lambda_3 = -0.19,$$

y en consecuencia, la fracción buscada es

$$h = 1 - \frac{1}{1.5} = \frac{1}{3}.$$

Es decir, de cada una de las clases de edades, debemos elegir la tercera parte de los animales.

Para encontrar el vector de distribución que quedaría después de cada separación,

$$x = (1, b_1/\lambda_1, b_1b_2/\lambda_1^2) = (1, 1/3, 1/18) .$$

**Separación de la clase de menor edad.** Actuamos de la misma manera que en el caso anterior, pero teniendo en cuenta que

$$h = 1 - \frac{1}{R},$$

siendo  $R$  la tasa neta de reproducción de la matriz  $L$

$$R = a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 = 0 + 4 \left(\frac{1}{2}\right) + 3 \left(\frac{1}{2}\right) \left(\frac{1}{4}\right) = \frac{19}{8} .$$

Luego,

$$h = 1 - \frac{8}{19} = \frac{11}{19} .$$

El vector de distribución de las edades será:

$$x = (1, b_1, b_1b_2) = \left(1, \frac{1}{2}, \frac{1}{8}\right) .$$

Existen muchas política de explotación duradera. Cada una de ellas proporciona, en general, un rendimiento diferente, por lo que es muy interesante encontrar cuál de ellas produce un máximo rendimiento. A una política de tal naturaleza se le llama política de explotación óptima duradera y al rendimiento resultante, rendimiento óptimo duradero. Sin embargo, la determinación de este rendimiento requiere de la teoría de la programación lineal.

**PROPOSICIÓN 13.7.1 (Rendimiento óptimo duradero).** Una política óptima y duradera, es aquella en la que se separan, como rendimiento, una o dos clases de edad. Si se separan dos, se separa completamente la clase de mayor edad

## 13.8 Modelo de Leontief

Un aspecto muy importante que debe de estar presente en los estudios preliminares al elaborar ciertos modelos matemáticos biológicos, es la cuestión económica. Esta es la razón de incluir en estos momentos un modelo económico muy difundido conocido con el nombre de modelo de Leontief.

El análisis 'input - output' es un área prominente de la economía que usa los sistemas de ecuaciones lineales. Modelos como los basados en el trabajo pionero de Wassily Leontief, 'The structure of American Economic 1919 - 1939' dan lugar a cientos de ecuaciones que contienen cientos de incógnitas. Este modelo y otros semejantes desarrollados en la antigua Unión Soviética por Leonid Kantorovich, tenían como objetivo planificar la producción del equipamiento militar y otros suministros durante la Segunda Guerra Mundial.

Sean  $Y_1, Y_2, \dots, Y_n$  las producciones de los  $n$  sectores de una economía y sea  $Y_{ij}$  la cantidad de producción que el sector  $i$  vende al sector  $j$  para que éste desarrolle su proceso productivo. Sea  $Z_i$  la producción del sector  $i$  destinada a satisfacer directamente su demanda final. Entonces la producción de cada uno de los  $n$  sectores podría expresarse de la siguiente manera:

$$\begin{cases} Y_{11} + Y_{12} + \dots + Y_{1n} + Z_1 = Y_1 \\ Y_{21} + Y_{22} + \dots + Y_{2n} + Z_2 = Y_2 \\ \dots \\ Y_{n1} + Y_{n2} + \dots + Y_{nn} + Z_n = Y_n \end{cases}$$