SESIÓN 2

1. **EL MODELO DE LESLIE**
2. **EXPLOTACIÓN DURADERA**

1. EL 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 sesión un importante modelo de dinámica de oblaciones denominado `modelo de Leslie' en honor del autor del método, el fisiólogo {Patrick Holt Leslie} (1900 - 1974).

Cuando se estudia la dinámica de una población son dos los procesos fundamentales que producen hacen que varíe su tamaño: los nacimientos (que incrementan la población) y las defunciones (que la reducen). El modelo de Leslie se basa en las siguientes hipótesis sobre estos dos procesos:

- **La tasa de mortalidad depende de la edad de los individuos**. Ello es natural ya que un individuo de edad avanzada tendrá más posibilidades de morir que uno más joven.
- **La fecundidad depende de la edad de los individuos**. Efectivamente los individuos muy jóvenes o muy viejos no tendrán la misma capacidad reproductora que los que se encuentren en la madurez.
- **El número de hembras y machos en la población es similar**. Ello sucede en la mayoría de especies animales. En consecuencia y, dado que en muchas de las poblaciones estudiadas es muy difícil determinar la paternidad y el comportamiento reproductivo depende fundamentalmente de las hembras, sólo se analiza la evolución de la población de hembras.

Teniendo en cuenta estas hipótesis, estudiaremos la evolución de la población de hembras agrupándolas en clases que sean homogéneas a efectos reproductivos y de supervivencia. Como suponemos que la fertilidad y mortalidad depende de la edad, 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:

0	$\frac{L}{n}$	$2\frac{L}{n}$	$3\frac{L}{n}$	….	$n\frac{L}{n} = L$
CLASE 1	**CLASE 2**	**CLASE 3**	….	**CLASE N**	

Por tanto dividimos a la población de hembras en los siguientes grupos o clases:

- **Clase 1:** Incluye a las hembras que tienen entre 0 y $\frac{L}{n}$ años.
- **Clase 2:** Incluye a las hembras que tienen entre $\frac{L}{n}$ y $2\frac{L}{n}$ años.
- **Clase 3:** Incluye a las hembras que tienen entre $2\frac{L}{n}$ y $3\frac{L}{n}$ años.
- **etc.**
- **Clase n:** Incluye a las hembras que tienen entre $(n-1)\frac{L}{n}$ y $n\frac{L}{n} = L$ años.

Es evidente que si la edad máxima es L, no necesitaremos considerar más clases.

Supongamos que conocemos el número de hembras que hay inicialmente en cada una de las clases:

Inicialmente tenemos:
$\mathbf{C1_0}$ hembras en la **clase 1**
$\mathbf{C2_0}$ hembras en la **clase 2**
$\mathbf{C3_0}$ hembras en la **clase 3**
$\mathbf{Cn_0}$ hembras en la **clase n**

A partir de esta información pretendemos determinar el número de hembras que tendremos en cada clase en el futuro. El modelo de Leslie exige para ello los siguientes requisitos:

- Estudiaremos la población en períodos de tiempo de longitud igual al tamaño de las clases. Es decir examinaremos la población cada $\frac{L}{n}$ años. De esta forma, tendremos la siguiente situación:

Tras el 1^er^ período de $\frac{L}{n}$ años, instante T = $\frac{L}{n}$, tendremos:	**Tras el 2º período de $\frac{L}{n}$ años, instante T = 2 $\frac{L}{n}$, tendremos:**	**…**	**Tras el k-ésimo período de $\frac{L}{n}$ años, instante T = k $\frac{L}{n}$, tendremos:**
$\mathbf{C1_1}$ hembras en la **clase 1**	$\mathbf{C1_2}$ hembras en la **clase 1**	**…**	$\mathbf{C1_k}$ hembras en la **clase 1**
$\mathbf{C2_1}$ hembras en la **clase 2**	$\mathbf{C2_2}$ hembras en la **clase 2**	**…**	$\mathbf{C2_k}$ hembras en la **clase 2**
$\mathbf{C3_1}$ hembras en la **clase 3**	$\mathbf{C3_2}$ hembras en la **clase 3**	**…**	$\mathbf{C3_k}$ hembras en la **clase 3**
$\mathbf{Cn_1}$ hembras en la **clase n**	$\mathbf{Cn_2}$ hembras en la **clase n**	**…**	$\mathbf{Cn_k}$ hembras en la **clase n**

Como es habitual, si llamamos $P_1, P_2, \ldots, P_k$ a las columnas que obtenemos disponiendo en forma de upla la información correspondiente a cada período, tenemos:

$$P_1 = \begin{pmatrix} C1_1 \\ C2_1 \\ C3_1 \\ \vdots \\ Cn_1 \end{pmatrix}, \quad P_2 = \begin{pmatrix} C1_2 \\ C2_2 \\ C3_2 \\ \vdots \\ Cn_2 \end{pmatrix}, \quad P_3 = \begin{pmatrix} C1_3 \\ C2_3 \\ C3_3 \\ \vdots \\ Cn_3 \end{pmatrix}, \quad \ldots, P_k = \begin{pmatrix} C1_k \\ C2_k \\ C3_k \\ \vdots \\ Cn_k \end{pmatrix}.$$

Deberemos entonces determinar el valor de las uplas P_1, P_2, P_3, …, P_k a partir de los datos iniciales que forman la upla de inicial

$$P_0 = \begin{pmatrix} C1_0 \\ C2_0 \\ C3_0 \\ \vdots \\ Cn_0 \end{pmatrix}.$$

- Para calcular el número de hembras en cada clase en períodos sucesivos, precisamos la siguiente información:
  - **La fertilidad:** Los nacimientos son una de las dos principales causas que hacen variar el número de individuos de la población. Basándonos en las hipótesis que hemos fijado, sabemos que el número de crías que tiene una hembra depende de su edad, es decir, depende de la clase a la que pertenezca. Por tanto, necesitamos saber:

El número de hijas que tiene una hembra de la clase 1 = $\mathbf{a_1}$
El número de hijas que tiene una hembra de la clase 2 = $\mathbf{a_2}$
El número de hijas que tiene una hembra de la clase 3 = $\mathbf{a_3}$
$\vdots$
El número de hijas que tiene una hembra de la clase n = $\mathbf{a_n}$

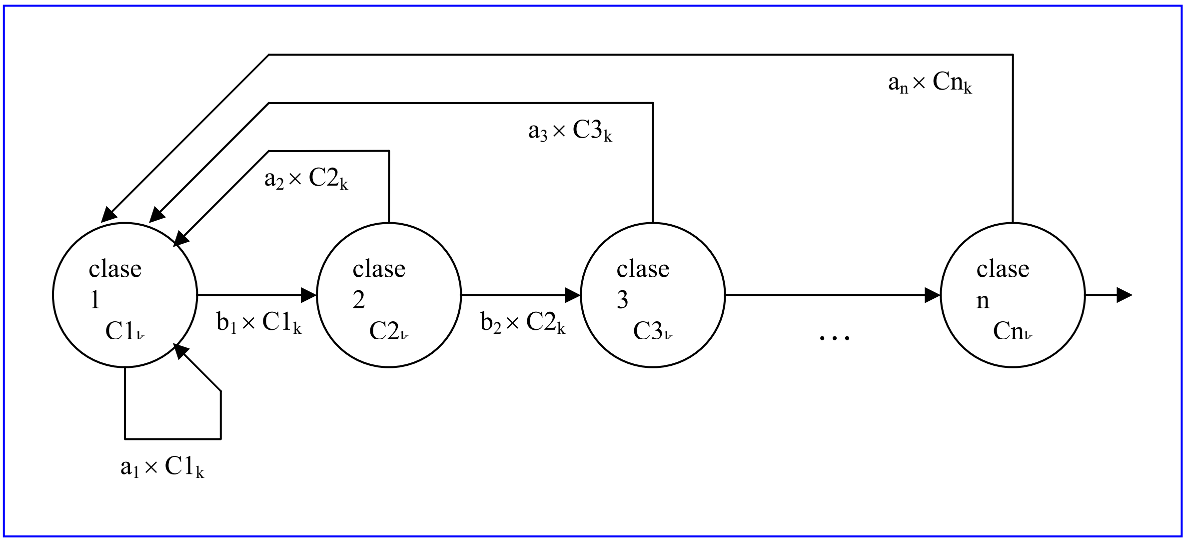
Los datos a_1, a_2, a_3, …, a_n serán siempre valores promedio entre las hembras de cada clase.

- **La tasa de supervivencia:** A medida que transcurren los períodos, las hembras van envejeciendo pasan tras cada período de una clase a la siguiente. Sin embargo, no todas consiguen sobrevivir al cabo de cada período debido a muertes por enfermedad, accidentes, etc. Nuevamente, de las hipótesis del modelo de Leslie se deduce que la posibilidad de que una hembra sobreviva para pasar a la clase siguiente depende de su edad, o lo que es lo mismo, de la clase a la que pertenece. Las hembras de cada clase tendrán posibilidades diferentes de sobrevivir para llegar a la clase siguiente por lo que es necesario contar con la siguiente información:

El tanto por uno de hembras de la clase 1 que pasan a la clase 2 = $\mathbf{b_1}$
El tanto por uno de hembras de la clase 2 que pasan a la clase 3 = $\mathbf{b_2}$
El tanto por uno de hembras de la clase 3 que pasan a la clase 4 = $\mathbf{b_3}$
$\vdots$
El tanto por uno de hembras de la clase n-1 que pasan a la clase n = $\mathbf{b_{n-1}}$

Como la edad máxima es L, sabemos que no hay clase n+1 y por tanto tampoco tenemos un coeficiente b_{n+1}.

Con todo esto, podemos plantear ya el modelo que nos permitirá calcular las columnas P_1, P_2, etc. que contienen la información sobre el número de hembras en períodos sucesivos. Pare ello intentaremos calcular los datos del período k+1 a partir de los datos del período k. Supongamos entonces que conocemos el número de hembras en cada clase al final del período k, es decir, conocemos los valores de $C1_k$, $C2_k$, $C3_k$, …, Cn_k. El siguiente esquema muestra como se movería las hembras entre las distintas clases en el transcurso del período siguiente:



Son evidentes los siguientes hechos que aparecen reflejados en este diagrama:

a) Al pasar un período completo, todas las hembras de una clase pasarán a la siguiente salvo las que mueren. Los coeficientes $b_1, b_2, \ldots, b_n$ determinan el tanto por uno de hembras que sobreviven por tanto, si en la clase i-ésima tenemos Ci_k hembras en el período k, la cantidad de ella que pasará a la clase i+1 al transcurrir un período vendrá dada por $b_i \times Ci_k$. Por tanto tendremos que

$$\boxed{C2_{k+1} = b_1 \times C1_k}, \quad \boxed{C3_{k+1} = b_2 \times C2_k}, \quad \boxed{C4_{k+1} = b_3 \times C3_k}, \quad \ldots, \boxed{Cn_{k+1} = b_{n-1} \times Cn\text{-}1_k}.$$

Es evidente además que todas las hembras de la clase n mueren cuando pasa cada período por tanto directamente desaparecen.

b) Las hijas de las hembras de cada clase, al tener la menor edad, pasarán directamente a integrar la clase 1. Los coeficientes $a_1, a_2, a_3, \ldots, a_n$ indican el número de hijas que tienen las hembras de cada clase de modo que en total, si conocemos el número de miembros de las clases, el total de hijas que pasarán a integrar la clase 1 en el siguiente período será

$$C1_{k+1} = a_1 \times C1_k + a_2 \times C2_k + a_3 \times C3_k + \ldots + a_n \times Cn_k$$

Por tanto, las ecuaciones que permiten calcular el número de hembras en cada clase en el período k+1 a partir de las que tenemos en el período k son:

$$\boxed{\begin{cases} C1_{k+1} = a_1 C1_k + a_2 C2_k + a_3 C3_k + \cdots + a_n Cn_k \\ C2_{k+1} = b_1 C1_k \\ C3_{k+1} = b_2 C2_k \\ \vdots \\ Cn_{k+1} = b_{n-1} Cn - 1_k \end{cases}}$$

Si traducimos estas ecuaciones al formato matricial obtenemos

$$\begin{pmatrix} C1_{k+1} \\ C2_{k+1} \\ C3_{k+1} \\ \vdots \\ Cn_{k+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & \cdots & a_n \\ b_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} C1_k \\ C2_k \\ C3_k \\ \vdots \\ Cn_k \end{pmatrix}.$$

A partir de aquí, realizando los razonamientos habituales es fácil deducir finalmente que

$$\boxed{\begin{pmatrix} C1_k \\ C2_k \\ C3_k \\ \vdots \\ Cn_k \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & \cdots & a_n \\ b_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix}^k \cdot \begin{pmatrix} C1_0 \\ C2_0 \\ C3_0 \\ \vdots \\ Cn_0 \end{pmatrix}}$$

o, lo que es lo mismo,

$$\boxed{P_{k+1} = L^k \cdot P_k},$$

donde la matriz L, que es la matriz de transición para este problema, es lo que se denomina matriz de Leslie y viene dada por

$$L=\begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & \cdots & a_n \\ b_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

1.1. Ejercicios

1 En cierta granja se explota cierto tipo de ganado. La edad máxima de la especie es de 10 años. Para su estudio se divide la población en clases de dos años de longitud. Los datos de fertilidad y supervivencia para estas clases son los siguientes:

	Promedio de hijas por hembra	**Tanto por uno de supervivencia a la siguiente clase**
Clase 1	0	0.6
Clase 2	2	0.7
Clase 3	2	0.9
Clase 4	4	0.7
Clase 5	1	

Supongamos además que inicialmente tenemos los siguientes números de hembras en cada clase:

Clase 1	**Clase 2**	**Clase 3**	**Clase 4**	**Clase 5**
1000	300	700	200	100

a) Plantear el modelo matricial de Leslie para este problema.
b) Calcular el número de hembras en cada clase a los 10 y 20 años.
c) Estudiar la tendencia de este problema a través del estudio del valor y vector propio dominante. Determinar si la granja proporciona excedentes de especimenes que puedan ser vendidos sin mermar la población inicial.

2 Calcular el polinomio característico para las matrices de Leslie genéricas correspondientes a un problema con 2, 3, 4 y 5 clases. A partir de los resultados obtenidos deducir la fórmula para el polinomio característico de una matriz de Leslie para un problema con n clases. En todos los casos estudiados en este ejercicio, ¿qué condición ha de cumplirse para que la matriz de Leslie tenga un valor propio igual a 1 que conduzca a una situación de estabilidad?

3 Supongamos que como consecuencia de cierta epidemia se reducen todos los tantos por uno de hembras que pasan de cada clase a la siguiente (es decir los coeficientes b_1, b_2, …, b_5) en un tanto por uno d. Determinar cuál es el valor máximo que puede adoptar d sin que la población comience a disminuir.

En el siguiente teorema incluimos algunos resultados útiles sobre matrices de Leslie:

Teorema. Dada una matriz de Leslie L, tenemos que:

i. El polinomio característico de la matriz de Leslie viene dado por la fórmula
$$\lambda^n - a_1\lambda^{n-1} - a_2 b_1\lambda^{n-2} - a_3 b_1 b_2\lambda^{n-3} - \cdots - a_n b_1 b_2 \cdots b_{n-1}$$

ii. La matriz L siempre tiene un único valor propio positivo λ_1 con multiplicidad algebraica y geométrica igual a 1. Un vector propio asociado a ese valor propio es
$$v_1 = (1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_1 b_2}{\lambda_1^2}, \frac{b_1 b_2 b_3}{\lambda_1^3}, \ldots, \frac{b_1 b_2 b_3 \cdots b_{n-1}}{\lambda_1^{n-1}}).$$

iii. Si las tasas de natalidad de dos clases contiguas son distintas de cero el valor λ_1 es el valor propio dominante.

iv. Para que el valor propio dominante de la matriz de Leslie sea igual a 1 debe cumplirse la condición

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

La cantidad

$$R = a_1 + a_2 b_1 + a_3 b_1 b_2 + \cdots + a_n b_1 b_2 \cdots b_{n-1}$$

que aparece en el apartado iv del teorema anterior se denomina **tasa neta de reproducción** y representa el promedio de hijas que tiene una hembra a lo largo de su vida. Es evidente que para que tengamos una situación de estabilidad en la que la población no crece ni decrece cada hembra deberá tener justamente una hija que la sustituirá cuando ella muera (si tuviera más hijas la población crecería y no sería estable). De otro modo, el apartado iv anterior, nos dice que la matriz de Leslie conduce a una situación de estabilidad si

$$R = 1.$$

2. EXPLOTACIÓN DURADERA

El sentido de una explotación ganadera es fundamentalmente la obtención de beneficios a través de la venta de especimenes. Si la población de ganado que conforma nuestra granja muestra una tendencia a reducir su tamaño no será posible perder más especimenes con la venta. Será deseable por tanto que tengamos una explotación con tasa neta de reproducción superior a 1 para que ello garantice que nuestra población produzca excedentes que puedan ser vendidos sin que merme la ganadería.

Por otro lado, si vendemos demasiados animales pudiera ser que superáramos la capacidad de crecimiento de nuestra población y si vendemos pocos el tamaño de la población podría ser cada vez mayor de modo que las instalaciones de las que inicialmente dispusiéramos llegarían a ser insuficientes. La solución óptima pasaría por determinar cuántas hembras de cada clase podemos vender para que al hacerlo la población permanezca estable. Esto es lo que se denomina una **política explotación duradera**.

Supongamos que en el modelo de Leslie, al final de cada período vendemos una parte de las hembras de cada clase según los siguientes tantos por uno:

	Tanto por uno de hembras vendido
Clase 1	h_1
Clase 2	h_2
Clase 3	h_3
$\vdots$	$\vdots$
Clase n	h_n

En tal caso, la cantidad de hembras que quedarán en cada clase al período siguiente se obtendrá restando el porcentaje de hembras vendidas. Si utilizamos las ecuaciones que hemos calculado antes tendremos

$$\begin{cases} C1_{k+1} = a_1 C1_k + a_2 C2_k + a_3 C3_k + \cdots + a_n Cn_k - \underbrace{h_1 (a_1 C1_k + a_2 C2_k + a_3 C3_k + \cdots + a_n Cn_k)}_{\text{hembras de la clase 1 vendidas}} \\ C2_{k+1} = b_1 C1_k - \underbrace{h_2 (b_1 C1_k)}_{\text{hembras de la clase 2 vendidas}} \\ C3_{k+1} = b_2 C2_k - \underbrace{h_3 (b_2 C2_k)}_{\text{hembras de la clase 3 vendidas}} \\ \vdots \\ Cn_{k+1} = b_{n-1} Cn-1_k - \underbrace{h_n (b_{n-1} Cn-1_k)}_{\text{hembras de la clase n vendidas}} \end{cases}$$

$$\Rightarrow \begin{cases} C1_{k+1} = (1-h_1)a_1C1_k + (1-h_1)a_2C2_k + (1-h_1)a_3C3_k + \cdots + (1-h_1)a_nCn_k \\ C2_{k+1} = (1-h_2)b_1C1_k \\ C3_{k+1} = (1-h3)b_2C2_k \\ \vdots \\ Cn_{k+1} = (1-h_n)b_{n-1}Cn-1_k \end{cases}$$

Esta son las ecuaciones que permiten calcular el número de hembras en cada clase en los distintos períodos cuando realizamos al final de cada uno de ellos ventas de especimenes según los porcentajes antes indicados. De estas ecuaciones se desprende directamente la siguiente formulación matricial para el modelo de Leslie con ventas,

$$\boxed{\begin{pmatrix} C1_k \\ C2_k \\ C3_k \\ \vdots \\ Cn_k \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1-h_1)a_1 & (1-h_1)a_2 & (1-h_1)a_3 & \cdots & (1-h_1)a_n \\ (1-h_2)b_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & (1-h_3)b_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & & (1-h_n)b_{n-1} & 0 \end{pmatrix}^k \cdot \begin{pmatrix} C1_0 \\ C2_0 \\ C3_0 \\ \vdots \\ Cn_0 \end{pmatrix}}$$

Es fácil comprobar que la matriz de transición que aparece ahora puede escribirse en la forma

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

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

Si llamamos H a la matriz que contiene en diagonal los tantos por uno de ventas,

$$H = \begin{pmatrix} h_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & h_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & h_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \ddots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & h_n \end{pmatrix},$$

llegamos a la conclusión de que la matriz e transición será

$$L - H \cdot L = (I_n - H) \cdot L .$$

Por tanto nuestro modelo matricial puede escribirse en la forma

$$\boxed{P_k = (L - H \cdot L)^k \cdot P_0}$$

La matriz del modelo de Leslie con ventas es nuevamente una matriz de Leslie a la que podemos calcular el polinomio característico o la tasa neta de reproducción tal y como hemos visto en el teorema de la sección anterior. Para que nuestra política de ventas sea duradera la matriz $L - H \cdot L$ debe tener valor propio dominante igual a uno lo que equivale a que su tasa neta de reproducción sea 1.

2.1. Ejercicios

3 Supongamos que en la población del ejercicio 1 de la sección anterior pretendemos vender solamente hembras de la menor edad. ¿Que porcentaje debemos vender en cada período para tener una explotación óptima duradera?.

2 Supongamos ahora que queremos vender hembras solamente de la clase 1 y de la clase 2 de forma que vendamos el doble de la segunda clase que de la primera. ¿Qué porcentajes conducirán ahora a una explotación duradera?.

3 Finalmente, si vendemos el mismo porcentaje de hembras para todas las clases (explotación uniforme), ¿cuál debe ser ese porcentaje para alcanzar una explotación duradera?.