



Tema 4

MODELOS DISCRETOS MATRICIALES

4.1. Introducción

La dinámica de una población viene determinada por el número de nuevos nacimientos y la probabilidad de morir que tienen los individuos que componen la población. Por ello, es muy importante saber la estructura de edades de la población que estamos estudiando. Es decir, cómo se reparten los individuos en las diferentes clases de edad y lo que es más importante, conocer las probabilidades asociadas de supervivencia, mortalidad y fecundidad. Generalmente esta información se refleja en una tabla de vida, en la mayoría de los casos correspondiente a las hembras de la población, ya que son las que contribuyen a la dinámica de la población en términos de fecundidad.

El presente tema es una introducción al estudio de los modelos estructurados basados en el álgebra matricial. Se inicia con un modelo probabilístico clásico como son las cadenas de *Markov* y se centra fundamentalmente en el estudio de uno de los modelos más conocidos como es el modelo de *Leslie*.

4.2. Cadenas de Markov

Los dos resultados que podemos obtener al realizar el experimento aleatorio de lanzar una moneda al aire los designaremos por $E_1 = \text{salir cara}$ y $E_2 = \text{salir cruz}$. Si repetimos t veces este experimento la probabilidad de que en uno de ellos obtengamos E_1 no depende de lo que haya salido en el experimento anterior; ambos sucesos son independientes. Sin embargo, existen muchos otros fenómenos representados por variables aleatorias dependientes. En 1907 *Markov* estudió estas situaciones en las

cuales la probabilidad de que ocurra un suceso depende del suceso inmediatamente anterior, y son estas las que estudiaremos en esta sección.

Supongamos una secuencia de n pruebas o experimentos donde cada uno de ellos tiene un conjunto de resultados posibles (que consideraremos finito) y que designaremos por las letras $E_1, E_2, E_3, \dots, E_m$, mutuamente exclusivos. Si al realizar una prueba se obtiene el resultado E_i , entonces diremos que el sistema o el fenómeno se encuentra en el estado E_i . Utilizaremos E_i^t para representar al estado E_i al cabo de t pruebas. En consecuencia, $P[E_i^t]$ será la probabilidad de que después de t experiencias el sistema se encuentre en el estado E_i . Por otro lado, llamaremos P_{ij}^t a la probabilidad de que el sistema se encuentre en el estado E_i en la prueba t condicionada a que en la prueba anterior $t - 1$ se encontrara en el estado E_j . Es decir,

$$P_{ij}^t = P[E_i^t/E_j^{t-1}]$$

DEFINICIÓN 4.2.1 Una sucesión de estados $E_1, E_2, E_3, \dots, E_m$, mutuamente exclusivos constituyen una cadena de Markov cuando

$$P_{ij}^t = P[E_i^t/E_j^{t-1}] = P[E_i^t/E_j^{t-1} \cdot E_{j_{t-2}}^{t-2} \cdot E_{j_{t-3}}^{t-3} \cdot \dots \cdot E_{j_1}^1 \cdot E_{j_0}^0], \quad \forall i, j = 1, 2, \dots, m.$$

Es decir, la probabilidad de que el objeto en el experimento t esté situado en el estado E_i sólo depende del estado E_j del experimento anterior $t - 1$ y es independiente de los otros experimentos anteriores. En cierto modo, es como si el sistema no tuviese “memoria”.

Es evidente que la probabilidad P_{ij}^t depende de tres variables: los sucesos E_i, E_j y el “tiempo” t . En general,

$$P_{ij}^t = P[E_i^t/E_j^{t-1}] \neq P_{ij}^{t'}.$$

DEFINICIÓN 4.2.2 En el caso particular en el que la probabilidad P_{ij}^t sea independiente de la prueba t , diremos que la cadena de Markov es **homogénea** o **estacionaria**, en cuyo caso escribiremos $P_{ij}^t = P_{ij}$.

Desde ahora y a lo largo del curso siempre consideraremos cadenas homogéneas.

Al ser P_{ij} una probabilidad se cumplirá:

$$P_{ij} \geq 0, \quad \sum_{i=1}^m P_{ij} = 1, \quad i, j \in \{1, 2, \dots, m\}. \quad (4.1)$$

4.2.1. Matrices estocásticas

Si p_j^t , $j = 1, 2, \dots, m$ es la probabilidad de que el objeto esté situado en el experimento $t = 1, 2, \dots, n$, en el estado E_j , entonces

$$p_j^t = p_1^{t-1}P_{j1} + p_2^{t-1}P_{j2} + \dots + p_m^{t-1}P_{jm}, \quad j = 1, 2, \dots, m. \quad (4.2)$$

Con los números p_j^t formamos un vector columna $\vec{X}(t)$, y con los P_{jk} una matriz cuadrada A . Ahora, las identidades (4.2) podemos expresarlas

$$\vec{X}(t) = A \vec{X}(t-1), \quad t = 1, 2, \dots, n. \quad (4.3)$$

La cadena de *Markov* homogénea está representada por el sistema de ecuaciones lineales en diferencias anteriores. Observemos que por las condiciones (4.1) la matriz A cumplirá:

- La suma de los elementos de cada una de sus columnas vale la unidad. Sin embargo, no ocurre lo mismo con la suma de los elementos de sus filas
- Todos sus elementos P_{jk} son mayores o iguales que cero y menores o iguales que uno.

A una matriz de transición de este tipo se la conoce con el nombre de **matriz estocástica**. Aquellas matrices estocásticas donde la suma de los elementos de cada fila sea la unidad reciben el nombre de doblemente estocásticas.

4.2.2. Diagramas de estados

Podemos representar las diferentes relaciones entre los estados de una cadena por medio de un diagrama formado por nodos y flechas orientadas con las probabilidades de transición. A esta representación se la conoce con el nombre de diagrama de transición o de estados.

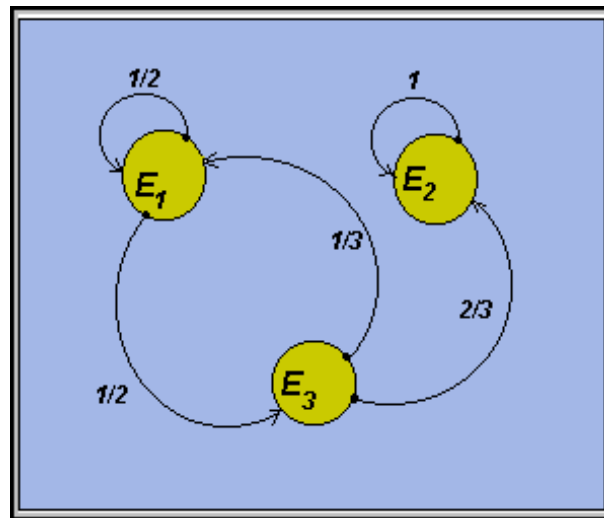


Figura 4.1. Diagrama de estados.

En la Figura 4.1 se ha dibujado el diagrama correspondiente a la matriz estocástica:

$$A = \begin{pmatrix} 1/2 & 0 & 1/3 \\ 0 & 1 & 2/3 \\ 1/2 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

EJEMPLO 4.1

Para beber agua un animal puede ir a un lago o a un río. Se sabe que no va al lago dos días seguidos y que si toma agua en el río la probabilidad de que el día siguiente beba agua en cada uno de los sitios es la misma.

- Estamos ante una cadena de *Markov* homogénea con dos estados, E_1 que representa al hecho de que el animal beba agua en el lago y E_2 que beba agua en el río.
- La matriz de transición es

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1/2 \\ 1 & 1/2 \end{pmatrix}.$$

- Observemos que se trata de una cadena particular, ya que el paso de un estado al siguiente no depende de los anteriores, sino del primero de ellos.

EJEMPLO 4.2

Una tienda de animales que vende peces incluye una garantía por la que cualquier pez que muera antes de cumplir tres meses se reemplaza de forma gratuita. Una vez que el pez se ha reemplazado ya no queda cubierto por la garantía. Se sabe que:

- 1.- El 3% de los peces mueren durante su primer mes.
 - 2.- El 5% de los peces que han cumplido un mes mueren durante el segundo.
 - 3.- El 7% de los peces que han cumplido dos meses mueren durante el tercer mes.
- Podemos representar la situación anterior por medio de una cadena de *Markov* siendo los estados, $E_i :=$ pez en el mes $i = 1, 2, 3$ de garantía, $E_4 :=$ pez sin garantía por haber sido repuesto, y $E_5 :=$ pez sin garantía por tener más de 3 meses.
 - El diagrama de estados que representa a esta cadena aparece en la Figura 4.2.

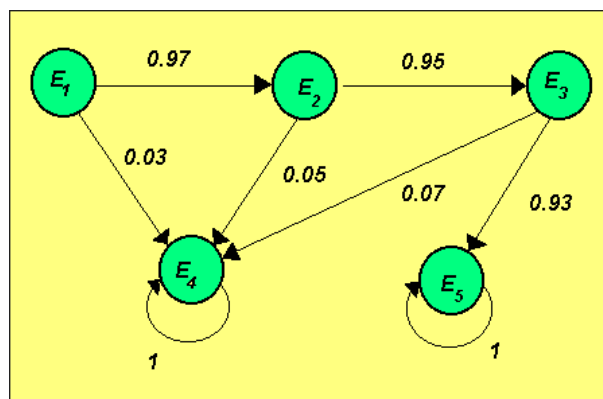


Figura 4.2. Diagrama de estados.

4.2.3. Cadenas de Markov regulares

Recordemos que estamos considerando un número finito de experimentos, no obstante podemos realizar un desarrollo similar considerando

$$\vec{X}(t) = A \vec{X}(t-1), \quad t = 1, 2, 3, \dots,$$

ya que uno de los objetivos que perseguimos al modelar una determinada situación real es el de poder conocer su comportamiento a largo plazo. Puesto que la matriz de transición A nos resuelve el problema de encontrar la ley de probabilidad, el límite de esta ley cuando el tiempo tiende a infinito, nos proporciona un método para estudiar el comportamiento a largo plazo de la cadena de *Markov*.

TEOREMA 4.2.3 *Si A^n representa a la potencia n -ésima de la matriz de transición A , entonces $P[E_i^n/E_j^0] = A^n(i, j)$.*

Demostración. Vamos a utilizar el método de inducción sobre la potencia n de la matriz de transición. Sean i, j dos valores cualesquiera de $\{1, 2, \dots, m\}$, por definición de los elementos de la matriz A tenemos

$$P[E_i^1/E_j^0] = P_{ij} = A(i, j).$$

Supongamos ahora que el teorema sea cierto para el paso $n-1$, es decir

$$P[E_i^{n-1}/E_j^0] = A^{n-1}(i, j). \quad (4.4)$$

Haciendo uso de la ley de la probabilidad total,

$$P[E_i^n/E_j^0] = \sum_{k=1}^m P[E_i^{n-1}/E_k^0] P[E_i^n/E_k^{n-1}.E_j^0],$$

Por la hipótesis (4.4) de inducción $P[E_i^{n-1}/E_k^0] = A^{n-1}(i, k)$, y por la definición de cadena de *Markov* $P[E_i^n/E_k^{n-1}.E_j^0] = P[E_i^n/E_k^{n-1}] = P_{ik} = A(i, k)$. Es decir,

$$P[E_i^n/E_j^0] = \sum_{k=1}^m A(i, k) A^{n-1}(k, j),$$

que corresponde al elemento de la fila i columna j del producto de las matrices $A A^{n-1} = A^n$.

DEFINICIÓN 4.2.4 *Una cadena de Markov es **regular** si existe un número natural n tal que la potencia n -ésima de su matriz de transición A tiene todos sus elementos positivos.*

Observemos que si la cadena es regular, entonces las matrices A^m con $m > n$ también tendrán todos sus elementos positivos.

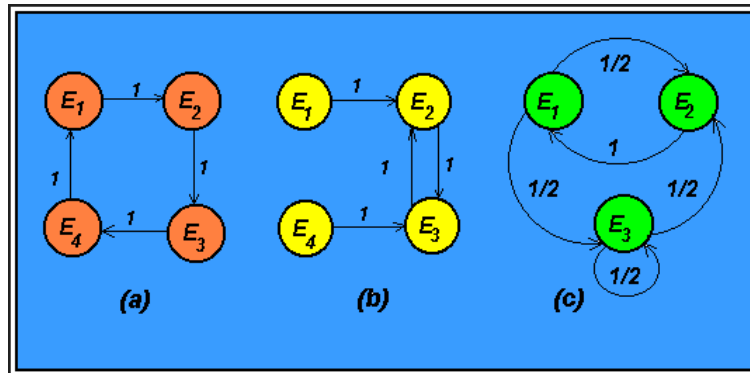


Figura 4.3. Ejemplos de cadenas de *Markov*.

Una manera alternativa de probar que una cadena es regular es:

- Viendo si todos los estados son accesibles.
- Comprobando que existan dos ciclos al menos uno de ellos impar.

Las cadenas (a) y (b) de la Figura 4.3 no son regulares, ya que en el primer caso sólo contiene un ciclo, y en el segundo el estado E_4 no es accesible. Sin embargo, la cadena (c) si es regular pues todos los estados son accesibles y además existen los ciclos $E_2E_1E_3E_2$ (impar) y $E_1E_2E_1$ (par). En este último caso (c), la potencia n -ésima de su matriz de transición es

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 1/2 & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & 1/2 \end{pmatrix}, \quad A^t \rightarrow \begin{pmatrix} 1/3 & 1/3 & 1/3 \\ 1/3 & 1/3 & 1/3 \\ 1/3 & 1/3 & 1/3 \end{pmatrix}$$

4.2.4. Propiedades de las matrices estocásticas

Las matrices estocásticas por la forma particular en el que han sido definidas cumplen cierto número de propiedades interesantes, de entre las cuales destacaremos por el uso que haremos de ellas, las siguientes.

TEOREMA 4.2.5 *Si A es una matriz de orden n estocástica, entonces tiene al uno como valor propio.*

Su demostración está basada en probar que el determinante $|A - I|$ es nulo. Para facilitar la notación consideraremos $n = 4$,

$$|A - I| = \begin{vmatrix} a_{11} - 1 & a_{12} & a_{13} & a_{14} \\ a_{21} & a_{22} - 1 & a_{23} & a_{24} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} - 1 & a_{34} \\ a_{41} & a_{42} & a_{43} & a_{44} \end{vmatrix},$$

sumamos a la primera de las filas el resto de ellas

$$\begin{vmatrix} \sum_{j=1}^4 a_{j1} - 1 & \sum_{j=1}^4 a_{j2} - 1 & \sum_{j=1}^4 a_{j3} - 1 & \sum_{j=1}^4 a_{j4} - 1 \\ a_{21} & a_{22} - 1 & a_{23} & a_{24} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} - 1 & a_{34} \\ a_{41} & a_{42} & a_{43} & a_{44} \end{vmatrix}.$$

Pero al ser A una matriz estocástica

$$\sum_{j=1}^4 a_{j1} = \sum_{j=1}^4 a_{j2} = \sum_{j=1}^4 a_{j3} = \sum_{j=1}^4 a_{j4} = 1,$$

y por tanto, todos los elementos de la primera fila del determinante anterior son ceros, lo cual implica que este determinante es nulo, tal y como deseábamos probar.

TEOREMA 4.2.6 *Si A es una matriz estocástica de orden n con todos sus elementos positivos (regular), entonces la sucesión de matrices A^n , $n = 1, 2, \dots$ converge hacia una matriz que tiene todas sus columnas iguales que coinciden con $\vec{\Pi}$ tal que:*

- $\sum_{j=1}^m \Pi(\vec{j}) = 1.$
- *La distribución $\vec{\Pi}$ es el autovector asociado al autovalor 1 de la matriz estocástica A . Esto es, $A\vec{\Pi} = \vec{\Pi}$.*

La demostración de esta propiedad queda fuera del alcance del objetivo del curso pero puede consultarse en la página 264 del libro “*Modelos matemáticos y procesos dinámicos*” de *Santiago Pérez-Cacho y otros*.

Como aplicación inmediata del Teorema 4.2.6 anterior, observemos que en el Ejemplo 4.1 la matriz de transición A de la cadena de *Markov* regular tiene como valor propio $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = -0.5$ y autovectores $\vec{U}_1 = (1, 2)$, $\vec{U}_2 = (-1, 1)$. En consecuencia, $\vec{\Pi} = (1/3, 2/3)$ y por tanto

$$A^t \rightarrow \begin{pmatrix} 1/3 & 1/3 \\ 2/3 & 2/3 \end{pmatrix},$$

cuando $t \rightarrow \infty$.

EJEMPLO 4.3

Sea la matriz de transición correspondiente a seis estados

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 1/2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1/2 & 0 & 1/2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1/2 & 1 \end{pmatrix}.$$

Supongamos que en el momento inicial el sistema se encuentra en el estado E_4 .

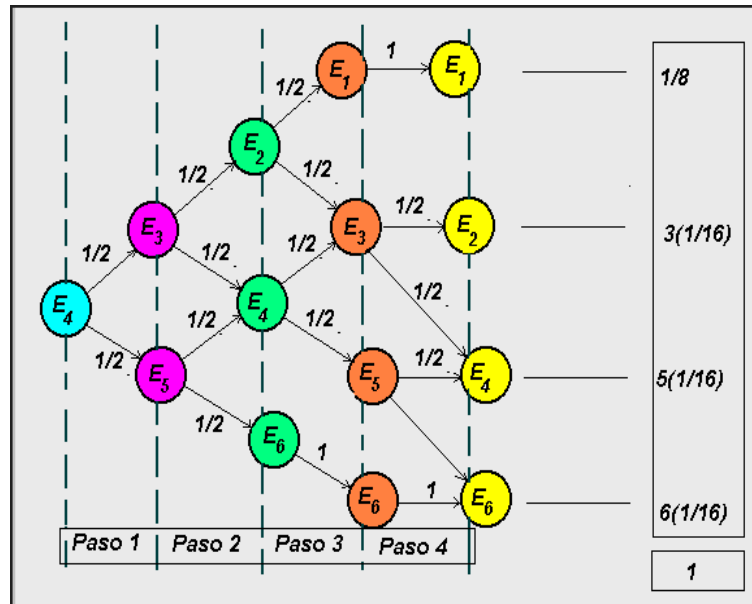


Figura 4.4.

- Veamos como podemos pasar del estado inicial E_4 al resto de los estados. Sabemos que

$$\vec{X}(0) = (0, 0, 0, 1, 0, 0)^T.$$

Como puede apreciarse en la Figura 4.4, al cabo de un paso la probabilidad será,

$$\vec{X}(1) = (0, 0, 1/2, 0, 1/2, 0)^T,$$

o bien $\vec{X}(1) = A \vec{X}(0)$. Del mismo gráfico deducimos que,

$$\vec{X}(2) = (0, 1/4, 0, 1/2, 0, 1/4)^T$$

$$\vec{X}(3) = (1/8, 0, 3/8, 0, 1/4, 1/4)^T$$

$$\vec{X}(4) = (1/8, 3/16, 0, 5/16, 0, 3/8).$$

O de forma matricial:

$$\vec{X}(2) = A \vec{X}(1), \quad \vec{X}(3) = A \vec{X}(2), \quad \vec{X}(4) = A \vec{X}(3).$$

- Con el programa Mathematica® podemos encontrar A^{200} ,

```
A := {{1., 1/2, 0, 0, 0, 0}, {0, 0, 0.5, 0, 0, 0}, {0, 1/2, 0, 1/2, 0, 0}, {0, 0, 1/2, 0, 1/2, 0},
{0, 0, 0, 1/2, 0, 0}, {0, 0, 0, 0, 1/2, 1}}
MatrixPower[A, 200]
```

```
{{1., 0.8, 0.6, 0.4, 0.2, 0.}, {0., 1.07909*10-19, 0., 1.746 *10-19, 0., 0.}, {0., 0.,
2.82509*10-19, 0., 1.746* 10-19, 0.}, {0., 1.746*10-19, 0., 2.82509*10-19, 0., 0.}, {0.,
0., 1.746*10-19, 0., 1.07909*10-19, 0.}, {0., 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1.}}
```

- Del apartado anterior deducimos que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} A^n X \vec{0} = \begin{pmatrix} 1 & 0.8 & 0.6 & 0.4 & 0.2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.2 & 0.4 & 0.6 & 0.8 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.4 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0.6 \end{pmatrix}$$

Es decir, a largo plazo existe un 40% de posibilidades de que partiendo del estado E_4 la cadena se encuentre en el estado E_1 y un 60% de que esté en el E_6 .

EJEMPLO 4.4

Supongamos que en un laboratorio se coloca un conjunto de ratones en una caja dividida en tres compartimentos comunicados y todos con la misma facilidad de acceso, tal y como se indica en la Figura 4.5. Los compartimentos permanecen cerrados y se abren cada lunes. Sabiendo que semana tras semana todos los ratones cambian de ubicación y que los ratones cuando salen eligen un compartimento al azar, veamos cuál será su distribución de los ratones al cabo de “infinitas” semanas.

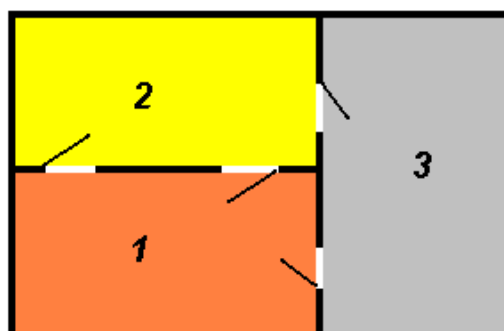
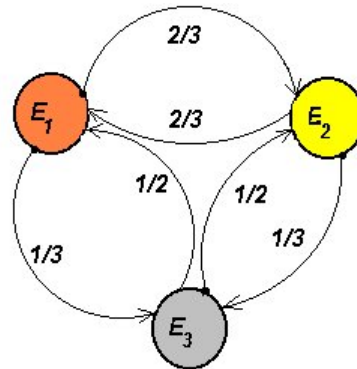


Figura 4.5.

- Observemos que estamos ante una cadena de *Markov* cuyo diagrama de estados es el siguiente:



A partir del diagrama es inmediato obtener la matriz de transición

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

- Si $X_i(t)$ representa al número de ratones en el compartimento $i = 1, 2, 3$ en la semana t y $\vec{X}(0) = (X_1(0), X_2(0), X_3(0))^T$ es la distribución inicial, deducimos del enunciado que

$$\begin{cases} X_1(1) = & \frac{2}{3}X_2(0) + \frac{1}{2}X_3(0) \\ X_2(1) = \frac{2}{3}X_1(0) + & \frac{1}{2}X_3(0) \\ X_3(1) = \frac{1}{3}X_1(0) + \frac{1}{3}X_2(0) & . \end{cases}$$

Sistema de ecuaciones lineales que podemos expresarlo matricialmente

$$\begin{pmatrix} X_1(1) \\ X_2(1) \\ X_3(1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{2}{3} & \frac{1}{2} \\ \frac{2}{3} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(0) \\ X_2(0) \\ X_3(0) \end{pmatrix},$$

es decir

$$\vec{X}(1) = A\vec{X}(0).$$

Razonando de la misma manera

$$\vec{X}(2) = A\vec{X}(1) = A^2\vec{X}(0).$$

En general

$$\vec{X}(t) = A^t\vec{X}(0), \quad t = 1, 2, \dots$$

En consecuencia, para obtener el número de ratones en cada uno de los compartimentos en la semana t , tendremos que encontrar el valor de la matriz potencia A^t . Una aproximación de este valor podemos obtenerla con el **Mathematica**[®]

```
A := {{0, 2/3, 0.5}, {2/3, 0, 0.5}, {1/3, 1/3, 0}}
MatrixPower[A, 100]
```

```
{{0.375, 0.375, 0.375}, {0.375, 0.375, 0.375}, {0.250, 0.250, 0.250}}.
```

- Ahora, estamos interesados en deducir este valor de una manera diferente. Observemos que si la matriz A fuese diagonal, entonces A^t sería muy fácil de encontrar, bastaría elevar a t los elementos de la diagonal. Por esta razón, en primer lugar procederemos a diagonalizar la matriz simétrica A .

Los valores propios de la matriz A son los siguientes:

$$|A - \lambda I| = 0 \Rightarrow \begin{vmatrix} -\lambda & \frac{2}{3} & \frac{1}{2} \\ \frac{2}{3} & -\lambda & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

desarrollando obtenemos la ecuación característica

$$9\lambda^3 - 7\lambda - 2 = 0,$$

cuyas soluciones son $\lambda_1 = 1$, $\lambda_2 = -2/3$, $\lambda_3 = -1/3$. Por tanto, la matriz A es diagonalizable siendo los subespacios propios asociados a estos valor propio

$$S_1 = \langle (3, 3, 2) \rangle, \quad S_2 = \langle (-1, 1, 0) \rangle, \quad S_3 = \langle (-1, -1, 2) \rangle.$$

En consecuencia, la matriz de paso C es,

$$C = \begin{pmatrix} 3 & -1 & -1 \\ 3 & 1 & -1 \\ 2 & 0 & 2 \end{pmatrix}.$$

Para encontrar A^t , actuamos de la manera siguiente

$$D = C^{-1}AC \Rightarrow A = CDC^{-1} \Rightarrow A^t = CD^tC^{-1},$$

que en nuestro caso

$$A^t = \begin{pmatrix} 3 & -1 & -1 \\ 3 & 1 & -1 \\ 2 & 0 & 2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & (-2/3)^t & 0 \\ 0 & 0 & (-1/3)^t \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 3 & -1 & -1 \\ 3 & 1 & -1 \\ 2 & 0 & 2 \end{pmatrix}^{-1}.$$

Simplificando

$$A^t = \begin{pmatrix} \frac{1}{8} \left(3 + 4 \left(-\frac{2}{3}\right)^t + \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) & \frac{1}{8} \left(3 - 4 \left(-\frac{2}{3}\right)^t + \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) & \frac{3}{8} \left(1 - \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) \\ \frac{1}{8} \left(3 - 4 \left(-\frac{2}{3}\right)^t + \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) & \frac{1}{8} \left(3 + 4 \left(-\frac{2}{3}\right)^t + \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) & \frac{3}{8} \left(1 - \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) \\ \frac{1}{4} \left(1 - \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) & \frac{1}{4} \left(1 - \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) & \frac{1}{4} \left(1 + 3 \left(-\frac{1}{3}\right)^t \right) \end{pmatrix}.$$

Finalmente hacemos que $t \rightarrow \infty$, entonces

$$A^t \rightarrow \begin{pmatrix} 3/8 & 3/8 & 3/8 \\ 3/8 & 3/8 & 3/8 \\ 1/4 & 1/4 & 1/4 \end{pmatrix},$$

y en consecuencia después de infinitas semanas la distribución de los ratones tiende hacia

$$\left. \begin{aligned} \text{Primero} &= \frac{3}{8}X_1(0) + \frac{3}{8}X_2(0) + \frac{3}{8}X_3(0) = \frac{3}{8}(X_1(0) + X_2(0) + X_3(0)) = \frac{3}{8}\text{Total} \\ \text{Segundo} &= \frac{3}{8}X_1(0) + \frac{3}{8}X_2(0) + \frac{3}{8}X_3(0) = \frac{3}{8}(X_1(0) + X_2(0) + X_3(0)) = \frac{3}{8}\text{Total} \\ \text{Tercero} &= \frac{1}{4}X_1(0) + \frac{1}{4}X_2(0) + \frac{1}{4}X_3(0) = \frac{1}{4}(X_1(0) + X_2(0) + X_3(0)) = \frac{1}{4}\text{Total} \end{aligned} \right\}$$

- Un camino alternativo para llegar a la conclusión anterior es utilizar el Teorema 4.2.6.

En efecto, la cadena de *Markov* es regular ya que todos los estados son accesibles y existen dos ciclos $E_1E_2E_3E_1$ y $E_1E_2E_1$ al menos uno de ellos impar (además A^2 tiene todos sus elementos positivos). Sabemos que el vector propio asociado al autovalor $\lambda = 1$ es $(3, 3, 2)$.

$$\vec{\Pi} = (3/8, 3/8, 1/8),$$

y en consecuencia si $t \rightarrow \infty$,

$$A^t \rightarrow \begin{pmatrix} 3/8 & 3/8 & 3/8 \\ 3/8 & 3/8 & 3/8 \\ 1/4 & 1/4 & 1/4 \end{pmatrix}$$

EJEMPLO 4.5

Supongamos que al realizar estudios climáticos en una determinada zona de nuestra provincia obtenemos los siguientes datos. Si un día es caluroso, entonces la probabilidad de que el día siguiente sea también caluroso es 0.65, y 0.35 la probabilidad de que haga frío. Por otro lado, si un día es frío, entonces 0.7 es la probabilidad de que el día siguiente siga siendo frío y 0.3 de que sea un día caluroso.

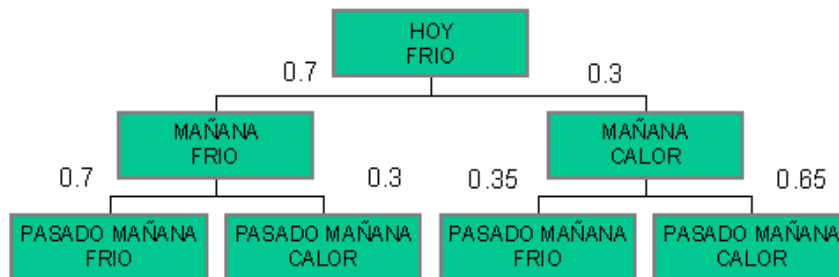


Figura 4.6. Diagrama en árbol.

- Si hoy hace frío, vamos a calcular la probabilidad de que pasado mañana haga frío. Para encontrar la solución podemos utilizar el diagrama de la Figura 4.6. En él observamos que la probabilidad pedida es:

$$0.7 * 0.7 + 0.3 * 0.35 = 0.595 .$$

Es decir, existe casi un 60% de posibilidades de que si hoy hace frío pasado mañana también lo siga haciendo. De forma similar, la probabilidad de que si hoy hace frío pasado mañana sea un día caluroso es

$$0.7 * 0.3 + 0.3 * 0.65 = 0.445$$

- El ejemplo también puede resolverse utilizando las cadenas de *Markov*. Existen dos estados E_1 que representa al día frío y E_2 al día caluroso, siendo la matriz estocástica

$$A = \begin{pmatrix} 0.70 & 0.35 \\ 0.30 & 0.65 \end{pmatrix}.$$

Si hoy hace frío podemos representar esta situación por el vector $\vec{X}(0) = (1, 0)^T$. El producto $\vec{X}(1) = A\vec{X}(0)$ nos dará las probabilidades del próximo día, y $\vec{X}(2) = A\vec{X}(1) = A^2\vec{X}(0)$ las de pasado mañana

$$\vec{X}(2) = \begin{pmatrix} 0.70 & 0.35 \\ 0.30 & 0.65 \end{pmatrix}^2 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.7 * 0.7 + 0.35 * 0.3 \\ 0.3 * 0.7 + 0.65 * 0.3 \end{pmatrix}$$

- Puede probarse fácilmente que La cadena de *Markov* es regular. Por tanto, para realizar un estudio a largo plazo de los diferentes escenarios que pueden presentarse debemos encontrar el valor de la matriz potencia A^n . Si utilizamos el programa **Mathematica**[®]

```

A :=  $\begin{pmatrix} 0.7 & 0.35 \\ 0.3 & 0.65 \end{pmatrix}$ 

MatrixForm[MatrixPower[A, 100]]

 $\begin{pmatrix} 0.538462 & 0.538462 \\ 0.461538 & 0.461538 \end{pmatrix}$ 

Eigenvalues[A]

{1., 0.35}

Eigenvectors[A]

{{0.759257, 0.650791}, {-0.707107, 0.707107}}

0.759257 / (0.759257 + 0.650791)

0.538462

0.650791 / (0.759257 + 0.650791)

0.461538

```

Conclusión: independientemente de como sea el día de hoy, a largo plazo existe un 53.84% de posibilidades de que el día sea frío y un 46.16% de que sea caluroso.

- Si hoy es un día caluroso, ¿cuál es la probabilidad de que dentro de tres días sea un día frío?.

EJEMPLO 4.6

Representemos por $X_1(0)$ e $X_2(0)$ a las poblaciones iniciales de conejos y zorros respectivamente. Se sabe que el número de conejos en cualquier mes es la mitad de la población de conejos del mes anterior y que el número de zorros en dicho mes es la suma de las poblaciones de zorros mas la mitad de la de conejos en el mes anterior. Vamos a calcular las poblaciones de zorros y conejos al cabo de “mucho” tiempo para estudiar la evolución de las poblaciones a largo plazo.

- Sean $X_1(t)$ e $X_2(t)$ las poblaciones de conejos y zorros al cabo de t meses. Del enunciado del ejercicio se deduce

$$\begin{cases} X_1(t+1) = 0.5X_1(t) \\ X_2(t+1) = 0.5X_1(t) + X_2(t) \end{cases}, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

O bien en forma matricial,

$$\begin{pmatrix} X_1(t+1) \\ X_2(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.5 & 0 \\ 0.5 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \end{pmatrix}, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

Si llamamos

$$\vec{X}(t) = \begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \end{pmatrix}, \quad A = \begin{pmatrix} 0.5 & 0 \\ 0.5 & 1 \end{pmatrix}, \quad t = 0, 1, 2, \dots,$$

entonces

$$\begin{aligned} \vec{X}(1) &= A\vec{X}(0) \\ \vec{X}(2) &= A\vec{X}(1) = A^2\vec{X}(0) \\ &\vdots \\ \vec{X}(t) &= A\vec{X}(t-1) = A^t\vec{X}(0). \end{aligned}$$

Para completar el resto del ejercicio utilizamos el ordenador.

```
A := {{0.5, 0}, {0.5, 1}}
Eigenvalues[A]
```

```
{0.5, 1}
```

```
P := Transpose[Eigenvectors[[A]]
Q := P.DiagonalMatrix[(0.5)^k, 1].Inverse[P]
MatrixForm[Limit[Q, k -> Infinity]]
```

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$$

- Como sabemos, inicialmente $X_1(0)$ es la cantidad de conejos e $X_2(0)$ el número de zorros, entonces

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(0) \\ X_2(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ X_1(0) + X_2(0) \end{pmatrix}.$$

Conclusión: A largo plazo desaparecerán los conejos y la cantidad de zorros será la suma inicial de zorros y conejos.

EJEMPLO 4.7

Supongamos que en una comunidad autónoma la población está dividida en cuatro clases, E_1, E_2, E_3 y E_4 , ordenadas de mayor a menor de acuerdo con la riqueza. Una persona que pertenece a una clase en un momento dado puede ascender, mantenerse o descender en el siguiente con probabilidades dadas por la tabla:

	E_1	E_2	E_3	E_4
E_1	0.7	0.2	0.1	0
E_2	0.2	0.4	0.1	0.3
E_3	0.1	0.3	0.4	0.2
E_4	0	0.1	0.4	0.5

siendo el elemento P_{ij} la probabilidad de que un individuo que en un momento dado pertenece a la clase j en el siguiente período pertenezca a la clase i .

- Si en el año 2000 el 17% de la población pertenece a la clase E_1 , el 24% a la E_2 , el 30% a la E_3 y el 29% a la E_4 , podemos calcular la la distribución en el año 2001.

Sea A a la matriz de transición de esta cadena de *Markov* y el vector \vec{X}_k la situación correspondiente al año k , entonces

$$\vec{X}_{k+1} = A\vec{X}_k$$

$$\vec{X}_{2001} = A\vec{X}_{2000} = \begin{pmatrix} 0.7 & 0.2 & 0.1 & 0 \\ 0.2 & 0.4 & 0.1 & 0.3 \\ 0.1 & 0.3 & 0.4 & 0.2 \\ 0 & 0.1 & 0.4 & 0.5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0.17 \\ 0.24 \\ 0.30 \\ 0.29 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.197 \\ 0.247 \\ 0.267 \\ 0.289 \end{pmatrix}$$

Del mismo modo,

$$\vec{X}_{2002} = A\vec{X}_{2001} = \begin{pmatrix} 0.7 & 0.2 & 0.1 & 0 \\ 0.2 & 0.4 & 0.1 & 0.3 \\ 0.1 & 0.3 & 0.4 & 0.2 \\ 0 & 0.1 & 0.4 & 0.5 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0.197 \\ 0.247 \\ 0.267 \\ 0.289 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.214 \\ 0.251 \\ 0.258 \\ 0.276 \end{pmatrix}$$

- Por otro lado, la distribución en 1999 puede calcularse de la siguiente manera,

$$\vec{X}_{2000} = A\vec{X}_{1999} \Rightarrow \vec{X}_{1999} = A^{-1}\vec{X}_{2000}$$

EJEMPLO 4.8

Los trabajadores de un parque natural se clasifican en 3 categorías profesionales: científicos X_1 , personal auxiliar X_2 y colaboradores X_3 . En cada generación t representaremos a la fuerza de trabajo del parque por el número de personas incluidas en las tres categorías anteriores, es decir $(X_1(t), X_2(t), X_3(t))$. Supongamos que

- 1.- Cada trabajador activo sólo tiene un hijo que sigue trabajando en el parque.
 - 2.- La mitad de los hijos de los científicos lo son también, la cuarta parte pasa a ser personal auxiliar especializado y el resto es personal colaborador no especializado.
 - 3.- Los hijos del personal auxiliar se reparten entre las 3 categorías según los porcentajes 30 %, 40 %, 30 %
 - 4.- Para los hijos de los colaboradores las proporciones de reparto entre las categorías son 50 %, 25 % y 25 %.
- Empezaremos el ejemplo planteando en forma matricial un modelo que represente la distribución de la fuerza de trabajo del parque de generación en generación. Para ello, sea $\vec{X}(0) = (X_1(0), X_2(0), X_3(0))^T$ el vector de distribución inicial y

$$\vec{X}(t) = (X_1(t), X_2(t), X_3(t))^T$$

el vector de distribución correspondiente a la generación de orden t . Del enunciado se deduce,

$$\begin{pmatrix} X_1(1) \\ X_2(1) \\ X_3(1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.50 & 0.3 & 0.50 \\ 0.25 & 0.4 & 0.25 \\ 0.25 & 0.3 & 0.25 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(0) \\ X_2(0) \\ X_3(0) \end{pmatrix}, \quad \vec{X}(1) = A\vec{X}(0), \dots, \vec{X}(t) = A^t\vec{X}(0).$$

Estamos ante una cadena de *Markov* donde el estado E_1 representa a los científicos, E_2 al personal auxiliar, E_3 al personal colaborador y la matriz de transición es A . Es fácil ver que esta cadena es regular siendo el diagrama de estados el que aparece dibujado en la Figura 4.7.

Para estudiar el comportamiento a largo plazo del modelo podemos calcular la matriz potencia A^t cuando $t \rightarrow \infty$. Un valor aproximado será

$$A := \{\{0.5, 0.3, 0.5\}, \{0.25, 0.4, 0.25\}, \{0.25, 0.3, 0.25\}\};$$

MatrixPower[A, 500]

$$\{\{0.44176, 0.44176, 0.44176\}, \{0.294118, 0.294118, 0.294118\}, \{0.264706, 0.264706, 0.264706\}\}$$

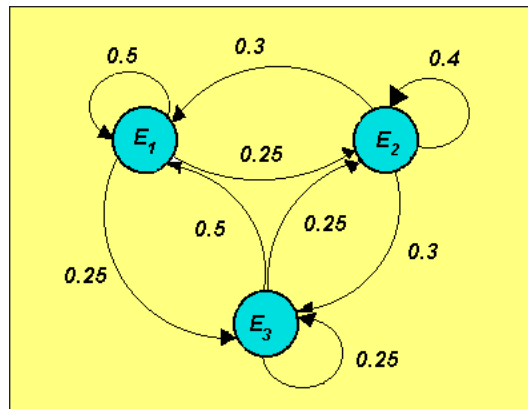


Figura 4.7. Diagrama de estados.

- Puesto que la cadena es regular, podemos utilizar el Teorema 4.2.6, para lo cual necesitamos conocer los valores y vectores propios de la matriz A .

Eigenvalues[A]

{1., 0.15, $-1.68812 \cdot 10^{-17}$ }

Eigenvectors[A]

{{0.744438, 0.496292, 0.446663}, {0.784465, 0.496292, 0.446663},
{ -0.707107 , $-3.18473 \cdot 10^{-16}$, 0.707107}}

La distribución estable vendrá dada por el vector propio asociado al valor propio 1

$$(0.744438, 0.496292, 0.446663)^T,$$

una vez normalizado $(0.44, 0.29, 0.27)^T$.

Conclusión: La distribución de los trabajadores a largo plazo independientemente de la distribución inicial es

- el 44 % serán científicos,
- el 29 % serán personal auxiliar,
- el 27 % serán personal colaborador.

EJEMPLO 4.9

Supongamos que disponemos de una casa, un granero, un gato y un ratón. Los animales pueden estar los dos en la casa, los dos en el granero o uno en el granero y otro en la casa. Realizamos de forma sucesiva la siguiente experiencia:

Lanzamos dos monedas al aire, si salen dos caras cambiamos al ratón del lugar donde se encuentre. Si salen una cara y una cruz, es el gato el que se cambia. Por último, si salen dos cruces, entonces cambiamos al gato y al ratón del sitio donde se encuentran.

- Si tenemos en cuenta las diferentes opciones para la casa, inmediatamente quedará también determinada las opciones para el granero. Los diferentes estados son:
 - 1.- E_1 : la casa está vacía.
 - 2.- E_2 : en la casa sólo se encuentra el gato.
 - 3.- E_3 : en la casa sólo está el ratón.
 - 4.- E_4 : los dos animales están en la casa.

Observemos que podemos modelizar la situación anterior por medio de una cadena de *Markov* ya que la probabilidad P_{ij} de pasar del estado E_j al E_i sólo depende del i y del j . Por otro lado, como $1/4$ es la probabilidad de sacar dos caras o dos cruces y $1/2$ la probabilidad de que salga una cara y una cruz, entonces la matriz de transición para esta cadena es:

$$\begin{pmatrix} 0 & 1/2 & 1/4 & 1/4 \\ 1/2 & 0 & 1/4 & 1/4 \\ 1/4 & 1/4 & 0 & 1/2 \\ 1/4 & 1/4 & 1/2 & 0 \end{pmatrix}$$

Por ejemplo, la probabilidad P_{23} de pasar del estado E_3 al E_2 será pasar de la situación de que el ratón está en la casa y el gato en el granero a la nueva situación de que se permuten los dos animales, y esto obliga a que al lanzar las dos monedas salgan dos caras, cuya probabilidad es $1/4$. De manera similar, P_{43} es la probabilidad de pasar del estado E_3 (ratón en la casa) al estado E_4 (los dos animales están en la casa) y por ello es necesario que en una moneda salga una cara y en la otra una cruz, cuya probabilidad es $1/2$.

- Para estudiar la evolución a largo plazo de esta cadena tenemos que ver en primer lugar si es regular. Para ello al calcular

$$A^2 = \begin{pmatrix} 3/8 & 1/8 & 1/4 & 1/4 \\ 1/8 & 3/8 & 1/4 & 1/4 \\ 1/4 & 1/4 & 3/8 & 1/8 \\ 1/4 & 1/4 & 1/8 & 3/8 \end{pmatrix}$$

observamos que todos sus elementos son no nulos y en consecuencia la matriz A es regular. Por tanto, podemos utilizar los Teoremas 4.2.5 y 4.2.6.

Eigenvalues[A]

$\{-1/2, -1/2, 0, 1\}$

Eigenvectors[A]

$\{\{0, 0, -1, 1\}, \{-1, 1, 0, 0\}, \{-1, -1, 1, 1\}, \{1, 1, 1, 1\}\}$

La distribución estable vendrá dada por el vector propio asociado al valor propio 1

$$(1, 1, 1, 1)^T,$$

que una vez normalizado $(0.25, 0.25, 0.25, 0.25)^T$.

- Finalmente

$$A^t \longrightarrow \begin{pmatrix} 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0.25 \\ 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0.25 \\ 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0.25 \\ 0.25 & 0.25 & 0.25 & 0.25 \end{pmatrix} \text{ cuando } t \rightarrow \infty.$$

Si, por ejemplo, inicialmente la casa se encuentra vacía

$$\vec{X}(0) = (1, 0, 0, 0)^T,$$

entonces

$$\vec{X}(t) = A^t \vec{X}(0) = (0.25, 0.25, 0.25, 0.25)^T,$$

y es igual de probable que a largo plazo nos encontremos en cualquiera de los cuatro estados posibles.

EJEMPLO 4.10

- Supongamos que en un laboratorio se coloca un conjunto de ratones en una caja dividida en tres compartimentos comunicados y todos con la misma facilidad de acceso, tal y como se indica en la Figura 4.8. Los compartimentos permanecen cerrados y se abren cada lunes. Sabiendo que de los ratones que había en cada compartimento, la mitad va a cada uno de los restantes, veamos como estarán distribuidos los ratones al cabo de “infinitas” semanas.

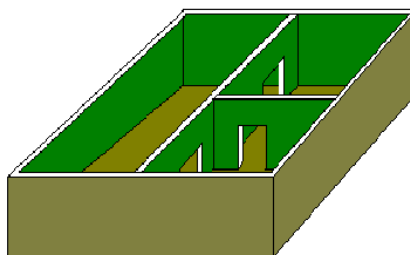


Figura 4.8.

Si $x_i(t)$ representa al número de ratones en el compartimento $i = 1, 2, 3$ en la semana t y $\vec{x}(0) = (x_1(0), x_2(0), x_3(0))^T$ es la distribución inicial, deducimos del enunciado que

$$\begin{cases} x_1(1) = & \frac{1}{2}x_2(0) + \frac{1}{2}x_3(0) \\ x_2(1) = \frac{1}{2}x_1(0) + & \frac{1}{2}x_3(0) \\ x_3(1) = \frac{1}{2}x_1(0) + \frac{1}{2}x_2(0) & . \end{cases}$$

Sistema de ecuaciones lineales que puede ser expresado matricialmente de la siguiente manera

$$\begin{pmatrix} x_1(1) \\ x_2(1) \\ x_3(1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(0) \\ x_2(0) \\ x_3(0) \end{pmatrix},$$

es decir

$$\vec{x}(1) = A\vec{x}(0).$$

Razonando de la misma manera

$$\vec{x}(2) = A\vec{x}(1) = A^2\vec{x}(0).$$

En general

$$\vec{x}(t) = A^t\vec{x}(0), \quad t = 1, 2, \dots$$

En consecuencia, para obtener el número de ratones en cada uno de los compartimentos en la semana t , tendremos que encontrar el valor de la matriz potencia A^t . Una aproximación de este valor podemos obtenerla con el **Mathematica**[®]

```
A := {{0, 0.5, 0.5}, {0.5, 0, 0.5}, {0.5, 0.5, 0}}
MatrixPower[A, 30] = {0.333333, 0.333333, 0.333333}
MatrixPower[A, 50] = {0.333333, 0.333333, 0.333333}
MatrixPower[A, 400] = {0.333333, 0.333333, 0.333333}
```

Ahora, estamos interesados en deducir este valor de una manera diferente. Observemos que si la matriz A fuese diagonal, entonces A^t sería muy fácil de encontrar, bastaría elevar a t los elementos de la diagonal. Por esta razón, en primer lugar procederemos a diagonalizar la matriz simétrica A (recordemos que toda matriz simétrica es diagonalizable).

Los valores propios de la matriz A son los siguientes:

$$|A - \lambda I| = 0 \Rightarrow \begin{vmatrix} -\lambda & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & -\lambda & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & -\lambda \end{vmatrix} = 0,$$

desarrollando obtenemos la ecuación característica

$$-\lambda^3 + \frac{3}{4}\lambda + \frac{1}{4} = 0 \Rightarrow -4\lambda^3 + 3\lambda + 1 = 0,$$

cuyas soluciones son $\lambda_1 = 1, \lambda_2 = -\frac{1}{2}, \lambda_3 = -\frac{1}{2}$. Los vectores propios asociados a estos autovalores son:

$$S_1 = \langle (1, 1, 1) \rangle$$

$$S_2 = \langle (-1, 0, 1), (-1, 1, 0) \rangle.$$

La matriz de paso será:

$$C = \begin{pmatrix} 1 & -1 & -1 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Para encontrar la matriz A^t , actuamos de la manera siguiente

$$D = C^{-1}AC \Rightarrow A = CDC^{-1} \Rightarrow A^t = CD^tC^{-1},$$

que en nuestro caso será

$$A^t = \begin{pmatrix} 1 & -1 & -1 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & (-1/2)^t & 0 \\ 0 & 0 & (-1/2)^t \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & -1 & -1 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 0 \end{pmatrix}^{-1},$$

simplificando

$$A^t = -\frac{1}{3} \begin{pmatrix} -1 - 2(-\frac{1}{2})^t & -1 + (-\frac{1}{2})^t & -1 + (-\frac{1}{2})^t \\ -1 + (-\frac{1}{2})^t & -1 - 2(-\frac{1}{2})^t & -1 + (-\frac{1}{2})^t \\ -1 + (-\frac{1}{2})^t & -1 + (-\frac{1}{2})^t & -1 - 2(-\frac{1}{2})^t \end{pmatrix}.$$

Si hacemos que $t \rightarrow \infty$, entonces

$$A^t \longrightarrow \begin{pmatrix} \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} \end{pmatrix},$$

y en consecuencia después de infinitas semanas la distribución de los ratones tiende hacia

$$\begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(0) \\ x_2(0) \\ x_3(0) \end{pmatrix},$$

es decir,

$$x_1(t) = \frac{1}{3}x_1(0) + \frac{1}{3}x_2(0) + \frac{1}{3}x_3(0) = \frac{1}{3}(x_1(0) + x_2(0) + x_3(0)) = \frac{\text{Total}}{3}$$

$$x_2(t) = \frac{1}{3}x_1(0) + \frac{1}{3}x_2(0) + \frac{1}{3}x_3(0) = \frac{1}{3}(x_1(0) + x_2(0) + x_3(0)) = \frac{\text{Total}}{3}$$

$$x_3(t) = \frac{1}{3}x_1(0) + \frac{1}{3}x_2(0) + \frac{1}{3}x_3(0) = \frac{1}{3}(x_1(0) + x_2(0) + x_3(0)) = \frac{\text{Total}}{3}$$

EJEMPLO 4.11

- Se dispone de dos urnas A y B y de dos bolas, una blanca y otra roja, así como de dos monedas. Las bolas pueden estar las dos en A , las dos en B , o una en A y otra en B . Se realiza sucesivamente el siguiente experimento: se lanzan las dos monedas al aire y si salen dos caras, se cambia la bola roja de urna; si se obtiene una cara y una cruz, es la bola roja la que se cambia. Finalmente, si salen dos cruces se cambian las dos bolas, blanca y roja, de la urna en la que se encuentre cada una a la otra urna. ¿Estamos ante una cadena de *Markov*?, ¿cuál es la matriz de transición?

Evidentemente se trata de una cadena de *Markov* con los siguientes estados:

- E_1 : la urna A se encuentra vacía.
- E_2 : la urna A contiene a la bola blanca.
- E_3 : la urna A contiene a la bola roja.
- E_4 : la urna A contiene a las dos bolas.

Observemos que analizando la situación de la urna A , indirectamente, se estudia la urna B . Al ser las probabilidades de obtener dos caras, una cara y una cruz, y dos cruces $1/4$, $1/2$, y $1/4$ respectivamente, entonces la matriz de transición es:

$$A := \begin{pmatrix} 0 & 1/2 & 1/4 & 1/4 \\ 1/2 & 0 & 1/4 & 1/4 \\ 1/4 & 1/4 & 0 & 1/2 \\ 1/4 & 1/4 & 1/2 & 0 \end{pmatrix}$$

Estamos ante una cadena de *Markov* regular ya que la matriz A^2 tiene a todos sus elementos no nulos. En consecuencia, la distribución a largo plazo viene dada por el vector propio (normalizado) asociado al valor propio estrictamente dominante $\lambda = 1$, cuyo valor es $(0.25, 0.25, 0.25, 0.25)$.

Conclusión: A largo plazo, existe la misma probabilidad (25%) de que la urna A se encuentre vacía, que contenga a la bola blanca, que contenga a la bola roja, o que contenga a las dos bolas.

4.3. Modelo de Leslie

Recordemos que al construir un modelo matemático lo que se intenta es determinar un conjunto de ecuaciones que representen, lo mejor posible, a una situación real. Cuando la variación de una población se realiza en función del tiempo, se obtiene un proceso (continuo o discreto) que recibe el nombre de dinámica de la población, siendo sus objetivos principales el estudiar los cambios numéricos que sufren las poblaciones, determinar sus causas, predecir su comportamiento y analizar sus consecuencias ecológicas. En concreto, en ecología de poblaciones interesa encontrar métodos cuantitativos que permitan conocer la evolución del número de individuos a lo largo del tiempo, con el objetivo de “ajustar” los datos experimentales con los proporcionados por el modelo y además predecir la población futura.

EJEMPLO 4.12

La tabla siguiente recoge la población humana entre los años 1800 y 1995 en miles de millones de personas.

1800	1850	1870	1890	1910	1930	1950	1970	1975	1980	1985	1990	1995
0.91	1.13	1.30	1.49	1.70	2.02	2.51	3.62	3.97	4.41	4.84	5.29	5.75

- A la vista de estos datos, podemos preguntarnos si es posible encontrar una fórmula matemática (un modelo) que los represente “lo mejor posible”, y además, nos proporcione información sobre la evolución de la población del planeta en los próximos años. La respuesta a estas preguntas constituyen el núcleo central del presente curso.
-

Hay un amplio rango de modelos matemáticos todos ellos con un nivel más elevado de dificultad. En este curso estudiaremos los más elementales, no obstante, a pesar de su sencillez proporcionan un amplio número de aplicaciones.

Si representamos por y_t al tamaño de una población en el tiempo t , existen cuatro procesos que afectan al cambio de su tamaño, como son los nacimientos (N), las inmigraciones (I), las muertes (M) y las emigraciones (E). Si suponemos el intervalo de tiempo $[t, t + 1]$, entonces el cambio de la población puede expresarse por medio de la siguiente ecuación en diferencias:

$$y_{t+1} = y_t + N + I - M - E$$

Los modelos que estudian el crecimiento de poblaciones independientemente de la densidad de dichas poblaciones corresponden a los casos más simples, siendo las hipótesis más generales que se suelen establecer las siguientes:

- Todos los individuos son iguales.
- Los recursos disponibles son ilimitados.
- El número de hembras coincide con el de machos.

4.3.1. Modelo discreto exponencial

Este modelo suele ser el adecuado para describir el crecimiento de poblaciones de muchas plantas, insectos, mamíferos y otros organismos que se reproducen en cada estación. Supongamos que una población crece a una tasa constante, es decir, la población de la especie después de un período de tiempo (una hora, una semana, un mes, un año, ..., etc.) es un múltiplo constante de la población en el período anterior. Por ejemplo, podemos suponer que cada generación es distinta, cada organismo produce r hijos y después muere, entonces el crecimiento de la población en el intervalo $[t, t + 1]$ se describe por la ecuación en diferencias:

$$y_{t+1} = ry_t, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (4.5)$$

siendo r la tasa de crecimiento. Si nos fijamos en una población de bacterias, donde en un tiempo dado un organismo se divide en dos, entonces $r = 2$.

Si y_0 es la población inicial de (4.5) deducimos,

$$y_1 = ry_0, \quad y_2 = ry_1(t) = r^2y_0, \quad \dots \quad y_t = r^t y_0.$$

De este modelo $y_t = y_0 r^t$ se vé que la población aumenta indefinidamente si $r > 1$ y disminuye hasta su extinción si $r < 1$. Cuando $r = 1$ la población permanece en un valor constante y_0 .

Observemos que la ecuación anterior también puede representar a una situación diferente, por ejemplo $y_t = y_0 r^t$ es la fórmula utilizada por los bancos cuando depositamos cierta cantidad de dinero durante un tiempo. En este caso, y_0 es la cantidad depositada, r la tasa de interés anual y t el tiempo que hemos dejado el dinero.

EJEMPLO 4.13

Recuperemos el Ejemplo 4.12 relacionado con la población humana entre los años 1800 y 1995.

- En primer lugar, estamos interesados en calcular la tasa de crecimiento r del modelo discreto exponencial. Para ello realizamos los cocientes y_{t+1}/y_t en cada uno de los intervalos de tiempo $[t, t + 1]$. Los datos obtenidos se encuentran en esta tabla:

1.3/0.91=1.24176	1.15044	1.14615	1.14094	1.29412	1.24257
1.44223	1.09669	1.11083	1.09751	1.09298	5.75/5.29=1.08696

Como podemos apreciar la tasa de crecimiento varía de un período de tiempo a otro, por esta razón consideramos como dato representativo en el período [1800, 1995] la media aritmética, cuyo valor es 1.17861. En consecuencia, el modelo discreto exponencial viene dado por $y_t = 0.91 * 1.17861^t$

En la Figura 4.9 podemos apreciar como el modelo se ajusta muy bien a los datos reales en la primera fase, es decir en el período [1800, 1950], sin embargo existe una gran discrepancia en [1950, 1995]. Es necesario, por tanto, mejorar el modelo teniendo en cuenta la densidad de la población, pues es evidente que a medida que la población aumenta, disminuyen los recursos disponibles.

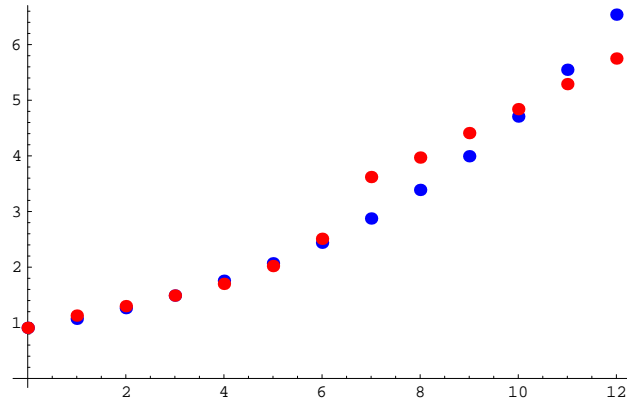


Figura 4.9. Rojo: Datos reales. Azul: $y_t = 0.91 * 1.17861^t$

- Una manera diferente de encontrar el valor de la tasa de crecimiento r es tomar logaritmos neperianos en la expresión $y_t = y_0 r^t$, es decir $\ln y_t = \ln y_0 + t \ln r$ y ajustar el logaritmo neperiano de los datos a una recta a través del método de los mínimos cuadrados. El procedimiento puede facilitarse haciendo uso del ordenador y utilizando un número muy variado de software, de entre los cuales elegiremos, por su sencillez, Statgraphics®

$\ln[y_t]$	-0.0943107	0.122218	0.262364	0.398776	0.530628	0.703098
—	0.920283	1.28647	1.37877	1.48387	1.57691	1.66582

Una vez ejecutado el programa se obtiene

$$\text{Log}[y_t] = \text{log}[y_0] + \text{Log}[r] * t = -0.0771347 + 0.169038 t,$$

o bien,

$$y_0 = e^{-0.0771347} = 0.925765, \quad r = e^{0.169038} = 1.18417,$$

y el modelo exponencial será ahora $y_t = 0.925765 * 1.18417^t$

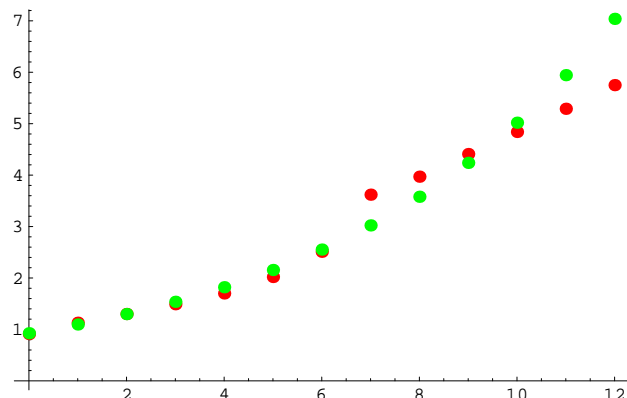


Figura 4.10. Rojo: Datos reales. Verde: $y_t = 0.925765 * 1.18417^t$.

El modelo discreto exponencial es muy simplista, ya que estamos suponiendo que todos los individuos de la población son iguales, pero es evidente que tanto la tasa de natalidad como la de mortalidad dependen de la edad del individuo. Una manera de poder resolver este inconveniente es dividir la población en clases de edades, y de esta manera asignar tasas de fertilidad y natalidad a los individuos dependiendo de la clase a la que pertenezcan.

4.3.2. Modelo discreto matricial

Estudiamos un modelo de crecimiento de la población para una especie de pájaros, donde el número de machos sea igual al de hembras. Además, sean $X_1(t-1)$ la población de hembras jóvenes en el año $t-1$ y $X_2(t-1)$ el número de hembras adultas en el mismo año. Suponemos que cierta proporción α de los pájaros jóvenes sobrevivirán para llegar a adultos en la primavera del año siguiente t . Cada hembra que sobrevive produce huevos en la primavera, los incuba y producen, en promedio γ pájaros hembras jóvenes en la siguiente primavera. Los adultos también mueren siendo β la proporción de adultos que sobreviven de una primavera a la siguiente.

Por las hipótesis que hemos establecidos podemos plantear el siguiente sistema de ecuaciones que relacionan a la población de hembras jóvenes y adultas en los años t y $t+1$,

$$\begin{cases} X_1(t) = & \gamma X_2(t-1) \\ X_2(t) = & \alpha X_1(t-1) + \beta X_2(t-1) \end{cases},$$

que podemos representar matricialmente,

$$\begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \gamma \\ \alpha & \beta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(t-1) \\ X_2(t-1) \end{pmatrix},$$

o bien de manera simbólica,

$$\vec{X}(t) = A \vec{X}(t-1) \quad \Rightarrow \quad \vec{X}(t) = A^t \vec{X}(0).$$

Observemos el parecido de las dos expresiones encontradas para los dos modelos estudiados $y_t = r^t y_0$, en el modelo discreto exponencial, y $\vec{X}(t) = A^t \vec{X}(0)$, en el modelo discreto matricial. No obstante, tenemos que hacer notar que ahora si podemos distinguir entre la tasa de supervivencia de pájaros jóvenes y adultos.

EJEMPLO 4.14

Supongamos que en el modelo discreto matricial anterior, cada hembra adulta produce por término medio cuatro hembras (lo cual indica al menos ocho huevos), la cuarta parte de las hembras jóvenes sobreviven para llegar a adultas y las tres cuartas partes de las hembras adultas sobreviven.

- A la vista de estos datos, la matriz que representa al modelo es

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 4 \\ 0.25 & 0.75 \end{pmatrix}$$

Puede observarse que $\alpha, \beta \in [0, 1]$ y además $\alpha < \beta$ ya que no es tan probable que sobrevivan más los pájaros jóvenes que los adultos.

Supongamos que inicialmente tenemos 5 hembras adultas y 1 hembra joven.

$$\vec{X}(1) = \begin{pmatrix} 0 & 4 \\ 0.25 & 0.75 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 20 \\ 4 \end{pmatrix},$$

el total de hembras de la población después de un año es 24 y la razón de hembras jóvenes a adultas es 5 a 1. En el segundo año, (si aproximamos los números decimales)

$$\vec{X}(2) = \begin{pmatrix} 1 & 3 \\ 0.1875 & 1.5625 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 20 \\ 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 4 \\ 0.25 & 0.75 \end{pmatrix}^2 \begin{pmatrix} 1 \\ 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 16 \\ 8 \end{pmatrix}.$$

En la Tabla 4.1 hemos escrito las razones $X_1(t)/X_2(t)$ y T_t/T_{t-1} del total de hembras en los años sucesivos.

t	$X_1(t)$	$X_2(t)$	T_t	$X_1(t)/X_2(t)$	T_t/T_{t-1}
0	1	5	6	0.2	-
1	20	4	24	5	4
2	16	8	24	2	1
3	32	10	42	3.2	1.75
4	40	15	55	2.66	1.309
5	62	22	84	2.81	1.527
10	379	137	516	2.76	1.441
11	547	197	744	2.77	1.441
12	790	285	1075	2.77	1.444
19	10286	3711	13997	2.77	1.444
20	14844	5355	20199	2.77	1.443

Tabla 4.1.

Notemos como la razón $X_1(t)/X_2(t)$ se acerca a la constante 2.771 mientras que la población total parece aumentar a una tasa constante del 44% anual. Además, en la Figura 4.11 se han representado las diferentes proporciones de hembras jóvenes (en rojo) y de hembras adultas en función del tiempo, y se puede apreciar como a partir de un determinado momento estas proporciones permanecen constantes.

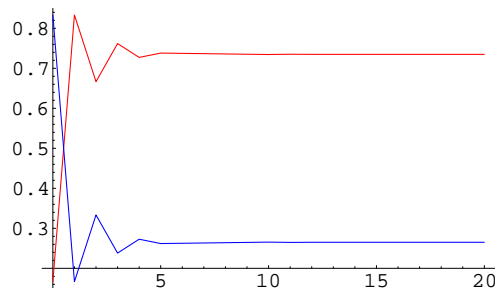


Figura 4.11. Rojo: proporción jóvenes. Azul: Proporción adultas

¿Cuál es la razón teórica para que se cumplan las observaciones del ejemplo anterior? Veamos que la respuesta a esta pregunta puede generalizarse y está muy relacionada con el método de las potencias utilizado para estimar el valor propio dominante de una matriz cuadrada.

Supongamos que \vec{U}_1, \vec{U}_2 sean los vectores propios asociados a los valores propios λ_1, λ_2 de la matriz A que representa al modelo discreto matricial. Entonces al formar estos vectores una base del plano vectorial, podemos escribir $\vec{X}(0) = c_1\vec{U}_1 + c_2\vec{U}_2$ con unos valores determinados de c_1 y c_2 . En consecuencia,

$$\vec{X}(t) = A\vec{X}(t-1) = A^t\vec{X}(0) = A^t(c_1\vec{U}_1 + c_2\vec{U}_2),$$

pero por definición de valor y vector propio, $A\vec{U}_i = \lambda_i\vec{U}_i, \dots, A^t\vec{U}_i = \lambda_i^t\vec{U}_i$ con $i = 1, 2$. Llevando estos valores en la expresión anterior

$$\vec{X}(t) = c_1A^t\vec{U}_1 + c_2A^t\vec{U}_2 = c_1\lambda_1^t\vec{U}_1 + c_2\lambda_2^t\vec{U}_2.$$

Por otro lado, la ecuación característica de A es

$$|A - \lambda I| = \lambda^2 - \beta\lambda - \gamma\alpha = 0,$$

cuyas soluciones son

$$\lambda = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 + 4\gamma\alpha}}{2}.$$

Sabemos, por hipótesis que $\gamma > 0$; $0 < \alpha < 1$; $0 < \beta < 1$. Entonces, $4\alpha\gamma > 0$ y $\beta^2 + 4\gamma\alpha > 0$. Existirán, por tanto, dos valores propios reales y diferentes y además si un valor propio es positivo, el otro será negativo. Es decir, $|\lambda_1| > |\lambda_2|$, con lo que $|\lambda_2/\lambda_1| < 1$.

Ahora, podemos tener en cuenta este hecho en

$$\vec{X}(t) = c_1\lambda_1^t\vec{U}_1 + c_2\lambda_2^t\vec{U}_2 = \lambda_1^t \left(c_1\vec{U}_1 + c_2 \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1} \right)^t \vec{U}_2 \right).$$

Cuando el valor de t aumenta la expresión $(\lambda_2/\lambda_1)^t$ tiende a cero, luego

$$\vec{X}(t) \approx c_1\lambda_1^t\vec{U}_1$$

- **A largo plazo, la distribución de las edades se estabiliza y es proporcional al vector \vec{U}_1 .**

Cada grupo de edad cambiará por un factor λ_1 cada año. Así, a la larga, la ecuación $\vec{X}(t) = A^t\vec{X}(0)$ actúa igual que la ecuación $y_t = r^t y_0$. En un corto plazo (es decir, antes de alcanzar la estabilidad) los números oscilan. La magnitud de esta oscilación depende de la magnitud de λ_2/λ_1 (que es negativa, con lo se explica la oscilación).

- **Los valores y vectores propios de A determinan el comportamiento de las generaciones futuras.**

Para la matriz A con la que trabajamos en el ejemplo, obtenemos como valores propios:

$$\lambda_1 \approx 1.4436; \quad \lambda_2 \approx -0.693.$$

Como $\lambda_1 \approx 1.44$, esto explica el 44 de aumento en la población de la última columna de la tabla.

$$\vec{U}_1 = (0.94066, 0.339344)^T; \quad \vec{U}_2 = (-0.985322, 0.170707)^T.$$

Observemos que \vec{U}_1 cumple $0.94066/0.33934 \approx 2.772$, que es la quinta columna de la tabla.

Sabemos que si $\lambda_1 > 1$, entonces la población aumentará cuando

$$(\beta + \sqrt{\beta^2 + 4\alpha\gamma})/2 > 1 \Rightarrow \beta^2 + 4\alpha\gamma < (2 - \beta)^2 = 4 - 4\beta + \beta^2,$$

es decir si

$$\gamma > \frac{1 - \beta}{\alpha}.$$

Como en nuestro caso $\beta = 0.75$, $\alpha = 0.25$, resulta que $\gamma > \frac{0.25}{0.25} = 1$, con lo que la población aumentará, cosa que ya sabíamos (lo hace a un ritmo del 44%).

Consideraciones finales:

- 1.- Para que podamos aplicar el modelo discreto matricial, es necesario que el medio ambiente sea estable, es decir que los cambios ecológicos que se registren no modifiquen las tasas de natalidad y mortalidad de los individuos de la población.
- 2.- En las hipótesis del modelo no hemos tenido en cuenta un factor muy importante como es la densidad de la población. Es evidente que las tasas de natalidad y supervivencia varían con el tamaño de la población, ya que en caso contrario la población crecería de forma ilimitada y dominaría al resto de las especies.

4.3.3. Generalización del modelo matricial

(a) Descripción del modelo

Los primeros investigadores que aplicaron el algebra matricial al estudio del crecimiento de poblaciones fueron *Bernardelli y Lewis* (1942). Para ello, dividieron a la población en clases de edades y construyeron un modelo basado en un conjunto de ecuaciones en diferencias, una para cada clase de edad. Mas tarde, *Leslie* (1945, 1948) construyó la teoría y desde entonces a las matrices que aparecen en este tipo de modelos se las conoce con el nombre de matrices de *Leslie*. Entre las muchas personas que trabajaron en este campo, podemos citar, por la importancia de sus contribuciones a *Goodman* (1968), *Keyfitz* (1968) y *Pielon* (1969).

Patrick Holt Leslie (1900 - 1974) acabó sus estudios de Fisiología en Oxford en 1921, después de padecer diversos problemas médicos, los cuales condicionaron el resto de su vida. En 1935 empezó a trabajar en el Departamento de Población Animal de la Universidad de Oxford, bajo la dirección del profesor *Charles Elton*, y diez años después aparecieron publicados sus primeros trabajos en dinámica de poblaciones relacionados con la clasificación por edades. Posteriormente, en 1948 investigó el problema de introducir en los modelos matriciales el crecimiento logístico de poblaciones, así como las relaciones del tipo presa - depredador. Por último, en 1959 propuso nuevos modelos matriciales para tener en cuenta el efecto de retardo en el tiempo en la evolución de las poblaciones.

Una clasificación muy general de los modelos matriciales aplicados al estudio de la evolución de las poblaciones en función de la matriz A de proyección, puede verse en la siguiente figura:

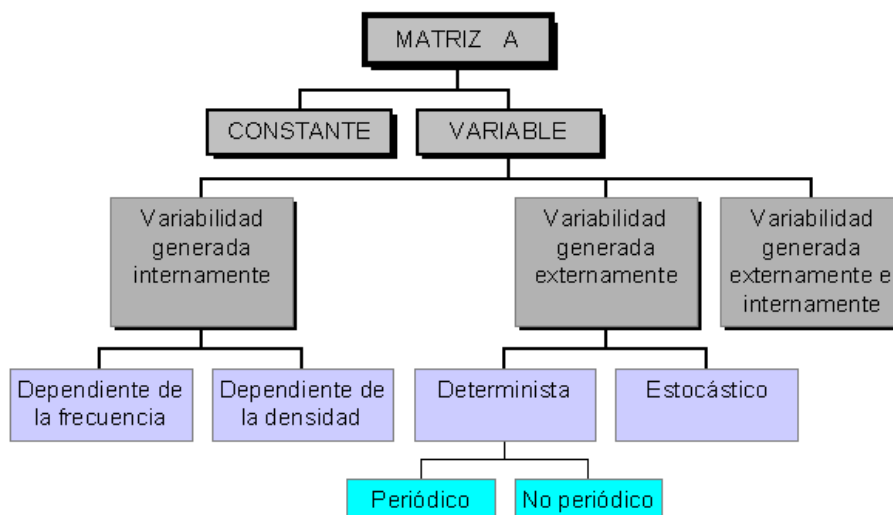


Figura 4.12. Clasificación de los modelos matriciales.

Como ya hemos indicado, el modelo de crecimiento constante es muy elemental, ya que es frecuente que el número de descendientes, así como el número de hembras que sobrevivan, dependan de la edad. Por ejemplo, en una población humana la mujer adulta con un promedio de edad de 47 años tendrá menos hijos que la mujer con un promedio de 27 años. Para evitar estos inconvenientes, es necesario disponer de un modelo que permita el agrupamiento por edades con diferentes tasas de natalidad y de supervivencia. Es por ello, que el objetivo que nos planteamos en esta sección es el de generalizar el modelo discreto matricial que hemos analizado en la sección anterior.

Es interesante comentar que, a pesar de su sencillez, éste es el modelo que con más frecuencia utilizan los demógrafos en sus estudios de predicción del crecimiento de poblaciones.

En primer lugar, tenemos que insistir en el hecho de que sólo se tiene en cuenta la población de hembras de la población, es por ello que la primera hipótesis del modelo es suponer que el número de hembras sea igual al número de machos. Cuando la población que tenemos que estudiar es tal que esta hipótesis no se cumple, entonces esta circunstancia 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, por término medio, sea E años y que esta población la dividimos en n clases de edades, donde para simplificar la notación consideraremos $n = 4$. Cada clase, es evidente que tendrá $E/n = E/4$ años de duración. Por lo tanto, podemos construir la tabla,

CLASE	EDAD
1	$[0, E/4)$
2	$[E/4, E/2)$
3	$[E/2, 3E/4)$
4	$[3E/4, E]$

Supongamos que en el momento inicial ($t = 0$) conocemos el número de hembras que hay en cada uno de los intervalos. Llamemos $X_i(0)$, $i = 1, 2, 3, 4$, al número de hembras existentes en la clase i en el momento inicial. Con estos números podemos construir el vector

$$\vec{X}(0) = (X_1(0), X_2(0), X_3(0), X_4(0))^T,$$

conocido con el nombre de vector de la distribución inicial de las edades. Es evidente que, por causas biológicas, a medida que transcurre el tiempo se modificará este vector inicial. Nuestra tarea será la de construir un modelo matricial para ver como se produce la evolución del vector $\vec{X}(0)$ con el paso del tiempo. Para ello, realizamos distintas observaciones de la población en tiempos discretos $t_0, t_1, \dots, t_k, \dots$.

La segunda hipótesis que exigiremos al modelo será la de obligar a que todas las hembras que están en la clase $(i + 1)$ en el tiempo t_{k+1} , se encontraban en la clase (i) en el tiempo anterior t_k (suponiendo que no existen muertes ni nacimientos). Como podemos fácilmente entender, esta restricción obliga a que la duración entre dos tiempos consecutivos de observación sea igual a la duración de los intervalos de edad; esto es:

$$t_0 = 0; t_1 = \frac{E}{4}, t_2 = \frac{2E}{4}; \dots; t_k = \frac{kE}{4}; \dots$$

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 $i = 1, 2, 3, 4$
- 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 $i = 1, 2, 3$.

Es evidente, según las definiciones dadas que

- 1.- $a_i \geq 0$, $i = 1, 2, 3, 4$.
- 2.- $0 < b_i \leq 1$ con $i = 1, 2, 3$.

El caso $b_i = 0$, no puede ocurrir ya que esto supondría que ninguna hembra viviría más 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.

Si $\vec{X}(k) = (X_1(k), X_2(k), X_3(k), X_4(k))^T$ representa al vector de distribución de las edades en el tiempo t_k , entonces 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,

$$X_1(k) = a_1 X_1(k-1) + a_2 X_2(k-1) + a_3 X_3(k-1) + a_4 X_4(k-1). \quad (4.6)$$

Por otro lado, el número de hembras en la clase de orden $i + 1$ con $i = 1, 2, 3$ 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 .

$$X_{i+1}(k) = b_i X_i(k-1), \quad i = 1, 2, 3. \quad (4.7)$$

Expresando matricialmente (4.6) y (4.7) tenemos,

$$\begin{pmatrix} X_1(k) \\ X_2(k) \\ X_3(k) \\ X_4(k) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & 0 \\ 0, & 0, & b_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(k-1) \\ X_2(k-1) \\ X_3(k-1) \\ X_4(k-1) \end{pmatrix}$$

O de una forma vectorial,

$$\vec{X}(k) = L\vec{X}(k-1) \quad (4.8)$$

donde, de manera totalmente general, a la matriz

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

se la conoce con el nombre de **matriz de Leslie**.

De (4.8) es fácil ver que

$$\vec{X}(k) = L^k \vec{X}(0).$$

De este modo, conocida la distribución inicial $\vec{X}(0)$ y la matriz L , se puede determinar la distribución de las hembras en cualquier tiempo.

EJEMPLO 4.15

Supongamos que las hembras de una población animal viven por término medio 25 años y que esta población se divide en cinco clases de edades iguales con intervalos de 5 años. Supongamos que la matriz de crecimiento de *Leslie* viene dada por

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

Si inicialmente hay 10 hembras en la primera clase, 20 en la segunda, 5 en la tercera, 10 en la cuarta, y 8 en la última clase, podemos estudiar la evolución de la población para los próximos años.

- En efecto, el vector inicial es,

$$\vec{X}(0) = (10, 20, 5, 10, 8)^T .$$

Calculando

$$\vec{X}(1) = L\vec{X}(0) = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 1 & 3 & 1 \\ \frac{1}{2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{3} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{2}{3} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{3}{4} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 10 \\ 20 \\ 5 \\ 10 \\ 8 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 83 \\ 5 \\ 20/3 \\ 10/3 \\ 15/2 \end{pmatrix} .$$

Del mismo modo,

$$\begin{aligned} \vec{X}(2) &= L\vec{X}(1) = L^2\vec{X}(0) = (205/6, 83/2, 5/3, 40/9, 5/2)^T \\ \vec{X}(3) &= L\vec{X}(2) = L^3\vec{X}(0) = (201/2, 205/12, 83/6, 10/9, 10/3)^T \\ \vec{X}(4) &= L\vec{X}(3) = L^4\vec{X}(0) = (164/3, 201/4, 205/36, 83/9, 5/6)^T \end{aligned}$$

Por tanto, después de 20 años (4 períodos), aproximadamente habrá 55 hembras en la primera clase, 50 de [5, 10); 6 de [10, 15), 9 de [15, 20) y 1 entre 20 y 25 años.

(b) Comportamiento en el límite del modelo

Para conocer la dinámica del crecimiento del modelo

$$\vec{X}(k) = L\vec{X}(k-1) = L^k\vec{X}(0), \quad k = 0, 1, 2, \dots,$$

debemos recurrir al estudio de los valores y vectores propios de la matriz L de *Leslie*. Recordemos que los valores propios son las raíces de la ecuación característica:

$$p(\lambda) = |L - \lambda I| = \begin{vmatrix} a_1 - \lambda & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & -\lambda & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & -\lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

Desarrollamos este determinante aplicando la definición, o por elementos de una fila o columna,

$$p(\lambda) = (a_1 - \lambda)(-\lambda)^3 - a_2b_1(-\lambda)^2 + a_3b_1b_2(-\lambda) - a_4b_1b_2b_3 = 0,$$

simplificando

$$p(\lambda) = \lambda^4 - a_1\lambda^3 - a_2b_1\lambda^2 - a_3b_1b_2\lambda - a_4b_1b_2b_3 = 0. \quad (4.9)$$

A la vista de la expresión anterior, se justifica la introducción de una nueva función,

$$q(\lambda) = \frac{a_1}{\lambda} + \frac{a_2b_1}{\lambda^2} + \frac{a_3b_1b_2}{\lambda^3} + \frac{a_4b_1b_2b_3}{\lambda^4}. \quad (4.10)$$

Ahora, resolver la ecuación $p(\lambda) = 0$ es equivalente a resolver la equivalente $q(\lambda) = 1$. Un rápido estudio de la función $q(\lambda)$ nos permite deducir las siguientes propiedades:

- Decrece monótonamente para los valores de $\lambda > 0$, ya que si

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

- Tiene una asíntota vertical en $\lambda = 0$.
- El valor $q(\lambda)$ tiende a cero, cuando $\lambda \rightarrow \infty$.

Estas propiedades nos permiten esbozar una gráfica de la función $q(\lambda)$, la cual puede verse en la Figura 4.13.

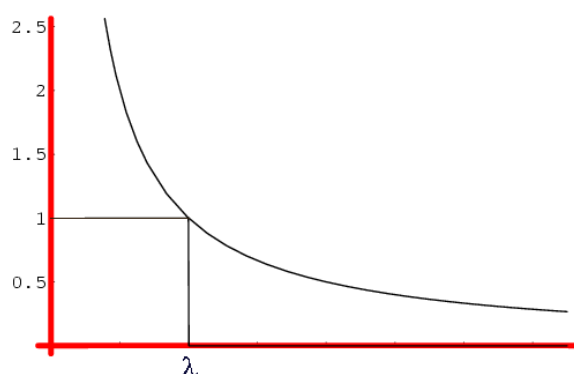


Figura 4.13. Representación gráfica de $q(\lambda)$

Observemos que existe un único valor λ_1 positivo, tal que $q(\lambda_1) = 1$. Esto es, la matriz de *Leslie*, L tiene un único valor propio λ_1 positivo para el cual $q(\lambda) = 1$. Además, al ser $q'(\lambda_1) \neq 0$ la raíz será simple, o bien, su grado de multiplicidad es 1.

El paso siguiente será el de calcular el autovector propio asociado al valor propio λ_1 . Por definición, λ_1 es aquel valor no nulo que cumple, $L\vec{U}_1 = \lambda_1\vec{U}_1$, siendo \vec{U}_1 el vector propio asociado. Si $\vec{X} = (X_1, X_2, X_3, X_4)^T$, entonces

$$(L - \lambda_1 I) \vec{X} = 0 \quad \Rightarrow \quad \begin{pmatrix} a_1 - \lambda & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & -\lambda & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & -\lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1 \\ X_2 \\ X_3 \\ X_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Como el sistema lineal homogéneo anterior es compatible indeterminado, suprimimos la primera de las ecuaciones y llamamos $X_1 = \alpha$. El resto de las incógnitas valen

$$\left. \begin{array}{l} b_1 X_1 - \lambda_1 X_2 = 0 \\ b_2 X_2 - \lambda_1 X_3 = 0 \\ b_3 X_3 - \lambda_1 X_4 = 0 \end{array} \right\} \Rightarrow \begin{cases} X_2 = \frac{b_1}{\lambda_1} X_1 = \frac{b_1}{\lambda_1} \alpha \\ X_3 = \frac{b_2}{\lambda_1} X_2 = \frac{b_2 b_1}{\lambda_1^2} \alpha \\ X_4 = \frac{b_3}{\lambda_1} X_3 = \frac{b_3 b_2 b_1}{\lambda_1^3} \alpha \end{cases}$$

La solución general del sistema homogéneo es el subespacio unidimensional de \mathbb{R}^4 ,

$$S = \left\{ \left(\alpha, \frac{b_1}{\lambda_1} \alpha, \frac{b_2 b_1}{\lambda_1^2} \alpha, \frac{b_3 b_2 b_1}{\lambda_1^3} \alpha \right)^T : \alpha \neq 0 \right\},$$

que puede ser generado por el vector

$$\left(1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_2 b_1}{\lambda_1^2}, \frac{b_3 b_2 b_1}{\lambda_1^3} \right)^T$$

Generalizando el resultado anterior, concluimos diciendo que el vector propio asociado al valor propio dominante λ_1 , para una matriz de *Leslie* de orden n es:

$$\vec{U}_1 = \left(1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_1 b_2}{\lambda_1^2}, \frac{b_1 b_2 b_3}{\lambda_1^3}, \dots, \frac{b_1 b_2 b_3 \cdots b_{n-1}}{\lambda_1^{n-1}} \right)^T.$$

Insistimos en el hecho de que al tratarse de un valor propio λ_1 único el subespacio S de vectores propios asociados será de dimensión uno, y en consecuencia, cualquier otro vector propio asociado a λ_1 será un múltiplo de \vec{U}_1 . Estos resultados, podemos resumirlos en la siguiente propiedad,

TEOREMA 4.3.1 *Una matriz de Leslie L , tiene un único valor propio positivo λ_1 . Este valor propio es simple y tiene un vector propio asociado \vec{U}_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 λ_1 y su vector propio \vec{U}_1 asociado.

TEOREMA 4.3.2 *Si λ_1 es el único valor propio positivo de una matriz de Leslie L y si λ_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 λ_1 será un **valor propio dominante** de L .

EJEMPLO 4.16

- Debemos observar que no todas las matrices de *Leslie* cumplen este requisito. En 1941 Harro Bernadelli publicó un trabajo en el *Journal of the Burma Research Society* con el título “Population Waves”, donde observó un comportamiento periódico en lugar de un comportamiento estable de la población. En concreto, propuso la siguiente matriz:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 6 \\ \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{3} & 0 \end{pmatrix}.$$

En este caso, los valores propios son :

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = -\frac{1}{2} + \frac{\sqrt{3}}{2}i, \quad \lambda_3 = -\frac{1}{2} - \frac{\sqrt{3}}{2}i,$$

con lo cual $|\lambda_1| = |\lambda_2| = |\lambda_3| = 1$ y por tanto, $\lambda_1 = 1$ no es dominante. No obstante, esta matriz cumple que $L^3 = I$. Esto nos indicaría, que cualquiera que sea la distribución inicial de las edades:

$$\vec{X}(0) = \vec{X}(3) = \vec{X}(6) = \dots = \vec{X}(3k) = \dots$$

El vector de la distribución de las edades oscila con período de tres unidades de tiempo. Tales oscilaciones u ondulaciones de la población no podría ocurrir si λ_1 fuese dominante.

La siguiente propiedad caracteriza a los valores propios dominantes:

TEOREMA 4.3.3 *Si dos entradas consecutivas a_i, a_{i+1} de la primera fila de la matriz de Leslie son diferentes de cero, el vector propio positivo de L es dominante.*

Si tomamos los intervalos de clases lo suficientemente pequeños, entonces la propiedad anterior se cumplirá siempre. Por este motivo, de ahora en adelante supondremos que se dan las condiciones para que el valor propio positivo sea dominante.

Sabemos, por el tema dedicado a la diagonalización de matrices cuadradas, que si L es diagonalizable, entonces existirá una matriz regular C tal que,

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda_4 \end{pmatrix} = C^{-1}LC.$$

La potencia k -ésima de la matriz de Leslie viene dada por,

$$L^k = C \begin{pmatrix} \lambda_1^k & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2^k & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3^k & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda_4^k \end{pmatrix} C^{-1}, \quad k = 1, 2, \dots$$

En consecuencia, para cualquier vector de distribución inicial de edades, se tiene:

$$\vec{X}(k) = L^k \vec{X}(0) = C \begin{pmatrix} \lambda_1^k & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2^k & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3^k & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda_4^k \end{pmatrix} C^{-1} \vec{X}(0), \quad k = 1, 2, \dots$$

Dividiendo los dos miembros por λ_1^k , obtenemos:

$$\frac{1}{\lambda_1^k} \vec{X}(k) = C \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & (\frac{\lambda_2}{\lambda_1})^k & 0 & 0 \\ 0 & 0 & (\frac{\lambda_3}{\lambda_1})^k & 0 \\ 0 & 0 & 0 & (\frac{\lambda_4}{\lambda_1})^k \end{pmatrix} C^{-1} \vec{X}(0).$$

Como λ_1 es dominante, $|\lambda_i/\lambda_1| < 1$ para $i = 2, 3, 4$. Se deduce que

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1} \right)^k = 0, \quad i = 2, 3, 4.$$

En consecuencia

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{1}{\lambda_1^k} \vec{X}(k) = C \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} C^{-1} \vec{X}(0).$$

Puede probarse, que el lado derecho de la igualdad, correspondiente al producto de las matrices, coincide con

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{1}{\lambda_1^k} \vec{X}(k) = d \vec{U}_1, \quad (4.11)$$

donde $d > 0$ es la componente del vector columna $C^{-1} \vec{X}(0)$ y depende únicamente de la distribución inicial $\vec{X}(0)$.

Esta última expresión (4.11) da para valores grandes de k la aproximación $\vec{X}(k) = d \lambda_1^k \vec{U}_1$, o bien $\vec{X}(k-1) = d \lambda_1^{k-1} \vec{U}_1$. Si comparamos estas dos expresiones, observamos que para k suficientemente grande

$$\boxed{\vec{X}(k) = d \lambda_1^k \vec{U}_1 = \lambda_1 d \lambda_1^{k-1} \vec{U}_1 \simeq \lambda_1 \vec{X}(k-1).}$$

Como conclusión, para valores grandes de tiempo:

- 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 4.17

- 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

$$\vec{U}_1 = \left(1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_1 b_2}{\lambda_1^2} \right)^T = \left(1, \frac{1}{3}, \frac{1}{18} \right)^T.$$

En consecuencia, para k suficientemente grande,

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

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,

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

Las hembras estarán distribuidas de acuerdo con la relación $1 : 1/3 : 1/18$; lo cual corresponde a una distribución del 72% de hembras en la primera clase 24% en la segunda y 4% en la tercera.

Si consideramos de nuevo la ecuación

$$\vec{X}(k) = d\lambda_1^k \vec{U}_1$$

que da el vector de distribución de la población por edades, para valores grandes de tiempo. Se presentan tres casos que dependen del valor propio positivo λ_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 \vec{U}_1 . Teniendo en cuenta que $L\vec{U}_1 = \lambda_1\vec{U}_1 = \vec{U}_1$, puede comprobarse que,

$$\lambda_1 = 1 \iff a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 + \dots + a_nb_1b_2 \dots b_{n-1} = 1$$

La expresión $R = a_1 + a_2b_1 + \dots + a_nb_1b_2 \dots b_{n-1}$ 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 4.18

- 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 periodo 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* $\vec{X}(k) = L\vec{X}(k-1)$ 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,

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

Del mismo modo,

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

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,

$$\vec{U}_1 = \left(1, \frac{b_1}{\lambda_1}\right)^T = \left(1, \frac{1}{3}\right)^T.$$

Por tanto,

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

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,

$$x(\vec{k}) = d\left(\frac{3}{2}\right)^k \left(1, \frac{1}{3}\right)^T.$$

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

EJEMPLO 4.19

La siguiente tabla corresponde a la distribución en tres intervalos de edad de la población femenina de EEUU de hasta 44 años en 1940 y 1955 (expresada en miles). Calcular la población en los años 1970 y 1985.

EDAD	N. MUJ. 1940	N. HIJAS 1940-55	N. MUJ.1955
0 - 14	14459	4651	16428
15 - 29	15264	10403	14258
30 - 44	11346	1374	14837

- De la tabla anterior, se deducen los coeficientes

$$a_1 = \frac{4651}{14459} = 0.3217 \quad b_1 = \frac{14258}{14459} = 0.9861$$

$$a_2 = \frac{10403}{15264} = 0.68153 \quad b_2 = \frac{14837}{15264} = 0.97202$$

$$a_3 = \frac{1374}{11346} = 0.12101$$

con los que construimos la matriz de *Leslie* correspondiente

$$L = \begin{pmatrix} 0.3217 & 0.6815 & 0.1210 \\ 0.9861 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9720 & 0 \end{pmatrix}.$$

Con ayuda del ordenador encontramos los valores propios de esta matriz,

$$\lambda_1 = 1.05941, \quad \lambda_2 = -0.53186, \quad \lambda_3 = -0.205852.$$

Al ser $\lambda_1 = 1.05941 > 1$ el valor propio estrictamente dominante, nos indica que la población crece cada 15 años a un ritmo del 6% (aproximadamente).

Si nos fijamos en el vector propio \vec{v}_1 asociado al valor propio λ_1 ,

$$\vec{v}_1 = (0.620683, 0.577732, 0.530074),$$

podemos conocer cual será la distribución de las hembras por edades:

$$0.620683x + 0.577732x + 0.530074x = 100 \quad \Rightarrow \quad x = 57.86$$

Los porcentajes serán

$$\begin{aligned} \text{Clase de 0 a 14 años } & 57.87 \times 0.620683 = 0.3591 & (35.91\%) \\ \text{Clase de 14 a 29 años } & 57.87 \times 0.577732 = 0.3340 & (33.40\%) \\ \text{Clase de 30 a 44 años } & 57.87 \times 0.530074 = 0.3069 & (30.69\%) \end{aligned}$$

4.4. Tablas de vida y modelo de Leslie

El modelo de crecimiento discreto exponencial,

$$y_t = y_0 r^t, \quad t = 0, 1, 2, \dots,$$

que hemos estudiados en la sección anterior, o en su versión continua

$$y(t) = y(0) e^{rt}, \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (4.12)$$

es adecuado, por ejemplo, para describir la evolución de una población de bacterias o de protozoos, en su primera fase de crecimiento. Sin embargo, la mayoría de las plantas y animales no siguen estos modelos tan elementales, ya que, como hemos tenido ocasión de comentar en la sección anterior, los nacimientos y las muertes dependen de la edad del individuo.

El objetivo básico de esta sección, es el de aprender a calcular la tasa de reproducción r para poblaciones donde la natalidad y la mortalidad dependen de la edad del organismo. Además construiremos un modelo matricial de *Leslie* a partir de los datos presentados en una tabla de vida. Para que los resultados que obtendremos sean fiables, debemos insistir en el hecho de que nos encontramos en un medioambiente aislado que cuenta con recursos ilimitados, y que existe cierta estabilidad en los parámetros que definen al modelo.

Es conocido que 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. Una primera dificultad con la que solemos encontrarnos al interpretar una tabla de vida es la del número tan elevado de notaciones diferentes que se utilizan para representar a un mismo concepto. Por este motivo, comenzaremos concretando la notación que usaremos.

- *Representaremos por x a la edad de un individuo, generalmente en años, aunque como puede entenderse esta unidad puede cambiarse.*

De esta manera, un individuo tiene 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, en la mayor parte de los casos, será aquella en la que han muerto todos los individuos. De forma equivalente, como ya ha quedado dicho, podemos representar también la edad de un individuo por su clase de edad, de este modo, decir que una persona se encuentra en la clase i , es tanto como decir que su edad se encuentra entre $i - 1$ y i . 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 . Nosotros analizaremos el modelo y la tabla de vida usando la notación de las edades y dejaremos las clases de edades, como ya veremos, para describir y analizar el modelo matricial.

Para que nuestro estudio sea coherente con la sección anterior, seguimos 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 $b(x)$.*

Por ejemplo $b(5) = 3$ significa que una hembra de 5 años tiene por término medio, al finalizar la primavera, 3 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.

La Tabla 4.2 nos da una hipotética tabla de vida para un organismo que vive 4 años.

x	$S(x)$	$b(x)$	$l(x) = S(x)/S(0)$	$g(x) = l(x+1)/l(x)$
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	-

Tabla 4.2.

A continuación definiremos la tasa de supervivencia,

- Representaremos por $S(x)$ al número de individuos que han sobrevivido al comenzar cada nuevo año.

En la tabla anterior, comenzamos con 500 individuos, los cuales todos han fallecido al iniciarse el quinto año.

- Representaremos por $l(x)$ a la probabilidad de que un individuo sobreviva desde el nacimiento hasta comienzos de la edad x .

Por la definición anterior, es evidente que

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

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 bastante corriente utilizar la escala logarítmica, en el eje de abscisas colocamos la edad del individuo x y en el de ordenadas $\ln(l(x))$. Estas curvas corresponden a algunos de los tipos que aparecen a la izquierda de la Figura 4.14.

- La curva azul es típica de poblaciones en las cuales la mayor mortalidad ocurre en las edades mayores. Por ejemplo, en poblaciones humanas pertenecientes a países subdesarrollados.
- La curva en color verde se da cuando la mortalidad no depende de la edad. Por ejemplo, en muchas especies de pájaros grandes y peces.
- Por último, la curva roja 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.

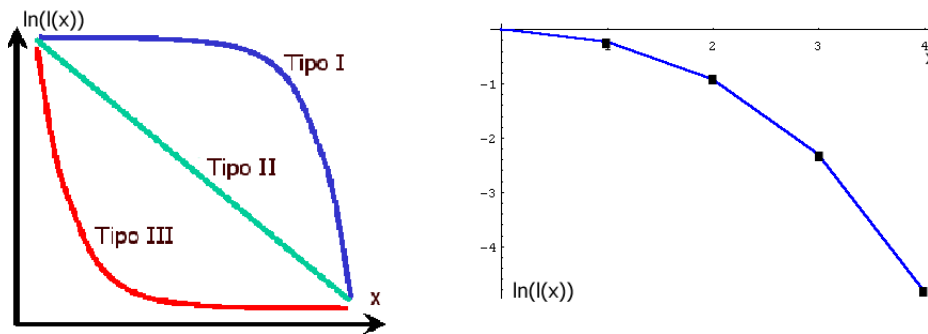


Figura 4.14. Tipos de curvas de supervivencia.

Observemos en la Tabla 4.5 que $l(1) = 0.8$, es decir, el 80 % de la población inicial sobrevive hasta llegar a la edad 1. Nuestra población corresponde al tipo I, como puede observarse en la Figura 4.14 (derecha).

- La probabilidad de supervivencia $g(x)$, se define como la probabilidad de que un individuo de edad x sobreviva a la edad $x + 1$, y viene dada por

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

EJEMPLO 4.20

Supongamos que para $x = 0$ tenemos 100 peces en un acuario. Contamos la población una vez al día y obtenemos los siguientes datos:

x	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Núm	100	85	72	61	52	44	37	31	26	22	19	16
x	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Núm	14	12	10	8	7	6	5	4	3	3	2	2

Vamos a construir y comentar la curva de vida correspondiente a esta población.

- De la tabla anterior obtenemos los diferentes valores de $l(x) = S(x)/100$, los cuales se encuentran reflejados en la siguiente tabla:

x	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$l(x)$	1	0.85	0.72	0.61	0.52	0.44	0.37	0.31	0.26	0.22
x	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
$l(x)$	0.19	0.16	0.14	0.12	0.10	0.08	0.07	0.06	0.05	0.04
x	20	21	22	23	-	-	-	-	-	-
$l(x)$	0.03	0.03	0.02	0.02	-	-	-	-	-	-

Con ayuda del Mathematica[®], representamos gráficamente estos datos,

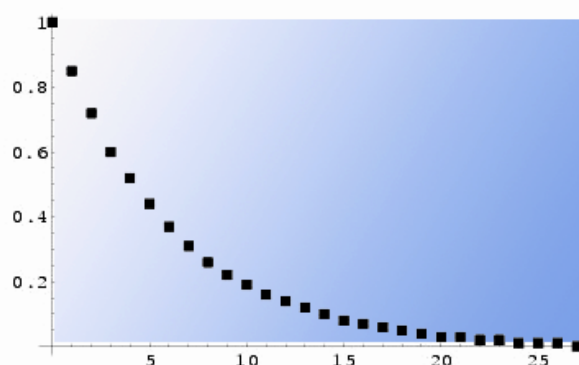


Figura 4.15. Representación gráfica de $(x, l(x))$

La curva corresponde al tercero de los tipos estudiados en teoría. Es decir, estamos ante una población con una elevada tasa de mortalidad infantil.

En nuestro ejemplo podemos ver en la Tabla 4.5 que la probabilidad de que un individuo de edad 1 sobreviva y llegue a la edad 2 es de un 50 %.

Para poder estimar el valor r en (4.12) a partir de $l(x)$ y $b(x)$ es necesario encontrar, en primer lugar, otros dos números como son la tasa neta de reproducción y el tiempo de generación G .

- Se define la tasa neta de reproducción R , como el número de individuos que por término medio tiene una hembra durante toda su esperanza de vida. Es decir,

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

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.

- Se define el tiempo de generación, G , como la edad media de las hijas de todos los individuos producidos.

El concepto fue dado en 1977 por *Caughley*, y a efectos prácticos vale:

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

Si suponemos que la población crece exponencialmente, sustituimos el tiempo G en (4.12). De esta manera, $N_G = N_0 e^{rG}$, o bien, $N_G/N_0 = e^{rG}$. El número N_G/N_0 es aproximadamente la tasa neta de reproducción R .

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

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

$$1 = \sum_{x=0}^k e^{-rx} l(x) b(x), \quad (4.13)$$

que es una adaptación de la ecuación de *Euler* (1707-1783). Desgraciadamente resolver (4.13) es bastante difícil. Lo que a efectos prácticos se hace es calcular un primer valor aproximado $r \approx \ln R/G$ y a continuación sustituir este valor en (4.13). En nuestro caso, de la Tabla anterior obtenemos los valores

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

que al sustituir en (4.13) 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.

4.4.1. De las tablas de vida al modelo matricial

Desde este momento nos referiremos a la clase de edad a la que pertenece el individuo, en lugar de referirnos a su edad. Hemos visto la manera de calcular el valor de r , y en consecuencia, podemos predecir el tamaño total de la población usando las ecuaciones del crecimiento exponencial (4.12). Pero también sería interesante conocer como evoluciona el número de individuos que hay en cada una de las clases. Supongamos que

$$\vec{X}(t) = (X_1(t), X_2(t), \dots, X_k(t))^T,$$

donde $X_i(t)$ indica el número de individuos en la clase i para el tiempo t .

Para confeccionar el modelo de *Leslie*, necesitamos conocer los parámetros de supervivencia y de natalidad. Si tenemos en cuenta las definiciones anteriores, la probabilidad de que un individuo que se encuentra en la clase i sobreviva y pase a la clase $i + 1$ vendrá dada por

$$b_i = \frac{l(i)}{l(i-1)}, \quad i = 1, 2, 3, \dots$$

De manera similar, la natalidad de los individuos que se encuentran en la clase i puede calcularse por

$$a_i = b(i)b_i, \quad i = 1, 2, 3, \dots$$

En consecuencia, la evolución de una población dividida en 4 clases de edades, puede modelizarse por la ecuación matricial en diferencias:

$$\begin{cases} X_1(t+1) = a_1 X_1(t) + a_2 X_2(t) + a_3 X_3(t) + a_4 X_4(t) \\ X_2(t+1) = b_1 X_1(t) \\ X_3(t+1) = b_2 X_2(t) \\ X_4(t+1) = b_3 X_3(t) \end{cases}$$

O bien,

$$\begin{pmatrix} X_1(t+1) \\ X_2(t+1) \\ X_3(t+1) \\ X_4(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \\ X_3(t) \\ X_4(t) \end{pmatrix} \Rightarrow \vec{X}(t+1) = L\vec{X}(t).$$

La matriz L sabemos que es la matriz de *Leslie* que tiene como primera fila los valores de la natalidad y su subdiagonal principal son las probabilidades de supervivencia, el resto de los elementos de la matriz son ceros. En la sección anterior hemos demostrado que para una población con parámetros 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 4.21

Supongamos la siguiente tabla de vida para una población de caracoles:

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

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

x	$S(x)$	$b(x)$	$l(x) = S(x)/S(0)$	$g(x) = l(x+1)/l(x)$	$l(x)b(x)$	$l(x)b(x)x$
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

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

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

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

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	$l(x)$	$b(x)$	i	$b_i = l(i)/l(i-1)$	$a_i = b(i)b_i$
0	1	0	-	-	-
1	0.8	2.5	1	0.8	2
2	0.08	3	2	0.10	0.30
3	0	0	3	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 $\vec{X}(0) = (50, 100, 20)^T$, entonces podemos encontrar $\vec{X}(1)$ y $\vec{X}(2)$

$$\vec{x}(1) = \begin{pmatrix} X_1(1) \\ X_2(1) \\ X_3(1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 0.3 & 0 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 50 \\ 100 \\ 20 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 130 \\ 40 \\ 10 \end{pmatrix}$$

$$\vec{X}(2) = \begin{pmatrix} X_1(2) \\ X_2(2) \\ X_3(2) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 0.3 & 0 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix}^2 \begin{pmatrix} 50 \\ 100 \\ 20 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 272 \\ 104 \\ 4 \end{pmatrix}$$

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. En efecto, si utilizamos el programa `Mathematica`[®],

`Eigenvalues[L]`

{2.11355, -0.113553, 0 }

`Eigenvectors[L]`

{{ -0.93511, -0.35395, -0.01667 }, { 0.10594, -0.74621, 0.65713, }, { 0, 0, 1 } }.

El valor propio dominante 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 $\lambda_1 = 2.11355$.

$$0.935114/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) = 0.72 \Rightarrow 72\%$$

$$0.353950/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) = 0.28 \Rightarrow 27\%$$

$$0.016746/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) = 0.01 \Rightarrow 1\%$$

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 $r \approx \ln(\lambda_1) = \ln(2.11355) = 0.748368$.

EJEMPLO 4.22

Supongamos la siguiente tabla de vida para una determinada población:

Edad en años x	$S(x)$	$b(x)$
0	500	0
1	400	2
2	200	3
3	50	1
4	0	0

- Empezamos completando la tabla para calcular $l(x)$, $g(x)$, R_0 , G y estimar el valor de r .

x	$S(x)$	$b(x)$	$l(x) = S(x)/S(0)$	$g(x) = l(x+1)/l(x)$	$l(x)b(x)$	$l(x)b(x)x$
0	500	0	1	0.8	0	0
1	400	2	0.8	0.5	1.6	1.6
2	200	3	0.4	0.25	1.2	2.4
3	50	1	0.1	0	0.1	0.3
4	0	0	0	-	0	0

Con los valores anteriores calculamos

$$R_0 = \sum_{x=0}^4 l(x)b(x) = 2.9$$

$$G = \frac{\sum_{x=0}^4 l(x)b(x)x}{\sum_{x=0}^4 l(x)b(x)} = \frac{4.3}{2.9} = 1.482 \text{ años}$$

$$r = \frac{\ln R_0}{G} = 0.718 \text{ individuos}/(\text{individuos} \times \text{año})$$

- Supongamos que inicialmente la población de caracoles es de 200 en la primera clase, 0 en la segunda, 0 en la tercera, y 0 en la cuarta. Estamos interesados en construir la matriz de *Leslie* para esta tabla de vida y proyectar la población “a largo plazo”. Para ello elaboramos la tabla.

x	i	$l(x)$	$b(x)$	$b_i = l(i)/l(i-1)$	$a_i = b(i)b_i$
0	-	1	0	-	-
1	1	0.8	2	0.8	1.6
2	2	0.4	3	0.5	1.5
3	3	0.1	1	0.25	0.25
4	4	0	0	-	0

El modelo escrito en forma matricial, es el siguiente:

$$\begin{pmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \\ n_4(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.6 & 1.5 & 0.25 & 0 \\ 0.8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.25 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \\ n_4(t) \end{pmatrix} \Rightarrow \vec{N}(t+1) = L\vec{N}(t), t = 0, 1, 2, \dots$$

- Sabemos que el vector de valores iniciales es

$$\vec{N}(0) = (200, 0, 0, 0)^T,$$

lo que nos permite proyectar la población para cualquier año. Por ejemplo, al cabo de 5 años

$$\vec{N}(5) = L\vec{N}(4) = L^5\vec{N}(0) = (7613, 2804, 642, 75)^T,$$

o bien, al cabo de 25 años

$$\vec{N}(25) = L\vec{N}(24) = L^{25}\vec{N}(0) = (4.20 \times 10^{10}, 1.54 \times 10^{10}, 3.56 \times 10^9, 4.09 \times 10^8)^T.$$

Esto supone que un 68 % de la población se encuentra en la primera clase, un 25 % en la segunda, un 6 % en la tercera y un 1 % en la cuarta. Si ahora cambiamos el vector inicial, por ejemplo:

$$\vec{N}(0) = (10, 10, 10, 10)^T,$$

y realizamos las mismas proyecciones

$$\vec{N}(5) = L\vec{N}(4) = L^5\vec{N}(0) = (67, 27, 4, 2)^T,$$

o bien, al cabo de 25 años

$$\vec{N}(25) = L\vec{N}(24) = L^{25}\vec{N}(0) = (3.85 \times 10^9, 1.41 \times 10^9, 3.26 \times 10^8, 3.75 \times 10^7)^T.$$

Es decir, los porcentajes en cada una de las clases son 68 %, 25 %, 6 % y 1 %, idénticos a los encontrados en el caso anterior.

El ejemplo nos muestra el efecto de los valores iniciales en el crecimiento de la población. **Después de algunas fluctuaciones ambas poblaciones se comportan de manera similar.** Si representamos gráficamente las poblaciones para cada una de las clases en diferentes años, utilizando una escala logarítmica en el eje de ordenadas, obtenemos líneas rectas, lo cual nos indica un crecimiento exponencial de la población.

Calculamos los valores y vectores propios de la matriz de *Leslie*.

$$L := \{ \{1.6, 1.5, 0.25, 0\}, \{0.8, 0, 0, 0\}, \\ \{0, 0.5, 0, 0\}, \{0, 0, 0.25, 0\} \}$$

Eigenvalues [L]

$$\{2.17332, -0.47682, -0.096498, 0\},$$

al ser el valor propio estrictamente dominante $\lambda = 2.17332 > 1$, la población crece un 117 % cada año. Lo cual supone un crecimiento exponencial con una tasa $r =$

$\ln 2.17332 = 0.77625$. Observemos que el valor de r encontrado es el valor exacto, mientras que el obtenido en la primera parte del ejemplo $r = 0.718$ era un valor aproximado. Si $\vec{N}(0) = (200, 0, 0, 0)^T$ la población total crece de manera exponencial de acuerdo al siguiente modelo

$$P(t) = P(0)e^{rt} = 200e^{0.77625t}, \quad .$$

Para finalizar, representaremos gráficamente las poblaciones de hembras para cada una de las clases en las primeras 10 generaciones. Si $\vec{N}(t) = L^t \vec{N}(0)$ entonces, en el eje de abscisas situaremos los diferentes valores de $t = 0, \dots, 10$, y en el eje de ordenadas los $n_i(t)$, $i = 1, 2, 3, 4$, correspondientes en la escala logarítmica.

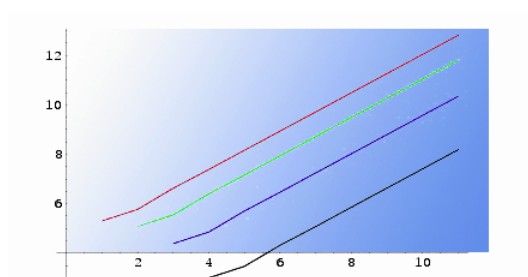


Figura 4.16. Evolución en cada clase de edad

La gráfica en rojo corresponde a la clase de menor edad, la verde a la segunda, la azul a la tercera y la coloreada en negro representa a las hembras de mayor edad. Como podemos apreciar, a “largo plazo” la población crece a un ritmo constante, que coincide con la pendiente de las rectas ($r = \ln 2.17332 = 0.77625$) y además los porcentajes en cada una de las clases permanecen constantes (las cuatro rectas son paralelas).

4.5. Modelo de Lefkovitch

A la hora de estudiar la evolución de muchos organismos, la variable edad, que hemos tenido en cuenta en el modelo de *Leslie*, 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 tasa de 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. El paso de una etapa a otra es a menudo bastante flexible y depende de factores muy diversos como la densidad de población, la cantidad de comida suplementaria, la temperatura, la luminosidad, etc. Afortunadamente, podemos modificar la matriz de *Leslie* para tener en cuenta estos factores.

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.

L. P. Lefkovich nació en Londres en el año 1929, donde se graduó en zoología, entrando a trabajar en 1954 en el Agricultural Research Council Pest Infestation Laboratory de Londres. Fue el primero en estudiar los modelos matriciales clasificando previamente a los individuos por etapas en lugar de por edades.

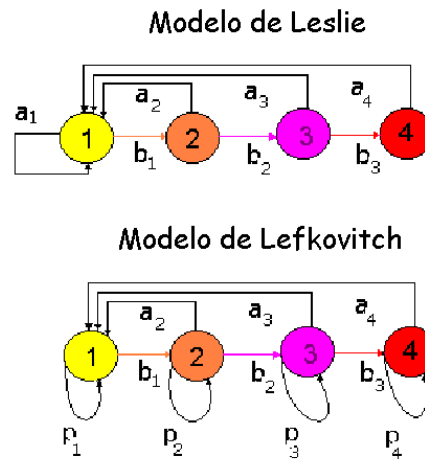


Figura 4.17. Comparación modelos de *Leslie* y *Lefkovich*.

La Figura 4.17 ilustra de manera esquemática a los dos modelos. 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, utilizando el razonamiento que venimos usando en los modelos discretos matriciales, es fácil comprobar que el modelo viene dado por,

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

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 4.23

- 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.

Podemos calcular la población después de 25 y 26 años, utilizando el programa *Mathematica*®.

Si $\mathbf{x}_0 = (10, 5, 7)^T$ es el vector de los valores iniciales, y A la matriz de transición,

```
MatrixPower[A, 25].x0
```

```
MatrixPower[A, 26].x0
```

```
{547115.39, 390901.81, 355547.78}
```

```
{847874.41, 605787.45, 550998.68}
```

Es decir, tenemos un crecimiento con una tasa

$$\frac{847874.41}{547115.39} = \frac{605787.45}{390901.81} = \frac{550998.68}{355547.78} = 1.549718,$$

que coincide con el valor propio dominante de la matriz A .

Eigenvectors[A]

{ 1.5497176, 0.10001411+0.744708 i, 0.10001411+0.744708 i }

A la larga, la población crece a un ritmo del 55 %.

La distribución entre etapas es

$$\frac{547115.39}{547115.39 + 390901.81 + 355547.78} = 0.42295$$

$$\frac{390901.81}{547115.39 + 390901.81 + 355547.78} = 0.30218$$

$$\frac{355547.78}{547115.39 + 390901.81 + 355547.78} = 0.27485$$

La estabilidad en los porcentajes en cada una de las etapas viene dada por el vector propio asociado al valor propio $\lambda_1 = 1.54971$

Eigenvectors[A]

{ {0.719295, 0.5139203, 0.467440}, {0.7195268 - 5.5511151 10^{-17} i, -0.302013 - 0.5624783 i, -0.053913 + 0.26791885 i}, {0.7195268 + 5.5511151 10^{-17} i, -0.302013 + 0.5624783 i, -0.053913 - 0.26791885 i} }

$$0.719295/(0.719295 + 0.5139203 + 0.467440) = 0.422952 \Rightarrow 42.3 \%$$

$$0.513903/(0.719295 + 0.5139203 + 0.467440) = 0.302189 \Rightarrow 30 \%$$

$$0.467440/(0.719295 + 0.5139203 + 0.467440) = 0.274859 \Rightarrow 27.7 \%$$

Podemos comprobar el resultado encontrando los porcentajes, por ejemplo, en la población al cabo de 25 años,

$$547115.39/(547115.39 + 390901.81 + 355547.78) = 0.422951$$

$$390901.81/(547115.39 + 390901.81 + 355547.78) = 0.302189$$

$$355547.78/(547115.39 + 390901.81 + 355547.78) = 0.274859$$

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.

4.6. Modelos que dependen de la densidad

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?

4.6.1. Caso práctico

Como un ejemplo que ilustra los comentarios anteriores comentaremos el trabajo de *Law* (1975), relacionado con un tipo de hierba llamada *Poa annua*. Para estudiar su crecimiento, *Law* consideró cuatro clases de edad y además la etapa de semillas (Figura 4.18). La duración de cada clase era aproximadamente de ocho semanas.

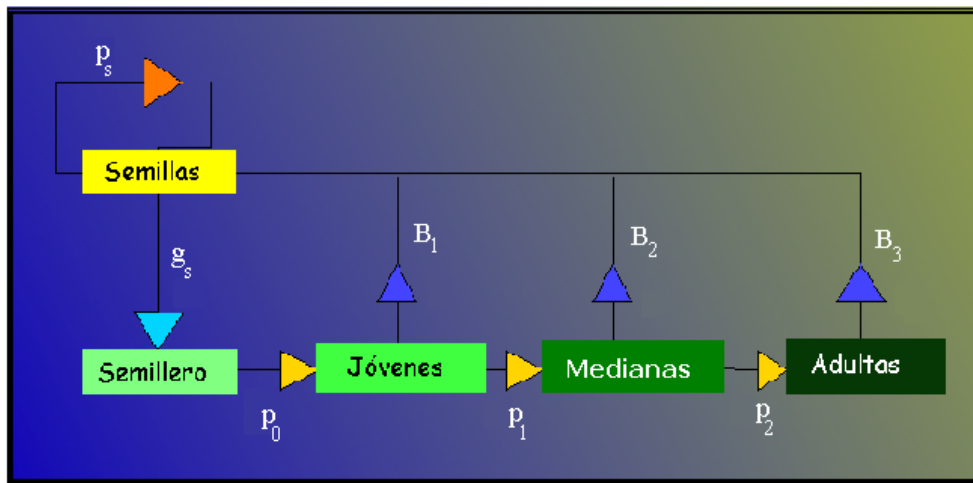


Figura 4.18. Ciclo de vida de *Poa annua*.

La matriz de transición para este ciclo de vida viene dada por

$$\begin{pmatrix} p_s & 0 & B_1 & B_2 & B_3 \\ g_s & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & p_2 & 0 \end{pmatrix}$$

siendo su estructura muy parecida a la matriz de *Leslie*. No obstante, la incorporación de un banco de semillas (semillero) en el modelo hace que el primer elemento de la matriz p_s sea la probabilidad de que una semilla sobreviva pero no germine. *Law* encontró de

manera experimental los siguientes valores

$$p_0(N) = \begin{cases} 0.75 - 0.25e^{0.00005N} & \text{si } N < 27726 \\ 0 & \text{si } N > 27726 \end{cases}$$

$$p_1(N) = p_2(N) = 0.75$$

$$p_s = 0.2$$

$$g_s(N) = 0.05$$

$$B_1(N) = B_3(N) = 100e^{-0.0001N}$$

$$B_2(N) = 200e^{-0.0001N}$$

siendo N la densidad de la población. La representación gráfica de dichas funciones es la siguiente:

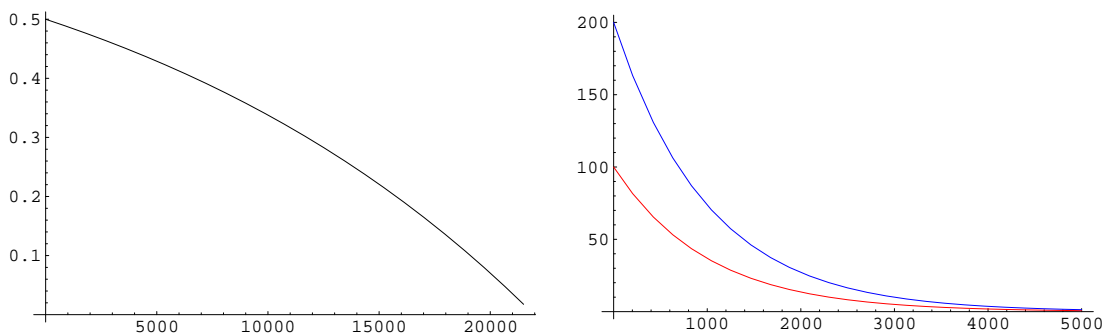


Figura 4.19. Izquierda = $p_0(N)$. Derecha = $B_1(N) = B_3(N)$ (rojo), $B_2(N)$ (azul).

Como puede apreciarse, entre dos intervalos de tiempo, el 20 % de las semillas del semillero sobrevivían pero seguían dormidas, mientras que 5 % de ellas germinaban. La proporción de individuos que sobreviven p_0 es inicialmente 0.75 cuando la densidad de la población es muy baja, pero a medida que ésta aumenta, dicha proporción va disminuyendo.

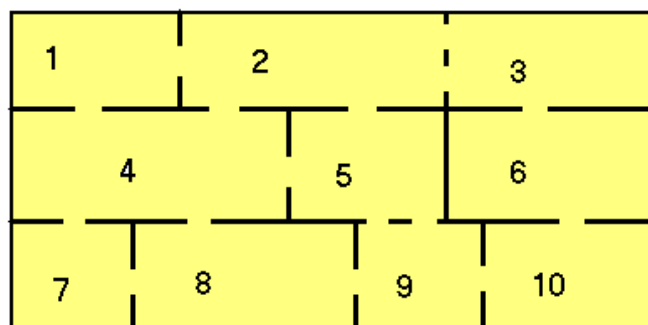
Puede comprobarse que la población crece y además se mantienen constantes las proporciones de cada una de las clases .

EJERCICIOS PROPUESTOS

EJERCICIO 3

- 1.- Supongamos un sistema con dos estados: un cazador dispara contra unos animales. Existe el estado E_1 de acierto, y el estado E_2 de fallo. Se sabe que si el cazador acierta, entonces en el segundo disparo tiene una probabilidad de $3/4$ de acertar. Si por el contrario en un disparo falla, entonces la probabilidad de acertar en el siguiente es de $1/2$.
 - Escribir la matriz estocástica A que representa a esta cadena de *Markov*.
 - Dibujar el diagrama de estados de la cadena.
 - ¿Es la cadena regular?.
 - Encontrar el valor de A^t y analizar el resultado.

- 2.- Se encierra a una rata en una caja dividida en compartimentos con puertas que los comunican según se muestra en la figura. Cuando la rata sale de un compartimento elige uno al azar.



- Indicar si el proceso puede representarse por una cadena de *Markov*.
 - En caso afirmativo, calcular la matriz de transición A .
 - Estudiar si la cadena es regular.
 - Dibujar el diagrama de estados.
 - Estudiar la evolución a largo plazo del proceso.
- 3.- Las familias de un país se clasifican según residan en áreas rurales, urbanas o suburbanas. Los estudios de movilidad demográfica estiman que, en promedio, en el curso de un año, el 15 % de las familias urbanas cambian

de residencia y se trasladan a un área suburbana, y el 5% a un área rural; mientras que el 6% de las familias residentes en áreas suburbanas se trasladan a áreas urbanas, y el 4% a áreas rurales, y finalmente el 4% de las familias rurales emigran a las áreas urbanas y el 6% a las suburbanas.

- Calcular la probabilidad de que una familia que vive ahora en un área urbana siga viviendo en un área urbana dentro de dos años?. ¿Y en una suburbana?
 - Supongamos que actualmente el 40% de las familias del país viven en áreas urbanas, el 35% en suburbanas y el 25% en rurales ¿Qué porcentaje de familias vivirán en áreas urbanas dentro de dos años?,
 - ¿Qué distribución de población es de prever en el futuro?
- 4.- En la herencia autosómica, supongamos que cada planta se fecunda con una de su propio genotipo. Construir un modelo matricial y analizar su comportamiento a largo plazo.
- 5.- El parque natural Sierra de Cazorla decide programar mensualmente sus visitas guiadas siguiendo el siguiente método: Si en un mes se visitó el pueblo, al mes siguiente se visitará, dos de cada tres veces el parador, y una de cada tres veces el interior del parque. Si la visita fue al interior, al mes siguiente será a cualquiera de los tres lugares con igual probabilidad. Finalmente, si la visita fue al parador, al mes siguiente se visitará el parador una de cada tres veces, y el pueblo de Cazorla dos de cada tres veces. Después de seguir este esquema durante cinco años, ¿se habrá cumplido con la programación del parque de visitar al menos un 25% el parador nacional de turismo?
- 6.- El siguiente modelo discreto matricial $\vec{X}(t+1) = A\vec{X}(t)$, siendo $t = 0, 1, 2 \dots$ las distintas generaciones (períodos), representa a una población de venados hembras con

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0.6 & 0.8 \end{pmatrix}, \quad \vec{X}(0) = \begin{pmatrix} 100 \\ 200 \end{pmatrix}.$$

- Demostrar que a largo plazo la población crecerá por un factor aproximado de 1.27
- Supongamos que no deseamos que la población crezca. Podemos controlar dicha población eliminando algunas hembras. Si α representa la proporción de hembras que sacrificamos en cada período, explicar por qué ahora la matriz que representa al modelo es:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0.6 & 0.8 - \alpha \end{pmatrix}.$$

- Explicar por qué no es deseable un $\alpha = 0.6$

- Experimentar con diferentes valores de α de manera tal que la población de hembras no crezca ni desaparezca.

7.- Supongamos un modelo de *Leslie* para describir la evolución de una población dividida en 7 clases de edades $\vec{X}(t+1) = L\vec{X}(t)$, $t = 0, 1, 2, \dots$, con

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0.19 & 0.44 & 0.80 & 0.50 & 0.45 \\ 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0 \end{pmatrix}, \quad \vec{X}(0) = \begin{pmatrix} 521 \\ 403 \\ 316 \\ 253 \\ 200 \\ 143 \\ 411 \end{pmatrix}$$

- ¿Cuál es la interpretación de los valores $L_{1,j}$, $j \geq 2$?
 - ¿Cuál es la interpretación de los valores $L_{i+1,i}$, $1 \leq i \leq 6$?
 - Calcular el valor propio dominante de L , e interpretar el resultado.
 - Encontrar la tasa r de crecimiento de la población teniendo en cuenta el resultado obtenido en el apartado anterior.
 - Calcular el vector propio asociado al valor propio dominante, e interpretar el resultado.
- 8.- Una sala de cine decide programar las películas según el siguiente método: si una semana se proyectó una norteamericana, a la semana siguiente se programará, dos de cada tres veces, una española, y una de cada tres veces, una francesa. Si la película programada fue francesa, dos de cada tres veces será norteamericana y una de cada tres francesa. Finalmente, si la película programada fue española, la semana siguiente se programará española una de cada tres veces y norteamericana dos de cada tres veces. Si inicialmente las cuotas de pantalla son el 50 % para el cine norteamericano, el 35 % para el cine español, y el 15 % para el francés.

- ¿Estamos ante una cadena de Markov regular? Justifica la respuesta.
- Comprueba que la matriz que representa al modelo tiene a $\lambda = 1$ como valor propio.
- Analiza el comportamiento a largo plazo del modelo para contestar a la siguiente cuestión. Después de seguir este esquema durante un “largo plazo”, ¿se habrá cumplido con la cuota de pantalla que exige programar al mes el 25 % de películas de producción nacional?

9.- Supongamos el modelo discreto matricial

$$X(t+1) = AX(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad A = \begin{pmatrix} 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.25 & 0 \\ 0.5 & 0.75 & 1 \end{pmatrix}$$

- ¿Son todos los estados accesibles?

- Si $X(0) = (10, 20, 0)$, ¿cuál será la distribución después de 30 años?
- 10.- Una población de aves se encuentra repartida entre dos humedades A y B . Se sabe que cada día un 20% de aves del A se traslada a B mientras que un 30% de aves de B lo hace a A .
- Si inicialmente hay el mismo número de aves en cada humedad, ¿qué porcentaje de éstas se encuentran en cada uno de ellos después de dos días?
 - ¿Qué porcentaje de ellas debe haber en cada humedad si se sabe que este porcentaje se mantiene constante a través del tiempo?. Comprueba el resultado
 - ¿Cuál es el porcentaje de aves en cada humedad después de un número elevado de días?
- 11.- Se pretende realizar el estudio de la contaminación de cierta región en la que se están produciendo vertidos industriales. Se han clasificado los terrenos en los siguientes niveles de contaminación: (a) terrenos limpios, (b) terrenos con nivel de contaminación medio, y (c) terrenos con nivel de contaminación alto. Se comprueba que la evolución de la contaminación de un año para otro se ajusta a los siguientes datos. Cada año se contamina un 30% de los terrenos limpios de la siguiente manera:
- El 20% con un nivel de contaminación medio
 - El 10% con un nivel de contaminación alto.
- Anualmente el 30% de los terrenos con nivel de contaminación media pasan a tener contaminación alta. Ante esta situación, la autoridades emprenden un plan de recuperación de las zonas contaminadas. El plan actúa directamente sobre los terrenos más contaminados consiguiendo, por un lado, limpiar totalmente el 70% de los terrenos con contaminación alta, y por otro, reducir la contaminación de otro 10% de zona de alta contaminación que pasa a contaminación media. El territorio estudiado tiene una extensión de 1000 hectáreas e inicialmente todas ellas estaban limpias. Estudiar la tendencia pasado un número suficientemente grande de años, ¿cuántas hectáreas de terreno estarán totalmente limpias?, ¿cuántas hectáreas de terreno estarán con una alta concentración de productos contaminantes?
- 12.- Una población de ardillas está dividida en tres clases de edades de dos años de duración, a las que llamaremos jóvenes, medianas y adultas. La matriz de Leslie viene definida de la siguiente manera: una hembra joven aporta otra hembra y una mediana 24, además la cuarta parte de las jóvenes sobreviven para llegar a medianas y el 50% de las medianas se hacen adultas.
- Estudiar la evolución de la población a través de la tasa neta de reproducción.

- ¿Tiene la matriz L un valor propio estrictamente dominante? Justifica la respuesta.
- Calcular el % de crecimiento o decrecimiento de la población.
- Si $\vec{X}(0) = (40, 20, 30)^T$. ¿Cuál será la población cuatro años después?.
- Si sabemos que a largo plazo la población de ardillas será de 7900. ¿Cómo estarán distribuidas en cada una de las clases?.

13.- Dado el modelo discreto matricial de Leslie,

$$\begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1/3 & 1 \\ \alpha & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{pmatrix}$$

- Si la unidad de tiempo se considera un año, explicar el significado de cada uno de los coeficientes de la matriz
- Calcular los valores de α para los cuales la población a largo plazo desaparece, permanece constante y aumenta indefinidamente.
- Hallar el valor de α para que la población crezca un 10% anual ¿Tienden las clases de edad, en este caso, hacia unas proporciones constantes? En caso afirmativo, encontrarlas.

14.- Sea la matriz

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

- 14.a.- ¿Es A una matriz de Leslie? Justificar la respuesta e interpretar biológicamente los elementos de la matriz.
- 14.b.- ¿Tiene la matriz A algún valor propio positivo estrictamente dominante? Justificar la respuesta
- 14.c.- Sea el modelo matricial:

$$\vec{x}(t+1) = A\vec{x}(t), \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

Si $\vec{x}(0) = (100, 100, 100)^T$, ¿cuál será el valor aproximado de $\vec{x}(30)$?

15.- Sea una población de hembras dividida en tres clases de edades de 5 años de duración. Su evolución está determinada por un modelo de Leslie siendo su matriz,

$$L = \begin{pmatrix} 1 & a_2 & 2 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix}$$

- ¿Desaparecerá esta población a largo plazo?
 - Encontrar el valor de a_2 para que cada 5 años la población aumente en un 50%
 - Para el valor de a_2 anteriormente encontrado. Si a largo plazo el número de hembras es de 800, ¿cuántas de ellas serán jóvenes?
-

