

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,

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

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

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

7.4. 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 7.14

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 aplicados a la Biología 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.

7.4.1. 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:

$$y_{t+1} = ry_t, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (7.5)$$

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 (7.5) deducimos,

$$y_1 = ry_0, \quad y_2 = ry_1(t) = r^2y_0, \quad \dots \quad y_t = r^ty_0.$$

De este modelo $y_t = y_0r^t$ 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 $y_t = y_0r^t$ 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 7.15

Recuperemos el Ejemplo 7.14 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 7.9 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.

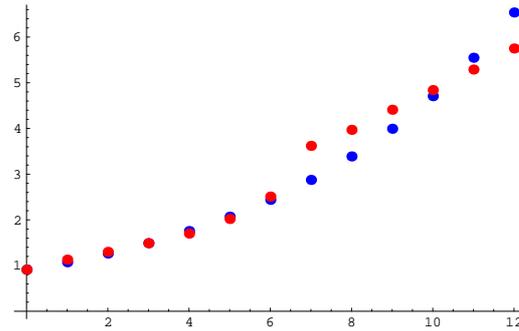


Figura 7.9. Rojo: Datos reales. Azul: $y_t = 0.91 * 1.17861^t$

- 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 $y_t = 0.925765 * 1.18417^t$

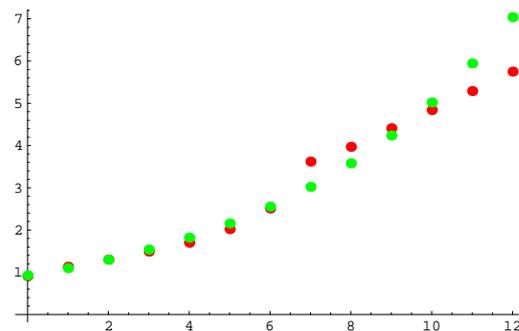


Figura 7.10. Rojo: Datos reales. Verde: $y_t = 0.925765 * 1.18417^t$.

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.

7.4.2. 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 7.16

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 tengamos 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 7.4 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 7.4.

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 7.11 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.

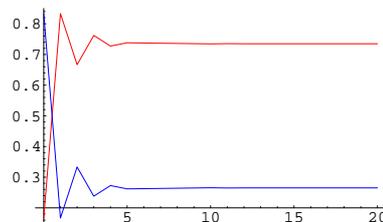


Figura 7.11. Rojo: proporción jóvenes. Azul: Proporción adultas

¿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 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.

7.4.3. 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:

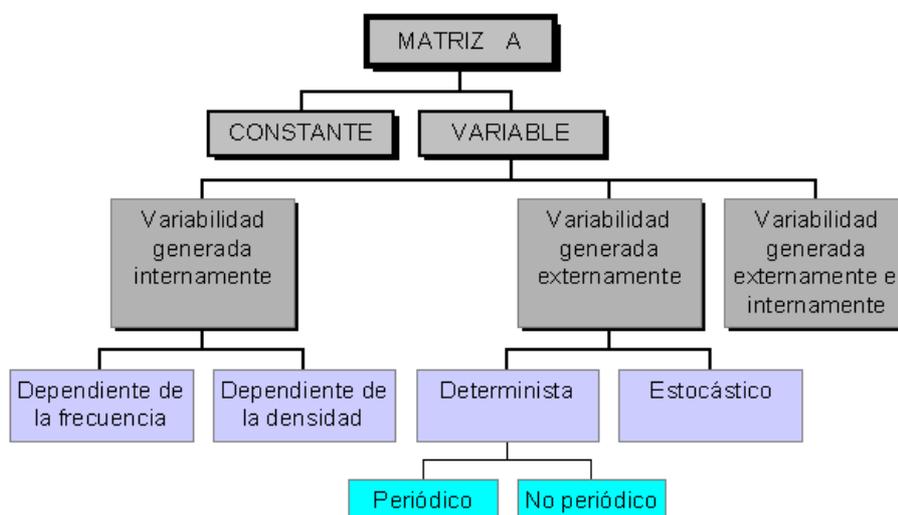


Figura 7.12. Clasificación de los modelos matriciales.

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 transcurra 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 mas allá de la clase i . También supondremos que hay al menos un $a_i > 0$ lo que garantiza que habrá nacimientos. A la clase donde $a_i > 0$ la llamaremos clase fértil.

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,

$$X_1(k) = a_1 X_1(k-1) + a_2 X_2(k-1) + a_3 X_3(k-1) + a_4 X_4(k-1). \quad (7.6)$$

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 .

$$X_{i+1}(k) = b_i X_i(k-1), \quad i = 1, 2, 3. \quad (7.7)$$

Expresando matricialmente (7.6) y (7.7) 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,

$$\vec{X}(k) = L\vec{X}(k-1) \quad (7.8)$$

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 (7.8) 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 7.17

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

$$p(\lambda) = \lambda^4 - a_1\lambda^3 - a_2b_1\lambda^2 - a_3b_1b_2\lambda - a_4b_1b_2b_3 = 0. \quad (7.9)$$

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

$$q(\lambda) = \frac{a_1}{\lambda} + \frac{a_2b_1}{\lambda^2} + \frac{a_3b_1b_2}{\lambda^3} + \frac{a_4b_1b_2b_3}{\lambda^4}. \quad (7.10)$$

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 7.13.

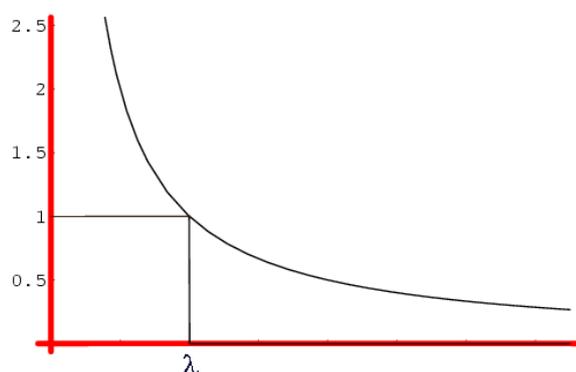


Figura 7.13. Representación gráfica de $q(\lambda)$

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 7.4.1 *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 7.4.2 *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 7.18

- 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 7.4.3 *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

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{1}{\lambda_1^k} \vec{X}(k) = d \vec{U}_1, \quad (7.11)$$

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 (7.11) 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

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

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 7.19

- 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 7.20

- 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 7.21

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

Clase de 0 a 14 años	$57.86 \times 0.620683 = 0.3591$	(35.91 %)
Clase de 14 a 29 años	$57.86 \times 0.577732 = 0.3340$	(33.40 %)
Clase de 30 a 44 años	$57.86 \times 0.530074 = 0.3069$	(30.69 %)

7.5. 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

$$y(t) = y(0) e^{rt}, \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (7.12)$$

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