

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  $\lambda_1$ ,

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

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

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 7.5 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 7.5.**

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.

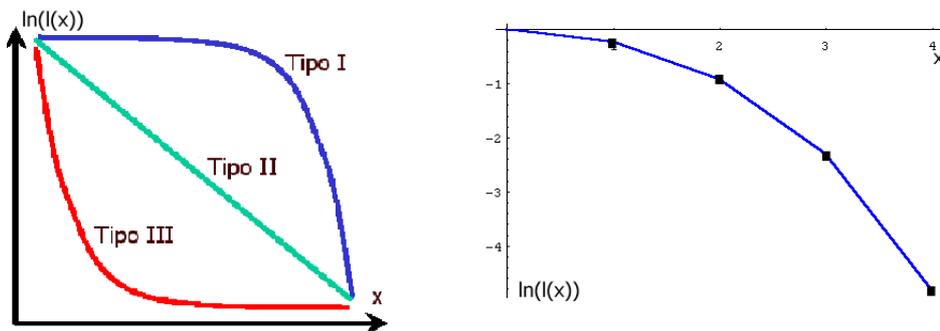
- Representaremos por  $l(x)$  a la probabilidad de que un individuo sobreviva desde el nacimiento hasta comienzos de la edad  $x$ .

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 7.14.

- 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 7.14.** Tipos de curvas de supervivencia.

Observemos en la Tabla 7.5 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 7.14 (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 7.22

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

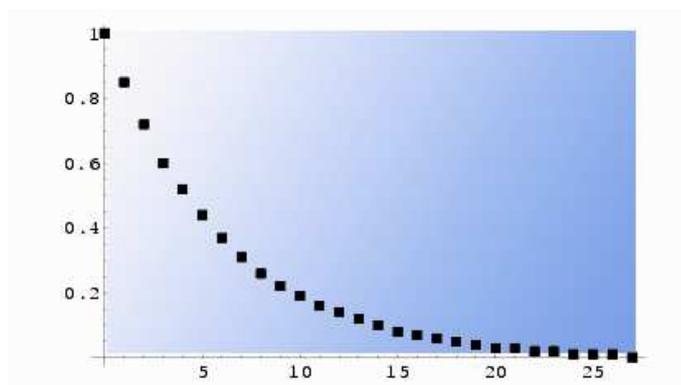
x	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Núm	100	85	72	61	52	44	37	31	26	22	19	16
x	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Núm	14	12	10	8	7	6	5	4	3	3	2	2

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 7.15.** 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 7.5 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 (11.1) 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,*

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

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 (11.1). 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

$$1 = \sum_{x=0}^k e^{-rx} l(x)b(x), \quad (7.13)$$

que es una adaptación de la ecuación de *Euler* (1707-1783). Desgraciadamente resolver (7.13) 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 (7.13). 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 (7.13) 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.

### 7.5.1. 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 (11.1). 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:

$$\begin{cases} X_1(t+1) = a_1X_1(t) + a_2X_2(t) + a_3X_3(t) + a_4X_4(t) \\ X_2(t+1) = b_1X_1(t) \\ X_3(t+1) = b_2X_2(t) \\ X_4(t+1) = b_3X_3(t) \end{cases}$$

O bien,

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

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 7.23

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**<sup>®</sup>,

**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  $\lambda_1 = 2.11355$ .

$$\begin{aligned} 0.935114/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) &= 0.72 &\Rightarrow & 72 \% \\ 0.353950/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) &= 0.28 &\Rightarrow & 27 \% \\ 0.016746/(0.935114 + 0.35395 + 0.0167467) &= 0.01 &\Rightarrow & 1 \% \end{aligned}$$

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

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

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

**EJEMPLO 7.24**

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]

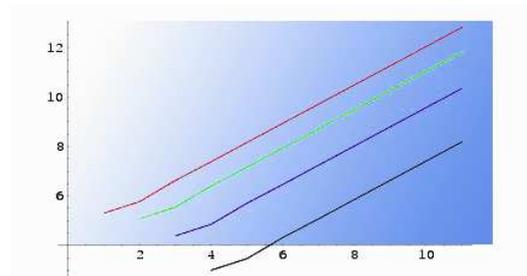
$$\{2.17332, -0.47682, -0.096498, 0\},$$

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 7.16.** 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).

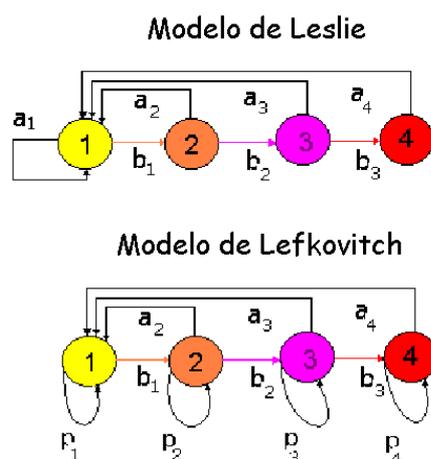
## 7.6. Modelo de Lefkovich

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. Lefkovitch* 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 7.17.** Comparación modelos de *Leslie* y *Lefkovitch*.

La Figura 7.17 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 7.25

- 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  $x_0 = (10, 5, 7)^T$  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]

{ {0.7192950, 0.5139203, 0.467440}, {0.7195268 - 5.5511151 10<sup>-17</sup> i, -0.302013 - 0.5624783 i, -0.053913 + 0.26791885 i}, {0.7195268 + 5.5511151 10<sup>-17</sup> 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.