



Tema 7

MODELOS DISCRETOS MATRICIALES

7.1. 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*.

7.2. 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 7.2.1 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 7.2.2 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:

$$P_{ij} \geq 0, \quad \sum_{i=1}^m P_{ij} = 1, \quad i, j \in \{1, 2, \dots, m\}. \quad (7.1)$$

7.2.1. 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

$$p_j^t = p_1^{t-1}P_{j1} + p_2^{t-1}P_{j2} + \dots + p_m^{t-1}P_{jm}, \quad j = 1, 2, \dots, m. \quad (7.2)$$

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 (7.2) podemos expresarlas

$$\vec{X}(t) = A \vec{X}(t-1), \quad t = 1, 2, \dots, n. \quad (7.3)$$

La cadena de *Markov* homogénea está representada por el sistema de ecuaciones lineales en diferencias anteriores. Observemos que por las condiciones (7.1) 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.

7.2.2. 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.

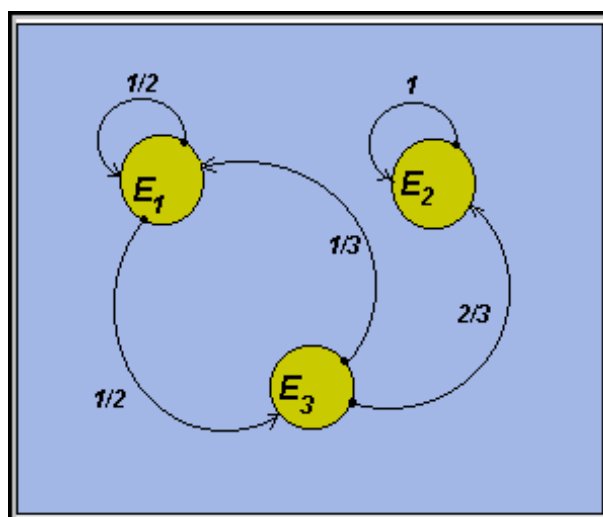


Figura 7.1. Diagrama de estados.

En la Figura 7.1 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 7.1

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 7.2

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 7.2.

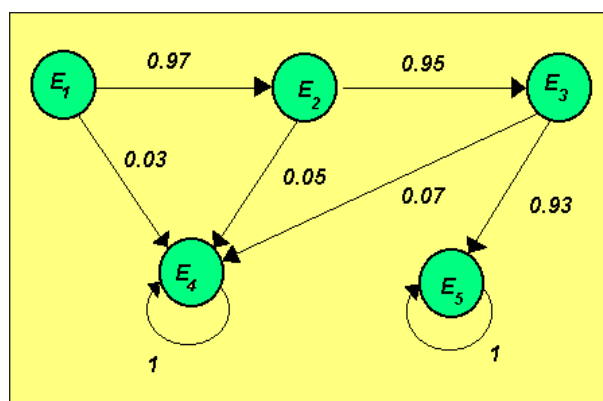


Figura 7.2. Diagrama de estados.

7.2.3. 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 7.2.3 *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

$$P[E_i^{n-1}/E_j^0] = A^{n-1}(i, j). \quad (7.4)$$

Haciendo uso de la ley de la probabilidad total,

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

Por la hipótesis (7.4) de inducción $P[E_k^{n-1}/E_j^0] = A^{n-1}(k, j)$, 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 $AA^{n-1} = A^n$.

DEFINICIÓN 7.2.4 *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.

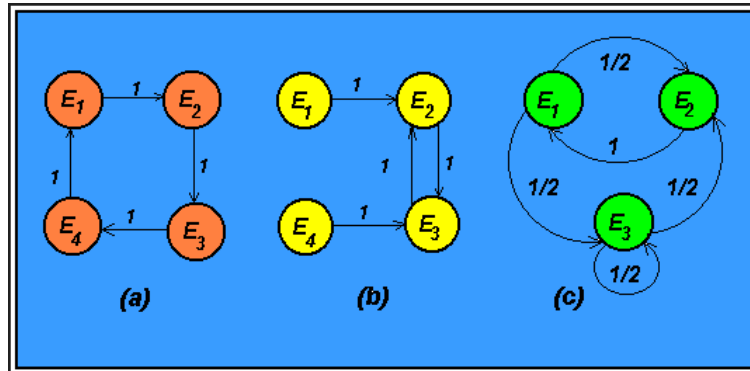


Figura 7.3. Ejemplos de cadenas de Markov.

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 7.3 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

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

7.2.4. 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 7.2.5 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 7.2.6 *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 7.2.6 anterior, observemos que en el Ejemplo 7.1 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 7.3

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 .

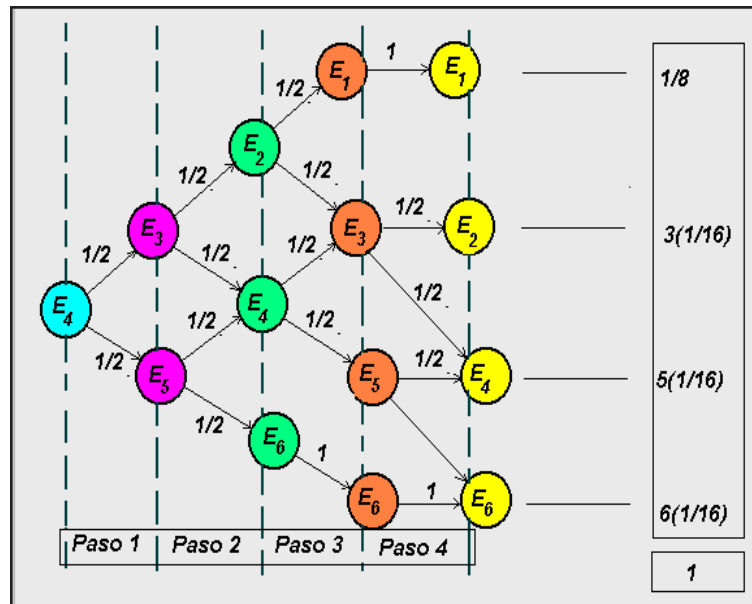


Figura 7.4.

- 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 7.4, 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

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

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 7.4

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 7.5. 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.

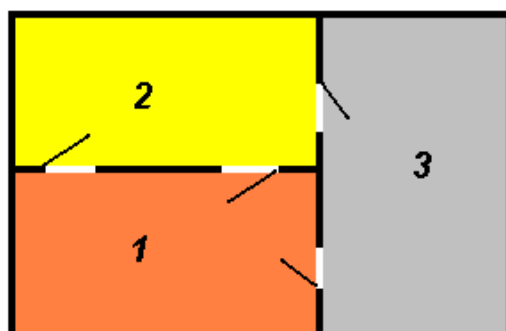
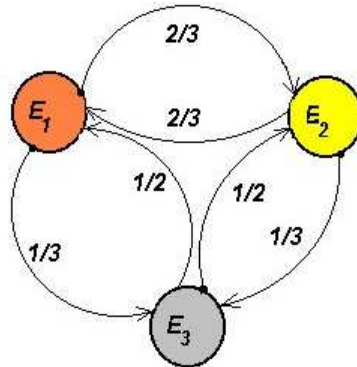


Figura 7.5.

- 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 7.2.6.

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 $t \rightarrow \infty$,

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

7.3. Cadenas de Markov y Genética

A continuación utilizaremos las cadenas de *Markov* para estudiar como se propaga un determinado rasgo hereditario en sucesivas generaciones.

7.3.1. Herencia autosómica

Los genes son las unidades más pequeñas de la herencia. Como es sabido, los genes son partes de la molécula de ADN que se encuentran en los cromosomas, los cuales codifican la secuencia de aminoácidos de una proteína. Además, el ADN no sólo lleva esta información, sino que es capaz de hacer nuevas copias de sí mismo. El cuerpo humano tiene un número aproximado de entre diez y cien billones de células. Cada una de las células tiene 46 cromosomas, con un número aproximado de 100.000 genes.

El rasgo que se va a heredar está regido por dos genes, cada uno de los cuales es usual representarlo con las letras A y a . Si el tipo de herencia es autosómica¹ los individuos de la población, independientemente del sexo poseen los dos genes, siendo AA , Aa y aa los diferentes pares que pueden formarse. A estos conjuntos de dos genes se les conoce como **genotipo** del individuo y determinan la forma en que el rasgo controlado por los genes se manifiesta en el individuo. Por ejemplo, en algunos tipos de flores determinan su color; el genotipo AA produce flores rojas, el Aa rosas, y el aa blancas. También el color de los ojos viene configurado por los genotipos, de esta manera AA y Aa dan lugar a personas que tienen los ojos color café y el genotipo aa de color azul. En este caso se dice que el gen A **domina** al a o que a es **recesivo** con respecto al A .

Si la herencia es autosómica un individuo forma su genotipo heredando un gen de

¹Cualquier cromosoma con exclusión del cromosoma sexual; los que son comunes a los dos sexos.

los dos del padre y uno de los dos de la madre, siendo el azar el que determina cuál de los dos genes pasa a su descendiente. Si uno de los padres es del genotipo aa y el otro del Aa , el descendiente recibirá siempre un gen a del aa y un gen A o a , con igual probabilidad, del progenitor del genotipo Aa . Así, el descendiente tiene la misma probabilidad de ser del genotipo aa o Aa .

| | $AA \times aa$ | $AA \times Aa$ | $AA \times aa$ | $Aa \times Aa$ | $Aa \times aa$ | $aa \times aa$ |
|------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| AA | 1 | 0.5 | 0 | 0.25 | 0 | 0 |
| Aa | 0 | 0.5 | 1 | 0.5 | 0.5 | 1 |
| aa | 0 | 0 | 0 | 0.25 | 0.5 | 1 |

Tabla 7.1.

En la tabla anterior aparecen las probabilidades de los posibles genotipos de los descendientes para todas las combinaciones posibles de los genotipos de los padres.

EJEMPLO 7.5

Supongamos que un agricultor tiene una gran población de plantas con una cierta distribución de tres tipos de genotipos, AA , Aa y aa . Este hombre desea iniciar un programa de cultivos en el que todas las plantas de la población sean fecundadas por una planta del genotipo AA . Queremos obtener la fórmula de la distribución de los tres posibles genotipos de la población, después de un cierto número de generaciones.

- Para $t = 0, 1, 2, \dots$,
 - $X_1(t)$ representa la fracción de las plantas del genotipo AA que hay en la generación de orden t
 - $X_2(t)$ representa la fracción de las plantas del genotipo Aa que hay en la generación de orden t
 - $X_3(t)$ representa la fracción de las plantas del genotipo aa que hay en la generación de orden t

En consecuencia, $X_1(0)$, $X_2(0)$ y $X_3(0)$ son las fracciones de la distribución inicial de los tres genotipos. También se tiene que,

$$X_1(t) + X_2(t) + X_3(t) = 1; \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

Por medio de la Tabla 7.1 se determina la distribución de los genotipos en cada generación a partir de la distribución en la generación anterior,

$$\begin{cases} X_1(t) = X_1(t-1) + \frac{1}{2}X_2(t-1) \\ X_2(t) = \frac{1}{2}X_2(t-1) + X_3(t-1) \\ X_3(t) = 0 \end{cases}, \quad t = 1, 2, \dots$$

Por ejemplo, la primera de las ecuaciones establece que todos los descendientes de una planta del genotipo AA serán también AA , si se sigue este programa de cultivo y que la mitad de las descendientes de una planta del genotipo Aa serán del genotipo AA . Estas ecuaciones podemos escribirlas de manera matricial,

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

donde,

$$\vec{X}(t) = \begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \\ X_3(t) \end{pmatrix}; \quad \vec{X}(t-1) = \begin{pmatrix} X_1(t-1) \\ X_2(t-1) \\ X_3(t-1) \end{pmatrix}; \quad A = \begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

De la ecuación $\vec{X}(t) = A\vec{X}(t-1)$, se deduce:

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

Entonces, podemos encontrar una expresión explícita para A^t , aplicamos la ecuación anterior y obtenemos una expresión explícita para $\vec{X}(t)$. Para ello, primero se diagonaliza la matriz A . Es decir, buscamos una matriz invertible C y una matriz diagonal D tales que

$$A = CDC^{-1}.$$

Entonces, se tiene que

$$A^t = CD^tC^{-1}.$$

En nuestro caso,

$$|A - \lambda I| = 0 \Rightarrow \lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = \frac{1}{2}, \quad \lambda_3 = 0,$$

y los valores propios asociados son:

$$\vec{U}_1 = (1, 0, 0)^T, \quad \vec{U}_2 = (1, -1, 0)^T, \quad \vec{U}_3 = (1, -2, 1)^T.$$

Por lo tanto,

$$C = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 0 & -1 & -2 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad D = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Luego,

$$\vec{X}(t) = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 0 & -1 & -2 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & (\frac{1}{2})^t & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 0 & -1 & -2 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} X_1(0) \\ X_2(0) \\ X_3(0) \end{pmatrix}.$$

Es decir,

$$\vec{X}(t) = \begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \\ X_3(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 - (\frac{1}{2})^t & 1 - (\frac{1}{2})^{t-1} \\ 0 & (\frac{1}{2})^t & (\frac{1}{2})^{t-1} \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(0) \\ X_2(0) \\ X_3(0) \end{pmatrix}.$$

Multiplicando,

$$\vec{X}(t) = \begin{pmatrix} X_1(0) + X_2(0) + X_3(0) - (\frac{1}{2})^t X_2(0) - (\frac{1}{2})^{t-1} X_3(0) \\ (\frac{1}{2})^t X_2(0) + (\frac{1}{2})^{t-1} X_3(0) \\ 0 \end{pmatrix}$$

Y como $X_1(0) + X_2(0) + X_3(0) = 1$, se tiene, para $t = 1, 2, \dots$:

$$\begin{cases} X_1(t) = 1 - (\frac{1}{2})^t X_2(0) - (\frac{1}{2})^{t-1} X_3(0) \\ X_2(t) = (\frac{1}{2})^t X_2(0) + (\frac{1}{2})^{t-1} X_3(0) \\ X_3(t) = 0 \end{cases}$$

Estas fórmulas proporcionan las fracciones de los genotipos de la generación de plantas de orden t , expresadas en función de las fracciones de los genotipos iniciales. Como $(\frac{1}{2})^t$ tiende a cero cuando t tiende a infinito, de estas ecuaciones deducimos

$$X_1(t) \rightarrow 1, \quad X_2(t) \rightarrow 0, \quad X_3(t) = 0.$$

Conclusión: Cuando t tiende a infinito, es decir, en el límite, todas las plantas de la población serán del tipo AA .

- Podemos considerar el ejemplo como una cadena de *Markov*, siendo los estados E_1, E_2 y E_3 los correspondientes a los genotipos AA, Aa y Aa respectivamente. Observemos que dicha cadena no es regular, ya que los estados E_1 y E_3 no son accesibles, y por tanto para estudiar el comportamiento a largo plazo de la matriz A^t no podemos hacer uso del Teorema 7.2.6.

Supongamos que p y q son las proporciones de los alelos A y a entre los machos y entre las hembras. Entonces, si suponemos que la población es grande, la probabilidad de que la descendencia reciba el alelo A de los dos padres es p^2 . De manera similar, las probabilidades de los genotipos Aa y aa son $2pq$ y q^2 , respectivamente. El término $2pq$ proviene del hecho de que los individuos Aa y aA tienen genotipos idénticos. Este resultado conduce al teorema siguiente, descubierto en forma independiente por *Hardy y Weinberg* en 1908.

RESULTADO 7.3.1 (Ley de Hardy-Weinberg) *Supongamos que en una gran población de padres, los alelos A y a de un gen particular se presentan en las proporciones p y $q = 1 - p$. Si suponemos que estas proporciones son las mismas para los machos y para las hembras y, además, que el apareo es aleatorio, la primera y todas las generaciones sucesivas se compondrán de los tres genotipos, AA, Aa y aa , en las proporciones $p^2, 2pq$ y q^2 .*

EJEMPLO 7.6

- El color de la flor del chícharo está controlado por un par de genes. Los tres genotipos AA , Aa y aa se caracterizan por sus flores rojas, rosas y blancas, respectivamente. Si se cultiva un campo al azar con 60% de flores rojas y 40% de flores blancas, ¿qué proporciones de los tres genotipos estarán presentes en la cuarta generación?

En este ejemplo $p = 0.6$ y $q = 0.4$. Por la ley de *Hardy - Weinberg*, las proporciones de flores rojas, rosas y blancas en la primera generación y en todas las demás son de $p^2 = 0.36$, $2pq = 0.48$ y $q^2 = 0.16$, respectivamente. Tengamos en cuenta que la Ley de *Hardy - Weinberg* sólo es válida cuando el apareo es aleatorio y cuando los tres genotipos son igualmente viables. Situaciones donde el apareo no es aleatorio, se presentan frecuentemente en experimentos biológicos controlados. Por ejemplo, la cría de caballos de carreras.

7.3.2. Herencia ligada al sexo

En la herencia ligada al sexo² por el cromosoma X , el macho posee un gen A o bien a y la hembra dos AA , Aa , o aa . Se emplea la expresión *ligada al sexo por el cromosoma X* , porque tales genes se encuentran en dicho cromosoma, del cual el macho tiene uno y la hembra dos, lo que determina su sexo. La herencia de tales genes funciona de la manera siguiente:

- Un descendiente macho recibe, con igual probabilidad, uno de los genes de su madre y una descendiente hembra recibe con igual probabilidad el gen de su padre y uno de los de su madre.

Del comentario anterior deducimos la Tabla 7.2.

| | $A \times AA$ | $A \times Aa$ | $A \times aa$ | $a \times AA$ | $a \times Aa$ | $a \times aa$ |
|------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| A | 1 | 0.5 | 0 | 1 | 0.5 | 0 |
| a | 0 | 0.5 | 1 | 0 | 0.5 | 1 |
| AA | 1 | 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Aa | 0 | 0.5 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| aa | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.5 | 1 |

Tabla 7.2.

²Dos ejemplos muy conocidos de herencia ligada al sexo son el daltonismo, es decir, la imposibilidad de distinguir el rojo y el verde, y la hemofilia, la no coagulación de la sangre. Las dos enfermedades son producidas por dos genes recesivos que se encuentran en el cromosoma X . Para que un hombre sea daltónico tiene que recibir el gen de su madre a través del cromosoma X , mientras que en el caso de la mujer, tiene que recibir un gen del padre (daltónico) y otro de la madre. Esta es la causa de que existan más daltónicos entre los hombres que entre las mujeres.

Estamos interesados en un programa de fecundación o cruzamiento relacionado con la herencia ligada al sexo. Lo iniciamos con un macho y una hembra, se selecciona al azar dos de sus hijos, uno de cada sexo, y se cruzan repitiéndose sucesivamente el procedimiento. Con los animales es común hacer este tipo de cruzamientos. La pareja original macho-hembra puede ser cualquiera de los seis tipos que corresponden a las seis columnas de la Tabla 7.2.

$$A \times AA, \quad A \times Aa, \quad A \times aa, \quad a \times AA, \quad a \times Aa, \quad a \times aa$$

Las parejas de hermanos que se aparearán en las siguientes generaciones tienen una cierta probabilidad de ser alguno de estos seis tipos. Para calcularlas, siendo $t = 0, 1, 2, \dots$, estableceremos lo siguiente:

- $x_1(t)$ = la probabilidad de que una pareja de hermano y hermana sea del tipo $A \times AA$ en la generación de orden t .
- $x_2(t)$ = ídem del tipo $A \times Aa$
- $x_3(t)$ = ídem del tipo $A \times aa$
- $x_4(t)$ = ídem del tipo $a \times AA$
- $x_5(t)$ = ídem del tipo $a \times Aa$
- $x_6(t)$ = ídem del tipo $a \times aa$

Con estas probabilidades se puede formar un vector columna

$$\vec{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), x_3(t), x_4(t), x_5(t), x_6(t))^T, \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

y se verificará que $\vec{x}(t) = A^t \vec{x}(0)$, $t = 1, 2, \dots$, donde $A \in \mathcal{M}_{6 \times 6}$ es la matriz de transición.

EJEMPLO 7.7

Para calcular la matriz $A \in \mathcal{M}_{6 \times 6}$ elegimos, por ejemplo, para la generación de los padres la opción $A \times Aa$. Las diferentes posibilidades para los machos son A o a y para las hembras AA o aa , con lo cual, las distintas posibilidades para los hijos son: $A \times AA$, $A \times Aa$, $a \times AA$, $a \times Aa$, con probabilidades respectivas $\frac{1}{4}, \frac{1}{4}, \frac{1}{4}, \frac{1}{4}$. Con estas cantidades construimos la segunda columna de la matriz A . Razonando de la misma manera deducimos que la matriz A buscada es la indicada en la Tabla 7.3.

| | $A \times AA$ | $A \times Aa$ | $A \times aa$ | $a \times AA$ | $a \times Aa$ | $a \times aa$ |
|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| $A \times AA$ | 1 | 0.25 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $A \times Aa$ | 0 | 0.25 | 0 | 1 | 0.25 | 0 |
| $A \times aa$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.25 | 0 |
| $a \times AA$ | 0 | 0.25 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| $a \times Aa$ | 0 | 0.25 | 1 | 0 | 0.25 | 0 |
| $a \times aa$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.25 | 1 |

Tabla 7.3.

- Para calcular los valores y vectores propios de A recurrimos al programa **Mathematica**[®] de Wolfram Research Lt.

En primer lugar procedemos a definir la matriz de transición A .

```
A:={ {1,0.25,0,0,0,0}, {0,0.25,0,1,0.25,0}, {0,0,0,0,0.25,0},
      {0,0.25,0,0,0,0}, {0,0.25,1,0,0.25,0}, {0,0,0,0,0.25,1} };
```

y calculamos los valores propios de la matriz A

```
Eigenvectors[A]
```

```
{1., 1., 0.809017, -0.5, 0.5, -0.309017}
```

y sus vectores propios

```
Eigenvalues[A]
```

```
{ { 0, 0, 0, 0, 0, 1}, { 1, 0, 0, 0, 0, 0}, { -0.552272, 0.421898, 0.130374, 0.130374,
0.421898, -0.552272}, { 0.104257, -0.625543, -0.312772, 0.312772, 0.625543, -0.104257
}, { 0.288675, -0.57735, 0.288675, -0.288675, 0.57735, -0.288675 }, { -0.10385, 0.54377,
-0.439919, -0.439919, 0.54377, -0.103851 } }
```

Finalmente construimos la matriz de paso

```
C := Transpose[Eigenvectors[A]]
```

que nos permite diagonalizar la matriz A

```
diagonal := Inverse[C].A.C
```

El valor de A^t , para un valor de t grande podemos calcularlo haciendo

```
potencia := C.DiagonalMatrix[1., 1., 0.809017t, (-0.5)t, 0.5t, (-0.309017)t].Inverse[C]
```

```
Limit[potencia, t → Infinity]
```

O bien de manera aproximada

```
MatrixPower[A, 100]
```

En ambos casos:

$$A^t \rightarrow R = \begin{pmatrix} 1 & 0.66 & 0.33 & 0.66 & 0.33 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.33 & 0.66 & 0.33 & 0.66 & 1 \end{pmatrix}.$$

- **Conclusión:** Si suponemos, por ejemplo, que la pareja original es del tipo $A \times Aa$, entonces $X(0) = (0, 1, 0, 0, 0, 0)^T$, multiplicamos $RX(0)$ y obtenemos

$$(0.66, 0, 0, 0, 0, 0.33)^T.$$

A largo plazo, la probabilidad de que la pareja hermano y hermana sean del tipo $A \times AA$ es $2/3$, y la probabilidad de que sean del tipo $a \times aa$ es de $1/3$.

EJEMPLO 7.8

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.

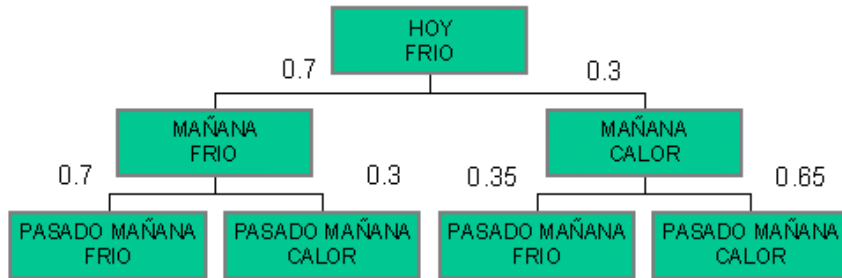


Figura 7.6. Diagrama en árbol.

- 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 7.6. 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 := ( 0.7  0.35 )
      ( 0.3  0.65 )

MatrixForm[MatrixPower[A, 100]]
( 0.538462  0.538462 )
( 0.461538  0.461538 )

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 7.9

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 7.10

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 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,

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

EJEMPLO 7.11

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 7.7.

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

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

$$\text{MatrixPower}[A, 500]$$

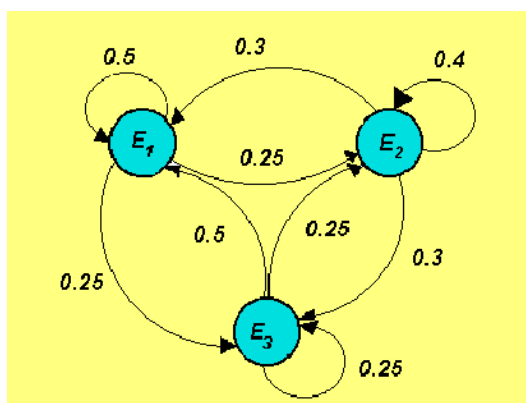
$$\{\{0.44176, 0.44176, 0.44176\}, \{0.294118, 0.294118, 0.294118\}, \\ \{0.264706, 0.264706, 0.264706\}\}$$


Figura 7.7. Diagrama de estados.

- Puesto que la cadena es regular, podemos utilizar el Teorema 7.2.6, para lo cual necesitamos conocer los valores y vectores propios de la matriz A .

$$\text{Eigenvalues}[A]$$

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

$$\text{Eigenvectors}[A]$$

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

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 7.12

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 7.2.5 y 7.2.6.

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

$$\vec{X}(t) = A^t \vec{X}(0) = (0.25, .25, 0.25, 0.25)^T,$$

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

EJEMPLO 7.13

- 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 7.1. 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.

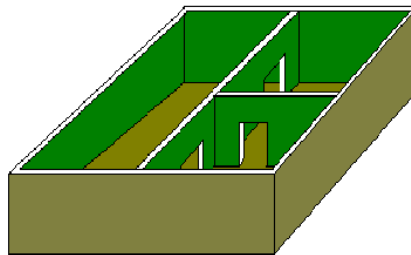


Figura 7.8.

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

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

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,

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

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

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

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.

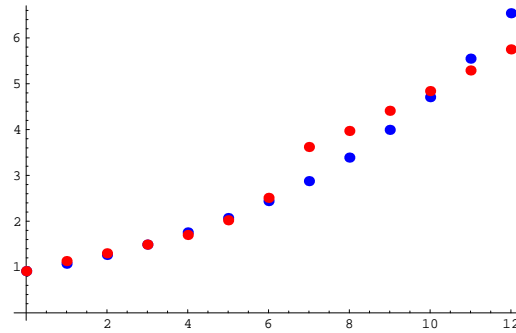


Figura 7.9. Rojo: Datos reales. Azul: $y_t = 0.91 * 1.17861^t$

- 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 $y_t = 0.925765 * 1.18417^t$

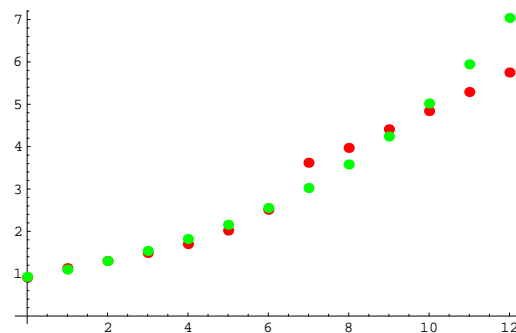


Figura 7.10. Rojo: Datos reales. Verde: $y_t = 0.925765 * 1.18417^t$.

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.

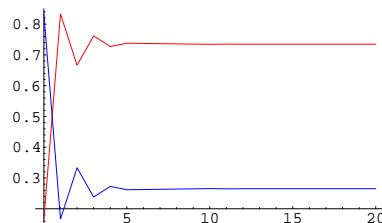


Figura 7.11. Rojo: proporción jóvenes. Azul: Proporción adultas

¿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, $4\gamma\alpha > 0$ 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:

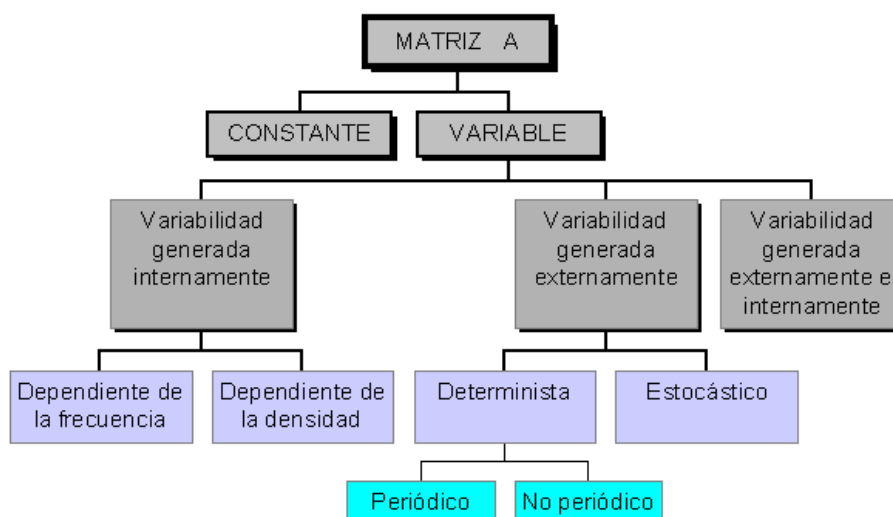


Figura 7.12. Clasificación de los modelos matriciales.

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.

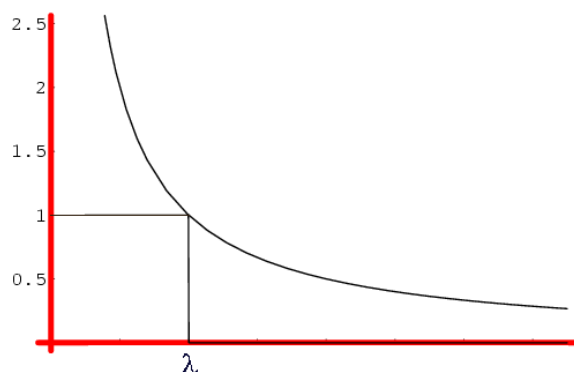


Figura 7.13. Representación gráfica de $q(\lambda)$

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,

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

La expresión $R = a_1 + a_2b_1 + \cdots + a_nb_1b_2 \cdots b_{n-1}$ 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 | $57.87 \times 0.620683 = 0.3591$ | (35.91 %) |
| Clase de 14 a 29 años | $57.87 \times 0.577732 = 0.3340$ | (33.40 %) |
| Clase de 30 a 44 años | $57.87 \times 0.530074 = 0.3069$ | (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.

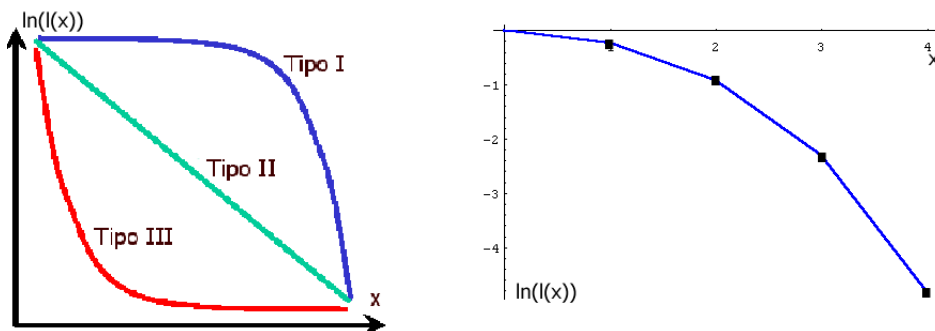


Figura 7.14. Tipos de curvas de supervivencia.

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,

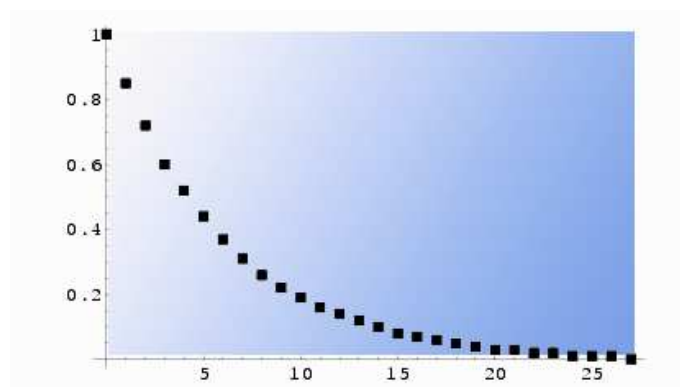


Figura 7.15. Representación gráfica de $(x, l(x))$

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 $\vec{X}(2)$

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

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

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 $\lambda_1 = 2.11355$.

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

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.

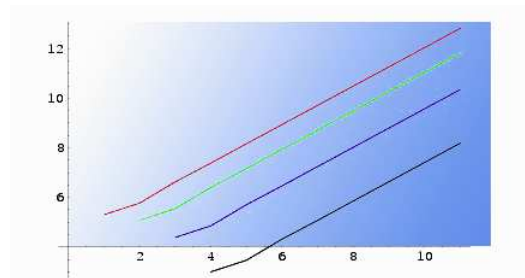


Figura 7.16. Evolución en cada clase de edad

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.

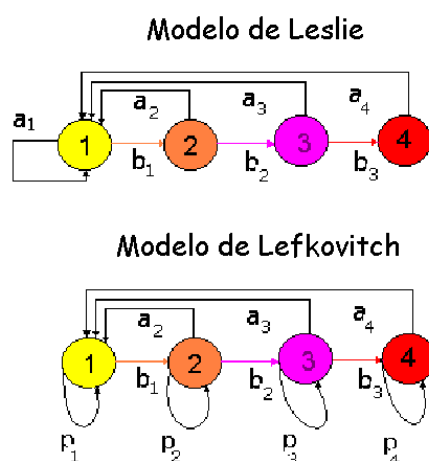


Figura 7.17. Comparación modelos de *Leslie* y *Lefkovitch*.

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 $\mathbf{x}_0 = (10, 5, 7)^T$ 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]

{ {0.7192950, 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,

$$\begin{aligned} 547115.39/(547115.39 + 390901.81 + 355547.78) &= 0.422951 \\ 390901.81/(547115.39 + 390901.81 + 355547.78) &= 0.302189 \\ 355547.78/(547115.39 + 390901.81 + 355547.78) &= 0.274859 \end{aligned}$$

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

7.7. 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?.

7.7.1. 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 7.18). La duración de cada clase era aproximadamente de ocho semanas.

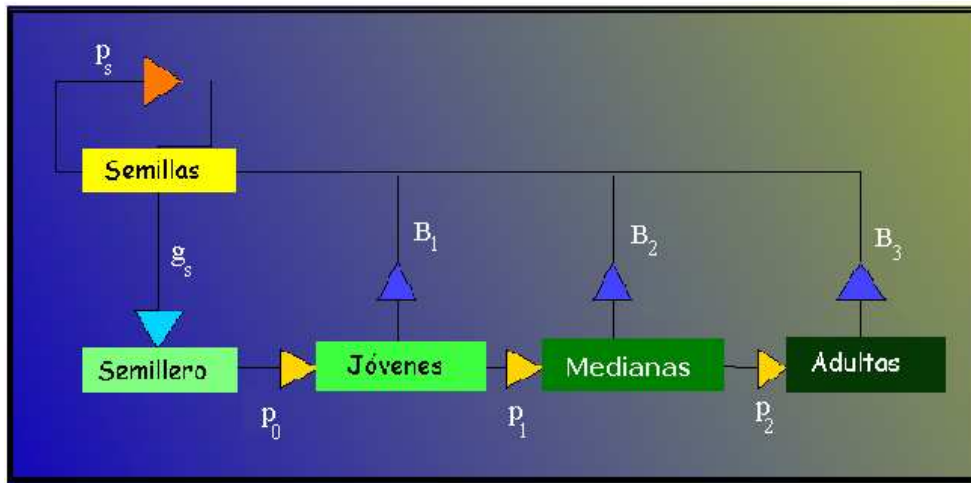


Figura 7.18. Ciclo de vida de *Poa annua*.

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:

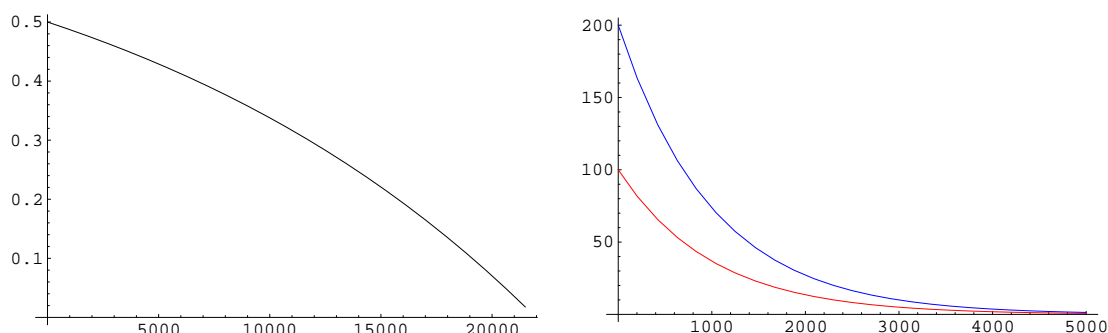


Figura 7.19. Izquierda = $p_0(N)$. Derecha = $B_1(N) = B_3(N)$ (rojo), $B_2(N)$ (azul).

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.

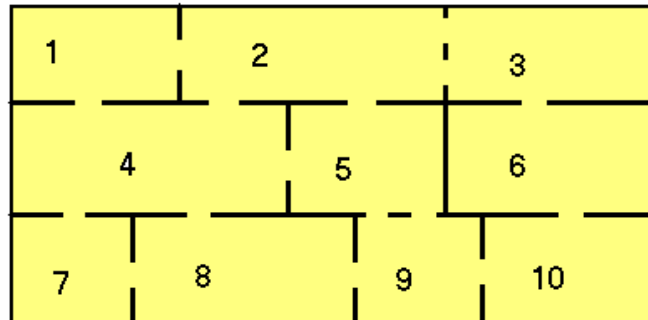
Puede comprobarse que la población crece y además se mantienen constantes las proporciones de cada una de las clases .

EJERCICIOS PROPUESTOS

EJERCICIO 6

- 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 aumente 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?
-



Tema 8

OTROS MODELOS MATRICIALES

8.1. Introducción

En este tema mostramos algunos ejemplos más elaborados de modelos matriciales que los estudiados en el tema anterior. Se inicia con dos casos prácticos en dinámica de poblaciones. En el primero se realiza una proyección para los próximos años de una colonia de pájaros, tomando como punto de partida los datos reales correspondientes al período 1991 - 1994. En el segundo se prueba como la reducción de una población de ardillas modifica la tasa de crecimiento de la población.

A continuación se presenta un modelo elemental que simula la producción de células rojas del cuerpo humano. Finalmente, se ofrece un modelo que puede ser utilizado en la gestión de un coto de caza o una granja para la explotación duradera de una población de animales y otro modelo para explotar de una forma racional la madera de un bosque.

8.2. Dinámica de una población de pájaros

El Helmeted Honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) es un tipo de pájaro de Australia que actualmente se encuentra en peligro de extinción. En esta sección construiremos un modelo matricial con el objetivo de estudiar la evolución de la población en los próximos años, basándonos en los datos que aparecen en la siguiente tabla, correspondientes al período 1991-1994.

| Edad | 1991 | 1992 | 1993 | 1994 |
|-------|------|------|------|------|
| 0 | 26 | 28 | 27 | 29 |
| 1 | 16 | 17 | 20 | 20 |
| 2 | 12 | 11 | 13 | 14 |
| 3 | 9 | 8 | 9 | 10 |
| 4 | 7 | 6 | 6 | 8 |
| 5 | 5 | 4 | 5 | 5 |
| 6 | 4 | 3 | 3 | 4 |
| 7 | 3 | 3 | 2 | 3 |
| 8 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 9 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Total | 85 | 83 | 88 | 97 |

Empezamos definiendo las hipótesis básicas sobre las que construiremos nuestro modelo.

- Dividiremos la población en cinco clases de edades. En la primera de ellas se encontrarán los pájaros hembras de edad 0, es decir de 0 a 12 meses, y en la última las hembras de 4 años o más (de 48 meses en adelante).
- Por la información de que disponemos, supondremos que las hembras de la primera clase no son fértiles y las fertilidades del resto de las clases son iguales.
- Los parámetros de natalidad y supervivencia se mantienen constantes.

En la tabla 8.1 hemos dispuesto el número de pájaros hembras para cada una de las cinco clases en el período 1991-1994.

| Clase | 1991 | 1992 | 1993 | 1994 |
|-------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| 1 | 26 | 28 | 27 | 29 |
| 2 | 16 | 17 | 20 | 20 |
| 3 | 12 | 11 | 13 | 14 |
| 4 | 9 | 8 | 9 | 10 |
| 5 | 22 | 19 | 19 | 24 |
| Total | 85 | 83 | 88 | 97 |

Tabla 8.1

Una rápida mirada al número total de individuos, nos permite conjeturar que la población tiende a crecer con el paso del tiempo. Podemos encontrar una primera aproximación de este crecimiento haciendo la media aritmética de los datos que disponemos. Es decir,

$$\frac{83 + 88 + 97}{3} = 1.04633,$$

la población crece año tras año a una media aproximada del 4.63 %.

Como sabemos, la primera fila de la matriz de transición del modelo, está formada por las tasas de natalidad,

$$a_{11} = 0, \quad a_{12} = a_{13} = a_{14} = a_{15} = \frac{\frac{28}{85-26} + \frac{27}{83-28} + \frac{29}{88-27}}{3} = 0.480298.$$

Por otro lado, el elemento a_{21} representa al porcentaje de individuos de la primera clase que sobreviven al pasar un año para llegar a la segunda,

$$a_{21} = \frac{\frac{17}{26} + \frac{20}{28} + \frac{20}{27}}{3} = 0.702958.$$

De forma similar, el resto de las tasas de supervivencia serán,

$$a_{32} = \frac{\frac{11}{16} + \frac{13}{17} + \frac{14}{20}}{3} = 0.717402$$

$$a_{43} = \frac{\frac{8}{12} + \frac{9}{11} + \frac{10}{13}}{3} = 0.751338$$

$$a_{54} = \frac{\frac{6}{9} + \frac{6}{8} + \frac{8}{9}}{3} = 0.7682.$$

Por último, encontramos la probabilidad de que una hembra de la última clase siga permaneciendo a la misma clase en el año próximo,

$$a_{55} = \frac{\frac{13}{22} + \frac{13}{19} + \frac{16}{19}}{3} = 0.705433.$$

En consecuencia, el modelo matricial $\vec{X}(t) = A \vec{X}(t-1)$, $t = 1, 2, \dots$ que representa a la dinámica de esta población de Helmeted Honeyeater es:

$$\begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \\ X_3(t) \\ X_4(t) \\ X_5(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0.48 & 0.48 & 0.48 & 0.48 \\ 0.702 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.717 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.751 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.7682 & 0.705 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(t-1) \\ X_2(t-1) \\ X_3(t-1) \\ X_4(t-1) \\ X_5(t-1) \end{pmatrix}$$

Si tomamos como vector inicial

$$\vec{X}(0) = (26, 16, 12, 9, 22)^T,$$

podemos saber la “bondad” del modelo, calculando el número de individuos en las siguientes generaciones. De esta manera, para el año 1992 el modelo predice

$$\begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \\ X_3(t) \\ X_4(t) \\ X_5(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0.48 & 0.48 & 0.48 & 0.48 \\ 0.702 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.717 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.751 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.7682 & 0.705 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 26 \\ 16 \\ 12 \\ 9 \\ 22 \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} 28 \\ 18 \\ 11 \\ 9 \\ 22 \end{pmatrix}$$

En la tabla siguiente pueden verse las proyecciones de la población para distintas generaciones,

| Clase | 1991 | 1992 | 1993 | 1994 | 1995 | 2011 | 2012 |
|--------------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|------------|
| 1 | 26 | 28 | 29 | 31 | 32 | 69 | 73 |
| 2 | 16 | 18 | 20 | 21 | 22 | 47 | 49 |
| 3 | 12 | 11 | 13 | 14 | 15 | 32 | 33 |
| 4 | 9 | 9 | 9 | 10 | 11 | 23 | 24 |
| 5 | 22 | 22 | 23 | 23 | 23 | 51 | 53 |
| Total | 85 | 88 | 94 | 99 | 103 | 222 | 232 |

El modelo prevé un crecimiento de la población con una tasa

$$\frac{\frac{88}{85} + \frac{94}{88} + \frac{99}{94} + \frac{103}{99}}{4} = 1.048,$$

del 4.8%, muy parecida a la obtenida con los datos reales de los primeros años. Además, en el período 2011 - 2012 la población se espera que crezca $232/222 = 1.04505$, un 4.5%.

Si utilizamos el programa **Mathematica**[®] para conocer los valores y vectores propios de la matriz A , obtenemos $\lambda_1 = 1.04897$ como valor propio dominante y

$$\vec{U}_1 = (0.659, 0.441, 0.301, 0.216, 0.482)^T,$$

su vector propio asociado. En consecuencia, a largo plazo, la población crecerá a un ritmo del 4.897% anual, y los porcentajes de hembras en cada una de las clases se mantendrán constantes, tal y como puede observarse en la Figura 8.1.

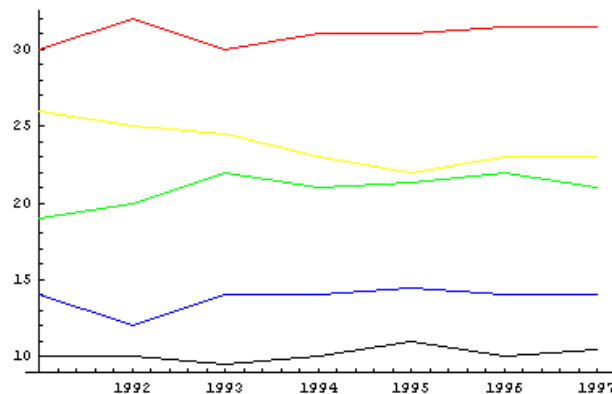


Figura 8.1. Rojo=clase 1, verde=clase 2, azul=clase 3, negro=clase 4, amarillo=clase 5

8.3. Dinámica de una población de ardillas

Recordemos que entendemos por dinámica de la población a la variación del número de individuos de una población en función del tiempo. Como un caso particular de este tipo de dinámica, mostraremos un ejemplo concreto que corresponde a la evolución a largo plazo de una población de ardillas (*Spermophilus armatus*).

Estas ardillas pueden encontrarse en el estado de Utah en USA, y suelen despertarse de la invernación cada año a finales de Marzo o primeros del mes de Abril, dependiendo de las condiciones climatológicas. Las hembras paren muy rápidamente después de despertar y establecer su territorio. En los primeros días de Mayo nacen las crías y las ardillas jóvenes dejan sus madrigueras aproximadamente tres semanas después. Durante los meses de Junio y Julio todas las clases de edades y sexos son activas. Finalmente, los adultos comienzan la hibernación a finales de Julio, de tal manera que en Septiembre todas las ardillas están de nuevo invernando en sus madrigueras.

La investigación se realizó en dos fases, la primera de ellas se desarrolló desde 1964 a 1968, y se dejó plena libertad a la población. En este caso, el número de ardillas fluctuó entre 178 y 255, con una media de 205. La primera parte de la tabla 8.2 corresponde a la tabla de vida durante esa primera etapa.

La segunda fase se desarrolló entre los años 1968 - 1971 y los investigadores intervinieron reduciendo la población a 100 ardillas. La segunda parte de la tabla 8.2 muestra su tabla de vida, para esta segunda etapa.

| x(año) | l(x) | b(x) | l(x) | b(x) |
|--------|-------|------|-------|------|
| 0.00 | 1.000 | 0.00 | 1.000 | 0.00 |
| 0.25 | 0.662 | 0.00 | 0.783 | 0.00 |
| 0.75 | 0.332 | 1.29 | 0.398 | 1.71 |
| 1.25 | 0.251 | 0.00 | 0.288 | 0.00 |
| 1.75 | 0.142 | 2.08 | 0.211 | 2.24 |
| 2.25 | 0.104 | 0.00 | 0.167 | 0.00 |
| 2.75 | 0.061 | 2.08 | 0.115 | 2.24 |
| 3.75 | 0.026 | 2.08 | 0.060 | 2.24 |
| 4.75 | 0.011 | 2.08 | 0.034 | 2.24 |
| 5.75 | 0.000 | 0.00 | 0.019 | 2.24 |
| 6.75 | - | - | 0.010 | 2.24 |
| 7.75 | - | - | 0.000 | 0.00 |

Tabla 8.2.

Si analizamos los resultados utilizando como software **Populus**[®], observamos que durante la primera de las fases las tasas de nacimientos y muertes estaban equilibradas, generando una tasa de crecimiento negativo ($r = -0.0207$ ardillas/(ardillas \times año)).

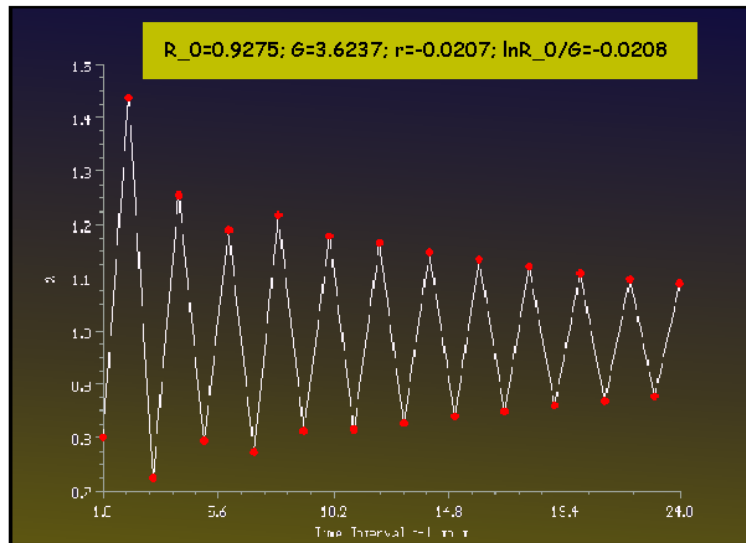


Figura 8.2 Evolución de $\lambda = e^r$ (primer caso)

En la Figura 8.2 se aprecia que a medida que aumentamos el número de años, $\lambda = e^r$ tiende al valor 0.979512.

La Figura 8.3 representa la distribución estable de clases

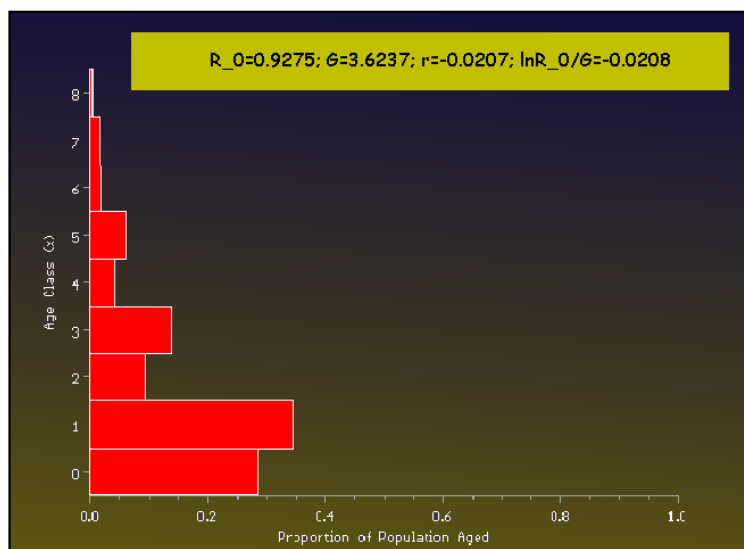


Figura 8.3. Distribución por edades (primer caso)

Cuando se reduce la densidad de población de ardillas, la natalidad supera a la mortalidad y se produce un aumento considerable en la tasa de crecimiento ($r=0.1267$ ardillas/(ardillas \times año))

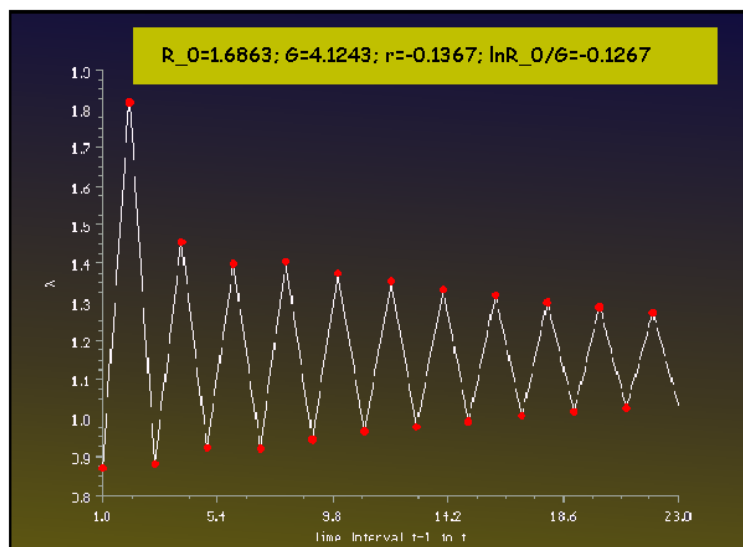


Figura 8.4. Representación gráfica de λ (segundo caso)

La Figura 8.4 muestra como ahora la estabilidad en las clases de edad tiene una tendencia diferente a la primera de las fases estudiadas.

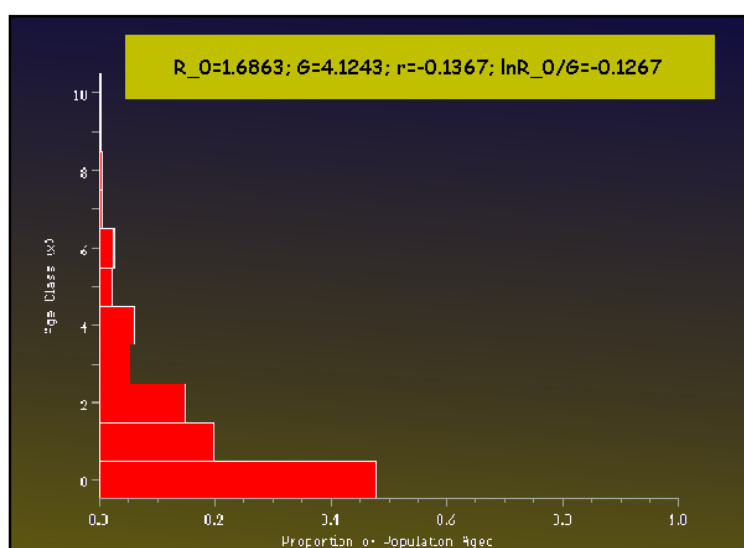


Figura 8.5. Distribución por edades (segundo caso)

En conclusión, la reducción en la densidad de la población pone de manifiesto que el agrupamiento tiene muchos efectos escondidos detrás de una determinada tasa de crecimiento. Por ejemplo, la natalidad, la mortalidad y la estabilidad en la estructura de edad, son muy sensibles a la densidad de la población.

8.4. Modelo para la producción de células rojas

En el sistema circulatorio las células rojas son las encargadas de transportar el oxígeno a través del cuerpo. En este proceso son destruidas y reemplazadas de forma

constante, por lo que su número debe mantenerse en un nivel fijo. Nos proponemos construir un modelo muy simple que simule la producción de estas células rojas en el cuerpo, para lo cual empezamos considerando unas hipótesis básicas de partida.

- 1.- El bazo filtra y destruye una cierta fracción de células al día.
- 2.- La médula ósea produce un número proporcional al número de células perdidas en el día anterior.

Tomando a estas restricciones como punto de partida, nuestro objetivo será determinar el número de células rojas existente para un día cualquiera k . Para ello, representaremos por,

- R_k al número de células rojas en circulación en el día k .
- M_k al número de células rojas producidas por la médula en el día k .
- α a la fracción destruidas por el bazo.
- γ a la producción constante (número producido por número perdido.)

De las hipótesis y definiciones anteriores se deduce que,

$$\begin{cases} R_{k+1} &= (1 - \alpha)R_k + M_k \\ M_{k+1} &= \gamma\alpha R_k \end{cases}$$

o bien, matricialmente

$$\begin{pmatrix} R_{k+1} \\ M_{k+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - \alpha & 1 \\ \gamma\alpha & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} R_k \\ M_k \end{pmatrix}, \quad \vec{X}(k+1) = A\vec{X}(k), \quad k = 1, 2, 3, \dots$$

Para estudiar su evolución en el tiempo, es necesario encontrar la potencia de la matriz A , ya que $\vec{X}(k) = A\vec{X}(k-1) = A^k\vec{X}(0)$. Necesitamos conocer, en primer lugar, los valores propios de la matriz A .

$$A := \{\{1 - \alpha\}, \{\gamma\alpha, 0\}\}$$

$$\text{Eigenvalues}[A]$$

$$\left\{ \frac{1 - \alpha - \text{Sqrt}[(-1 + \alpha)^2 + 4\alpha\gamma]}{2}, \frac{1 - \alpha + \text{Sqrt}[(-1 + \alpha)^2 + 4\alpha\gamma]}{2} \right\} \quad (8.1)$$

Veamos a continuación que el comportamiento del modelo dependerá de los valores propios de la matriz de transición A .

- **Si los dos autovalores son menores que uno** y $D = C^{-1}AC$ es la matriz diagonal, entonces D^k tiende a la matriz nula cuando $k \rightarrow \infty$. En consecuencia, $A^k = CD^kC^{-1}$ tiende a largo plazo a la matriz nula, y **en el cuerpo no quedarán células rojas**.

- **Si al menos uno de los autovalores es más grande que uno**, entonces D^k crecerá cuando $k \rightarrow \infty$, y A^k también lo hará. Esto significa que **el número de células rojas aumentará de forma continua con el tiempo** y llegará un momento en el que el individuo fallecerá.
- Entonces la única forma de **mantener constante el número de células rojas, sería cuando existiese un valor propio dominante que valiese uno**.

Pero teniendo en cuenta (8.1), esto último ocurrirá si y sólo si $\gamma = 1$. Supongamos, por tanto, que $\gamma = 1$ con $\lambda_1 = 1$ y $\lambda_2 = -\alpha$, si calculamos los vectores propios asociados

$$\vec{U}_1 = (1, \alpha), \quad \vec{U}_2 = (1, -1).$$

que nos permiten escribir

$$A^k = CD^kC^{-1} = \frac{1}{1+\alpha} \begin{pmatrix} 1 + \alpha(-\alpha)^k & 1 - (-\alpha)^k \\ \alpha(1 - (-\alpha)^k) & \alpha + (-\alpha)^k \end{pmatrix},$$

y deducir

$$R(k) = \frac{1}{1+\alpha} ((1 + \alpha(-\alpha)^k)R(0) + (1 - (-\alpha)^k)M(0)).$$

Como la fracción de células rojas α es reemplazada por el bazo cada día, si k es suficientemente grande, entonces $R(k)$ tiende al valor de equilibrio R^* , siendo

$$R^* = \frac{R(0) + M(0)}{1 + \alpha}. \quad (8.2)$$

Conclusiones:

- 1.- Al ser $(-\alpha)$ negativo, al calcular $(-\alpha)^k$ con $k \rightarrow \infty$, el número de células rojas oscilará (dependiendo de que k sea par o impar) para aproximarse al punto de equilibrio (8.2). Una posible explicación biológica de este hecho puede deberse al efecto de retardo, ya que el número de células rojas que la médula ósea produce hoy está en función de las que se destruyeron ayer.
- 2.- La convergencia hacia el punto de equilibrio (8.2) será muy rápida si α es pequeño, y esto significaría que el bazo filtra pocas células rojas del día anterior.
- 3.- Cuando se extrae sangre se reducen las cantidades $R(0)$ y $M(0)$ y hay una reducción en el punto de equilibrio que no se recupera con el tiempo. Este comportamiento del modelo entra en contradicción con la realidad, y por ello es necesario modificarlo. Una posible mejora sería

$$\begin{cases} R_{k+1} &= (1 - \alpha)R_k + \varepsilon \\ M_{k+1} &= \gamma\alpha R_k \end{cases},$$

ya que ahora el punto de equilibrio sería constante de valor ε/α .

8.5. Explotación de una población de animales

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

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

Por tanto, la población animal no se agota, solo se explota el excedente debido al crecimiento. La idea básica del modelo que queremos construir es el siguiente. Se parte de una población con una determinada distribución de las edades. Esta población tiene un período de crecimiento descrito por una matriz de *Leslie*. Al término de este período, se obtiene como rendimiento una fracción de cada una de las clases de edades. La duración del período de separación de los animales que conforman el rendimiento, debe ser breve en comparación con el período de crecimiento (para que el crecimiento o los cambios de la población sean despreciables en dicho período de separación). Finalmente, la población debe quedar con la misma distribución de las edades que la población original. Este ciclo se repite después de cada separación y por tanto, el rendimiento es duradero. Sea:

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

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

Sea L la matriz de *Leslie* que describe el crecimiento de la población; por lo tanto, $L\vec{X}$ será el vector de la distribución de las edades de la población al término del período de crecimiento (esto es, inmediatamente antes de la separación). Sea h_i con $i = 1, 2, 3, 4$, la fracción de hembras que se va a separar de las clases de orden i . Entonces en la primera clase, después de un período de crecimiento se pasa de X_1 hembras a,

$$a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + a_4X_4,$$

siendo el número de hembras que se separan

$$h_1(a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + a_4X_4),$$

y en consecuencia

$$a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + a_4X_4 - h_1(a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + a_4X_4),$$

serán las hembras que quedan en la primera clase después de la separación. Por tanto,

$$X_1 = a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + a_4X_4 - h_1(a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + a_4X_4).$$

Del mismo modo, en la segunda clase

$$b_1X_1 - h_2b_1X_1 = X_2,$$

y en la tercera y cuarta clase

$$\begin{aligned} b_2X_2 - h_3b_2X_2 &= X_3 \\ b_3X_3 - h_4b_3X_3 &= X_4. \end{aligned}$$

Las ecuaciones anteriores podemos expresarlas matricialmente,

$$\begin{aligned} (1 - h_1)(a_1X_1 + a_2X_2 + a_3X_3 + a_4X_4) &= X_1 \\ (1 - h_2)b_1X_1 &= X_2 \\ (1 - h_3)b_2X_2 &= X_3 \\ (1 - h_4)b_3X_3 &= X_4 \end{aligned} \tag{8.3}$$

Es posible realizar un razonamiento similar de forma más simplificada, haciendo uso del álgebra matricial. Sea

$$H = \begin{pmatrix} h_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & h_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & h_3 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & h_4 \end{pmatrix},$$

la matriz de separación de cada una de las clases. Si tenemos en cuenta lo que entendemos por una política duradera tenemos:

- La distribución de las edades al final del período de crecimiento ($L\vec{X}$) menos el rendimiento ($HL\vec{X}$) será igual a la distribución de las edades al comienzo del período de crecimiento (\vec{X}).

O bien,

$$L\vec{X} - HL\vec{X} = \vec{X} \quad \Rightarrow \quad (I - H)L\vec{X} = \vec{X}. \tag{8.4}$$

Las ecuaciones (8.3) y (8.4) son idénticas e indican que \vec{X} es un vector propio de la matriz $(I - H)L$ asociado al valor propio $\lambda = 1$. Por esta razón, los valores de h_i y \vec{X} que aparecen en el modelo no pueden tomar cualquier valor, sino que por el contrario estarán sometidos a ciertas restricciones que a continuación analizaremos.

Sabemos que la matriz de *Leslie* es,

$$L = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & a_3 & a_4 \\ b_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b_3 & 0 \end{pmatrix}.$$

Por tanto, la matriz $(I - H)L$ vale,

$$\begin{pmatrix} (1 - h_1)a_1 & (1 - h_1)a_2 & (1 - h_1)a_3 & (1 - h_1)a_4 \\ (1 - h_2)b_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & (1 - h_3)b_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & (1 - h_4)b_3 & 0 \end{pmatrix}.$$

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

$$\begin{aligned} & (1 - h_1)(a_1 + a_2b_1(1 - h_2) + a_3b_1b_2(1 - h_2)(1 - h_3) \\ & + a_4b_1b_2b_3(1 - h_2)(1 - h_3)(1 - h_4)) = 1 \end{aligned} \quad (8.5)$$

Esta ecuación, proporciona unas restricciones para las fracciones h_i de separación de los animales. Solo aquellos valores que cumplan esta ecuación y pertenezcan al intervalo $(0, 1)$ dan origen a un rendimiento duradero.

Si h_i con $i = 1, 2, 3, 4$ satisfacen la ecuación (8.5), la matriz $(I - H)L$ tiene como valor propio $\lambda_1 = 1$ y además este valor propio tiene grado de multiplicidad 1 (ya que el valor propio positivo de una matriz de *Leslie* tiene siempre multiplicidad uno). Por tanto, solo existe un vector propio \vec{X} linealmente independiente que cumple la ecuación,

$$(I - H)L\vec{X} = \vec{X},$$

de valor,

$$\vec{X} = \vec{U}_1 = (1, b_1(1 - h_2), b_1b_2(1 - h_2)(1 - h_3), b_1b_2b_3(1 - h_2)(1 - h_3)(1 - h_4))^T.$$

Este vector, determinará la fracción de hembras que quedará en cada una de las 4 clases después de la separación si se sigue una política de explotación duradera. El número de animales suele estar condicionado por restricciones, por ejemplo del tipo ecológico (espacio, tipo de especies) o económico (precio de venta de los animales de cada clase).

8.5.1. Explotación uniforme

Suele ocurrir con frecuencia que en muchas poblaciones es difícil distinguir o capturar animales de una determinada edad. Por este motivo, es razonable pensar que la captura se realiza al azar, lo que equivale suponer que se separa la misma fracción en cada una de las clases. En consecuencia, un primer caso de estudio es

$$h = h_1 = h_2 = h_3 = h_4.$$

Entonces, la ecuación $(I - H)L\vec{X} = \vec{X}$, se convertirá en

$$(1 - h)L\vec{X} = \vec{X} \quad \Rightarrow \quad L\vec{X} = \left(\frac{1}{1 - h}\right)\vec{X}.$$

De este modo, $1/(1-h)$ debe ser el valor propio único positivo λ_1 de la matriz de crecimiento de *Leslie*, L

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

Despejando h se obtiene

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

El vector \vec{X} es, en este caso, igual al vector propio de L correspondiente al valor propio λ_1

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

Del valor de h encontrado, podemos deducir que, cuanto mayor sea λ_1 , mayor será la fracción de los animales que se pueden separar de la población sin agotarla. Se observa también que si $\lambda_1 > 1$, la fracción a separar h se encuentra en el intervalo $(0, 1)$. Esto era de esperar ya que $\lambda_1 > 1$ significa que la población aumenta con el paso del tiempo.

8.5.2. Separación de la clase de menor edad

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

$$h_1 = h, \quad h_2 = h_3 = h_4 = 0.$$

Bajo estas consideraciones, la ecuación (8.5) se transformará en

$$(1-h)(a_1 + a_2 b_1 + a_3 b_1 b_2 + a_4 b_1 b_2 b_3) = 1,$$

o lo que es lo mismo $(1-h)R = 1$, siendo R la tasa neta de reproducción de la población, correspondiente a la matriz L . Luego,

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

En esta ecuación se observa que una política de explotación duradera se logra cuando $R > 1$, lo que equivale a que crezca la población.

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

$$\vec{X} = (1, b_1, b_1 b_2, b_1 b_2 b_3)^T,$$

ya que $\lambda_1 = 1$. En efecto, $(I - H)L\vec{X} = \vec{X}$,

$$\begin{pmatrix} (1-h)a_1 & (1-h)a_2 & (1-h)a_3 & (1-h)a_4 \\ b_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b_3 & 0 \end{pmatrix} \vec{X} = \vec{X}.$$

En este caso la tasa neta de reproducción $R' = 1$ será

$$R' = (1 - h)[a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 + a_4b_1b_2b_3] = (1 - h)R = 1.$$

EJEMPLO 8.1

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

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

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

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

Necesitamos conocer los valores propios de la matriz L

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

y en consecuencia, la fracción buscada es

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

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

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

$$\vec{X} = (1, b_1/\lambda_1, b_1b_2/\lambda_1^2)^T = (1, 1/3, 1/18)^T.$$

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

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

siendo R la tasa neta de reproducción de la matriz L

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

Luego,

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

El vector de distribución de las edades será:

$$\vec{X} = (1, b_1, b_1b_2)^T = \left(1, \frac{1}{2}, \frac{1}{8}\right)^T.$$

EJEMPLO 8.2

Para una cierta especie de ovejas domésticas de Nueva Zelanda, cuyo período de crecimiento es de un año, se encontró la siguiente matriz de *Leslie*

$$L = \begin{pmatrix} 0.0 & 0.045 & 0.391 & 0.472 & 0.484 & 0.546 & 0.543 & 0.502 & 0.468 & 0.459 & 0.433 & 0.421 \\ 0.845 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.975 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.965 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.950 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.926 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.895 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.850 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.786 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.691 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.561 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.370 & 0 \end{pmatrix}$$

En cada uno de los casos estudiados, encontraremos la fracción h a separar, y el vector de la distribución de las edades de las ovejas, después de cada separación.

- **Separación uniforme.** Para conocer la fracción h necesitamos en primer lugar saber el valor propio positivo λ_1 . Para ello, utilizamos el ordenador y puede comprobarse que $\lambda_1 = 1.17557$

$$h = 1 - \frac{1}{\lambda_1} = 1 - \frac{1}{1.17557} = 0.15.$$

Entonces, la política de explotación uniforme consiste en separar, cada año, el 15 % de las ovejas en cada una de las doce clases.

A continuación encontramos la distribución de las edades de las ovejas, después de cada separación. En este caso, es proporcional al vector

$$\vec{X} = \left(1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_1 b_2}{\lambda_1^2}, \frac{b_1 b_2 b_3}{\lambda_1^3}, \dots, \frac{b_1 \cdots b_{11}}{\lambda_1^{11}} \right)^T = (1, 0.719, 0.59619, \dots)^T.$$

Por cada 1000 ovejas cuya edad está comprendida entre 0 y 1 año después de la separación, hay 719 ovejas cuya edad está comprendida entre 1 y 2 años, 596 entre 2 y 3 y así sucesivamente.

- **Separación de la clase de menor edad.** El segundo caso se resuelve con la misma técnica empleada en el ejemplo anterior. La tasa neta de reproducción es

$$\begin{aligned} R &= a_1 + a_2 b_1 + a_3 b_1 b_2 + \cdots + a_n b_1 b_2 b_3 \cdots b_{n-1} = \\ &= (0 + (0.045)(0.845) + \cdots + (0.421)(0.845) \cdots) = 2.513 \end{aligned}$$

La fracción que se separa de la primera clase es

$$h = 1 - \frac{1}{R} = 1 - \frac{1}{2.513} = 0.602.$$

La distribución de las edades de la población de ovejas, después de la separación, es proporcional al vector

$$\vec{v}_1 = (1, 0.845, 0.824, 0.795, 0.699, 0.626, 0.532, 0.418, 0.289, 0.162, 0.060)^T.$$

Si hacemos el producto $L\vec{U}_1$ obtenemos

$$(2.513, 0.845, 0.824, 0.795, 0.755, 0.699, 0.626, 0.532, 0.418, 0.289, 0.162, 0.060)^T,$$

que es el vector de la distribución de las edades inmediatamente antes de la separación. La suma total de todas ellas es 8.518, por lo que la primera, 2.513 supone el 29,5% del total. Esto significa que, inmediatamente antes de la separación, el 29.5% de la población está en la clase de menor edad. Como en esta clase se separa el 60.2%, se concluye que cada año el rendimiento equivale al 17.8% de la población total de ovejas.

EJEMPLO 8.3

Supongamos que disponemos de una granja con una capacidad para 1760 cerdas. Hemos dividido la población en tres clases de edad: jóvenes, medianas y adultas, cuyos precios de venta son 36 euros, 30 euros y 42 euros respectivamente.

La tabla siguiente corresponde a la distribución en las tres clases en los años 1998 y 2000:

| Edad | Núm. en 1998 | Núm. crías 1998-2000 | Núm. 2000 |
|--------|--------------|----------------------|-----------|
| [0, 2) | 160 | 160 | 1360 |
| [2, 4) | 300 | 1200 | 80 |
| [4, 6] | 100 | 0 | 0 |

Realizaremos un estudio para deducir si es más rentable económicamente sacrificar el mismo número de animales de cada una de las clases o si por el contrario interesa sólo sacrificar una parte de los animales más jóvenes.

- Para saber el crecimiento de la población es necesario conocer la matriz de *Leslie*, y en concreto los parámetros de natalidad y supervivencia de la población.

$$a_1 = \frac{160}{160} = 1, \quad a_2 = \frac{1200}{300} = 4, \quad a_3 = \frac{0}{100} = 0, \quad b_1 = \frac{80}{160} = \frac{1}{2}, \quad b_2 = \frac{200}{300} = \frac{2}{3}.$$

El modelo matricial será,

$$\begin{pmatrix} X_1(t) \\ X_2(t) \\ X_3(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 4 & 0 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1(t-1) \\ X_2(t-1) \\ X_3(t-1) \end{pmatrix}$$

- Para la **separación uniforme** de las hembras, es necesario encontrar el valor propio estrictamente dominante de matriz de *Leslie* así como su vector propio asociado.

$$\begin{vmatrix} 1-\lambda & 4 & 0 \\ 1/2 & -\lambda & 0 \\ 0 & 2/3 & -\lambda \end{vmatrix} = -\lambda(\lambda^2 - \lambda - 2) = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda_1 = 2, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = -1.$$

Como el valor propio dominante es $\lambda_1 = 2$, la fracción que debemos separar de cada una de las clases es

$$h = 1 - \frac{1}{2} = \frac{1}{2} = 0.5$$

el 50%. A continuación necesitamos el autovector asociado al autovalor $\lambda_1 = 2$,

$$\begin{pmatrix} -1 & 4 & 0 \\ 1/2 & -2 & 0 \\ 0 & 2/3 & -2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad \Rightarrow \quad \left. \begin{array}{l} \frac{1}{2}x - 2y = 0 \\ \frac{2}{3}y - 2z = 0 \end{array} \right\} \Rightarrow \begin{cases} x = 4\alpha \\ y = \alpha \\ z = \frac{1}{3}\alpha \end{cases}$$

Por tanto, el subespacio unidimensional de vectores propios asociados al $\lambda_1 = 2$ viene expresado por

$$S = \{(4\alpha, \alpha, 1/3\alpha) : \alpha \neq 0\},$$

el cual es generado por el vector $(4, 1, 1/3)$, o bien uno proporcional $(12, 3, 1)$.

Recordemos que una manera alternativa de encontrar este vector propio es,

$$\vec{U}_1 = \left(1, \frac{b_1}{\lambda_1}, \frac{b_1 b_2}{\lambda_1^2}\right)^T = \left(1, \frac{1/2}{2}, \frac{1/2 * 2/3}{2^2}\right)^T = \left(1, \frac{1}{4}, \frac{1}{12}\right)^T.$$

A la vista del vector propio, debemos repartir los 1760 animales entre las tres clases en la proporción $12 : 3 : 1$,

$$\frac{1760}{16} * 12 = 1320 \quad \text{animales en la primera clase}$$

$$\frac{1760}{16} * 3 = 330 \quad \text{animales en la segunda clase}$$

$$\frac{1760}{16} * 1 = 110 \quad \text{animales en la tercera clase.}$$

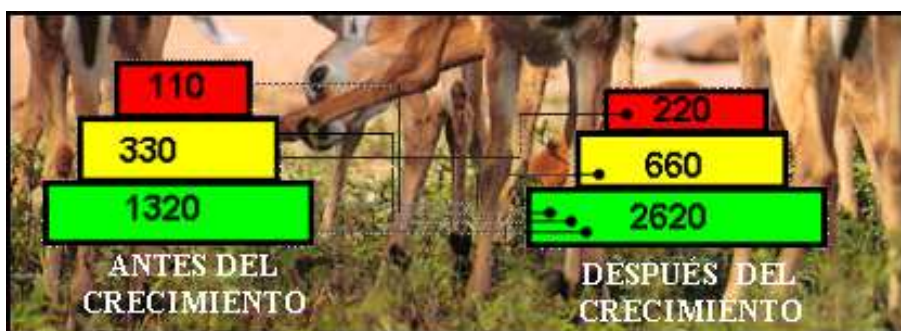


Figura 8.6. Distribución de las hembras antes y después de un período de crecimiento.

Ahora, debemos esperar un período de crecimiento (dos años),

$$\begin{pmatrix} 1 & 4 & 0 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1320 \\ 330 \\ 110 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2620 \\ 660 \\ 220 \end{pmatrix}.$$

Finalmente el número de animales que separamos de la primera clase será de,

$$2620 - 1320 = 2620 * \frac{1}{2} = 1320,$$

de la segunda,

$$660 - 330 = 660 * \frac{1}{2} = 330,$$

y de la tercera

$$220 - 110 = 220 * \frac{1}{2} = 110.$$

De esta manera, el beneficio obtenido es de

$$1320 * 36 + 330 * 30 + 110 * 42 = 62040 \quad \text{euros.}$$

- Para conocer la fracción a separar en el segundo tipo correspondiente a la separación de la **clase de la menor edad**, calculamos la tasa neta de reproducción,

$$R = a_1 + a_2b_1 + a_3b_1b_2 = 1 + \frac{4}{2} = 3,$$

entonces $h = 1 - 1/R = 1 - 1/3 = 2/3$, es decir un 66 % de las cerdas más pequeñas.

Al igual que en el caso anterior es necesario repartir los 1760 animales en las tres clases, por ello

$$\vec{X} = (1, b_1, b_1b_2)^T = \left(1, \frac{1}{2}, \frac{1}{3}\right)^T,$$

lo cual indica que la proporción buscada es 6 : 3 : 2. Estos porcentajes obligan a que 960 de los 1760 cerdas deben corresponder a las jóvenes, 480 a las medianas y 320 a las adultas. Por tanto, después de dos años el número de animales en cada una de las clases será de

$$\begin{pmatrix} 1 & 4 & 0 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 960 \\ 480 \\ 320 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2880 \\ 480 \\ 320 \end{pmatrix}.$$

El número de animales jóvenes que debemos separar será de $2880 - 960 = 2880 * 2/3 = 1920$, cuya venta supone un beneficio de $1920 * 36 = 69120$ euros.

- **Conclusión:** Interesa vender el 66 % de las hembras más jóvenes.

Para terminar, insistimos en el hecho de que es posible establecer muchas políticas diferentes de explotación duradera, todas aquellas que cumplan la restricción dada por la ecuación (8.5). Es evidente, que cada una de estas políticas dará lugar a un beneficio distinto y una cuestión básica es conocer cuál de ellas proporciona un beneficio máximo. Este problema es muy interesante de responder pero su resolución escapa de los objetivos del curso ya que para poderlo abordar es necesario tener nociones de programación lineal.

8.6. Modelo para la explotación de un bosque

Supongamos que disponemos de un bosque de pinos que deseamos explotarlo como árboles para madera. Para ello, cada período de tiempo (dependiendo de la matriz de crecimiento) cortamos y vendemos algunos de estos árboles. Por cada pino cortado, se planta en el mismo lugar otro. De esta manera, el número de árboles del bosque se conserva constante¹. Como es natural, los árboles de diferentes alturas tendrán diferentes precios. Para concretar, dividimos los árboles en cuatro clases de alturas,

¹En este modelo simplificado no se tendrá en cuenta los árboles que mueren entre dos temporadas de corte. Supondremos que cada árbol del almácigo que se planta, sobrevive y crece hasta que se corta para su venta

siendo p_i con $i = 1, 2, 3, 4$ el precio de un árbol que se encuentra en la clase i .

La primera clase está formada por los árboles cuya altura está comprendida en el intervalo $[0, h_1)$ y es normal suponer que no tienen valor económico ($p_1 = 0$). La clase de orden 4 está formada por los árboles de altura igual o mayor que h_3 . Representaremos por X_i con $i = 1, 2, 3, 4$ al número de árboles comprendido en la clase de orden i , que quedan sembrados después de cada temporada de corte. Con estos números puede formarse un vector

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

que se conoce con el nombre de vector de árboles no cortados.

Para que la explotación del bosque sea duradera, éste tiene que recuperar después de cada temporada de corte, la configuración fija dada por el vector de árboles no cortados, \vec{X} .

Uno de los objetivos fundamentales de esta sección será encontrar los vectores de árboles no cortados \vec{X} , que hagan posible la explotación duradera. Como el número total de árboles del bosque es fijo, se cumple

$$X_1 + X_2 + X_3 + X_4 = N,$$

donde la cantidad N dependerá, por ejemplo, del terreno disponible y del espacio requerido por cada árbol. Entre dos temporadas de corte, los árboles crecen dando una configuración al bosque igual a la de antes de cada temporada de corte. En esta temporada, se cortan un cierto número de árboles de cada clase. Finalmente, se planta un árbol en el lugar de cada uno de los árboles cortados de forma que el bosque recupere la configuración inicial.

Si nos encontramos entre dos temporadas de corte, un árbol de la clase i puede crecer de forma que pase a ser de una clase de mayor altura o bien, tener por alguna razón un crecimiento retardado y permanecer dentro de la misma clase. En consecuencia, es necesario definir los siguientes parámetros de crecimiento, g_i , para $i = 1, 2, 3, 4$:

- 1.- g_i = la fracción de árboles de la clase de orden i que crecen y pasan a la clase de orden $i + 1$ durante un período de crecimiento.
 - 2.- $1 - g_i$ = la fracción de árboles de la clase de orden i que permanecen dentro de la clase de orden i durante su crecimiento.
- Después de un período de crecimiento, el número de árboles en cada una de las clases será,

$$\begin{aligned} \text{Primera} &= (1 - g_1)X_1 \\ \text{Segunda} &= g_1X_1 + (1 - g_2)X_2 \\ \text{Tercera} &= g_2X_2 + (1 - g_3)X_3 \\ \text{Cuarta} &= g_3X_3 + X_4 \end{aligned}$$

- Supongamos que en una temporada se cortan Y_i , $i = 1, 2, 3, 4$ árboles de la clase de orden i . Al vector $\vec{Y} = (Y_1, Y_2, Y_3, Y_4)^T$ se conoce con el nombre de vector de árboles cortados,

$$\begin{aligned} \text{Primera} &= (1 - g_1)X_1 - Y_1 \\ \text{Segunda} &= g_1X_1 + (1 - g_2)X_2 - Y_2 \\ \text{Tercera} &= g_2X_2 + (1 - g_3)X_3 - Y_3 \\ \text{Cuarta} &= g_3X_3 + X_4 - Y_4 \end{aligned}$$

- Y plantamos el mismo número de árboles cortados

$$\begin{aligned} \text{Primera} &= (1 - g_1)X_1 - Y_1 + (Y_1 + Y_2 + Y_3 + Y_4) \\ \text{Segunda} &= g_1X_1 + (1 - g_2)X_2 - Y_2 \\ \text{Tercera} &= g_2X_2 + (1 - g_3)X_3 - Y_3 \\ \text{Cuarta} &= g_3X_3 + X_4 - Y_4 \end{aligned}$$

- Finalmente la configuración del bosque debe coincidir con la que tenía antes del período de crecimiento,

$$\begin{aligned} \text{Primera} &= (1 - g_1)X_1 + Y_2 + Y_3 + Y_4 = X_1 \\ \text{Segunda} &= g_1X_1 + (1 - g_2)X_2 - Y_2 = X_2 \\ \text{Tercera} &= g_2X_2 + (1 - g_3)X_3 - Y_3 = X_3 \\ \text{Cuarta} &= g_3X_3 + X_4 - Y_4 = X_4 \end{aligned}$$

Simplificando las ecuaciones anteriores,

$$\begin{cases} g_1X_1 = Y_2 + Y_3 + Y_4 \\ g_1X_1 - g_2X_2 = Y_2 \\ g_2X_2 - g_3X_3 = Y_3 \\ g_3X_3 = Y_4 \end{cases} \quad (8.6)$$

A este mismo resultado se llega de una manera más simplificada si hacemos uso del álgebra matricial. Para ello, si G es la matriz de crecimiento,

$$G = \begin{pmatrix} 1 - g_1 & 0 & 0 & 0 \\ g_1 & 1 - g_2 & 0 & 0 \\ 0 & g_2 & 1 - g_3 & 0 \\ 0 & 0 & g_3 & 1 \end{pmatrix}$$

Entonces

$$G\vec{X} = \begin{pmatrix} (1 - g_1)X_1 \\ g_1X_1 + (1 - g_2)X_2 \\ g_2X_2 + (1 - g_3)X_3 \\ g_3X_3 + X_4 \end{pmatrix}$$

nos da el número de árboles que hay en cada una de las 4 clases después del período de crecimiento.

Como sabemos, en cada temporada de corte, se cortará un total de $Y_1 + Y_2 + Y_3 + Y_4$ árboles. Este es también el número total de árboles agregados a la primera clase (los nuevos árboles) después de cada temporada de corte. Si se define la siguiente matriz de reforestación,

$$R = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix},$$

el vector columna

$$R\vec{Y} = \begin{pmatrix} Y_1 + Y_2 + Y_3 + Y_4 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

podemos escribir la ecuación que caracteriza a una política de explotación duradera.

- *Configuración al terminar el período de crecimiento, menos los árboles cortados, más la reforestación con nuevos árboles de almácigo será igual a la configuración al inicio de un período de crecimiento.*

O bien, en forma matemática

$$G\vec{X} - \vec{Y} + R\vec{Y} = \vec{X},$$

ecuación que también puede escribirse

$$(I - R)\vec{Y} = (G - I)\vec{X},$$

o bien,

$$\begin{pmatrix} 0 & -1 & -1 & -1 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} Y_1 \\ Y_2 \\ Y_3 \\ Y_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -g_1 & 0 & 0 & 0 \\ g_1 & -g_2 & 0 & 0 \\ 0 & g_2 & -g_3 & 0 \\ 0 & 0 & g_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1 \\ X_2 \\ X_3 \\ X_4 \end{pmatrix}.$$

Si desarrollamos la ecuación matricial anterior, obtenemos el mismo sistema de ecuaciones (8.6),

$$\begin{cases} g_1 X_1 = Y_2 + Y_3 + Y_4 \\ g_1 X_1 - g_2 X_2 = Y_2 \\ g_2 X_2 - g_3 X_3 = Y_3 \\ g_3 X_3 = Y_4 \end{cases}$$

Podemos ver que la primera de las ecuaciones es la suma de las tres ecuaciones restantes. Como $Y_i \geq 0$ para $i = 2, 3, 4$, las ecuaciones anteriores requieren que

$$g_1 X_1 \geq g_2 X_2 \geq g_3 X_3 \geq 0$$

8.6.1. El rendimiento óptimo duradero

Como se cortan Y_i árboles de la clase de orden i con $i = 2, 3, 4$ y como el precio de estos árboles es p_i , el rendimiento total en una temporada estará dado por

$$B = p_2 Y_2 + p_3 Y_3 + p_4 Y_4. \quad (8.7)$$

Ahora, combinando las distintas ecuaciones se puede enunciar el problema de la maximización del rendimiento del bosque para todas las posibles política de explotación que sean duraderas:

- **Obtener los valores no negativos X_1, X_2, X_3, X_4 que hagan máxima la expresión:**

$$\begin{aligned} B &= p_2 (g_1 X_1 - g_2 X_2) + p_3 (g_2 X_2 - g_3 X_3) + p_4 g_3 X_3 \\ &= p_2 g_1 X_1 + (p_3 - p_2) g_2 X_2 + (p_4 - p_3) g_3 X_3 \end{aligned}$$

sujetos a $X_1 + X_2 + X_3 + X_4 = N$ **y** $g_1 X_1 \geq g_2 X_2 \geq g_3 X_3 \geq 0$

Este problema pertenece al campo de la programación lineal, sin embargo, en nuestro caso sólo necesitaremos el siguiente resultado,

- **El rendimiento óptimo duradero se logra cortando todos los árboles de la misma clase y ninguno de las demás clases**

A continuación lo “comprobaremos” sin recurrir a la teoría de la programación lineal. Para ello, vamos a suponer que R_3 es el rendimiento que se obtiene al cortar todos los árboles de la tercera clase y ninguno de las demás.

Como los únicos árboles que se cortan son los de la tercera clase, se tendrá que

$$Y_1 = Y_2 = Y_4 = 0. \quad (8.8)$$

Además, como se cortan todos los árboles de la clase de orden 3, a largo plazo, nunca se tendrán árboles de mayor altura que los de esa clase. En consecuencia,

$$X_3 = X_4 = 0.$$

Así, con la sustitución en las ecuaciones (8.6) de la explotación duradera, se obtiene

$$\begin{cases} Y_3 = g_1 X_1 \\ 0 = g_1 X_1 - g_2 X_2 \\ Y_3 = g_2 X_2 \\ 0 = 0, \end{cases}$$

que también podemos escribirlas

$$Y_3 = g_1 X_1 = g_2 X_2 \quad \Rightarrow \quad X_2 = \frac{g_1 X_1}{g_2}. \quad (8.9)$$

Si sustituimos en

$$X_1 = X_2 + X_3 + X_4 = N,$$

puede despejarse X_1 y se obtiene

$$X_1 + \frac{g_1 X_1}{g_2} = N \Rightarrow X_1 = \frac{g_2}{g_1 + g_2} N = \frac{1}{1 + \frac{g_1}{g_2}} N. \quad (8.10)$$

El beneficio de la venta es $R_3 = p_3 Y_3$, pero por (8.9), $R_3 = p_3 g_1 X_1$, y teniendo en cuenta (8.10),

$$R_3 = p_3 g_1 \frac{1}{1 + \frac{g_1}{g_2}} N = \frac{p_3 N}{\frac{1}{g_1} + \frac{1}{g_2}}$$

O bien, haciendo un estudio similar para n clases y cortando todos los árboles de la clase k , el beneficio viene dado por la expresión,

$$R_k = \frac{p_k N}{\frac{1}{g_1} + \frac{1}{g_2} + \cdots + \frac{1}{g_{k-1}}}$$

Esta ecuación determina a R_k en función de los parámetros ya conocidos del crecimiento y el valor económico, para cualquiera que sea el valor de k ($k = 2, 3, \dots, n$). Resumiendo, el rendimiento óptimo, duradero se obtiene como sigue

TEOREMA 8.6.1 *El rendimiento óptimo duradero es el valor más grande de*

$$\frac{p_k N}{\frac{1}{g_1} + \frac{1}{g_2} + \cdots + \frac{1}{g_{k-1}}}$$

para $k = 2, 3, \dots, n$. El valor correspondiente de k es el número que determina la clase de árboles que deben cortarse por completo.

EJEMPLO 8.4

Los árboles de cierto bosque están divididos en tres clases de alturas y tienen una matriz de crecimiento, entre dos temporadas de corte como sigue,

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

Si el precio de los árboles de la segunda clase es de 30 euros, el de los de la tercera de 50 euros, deseamos saber la clase de árboles que debe cortarse por completo para lograr el rendimiento óptimo duradero.

- De la matriz de crecimiento obtenemos $g_1 = 1/2$ y $g_2 = 2/3$. Sustituyendo en

$$R_k = \frac{p_k N}{\frac{1}{g_1} + \frac{2}{g_2} + \cdots + \frac{1}{g_{k-1}}},$$

obtenemos su valor, para el caso en que se cortasen los árboles de la segunda y tercera clase

$$R_2 = \frac{30N}{2} = 15N, \quad R_3 = \frac{50N}{2 + 1.5} = 14N.$$

Conseguiremos un mayor beneficio si cortamos todos los árboles de la segunda clase.

- Si la plantación tuviese $N=1000$ árboles, entonces el beneficio de la venta es

$$R_2 = 15N = 15 \times 1000 = 15000 \text{ euros}$$

EJEMPLO 8.5

Para un bosque de pinos escoceses con período de crecimiento de seis años se encontró la siguiente matriz de crecimiento

$$G = \begin{pmatrix} 0.72 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.28 & 0.69 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.31 & 0.75 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.25 & 0.77 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.23 & 0.63 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.37 & 1.00 \end{pmatrix}$$

Supongamos que los precios de las cinco clases de árboles de mayor altura, son

$$p_2 = 50, \quad p_3 = 100, \quad p_4 = 150, \quad p_5 = 200, \quad p_6 = 250$$

- Interesa conocer la clase de árboles que debe cortarse por completo con el objetivo de obtener el rendimiento óptimo duradero. De la matriz G se obtiene

$$g_1 = 0.28, \quad g_2 = 0.31, \quad g_3 = 0.25, \quad g_4 = 0.23, \quad g_5 = 0.37.$$

Por el Teorema (8.6.1) deducimos

$$\begin{aligned} R_2 &= 50N/(0.28^{-1}) = 14.0N \\ R_3 &= 100N/(0.28^{-1} + 0.31^{-1}) = 14.7N \\ R_4 &= 150N/(0.28^{-1} + 0.31^{-1} + 0.25^{-1}) = 13.9N \\ R_5 &= 200N/(0.28^{-1} + 0.31^{-1} + 0.25^{-1} + 0.23^{-1}) = 13.2N \\ R_6 &= 250N/(0.28^{-1} + 0.31^{-1} + 0.25^{-1} + 0.23^{-1} + 0.37^{-1}) = 14.0N \end{aligned}$$

Se ve que R_3 es la cantidad mayor y por tanto, son los árboles de la tercera clase los que deben cortarse por completo cada seis años, para maximizar el rendimiento duradero.

- El rendimiento óptimo duradero es de $14.7N$, siendo N el número total de árboles que hay en el bosque.

EJEMPLO 8.6

En el Ejemplo anterior, deseamos conocer la relación entre los precios p_2, p_3, p_4, p_5 y p_6 para que los rendimientos R_k , con $k = 2, \dots, 6$ sean iguales.

- En este caso, cualquier política de explotación racional y duradera producirá el mismo rendimiento). Para obtener esta relación debemos comparar cualquiera de las clases con la segunda, esto es

$$R_2 = R_3 \Rightarrow \frac{p_2 s}{\frac{1}{28}} = \frac{p_3 s}{\frac{1}{28} + \frac{1}{31}} \Rightarrow \frac{p_3}{p_2} = 1.9$$

$$R_2 = R_4 \Rightarrow \frac{p_2 N}{\frac{1}{28}} = \frac{p_4 N}{\frac{1}{28} + \frac{1}{31} + \frac{1}{25}} \Rightarrow \frac{p_4}{p_2} = 3.02$$

Y así sucesivamente hasta conseguir la relación

$$1 : 1.9 : 3.02 : 4.24 : 5$$

EJEMPLO 8.7

Si los parámetros de crecimiento g_1, g_2, \dots, g_{n-1} son todos iguales, vamos a encontrar la relación entre los precios p_2, p_3, \dots, p_n , para que cualquier política de explotación racional y duradera sea óptima.

- Suponiendo que $g_1 = g_2 = \dots = g_{n-1}$, debemos de ir comparando tal y como hicimos en el ejercicio anterior.

$$R_2 = R_3 \Rightarrow \frac{p_2 N}{\frac{1}{g_1}} = \frac{p_3 N}{\frac{1}{g_1} + \frac{1}{g_2}} = \frac{p_3 N}{\frac{2}{g_1}} \Rightarrow \frac{p_3}{p_2} = 2$$

$$R_2 = R_4 \Rightarrow \frac{p_2 s}{\frac{1}{g_1}} = \frac{p_4 N}{\frac{1}{g_1} + \frac{1}{g_2} + \frac{1}{g_3}} = \frac{p_4 N}{\frac{3}{g_1}} \Rightarrow \frac{p_4}{p_2} = 3$$

Y así sucesivamente con el resto de las clases.

Es fácil obtener la siguiente relación

$$1 : 2 : 3 : \dots : n - 1$$

EJERCICIOS PROPUESTOS

EJERCICIO 7

- 1.- Supongamos que la edad máxima alcanzada por las hembras de una población animal es de 18 años y que esta población se divide en tres clases de edades iguales con intervalos de 6 años, a las que llamaremos jóvenes, medianas y adultas. La matriz de crecimiento de *Leslie* viene definida de la siguiente manera: una hembra joven aporta otra hembra y una mediana dos, además el 50% de las jóvenes sobreviven para llegar a medianas y el 25% de las medianas se hacen adultas.

El precio de venta de cada una de las clases es 15 euros las hembras jóvenes, 25 las medianas y 32 las adultas. Si disponemos de 1000 animales y cada 6 años separamos la misma fracción de cada una de las clases, ¿cuál es el importe de la venta?

- 2.- Sea el modelo matricial de Leslie,

$$\begin{pmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 2 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \end{pmatrix}$$

siendo la unidad de tiempo del sistema igual a un año

- Probar que para cualquier valor positivo de α la población siempre crece.
 - Hallar el valor de α para que la población crezca cada año un 27%.
 - Para el valor de α encontrado, cuál será el total de la venta, en el caso particular de la separación uniforme, si disponemos inicialmente de 530 hembras y el precio de venta de las hembras de la primera clase es de 10 euros, 15 euros para los de la segunda clase y 5 euros para las hembras de la tercera clase?.
- 3.- Disponemos de una población de animales dividida en clases de edad de 6 meses de duración. De las siguientes matrices de Leslie,

$$L_1 = \begin{pmatrix} 0.2 & 0 & 1 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}; \quad L_2 = \begin{pmatrix} 0.5 & 1 & 0 \\ 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 2/3 & 0 \end{pmatrix}; \quad L_3 = \begin{pmatrix} 1 & 0.5 & 0.2 \\ 0.2 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}$$

selecciona aquella que sea adecuada para realizar la siguiente explotación racional y duradera. La población inicial es de 500 animales, siendo el precio de venta de los animales más jóvenes de 10 euros. Calcular el importe de las ventas realizadas después de cinco años sabiendo que separación la realizamos sólo en la clase de menor edad.
