

24  
20

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ALGUNAS PROPIEDADES DE LOS MODELOS DE DINAMICA  
DE POBLACIONES ESTRUCTURADAS

ROSA MARÍA BAYONA CELIS  
SUSANA GUZMAN GOMEZ

TESIS PARA OBTENER EL  
TÍTULO DE BIÓLOGO

México, D. F.

ABRIL, 1986



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

I N D I C E

Presentación

Introducción . . . . . 1

Capítulo I.

Matrices de proyección para poblaciones estructu-  
radas. . . . . 12

1. Poblaciones estructuradas por edades.

    Matriz de Leslie. . . . . 12

    Valor Propio. Tasa de Reemplazo . . . . . 18

    Vectores Propios. Distribución Estable de edades  
        Valores Reproductivos. . . . . 23

    Estabilidad de edades . . . . . 26

2. Poblaciones estructuradas por estadios.

    Matriz de Lefkovitch. . . . . 30

Capítulo II

    Análisis de Sensibilidad. . . . . 34

Capítulo III

    Evaluación de la confiabilidad de . . . . . 44

Discusión . . . . . 53

Bibliografía . . . . . 58

## PRESENTACION

Nuestro trabajo está ubicado entre los múltiples intentos de abordar aspectos de la Biología por medio de modelos matemáticos.

El Algebra Matricial y el Cálculo Diferencial, son ramas de las matemáticas con una gran cantidad de aplicaciones en la Física, Biología, Medicina, etc. Sin embargo, lo usual ha sido tanto en las escuelas de enseñanza media-superior, como en las escuelas profesionales que aplicaciones tan interesantes como la matriz de Leslie (que data de 1945) sean desconocidas. Actualmente, cuando en algunas pláticas a profesores de matemáticas del C.C.H. y facultad se expone este tema, resulta ser toda una sorpresa para ellos la posibilidad de expresar historias de vida de poblaciones mediante un arreglo matricial. Y aún más, resulta ser una interesante novedad que propiedades matriciales como son el valor propio de una matriz y sus vectores propios, coincidan con características poblacionales fundamentales.

Todos estos temas desconocidos por la mayoría de profesores y estudiantes de matemáticas, también lo son para la mayoría de estudiantes de Biología y áreas afines. En carreras con aplicaciones de ciencias biológicas como es Ingeniería Agrícola, los programas de estudio actuales cubren como temas totalmente ajenos la Ecología de Poblaciones y el Algebra Matricial.

En los últimos años, se han llevado a cabo intentos importantes de ir abriendo el terreno entre la Biología y las Matemáticas. Estos proyectos han tenido buenos resultados en la Escuela de Ciencias del Mar de la Universidad de Sinaloa, la Unidad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California y en cursos de Matemáticas Generales I, II y III para biólogos en la Facultad de Ciencias de la UNAM.

En todos estos intentos, también se ha ido estableciendo que el estudio de los modelos matemáticos en Biología es fundamental, aún sabiendo que estos se sustentan en supuestos muy fuertes que

pueden alejarlos de las características reales de una población dada. Ya que, el estudio de estos modelos permite formular hipótesis e ideas de cuáles pueden ser las variables determinantes para explicar un fenómeno o proceso, y que este tipo de ideas en todo caso establece muchas mejores bases para entender una situación real y poder construir modelos específicos para casos concretos.

En los dos aspectos mencionados anteriormente tratamos de -- avanzar en nuestra tesis.

Consideramos que gran parte de este trabajo consiste en la - revisión y análisis de las propiedades de modelos para el estudio de dinámica de poblaciones estructuradas.\* Retomamos parte importante de la teoría ya elaborada por varios autores. Sin embargo, en esta parte de la tesis también desglosamos lo más posible el - desarrollo matemático tratando de hacer más accesible este material. Además, intentamos analizar los conceptos matemáticos que surgen a lo largo del desarrollo buscando y discutiendo su interpretación Biológica.

Finalmente, damos nuevos elementos que permiten llegar a una evaluación de la confiabilidad de los resultados que pueden obtenerse con la metodología revisada anteriormente.

Por supuesto, nuestro análisis no logra darle una interpretación Biológica a todos los conceptos matemáticos que aparecen en él, e incluso varias de las interpretaciones que se mencionan tan sólo se relacionan con conceptos ecológicos, evolutivos o en el terreno de las aplicaciones prácticas, sin poder concluir o - profundizar mucho sobre ellos. Existen múltiples estudios de estos aspectos, algunos de ellos ya desarrollados y otros en discusión abierta actualmente. Trabajos como el nuestro no pretenden entrar a discutirlos, aunque nos parece que, si bien deben reconocerse claramente las limitaciones que tiene la teoría matemática para poder contemplar la basta problemática Biológica, es ne-

---

\* Son poblaciones divididas en clases de edad, estadios, clases de talla, etc.

cesario seguir en futuros trabajos profundizando la relación de las matemáticas con la teoría biológica en su conjunto.

Nuestro trabajo está organizado de la siguiente manera:

En la introducción partimos de los modelos clásicos sobre la dinámica de poblaciones haciendo un seguimiento conceptual y cronológico del desarrollo teórico y matemático de dichos modelos. Esto, con el fin de ubicar nuestro trabajo dentro de la extensa variedad de enfoques que tienen los estudios en este campo.

En el primer capítulo se describen con detalle los principales modelos para el estudio de la dinámica de poblaciones estructuradas (matriz de Leslie y de Lefkovitch), analizando paralelamente las propiedades matemáticas de la herramienta utilizada y su interpretación biológica.

En el capítulo segundo desarrollamos, a partir de la metodología establecida en el capítulo anterior, un análisis matemático (Análisis de Sensibilidad) que determina la repercusión global que tienen perturbaciones de los parámetros poblacionales para la interpretación de procesos a los que están sujetas las poblaciones en la naturaleza, así como también para su posible uso en el manejo de las poblaciones por el hombre.

En el tercer capítulo se estudian las repercusiones que pueden tener los errores o imprecisiones introducidos al utilizar la herramienta desarrollada en el primer capítulo en el resultado global. Este estudio se hace empleando una metodología desarrollada a partir del Análisis de Sensibilidad, lo que puede ser útil para evaluar la confiabilidad de los resultados obtenidos. Esto se ilustra con algunos ejemplos extraídos de trabajos que han utilizado esta clase de modelos.

Abril, 1986.

## INTRODUCCION

Las poblaciones están compuestas por organismos que comparten un mismo espacio en un tiempo determinado. Los componentes del ciclo de vida de estos organismos individuales - la edad en que maduran, el número de veces que se reproducen, el número de hijos que tienen, la edad en que mueren, etc. - que conforman su historia de vida, determinan las características demográficas de las poblaciones de las que son miembros: su estructura en un momento dado y su dinámica, es decir, cómo cambia esta estructura con el tiempo.

Sin embargo, las características de la historia de vida de los individuos - como todos los atributos individuales - tienen una cierta variación intraespecífica e intrapoblacional. Y son precisamente las medidas estadísticas o promedios de tales características los parámetros demográficos que caracterizan a las poblaciones.

Por lo tanto, el estudio de las poblaciones, desde un punto de vista demográfico, tiene que ser en gran parte numérico y cuantitativo y utiliza diferentes tipos de elementos de la herramienta matemática. En particular, los modelos matemáticos han jugado un papel muy importante en el desarrollo teórico de la dinámica de poblaciones ayudando a describir y comprender más profundamente muchos fenómenos y procesos relacionados con los tamaños de las poblaciones, los cambios de estos tamaños y los procesos involucrados en estos cambios.

Sin embargo, para poder llegar a la expresión formal de dichos procesos, ha sido necesario un desarrollo que tiene que ver con la maduración de ciertos conceptos ecológicos proponiendo -- cuáles son las variables relevantes, así como también contar con una herramienta matemática adecuada.

A continuación hacemos un esbozo de algunos de los avances relevantes en el desarrollo conceptual del estudio de la dinámica de poblaciones, y de cómo estos se formalizan en modelos matemáticos.

Los primeros intentos para dar una explicación racional al cambio de números en las poblaciones data del siglo IV a.c., en el que Aristóteles trata de explicar las plagas de ratones y de langostas en su "Historia Animalium". Señala que las plagas de ratones se deben a que su alta tasa reproductiva produce más animales de los que sus enemigos naturales y el hombre pueden matar (Krebs, 1978).

Los primeros estudios numéricos en poblaciones se realizan - también antes de nuestra era, pues al parecer egipcios, babilonios y griegos realizan censos poblacionales en sus ciudades. Posteriormente, ya después de nuestra era, los romanos, preocupados - por producir más soldados para sus ejércitos de conquista, además de realizar censos, pretenden estimular el crecimiento poblacio- - nal en sus ciudades (Cole, 1958 ). Podemos decir que estos son los primeros estudios demográficos, los cuales comienzan a reali- - zarse en poblaciones humanas.

Los estudios demográficos cobran un auge en el siglo XVII, época de explosiva actividad de la ciencia, con trabajos más ana- - líticos y cuantitativos, y donde puede ubicarse el surgimiento - del estudio de la dinámica de poblaciones. John Graunt en 1662, considerado por Cole (1958) como el padre de la demografía, reali- - za censos en Londres registrando la mortalidad y natalidad, y es- - timando un tiempo de duplicación de la población de esa ciudad - de 64 años. En 1669, Christiaan Huygens aplica elementos relati- - vamente sofisticados de la teoría de probabilidades a estos datos de Graunt, estimando el tiempo probable de vida de una persona - de edad conocida (Cole, 1958). Posteriormente de Witt (1672 en Bernal, 1981 ) calcula tasas de mortalidad para hacer lucrati- - vas las pensiones vitalicias, de donde surge el negocio de los - seguros de vida.

En esta época hay pocos estudios sobre la dinámica de pobla- - ciones animales. Leeuwenhoek en 1687 (Egerton, 1968) estudia el potencial reproductivo de la mosca carroñera y hace estimaciones de tasas de crecimiento de algunos insectos; por lo que Egerton (op. cit.) lo califica como uno de los fundadores de la demogra- - fía animal.



Estos trabajos de demografía, realizados en el siglo XVIII, llegan a conclusiones generales importantes como que la población humana no puede crecer sin restricciones, aunque ésta sea su tendencia general. Sin embargo, estos trabajos no profundizan acerca de las causas en la limitación de este crecimiento. A pesar de esto y de la parcialidad de los datos de que disponían, de las fechas basadas en textos religiosos que usaban de referencia y del desarrollo parcial de las matemáticas, estos trabajos sientan bases para el estudio cuantitativo de las poblaciones, en particular de la demografía.

En los siglos XVII y XVIII continúan realizándose trabajos - sobre la población humana con un enfoque económico y político. A finales del siglo XVIII el clérigo y economista inglés Robert - - Malthus (1798) realiza un trabajo basándose en observaciones de - la población de Estados Unidos con la que calcula que ésta se había duplicado en 25 años. Generalizando, afirma que "la población (humana), cuando no le impide ningún obstáculo, se va duplicando cada 25 años, creciendo en progresión geométrica"; mientras que - hace la hipótesis de que "los alimentos sólo aumentan en progre- sión aritmética". Aunque ideas similares acerca de las restriccio- nes en el crecimiento de las poblaciones no eran nuevas, ya que - otros autores del mismo siglo y aún anteriormente se habían antici- pado a Malthus (Cole, 1958 ), es este trabajo el que atrae la aten- ción sobre tales ideas. Probablemente el gran impacto que tiene la teoría de Malthus en esta época de desarrollo capitalista, par- ticularmente después de la Revolución Francesa, es que forma par- te de las disertaciones filosóficas, que prosperan en esta época, acerca del futuro de la humanidad. Además, este trabajo alcanza una amplia difusión, <sup>pues</sup> justifica el capitalismo y niega la posibil- idad de mejorar la existencia humana al plantear que es la explo- sión demográfica y la escasez de alimentos las causantes de la mi- seria de las grandes masas, de los paros forzosos y de las gue- rras (Valentei, 1978 ).

En lo que concierne a la dinámica de poblaciones, este trabajo es importante porque basándose en sus formulaciones, se desarrolla un modelo de crecimiento poblacional conocido ahora como modelo de Malthus o malthusiano, que describe el crecimiento exponencial de una población cuando está libre de restricciones.

Este modelo supone que la tasa de crecimiento por individuo es constante, por lo que la razón de cambio del tamaño de la población con respecto al tiempo es:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

donde  $r$  simboliza la tasa individual de crecimiento instantáneo - y por lo tanto de crecimiento continuo - conocida también como tasa intrínseca de crecimiento o parámetro malthusiano.  $N$  es el número de individuos de la población. Esta ecuación nos indica que el crecimiento de la población en un instante es proporcional al tamaño de la población en ese instante, y el resultado es la progresión geométrica del tamaño de la población al transcurrir el tiempo.

El carácter exponencial del crecimiento de la población al pasar el tiempo se muestra más claramente al integrar la ecuación anterior:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

donde  $N_0$  es el tamaño inicial de la población,  $N_t$  el tamaño al tiempo  $t$ , y  $e$  la base de los logaritmos naturales.

Algunas de las hipótesis implícitas en este modelo son (modif. de Pielou, 1977 ):

I. El hecho de tener una tasa individual constante de crecimiento implica que: a) No hay restricciones de espacio ni de alimento, o sea, la población vive en un ambiente ilimitado. b) El ambiente es homogéneo y con condiciones constantes. c) Es una población homogénea, o sea, todos los individuos son equivalentes en cuanto a la probabilidad de sobrevivir, crecer, repro-

ducirse, etc. O que existe una estructura estable de edades. d) La población es cerrada, o sea, no hay emigración ni inmigración, o hay tasas de emigración e inmigración constantes. e) No hay interacción con otras poblaciones que alteren el sistema.

Este modelo también supone que la respuesta de la población es inmediata, o sea, sin retraso en la respuesta.

Y, como también descarta los efectos estocásticos, es un modelo determinístico. Además, es un modelo que describe un crecimiento continuo en la población, lo que implica que hay un traslape de generaciones, o sea, la presencia de los individuos de todas las edades en un momento dado.

A partir de este modelo, el más sencillo sobre el crecimiento de una población, podemos establecer cómo el desarrollo conceptual de la Ecología y el desarrollo de la herramienta matemática y otras técnicas han permitido elaborar otros modelos matemáticos que contemplan diferentes aspectos de la realidad, prescindiendo de algunos de los supuestos del modelo de Malthus.

El interés en los aspectos matemáticos de la demografía aumentó después de Malthus (Krebs, 1978 ). Queletet, estadista belga, en 1835 también estudiando poblaciones humanas, propone que su tasa de crecimiento va disminuyendo al aumentar la población; sugiere que la resistencia al crecimiento varía como el cuadrado de la tasa de aumento, conclusión probablemente extrapolada del principio físico sobre la resistencia de un cuerpo al moverse en un fluido (Hutchinson, 1981 ). El matemático Pierre-François Verhulst (1838), su discípulo, formaliza la proposición del crecimiento de una población en que la tasa de crecimiento va disminuyendo al aumentar la población, con el modelo matemático más simple de una población en crecimiento con un límite superior, incorporando el término "logística" para la ecuación que propone.

Este modelo contempla un aspecto ya observado y tocado repetidas veces por sus antecesores pero no descrito matemáticamente: el de la regulación de una población.

Esta restricción en el crecimiento de la población causada por el aumento en la densidad incorpora el concepto de competencia intraespecífica a la expresión formal, descartando la hipótesis de un ambiente sin restricciones en espacio y alimento. Sin embargo, la densodependencia implícita en este modelo es considerada como una función lineal.

El crecimiento de la población, con una disminución progresiva en la tasa de crecimiento conforme aumenta la población hasta alcanzar un límite superior, es expresado por Verhulst con la ecuación:

$$\frac{dN}{dt} = (r - sN) N$$

donde  $s$  es una constante, que si es definida como  $s = \frac{r}{K}$ , da como resultado la forma más común de expresar este modelo:

$$\frac{dN}{dt} = r \left( \frac{K - N}{K} \right)$$

donde  $K$  es el tamaño al que tiende asintóticamente la población, que es conocido como la capacidad de carga del ambiente donde ésta crece y corresponde al número máximo de individuos de cierta especie que ese ambiente determinado puede soportar. Numerosos investigadores la han utilizado para describir poblaciones de animales creciendo en condiciones experimentales en laboratorio y para poblaciones naturales. Este modelo ha sido la base para el desarrollo posterior de otros modelos de crecimiento con limitaciones en particular o modelos que no suponen una densodependencia lineal (May, 1976).

El trabajo de Darwin de finales del siglo XIX acerca de la evolución de la especie a través de la selección natural y la adaptación, en el que señala a las poblaciones como las entidades en que se manifiestan los efectos que estos mecanismos tienen sobre los individuos, es fundamental para dar otro enfoque a los estudios de la dinámica de poblaciones. Modelos que hasta entonces se habían desarrollado para el estudio de la dinámica de po-

blaciones humanas (por ejemplo, el Malthusiano) son introducidos a los estudios ecológicos.

Un trabajo que toca una problemática más amplia es el de -- Lotka (1925), ya que pretende dar bases teóricas y formalizar algunas partes de la Biología experimental "poniendo énfasis en los métodos deductivos de análisis matemático aplicados a datos observados o a variables desconocidas" (Lotka, op. cit. p ). Propone un modelo general para el crecimiento de poblaciones donde fundamentalmente expresa que éste depende de alguna manera del número de sus miembros:

$$\frac{dN}{dt} = f(N)$$

por lo que abarca, en particular, tanto el modelo de crecimiento de tipo exponencial, como el de crecimiento con un límite supe--rior (logística).

Además, propone una ecuación - desarrollada anteriormente - por el matemático Euler - para obtener la tasa intrínseca de cre--cimiento ( $r$ ) a partir de los datos de una tabla de vida: fecundi--dad ( $m_x$ ) y sobrevivencia ( $l_x$ ):

$$\sum m_x l_x e^{-rt} = 1$$

Esta ecuación supone un crecimiento exponencial de la pobla--ción y una estructura estable de edades.

Otra aportación del trabajo de Lotka a la dinámica de pobla--ciones es que propone un modelo para el crecimiento de 2 pobla--ciones que interactúan entre sí. De manera independiente, el matemá--tico italiano Vito Volterra (1926) formula un modelo matemático - sobre la interacción depredador-presa, para resolver un problema que enfrentaba su amigo biólogo Umberto d'Ancona, que estudiaba - las variaciones poblacionales de varias especies interactuantes. Estos son los modelos matemáticos clásicos que describen lo que sucede cuando dos especies viven juntas y comparten el alimento o el espacio, o cuando una se alimenta de o parasita a la otra, y se conocen como las ecuaciones de Lotka-Volterra.

Fue también a partir del trabajo de Darwin y de la importancia que le da a la interacción entre especies en los cambios evolutivos que cobra interés el analizar formalmente estos mecanismos como factores reguladores de las poblaciones desarrollándose este tipo de modelos. Estos modelos descartan la hipótesis de -- que una población está aislada, aunque suponen que las 2 poblaciones interactuantes están aisladas del resto.

Desarrollan dos series de ecuaciones, una que se aplica al crecimiento poblacional de dos especies que compiten por espacio y/o alimento, y otra a relaciones depredador-presa o parásito-hospedero.

Las ecuaciones que describen el comportamiento de poblaciones cuando hay competencia son modificación del modelo de Verhulst, al que se le añade, además del factor que incorpora la competencia intraespecífica, otro que añade la competencia interespecífica:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \quad y$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right)$$

donde  $\alpha$  y  $\beta$  representan, respectivamente, la intensidad de la competencia de la población 2 sobre la 1 y viceversa.

La segunda serie de ecuaciones se basan en el modelo exponencial, por lo que no suprimen la hipótesis de limitación en los recursos, sino que la población de depredadores estará limitada únicamente por la de presas y viceversa. Las ecuaciones que describen esta situación son las siguientes:

$$\frac{dN_1}{dt} = (r_1 - p_1 N_2) N_1 \quad \text{para el crecimiento de presas}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (-r_2 + p_2 N_1) N_2 \quad \text{para el de depredadores}$$

donde  $p_1$  y  $p_2$  expresan la probabilidad de encuentro entre un depredador y una presa, suponiendo que en cada encuentro un depredador se come a una presa.

Los anteriores modelos son los clásicos que han incorporado algunos conceptos ecológicos al tratamiento cuantitativo y que han servido de base elaborando modelos para aplicarlos a diferentes condiciones. Por ejemplo, los modelos mencionados son todos de tipo continuo, para los cuales existe su versión para poblaciones con crecimiento en unidades discretas de tiempo; existe también la incorporación de retardos en las respuestas, procesos estocásticos, etc.

Todos los modelos mencionados anteriormente consideran a las poblaciones como homogéneas, esto es, formadas por individuos que tienen una capacidad equivalente de reproducirse y una misma probabilidad de morir. Pero, desde que se hacían estudios demográficos para poblaciones humanas, ya se sabía que tanto la mortalidad como la natalidad variaban con la edad y se tenían registros de mortalidad específicas por edades, se trazaban curvas de mortalidad y se hacían cálculos de la esperanza de vida de determinada edad para los seguros de vida.

La introducción de técnicas demográficas a la ecología para la descripción detallada de las poblaciones, como lo son las tablas de vida - introducidas por Pearl en 1921 (Krebs, 1978) - y de fecundidad fue determinante para llegar al estudio de la dinámica de poblaciones estructuradas por edades. Los primeros intentos en esta dirección corresponden a Leslie (1945) y Lewis (1942), - que desarrollaron el modelo de crecimiento para poblaciones con individuos diferenciados por su capacidad de influir en el crecimiento global de la población de acuerdo a su edad. Con éste se puede predecir no solamente el número total de individuos existente en cada intervalo temporal al transcurso del tiempo, sino también la estructura de edades. Este modelo, que utiliza como herramienta el álgebra matricial, puede verse como la expresión dinámica de una tabla de vida instantánea (Caswell, 1978).

El modelo de Leslie y Lewis descarta la hipótesis acerca de la homogeneidad de la población, al clasificar a la población en diferentes clases de edad con parámetros específicos; sin embargo, los demás supuestos del modelo malthusiano se mantienen.

Este tipo de modelos es además de tipo discreto, utilizando ecuaciones en diferencias y no diferenciales como lo hacen los anteriores modelos continuos. Esto supone que los organismos tienen períodos específicos de crecimiento, reproducción, etc., marcados por las unidades de tiempo discretas.

Además sigue siendo un modelodeterminístico a pesar de presentar variación en los parámetros de acuerdo a la edad, ya que, aunque existen diferencias en los parámetros poblacionales de acuerdo a la edad, estos no son cambios estocásticos, sino probabilidades en el tiempo para cada categoría.

A partir de estos trabajos, pioneros en el estudio de poblaciones estructuradas, se han abierto múltiples campos de estudio. Se han incorporado clasificaciones diferentes a este modelo, adecuadas para el tipo de población y de estudio, como sexo, tamaño, estado fisiológico, estado de desarrollo, localización espacial, etc., utilizándolo para distintos organismos y con diferentes enfoques. Para mencionar algunos ejemplos, Lefkovith (1965) aplica esta metodología a ciclos de vida complejos de insectos; Usher (1969) la utiliza para manejo de recursos forestales y para flujo de energía a través de cadenas alimenticias (1972); Sarukhán y Gadgil (1974) y Werner y Caswell (1977) lo aplican al estudio de plantas herbáceas; Horst (1977) para determinar el impacto ambiental utilizando peces como ejemplo; Piñeiro, Martínez y Sarukhán (1984) la aplican a una palma dominante de selvas mexicanas, etc. Existen también trabajos que incorporan a estos modelos aspectos como dependencia de la densidad y respuestas retardadas (Leslie, 1959); dependencia del tiempo (Darwin, ); tratamiento estocástico (Pollard, 1966, en Usher 1972).

Por otro lado, otros estudios aplican algunas propiedades matemáticas de las matrices de proyección, como el uso de gráfi-



cas para ilustrar ciclos de vida y obtener parámetros ecológicos (Caswell y Werner 1977, Hubbell y Werner, 1979 , etc.); y como el análisis de sensibilidad que evalúa las repercusiones que perturbaciones en los elementos de las matrices tienen sobre su comportamiento global (Caswell, 1978 ).

Sin embargo, quedan muchos problemas abiertos a la investigación con el uso de esta clase de modelos para el estudio de poblaciones estructuradas. Algunos ejemplos son el desarrollo de modelos para estudio de poblaciones con distribución geográfica heterogénea; la profundización en el estudio del análisis de sensibilidad para su aplicación a problemas prácticos, como el criterio de captura para poblaciones con estructura anisócrona en la explotación racional de recursos y criterios de ataque para el máximo abatimiento de la tasa de crecimiento en poblaciones de plagas - (Miramontes, com. pers.). En lo referente a la aplicación de esta metodología hay pocos trabajos sobre la repercusión que tienen errores o desviaciones introducidos en los datos sobre los resultados globales, lo que serviría para poder evaluar su grado de -- confiabilidad.

## CAPITULO I

## MATRICES DE PROYECCION PARA POBLACIONES ESTRUCTURADAS.

## 1. Poblaciones estructuradas por edades (Matriz de Leslie).

En los estudios de dinámica de poblaciones muchas veces no es suficiente conocer el número global de los nacimientos y las muertes que ocurren en una población, pues aunque estas entradas y salidas de individuos son las que fundamentalmente determinan la abundancia de individuos dentro de la población (si ésta se considera aislada), es evidente que una cierta mortalidad entre los adultos de mayor edad afectará de muy distinta manera a la población que esa misma mortalidad sobre los juveniles. Tampoco es lo mismo, para propósitos demográficos, que en cierta especie de planta unos individuos se encuentren en un lugar sombreado, mientras que otros reciben directamente la luz y el calor del sol, pues puede suceder que para los individuos que están en la sombra la mortalidad sea mayor, que crezcan más lentamente, se reproduzcan más tardíamente, produzcan menos semillas, ó que la proporción de semillas que germinen sea menor, etc.

Por eso, a veces es útil diferenciar a los miembros de una población en cuanto a su capacidad de reproducción y/o a su probabilidad de sobrevivencia. Dependiendo de la población y del tipo de estudio de que se trate, la variable clasificatoria puede ser la edad, el sexo, el tamaño, el estadio fisiológico, la localización espacial, u otra.

Con este enfoque abordan el estudio de la dinámica de poblaciones Leslie (1945) y Lewis (1942), quienes desarrollan independientemente un modelo para poblaciones estructuradas por edades.

Mediante este modelo determinístico se consigue conocer, a diferentes intervalos de tiempo, la estructura de edades de una población de organismos a partir de una estructura inicial de edades y dadas las tasas de sobrevivencia y fecundidad específicas de cada clase de edad que se encuentran en un arreglo matri-

cial conocido como la matriz de Leslie.

Para simplificar el modelo, Leslie considera que las tasas específicas de cada edad permanecen constantes al transcurrir el tiempo, lo que significa que sigue siendo un modelo Malthusiano, pues estos parámetros específicos de las diferentes edades, pero constantes en el tiempo, dan como resultado una fertilidad y sobrevivencia global para toda la población, lo que se traduce en una tasa constante de crecimiento de ésta.

Por otro lado, también considera unicamente a la población-femenina, suposición llamada dominancia demográfica de las hembras, que es común en los estudios demográficos y que equivale a considerar la sobrevivencia de la población como reflejo de lo que sucede en la femenina, siempre y cuando la razón entre hembras y machos permanezca constante y que en todas las clases de edad las tasas de mortandad sean las mismas para ambos sexos.

Para construir el modelo, primero se considera una población cualesquiera  $N(t)$  individuos en el tiempo  $t$ , dividida en  $n$  clases de edad, cada una de ellas de la misma duración:

$$N(t) = x_{1,t} + x_{2,t} + \dots + x_{n,t}$$

donde  $x_{i,t}$  representa el número de hembras de la clase de edad  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) en el tiempo  $t$ .

Luego se incorporan los procesos de natalidad, mortalidad y envejecimiento, para lo cual se definen los siguientes parámetros específicos de cada clase de edad:

$F_i$  (fecundidad efectiva), es el número promedio de hijas de cada hembra de clase de edad  $i$  que vive por lo menos una unidad de tiempo. Puede haber clases fértiles ( $F_i > 0$ ) ó no fértiles ( $F_i = 0$ ), pero no valores negativos, pues no tienen sentido cantidades negativas de individuos.

$P_i$  (probabilidad de sobrevivencia), puede verse como la probabilidad de un individuo de pasar de la clase de edad  $i$  a la siguiente ( $i+1$ ) (prediciendo el crecimiento); ó como la proporción de sobrevivientes de la clase de edad  $i$ , que pasan a la siguiente (describiendo el crecimiento instantáneo). Como es una

probabilidad, puede tener valores entre cero y uno.

En este modelo se consideran unidades discretas de tiempo - de la misma duración que las clases de edad, pues de esta manera al terminar cada unidad de tiempo, todas las integrantes de cualquier clase de edad coambian a la siguiente ó mueren.

Ahora, si consideramos qué sucede con la composición de la población  $N(t)$  al transcurrir el tiempo, ó sea, cuál es la composición de  $N(t+1)$ , vemos que su primera clase de edad,  $x_{1,t+1}$ , la de las recién nacidas, está compuesta necesariamente de las hijas de las hembras de todas las clases de edad, esto es:

$$x_{1,t+1} = x_{1,t}F_1 + x_{2,t}F_2 + \dots + x_{n,t}F_n = x_{i,t}F_i$$

Cada una de las demás clases de edad en el tiempo  $t+1$ , será el número de sobrevivientes de la clase de edad anterior en el tiempo anterior:

$$x_{2,t+1} = x_{1,t}P_1$$

$$x_{3,t+1} = x_{2,t}P_2$$

.

.

$$x_{n,t+1} = x_{n-1,t}P_{n-t}$$

Estas ecuaciones lineales se expresan en el lenguaje matricial de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} x_{1,t+1} \\ x_{2,t+1} \\ x_{3,t+1} \\ \cdot \\ \cdot \\ x_{n,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_n \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ 0 & 0 & \dots & P_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_{1,t} \\ x_{2,t} \\ x_{3,t} \\ \cdot \\ \cdot \\ x_{n,t} \end{bmatrix}$$

ó de manera compacta:

$$\bar{x}(t+1) = A \bar{x}(t) \dots \dots \dots (1)$$

donde  $\bar{x}(t)$  y  $\bar{x}(t+1)$ , son los vectores de distribución de edad.

des de la población en los tiempos  $t$  y  $t+1$ , vectores que tienen como elementos el número de hembras de cada una de las clases de edad, en las que está dividida la población  $N$ . Por otro lado,  $A$  es la matriz de proyección considerada por Leslie, que no es más que un arreglo de las fecundidades y probabilidades de supervivencia específicas de las diferentes clases de edad, y características de una especie y de un ambiente y momentos particulares (aún en la misma especie, las probabilidades de sobrevivir y reproducción pueden diferir en distintos ambientes o épocas).

Cuando las primeras clases de edad no son clases reproductivas, los primeros elementos del primer renglón valen cero ( $F_1=F_2=\dots=F_n=0$ ). Sin embargo, estas hembras en edad pre-reproductiva al sobrevivir contribuyen a las subsecuentes clases de edad de la población, las cuales si son reproductivas, y contribuyen a la población. También algunos de los últimos elementos del primer renglón pueden ser ceros, a menos que las hembras sean reproductivas hasta al final de sus vidas. Como estas hembras no hacen ninguna contribución a la población, la parte de la matriz que contiene a las hembras en edades postreproductivas no se considera en la matriz de Leslie, por lo que ésta solamente contiene las hembras hasta la última edad reproductiva. Además, de esta manera, desde el punto de vista matemático, también se evita que sea una matriz singular, es decir que  $\det.A \neq 0$ . Condición que debe cumplir la matriz  $A$  (vease el teorema de Perron-Frobenius, páginas - ).

Ahora, aplicando la fórmula (1) para tiempos sucesivos a partir de un tiempo inicial  $t=0$ , y considerando los parámetros  $P_i$  y  $F_i$  constantes al transformar el tiempo, tenemos que:

$$\bar{x}(1) = A \bar{x}(0)$$

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

$$\bar{x}(3) = A \bar{x}(2) = A(A^2 \bar{x}(0)) = A^3 \bar{x}(0)$$

de donde se deduce que:

$$\bar{x}(k) = A^k \bar{x}(0) \dots \dots \dots (2)$$

para cualquier tiempo k.

Esto nos indica que no sólo se puede obtener la distribución de edades después de pasada una unidad de tiempo, sino que también se puede conocer ésta pasado un tiempo cualquiera (ó varias unidades de tiempo) como función de la distribución inicial (que puede ser arbitraria) por medio de la matriz de proyección de Leslie.

Es interesante analizar el significado biológico que tiene este arreglo de parámetros poblacionales en la matriz de proyección de Leslie, paralelamente al significado matricial:

Si consideramos una matriz generalizada de  $n \times n$  elementos

$a_{i,j}$  :

$$\begin{bmatrix} a_{1,1} & a_{1,2} & a_{1,3} & \dots & a_{1,n} \\ a_{2,1} & a_{2,2} & a_{2,3} & \dots & a_{2,n} \\ a_{3,1} & a_{3,2} & a_{3,3} & \dots & a_{3,n} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ a_{n,1} & a_{n,2} & a_{n,3} & \dots & a_{n,n} \end{bmatrix}$$

vemos que todos los elementos del primer renglón  $a_{i,j}$  de la matriz de Leslie son las fecundidades de cada clase de edad j esto es, el número de individuos con que contribuye cada clase de edad j, esto es, el número de individuos con que contribuye cada clase de edad j a la clase de edad 1, las recién nacidas. Por otro lado, los elementos  $P_i$  de la matriz, elementos de la subdiagonal principal  $a_{j+1,j}$ , nos indican la proporción de individuos que pasan de la clase j a la siguiente j+1, ó sea el crecimiento, y esto es la contribución de la clase j+1. Esto se puede generalizar diciendo que cada elemento  $a_{i,j}$  de una matriz de proyec---

ción A nos indica la intensidad de la contribución de la clase j a la clase i en una unidad de tiempo.

En la matriz de Leslie, los demás elementos son ceros, lo que significa que ésta no considera contribuciones de otro tipo (como el permanecer en la misma clase de edad, regresar a un estadio más joven- como sucede con plantas que se reproducen vegetativamente-, ó saltar a 2 ó 3 categorías adelante en un intervalo de tiempo determinado).

De igual manera, para una población proyectada k unidades de tiempo, la matriz de proyección involucrada  $A^k$  se puede analizar de manera similar.

Tomemos como ejemplo una población dividida en tres clases de edad, pasadas dos unidades de tiempo- a partir de un tiempo inicial  $t=0$ , para lo cual obtenemos  $A^2$ :

$$A^2 = \begin{bmatrix} F_1^2 + F_2P_1 & F_1F_2 + F_3P_2 & F_1F_3 \\ F_1P_1 & F_2P_1 & F_3P_1 \\ P_1P_2 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

En cada una de las columnas j de esta matriz podremos identificar la contribución que la clase de edad j del tiempo inicial aporta a cada una de las clases de edad, pasadas dos unidades de tiempo. Mientras que cada renglón i significa el origen de los individuos de cada clase de edad i con respecto a los individuos del vector inicial de edades.

Esto puede verse de manera más clara y en concreto aplicando a esta matriz el vector inicial de edades  $\bar{x}(0)$ , y obteniendo  $\bar{x}(2)$ , cuyos elementos representan los descendientes y sobrevivientes de los integrantes de la población inicial, pasadas dos unidades de tiempo:

$$A^2\bar{x}(0) = \bar{x}(2) = \begin{bmatrix} F_1^2 x_{1,0} + F_2P_1 x_{1,0} + F_1F_2 x_{2,0} + F_3P_2 x_{2,0} + F_1F_3 x_{3,0} \\ F_1P_1 x_{1,0} + F_2P_1 x_{2,0} + F_3P_1 x_{3,0} \\ P_1P_2 x_{1,0} \end{bmatrix}$$

Las integrantes de la primera clase de edad son:

$$\begin{aligned}
 & F_1^2 x_{1,0} \text{ (las nietas de la clase de edad inicial).} \\
 & P_1 F_2 x_{1,0} \text{ (las hijas de la clase de edad inicial que primero envejecieron y luego se reprodujeron)} \quad + \\
 & F_1 F_2 x_{2,0} \text{ (las nietas de la clase de edad dos)} \quad + \\
 & P_2 F_3 x_{2,0} \text{ (las hijas de la clase dos que envejecieron y luego se reprodujeron)} \quad + \\
 & F_3 F_1 x_{3,0} \text{ (Las nietas de la clase de edad tres).}
 \end{aligned}$$

Las integrantes de la clase de edad tres son:

$$\begin{aligned}
 & F_1 P_1 x_{1,0} \text{ (las hijas de la clase de edad inicial que envejecieron una clase de edad)} \quad + \\
 & F_2 P_1 x_{2,0} \text{ (las hijas de la clase de edad dos que envejecieron una clase de edad)} \quad + \\
 & F_3 P_1 x_{3,0} \text{ (Las hijas de la clase de edad tres que envejecieron -- una clase de edad).}
 \end{aligned}$$

Y, finalmente, la tervera clase de edad estará integrada por:

$$P_1 P_2 x_{1,0} \text{ (las de la clase inicial que sobrevivieron las dos unidades de tiempo)..}$$

Valor propio. Tasa de reemplazo.

Lotka (1922) probó que cuando las probabilidades de sobrevivencia  $P_i$  y las fecundidades  $F_i$  específicas de cada edad son invariables en el tiempo, llega un momento en el que se alcanza la estabilidad, esto es, que los porcentajes de los organismos de las diferentes clases de edad se mantienen constantes al transcurrir el tiempo. Esto no significa que el tamaño de la población no cambia, pues ésta puede estar creciendo ó decreciendo, sino que es la distribución de edades la que permanece constante.

Cuando esto sucede, los elementos de la misma clase de edad de vectores de distribución de edades consecutivos son proporcionales:

$$\frac{x_{1,s+1}}{x_{1,s}} = \frac{x_{2,s+1}}{x_{2,s}} = \dots = \frac{x_{n,s+1}}{x_{n,s}} = \lambda \quad \dots \dots (3)$$



donde  $s$  es el tiempo en el que la población ha alcanzado la estabilidad\* - y  $\lambda$  es la constante de proporcionalidad de esta relación, cuya forma general es:

$$\frac{x_{i,s+1}}{x_{i,s}} = \lambda \quad \text{ó} \quad x_{i,s+1} = \lambda x_{i,s} \quad \dots\dots(4)$$

con  $i = 1, 2, 3, \dots, n$

de donde se interpreta fácilmente que  $\lambda$  es un factor de crecimiento, pues es la razón con que cambia una clase de edad cualquiera  $i$  al transcurrir una unidad de tiempo.

Pero como esto es válido para cada una de las clases de edad, entonces lo es también para los vectores de edades que las contienen:

$$\bar{x}(s+1) = \lambda \bar{x}(s) \quad \dots\dots\dots(5)$$

Por otro lado la ecuación (1) indica que  $\bar{x}(t+1) = A \bar{x}(t)$ , por lo que, para  $t=s$ :

$$A \bar{x}(s) = \lambda \bar{x}(s) \quad \dots\dots\dots(6)$$

Además esto puede hacerse extensivo para cualquier tiempo  $k$ . Pues premultiplicando esta ecuación por  $A$  tenemos:

$$\begin{aligned} A^2 \bar{x} &= A \lambda \bar{x} = \lambda A \bar{x}, \text{ que usando la ecuación (6)} \\ \text{es: } A^2 \bar{x} &= \lambda^2 \bar{x}, \text{ que fácilmente se generaliza en:} \\ A^k \bar{x} &= \lambda^k \bar{x} \quad \dots\dots\dots(7) \end{aligned}$$

La ecuación (7) contiene conceptos matemáticos importantes, pues nos asegura que el factor de proporcionalidad entre dos vectores de distribución de edades una vez alcanzada la estabilidad

\* NOTA:

Hay que aclarar que la estabilidad se va alcanzando de manera asintótica, por lo que es difícil fijar el tiempo exacto en que se llega a ella. Se puede estimar este momento cuando ya las proporciones entre las clases de edad en tiempos sucesivos cambien poco. (pro ejemplo porcentualmente con un cierto grado de confiabilidad).

( $\lambda$ ), tiene que ser un valor propio de la matriz de Leslie (A), y que el correspondiente vector de distribución estable de edades  $\bar{x}(s)$ , será el vector propio de este sistema.

Por otro lado, también el significado biológico de  $\lambda$  es fundamental en la dinámica de poblaciones, pues como lo mencionamos anteriormente, represente un factor de crecimiento de la población al que se llama tasa de reemplazo ó tasa finita de crecimiento porque precisamente está indicando el número promedio de individuos por lo que cada uno de los individuos de la población será reemplazado cada unidad de tiempo.

La relación de este parámetro con otros modelos para poblaciones no estructuradas y de crecimiento continuo, en particular el modelo de Malthus - modelo subyacente al modelo de Leslie, pues, como dijimos anteriormente, las tasas de sobrevivencia y las fecundidades son constantes - es la siguiente:

La ecuación (8) nos indica, que una vez alcanzada la estructura estable de edades:  $A^k \bar{x} = \lambda^k \bar{x}$ . Por otro lado, como sabemos de la ecuación (2) que  $\bar{x}(k) = A^k \bar{x}(0)$ , entonces:

$$\bar{x}(k) = \lambda^k \bar{x}(0) \dots\dots\dots(8)$$

Para poblaciones no estructuradas u homogéneas basta con -- sustituir el vector  $\bar{x}$  por el número total de individuos de la población (N), por lo que la ecuación (8) se convierte en:  $N(k) = \lambda^k N(0)$ , que es la ecuación que expresa el crecimiento exponencial ó Modelo de Malthus, para  $t = k$  y si  $e^r = \lambda$  :

$$N(k) = e^{rk} N(0) \dots\dots\dots(9)$$

Así, tenemos que la relación entre la tasa de reemplazo ( $\lambda$ ) y la tasa intrínseca de crecimiento ó parámetro malthusiano (r) es:

$$\lambda = e^r \quad , \quad \text{o lo que es lo mismo: } \ln \lambda = r$$

En una población sin estructura de edades, es lo mismo que Ro (tasa neta de reproducción).

La tasa de reemplazo ( $\lambda$ ) se puede obtener, conociendo la matriz de Leslie, - como valor propio que es - a partir del polinomio - característico:

$$P(\lambda) = |A - \lambda I| = 0 \dots\dots\dots(10)$$

determinante que expandido es igual a la ecuación:

$$P(\lambda) = \lambda^n - F_1 \lambda^{n-1} - F_2 P_1 \lambda^{n-2} - F_3 P_1 P_2 \lambda^{n-3} - \dots - F_n P_1 P_2 \dots P_{n-1} = 0$$

Como el polinomio característico de una matriz de  $n \times n$  es -- normalmente de  $n$ -ésimo grado, se espera que tenga  $n$  soluciones para  $\lambda$ ; entonces el problema es saber cual de estas representa el parámetro de crecimiento que nos interesa.

Para averiguarlo, primero dividiremos el polinomio característico entre  $\lambda^n$ :

$$\frac{P(\lambda)}{\lambda^n} = 1 - \frac{F_1}{\lambda} - \frac{F_2 P_1}{\lambda^2} - \frac{F_3 P_1 P_2}{\lambda^3} - \dots - \frac{F_n P_1 P_2 \dots P_{n-1}}{\lambda^n} = 0$$

Si, a esta ecuación le restamos 1, y cambiamos signos, tenemos que:

$$1 - \frac{P(\lambda)}{\lambda^n} = \frac{F_1}{\lambda} + \frac{F_2 P_1}{\lambda^2} + \frac{F_3 P_1 P_2}{\lambda^3} + \dots + \frac{F_n P_1 P_2 \dots P_{n-1}}{\lambda^n}$$

Ahora, definimos la función  $R(\lambda) = 1 - \frac{P(\lambda)}{\lambda^n}$ , entonces:

$$R(\lambda) = \frac{F_1}{\lambda} + \frac{F_2 P_1}{\lambda^2} + \frac{F_3 P_1 P_2}{\lambda^3} + \dots + \frac{F_n P_1 P_2 \dots P_{n-1}}{\lambda^n}$$

Analizando esta ecuación se puede observar que, como todos los elementos o numeradores son no negativos - ya que  $F_i$  y  $P_i$  -- son siempre 0, entonces, cuando  $\lambda$  tiende a cero  $R(\lambda)$  tiende a infinito, y para valores crecientes positivos de  $\lambda$ ,  $R(\lambda)$  va -- disminuyendo hasta que, cuando  $\lambda$  tiende a infinito,  $R(\lambda)$  tiende a cero. Por lo tanto el comportamiento de la función  $R(\lambda)$  es el de una función monótona decreciente (ver fig. 1). Pero como habíamos definido a  $R(\lambda) = 1 - \frac{P(\lambda)}{\lambda^n}$ , y nos interesa que  $P(\lambda) = 0$  - por la definición de polinomio característico -

entonces  $R(\lambda) = 1$ , valor para el cual existe unicamente un valor positivo para  $\lambda$ , el cual llamaremos  $\lambda_m$ :

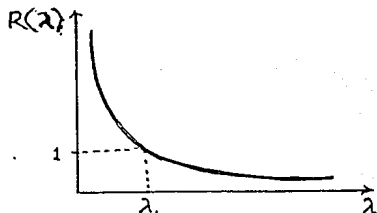


Fig. 1 Anton-Rorres,

De esta manera demostramos que existe un sólo valor propio positivo para la matriz de Leslie, el cual ya vimos que corresponde a la tasa de reemplazo de la población cuyos parámetros contiene esta matriz. Además, el teorema de Perron-Frobenius (Gandmacher, 1959), demuestra que una matriz no negativa e irreducible tiene al menos un valor propio real y positivo (que en el caso de la matriz de Leslie vimos que es uno solo), de los cuales el mayor (en este caso el único, al que llamamos  $\lambda_m$ ), es simple (esto es, de multiplicidad 1), y su valor es al menos tan grande como el módulo (ó norma) de cualquiera de los otros valores propios complejos de la matriz ( $\lambda_1 \geq |\lambda_i|$  para toda  $i \neq 1$ ), ó sea, que es el valor propio dominante (Pielou, 1977).

Sykes (1969, en Pielou, op. cit.) demuestra además que es estrictamente dominante (esto es,  $\lambda_m > |\lambda_i|$  para toda  $i \neq m$ ) a menos que los elementos del primer renglón de A, ó sea el arreglo de las fecundidades, tenga una composición particular. En concreto,  $\lambda_m = \lambda_i$  para alguna  $i$  solamente que algunas de las fecundidades sean cero, y si el máximo común divisor del subíndice  $j$  para el cual  $F_j = 0$  excede 1, ó sea, si algunas de las clases de edad no se reproducen, y el máximo común divisor de las clases fértiles excede 1. Las matrices de proyección que no tienen estos patrones de fertilidad son conocidas como primitivas.

El teorema de Perron-Frobenius además establece que el vector propio de A correspondiente a  $\lambda_m$  es de unicamente entradas positivas y es el único vector propio con tal propiedad: es de

cir si  $\bar{x} \geq 0$  y  $A\bar{x} = \lambda\bar{x}$  para alguna  $\lambda$  entera  $\lambda = \lambda_m$

Vectores Propios. Distribución estable de edades.

Valores Reproductivos.

Al valor propio positivo y dominante ( $\lambda_m$ ) de la matriz de Leslie, que representa la tasa de reemplazo de la población, -- corresponde un único vector propio derecho\* que denotaremos  $u_m$  tal que :

A  $u_m = \lambda_m u_m$ , y que es el que representa la estructura estable de edades de la población cuyos parámetros son los elementos de la matriz de Leslie A .

Una posible composición de este vector estable de edades -- puede obtenerse a partir del sistema de ecuaciones implícito en la ecuación:

$$A u_m = \lambda_m u_m: \dots$$

$$u_m = \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \\ \vdots \\ u_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ P_1 / \lambda_m \\ P_1 \quad P_2 / \lambda_m^2 \\ \vdots \\ P_1 P_2 \dots P_{n-1} / \lambda_m^{n-1} \end{bmatrix}$$

Cuyos elementos se pueden interpretar biologicamente como sigue:

$u_1$ , la primera clase de edad, está compuesta por las recién nacidas, que por definición estarán vivas todas, por lo que su valor proporcional con respecto a las que nacen será uno.

$u_2 = P_1 / \lambda_m$ , significa que las de la segunda clase de edad será la proporción de sobrevivientes de la primera clase de edad

\* NOTA:

Salvo múltiplos de él también positivos ya que cada uno de sus componentes deben guardar la misma proporción (Ver ec. 3 y 4).

$P_1$  con respecto al total de contribución promedio dejada por individuo en una unidad de tiempo ( $\lambda_m$ ) (recuérdese que  $\lambda_m$ , la tasa de reemplazo, es el número de individuos, descendientes ó sobrevivientes, por el que se reemplaza cada individuo por unidad de tiempo).

$\bar{u}_3 = P_1 P_2 / \lambda_m$ , será la proporción de individuos que sobreviven pasando primero a la clase de edad uno y luego a las dos, con respecto al total de individuos dejados por individuo durante dos unidades de tiempo. ( $\lambda_m^2$ ), y así sucesivamente, hasta llegar a los individuos que logran sobrevivir  $t = n - 1$  unidades de tiempo y que llegan a la clase de edad  $n$ .

Por otro lado, también existe el vector propio izquierdo de matriz  $A$ , correspondiente a  $\lambda_m$ :  $\bar{v}_m^t A = \lambda_m \bar{v}_m^t \dots \dots \dots (12)$  que es un vector traspuesto (horizontal):

$$\bar{v}_m^t = \left[ v_1 \quad v_2 \quad v_3 \quad \dots \quad v_n \right]$$

cuyos elementos son los valores reproductivos específicos de cada clase de edad.

El concepto de valor reproductivo es introducido por Fisher (1958) como parámetro poblaciones, y es definido por él mismo como el valor actual que tienen, en términos de su descendencia futura, las hembras de determinada edad, y puede medirse como el número promedio de hijas que todavía le quedan por dejar a cada una de las hembras de cada clase de edad, lo cual es expresado por Wilson y Bossert (1971) en la relación:

$$v = \frac{\text{número de progenie hembra producida en este momento por hembras de } i \text{ o más edad}}{\text{número de hembras que en este momento tienen edad } i.}$$

El valor reproductivo es máximo en la edad precisa cuando comienza la reproducción porque todavía está intacto el potencial reproductivo. Los valores reproductivos de las hembras jóvenes en edad prereproductiva son menores que este valor máximo debido a la posibilidad de morir antes de llegar a la edad reproductiva; por lo tanto sólo una proporción de éstas se reproducirá, y cada

una de éstas tiene un valor promedio menor. Como es de esperarse el valor reproductivo de las hembras en edad postreproductiva es cero.

El valor reproductivo de la primera clase de edad es considerado como la unidad ( $v_1 = 1$ ), y los demás valores, en función de éste.

Para obtener los valores reproductivos de las diferentes -- clases de edad podemos resolver la ecuación  $\bar{v}_m^t A = \lambda \bar{v}_m^t$ , lo -- que da como resultado 2 vectores horizontales (Leslie, 1945), -- que si consideramos una población con cuatro clases de edad son:

$$\begin{bmatrix} v_1 F_1 + v_2 P_2 & v_1 F_2 + v_3 P_2 & v_1 F_3 + v_4 P_3 & v_1 F_4 \\ v_1 & v_2 & v_3 & v_4 \end{bmatrix} =$$

para los cuales, si igualamos los elementos de ambos vectores y tomando  $v_1 = 1$  obtenemos:

$$\bar{v}_m^t = \begin{bmatrix} v_1 & v_2 & v_3 & v_4 \\ 1 & \frac{F_2}{\lambda} + \frac{P_2 P_3 F_3}{\lambda^2} + \frac{P_2 P_3 F_4}{\lambda^3} & \frac{F_3}{\lambda} + \frac{P_3 F_4}{\lambda^2} & \frac{F_4}{\lambda} \end{bmatrix}$$

cuyo significado biológico es el siguiente:

El primer elemento ( $v_1$ ), en función del que se consideran los demás valores es 1.

El valor reproductivo de la segunda clase de edad ( $v_2$ ) es la suma de la proporción de hijas que tenga en esa edad con respecto a la contribución total en esa unidad de tiempo ( $\lambda$ ), más la proporción de los hijos que tenga cuando haya pasado a la siguiente clase de edad ( $P_2 F_3$ ) con respecto a lo dejado totalmente por toda la población al haber pasado las dos unidades de tiempo que eso requiere ( $\lambda^2$ ), más la proporción de hijas que tenga -- cuando hayan pasado las tres unidades de tiempo que se requieren para pasar a la clase de edad 3, después a la cuarta y reprodu--  
cirse  $\left(\frac{P_2 P_3 F_4}{\lambda^3}\right)$

El valor reproductivo de la clase de edad 3 será similar al anterior, pero cuando sólo le quedan por vivir dos unidades de tiempo más, y la clase de edad cuatro tendrá como valor reproductivo, solamente la contribución que puede hacer estando en esa edad, con respecto al total dejado en esa unidad de tiempo  $\frac{F_4}{\lambda}$ .

Un aspecto interesante es que, si hacemos extensivo esta -- formula para el valor reproductivo de la primera clase de edad, vemos que obtenemos una fórmula análoga a la ecuación de Lotka:

$$1 = \frac{F_1}{\lambda} + \frac{P_1 F_2}{\lambda^2} + \frac{P_1 P_2 F_3}{\lambda^3} + \frac{P_1 P_2 P_3 F_4}{\lambda^4}$$

Como veremos más adelante, el concepto de valor reproductivo tiene implicaciones importantes tanto en la ecología de poblaciones como en el análisis de las estrategias adaptativas de las especies, así como desde el punto de vista práctico (i. e. manejo de recursos y control de plagas).

Estabilidad de edades.

Anteriormente hemos analizado el significado biológico y las características matemáticas de las ecuaciones (11) y (12) así como el significado biológico y algunas propiedades de cada uno de sus elementos ( $A, \lambda_1^*, \bar{u}, \bar{v}$ ). En estos elementos está basado el modelo de Leslie para el estudio de la dinámica de poblaciones estructuradas. Estas ecuaciones tienen el supuesto de que existe una distribución estable de edades. Ahora demostraremos que esta estabilidad, incambiable en sus proporciones al pasar el tiempo tiende a alcanzarse a la larga, independientemente de la composición inicial de edades de la población (siempre y cuando sea una matriz primitiva).

Para esto primero definamos un vector inicial de edades -- cualquiera con  $n$  clases de edad al que llamemos  $\bar{z}$ , éste será un vector con  $n$  componentes, o sea, definido en un espacio de  $n$  dimensiones.

\* donde  $\lambda_1$  es la  $\lambda_m$  manejada en el capítulo hasta aquí.



Si este vector  $\bar{z}$  se expresa como combinación lineal de los vectores propios de la matriz de Leslie ( $u_j$ ) correspondientes a cada valor propio  $\lambda_j$ , tenemos:

$$\bar{z} = c_1 \bar{u}_1 + c_2 \bar{u}_2 + c_3 \bar{u}_3 + \dots + c_n \bar{u}_n$$

donde  $c_j$  son constantes . . .

Si multiplicamos esta ecuación por la matriz de Leslie proyectada al tiempo  $k$  ( $A^k$ ), reacomodando términos tenemos:

$$A^k \bar{z} = c_1 A^k \bar{u}_1 + c_2 A^k \bar{u}_2 + c_3 A^k \bar{u}_3 + \dots + c_n A^k \bar{u}_n$$

y como  $A^k u_i = \lambda_i^k u_i$ , sustituyendo tenemos:

$$A^k \bar{z} = c_1 \lambda_1^k \bar{u}_1 + c_2 \lambda_2^k \bar{u}_2 + c_3 \lambda_3^k \bar{u}_3 + \dots + c_n \lambda_n^k \bar{u}_n$$

que al dividirla entre el único valor propio positivo, que además es dominante elevado a la  $k$ -ésima potencia ( $\lambda_1^k$ ) obtenemos:

$$\frac{1}{\lambda_1^k} A^k \bar{z} = c_1 \bar{u}_1 + c_2 \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^k \bar{u}_2 + c_3 \left(\frac{\lambda_3}{\lambda_1}\right)^k \bar{u}_3 + \dots + c_n \left(\frac{\lambda_n}{\lambda_1}\right)^k \bar{u}_n$$

Pero como sabemos que el valor propio positivo y dominante siempre es mayor que los demás valores propios, los cocientes - del lado derecho de la ecuación son menores que uno, y elevados a la  $k$ -ésima potencia, si  $k$  es suficientemente grande (o sea, si pasa el suficiente tiempo), serán números muy pequeños que podemos considerar cercanos a cero, quedando solamente:

$$\frac{1}{\lambda_1^k} A^k \bar{z} \approx c_1 \bar{u}_1 \quad \text{o sea,} \quad A^k \bar{z} = c_1 \lambda_1^k \bar{u}_1$$

y como tanto  $\lambda_1^k$  como  $c$  son constantes, llamando a su producto  $k$ , tenemos que  $A^k \bar{z} \approx K u_1$ , lo que significa que, cualquiera que sea el vector de distribución de edades inicial de la población cuyo comportamiento describe la matriz de Leslie, a la larga ( $k \gg 1$ ), ésta termina estabilizándose, pues  $K u_1$ , es un múltiplo del vector estable de edades, del que en realidad nos interesan sólo las proporciones entre sus elementos, o sea es un vector propio también.

Las matrices poblacionales (en particular la matriz de Leslie) pueden representarse por medio de gráficas llamadas gráficas de Coates (Coates 1959), Chen 1976, en Caswell 1978, op. cit.). Estas gráficas de ciclo de vida se construyen por medio de nodos y arcos que unen los distintos nodos. Este método ilustra claramente la relación entre las matrices poblacionales y sus ciclos de vida.

Los nodos en la gráfica representan clases demográficamente distintas (de edad, estadios, etc.) en la población. Y un arco directo del nodo  $j$  al nodo  $i$  representa una contribución al estadio  $i$  en el tiempo  $t+1$  por individuos del estadio  $j$  en el tiempo  $t$ . Por ejemplo, para construir la matriz de Leslie que representa el ciclo de vida de una especie de snouters (ser imaginario) (ejemplo tomado de Vandermeer, 1981), tomaremos en cuenta los siguientes datos: Los snouters sólo se reproducen a determinadas edades; entre 2 y 3 años de edad, producen 3 crías por año. Asimismo, nos encontramos con los siguientes datos de número de snouters que existen en dos años consecutivos en diferentes edades:

rango de edad	1918	1919
0-1	50	16
1-2	10	15
2-3	5	5
3-4	2	2

Con estos datos podemos decir, que las fecundidades son:  $F_0 = 0$ ,  $F_1 = 0$ ,  $F_2 = 2$ ,  $F_3 = 3$ , y que las probabilidades de sobrevivir de los individuos de la clase de edad  $x$  y alcanzar la clase de edad  $x+1$  en un año se puede extraer de la tabla de datos mediante la siguiente relación:

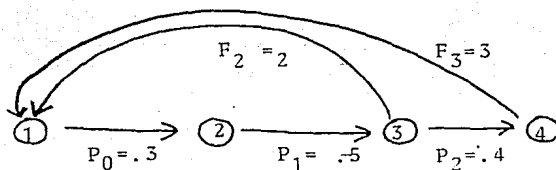
$$p_x = \frac{N(x+1, t+1)}{N(x, t)}$$

Así tenemos que  $P_0 = .3$  ,  $P_1 = .5$  ,  $P_2 = .4$

Y, la matriz resultante es:

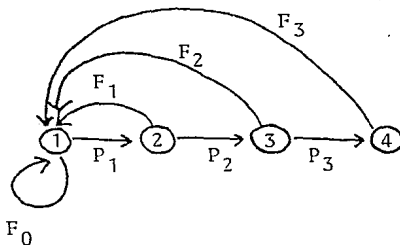
$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 2 & 3 \\ .3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .4 & 0 \end{bmatrix}$$

La cual puede ser representada mediante la gráfica:



En general, cualquier matriz de Leslie, con todas las fecundidades  $F_i$  y probabilidades de supervivencia  $P_i$  puede ser representada por medio de una gráfica de este tipo:

$$A = \begin{bmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{bmatrix}$$



## 2. Poblaciones estructuradas por estadios (Matriz de Lefkovitch).

El modelo desarrollado por Leslie y Lewis se basa en poblaciones estructuradas por edades, cuya duración es la misma y equivalente a las unidades de tiempo discretas que se usan al proyectar la matriz hacia el futuro. Esta forma de agrupar por edades a los organismos es bastante adecuada para especies en las cuales se puede determinar fácilmente la edad y lograr buenas tablas de vida. Por ejemplo, en el hombre, en algunos moluscos cuyas conchas presentan líneas de crecimiento estacionales, en carneros o borregos con cuernos de crecimiento con la edad, en árboles con anillos de crecimiento anuales, etc. (Lefkovitch, 1965) (Vandermeer 1981).

Sin embargo, también existen muchas poblaciones de organismos en las cuales la agrupación por edades no es la más afortunada (por razones de tipo práctico, matemático ó de tipo biológico), pues por un lado, en muchas especies es difícil determinar la edad a primera vista, y por otro lado, la agrupación por edades puede resultar una forma inadecuada de dividir a la población. Por ejemplo, muchos organismos longevos o con ciclos de vida muy largos como son los robles (sp) (Vandermeer, 1981) que viven aproximadamente 300 años y la mortalidad más significativa ocurre en el primer año de vida, pero se reproducen prácticamente toda su vida. Entonces, para plasmar su biología en un modelo como los que hasta ahora hemos visto, tendríamos que dividir la población en clases de edad de un año y necesitaríamos una matriz de proyección de 300 X 300, la cual resultaría muy compleja de manejar.

Otro ejemplo son las especies que presentan estadios con características fisiológicas bien definidas que determinan su biología, como los insectos, y que por lo general no tienen la misma duración ni tampoco se presentan en la misma edad; existe una gran variabilidad individual.

En estos tipos de poblaciones resulta difícil e inadecuado agrupar a los individuos por edades, y sin embargo sería útil te

ner una matriz de proyección que permitiera predecir la distribución de las clases de la población al transcurrir el tiempo.

Un modelo alternativo que prescinde de la hipótesis que supone clases de edad isócronas y de la misma duración que las unidades de tiempo, es el modelo desarrollado por Lefkovitch (1965). Este utiliza un agrupamiento por estadios (independientemente de su duración) en vez del agrupamiento por edades como lo hace el modelo de Leslie.

De esta manera, Lefkovitch señala que el tamaño de una población en el tiempo  $t$   $N(t)$  dividida en  $n$  estadios reconocibles es:  $N(t) = y_{1,t} + y_{2,t} + y_{3,t} + \dots + y_{n,t}$ , donde  $y_{i,t}$  es el número de individuos del estadio  $i$  en el tiempo  $t$ . El tiempo está dado también en unidades discretas de tiempo  $e$  iguales, aunque no de la misma duración que los estadios, pues estos por lo general tienen una duración distinta entre sí.

Este modelo considera un rango más amplio de situaciones biológicas, pues contempla todos los posibles factores de dependencia entre los estadios, o dicho de otra manera, todas las posibles contribuciones de cada estadio hacia todos los demás. Así, los individuos de cada clase de edad  $i$  dependerán de los demás estadios del tiempo anterior de la siguiente manera:

$$y_{i,t+1} = y_{1,t} a_{i,1,t} + y_{2,t} a_{i,2,t} + \dots + y_{n,t} a_{i,n,t}.$$

donde  $a_{i,j,t}$  será el factor de dependencia biológica (que puede tener que ver con fecundidad, sobrevivencia, competencia o cualquier relación intraespecífica de la población en cuestión) del estadio  $i$  del tiempo  $t + 1$  con respecto a cada uno de los individuos del estadio  $j$  en el tiempo  $t$  (Lefkovitch, op. cit.) Sin saber con precisión cual de estos parámetros y relaciones depende cada  $a_{i,j,t}$  puede verse como la contribución que los individuos del estadio  $j$  del tiempo  $t$  aportan al estadio  $i$ , cuando pasa una unidad de tiempo. Algunos de estos valores  $a_{i,j,t}$  pueden ser ceros, cuando no hay influencia de algún tipo entre un par de estadios; por otro lado, teóricamente, ninguno de estos valores puede ser negativo, pues esto implicaría un número negativo de individuos.

Con ecuaciones semejantes a la anterior para cada uno de los estadios, se obtienen una serie de ecuaciones que puede expresarse en lenguaje matricial como:

$$\begin{bmatrix} a(1,1,t) & a(1,2,t) & \dots & a(1,n,t) \\ a(2,1,t) & a(2,2,t) & \dots & a(2,n,t) \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ a(n,1,t) & \dots & \dots & a(n,n,t) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} y(1,t) \\ y(2,t) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} y(1,t+1) \\ y(2,t+1) \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \end{bmatrix}$$

o de otra manera:  $M(t) \bar{y}(t) = \bar{y}(t+1) \dots \dots \dots (13)$  donde análogamente al modelo anterior,  $\bar{y}(t)$  y  $\bar{y}(t+1)$ , serán los vectores de distribución de estadios y  $M$ , será la matriz de proyección en la que Lefkovitch generaliza el modelo de Leslie, pues contempla a todos los elementos de la matriz con la posibilidad de expresar situaciones biológicas relacionadas con la contribución entre estadios.

Este modelo general contiene al modelo de Leslie-Lewis, -- pues si los estadios se consideran de la misma duración e iguales a la unidad de tiempo utilizada, sin más contribución que la dada por las fecundidades  $F_i$  y sobrevivencia  $P_i$ , la matriz de Leslie - A podría tomarse como un caso particular de la de Lefkovitch - - (Lefkovitch, 1965). Además, independientemente de la estructura de una población, o sea de como se le clasifique, ésta sigue siendo la misma, al igual que el valor propio.

Desde el punto de vista matemático, se puede ver que este valor propio es también positivo y dominante, pues a la matriz de Lefkovitch también puede aplicársele el teorema de Perron Frobenius, pues es una matriz no negativa, irreducible y, a menos que muestre un patrón en las fecundidades como el señalado por Sykes (op. cit.), será primitiva.

Sin embargo, tanto en la matriz de Lefkovitch como en la de Leslie, es necesario considerar los casos concretos a los que se quiere aplicar estos modelos, porque frecuentemente algunos -

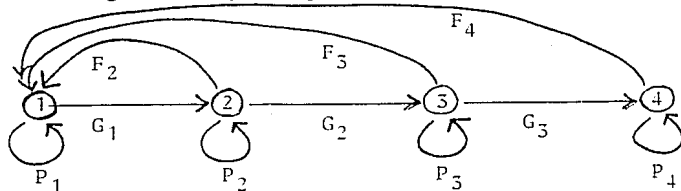
valores de las fecundidades son ceros (en particular en el caso de muchos insectos que se reproducen en una época pequeña de su vida), y dependiendo de este patrón la matriz podría no ser primitiva y, por lo tanto, podría no existir un valor propio estrictamente dominante. El crecimiento en las poblaciones con esta característica es tal que la estructura de edades no alcanza nunca la estabilidad, sino que las proporciones de su distribución se repiten cíclicamente. (Pielou, op. cit. ).

Del mismo modo que la matriz de Leslie, la de Lefkovitch - puede ser representada mediante gráficas de ciclo de vida y la gráfica presenta nuevos arcos que representan aquellos elementos  $a_{i,j,t}$  que en la matriz de Leslie no aparecen. Por ejemplo, una matriz como la siguiente:

$$\begin{bmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{bmatrix}$$

describe una población estructurada por talla, en la cual un individuo en un estado dado  $x$  (clase de talla) puede sobrevivir y crecer al siguiente tamaño  $x + 1$  y la probabilidad de hacerlo se representa como  $G_x$ , o puede sobrevivir y permanecer en el mismo tamaño  $P_x$  a través de una unidad de tiempo. Este tipo de modelos han sido ya usados en casos concretos de poblaciones distintas de árboles por Hartshorn (1975) y otros autores Bullock, 1982, Piñeiro et al, 1984 y Enright y Ogden (1979), Piñeiro et al (1985), - etc.

Y la gráfica que representa este tipo de matrices es:



## CAPITULO II

### ANALISIS DE SENSIBILIDAD

Con los modelos anteriores logramos describir el crecimiento de una población estructurada y predecir en un tiempo futuro su tamaño, su distribución de edades o estadios y su tasa de reemplazo, basándonos en su estructura y composición iniciales, así como en los parámetros poblacionales de fecundidad y sobrevivencia específicos de cada clase.

Todo este precedente abre la posibilidad de evaluar qué cambios obtendremos en estos resultados si se modifican los parámetros poblacionales.

Para esto, puede ser de utilidad la herramienta del álgebra matricial llamada análisis de sensibilidad, que evalúa cómo pequeños cambios en los elementos de una matriz repercuten en el valor propio de ésta (Caswell, 1978). De esta manera, el análisis de sensibilidad, aplicado a las matrices de Leslie o Lefkovich nos permite analizar el comportamiento de la tasa de crecimiento de la población ante perturbaciones en los parámetros poblacionales. Y también, en particular, evaluar cuáles de estos parámetros, al ser alterados, producen un mayor o menor efecto en su tasa de crecimiento.

Esto tiene que ver con la problemática abierta por Cole (1954) y tocada y enriquecida posteriormente por otros autores (Stearns, 1976) acerca de las consecuencias poblacionales que pueden provocar alteraciones en las historias de la vida. En particular utilizando el modelo de matrices de proyección para la dinámica de poblaciones, algunos autores (Sarukhán y Gadgil, 1974, Pennymick, 1969, etc.) tratan de medir la relevancia de algunos parámetros (tipos de reproducción, fecundidad y sobrevivencia, respectivamente) en el crecimiento de las poblaciones. Estos estudios son realizados antes de que fuera accesible una fórmula general para usarse en el análisis de sensibilidad para estudios ecológicos.



Sin embargo, Demetrius (1969) y Goodman (1971) ya habían desarrollado una fórmula para estudiar los efectos de las variaciones en fecundidades y probabilidades de sobrevivencia, como elementos de la matriz de Leslie, en la tasa de crecimiento de la población, aunque este análisis es solamente aplicable a poblaciones estructuradas por edades.

Posteriormente Caswell (1978) propone una generalización de este tipo de análisis que puede ser utilizado con cualquier tipo de clasificación, por lo que puede ser aplicado también a la matriz de Lefkovitch y utilizado con gran número de organismos. Este análisis permite evaluar, con una sola formulación, los cambios en  $\lambda$  ante cualquier alteración de los parámetros  $a_{ij}$  de la matriz de proyección.

A continuación desarrollaremos la fórmula que Caswell propone:

Partamos de la hipótesis de que  $\bar{u}_m, \bar{v}_m = 1$ .

Esta normalización puede ser supuesta alterando solamente las magnitudes de los vectores, sin que sea afectada la dirección, o sea, sin que se pierda la proporción entre ellos.

Como habíamos explicado, el objetivo de este análisis es percibir la repercusión de pequeños cambios en los elementos  $a_{ij}$  de la matriz  $A$  en la tasa de reemplazo  $\lambda_m$ . Entonces representemos como  $A$  a la matriz de transición original y como  $dA$  a la matriz de perturbaciones cuyos elementos son las perturbaciones diferenciales de los elementos de la matriz  $A$  ( $da_{ij}$ ).

Entonces:

$$A' = A + dA \dots (3)$$

donde  $A'$  es la matriz perturbada.

Utilizando la herramienta que el Cálculo Diferencial ha desarrollado con respecto a pequeños incrementos en funciones, calculemos la diferencial de la fórmula (1):

$$(dA) \bar{u}_m + A (d\bar{u}_m) = \lambda_m d\bar{u}_m + (d\lambda_m) \bar{u}_m \dots (4)$$

De la fórmula (4) lo que nos interesa conocer es  $d \lambda_m$  que es precisamente el cambio que sufre la tasa de reemplazo, para expresarlo en función de  $d A$ , o sea, en función de los cambios sufridos por la matriz original  $A$ .

Utilizando el producto punto y multiplicando de esta forma por  $\bar{v}_m^t$  en ambos lados de la ecuación (4) tenemos:

$$\langle (d A) \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle + \langle A d \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle = \langle \lambda_m d \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle + d \lambda_m \langle \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle \quad (5)$$

Recordando las propiedades de asociatividad y linealidad del producto escalar y de que partimos de la hipótesis  $\langle \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle = 1$ , la ecuación (5) puede ser expresada como:

$$\langle (d A) \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle + \langle A d \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle - \langle \lambda_m d \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle = d \lambda_m$$

que, agrupando términos queda:

$$\langle (d A) \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle + \langle A d \bar{u}_m - \lambda_m d \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle = d \lambda_m,$$

y como:  $A d \bar{u}_m = \lambda d \bar{u}_m$ , entonces  $A d \bar{u}_m - \lambda_m d \bar{u}_m = 0$   
y por tanto:  $\langle (d A) \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle = d \lambda_m \dots (6)$

Logrando así expresar  $d \lambda_m$  en términos de  $d A$  ✓

Sin embargo, si en este análisis lo que se desea conocer es el efecto en  $\lambda_m$  debido a cambios en cada parámetro poblacional  $a_{ij}$ , es necesaria más bien una expresión de  $d \lambda_m$  en función de los  $d a_{ij}$ . Por lo tanto conviene suponer que la matriz  $d A$  tiene un sólo elemento diferente de cero. Consideremos:

$$d A = \begin{bmatrix} 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & & & & & \vdots \\ 0 & \dots & d a_{ij} & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & & & & & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \end{bmatrix}$$

Donde  $d a_{ij}$  puede ser cualquier elemento de la matriz  $d A$  y por ello no se pierde generalidad.

Ahora, bajo este nuevo supuesto, efectuemos el producto indicado en (6) el cual se simplificará. Para esto primero multipliquemos  $d A$  por  $\bar{u}_m$  :

$$\begin{bmatrix} 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & & & & & & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & d a_{ij} & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & & & & & & \vdots \\ \vdots & & & & & & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_j \\ u_2 \\ \vdots \\ \vdots \\ u_k \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ d a_{ij} u_j \\ \vdots \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix}$$

Y después, por  $\bar{v}_m^t$  :

$$\begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ d a_{ij} u_j \\ \vdots \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} [v_1 \ v_2 \ \dots \ v_j \ \dots \ v_k] = d a_{ij} u_j v_i = d \lambda_m$$

O bien,

$$\frac{d \lambda_m}{d a_{ij}} = u_j v_i \dots \dots (7)$$

En esta expresión queda sintetizado el resultado de la razón de cambio de  $\lambda_m$  al cambiar un elemento particular de la matriz  $A$  ( $a_{ij}$ ); es decir, la razón de cambio de nuestra tasa de --reemplazo con respecto a pequeñas perturbaciones en los parámetros poblacionales (perturbaciones diferenciales) de la matriz de transición: es igual al producto del valor reproductivo de la clase -

de edad  $i$  ( $v_i$ ) por el número de individuos de edad  $j$  correspondiente al vector de distribución estable de edades ( $u_j$ ).

Como  $d a_{ij}$  puede ser cualquiera de los elementos de la matriz  $dA$ , se puede construir la matriz de los elementos  $\frac{d \lambda_m}{d a_{ij}}$ , o sea, de los cambios sufridos por  $\lambda_m$  con respecto a las pequeñas perturbaciones de cada uno de los elementos de la matriz de transición original  $A$ . A esta matriz se le conoce como matriz de sensibilidad  $S$ :

$$S = \begin{bmatrix} \frac{d \lambda_m}{d a_{11}} & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \frac{d \lambda_m}{d a_{ij}} & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \end{bmatrix}$$

cada uno de cuyos elementos corresponde, según la ecuación (7), a los diversos productos  $u_i v_j$ , por lo que la matriz  $S$  puede expresarse también como:

$$S = \begin{bmatrix} v_1 u_1 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & v_i u_j & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \end{bmatrix}$$

Esta matriz es la que se construye a partir de los valores conocidos - obtenidos como los elementos de los vectores de valores reproductivos y de distribución estable de edades - multiplicados en todas sus posibilidades. \*

Ahora analicemos lo que significa  $\frac{d\lambda_m}{da_{ij}}$  en términos de nuestra matriz original A:

$\frac{d\lambda_m}{da_{ij}}$  significa la razón de cambio de  $\lambda_m$  con respecto a cada pequeña perturbación de cada elemento de la matriz A ( $a_{ij}$ ), donde  $a_{ij}$  como habíamos mencionado, representa la contribución de individuos de la clase j en el tiempo t a individuos de la clase i en el tiempo t+1. Y si este resultado es igual al producto del número de individuos de la clase j ( $u_j$ ) por el valor reproductivo de la clase i ( $v_i$ ), podemos interpretar si recordamos el concepto de valor reproductivo visto en el capítulo anterior, que las perturbaciones de la tasa de crecimiento de poblaciones con respecto a cualquier elemento  $a_{ij}$  tiene que ver no sólo con la cantidad de individuos, sino también con la calidad de los organismos en lo que se refiere al valor que estos tienen en términos de la progenie futura.

Así, por ejemplo, para los parámetros que contiene una población cuyo crecimiento es regido por una matriz de Leslie; la sensibilidad de  $\lambda_m$  con respecto a cambios en sus únicos tipos de elementos  $F_i$ 's y  $P_i$ 's será:

$$\frac{d\lambda_m}{dF_i} = v_1 u_i \quad \text{y,} \quad \frac{d\lambda_m}{dP_i} = v_{i+1} u_i$$

o sea que la sensibilidad de  $\lambda_m$  a cambios en las fecundidades ( $F_i$ ) se obtiene al multiplicar el valor reproductivo de la pri-

\*  $\bar{u}_m$  y  $\bar{v}_m$  normalizadas:  $\langle \bar{u}_m, \bar{v}_m \rangle = 1$

mera clase de edad por el número de individuos de cada clase  $i$ , mientras que la sensibilidad a cambios en las probabilidades de sobrevivencia ( $P_i$ ) será igual al producto de la proporción de individuos de la clase  $i$  por el valor reproductivo de la clase de edad siguiente ( $i + 1$ ).

Por otro lado, si nosotros queremos encontrar la máxima razón de cambio de  $\lambda_m$ , con respecto a cambios en algún parámetro, buscaremos en los elementos conocidos de los vectores  $\bar{u}_m$  y  $\bar{v}_m$ , cuándo es máximo el producto  $v_i u_j$ , para conocer cuál parámetro debe afectarse para obtener esta razón de cambio máxima.

El máximo producto  $v_i u_j$  se obtiene al multiplicar el elemento o componente más grande del vector de valores reproductivos  $(\bar{v}_m^t)$  por el número de individuos de la clase de edad más numerosa del vector de distribución estable de edades ( $\bar{u}_m$ ).

Si a estos valores máximos les llamamos  $v_t$  y  $u_s$  respectivamente, para obtener el cambio máximo de  $\lambda_m$  debe afectarse al parámetro  $a_{ts}$  que es el elemento que describe la contribución de la clase de edad  $s$  (la clase de edad más numerosa) sobre la clase de edad  $t$  (la que tiene un valor reproductivo mayor).

Por ejemplo:

Supongamos que la clase de edad más numerosa en una cierta población fuera la 2a. ( $u_2$ ), y que la clase que tuviera el valor reproductivo máximo fuera la 3a. ( $v_3$ ), entonces el producto máximo  $v_t u_s$  es en este caso  $v_3 u_2$ , por lo que el elemento que produce un mayor cambio en  $\lambda_m$ , al alterarse será  $a_{32}$ , que corresponde en la matriz de proyección utilizada al elemento  $P_2$  el cual es la probabilidad de pasar de la clase de edad 2 (la más numerosa) a la clase de edad 3, (la que tiene individuos con un mayor valor reproductivo).

Esto mismo podemos verlo en las matrices:

$$S = \begin{bmatrix} v_1 u_1 & v_1 u_2 & v_1 u_3 & v_1 u_4 \\ v_2 u_1 & v_2 u_2 & v_2 u_3 & v_2 u_4 \\ v_3 u_1 & v_3 u_2 & v_3 u_3 & v_3 u_4 \\ v_4 u_1 & v_4 u_2 & v_4 u_3 & v_4 u_4 \end{bmatrix}$$

$$A = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & Q_2 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & Q_3 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & Q_4 \end{bmatrix}$$

Entonces, el parámetro  $P_2$ , la probabilidad de que individuos de la clase 2 pasen a la siguiente, será el más sensible a cambio en cuanto a que produce un mayor cambio en  $\lambda_m$ .

Este resultado admite una explicación biológica adecuada, ya que, por un lado, las clases de edad abundantes serán las que afecten en mayor grado al crecimiento global de la población, al afectar a los individuos de las clases de edad con valores reproductivos mayores.

Este resultado coincide con la opinión de diversos investigadores como Cole (1954) y Krebs (1978) de que el cambio de la edad de la primera reproducción es uno de los factores que más afectan a la tasa de crecimiento de la población, pues como habíamos mencionado anteriormente, la edad en la que comienza la reproducción es la que tiene el máximo valor reproductivo y, según el resultado anterior, el parámetro más sensible a cambios es el que describe la aportación, por parte de la clase de edad más numerosa precisamente hacia la clase con el valor reproductivo mayor.

Este análisis de sensibilidad ha sido utilizado por diversos autores (Caswell y Werner, 1978; Piñeiro et. al., 1984; - - Hartshorn, 1972 ) mostrando su utilidad para evaluar cuáles son los estadios más sensibles y los parámetros relevantes, y estableciendo un orden a la sensibilidad de cada uno de los parámetros poblacionales. Sin embargo, este análisis propuesto por Caswell tiene la desventaja de que supone que las perturbaciones introducidas en los elementos de la matriz son de la misma magnitud, siendo que en los parámetros poblacionales existen valores cuyo orden de magnitud es muy distinto (las probabilidades de sobrevivencia entre cero y uno, mientras que las fecundidades pueden ser del orden de 10% o mayores ).

Estos autores señalan que, por lo tanto, los valores de sensibilidad obtenidos no pueden ser comparables, pues la contribución relativa de los parámetros hacia  $\lambda$  es muy distinta dependiendo del orden de magnitud de éstos. Proponen entonces que sean -- equilibrados normalizándolos con el factor  $\frac{a_{ij}}{\lambda}$  que indica precisamente la contribución relativa de un parámetro cualquiera con respecto a la contribución total por individuo. De esta manera obtienen un parámetro al que llaman la "contribución relativa a la adecuación":

$$\left( \frac{a_{ij}}{\lambda} \right) \left( \frac{d \lambda}{d a_{ij}} \right) = \frac{d \ln \lambda}{d \ln a_{ij}}$$

Este parámetro sí refleja un cambio proporcional en  $\lambda$  como resultado de un cambio proporcional en  $a_{ij}$ , y de esta manera los valores de sensibilidad son comparables entre sí.

Es interesante además hacer notar que este valor equivale a  $\frac{d r}{d \ln a_{ij}}$  donde r es la tasa intrínseca de crecimiento.

Sería interesante analizar más profundamente las implicaciones de este resultado.



Regresando otra vez al análisis de sensibilidad en general, la identificación de  $\lambda$  con una medida de adecuación (Fisher, 1958), ha permitido dar una interpretación en el terreno de la ecología evolutiva a resultados obtenidos con este análisis (Caswell, 1978; Demetrius, 1969, de Kroon, 1985, etc.).

Con respecto a la discusión acerca de la teoría de las tácticas del ciclo de vida, este tipo de análisis permitiría evaluar cuáles son los parámetros más sensibles a la selección natural y, usando la propuesta de de Kroon et. al., la contribución relativa a la adecuación de los diferentes parámetros poblacionales.

Esta metodología tiene también interés desde un punto de vista práctico, en aspectos tanto de explotación de recursos como de control de plagas, pues conociendo las repercusiones que tienen - sobre la tasa de crecimiento, alteraciones en los parámetros poblacionales de los diferentes estadios, - y considerando que la población llegó evolutivamente a la máxima adecuación para ese ambiente - se puede, en el caso de explotación de recursos, extraer aquellos miembros de la población que alteren menos el crecimiento actual de ésta. En el caso de poblaciones de plagas por el contrario, atacar el estadio cuyas alteraciones produzcan un máximo cambio en la tasa de crecimiento, para de esta manera desestabilizar y abatir su crecimiento.

Esto se discute de manera más amplia en el último apartado.

## CAPITULO III

EVALUACION DE LA CONFIABILIDAD DE  $\lambda$ 

El estudio de poblaciones estructuradas requiere de una metodología adecuada para construir tablas de vida que reflejen -- los datos de las historias de vida de las poblaciones.

Y, como en el estudio de cualquier población, algunas de -- sus características como son: densidad, fecundidad, migración o sobrevivencia son estimadas a través de muestras. Casi siempre -- en estos muestreos surgen errores. La media o promedio de la población es estimada por una media de las muestras. La diferencia entre el valor promedio o media real y la estimada es el error -- muestral introducido por la medición de uno o varios parámetros poblacionales. Además, el error humano al medir, la heterogeneidad del medio ambiente y otros factores, hacen crecer el promedio de la desviación de una media estimada con respecto al verdadero parámetro poblacional.

Un problema que necesariamente se plantea es cómo medir de qué forma alteran estos errores particulares a resultados demográficos más generales como es la tasa de reemplazo  $\lambda$  .

En los modelos de poblaciones estructuradas, en los que se utilizan matrices, necesariamente, además de la matriz de proyección A, existe, para cada uno de los elementos el error correspondiente. Algunos autores, entre los cuales están Enright y Ogden (1979) muestran que a veces es difícil diferenciar entre la variabilidad real de las poblaciones y la que es consecuencia de los errores de muestreo. Sin embargo, es importante, tener un método para evaluar la propagación de las desviaciones de cada elemento de la matriz a  $\lambda$  .

A continuación proponemos un método mediante el cual, a partir de las premisas del análisis de Caswell (1978), llegamos a -- una expresión que delimita el error de  $\lambda$  .

Partiendo de la ecuación (6) del capítulo II, podemos evaluar las repercusiones que tienen los errores, perturbaciones o

desviaciones globales de la matriz  $A$  ( $\delta A$ )\* sobre la tasa de --  
reemplazo  $\lambda$ .

Simplificando la notación usada en el análisis de sensibi--  
lidad que desarrollamos en el capítulo anterior, expresaremos la  
ecuación (6):

$$d\lambda = \langle (dA) \bar{u}, \bar{v} \rangle$$

Definimos, además  $A(\epsilon)$ ,  $\lambda(\epsilon)$ ,  $\bar{u}(\epsilon)$  y  $\bar{v}(\epsilon)$  como el valor  
de estos parámetros en función de un error  $\epsilon$ , y suponemos que --  
 $A(0) = A$ ,  $\lambda(0) = \lambda$ ,  $\bar{u}(0) = \bar{u}$  y  $\bar{v}^t(0) = \bar{v}^t$ , y como nos in--  
teresa obtener (la desviación o perturbación de  $\lambda$ ), y en to--  
do caso lo que esperamos es conocer la magnitud de dicha pertur--  
bación, manejaremos las normas:

$$|\delta\lambda| = |\lambda(\epsilon) - \lambda(0)|$$

que haciendo una aproximación lineal nos queda:

$$|\delta\lambda| = |\lambda(\epsilon) - \lambda(0)| = |d\lambda(0)\epsilon| + \theta(\epsilon^2) \dots (8)$$

Aplicando normas también la ecuación (6) nos queda:

$$|d\lambda| = |\langle (dA) \bar{u}, \bar{v} \rangle| = |\bar{v}^t (dA) \bar{u}|$$

Y este mismo evaluado en cero:

$$|d\lambda(0)| = |\bar{v}^t dA(0) \bar{u}|$$

Y si la sustituimos en la ecuación (8):

$$|\delta\lambda| = |\bar{v}^t dA(0) \bar{u}| \epsilon + \theta(\epsilon^2) \dots (9)$$

A su vez, una aproximación lineal de  $\delta A \simeq dA(0)\epsilon$ , que --  
sustituyendo en la ecuación (9) queda:

---

\* Los errores  $\delta a_{ij}$  de  $\delta A$  pueden ser calculados para cada dato  
de la matriz por medio de fórmulas estadísticas adecuadas o --  
incluso pueden ser errores evaluados para cada dato, dependien--  
do del orden de sus cifras significativas.

$$|\delta\lambda| \approx |\bar{v}^t \delta A \bar{u}|$$

donde  $\delta A$  es la matriz cuyos elementos son los errores o perturbaciones de cada elemento de la matriz  $A$ :

$$\delta A = A(\epsilon) - A(0)$$

Si tomamos las normas individuales de cada vector y matriz:

$$|\delta\lambda| \leq |\bar{v}^t| |\delta A| |\bar{u}|$$

y, considerando que  $\langle \bar{u}, \bar{v} \rangle = |\bar{u}| |\bar{v}| \cos \theta$  \* y además está normalizado como  $\langle \bar{u}, \bar{v} \rangle = 1$  \*\*, entonces:

$$|\delta\lambda| \leq \frac{|\delta A|}{|\cos \theta|}$$

que nos indica que el error o perturbación de  $\lambda$  en magnitud está acotado \*\*\* por los errores que traen consigo los parámetros de la matriz  $A$  ( $\delta A$ ), que pueden ser amplificados por características intrínsecas de la población. Estas características en este caso están representadas por el ángulo  $\theta$  que forman el vector de distribución estable de edades y el vector de valores reproductivos.

Si consideramos el caso extremo en que el ángulo  $\theta$  sea 0 y por lo tanto el  $\cos \theta = 1$ , entonces la cota de la perturbación en  $\lambda$  no será amplificada, sino que será menor o igual que la magnitud de la perturbación de  $A$ ; y si por el contrario, en el otro caso extremo, el ángulo  $\theta$  fuera muy cercano a  $90^\circ$ , el coseno de  $\theta$  será muy cercano a cero, y entonces la cota del error en  $\lambda$  se verá amplificada.

Si bien, conocer la magnitud de  $\delta\lambda$  es importante, es mucho más significativo conocerla con respecto a la magnitud de  $\lambda$ , -

\* donde  $0 \leq |\cos \theta| \leq 1$ .

\*\* supuesto que retomamos del análisis de Caswell (1978).

\*\*\* es decir, a lo más puede tomar el valor del miembro derecho de la desigualdad.

esto es, conocer cómo está acotado el valor porcentual o relativo del error en  $\lambda$ , o sea,  $\frac{|\delta\lambda|}{|\lambda|}$ :

$$\frac{|\delta\lambda|}{|\lambda|} \leq \frac{|\delta A|}{|\lambda| |\cos \theta|}$$

Si lo queremos evaluar también con respecto al error relativo o porcentual de la matriz A, tenemos que:

$$\frac{|\delta\lambda|}{|\lambda|} \leq \frac{|A|}{|\lambda| |\cos \theta|} \frac{|\delta A|}{|A|} \dots \dots (10)$$

En este caso, el factor de amplificación de la cota del error relativo de la matriz A, también depende exclusivamente de características propias de la población ( $|A|$ ,  $\lambda$  y  $\cos \theta$ ). Para que no se amplifiquen las posibilidades de error de A, sería necesario o ideal que este factor de amplificación fuera menor o igual que 1.

Esto es útil para evaluar cuando el error  $\delta\lambda$  se encuentra dentro de un rango de confiabilidad aceptable. Por ejemplo, si los valores de  $|A|$ ,  $|\lambda|$  y  $\cos \theta$  de determinada población al multiplicar al error relativo en A,  $\frac{\delta A}{A}$  lo agrandarían, nos resultaría que  $\frac{|\delta\lambda|}{|\lambda|}$  presenta un rango mayor de error. Entonces, -- nuestro cálculo de  $\lambda$  incluso podría no ser un valor confiable.

Este error relativo en  $\lambda$  puede ser expresado en función de la matriz de sensibilidad S que vimos en el capítulo anterior.

Tomando la definición de norma Frobenius de la matriz S:

$$|S|_F = \sqrt{\sum_i \sum_j (\bar{v}_i \bar{u}_j)^2} = \sqrt{\sum_i \sum_j \bar{u}_j^2 \bar{v}_i^2} = \sqrt{\sum_i \bar{v}_i^2} \sqrt{\sum_j \bar{u}_j^2}$$

$$|S|_F = |\bar{v}| |\bar{u}|$$

Retomando la normalización  $\langle \bar{u}, \bar{v} \rangle = 1$ , y sabiendo que  $\langle \bar{u}, \bar{v} \rangle = \frac{1}{\cos \theta}$ , por lo que  $|S|_F = \frac{1}{\cos \theta}$

Sustituyendo en (10), obtenemos:

$$\frac{|\delta\lambda|}{|\lambda|} \leq \frac{|S| |A|}{|\lambda|} \frac{|\delta A|}{|A|}$$

De una manera semejante, Caswell (1978), a partir de la ecuación (6), obtiene un "índice de sensibilidad"  $S = \frac{|\bar{u}|}{|\bar{v}|}$  que "relaciona el cambio absoluto en  $\lambda$  con la magnitud del cambio global en los parámetros de historia de vida".

$$|d\lambda| \leq |dA| \frac{|\bar{v}|}{|\bar{u}|} \leq S |dA|$$

donde  $S$ , no es más que la norma Frobenius de la matriz de sensibilidad ( $|S|_F$ ) que utilizamos arriba. Caswell concluye que debido a la normalización  $\langle \bar{u}, \bar{v} \rangle = 1$  y considerando valores positivos de  $\cos \theta$ ,  $S$  siempre es mayor ó igual que uno y, valores de  $S$  considerablemente más grandes que 1 indican que la historia de vida puede ser muy inestable en el sentido de que  $\lambda$  es altamente sensible a alteraciones en historia de vida.

Por otro lado también Usher (1975), considera que los elementos que componen la matriz de proyección son valores constantes evaluados en el campo ó en el laboratorio y son sólo estimaciones de los parámetros de la población. Asimismo, Usher plantea el problema de encontrar los efectos de estos errores en las soluciones de la matriz y propone la siguiente forma de acotar el error  $\delta\lambda$  :

$$|\delta\lambda| \leq \frac{n\epsilon}{y'x}$$

donde  $n$  es el orden de la matriz y  $\epsilon$  es el error máximo de todos los errores que se presentan en los elementos de la matriz.  $x$  y  $y'$  son sus vectores propios derecho e izquierdo respectivamente.  $Y$ , la normalización usada es equivalente a la usada por Caswell.

El mismo Usher evalúa que esta forma de acotar el error de  $\lambda$ , lo sobre- evalúa, ya que, toma a todos los errores como el error máximo, cuando incluso hay matrices como la de Leslie con varios de sus elementos que valen cero.

Las posibilidades de error ó inexactitud en los datos que contiene una matriz, así como las modificaciones en su historia de vida ( $\delta A$ ), que pudieran tener repercusiones globales en la población, pueden ser amplificadas dependiendo de la población original. Pues, como vimos en el análisis desarrollado arriba, el factor de amplificación depende de características intrínsecas de la población:  $-A$ ,  $\lambda$  y  $\cos \Theta$ . Como se vé,  $\Theta$ , el ángulo que forman el vector de la distribución estable de edades y el de los valores reproductivos, modula estas posibilidades de error de una manera importante; cuando  $\cos \Theta < 1$  tiende a aumentar enormemente este factor, ésto no ocurriría si, por lo contrario  $\cos \Theta = 1$  (ó muy cercano a 1), lo que implicaría que el ángulo entre los vectores  $\bar{u}$  y  $\bar{v}$  es cero, ó sea, que éstos son colineales.

El significado biológico de esta condición resulta muy interesante, pues el hecho de que estos vectores sean colineales quiere decir que sus elementos mantienen las mismas proporciones. Es decir, la abundancia de las diferentes clases de edad es proporcional con respecto a las magnitudes de sus valores reproductivos. Esto significa que las clases de edad más numerosas contienen a los individuos con los más altos valores reproductivos. Y, en cambio, en las clases de edad con menor número de individuos, éstos tienen los valores reproductivos más bajos.

Cabría preguntarse si, ser las clases más abundantes las que producen más descendencia a lo largo de toda su vida podría ser una condición en la que la adecuación de la población sea óptima. Por otro lado, retomando la interpretación de Caswell, si clasificamos a las poblaciones en robustas e inestables, dependiendo de lo sensibles que sean a perturbaciones, las poblaciones cuyos vectores  $\bar{u}$  y  $\bar{v}$  son proporcionales, son robustas pues las

perturbaciones no son amplificadas al repercutir sobre la tasa de crecimiento de la población.

Para ilustrar el posible uso de los índices que obtuvimos, utilizamos los trabajos de: Piñeiro et.al. (1984) con la palma Astrocaryum mexicanum, Harsthorn (1972) con Stryphnodendron excelsum y datos para una población de mujeres y otra de ovejas - tomadas de Anton-Rorres (1979), Con los datos dados en estos trabajos y utilizando un programa de computación, encontramos los índices de amplificación correspondientes. Para estos ejemplos - tomamos como error o desviación en los datos de la matriz a un valor que es la mitad del orden que la cifra siguiente a la última cifra significativa de cada dato.

a) En el primer ejemplo, utilizamos el punto A de muestreo para Astrocaryum mexicanum, y obtuvimos que el error global para la matriz A ( $|\delta A|$ ) es de 0.00144, y este error en relación al valor de la matriz es aún más pequeño ( $\frac{|\delta A|}{A} = 0.0000337$ ).

Sin embargo, el error  $|\delta A|$ , al repercutir sobre  $\lambda$  es amplificado:  $|\delta \lambda| \leq \frac{|\delta A|}{|\cos \theta|} = 0.0468$ ; que sería el valor máximo posible para el valor absoluto  $|\delta \lambda|$ , y que equivale a 4.66% con respecto a  $\lambda$  (1.0042):  $\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} = 0.0466$ . Este error con respecto al error relativo de A:  $\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq 1326.1886 \frac{|\delta A|}{A}$ .

b) En el ejemplo de la matriz de Stryphnodendron excelsum hay elementos con dos cifras decimales significativas a lo más y el valor del coseno de  $\theta$  es muy pequeño ( $\cos \theta = 0.0014$ ). Por lo tanto el valor de las desviaciones ( $|\delta A| = 0.0866$  y  $\frac{|\delta A|}{A} = 0.0000239$ ), repercute sobre con una amplificación notable:  $\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq \frac{|\delta A|}{\cos \theta} = 61.154$ , lo que significa que la norma de  $\lambda$  puede llegar a tener un error de casi 6000% con respecto al valor de  $\lambda$  (1.00471):  $\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq 58.403$ .

El error relativo de la matriz global es muy amplificado - al convertirse en error máximo posible del error relativo de  $\lambda$  :

$\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq 2,471,917.1 \frac{|\delta A|}{A}$ . Es decir, el error relativo de  $\lambda$  puede llegar a ser dos millones de veces mayor que el error relativo de A.



c) Para una población de ovejas domésticas de Nueva Zelanda, Caughley (1967, en Anton-Rorres, 1979):  $|\delta A| = 2.3979 \times 10^{-4}$  y  $\frac{|\delta A|}{A} = 7.7081 \times 10^{-5}$ . A su vez,  $|\delta \lambda| \leq \frac{|\delta A|}{|\cos \theta|} = 2.7901 \times 10^{-4}$ . Como se ve, el error  $|\delta A|$  no se ve amplificado considerablemente al multiplicarlo por el factor  $\frac{1}{\cos \theta}$ . Y el error relativo  $\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq 2.3734 \times 10^{-4}$ .

Es decir, puede llegar a ser, a lo más, aproximadamente del .024% con respecto a  $\lambda$  que vale 1.1756.

Y, evaluando este error relativo con respecto al error relativo en A:

$$\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq 3.0791 \frac{|\delta A|}{A}$$

O sea, el error máximo que puede tomar el error relativo de  $\delta \lambda$ , es tres veces el error relativo en A. Y siendo tan pequeño este último, el error relativo de  $\lambda$  queda adecuadamente acotado.

d) Para la población de mujeres canadienses a partir de 1965, (Anton-Rorres, 1979) :

$|\delta A| = 2.1794 \times 10^{-6}$ , y con respecto a A:  $\frac{|\delta A|}{A} = 7.1111 \times 10^{-7}$ . Y si  $\cos \theta = 0.9063$ , el error de  $\lambda$  queda acotado de la manera siguiente:

$$|\delta \lambda| \leq \frac{|\delta A|}{|\cos \theta|} = 2.4047 \times 10^{-6}$$

Análogamente al ejemplo anterior, el error de  $|\delta A|$  no se ve amplificado en forma considerable al multiplicarse por  $\frac{1}{\cos \theta}$ . Así, el error  $|\delta \lambda|$  no puede ser mayor que un valor muy cercano a  $|\delta A|$ . Y el error relativo con respecto a  $\lambda$  es  $\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq 2.2336 \times 10^{-6}$ , lo que significa que el error máximo es aproximadamente el 0.00022% con respecto a  $\lambda = (1.0766)$ . Y, evaluando este error con respecto al error relativo de  $\delta A$ :

$$\frac{|\delta \lambda|}{\lambda} \leq 3.1410 \frac{|\delta A|}{A}$$

Resultado del que podemos concluir lo mismo que el ejemplo anterior.

Caractrísticas intrínsecas de la población.					Errores o desviaciones.			
	$\lambda$	A	Factores de amplificación.		Errores de la matriz A.		Cota de los errores en $\lambda$ .	
			cos $\theta$	$\frac{ A }{ \lambda  \cos\theta}$	$\delta A$	$\frac{ \delta A }{ A }$	$\delta \lambda$	$\frac{ \delta \lambda }{ \lambda }$
<u>Astrocarium mexicanum</u>	1.0042	42.63	0.0307	1326.18	0.0014	$3.37 \times 10^{-5}$	0.0468	0.0466
<u>Stryphnodendron excelsum</u>	1.0471	3623.68	0.0014	$2.47 \times 10^6$	0.0866	$2.39 \times 10^{-4}$	61.154	58.403
Ovejas domésticas	1.1756	3.1109	0.8594	3.0791	$2.39 \times 10^{-4}$	$7.71 \times 10^{-5}$	$2.79 \times 10^{-4}$	$2.37 \times 10^{-4}$
Mujeres canadienses	1.0766	3.0648	0.9063	3.141	$2.17 \times 10^{-6}$	$7.11 \times 10^{-7}$	$2.41 \times 10^{-6}$	$2.23 \times 10^{-6}$

Tabla comparativa de datos para la evaluación de las desviaciones en la obtención de  $\lambda$ .

Este tipo de ejemplos muestran que muchas veces se pueden obtener valores cercanos a los de  $\lambda$  esperados, y sin embargo llegar a la conclusión de que estos valores no son de ninguna manera resultados confiables, si  $\frac{|S\lambda|}{\lambda}$  no está acotada por un valor lo suficientemente pequeño.

En el trabajo de Piñeiro et al podemos afirmar que el error no pasa del 4.7% con respecto a  $\lambda$ , error que por su magnitud podría considerarse aceptable, y si así lo fuera, el valor obtenido de  $\lambda$  podría considerarse un valor confiable.

Sin embargo, debemos de considerar también aunque una cota en el error sea pequeña, puede implicar un cambio en la evaluación cualitativa de la evaluación si  $\lambda$  es cercana a 1, de tal manera que una población cuya  $\lambda$  indique que está creciendo, al considerar el rango de error, ya no se podría afirmar lo mismo.

Esto sucede en el mismo ejemplo de A. mexicanum, donde el valor de  $\lambda = 1.0042$ , y el error  $|S\lambda| = 0.0468$ . Esto puede alterarse a  $\lambda$  pudiendo tomar éstos valores entre 0.9574 y 1.0510.

En el caso de S. excelsum, se muestra que, a pesar de que el error relativo de A es muy pequeño, crece muchísimo al multiplicarse por los factores de amplificación. En particular en este caso  $\cos \theta$  es muy cercano a cero y  $\frac{1}{\cos \theta}$  agranda mucho las posibilidades de error máximo.

Podemos decir que, como la cota de  $\frac{|S\lambda|}{\lambda}$  es muy amplia, nada nos permite asegurar que el valor de  $\lambda$  sea el obtenido.

Todo lo contrario sucede con los otros dos ejemplos, en los cuales el error máximo posible para  $\frac{|S\lambda|}{\lambda}$  es muy pequeño, lo que nos permite tener un amplio rango de confianza en los valores obtenidos para  $\lambda$ , por lo tanto es posible pensar que estas poblaciones son poco perturbables. Aunque el valor de  $\lambda$  es también cercano a 1, si tomamos en cuenta el error  $\pm S\lambda$ , no se altera la interpretación del tipo de crecimiento que tienen las poblaciones. En este tipo de poblaciones que ejemplifica Anton-Rorres y los resultados obtenidos en ellos hacen pensar que posiblemente poblaciones con este tipo de características tienden a la estabilidad.

## DISCUSION .

Nos parece importante discutir algunos elementos con respecto a las ventajas y restricciones del uso del tipo de modelos que desarrollamos anteriormente.

Esta clase de modelos se han utilizado de diversas formas: se han relacionado con resultados biológicos importantes, se han tratado de usar para aplicaciones prácticas y también ha sido reconocido por diversos autores que tienen otras posibilidades de uso. Sin embargo, es claro que modelos como éstos tienen también fuertes limitaciones.

El tipo de modelo desarrollado en este trabajo ha sido usado para describir la dinámica de poblaciones de diversas especies tanto vegetales como animales con clasificaciones diversas, principalmente para estudios de tipo demográfico. Aunque también, las matrices de proyección se han utilizado con otro tipo de enfoque, por ejemplo, Usher (1972) las utiliza para estudiar el flujo de energía a través de cadenas alimenticias.

Como tratamos de mostrar en el desarrollo de esta tesis, es indudable la utilidad de las matrices de proyección en el terreno de la dinámica de poblaciones, ya que sirven para conocer la composición de una población al transcurrir el tiempo, también sirven para calcular la tasa de reemplazo y la distribución estable de edades. Además, con interpretaciones adecuadas es posible evaluar qué tan cerca de la estabilidad se encuentra una población en un momento dado.

Por otro lado, el análisis de sensibilidad, como permite la evaluación de los cambios globales en la población ante perturbaciones en sus parámetros, tiene una gran potencialidad para ser usado en discusiones teóricas importantes. Estas discusiones no son el objetivo de este trabajo, sin embargo es importante mencionárselas. Algunas de estas son, por ejemplo, cuáles son los parámetros o estadios que están esencialmente involucrados en la regulación de las poblaciones. También, al identificar a  $\lambda$  con una medida promedio de la adecuación de las poblaciones (Fisher, 1958), evaluar cuál es la contribución relativa de los distintos parámetros poblacionales en la adecuación,

Por otro lado, en el aspecto de las aplicaciones de las matrices de proyección y del análisis de sensibilidad a problemas concretos, ubicamos dos campos importantes: el manejo de recursos y el control de plagas.

Diversos autores usan la metodología de matrices de proyección en distintos estudios para el manejo de recursos: para el máximo aprovechamiento de bosques (Usher, 1969), para animales de caza (Beddington, ), para el manejo de pesquerías (Horst, 1977, en Caswell, 1982).

El uso del análisis de sensibilidad es útil en este tipo de problemas ya que permite evaluar cuáles son los parámetros poblacionales (reproducción, sobrevivencia, crecimiento) y en qué clases de edad o estadios presentan los cambios que alteran más el crecimiento de una población. Esto ayuda a ubicar en qué aspectos de la población fijarse al resolver un problema de preservación de recursos.

Esta misma metodología es de interés en el control de plagas. Sobre todo porque en este campo son pocos los trabajos analíticos que se han realizado. Todavía muchos métodos de control de plagas son aplicados sin estudios detallados, obteniéndose en muchos casos resultados desastrosos. El uso de insecticidas de forma irracional como problemas de contaminación, resistencia de las plagas que se pretende controlar, aparición de nuevas plagas que antes eran mantenidas bajo control en forma natural por parásitos y depredadores, etc.. Para evitar tales problemas, se ha propuesto el uso del control natural como parte de programas de control natural de plagas, y la aplicación de este tipo de control requiere de estudios detallados del ciclo de vida de las plagas, las interacciones con el medio, etc.

El análisis de sensibilidad tiene un uso potencial en este terreno, ya que poder evaluar cuál es el parámetro y estadio más sensible a cambios, posibilita aplicar prácticas de control biológico específicas para tales estadios. Así se evita matar indiscriminadamente a todos los organismos integrantes de una comunidad, lo que causaría problemas del tipo antes mencionado. Una vez ubicando el estadio de interés pueden aplicarse técnicas como liberación de machos estériles, aplicación de hormonas que interrumpen el ciclo de vida en cierta etapa, liberación de parásitos es-

pecíficos para cierto estadio, etc.

Es interesante observar que el resultado que se obtiene en el análisis de sensibilidad está directamente relacionado con consideraciones hechas por autores que estudian problemas de recursos y plagas. O sea, considerar como determinantes para evaluar los estadios de interés (ya sea para abatir o preservar una población), no sólo la abundancia de individuos, sino su valor en términos de la progenie que producirá durante toda su vida (valor reproductivo) (Rabinovitch, 1980,1972; Law, 1979).

Si bien es importante haber mencionado varias ventajas del uso de toda esta metodología, creemos fundamental también tener muy en cuenta las limitaciones en el uso de estos modelos.

En este sentido, ubicamos dos tipos de limitaciones: las que son intrínsecas al modelo por el tipo de hipótesis en que se basa y las repercusiones que tienen sobre los resultados, errores en la estimación de los parámetros.

Aunque es interesante que este tipo de modelos incorpore las diferencias de edad o estadio en las características demográficas, sigue considerando los parámetros específicos constantes de cada uno de las edades o estadios, lo que significa que sigue siendo un modelo malthusiano con todas las restricciones que esto implica.

El crecimiento de tipo exponencial en una población no es el que comúnmente se da en la naturaleza, sino sólo en períodos cortos y en determinadas condiciones. Por ejemplo, en el período de infestación de una población plaga en un cultivo, o creciendo en un almacén de granos. En una población en fase de colonización se presenta una situación similar. Estas situaciones son las que, en sentido estricto, se apegan a este tipo de modelos.

Además, para utilizar este tipo de modelos en condiciones cambiantes, cuando los cambios son estacionales y distinguibles, pueden construirse matrices para cada una de las estaciones o épocas con parámetros diferentes. De manera similar, para ambientes heterogéneos bien definidos (por ejemplo, cuando una plaga después de la etapa de infestación cambia de hábitat fuera del cultivo, donde pasa otra etapa) o para especies migratorias, --

pueden también construirse matrices que describan los parámetros para cada uno de los abientes.

El otro problema que presentan este tipo de modelos es la dificultad de incorporar las desviaciones de los datos o parámetros poblacionales y por ello es difícil evaluar la confiabilidad de los resultados obtenidos (Arriaga, 1982 ; Piñero et al., 1985). Sería de gran utilidad para resolver este problema poder incorporar las desviaciones evaluadas (como desviación standard u otras medidas de dispersión estadísticas) y obtener una solución para ver cómo repercuten éstas en el valor obtenido de  $\lambda$ . -- Usher (1973) maneja una cota de error absoluto de  $\lambda$  a partir de suponer que todos los elementos tienen una misma desviación, igual a la máxima desviación de los elementos de la matriz de proyección. Sin embargo el mismo Usher considera que esta cota resulta ser sobrevaluada, y más aún si muchos de los elementos de la matriz son cero (como la matriz de Leslie).

Nosotros proponemos otra manera de evaluar las desviaciones absolutas y relativas de  $\lambda$  ante perturbaciones, errores o imprecisiones en los datos. Pensamos que puede ser un análisis más preciso que el de Usher ya que contempla desviaciones de los elementos presentes en la matriz, y además evaluadas como medidas estadísticas adecuadas a los datos.

Una consideración importante sobre ambas evaluaciones es que la cota de error depende en gran medida de las características intrínsecas de la población. Sin embargo, este tipo de evaluaciones pueden ser útiles para medir en qué poblaciones son confiables los resultados obtenidos y en cuáles no tenemos elementos para establecer esta confiabilidad.