

Demografía Denso-independiente

Carlos Iván Espinosa

Noviembre, 2015

Introducción

La demografía es el estudio de las poblaciones, con especial atención a la edad o la estructura de estadios [1]. Originalmente, la demografía humana basada en la edad procede de los actuarios. Inicialmente ayudaron a los gobiernos a mantener un registro del número de ciudadanos de diferentes edades y así, por ejemplo, saber cuántos estarían disponibles para el servicio militar obligatorio.

La demografía de una población se refiere a la estructura de edades (o etapas) y a las tasas demográficas asociados con esas edades o etapas del ciclo vital como la supervivencia, la fertilidad, entre otras. La estructura de edades se refiere al número o abundancia relativa de individuos de diferentes edades o clases de edad. Las etapas son meramente categorías útiles de los individuos, tales como clases de tamaño (por ejemplo, los diámetros de los árboles en áreas tropicales) o etapas del ciclo vital (por ejemplo en anuros; huevos, larvas y adultos). Las etapas son particularmente útiles cuando (i) la edad es difícil de determinar, y/o (ii) cuando el estadio es un mejor predictor de las tasas demográficas (por ejemplo, el nacimiento, la muerte, la supervivencia) que la edad. La demografía es, en parte, el estudio de cómo las tasas demográficas varían entre las edades o etapas, y las consecuencias de esas diferencias.

Hay algunas maneras de estudiar demográfica de una población, y toda los libros de ecología pueden dar ejemplos. Las *tablas de vida* son listas de parámetros demográficos importantes, como las tasas de supervivencia, de nacimientos y defunciones de cada edad o clase de edad.

Comúnmente, la demografía basada tanto en la edad o etapa se aprovechan del álgebra matricial para simplificar y sintetizar la demografía específica de edad y etapa [2]. Este enfoque es esencial cuando los individuos no proceden a través de etapas de una manera secuencial simple, por ejemplo, individuos que pueden volver a una etapa “anterior”. Cuando las matrices se utilizan con la demografía basada en edad, estas matrices se denominan matrices de Leslie [3]. LP Lefkovitch [4] generaliza este enfoque para permitir desarrollar la demografía más compleja. Esto podría incluir, por ejemplo, la regresión de una clase de tamaño mayor a una clase de tamaño más pequeño (por ejemplo, una planta perenne de dos hojas regresa a una etapa de una sola hoja). El uso de matrices para representar a la



UTPL
UNIVERSIDAD TÉCNICA PARTICULAR DE LOJA

Ecología de Poblaciones
Titulación de Biología

La demografía ayudó en sus inicios a saber cuántos individuos estarían disponibles para el servicio militar obligatorio.

demografía de una población nos permite utilizar herramientas de álgebra lineal para entender y predecir el crecimiento de poblaciones estructuradas.

Un ejemplo hipotético

Piense que está manejando una pequeña reserva natural y se observa que una nueva especie invasora, *hierba moteada* (*Capitalia globifera*)¹, está surgiendo en todas partes. ¿Crees que es posible que se necesite establecer algunas medidas de control?, para empezar sería necesario entender su ciclo de vida y el crecimiento de la población.

Un examen cuidadoso de las flores revela flores perfectas, y se encuentra en la literatura que la *hierba moteada* es una planta perenne capaz de auto-fertilización. Las semillas germinan a principios del otoño, crecen la siguiente primavera y a principios del verano se convierte en un adulto pequeño que tiene entre 2-3 hojas y que a veces producen semillas. A partir del segundo año, si las plantas sobreviven, crecen a adultos de gran tamaño que tienen cuatro o más hojas, en este estadio es cuando producen la mayor parte de sus semillas. Normalmente las semillas no forman bancos de semillas por lo que las semillas que no germinan muere.

Podemos esquematizar la información que hemos logrado recabar en un *gráfico de ciclo de vida*. Estos gráficos pueden mostrar las transiciones entre las diferentes etapas de desarrollo y las fecundidades de cada una de estas etapas.

Como responsable del área usted prepara un muestreo y monta parcelas permanentes de $1m^2$ con el fin de hacer el seguimiento de esta población. Durante el periodo de fructificación se hace el muestreo por dos años. Se etiquetan y marcan todas las plantas que se encuentran en estado *plantas pequeñas* y *plantas grandes*. Adicionalmente, se cuenta la cantidad de frutos y semillas que producen las plantas en las diferentes etapas de desarrollo.

Con los dos años de seguimiento podríamos graficar el tamaño poblacional de la especie en estos dos años y podríamos ver cuán rápido crece la población, sin embargo, se sabe que diferentes estados pueden contribuir de forma diferente al crecimiento de la población, y que, por tanto, diferentes estadios pueden ser mejor para un control de la población

Podemos desarrollar un modelo (modelo demográfico) que incluya los diferentes estadios. Este modelo consiste en la proyección de una matriz.

¹ Esta especie no existe, ejemplo tomado de Stevens (2009)

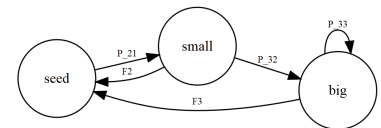


Figure 1: Diagrama de ciclo de vida de la hierba moteada. P_{ij} muestra la probabilidad que un individuo en etapa j pase a la etapa i en un tiempo establecido. F_i muestra la fecundidad de los individuos en la etapa j .

Proyección de una matriz poblacional

La matriz de transición de población (también conocida como matriz de transición) es simplemente una colección organizada de la contribución per cápita de cada etapa j para la siguiente etapa i en el intervalo de tiempo especificado (a menudo un año). Estas contribuciones, o transiciones, consisten en (i) la probabilidad de que un individuo en la etapa j se convierta, en un año, en un individuo de la etapa i el próximo año, y (ii) las fecundidades per cápita para las etapas reproductivas (ecuación 1).

Cada elemento de la matriz de transición (ecu. 1) se refiere a una etapa de desarrollo. Así P_{21} en nuestra matriz, ecu. 1 es la probabilidad de que un individuo en la etapa 1 (semillas; representada por la columna 1) permanece en el próximo período de censo y llega a la etapa 2 (1 año de edad, adulto pequeño, representado por la fila 2). Del mismo modo, P_{32} es la probabilidad de que un individuo en la etapa 2 (1 año de edad, adulto pequeño) ha llegado a la etapa adulta grande en el próximo período de censo. Las fecundidades no son probabilidades, se refieren a la contribución per cápita de propágulos de la etapa adulta a la etapa de semilla. La matriz de transición de población nos permite multiplicar todos estos elementos de transición por la abundancia en cada clase de edad proyectando la abundancia de todas las clases de edad en el año siguiente.

Ecuación 1:

$$\begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 \\ P_{21} & 0 & 0 \\ 0 & P_{32} & P_{33} \end{pmatrix}$$

Una breve introducción a las matrices

Las matrices son referidas por sus filas y columnas. Así, una matriz con tres filas y una columna es una matriz 3×1 , el número de filas es citado en primer lugar. Las matrices se componen de elementos; un elemento de una matriz es dado por su fila y columna. El elemento de la segunda fila y la primera columna es a_{21} .

Para multiplicar matrices, multiplicamos y luego sumamos cada fila por cada columna (ecuación 2). Más específicamente, multiplicamos cada elemento de fila de la matriz **A** tantas veces como elementos de la columna de la matriz **B**, los valores resultantes son sumados, y colocamos en el elemento respectivo de la matriz final. Tenga en cuenta la multiplicación de matrices en la ecuación 2. Primero multiplicamos cada elemento de la fila 1 de A (ab), las veces correspondientes a los elementos correspondientes de la columna 1 de B (mn), sumamos estos productos y colocamos la suma de la primera fila de la primera columna de la matriz. Se repite este proceso para cada fila de A y cada columna de B.

Estas operaciones requieren que el número de columnas de la primera matriz debe ser el mismo que el número de filas de la segunda matriz. También significa que la matriz resultante tendrá el

Ecuación 2:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}; \mathbf{B} = \begin{pmatrix} m & o \\ n & p \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{AB} = \begin{pmatrix} (am + bn) & (ao + bp) \\ (cm + dn) & (co + dp) \end{pmatrix}$$

mismo número de filas como la primera matriz, y el mismo número de columnas como la segunda matriz.

Podemos utilizar `r` para realizar los cálculos de matrices. Primero definimos dos matrices de 2×2

```
M <- matrix(1:4, nr = 2)
M

##      [,1] [,2]
## [1,]    1    3
## [2,]    2    4

N <- matrix(c(10, 20, 30, 40), nr = 2)
N

##      [,1] [,2]
## [1,]   10   30
## [2,]   20   40
```

Siguiendo nuestras reglas anteriores, tendríamos que multiplicar y luego sumar la primera fila de `M` por la primera columna de `N`, y hacer de este elemento el a_{11} de la matriz producto resultante.

```
1 * 10 + 2 * 30
## [1] 70
```

Multiplicamos las matrices usando `%*%` que significa multiplicación de matrices

```
M %*% N

##      [,1] [,2]
## [1,]   70  150
## [2,]  100  220
```

Proyección de la población

Vamos a suponer que durante los dos años que recogimos datos de la hierba moteada, se encontró que de los adultos marcados como pequeños, cerca de la mitad (50%) sobrevivieron para convertirse en adultos grandes el año siguiente. Esto significa que la transición de la etapa 2 (adultos pequeños) a la etapa 3 (adultos grandes) es $P_{32} = 0.50$. De los adultos marcados como grandes, alrededor del 90% sobrevivió al siguiente año, por lo tanto $P_{33} = 0.90$. Se estima además, que en promedio, cada adulto pequeño produce 0.5 semillas (es decir, $F_2 = 0.50$) y cada adulto grande produce 20 semillas (es decir, $F_3 = 20$). Por último, se encontró que, en promedio, por cada

100 semillas contadas, se han encontrado unos 30 adultos pequeños (pequeños de un año), lo que significa que $P_{21} = 0.30$. Tenga en cuenta que esto último implica que las semillas sobreviven luego de la germinación hasta que las plántulas son censadas el verano siguiente. Ahora podemos completar nuestra matriz de transición de población, A.

A continuación podemos multiplicar la matriz de transición (A), por el último año del que disponemos datos. Los datos son 100 semillas, 250 adultos pequeños y 50 adultos grandes.

Ecuación 3:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 \\ P_{21} & 0 & 0 \\ 0 & P_{32} & P_{33} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0.5 & 20 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0.9 \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} 0 & 0.5 & 20 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0.9 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 100 \\ 250 \\ 50 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (0 * 100) + (0.5 * 250) + (20 * 50) \\ (0.3 * 100) + (0 * 250) + (0 * 50) \\ (0 * 100) + (0.5 * 250) + (0.9 * 50) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1125 \\ 30 \\ 170 \end{pmatrix}$$

Si queremos más años, podríamos continuar multiplicando la matriz de transición por la población proyectada de cada año. Observaremos que, al principio, cada etapa aumenta o disminuye a su manera (Fig. 2), y que con el tiempo, tienden a aumentar de un modo más similar. Esto es típico para los modelos demográficos. Es una de las razones por las que es importante examinar crecimiento estructurado de etapas en lugar de tratar de agrupar a todas las etapas juntas, en este caso tenemos una descripción mucho más completa de cómo la población está cambiando.

Crecimiento estructurado por estadíos- un paso

Primero, creamos una matriz de transición de la población, y un vector de abundancias por estadíos en el año cero, con esto podemos calcular el tamaño de la población luego de un periodo.

```
A <- matrix(c(0, 0.5, 20, 0.3, 0, 0, 0, 0.5, 0.9),
            nr = 3, byrow = TRUE)
N0 <- matrix(c(100, 250, 50), ncol = 1)
```

```
N1 <- A %*% N0
N1
```

```
##      [,1]
## [1,] 1125
## [2,]   30
## [3,]  170
```

Crecimiento estructurado por estadíos - múltiples pasos.

Ahora nosotros podemos proyectar la población a seis años usaremos un bucle en R con la función *for*. Primero necesitamos un conjunto de número de años a los cuales queremos proyectar y luego crearemos una matriz con los resultados totales. En la primera columna se pondrán los datos del año No.

```

years <- 6
N.projections <- matrix(0, nrow = nrow(A), ncol = years +
  1)

N.projections[, 1] <- N0

for (i in 1:years) N.projections[, i + 1] <- A %*%
  N.projections[, i]

```

Finalmente graficaremos los resultados para cada etapa (figura 1). Para poder graficar la matriz en R debemos transponer la matriz ya que R espera tener los datos en columnas y no en filas.

```

matplot(0:years, t(N.projections), type = "l",
  lty = 1:3, col = 1, ylab = "Abundancia por etapa",
  xlab = "Tiempo", cex.axis = 0.8)
legend("topleft", legend = c("Semillas", "Adultos peque.",
  "Adultos grandes"), lty = 1:3, col = 1, bty = "n")

```

Crecimiento de la población

Hemos proyectado las etapas durante seis años, pero ¿cuál es su tasa observada de incremento, $R_t = N_{t+1}/N_t$? ¿Cómo podemos siquiera pensar en R y N en un modelo de crecimiento estructurado por estadios? La forma en que podríamos calcular esto es sumar todos los individuos en todas las etapas para obtener un total de N , y calcular R con eso, como lo hicimos en el crecimiento densoindependiente.

```
N.totals <- apply(N.projections, 2, sum)
```

Ahora podemos calcular R_t dividiendo N_{t+1} por N_t

```
Rs <- N.totals[-1]/N.totals[-(years + 1)]
```

Ahora podemos graficar la tasa de incremento para cada año

```

plot(0:(years - 1), Rs, type = "b", xlab = "Tiempo",
  ylab = "R")

```

Analizando la matriz de transición

Parece que tenemos un problema en las manos (Fig. 2 y 3). Siendo un bien entrenado científico y administrador de recursos, varias preguntas vienen a la mente: ¿Qué hago ahora? ¿Qué es lo que esta población puede hacer en el futuro? ¿Pueden estos datos dar una

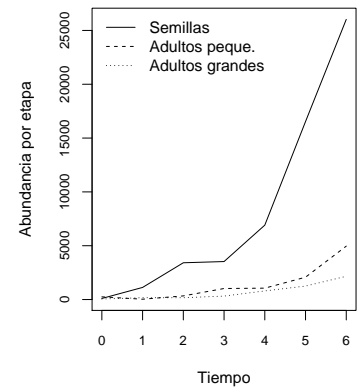


Figure 2: Dinámica de la población de hierba moteada

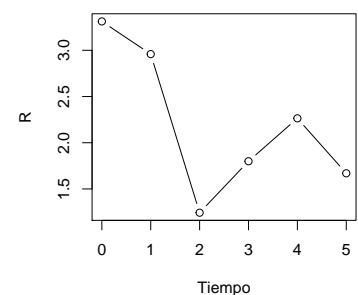


Figure 3: Tasa de incremento de la población de hierba moteada

idea de una estrategia de control? ¿Qué tan seguro puedo estar en estas proyecciones?

Después de este primer choque, es necesario realizar un poco más de investigación en modelos demográficos; Caswell [5] es uno de los tratados más importantes. De hecho, hay mucha información que podríamos obtener sobre esta población.

Una vez que tengamos la matriz de transición, A , podemos realizar un análisis usando eigenanálisis para estimar:

- λ , la tasa finita de crecimiento,
- estructura estable de edades,
- valor reproductivo, y
- las sensibilidades y elasticidades.

A continuación, se explica cada una de estas medidas. Estas medidas ayudarán a determinar en qué etapas de la hierba moteada se debería centrar los esfuerzos de erradicación.

Eigenanálisis

Eigenanálisis es una técnica matemática que resume datos multivariados. Los ecologistas utilizan este análisis con frecuencia, para (i) análisis multivariantes como la ordenación, (ii) análisis de la estabilidad con dos o más especies, y (iii) el análisis de matrices de proyección de población. Eigenanálisis simplemente un método para transformar una matriz cuadrada en independiente, ortogonal y usar las partes -los eigenvectores y sus eigenvalores-. En demografía, la pieza más útil es el eigenvalor dominante y su correspondiente vector.

Eigenanálisis es una técnica que considera todas las soluciones para λ y w como: donde A es un resumen particular de nuestros datos (el cual veremos más adelante). Con el análisis de la matriz de transición, A es la matriz de transición. λ es un eigenvalor y w es un eigenvector. Si escribimos esta ecuación para una matriz de 3×3 , tendríamos:

Ecuación 4:

$$Aw = \lambda * w$$

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} w_{11} \\ w_{21} \\ w_{31} \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} w_{11} \\ w_{21} \\ w_{31} \end{pmatrix}$$

Normalmente hay un número infinito de soluciones a la ecuación 4, y lo que hace el eigenanálisis es hallar un conjunto de soluciones independientes entre sí, y captura toda la información en A en una forma particularmente útil. Típicamente, la primera solución captura las características más importantes de la matriz de transición.

Vamos hacer un eigenanálisis en r, utilizaremos la matriz A que habíamos generado antes y calcularemos los eigenvectores y los eigenvalores.

```
eigs.A <- eigen(A)
round(eigs.A$values, 3)

## [1] 1.834+0.000i -0.467+1.159i -0.467-1.159i

round(eigs.A$vectors, 3)

##           [,1]           [,2]           [,3]
## [1,] 0.983+0i -0.970+0.000i -0.970+0.000i
## [2,] 0.161+0i 0.087+0.216i 0.087-0.216i
## [3,] 0.086+0i 0.020-0.062i 0.020+0.062i
```

El primer, o dominante, eigenvalor es la tasa de incremento finita asintótica (λ) a largo plazo. Su correspondiente eigenvector proporciona la distribución estable de estadios.

Tasa finita de incremento - λ

La tasa finita anual de crecimiento asintótico es el eigenvalore dominante de la matriz de transición. Los eigenvalores siempre son referidos con el símbolo Griego λ y proveen una solución a la ecuación 4. El eigenvalor dominante de cualquier matriz, λ_1 , es el eigenvalor con el mayor valor absoluto, y frecuentemente es un número complejo, λ_1 siempre es positiva y real.

Encontrando λ

Vamos a extraer λ de nuestro eigenanálisis. A continuación buscamos explícitamente la posición del índice con el eigenvalor más grande.

```
dom.pos <- which.max(eigs.A[["values"]])
```

Usamos el índice para extraer el eigenvalor más grande. Con la función *Re* eliminamos la parte imaginaria del valor.

```
L1 <- Re(eigs.A[["values"]][dom.pos])
L1

## [1] 1.83378
```

L_1 es λ_1 , la tasa finita asintótica de incremento, basada en el eigenanálisis.

Nosotros hemos usado el eigenanálisis para resolver la ecuación 4 y nos ha dado como respuesta un número mágico que representa la

tasa de incremento. Pero podríamos optar por otra forma de encontrar λ_1 calculando el crecimiento de la población en un periodo de tiempo largo, utilizando el método de poder de iteración.

Método de poder de iteración

Debido a que el crecimiento es un proceso exponencial, podemos obtener λ_1 multiplicando la matriz de transición por la estructura de estadios muchas veces. Esto es en realidad una forma en la que se realiza el eigenanálisis, y es llamado el método de *iteración de potencia*. No es muy eficiente, pero funciona bien en algunas aplicaciones específicas. (Este método no es utilizado por los lenguajes computacionales modernos como R.) El tamaño de la población va a crecer hacia el infinito, o reducirse a cero. Para hacer el tamaño poblacional más manejable re-escalamos N_t , dividiendo las etapas por el N total.

```
t <- 20
Nt <- N0/sum(N0)
```

Luego creamos un bucle *for* que re-utiliza N_t para cada paso de tiempo. Necesitamos asegurarnos tener un vector numérico vacío donde los datos puedan depositarse.

```
R.t <- numeric(t)

for (i in 1:t) R.t[i] <- {
  Nt1 <- A %*% Nt
  R <- sum(Nt1)/sum(Nt)
  Nt <- Nt1/sum(Nt1)
  R
}
```

Graficamos los resultados e incluimos el valor calculado como λ_1 usando el eigenanálisis.

```
par(mar = c(5, 4, 3, 2))
plot(1:t, R.t, type = "b", main = quote("Convergencia" *
  +lambda))
points(t, L1, pch = 19, cex = 1.5)
```

Distribución estable de estadios

La abundancia relativa de diferentes estadios es llamado la distribución de estadios. Una propiedad de la estructura de etapas o estadios de la población es que, si todas las tasas demográficas (elementos de la matriz de transición de la población) se mantienen constantes, su

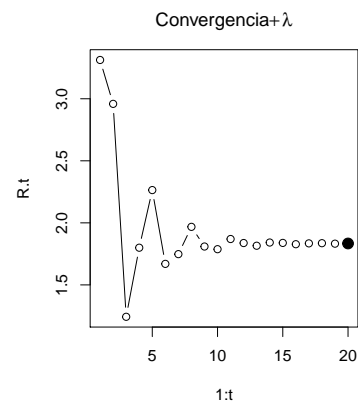


Figure 4: Cálculo de λ por método de iteración. El punto negro corresponde al eigenvalor calculado directamente con el eigenanálisis

estructura de etapas se acercará a una distribución de fase estable, una distribución de etapas en la que el número relativo de individuos en cada etapa es constante. Tenga en cuenta que una población puede crecer, de modo que el número absoluto de los individuos aumenta, pero la abundancia relativa de las etapas es constante; Esta es la distribución estable de etapas. Si la población no está creciendo ($\lambda = 1$) y los parámetros demográficos permanecen constantes, entonces la población es estacionaria y va a lograr una distribución de etapas estacionaria, donde no hay un cambio ni en abundancias absolutas ni relativas. ¿Cómo encontramos la distribución estable de etapas? También resulta que w_1 , que es el vector propio correspondiente de λ_1 (ecuación 4), proporciona la información necesaria. Escalamos el eigenvector w_1 para la suma de sus elementos, porque estamos interesados en la distribución, donde todas las etapas deben sumar uno. Por tanto, la distribución de fase estable es:

Donde S es el número de estadíos.

Una vez que una población alcanza su distribución estable de etapas crece de forma exponencial.

Calculando la distribución estable de estadíos

El eigenvector dominante, w , está en la misma posición que el eigenvalor. Extraemos w manteniendo solo la parte real y dividiendo esto para su suma para obtener la distribución estable de estadíos.

```
w <- Re(eigs.A[["vectors"]][, dom.pos])
```

```
ssd <- w/sum(w)
```

```
round(ssd, 3)
```

```
## [1] 0.799 0.131 0.070
```

Esto nos muestra que la matriz de transición no cambia con el tiempo y que la población eventualmente estará compuesta por el 80% de semillas, 13% de adultos pequeños y el 7% de adultos grandes. La proyección iterativa de la población nos puede eventualmente proveer la distribución estable de estadíos.

Comprobemos que esto sucede.

```
years <- 20
```

```
N.projections <- matrix(0, nrow = nrow(A), ncol = years + 1)
```

```
N.projections[, 1] <- N0
```

```
for (i in 1:years) N.projections[, i + 1] <- A %*%  
  N.projections[, i]
```

Calculamos la proporción de individuos en cada estadío

Ecuación 5:

$$SSD = \frac{w_1}{\sum_{i=1}^S w_1}$$

```
x <- rep(colSums(N.projections), each = 3, times = 1)
ssd1 <- round(N.projections/x, 2)
```

Graficamos la proporción de individuos en cada estadio

```
matplot(t(ssd1), type = "l", ylab = "Proporcion de estadios",
        xlab = "tiempo")
```

Valor reproductivo

Si la estructura de estadios nos da una medida de la importancia de una etapa (la abundancia), entonces el valor reproductivo nos da una medida de la importancia de un individuo en cada etapa. El valor reproductivo es la contribución esperada de cada individuo a la reproducción presente y futura. Encontramos el valor reproductivo de cada etapa por la solución dominante de la izquierda del eigenvector v , donde:

Al igual que la relación entre el vector propio derecho dominante y la distribución estable de estadios, este vector es realmente proporcional a los valores reproductivos. Típicamente escalamos para $v_0 = 1$, de modo que todos los valores reproductivos están en relación con la de la primera etapa (por ejemplo, los recién nacidos o semillas).

Calculando el valor reproductivo

Obtenemos los eigenvalores y eigenvectores que quedan de realizar el eigenanálisis de la matriz de transición transpuesta. Las posiciones de los eigenvalores dominantes a izquierda y derecha son los mismos, y por lo general son los primeros.

```
M <- eigen(t(A))
v <- Re(M$vector[, which.max(Re(M$values))])
RV <- v/v[1]
RV
```

```
## [1] 1.00000 6.11260 21.41832
```

Aquí vemos un patrón común, el valor reproductivo, v , aumenta con la edad. En general, el valor reproductivo de los individuos en una etapa aumenta al aumentar la probabilidad de llegar a etapas fecundas.

Bibliografía

1. R. Lincoln, G. Boxshall, and P. Clark. A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics. Cambridge University Press, Cambridge UK, 2nd edition, 1998.

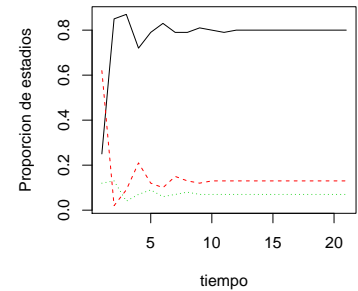


Figure 5: Variación de la proporción de individuos en cada estadio con el tiempo

Ecuación 6:

$$vA = \lambda v$$

Ecuación 7:

$$SSD = \frac{v_1}{\sum_{i=1}^S v_i}$$

2. H. Caswell. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA, 2nd edition, 2001.
3. P. H. Leslie. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 35:183–212, 1945.
4. L. P. Lefkovitch. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21:1–18, 1965.
5. H. Caswell. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, USA, 2nd edition, 2001.