# Modelos de dinámica de poblaciones I

Al construir un modelo matemático se pretende determinar un conjunto de ecuaciones que representen, lo mejor posible, una situación real, por ejemplo, la variación de los individuos de una determinada población en función del tiempo (continuo o discreto), es decir, su dinámica. Algunos de los principales objetivos del estudio de la dinámica de una población son: determinar las causas de los cambios en la población, predecir su comportamiento a largo plazo y analizar sus consecuencias ecológicas.

Hay una gran variedad de modelos de Biología Matemática adecuados para analizar la dinámica de una población. Vamos a mostrar algunos que, aunque elementales, son útiles para modelizar un amplio número de situaciones.

Los modelos más sencillos estudian el crecimiento de las poblaciones dejando a un lado su distribución espacial. Todos los que vamos a considerar en este documento son de ese tipo.

## Modelo discreto exponencial

Este modelo es adecuado para describir el crecimiento de poblaciones de plantas, insectos, mamíferos y otros organismos que se reproducen periódicamente. Se supone que la población crece a una tasa constante en cada periodo de tiempo. Si representamos por $y_t$ el tamaño de la población en el tiempo $t$, se pretende expresar $y_{t+1}$ como una función de $y_t$, para así determinar el cambio en la población en el intervalo $[t, t+1]$. La unidad de tiempo, horas, días, meses..., depende de, por ejemplo, la periodicidad de reproducción de la especie.

En el modelo más simple, el *discreto exponencial*, la dependencia es de la forma

$$y_{t+1} = r y_t, \qquad t = 0, 1, 2, \ldots$$

siendo $r > 0$ la tasa de crecimiento. Si $y_0$ es la población inicial, se deduce que $y_t = y_0 r^t$ de manera que la población aumenta indefinidamente si $r > 1$, disminuye hasta su extinción si $0 < r < 1$ y permanece en el valor constante $y_0$ si $r = 1$.

## Modelo de Leslie

La hipótesis de que todos los individuos son iguales genera un modelo que puede resultar en ocasiones demasiado simple. Es evidente que la edad de los individuos afecta a las tasas de natalidad y mortalidad. Se puede mejorar el modelo al dividir la población en clases según la edad, de manera que se puedan distinguir estas tasas dependiendo de la clase a la que pertenezca el individuo. Uno de los modelos de evolución en poblaciones más popular entre los demógrafos, que usa esta división en clases de edad, es el llamado **modelo de Leslie**, desarrollado en 1945 por el fisiólogo Patrick Hot Leslie (1900-1974).

En este modelo se divide el tiempo promedio de vida de la especie en clases de igual amplitud, de manera que en el trascurso de un periodo de tiempo cada individuo pasaría de una clase de edad a la siguiente en caso de sobrevivir. Se considera que la proporción de individuos de una clase que sobreviven al trascurso de un periodo cualquiera es siempre la misma (*tasa de supervivencia* de la clase). En la primera clase, la de menos edad, aparecen individuos aportados por las tasas de fertilidad de cada una de las clases. En general, puesto que son las hembras las que generan nuevos ejemplares, se considera solo el número de hembras, tomando como hipótesis de partida que el número de hembras y machos coincide, lo que simplifica el modelo.

**Ejemplo.** Para estudiar la evolución de una población de pájaros los dividimos en tres grupos de edad: crías (menores de 1 año), jóvenes (de 1 a 2 años) y adultos (de 2 a 3 años). Las crías no se reproducen y el 30 % de ellas sobreviven y llegan a la primavera siguiente convertidas en jóvenes. Cada joven produce una media de 2 crías por año y el número de jóvenes que sobrevive cada año es del 40 %. Los adultos no sobreviven a una primavera más y tienen una media de 0.25 crías por año.

Denotemos por

$$\begin{aligned} C_n &= \text{crías en el año } n, \\ J_n &= \text{pájaros jóvenes en el año } n, \\ A_n &= \text{pájaros adultos en el año } n. \end{aligned}$$

La evolución de la población queda descrita por las relaciones

$$\begin{cases} C_{n+1} = 2J_n + 0.25A_n, \\ J_{n+1} = 0.3C_n, \\ A_{n+1} = 0.4J_n, \end{cases} \qquad \text{o matricialmente como} \qquad \begin{pmatrix} C_{n+1} \\ J_{n+1} \\ A_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 0.25 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_n \\ J_n \\ A_n \end{pmatrix}.$$

A la matriz en la expresión matricial correspondiente a este modelo se la conoce como matriz de transición:

$$M = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 0.25 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{pmatrix}.$$

En los **modelos de Leslie** la clase de mayor edad no sobrevive un periodo más: llamaremos a su matriz de transición, *matriz de Leslie*. Las matrices de Leslie, al ordenar las clases de menor a mayor edad, tienen una estructura muy sencilla: son matrices cuadradas de entradas no negativas, con los elementos una posición bajo la diagonal principal positivos y a lo más 1, y el resto de elementos nulos salvo al menos uno de la primera fila:

$$L = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \dots & a_{n-1} & a_n \\ b_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & b_2 & \ddots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \qquad \begin{array}{l} a_i \geq 0,\ i = 1, 2, \dots, n,\ (a_1, a_2, \dots, a_n) \text{ no nulo}, \\ \\ 0 < b_i \leq 1,\ i = 1, 2, \dots, n-1. \end{array}$$

A una clase $i$ para la que $a_i > 0$ se la denomina clase *fértil*. Si denotamos por $\vec{X}(t)$ el vector (columna) cuyas coordenadas son los ejemplares de cada clase en el tiempo $t$, siendo $\vec{X}(0)$ la distribución inicial por edades, el modelo de Leslie en notación matricial queda en la forma

$$\vec{X}(k) = L^k \vec{X}(0).$$

## Evolución de la población

La expresión matricial $\vec{X}(k) = L^k \vec{X}(0)$ recuerda al modelo discreto exponencial ($y_t = y_0 r^t$). El papel de la tasa $r$ de crecimiento lo juega ahora la matriz de Leslie. Es natural preguntarse por el comportamiento *a largo plazo* (en el límite) del modelo: ¿se extinguirá la población?, ¿crecerá indefinidamente?, ¿lo hará evolucionando a una situación de equilibrio?... Siempre que el modelo tenga sentido indefinidamente, estas cuestiones tienen una respuesta teórica que depende de la matriz que modeliza la dinámica de la población.

Si $\vec{X}(k) = (v_1(k), v_2(k), \dots, v_n(k))$, con $v_i(k)$ el número de individuos en la clase $i$ para el momento $k$, el comportamiento a largo plazo se puede medir:

- por la tasa de variación en cada clase:

$$\lim_{k\to\infty} \frac{v_i(k+1)}{v_i(k)}, \quad i = 1, 2, \dots, n;$$

- o por la distribución de la población en clases:

$$\lim_{k\to\infty} \frac{v_i(k)}{v_1(k) + v_2(k) + \cdots + v_n(k)}, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Considerando cualquier situación real, con $\vec{X}(0)$ no nulo, el comportamiento de estos límites viene determinado por el comportamiento en el límite de las potencias de la matriz del modelo.

Supongamos que para la matriz de transición $M$ de un modelo de evolución existe una base de autovectores, digamos $\{\vec{\omega}_1, \vec{\omega}_2, \dots, \vec{\omega}_n\}$, tales que $M\vec{\omega}_j = \lambda_j \vec{\omega}_j$, $j = 1, \dots, n$, donde $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ son los correspondientes autovalores. Si uno de los autovalores, digamos $\lambda_1$, es simple y estrictamente mayor en valor absoluto (o módulo) que los demás y $\vec{X}(0) = \sum_{j=1}^{n} c_j \vec{\omega}_j$ con $c_1 \neq 0$ se tiene que

$$M^k \vec{X}(0) = M^k \Big( \sum_{j=1}^{n} c_j \vec{\omega}_j \Big) = \sum_{j=1}^{n} \lambda_j^k c_j \vec{\omega}_j = \lambda_1^k \Big( c_1 \vec{\omega}_1 + \sum_{j=2}^{n} \big(\frac{\lambda_j}{\lambda_1}\big)^k c_j \vec{\omega}_j \Big)$$

de manera que para potencias elevadas solo es relevante, salvo en el caso excepcional en que $c_1 = 0$, la componente en la dirección del autovector $\vec{\omega}_1$ correspondiente al autovalor $\lambda_1$. En los casos más generales, en que $M = PJP^{-1}$ con $J$ la matriz de Jordan de $M$, si existe un autovalor simple $\lambda_1$ con $\lambda_1 > |\lambda|$ para cualquier otro autovalor $\lambda$, la situación es análoga. En cualquier caso, el estudio de los autovalores y autovectores de la matriz juega un papel relevante en estas cuestiones (obsérvese que $M^k = PJ^kP^{-1}$ con $J$ la matriz de Jordan de $M$, que puede ser diagonal).

En el caso, no cierto para cualquier matriz, en que exista un autovalor $\lambda_1$ de la matriz $M$ con $|\lambda| < \lambda_1$ para cualquier otro autovalor $\lambda$ de $M$, se dice que $\lambda_1$ es el **autovalor dominante** de la matriz $M$. Si la matriz es de Leslie se tienen los siguientes teoremas:

***Teorema 1.*** *Toda matriz de Leslie tiene un único autovalor positivo. Este autovalor es simple y tiene un autovector asociado cuyas coordenadas son todas positivas.*

***Teorema 2.*** *Si $\lambda_1$ es el único autovalor positivo de una matriz de Leslie $L$ y $\lambda$ es cualquier otro autovalor (real o complejo) de $L$, entonces:*

$$|\lambda| \leq \lambda_1.$$

La siguiente propiedad caracteriza, en caso de existir, al autovalor dominante de una matriz de Leslie:

***Teorema 3.*** *Si dos entradas consecutivas $a_i$, $a_{i+1}$ de la primera fila de la matriz de Leslie $L$ son diferentes de cero, el autovalor positivo de $L$ es dominante.*

Obsérvese que si se consideran los intervalos de clase lo suficientemente pequeños, esta última propiedad se cumplirá siempre.

El comportamiento a largo plazo de un modelo de población de Leslie queda determinado por el autovalor dominante $\lambda_1$ y un autovector $\vec{u}_1$, de entradas positivas, asociado.

***Teorema 4.*** (Tasa de variación asintótica de cada clase) *Sea $\vec{X}(k+1) = L\vec{X}(k)$ un sistema de evolución con $L$ matriz de Leslie. Si la matriz $L$ tiene un autovalor* **dominante** *$\lambda_1$ y el vector inicial de población $\vec{X}(0)$ tiene componente no nula en la dirección del vector propio asociado a dicho autovalor, la* TASA DE VARIACIÓN *de cada clase con el paso del tiempo es $\lambda_1$. Es decir, si $v_i(k)$ es el número de individuos de la clase $i$ ($i = 1, 2, \ldots, n$) en el momento $k$, entonces*

$$\lim_{k\to\infty} \frac{v_i(k+1)}{v_i(k)} = \lambda_1, \quad i = 1, 2, \ldots, n.$$

En particular, de existir un autovalor dominante $\lambda_1$, se presentan tres casos:

- la población (de cada clase) crece indefinidamente si $\lambda_1 > 1$;
- la población (de cada clase) tiende a extinguirse si $\lambda_1 < 1$;
- la población (de cada clase) tiende a estabilizarse si $\lambda_1 = 1$.

Terminamos la lectura resolviendo la segunda de las cuestiones planteadas sobre la evolución a largo plazo de la distribución en la población.

***Teorema 5.*** (Distribución asintótica de la población en clases) *Sea $\vec{X}(k) = L^k\vec{X}(0)$ un sistema evolutivo con $L$ matriz de Leslie con $n$ clases. Supongamos que la matriz $L$ tiene un autovalor dominante $\lambda_1$ con autovector asociado con entradas positivas $(u_1, \ldots, u_n)$. Si el vector inicial de población $\vec{X}(0)$ tiene componente no nula en la dirección de dicho autovector y $v_i(k)$ es el número de individuos de la clase $i$ ($i = 1, 2, \ldots, n$) en el momento $k$, entonces*

$$\lim_{k\to\infty} \frac{v_i(k)}{v_1(k) + v_2(k) + \cdots + v_n(k)} = \frac{u_i}{u_1 + \cdots + u_n}, \quad i = 1, 2, \ldots, n.$$

Obsérvese que si $(u_1, u_2, \ldots, u_n)$ es un autovector para el autovalor dominante $\lambda_1$ de una matriz de Leslie, el vector

$$\frac{(u_1, u_2, \ldots, u_n)}{u_1 + u_2 + \cdots + u_n}$$

es autovector asociado a $\lambda_1$ con entradas positivas de suma 1, y sus coordenadas son las proporciones de la población total que forma parte de cada clase de edad de acuerdo al teorema anterior. Se denomina a este vector el autovector *normalizado* asociado al autovalor dominante.