Matemática Aplicada Ecología Modelos Discretos [Matrices y SEL]



El presente documento pretende resumir las nociones fundamentales presentadas durante el desarrollo del tema Sistemas o Modelos Dinámicos, constituyendo material de apoyo. La elaboración de este se planteó durante el desarrollo de una situación excepcional (pandemia COVID 2020), a fin de mitigar las posibles limitaciones emergentes por el contexto impuesto.

Dr. Leandro Giordano, Octubre de 2020

Sistemas Dinámicos Lineales en Tiempo Discreto

Presentación general. Caso unidimensional

Un sistema dinámico representa la evolución de una variable o un conjunto de variables en el tiempo. Si esta evolución depende linealmente de la misma variable o de una combinación lineal del resto de las variables, diremos que la dinámica es lineal (veremos que esto implica que los coeficientes sean constantes en el tiempo). Asimismo, si la dinámica se describe a intervalos regulares (equidistantes en el tiempo), diremos que es un sistema dinámico en tiempo discreto. La forma más sencilla estaría caracterizada por una única ecuación:

$$ax(k) = x(k+1)$$

En donde x(k) es el valor de la variable en el instante k y x(k+1) en el instante k+1. En el ámbito de la Ecología y las Ciencias del Ambiente este tipo de sistemas pueden ser utilizados para representar fenómenos tales como la dinámica de una población. Por ejemplo, si consideramos el crecimiento en el tiempo de una bacteria y suponemos que presenta una tasa de reproducción r y una tasa de mortalidad m ambas constantes en el tiempo, podemos formular que el crecimiento sigue una ley del tipo:

$$rx(k) - mx(k) = x(k+1)$$

reagrupando:

$$(r-m)x(k) = x(k+1)$$

finalmente:

$$ax(k) = x(k+1)$$

con

$$r - m = a$$

Por eso mismo, si $x(k = 0) = x_0$ (una condición inicial cualesquiera), podremos observar que para k = n (en un instante situado a una distancia de n pasos de cálculo del instante 0):

$$a^n x(0) = x(n)$$



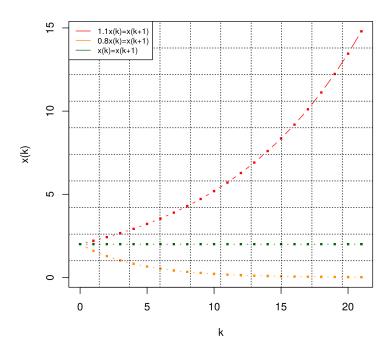


Figura 1: Evolución del sistema dinámico del ejemplo para x(0)=2 a tasas $a_1=1.1$, $a_2=0.8$ y $a_3=1$

Esta es una **propiedad fundamental para este tipo de sistemas**. Puesto que, podremos observar que si a > 1 la población crece indefinidamente y de forma exponencial (superpoblación), que si a = 1 la población será estable (estabilidad) y si 0 < a < 1 la población decrecerá exponencialmente (extinción). Luego, el valor del coeficiente a puede decirnos mucho sobre la evolución del sistema, sin la necesidad de realizar operaciones exhaustivas.

Sin embargo, el caso precedente consiste en el caso más simple que podremos abordar, un caso unidimensional. Esto es, la evolución de un único estrato o de toda la población: el estudio agregado del fenómeno. Para una población de bacterias, particularmente bajo condiciones de laboratorio la formulación precedente resulta adecuada ¿Pero qué ocurre si quisiéramos estudiar la evolución de una población del reino animal (más compleja)? ¿Qué tal si quisiéramos realizar observaciones de cómo evolucionarían distinta clases o estratos etarios (e.g. evolución de *pirámides de población*)?

En principio podemos formular un modelo demográfico agregado considerando todos los fenómenos que hacen al crecimiento de la población. El caso más general tendría la siguiente forma:

$$i(k)x(k) - o(k)x(k) + r(k)x(k) - m(k)x(k) = x(k+1)$$

reagrupando:

$$[i(k) - o(k) + r(k) - m(k)]x(k) = x(k+1)$$

En donde i(k), o(k), r(k), m(k) son tasas de inmigración, emigración, reproducción y mortalidad (i.e. tasa promedio de individuos por individuo). Asimismo, **una condición necesaria y suficiente es que las tasas**

Matemática Aplicada Ecología Modelos Discretos [Matrices y SEL]



sean constantes en el tiempo de forma tal que i(k) = i, o(k) = o, r(k) = r y m(k) = m. Aun más, por lo general despreciaremos las magnitudes i y o en los modelos demográficos lineales, puesto que estas pueden exhibir notoria variabilidad y no ser constantes. Así, los modelos lineales nos servirán para describir la dinámica de poblaciones cerradas con tasas de reproducción y mortalidad constantes.

Modelos lineales n-dimensionales. El modelo de Leslie

Pues bien, iniciemos nuestro análisis con un ejemplo de sistema poblacional relativamente simple que consta de 3 clases o estratos etarios. Además, supondremos que entre los instantes k y k+1 los **individuos** de una cohorte sólo pueden moverse al estrato siguiente, reproducirse (generar una nueva cohorte) o perecer. Asimismo, asumiremos que cada nueva cohorte no puede reproducirse durante su estancia en la primer clase o estrato etario. Por tanto, cuando una cohorte alcanza el último estrato etario, perece en su totalidad al instante siguiente. Bajo estas restricciones obtenderemos un modelo dinámico del tipo 'Modelo de Leslie'.

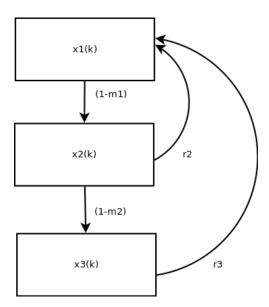


Figura 2: Diagrama de flujo de un modelo de Leslie para un sistema poblacional de 3 estratos. En este caso m_i representa la tasa de mortalidad de los individuos presentes en el estrato x_i entre los instantes k y k+1. Luego, en cada caso transitará una proporción $(1-m_i)$ de la población del estrato x_i al estrato x_{i+1} , entre k y k+1. Por otro lado r_i representa la tasa de reproducción de la población del estrato x_i entre los instantes k y k+1, dando lugar al inicio del tránsito de una nueva cohorte

Luego, el sistema de ecuaciones que describe la dinámica de cada uno de los 3 estratos del ejemplo, bajo las restricciones asumidas y en función de lo expuesto en el diagrama de flujo, quedará representado mediante las siguientes 3 ecuaciones:

$$0x_1(k) + r_2x_2(k) + r_3x_3(k) = x_1(k+1)$$
$$(1 - m_1)x_1(k) + 0x_2(k) + 0x_3(k) = x_2(k+1)$$
$$0x_1(k) + (1 - m_2)x_2(k) + 0x_3(k) = x_3(k+1)$$

Lo que equivale a la formulación del modelo matricial:



$$\begin{bmatrix} 0 & r_2 & r_3 \\ (1-m_1) & 0 & 0 \\ 0 & (1-m_2) & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(k) \\ x_2(k) \\ x_3(k) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_1(k+1) \\ x_2(k+1) \\ x_3(k+1) \end{bmatrix}$$

Para simplificar la notación (y poder extenderla luego a casos mas generales), postularemos:

$$\begin{bmatrix} 0 & r_2 & r_3 \\ (1-m_1) & 0 & 0 \\ 0 & (1-m_2) & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & 0 \end{bmatrix}$$

La matriz de la derecha la notaremos mediante \mathbf{A} y sus coeficientes a_{ij} indicarán la tasa de individuos por individuos del j-ésimo estrato o columna que contribuyen a la población del i-ésimo estrato o fila, en cada paso de cálculo. Así sea $\mathbf{x}(\mathbf{k})$ el vector columna que indica la cantidad de individuos para cada estrato a inicios del k-ésimo paso y $\mathbf{x}(\mathbf{k+1})$ el vector columna que indica la cantidad de individuos en cada estrato a inicios del k+1-ésimo paso, el sistema dinámico queda descrito en notación simplificada de álgebra matricial mediante:

$$Ax(k) = x(k+1)$$

En donde **A** será denominada matriz de transición y $\mathbf{x}(\mathbf{k})$ y $\mathbf{x}(\mathbf{k+1})$ vector de estados en instantes k y k+1, respectivamente. En este caso particular, con las restricciones asumidas llamaremos a **A** 'Matriz de Leslie', en honor a quien formulara incialmente este tipo de modelos demográficos.

Podemos realizar varias observaciones. La primera es que la ecuación matricial no es tan distinta de la ecuación formulada para el caso unidimensional, solamente que A no es una magnitud escalar y no podremos realizar una inferencia tan directa como lo hemos hecho antes. Pero veremos que podemos desarrollar un método para realizar un cálculo sobre A que nos permita saber si la población crece, se estabiliza o decrece continuamente en función del tiempo. Y, para esto, habremos de recurrir al concepto de determinante.

Lo segundo es la estructura de la matriz. Lógicamente, si la matriz posee n-filas luego el modelo consta de n clases o estratos poblacionales. Como siempre, cada fila contiene los coeficientes de cada una de las ecuaciones lineales. Al mismo tiempo, en la primera fila se resumen las tasas de reproducción de todos los estratos con i>1. Más aún, si consideramos la segunda fila, vemos que a partir de ella se desarrolla una diagonal que resume el tránsito de las cohortes entre estratos. Así también, también podremos demostrar que si $\mathbf{x}(\mathbf{0})$ es el vector columna de población inicial (en cada estrato):

$$A^n x(0) = x(n)$$

Finalmente, podemos generalizar el **modelo de Leslie para n-estratos o clases etarias** mediante el producto matricial:

Matemática Aplicada Ecología Modelos Discretos [Matrices y SEL]



Así, veremos luego que centraremos nuestro análisis en la matriz de Leslie A

Modelos lineales n-dimensionales. El modelo de Leftkovich

La diferencia postulada entre el modelo de Lefkovich y el modelo de Leslie es que el primero **admitirá que parte de la población superviviente de la cohorte permanezca dentro del estrato y otra parte se movilice al estrato siguiente** durante el intervalo de cálculo (entre los instantes k y k+1). En otras palabras, **relaja la hipótesis de Leslie** que establece que los individuos de una cohorte o bien perecen o bien se movilizan entre estratos, durante el intervalo de cálculo. Tomando por caso el ejemplo de sistema postulado en el apartado anterior y utilizando la notación a_{ij} para la matriz de transición 1 , el diagrama de flujo precedente quedaría modificado como se muestra a continuación.

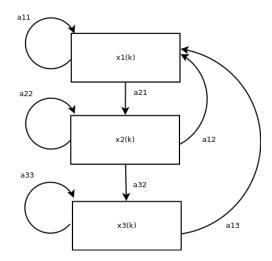


Figura 3: Diagrama de flujo de un modelo de Leftkovich para un sistema poblacional de 3 estratos. En este caso, se permite que parte de la cohorte permaneza durante todo el intervalo de cálculo dentro del estrato en que se encontraba a inicios del mismo, indicándose mediante las tasas a_{ii} (la diagonal principal). En otras palabras, se admite un prorateo entre permanencia y movilidad para los supervivientes de la cohorte durante el intervalo de cálculo, dando lugar a considerar que no todos los individuos de la cohorte más anciana perezacan en el mismo. Asimismo, se admite la posibilidad o interpretación que los individuos de la cohorte más joven puedan reproducirse

Asimismo, a partir de este ejemplo podríamos formular el siguiente sistema de ecuaciones para representar la dinámica de población:

$$a_{11}x_1(k) + a_{12}x_2(k) + a_{13}x_3(k) = x_1(k+1)$$

$$a_{21}x_1(k) + a_{22}x_2(k) + 0x_3(k) = x_2(k+1)$$

$$0x_1(k) + a_{32}x_2(k) + a_{33}x_3(k) = x_3(k+1)$$

Dando lugar al modelo matricial:

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & 0 \\ 0 & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(k) \\ x_2(k) \\ x_3(k) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_1(k+1) \\ x_2(k+1) \\ x_3(k+1) \end{bmatrix}$$

En donde se añade una diagonal principal representando la permanencia de individuos de una cohorte en un estrato durante el intervalo de cálculo. La diagonal secundaria sigue representando la movilidad entre estratos y los elementos de la primer fila con índice de columna >= 2, las tasas de reproducción de los estratos superiores. Finalmente, podemos generalizar el modelo de Leftkovich para n-estratos o clases etarias mediante el producto matricial:

 $^{^{1}}$ i.e. Indicando la tasa de individuos por individuo que recibe el estrato i del estrato j durante los instantes k y k+1



Modelos lineales matriciales. Aplicación al estudio de la dinámica de población

Pues bien, retomemos las preguntas precedentes al desarrollo de los 2 tipos de modelos matriciales de población presentados. Esto es:

- En primer lugar ¿Existirá alguna **magnitud escalar** que nos permita establecer, a partir del estudio de la matriz de transición **A**, si el sistema poblacional **crece o decrece indefinidamente o si se estabiliza**?
- En segundo lugar, si definimos a la **distribución de población** como la lista de valores:

$$p = (x_1(k)/x_t(k), x_2(k)/x_t(k), ..., x_n(k)/x_t(k))$$

con x_t siendo la población total en el instante k:

$$x_t(k) = \sum_{i=1}^n x_{i(k)}$$

¿En algún instante k esta distribución se estabilizaría?

La respuesta al primer interrogante nos conducirá al concepto de **autovalor**, mientras la respuesta al segundo interrogante nos llevará al concepto de **autovector**. Desarrollaremos así, el primer concepto y su resolución, mientras nos limitaremos a presentar el segundo, a fin de brindar los fundamentos para la resolución de los problemas que bien se pudieran plantear durante la cursada de la materia o en las evaluaciones pertinentes. Esto se debe, en gran parte, a que la resolución de autovalores puede realizarse de forma analítica y relativamente sencilla, si el sistema involucrado no es de gran complejidad (e.g menor a 4 estratos o clases poblacionales). La determinación de los autovectores se formula intuitivamente para resolución numérica. Por otro lado, un desarrollo más profundo puede encontrarse en la bibliografía presentada en el Programa de la materia.

Autovalores

Para resolver el primer interrogante recurriremos a la siguiente formalización. Sea:

$$Ax(k) = x(k+1)$$

Un modelo matricial poblacional que describe la dinámica de *n* estratos o clases poblacionales con tasas de reproducción y mortalidad constantes, así como eventualmente de permanencia (i.e. Modelo de Leslie o Modelos de Lefkovich). Si este sistema tiende a la superpoblación, extinción o estabilidad luego para un valor *k* relativamente elevado debiéramos poder comprobar que:

$$Ax(k) = \lambda x(k)$$

Matemática Aplicada Ecología Modelos Discretos [Matrices y SEL]



Siendo λ una magnitud escalar, de forma tal que además:

$$\lambda x(k) = x(k+1)$$

Así, el valor λ cumpliría exactamente la misma función que el valor a presentado para el caso más simple (unidimensional), al inicio de este resumen. Luego, si $\lambda>1$ el sistema tendería a la suerpoblación, si $\lambda=1$ el sistema tendería a estabilizarse en un valor de población constante y, finalmente, si $0<\lambda<1$ el sistema tendería a su extinción. **La magnitud** λ **se denomina autovalor dominante del sistema lineal**. Luego nuestra respuesta se ciñe a obtener dicha magnitud. La pregunta es ¿Cómo? y la respuesta se cifra en un poco de álgebra de matrices y en el uso del concepto de terminante. Veamos, si:

$$Ax(k) = \lambda x(k)$$

Luego, reordenando los términos obtenemos:

$$Ax(k) - \lambda x(k) = 0$$

Aplicando propiedades fundamentales de las matrices, se obtiene:

$$(A - \lambda I_n)x(k) = 0$$

En donde I_n es la matriz de identidad de dimensiones nxn. Además, la ecuación precedente muestra que es un **sistema homogéneo**. Un sistema homogéneo tiene al menos una única solución, puesto que si todos los $x_i(k) = 0$ la relación se satisface (verifique). Esta solución se denomina *solución trivial*.

Pero ciertamente, esto no guarda sentido alguno en nuestro estudio (pues ninguna población inicial posee 0 individuos en todos sus estratos). A la vez, no nos dice nada sobre el valor λ buscado. Por otro lado, sabemos que si el determinante de la matriz de coeficientes de un sistema es igual a 0, el sistema tendrá más de una solución. Luego, este camino pareciera brindarnos luz sobre el resultado perseguido.

En este caso, nuestra matriz de coeficientes estará dada por la resta $A - \lambda I_n$. Por tanto, nuestro objetivo consistirá en encontrar todos los valores λ que satisfacen:

$$|A - \lambda I_n| = 0$$

El autovalor dominante será el valor λ_i que posea el mayor valor absoluto, considerando todas las alternativas $\lambda_1, \lambda_2, ..., \lambda_i, ..., \lambda_n$ posibles ². A fin de poder *visualizar* la operación, consideremos el sistema poblacional utilizado en el ejemplo de modelo de Leslie. En su forma matricial, ya sabemos que este puede expresarse mediante:

$$\begin{bmatrix} 0 & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(k) \\ x_2(k) \\ x_3(k) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_1(k+1) \\ x_2(k+1) \\ x_3(k+1) \end{bmatrix}$$

Por lo que la matriz de transición **A** queda dada por:

$$\begin{bmatrix} 0 & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & 0 \end{bmatrix}$$

Luego, si desarrollamos $|A - \lambda I_n| = 0$ obtenemos:

²Si la matriz I_n tiene nxn dimensiones podrán encontrarse a lo sumo n valores λ



$$\det\left(\begin{bmatrix}0 & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & 0 & 0 \\ 0 & a_{32} & 0\end{bmatrix} - \lambda \begin{bmatrix}1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1\end{bmatrix}\right) = 0$$

Operando, se simplifica a:

$$\det(\begin{bmatrix} -\lambda & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & -\lambda & 0 \\ 0 & a_{32} & -\lambda \end{bmatrix}) = 0$$

Al aplicar el procedimiento de cálculo de determinante el conjunto solución de valores λ queda dado por las raíces reales de un un polinomio de grado 3, ya que se debe satisfacer:

$$-\lambda^3 + \lambda a_{12}a_{21} + a_{13}a_{21}a_{32} = 0$$

Asimismo si consideráramos un Modelo de Leftkovich, tal como el presentado en el ejemplo de la sección correspondiente, se debiera resolver:

$$\det(\begin{bmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda & 0 \\ 0 & a_{32} & a_{33} - \lambda \end{bmatrix}) = 0$$

Cuyas soluciones son también las raíces de un polinomio de grado 3. Este se obtiene a partir del desarrollo del determinante mediante:

$$(a_{11} - \lambda)(a_{22} - \lambda)(a_{33} - \lambda) + a_{13}a_{21}a_{32} - (a_{33} - \lambda)a_{12}a_{21} = 0$$

Que conduce a (verifique):

$$-\lambda^3 + (a_{11} + a_{22} + a_{33})\lambda^2 + (a_{12}a_{21} - a_{11}a_{22} - a_{11}a_{33} - a_{22}a_{33})\lambda + a_{13}a_{21}a_{32} + a_{11}a_{22}a_{33} - a_{12}a_{21}a_{33} = 0$$

En suma, podríamos demostrar que la resolución de $|A - \lambda I_n| = 0$ conduce siempre a encontrar el conjunto de raíces de un polinomino de λ de grado n. Este polinomio se denomina **polinomio caraterístico**.

Luego, el problema de encontrar el autovalor λ dominante se reducirá a encontrar las raíces de un polinomio de grado n, siendo n la cantidad de ecuaciones del modelo poblacional.

Concepto de autovector

Retomemos la segunda pregunta que nos hemos planteado ¿La distribución de población \mathbf{p} tiende a algún límite conforme k tiende a un valor elevado? Para esto tomemos el ejemplo postulado en el material bibliográfico de 'Modelos Matriciales' (pags. 58 a 62).

En principio se presenta un sistema dinámico de población de pájaros que consta de 2 clases etarias. Este se representa mediante el siguiente modelo matricial:

$$\begin{bmatrix} 0 & 4 \\ 1/4 & 3/4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \end{bmatrix}$$

Matemática Aplicada Ecología Modelos Discretos [Matrices y SEL]



Siendo $x_1(t)$ la cantidad de pájaros hembra en el estrato o clase 1 y $x_2(t)$ la cantidad de pájaros hembra en el estrato o clase 2, al instante t 3 .

Los autores, a fin de facilitarnos la comprensión de conceptos operan el sistema durante repetidas iteraciones y resumen la información en la siguiente tabla:

t	$X_1(t)$	$X_2(t)$	T_t	$X_1(t)/X_2(t)$	T_t/T_{t-1}
0	1	5	6	0.2	-
1	20	4	24	5	4
2	16	8	24	2	1
3	32	10	42	3.2	1.75
4	40	15	55	2.66	1.309
5	62	22	84	2.81	1.527
10	379	137	516	2.76	1.441
11	547	197	744	2.77	1.441
12	790	285	1075	2.77	1.444
19	10286	3711	13997	2.77	1.444
20	14844	5355	20199	2.77	1.443

Figura 4: Evolución del sistema dinámico del ejemplo propuesto con poblaciones iniciales $x_1(0) = 1$ y $x_2(0) = 5$. $T_t(t)$ constituye la población total en el instante t

En la misma podemos observar que a partir de t=11 la razón $x_1(t)/x_2(t)$ permanece invariante (constante) y próxima a 2.77. Asimismo, para t>=20 la razón $T_t(t-1)/T_t(t)$ pareciera permanecer invariante y próxima a 1.443. Así, podrá observarse que $x_1(t)/T_t(t)$ y $x_2(t)/T(t)$ permanecerán invariantes a medida que nos aproximamos a t=20. En otras palabras, la distribución de población alcanza un límite. Y esta es una propiedad de este tipo de sistemas.

¿Esto guardará alguna relación con el autovalor dominante λ del sistema? Pues bien, procedamos a calcularlo.

Para esto formulamos $|A - \lambda I_n| = 0$ en su forma matricial, que después de realizar la correspondiente resta permite obtener:

$$\det(\begin{bmatrix} -\lambda & 4\\ 1/4 & 3/4 - \lambda \end{bmatrix}) = 0$$

Dando lugar a encontrar las raíces del polinomio de grado 2:

$$\lambda^2 - 3/4\lambda - 1 = 0$$

Cuyas raíces son próximas a $\lambda_1 = -0.693$ y $\lambda_2 = 1.443$. Así, el autovalor dominante es $\lambda = 1.443$, justamente el valor al que pareciera converger $T_t(t-1)/T_t(t)$, en la tabla precedente. Ciertamente, todo esto nos **indica que el sistema tiende a crecer indefinidamente a una tasa próxima a** 1.443. Asimismo, consideraremos en principio que el autovector asociado será el vector compuesto por $x_1(t) = y$ $x_2(t) = en$ t definido como el instante a partir del cual el sistema crece a esta tasa constante.

En este caso podremos establecer $x_1(20) = 14844$ y $x_2(20) = 5355$, con $T_t(20) = 20199$, de forma tal que la distribución de población límite estará caracterizada por aproximadamente un 73 % de individuos jóvenes

³El modelo propuesto asume que la distribución de machos y hembras es semejante y, de ahí, centra el análisis en la población de hembras. Esto es común en la formulación de sistemas dinámicos para representar la evolución de una población que presente diferenciación sexual y en la cual pueda asumirse uniformidad en la distribución de machos y hembras.

MateriaMatemática AplicadaComisiónEcologíaMóduloModelos Discretos [Matrices y SEL]



y un 27% de individuos adultos, o lo que es lo mismo: $p = (0.73, 0.27)$. Así también, podemos observar que una propiedad de este tipo de sistemas es que la distribución \mathbf{p} de población tiende a un valor fijo , más allá que la dinámica tienda a la superpoblación, la extinción o la estabilidad. Otro aspecto que podríamos verificar es que cualquier multiplicación de un autovector por un número λ^i con $i >= 1$ también consituirá un autovector (verifique).					