

*Universidad de Sonora*

**DEPARTAMENTO DE MATEMATICAS**

Análisis de Sensibilidad de Poblaciones  
Estructuradas

T E S I S

Que para obtener el Título de

**LICENCIADO EN MATEMATICAS**

Presenta:

**FRANCISCO ARMANDO CARRILLO NAVARRO**

*Hermosillo, Sonora*

*Marzo de 1988*

## INDICE

INTRODUCCION.....	3
CAPITULO I: MODELOS DE POBLACIONES ESTRUCTURADAS.....	8
CAPITULO II: ANALISIS DE SENSIBILIDAD.....	17
Sensibilidad de $\lambda$ para perturbaciones en la Fecundidad.....	21
Sensibilidad de $\lambda$ para perturbaciones en la Longevidad.....	24
Sensibilidad relativa de $\lambda$ para perturbaciones en la Longevidad y Fecundidad.....	25
Sensibilidad de $\lambda$ a cambios en la Supervivencia y Reproducción.....	27
CAPITULO III: UNA PRUEBA PARA LA EQUIVALENCIA DE LAS FORMULACIONES DE SENSIBILIDAD.....	30
Elasticidad.....	35
CAPITULO IV: ALGUNOS PROBLEMAS ILUSTRATIVOS..	39
REFERENCIAS.....	47

## INTRODUCCION

Los modelos Lineales en Biología introducen una de las clases de modelos matemáticos que tienen probada su utilidad en muchas áreas de la Biología y la Medicina.

Aunque una de las desventajas es que estos modelos tienden a ser simplistas, es decir, las hipótesis y suposiciones sobre las cuales están basados no son muy rigurosas, ni se necesitan herramientas matemáticas muy elaboradas. Pero existen, sin embargo algunos modelos que son altamente útiles y que compensan este problema. Los modelos no-lineales en general son más complejos y por esto requieren herramientas matemáticas más sofisticadas.

Existen ventajas reales de estos modelos biológicos sobre los modelos usados en otras áreas de la ciencia. En el caso de Física o Ingeniería los modelos son construidos a partir de suposiciones apoyadas en principios bien definidos o leyes que no siempre simplifican el problema.

En los modelos biológicos existen pocas "leyes" para guiarnos y poseemos conocimientos muy limitados acerca de el sistema que se estudia. En realidad los puntos del modelo podrían ser para descubrir hipótesis en relación a los mecanismos y cambios que nos lleven a predicciones consistentes con el comportamiento ya conocido.

En la construcción de estos modelos existe una gran libertad en la selección de las suposiciones con las que se rigen las investigaciones y es precisamente esta libertad lo que hace a los modelos biológicos tan útiles ya que el investigador puede

fácilmente alternar estas suposiciones y explorar sus consecuencias.

Por ejemplo el modelo Maltusiano discreto, que está definido por la ecuación:

$$N(t+1) = k N(t)$$

Este modelo, nos dice que a partir de cierta cantidad inicial de individuos en una población, ésta crece a una razón  $k$  constante por unidad de tiempo, es decir, que a medida que pasa el tiempo, la población crecerá indefinidamente como progresión geométrica. Como se mencionó anteriormente, la desventaja de este tipo de modelos es su simplicidad, ya que es obvio que ninguna población se comporta de la manera descrita por éste modelo, esto es, que para que sea de utilidad en una investigación se tendrían que tomar en cuenta una serie de condiciones que solo se cumplirían en un medio ambiente ideal para cualquier población, como por ejemplo las siguientes:

- 1.- Un medio ilimitado para la población,
  - 2.- Con recursos homogéneamente distribuidos,
  - 3.- Que la población sea homogénea,
  - 4.- Que no esté afectada por perturbaciones externas,
  - 5.- Aislada de interacciones con otras especies,
  - 6.- Generaciones separadas,
- etc.

Sin embargo, si quitamos o ponemos hipótesis, digamos, que elimináramos la (5) y (6), o sea, que la población si esté afectada por otra especie que sea un depredador, nuestro modelo se

transformará, en un Modelo que considera dos poblaciones, es decir, en un modelo de Depredador-Presa, un caso particular de este tipo de modelos sería el siguiente sistema, que estudió Volterra (1921):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= F(x,y) \\ \dot{y} &= G(x,y)\end{aligned}$$

donde cada una de las ecuaciones rige el comportamiento de las poblaciones (de depredadores y de presas), de tal manera que una depende de la otra y viceversa.

Ahora bien, con respecto a la condición (3), es muy difícil que al estudiar una población lo hagamos de una manera homogénea, es decir, tomando a la población como un todo sin hacer diferencias entre sus elementos, ya que aunque la población total tiene parámetros globales como son el crecimiento, la mortandad, la reproducción, etc., la contribución que hacen los individuos es diferencial por grupo o por estadio. Es por esto que, antes que nada se hace un análisis de los diferentes comportamientos que existen dentro de la población que se este investigando y en base a este análisis, se determina una estructuración o clasificación adecuada para el estudio de dicha población.

En la investigación de la Dinámica de poblaciones, o en el Análisis Demográfico, existen diversas maneras de estructurar una población, ya que no todas las poblaciones se estructuran de la misma forma, es decir, ésta clasificación interna depende del tipo de población que tengamos y más aún, se pueden hacer distintos tipos de estructuraciones de una misma población, por ejemplo,

si estamos trabajando con una población humana la podemos dividir en clases o intervalos de edad, donde la longitud o duración del intervalo o clase de edad será de acuerdo a la conveniencia del investigador. Generalmente en poblaciones humanas se toma como cinco años la unidad de tiempo adecuada.

En cambio si estamos trabajando con una población de plantas, una clasificación por edades no es muy adecuada debido a la dificultad que presentan algunas plantas para la determinación de su edad, y en muchos casos esto es imposible de hacerse. Una clasificación que salvaría este tipo de problemas sería el estructurar una población de plantas por tallas, o bien por el diámetro de su tallo.

Por otro lado, si la población es de insectos, ninguna de las estructuraciones anteriores son convenientes, ya que es difícil determinar la edad de cualquier tipo de insecto, tampoco se podrían clasificar por tallas ya que muchos insectos no siguen un patrón de crecimiento continuo. Entonces para este tipo de poblaciones una estructuración útil sería el hacerla por "estadios fisiológicos" de la población, es decir, clasificarlos tomando en cuenta las etapas por las que pasa el insecto en su ciclo de vida (Huevos, larvas, pupas, etc.).

En las dos últimas poblaciones (plantas e insectos) las clases en las cuales son divididas, no necesariamente duran la misma unidad de tiempo, por lo tanto los modelos con los cuales se estudian estas poblaciones son diferentes al modelo con el cual se trabaja una población humana o una población animal en general, esto no

quiere decir que ellos (los modelos) sean iguales entre si, puesto que la estructuración es diferente.

Debido a este tipo de clasificaciones los modelos lineales para poblaciones estructuradas han tenido una participación primordial en el desarrollo de la Dinámica de poblaciones, de ahí que se considere la importancia que tiene el estudio de dichos modelos, además de la gran ayuda que aportan en la investigación y solución de problemas relacionados con este tipo de poblaciones.

Este trabajo tratará de discutir y analizar un importante problema que presentan las poblaciones estructuradas con determinada razón de crecimiento, como lo es el *Análisis de Sensibilidad*.

En la primera parte se discutirá sobre los modelos matriciales lineales e invariantes en el tiempo, sus características y propiedades.

En el capítulo II, analizaremos las fórmulas para el Análisis de Sensibilidad desarrolladas por Lloyd Demetrius y las desarrolladas por Hal Caswell y Patricia Werner.

En el capítulo III, se mostrará la equivalencia de ambas formulaciones y se tocará brevemente el concepto de Elasticidad.

Por último en el capítulo IV, se expondrán algunos ejemplos particulares.

## CAPITULO I

### MODELOS DE POBLACIONES ESTRUCTURADAS

Los modelos de la matriz de proyección fueron introducidos por Bernardelli (1941), Lewis (1942) y especialmente por Leslie (1945, 1948). Esos modelos fueron estructurados por edades y subsecuentemente adoptados y utilizados ampliamente en la Demografía humana y son ahora una herramienta básica en este campo.

Estos modelos matriciales fueron extendidos a otros tipos de ciclos de vida (plantas e insectos) por Lefkovitch (1965) y desarrollados por varios investigadores, entre ellos Caswell (1978, 1980, 1982, 1983, 1985).

En éste capítulo se hará un breve resumen del desarrollo y análisis de esos modelos.

Una matriz de proyección es construida a partir de un ciclo de vida en base a lo que se llama la Gráfica del ciclo de vida.

En su forma simple la gráfica del ciclo de vida es una gráfica dirigida, los nodos  $n_i(t)$  ( $i=1,2,\dots,k$ ) los cuales denotan el número de individuos que están en el  $i$ -ésimo período de el ciclo de vida de la población. Las flechas indican las contribuciones o posibles transiciones que se hacen los períodos entre si, en una unidad de tiempo.



De esta manera graficaremos un ciclo de vida, tomando una unidad de tiempo determinada para la proyección de la población.

El coeficiente de la flecha que va de  $n_j(t)$  a  $n_i(t)$ , nos proporciona el porcentaje con el que contribuye la clase  $j$  a la clase  $i$ , en una unidad de tiempo.

El modelo de la matriz de proyección correspondiente a la gráfica del ciclo de vida es

$$n(t+1) = A(t) n(t) \quad (1.1)$$

donde  $n(t)$  es un  $k$ -vector cuyas entradas son los  $n_i(t)$  y  $A$  es una matriz de  $k \times k$  con entradas  $\alpha_{ij}(t)$  que son los coeficientes de las flechas de  $n_j(t)$  a  $n_i(t)$ .

Las transiciones  $\alpha_{ij}(t)$  dependen de la unidad de tiempo que se tome para la proyección de la población. Si la unidad de tiempo es bastante larga, cada uno de los períodos o clases pueden contribuir a varios períodos y en ocasiones cada clase contribuye a todas las demás restantes, en este caso la matriz de proyección  $A$  es totalmente positiva.

En cambio si la unidad de tiempo es corta, algunas transiciones pueden no ocurrir, además al pasar el tiempo se van obteniendo aportaciones de las clases en si mismas y con esto, surgen elementos en la diagonal de la matriz  $A$ .

De aquí se desprende que gran parte del problema para el investigador es el escoger una unidad de tiempo adecuada, así como también el escoger el conjunto de períodos con los que se describirá el ciclo de vida.

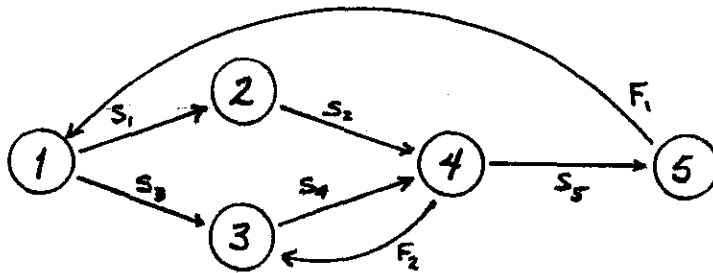
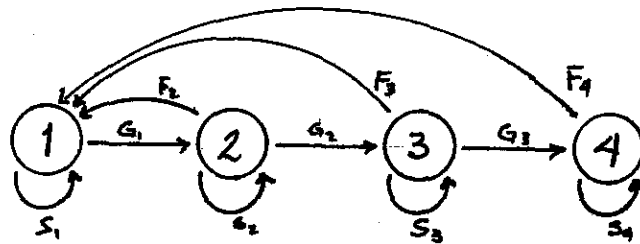
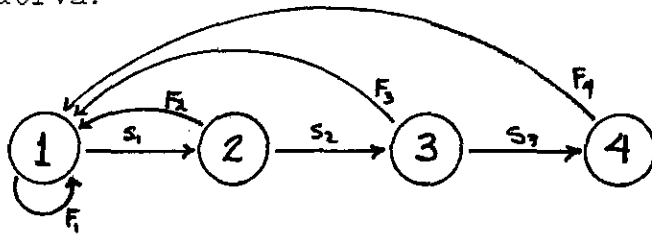
Por ejemplo: La siguiente figura representará tres gráficas

simples para ciclos de vida.

a). - Un ciclo de vida estructurado por edades,

b). - Un ciclo de vida estructurado de manera simple por tallas,

c). - Un ciclo de vida hipotético que incluye reproducción sexual y vegetativa.



Las matrices que se obtienen de las gráficas anteriores son las siguientes:

$$\begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ S_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_3 & 0 \end{bmatrix} \quad (a)$$

$$\begin{bmatrix} S_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ G_1 & S_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & S_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & S_3 \end{bmatrix} \quad (b)$$

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & F_1 \\ S_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ S_3 & 0 & 0 & F_2 & 0 \\ 0 & S_2 & S_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & S_5 & 0 \end{bmatrix} \quad (c)$$

La dinámica resultante de (1.1) depende de la naturaleza de los coeficientes de A. En el caso simple, estos son constantes y (1.1) es un sistema lineal de ecuaciones en diferencias con coeficientes constantes. Si los coeficientes son funciones de las entradas en  $n(t)$ , el sistema de ecuaciones (1.1) no es lineal. Esto puede resultar de la dependencia de la densidad, en la cual  $A(t)$  depende de la abundancia absoluta de los diferentes periodos o de la dependencia de la frecuencia, en la cual  $A(t)$  depende solamente de los valores relativos de  $n_i(t)$ . La dependencia de la frecuencia es importante en los modelos para dos sexos, en los cuales los valores reproductivos dependen de la abundancia relativa de machos y hembras en periodos apropiados, (Caswell y Weeks 1986).

En este trabajo nos concentraremos sobre el análisis del modelo de proyección lineal e invariante en el tiempo, más concretamente en el *MODELO DE LESLIE*. Este modelo resulta de estructurar una población mediante clases de edad, donde cada clase de edad tendrá la misma duración y escogemos además la unidad de tiempo con la

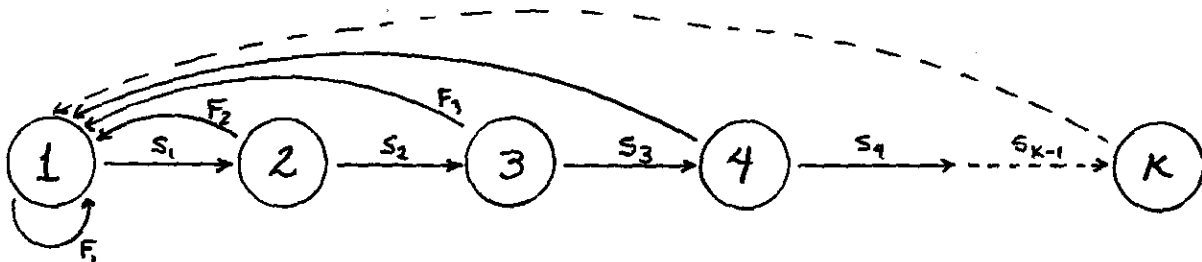
que se harán las proyecciones de tal manera que sea igual a la longitud del intervalo de cada clase de edad, en este modelo (1.1) toma la forma:

$$n(t+1) = A n(t) \quad (1.2)$$

donde el  $k$ -vector  $n(t)$  especifica la estructura de la población y los  $n_i(t)$  son el número de individuos en la clase  $C_i$  representada por el intervalo  $[\alpha, \alpha(t+1))$ , al tiempo  $t$ , donde la unidad de tiempo es la longitud de clase  $\alpha$  y la matriz de proyección  $A$  es de la forma:

$$A = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_{k-1} & F_k \\ S_1 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_3 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & S_{k-1} & 0 \end{bmatrix} \quad (1.3)$$

conocida como la matriz de Leslie, donde los  $F_i$  son el porcentaje de hijos por hembra de la clase  $C_i$  que sobreviven a la clase  $C_{i+1}$  en una unidad de tiempo y los  $S_i$  son la probabilidad de sobrevivir de la clase  $C_i$  a la clase  $C_{i+1}$  en una unidad de tiempo. De lo anterior tenemos que los  $F_i \geq 0$  y los  $0 < S_i \leq 1$ . La gráfica del ciclo de vida de este modelo, en general es:



La solución general de (1.2) puede ser escrita en términos de los

valores propios  $\lambda_i$  y los vectores propios asociados  $v_i$  de  $A$  de la siguiente manera:

$$n(t) = \sum_{i=1}^k c_i v_i \lambda_i^t \quad (1.4)$$

donde las constantes  $c_i$  son determinadas por las condiciones iniciales  $n(0)$ .

Otra solución también es:

$$n(t) = A^t n(0) \quad (1.5)$$

Un modelo de matriz de proyección, se dice **Ergódico**, si su comportamiento a largo plazo, es independiente de las condiciones iniciales. Una condición suficiente para la ergodicidad, es la existencia de un valor propio positivo dominante  $\lambda$  y la de un vector propio positivo  $v$  asociado a él. En la ausencia de este valor propio dominante, la convergencia de la población no puede ser garantizada.

El teorema de Perron-Frobenius nos asegura la existencia de este valor propio dominante.

#### TEOREMA (1.1): (Perron-Frobenius)

Una matriz irreducible, primitiva y no negativa  $A$ , tiene un valor propio positivo  $\lambda$  de multiplicidad uno, el cual no es excedido por el módulo de cualquier otro valor propio de  $A$ . El vector propio correspondiente a  $\lambda$  puede ser tomado positivo, y no existirán dos vectores propios linealmente independientes asociados a  $\lambda$ .

Las propiedades ergódicas, por el teorema anterior, se basan en la

irreducibilidad y primitividad de  $A$ . Estas condiciones son fácilmente definidas en términos de la gráfica del ciclo de vida, como sigue:

**Definición (1.1).**- Una matriz es Irreducible si su gráfica del ciclo de vida esta fuertemente conexa, es decir, si existe una trayectoria directa entre cualesquier dos nodos.

**Definición (1.2).**- Una matriz irreducible es Primitiva si el máximo común divisor de las longitudes de los ciclos en la gráfica del ciclo de vida es uno.

Es fácil ver a partir de su gráfica que las matrices de Leslie cumplen con la definición (1.1), sin embargo, mostrar que cumplen con la definición (1.2) no es tan directo.

**TEOREMA (1.2):** La matriz de proyección de Leslie  $A$  es primitiva si y solo si el máximo común divisor de los subscripts  $j$  de un  $\alpha_j$  positivo es uno.

**Demostración:** Considerando la gráfica  $G(A)$ , claramente  $\alpha_j > 0$  si y solo si existe un ciclo simple de longitud  $j$ . ■

En base a estos resultados y al teorema de Perron-Frobenius podemos afirmar que en la mayoría de las matrices de proyección y en particular las matrices de Leslie cumplen con la propiedad de ergodicidad.

Ahora bien, si en las matrices de Leslie es clara la propiedad

ergódica, en las matrices de Lefkovich es más clara aún debido a que si la unidad de tiempo empleada es mayor que cada uno de los periodos del ciclo de vida que se estudie, entonces estos periodos se harán aportaciones en si mismos y la primitividad de la matriz es más evidente.

En el siguiente teorema se observa de manera general, la propiedad ergódica de las matrices de proyección.

**TEOREMA (1.3):** Sea  $A$  una matriz de proyección primitiva con valor propio dominante  $\lambda$  y su vector propio asociado  $v$ . Entonces :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} A^t / \lambda^t = Z$$

existe, donde  $Z$  es una matriz cuyas columnas son múltiplos positivos de  $v$ .

**Demostración:** Supongamos que  $A$  es primitiva y definimos  $Z = vu^t$ , donde  $u^t A = \lambda u^t$  y  $\langle u, v \rangle = 1$ , donde  $\lambda$  es el valor propio dominante de

$A$ ,  $A_1 = A - \lambda Z$ .

Como  $u^t A_1 = 0$  es fácil mostrar que  $A_1^t = A^t - \lambda^t Z$ , de aquí  $A_1^t / \lambda^t = A^t / \lambda^t - Z$

Ahora, si  $\lambda_1$  es el valor propio dominante de  $A_1$ , entonces  $|\lambda_1| < \lambda$  y por lo tanto:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} A_1^t / \lambda^t = 0 \quad \text{y} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} A^t / \lambda^t = Z \quad \blacksquare$$

Por el teorema (1.3), para cualquier vector no negativo  $x$ , tendremos:

$$\begin{aligned} y = Zx &= (m_1 v, \dots, m_k v)x \\ &= v \sum_{j=1}^k m_j x_j \end{aligned}$$

los valores relativos de las componentes  $y_i$  de  $y$  son

independientes de  $x$ , es decir:

$$\begin{aligned} y_i / \sum_{n=1}^k y_n &= v_i \sum_{j=1}^k m_j x_j / \left[ \sum_{n=1}^k v_n \left( \sum_{j=1}^k m_j x_j \right) \right] \\ &= v_i / \sum_{n=1}^k v_n \end{aligned}$$

En particular:

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} n(t) / \lambda^t &= \lim_{t \rightarrow \infty} A^t / \lambda^t n(0) \\ &= Z n(0) \\ &= v \sum_{i=1}^k m_i n_i(0) \\ &= \varphi v \end{aligned}$$

y el vector de distribución de edades  $v(t) = n(t) / \sum_{i=1}^k n_i(t)$ , se aproxima a  $v$  sin tomar en cuenta a  $n(0)$  y depende solamente de la matriz  $A$ . El vector límite es llamado la Distribución Estable de Edades.

De la misma forma podemos ver que como  $n_1(t) = \sum_{x=1}^k m_x(t) n_x(0)$ , donde  $m_x(t)$  representa la entrada del primer renglón y la  $x$ -ésima columna de  $A^t$ . Y como  $\lim_{t \rightarrow \infty} n(t) / \lambda^t = \varphi v$ , entonces:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} n_1(t) / \lambda^t = \varphi v_1 \quad \text{y} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} m_x(t) / \lambda^t = u_x$$

entonces  $m_x(t) \approx u_x \lambda^t$  y  $n_1(t) \approx \lambda^t \sum_{x=1}^k u_x n_x(0)$ , donde la cantidad  $u_x$  mide la contribución para el primer intervalo de edad al tiempo  $t$  la cual es hecha por una hembra del  $x$ -ésimo intervalo de edad, en un tiempo  $t$  específico. Llamaremos por lo tanto a  $u_x$  el "valor reproductivo eventual" para el primer intervalo de edad de una hembra del  $x$ -ésimo intervalo de edad y al  $k$ -vector  $u$  cuyas entradas son los  $u_x$  ( $x=1, \dots, k$ ), se le llama Vector de Valores Reproductivos Eventuales.



## CAPITULO II

### ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD

Cuando se está investigando el comportamiento de una población a través del tiempo, en ocasiones accidentalmente o por error y otras veces intencionalmente, se alteran los parámetros que intervienen en el desarrollo de la población, afectando como es natural su razón de crecimiento.

Existen varios métodos para detectar la magnitud de los efectos que sufre la razón de crecimiento de la población al perturbar sus parámetros de vida, uno de estos métodos es el **Análisis de Sensibilidad**, que se basa en el cálculo de las derivadas parciales de la razón de crecimiento con respecto al parámetro alterado.

Supongamos que  $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$  son los parámetros del modelo de crecimiento de la población que estamos usando y  $X = x(t, \alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \dots, \alpha_n)$  es el estado de la población al tiempo  $t$ . Si los parámetros cambian por pequeñas cantidades,  $\Delta\alpha_1, \Delta\alpha_2, \dots, \Delta\alpha_n$ , entonces el incremento total en la población al tiempo  $t$  está dado por la fórmula:

$$\begin{aligned} \Delta X &= x(t, \alpha_1 + \Delta\alpha_1, \alpha_2 + \Delta\alpha_2, \dots, \alpha_n + \Delta\alpha_n) - x(t, \alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n) \\ &\approx \frac{\partial x}{\partial \alpha_1} \Delta\alpha_1 + \frac{\partial x}{\partial \alpha_2} \Delta\alpha_2 + \dots + \frac{\partial x}{\partial \alpha_n} \Delta\alpha_n \end{aligned}$$

donde las parciales son evaluadas en  $(t, \alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n)$ .

Llamaremos a  $\partial x / \partial \alpha_i$ , la Sensibilidad de  $x$  para  $\alpha$  en el tiempo  $t$ . De aquí podemos ver que llevando a cabo un Análisis de Sensibilidad, éste nos puede indicar que parámetros de la población necesitan especial cuidado en su estimación.

El problema de la Sensibilidad para pequeños cambios en los parámetros de vida, fue investigado primeramente en forma numérica por Lewontin (1965), usando tablas de vida artificiales; Hamilton (1966), Demetrius (1969), Emlen (1970), Goodman (1971), Keyfitz (1971) y Mertz (1971) atacaron el problema de una manera más analítica.

Las derivaciones a las que se refiere el método del Análisis de Sensibilidad las basaremos sobre el modelo de Leslie, mencionado en el capítulo anterior. Este modelo nos lleva al sistema de ecuaciones en diferencias, con coeficientes constantes (1.2), cuya solución general está dada por (1.3).

En general, como ya se mostró en el capítulo anterior, la matriz de Leslie tiene un valor propio dominante  $\lambda$ , es decir, un valor propio de módulo mayor que cualquier otro valor propio de esta matriz. Este valor propio dominante  $\lambda$  caracteriza la razón de crecimiento de la población y tiene las siguientes propiedades:

- i).- Cuando  $\lambda > 1$ , la población crece,
- ii).- Cuando  $\lambda = 1$ , el tamaño de la población es constante,
- iii).- Cuando  $\lambda < 1$ , la población decrece.

Los vectores propios derecho e izquierdo, asociados al valor propio dominante  $\lambda$ , que representan la distribución estable de

edades y los valores reproductivos eventuales de la población respectivamente, los calcularemos de la siguiente manera:  
Si  $v$  es el vector propio derecho, entonces se cumple que:

$$A v = \lambda v \quad (2.1)$$

desarrollando esta ecuación nos queda el sistema:

$$\begin{aligned} F_{11} v_1 + F_{21} v_2 + F_{31} v_3 + \dots + F_{k1} v_k &= \lambda v_1 \\ S_{11} v_1 &= \lambda v_2 \\ S_{22} v_2 &= \lambda v_3 \\ &\vdots \\ S_{k-1, k-1} v_{k-1} &= \lambda v_k \end{aligned} \quad (2.2)$$

resolviendo (2.2) para  $v_1 = 1$ , tenemos que, la distribución estable de edades a la que tiende la población cuando el tiempo  $t \rightarrow \infty$  está dada por el vector:

$$v = \begin{bmatrix} 1 \\ S_1 / \lambda \\ S_1 S_2 / \lambda^2 \\ \vdots \\ S_1 S_2 S_3 \dots S_{k-1} \end{bmatrix} \quad (2.3)$$

Mientras que, si  $u$  es el vector propio izquierdo, se cumple que:

$$u^t A = \lambda u^t \quad (2.4)$$

y desarrollando la ecuación, tendremos el siguiente sistema:

$$\begin{aligned} F_{11} u_1 + S_{12} u_2 &= \lambda u_1 \\ F_{22} u_2 + S_{23} u_3 &= \lambda u_2 \\ &\vdots \end{aligned} \quad (2.5)$$

$$F_{k-1} u_1 + S_{k-1} u_k = \lambda u_k$$

$$F_k u_1 = \lambda u_k$$

resolviendo (2.5) para  $u_1=1$ , tendremos que los valores reproductivos eventuales de la población estarán dados por el vector:

$$u = \begin{bmatrix} 1 \\ F_2 \lambda + S_2 F_3 \lambda^2 + S_2 S_3 F_4 \lambda^3 + \dots + S_2 S_3 \dots S_{k-1} F_k \lambda^{k-1} \\ F_3 \lambda + S_3 F_4 \lambda^2 + S_3 S_4 F_5 \lambda^3 + \dots + S_3 S_4 \dots S_{k-1} F_k \lambda^{k-2} \\ \vdots \\ \vdots \\ F_{k-1} \lambda + S_{k-1} F_k \\ F_k \end{bmatrix}$$

Lloyd Demetrius (1969), desarrolló las fórmulas de Sensibilidad de la razón de crecimiento  $\lambda$  de la población con respecto a las fecundidades y supervivencias de ésta, de la siguiente manera:

Sabemos que (2.3) nos da la distribución estable de edades, sin embargo cualquier múltiplo de ese vector también será una distribución estable de edades, entonces si multiplicamos (2.3) por  $\lambda^{k-1}$ , tendremos el vector:

$$x = \begin{bmatrix} \lambda^{k-1} \\ S_1 \lambda^{k-2} \\ \vdots \\ \vdots \\ S_1 S_2 \dots S_{k-1} \end{bmatrix} \quad (2.7)$$

Ahora de el determinante  $\det D = |\lambda I - A|$ , donde A es la matriz de Leslie, es fácil verificar que  $x_i = C_{1i}$ , donde las  $x_i$  son las entradas del vector (2.7) para  $i=1,2,\dots,k$  y los  $C_{ij}$  son los

cofactores del elemento  $(i,j)$  de  $D$ , de lo anterior tenemos que:

$$x^i = [C_{11}, C_{12}, \dots, C_{1k}] \quad (2.8)$$

Tomando esto en consideración tenemos las siguientes propiedades:

- i).- Si  $\lambda \geq 1$ , entonces  $x_i > x_j$  para  $i < j$  y para  $0 < S_i < 1$ ;
- ii).- Si  $S < \lambda < 1$ , donde  $S = \max S_i$ , entonces  $x_i > x_j$  para  $i < j$ .

En los dos casos anteriores  $\lambda$  representa el valor propio dominante de la matriz  $A$ , es decir, es la razón de crecimiento de la población.

El caso (i) indica que para una población que es creciente en tamaño, en la distribución estable de edades, el número de individuos en cada grupo de edad decrece monótonamente con ésta.

El caso (ii) es un resultado muy fuerte, esto resulta de probar que la razón de crecimiento es mayor que el logaritmo de el máximo de las razones de supervivencia de un grupo de edad al siguiente. Esto se sigue de el hecho de que  $\lambda = e^r$ , donde  $r$  es la tasa intrínseca de crecimiento. En este sentido se suele llamar a  $\lambda$  la "tasa de reemplazo" de la población.

#### *Sensibilidad de $\lambda$ para perturbaciones en la Fecundidad*

Para obtener los efectos de perturbaciones en la fecundidad sobre la razón de crecimiento de la población, consideremos el

determinante:

$$\det D = |\lambda I - A| = 0 \quad (2.9)$$

Ahora si  $d_{ij}$  denota el elemento en el  $i$ -ésimo renglón y la  $j$ -ésima columna de el determinante (2.9), y si  $d_{ij}$  es alguna función de  $y$ , entonces:

$$d \det D / dy = \sum_i \sum_j C_{ij} d(d_{ij}) / dy \quad (2.10)$$

donde  $C_{ij}$  es el cofactor del elemento  $d_{ij}$ . Esta igualdad se puede verificar de la siguiente manera:

Sea  $A = [A^1, A^2, A^3, \dots, A^k]$ , donde  $A^i = \begin{bmatrix} a_{1i} \\ a_{2i} \\ \vdots \\ a_{ki} \end{bmatrix}$

el  $\det A: \mathbb{R}^{n^2} \rightarrow \mathbb{R}$  y es lineal en cada columna, ahora bien

$$d(\det)_A (H) = \det(H^1, A^2, \dots, A^k) + \det(A^1, H^2, \dots, A^k) + \dots + \det(A^1, \dots, H^k)$$

donde  $A = [A^1, A^2, \dots, A^k]$ ;  $H = [H^1, H^2, \dots, H^k]$  y

$$\begin{aligned} \partial / \partial a_{ij} \det A &= d(\det)_A (E_{ij}) = \det(0, A^1, \dots, A^k) + \det(A^1, 0, \dots, A^k) + \\ &\quad \dots + \det(A^1, \dots, A^{j-1}, e_i, A^{j+1}, \dots, A^k) + \\ &\quad \det(A^1, A^2, \dots, 0) \\ &= \det(A^1, \dots, A^{j-1}, e_i, A^{j+1}, \dots, A^k) \\ &= C_{ij}. \end{aligned}$$

Si tenemos ahora una función  $\Omega: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^{n^2}$  y un determinante  $g: \mathbb{R}^{n^2} \rightarrow \mathbb{R}$ , donde  $\Omega$  a cada  $y$ , le asocia una matriz  $A(y)$ , y  $g$  a cada  $A(y)$  le asocia un  $\det[A(y)]$ , entonces tenemos lo siguiente:

$$\begin{aligned} \Omega & \quad g \\ \mathbb{R} & \rightarrow \mathbb{R}^{n^2} \rightarrow \mathbb{R} \\ y & \rightarrow A(y) \rightarrow \det[A(y)] \end{aligned}$$

de aquí  $g \circ \Omega: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  y  $d(g \circ \Omega)/dy: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ , además sabemos que:

$$\begin{aligned} d(g \circ \Omega)/dy &= d(g)_{\Omega} d\Omega_y \\ &= d(g)_{\Omega} \{d[A(y)]/dy\} \\ &= \sum_{j=1}^k \det[A^1, \dots, (A^j)'(y), \dots, A^k] \\ &= \sum_{j=1}^k [(a_{1j})'C_{1j} + (a_{2j})'C_{2j} + \dots + \\ & \quad (a_{kj})'C_{kj}] \\ &= \sum_{j=1}^k \sum_{i=1}^k C_{ij} d(a_{ij})/dy \end{aligned}$$

Ahora  $\det D = |\lambda I - A|$ , entonces:

$$d_{ij} = \begin{cases} \lambda - a_{ij} & \text{si } i=j \\ -a_{ij} & \text{si } i \neq j \end{cases}$$

Pero por (1.3):

$$d_{ij} = \begin{cases} \lambda - F_1 & \text{si } i=j=1 \\ \lambda & \text{si } i=j > 1 \\ -F_j & \text{si } i=1, j > 1 \\ -S_j & \text{si } i+1=j \geq 1 \end{cases}$$

y:

$$d(d_{nj})/dF_i = \begin{cases} \partial \lambda / \partial F_i & \text{si } n=j > 1 \\ -1 & \text{si } i=j, n=1 \\ 0 & \text{en otro caso} \end{cases}$$

Por lo anterior:

$$\begin{aligned}
 d \det D / dF_i &= \sum_{n=1}^k \sum_{j=1}^k C_{nj} d(\alpha_{nj}) / dF_i \\
 &= \sum_{j=1}^k C_{ji} \partial \lambda / \partial F_i - C_{ii}
 \end{aligned}$$

y por (2.9) sabemos que  $d \det D / dF_i = 0$ , por lo tanto:

$$\sum_{j=1}^k C_{ji} \partial \lambda / \partial F_i = C_{ii} \quad (2.11)$$

Por (2.8) sabemos que:  $C_{ii} > C_{ij}$  (2.12)

y de (2.11) tenemos entonces que:

$$\partial \lambda / \partial F_i > \partial \lambda / \partial F_j, \text{ donde } i < j, \text{ para } \lambda \in S \quad (2.13)$$

La ecuación (2.13) asegura que la razón incremento de la razón de crecimiento con respecto a la fecundidad, decrece monotonamente con la edad. En suma, en virtud de la desigualdad (2.12), las razones relativas de crecimiento no dependen de la fecundidad de cada clase de edad. Más aún, "El resultado solamente cumple si la razón de crecimiento es mayor que el logaritmo de la máxima razón de supervivencia de una clase de edad a la otra".

#### *Sensibilidad de $\lambda$ para perturbaciones en la Longevidad*

Diferenciando el determinante (2.9) con respecto a  $S_i$ , de una manera similar a como lo hicimos con respecto a  $F_i$ , obtendremos:

$$\sum_{j=1}^k C_{ji} \partial \lambda / S_i = C_{i+1,i} \quad (2.14)$$

donde:

$$C_{2i} = \sum_{i=1}^k S_2 S_3 \dots S_{i-1} F_i \lambda^{k-i} \quad (2.15)$$



y:

$$C_{i+1,i} = \sum_{r=i}^{k-1} S_1 \dots S_{i-1} S_{i+1} \dots S_r F_{r+1} \lambda^{n-r-1}; i=2, \dots, k-1 \quad (2.16)$$

De (2.14) observamos que:

$$S_1 C_{21} > S_2 C_{32} > \dots > S_{k-1} C_{k,k-1} \quad (2.17)$$

de esto y de (2.11) tendremos que:

$$S_i \frac{\partial \lambda}{\partial S_i} > S_j \frac{\partial \lambda}{\partial S_j}, \text{ para } i < j \quad (2.18)$$

y podemos escribir:

$$\frac{\partial \lambda}{\partial S_i} > \frac{\partial \lambda}{\partial S_j}, \text{ para } i < j \quad (2.19)$$

Si hacemos  $\mu = S_j/S_i$ , entonces:

- 1).- Si  $\mu=1$ , esto es, las probabilidades de supervivencia de cada grupo de edad son idénticas, entonces el primer grupo de edad es más sensible para cambios en la longevidad.
- 2).- Si  $\mu > 1$ , esto es, que las probabilidades de supervivencia crecen con la edad de los organismos, entonces los cambios en  $\lambda$ , inducidos por los cambios en los  $S_i$ , siempre serán mayores para los grupos jóvenes de edad. Estos resultados se cumplen siempre que la población decrezca en tamaño, en sus clases de edad. La diferencia crucial entre la respuesta de  $\lambda$  a perturbaciones en la fecundidad y longevidad es que mientras que los cambios en  $\lambda$  inducidos por variaciones en los  $F_i$  son independientes de los  $F_i$  y los cambios en  $\lambda$  inducidos por cambios en los  $S_i$  son dependientes de los valores de los  $S_i$ .

Sensibilidad relativa de  $\lambda$  para perturbaciones en la longevidad y fecundidad.

De (2.16) sabemos que:

$$S_i C_{i+1,i} = S_i \sum_{r=i}^{k-1} S_1 \dots S_{i-1} S_{i+1} \dots S_r F_{r+1} \lambda^{k-r-1} \quad (2.20)$$

y:

$$F_{i+1} C_{1,i+1} = \lambda^{k-i} S_1 S_2 \dots S_i F_{i+1} \quad (2.21)$$

de (2.20) y (2.21), obtenemos:

$$S_i C_{i+1,i} = F_{i+1} C_{1,i+1} + F_{i+2} C_{1,i+2} + \dots + F_{i+k} C_{1,i+k}$$

lo cual podemos escribir como:

$$\textcircled{D} \quad S_i \frac{\partial \lambda}{\partial S_i} = \sum_{r=i+1}^k F_r \frac{\partial \lambda}{\partial F_r} \quad (2.22)$$

Ahora supongamos que  $F_2 = F_3 = \dots = F_k = 1$ ,  $S_1 = 1/2$ ; entonces de (2.22)

$$\frac{\partial \lambda}{\partial S_i} = 2 \sum_{r=2}^k \frac{\partial \lambda}{\partial F_r} \quad (2.23)$$

Esto asegura que un incremento en la razón de crecimiento que resulta si  $S_i$  es creciente será el doble del incremento total de la razón de crecimiento producida por crecimientos en la fecundidad de todos los grupos de edades subsecuentes.

Sin embargo, éstas formulaciones para la Sensibilidad de el valor propio dominante para cambios en los elementos de la matriz de Leslie, descrita en una población estructurada por edades, hechas por Demetrius, no pueden ser aplicadas a modelos con otro tipo de variables.

Un resultado más general que el anterior fué desarrollado por

Caswell y Werner (1978), derivando brevemente una formulación general para la Sensibilidad del valor propio la cual es aplicada a cualquier tipo de matriz.

La derivación está basada sobre un trabajo de Faddeev y Faddeeva (1963).

*Sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en la Supervivencia y Reproducción*

Sea  $A$  una matriz y  $A + dA$  una matriz modificada a partir de  $A$ , los vectores propios izquierdo y derecho, satisfacen las ecuaciones (2.4) y (2.1) respectivamente. Entonces tomando diferenciales a ambos lados de (2.1) tendremos que:

$$(dA) v + A (dv) = (d\lambda) v + \lambda (dv) \quad (2.24)$$

y por el producto escalar de ambos lados con  $u$

$$\langle (dA) v, u \rangle + \langle A (dv), u \rangle = \langle (d\lambda) v, u \rangle + \langle \lambda (dv), u \rangle \quad (2.25)$$

desarrollando esta ecuación tenemos:

$$\begin{aligned} \langle (dA) v, u \rangle &= d\lambda \langle v, u \rangle + \langle \lambda (dv), u \rangle - \langle A (dv), u \rangle \\ &= d\lambda \langle v, u \rangle + dv [\langle \lambda, u \rangle - \langle A, u \rangle] \\ &= d\lambda \langle v, u \rangle + dv [\lambda u^t - u^t A] \end{aligned}$$

y por (2.4) nos queda:

$$d\lambda = \langle (dA) v, u \rangle / \langle v, u \rangle \quad (2.26)$$

Esta fórmula es válida sólo para cambios infinitesimales en  $A$ . Una de las ventajas de (2.26) es que habilita para cambiar simultáneamente varios parámetros de vida, pero aquí consideraremos casos donde exista sólo un cambio simple. Entonces

$dA = d\alpha_{ij}$ , para un cambio en el  $(i,j)$  elemento de  $A$ .

Expandiendo el producto escalar en (2.26), nos lleva a que:

$$d\lambda/d\alpha_{ij} = v_j u_i / \langle v, u \rangle \quad (2.27)$$

Este resultado es importante. La Sensibilidad  $d\lambda/d\alpha_{ij}$  de la razón de crecimiento de la población para un cambio en el  $(i,j)$  elemento de la matriz está dado por el producto del valor reproductivo de la clase  $i$  y la representación de la clase  $j$  en la distribución estable.

Debido a que  $\alpha_{ij}$  mide la contribución de la clase  $j$  a la clase individual  $i$ , en una unidad de tiempo, (2.27) tiene la razonable interpretación de que  $\lambda$  es más sensible para cambios en los parámetros que describen la producción de individuos con altos valores de reproducción por miembros de abundantes clases de edad. Para el caso de estructuras por edades, solamente el primer renglón y la subdiagonal pueden ser modificados y (2.27) puede ser reescrita como:

$$d\lambda/dS_i = u_{i+1} v_j / \langle u, v \rangle \quad (2.28)$$

$$d\lambda/dF_i = u_i v_j / \langle u, v \rangle \quad (2.29)$$

Entonces la Sensibilidad de  $\lambda$  para cambios en la fecundidad es directamente proporcional a la distribución estable de edades, mientras que la Sensibilidad para cambios en la supervivencia involucra valores reproductivos.

Un índice de Sensibilidad potencialmente útil puede ser derivado de (2.26) tomando normas a ambos lados de la ecuación:

$$|d\lambda| \leq \|dA\| \|v\| \|u\| / |\langle v, u \rangle| \quad (2.30)$$

donde  $\|dA\| = \left( \sum_{i,j} da_{i,j}^2 \right)^{1/2}$ .

El índice de Sensibilidad:

$$S = |v| |u| / \langle v, u \rangle$$

proporciona el cambio absoluto en  $\lambda$  para la magnitud total de los cambios en los parámetros. Por la desigualdad de Cauchy-Buniakovski,  $S \geq 1$ ; valores considerablemente mayores que 1 indican que la vida de la población puede ser (ya que la relación es solamente una desigualdad) inestable en el sentido de que  $\lambda$  es altamente sensible para alteraciones en éste ciclo de vida. Nótese que  $S$  no está limitada solo para un parámetro en el tiempo.

5

### CAPITULO III

#### UNA PRUEBA PARA LA EQUIVALENCIA DE LAS FORMULACIONES DE SENSIBILIDAD

En el capítulo anterior se describieron dos formulaciones distintas, acerca del cálculo de las derivadas parciales que proporcionan la Sensibilidad del valor propio dominante con respecto a alteraciones en los parámetros de supervivencia y reproducción de una población estructurada por edades.

En el presente capítulo, presentaremos una prueba que nos muestra la equivalencia de ambas formulaciones.

Las fórmulas calculadas por Demetrius (1969), para obtener las Sensibilidades de  $\lambda$  con respecto a los cambios en las fecundidades y supervivencias están dadas por (2.11) y (2.14), respectivamente. Mientras que las obtenidas por Hal Caswell y Patricia Werner (1978) están dadas por (2.28) y (2.29), la primera proporciona la Sensibilidad de  $\lambda$  respecto a los cambios en las supervivencias y la segunda proporciona la Sensibilidad de  $\lambda$  respecto a los cambios en las fecundidades.

Demostraremos que ambos métodos son equivalentes, es decir, que:

$$1^\circ: u_1 v_j / \langle u, v \rangle = C_{1i} / \sum_{j=1}^k C_{jj} \quad (3.1)$$

$$2^\circ: u_{i+1} v_i / \langle u, v \rangle = C_{i+1,i} / \sum_{j=1}^k C_{jj} \quad (3.2)$$

donde  $v$  y  $u$  están dados por (2.3) y (2.6) respectivamente, y los  $C_{ij}$  son el cofactor de los elementos  $d_{ij}$ , de el determinante (2.9).

Antes de empezar con la demostración, mencionaremos un teorema cuyo resultado emplearemos en ella.

**TEOREMA (3.1):** El polinomio característico de una matriz de Leslie  $A$  de orden  $k$ , está dado por:

$$P(\lambda) = \lambda^k - F_1 \lambda^{k-1} - S_1 F_2 \lambda^{k-2} - S_1 S_2 F_3 \lambda^{k-3} - \dots - S_1 S_2 S_3 \dots S_{k-1} F_k$$

**Demostración:**

Usaremos inducción y expandiremos el determinante de  $\lambda I - A$ , a lo largo de su último renglón.

Para  $k=1$ ,

$$\begin{vmatrix} \lambda - F_1 & -F_2 \\ -S_1 & \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 - F_1 \lambda - S_1 F_2$$

Suponemos que la fórmula para  $k-1$  se cumple y nótese que una matriz de Leslie de orden  $k+1$  es de la forma:

$$A = \begin{bmatrix} & & & & F_{k+1} \\ & & & & | \\ & & A' & & | \\ & & \dots & & | \\ 0 & \dots & S_k & & 0 \end{bmatrix}$$

donde  $A'$  es una matriz de Leslie de orden  $k$ . Calculando  $|\lambda I - A|$  y expandiendo a lo largo de su último renglón:

$$P_{k+1}(\lambda) = S_k \det Q + \lambda P_k(\lambda)$$

donde:

$$Q = \begin{bmatrix} \lambda - F_1 & -F_2 & \dots & -F_{k-1} & -F_k \\ -S_1 & \lambda & \dots & 0 & 0 \\ 0 & -S_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & -S_{k-1} & \lambda \end{bmatrix}$$

El determinante de  $Q$  puede ser encontrado expandiendo su última columna para obtener:

$$\det Q = (-1)^{k-1} [(-F_k)(-1)^{k-1} S_1 S_2 \dots S_{k-2}]$$

Entonces hemos mostrado que:

$$P_k(\lambda) = \lambda P_{k-1}(\lambda) - (S_{k-1} S_{k-2} \dots S_1) F_k$$

y el resultado para  $k$  se sigue después de una simplificación algebraica. ■

En base al teorema (3.1), sabemos que para nuestra matriz de Leslie  $A$ , el polinomio característico está dado por:

$$P(\lambda) = \lambda^k - F_1 \lambda^{k-1} - S_1 F_2 \lambda^{k-2} - S_1 S_2 F_3 \lambda^{k-3} - \dots - S_1 \dots S_{k-1} F_k \quad (3.3)$$

y se puede verificar fácilmente que:

$$\sum_{j=1}^k C_{jj} = dP(\lambda)/d\lambda \quad (3.4)$$

Empezaremos ahora con la primera parte de la demostración, es decir, mostraremos que (3.1) se cumple.

Primeramente multiplicaremos (2.3) por  $\lambda^{k-1}$  para obtener (2.7),



donde ahora cada  $v_i = x_i$  y por lo tanto cada  $v_i = C_{1i}$ , y por (2.6) sabemos que  $u_1 = 1$ , entonces solo nos queda por demostrar que:

$$\lambda^{k-1} \langle u, v \rangle = dP(\lambda)/d\lambda$$

multiplicando por  $\lambda$  ambos lados tenemos que:

$$\langle u, \lambda^k v \rangle = u_1(\lambda^k v_1) + u_2(\lambda^k v_2) + \dots + u_k(\lambda^k v_k)$$

donde:

$$\begin{aligned} u_1(\lambda^k v_1) &= \lambda^k \\ u_2(\lambda^k v_2) &= S_1 F_1 \lambda^{k-2} + S_1 S_2 F_2 \lambda^{k-3} + \dots + S_1 S_2 \dots S_{k-1} F_{k-1} \end{aligned} \quad (3.5)$$

despejando (3.5) de (3.3) obtenemos que:

$$\begin{aligned} u_2(\lambda^k v_2) &= \lambda^k - F_1 \lambda^{k-1} \\ u_3(\lambda^k v_3) &= S_1 S_2 F_2 \lambda^{k-3} + S_1 S_2 S_3 F_3 \lambda^{k-4} + \dots + S_1 S_2 \dots S_{k-1} F_{k-1} \\ &= \lambda^k - F_1 \lambda^{k-1} - S_1 F_1 \lambda^{k-2} \\ &\vdots \\ u_k(\lambda^k v_k) &= S_1 S_2 \dots S_{k-1} F_{k-1} \\ &= \lambda^k - F_1 \lambda^{k-1} - S_1 F_1 \lambda^{k-2} - \dots - S_1 S_2 \dots S_{k-2} F_{k-2} \lambda \end{aligned}$$

luego:

$$\langle u, \lambda^k v \rangle = k\lambda^k - (k-1)F_1 \lambda^{k-1} - (k-2)S_1 F_1 \lambda^{k-2} - \dots - S_1 S_2 \dots S_{k-2} F_{k-2} \lambda$$

es decir, que:

$$\langle u, \lambda^k v \rangle = \lambda dP(\lambda)/d\lambda$$

o bien:

$$\lambda^{k-1} \langle u, v \rangle = dP(\lambda)/d\lambda$$

y la primera parte queda demostrada.

Demostraremos la segunda parte en dos casos.

Primer caso: Cuando  $i=1$ , es decir demostraremos que:

$$u_2 v_1 \langle u, v \rangle = C_{21} / \sum_{j=1}^k C_{jj}$$

de (2.6) es fácil ver que:

$$u_2 = \sum_{i=2}^k S_2 S_3 \dots S_{i-1} F_i \lambda^{1-i} \quad (3.6)$$

de (3.6) y de (2.15) vemos claramente que:

$$\lambda^{k-1} u_2 = C_{21}$$

y de (2.3),  $v_1 = 1$ , por lo cual solo nos resta demostrar que:

$$\lambda^{k-1} \langle u, v \rangle = dP(\lambda)/d\lambda$$

pero esto ya fue demostrado en la primera parte.

Segundo caso: Cuando  $2 \leq i \leq k-1$

Por (2.3) es claro ver que:

$$v_i = S_1 S_2 \dots S_{i-1} \lambda^{i-1}, \quad i=2, 3, \dots, k \quad (3.7)$$

y de (2.6):

$$u_{i+1} = \sum_{r=i}^{k-1} S_{i+1} S_{i+2} \dots S_r F_{r+1} \lambda^{r-i+1} \quad (3.8)$$

donde  $i=2, 3, \dots, k-1$ .

Entonces por (2.16), (3.7) y (3.8) se cumple que:

$$\lambda^{k-1} u_{i+1} v_i = C_{i+1,i}$$

y como sabemos que:

$$\lambda^{k-1} \langle u, v \rangle = dP(\lambda)/d\lambda$$

hemos terminado con la demostración. ■

### *Elasticidad*

Como ya hemos mostrado en el capítulo II, Caswell y Werner (1978) calcularon directamente la Sensibilidad de  $\lambda$ , para cambios en los elementos de la matriz de proyección de la siguiente manera:

$$Z_{ij} = u_i v_j / \langle u, v \rangle = \partial \lambda / \partial \alpha_{ij} \quad (3.9)$$

donde  $Z_{ij}$  es la Sensibilidad,  $\alpha_{ij}$  es el (i,j) elemento de la matriz A y  $v$  y  $u$  son los vectores propios derecho e izquierdo representados por (2.3) y (2.6) respectivamente. Esta Sensibilidad mide el impacto sobre la razón de crecimiento  $\lambda$  de un cambio infinitesimal en  $\alpha_{ij}$ , relativo al impacto de cambios absolutos iguales en otros elementos.

El índice de Sensibilidad proporciona una medida inequívoca de la respuesta de  $\lambda$  a las perturbaciones de los  $\alpha_{ij}$ . Sin embargo nos lleva a dos problemas sin resolver aún.

El primero, nos lleva a cuando los  $\alpha_{ij}$  son medidos sobre diferentes escalas de probabilidad, las cuales no pueden exceder a la unidad en las supervivencias, mientras que en las reproducciones si la exceden. Caswell y Werner (1978) probaron un ejemplo en su Análisis de cardo para *Dipsacus Sylvestris*, las Sensibilidades de  $\lambda$  fueron de magnitud menor para cambios en la fecundidad que para cambios en las probabilidades de supervivencias.

Un cambio unitario en la supervivencia es proporcionalmente mucho

terminado con la demostración. ■

ya hemos mostrado en el capítulo II, Caswell y Werner (1978)

ularon directamente la Sensibilidad de  $\lambda$ , para cambios en los

elementos de la matriz de proyección de la siguiente manera:

$$Z_{ij} = u_i v_j / \langle u, v \rangle = \partial \lambda / \partial \alpha_{ij} \quad (3.9)$$

$Z_{ij}$  es la Sensibilidad,  $\alpha_{ij}$  es el (i,j) elemento de la

matriz  $A$  y  $v$  y  $u$  son los vectores propios derecho e izquierdo

representados por (2.3) y (2.6) respectivamente. Esta Sensibilidad

el impacto sobre la razón de crecimiento  $\lambda$  de un cambio

infinitesimal en  $\alpha_{ij}$ , relativo al impacto de cambios absolutos

en otros elementos.

Este índice de Sensibilidad proporciona una medida inequívoca de la

sensibilidad de  $\lambda$  a las perturbaciones de los  $\alpha_{ij}$ . Sin embargo nos

enfrentamos a dos problemas sin resolver aún.

Primero, nos lleva a cuando los  $\alpha_{ij}$  son medidos sobre

distintas escalas de probabilidad, las cuales no pueden exceder a

unidad en las supervivencias, mientras que en las

reproducciones si la exceden. Caswell y Werner (1978) probaron un

ejemplo en su Análisis de cardo para *Dipsacus Sylvestris*, las

sensibilidades de  $\lambda$  fueron de magnitud menor para cambios en la

reproducción que para cambios en las probabilidades de

supervivencias.

Un cambio unitario en la supervivencia es proporcionalmente mucho

mayor que el mismo cambio unitario en la fecundidad. En tales casos, sería deseable tener una escala proporcional para medir las Sensibilidades.

El segundo problema es concerniente a la interpretación de los  $Z_{ij}$ . Si  $\alpha_{ij}$  es "importante", entonces a pequeños cambios en  $\alpha_{ij}$  podrían resultar grandes cambios en  $\lambda$ . Sin embargo, esto no mide la contribución de  $\alpha_{ij}$  para  $\lambda$ .

Realmente,  $Z_{ij}$  puede ser grande aún cuando  $\alpha_{ij}=0$ , este problema es particularmente notable en estudios comparativos. Por ejemplo, diferentes poblaciones de cardos pueden tener similares patrones de Sensibilidad y de aquí, opciones comunes en sus razones de crecimiento poblacional. En tales estudios una medida que cuantifique la contribución de los  $\alpha_{ij}$  para la razón de crecimiento de población es deseable.

Una medida analítica de Sensibilidad proporcional fue introducida por Caswell (1984).

$$e_{ij} = \partial \ln \lambda / \partial \ln \alpha_{ij} = (\alpha_{ij} / \lambda) (\partial \lambda / \partial \alpha_{ij}) \quad (3.10)$$

La ecuación (3.10) da los cambios proporcionales en  $\lambda$  que resultan de un cambio proporcional en  $\alpha_{ij}$ . En microeconomía tales índices de Sensibilidad proporcional son conocidos como ELASTICIDADES.

La elasticidad  $e_{ij}$  también cuantifica la contribución de  $\alpha_{ij}$  para  $\lambda$ . Para ver esto, notaremos que la suma de los  $e_{ij}$  dan la unidad.

$$\begin{aligned} \sum_i \sum_j e_{ij} &= \sum_i \sum_j \alpha_{ij} u_i v_j / [\lambda \langle u, v \rangle] \\ &= \sum_i u_i \sum_j \alpha_{ij} v_j / [\lambda \langle u, v \rangle] \\ &= \sum_i u_i (\alpha_{i1} v_1 + \alpha_{i2} v_2 + \dots + \alpha_{ik} v_k) / [\lambda \langle u, v \rangle] \end{aligned}$$

pero:

$$\alpha_{i1} v_1 + \alpha_{i2} v_2 + \dots + \alpha_{ik} v_k = \lambda v_i \quad \text{por (2.1)}$$

entonces:

$$\sum_i \sum_j e_{ij} = \sum_i u_i v_i / \langle u, v \rangle$$

y:

$$\sum_i u_i v_i = \langle u, v \rangle$$

por lo tanto:

$$\sum_i \sum_j e_{ij} = 1 \quad (3.11)$$

Este es un resultado inesperado, enfatizamos que esto no es una propiedad de las Sensibilidades proporcionales en general; Las elasticidades de una función arbitraria  $f(x_1, x_2, \dots)$  suma la unidad solamente si  $f$  es lineal.  $\lambda$ , sin embargo, no es una función lineal de los  $\alpha_{ij}$ .

Si multiplicamos ambos lados de la ecuación (3.11) por  $\lambda$ , obtenemos:

$$\lambda = \sum_i \sum_j \alpha_{ij} Z_{ij}$$

Entonces multiplicando el conjunto de elasticidades por  $\lambda$ , se produce un conjunto de contribuciones los cuales suman  $\lambda$ , y los  $e_{ij}$  dan la contribución relativa de las diferentes transiciones para  $\lambda$ .

El Análisis de Elasticidad puede ayudar a evaluar predicciones teóricas, tales como las basadas sobre el análisis de Sensibilidad, en el contexto de las historias de vida realizadas en las poblaciones actuales.

En suma, la medida de Sensibilidad en la razón de crecimiento de

Caswell (1978) es extendida para un índice (Elasticidad) que mide Sensibilidades proporcionales y cuantifica el grado con el cual el crecimiento poblacional es determinado por transiciones alternativas de la historia de vida. La Sensibilidad predice el impacto de alteraciones hipotéticas en parámetros para la razón de crecimiento poblacional. El Análisis de Elasticidad provee una herramienta para comparar esos cambios potenciales con los realizados en los patrones de la historia de vida.

## CAPITULO IV

### ALGUNOS PROBLEMAS ILUSTRATIVOS

En este capítulo expondremos una serie de problemas referentes a poblaciones estructuradas por edades, a cuyas matrices de proyección de Leslie, les calcularemos, su valor propio dominante  $\lambda$ , su vector de distribución estable de edades, su vector de valores reproductivos eventuales, los cuales estén asociados a la razón de crecimiento  $\lambda$  y por último las Sensibilidades correspondientes a las Fecundidades y Supervivencias respectivamente, de la razón de crecimiento  $\lambda$ .

**Problema # 1:** En este problema presentaremos algunos datos, acerca de las fecundidades y probabilidades de supervivencia de las mujeres de Estados Unidos en el año de 1965. Estos datos fueron obtenidos de VITAL STATISTICS OF THE UNITED STATES, 1965. De esta población haremos una estructuración por edades con intervalos de cinco años de duración y nos quedará una tabla de la siguiente manera:

Clase de edad	[0,5)	[5,10)	[10,15)	[15,20)	[20,25)	[25,30)
$F_t$	.000	.001	.084	.317	.427	.307
$S_t$	.997	.998	.998	.997	.996	.995



Clase de edad	[30,35)	[35,40)	[40,45)	[45,50)
$F_{i,t}$	.169	.071	.016	.001
$S_{i,t}$	.992	.989	.983	.974

Tabla 4.1

De la tabla 4.1 obtenemos la siguiente matriz de Leslie:

.000	.001	.084	.317	.427	.307	.169	.071	.016	.001
.997	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
.000	.998	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
.000	.000	.998	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
.000	.000	.000	.997	.000	.000	.000	.000	.000	.000
.000	.000	.000	.000	.996	.000	.000	.000	.000	.000
.000	.000	.000	.000	.000	.995	.000	.000	.000	.000
.000	.000	.000	.000	.000	.000	.992	.000	.000	.000
.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.989	.000	.000
.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.983	.000

El valor propio dominante de esta matriz es  $\lambda = 1.0626$ , el vector de distribución estable de edades asociado a esta razón de crecimiento es:

$$v = \begin{bmatrix} 1.0000 \\ 0.9382 \\ 0.8812 \\ 0.8276 \\ 0.7765 \\ 0.7278 \\ 0.6815 \\ 0.6362 \\ 0.5921 \\ 0.5477 \end{bmatrix}$$

El vector de los valores reproductivos eventuales, asociados a  $\lambda$  esta dado de la siguiente manera:

$$u = \begin{bmatrix} 0.8819 \\ 0.9400 \\ 1.0000 \\ 0.9905 \\ 0.7753 \\ 0.4491 \\ 0.2075 \\ 0.0720 \\ 0.0140 \\ 0.0008 \end{bmatrix}$$

Las Sensibilidades con respecto a las Fecundidades y Supervivencias estan dadas como sigue:

$\frac{\partial \lambda}{\partial F_i}$	$\frac{\partial \lambda}{\partial S_i}$
0.1922	0.2048
0.1803	0.2044
0.1693	0.1902
0.1590	0.1398
0.1492	0.0760
0.1399	0.0329
0.1310	0.0107
0.1222	0.0019
0.1138	0.0001
0.1052	*****

En la población anterior puede verse que su razón de crecimiento es más sensible a cambios en los parámetros de la clase de 0 a 5 años.

**Problema # 2:** En 1945, como una ilustración de su nuevo modelo, P. H. Leslie usó datos de 1939, de una población de laboratorio de rata café. Esta población se estructura por edades, donde la edad es dada en meses.

Grupo de edad	0	1	2	3	4	5	6	7
$F_i$	.000	.000	.396	1.494	2.177	2.525	2.628	2.675
$S_i$	.947	.997	.999	.999	.998	.998	.997	.996
Grupo de edad	8	9	10	11	12	13	14	15
$F_i$	2.601	2.492	2.186	1.904	1.726	1.492	1.241	.952
$S_i$	.995	.994	.992	.989	.986	.981	.975	.967
Grupo de edad	16	17	18	19	20			
$F_i$	.714	.462	.252	.090	.003			
$S_i$	.958	.946	.932	.916	.000			

Tabla 4.2

Esta población tiene una razón de crecimiento,  $\lambda = 1.5625$  y su vector de distribución estable de edades  $v$  y el vector de valores reproductivos eventuales  $u$ , están dados respectivamente por:

$$v = \begin{bmatrix} 1.0000 \\ 0.6061 \\ 0.3867 \\ 0.2473 \\ 0.1581 \\ 0.1011 \\ 0.0646 \\ 0.0412 \\ 0.0263 \\ 0.0167 \\ 0.0106 \\ 0.0068 \\ 0.0043 \\ 0.0027 \\ 0.0017 \\ 0.0011 \\ 0.0007 \\ 0.0004 \\ 0.0002 \\ 0.0001 \\ 0.0001 \end{bmatrix} ; u = \begin{bmatrix} 0.2270 \\ 0.3746 \\ 0.5870 \\ 0.8282 \\ 0.9558 \\ 1.0000 \\ 0.9912 \\ 0.9548 \\ 0.8881 \\ 0.8010 \\ 0.7014 \\ 0.6045 \\ 0.5179 \\ 0.4233 \\ 0.3290 \\ 0.2382 \\ 0.1614 \\ 0.0941 \\ 0.0446 \\ 0.0133 \\ 0.0004 \end{bmatrix}$$

Y las Sensibilidades para las Fecundidades y Supervivencias son:

$\frac{\partial \lambda}{\partial F_i}$	$\frac{\partial \lambda}{\partial S_i}$
0.1755	0.2895
0.1603	0.2750
0.0679	0.2475
0.0434	0.1826
0.0277	0.1222
0.0177	0.0774
0.0113	0.0476
0.0072	0.0283
0.0046	0.0163
0.0029	0.0091
0.0019	0.0050

0.0012	0.0027
0.0008	0.0014
0.0005	0.0007
0.0003	0.0003
0.0002	0.0001
0.0001	0.0000
0.0001	0.0000
0.0000	0.0000
0.0000	0.0000
0.0000	0.0000

Problema # 3: En un trabajo de 1971, A. L. Jensen aplicó el modelo de la matriz de Leslie para una población de Trucha de Río en Hunt Creek, Michigan. La población fué dividida en cinco clases de edad (fingerlings, yearlings, etc.) y la matriz de Leslie con sus entradas redondeadas a dos dígitos significativos está dada por:

$$\begin{bmatrix} 0.00 & 0.00 & 37 & 64 & 82 \\ 0.06 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.34 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.16 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.08 & 0.00 \end{bmatrix}$$

La razón de crecimiento de esta población es  $\lambda = 0.9954$  y los vectores de distribución estable de edades y de valores reproductivos eventuales están dados respectivamente por:

$$v = \begin{bmatrix} 1.0000 \\ 0.0603 \\ 0.0206 \\ 0.0033 \\ 0.0003 \end{bmatrix} ; \quad u = \begin{bmatrix} 0.0121 \\ 0.2014 \\ 0.5896 \\ 0.8609 \\ 1.0000 \end{bmatrix}$$

Y las Sensibilidades de  $\lambda$  con respecto a las Fecundidades y Supervivencias de esta población están dadas de la siguiente

manera:

$\frac{\partial \lambda}{\partial F_i}$	$\frac{\partial \lambda}{\partial S_i}$
0.3070	5.0944
0.0185	0.8990
0.0063	0.4484
0.0010	0.0837
0.0001	*****

Primeramente en esta población podemos observar que se extinguirá con el tiempo, ya que  $\lambda$  es menor que la unidad. Se puede observar también la gran diferencia que existe entre la Sensibilidad de  $\lambda$  con respecto a la probabilidad de supervivencia de la primera clase de edad y las demás Sensibilidades, de aquí que al utilizar este dato se deba tener especial cuidado en su manejo.

El siguiente problema, trata sobre una población de árboles estructurada por tallas, por lo que la matriz de este modelo será distintinta a la de los problemas anteriores, en este caso la matriz resultante es de las llamadas matrices de Lefkovitch.

**Problema # 4:** Un bosque de Pino Scots en Corrour, Inverness-shire, Escocia, es dividido en seis clases de tallas, tomando en cuenta la circunferencia de su tallo. Esta estructura está mostrada en la siguiente tabla:

	Clase1	Clase2	Clase3	Clase4	Clase5	Clase6
Circunferencia del tallo (pulg.)	15-21	21-27	27-33	34-40	40-46	$\geq 46$
$F_i$	.000	.000	.900	.345	.888	.000
$P_i$	.720	.690	.750	.770	.630	1
$S_i$	.280	.310	.250	.230	.370	.000
Volumen $p^a$ /árbol	2.9	7	13	21	31	43

Tabla 4.4

donde los  $P_i$  son la probabilidad de que un árbol de la clase  $C_i$  sea cosechado.

La matriz de Leslie correspondiente a la Tabla 4.4 es:

$$\begin{bmatrix} 0.7200 & 0.0000 & 0.9000 & 0.3450 & 0.8880 & 0.0000 \\ 0.2800 & 0.6900 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 \\ 0.0000 & 0.3100 & 0.7500 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.2500 & 0.7700 & 0.0000 & 0.0000 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.2300 & 0.6300 & 0.0000 \\ 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.0000 & 0.3700 & 1.0000 \end{bmatrix}$$

El vector de distribución estable de edades y el vector de valores reproductivos eventuales estan dados respectivamente por:

$$v = \begin{bmatrix} 1.0000 \\ 0.5445 \\ 0.3716 \\ 0.2139 \\ 0.0857 \\ 0.1552 \end{bmatrix} ; \quad u = \begin{bmatrix} 0.3485 \\ 0.6028 \\ 1.0000 \\ 0.5623 \\ 0.5389 \\ 0.0000 \end{bmatrix}$$

Y las Sensibilidades para la razón de crecimiento de esta población con respecto a sus Fecundidades y Supervivencias estan dadas de la siguiente manera:

$\frac{\partial \lambda}{\partial F_i}$	$\frac{\partial \lambda}{\partial S_i}$
0.2869	0.4962
0.1562	0.4482
0.1066	0.1720
0.0614	0.0949
0.0246	0.0000
0.0246	*****

## REFERENCIAS

- [1] BERNARDELLI, H. 1941. Population waves. J. Burma Res. Soc. 31, 3 - 18.
- [2] CASWELL, H. 1977. A General Formula for the Sensitivity of Population Growth Rate to Changes in Life History Parameters. Bio. S. G. 14, 215 - 229.
- [3] CASWELL, H. 1980. Matrix Population Models in the Analysis of Complex Plant Life Cycles. M.S.C. 1 - 63.
- [4] CASWELL, H. AND WEEKS, D. E. 1986. Two sex models: chaos, extinction, and other dynamic consequences of sex. Am. Nat. © (in press).
- [5] CASWELL, H. AND WERNER, P. A. 1978. Transient behavior and life history analysis of teasel (*Dipsacus Sylvestris Huds.*). Ecology 59, 53 - 66.
- [6] CASWELL H., GROENFDAEL J. VAN, PLAISIER A., AND KROON H. DE. 1986. Elasticity: The relative contributions of demographic parameters to population growth rate. Ecology 67, 1427-1431.
- [7] CULLEN , M. R. Linear Models in Biology. ed. John Wiley & Sons, New York.
- [8] DEMETRIUS, L. 1969. The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycles components. Math. Biosci. 4, 129 - 136.
- [9] DEMETRIUS, L. 1971. Primitivity conditions for growth matrices. Math. Biosci. 12, 53 - 58.
- [10] EMLEN, J. M. 1970. Age Specificity and Ecological Theory.



Ecology 51, 588 - 601.

- [11] FISHER, R. A. 1958. "The Genetical Theory of Natural Selection", 2nd. rev., ed. Dover, New York.
- [12] GOODMAN, L. A. 1968. An elementary approach to the population projection matrix, to the population reproductive value, and to related topics in the mathematical theory of population growth. Demography 5, 382 - 409.
- [13] GOODMAN, L. A. 1971. On the Sensitivity of the Intrinsic Growth Rate to Changes in the Age-Specific Birth and Death Rates. Theor. Pop. Biol. 2, 339 - 354.
- [14] LEFKOVITCH, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics 21, 1 - 18.
- [15] LESLIE, P. H. 1945. On the use of matrices certain population mathematics. Biometrika 33, 183 - 212.
- [16] LEWIS, E. G. 1942. On the generation and growth of a population. Sankhyá 6, 93 - 96.
- [17] SYKES, Z. M. 1969. On discrete stable population theory. Biometrics 25, 285 - 293.

UNIVERSIDAD DE SONORA  
Hermosillo, Sonora, a 15 de Febrero de 1988.