PUBLICACIONES ESPECIALES Nro. 5

INTRODUCCION AL ESTUDIO DE LOS MODELOS MATRICIALES EN DINAMICA DE POBLACIONES

BATTRO, Pablo

Centro Nacional Patagónico
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

CENTRO NACIONAL PATAGONICO

ISSN 0326 – 4017
PUBLICACIONES ESPECIALES Nro. 5

INTRODUCCION AL ESTUDIO DE LOS MODELOS MATRICIALES EN DINAMICA DE POBLACIONES

BATTRO, Pablo

CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS Y TECNICAS (CONICET)
CENTRO NACIONAL PATAGONICO (CENPAT)

28 de Julio Nro. 28 (9120) Puerto Madryn
CHUBUT – ARGENTINA

– 1985 –

INDICE

INTRODUCCION AL ESTUDIO DE LOS MODELOS MATRICIALES EN DINAMICA DE POBLACIONES.

I. INTRODUCCION.

Los modelos matriciales de análisis de la dinámica de poblaciones fueron propuestos por Lewis (1942) y Leslie (1945) en forma independiente existiendo posteriormente un rico desarrollo efectuado por el mismo Leslie, Williamson, Lefkovitch, Usher, Beddington, Pollard, etc. (Ver bibliografía al final del escrito).

Estos modelos matriciales son interesantes pues nos permiten simular, y a veces hasta conocer, la evolución total de una población o de fracciones de la misma, las estructuras poblacionales, plantear problemas de sensibilidad de la población a variaciones de fertilidad o mortalidad, analizar su sensibilidad a perturbaciones naturales o inducidas sobre la estructura de la población, optimizar sistemas de manejo, evaluar comparativamente distintos métodos de manejo que se propongan, etc.

La utilización de estos modelos para, entre otros, los fines expuestos, esta condicionada por dos requerimientos cruciales: hay que contar con mucha información de buena calidad y las hipótesis básicas sobre las que se sustenta el modelo deben acercarse a la realidad. En caso contrario se corre el riesgo de invalidar las conclusiones.

El correcto manejo de este tipo de modelos es una ayuda importante en el planteo inicial de estudio de la dinámica de las poblaciones de nuestro interés ya que, como afirma K.E.F. Watt. "Si elegimos el modelo que será utilizado para la interpretación de los datos, antes de empezar con su recolección, que es el procedimiento racional, recolectaremos el tipo y cantidad de datos requeridos como entrada en el modelo y tendremos entonces un programa de investigación eficiente".

Como hemos dicho, numerosos autores han dedicado tiempo al estudio, desarrollo y aplicación de las matrices de proyección de población (de aquí en más mpp) pero, sin embargo para los requerimientos del ecólogo práctico, subsisten aún confusiones en la literatura que crean dudas, principalmente referidas a dos aspectos:

a) La utilidad y formas de utilización de este tipo de modelos matriciales y

b) La composición de los elementos de las matrices y las hipótesis subyacentes. (Ver Cap.III).

En el primer caso, la confusión reside en el error de considerar que el método reemplaza a otros, por ejemplo el cálculo clásico con los modelos discretizados del continuo. $1 = \int_0^\infty l_x\, m_x\, e^{-rx}\, dx$, sin comprender que en realidad es complemento de estos.

<u>Sus usos fundamentales son:</u>

- Planificación de los estudios de campo.
- Definición de la información básica a obtener.
- Control de esa información obtenida a campo (elaborada o nó).
- Aceptación y rechazo de hipótesis.
- Proposición de hipótesis alternativas.
- Análisis de sistemas de manejo,
- Permite trabajar con estructuras no estabilizadas, etc.

Sin embargo, citando a Skellam (1967): "No queda duda que el estudio de modelos matemáticos de población contribuye a profundizar nuestra comprensión de los procesos de poblaciones reales y aclarar muchos fenómenos que de otra manera quedarían oscuros".

Esta frase de Skellam se aplica por entero a los modelos matriciales teniendo in mente la precaución permanente: "Aunque los modelos son esenciales para entender la realidad, no deben confundirse con la realidad misma" (Levins, 1966).

Los modelos matemáticos son siempre simplificaciones de la realidad. Forzosamente deberá ser así ya que nunca tendremos la totalidad de la información necesaria (en cantidad y calidad) y además el tratamiento matemático de estos modelos debe ser accesible.

Es claro por otra parte, que la similitud de nuestro modelo con la realidad que queremos imitar es mayor en las ciencias físicas, p.ej. que en las biológicas, debido a la variabilidad propia del material biológico y a dificultad en cuantificar muchas de sus características y relaciones.

De todas maneras, "¿Cómo comenzaremos a ententer las situaciones más complejas de la realidad si antes no hemos entendido las propiedades de estos modelos simples",(Bartlett and Hiorns, 1973).

La correcta elección de los postulados iniciales de trabajo y el conocimiento de la biología y ecología de la especie en estudio es un paso importante para comenzar a transitar por el camino adecuado en una investigación y no desperdiciar tiempo y esfuerzo.

Los puntos siguientes, II y III, tratados en forma elemental, son un repaso necesario para entrar en el estudio de las matrices de proyección de población..

II. MODELOS CLASICOS CONTINUOS.

Los modelos más simples, con organismos o individuos idénticos y autoreplicantes pueden encontrarse en cualquier libro de ecología matemática. Sus ecuaciones elementales son:

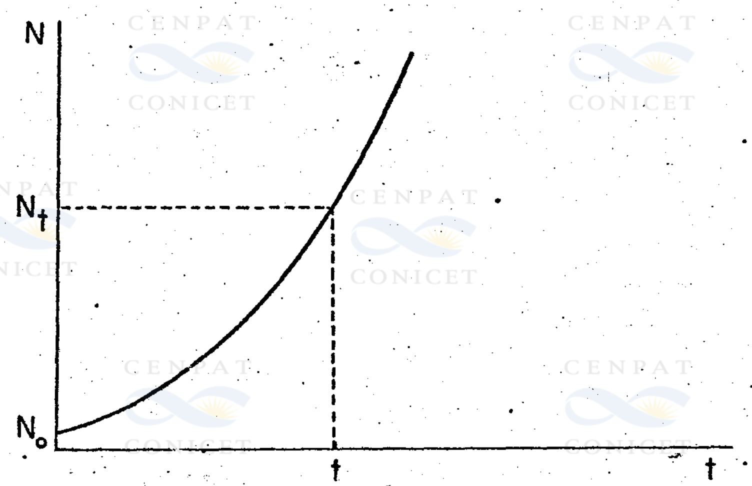
a) Crecimiento exponencial: La velocidad de crecimiento de la población es proporcional a la cantidad de individuos en cada instante

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

su integración entre 0 y t nos da la conocida expresión:

$$N_t = N_o\, e^{rt}$$

con su representación gráfica:



b) <u>Crecimiento logístico</u>: La ecuación es similar a la anterior pero con un factor depresor del crecimiento, proporcional a la cantidad de individuos en cada instante, y que afecta a la constante de proporcionalidad "r".

$$\frac{dN}{dt} = (r - a \cdot N) \cdot N \qquad (1)$$

Llega un momento en que la velocidad de crecimiento tiende cero, el número de individuos a que se tiende en ese momento lo llamamos capacidad de carga del sistema K:

O sea que en el límite:

Si $\frac{dN}{dt} \longrightarrow 0$ Deberá $(r - a \cdot N) \longrightarrow 0$

Resolviendo en el límite vemos que a = r/K. Reemplazando en (1):

$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right).N \qquad (2)$$

en cuya integración entre 0 y t nos dá:

$$N_t = \frac{K}{1 + c\, e^{-rt}} \quad \text{con} \quad c = \frac{K - N_o}{N_o}$$

La expresión (2), velocidad de crecimiento, tendrá su máximo cuando lo sea el factor:

$$\left(1 - \frac{N}{K}\right) N$$

Derivando respecto a N encontramos el tamaño de población para el cual es máxima la velocidad de crecimiento (problema que interesa en algunos casos de extracción o aprovechamiento).

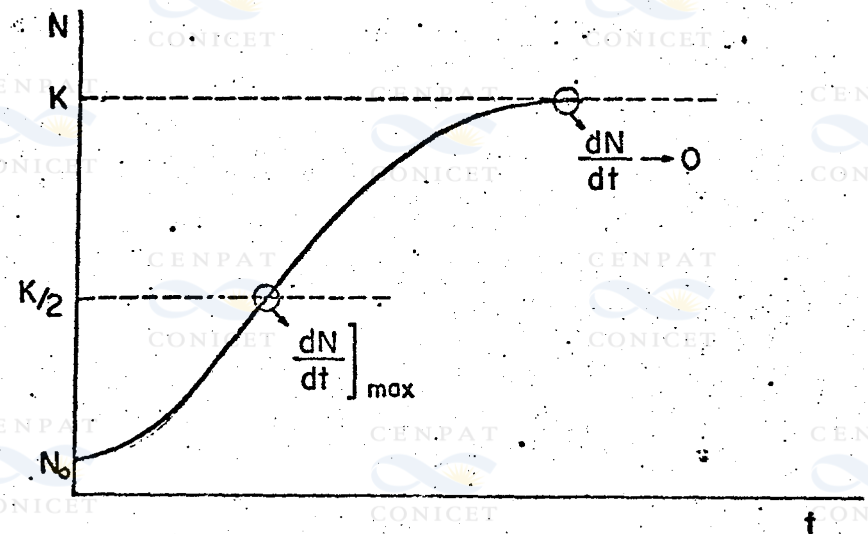
$$\frac{\delta\left(N - \frac{N^2}{K}\right)}{\delta N} = 0 \quad ; \quad 1 - \frac{2N}{K} = 0 \quad \therefore \quad N = K/2$$

O sea que la velocidad máxima de crecimiento ocurre en este modelo cuando la población se encuentra a la mitad de la capacidad de carga del sistema.

Reemplazando en (2) obtenemos la velocidad máxima en este punto.

$$\left.\frac{dN}{dt}\right]_{K/2} = \frac{r.K}{4}$$

La representación gráfica de la logística integrada es:



Ambos modelos descriptos son los más simples, luego, para acercarnos a la realidad consideremos ahora que los parámetros fundamentales de la dinámica de una población -fertilidad y mortalidad - varían entre los individuos, ó sea que estos no son más idénticos y autoreplicantes.

Más concretamente, podemos pensar que hay una variable importante - la edad - a la cual están asociadas una cierta fertilidad y supervivencia.

Se llega, con estas consideraciones, a la ecuación:

NOTA: La restricción de simetría que tienen este modelo contínuo con $\left(\frac{dN}{dt}\right)_{max}$ en K/2 únicamente, fué obviado por Gilpin y Ayala (1973) que proponen.

$$\frac{dN}{dt} = r\left[1 - \left(\frac{N}{K}\right)^{\theta}\right]N$$

Cuando $\theta = 1$ es igual a la anterior. Sí $\theta < 1$ el punto de inflexxión se encuentra por debajo de K/2 y viceversa.

$$1 = \int_0^{\infty} l_x \; m_x \; e^{-rx} dx$$

(ver deducción en Pielou, 1977).

Donde:

l_x = La proporción de sobrevivientes en el tiempo x de una cohorte original de individuos nacidos simultáneamente en el tiempo 0.

m_x = El número medio de crías nacidas en una unidad de tiempo de un individuo cuya edad está en el intervalo (x, x + dx).

Esta ecuación no puede ser resuelta explícitamente, por eso se reemplaza la integral por una sumatoria (discretizamos la misma):

$$1 = \sum_{x=0}^{x_{max}} l_x \; m_x \; e^{-rx}$$

Ya aquí el intervalo considerado no es $x \rightarrow x + dx$ siendo dx un infinitésimo, sino que será $x \rightarrow x+h$ donde h es un lapso discreto suficientemente pequeño.

Y obtenemos soluciones aproximadas, por iteración.

III. REPASO DE ALGEBRA MATRICIAL.

Para entrar en tema es necesario definir en forma sencilla a las matrices y algunas de sus operaciones. Para profundización y consulta se recomienda Searle (1966) ó Ayres (1969).

MATRIZ: Es un arreglo de números (ó funciones) llamados elementos ó componentes de la matriz. Se escribe:

$$
\begin{array}{cl}
A = \begin{bmatrix}
a_{11} & a_{12} & a_{13} & - & - & a_{1n} \\
a_{21} & a_{22} & - & - & - & a_{2n} \\
- & - & - & - & - & - \\
a_{k1} & - & - & - & - & a_{kn} \\
- & - & - & - & - & - \\
a_{m1} & a_{m2} & - & - & - & a_{mn}
\end{bmatrix} & \longleftarrow \text{filas} \\
\uparrow \text{columnas} &
\end{array}
$$

Estas matrices pueden tener la cantidad que sea de filas o de columnas que se denotan m y n.

En el estudio de los modelos matriciales nos interesan solo las <u>matrices cuadradas</u> o sea las que tienen igual cantidad de filas que de columnas, v.g.:

$$
C = \begin{bmatrix} 3 & -5 & 9 \\ 8 & 2 & 14 \\ 3 & 4 & 26 \end{bmatrix}
$$

(matriz cuadrada de órden 3) (3 x 3)

y los <u>vectores columna</u> (tienen una sola columna) p. ej.:

$$
V = \begin{bmatrix} 7 \\ 6 \\ 4 \end{bmatrix} \quad (3 \times 1)
$$

El significado de estos arreglos se verá claramente cuando entremos en materia, para lo cual definiremos algunas operaciones con matrices:

<u>Suma (resta)</u>: Para sumar (restar) dos matrices se suman (restan) sus componentes homólogos:

$$A \pm B = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \pm \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} \pm b_{11} & a_{12} \pm b_{12} \\ a_{21} \pm b_{21} & a_{22} \pm b_{22} \end{bmatrix}$$

Como ejemplo:

$$\begin{bmatrix} 3 & 4 \\ 5 & 6 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 7 & 8 \\ 9 & 10 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10 & 12 \\ 14 & 16 \end{bmatrix}$$

Obviamente para poder sumar o restar dos matrices, estas tienen que ser del mismo órden (tamaño).

<u>Igualdad:</u> Dos matrices son iguales cuando lo son todos sus elementos:

<u>Multiplicación:</u> aquí es donde reside la propiedad que más nos interesa.

a) Por un escalar (un número)

$$k \cdot A = k \cdot \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & - & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & - & a_{2n} \\ - & - & - & - \\ a_{m1} & a_{m2} & - & a_{mn} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} ka_{11} & ka_{12} & - & ka_{1n} \\ ka_{21} & ka_{22} & - & ka_{2n} \\ - & - & - & - \\ ka_{m1} & ka_{m2} & - & ka_{mn} \end{bmatrix}$$

b) Por un vector columna.

Condición: El vector tiene que tener tantos elementos (filas) como columnas tiene la matriz. (Tienen que ser conformables).

Cada elemento del vector resultante es la suma de los productos de los elementos de cada fila por sus homólogos del vector.

Ej.: Matriz de 3 x 3 por vector 3 x 1.

$$\underset{(3X3)}{\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}} \underset{(3X1)}{\begin{bmatrix} c_1 \\ c_2 \\ c_3 \end{bmatrix}} = \underset{(3X1)}{\begin{bmatrix} c_1 a_{11} + c_2 a_{12} + c_3 a_{13} \\ c_1 a_{21} + c_2 a_{22} + c_3 a_{23} \\ c_1 a_{31} + c_2 a_{32} + c_3 a_{33} \end{bmatrix}} \text{ es un vector } \begin{bmatrix} m \\ n \\ p \end{bmatrix}$$

c) Por otra matriz cuadrada.

$$A \times B = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} b_{11} + a_{12} b_{21} & a_{11} b_{12} + a_{12} b_{22} \\ a_{21} b_{11} + a_{22} b_{21} & a_{21} b_{12} + a_{22} b_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} m & n \\ p & q \end{bmatrix}$$

d) Potenciación (ó multiplicación sucesivas).

$$A \times A = A^2 \quad ; \quad A \times A^2 = A^3 \quad ; \text{---------}$$

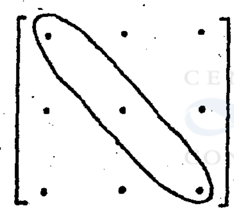
En general la multiplicación no es comutativa o sea que A x B $\neq$ B x A por eso se habla de premultiplicar ó postmultiplicar, como ejemplo:

$$A \times B = \begin{bmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 5 & 6 \\ 7 & 8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 19 & 22 \\ 43 & 50 \end{bmatrix}$$

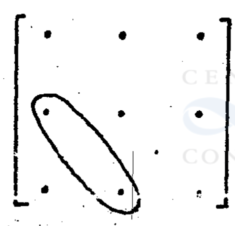
$$B \times A = \begin{bmatrix} 5 & 6 \\ 7 & 8 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 23 & 34 \\ 31 & 46 \end{bmatrix} \neq A \times B$$

OTRAS DEFINICIONES:

Diagonal principal: Está formada por los elementos de la diagonal partiendo del elemento a_{11}.

Es la diagonal  De una matriz cuadrada.

Subdiagonal inferior: Está formada por los elementos inmediatamente debajo de los anteriores.



Matriz unidad ó identidad: Se representa por I y tiene "unos" en la diagonal principal y son ceros los demás elementos.

$$I = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 1 \end{bmatrix}$$

Se cumple que $A \times I = I \times A = A$

Inversa de una matriz cuadrada: La noción intuitiva es similar a la de números, p. ej., del número 178 su inversa es 178^{-1} tal que $178 \times 178^{-1} = 1$.

Con matrices, A^{-1} es la inversa de A si $A^{-1} \times A = I = A \times A^{-1}$, siendo I la matriz identidad.

No todas las matrices tienen inversa, pero si la tienen esta es única.

Solo nos interesa aquí la inversa de una matriz diagonal, que definiremos.

$$\text{si} \quad A = \begin{bmatrix} k_1 & 0 & 0 \\ 0 & k_2 & 0 \\ 0 & 0 & k_3 \end{bmatrix} \quad \text{es} \quad A^{-1} = \begin{bmatrix} 1/k_1 & 0 & 0 \\ 0 & 1/k_2 & 0 \\ 0 & 0 & 1/k_3 \end{bmatrix}$$

Determinantes:

Los determinantes existen solo para las matrices cuadradas.

Su notación es dos barras verticales encerrando a la matriz $|M|$

Un determinante es un escalar, es un polinomio de los elementos de una matriz cuadrada.

Para obtener el valor del determinante se multiplican los elementos apropiados de M corregidos por + ó -.1.

Definiciones formales pueden verse en Searle (1966) o Gantmacher (1977).

Aquí veremos sólo dos ejemplos. El determinante de una matriz generalizada de 2 x 2, si:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix}$$

Es:

$$|A| = a_{11}\, a_{22} - a_{12}\, a_{21}$$

Para una matriz de tercer órden:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

Su determinante se obtiene por expansión, en este caso por la primera fila (expandiendo por cualquier fila o columna se obtiene idéntico resultado):

$$A = a_{11} \begin{bmatrix} a_{22} & a_{23} \\ a_{32} & a_{33} \end{bmatrix} - a_{12} \begin{bmatrix} a_{21} & a_{23} \\ a_{31} & a_{33} \end{bmatrix} + a_{13} \begin{bmatrix} a_{21} & a_{22} \\ a_{31} & a_{32} \end{bmatrix}$$

Estos determinantes de 2 x 2 se resuelven como el caso anterior.

El resultado final será:

$$A = a_{11} \cdot a_{22} a_{33} - a_{11} a_{32} a_{23} - a_{12} a_{21} a_{33} + a_{12} a_{23} a_{31} + a_{13} a_{21} a_{32} - a_{13} a_{22} a_{31}$$

IV. MODELOS MATRICIALES.

Con estos elementos entramos ahora al estudio de los modelos matriciales.

Es común encontrar en el análisis dinámico de poblaciones a la edad como variable fundamental, y tiene sus fuertes razones, pero a veces conviene tomar otras variables que condicionan con más peso la capacidad reproductiva ó la mortalidad.

Puede ocurrir que la ontogenía del individuo sea por estadíos, por ej.: huevo - larva - ninfa - adulto, donde los parámetros dinámicos varían drásticamente de uno a otro estadío. Evidentemente trabajar con una escala de tiempos (edades) en este caso no conviene.

Un ejemplo en vegetales sería: Semilla - plántula - planta.

En lugar de utilizar la edad, podemos usar en forma más conveniente esta diferencia de categorías.

Un caso interesante se puede presentar cuando en la especie en estudio la capacidad reproductiva ectá fuertemente asociada al peso corporal.- como en el ovino adulto - y en este caso, en lugar de una escala de edades tomamos una escala de peso o estados corporales.

Sin embargo, en muchas de las poblaciones que el hombre pretende conocer y manejar, la edad es la variable más importante y evaluable a través de distintas técnicas (marcado, dientes, peso del cristalino, etc.).

Haremos aquí una disgresión acerca de la diferencia en el estudio de la dinámica de poblaciones de animales domésticos y silvestres.

El manejo general que se hace del doméstico influye en forma importante en la fijación de los valores de supervivencia y fertilidad: mediante modificaciones y control del ambiente para evitar sus fluctuaciones y los momentos de stress, concentrar los pulsos reproductivos, etc. El análisis dinámico de domésticos es casi exacto: los límites de la población están perfectamente definidos (por ej. alambrados), se conocen los procesos de inmigración y emigración, se puede conocer la distribución de edades con exactitud y en general se posee mucha información de buena calidad.

Pero tengase bien en cuenta que para analizar la dinámica de ambas poblaciones - domésticos ó silvestres - necesitamos la misma cantidad de información, la cual en silvestres es generalmente (por no decir siempre) de inferior calidad y obtenible en menor cantidad. Es por eso que se aconseja prudencia en pretender hacer modelos determinísticos (más adelante hablaremos de procesos estocásticos) con fauna y en las decisiones de manejo que se toman a partir de los resultados del análisis dinámico.

Habiendo hecho estas observaciones entraremos a analizar los modelos matriciales de dinámica poblacional.

Inicialmente, para introducirnos en el método, utilizaremos un modelo simplificado que, aunque irreal, nos permitirá comprender la base de los métodos matriciales.

Es así que comenzaremos bajo las siguientes restricciones:

1) Tomamos en el estudio solamente (en un principio) la fracción hembra de la población, para simplificar el análisis y porque es habitualmente la que condiciona la dinámica total de la población.

   Esto equivale a decir que consideramos que siempre hay machos suficientes para fecundar a las hembras, luego, la fertilidad de que se hablará es la intrínseca de éstas.

2) Diremos igualmente que la probabilidad de reproducirse o sobrevivir es función de la edad y que estos parámetros no estan afectados por la densidad (o cantidad total de individuos), lo cual ocurre generalmente en las etapas iniciales de colonización.

3) Nuestra especie es iterópara y se reproduce por pulsos en instantes bien definidos; la unidad de tiempo discreto la tomamos como el lapso entre dos períodos reproductivos. (p.ej. guanaco y 1 año).

4) Postularemos también que los factores del ambiente que determinan, conjuntamente con los internos de la especie, el valor de los parámetros fecundidad y supervivencia no se modifican a lo largo del tiempo con lo cual estos valores permanecen constantes.

5) La población no sufre procesos de migración y

6) Ningún individuo se reproduce ó vive más de "m" años.

Habiendo definido estas bases de simplificación, supongamos que nos encontramos en el instante t, y definimos la estructura o conformación actual de la población (por edades) en forma de un vector N_t.

$$N_t = \begin{vmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ \vdots \\ n_i \\ \vdots \\ n_m \end{vmatrix}$$

donde n_0, n_1, n_2,... representan los individuos (la cantidad de hembras) de la población que pertenecen a cada clase de edad. p.ej. n_2 indica la totalidad de individuos (Recordar que aquí en más, cuando hablamos de individuos estamos señalando a las hembras de la población), que tienen entre 2 y 3 años.

Como ningún individuo vive más de m años, n_m es la cantidad en hembras que pertenecen a la última clase de edad (edad m a m + 1).

Generalizando, $n_{i,t}$ es la cantidad de individuos que están en la clase i (edad entre i, i + 1) en el instante t: y $\sum n_{i,t}$ es la suma de todos los componentes del vector o sea el tamaño total de la población o la cantidad total de individuos N_t.

Recordando multiplicación de matrices por vectores construiremos la matriz que nos dé la estructura N_{t+1} al año siguiente (t+1).

Esta matriz M - matriz de Leslie ó matriz de proyección de población - tendrá la forma:

$$M = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & \cdots & f_{m-1} & f_m \\ p_0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & p_{m-1} & 0 \end{bmatrix}$$

Donde las f_i representan un factor de fertilidad asociado a cada edad ($i= 0,1,\ldots\ldots,m$) y las p_i las probabilidades de supervivencia asociadas a cada clase de edad ($i = 0,1,\ldots\ldots,m-1$).

Las definiciones dadas por Leslie a los elementos de la matriz son las siguientes:

p_i: Probabilidad que una hembra de edad i (i a $i+1$) en el tiempo t esté viva en la clase de edad $i+1$ ($i+1$ a $i+2$) en el tiempo $t+1$.

f_i: Cantidad de hijas producidas en el intervalo t a $t+1$ por las hembras de edad i (i a $i+1$), que llegan a vivas en su clase (0-1 año) al tiempo $t+1$.

El valor de p_i es siempres menor o igual a 1, y, en principio los valores de f_i son positivos ó nulos. (Existen casos con $f_i < 0$ pero son dificultosos de ser tratados matemáticamente, p.ej. los casos de canibalismo).

La comprensión de este valor de f_i puede ser un poco compleja y será explicada más adelante. Por ahora entendemos que es un factor asociado a la fertilidad de cada clase de edad.

Esta matriz, múltiplicada por el vector actual de población N_t nos dá el vector N_{t+1} del año siguiente.

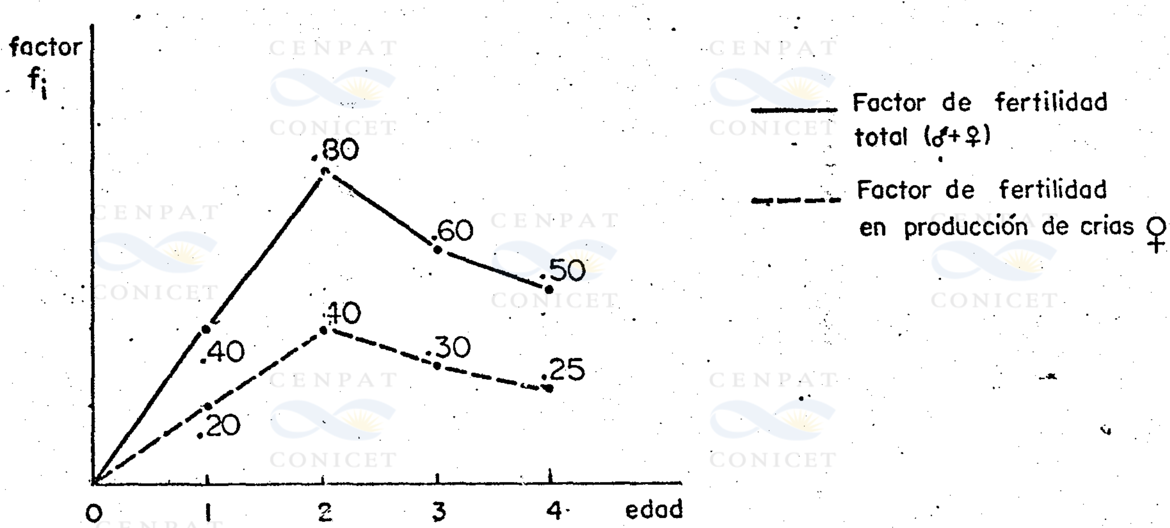
$$N_{t+1} = \mathcal{M} . N_t$$

En efecto, al ser: (tomamos un ejemplo de 3 x 3)

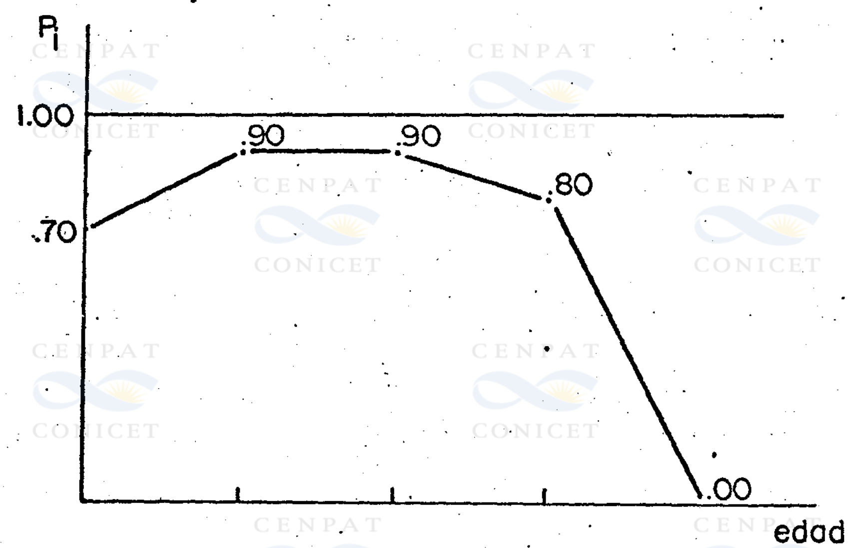
$$\begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 \\ p_0 & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_0 n_0 + f_1 n_1 + f_2 n_2 \\ n_0 p_0 \\ n_1 p_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \end{bmatrix}_{t+1}$$

las tres componentes ($f_i \cdot n_i$) de la primera fila del vector resultante es el aporte de crías que efectúan las hembras de cada clase de edad, y, los $n_i \cdot p_i$ es la cantidad de individuos de la clase i multiplicado por su probabilidad de sobrevivir hasta el próximo período.

Para familiarizarnos con este tipo de matrices tomemos como ejemplo el caso de una especie hipotética que vive hasta cinco años (hasta clase 4), alcanza la pubertad luego del primer año, con los siguientes factores de fecundidad: (relación de sexos al nacimiento 1:1).



y las siguientes probabilidades de supervivencia:



Digamos que nuestra estructura inical en el tiempo t para la poblacion es (100,100,100,100,100) para la cantidad de indivíduos en cada clase de edad entre la 0 y la 4.

Construimos la mpp y operamos, o sea premultiplicamos el vector inicial por la mpp:

$$\begin{bmatrix} 0 & .20 & .40 & .30 & .25 \\ .70 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .90 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .90 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & .80 & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 100 \\ 100 \\ 100 \\ 100 \\ 100 \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} 115 \\ 70 \\ 90 \\ 90 \\ 80 \end{bmatrix}_{t+1}$$

De esta manera obtenemos la estructura en el tiempo t + 1.

Para obtener la estructura del año siguiente (t+2) procedemos de la misma manera y obtenemos:

20.

$$N_{t+2} = \begin{bmatrix} 97 \\ 80 \\ 63 \\ 81 \\ 72 \end{bmatrix} \text{, para } t+3 \text{ será } N_{t+3} = \begin{bmatrix} 85 \\ 68 \\ 64 \\ 57 \\ 65 \end{bmatrix}$$

En general:

$$N_1 = M N_0$$

$$N_2 = M N_1 = M M N_0 = M^2 N_0$$

$$N_3 = M N_2 = M M^2 N_0 = M^3 N_0$$

$$\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots$$

$$N_t = M N_{t-1}$$

$$\text{y } N_t = M^t N_0 \quad (1)$$

que es la ecuación vectorial de la dinámica de una población que se reproduce por pulsos de período "1" y nos define la estructura de la población luego de "t" períodos a partir de t = 0.

Al hablar de estructura de una población estamos definiendo la cantidad de indivíduos y su calidad, ó sea su pertenencia a determinada clase de edad.

En otras palabras, la estructura de una población está determinada por un vector columpa que tiene como elementos la cantidad de indivíduos que pertenecen a cada clase de edad. Obviamente, sumando todos los elementos de este vector, tendremos la población total (por ahora de hembras solamente).

V. EL CONCEPTO DE ESTABILIDAD ESTRUCTURAL.

Nos puede interesar, y después veremos porqué, saber si se llega a una distribución estable de edades o sea, que aunque la población aumente o disminuya, la proporción relativa de cada clase de edad permanece constante:

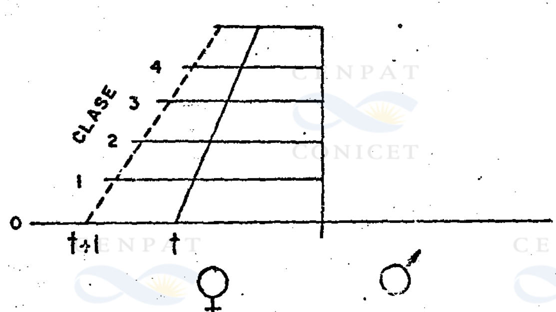
$$\frac{n_{i,t}}{\sum n_{i,t}} = \frac{n_{i,t+1}}{\sum n_{i,t+1}}$$

ó lo que es lo mismo:

$$\frac{\sum n_{i,t+1}}{\sum n_{i,t}} = \frac{n_{i,t+1}}{n_{i,t}} = \text{cte}$$

Recordemos que $\sum n_{i,t}$ es la suma de todos los individuos de todas las clases de edad tomadas en el instante "t" (la suma de los elementos del vector población N_t).

Podemos imaginarnos en este caso que la estructura (supongámosla piramidal) crece de la siguiente forma:



manteniendo las relaciones antes citadas.

Este hecho puede describirse en forma matricial como si la matriz fuera reemplazada por una constante (escalar) ya que su efecto es el mismo, o sea:

$$N_{t+1} = M \,.\, N_t \quad \text{equivalente a:} \quad N_{t+1} = \text{Constante} \,.\, N_t$$

En este caso, si nuestra población tiene estabilidad estructural, su evolución - ó su dinámica - queda caracterizada por la ecuación anterior, donde a la constante la llameremos λ:

$$N_{t+1} = \lambda \cdot N_t$$

En otras palabras, luego que se alcanza (si se alcanza) la estabilidad estructural - estructura estable de edades - este λ toma el lugar de la matriz M.

Recordando la ecuación (1) de la página Nº 20, y si partimos de una estructura estable en t = 0 será:

$$N_t = N_0 \cdot \lambda^t$$

Si a este λ le damos el valor e^r y reemplazamos nos queda:

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

que evidentemente nos recuerda la ecuación clásica de la dinámica contínua que vimos en el capítulo I, como integral de la conocida $dN / dt = r.N.$

En suma, sin perder de vista la diferencia entre los modelos determinísticos contínuos y discretos, toda población que haya alcanzado una estructura estable se comporta como dicta la teoría clásica de la dinámica de poblaciones.

Este hecho abre perspectivas de análisis muy interesantes a partir de la pregunta:

¿Existe en nuestra población, cuya dinámica está caracterizada por la conformación de su matriz M, una estructura estable μ, tal que:

$$M\mu = \lambda \mu \text{ ?} \qquad (2)$$

En álgebra matricial esta ecuación corresponde a la definición de los valóres propios (λ) y vectores propios (μ) de la matriz M. (También se llaman eigenvalues y eigenvectors ó raíces y vectores latentes).

Estos valores surgen de la resolución de la ecuación vectorial (2) y son importantes pues definen comportamientos básicos de las poblaciones en estudio.

Si estos valores(λ) y vectores (μ) existen tal que satisfacen la ecuación (2), esta puede escribirse como (Searle, 1966):

$$(M - \lambda I)\mu = 0$$

(I es la matriz identidad).

Esta ecuación tiene solución distinta de la trivial solo si el determinante del sistema es nulo, ó sea:

$$|M - \lambda I| = 0 \qquad (3)$$

Esta ecuación se llama ecuación característica ó secular.

Su resolución nos dará los valores de λ y μ buscados.

Para comprender la resolución de una ecuación del tipo de la anterior ejemplificaremos con una matriz mpp de 3 x 3 para encontrar los valores de λ. La ecuación (3) desarrollada es, en este caso:

$$\left| \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 \\ p_0 & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 \end{bmatrix} - \lambda \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \right| = 0$$

$$\left| \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 \\ p_0 & 0 & 0 \\ 0 & p_1 & 0 \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} \lambda & 0 & 0 \\ 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & \lambda \end{bmatrix} \right| = \begin{vmatrix} f_0-\lambda & f_1 & f_2 \\ p_0 & -\lambda & 0 \\ 0 & p_1 & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

Desarrollando ó expandiendo este determinante como vimos en capítulo III nos queda una ecuación de tercer grado en λ :

$$(f_0-\lambda)\begin{bmatrix} -\lambda & 0 \\ p_1 & -\lambda \end{bmatrix} - p_0 \begin{bmatrix} f_1 & f_2 \\ p_1 & -\lambda \end{bmatrix} + 0 \begin{bmatrix} f_1 & f_2 \\ -\lambda & 0 \end{bmatrix} = 0$$

Operando:

$$(f_0-\lambda).\lambda^2 - p_0(-\lambda f_1) + p_0\, p_1\, f_2 = 0$$

Luego:

$$-\lambda^3 + \lambda^2 f_0 + \lambda p_0 f_1 + p_0 p_1 f_2 = 0$$

O lo que es lo mismo:

$$\lambda^3 - \lambda^2 f_0 - \lambda\, p_0 f_1 - p_0\, p_1\, f_2 = 0$$

Esta ecuación de tercer grado (pues en el ejemplo trabajamos con una matriz de órden 3) tendrá tres raíces λ_0, λ_1 y λ_2

Los cálculos para obtener los λ se hace generalmente con una computadora, para matrices de cualquier órden y que además de los autovalores λ nos da los autovectores μ asociados a cada uno de ellos.

Estas matrices de Leslie cumplen con ciertos teoremas del álgebra matricial y Sykes (1969) demuestra que siempre uno de los valores propios (λ_0) cumple con las siguientes propiedades:

a) λ_0 es real

b) $\lambda_o > 0$

c) Este λ_o es mayor ó igual que el valor absoluto (se indica con dos barras verticales) de todos los otros autovalores:

$$\lambda_o \geqslant |\lambda_1|, |\lambda_2|, \ldots\ldots |\lambda_{n-1}|$$

A este λ_o se lo llama raíz latente - o valor propio - dominante y al vector μ_o asociado a este λ_o se lo denomina estructura estable.

Este vector existe siempre y es característico de nuestra población ya que la matriz M está conformada por las características vitales f y p de la población en estudio.

Al existir siempre μ_o esto nos indica que se llega a una estructura estable de edades cualquiera sea la estructura inicial (en realidad hay excepciones). En otras palabras: teniendo en cuenta los postulados iniciales (constancia del ambiente, etc.) y partiendo de cualquier estructura inicial llegaremos a la estabilidad estructural si dejamos pasar suficiente cantidad de tiempo (muchos períodos, t grande en la ecuación $N_t = M^t \cdot N_0$).

Estos valores λ_o son muy útiles, pues conociendo - ó estimando - los f_i y p_i y construyendo la matriz M, caracterizan el comportamiento dinámico en estabilidad de nuestra población (siempre con las hipótesis y postulados de que hablamos al principio).

Si $\lambda_o > 1$ la población crece (recordar $N_t = \lambda^t \cdot N_0$)
Si $\lambda_o = 1$ la población es <u>estacionaria</u> (y estable, por supuesto)
Si $\lambda_o < 1$ la población decrece.

Recordando que $\lambda = e^r$ o sea $\ln \lambda = r$, la equivalencia con los modelos clásicos contínuos es:

$$\left.\begin{array}{l}\lambda_o > 1\\ \lambda_o = 1\\ \lambda < 1\end{array}\right\} \equiv \left\{\begin{array}{l} r > 0\\ r = 0\\ r < 0\end{array}\right.$$

La relación del λ_o - raíz latente dominante - con los otros autovalores nos da una idea de la sensibilidad de nuestra población a un apartamiento de la estabilidad o la respuesta a una perturbación:

Si a) $\lambda_0 \gg |\lambda_1|$; $|\lambda_2|$... , la población es muy estable y tiende rápidamente a una reestabilización de su estructura luego de sufrir una perturbación.

Si b) $\lambda_0 \not\gg |\lambda_1|$; $|\lambda_2|$ ... , luego de una perturbación se llega lentamente y con oscilaciones importantes a la estabilidad.

c) En algunos casos muy particulares en la teoría, aparentemente existentes en la realidad, cuando la especie tiene un comportamiento reproductivo, tal que la primera fila de la matriz quede conformada de forma periódica (por ejemplo: $0\ 0\ f_2\ 0\ 0\ f_5$), el valor absoluto de los módulos de los primeros autovalores es igual y existe un comportamiento cíclico oscilante con período igual al número de raíces iguales.

VI. MODELOS MAS COMPLEJOS Y REALES.

En este capítulo trataremos de acercarnos al análisis de los procesos más reales que ocurren con las poblaciones en la naturaleza.

Para ello introduciremos algunas modificaciones en el modelo elemental presentado anteriormente. El estudio y manipulación de estos modelos más complejos nos puede ayudar a comprender algunos aspectos de la dinámica de poblaciones reales:

a) Incorporación de los machos en el análisis.

En muchos casos nos interesa conocer la evolución total de la población teniendo en cuenta también a los machos. Esto sucede habitualmente cuando trabajamos con modelos densodependientes, cuando existe mortalidad diferencial, relación de sexos distinta de 1:1, cuando la etología de la especie es compleja - principalmente durante la reproducción-y cuando la especie va a ser sometida a algún tipo de explotación, por nombrar algunos casos.

Es posible trabajar con dos matrices interactuantes - de hembras y de machos - pero generalmente es más claro utilizar una sóla matriz y un sólo vector población.

Este vector lo definimos de la siguiente forma:

$$N_t = \begin{bmatrix} n_0 ♀ \\ n_0 ♂ \\ n_1 ♀ \\ n_1 ♂ \\ \vdots \\ n_i ♀ \\ n_i ♂ \\ \vdots \\ n_m ♀ \\ n_n ♂ \end{bmatrix}_t \qquad \text{(suponemos m = n)}$$

Donde $n_i ♀$ es el número de hembras de clase i (edad entre i e i+1) y análogamente $n_i ♂$ es la cantidad de machos de clase i.

Este vector nos representa la estructura de la población en sus dos fracciones - hembra y macho - en cada instante (m: longevidad ♀ ; n: longevidad ♂).

Podemos definir entonces los siguientes parámetros:

F_i : Fertilidad de las madres de clase "i" en producción de machos.

f_i : Idem para la producción de crías hembra.

Suponemos aquí que hay relación de sexos al nacimiento distinta de 1:1, si la proporción es precisamente 1:1 será $F_i = f_i = \frac{1}{2}$ de la fertilidad total por clases.

Si existe mortalidad diferencial entre sexos - generalmente es así cuando hay relación de sexos distinta de 1;1 definimos:

P_i : Probabilidad de supervivencia de los machos de clase "i".

p_i : Idem para las hembras de clase "i"

Postulamos aún que siempre hay machos suficientes para fecundar a las hembras, ó sea que, como anteriormente, la fertilidad de las hembras es la intrínseca.

Con estos valores definidos construimos la matriz (por sencillez damos un ejemplo con 3 clases de edad) y operamos con el vector N_t para obtener la estructura de la población en el tiempo t+1 (N_{t+1}).

$$\underset{M}{\begin{bmatrix} f_0 & 0 & f_1 & 0 & f_2 & 0 \\ F_0 & 0 & F_1 & 0 & F_2 & 0 \\ p_0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_1 & 0 & 0 \end{bmatrix}} \underset{N_t}{\begin{bmatrix} n_{0\text{♀}} \\ n_{0\text{♂}} \\ n_{1\text{♀}} \\ n_{1\text{♂}} \\ n_{2\text{♀}} \\ n_{2\text{♂}} \end{bmatrix}_t} = \underset{N_{t+1}}{\begin{bmatrix} f_0 n_{0\text{♀}} + f_1 n_{1\text{♀}} + f_2 n_{2\text{♀}} \\ F_0 n_{0\text{♀}} + F_1 n_{1\text{♀}} + F_2 n_{2\text{♀}} \\ p_0 n_{0\text{♀}} \\ P_0 n_{0\text{♂}} \\ p_1 n_{1\text{♀}} \\ P_1 n_{1\text{♂}} \end{bmatrix}_{t+1}}$$

Donde

$$\sum f_i n_{i\text{♀}} = (n_{0\text{♀}})_{t+1} \quad \text{y} \quad \sum F_i n_{i\text{♀}} = (n_{0\text{♂}})_{t+1}$$

(Estas dos ecuaciones a veces se prestan a confusión, ya que en el primer término de ambas aparece $n_{i♀}$, pero recordar que las que producen las crías son las hembras, sean sus hijos machos o hembras).

De esta manera, igual que anteriormente, podemos observar la dinámica de la población pero separada en sus fracciones hembra y macho.

Cuando existe condicionamiento de la fertilidad de las hembras en virtud de la cantidad de machos y su estructura de edades, puede trabajarse con estas matrices pero haciendo F_i y f_i variables en función de características cualicuantitativas del vector de machos.

b) <u>Hembras postreproductivas</u>

Volviendo a la matriz clásica (sólo se consideran las hembras) para analizar la dinámica no hemos tenido en cuenta las que están en edad postreproductiva (definidas como aquellas que por la edad ya han agotado su capacidad reproductiva) ya que, al no aportar crías, no intervienen en el proceso dinámico. Desde el punto de vista del álgebra matricial es necesario trabajar de este modo pues si no la matriz es singular (su determinante es nulo) y es imposible la operación.

Pero dado que estas intervienen en la cantidad total de individuos de la población y en consecuencia en su relación con la capacidad de carga del sistema, las podemos incorporar.

La forma de operar es la siguiente:

Con la matriz no singular (sólo hasta la última edad reproductiva) se obtienen los autovalores y autovectores y se realizan los análisis necesarios, luego, en la proyección de la población, se multiplica cada vector resultante por una matriz de post-reproductivas que contiene en su diagonal principal "unos" para las clases reproductivas y las p_i correspondientes para las últimas clases no reproductivas. Aunque en forma somera, ya que es un poco más complejo, es esta una manera de operar.

Cuando la especie vive muchos períodos (años) y la población bajo estudio es creciente ($\lambda > 1$) generalmente los individuos de las últimas clases de edad son pocos ya que habitualmente sus p_i son bajos y la cantidad que llegan a la primera edad no reproductiva es:

$$n_{postreprod.} = n_0 \times \prod_0^r p_i$$

Siendo r la última edad fértil y además es siempre $p_i \leq 1$.

En estos casos los errores que se cometen al despreciarla es generalmente pequeño pero en el caso de algunas poblaciones (hombre en ciertos paises) y en la mayoría de las poblaciones declinantes la representación de la cantidad de las últimas clases puede ser grande y debe ser tomada en cuenta.

c) Matriz inversa.

Muchas veces nos puede interesar como era la población en el pasado que dió origen a la actual. En este caso, recordando matrices inversas es:

$$N_{t-1} = M^{-1} \cdot N_t$$

$$N_{t-2} = M^{-1} \cdot N_{t-1}$$ y así sucesivamente

En el caso de poblaciones no estabilizadas no se puede ir muy atrás en el tiempo pues pueden aparecer vectores con elementos negativos.

d) Matrices variables.

Otro caso interesante de tratar ocurre cuando la acción del ambiente sobre las características f y p de la población es marcada y posible de conocer o estimar.

En este caso se reemplaza a la matrîz M por otras A-B-C- ... que corresponden a cada período y cada una de ellas con los valores de f y p correspondientes a su interacción con el ambiente en cada uno de estos períodos.

Si la secuencia de ocurrencia de estos períodos es conocida, así tambien como las matrices correspondientes será, por ej. para una secuencia: A-B-A-C-C .....

$$N_{t+1} = A.N_t$$

$$N_{t+2} = B.N_{t+1} = B.A.N_t$$

$$N_{t+3} = A.N_{t+2} = A.B.A.N_t$$

....

Otro caso en que se puede trabajar con matrices variables -siempre a los efectos de echar luz sobre los procesos- es cuando podemos caracterizar la acción del ambiente sobre los parámetros f y p con los valores de estos, y simular el órden de ocurrencia mediante su asignación al azar con una probabilidad determinada. Ejemplificando: caracterizamos a los períodos (años) como buenos - medios - malos y construímos las matrices con los valores de f y p correspondientes, luego, de acuerdo a la información disponible asignamos una probabilidad de concurrencia a cada año, p. ej. bueno 1/4, medio 1/2 y malo 1/4 y con estas probabilidades asociadas a cada período generamos al azar la serie correspondiente.

Estos procesos son interesantes y útiles de realizar pues nos pone en claro -aunque el efecto medio de las matrices sea el mismo- que la aleatoriedad modifica profundamente las características de la evolución de la población.

Otra forma de proceder es mediante la introducción de un factor aleatorio acotado que influya (generalmente multiplicando o dividiendo) sobre los valores f_i y p_i de la matriz original. La simulación con este tipo de matrices nos ayuda claramente a comprender la diferencia entre los procesos biológicos y los matemáticos, aunque la esperanza matemática de los valores aleatorizados sea igual a los de la matriz constante.

e) Densodependencia.

Hasta ahora habíamos analizado la dinámica de poblaciones en las cuales se permitía el libre crecimiento. De todas maneras, los datos de f y p obtenidos a campo -salvo que la población esté en las etapas iniciales de colonización-, tienen por sí incluído el efecto de densodependencia.

No debe confundirse sin embargo la diferencia entre ambos modelos.

Sus sensibilidades a perturbaciones son distintas así como su contexto conceptual.

Lo ideal es conocer para la especie en estudio sus valores f_i y p_i en condiciones de saturación (N tendiendo o cerca de K) y, de áreas vecinas, información que provenga de poblaciones en condiciones, reales o provocadas, de colonización.

Con estos elementos es posible que puedan construirse modelos densidad-dependiente de cuyo análisis puedan extraerse conclusiones de valor y formarnos un juicio más acertado acerca del comportamiento dinámico de la población.

Los conceptos de densodependencia ya los hemos visto en el capítulo II al tratar el modelo logístico continuo. En el cálculo discreto, con matrices de proyección de población, podemos incorporar factores de densodependencia que afecten a los f_i y p_i de la matriz.

Tomamos aquí la densidad como proporcional a la cantidad total de individuos que llamamos N_t ($N_t = \sum n_{i,t}$).

La densidad que tomamos en cuenta puede ser la actual N_t, la que había el año anterior N_{t-1}, la que había cuando los individuos de cada clase nacieron N_{t-i-1}, etc. o combinaciones de alguna de ellas.

Veamos un ejemplo sencillo:

Supongamos que los valores de f y p están deprimidos (divididos) por un factor $q_{i,t}$ que depende de la densidad en ese instante y que esta densidad está representada por la cantidad total de individuos N_t.

Además, para simplificar, postulemos que este q_t es el mismo para cualquier "i" y que su acción es la misma sobre f o sobre p.

A este q_t lo podemos imaginar como una función lineal del número total de individuos N_t, del tipo:

$$q_t = 1 + c.N_t \qquad (1)$$

Donde c es una constante > 0.

Construímos una matriz Q_t; matriz diagonal de los q_t:

$$Q_t = \begin{bmatrix} q_t & 0 & 0 & \cdots \\ 0 & q_t & 0 & \cdots \\ 0 & 0 & q_t & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{bmatrix}$$

Nuestra nueva matriz de proyección M ya no será constante y, como el factor depresor q_t actúa como divisor de los f_i y p_i, nuestra matriz será función del tiempo ya que lo es de la densidad instantánea. Recordando matrices diagonales inversas:

$$M_t = M.Q_t^{-1}$$

La evolución de la población en el tiempo será:

$$N_{t+1} = M_t \cdot N_t = \underbrace{M \cdot Q_t^{-1}} \cdot N_t$$

Vemos que si $c = 0$ en la ecuación (1) es $q_t = 1$ y Q_t será la matriz unidad, ó sea que estamos en el caso densidad independiente.

La inversa de la matriz Q_t es:

$$Q_t^{-1} = \begin{bmatrix} 1/q_t & 0 & 0 & \cdots \\ 0 & 1/q_t & 0 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \end{bmatrix}$$

Por analogía con los procesos continuos podemos pensar que habrá un momento τ en que la población (N_τ) tienda a la capacidad de carga del sistema K.

En este momento la población será estacionaria ($\lambda_\tau = 1$) y para que esto ocurra los coeficientes q_t de Q_t deberán en este caso ser iguales al λ_o (de la matriz M).

Reemplazando en (1) tendremos:

$$\lambda_o = 1 + c \cdot K$$

y podemos despejar para obtener la capacidad de carga K en función del autovalor dominante de la matriz original M y del factor de densodependencia "c".

$$K = \frac{\lambda_o - 1}{c}$$

De esta última ecuación se desprende el resultado obvio que cuando mayor sea la capacidad de crecimiento de nuestra población expresada a través del λ_0 de la matriz M, y menor sea el efecto de densidad dependiente por el coeficiente c, mayor será el tamaño a que llegará la población.

Leslie (1959) trabaja en un modelo más complejo, similar al anterior donde $q_{i,t}$ es distinto para cada clase de edad lo cual significa que el efecto de la densidad difiere en los distintos grupos de edad (la acción de la densidad no es la misma para todas las clases de edad) y tiene una doble dependencia: de la densidad en el momento (t) y la que había cuando los individuos de cada clase de edad nacieron (t-i-1).

Entonces, estos $q_{i,t}$ serán:

$$q_{i,t} = 1 + a.N_{t-i-1} + b.N_t \quad \text{Con } a,\ b > 0$$

En este modelo se llega al equilibrio con oscilaciones amortiguadas debido al efecto de retardo provocado por $a.N_{t-i-1}$.

El valor de K al que se tiende es:

$$K = \frac{\lambda_0 - 1}{a + b}$$

f) <u>Matrices de estado.</u>

Muchas veces en la práctica no es posible conocer mediante trabajo de campo cada una de las f_i, p_i de las distintas clases de edad, pero si para grupos que abarquen varias clases. En ese caso trabajamos con las llamadas matrices de estado (stage projection mat.) mediante el agrupamiento de las clases en estados.

Con un ejemplo se verá claramente: es frecuente que de la especie en estudio solo podamos reconocer a campo las diferencias entre v.g. las hembras prepúberes (juveniles), las primíparas, las adultas y las en edad postreproductiva. Este reconocimiento puede ser por comportamiento, tamaño, color, pelaje, etc.

Sin tomar en cuenta las hembras postreproductivas, pues no aportan a la dinámica al no proveer crías, tendremos en nuestro ejemplo tres grupos o estados para el análisis:

Estado 0: Prepúberes (Fertilidad = 0)

Estado 1: Primíparas (Fertilidad = f_1)

Estado 2: Adultas (Fertilidad = f_2)

Conviene aclarar que al agrupar perdemos información pero reducimos el error de muestreo. Cuando mayor sea la desagregación en clases será habitualmente mayor el error con que se obtendrán los datos de f y p.

Salvo que existan condicionamientos de otro tipo, se debe encontrar una solución de compromiso entre las pérdidas de información por agrupamiento y el error por desagregación.

Siguiendo con el ejemplo, si tomamos como antes un período de un año, existe ahora una cierta probabilidad de que un individuo permanezca más de un año en determinado estado.

A esta probabilidad de permanecer en el mismo estado i a llamamos p_{ii} y a la probabilidad de cambiar de estado la llamamos p_{ij}. O sino de otra forma:

$p_{ij}, \forall\ i = j$: Probabilidad de permanecer

$p_{ij}, \forall\ i \neq j$: Probabilidad de cambiar de estado.

La forma generalizada de estas matrices es:

$$M = \begin{bmatrix} p_{00}+f_0 & f_1 & f_2 & \cdots \\ p_{01} & p_{11} & p_{21} & \cdots \\ p_{02} & p_{12} & p_{22} & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{bmatrix}$$

En el caso -bastante habitual- que con una correcta elección del período y del agrupamiento, los individuos no puedan saltar estados ni retroceder en los mismos esta matriz toma la forma:

$$M = \begin{bmatrix} p_{00}+f_0 & f_1 & f_2 & \cdots \\ p_{01} & p_{11} & 0 & \cdots \\ 0 & p_{12} & p_{22} & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{bmatrix}$$

donde sólo existen los p_{ii} y los $p_{ij} = p_{i,\ i+1}$.

Un caso típico de utilización de estas matrices es cuando la especie cambia de estado propiamente dicho, tal el caso de desárrollos por estadíos: huevo-larva-ninfa-adulto.

Otro caso de cómoda utilización de este tipo de matrices para el análisis dinámico en vegetales es la diferenciación en semilla, plántula y planta. La única que tiene valor de f ≠ 0 es el último estado y la matriz queda conformada:

$$M_E = \begin{bmatrix} p_{00} & 0 & f_2 \\ p_{01} & p_{11} & 0 \\ 0 & p_{12} & p_{22} \end{bmatrix}$$

Donde p_{oo} es la probabilidad de no germinación de la semilla en el período considerado; p_{ol} es la prob. de germinación y los p_{ii} y p_{ij} siguientes son las probabilidades de permanecer en el estado o pasar al siguiente.

Con este punto finalizamos el estudio de los casos más comunes de análisis y para cada caso en especial debe adoptarse ó idearse el modelo de análisis que mas convenga a nuestra posibilidad de obtención de la información básica, sintéticamente f y p.

VII. MANEJO.

Caughley (1980) define tres casos de manejo de poblaciones, en los cuales engloba todas las posibilidades:

a) Tratamiento de una población pequeña o declinante para aumentar su densidad (conservación).

b) Tratamiento de una población muy densa o creciente para estabilizarla o reducir su densidad (control) y:

c) Explotación de una población para extraerle un rendimiento sostenido (cosecha sostenida).

Siempre dentro de los modelos matriciales que nos ocupan analizaremos estas tres alternativas, como mayor detalle en la última de ellas.

A) CONSERVACION.

Como primer paso, esto es general para cualquier análisis dinámico, se debe obtener información acerca de los valores f_i y p_i de la población y censar para conocer o estimar la cantidad de indivíduos por clase de edad o estado. Es importante verificar si existe o no estabilidad estructural en la población ya que la declinación observada puede deberse a los efectos retardados de una perturbación anterior y no a una declinación estructural debido a disminuciones permanentes en los valores de f y p.

Con estos modelos matriciales es posible determinar la sensibilidad de nuestra población a modificaciones en los f_i o p_i.

Nuestra acción será -análisis de costo mediante- la que permita una más rápida recuperación de la población hasta niveles aceptables.

Este análisis de sensibilidad puede hacerse en forma teórica o mediante la simulación en computadora. En esta simulación se estudian las alternativas resultantes de la modificación (aumento) de los valores de f_i ó p_i sobre los que es posible actuar en la práctica.

B) CONTROL.

Caben aquí hacer las mismas consideraciones que en el caso anterior respecto a los valores de f, p y estabilidad estructural. Realizado el análisis de sensibilidad se determina la fracción de la población sobre la que se debe actuar y sobre cual de sus parámetros (f ó p) se centrará la acción para obtener la estabilización o el descenso de la población.

La diferencia fundamental en la respuesta es que las modificaciones en f_i son independientes de los valores iniciales de f_i en tanto que el efecto provocado por acciones en las p_i depende de los valores de p_i originales (Demetrius, 1969).

C) EXPLOTACION.

La explotación de una especie por parte del hombre consiste generalmente en la extracción de individuos de determinadas clases de edad de una población. El hombre trata -ó debería tratar- que la explotación que realiza no ponga en peligro la existencia de la especie y pretende que el beneficio obtenido sea el máximo.

(Es interesante el libro de Clark (1976) para estudiar los aspectos bioeconómicos).

Este máximo puede ser en cantidad de individuos, en biomasa máxima extraída, en beneficio económico máximo extrayendo de determinada clase de edad (la de mayor valor), en optimizar la relación beneficio extraído costo de extracción, etc.

Para la alternativa de extracción que se proponga existen métodos de optimización y, también, para determinar cual es la alternativa óptima de extracción. Aquí nos ocuparemos de expresar mediante mpp algunos casos de extracción (ó cosecha).

1. Extracción proporcional:

Si recordamos que:

$$N_{t+1} = M \cdot N_t$$

en el caso de extracción proporcional, en el instante t + 1 nuestra población estará representada por la ecuación:

$$(N_{t+1})_H = H \cdot (M \cdot N_t)$$

Donde H es una matriz diagonal cuyos coeficientes corresponden a la proporción de individuos de cada clase de edad que no extraemos ó sea que quedan en la población. Si:

$$H = \begin{bmatrix} .6 & 0 & 0 & \cdots & \\ 0 & .8 & 0 & \cdots & \\ 0 & 0 & 1 & 0 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & 1 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{bmatrix}$$

significa que extraemos el 40% de la primera clase de edad, el 20% de la segunda y ningún individuo de las demás.

Este es el caso de hacer la extracción luego de la reproducción -simplificando el tema- pero podemos pensar en realizarla antes (aun que intuitivamente nos demos cuenta que no conviene, Doubleday (1975) lo demuestra). En este caso es:

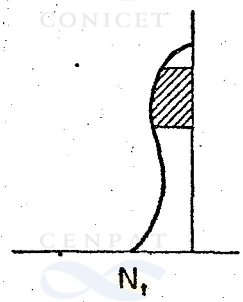
$$(N_{t+1}) = M \cdot (H \cdot N_t)$$

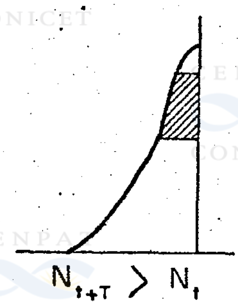
Como criterio general se puede afirmar que no es prudente actuar en extracción, ni siquiera simularla, en poblaciones que no presenten una estructura estable o cerca de ella.

En el siguiente ejemplo gráfico se aprecia el porqué.

Supongamos que solo hemos realizado censos totales y no por clases o estados lo cual nos impide conocer la estructura de nuestra población, y que la cantidad de individuos totales en estos censos es $N_{t+T} > N_t$, y nos inclinamos -ya que se cumple la desigualdad anterior- a efectuar una explotación del recurso.

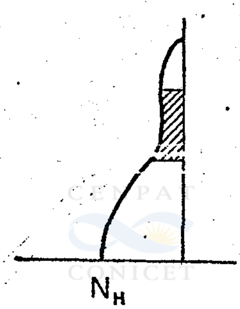
Este aumento de la población puede ser el resultado de estructuras como en el gráfico.





donde la parte rayada corresponde a las clases reproductivas.

Si extraemos en este caso nos puede llegar a quedar una estructura del tipo:



que puede conducir a la extinción por la baja cantidad de indivíduos con capacidad reproductiva.

Otra precaución que debe ser tenida en cuenta es que en estos modelos de tipo determinístico simples no se considera la variabilidad del ambiente. Reed (1978) demuestra que la tasa de extracción sostenida decrece cuando aumenta la fluctuación del medio y también concluye que la tasa de extracción que se predice sostenible en un análisis determinístico no lo será cuando hay presente variabilidad ambiental. Esto es cierto aunque las variaciones ambientales sean pequeñas y nos indica prudencia en las recomendaciones de explotación.

2. <u>Extracción absoluta.</u>

La expresión matricial cuando se quiere extraer una cantidad fija de individuos de determinadas clases, es:

$$(N_{t+1}) = M \cdot N_t - H$$

Donde H es un vector cuyos elementos representan la cantidad de individuos que se extrae de cada clase de edad.

3) Extracción de machos.

En especies poligínicas , en especial en aquellas que muestran, como en varios mamíferos, un comportamiento reproductivo basado en la formación de harenes donde un macho dominante vigila y fecunda varias hembras, puede pensarse en la extracción de los machos periféricos sin por eso disminuir la capacidad de crecimiento de la población.

Se puede citar el caso de la explotación de las poblaciones de lobos marinos mediante la extracción de crías macho para el aprovechamiento de su piel.

Con esta reducción se pretende modificar, con el tiempo, la relación macho/hembra en las edades reproductivas.

Se afirma que de esta manera no sólo se mantiene la capacidad de crecimiento de la población, sino que la misma se incrementa al llevar la relación machos/hembra hacia el óptimo, aumentando la probabilidad de fecundación de las hembras así como la probabilidad de supervivencia (p_o) de los más jóvenes que mueren por aplastamiento durante las luchas por la posesión de los harenes.-

Se trabaja, en estos casos, con la matriz de machos y hembras ya vista en el capítulo VI y con un equema que puede ser del tipo:

$$(N_{t+1}) = H \cdot (M \cdot N_t)$$

Donde H es una matriz diagonal con componentes distintos de 1 en lugares alternados de la diagonal principal.

$$H = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & \cdots & \\ 0 & h_0 & 0 & 0 & \cdots & \\ 0 & 0 & 1 & 0 & \cdots & \\ 0 & 0 & 0 & h_1 & 0 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \end{bmatrix}$$

Los valores h_i representan la proporción de machos de cada clase de edad "i" que no se extrae de la población. Por ej. si extraemos el 60 % de solamente la primera clase de edad (crías) todos los $h_i = 1$ salvo h_o que tendrá el valor o,4.

Por último veremos un caso que se trata de la misma forma que el de extracción. Los procesos de migración adoptan en el tratamiento matricial la forma de la matriz H en el caso de emigraciones y de (-H) en el caso de inmigraciones.

Keyfitz y Murphy, (1967) plantean un modelo interesante pues reúnen en él el "hacia" donde y "de" donde provienen los individuos que migran, mediante el siguiente esquema donde:

R, S y T son las matrices vitales correspondientes a cada lugar y J, K y L son los vectores que definen la estructura de cada una de esas poblaciones.

El proceso dinámico, cuando no hay migración será entonces:

$$\begin{bmatrix} R & & \\ & S & \\ & & T \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} J \\ K \\ L \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} RJ \\ SK \\ TL \end{bmatrix}$$

Donde este vector indica las estructuras en t + 1.

Cuando existe migración, v.g. del sitio S al R, esta migración la representamos por una matriz M tal que:

$$\begin{bmatrix} R & M & O \\ O & S-M & O \\ O & O & T \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} J \\ K \\ L \end{bmatrix}_t = \begin{bmatrix} RJ + MK \\ SK - MK \\ TL \end{bmatrix}_{t+1}$$

Donde M tendrá la forma:

$$M = \begin{bmatrix} m_0 & O & O & \cdots \\ O & m_1 & O & \cdots \\ O & O & m_2 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \\ & & & m_i \end{bmatrix}$$

Con los m_i representado la proporción de individuos de cada clase "i" que migra de S hacia R.

Como cada grupo que se desplaza lleva consigo su información génica, este modelo puede utilizarse para análisis genético cuantitativo en el caso de movimientos entre distintas poblaciones.

VIII. LOS COMPONENTES DE LAS MATRICES DE PROYECCION DE POBLACION.

La diversidad de criterios respecto a los elementos que configuran las matrices de proyección de población es grande en la literatura. Esta diversidad reside en la complicación derivada de la asimilación de un proceso contínuo de la naturaleza a uno discreto en los modelos, unido a las diferentes formas posibles de obtención de la información básica.

Nos detendremos en el análisis de la bibliografía más citada antes de entrar en un desarrollo que creemos puede clarificar el tema aunque sea a un nivel elemental.

Los coeficientes asociados a fertilidad, los autores lo llaman f_1, f_x, f_r, F_x, $g(x)$, m_x y los asociados a supervivencia p_1, P_x, p_x, s_x, etc., por lo cual usaremos indistintamente la notación de cada autor. Lewis (1942) llama a f_r factor de fertilidad por individuo de edad (r-1) a r unidades y s_r factor de supervivencia por individuo al pasar del grupo r al (r+1) y no entra en el análisis específico de estos valores sino en el efecto de la matriz con ellos construída en la dinámica de la población.

Leslie, quien más elaboró el tema en los años 40 muestra-obviamente- consistencia en sus definiciones en sus trabajos básicos, (Leslie, 1945, 1948a, 1948b, 1959), y define estos coeficientes (trabajando con hembras solamente) como:

P_x : Probabilidad que una hembra de edad x a x+1 en el tiempo t esté viva en el grupo de edad x+1 a x+2 en el tiempo t+1.

F_x : Número de hijas nacidas en el intervalo t a t+1, por hembra viva de edad x a x+1, que estarán vivas en el grupo de edad 0-1 en el tiempo t+1.

Utiliza por conveniencia una definición distinta a la de Lewis (este toma f_r como factor de fertilidad de las hembras de edad r-1 a r y Leslie F_x de x a x+1) y obtiene estos valores a partir de las clásicas frecuencias maternales m_x suponiendo que las muertes se producen en la mitad de los intervalos (ver Leslie 1945, p. 185).

Lefkovitch (1965), 1966) toma las mismas definiciones aunque en (1966) toma el intervalo de tiempos de forma tal que caiga en la mitad del intervalo de edades.

Pollard (1966), Goodman (1967, 1968, 1969), Pennycuick (1968), Usher

(1972), Vandermeer (1975), Cooke y León (1976), coinciden en las definiciones de Leslie aunque Usher, pese a definirlas correctamente usa directamente las frecuencias maternales m_x en su matriz para dinámica de poblaciones de ballenas.

Vandermeer (1981, p.35) define de acuerdo a Leslie pero aquí omite P_{oo} como sumando de g (0) en la matriz de estado (y una fila completa, la segunda, aunque posiblemente por error de transcripción), ya que aunque define g (x) como permaneciendo las crías vivas en t+1 puede caber por definición de matrices de estado, que permanezcan en el grupo (0) en t + 1, t + 2, t + 3, etc. luego, debe incluirse P_{oo}.

Pielou (1969, 1974, 1977) coincide con Leslie en las definiciones de F_x y P_x pero en la forma de obtención de este último difiere en 1969 y 1974, debido a que en 1974 trata poblaciones pulsantes. Como la referencia la efectúa en la sección anterior esta forma puede prestarse a confusión.

Por otra parte Darwin y Williams (1964), Usher (1966), Demetrius (1969), Beddington y Taylor (1973), Beddington (1974), Doubleday (1975), Mendelssohn (1976), Guckenheimer (1977), omiten en su definición la parte final de la de Leslie "... de crías que llegan vivas en su clase en el tiempo t + 1". En general estos autores, con pequeñas variantes algunos, le dan a F_x el equivalente al m_x clásico ó frecuencia maternal.

Ya que la corrección de esta definición no incide en la mayoría de los casos en los desarrollos matemáticos que suceden a los mismos, los excelentes trabajos de estos autores no se invalidan pero sí pueden conducir al error en el intento de utilizarlos para simular procesos con valores reales.

Posiblemente la definición más inteligente, ya que deja de lado estas diferencias, sea la de Skellam (1967) "... los elementos de la primera fila están concebidos como coeficientes de reproducción o multiplicación y los de la subdiagonal como coeficientes de supervivencia".

De esta manera separa dos problemas distintos como son los desarrollos matemáticos teóricos y la obtención de la información básica y su elaboración mediante aquellos modelos.

Tal vez la mejor manera de comprender la configuración de los elementos de la matriz sea trabajar con ella en modelos simplificados, para lo cual se propone el siguiente análisis:

Supongamos una especie hipotética bajo los siguientes postulados:

1. Consideramos sólo las hembras de la población.
2. Vive en un ambiente constante.
3. Sus parámetros vitales (f,p) son constantes.
4. Se reproduce en forma de pulsos concentrados en un pequeño período una vez por año.
5. No sufre procesos de migración.
6. Vive, y conserva su capacidad de reproducirse, hasta k años.
7. Conocemos su patrón de mortalidad y fecundidad.
8. Tomamos coincidente la unidad de tiempo y de edades (años en ambos casos).
9. Es densoindependiente.

En lugar de trabajar con una matriz del tipo de Leslie utilizaremos una matriz de estado y suponemos que conocemos los valores m_x y p_x para distintos períodos "i" (aquí llamamos x a la edad).

Por ejemplo, si i = 0, 1, 2, 3, ... 52 semanas, conocemos los p_x^i y m_x^i para cada intervalo semanal o sea conocemos su patrón de supervivencia y fertilidad anual.

Estas matrices serán del tipo:

$$M^{i} = \begin{bmatrix} p^{i}_{00}+f^{i}_{0} & f^{i}_{1} & f^{i}_{2} & \cdots & f^{i}_{k} \\ p^{i}_{01} & p^{i}_{11} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & p^{i}_{12} & p^{i}_{22} & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & p^{i}_{k-1,k} & p^{i}_{kk} \end{bmatrix}$$

Si el intervalo i es pequeño, podemos asimilar el proceso a uno cuasi -contínuo e igualar $f^{i}_{x} = m^{i}_{x}$, las frecuencias maternales en cada período. Lo mismo ocurre con los p^{i}_{x} que serán los correspondientes a esos intervalos.

Para ayudar a la explicación y simplificar el tratamiento tomaremos una especie que vive tres años (matrices de 3 x 3), en lugar de "i" matrices tomaremos cuatro matrices estacionales, y suponemos que la reproducción se realiza en primavera.

Entonces:

Las f_x son las frecuencias maternales m_x y

p_{ij} : $\forall$ $i \neq j$: Probabilidad de pasar de clase de edad.

p_{ij} : $\forall$ $i = j$: Probabilidad de sobrevivir dentro de la misma clase.

Las matrices estacionales (de verano, otoño, invierno, y primavera) que definen la dinámica tendrán la forma:

Las de otoño (O), invierno (I) y verano (V):

$$M^{o} = M^{I} = M^{V} \Longrightarrow \begin{bmatrix} p^{i}_{00} & 0 & 0 \\ 0 & p^{i}_{11} & 0 \\ 0 & 0 & p^{i}_{22} \end{bmatrix}$$

ya que las $f = 0$ pues en estas estaciones no hay reproducción -no se producen crías- y las p_{ij} $\forall$ $i \neq j$ son nulas ya que los individuos solamente cambian de edad en la época de la siguiente parición, o sea que p. ej. un individuo de 6 a 9 meses sigue perteneciendo a la clase cero.

La matriz de primavera será de la forma:

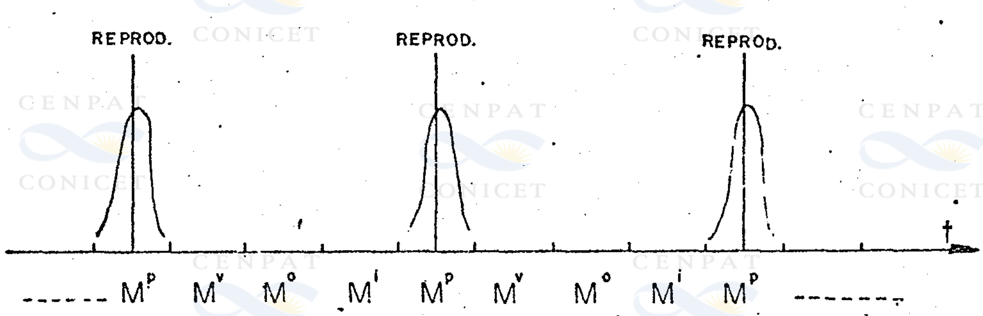
$$M^{P} \Rightarrow \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 \\ p_{01} & 0 & 0 \\ 0 & p_{12} & 0 \end{bmatrix}$$

Donde $f \neq 0$ ya que en esta estación se producen los nacimientos y $p_{ij} = 0$; $\forall i = j$ pues todos los individuos cambian de edad (o nacen, que es pasar o cambiar a ser individuo de clase cero).

Las p_{ij}; $\forall$ $i = j$ de las matrices M^{O-I-V} son iguales a (1-mortalidad) en el período o estación considerado, y las p_{ij}; $\forall$ $i \neq j$ de las M^{P} son la proporción de la clase i que ha llegado a la época P y sobrevive la misma para tener edad $j = i + 1$.

Recordemos que los f_x los definimos como fecundidad específica de la clase ($\equiv m_x$).

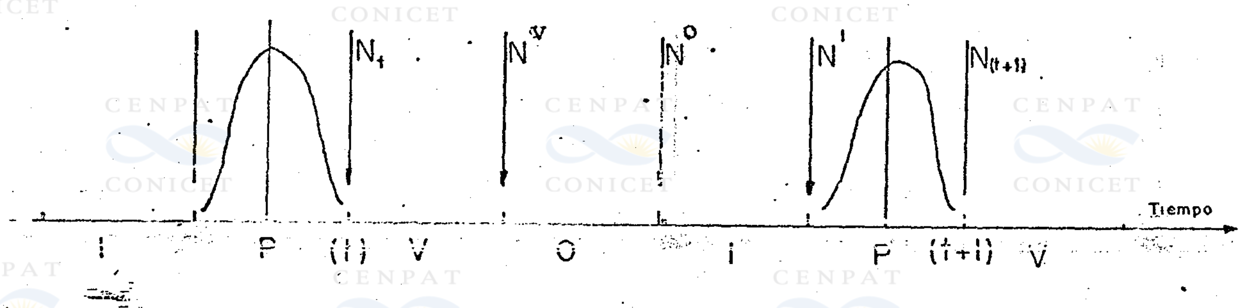
El diagrama a lo largo del tiempo, mostrando las matrices que actúan en cada estación es:



Las M^i estarán definidas por los valores de nuestro supuesto estudio intensivo estacional.

Veremos dos casos de análisis que pueden ser, por ejemplo, dos posibilidades alternativas de trabajo: censos antes o después del período reproductivo.

<u>Caso A</u>: Los censos anuales se realizan luego de la parición. Consideramos que nuestro primer censo se efectúa en el instante t:



Representando por N_t al vector $(n_0, n_1, n_2)_t$ en el instante "t", será, luego de cada estación:

$$N^v = M^v \; N_t$$

$$N^o = M^o \; N^v = M^o M^v \; N_t$$

$$N^I = M^I \; N^o = M^I \; M^o M^v \; N_t$$

$$N_t = M^P N^I = M^P \; M^I \; M^o M^v N_t$$

podemos poner, separando la estación reproductiva (M_f) de las no reproductivas ($M_{\not f}$):

$$N_{t+1} = M_f \, M_{\not f} \, N_t$$

Donde $M_{\not f} = M^I \, . \, M^O \, . \, M^V$ es el producto de las tres matrices diagonales.

Será entonces:

$$M_f = \begin{bmatrix} f_c & f_1 & f_2 \\ p_{01} & 0 & 0 \\ 0 & p_{12} & 0 \end{bmatrix}$$

y

$$M_{\not f} = \begin{bmatrix} p^{v}_{00} & p^{o}_{00} & p^{\prime}_{00} & 0 & & & 0 & & \\ 0 & & & p^{v}_{11} & p^{o}_{11} & p^{\prime}_{11} & 0 & & \\ 0 & & & 0 & & & p^{v}_{22} & p^{o}_{22} & p^{\prime}_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \Pi p_{00} & 0 & 0 \\ 0 & \Pi p_{11} & 0 \\ 0 & 0 & \Pi p_{22} \end{bmatrix}$$

Donde Πp_{ii} es el producto de las probabilidades de supervivencia en cada clase en las estaciones no reproductivas. Vemos que no importa el patrón de supervivencia en $\not f$ sino el producto total.

Habíamos visto que $N_{t+1} = M_f \cdot M_{\not f} \cdot N_t$ y llamando M_A al producto de las dos matrices tendremos para este caso A.

$$M_A = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 \\ p_{01} & 0 & 0 \\ 0 & p_{12} & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \Pi p_{00} & 0 & 0 \\ 0 & \Pi p_{11} & 0 \\ 0 & 0 & \Pi p_{21} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_0 \Pi p_{00} & f_1 \Pi p_{11} & f_2 \Pi p_{22} \\ \Pi p_{00} p_{01} & 0 & 0 \\ 0 & \Pi p_{11} p_{12} & 0 \end{bmatrix}$$

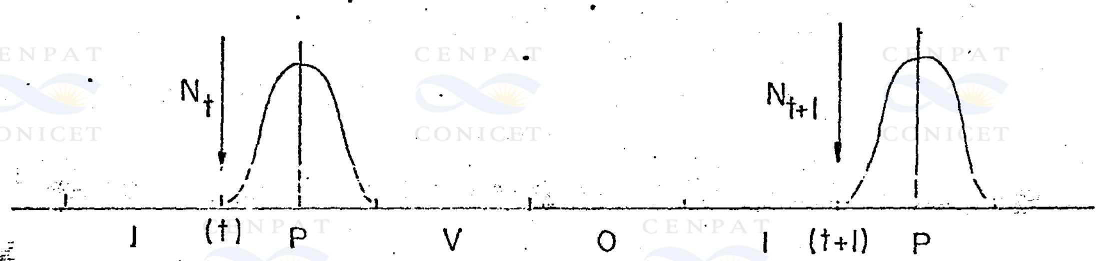
que, en lo que respecta a la ubicación de sus ceros y sus elementos no nulos, guarda la misma forma que las mpp de Leslie.

Si $N_t = (n_0, n_1, n_2)$ es nuestro vector inicial en el tiempo t, en el instante t+1 será:

$$N_{t+1} = M_A \; N_t = \begin{bmatrix} (n_0 \Pi p_{00}) f_0 + (n_1 \Pi p_{11}) f_1 + (n_2 \Pi p_{22}) f_2 \\ (n_0 \Pi p_{00}) p_{01} \\ (n_1 \Pi p_{11}) p_{12} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \end{bmatrix}_{t+1}$$

En esta, $n_i \, \Pi \, p_{ii}$ es la cantidad de individuos que llegan vivos dentro de la clase i al momento de la reproducción para reproducirse ($x \, f_i$) y para pasar a la siguiente clase de edad ($xP_{i,\ i+1}$).

Caso B: Los censos anuales se realizan antes de la parición, según el siguiente esquema:



Análogamente será:

$$N^P = M^P \; N_t$$

$$N^V = M^V \; N^P = M^V M^P N_t$$

$$N^O = M^O \; N^V = M^O M^V M^P N_t$$

$$N_{t+1} = M^I \; N^O = M^I M^O M^V M^P N_t .$$

y, con la misma notación anterior:

$$N_{t+1} = M_{\not{f}} \; M_f \; N_t \; = \; M_B \; N_t$$

Estas M_f y $M_{\not{f}}$ son iguales a las anteriores pero está invertido su producto. La M_B será:

$$M_B = \begin{bmatrix} \Pi p_{00} & 0 & 0 \\ 0 & \Pi p_{11} & 0 \\ 0 & 0 & \Pi p_{22} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 \\ p_{01} & 0 & 0 \\ 0 & p_{12} & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_0 \Pi p_{00} & f_1 \Pi p_{00} & f_2 \Pi p_{00} \\ p_0 \Pi p_{11} & 0 & 0 \\ 0 & p_{12} \Pi p_{22} & 0 \end{bmatrix}$$

Como vemos, esta matriz es distinta de la M_A (En general, siendo A y B dos matrices, es $A \times B \neq B \times A$).

Encontraremos N_{t+1} en forma similar al caso anterior:

$$N_{t+1} = M_B\, N_t = \begin{bmatrix} (f_0 n_0 + f_1 n_1 + f_2 n_2) \quad \Pi p_{00} \\ n_0\, p_{01}\, \Pi p_{11} \\ n_1\, p_{12} \Pi p_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \end{bmatrix}_{t+1}$$

vemos aquí que el $n_{0,t+1}$ se corresponde más con la definición de Leslie ya que son la cantidad de individuos nacidos ($\sum f_i\, n_i$) de madres vivas multiplicados por $\Pi\ p_{00}$ que nos dá la probabilidad que lleguen vivos a t+1 ó al menos a $t+1 - \Delta t$.

Veremos un ejemplo numérico considerando ambos casos y posteriormente el equivalente con la transformación clásica de l_x y m_x.

Las características intrínsecas y constantes de nuestra población (imaginaria) las definimos a través de sus valors:

$p_{00}^{v} = p_{00}^{0} = p_{00}^{1} = .9720 \qquad (\Pi p_{00} = .91833)$

$p_{11}^{v} = p_{11}^{0} = p_{11}^{1} = .9869 \qquad (\Pi p_{11} = .96121)$

$p_{22}^{v} = p_{22}^{0} = p_{22}^{1} = .6299 \qquad (\Pi p_{22} = .24993)$

$p_{01} = .945$ $\qquad f_0 \equiv m_0 = .42$

$p_{12} = .974$ $\qquad f_1 \equiv m_1 = .48$

$p_{23} = 0$ $\qquad f_2 \equiv m_2 = .40$

Reemplazando estos valores en las matrices M_A y M_B antes halladas serán:

$$M_A = \begin{bmatrix} .38570 & .46138 & .09997 \\ .86782 & 0 & 0 \\ 0 & .93622 & 0 \end{bmatrix}$$

y

$$M_B = \begin{bmatrix} .38570 & .44080 & .36733 \\ .90834 & 0 & 0 \\ 0 & .24343 & 0 \end{bmatrix}$$

Vemos que, aunque nuestra población es evidentemente la misma (lo son sus datos básicos f y p) las matrices que nos describen su dinámica son distintas, $M_A \neq M_B$.

Sin embargo sus ecuaciones características son iguales, por lo que serán iguales sus raíces (salvo errores de redondeo).

En efecto, los autovalores de ambas matrices son (hasta el quinto decimal):

Caso A: $\lambda_0 = .91814$

$\lambda_1 = -.26622 + .13263\, i$

$\lambda_2 = -.26622 - .13263\, i$ $\qquad \left|\lambda_1\right| = \left|\lambda_2\right| = 29743$

y en el caso B:

$$\lambda_0 = .91814$$

$$\lambda_1 = -.26622 + .13263i$$

$$\lambda_2 = -.26622 - .13263i \qquad |\lambda_1| = |\lambda_2| = .29743$$

Los autovectores dominantes recordemos que están determinados por:

$$M_A \mu_A = \lambda_0^A \mu_A \qquad y \qquad M_B \mu_B = \lambda_0^B \mu_B$$

Al ser $\lambda_0^A = \lambda_0^B$ pero $M_A \neq M_B$, serán $\mu_A \neq \mu_B$.

El autovector asociado al autovalor dominante λ_0. nos define la estructura estable de nuestra población, que en ambos casos es: (normalizados, ó sea los n_i $(i \neq 0)$ como cantidad relativa respecto a n_0 que toma el valor 1).

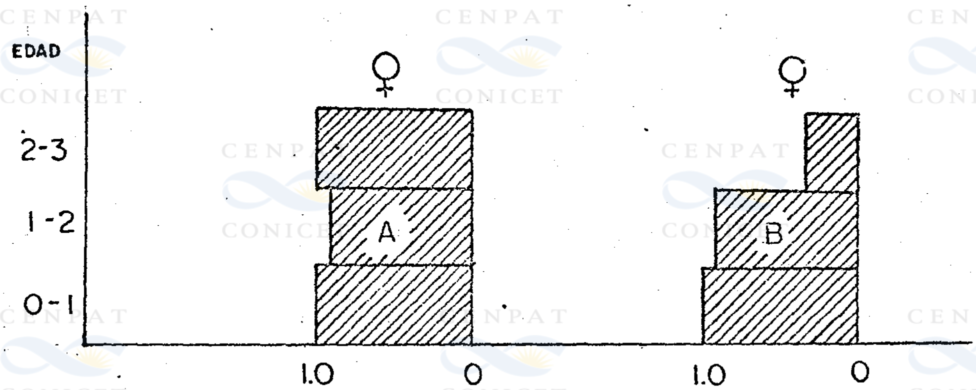
$$\mu_A = \begin{bmatrix} 1.000 \\ .945 \\ .964 \end{bmatrix} \qquad \mu_B = \begin{bmatrix} 1.000 \\ .989 \\ .262 \end{bmatrix}$$

con lo que vemos que (en estabilidad) se presenta, según la fecha del censo respecto a la parición, muy distintas estructuras pero que responden a un mismo patrón dinámico ya que son iguales todos sus autovalores.

Cabe acotar que este es un argumento más, (bastante fuerte, por cierto) en favor de mantener la fecha - mejor dicho su distancia con el período reproductivo - de recuentos a lo largo de los años.

Antes de analizar una mpp conviene - en realidad es fundamental - conocer cuando fueron realizados los recuentos. Lo mismo cabe para analizar una estructura estable.

Nuestras "pirámides" de población son para los casos A y B.



A primera vista podríamos pensar en que ambas pertenecen a distintas poblaciones dada la disparidad de formas, sin embargo ambas corresponden a la misma población que mostrará además el mismo comportamiento, la misma sensibilidad, persistencia, estabilidad, resiliencia, etc.

IX. RELACION FORMAL ENTRE F_x (DE LESLIE) Y m_x (DE TABLAS DE FECUNDIDAD ESPECIFICA).

Estudiaremos ahora la relación formal entre los valores de F_x de una matriz clásica de Leslie y los valores de m_x. Construiremos luego, con una aproximación lineal para P_x la matriz de Leslie con los mismos datos de las matrices A y B.

De la discretización de la ecuación continua $1 = \int_0^\infty l_x m_x e^{-rx} dx$ tendremos:

$$1 = \sum_{x=0}^{x=n} l_x m_x e^{-rx}$$

donde "n" es la máxima clase de edad reproductiva de los individuos (hembras) de la especie (recordar que trabajamos con matrices no singulares).

Los intervalos que corresponden a l_x y m_x ya no son los infinitésimos x; x+dx, sino que consideramos lapsos discretos x; x+h.

Desarrollando esta ecuación:

$$1 = l_0\, m_0\, e^{-0r} + l_1\, m_1\, e^{-1r} + l_2\, m_2\, e^{-2r} + \dots\dots + l_n\, m_n\, e^{-nr}$$

Por definición de l_x como correspondientes a una estructura estacionaria y, de la definición de los P_x de la matriz de Leslie tendremos:

$$l_0 = 1$$

$$l_1 = P_0$$

$$l_2 = P_0\, P_1$$

$$\vdots$$

$$l_n = P_0\, P_1 \dots\dots P_{n-1}$$

Además, para una población estable, es $\lambda = e^r$.

Reemplazando:

$$1 = 1\, m_0\, 1 + P_0\, m_1\, \lambda^{-1} + P_0\, P_1\, m_2\, \lambda^{-2} + \dots\dots + P_0 P_1 P_2 \dots\dots P_{n-1}\, m_n\, \lambda^{-n}$$

multiplicando ambos términos por λ^{n+1}.

$$\lambda^{n+1} = m_0 \lambda^{n+1} + P_0\, m_1\, \lambda^{n} + P_0\, P_1\, m_2\, \lambda^{n-1} + \dots\dots + P_0\, P_1\, P_2 \dots\dots P_{n-1}\, m_n\, \lambda$$

Reordenando, y haciendo $F_x = \lambda \cdot m_x$:

$$\lambda^{n+1} - F_0\, \lambda^{n} - P_0\, F_1\, \lambda^{n-1} - P_0\, P_1\, F_2\, \lambda^{n-2} + \dots\dots + P_0\, P_1\, P_2 \dots\dots P_{n-1}\, F_n = 0$$

Coincidente con la ecuación característica de una matriz de Leslie de órden $(n+1) \times (n+1)$, ó sea con clases de edad de 0 a n.

Vemos que la relación formal entre ambos modelos es $Fx = \lambda . m_x$

Si la población es estacionaria, $\lambda = 1$, los valores de F_x son coinciden tes con los m_x.

Reconstruiremos, en base a la misma información básica con la que se encontraron M_A y M_B, la matriz de Leslie correspondiente.

Los factores de fertilidad son, con el valor de λ anterior:

$$F_o = .91814 \times m_o = .91813 \times .42 = .38562$$

$$F_1 = .91814 \times .48 = .44071$$

$$F_2 = .91814 \times .40 = .36726$$

Recomponiendo los valores de l_0, l_1, l_2, en base a los valores estacionales dados, será:

$$l_0 = 1 \text{ (por definición)}$$

$$l_1 = \prod P_{oo} \cdot P_{o1} = .91833 \times .945 = .86782$$

$$l_2 = \prod P_{oo} \cdot P_{o1} \cdot p_{11} \cdot p_{12} = .86782 \times .96121 \times .974 = .81247$$

Pero $P_x = L_{x+1} / L_x$ con $Lx = l_x + l_{x+1} / 2$ como aproximación lineal de

$$L_x = \int_x^{x+1} l_x \, dx$$ (Pielou, 1977 , Vandermeer, 1981).

Reemplazando por los valores numéricos:

$$L_0 = \frac{l_0 + l_1}{2} = \frac{1 + .86782}{2} = .93391$$

$$L_1 = \frac{l_1 + l_2}{2} = \frac{.86782 + .81247}{2} = .84014$$

$$L_2 = \frac{l_2 + l_3}{2} = \frac{.81247 + 0}{2} = .40624$$

Luego:

$$P_{01} = {}^{L_1}/_{L_0} = .89959$$

$$P_{12} = {}^{L_2}/_{L_1} = .48354$$

con lo que la matriz M_C de Leslie será:

$$M_C = \begin{bmatrix} .38562 & .44071 & .36726 \\ .89959 & 0 & 0 \\ 0 & .48354 & 0 \end{bmatrix}$$

Sus autovalores son:

$$\lambda_0 = \underline{.96669}$$

$$\lambda_1 = -.29054 + .28434i \qquad |\lambda_1| = |\lambda_2| = .40653$$

$$\lambda_2 = -.29054 - .28434i$$

y su autovector dominante (normalizado) es:

$$\mu_c = \begin{bmatrix} 1.000 \\ .931 \\ .465 \end{bmatrix}$$

que como vemos difiere de μ_A y μ_B.

El autovalor dominante es mayor en este caso que en A ó B en un 5% aproximadamente con lo cual, con los datos tratados de esta manera, la población mostrará una tasa de crecimiento mayor (o de decrecimiento menor).

El cociente entre los módulos de los dos primeros autovalores es en A y B de 3.087 y en el caso C de 2.378.

Es así que la población tratada con el método C mostrará en este caso una mayor sensibilidad a las perturbaciones estructurales, expresada como un más lento retorno a la estabilidad.

Cuando el número de clases de edad es grande tienden a aproximarse estos distintos tipos de modelos. Si además P_o no es muy bajo y r es pequeño (o λ es cercano a uno) la diferencia será menor.

Conviene aclarar aquí algunos aspectos que hacen a la determinación de los P_x y su relación con l_x, de acuerdo a lo visto cuando se obtuvieron los valores numéricos aproximados de P_x que conforman la matriz C.

Como este punto es importante que quede claro desde una mira teórica, analizaremos los valores de l_x, L_x y P_x para los casos extremos de poblaciones que presentan generaciones superpuestas, que son: las que tienen períodos reproductivos concentrados (se reproducen por pulsos) y las que el hecho reproductivo no se interrumpe a lo largo del tiempo, a las que llamamos de flujo contínuo.

a) Poblaciones de flujo contínuo.

Llamamos aquí poblaciones de flujo contínuo a las que no presentan picos definidos de reproducción sino que ésta es permanente a lo largo del tiempo (p.ej. el año) sin momentos de producción nula.

Un ejemplo de reproducción contínua (aunque presenta pequeños picos estacionales, Hutchinson, 1979) es la especie humana y talvéz algunas especies de ambientes poco variables.

En este análisis consideramos que los m_x y l_x son constantes a lo largo del tiempo t y solo varían para los distintos x.

Nuestros postulados iniciales, siempre a los efectos de simplificar el tema, son:

1) El citado anteriormente acerca de la constancia de m_x y l_x.

2) La población es estacionaria (r=0).

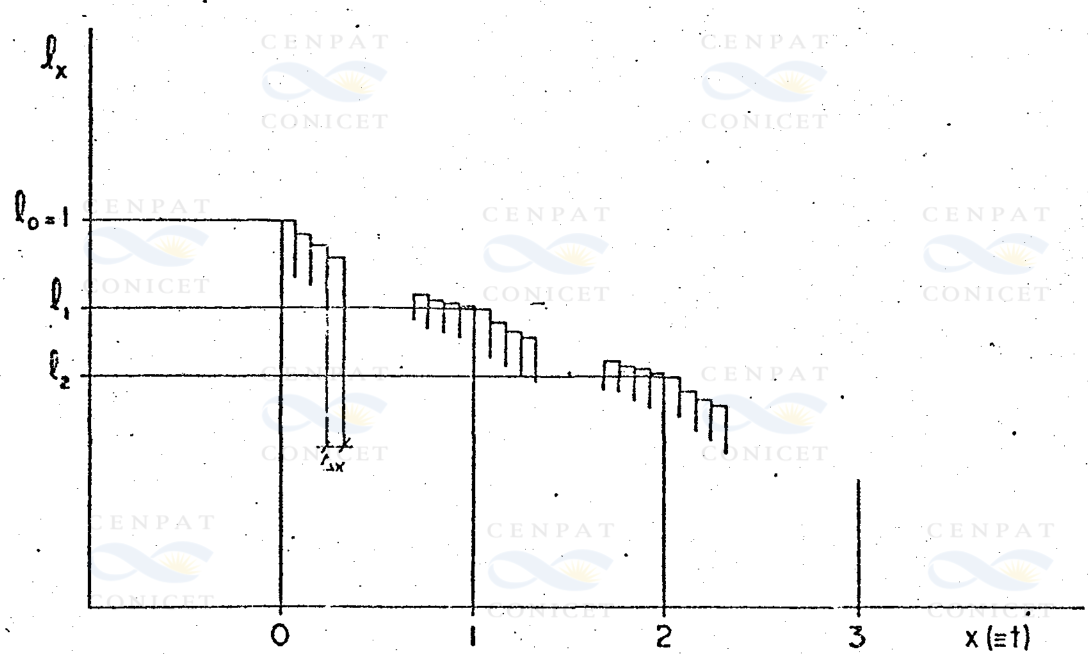
3) La escala de tiempos la consideramos coincidente con la escala de edades (tomamos años por comodidad en la explicación).

Al ser r=0, de la discretización de la ecuación tabla de vida tendremos:

$$\sum l_x \, m_x = 1$$

o sea que el producto de los l_x por sus respectivas frecuencias maternales m_x iguala a $l_o = 1$ y la población permanece estacionaria.

En cualquier instante t = 0 fijado, nuestra estructura poblacional relativa a $l_o = 1$ será:



Si adoptamos como unidad de tiempo el año para acotar la edad, al haber reproducción contínua dentro de cada clase de edad x encontraremos individuos de edad x+6 días, x+3 1/2 mes, etc.

Los representantes de cada clase de edad x (entre x y x+1) que llamamos $L_{x,x+1}$ ó abreviadamente L_x serán: (L_x tiene dimensión cantidad por tiempo).

$$L_x \doteq \int_x^{x+1} l_x \, dx$$

pero (Rey, Pastor, Pi Calleja y Trejo, 1952, p.654):

$$\int_a^b f(x)dx = \lim_{\Delta x \to 0} \sum f(x) \Delta x$$

Vemos que podemos aproximar a la integral con una sumatoria.

Al intervalo $x \to x+1$ lo dividimos en "n" pequeños intervalos discretos $\Delta x = h$ tal que:

$$n \cdot \Delta x = n \cdot h = (x+1) - x = 1$$

La sumatoria será entonces:

$$L_x = \sum_x^{x+nh} l_x \, h$$

ya que $n \cdot h = 1$ y $\Delta x = h$

Desarrollando:

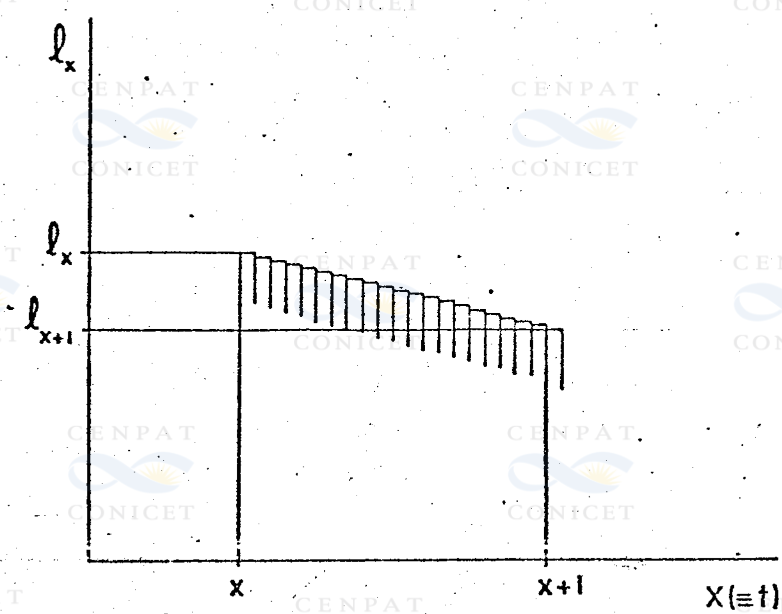
$$L_x = l_{x,x+h} \cdot h + l_{x+h,x+2h} \cdot h + \ldots\ldots + l_{x+1-h,x+1} \cdot h$$

Sacando h factor común y reemplazando h por 1/n:

$$L_x = \frac{l_{x,x+h} + l_{x+h,x+2h} + \ldots\ldots + l_{x+1-h,x+1}}{n}$$

que es el promedio de los pequeños $l_{(i)}$ de cada intervalo h considerado (o el alto de las barras en el gráfico anterior).

Si el patrón de supervivencia es lineal como en la figura.



será

$$L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$$

(Si la tasa de mortalidad es constante dentro del intervalo considerado (x a x+1), al hacer esta aproximación se sobreestiman los valores de L_x).

El valor de P_x es entonces:

$$P_x = \frac{L_{x+1}}{L_x} = \frac{1/2\ (l_{x+1} + l_{x+2})}{1/2\ (l_x + l_{x+1})} = \frac{l_{x+1} + l_{x+2}}{l_x + l_{x+1}}$$

Si la tasa intraclase es la misma para los intervalos contíguos, el valor de P encontrado es correcto para esos intervalos.

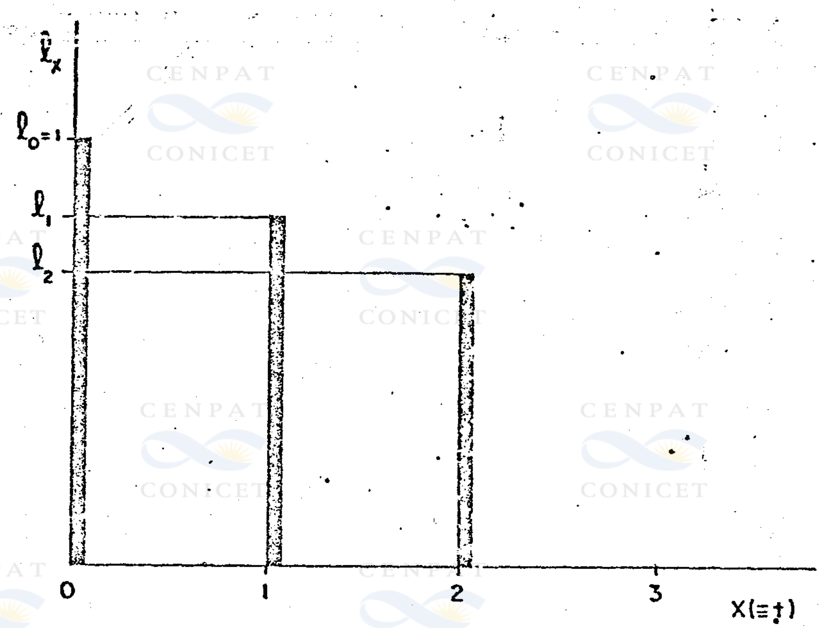
b) Poblaciones pulsantes.

Llamamos aquí poblaciones pulsantes a las de especies que se reproducen en forma concentrada en determinados períodos (generalmente determinadas estaciones del año) lo que ocurre en la mayoría de las poblaciones animales, (Caughley, 1980).

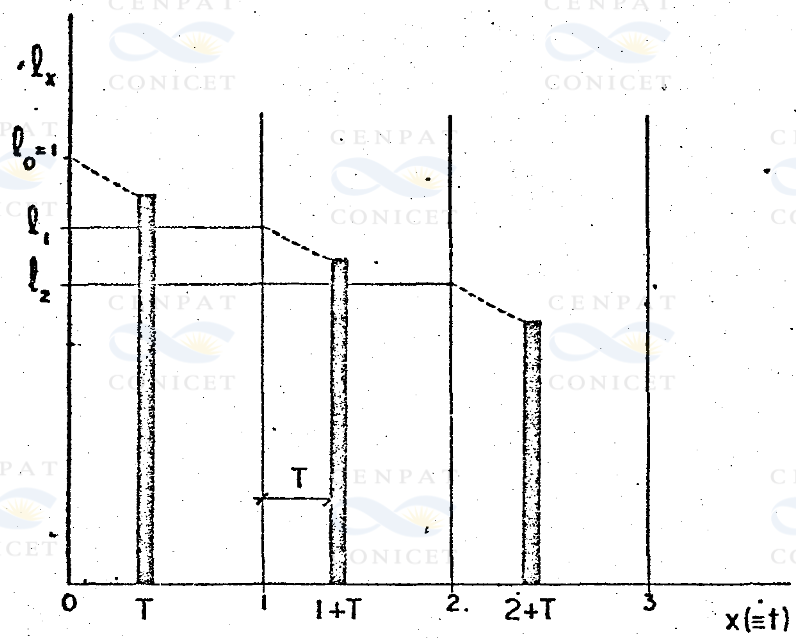
Estas poblaciones presentan temporadas o picos de actividad reproductiva y actividad prácticamente nula el resto del año, hasta repetir el ciclo el período (año) siguiente.

Como antes, tomamos los mismos postulados pero consideramos que la producción de crías se efectúa en forma instantánea en un dt.

Si observamos la población en el instante inmediatamente posterior a la reproducción, y graficamos la cantidad de individuos como referidos a $l_o = 1$ su estructura será del tipo:



Luego de un cierto tiempo T su estructura será:



Como los únicos representantes de la población en cada instante son los que restan de los que nacieron en los sucesivos períodos (en ese infinitésimo reproductivo dt), será:

$$L_x = \int_x^{x+1} l_x \, dx = l_x$$

Por lo tanto:

$$P_x = \frac{L_{x+1}}{L_x} = \frac{l_{x+1}}{l_x}$$

cualquiera sea el momento de la observación.

Para que la información proveniente de observaciones de distintos períodos (años) sea compatible, estas deben ser tales que conserven la distancia con el pulso reproductivo. Recordar que esto ya se había hecho notar al hacer el análisis matricial o sea que es un argumento más a favor de la consistencia.

Aún en el caso que el patrón de supervivencia dentro de los intervalos sea el mismo para todas las clases de edad es necesaria esta precaución. La frecuencia maternal corresponde a la definición, pero para el pico reproductivo. La cantidad de crías producidas por cada clase de edad será $l_x \cdot m_x$ siendo l_x el valor relativo de cada clase de edad en el tiempo $t = 0, x, x+1 \ldots$

Con un ejemplo numérico revisaremos los conceptos anteriores.

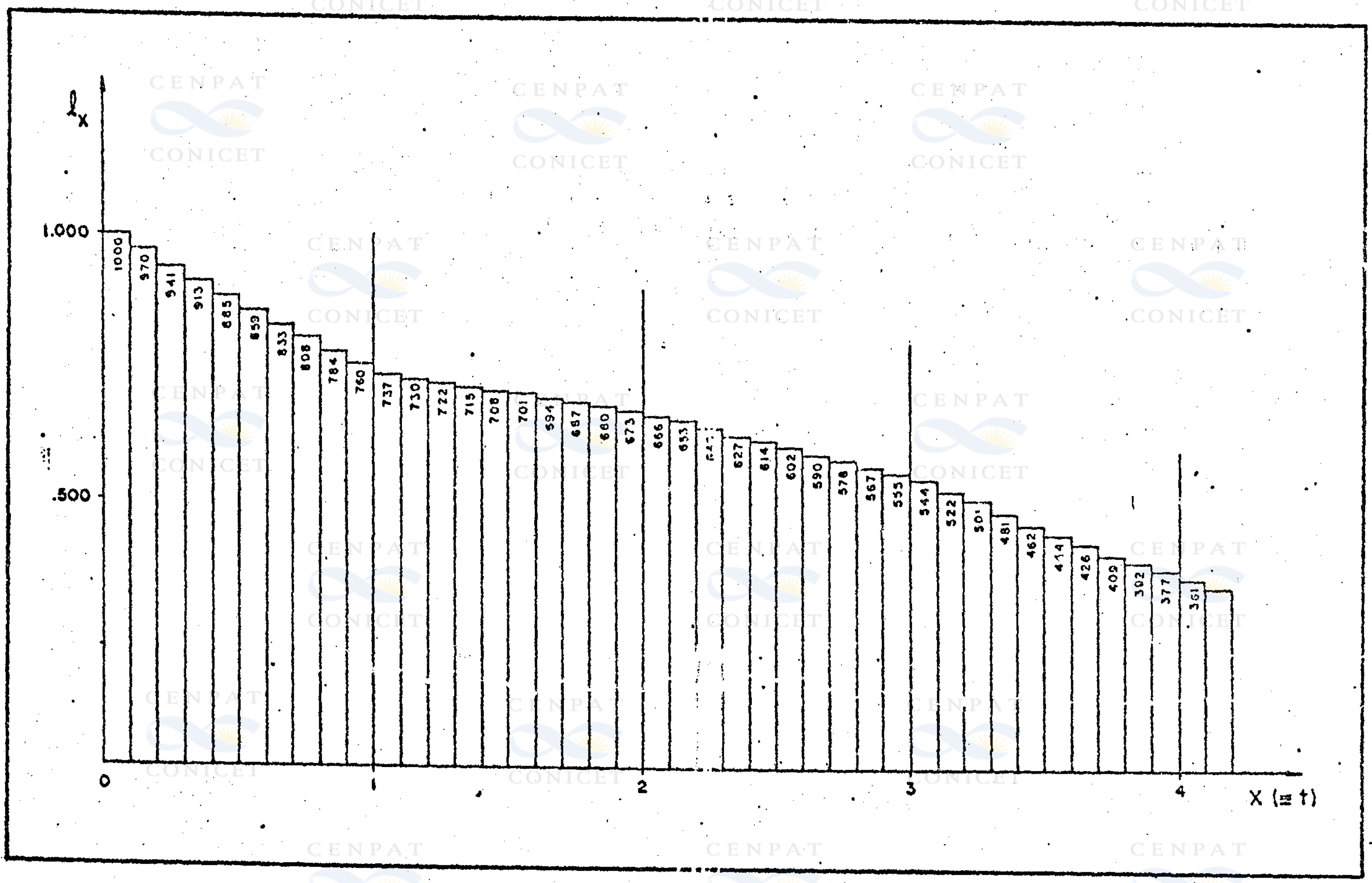
En la figura siguiente se ha representado una población estacionaria (relativa a $l_o = 1000$) con cada intervalo de edad (x a x+1) dividido en 10 pequeños intervalos.

La tasa de mortalidad dentro de cada uno de estos pequeños intervalos de edad: $d_{x})_h$, la consideramos constante, lo cual significa que dentro de cada período h se muere una fracción determinada de los individuos de la clase de edad correspondiente.

Los valores tomados en el ejemplo son:

$$d_{o})_h = .03, \; d_{1})_h = .01, \; d_{2)h} = .02 \;\; \text{y} \;\; d_{3)h} = .04$$

Como anteriormente, la escala de edades y tiempo la tomamos coincidente.



l_x
1.000
.500
0
1
2
3
4
X (≡ t)

Esta figura representa, para nuestro ejemplo, una población estacionaria de flujo contínuo observada en un instante t cualquiera. (Si quisieramos también la podríamos observar como una población pulsante con reproducción en t = 0, 1, 2 ... y entonces cada barra representaría la cantidad de individuos que van sobreviviendo de los 1000 originales a lo largo del tiempo. Ya no sería una "instantánea" de nuestra población sino una observación temporal).

Volviendo al ejemplo, no estamos afirmando que es necesario obtener información de este tipo -prácticamente imposible, salvo en laboratorio- sino que posiblemente este análisis y el posterior puedan aclarar los conceptos antes expuestos.

Calcularemos los valores de L_x y P_x de las siguientes formas:

1) $L_x = \sum_{x}^{x+h} l_x . h$

$L_o = 875,3$

$L_1 = 704,7$

$L_2 = 609,2$

$L_3 = 455,8$

-----

y los valores de $P_{x,\ x+1}$ (abreviadamente P_x) $= \dfrac{L_{x+1}}{L_x}$

$P_o = L_1/L_o = .805$

$P_1 = L_2/L_1 = .864$

$P_2 = L_3/L_2 = .748$

Esta forma, con los intervalos h suficientemente pequeños, sería la correcta para obtener los valores de L_x y P_x.

2) Con $L_x = 1/2\ (1_x + 1_{x+1})$

Habíamos dicho anteriormente que si la tasa es constante dentro del intervalo esta manera de obtener L_x sobreestima este valor. Esta afirmación es cierta si se considera la información intrínseca del intervalo reemplazando 1_{x+1} por 1_{x+1-h}.

En caso de tomar 1_{x+1}, el valor de L_x obtenido depende de la relación de las tasas de mortalidad (o supervivencia) interna de los intervalos de edad contiguos.

Con nuestros valores numéricos:

$L_o = 1000 + 737\ /\ 2 = 868{,}5$		$P_o = .808$	
$L_1 = 701{,}5$	y	$P_1 = .861$	
$L_2 = 605$		$P_2 = .748$	
$L_3 = 452{,}5$			

----

3) Si la consideramos como pulsante y con la información tomada en $t = 0, 1, 2, \ldots$ será:

$L_o = 1_o = 1000$

$L_1 = 1_1 = 737$

$L_2 = 1_2 = 666$

$L_3 = 1_3 = 544$

$L_4 = 1_4 = 361$

y los $P_x = L_{x+1} / L_x = l_{x+1} / l_x$ serán

$P_o = .737$

$P_1 = .904$

$P_2 = .817$

$P_3 = .665$

Conviene observar que si la información la obtenemos en cualquier otro intervalo, los resultados son distintos: vg: t = 1/2, 1 + 1/2, 2 + 1/2...

$P_o = 708/885 = .800$

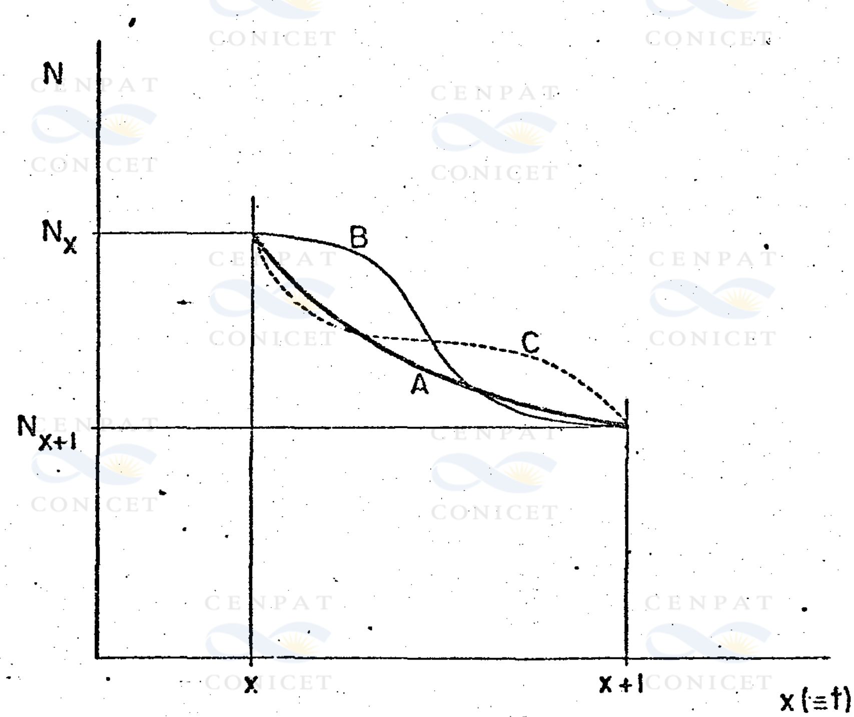
$P_1 = .867$

$P_2 = .752$

En este ejemplo numérico consideramos que la tasa de supervivencia dentro de la clase es constante lo cual, si bien muchas veces no es cierto, se toma generalmente como hipótesis al no poseer mayor cantidad y calidad de información.

Veremos ahora algunos posibles patrones de supervivencia intraclase para una población pulsante estacionaria con reproducción anual.

Cabe aclarar que el análisis que se hace no pretende generalizar para ningún grupo de especies sino que simplemente se toma como ejercicio metodológico previo a la planificación de un estudio de dinámica. Podemos pensar que la supervivencia intraclase tenga alguno de los patrones siguientes:



Tipo A)

Si no hay ningún factor de mortalidad que actúe en forma concentrada en determinada época del año y si estos actúan como función del número de individuos en cada instante se obtiene una curva del tipo A.

La tasa de mortalidad intraclase es constante para cada pequeño intervalo h.

Luego será:

$$N_{x+h} = N_x . (1- \text{tasa de mortalidad dentro del intervalo})$$

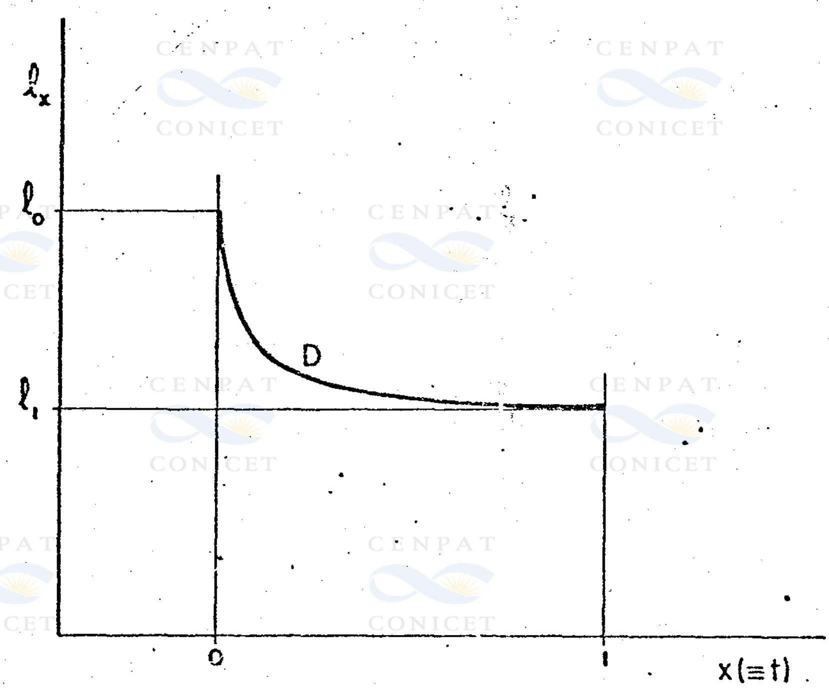
Tipo B)

Describen el caso en que algún o algunos factores de mortalidad (ó causas de muerte) actúen en forma concentrada en determinada época del año (p.ej.predación). En la figura se ha representado el caso de una disminución de supervivencia provocada por el stress térmico-nutricional de invierno tal como suele ocurrir en algunas zonas.

Un caso especial de concentración nos puede dar curvas del tipo C donde el factor principal de mortalidad está relacionado con la actividad reproductiva por problemas en la producción de crías (p.ej: partos en primíparas) y en los momentos de fecundación (p.ej. luchas) si esta es subsiguiente a la producción de las crías como en el ejemplo.

Lo más lógico es suponer que las curvas reales son intermedias ó superposiciones de estas A, B y C.

Para la primera clase de edad, intervalo $l_o \longrightarrow l_1$ probablemente en muchas especies abundan las curvas del tipo A y B más la D de la figura:



donde la gran mortalidad está asociada a los períodos críticos postnatales.

El planteo inicial con este tipo de análisis, basado en un conocimiento bio-etológico previo, ayudará a la planificación general ya que si el patrón de supervivencia se aleja mucho del que definimos como A pueden presentarse algún tipo de problemas.

Generalmente es más importante enfatizar en estos aspectos -de patrón de supervivencia intraclase- en las primeras clases de edad.

En términos generales debe adaptarse el método de análisis que más se adapte a nuestra posibilidad de toma de datos básicos y a los objetivos del estudio.

Por último haremos algunas consideraciones acerca del momento de los censos y recuentos.

En general, para trabajar en estos y otros modelos de dinámica de poblaciones se cumplirá:

1) El condicionante máximo de la época en la cual realizar los censos es la accesibilidad de la población, accesibilidad en presencia y posibilidades de recuento. Obviamente no podemos contar aves migratorias cuando están en otro hemisferio o elefantes marinos en su etapa anual de vida pelágica. Muchas veces operativamente se facilita el trabajo durante parte del proceso reproductivo; las épocas de parición, de nidificación y puesta, etc. son aptas para los recuentos y muchas veces ventajosas desde el punto de vista de los modelos; ya que existe más aproximación en el cálculo de los m_i, f_i y Po, parámetros fundamentales de la dinámica.

2) Elegir épocas en las cuales la diferenciación por clases ó grupos de edad (y por supuesto en los sexos) sea máxima.

3) Si se piensa en hacer recuentos anuales a lo largo del tiempo -indis-

pensable para trabajar en dinámica- se debe procurar censar siempre en la misma época, para especies de reproducción contínua ó a la misma distancia del momento de la reproducción para especies que se reproducen por pulsos. Conviene fijar criterios inicialmente, corregirlos si es necesario y luego mantenerlos.

4) Por último, repetiremos, citando a K.E.F. Watt: "Si elegimos el modelo que va a ser utilizado para la interpretación de los datos antes de comenzar con su recolección -que es el procedimiento racional- colectaremos precisamente el tipo y cantidad de datos requeridos por nuestro modelo y tendremos un programa de investigación eficiente".

BIBLIOGRAFIA SELECCIONADA

I) LIBROS

AITKEN, A.C. (1945?): Determinantes y matrices, 4ªed. Ed. Dossat. Buenos Aries, pp. 151.

AYRES, F. (1969). Teoría y problemas de Matrices, Mc Graw-Hill, Mexico, pp. 217.

BARTLETT, M.S., HIORNS, R.W. (1977): The mathematical theory of the dynamics of biological populations. Academic Press-London, 3°ed. pp.347

BATSCHELET, E. (1979): Introduction to mathematics for life Scientists 3ed. Springer-Verlag. pp. 643.

BOUTELOUP, J. (1966): Cálculo de matrices. Eudeba pp.118

* CAUGHLEY, G. (1980): Analysis of vertebrate populations. John Wiley. pp.234

* CLARK, C.W. (1976): Mathematical bioeconomics, the optimal management of renewable resources. John Wiley, pp.352.

CIANG, CHIN LONG (1980): An introduction to stochastic processes and their applications, R.W. Krieger Pub. Co. New York pp. 517.

DOLL, J.P.; ORAZEM, F. (1978): Production economics, theory with applications. Wiley, pp.406.

** EMLEN, J.M. (1973); Ecology: An evolutionary approach. Addison-Wesley, pp.493.

GANTMACHER, F.R. (1977): Matrix theory, Chelsea; T.I. pp.374, T.II. pp.276.

---

* Elemental recomendada.

** Lectura adicional recomendada

Sin asterisco: lectura adicional, alternativa o de consulta.

** HUTCHINSON, G.E. (1981): Introducción a la ecología de poblaciones, Blume, pp.492.

** IOSIFESCU, M. (1980): Finite Markov processes and their applications. Wiley, pp.295.

* LEGENDRE, L., LEGENDRE, P. (1979): Ecologie numerique. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec:T.II. pp. 247

** PIANKA, E.R. (1982): Ecología evolutiva. Omega, pp. 365.

PIELOU, E.C. (1969): An introduction to mathematical ecology. Wiley. pp.286

PIELOU, E.C. (1974): Population and community ecology-Principles and methods. Gordon & Breach. pp.

* PIELOU, E.C. (1977): Mathematical Ecology. Wiley. pp.385.

* SEARLE, S.R. (1966): Matrix algebra for the biological sciences. Wiley pp.296

VANDERMEER, J. (1981): Elementary mathematical ecology. Wiley. pp. 294.

II) PUBLICACIONES:

BEDDINGTON, J.R., TAYLOR, D.B. (1973). Optimum age specific harvesting of a population. Biometrics. dec. 801-809.

BEDDINGTON, J.R. (1974): Age distribution and the stability of simple discrete time population models. J. Theor. Biol. 47, 65-74.

BEDDINGTON, J.R., MAY, R.M. (1977). Harvesting natural populations in a randomly fluctuating environment. ???29, 463-465.

* CAUGHLEY, G. (1966). Mortality patterns in mammals. Ecology. Vol. 47 Nº 6, 906-918,

* CAUGHLEY, G. (1967). Parameters for seasonally breeding populations. Ecology. Vol. 48. Nº 5, 834-839.

* CAUGHLEY, G. (1971). Rate of increase. J. of Wildl.Manag.35.4, 658-663.

** CÓLE, L.C. (1954). Some features of random population cycle. J.of Wildl. Manag. 18.1, 2-24.

COOKE, D.; LEON, J.A. (1976). Stability of population growth determined by 2x2 Leslie matrix with density-dependent elements.Biometrics 32,435-442.

* DARWIN, J.H.; WILLIAMS, R.M. (1964). The effect of time of hunting on the size of a rabbit population. N.Zeal.J. of Sci.7, 341-352.

* DEMETRIUS, L. (1969). The sensitivity of population growth rate to perturbations in the life cycle components. Math.Biosci.4, 129-136.

* DOUBLEDAY, W.G. (1975). Harvesting in matrix population models. Biometrics 31, 189-200.

GILPIN, M.E., AYALA, F.J. (1973). Global models of growth and competition. Proc. Nat.Acad.Sci. USA. 70.12, part I, 3590-3593.

GOODMAN, L.A. (1967). On the reconciliation of mathematical theories of population growth. J.R.Statist. Soc. ?? part. 4, 541-553.

** 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.

GOODMAN, L.A. (1969). The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors. Biometrics, Dec.659-681.

GUCKENHEIMER, J., OSTER, G., IPAKTCHI, A. (1977). The dynamics of density dependent population models. J. Math. Biol. 4, 101-147.

* HARRISON, G.W. (1979). Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence and variability. Amer. Nat. 113,5; 659-669.

HOLLING, C.S. (1964). The analysis of complex population processes. Can. Entom. 96, 335-347.

** KEYFITZ, N. (1967). Reconciliation of population models: matrix, integral ecuation and partial fraction. J.R. Statist. Soc.Part1, 61-83.

KEYFITZ, N.; MURPHY, E.M. (1967). Matrix and multiple decrement in Population analysis. Biometrics,Set, 485-503.

* LEFKOVITCH, L.P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics, march, 1-18.

* LEFKOVITCH, L.P. (1966). A theoretical evaluation of population growth after removing individuals from some age groups.Bull.Ent.Res.57, 437-445.

* LESLIE, P.H. (1945): On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika 33, part III, 183-212.

LESLIE , P.H. (1948). Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrika 35, III, IV, 213-245.

LESLIE, P.H. (1948). On the distribution in time of the births in successive generations. J.R. Stat. Soc. Ser. A, III, 44-53.

* LESLIE, P.H (1959). The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations. Phys.Zool. 32,3, 151-159.

LEVINS, R. (1966). The strategy of model building in population biology. Am. Scientist, 54, 4, 421-431.

LEWIS, E.G. (1942). On the generation and growth of a population. Sankyā. 6,1, 93-96.

MEATS, A. (1971). The relative importance to population increase of fluctuations in mortality, fecundity and the time variables of the reproductive schedule. Oecologia (Berl) 6, 223-237

MENDELSSOHN, R. (1976). Optimization problems associated with a Leslie matrix. Amer. Nat. 110, 973, 339-349.

MURDOCH, W.W. (1970). Population regulation and population inertia. Ecology. Vol. 51, 3, 497-502.

PENNYCUICK, C.J.; COMPTON, R.M. BECKINGHAM, Linda. (1968). A computer model for simulating the growth of a population, or of two interacting populations. J. Theor. Biol., 18, 316-329.

POLLARD, J.H. (1966). On the use of the direct matrix product in analysing certain stochastic population models. Biometrika. 53,3 y 4, 397-415.

REED, W.J. (1978). The steady state of a stochastic harvesting model. Math. Biosci. 41, 273-307.

SKELLAM, J.G. (1967). Seasonal periodicity in theoretical population ecology. Fifth Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob. 4:179-205

SOUTHWOOD, T.R.E., MAY, R.M., HASSELL, M.P., CONWAY, G.R. (1974). Ecological strategies and population parameters. The Amer. Nat. 108,964, 791-804.

SYKES, Z.M. (1969). On discrete stable population theory. Biometrics, June, 285-293.

USHER, M.B. (1966). A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. J. Appl. Ecol. 3, 355-367.

USHER, M.B., WILLIAMSON, M.H. (1970). A deterministic matrix model for handling the birth, death, and migration processes of spatially distributed populations. Biometrics. 26, 1-12.

* USHER, M.B. (1972). Developments in the Leslie matrix model . p.29-61 in: 12th. Symposium of the British Ecological Society. Math. Models in Ecology, J.N.R. Jeffers (ed). Blackwell Scientific Publications. pp. 398.

VANDERMEER, J.H. (1975). On the construction of the population projection matrix for a population grouped in unequal stages. Biometrics, 31, 239-242.

** VANDERMEER, J.H. (1978). Choosing category size in a stage projection matrix. Oecologia (Berl), 32, 79-84.

WILLIAMSON, M.H. (1959). Some extensions of the use of matrices in population theory. Bull. of Math. Biophysics, 21, 13-17.

CENTRO NACIONAL PATAGONICO

Director : Lic. CICILEO, Hernán David.
Director del Programa Ecología de Zonas Aridas y Semiáridas: Lic. GARRIDO, José Luis
Director del Programa Física Ambiental: Dr. BARROS, Vicente Ricardo
Director del Programa Biología Marina: Lic. ZAIXSO, Héctor Eliseo

Comité Asesor de Publicaciones:

Geol. BELTRAMONE, Carlos
Ing. ESTEVAN, Eduardo Arturo
Dr. COSZTONYI, Atila E.
GARCIA BARROS, Liliana (Biblioteca)
Lic. ORTEGA, Pedro Horacio (Coordinador)

Comité Asesor de Evaluación:

Ing. ANDERSON, David
Dr. ANGELESCU, Victor
Dr. ASENSI, Aldo
Lic. BERRI, Guillermo
Dr. BOSCHI, Enrique
Dr. CEREZO, Alberto
Dr. MENNI, Roberto
Dr. FONDEROS, Ricardo
Dr. SCHNACK, Juan
Ing. SORIANO, Alberto
Dr. VARGAS, Walter M.
Dr. ORIANS, Gordon

Servicio de Canje:

Sra. Liliana García Barros
Jefa Biblioteca
28 de Julio Nro. 28
(9120) - Puerto Madryn - Chubut

Envío de manuscritos:

Lic. Pedro Horacio Ortega
Servicio Centralizado de Publicaciones
28 de Julio Nro. 28
(9120) - Puerto Madryn - Chubut

76983 Centro Nacional Patagónico - CONICET
Hecho el depósito que establece la Ley 11.723

INFORMA
EL COMITE ASESOR DE PUBLICACIONES

El Comité Asesor de Publicaciones pone en conocimiento de los autores y usuarios las categorías de publicaciones editadas por el Centro Nacional Patagónico :

CONTRIBUCION
BOLETIN
PUBLICACIONES ESPECIALES
MISCELANEAS

La serie CONTRIBUCION continuará con la misma numeración asignada desde su creación. Esta serie deberá ajustarse a las Normas previstas para la preparación de originales, distribuída oportunamente.

En el caso de las categorías BOLETIN, PUBLICACIONES ESPECIALES y MISCELANEAS, se recomienda respetar, en su mayor medida, las mencionadas Normas.