



FACULTAD DE CIENCIAS
ECONÓMICAS Y EMPRESARIALES

GRADO EN ECONOMÍA

Una Introducción a la dinámica de poblaciones

Trabajo Fin de Grado presentado por Nicolás Merchán Moodie, siendo el tutor del mismo Don Francisco Velasco Morente

Vº. Bº. del Tutor/a/es/as:

D. Francisco Velasco Morente

Alumno/a:

D. Nicolás Merchán Moodie

Sevilla, junio de 2020



**GRADO EN ECONOMÍA
FACULTAD DE CIENCIAS ECONÓMICAS Y EMPRESARIALES**

**TRABAJO FIN DE GRADO
CURSO ACADÉMICO (2019-2020)**

TÍTULO:

UNA INTRODUCCIÓN A LA DINÁMICA DE POBLACIONES

AUTOR:

NICOLÁS MERCHÁN MOODIE

TUTOR:

Dr. FRANCISCO VELASCO MORENTE

DEPARTAMENTO:

DEPARTAMENTO DE ECONOMÍA APLICADA I

ÁREA DE CONOCIMIENTO:

MÉTODOS CUANTITATIVOS PARA LA ECONOMÍA Y LA EMPRESA

Resumen

A lo largo del trabajo se analizan diversos modelos poblacionales mediante sistemas de ecuaciones diferenciales. Comenzamos el capítulo I analizando los modelos básicos de crecimiento poblacional, siendo éstos el modelo de crecimiento malthusiano (en el que la población crece de forma exponencial) y el modelo de crecimiento logístico (en el que la población tiende a estabilizarse en un determinado nivel poblacional).

En el capítulo II se analizan algunos modelos de poblaciones de varias especies, realizándose este análisis tanto desde una óptica cualitativa (mediante la elaboración de los correspondientes retratos fase) como desde una óptica cuantitativa (resolviéndose los sistemas de ecuaciones diferenciales). De entre estos modelos, podemos destacar el modelo de Lotka-Volterra, también conocido como modelo presa-depredador.

En relación con el tercer y último capítulo, se hace referencia a cómo se estructuran las poblaciones por edad y a cómo cambia esta estructura con el paso del tiempo. Para ello, se hace uso del modelo de Leslie (Lynch, 2017), el cual nos permite conocer cómo se distribuyen por grupos de edad los individuos de una misma especie en un momento determinado. Para ello, hemos de hacer uso de la llamada matriz de Leslie.

Se finaliza el trabajo exponiendo las principales conclusiones alcanzadas a lo largo del mismo.

PALABRAS CLAVE:

Dinámica de poblaciones; Modelo de crecimiento poblacional; "Over-Crowding"; Modelo de Lotka-Volterra; Retrato fase; Matriz de Leslie

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| CAPÍTULO 1: LOS MODELOS POBLACIONALES BÁSICOS..... | 3 |
| 1.1. EL MODELO DE CRECIMIENTO MALTHUSIANO..... | 3 |
| 1.2. EL MODELO DE CRECIMIENTO LOGÍSTICO..... | 4 |
| 1.3. UNA APLICACIÓN DE LOS MODELOS DE CRECIMIENTO MALTHUSIANO Y LOGÍSTICO..... | 7 |
| CAPÍTULO 2: DINÁMICA DE POBLACIONES CON VARIAS ESPECIES..... | 10 |
| 2.1. DINÁMICA DE POBLACIONES CON VARIAS ESPECIES: UN ANÁLISIS CUALITATIVO..... | 10 |
| 2.1.1. Modelo presa-depredador sin “over-crowding” (Modelo de Lotka Volterra)..... | 11 |
| 2.1.2. Modelo competitivo con “over-crowding”..... | 15 |
| 2.2. DINÁMICA DE POBLACIONES CON VARIAS ESPECIES: UN ANÁLISIS MATEMÁTICO..... | 18 |
| CAPÍTULO 3: POBLACIONES ESTRUCTURADAS POR GRUPOS DE EDAD..... | 24 |
| 3.1. EL MODELO DE LESLIE..... | 24 |
| CONCLUSIONES..... | 28 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 31 |

INTRODUCCIÓN

En la década de 1920, los ecologistas comenzaron a estudiar las poblaciones de dos especies del Ártico, el lince (el depredador) y la liebre (la presa). Analizando la serie temporal de sus poblaciones se percataron de que éstas no oscilaban de forma aleatoria, sino que se repetían un patrón de forma constante cada diez años (Garfinkel, Shevtov y Guo, 2017).

Lo que pretende la dinámica de poblaciones es entender qué puede estar causando estas oscilaciones. Para ello, es necesario prestar atención a la relación dinámica que se produce entre ambas especies, construyendo un modelo que refleje sus interacciones. Incluso un modelo sencillo construido mediante el lenguaje verbal explica un hecho interesante; la población de la presa afecta positivamente a la población del depredador, mientras que la población del depredador afecta negativamente a la de la presa.

No obstante, a la hora de realizar predicciones sobre las poblaciones, este modelo verbal presenta un problema. Supóngase que partimos de ciertas poblaciones de depredador-presa. Según este modelo, el depredador caza, por lo que aumenta el número de depredadores y disminuye el de presas. Como ahora tenemos un número alto de depredadores y una bajo de presas, el sistema no puede continuar al mismo ritmo, llegando a disminuir el número de depredadores. Pero ¿Qué ocurre luego? El problema está en que nuestro sistema presenta realimentación o “feedback”, lo que implica que la población del depredador afecta a la de la presa y viceversa, por lo que es difícil predecir el comportamiento de nuestro sistema de poblaciones a partir de este tipo de modelo verbal.

Es aquí donde entran en juego los modelos matemáticos de ecuaciones diferenciales, los cuales sí van a ser útiles a la hora de predecir y entender la evolución de las poblaciones. El objetivo de este trabajo es plantear diversos modelos poblacionales y entender cómo funcionan para poder realizar predicciones acerca del futuro de las poblaciones.

Siguiendo con la relación presa-depredador, hemos de tener en cuenta que en ésta se produce tanto una realimentación negativa, en tanto que, si aumenta la población de la presa, aumenta la del depredador, y el aumento de la población del depredador disminuye la de la presa, como una realimentación positiva, en tanto que, si aumenta la población de cualquiera de las especies, se produce un aumento del número de nacimientos dentro de esa especie lo que aumenta su población.

Por esta y otras razones, en ocasiones los sistemas con realimentación (los cuales son bastante comunes en la naturaleza) evolucionan de forma contraria al razonamiento intuitivo. Por ejemplo, supóngase que se desea reducir el número de tiburones en un ecosistema. Para ello se podría optar simplemente por remover a varios tiburones del ecosistema. Sin embargo, esta acción suele tener el efecto contrario al deseado en tanto que el hecho de remover tiburones disminuye la presión sobre los atunes (la presa y alimento de los tiburones), que aumentan en número superando a la población de atunes anterior a la intervención. Este mayor número de atunes da lugar a un aumento del número de tiburones que hace que éstos aumenten por encima del nivel inicial. Por tanto, la reducción arbitraria del número de tiburones ha dado lugar a una mayor población final de tiburones.

El hecho de que estos modelos permitan superar problemas derivados de razonamientos intuitivos justifica el interés por el uso de modelos matemáticos. Con esto, queda claro que incluso un modelo matemático sencillo, puede ofrecer una mejor predicción sobre una población evitando así intervenciones ingenuas e inefectivas, como la del ejemplo anterior. De aquí, nuestro interés por el uso de modelos dinámicos que nos van a permitir comprender los diferentes sistemas, entendiendo así las relaciones que se producen entre las especies, lo que a su vez nos permite realizar predicciones sobre las poblaciones y estudiar su evolución.

CAPÍTULO 1

LOS MODELOS POBLACIONALES BÁSICOS

1.1 EL MODELO DE CRECIMIENTO MALTHUSIANO

Para modelizar el crecimiento poblacional habitualmente se utilizan ecuaciones diferenciales, donde el crecimiento puede ser de personas, animales o incluso bacterias. Aunque el crecimiento en las poblaciones es discontinuo, si la población es muy grande, los aumentos en su tamaño serán muy pequeños, así que podemos considerar que su tamaño cambia de forma continua (en el caso de que esto no sea así, se recomienda el uso de ecuaciones en diferencias para modelizar la evolución de las poblaciones). De este modo, asumimos que la población p , cambia continuamente con el tiempo y que $p(t)$ es diferenciable.

El modelo poblacional más simple para considerar es aquel en el que la población crece a una tasa constante. Se puede formular dicho modelo de la siguiente forma:

$$\frac{dp}{dt} = kp$$

Según esta ecuación la población crece de forma proporcional al tamaño de la población. Esto implica que, a mayor población, mayor será el crecimiento de ésta (mayor será $\frac{dp}{dt}$)

Para resolver la ecuación diferencial se reordenan los términos y se integra.

$$\frac{dp}{p} = k dt;$$

$$\int \frac{dp}{p} = k \int dt; \ln(p) = kt + c;$$

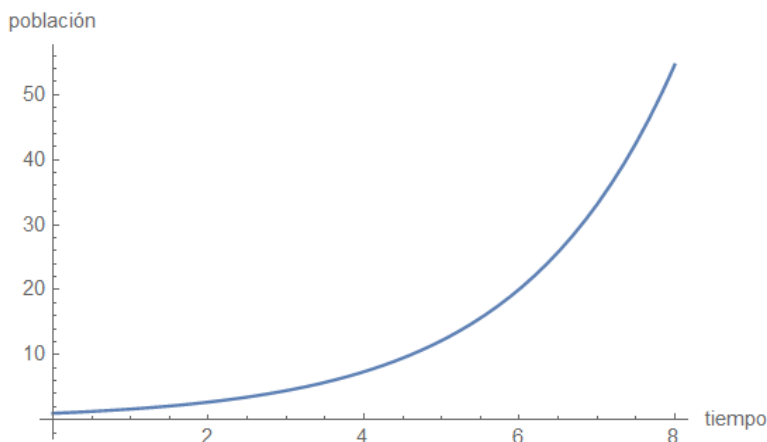
$$e^{\ln(p)} = e^{kt+c}; p = ce^{kt}$$

Si se supone que c es igual a la población en el momento $t=0$, entonces:

$$p = p_0 e^{kt}$$

De aquí se deduce que la población sigue un crecimiento exponencial el cual depende del valor de P_0 (condición inicial), del tiempo (t) y de la constante k . Este primer modelo es conocido como modelo de crecimiento malthusiano

Gráfica 1.1 El modelo de crecimiento malthusiano.



Fuente: Elaboración Propia

Nota: en el gráfico se ha supuesto que $p_0 = 1$ y que $k = 0.5$

1.2 EL MODELO DE CRECIMIENTO LOGÍSTICO

A diferencia del modelo malthusiano, el logístico no supone un crecimiento ilimitado de la población, sino que supone que a medida que aumenta la población de una especie, se produce una competición entre los individuos de la misma especie por los recursos, recursos que son limitados y que impiden que la población crezca de forma indefinida.

Así se puede formalizar el crecimiento de la población en el modelo logístico de la siguiente manera:

$$\frac{dp}{dt} = pa - bp^2 \quad \text{con } a > 0, b > 0 \text{ y } a > b$$

Esta ecuación es conocida como la ecuación del crecimiento logístico (Shone, 2002). Hay que tener en cuenta que $a > b$. Esto implica que cuando la población es pequeña o muy pequeña la población crece rápidamente (el término $-bp^2$ apenas tiene impacto sobre $\frac{dp}{dt}$). Sin embargo, a medida que aumenta la población, el término $-bp^2$ crece llegando a anular el término positivo pa . Por ello en el largo plazo $\frac{dp}{dt} = 0$

Antes de resolver la ecuación diferencial, es recomendable realizar un estudio cualitativo de nuestra ecuación;

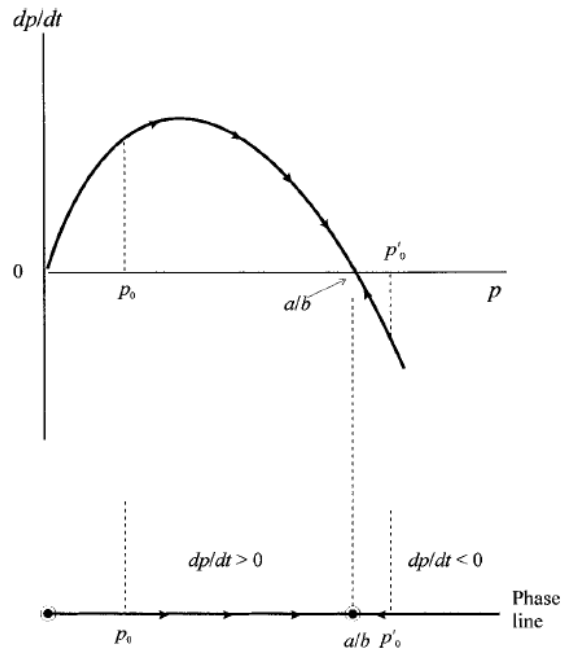
$$dp/dt = p(a - bp)$$

Los puntos de equilibrio de la ecuación del crecimiento logístico son aquellos en los que $\frac{dp}{dt} = \dot{p} = 0$, es decir, aquellos en los que el crecimiento de la población es 0. Estos puntos son $p = 0$ y $a = bp$ ó $p = a/b$. Por tanto, se hallan dos puntos de equilibrio. Por un lado p se estabiliza cuando la población es cero y por otro ésta se estabiliza en el valor a/b .

$$p_1^* = 0 \text{ y } p_2^* = a/b$$

Es importante tener en cuenta que cuando $p > a/b$, $\frac{dp}{dt} < 0$ con lo que la población disminuye con el paso del tiempo, y que cuando $p < a/b$, $\frac{dp}{dt} > 0$ con lo que aumenta la población con el tiempo.

Gráfica 2.1 Análisis cualitativo de la ecuación logística.



Fuente: Ronald Shone (pp.597)

Se procede ahora a resolver la ecuación, con el fin de encontrar una solución explícita para $p(t)$;

$$\frac{dp}{dt} = p(a - bp)$$

$$\int_{p_0}^p \frac{dp}{p(a - bp)} = \int_{t_0}^t dt$$

Para resolver esta integral con mayor facilidad se tiene en cuenta lo siguiente:

$$\frac{1}{p(a - bp)} = \frac{1}{a} \left(\frac{1}{p} - \frac{-b}{a - bp} \right);$$

$$\frac{1}{a} \int_{p_0}^p \frac{dp}{p} - \frac{1}{a} \int_{p_0}^p \frac{-bdp}{(a - bp)} = \int_{t_0}^t dt$$

Resolviendo la integral se obtiene:

$$\left[\frac{1}{a} \ln p - \frac{1}{a} \ln(a - bp) \right]_{p_0}^p = t - t_0;$$

$$\frac{1}{a} \ln\left(\frac{p}{p_0}\right) - \frac{1}{a} \ln\left(\frac{a - bp}{a - bp_0}\right) = t - t_0 ;$$

$$\ln\left(\frac{p(a - bp_0)}{p_0(a - bp)}\right) = a(t - t_0) ;$$

$$p_0(a - bp)e^{a(t-t_0)} = p(a - bp_0)$$

De aquí se puede hallar la solución si se despeja $p(t)$;

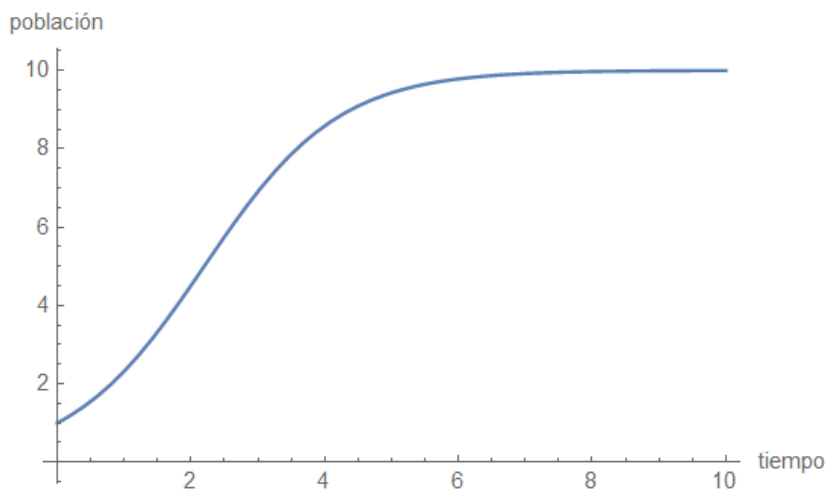
$$p(t) = \frac{ap_0}{bp_0 + (a - bp_0)e^{-a(t-t_0)}}$$

La curva, por tanto, depende de 3 parámetros; a , b y p_0

$P(t)$ representa la función logística, la cual como se sabe es estable cuando t tiende a infinito, estabilizándose en el valor a/b .

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{ap_0}{bp_0 + (a - bp_0)e^{-a(t-t_0)}} \right) = \frac{ap_0}{bp_0} = \frac{a}{b}$$

Gráfica 3.1 El modelo de crecimiento logístico.



Fuente: Elaboración Propia

Nota: en el gráfico se ha supuesto que $p_0 = 1$ y que $a = 1$ y que $b = 0,1$

De este modo se concluye que, bajo este modelo, la población no crece indefinidamente, sino que tiende al valor a/b conforme avanza el tiempo. Por último, y en relación con la gráfica 3, como $a = 1$, $b = 0,1$, la población se estabiliza en el valor 10

1.3 UNA APLICACIÓN DE LOS MODELOS DE CRECIMIENTO MALTHUSIANO Y LOGÍSTICO

Como se ha visto, en el modelo de crecimiento malthusiano la población depende de los factores p_0 , k y t . Si se tiene esto en cuenta se puede estimar el valor de la constante k a partir de la condición inicial (la cual determina el valor de la población en el momento 0) y del valor de la población en otro momento temporal.

$$p(t) = p_0 e^{kt}$$

Según la tabla de datos acerca de la población de Reino Unido (medida en millones) entre 1781 y 1931 (Shone, 2002), se sabe que en 1781 la población de Reino Unido era de 13 millones de habitantes. Con ello, la condición inicial es la siguiente:

$$p(0) = p_0 = 13$$

También se sabe que en 1791 (momento temporal 10) la población era de 14,5 millones de habitantes, lo que se puede formular de la siguiente manera:

$$p(10) = p_0 e^{10k} = 13e^{10k} = 14,5$$

De esta ecuación se puede despejar k ;

$$k = \frac{\ln(14,5) - \ln(13)}{10} = 0,01092 = k$$

Como ya se conoce el valor de k , ahora se puede estimar la población de Reino Unido en cualquier momento temporal.

En relación con el modelo de crecimiento logístico, se sabe que según éste:

$$p(t) = \frac{ap_0}{bp_0 + (a - bp_0)e^{-a(t-t_0)}}$$

Con lo que $p(t)$ depende tanto de p_0 como de las constantes a y b . Se puede seguir el mismo método que el utilizado anteriormente para estimar a y b .

Se sabe que, en 1781, momento $t(0)$, la población en Reino Unido era de 13 millones, y que en 1831 y 1881 (años que corresponden a $t(50)$ y $t(100)$) la población era respectivamente de 24,135 y 34,934 millones.

Si se tiene esto en cuenta se obtienen las siguientes dos ecuaciones de las que se puede calcular a y b :

$$24,135 = \frac{13a}{13b + (a - 13b)e^{-50a}}$$

$$34,934 = \frac{13a}{13b + (a - 13b)e^{-100a}}$$

De donde se obtiene que: $a = 0,02038302$ y $b = 0,0004605$

Una vez calculados estos dos parámetros ya se puede realizar la estimación de la población (según el modelo logístico) en Reino Unido para cualquier momento temporal. Como se observa en la gráfica, parece que el modelo malthusiano sobrestima el crecimiento de la población (en 1931 con una población de 49,007 el

modelo estima 66,883) mientras que el modelo logístico infraestima la población (en 1931 con una población de 49,007 el modelo estima 41,662), y es que según este modelo el límite al que tiende la población con el paso del tiempo (a/b) es de 44,2628, el cual es inferior al valor de la población.

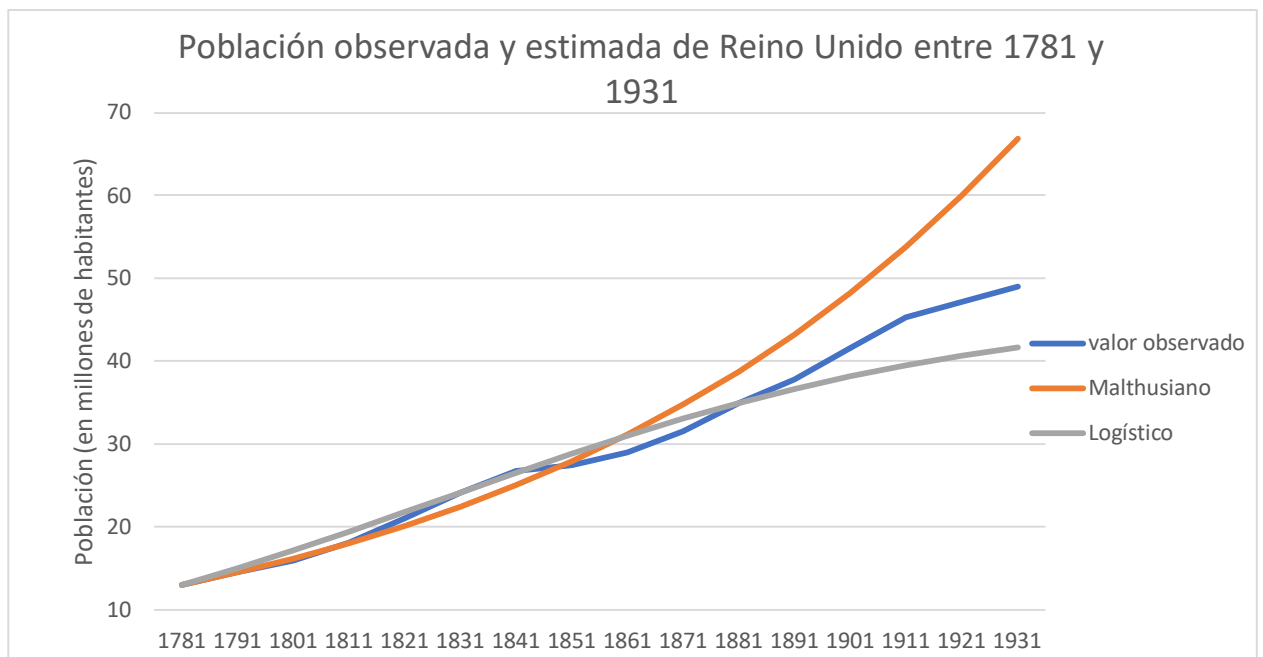
De aquí se concluye que ambos modelos no son óptimos a la hora de realizar estimaciones. También hay que tener en cuenta que los parámetros k , b y a , dependen de los años elegidos a la hora de plantear las ecuaciones. Es decir, la elección arbitraria de distintos momentos temporales genera distintos valores en nuestros parámetros resultando en diferentes estimaciones para cada año. En cualquier caso, el hecho a remarcar es que las estimaciones realizadas dependen de los valores k , b y a .

Tabla 1.1 Valores observados de la población (en millones) en Reino Unido y estimados según los modelos malthusiano y logístico de 1781 a 1931

| Año | valor observado | Malthusiano | Logístico |
|------|-----------------|-------------|-----------|
| 1781 | 13 | 13 | 13 |
| 1791 | 14,5 | 14,5 | 14,996 |
| 1801 | 15,902 | 16,173 | 17,143 |
| 1811 | 18,103 | 18,039 | 19,41 |
| 1821 | 21,007 | 20,121 | 21,756 |
| 1831 | 24,135 | 22,442 | 24,135 |
| 1841 | 26,751 | 25,032 | 26,498 |
| 1851 | 27,393 | 27,92 | 28,799 |
| 1861 | 28,977 | 31,142 | 30,993 |
| 1871 | 31,556 | 34,735 | 33,046 |
| 1881 | 34,934 | 38,743 | 34,934 |
| 1891 | 37,802 | 43,213 | 36,641 |
| 1901 | 41,538 | 48,2 | 38,162 |
| 1911 | 45,299 | 53,761 | 39,5 |
| 1921 | 47,168 | 59,964 | 40,662 |
| 1931 | 49,007 | 66,883 | 41,662 |

Fuente: Ronald Shone (pp.595)

Gráfica 4.1 Población y observada y estimada de Reino Unido entre 1781 y 1931



Fuente: Elaboración Propia

CAPÍTULO 2

DINÁMICA DE POBLACIONES CON VARIAS ESPECIES

2.1 DINÁMICA DE POBLACIONES CON VARIAS ESPECIES. UN ANÁLISIS CUALITATIVO

En el siguiente apartado se va a considerar un hábitat en el que conviven dos especies, especies cuya interacción puede ser muy variada. Según Shone (2002, p. 603) se puede distinguir entre los siguientes casos:

- 1) Hay una relación de independencia entre las especies.
- 2) Las especies compiten entre ellas.
- 3) Una especie es el depredador y la otra la presa.
- 4) Ambas especies se apoyan mutuamente.

Hay que tener en cuenta que, en el caso de independencia entre especies, éstas crecen conforme a las leyes de crecimiento que ya se han estudiado. En esta sección, en cambio, se centra el estudio en la interacción que se puede producir entre las especies.

Como se sabe, se pueden modelizar las posibles relaciones entre especies mediante ecuaciones diferenciales. Los siguientes modelos van a incorporar dos especies; $x(t)$ e $y(t)$. En un caso general, la evolución de estas poblaciones conforme avanza el tiempo es la siguiente:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(t)[\alpha + \beta x(t) + \gamma y(t)] \\ \dot{y} &= y(t)[\delta + \varepsilon x(t) + \theta x(t)]\end{aligned}$$

Para cada población α y δ denotan los coeficientes de crecimiento de las especies. Si sólo se considera esta parte inicial del modelo, las poblaciones siguen un modelo de crecimiento malthusiano. El segundo término; β o bien ε , puede ser negativo, y en ese caso, el modelo es un modelo de crecimiento logístico en el que una misma especie compite entre sí por los recursos, lo que limita su crecimiento. Esto es lo que se conoce como “over-crowding”. Otra posibilidad es que tanto γ y θ sean iguales a cero. En ese caso las dos especies son independientes entre sí. Otro caso es aquel en el que los dos parámetros γ y θ son negativos, caso en el que las especies compiten por los recursos. En el supuesto de que ambos parámetros γ y θ sean positivos, entonces se produce una situación de apoyo entre especies, situación en la que ambas especies se benefician de la presencia de la otra (relación simbiótica).

La última relación que se va a considerar es la relación presa-depredador. Si γ es positivo y θ negativo, entonces x es el depredador e y la presa. Si γ es negativo y θ positivo entonces y es el depredador siendo x la presa. En cuanto a la relación presa-depredador entre especies, ésta va a ser analizada más adelante mediante el modelo de Lotka-Volterra.

2.1.1 Modelo presa-depredador sin “over-crowding” (modelo de Lotka-Volterra)

Podemos considerar el siguiente modelo (Lynch, 2017):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy & a > 0, b > 0 \\ \dot{y} &= -cy + dxy & c > 0, d > 0\end{aligned}$$

Donde y es el depredador y x la presa. Hay que tener en cuenta lo siguiente:

- El término ax representa el crecimiento de la población de la presa en la ausencia de depredador.
- Los términos $-bxy$ y $+dxy$ representan la interacción entre especies. La presa sufre y el depredador gana de esta interacción.
- El término $-cy$ representa la extinción del depredador en ausencia de presa.

Como la presa representa el stock de alimento para el depredador, en ausencia de presa el depredador se extingue con el paso del tiempo, mientras que la presa no sólo sobrevive, sino que aumenta su población en ausencia de un depredador (siguiendo un modelo de crecimiento malthusiano).

A la hora de analizar nuestro modelo, lo primero que se puede hacer es obtener los puntos de equilibrio del sistema. Esto se puede calcular hallando los puntos en los que $\dot{x} = 0$ y $\dot{y} = 0$. Si se hace esto se tienen las siguientes ecuaciones que se procede a resolver:

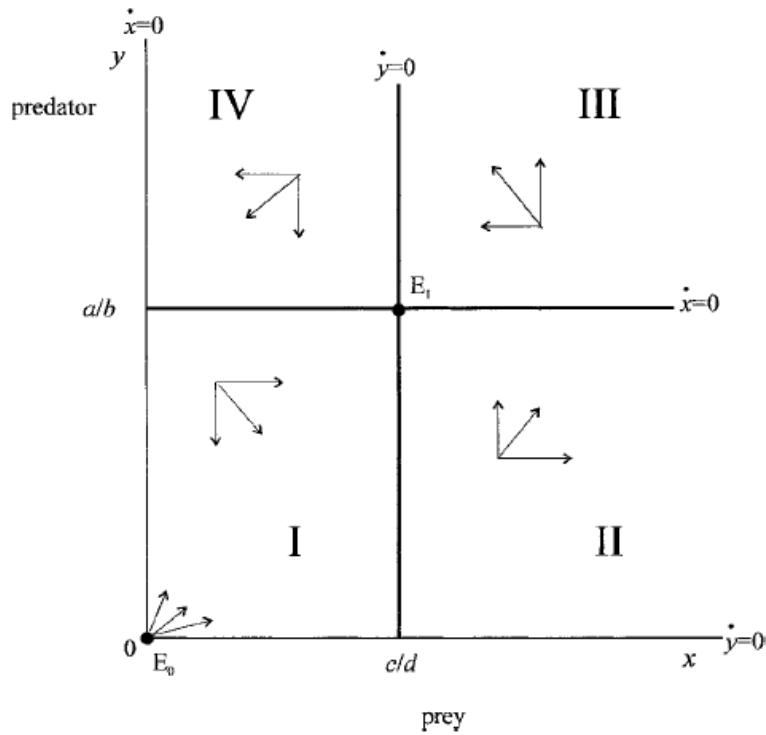
$$\begin{aligned}\dot{x} = ax - bxy = 0; \dot{x} = x(a - by) = 0 &\leftrightarrow x = 0 \text{ ó } y = a/b \\ \dot{y} = -cy + dxy = 0; \dot{y} = y(-c + dx) = 0 &\leftrightarrow y = 0 \text{ ó } x = c/d\end{aligned}$$

Por tanto, los puntos de equilibrio en este modelo son: $(x_1^*, y_1^*) = (0,0)$ y $(x_2^*, y_2^*) = (\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$, puntos que se pueden ver representados en la gráfica 4.

A continuación, se realiza un estudio cualitativo del sistema con el fin de observar la trayectoria temporal de las poblaciones. Para ello se elabora un retrato fase del sistema.

En él aparecen las rectas $x = 0$, $y = \frac{a}{b}$, $y = 0$, $x = c/d$, y los dos equilibrios hallados anteriormente $((0,0)$ y $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}))$. Además, en el retrato fase se puede distinguir 4 cuadrantes, en los cuales la evolución de las especies es diferente.

Gráfica 5.2 Retrato fase del modelo presa-depredador de Lotka-Volterra



Fuente: Ronald Shone (pp.605)

Tabla 2.2 Comportamiento de la presa (x) y el depredador (y) en los 4 cuadrantes del retrato fase

| | |
|--|---|
| <p>Cuadrante I Para $x < c/d$, tenemos que $-c+dx < 0$, con lo que $(dy/dt) < 0$ Para $y < a/b$, tenemos que $0 < a-by$, con lo que $(dx/dt) > 0$</p> | <p>Cuadrante II Para $x > c/d$, tenemos que $-c+dx > 0$, con lo que $(dy/dt) > 0$ Para $y < a/b$, tenemos que $0 < a-by$, con lo que $(dx/dt) > 0$</p> |
| <p>Cuadrante III Para $x > c/d$, tenemos que $-c+dx > 0$, con lo que $(dy/dt) > 0$ Para $y > a/b$, tenemos que $0 > a-by$, con lo que $(dx/dt) < 0$</p> | <p>Cuadrante IV Para $x < c/d$, tenemos que $-c+dx < 0$, con lo que $(dy/dt) < 0$ Para $y > a/b$, tenemos que $0 > a-by$, con lo que $(dx/dt) < 0$</p> |

Fuente: Ronald Shone (pp.605)

A continuación, se procede a analizar el modelo Lotka-Volterra mediante un ejemplo (Shone, 2002); Se va a suponer que la dinámica de dos poblaciones (presa y depredador) es la siguiente:

$$\dot{x} = \left(2 - \frac{y}{100}\right)x$$

$$\dot{y} = \left(-2 + \frac{x}{50}\right)y$$

En este ejemplo, los puntos de equilibrio son $(x_0^*, y_0^*) = (0,0)$ y $(x_1^*, y_1^*) = (100,200)$.

Lo más interesante ahora es el análisis de la trayectoria de las poblaciones fuera del equilibrio, para analizar su evolución. Para ello, se representa gráficamente el campo vectorial de las trayectorias, y las ecuaciones paramétricas de ambas poblaciones. De aquí se observa tanto un comportamiento cíclico de las poblaciones alrededor del punto de equilibrio (100,200), como un movimiento del sistema es en el sentido contrario al de las agujas del reloj. Se está en presencia en un ciclo límite.

Además, hay que recalcar que en el gráfico se han representado diversas trayectorias las cuales dependen de la condición inicial que se establezca (en este ejemplo, la condición inicial es la población de la presa y depredador en el momento cero).

Aún podemos obtener más información sobre las trayectorias si se tiene en cuenta que la población de depredadores depende de la de presas, es decir, $y = f(x)$. Por la regla de la cadena se tiene que:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{dy/dt}{dx/dt}$$

Con lo que se tiene:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{(-c + dx)y}{(a - by)x}$$

Reordenando los términos e integrando:

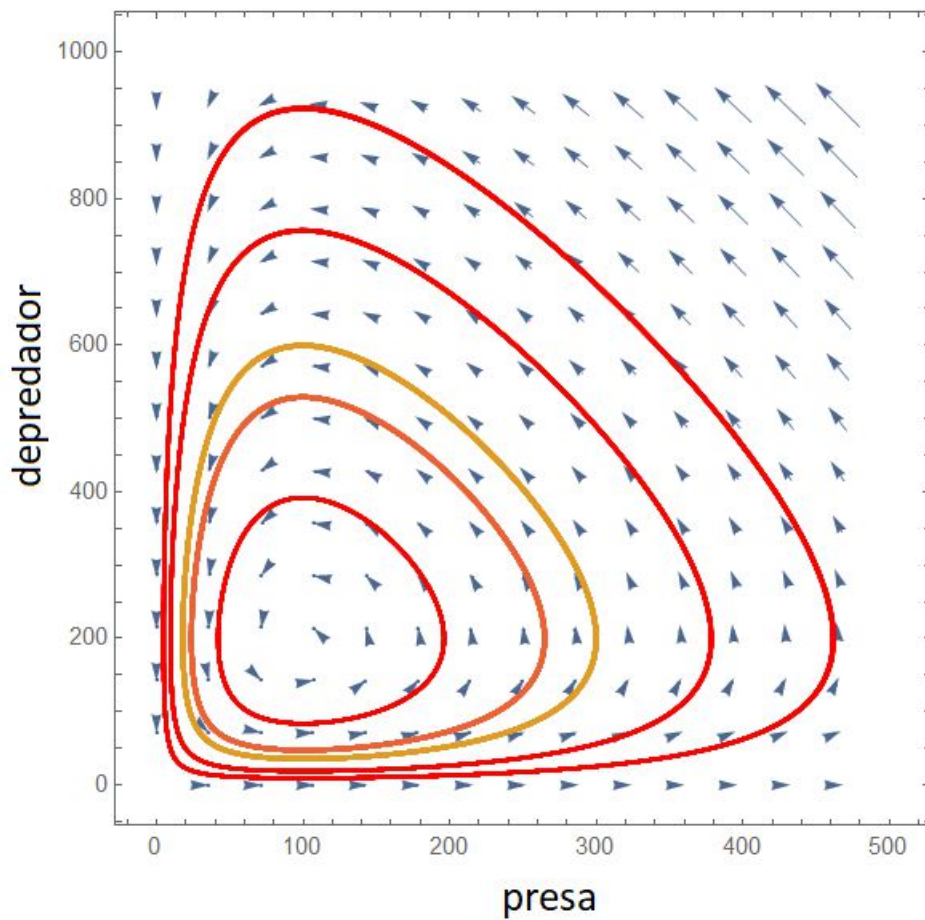
$$\int \left(\frac{a}{y} - b\right) dy = \int \left(\frac{-c}{x} + d\right) dx \rightarrow a \ln y - by = -c \ln x + dx + K_1 \rightarrow a \ln y + c \ln x = by + dx + K_1 \rightarrow y^a x^c = Ke^{by+dx}; \text{ donde } K = e^{K_1}$$

Por tanto, se obtiene que $K = \frac{y^a x^c}{e^{by+dx}}$, donde K es una constante que define la trayectoria temporal que siguen las poblaciones.

Por último, se presentan dos gráficos referentes al modelo de Lotka-Volterra. En el primero aparecen las ecuaciones paramétricas del sistema (que describen la evolución de la presa y el depredador en distintos momentos temporales) y el segundo es la serie temporal de la presa y el depredador. Como se observa ninguna de las dos especies se extingue y las poblaciones de ambas especies oscilan en torno a un máximo y un mínimo. Por ejemplo, si se parte de un punto en el que abundan los depredadores y escasean las presas (punto del cuadrante IV), la población de depredadores disminuye debido a la falta de alimento. Por otra parte, la disminución del número de depredadores hace aumentar el número de presas que ahora se ven menos amenazadas, por lo que la situación se desplaza al cuadrante I; cuadrante en el cual las presas abundan lo que provoca que aumente el número de depredadores al aumentar su stock de alimento.

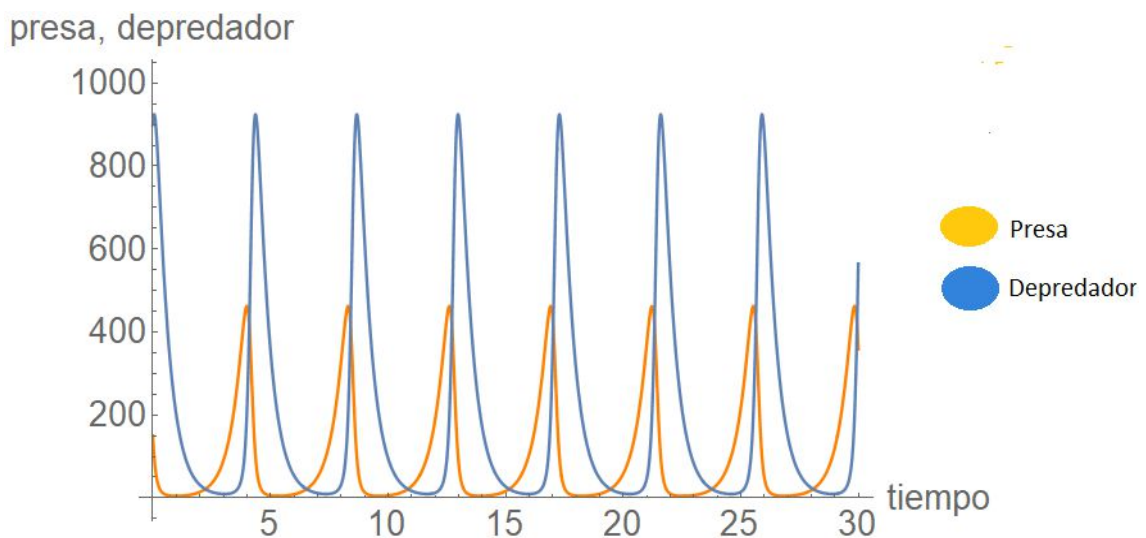
En definitiva, la evolución de la presa y el depredador es cíclica, y sólo se pueden alcanzar diferentes niveles para las poblaciones (fuera del ciclo) si la condición inicial es diferente.

Gráfica 6.2 Ecuaciones paramétricas (para distintas condiciones iniciales) de la presa y el depredador.



Fuente: Elaboración Propia

Gráfica 7.2 Serie temporal de la presa y el depredador.



Fuente: Elaboración Propia

2.1.2 Modelo competitivo con “over-crowding”

Se presenta ahora un modelo en el que hay competencia tanto entre distintas especies por los recursos limitados (sin que haya una relación presa-depredador), como dentro de una misma especie (Shone, 2002)

Esta dinámica poblacional se puede modelizar con las siguientes ecuaciones:

$$\dot{x} = (a - by - ux)x$$

$$\dot{y} = (c - dx - vy)y$$

Donde $-ux^2$ y $-vy^2$ denotan la competencia que hay dentro de las especies x e y , y los términos $-by$ y $-dx$ denotan la competencia entre las dos especies.

Como se aprecia el sistema es no lineal y más complejo que los sistemas estudiados con anterioridad. Pese a ello se pueden obtener los puntos de equilibrio de del sistema igualando \dot{x} e \dot{y} a cero. Haciendo eso, rápidamente uno se puede percatar de que el origen es una solución de equilibrio.

A la hora de realizar un estudio cualitativo del sistema es necesario obtener las diferentes isoclinas, las cuales se pueden obtener de la siguiente forma:

$$\dot{x} = 0 \text{ cuando } a - by - ux = 0 \rightarrow y = \frac{a}{b} - \frac{u}{b}x$$

$$\dot{y} = 0 \text{ cuando } c - dx - vy = 0 \rightarrow y = \frac{c}{v} - \frac{d}{v}x$$

Mientras que debajo y arriba de las isoclinas ocurre lo siguiente:

$$\dot{x} > 0 \text{ cuando } a - by - ux > 0 \rightarrow y < \frac{a}{b} - \frac{u}{b}x \text{ (debajo de } \dot{x} = 0)$$

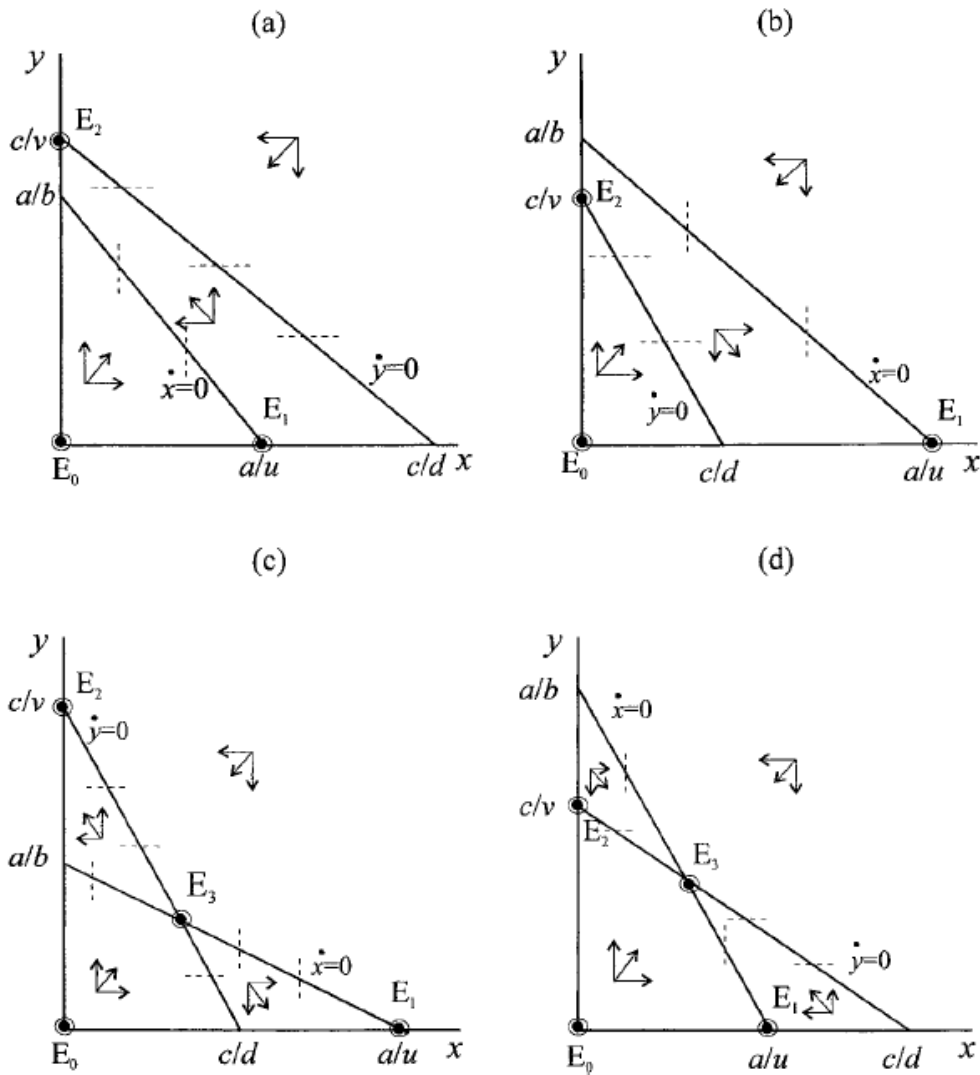
$$\dot{x} < 0 \text{ cuando } a - by - ux < 0 \rightarrow y > \frac{a}{b} - \frac{u}{b}x \text{ (encima de } \dot{x} = 0)$$

$$\dot{y} > 0 \text{ cuando } c - dx - vy > 0 \rightarrow y < \frac{c}{v} - \frac{d}{v}x \text{ (debajo de } \dot{y} = 0)$$

$$\dot{y} < 0 \text{ cuando } c - dx - vy < 0 \rightarrow y > \frac{c}{v} - \frac{d}{v}x \text{ (encima de } \dot{y} = 0)$$

Con las isoclinas y con la información sobre \dot{x} e \dot{y} se puede construir el retrato fase correspondiente y realizar el estudio cualitativo del sistema. No obstante, las isoclinas varían dependiendo de los valores que tomen los parámetros (a, b, u, z, d, v) , por lo que existen varios escenarios con distintos equilibrios en función de dichos valores.

Gráfica 8.2 Posibles retratos fase para modelo competitivo con “over-crowding”



Fuente: Ronald Shone (pp.613)

Como se observa, en los cuatro escenarios un equilibrio es el origen (no hay población de ninguna especie). Un segundo equilibrio es el equilibrio propio de los modelos de competencia entre especies, en el que una especie termina extinguiéndose mientras que la otra sobrevive. También existe un tercer equilibrio en el que las dos especies terminan sobreviviendo, es decir, las dos especies coexisten. Ahora bien, se debe analizar si este último equilibrio es estable y alcanzable en el largo plazo. Si se observan los gráficos parece que en el escenario (c) el equilibrio 3 no es estable mientras que en (d) sí parece serlo.

A continuación, se presenta un ejemplo numérico en el que se analiza de forma cualitativa un sistema competitivo con “over-crowding”:

$$\dot{x} = (3 - y - x)x$$

$$\dot{y} = (4 - 2x - y)y$$

Igualando el sistema a cero se obtienen las isoclinas correspondientes; $x = 0$,
 $y = 3 - x$, $y = 0$, $y = 4 - 2x$.

Como se sabe;

$$\dot{x} = 0 \text{ cuando } 3 - y - x = 0 \rightarrow y = 3 - x$$

$$\dot{y} = 0 \text{ cuando } 4 - 2x - y = 0 \rightarrow y = 4 - 2x$$

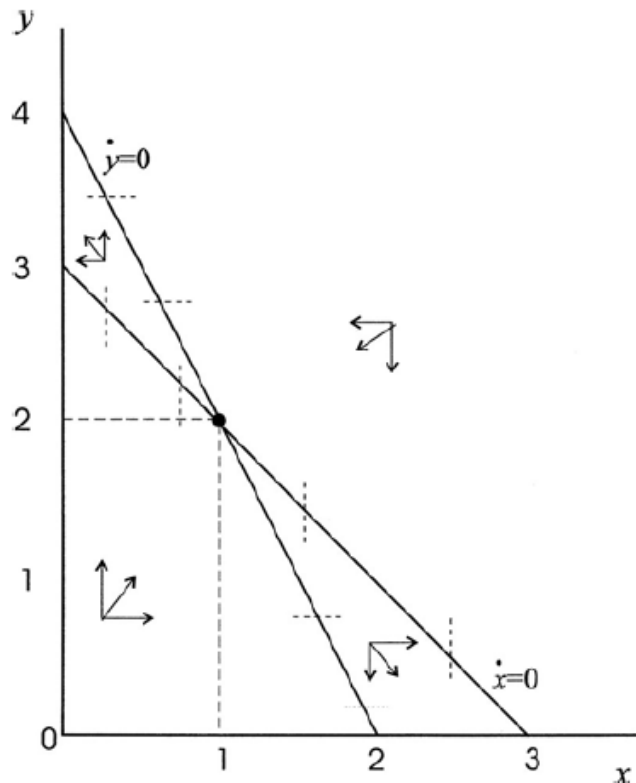
$$\dot{x} > 0 \text{ cuando } 3 - y - x > 0 \rightarrow y < 3 - x \text{ (debajo de } \dot{x} = 0 \text{)}$$

$$\dot{x} < 0 \text{ cuando } 3 - y - x < 0 \rightarrow y > 3 - x \text{ (encima de } \dot{x} = 0 \text{)}$$

$$\dot{y} > 0 \text{ cuando } 4 - 2x - y > 0 \rightarrow y < 4 - 2x \text{ (debajo de } \dot{y} = 0 \text{)}$$

$$\dot{y} < 0 \text{ cuando } 4 - 2x - y < 0 \rightarrow y > 4 - 2x \text{ (encima de } \dot{y} = 0 \text{)}$$

Gráfica 9.2 Retrato fase para ejemplo de modelo competitivo con “over-crowding”



Fuente: Ronald Shone (pp.614)

Teniendo en cuenta el retrato fase obtenido, se concluye que en un modelo de de competencia entre especies con “over-crowding”, los equilibrios estables son aquellos en los que sólo sobrevive una especie mientras que la otra se extingue (ambas especies no pueden coexistir). Por otra parte, sólo en el improbable caso de que las poblaciones iniciales se encuentren en la intersección de las dos isoclinas, las dos especies sobreviven, manteniéndose su población constante.

2.2 DINÁMICA DE POBLACIONES CON VARIAS ESPECIES. UN ANÁLISIS MATEMÁTICO.

Se procede ahora a analizar la evolución de las poblaciones desde una óptica diferente. Para ello se va a resolver nuestro sistema mediante la realización de una aproximación lineal (Shone, 2002)

Se va a suponer que tenemos un sistema no lineal que representa las relaciones entre dos especies:

$$\dot{x} = f(x, y)$$

$$\dot{y} = g(x, y)$$

También, se va a suponer que el sistema tiene al menos un punto de equilibrio (x^*, y^*) donde $\dot{x} = 0$ e $\dot{y} = 0$. Si se quiere conocer la estabilidad del modelo en torno al punto de equilibrio, se puede optar por utilizar un polinomio de Taylor alrededor del punto de interés. Presentamos las aproximaciones lineales en el entorno de los puntos x^* e y^* :

$$\dot{x} - x^* = \frac{\partial f(x^*, y^*)}{\partial x}(x - x^*) + \frac{\partial f(x^*, y^*)}{\partial y}(y - y^*)$$

$$\dot{y} - y^* = \frac{\partial g(x^*, y^*)}{\partial x}(x - x^*) + \frac{\partial g(x^*, y^*)}{\partial y}(y - y^*)$$

Si se emplea la notación f_x, f_y, g_x, g_y para denotar las derivadas parciales evaluadas en el punto crítico, el sistema queda de la siguiente forma:

$$\dot{x} - x^* = f_x(x - x^*) + f_y(y - y^*)$$

$$\dot{y} - y^* = g_x(x - x^*) + g_y(y - y^*)$$

O en notación matricial:

$\begin{pmatrix} \dot{x} - x^* \\ \dot{y} - y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_x & f_y \\ g_x & g_y \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x - x^* \\ y - y^* \end{pmatrix}$ donde $A = \begin{pmatrix} f_x & f_y \\ g_x & g_y \end{pmatrix}$ es la matriz jacobiana, formada por las derivadas parciales de f y g en el punto crítico. Esta matriz es de gran importancia dado que de ella se obtienen los autovalores y autovectores que determinan la estabilidad del sistema.

Se plantea ahora un ejemplo en el que existen dos poblaciones ((x) e (y)) que compiten entre sí (no es una relación presa-depredador) y en la que no hay over-crowding dentro de las especies (en la misma especie no se compete por los escasos recursos). Nuestro modelo es el siguiente:

$$\dot{x} = f(x, y) = 4x - 3xy$$

$$\dot{y} = g(x, y) = 3y - xy$$

Donde $f_x = 4 - 3y$; $f_y = -3x$; $g_x = -y$; $g_y = 3 - x$

Por otro lado se tienen dos puntos críticos : $E_0 = (0,0)$ y $E_1 = (3, \frac{4}{3})$. Ahora se pasa a estudiar el comportamiento del sistema en el entorno de los puntos críticos.

En el punto $(0,0) \rightarrow f_x = 4$; $f_y = 0$; $g_x = 0$; $g_y = 3$. Si se tienen todo esto en cuenta nuestro sistema tiene la siguiente aproximación lineal:

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 & 0 \\ 0 & 3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

$$A - \lambda I = \begin{pmatrix} 4 - \lambda & 0 \\ 0 & 3 - \lambda \end{pmatrix}$$

$$\text{Det}(A - \lambda I) = (4 - \lambda)(3 - \lambda) = 0$$

Despejando se obtienen los autovalores $\lambda_1 = 4$ y $\lambda_2 = 3$.

Sustituyendo λ_1 en $(A - \lambda I)\vec{x} = \theta$ se tiene que:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

De donde se obtiene que $y = 0$, hallando el autovector (por ejemplo) $v^r = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$

Para λ_2 , se tiene el siguiente sistema:

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

De donde se obtiene que $x = 0$, hallando el autovector (por ejemplo) $v^s = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$, el cual es linealmente independiente de v^r .

La solución general del sistema de ecuaciones diferenciales es la siguiente:

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} e^{4t} + c_2 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} e^{3t}$$

Como se observa el resultado es asintóticamente inestable. Cualquier punto cercano al origen se aleja de él con el paso del tiempo.

Pasamos a considerar el segundo punto de equilibrio; $E_1 = (3, \frac{4}{3})$. Para él $\rightarrow f_x = 0$; $f_y = -9$; $g_x = -4/3$; $g_y = 0$. Teniendo esto en cuenta, la aproximación lineal es la siguiente:

$$\begin{pmatrix} \dot{x} - x^* \\ \dot{y} - y^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -9 \\ -4/3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x - x^* \\ y - y^* \end{pmatrix} \text{ siendo } (x^*, y^*) = (3, \frac{4}{3})$$

$$A - \lambda I = \begin{pmatrix} -\lambda & -9 \\ -4/3 & -\lambda \end{pmatrix}$$

$\text{Det}(A - \lambda I) = \lambda^2 - 12 = 0$. Despejando se obtienen los autovalores $\lambda_1 = 2\sqrt{3}$ y

$\lambda_2 = -2\sqrt{3}$. Sustituyendo λ_1 en $(A - \lambda I)\vec{x} = \theta$ se tiene que:

$$\begin{pmatrix} -2\sqrt{3} & -9 \\ -4/3 & -2\sqrt{3} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

De donde se obtiene que $x = \sqrt{3}$ e $y = -2/3$ hallando el autovector $v^r = \begin{pmatrix} \sqrt{3} \\ -2/3 \end{pmatrix}$

Si ahora se considera λ_2 , entonces:

$$\begin{pmatrix} 2\sqrt{3} & -9 \\ -4/3 & 2\sqrt{3} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

De donde se obtiene que $2\sqrt{3}x - 9y = 0, -\frac{4}{3}x + 2\sqrt{3}y = 0 \rightarrow x = \sqrt{3}$ e $y = 2/3$ hallando el autovector $v^s = \begin{pmatrix} \sqrt{3} \\ 2/3 \end{pmatrix}$, el cual es linealmente independiente de v^r .

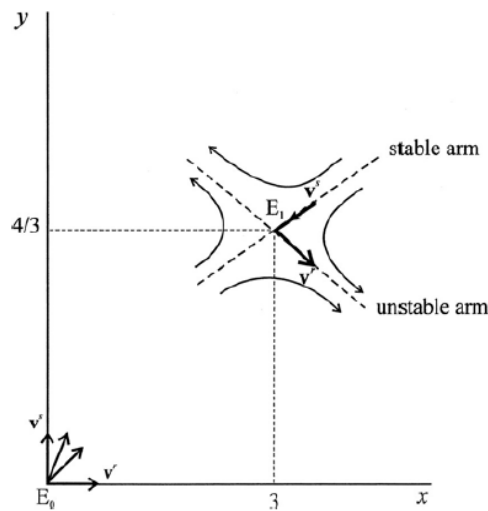
La solución general del sistema de ecuaciones diferenciales es la siguiente:

$$\begin{pmatrix} x(t) - x^* \\ y(t) - y^* \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} \sqrt{3} \\ -2/3 \end{pmatrix} e^{(2\sqrt{3})t} + c_2 \begin{pmatrix} \sqrt{3} \\ 2/3 \end{pmatrix} e^{(-2\sqrt{3})t}$$

Como se observa el resultado es asintóticamente inestable. Cualquier punto cercano a $E_1 = (3, \frac{4}{3})$. se aleja de él con el paso del tiempo.

Como ambos autovalores son reales y de signo contrario se tiene un punto de silla. Este sistema sólo será estable si las poblaciones iniciales se encuentran sobre el autovector $\begin{pmatrix} \sqrt{3} \\ 2/3 \end{pmatrix}$, y en ese caso las poblaciones van a converger hacia el punto de equilibrio $(3, \frac{4}{3})$. En cualquier otro caso las poblaciones se alejan de él en una u otra dirección dependiendo de dónde se encuentren las poblaciones en el momento inicial. Además, a diferencia del modelo con "over-crowding", dado que ahora no hay recursos limitados que limitan el crecimiento de las poblaciones, en el caso de que se extinga una especie, la otra va a crecer bajo un modelo de crecimiento malthusiano.

Gráfica 10.2 Puntos de equilibrio y autovectores de un modelo competitivo sin “over-crowding”



Fuente: Ronald Shone (pp.622)

El siguiente ejemplo por estudiar tiene más puntos de equilibrio, pero el procedimiento a seguir es el mismo.

Se va a suponer ahora que dos poblaciones compiten entre sí, y que las poblaciones presentan over-crowding. En ese caso se puede modelizar su relación de la siguiente manera:

$$\dot{x} = f(x, y) = 3x - xy - x^2$$

$$\dot{y} = g(x, y) = 4y - 2xy - y^2$$

Donde $f_x = 3 - y - 2x$; $f_y = -x$; $g_x = -2y$; $g_y = 4 - 2x - 2y$

Además se tiene como puntos críticos : $E_0 = (0,0)$ $E_1 = (3,0)$ $E_2 = (0,4)$, $E_3 = (1,2)$

Para $E_0 = (0,0)$ se tiene la siguiente matriz jacobiana, $A = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 4 \end{pmatrix}$;

$$A - \lambda I = \begin{pmatrix} 3 - \lambda & 0 \\ 0 & 4 - \lambda \end{pmatrix}$$

$Det(A - \lambda I) = (3 - \lambda)(4 - \lambda) = 0$. Despejando se obtienen los autovalores $\lambda_1 = 4$ y

$\lambda_2 = 3$. A partir de estos autovalores se hallan los autovectores $v^r = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$ y $v^s = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$

La solución general del sistema de ecuaciones diferenciales en el entorno de E_0 es la siguiente:

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} e^{4t} + c_2 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} e^{3t}$$

Como se observa, se ha obtenido una solución asintóticamente inestable.

Se analiza ahora el segundo punto de equilibrio; $E_1 = (3,0)$. Para este punto la matriz jacobiana es $A = \begin{pmatrix} -3 & -3 \\ 0 & -2 \end{pmatrix}$; $A - \lambda I = \begin{pmatrix} -3 - \lambda & -3 \\ 0 & -2 - \lambda \end{pmatrix}$. Igualando $\text{Det}(A - \lambda I)$ a cero se tiene que $\lambda_1 = -3$ y $\lambda_2 = -2$. Por otra parte el autovector asociado a λ_1 es $v^r = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$, y el autovector asociado a λ_2 es $v^s = \begin{pmatrix} 3 \\ -1 \end{pmatrix}$.

La solución general del sistema de ecuaciones diferenciales en el entorno de E_1 es la siguiente:

$$\begin{pmatrix} x(t) - x^* \\ y(t) - y^* \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} e^{-3t} + c_2 \begin{pmatrix} 3 \\ -1 \end{pmatrix} e^{-2t}$$

Dado que ambos autovalores son negativos, el sistema se estabiliza en torno al punto de equilibrio E_1 .

Se analiza ahora el tercer punto de equilibrio; $E_2 = (0,4)$; $A(0,4) = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ -8 & -4 \end{pmatrix}$;

$A - \lambda I = \begin{pmatrix} -1 - \lambda & 0 \\ -8 & -4 - \lambda \end{pmatrix}$. Igualando $\text{Det}(A - \lambda I)$ a cero se tiene que $\lambda_1 = -4$ y $\lambda_2 = -1$. Por otra parte el autovector asociado a λ_1 es $v^r = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$, y el autovector asociado a λ_2 es $v^s = \begin{pmatrix} 1 \\ -8/3 \end{pmatrix}$.

La solución general del sistema de ecuaciones diferenciales en el entorno de E_2 es la siguiente:

$$\begin{pmatrix} x(t) - x^* \\ y(t) - y^* \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} e^{-4t} + c_2 \begin{pmatrix} 1 \\ -8/3 \end{pmatrix} e^{-1t}$$

Dado que ambos autovalores son negativos, el sistema se estabiliza en torno al punto de equilibrio E_2 .

Se analiza ahora el cuarto y último punto de equilibrio; $E_3 = (1,2)$; $A(1,2) = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ -4 & -2 \end{pmatrix}$

$A - \lambda I = \begin{pmatrix} -1 - \lambda & -1 \\ -4 & -2 - \lambda \end{pmatrix}$. Igualando $\text{Det}(A - \lambda I)$ a cero se tiene que

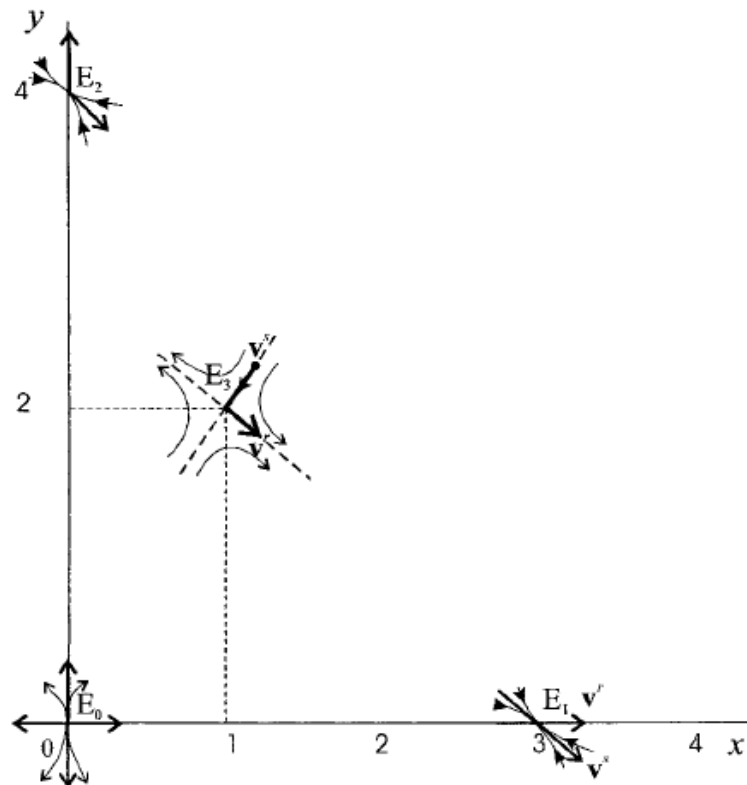
$\lambda_1 = 0,56155$ y $\lambda_2 = -3,56155$. Por otra parte el autovector asociado a λ_1 es $v^r = \begin{pmatrix} 1 \\ -1,5616 \end{pmatrix}$, y el autovector asociado a λ_2 es $v^s = \begin{pmatrix} 1 \\ 2,5616 \end{pmatrix}$.

La solución general del sistema de ecuaciones diferenciales en el entorno de E_3 es la siguiente:

$$\begin{pmatrix} x(t) - x^* \\ y(t) - y^* \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ -1,5616 \end{pmatrix} e^{0,56155t} + c_2 \begin{pmatrix} 1 \\ 2,5616 \end{pmatrix} e^{-3,56155t}$$

Dado que ambos autovalores son reales y de signo contrario, E_3 es un punto de silla, y el punto de equilibrio, inestable.

Gráfica 11.2 Puntos de equilibrio y autovectores de un modelo competitivo con “over-crowding”



Fuente: Ronald Shone (pp.624)

Se concluye recalcando que existen diversos equilibrios para los modelos de población competitivos con “over-crowding”. En función de la condición inicial, es decir, de las poblaciones iniciales de las especies, se va a alcanzar un equilibrio u otro (E_1 o bien E_2 , dado que E_0 y E_3 no son alcanzables en el largo plazo al ser inestables), equilibrios que son estables, por lo que la especie vencedora no va a crecer indefinidamente.

CAPÍTULO 3

POBLACIONES ESTRUCTURADAS POR EDADES

3.1 EL MODELO DE LESLIE

El modelo de Leslie fue desarrollado en 1940 para describir la dinámica de poblaciones de las hembras de las especies. Para la mayoría de las especies, el número de hembras es igual al número de machos, supuesto que tendrá en cuenta el modelo. Este modelo puede ser aplicado a poblaciones humanas, de insectos, animales... Por otra parte, hay que tener en cuenta que vivimos en un mundo no lineal y que este modelo es lineal, lo que puede llevar a pensar que el modelo sea impreciso. No obstante, el modelo presenta interesantes resultados. Se explican a continuación los supuestos del modelo (Lynch, 2017):

- Las hembras se dividen en n grupos de edad
- Si N es la edad máxima a la que puede llegar la población femenina de la especie, entonces cada grupo de edad abarca N/n edades.
- La población es observada en momentos de tiempo discretos, con una frecuencia de observación igual a la longitud (de edades) que abarca un grupo de edad.
- Se define $x_i^{(k)}$ como el número de hembras que pertenecen al grupo de edad i en el instante temporal k .
- Se denota b_i al número de hijas nacidas de 1 hembra en el grupo de edad i .
- Se denota c_i a la proporción de hembras que sobreviven del grupo de edad i al grupo de edad $i + 1$.

Para que nuestro modelo sea realista las siguientes condiciones deben cumplirse:

$$(I) \quad b_i \geq 0, \quad 1 \leq i \leq n;$$

$$(II) \quad 0 < c_i \leq 1, \quad 1 \leq i < n.$$

Evidentemente, algunos b_i deben ser positivos para que haya algunos nacimientos y ningún c_i debe ser cero (salvo para $i = n$), dado que, si esto no fuera así, no habría hembras en el grupo de edad $(i + 1)$

De estos supuestos se pueden derivar las siguientes ecuaciones que muestran la evolución del número de hembras en cada grupo de edad. Como es lógico, el número de hembras en el primer grupo de edad en un instante temporal k es igual al número total de hembras nacidas de las hembras de los n grupos de edad en el intervalo de tiempo $\{k-1, k\}$. Expresado matemáticamente;

$$x_1^{(k)} = b_1 x_1^{(k-1)} + b_2 x_2^{(k-1)} + \dots + b_n x_n^{(k-1)}$$

Por otra parte, el número de hembras del grupo de edad $1+i$ en el período k es igual a la proporción del grupo de edad i que ha sobrevivido de $k-1$ a k , es decir:

$$x_{i+1}^{(k)} = c_i x_i^{(k-1)}$$

Con las ecuaciones anteriores se puede construir el siguiente sistema en forma matricial;

$$\begin{pmatrix} x_1^{(k)} \\ x_2^{(k)} \\ x_3^{(k)} \\ \vdots \\ x_n^{(k)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ c_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & c_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & c_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1^{(k-1)} \\ x_2^{(k-1)} \\ x_3^{(k-1)} \\ \vdots \\ x_n^{(k-1)} \end{pmatrix}$$

$$\text{O bien } X^{(k)} = LX^{(k-1)}, \quad k = 1, 2, \dots$$

Donde $X \in R^n$ y la matriz L es la Matriz de Leslie.

Se va a suponer que X^0 es un vector donde aparecen las cantidades iniciales (cantidades en el momento cero) de hembras en cada grupo de edad. Entonces, tenemos que :

$$X^{(1)} = LX^{(0)}$$

$$X^{(2)} = LX^{(1)} = L^2 X^{(0)}$$

⋮

$$X^{(k)} = LX^{(k-1)} = L^k X^{(0)}$$

Por tanto, a partir de la distribución inicial de las hembras por grupos de edad ($X^{(0)}$) y de la matriz de Leslie (L), se puede determinar la distribución de población por edades en cualquier otro momento temporal.

Como ejemplo se va a estudiar una especie de pájaros cuya edad puede ser dividida en 3 intervalos; aquellos que tienen entre 0-1 años, aquellos entre 1-2 años y por último aquellos entre 2 y 3 años. Además la población es observada una vez al año y se tiene la siguiente matriz de Leslie;

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 3 & 1 \\ 0,3 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix}$$

Y las poblaciones iniciales se distribuyen de la siguiente manera;

$$x_1^{(0)} = 1000, \quad x_2^{(0)} = 2000, \quad x_3^{(0)} = 3000$$

Con estos datos, ya se dispone de suficiente información para calcular qué número de hembras pertenecen a cada grupo de edad en los diferentes años. Por ejemplo, en los años 10, 20 y 50 la población se distribuye de la siguiente forma:

$$(I) \quad X^{(10)} = L^{10} X^{(0)} = \begin{pmatrix} 5383 \\ 2177 \\ 712 \end{pmatrix}$$

$$(II) \quad X^{(20)} = L^{20} X^{(0)} = \begin{pmatrix} 7740 \\ 2388 \\ 1097 \end{pmatrix}$$

$$(III) X^{(50)} = L^{50} X^{(0)} = \begin{pmatrix} 15695 \\ 4603 \\ 2249 \end{pmatrix}$$

Por supuesto en los cálculos se ha redondeado las poblaciones a números enteros dado que no es posible tener una fracción de un ser vivo. También hay que tener en cuenta que las poblaciones no pueden crecer indefinidamente. No obstante, este modelo proporciona resultados útiles con respecto a la evolución de algunas especies cuando el período de tiempo a analizar es relativamente corto.

Ahora bien, para investigar el comportamiento a largo plazo de nuestro sistema, se deben considerar los autovalores y autovectores de la matriz de Leslie (L). Estos pueden ser utilizados para calcular distribución de población final en cada uno de los grupos de edad. Para ello se va a hacer uso del siguiente Teorema.

Teorema: Si L es una matriz de Leslie de la forma

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ c_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & c_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & c_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

con $b_i \geq 0$ para $1 \leq i \leq n$;

con al menos dos b_i consecutivos estrictamente positivos

Y con $0 < c_i \leq 1$ para $1 \leq i < n$

Entonces;

- (i) La matriz de Leslie (L) tiene un único autovalor dominante, el cual es positivo; por ejemplo λ_1 .
- (ii) El autovector asociado a λ_1 tiene componentes positivos.
- (iii) Para el resto de autovalores de L se satisface la siguiente condición;

$$|\lambda_i| < \lambda_1 \quad \forall i \neq 1$$

De este modo si la matriz de Leslie (L) tiene un único autovalor positivo estrictamente dominante (λ_1), entonces existe un autovector X asociado a λ_1 distinto del vector nulo que es solución de:

$$LX = \lambda_1 X$$

Se va a suponer que L tiene n autovectores linealmente independientes, como pueden ser $X_1, X_2, X_3, \dots, X_n$. Si la población inicial es el momento cero es $X^{(0)} = X_0$, entonces existen constantes $b_1, b_2, b_3, \dots, b_n$ tal que:

$$X_0 = b_1 X_1 + b_2 X_2 + \dots + b_n X_n$$

Además se sabe que;

$$X^{(k)} = L^k X^{(0)} \text{ y que } L^k X_i = \lambda_i^k X_i,$$

Entonces se tiene que;

$$X^{(k)} = L^k (b_1 X_1 + b_2 X_2 + \dots + b_n X_n) = b_1 \lambda_1^k X_1 + b_2 \lambda_2^k X_2 + \dots + b_n \lambda_n^k X_n$$

$$\rightarrow X^{(k)} = \lambda_1^k \left(b_1 X_1 + b_2 \left(\frac{\lambda_2}{\lambda_1}\right)^k X_2 + \dots + b_n \left(\frac{\lambda_n}{\lambda_1}\right)^k X_n \right)$$

Dado que λ_1 es el autovalor dominante, los cocientes $\left|\frac{\lambda_i}{\lambda_1}\right| < 1 \forall i \neq 1$ y además

$\left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1}\right)^k \rightarrow 0$ cuando $k \rightarrow \infty$. Por ello, para k grandes se tiene el siguiente resultado:

$$X^{(k)} \approx b_1 \lambda_1^k X_1$$

Por tanto, en el largo plazo la población se estabiliza y es proporcional al vector X_1 . Además λ_1 marca la tasa de crecimiento de la población. Si $\lambda_1 > 1$, la población sigue creciendo en el largo plazo, mientras que si $\lambda_1 = 1$ la población se estabiliza y si $\lambda_1 < 1$ la población disminuye.

Para concluir, se va a analizar el comportamiento a largo plazo del sistema anterior utilizando los autovalores y autovectores de la matriz L .

$$\text{Si } L = \begin{pmatrix} 0 & 3 & 1 \\ 0,3 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix}, \text{ entonces el } \det(L - \lambda I) = \begin{vmatrix} -\lambda & 3 & 1 \\ 0,3 & -\lambda & 0 \\ 0 & 0,5 & -\lambda \end{vmatrix} =$$

$$= -\lambda^3 + 0,9\lambda + 0,15 = 0$$

Con lo que se obtienen los siguientes autovalores; $\lambda_1 = 1,023$, $\lambda_2 = -0,851$, $\lambda_3 = -0,172$, de los cuales λ_1 es el autovalor dominante. Para encontrar el autovector asociado a λ_1 se resuelve el sistema:

$$\begin{pmatrix} -1,023 & 3 & 1 \\ 0,3 & -1,023 & 0 \\ 0 & 0,5 & -1,023 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Cuyas soluciones son $x_1 = 2,929$, $x_2 = 0,855$, $x_3 = 0,420$, hallándose el autovector $X_1 = \begin{pmatrix} 2,929 \\ 0,855 \\ 0,420 \end{pmatrix}$, el cual puede ser normalizado dividiendo cada componente del vector

por la suma total de los componentes; dicho autovector normalizado es $\widehat{X}_1 = \begin{pmatrix} 0,696 \\ 0,204 \\ 0,1 \end{pmatrix}$

Por tanto, el primer grupo de edad forma el 69,6% de la población, mientras que el segundo el 20,4% y el tercero el 10%. Por último, como el autovalor dominante es $\lambda_1 = 1,023$, la población total crece un 2,3% anualmente en el largo plazo.

CONCLUSIONES

Para finalizar el trabajo se destacan los principales resultados obtenidos a lo largo del mismo. Así, podemos concluir lo siguiente:

- Es bastante frecuente que en la naturaleza se presenten sistemas en los que existe tanto realimentación positiva como negativa entre especies. En estos casos, las predicciones que alcanzadas mediante razonamientos intuitivos no son válidas, siendo necesario el uso de modelos dinámicos que permitan entender el comportamiento de estos sistemas, realizando así predicciones adecuadas sobre la evolución de las poblaciones con el tiempo.
- El modelo de crecimiento malthusiano es útil como modelo para introductorio al estudio de la dinámica de poblaciones gracias a su sencillez. La característica fundamental de este modelo es que supone un crecimiento exponencial de la población.
- En cuanto al modelo de crecimiento logístico, a diferencia del modelo anterior éste considera que, a partir de un determinado momento, las poblaciones se estabilizan, es decir, ni aumentan ni disminuyen con el paso del tiempo, por lo que no crecen indefinidamente.
- En el apartado "*una aplicación de los modelos de crecimiento malthusiano y logístico*", se vio como ambos modelos cometen errores de estimación. Por un lado, el modelo malthusiano sobreestima las poblaciones (conforme avanza el tiempo hay una mayor diferencia entre la variable estimada y observada) mientras que el logístico las infraestima (dado que supone que la población se estabiliza a partir de un determinado momento, lo que es contrario a la evidencia empírica). Ciertamente, estas estimaciones no son "malas" pero existen otros métodos que permiten realizar mejores estimaciones. Por tanto, se concluye que estos modelos iniciales son útiles en tanto permiten realizar estimaciones relativamente correctas de forma sencilla. No obstante, sus estimaciones están lejos de ser óptimas.
- En el segundo capítulo se vio cómo se puede abordar el estudio de la dinámica de poblaciones desde dos ópticas diferentes, siendo la primera de ellas el estudio cualitativo de las poblaciones (mediante la construcción de un retrato fase para el modelo correspondiente) y la segunda un análisis matemático en el que se realizan aproximaciones lineales de los modelos, calculándose los autovalores y autovectores del sistema que determinan tanto si el equilibrio es estable o no, como si en el equilibrio existen poblaciones de ambas especies o si alguna se extinguirá. Hay que recalcar que pese a ser métodos diferentes, ambos permiten alcanzar las mismas conclusiones.
- Según el modelo de Lotka-Volterra, cuando hay dos especies que tienen una relación presa-depredador, ninguna de las dos especies se extingue, y sus poblaciones oscilan entre un máximo y un mínimo de manera cíclica. De hecho, sólo se alcanzan diferentes niveles para las poblaciones (fuera del rango en el que se mueven en el ciclo) si la condición inicial es diferente.

- En el modelo competitivo de especies con “over-crowding” se estudiaron poblaciones que compiten entre sí por los recursos, siendo estos recursos limitados lo que impide que una población en ausencia de la otra crezca indefinidamente. Además, se vio que bajo este modelo los valores de los parámetros son fundamentales pues determinan la forma de las isoclinas, conformando retratos fase diferentes. Como se observa en la *gráfica 7*, en los cuatro escenarios un equilibrio es el origen (no hay población de ninguna especie). Un segundo equilibrio es el equilibrio propio de los modelos de competición entre especies, en el que una especie termina extinguiéndose mientras que la otra sobrevive. Y, por último, existe un tercer equilibrio en el que las dos especies terminan sobreviviendo, es decir, las dos especies coexisten. De este modelo se concluye que existen multitud de equilibrios posibles (algunos estables y otros inestables). Por tanto, las poblaciones finales de las especies dependen de los valores de los parámetros que conforman los sistemas de ecuaciones diferenciales (obteniendo así un retrato fase para dichos parámetros), así como de la condición inicial para cada uno de estos sistemas que marca hacia qué equilibrio convergen las poblaciones.
- Para el equilibrio más común de modelo competitivo con “over-crowding” (aquel en el que no coexisten las poblaciones), se observó que una población se impone sobre la otra, es decir, sólo una sobrevive, lo cual supone una evidente diferencia frente al modelo de Lotka-Volterra. Por otra parte, este modelo ha sido estudiado desde un doble enfoque obteniendo, por supuesto, en ambos un mismo resultado. El punto para tener en cuenta en este modelo es que existen varios escenarios posibles. Esto quiere decir que, si se tiene un modelo con 2 especies que compiten la una con la otra, lo que va a determinar qué especie sale vencedora (obviando el improbable caso en el que las dos sobreviven) es la condición inicial, o lo que es lo mismo, las poblaciones iniciales de ambas especies. Este hecho y no otro es el que determina el equilibrio alcanzado.
- En cuanto al modelo competitivo de especies sin “over-crowding” se obtuvo un resultado similar al del modelo competitivo con “over-crowding”, es decir, para prácticamente cualquier conjunto de poblaciones iniciales, con el paso del tiempo sólo sobrevive una población. No obstante, como ahora no hay recursos limitados, la población que sobrevive puede crecer bajo un modelo de crecimiento malthusiano.
- En el capítulo tres se analizó el modelo de Leslie, el cual permite conocer cómo se distribuye el número de individuos de una misma especie para distintos intervalos de edad en distintos momentos temporales. Para ello se hace uso de la matriz de Leslie, la cual está formada tanto por coeficientes que indican al número de hijas nacidas de 1 hembra en el grupo de edad i como por coeficientes que indican la proporción de hembras que sobreviven del grupo de edad i al grupo de edad $i + 1$. La utilidad de dicha matriz radica en que, tan sólo conociendo los valores de los coeficientes de la matriz, y conociendo el número de individuos que pertenecen a cada intervalo de edad de la población en un instante temporal 0, se puede calcular el número de individuos en cada intervalo de edad para cualquier instante temporal, siempre y cuando el período temporal a analizar sea relativamente corto.

- En relación con la matriz de Leslie (L) es de suma importancia conocer las características que la definen:

L tiene un único autovalor dominante, el cual es positivo; por ejemplo λ_1 .

El autovector asociado a λ_1 tiene componentes positivos.

Para el resto de los autovalores de L se satisface la siguiente condición;

$$|\lambda_i| < \lambda_1 \quad \forall i \neq 1$$

- Si se pretende estudiar la distribución de las poblaciones en el largo plazo será necesario un análisis más sofisticado. Para ello hay que obtener los autovalores y autovectores de la matriz de Leslie. Como se demostró en el apartado “El modelo de Leslie” en el largo plazo la población se estabiliza y es proporcional al vector X_1 (autovector obtenido a partir de el autovalor dominante). Además, λ_1 (autovalor dominante) marca la tasa de crecimiento de la población. Si $\lambda_1 > 1$, la población sigue creciendo en el largo plazo, mientras que si $\lambda_1 = 1$ la población se estabiliza y si $\lambda_1 < 1$ la población disminuye. Así se obtuvo que para k grandes (largo plazo):

$$X^{(k)} \approx b_1 \lambda_1^k X_1$$

BIBLIOGRAFÍA

Alan Garfinkel, Jane Shevtsov, Yina Guo, P. (2017): "Modeling Life": *Seeing Change Geometrically, Trajectories, Change and Behavior*. Springer International Publishing AG 2017, 48-68

Ronald Shone, P. (2002): "Economic Dynamics, phase diagrams and their Economic Application", Higham, J. (eds.): *Population models*, Channel View Publications, Cambridge, 593-637

Stephen Lynch, P. (2017): "Dynamical Systems With Applications Using Mathematica": *Interacting Species*. Springer International Publishing AG 2017, 73-87