



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE GUERRERO

UNIDAD ACADÉMICA DE MATEMÁTICAS

MODELOS MATRICIALES POBLACIONALES

TESIS

Que para obtener el título de:
Maestro en Ciencias Matemáticas

PRESENTA:

Diana Maritza Navarrete Rodríguez

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Juan Carlos Hernández Gómez

Acapulco, Gro. Junio 2017.



MODELOS MATRICIALES POBLACIONALES

Diana Maritza Navarrete Rodríguez

9 de mayo de 2017

Índice general

1. Preámbulo	5
1.1. El ciclo de vida: Vinculación de la persona y de la población	5
1.2. Demografía	6
1.3. Construcción, análisis e interpretación del modelo	9
1.4. Prerrequisitos Matemáticos	10
1.5. Notación	11
1.5.1. Matrices y vectores	11
2. Modelos matriciales clasificados por edad	13
2.1. Modelos discretos	13
2.1.1. Modelo exponencial discreto	13
2.1.1.1. Deducción del modelo	14
2.1.2. La matriz de Leslie	15
2.1.2.1. Tablas de vida	15
2.2. Proyección: análisis de forma simple	27
2.2.1. Un conjunto de preguntas	32
2.3. La matriz de Leslie y la tabla de vida	34
2.3.1. La supervivencia	35
2.3.2. Reproducción	37
2.4. La construcción de matrices clasificadas por edad	37
2.4.1. Poblaciones por nacimiento de flujo	38
2.4.1.1. Las probabilidades de supervivencia por naci- miento de flujo.	38
2.4.1.2. Fertilidades en nacimientos de flujo.	39
2.4.2. Poblaciones por Nacimiento de pulso	41
2.4.2.1. Las probabilidades de supervivencia al nacer por pulso	42
2.4.2.2. Fertilidades pulsos nacimiento	42

<i>ÍNDICE GENERAL</i>	1
2.4.3. Supuestos: Proyección y previsión	45
2.4.4. Historia	46
3. Las etapas dentro del ciclo de la vida	51
3.1. Variables de estado.	52
3.1.1. Teoría de estado de Zadeh	52
3.1.2. Variables de estado en modelos de población.	54
3.2. La edad como una variable de estado: ¿Cuándo falla?	56
3.2.1. Las tasas vitales de tamaño dependiente y crecimiento plástico.	56
3.2.2. Varios modos de reproducción.	58
3.2.3. La subdivisión de población y demografía estado múltiplo	59
3.3. La evaluación estadística de las variables de estado	60
3.3.1. Respuesta continua, estado continua o discontinua.	60
3.3.2. Estado discreto, respuesta discreta	61
3.3.2.1. Modelos loglineales	62
3.3.2.2. Efectos de pruebas en variables de estado.	63
3.4. Descripción general	70
4. Un modelo	71
4.1. Planteamiento del Modelo	71
4.1.1. La tasa de Natalidad	71
4.1.2. La tasa de Mortalidad	72
4.1.3. Tasa de Infección efectiva	72
4.2. Modelo SIR	73
4.2.1. EL MOSQUITO COMO VECTOR	75
4.3. Mosquitos y enfermedades	77
4.3.1. Modelación con software	79
5. Conclusión	83
A. Codigos de Matlab	85

Introducción

La presente tesis tiene como objetivo contar con un material en español de temas relacionados con Modelos Matriciales Poblacionales, este tema cada vez toma más importancia por la versatilidad con la que se puede implementar. Para el desarrollo de este trabajo nos apoyamos en el libro Caswell, H. Matrix Population Model, del cual se hace un análisis, se realizan los ejemplos y se complementa con una aplicación.

En el primer capítulo empezaremos con un paseo por los Sistemas Dinámicos, su inicio con Poincaré y Lorenz. Después, se definirá el ciclo de la vida (nacer, crecer, madurar, reproducir y morir), como unidad fundamental dentro de la dinámica de los sistemas. Como nuestro interés se centra en el estudio de poblaciones, estudiaremos el concepto de demografía, su historia y concepción actual. La simulación de los ejemplos y de la aplicación se realizó apoyados en matlab.

En el segundo capítulo veremos la construcción e importancia de la matriz de Leslie, se destacará su uso como una matriz de proyección de la población, se analizará e interpretará la construcción de matrices por edades y un poco de historia sobre Patrick Leslie.

En el capítulo tres abordaremos la importancia de las etapas dentro del ciclo de la vida, definiremos lo que es una variable de estado y su importancia en estos modelos.

En el capítulo cuatro se propone una aplicación de los conceptos antes vistos en un modelo epidemiológico discreto para el dengue. Finalmente se presentan algunas conclusiones de este trabajo.

Capítulo 1

Preámbulo

No sólo los adultos, sino todo el ciclo de vida se tendrán en cuenta el organismo. Esta es una idea antigua, para los filósofos han señalado a menudo que un convencionalmente individuo significa un organismo en un breve instante de tiempo ... Por ejemplo, si nos referimos a un “perro” que por lo general nos imaginamos a un perro adulto momentáneamente inmovilizado en el tiempo como por una instantánea fotográfica ... [Pero] es el perro desde el momento de la fertilización de sus huevos, a través del desarrollo embrionario y fetal, a través del nacimiento y de la etapa de cachorro hasta la adolescencia y la madurez sexual, y finalmente a través de la senescencia?

Bonner (1965) [14]

1.1. El ciclo de vida: Vinculación de la persona y de la población

El ciclo de vida es una unidad fundamental para la descripción de un organismo. La ecología, genética, evolución, desarrollo y fisiología convergen en el estudio del ciclo de vida de un individuo y a partir de él, fundamentan sus teorías. Una de las preguntas que nos planteamos es, ¿de qué manera el ciclo de vida influye en la dinámica demográfica de una población?

Estudiar el ciclo de vida en el contexto dinámico, demográfico o de la población, permite hacer una traducción que va de lo individual a lo poblacional. Los organismos individuales nacen, crecen, maduran, se reproducen, y eventualmente

mueren. El riesgo de muerte de estos organismos en cada una de estas etapas depende de su entorno y de las herramientas desarrolladas para hacerle frente, las cuales son proporcionadas a través de su genotipo y su fenotipo. Estos riesgos se ven reflejados en las tasas de nacimiento, crecimiento, maduración, fecundidad y mortalidad que se tienen en las diferentes etapas del individuo. De manera general, a estas tasas, que describen el movimiento de individuos a través de su ciclo de vida, les llamaremos *tasas vitales*. De esta manera, la dinámica de la población está determinada por las tasas vitales. Es así, como los Modelos Matriciales Poblacionales nos proporcionan un vínculo entre la dinámica individual y la poblacional, construida a través de la descripción del ciclo de vida.

1.2. Demografía

Sería fácil sólo mencionar la definición etimológica que proviene de las palabras demos(pueblo) y grapheinn(trazo, descripción), es decir, se refiere a conocer las cualidades de una población. Sin embargo, nosotros en este trabajo consideraremos que la demografía se encarga de estudiar los procesos que determinan la formación conservación y desaparición de las poblaciones.

Enfocaremos las tasas vitales, la dinámica demográfica y la estructura de la población en el contexto del ciclo de la vida. El primer hecho fundamental de la dinámica de la población es su potencial de crecimiento exponencial. Este potencial se conocía ya en el siglo XVI (como se puede ver en Cole 1958 [33]). John Graunt en 1662, Linneo en 1742, y Benjamin Franklin en 1751 escribieron el crecimiento exponencial de la población. A Malthus, cuyo “*Ensayo sobre el principio de la población*”, apareció en 1798, a veces se le atribuye el descubrimiento del principio de aumento exponencial, pero en realidad fue conocido mucho antes.

El crecimiento (decrecimiento) exponencial de una población surge de considerar que el tamaño de la población al tiempo t , denotada por $X(t)$, tiene una tasa de crecimiento (decrecimiento) proporcional al tamaño de la población misma, con constante de proporcionalidad r .

$$\dot{X} = rX$$

Esta simple ecuación diferencial se utilizó por mucho tiempo para describir el crecimiento de poblaciones. Observe que esta ecuación diferencial tiene como

solución

$$X(t) = X_0 e^{rt},$$

donde $X_0 = X(0)$, es la población al tiempo $t = 0$, es decir la población inicial. La gráfica de esta solución será creciente y no acotada, si $r > 0$, fig(a); constante e igual a X_0 , si $r = 0$, fig(b); y decreciente (tendiendo asintóticamente a cero), si $r < 0$, fig (c).

Nota 1 En el siguiente capítulo se estudiará esta misma ecuación pero en su forma discreta.

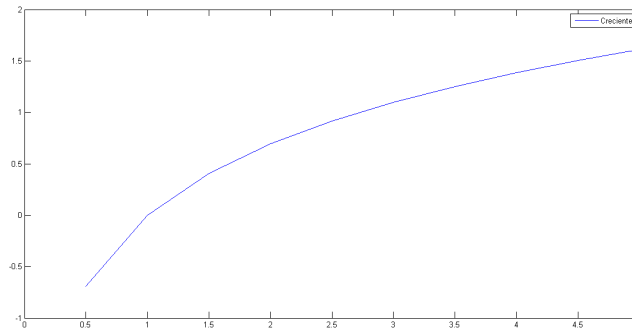


Figura 1.1: a) Gráfica Creciente

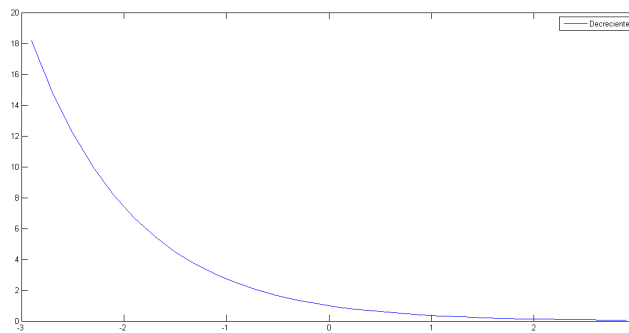


Figura 1.2: b) Gráfica Decreciente

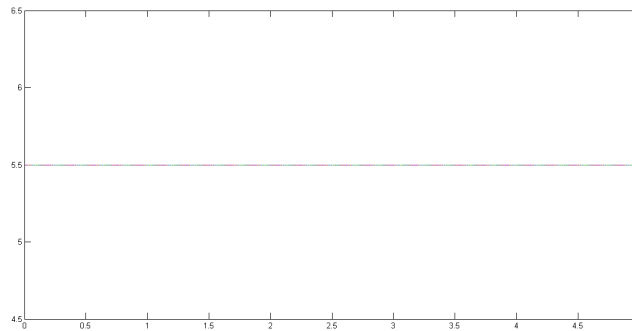


Figura 1.3: c) Gráfica Constante

El segundo hecho fundamental de la dinámica de la población es que estas no crecen exponencialmente, sin restricción, por mucho tiempo. Algunos modelos para poblaciones acotadas se obtuvieron por primera vez a mediados del siglo XIX por el matemático belga Pierre-François Verhulst, quien propone una variante del crecimiento exponencial, considerando que las poblaciones compiten entre sí por recursos, es así como propone la ecuación logística en 1838 (como se puede ver en Hutchinson 1978 [70]). Esta ecuación permaneció olvidada por mucho tiempo, sin embargo con el tiempo esta ecuación fue redescubierta y popularizada por Perla y Reed (1920; como se puede ver Kingsland (1985)[79]). Esta ecuación básicamente considera los efectos de la competencia dentro de las mismas especies y puede extenderse para modelar interacciones depredador-presa (como se puede ver Hutchinson 1978 [70], Lotka 1924 [114], Volterra 1926 [166], Gause 1934 [50], Kostitzin 1939[83]).

La ecuación diferencial es la que se presenta a continuación.

$$\dot{X} = rX(t) - kX(t)X(t),$$

donde r =crecimiento de la población

k =capacidad de persistencia

x_0 =la población inicial.

Puede probarse (observe que es una ecuación diferencial separable), que su solución es

$$X(t) = \frac{X_0 e^{rt}}{1 + \frac{kX_0}{r}(e^{rt} - 1)}.$$

Sin embargo, la ecuación logística y algunas de sus variantes ignoran algo importante dentro de la dinámica de una población, la estructura de la misma, esta ecuación considera a todos los individuos como iguales, sin considerar variedad dentro de la población misma, todos se comportan como un promedio. La existencia de grandes e importantes diferencias entre los individuos de una población demográficamente es clara. En los seres humanos, los factores más obvios son la edad, el sexo y la ubicación geográfica.

Con el desarrollo de los modelos económicos de pensiones y seguros de vida se consideraron por primera vez las diferencias en los índices de mortalidad, se observó que estos están en función de la edad. Los romanos intentaron calcular el cambio en la tasa de mortalidad con respecto a la edad, en el siglo III dC John Graunt compiló los datos de mortalidad por edad de los registros de nacimiento y muerte en Londres en 1662, (Hutchinson 1978)[70]. Poco después, el astrónomo Edmund Halley en 1693 presentó el primer tratamiento completamente moderno de una tabla de vida. En 1760 Euler mostró que se tenía una forma particularmente poderosa de analizar las consecuencias de la variabilidad de la tasa de mortalidad con respecto de la edad de los individuos, consecuencias demográficas ([?]).

Es por esto, que estudiar el ciclo de vida en un contexto dinámico demográfico de la población requiere una manera de pasar de lo individual al nivel de población. Los organismos individuales nacen, crecen, maduran, se reproducen, y eventualmente mueren, pero siempre, y en cada etapa de su ciclo de vida, están sujetos a riesgos. Estos riesgos determinan las tasas de nacimiento, el crecimiento, la maduración, la fecundidad y la mortalidad que se produce por estos eventos individuales. (Colectivamente, estas tasas, que describen el movimiento de personas a través del ciclo de vida, se llaman las tasas vitales.) La dinámica de la población es determinada por las tasas vitales. Los Modelos Matriciales Poblacionales proporcionan una forma de modelar el vínculo que existe entre el individuo y la población, construida alrededor de una simple descripción del ciclo de vida.

1.3. Construcción, análisis e interpretación del modelo

La construcción, el análisis y la interpretación de los modelos biológicos son tres etapas que están relacionadas íntimamente. Como primer paso se debe estudiar el fenómeno a modelar en el ámbito que le da origen (física, biología, quí-

mica, economías, etc.), para poder establecer los principios y relaciones que están involucradas en el proceso, jerarquizar las características que tomaremos en cuenta en el modelo y de esta manera llegar a la construcción del mismo, posteriormente analizarlo para corroborar que se corresponde con lo que se desea modelar, realizar el análisis matemático del mismo, y finalmente interpretar los resultados y, en su caso, simularlo.

Dado que el modelo se construye para responder a una pregunta, de esta manera, la interpretación final influye en la construcción del modelo mismo. En la construcción del modelo, se debe pensar en cómo se va a analizar, pero sobre todo, los datos que serán necesarios para parametrizarlo.

Los datos demográficos son costosos, tanto en dinero como en esfuerzo humano, y un recurso tan valioso se debe utilizar lo más eficientemente posible. Es importante destacar que los resultados del análisis del modelo deben ser interpretados en términos biológicos. Esto requiere de un profundo conocimiento de los supuestos que entraron en su construcción y de los métodos utilizados en su análisis.

1.4. Prerrequisitos Matemáticos

Nuestro objetivo es desarrollar métodos para hacer modelos matriciales poblacionales accesibles. Partiremos del supuesto que se tienen conocimientos básicos en ecología, especialmente las herramientas clásicas de la demografía estructurado por edad (la tabla de vida, el cálculo de la tasa intrínseca de crecimiento y la distribución por edades estable). Estos temas se tratan en cualquier texto introductorio de ecología moderna. También supondremos cierta familiaridad con las ideas básicas de *competencia*, *depredación*, *simbiosis*, *regulación de la población* y *selección natural*.

Suponemos que se está familiarizado con conceptos básicos de cálculo (diferenciación e integración), probabilidad (distribuciones, variables aleatorias, medias, varianzas, covarianzas, independencia) y estadísticas (intervalos de confianza, pruebas de hipótesis). Dado que este trabajo de tesis versa sobre matrices, será de gran ayuda contar con un conocimiento profundo de álgebra matricial.

1.5. Notación

1.5.1. Matrices y vectores

En este trabajo las matrices se denotarán con letras mayúsculas en **negrita** y sus entradas con letras minúsculas y subíndices; de esta manera, $a_{i,j}$ representará la entrada de la fila i -ésima y la columna j -ésima de la matriz \mathbf{A} .

Los vectores serán denotados por letras minúsculas en **negrita** y sus entradas por letras minúsculas con subíndices: de esta manera, v_i es el i -ésimo elemento del vector \mathbf{v} . Pueden surgir complicaciones cuando varios vectores (o matrices) y sus entradas deben ser distinguidas. Por ejemplo, suponga que tenemos las matrices $\mathbf{A}_1, \mathbf{A}_2, \dots, \mathbf{A}_n$, habría confusión si queremos referirnos a la entrada $a_{1,1}$ de estas matrices, en este caso podemos utilizar superíndices para evitar confusiones. Así, la entrada (i, j) de la matriz \mathbf{A}_k será denotada por $a_{i,j}^{(k)}$.

Los vectores, son vectores columna por defecto. La matriz \mathbf{A}^T es la transpuesta de \mathbf{A} .

El complejo conjugado de una transpuesta \mathbf{A} es denotada por un \mathbf{A}^* . El producto escalar de dos vectores es denotada por $\langle x, y \rangle = x^*y$. El producto de Kronecker de dos matrices es denotada por $\mathbf{A} \otimes \mathbf{B}$, y el producto de Hadamard es denotada por $\mathbf{A} \circ \mathbf{B}$. Todas estas operaciones se definen en el apéndice A.

Si $x = a + bi$ es un número complejo, el conjugado complejo es de $\bar{x} = a - bi$ y su magnitud es de $|x| = \sqrt{a^2 + b^2}$. Las partes real e imaginaria son denotadas $\Re(x)$ y $\Im(x)$.

La i -ésima fila de la matriz \mathbf{A} es el vector $\mathbf{a}_{i,\dots}$. La j -ésima columna de \mathbf{A} es el vector $\mathbf{a}_{\dots,j}$. La matriz $\mathbf{A}_{s \times s}$, se convertirá en el vector de tamaño $s^2 \times 1$ denominado $\text{vec } \mathbf{A}$, apilando sus columnas una encima de la otra. Es decir,

$$\text{vec} \mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{\cdot,1} \\ a_{\cdot,2} \\ \vdots \\ a_{\cdot,s} \end{pmatrix}$$

Una matriz cuyas entradas en la diagonal son el vector x y ceros en otros lugares, está dado por $\text{diag}(x)$;

$$\text{diag}(x) = \begin{pmatrix} x_1 & 0 & 0 & \cdots \\ 0 & x_2 & 0 & \cdots \\ 0 & 0 & x_3 & \cdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots \end{pmatrix}$$

Un tipo importante de vectores son los vectores canónicos e , los cuales son vectores de la forma $e_i = (0, 0, \dots, 0, 1, 0, \dots, 0)$, el cual denota un vector completamente de ceros excepto por un uno en la i -ésima posición.

La probabilidad de que ocurra un evento x se denota $P[x]$, la probabilidad condicional de que ocurra x dado que ocurre y es denotada por $P[x|y]$, y la esperanza, o valor esperado, de una variable aleatoria x es denotada por $E[x]$. Frecuentemente se utiliza $V(x)$, $SD(x)$ y $Se(x)$ para denotar la varianza, la desviación estándar y el error estándar de x .

Todos los logaritmos que aparezcan en este trabajo se pensarán como logaritmos naturales, a menos que se indique lo contrario.

Capítulo 2

Modelos matriciales clasificados por edad

Los modelos matriciales clasificados por edad nos dan la distribución por edades de la población en una fecha determinada, podemos exigir conocer la distribución por edad de los sobrevivientes y descendientes de la población original en intervalos sucesivos de tiempo, suponiendo que estos individuos están sujetas a cierta edad las tasas específicas de fecundidad y mortalidad.

Leslie (1945)[96].

2.1. Modelos discretos

2.1.1. Modelo exponencial discreto

En esta sección iniciaremos el estudio de modelos poblacionales discretos. Como primer punto estudiaremos el modelo exponencial discreto. Diremos que un modelo discreto es un modelo en el que la variable de temporalidad avanza en pasos discretos, es decir, la dinámica se establece para unidades de tiempo que pueden representar horas, días, meses o cualquier otra unidad discreta de tiempo. De esta manera diremos que si X_t representa el estado de la variable X al tiempo t , X_{t+k} representa su valor al tiempo $t + k$.

2.1.1.1. Deducción del modelo

Pensemos que se tiene una población de individuos al tiempo t , la cual representaremos como X_t , la primer pregunta que surge es cuántos individuos habrá al tiempo $t + 1$, para poder contestar esta pregunta nos planteamos las siguientes preguntas ¿Qué hace que el tamaño de la población cambie en una unidad de tiempo? Bueno, en principio la población al tiempo $t + 1$ tiene que ser la misma que al tiempo t , sumando los que se integran a ellos y restando los que abandonan la población. ¿De que manera se integran nuevos individuos a la población? Se van a integrar a la población mediante dos procesos: nacimiento de nuevos individuos y procesos de inmigración. ¿Quiénes abandonan la población? La población es abandonada vía muerte de individuos y proceso de emigración. De esta forma podemos escribir la siguiente ecuación $X_{t+1} = X_t + N + I - M - E$ para $t = 0, 1, \dots$. Donde N representa los individuos que nacieron, I los que inmigraron, M los que murieron y E los que emigraron en el intervalo de tiempo $[t, t+1]$. Para simplificar el problema supongamos que $I = E = 0$, es decir que no hay proceso de inmigración-emigración. De esta forma para $t = 0, 1, \dots$, llegamos al modelo

$$X_{t+1} = X_t + N - M,$$

o equivalentemente

$$\frac{X_{t+1}}{X_t} = 1 + \frac{N}{X_t} + \frac{M}{X_t}.$$

Observe que las razones $\frac{N}{X_t}$ y $\frac{M}{X_t}$ son las tasas per cápita de natalidad (la cual denotaremos como n) y mortalidad (la cual denotaremos como m), respectivamente, las cuales se puede pensar que son constantes para poblaciones establecidas. De esta manera, el modelo resulta ser

$$\frac{X_{t+1}}{X_t} = 1 + n + m,$$

o equivalentemente, haciendo $k = 1 + n + m$,

$$\frac{X_{t+1}}{X_t} = k,$$

es decir

$$X_{t+1} = kX_t$$

. Observe que la variable X puede representar el número de individuos o la biomasa de una población. Ahora, si al tiempo $t = 0$ se tiene una población X_0 ,

entonces

$$X_1 = kX_0,$$

y

$$X_2 = kX_1 = k(kX_0) = k^2X_0,$$

en general,

$$X_t = k^t X_0.$$

Es decir, el comportamiento del sistema está determinado por el valor de k^t , de tal forma que si $k > 1$, entonces $\lim_{t \rightarrow \infty} X_t = \infty$; si $k < 1$, $\lim_{t \rightarrow \infty} X_t = 0$; y si $k = 1$, $X_t = X_0$ independientemente de t .

2.1.2. La matriz de Leslie

En esta sección estudiaremos algunos modelos poblacionales matriciales, para empezar analizaremos una tabla de vida y los elementos que la conforman.

2.1.2.1. Tablas de vida

Una tabla de vida es una síntesis de las estadísticas de mortalidad, supervivencia y fecundidad por edad de una población. Básicamente existen dos tipos de tablas de vida, dinámicas y estáticas.

Las tablas dinámicas son tablas horizontales, de cohorte (conjunto de individuos que comparten la edad), generacionales. Para construirlas se hace un seguimiento de todos los individuos de una cohorte a lo largo de su vida. Este tipo de tablas se utiliza principalmente para describir especies de vida corta.

Las tablas estáticas son tablas verticales, de tiempo específico. Para construirlas se recoge la información en un corto intervalo de tiempo sobre individuos de las distintas edades o estadios de la población. Este tipo de tablas se usan para describir especies de larga vida.

Un ejemplo de una tabla de vida dinámica se presenta en el Tabla 2.1 la cual es reproducida de [7].

En la Tabla 2.2 se presenta el significado de cada una de las columnas.

16 CAPÍTULO 2. MODELOS MATRICIALES CLASIFICADOS POR EDAD

i	x (días)	n_x	l_x	d_x	s_x	$n_x * m_x$	m_x
1	0	996	1.0000	0.3293	0.6707	0	0.0000
2	63	668	0.6707	0.5584	0.4416	0	0.0000
3	124	295	0.2962	0.3559	0.6441	0	0.0000
4	184	190	0.1908	0.0737	0.9263	0	0.0000
5	215	176	0.1767	0.0227	0.9773	0	0.0000
6	264	172	0.1727	0.0291	0.9709	0	0.0000
7	278	167	0.1677	0.0479	0.9521	0	0.0000
8	292	159	0.1596	0.0314	0.9686	53	0.3333
9	306	154	0.1546	0.0455	0.9545	485	3.1494
10	320	147	0.1476	0.2857	0.7143	803	5.4626
11	334	105	0.1054	0.7905	0.2095	973	9.2667
12	348	22	0.0221	1.0000	0.0000	95	4.3182
13	362	0	0.0000	-	-	-	-

Tabla 2.1: Tabla de vida de la planta anual *Phlox drummondii*

i	Clase de edad
x (días)	Edad
n_x	Número de individuos
l_x	Probabilidad de supervivencia al inicio de la clase
d_x	Tasa de mortalidad
s_x	Tasa de supervivencia ($1 - d_x$)
$n_x * m_x$	Número total de semillas producidas
m_x	Tasa de fertilidad

Tabla 2.2: Significado de las variables

A continuación presentamos algunas relaciones entre las variables.

$$l_x = \frac{n_x}{n_0}$$

$$s_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} = 1 - d_x$$

$$d_x = 1 - \frac{l_{x+1}}{l_x} = 1 - s_x$$

$$l_x = s_0 * s_1 * \dots * s_{x-1}$$

Algunos parámetros para estas tablas son:

- Tasa reproductiva básica: Es el número promedio de descendientes por individuo (hembra por hembra)

$$R_0 = \sum l_x m_x.$$

- Tiempo generacional: Edad promedio a la que las hembras paren sus descendientes hembras

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{R_0}.$$

- Estimación aproximada de r ,

$$r \approx \frac{\ln R_0}{T}.$$

- Ecuación de Euler-Lotka, estimación exacta de r ,

$$1 = \sum e^{-rx} l_x m_x.$$

- Edad de la primera reproducción, α .

- Edad de la última reproducción, ω .

Ahora estableceremos algunos conceptos importantes en estos modelos.

Esperanza de vida

La esperanza de vida al nacer se define como el área bajo la curva de I_x , y la esperanza de vida para la clase de edad x será $E_v(x) = \int_x^\infty I_x$ y representa la edad

promedio a la que mueren los individuos de la población, también se puede pensar como el número de años promedio que viven los individuos de una cohorte y se puede calcular para cada clase de edad.

Valor reproductivo

Es bien sabido que el proceso de selección natural va favoreciendo a los individuos más capaces en su capacidad de sobrevivir y en su contribución proporcional (descendientes) al futuro de la población misma. Esta contribución se ve influenciada por la reproducción y la supervivencia ya que un individuo no sólo debe ser capaz de reproducirse, sino también de sobrevivir para lograr una buena contribución a la población a la que pertenece. El concepto de valor reproductivo combina la supervivencia futura esperada con la reproducción futura esperada, teniendo en cuenta la contribución de un individuo a las generaciones futuras.

Valor reproductivo residual de la clase i = valor reproductivo de la clase i - tasa de reproducción de la clase i .

Matrices de Proyección

La información obtenida en una tabla de vida puede ser llevada a una matriz que nos permita iterar la dinámica del sistema, a estas matrices se les conoce como matrices de proyección de la población.

Al igual que las tablas de vida, combinan información de la supervivencia y la fertilidad de una población estructurada y sirven también para examinar la dinámica de la población a lo largo del tiempo, es decir, para proyectar la evolución de la estructura de la población en el futuro.

Las matrices de proyección pueden ser

- Matrices de Leslie: para poblaciones con estructura de edades, se les llama así en reconocimiento de P.H. Leslie (1945 [96], 1948a [97]), quien tuvo un papel importante en su desarrollo.
- Matrices de Lefkovich: para poblaciones con estructura de tamaño, de estadios, etapas o mixtas.

Son matrices cuadradas y su dimensión es el número de clases de edad (en el caso de matrices de Leslie) o estadios (también llamadas etapas, en el caso de matrices de Lefkovich).

Si denotamos con A a la matriz de proyección, cada elemento de esta a_{ij} repre-

senta la contribución de los individuos de la clase (etapa) j en el censo actual, al conjunto de los individuos de la clase i en el censo siguiente.

Elementos de la matriz y tasas vitales

Elementos:

- F_j : Contribución de la clase j a la reproducción de la especie (se ve reflejada en la clase de recién nacidos).
- P_{ij} : probabilidad de supervivencia.
- G_{ij} : probabilidad de transición (cambio de estadio).

Tasas vitales:

- s_j : tasa de supervivencia.
- f_j : tasa de fertilidad (algunas veces se denota como b_j o m_j).
- g_{ij} : tasa de *crecimiento* (tasa de transición de fase).

Las tasas vitales se combinan para formar los elementos de la matriz como se presenta en la figura 2.1.

Para la matriz de Leslie.

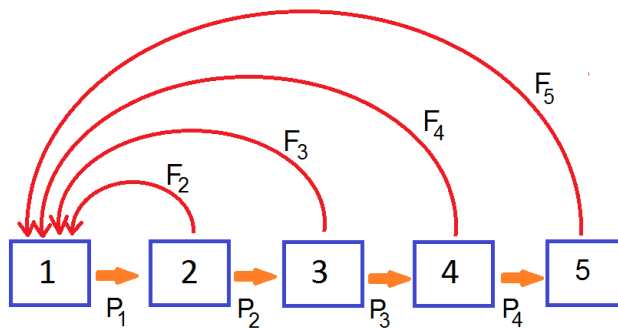


Figura 2.1: Diagrama de flujos para una población

En este caso $P_j = s_j$ y la matriz de Leslie correspondiente resulta ser

$$L = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 & F_4 & F_5 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_4 & 0 \end{pmatrix}$$

Para la matriz de Lefkovitch

En 1965 Lefkovich propuso un modelo matricial para estudiar la evolución de una población que generalizaba al modelo propuesto por Leslie. La diferencia fundamental entre ambos modelos reside en el hecho de que ahora se clasifica a los individuos de la población en etapas, en lugar de clases de edades.

En muchos organismos, para estudiar su evolución, la variable edad no es la más importante. Por ejemplo, en el caso de los insectos, los individuos pasan por las etapas de ser huevos, larvas, crisálidas y por fin adultos. La supervivencia (b_i), puede estar más influenciada por la etapas del insecto que por su edad. De hecho, la supervivencia de un escarabajo no depende de que tenga 3 o 6 meses, sino de que sea una larva o que se encuentre en la etapa adulta. Ahora bien, es evidente que la edad y la etapa no son variables independientes. El paso de una etapa a otra es a menudo bastante flexible y depende de factores bióticos (densidad de población, cantidad de comida suplementaria) y factores no bióticos (temperatura, luminosidad). Afortunadamente, podemos modificar la matriz de Leslie para tener en cuenta estos factores. Ahora P_{ii} representa la probabilidad de que un individuo que se encuentra en la etapa i en el período n permanezca en la misma etapa i para el período siguiente $n + 1$.

En la figura 2.2 se presenta una población en la que cada estadio se reproduce en su propio estadio pero el último además contribuye en el primero, hay un flujo de un estadio al siguiente sin saltarse alguno.

En este caso $G_{ij} = s_j g_{ij}$ y $P_{ij} = s_j(1 - g_{ij})$ y la matriz de Lefkovitch correspondiente resulta ser

$$A = \begin{pmatrix} P_{11} & 0 & 0 & 0 & F_5 \\ G_{21} & P_{22} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{32} & P_{33} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_{43} & P_{44} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & G_{54} & P_{55} \end{pmatrix}$$

El cálculo de F_j depende de en qué momento se realiza el conteo de las poblaciones (censo), antes o después del proceso reproductivo, de esta forma se tiene:

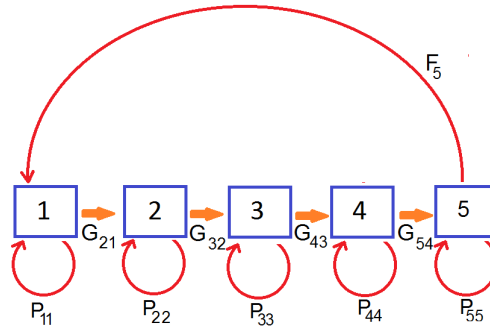


Figura 2.2: Diagrama de flujos para una población

- Cuando el censo es pre-reproductivo se tiene que

$$F_j = s_0 f_j,$$

tanto la matriz de Leslie como de Lefkovitch es de la forma

$$\begin{pmatrix} s_0 f_1 & s_0 f_2 & s_0 f_3 \\ s_1 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & s_3 \end{pmatrix}$$

- Cuando el censo es post-reproductivo se tienen los siguientes casos

- $F_j = s_j f_{j+1}$ y en este caso la matriz de Leslie es

$$\begin{pmatrix} s_0 f_1 & s_1 f_2 & s_2 f_3 & s_3 f_4 \\ s_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & s_3 \end{pmatrix}$$

- $F_j = s_j f_j$ y en este caso la matriz de Lefkovitch es

$$\begin{pmatrix} s_0 f_0 & s_1 f_1 & s_2 f_2 & s_3 f_3 \\ s_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & s_3 \end{pmatrix}$$

Una de las preguntas que surgen una vez que se ha construido la matriz de proyección es ¿qué puede decirnos esta matriz acerca del comportamiento del sistema? En realidad, todo, ya que esta matriz condensa toda la información de la dinámica poblacional. Para ver esto, necesitamos recordar que la matriz de proyección nos proporciona información de la distribución de poblaciones en las diferentes clases en que está dividida la población total. Esto se da a través de la expresión.

$$X_{t+1} = AX_t,$$

donde $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)$ es el vector en cuyas entradas se encuentra la población en cada una de las n clases. De esta forma, si partimos de una distribución inicial de poblaciones en cada clase, digamos $X_0 = (x_0^1, x_0^2, \dots, x_0^n)$ se tiene que $X_1 = AX_0$, $X_2 = AX_1 = A(AX_0) = A^2X_0$ y en general

$$X_t = A^t X_0.$$

Ahora, trataremos de indagar más acerca de la matriz A para poder estudiar el sistema matricial.

Definición 1 Una matriz $A = (a_{ij})$ de tamaño $n \times n$ se dice que es **no negativa** (positiva) si $a_{ij} \geq 0$, ($a_{ij} > 0$). Se denotará por $A \geq 0$ ($A > 0$).

Definición 2 Sea $n \geq 2$. Una matriz A de orden n se dice **reducible** si existe una matriz de permutación P tal que

$$P^t A P = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} \\ 0 & A_{22} \end{pmatrix},$$

donde A_{11} y A_{22} son matrices cuadradas de orden menor que n y P^t denota la transpuesta de P . Si no existe tal P entonces se dice que A es **irreducible**.

Definición 3 Se dice que un valor propio λ_i es **simple** si su multiplicidad algebraica es uno.

Teorema 1 (Frobenius) Sea $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ una matriz no negativa e irreducible, entonces

a) La matriz A tiene un valor propio positivo r , igual al radio espectral de A ;

b) Existe un vector propio positivo (por la derecha) asociado al valor propio r ;

c) El valor propio r tiene multiplicidad algebraica uno.

Es claro que tanto la matriz de Leslie como la matriz de Lefkovich cumplen con las condiciones del teorema anterior, por conveniencia a ambas matrices las denotaremos con A , por lo que ahora sabemos que tienen un valor propio positivo que es igual al radio espectral de A , al cual denotaremos como λ_1 con multiplicidad algebraica uno y el vector propio correspondiente a λ_1 tiene entradas todas positivas.

Además, por la forma de las matrices de proyección, se puede ver que son diagonalizables, es decir, existe una matriz Q invertible tal que $A = QDQ^{-1}$, se puede mostrar que en este caso

$$X_t = QD^tQ^{-1}X_0$$

, en este caso D^t representa D a la potencia t y no su traspuesta, esta última expresión nos dice que el comportamiento del sistema básicamente está regido por el comportamiento de D^t donde la matriz D es la matriz con los valores propios de A en la diagonal, y

$$D^t = \begin{pmatrix} \lambda_1^t & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \lambda_2^t & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \lambda_i^t & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & \lambda_{n-1}^t & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & \lambda_n^t \end{pmatrix}.$$

De esta manera se ve que si λ_1 es el valor propio dominante (con valor absoluto más grande), y si $|\lambda_1| < 1$, las poblaciones tenderán a cero cuando t tienda a infinito, por el contrario, si $|\lambda_1| > 1$, la población crecerá infinitamente.

Matrices de proyección con entradas variables

Otra pregunta que surge en este tipo de modelos es ¿cómo modelar cuando las tasas de fertilidad o las probabilidades de supervivencia no son constantes, es decir cuando dependen de factores externos? En este caso no se tendrá una tabla de vida como tal pero sí se puede producir la matriz de proyección.

Para ver esto, iniciamos con un modelo poblacional clasificado por edad. Dividimos la variable continua *edad*, que comienza en 0, en un conjunto discreto de clases de edad, que empiezan en 1. El esquema se muestra en la Figura 2.3. La

clase de edad I corresponde a las edades $i - 1 \leq x \leq i$. De acuerdo con este convenio, la primera clase de edad es el número 1. Un número de autores toman la primera clase de edad como 0; se puede utilizar esta numeración si se desea. La definición de clases de edad en la literatura es a menudo confusa (cf. Michod y Anderson, 1980, Goodman 1982; para eliminar confusiones la antigua numeración con clase de edad 0, ha cambiado a clase de edad 1).

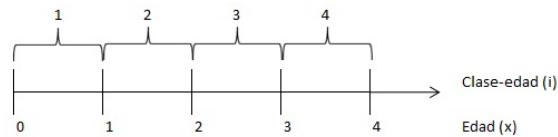


Figura 2.3: La relación entre la variable edad continua x , utilizado en las funciones de tabla de vida $m(x)$ y $l(x)$, y las clases de edad discreta i , en la matriz de proyección parámetros p_i y F_i .

Nuestro objetivo es proyectar a la población desde el tiempo t a $t + 1$. Suponemos que la unidad de tiempo es la misma que el ancho de la clase de edad. Llamamos a esta unidad el *intervalo de proyección*; su elección es uno de los primeros pasos en la construcción de un modelo matricial. Como es lógico, un modelo que se proyecta desde un año a otro será diferente de uno que lo hace de un mes a otro, o de una década a otra.

Supongamos que el intervalo de la proyección es de un año y que los individuos se clasifican en tres clases de edad (0 – 1, 1 – 2 y 2 – 3 años). El estado de la población se describe por un vector $\mathbf{n}(t)$, cuyas entradas $n_i(t)$ dan el número de individuos en cada clase de edad.

Los individuos de clases de edad 2 y 3 en el tiempo $t + 1$ son los sobrevivientes de las anteriores clases de edad en el tiempo t . Es decir,

$$n_2(t + 1) = P_1 n_1(t)$$

$$n_3(t + 1) = P_2 n_2(t)$$

donde P_i es la probabilidad que un individuo de clase edad i sobrevive por una unidad de tiempo. Los nuevos miembros de la clase de edad 1 no puede ser sobrevivientes de cualquier otra clase de edad; deben haberse originado a partir

de la reproducción. Así escribimos

$$n_1(t + 1) = F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t) \quad (2.1)$$

donde F_i es la *fertilidad* per cápita ¹ de la clase i ; es decir, el número de personas en edad de la clase 1, en el tiempo $t + 1$, por persona en edad de clase i en el tiempo t .

pueden ser conveniente escribir estas ecuaciones en forma matricial.

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t + 1) = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix} (t). \quad (2.2)$$

De forma más compacta

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t) \quad (2.3)$$

La matriz \mathbf{A} es una *matriz de proyección de la población*. Esta matriz clasificada por edades es una *matriz de Leslie*.

Como se ha visto los modelos matriciales poblacionales pueden clasificarse según la naturaleza de la matriz de proyección \mathbf{A} (véase la figura 2.4). En el caso más simple, la matriz tiene entradas constantes. Sin embargo, puede suceder que la supervivencia y la reproducción no sean constantes.

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t) \quad (2.4)$$

Si las entradas de la matriz \mathbf{A} no son constantes, observe que pueden variar debido a factores externos independientes de la población (por ejemplo el clima) o debido a cambios en el estado interno de la propia población, las variables de entorno externo conduce a un modelo lineal variable en el tiempo y su estudio es más complejo.

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}_t \mathbf{n}(t) \quad (2.5)$$

¹En este texto, se quiere seguir el uso de los demógrafos y utilizar la fertilidad para describir el desempeño reproductivo y la fecundidad real para denotar el máximo resultado fisiológico reproductivo.

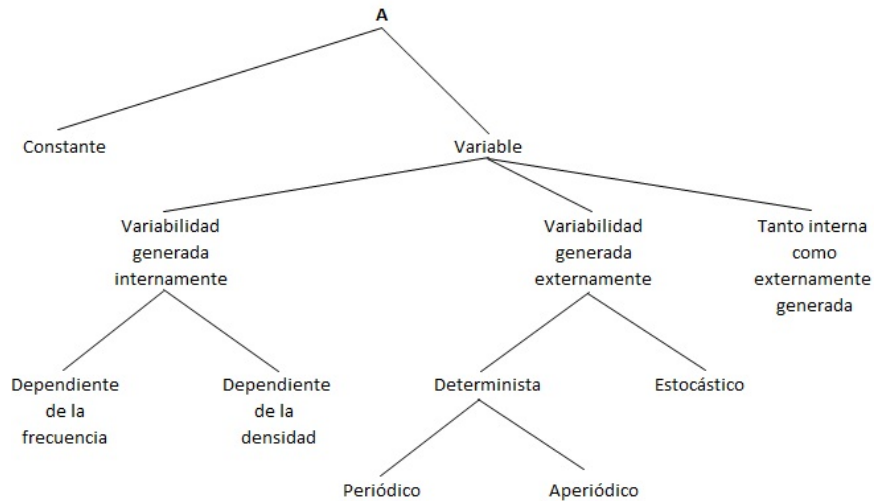


Figura 2.4: la clasificación de los modelos de población matricial dependiendo del tipo de variabilidad incluido en la matriz de proyección de la población.

Donde cada entrada de \mathbf{A}_t puede ser una función del tiempo. Esta variación en las entradas de \mathbf{A} puede ser determinista o estocástico; si es determinista, pueden ser periódicas o no periódicas.

También puede suceder que la variación sea debido a la población misma (variables denso-dependientes), esto arroja un modelo no lineal

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}_n \mathbf{n}(t) \tag{2.6}$$

Donde cada entrada de \mathbf{A}_n pueden ser una función de la población descrita en el vector \mathbf{n} . Es posible combinar la variación ambiental y la dependencia de densidad o la dependencia de frecuencia, para producir un sistema de ecuaciones no lineales no homogéneos.

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}_{n,t} \mathbf{n}(t) \tag{2.7}$$

Como podemos ver, tales modelos son un poco complicados de analizar.

2.2. Proyección: análisis de forma simple

Una de las ventajas de los modelos de matrices es que son fáciles de implementar en una computadora. Dada una población inicial $\mathbf{n}(0)$, se calculan las entradas en $\mathbf{A}_{\mathbf{n},0}$, teniendo en cuenta cualquier respuesta no lineal o de variación del tiempo. De esta manera se utiliza esta matriz para producir $\mathbf{n}(t)$, iterando sucesivamente se establece la dinámica del modelo.

$$\mathbf{n}(1) = \mathbf{A}_{\mathbf{n}(0),0}\mathbf{n}(0)$$

$$\mathbf{n}(2) = \mathbf{A}_{\mathbf{n}(1),1}\mathbf{n}(1)$$

$$\mathbf{n}(3) = \mathbf{A}_{\mathbf{n}(2),2}\mathbf{n}(2)$$

Vamos a mostrar los resultados de algunas proyecciones simples de este tipo.

Ejemplo 2.1 *Un modelo lineal, invariante en el tiempo.*

Considere la matriz de proyección

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0,3 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix} \quad (2.8)$$

De acuerdo con esta matriz, la probabilidad de sobrevivir de la primera clase de edad a la segunda es $P_1 = 0,3$ y la probabilidad de sobrevivir de la segunda clase de edad a la tercera es $P_2 = 0,5$. Los individuos en las tres clases de edad producen $F_1 = 0$, $F_2 = 1$ y $F_3 = 5$ descendientes por intervalo de proyección.

La figura 2.5 muestra los resultados de la aplicación de esta matriz al vector inicial de la población que se presenta a continuación

$$\mathbf{n}(0) = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

Durante los primeros 15 intervalos de tiempo, las abundancias de las tres clases de edad fluctúan de forma irregular, aunque no parece haber una ligera tendencia al alza. En cuanto a los resultados en escala de tiempo más largo y

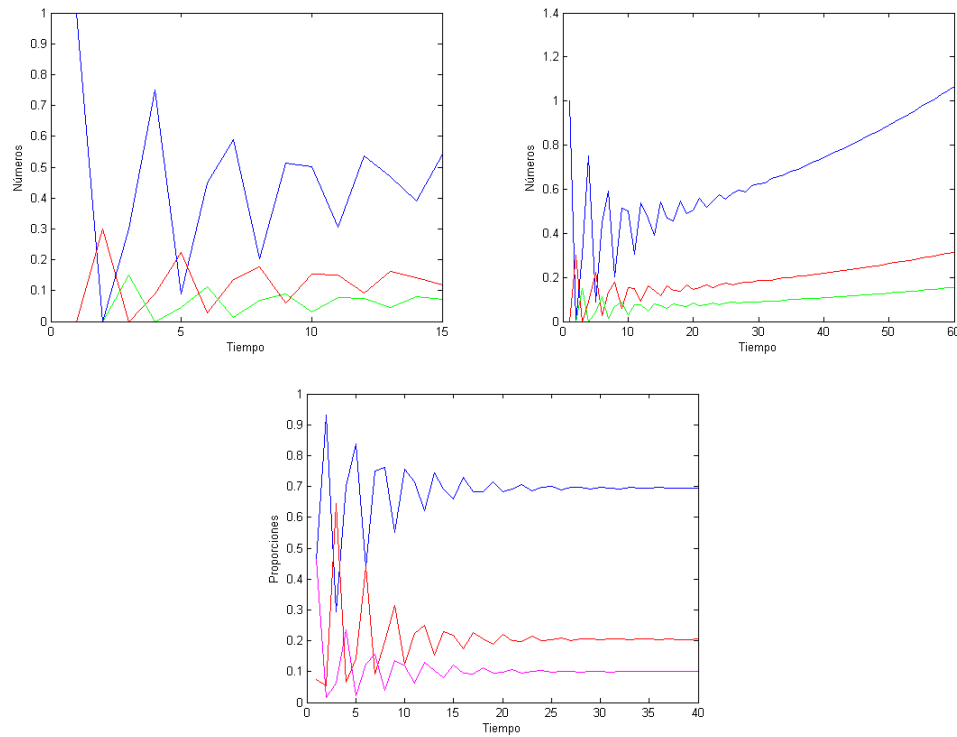


Figura 2.5: Proyección de una población inicial que consiste en una sola persona en la clase de edad 1, utilizando la matriz de (2.8). Los números de la línea indican las clases de edad.

en escala logarítmica abundante, revela que cada clase de edad (y por lo tanto la población total) con el tiempo crece de manera exponencial en misma proporción. Las proporciones relativas de las tres clases de edad, finalmente convergen a valores constantes.

Ejemplo 2.2 Efectos de las condiciones iniciales

Los resultados en la Figura 2.3 son específicos de la población inicial $\mathbf{n}(0)$. ¿Y si esta población inicial fue cambiada? La figura 2.4 muestra el resultado de 10 simulaciones, cada uno con una distribución por edades inicial diferentes, seleccionados aleatoriamente. Los 10 crecen con el tiempo a la misma velocidad y convergen a la misma distribución por edad. Ellos no, sin embargo, todos alcanzan el mismo tamaño de la población en cualquier momento dado. Uno podría

sospechar que esto es resultado de la sincronización de los acontecimientos en el ciclo de vida. Una condición inicial sesgada hacia los individuos en clase de edad 1 está en desventaja debido a que estas personas tienen que esperar, con una probabilidad de asistente de la mortalidad, un paso de tiempo antes de empezar a reproducir pasos y dos de tiempo antes de que alcancen su fertilidad máxima. Una condición inicial con prioridad a la clase de edad 3 tiene una ventaja debido a que estos individuos se reproducen a su tasa máxima de inmediato. Esta población tiene y mantiene, una ventaja sobre los demás.

Ejemplo 2.3 Efectos de las perturbaciones

¿Qué sucede si se cambian las entradas de A ? Supongamos que un estrés ambiental reduce la supervivencia o la reproducción de cada clase de edad en un 10%. Los resultados de estas perturbaciones se muestran en la Figura 2.5. La reducción de la supervivencia o la fecundidad reduce la tasa de crecimiento de la población (sin sorpresa aquí), pero donde en el ciclo de vida ocurre el cambio hace una gran diferencia. Una reducción del 10% en F_2 reduce la tasa de crecimiento, pero la deja positivo. La misma reducción aplicada a F_3 , P_2 o P_1 parece conducir a la población a la extinción. Parece que el crecimiento demográfico es más sensible a un cambio proporcional en P_1 .

Figura 2.4: Proyección de 10 poblaciones iniciales seleccionados al azar, todas con el mismo tamaño total, el uso de la matriz de proyección de (2.8).

Figura 2.5: Proyecciones del tamaño total de la población, la comparación de la matriz de proyección original de la figura 2.3 (línea de puntos) con los resultados de la reducción de cada una de las tasas vitales en un 10%.

El siguiente ejemplo muestra los resultados de la relajación de la suposición de que las entradas de la matriz son constantes, y que les permite variar aleatoriamente a través del tiempo.

Ejemplo 2.4 Una proyección estocástica

Supongamos que la fertilidad de forma aleatoria en el tiempo, por ejemplo, debido a la variación aleatoria en las condiciones climáticas. Esta variación produce una matriz estocástica A_t que con el tiempo. Podríamos modificar A escribiendo

$$\mathbf{A}_t = \begin{pmatrix} 0 & 1h(t) & 5h(t) \\ ,3 & 0 & 0 \\ 0 & ,5 & 0 \end{pmatrix} \quad (2.9)$$

Donde $h(t)$ cuenta cómo las condiciones en el año t se ven reflejadas en la reproducción. Tenemos que especificar $h(t)$ como un proceso estocástico. En este caso, suponemos que hay buenos años con altas tasas de fecundidad, en la que $h = 2$ y años malos con baja fertilidad, en la que $h = 1/2$ y que los buenos y malos años se producen al azar y de forma independiente con una probabilidad de 0,5.

Para proyectar una población siguiendo este modelo, especificamos un vector inicial de la población. En cada tiempo t lanzamos una moneda al aire y decidirá si el año es bueno o malo, inserte el valor apropiado de $h(t)$ en la matriz y calcular

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}_t \mathbf{n}(t) \quad (2.10)$$

La figura 2.6 muestra el resultado de una de las simulaciones. La población oscila, sin mostrar signos de convergencia hacia un patrón de crecimiento suave. Sería difícil decir, a partir de la figura 2.6, si la población con el tiempo aumenta o disminuye. Si replicamos la simulación 50 veces, vemos que hay mucha incertidumbre sobre cómo la población se comportará; después de 100 iteraciones, ya que el tamaño de la población oscila en más de 6 órdenes de magnitud.

¿Hay alguna tendencia subyacente? Sí; después de algunas oscilaciones iniciales, tanto la media como la varianza del logaritmo del tamaño de la población aumenta linealmente con el tiempo (Figura 2.7). Por lo tanto, aunque hay una tendencia al alza oculto en la variabilidad de la figura 2.6, la variabilidad en torno a esa tendencia aumenta incluso más rápido que la media.

¿Qué pasa con la distribución por edades que convergió tan bien en el ejemplo 2.1? La figura 2.8 muestra la proporción en la clase de edad 1 para una realización de la modelo. No hay ninguna señal de la convergencia. Sin embargo, si realizamos muchas iteraciones, vemos que la media, los percentiles (de hecho toda la distribución de probabilidad de esta proporción), convergen a valores constantes a medida que aumenta el tiempo (Figura 2.8). Todavía hay una forma de convergencia operativa, pero es diferente y más débil que en el caso invariante

en el tiempo.

Las tasas vitales también pueden variar en respuesta a cambios en la densidad, ya sea debido a las interacciones directas entre los individuos o debido a una retroalimentación mediada a través de la competencia por los recursos.

Ejemplo 2.5 Un modelo dependiente de la densidad

Supongamos que la población se rige por la matriz (2.8) cuando la densidad es baja, pero que aumenta la densidad de reducir la fertilidad. Podemos escribir

$$A_n = \begin{pmatrix} 0 & 1g(N) & 5g(N) \\ ,3 & 0 & 0 \\ 0 & ,5 & 0 \end{pmatrix} \quad (2.11)$$

Donde $N = n_1 + n_2$ es la densidad total de la población y $g(N)$ mide el efecto de la densidad. Si la fertilidad disminuye exponencialmente con la densidad, podríamos escribir

$$g(N) = e^{-bN} \quad (2.12)$$

Donde b mide la fuerza de dependencia de la densidad, se supone que es el mismo para ambas clases de edad reproductiva.

Para construir este modelo, hay que especificar cuál de las tasas vitales se ven afectados por la densidad, las formas funcionales de esos efectos, y la

Figura 2.6: (Izquierda) Una sola realización del modelo de población estocástico (2.9), con $h(t) = 1/2$ o $h(t) = 2$ independientemente con probabilidad media. (Derecha) Cincuenta realizaciones de la misma proyección.

Figura 2.7: El crecimiento de la media y la varianza del logaritmo del tamaño total de la población en 1000 repeticiones del modelo de población estocástico (2,9).

Figura 2.8: (Izquierda) La proporción de la población en la clase de edad 1 en una única realización del modelo de población estocástico (2,9). (Derecha) El percentil 10(decimo), media y 90(nonagésimo) percentil de la proporción de la

población en la clase de edad de 1 a partir de 1000 las realizaciones del modelo.

Valores de los parámetros de las formas funcionales. La construcción de un modelo dependiente de la densidad siempre requiere decisiones sobre todas estas cuestiones.

Comenzamos con una población inicial $\mathbf{n}(0)$ y la proyección $\mathbf{n}(t)$ hacia adelante de acuerdo a

$$\mathbf{n}(t + 1) = \mathbf{A}_n \mathbf{n}(t) \quad (2.13)$$

La figura 2.9 muestra el resultado de una simulación con $b = 0,005$ y

$$\mathbf{n}(0) = \begin{pmatrix} 1/3 \\ 1/3 \\ 1/3 \end{pmatrix} \quad (2.14)$$

Después de algunas oscilaciones iniciales, cada clase de edad, y el tamaño total de la población, convergen a valores de equilibrio constantes. Veinte poblaciones iniciales seleccionados aleatoriamente todas convergen en el mismo equilibrio, lo que sugiere que no hay nada especial acerca de esta condición inicial (Figura 2.10).

Convergencia al equilibrio no es el único posible comportamiento de un modelo dependiente de la densidad. Supongamos que aumentamos la fertilidad por un factor R , por lo que $g(N) = Re^{-bN}$. La figura 2.11 muestra algunos resultados. Cuando $R = 2$, la población todavía converge a un equilibrio, aunque (como es lógico) que el equilibrio es ahora mayor. Cuando $R = 20$, la población ahora converge a un ciclo de periodo 2. Cuando $R = 100$, la población total todavía oscila, pero con un período más largo (examen más detallado de una simulación ya sugiere que el período es 12). Cuando $R = 500$, las oscilaciones son sustituidos por desigual, aleatorias aparentemente irregulares, el sello distintivo de caos.

2.2.1. Un conjunto de preguntas

Los ejemplos anteriores han planteado preguntas que aparecerán repetidamente en este texto.

- **Análisis asintótico.** Un modelo describe un conjunto de procesos. Análisis asintótico pregunta qué pasa si esos procesos operan desde hace mucho tiempo. ¿Cuál es el comportamiento a largo plazo de la población? ¿Crece o rechazar? ¿Se persisten o se extinguen? Convergen a un equilibrio, oscilar, o hacer algo más caótico?
- **Ergodicidad.** La dinámica de una población dependen no sólo en el modelo, pero también de las condiciones iniciales. Un modelo (o la población que describe) se dice que es ergódico si su dinámica asintóticas son independientes de las condiciones iniciales. Resultados ergódicos 1 son útiles porque implican que las poblaciones patrones podrían revelar algo acerca de los procesos en lugar de las condiciones iniciales. Muchos científicos, a diferencia de los historiadores, tienen una fuerte creencia de que los procesos son condiciones importantes pero iniciales son accidentes históricos. Por otro lado, si un modelo se puede demostrar que no sea ergódico, entonces puede ser utilizado para explicar las diferencias en la dinámica en situaciones en las que los procesos subyacentes son aparentemente la misma.
- **Análisis de transitorios.** La dinámica de corto plazo pueden ser muy diferentes de la dinámica asintóticas. Análisis de transitorios, centrándose en el comportamiento a corto plazo, puede ser más relevante que el análisis asintótico en la caracterización de la respuesta de la población a las perturbaciones.
- **Análisis de perturbaciones.** No importa lo cuidadosamente que se construye, un modelo siempre deja las cosas y los datos de los que se estiman valores de los parámetros son siempre imprecisos. Cualquier conclusión que dependen de esos valores *exactos* son inmediatamente sospechoso. Además, por lo general queremos extrapolar los resultados a otras poblaciones, otras especies, u otros entornos. Por lo tanto, es importante saber cómo conclusiones son sensibles a los cambios en el modelo.

Este tipo de investigación se denomina *análisis de perturbación* o *análisis de sensibilidad*. En los ejemplos anteriores se aplicó al modelo lineal para ver cómo

Figura 2.9: Crecimiento de la población Densidad dependiente descrito por la matriz en (2.11), con $b = 0,005$. (Izquierda) Crecimiento del tres clases de edad

$n_1 - n_2$. (Derecha) Tamaño total de la población.

Figura 2.10: Crecimiento de la población Densidad dependiente descrito por la matriz en (2.11), con $b = 0,005$, a partir de 20 condiciones iniciales seleccionados al azar.

Figura 2.11: El resultado de aumento de la fertilidad en el modelo dependiente de la densidad por factores de $R = 2, 50, 100, \text{ y } 500$.

La tasa de crecimiento cambió cuando modificamos la supervivencia y la fertilidad y el modelo no lineal para ver cómo la dinámica asintóticas cambian según variamos la fertilidad.

Cualquier estudio que no aborda el análisis asintótico, análisis transitorio, ergodicidad, y los resultados de las perturbaciones no ha explorado por completo su modelo.

2.3. La matriz de Leslie y la tabla de vida

Análisis demográfico clásico está basado en un sistema de totalización edad específica conocida como la supervivencia y la reproducción de la tabla de vida² Análisis de tabla de vida ahora está incluida en la mayoría de los textos de introducción a la ecología. Buenos textos orientados hacia la población de animales se pueden encontrar en Caughley (1977)[26], y Carey (1993)[18]. Tratamientos en la literatura demográfica humana incluyen Keyfitz (1968 [76], 1977[75]), Pollard (1973)[133], Shryock & Siegel (1976)[151], Namboodiri (1991)[124] y Namboodiri & Suchindran (1987)[125] y también en Cox & Oakes (1984)[38], Collett (1994)[34].

²La tabla de vida *sensu stricto* trata sólo con la muerte (un eufemismo interesante), pero en un sentido más amplio puede ser tomado para incluir la función de la maternidad, dando la tasa específica por edad de reproducción.

2.3.1. La supervivencia

La supervivencia se caracteriza por tres funciones de edad: la función de supervivencia, la distribución de la edad al morir y la tasa de mortalidad. Llamaremos x denotan la edad. La supervivencia se define como la función

$$l(x) = P [\text{supervivencia desde el nacimiento hasta la edad } x]$$

La función de supervivencia es monótonicamente no creciente, con $l(0) = 1$. (a menudo se ajusta, de forma que $l(0) = 10,000$ o algún número, en lugar de 1 y se interpreta como el número de sobrevivientes de la cohorte inicial de 10.000, en lugar de como una probabilidad).

La *distribución de la edad al morir*, $f(x)$ es la función de densidad de probabilidad para la edad en que las personas mueren. La tasa de mortalidad, o función peligro es

$$\mu(x) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{1}{\Delta x} P[\text{muerte en } [x, x + \Delta x] | \text{supervivencia a } x] \quad (2.15)$$

$$= \frac{f(x)}{l(x)} \quad (2.16)$$

La tasa de mortalidad también puede calcularse a partir de la $l(x)$. La probabilidad de supervivencia de x para Δx es $l(x + \Delta x)/l(x)$. La expansión de $l(x + \Delta x)$ en series de Taylor, ignorando de segundo orden y mayores términos, da

$$l(x + \Delta x) = l(x) + \Delta x \frac{dl(x)}{dx} \quad (2.17)$$

Por lo tanto, la probabilidad de muerte en el intervalo comprendido entre x a $x + \Delta x$, dada la supervivencia de x es

$$1 - \frac{l(x + \Delta x)}{l(x)} = 1 - \frac{l(x) + \Delta x \frac{dl(x)}{dx}}{l(x)} \quad (2.18)$$

$$= \frac{-\Delta x}{l(x)} \frac{dl(x)}{dx} \quad (2.19)$$

$$= -\Delta x \frac{d \log l(x)}{d(x)} \quad (2.20)$$

Dividiendo por Δx y tomando el límite como $\Delta x \rightarrow 0$ da

$$\mu(x) = -\frac{d \log l(x)}{d(x)} \quad (2.21)$$

Así $\mu(x)$ es dada por el negativo de la pendiente de la curva de supervivencia en un gráfico semilogarítmica.

A menudo es útil a la hipótesis de una fuerza constante de la mortalidad μ en un intervalo Δt y uso (2.21) para calcular la probabilidad de supervivencia durante ese intervalo de edad como

$$P[\text{la supervivencia de } t \text{ a } t + \Delta t] = e^{-\mu \Delta t} \quad (2.22)$$

Las tres funciones de análisis de supervivencia no son independientes; cada uno de ellos puede calcularse a partir de cualquiera de los otros.

- Si sabes $l(x)$, entonces

$$f(x) = -\frac{\partial l(x)}{\partial x}$$

$$\mu(x) = -\frac{\partial \log l(x)}{\partial x}$$

- Si sabes $f(x)$, entonces

$$l(x) = \int_x^{\infty} f(z) dz$$

$$\mu(x) = \frac{f(x)}{\int_x^{\infty} f(z) dz}$$

- Si sabes $\mu(x)$, entonces

$$l(x) = \exp\left(-\int_0^x \mu(z)dz\right)$$

$$f(x) = \mu(x) \exp\left(-\int_0^x \mu(z)dz\right)$$

2.3.2. Reproducción

La reproducción esta descrita por la función de la *maternidad*

$$m(x) = E \text{ (descendientes por edades individuales } x \text{ por unidad de tiempo)}$$

En especies con reproducción sexual, $m(x)$ se expresa generalmente en términos de la hija por mujer. Esta convención debe estar relajado en dos modelos de sexo.

2.4. La construcción de matrices clasificadas por edad

Las entradas clasificadas por edad de las matrices son usualmente derivados de una tabla de vida. Se ha creado mucha confusión por la incomprensión de esta derivación; Caughley (1977), incluso fue tan lejos como para descartar los modelos matriciales como inútil porque una parametrización parecía irrazonable. Así pues, vamos a tomar un poco de cuidado con el problema aquí.

Comenzamos marcando una distinción importante entre el nacimiento de flujo en poblaciones, en las que los nacimientos ocurren continuamente a lo largo de la proyección, intervalo de pulso y el nacimiento de las poblaciones, en el que la reproducción está limitada a una corta temporada de cría dentro del intervalo (Caughley, 1977). Los seres humanos son un ejemplo de flujo de nacimiento, mientras que la población de mamíferos, aves y muchos otros organismos en ambientes estacionales son más exactamente descrito como el nacimiento de poblaciones de pulso.

Y debe haber aproximaciones. Porque $l(x)$ y $m(x)$ son funciones permanentes, mientras que las entradas de la matriz de proyección son coeficientes discretos, cierto grado de aproximación es inevitable. Lo importante es darse cuenta de

cómo las aproximaciones se están llevando a cabo.

2.4.1. Poblaciones por nacimiento de flujo

2.4.1.1. Las probabilidades de supervivencia por nacimiento de flujo.

P_i es la probabilidad de que una persona de edad clase i sobrevivirá desde t a $t+1$. Esto depende de la edad del individuo dentro de la clase de edad; la probabilidad de supervivencia desde la edad exacta x a $x+1$ es $l(x+1)/l(x)$. No obstante, en la formación de las clases de edad, hemos renunciado a todo conocimiento de edad dentro de la clase de edad. Por lo tanto, nosotros aproximadamente $l(x)$ dentro de cada clase de edad por su promedio ³ durante el intervalo $i-1 < x < i$, por lo que

$$P_i = \frac{\int_{i-1}^i l(x) dx}{\int_{i-1}^i l(x) dx} \quad (2.23)$$

$$\approx \frac{l(i) + l(i-1)}{l(i-1) + l(i)} \quad (2.24)$$

Otras alternativas son posibles. Suponiendo una fuerza constante de la mortalidad dentro del intervalo de edad sugiere el uso de las formas geométricas en lugar de media aritmética como la aproximación dentro del intervalo, en cuyo caso

$$P_i = \left(\frac{l(i)l(i+1)}{l(i-1) + l(i)} \right)^{1/2} \quad (2.25)$$

$$= \left(\frac{l(i+1)}{l(i-1)} \right)^{1/2} \quad (2.26)$$

Una segunda alternativa sería calcular la probabilidad de supervivencia para cada edad y a continuación, promedio durante el intervalo de edad:

³en la práctica, los demógrafos pueden tener en cuenta información más detallada sobre la distribución de las defunciones en el intervalo de edad, especialmente para los bebés. Esto se suma a sus cálculos un término para el número medio de años vividos por los individuos que mueren en el intervalo de edad. En este caso estamos asumiendo en efecto que todas las muertes que se producen en el punto medio del intervalo de edad. Ver Keyfitz (1968).

$$P_i = \int_{i-1}^i \frac{l(x+1)}{l(x)} dx \quad (2.27)$$

$$\approx \frac{1}{2} \left(\frac{l(i)}{l(i-1)} + \frac{l(i+1)}{l(i)} \right) \quad (2.28)$$

En comparación de (2.24), (2.26) y (2.28) para varios de los cuadros de vida sugiere que las diferencias en el P_i son pequeñas (por ejemplo, menos de 2% en una tabla de vida para las mujeres de los Estados Unidos utilizando las clases de edad de cinco años), y probablemente irrelevante para la mayoría de las aplicaciones.

2.4.1.2. Fertilidades en nacimientos de flujo.

Las fórmulas para fertilidades dependen de la distribución de los nacimientos y las muertes dentro de una clase de edad (Leslie 1945[96], Keyfitz 1968[76]). El F_i se definen por la primera fila de la matriz de proyección:

$$n_1(t+1) = \sum_i F_i n_i(t) \quad (2.29)$$

El primer paso en la obtención de los F_i es derivar una expresión para el número total de nacimientos en el intervalo $(t, t+1)$. Sea $B_{t,t+1}$ indicar este número y sea que el $n(x, t)$ sea el número de individuos con edad $(x, x+dx)$ en el momento t (recuerde que x es una variable continua). En el momento de t , las personas de edad x reproducir en la tasa de $m(x)N(x, t)$. La integración a lo largo del tiempo y la edad da la descendencia total producción:

$$B_{(t,t+1)} = \int_0^\infty m(x) \int_t^{t+1} n(x, z) dz dx \quad (2.30)$$

Nosotros, sin embargo, ignoramos la dinámica detallada de $n(x, t)$ dentro del intervalo de tiempo, de manera que hacemos la aproximación $\int_t^{t+1} n(x, z) dz$ por la media aritmética de $n(x, t)$ y $n(x, t+1)$. Con esta aproximación,

$$B_{(t,t+1)} \approx \int_0^{\infty} m(x) \left(\frac{n(x,t) + n(x,t+1)}{2} dx \right) \quad (2.31)$$

A continuación, podemos aproximar las variables continuas $m(x)$ y $n(x,t)$ por valores constantes (por ejemplo, sus medios) m_i y $n_i(t)$ durante el intervalo de edad $i - 1 \leq x \leq i$. Dadas estas aproximaciones,

$$B_{(t,t+1)} \approx \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{\infty} m_i \left(n_i(t) + n_i(t+1) \right) \quad (2.32)$$

Sin embargo, $n_i(t+1) = P_{i-1}n_{i-1}(t)$ por $i \geq 2$. Sustituyendo esta expresión en (2.32) y reordenando términos rendimientos

$$B_{(t,t+1)} \approx \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{\infty} (m_i + P_i m_{i+1}) n_i(t) \quad (2.33)$$

El número de nacimientos en el intervalo no es igual a $n_1(t+1)$; algunos de esos descendientes no sobrevivirá al tiempo $t+1$. Aquellos nacidos justo después de t debe sobrevivir a casi todo un intervalo de proyección para ser incluido en $n_1(t+1)$. Aquellos nacidos justo antes de $t+1$ están en riesgo de mortalidad sólo por un breve tiempo. Una persona promedio debe sobrevivir a la mitad del intervalo de proyección, la probabilidad de que es $l(0,5)$. Por lo tanto

$$F_i = l(0,5) \left(\frac{m_i + P_i m_{i+1}}{2} \right) \quad (2.34)$$

Si $l(0,5)$ no se conoce directamente, se puede estimar mediante la interpolación lineal (Keyfitz 1.968):

$$l(0,5) \approx \frac{l(0) + l(1)}{2} \quad (2.35)$$

La mayoría de los organismos, sin embargo, tienen relativamente alta mortalidad neonatal; en tales casos, la interpolación logarítmica es más preciso. Supongamos que $\mu(x) = \mu$ de $0 \leq x \leq 1$. Entonces $l(1) = l(0) \exp(-\mu)$ y

$$l(0,5) = l(0)e^{\mu/2} \quad (2.36)$$

$$= l(0)\sqrt{l(1)} \quad (2.37)$$

Según (2.34), la típica persona en clase de edad i produce descendencia en una tasa que es el promedio de la función de la maternidad para esa clase de edad y la posterior clase de edad, éste ponderados por la probabilidad de supervivencia a la clase de edad posterior. Los descendientes producidos deben sobrevivir por medio de la unidad de tiempo para ser contados en la población en el tiempo $t + 1$. Una interpretación alternativa de (2.34) es en términos de un individuo típico en el centro de la clase de edad i . Se gasta la mitad del intervalo de proyección de producir descendencia a la tasa de m_i y si sobrevive, pasa a la siguiente clase de edad y produce descendencia en la tasa de m_{i+1} para el resto del intervalo.

2.4.2. Poblaciones por Nacimiento de pulso

En una situación ideal de nacimiento de pulso de la población, los individuos se reproducen en su cumpleaños; así pues, la función de la maternidad es una serie de funciones delta discontinuos (Figura 2.12). La distribución de edad en cualquier momento es también una serie de Impulsos discontinuos (Figura 2.13). La edad de estos pulsos depende de cuando la población se cuenta, en relación con el tiempo de subida del pulso de la cría. Dejar p ($0 < p < 1$) denotan la fracción del intervalo de tiempo que transcurre entre el pulso de la reproducción y el censo. En el momento del censo, la distribución por edades se compone de una serie de pulsos de individuos con edad p , $1 + p$, $2 + p$, y así sucesivamente.

En muchos estudios (por ejemplo, aves, mamíferos grandes; ver Caughley 1977) se realizan censos ya sea justo antes o justo después de la cría. Estos casos corresponden a los límites como $p \rightarrow 1$ y $p \rightarrow 0$, y se denominan previa reproducción y posterior a reproducción en censos, respectivamente. Las fórmulas de supervivencia y fecundidad dependen de qué tipo de censo es asumido.

Figura 2.12: La función de la maternidad para un pulso al nacer de la población. Los ejemplares se reproducen únicamente en su cumpleaños.

Figura 2.13: La distribución de edad en el momento del censo para un pulso al nacer de la población. El momento del censo se define por p , la proporción del

intervalo de tiempo transcurrido entre el pulso de la reproducción y el censo.

2.4.2.1. Las probabilidades de supervivencia al nacer por pulso

En el cálculo de las probabilidades de supervivencia del pulso de nacimiento, ya no tenemos que usar las probabilidades de supervivencia aproximada para "típico" de los individuos; cada individuo en una clase de edad i es idéntica, con edades $i - 1 + p$. Por lo tanto

$$P_i = P[\text{la supervivencia para la edad } i - 1 + p \text{ a } i + p] \quad (2.38)$$

$$= \frac{l(i + p)}{l(i - 1 + p)} \quad (2.39)$$

Así, como se muestra en la figura 2.14, las probabilidades de supervivencia se calculan como

$$P_i = \begin{cases} \frac{l(i)}{l(i-1)} & \text{postproducción } (p \rightarrow 0) \\ \frac{l(i+1)}{l(i)} & \text{preproducción } (p \rightarrow 1) \end{cases} \quad (2.40)$$

La mortalidad durante el primer intervalo de edad (es decir, el primer año) aparece en dos formas diferentes en censos de crianza previa y censos post-reproductivo. Para un censo post-reproductivo, $p_1 = l(1)/l(0)$, e incluye el primer año de la mortalidad. Para un censo de crianza previa $p_1 = l(2)/l(1)$ y excluye la mortalidad del primer año; en este caso, falta la mortalidad es incorporado en los coeficientes de la fertilidad.

2.4.2.2. Fertilidades pulsos nacimiento

Empezaremos por calcular el número de nacimientos en el intervalo $(t, t + 1)$. Estos nacimientos ocurren cuando las personas celebran su cumpleaños, así que

$$B_{(t,t+1)} = \sum_{i=1}^{\infty} n_i(t) m_i \phi_i \quad (2.41)$$

2.4. LA CONSTRUCCIÓN DE MATRICES CLASIFICADAS POR EDAD 43

Donde m_i es el resultado reproductivo de un individuo al llegar a sus i -ésimo cumpleaños y ϕ_i es la probabilidad de que una persona de clase de edad i sobrevive a su próximo cumpleaños.

La probabilidad de ϕ_i de sobrevivir del censo para la reproducción se puede aproximar asumiendo una fuerza constante de la mortalidad durante el intervalo $(t, t + 1)$. Dado la probabilidad de supervivencia de t a $t + 1$ es p_i , la probabilidad de sobrevivir una fracción $1 - p$ de una unidad de tiempo es de $\phi_i = P_i^{1-p}$. (Información detallada sobre las tasas de mortalidad estacional dentro del año podría, por supuesto, ser utilizados si se encuentra disponible).

Una vez que ha tenido lugar la reproducción, las crías deben sobrevivir una fracción de p de una unidad de tiempo para ser contados en $n_1(t + 1)$. Esa probabilidad está dada por $l(p)$; puede ser estimado por interpolación, como $l(0, 5)$ fue para el nacimiento de poblaciones de flujo [las ecuaciones (2.35) y (2.37)]. Así, el coeficiente de fecundidad para un nacimiento impulsos dados por población

$$F_i = l(p)P_i^{1-p}m_i \quad (2.42)$$

$$= \begin{cases} P_i m_i & \text{postproducción } (p \rightarrow 0) \\ l(1)m_i & \text{preproducción } (p \rightarrow 1) \end{cases} \quad (2.43)$$

Ejemplo 2.6 Parametrización de una edad clasificados de Matrix.

Considere la siguiente tabla de vida hipotética para una población en la que todas las personas mueren por su cuarto cumpleaños.

x	$l(x)$
0	1.0
1	0.8
2	0.5
3	0.1
4	0.0

Aplicación de (2.24) y (2.40) da lugar a las siguientes estimaciones para el P_i :

i	Nacimientos por flujo	Nacimientos por pulso	
		$p \rightarrow 0$	$p \rightarrow 1$
1	$\frac{0,8+0,5}{1,0+0,8} = 0,722$	$\frac{0,8}{1,0} = 0,800$	$\frac{0,5}{0,8} = 0,625$
2	$\frac{0,5+0,1}{0,8+0,5} = 0,462$	$\frac{0,5}{0,8} = 0,625$	$\frac{0,1}{0,5} = 0,200$
3	$\frac{0,1+0,0}{0,5+0,1} = 0,167$	$\frac{0,1}{0,5} = 0,200$	$\frac{0,0}{0,1} = 0$
4	0	0	—

Observe que en el censo de crianza previa ($p \rightarrow 1$) no hay supervivencia de la tercera a la cuarta clase de edad, debido a que los individuos en la cuarta clase de edad en el momento del censo sería empezando a celebrar su cuarto cumpleaños, pero la tabla de vida implica que ninguno de ellos sobrevive a hacerlo. En el post-nacimiento $p \rightarrow 0$ el caso, sin embargo, los individuos en la cuarta clase de edad acabamos de celebrar su tercer cumpleaños; de ahí $P_3 > 0$.

Dados los resultados reproductivos para cada clase de edad, podemos utilizar (2, 34) y (2, 43) para calcular los coeficientes de fertilidad F_i :

i	m_i	Nacimientos por flujo	Nacimientos por pulso	
			$p \rightarrow 0$	$p \rightarrow 1$
1	0	$0,9 \left(\frac{0+2(0,722)}{2} \right) = 0,650$	$(0,8)(0) = 0$	$(0,8)(0) = 0$
2	2	$0,9 \left(\frac{2+6(0,462)}{2} \right) = 2,052$	$(0,625)(2) = 1,250$	$(0,8)(2) = 1,6$
3	6	$0,9 \left(\frac{6+3(0,167)}{2} \right) = 2,926$	$(0,200)(6) = 1200$	$(0,8)(6) = 4,8$
4	3	$0,9 \left(\frac{3+0(0,000)}{2} \right) = 1,350$	$(0)(3) = 0$	$(0,8)(3) = 2,4$

La parametrización de la matriz afecta a los resultados de los análisis. Por ejemplo, las posibles tasas de crecimiento exponencial (calculada utilizando los métodos de la sección 4.4) implicada por las tres matrices en este ejemplo son

Nacimientos por flujo	1.793
Nacimientos por pulso, $p \rightarrow 0$	1.221
Nacimientos por pulso, $p \rightarrow 1$	1.221

Figure 2.14: El cálculo de las probabilidades de supervivencia para un pulso al nacer de la población. El cálculo de P_2 es mostrado; que de supervivencia a otras edades es similar. En un censo post-nacimiento, individuos de clase de edad

2 son apenas 1 año de edad; para sobrevivir durante un año deben vivir hasta los 2 años de edad y para sobrevivir tienen que vivir un año para llegar a los 3 años de edad.

2.4.3. Supuestos: Proyección y previsión

Nuestro análisis hasta ahora ha hecho tres tipos de hipótesis.

- Hemos asumido que es apropiado para clasificar a los individuos por edad. Esto no es una pura hipótesis; la demografía de muchos organismos depende más del tamaño o la etapa de desarrollo que de la edad. El capítulo 3 explora la importancia relativa de la edad y otras variables de estado.
- Debido a que el modelo es discreto, descarta toda la información sobre la edad de los individuos dentro de las clases de edad. Cuando elegimos las clases de edad (o cualquier otra categoría), debemos asumir implícitamente que esta información dentro de la clase es irrelevante.
- El modelo lineal invariante en el tiempo en el Ejemplo 2.1 proyecta de la población sin cambiar las tasas vitales. Esto parece suponer que las fertildades y las probabilidades de supervivencia se mantienen constantes en el tiempo.

La tercera suposición parece absurda. Las tasas vitales de la mayoría de los organismos varían notoriamente en el tiempo y en el espacio, y los efectos de la densidad sobre la dinámica de la población están bien documentados. Entonces, ¿cómo puedo justificar incluso el análisis más complejos, como los que acabamos de discutir? Peor aún, ¿cómo puedo justificar el aún más complejo el análisis de modelos simples igualmente que seguirá en posteriores capítulos?

La respuesta a esta pregunta es fundamental para la interpretación de los análisis demográficos. Se convierte en una distinción importante entre la proyección y la previsión o predicción Keyfitz (1972a)[77]. Un pronóstico predice lo que va a suceder. Una proyección describe qué sucedería, dadas ciertas hipótesis. Gramaticalmente, la previsión se utiliza el modo indicativo y la proyección del subjuntivo. Por ejemplo, una matriz de proyección de \mathbf{A} implica una posible población crecer

a ese ritmo con esa estructura. Una población descrita por A eventualmente podrían crecer a ese ritmo con esa estructura, si no pasó nada para cambiar las tasas vitales. El uso de este ecológico puramente resultado analítico es a veces criticada como si afirmó que el medio ambiente es constante. Sin embargo, uno debe asumir una constante del medio ambiente como un hecho sólo si el modelo se utiliza como una previsión. Ninguna de estas hipótesis es necesaria para interpretar la tasa de crecimiento y estructura de la población como respuesta a la hipotética pregunta: ¿cómo puede la población comportarse si las condiciones actuales se mantendrán indefinidamente?

Las proyecciones de población revelan algo acerca de las condiciones actuales (más precisamente, sobre la relación entre las condiciones actuales y de las poblaciones que experimentan ellos), no sobre el comportamiento futuro de la población. Como Keyfitz (1972a)[77] ha señalado, una de las maneras más poderosas para estudiar las condiciones actuales es examinar sus consecuencias habrían de permanecer como están. Un velocímetro funciona de la misma manera. Una lectura de 60 millas por hora predice que, en una hora, el coche se encontró a 60 millas en una línea recta desde su ubicación actual. Como previsión, casi siempre esto es falso. Pero como una proyección, proporciona información valiosa sobre la situación actual del automóvil.

Así es con las proyecciones demográficas. Son particularmente reveladoras porque integran el impacto de las condiciones ambientales sobre las tasas vitales a lo largo del ciclo de vida. Conocer las probabilidades de supervivencia y de cada edad fertilities clase bajo un conjunto determinado de circunstancias. Esta información es más valiosa cuando se combina con un enfoque comparativo, en el que se miden las tasas vitales bajo dos o más condiciones diferentes. El uso de análisis demográfico en estos estudios no dependen de los supuestos de densidad de la independencia o la constancia del medio ambiente.

2.4.4. Historia

La idea de proyectar el crecimiento de población aplicando la supervivencia y las tasas de fecundidad para clases de edad se remonta al menos a Cannan (1895[17]; véase Smith & Keyfitz 1977 [154] para una colección de artículos anteriores y Cohen 1995a[32] para la historia de los intentos de proyectar las poblaciones humanas). El uso de métodos matriciales fue desarrollado independientemente

2.4. LA CONSTRUCCIÓN DE MATRICES CLASIFICADAS POR EDAD 47

por Bernardelli (1941)[9], Lewis (1942)[111] y Leslie (1945)[96]. Los artículos de Leslie (1945[96], 1948a[97], b[98], 1959[101], 1966[104]) fueron de lejos, el más influyente de los primeros desarrollos.

Patrick Leslie Holt (1900-1974), estudió fisiología en Oxford en 1921, pero fue impedido por un caso grave de tuberculosis de perseguir una carrera de medicina. En 1935 se incorporó a la Oficina de la población animal en Oxford, bajo la dirección de Charles Elton. Elton le propuso que sería valioso que la mortalidad y la fecundidad listas de un organismo de alguna manera podrían combinarse en una sola expresión. Leslie comenzó una búsqueda a través de la literatura demográfica humana de técnicas apropiadas. Uno de los resultados fue la primera aplicación de Lotka la ecuación de la tasa intrínseca de crecimiento de una población animal (Leslie y Ranson, 1940[109]). La otra fue su desarrollo de los modelos de población matricial (Leslie 1945[96], 1948a[97], b[98], 1959[101], 1966[104]).

El artículo de Leslie 1945[96] comenzó expresando la edad específica básica ecuaciones de proyección en forma de matriz. Pasó a considerar la tasa de crecimiento y a la estabilidad de la distribución por edades y la relación de los modelos matriciales para métodos de la tabla de vida. En un segundo artículo (1948a[97]), ha examinado la relación de los modelos matriciales de logística para el crecimiento de la población y las interacciones depredador-presa. Posteriormente investigó los efectos de retardos en los modelos matriciales (1959)[101].

Leslie trabajó en la Oficina de Población animal desde 1935 hasta su jubilación en 1968. Tuvo influencia en muchos de los ecologistas que trabajan o visitó allí; quizá sea justo decir que inventó el papel del matemático ecólogo como es conocido hoy. Aunque un matemático autodidacta, hizo contribuciones importantes no sólo para los modelos matriciales de población sino también a métodos de la tabla de vida (Leslie y Ranson 1940[109], Leslie y Park 1949[108], Leslie et al. 1955[110]), las estadísticas de marcaje-recaptura (Leslie 1952[99], Leslie y Chitty 1951[105], 1953, Orians y Leslie 1958[126]) y modelos estocásticos (Leslie 1958[100], 1960[102], 1962[103], Leslie y Gower 1958[106], 1960[107], Bartlett et al. 1960[6]). Crowcroft (1991)[39] y Chitty (1996)[29] describir el trabajo realizado en la Oficina y da una idea del papel de Leslie.

Otros dos trabajadores habían utilizado independientemente en modelos de proyección de álgebra matricial. La primera fue Harro Bernardelli, la OMS ha publicado un documento en 1941 en la *Revista de la Sociedad de Investigación*

de Birmania con el título “Poblaciones ondas”. El artículo de Bernardelli estaba centrado en oscilaciones, en lugar de una futura estabilidad de la estructura en la población. Él había observado las oscilaciones en la estructura por edad de la población de Birmania entre 1901 y 1931. Como un modelo abstracto de estas oscilaciones, propuso un modelo matricial de población con

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 1/2 & 0 & 0 \\ 0 & 1/3 & 0 \end{pmatrix}$$

Y mostró mediante cálculos numéricos que esto dio lugar a aparentemente oscilaciones permanentes en la estructura de edad (que esto es una consecuencia de tener una única clase de edad fértil), pero Bernardelli argumentó que las fluctuaciones en los sistemas económicos y ecológicos podría ser producida por un mecanismo de ese tipo y que intenta encontrar las causas externas para las oscilaciones podrían ser erróneas.

De los modelos de población matricial también había sido sugerido en un breve artículo de Lewis (1942)[111] en la *Revista India de las estadísticas*, que abarcaba gran parte del mismo grupo de documento que Leslie 1945[96], pero en forma más concisa. Leslie fue consciente de ello hasta después de su artículo de 1945 fue publicado en papel.

Aunque Leslie presentó en artículos los conceptos básicos del enfoque de la matriz, y aunque tenía estrechas relaciones de trabajo con (y fue muy apreciada por algunos de los habitantes más prominentes ecologistas de la época, esencialmente no hubo respuesta por parte de los ecologistas. Los Modelos Matriciales no se mencionan en el libro de texto de Allee et al. (1949)[1], o en Smith (1952)[155] la crítica de las poblaciones de los modelos, o en Andrewartha y Birch (1954)[4], o en Slobodkin's (1961)[153] la ecología de la población influyente texto. Los demógrafos humano parecía desconocer en gran medida de los modelos matriciales hasta después Keyfitz (1967)[75], Goodman (1967)[52] demostraron su equivalencia a la ecuación integral y la diferencia de modelos de ecuaciones, y Keyfitz's influyente libro de 1968.

Sólo un puñado de artículos ecológicos utilizan modelos de matriz antes de la década de los 70's (Lefkovitch 1963[88], 1965[92], Pennycuik et al. 1968[130], Rabinovich 1969[134], Usher 1966[163], 1969a[164],b[165], Williason 1959[171]). De estos, los más importantes fueron los de L.P. (Figureb2.6 Lefkovitch), quien

2.4. LA CONSTRUCCIÓN DE MATRICES CLASIFICADAS POR EDAD 49

nació en 1929 en Londres. Equipadas con una licenciatura en Zoología y tras una menos exitosa carrera como violinista, Lefkovitch sumado y el Consejo de Investigación Agrícola de Plagas laboratorio en 1954. Después de la publicación sobre la sistemática e historia natural de los escarabajos, él se preocupó con la dinámica de su población en los productos agrícolas almacenados. Reconoció que, en el período inicial tras una infestación, la distribución de edad probablemente no sería estable y que esto podría ocasionar fluctuaciones (cf. La figura 2.3). En la búsqueda de un método de modelado tales fluctuaciones, fue dirigido a Leslie los documentos por M.E. Salomón.

Lefkovitch dice que él no tenía ninguna capacitación formal en matemáticas y encontró los artículos de Leslie impenetrables. Se reunió con Leslie y también con M.S. Bartlett, y constató que el proceso de proyección de una población por multiplicación de matrices hechas como mucho sentido biológico como lo hizo sentido matemático. El resultado fue importante serie de artículos (Lefkovitch 1962[87], 1963a[88],b[89], 1964a[90],b[91], 1965a[92],b[93], 1966a[94], 1967[95]), aplicando los modelos matriciales para estudios de laboratorio del escarabajo *Lasioderma serricorne*.

El más influyente de esos artículos (Lefkovitch 1965a[92]) introdujo la idea de clasificar a los individuos por la etapa de desarrollo más que por la edad cronológica. Usher (1966)[163] también sugiere clasificar árboles por tamaño, más que por la edad, e ideas sobre otras clasificaciones alternativas fueron independientemente la pavimentación entre los demógrafos (Rogers 1966[137], Goodman 1969[53]). Los ecólogos vegetales ansiosamente estos métodos adoptados en la década de los 70, como se puso de manifiesto que el tamaño era a menudo un mejor predictor de suerte que demográficos edad (Sarukhan y Gadgil 1974[143], Hartshorne 1975[62], Werner y Caswell 1977[170], Caswell y Werner 1978[24] y Ogden Enright 1979[44]).

Tomó 25 años para que los ecologistas adoptarán los modelos de población de Matrices. Esto fue en parte porque el álgebra matricial fue percibida como un avanzado y esotéricos, rama de las matemáticas.⁴ También se debe en parte a Leslie otras contribuciones importantes a la ecología: la introducción de métodos de tabla de vida. Mientras se desarrollan los modelos matriciales, Leslie trabajó con L.C. Birch y con Thomas Park sobre las aplicaciones de las tablas de vida para

⁴que no es

las poblaciones de insectos. Los artículos resultantes (Birch 1948[10], Leslie y Park 1949[108]) fueron muy influyentes en la introducción de este método a la población los ecologistas. Allee et al. (1949)[1] y Andrewartha y Birch (1954)[4], incluyó extensos debates de tablas de vida y su análisis. Las matemáticas de análisis de tabla de vida era más accesible a los ecologistas en el momento. Además, antes de la llegada de los ordenadores, era poco lo que se podía hacer con un modelo matricial que no podía hacerse tan fácilmente con una tabla de vida. De hecho, gran parte de Leslie (1945)[96], el artículo se dedica a desarrollar transformaciones de la matriz de proyección para que el cálculo de mano era factible. Así, hubo poco impulso en ese momento para los ecologistas a adoptar métodos matriciales.

La situación es diferente ahora.

Capítulo 3

Las etapas dentro del ciclo de la vida

*Bueno, puedo ser viejo,
Pero tengo maneras jóvenes de moda.*

Willie Dixon.

Yo no creo en la edad.

Pablo Neruda

Los modelos en el capítulo 2 suponen que la supervivencia específica por edad y las tasas de fecundidad son suficientes para determinar la dinámica de la población. Esto no siempre es cierto. Incluso en las poblaciones humanas, para la cual la clasificación de edad demográfica fue desarrollada originalmente, otros factores distintos de la edad (como el sexo, estado civil, la ubicación) que afectan a las tasas vitales. En alguien con los ciclos de vida más compleja, la edad es aún menos adecuada y modelos demográficos deben clasificar a los individuos por un conjunto más adecuado que las etapas del ciclo de vida.

En este capítulo, consideramos que la elección de una variable en términos de que para describir la estructura de población. Empezamos con un examen formal de la noción de “estado” en la teoría de los sistemas dinámicos. Esto proporciona criterios para elegir entre las posibles variables; luego pasaremos a examinar varias técnicas estadísticas para tomar tales decisiones.

3.1. Variables de estado.

El “estado” de un sistema proporciona la información necesaria para predecir la respuesta del sistema. Por ejemplo, en la mecánica de Newton, el estado del sistema se define por las posiciones y momentos de sus partículas componentes, debido a que la información que determina la respuesta a cualquier fuerza. En la etología, las ideas de “motivación” o “accionar” se utilizan para describir el estado de organismos individuales; porque determinan la respuesta a un estímulo. Los fisiólogos caracterizan a los individuos por sus niveles de reservas de energía, almacenamiento de lípidos, hormonas, y así sucesivamente. Los ecologistas describen ecosistemas por las cantidades de material o energía contenida en cada uno de un conjunto de compartimentos. En los Modelos demográficos el estado de la población es generalmente dada por la distribución de las personas entre un conjunto de categorías (por ejemplo, clases de edad). Comenzaremos examinando la base formal para estas ideas generalmente intuitivos.

3.1.1. Teoría de estado de Zadeh

El punto de partida para la teoría formal del estado (Zadeh y Desoer 1963[174], Zadeh 1964[172], 1969[173], Resh 1967[136]) es la idea de un *objeto abstracto* \mathcal{O} . Este objeto interactúa con su entorno a través de un vector de variables de *excitación* o estímulo \mathbf{e} y un vector de variables de *respuesta* \mathbf{r} . Sea $\mathbf{e}(t_0, t_1)$ y $\mathbf{r}(t_0, t_1)$ indicar el tiempo de la serie \mathbf{e} y \mathbf{r} sobre el intervalo $t_0 \leq t \leq t_1$. A continuación, el objeto \mathcal{O} se define en términos de su dinámica; para ser precisos, se define como el conjunto de todas las series temporales de estímulo-respuesta que produce:

$$\mathcal{O} = \{\mathbf{e}(t_0, t_1), \mathbf{r}(t_0, t_1)\} \quad (3.1)$$

Estudio experimental de un objeto consiste en la aplicación de la serie de excitación $\mathbf{e}(t_0, t_1)$ y observando el resultado de las respuestas $\mathbf{r}(t_0, t_1)$.

Si consideramos las historias de estímulo durante toda la vida útil del objeto, es razonable exigir que el objeto sea determinado, es decir, que la respuesta sea exclusivamente determinada por la excitación.¹ A continuación, es posible en principio para reemplazar el catálogo de comportamientos (3.1) con una función de estímulo-respuesta.

¹La condición correspondiente para sistemas estocásticos, es que la distribución de probabilidad de la respuesta se determina en forma única.

$$\mathbf{r}(t_0, t_1) = f[\mathbf{e}(t_0, t_1)] \quad (3.2)$$

La función $f(\cdot)$, Puesto que se refiere a toda la serie de tiempo de las respuestas y excitaciones, es difícil de trabajar. Una simplificación obvia es tratar de trabajar con los valores instantáneos $\mathbf{e}(t)$ y $\mathbf{r}(t)$:

$$\mathbf{r}(t) = g[\mathbf{e}(t)] \quad (3.3)$$

El problema es que tal respuesta de estímulo instantánea de una ecuación casi nunca es el determinante porque la respuesta a una excitación casi nunca es exclusivamente determinada por la excitación en ese momento. Por ejemplo,

Es una observación común que el mismo impulso dado al mismo animal en diferentes momentos no siempre evocan la misma respuesta. Algo en el animal debe tener el cambio e invocamos una ‘variable interviniente’. Esto es algo que viene entre las dos cosas que podemos medir (en este caso el estímulo que damos y la respuesta que recibimos) y afecta la relación entre ellos. (Manning 1972[115])

La “Variable Interviniente” es la variable de estado; se introdujeron para hacer la relación respuesta de estímulo determinada. Denotan el estado variable por x , y suponer que toma valores en un conjunto X . La variable x es una variable de estado (y X un estado espacio) si cumple con los dos requisitos siguientes:

1. Existe una función $G(\cdot)$ que determina la respuesta única en cualquier momento t como una función del estímulo *y el estado en t* :

$$\mathbf{r}(t) = G\left(x(t), \mathbf{e}(t)\right) \quad (3.4)$$

La función $G(\cdot)$ es conocido como la función estímulo-estado-respuesta.

2. Existe una función $F(\cdot)$ que singularmente determina el estado en cualquier tiempo como una función de el estado, en cualquier momento y secuencia de estímulo temprano de la época anterior a la actual:

$$x(t + \Delta t) = F\left(x(t), \mathbf{e}(t, t + \Delta t)\right) \quad (3.5)$$

para cualquier $t, \Delta t$ y $\mathbf{e}(t, t + \Delta t)$. La función $F(\cdot)$ se conoce como la función de transición de estado. Aparece como una ecuación diferencial en sistemas continuos y como una ecuación de diferencia en sistemas discretos.

El impulso-estado-reacción ecuación, la ecuación de transición, y la especificación de un estado inicial en el tiempo t_0 determinar totalmente todas las series dinámicas posteriores. A medida que la secuencia de estímulos se desarrolla, los cambios de estado variable de acuerdo con (3.5) y las respuestas se determinan, momento a momento, por (3.4). La adecuación de una variable de estado potencial se evalúa mediante la información que contribuye a la especificación de la respuesta al medio ambiente.

3.1.2. Variables de estado en modelos de población.

Teoría del Estado formal fue introducido en la ecología poblacional por Caswell et al. (1972)[25], Boling (1973)[13] y Metz (1977[120]; véase Metz y Diekmann, 1986[122]). Porque los modelos demográficos que conectan a individuos y poblaciones, Metz y Diekmann (1986)[122] reconoció la necesidad de iniciar con el estado de la persona, a la cual llamaron un *i - estado*.

Ejemplos de variables *i - estado* que incluyen la edad, el tamaño, la madurez, la etapa de desarrollo (por ejemplo, estadio) y condición fisiológica (hambre, almacén de lípidos, etc.). Documentos por Hallam et al. (1990)[60], Gurney et al. (1990)[57] y el libro de Kooijman (1993)[82] ilustran cuánto detalle puede ser incluido en *i - estados* fisiológicos.

La *i - estado* variable de me proporciona la información necesaria para predecir la respuesta de un individuo a su entorno. No obstante, estamos interesados en la modelación de la población y por lo tanto, necesita una población estado variable, o *p - variable* de estado. Metz y Diekmann (1986[122], Metz y de Roos, 1992[121]) mostró que si se cumplen dos condiciones, la variable de *p - estado* puede escribirse como una densidad o función de distribución, dando el número de individuos en cada *i - estado*. Es decir, si los individuos se caracterizan por su edad, la población se caracteriza por su distribución de edad. Si las personas se caracterizan por su tamaño, la población se caracteriza por su tamaño, distribución, y así sucesivamente.

Las dos condiciones necesarias son las siguientes:

1. Todas las personas experimentan el mismo entorno.
2. El efecto de la población sobre el medio ambiente puede ser escrito como la suma de las contribuciones de los individuos.

Esta es una conclusión extremadamente importante. Se justifica la práctica de escribir los p -estados como vector de la abundancia de individuos en diversas categorías i - estado, que es fundamental para todos los tipos de modelos demográficos. Más pertinentes para la presente discusión, las condiciones Metz-Diekmann garantiza que podemos probar un posible variable de p - estado mediante la comprobación de la idoneidad de la correspondiente variable de i - estado . Esto se realiza mediante la medición de la variables de i - estado de cada uno de un conjunto de individuos y documentar sus respuestas a un entorno común. La utilidad de la variable de estado i se mide por su capacidad para predecir la respuesta. Los métodos estadísticos apropiados dependen de la naturaleza de los datos (Sección 3.3).

Las condiciones son a menudo Metz-Diekmann satisfecha, por lo menos aproximadamente. Por ejemplo, en muchos modelos demográficos, los efectos de la población sobre el medio ambiente no está representada de forma explícita. En lugar de ello, las tasas vitales están escritas como funciones de densidad, suponiendo que la densidad de algún mecanismo que se traduce en un efecto sobre el medio ambiente (por ejemplo, consumo de recursos), y de ahí a la población. En estos modelos, la segunda condición se satisface automáticamente.

En situaciones en las que se violan las condiciones Metz-Diekmann, el estado de la población no puede ser descrita por la distribución de los individuos entre el i - estados. En su lugar, debe hacer un seguimiento del estado de cada persona; estos modelos son llamados i - estado modelos de configuración (Caswell y John, 1992[23]). Las condiciones son violados cuando las tasas vitales determinado por las interacciones entre los individuos específicos. El caso más común implica animales sésiles donde individuos interactúan únicamente con sus vecinos inmediatos. En esas poblaciones, cada individuo puede experimentar un ambiente diferente, y los efectos de un individuo sobre el medio ambiente dependen del

lugar donde se encuentra y no puede ser escrito como la suma de los efectos individuales.

3.2. La edad como una variable de estado: ¿Cuándo falla?

Los modelos de población simples utilizan el número total de individuos $N(t)$ como una variable p – estado. Esto asegura que todos los individuos son idénticos (Caswell entre otros 1972[25]). Si el individuo se diferencia, sin embargo, las poblaciones del mismo tamaño, pero con diferentes estructuras internas se comportan de manera diferente en las mismas condiciones, la violación de los axiomas de estado.

La clásica teoría demográfica era usado como una variable i –estado y la distribución de edad como p –variable de estado. Para muchos organismos, sin embargo, la edad de una persona le dice poco o nada acerca de sus propiedades demográfica y la distribución por edad poco o nada dice sobre el comportamiento de la población.

La exactitud de la edad como una variable de estado depende en gran medida de la información que proporciona sobre los aspectos demográficos del desarrollo individual. Varias circunstancias se combinan para limitar esta información y hacer otras variables de estado más adecuada a la edad. Estas circunstancias incluyen la combinación de tamaño o escenario dependientes demograficos con crecimiento plástico, la existencia de varios modos de reproducción, y heterogeneidad ambiental.

3.2.1. Las tasas vitales de tamaño dependiente y crecimiento plástico.

Si las tasas vitales dependen del tamaño del cuerpo y si el crecimiento es suficientemente plástico que los individuos de la misma edad pueden diferir considerablemente en tamaño, edad proporcionan poca información acerca del destino de un individuo. Si las tasas vitales dependientes de la etapa del desarrollo (por

3.2. LA EDAD COMO UNA VARIABLE DE ESTADO: ¿CUÁNDO FALLA? 57

ejemplo, estadio) y etapa de duración varía entre los individuos, la edad será una variable estado deficiente. Dicha plasticidad es generalizada. No se limita al crecimiento continuo; el ritmo de desarrollo de los artrópodos con discreta instares varía dramáticamente en respuesta a la temperatura (por ejemplo, Brown 1927[15] cladocera, McLaren 1978[119] para los copépodos, Wagner et al. 1984[167] para los insectos). Incluso a temperaturas constantes, la variabilidad de las tasas de desarrollo conduce a variación apreciables en duraciones urgentes de Bellows (1986)[8].

El tamaño depende de la demografía es probablemente la regla más que la excepción, y especialmente pronunciado en las especies con una amplia gama de tamaño de cuerpo adulto como resultado del crecimiento del adulto indeterminado. A continuación se muestran algunos ejemplos:

- Algunas especies deben alcanzar un tamaño umbral antes de comenzar a reproducirse. Los ejemplos incluyen monocarpic plantas perennes (Werner 1975[169], Gross 1981[56], Hirose y Kachi 1982[65], Klinkhamer et al. 1987a[80], b[81], los árboles Zon (1915)[175], salpas (Heron y Benham 1985)[63], equinodermos (Lawrence, 1987)[86], cangrejos (Somerton 1981[157] y Somerton MacIntosh 1983[158], Campell y Eagles 1983[16]) y pescado (Alm 1959[2]).
- Los artrópodos que se desarrollan a través de una serie de etapas de desarrollo discreto (estadios) debe alcanzar una cierta etapa antes de llegar a la madurez sexual.
- Una vez que comienza la reproducción, producción reproductiva es fuertemente dependiente en el tamaño del cuerpo adulto en plantas herbáceas, árboles (por ejemplo, Forbes 1930[48]), la gaviota (Chapman 1986)[27], moluscos (Thompson 1979[162], Peterson 1986)[131], cangrejos (Hines 1982)[64], insectos (Tantawy y Vetukhiv 1960[161]; Palmer 1985), isópodos (Sutton et al., 1984), el pescado (Weatherley y Rogers, 1978 Hourston et al. 1981), anfibios y Mecham Salthe (1974), y las tortugas (Gibbons et al. 1982)[51].
- La madurez reproductiva a menudo depende de la interacción de varios factores, de los cuales la edad es solo uno. Por ejemplo, véase Haig et al. (1941)[59] para efectos de tamaño y vigor en la reproducción mientras pino, Klinkhamer et al. (1987a[80],b[81]) para efectos de tamaño, edad y tasa de

crecimiento sobre el florecer de las plantas perennes, y monocarpic MacKenzie et al. (1983)[118] para los efectos de la edad, el tamaño y el genotipo de la madurez sexual en peces.

- La mortalidad es tamaño-dependiente en plantas herbáceas (por ejemplo, Harper 1977[61], Solbrig 1981[156], Cook 1980[35], Sarukhan et al. 1984[144]), árboles (por ejemplo, Jiménez y Lugo 1985[73]), corales (Hughes y Jackson 1985[69]), e invertebrados marinos en general (Jackson 1985)[71]. En organismos modulares, la mortalidad generalmente disminuye drásticamente con el tamaño (medido como el número de módulos); grandes ginetas de tales organismos pueden ser casi inmortal (Cook 1985)[36].
- El tamaño afecta el cambio de sexo tanto en plantas como en animales (Policansky 1982[132], Charnov 1982[28]).

Aunque el tamaño depende de la demografía está vinculada a menudo con crecimiento indeterminado Sebens (1987)[149] no se limita a las especies con ese crecimiento. Sauer y Slade (1987)[147], por ejemplo, se han documentado efectos del tamaño corporal sobre la supervivencia y la reproducción en los vertebrados, y han usado modelos demográficos basados en tamaño de pequeños mamíferos (Sauer y Slade, 1985, 1986). El peso y el tamaño del cuerpo en la supervivencia y la reproducción en los vertebrados, y han usado modelos demográficos basados en tamaño de pequeños mamíferos (Sauer y Slade, 1985, 1986). El peso y la composición corporal son conocidos que influyen en la edad en la madurez reproductiva en los seres humanos (Frisch, 1984).

Tamaño o fase-dependiente de las tasas vitales, por sí solos no son suficientes para representar la edad inadecuada como una variable de estado. Si el crecimiento es tan estrechamente regulada, que la edad es buen predictor del tamaño, incluso en el caso de la fecundidad y mortalidad dependen del tamaño, edad funcionará como una variable de estado. Algunos autores (por ejemplo, Stearns y Koella 1986[159]) han utilizado este enfoque para desarrollar modelos redactadas en términos de tamaño, pero usando edad clasificados de la demografía.

3.2.2. Varios modos de reproducción.

Algunos organismos presentan ambos sexos como vegetativo o reproducción clonal (Jackson et al. 1985[72]). Descendencia vegetativa y sexual de la misma edad pueden diferir considerablemente en sus propiedades demográfica. Cook

3.2. LA EDAD COMO UNA VARIABLE DE ESTADO: ¿CUÁNDO FALLA? 59

(1985)[36], por ejemplo, resume los datos sobre varias especies de plantas clonales, mostrando que la probabilidad de éxito en la creación de descendencia vegetativo es de 3 a 30 veces superior a la correspondiente probabilidad de crías producidas a partir de semillas. En la medida en que las personas de la misma edad tienen diferentes tasas vitales, la edad es una variable de *i*-estado no adecuados para esas especies.

		Variable de estado	
		Continuo	Discreto
Respuesta	Continuo	Regresión	ANOVA
	Discreto	Regresión Logística	Análisis log-lineal

Tabla 3.1: Técnicas estadísticas apropiadas para valorar las posibles variables *i*-estado, en función de las variables de estado y las respuestas individuales un discreto o continuo.

3.2.3. La subdivisión de población y demografía estado múltiplo

Una tercera situación que conduce a la insuficiencia de la edad como una variable de estado de resultados de subdivisión poblacional, cuando las subpoblaciones están expuestas a diferentes ambientes. Especificación de un estado del individuo en una población de ese tipo requiere la especificación de su edad y de su entorno. Subdivisión espacial es un ejemplo obvio; en individuos migran entre regiones que se caracterizan por diferentes tasas vitales, la edad x región distribución está obligado a indicar el estado de la población. Existe una extensa literatura sobre tales "modelos" multiregional (por ejemplo, Rogers 1975[138], 1985[139], 1995[140]). Estos modelos también se aplican a las poblaciones con otro estado múltiplo "demografía" se utiliza para describir los modelos en los cuales los individuos son clasificados por múltiples variables de *i*-estado (Land y Rogers 1982[84], Schoe 1988[148]).

3.3. La evaluación estadística de las variables de estado

Pasamos ahora al problema estadístico de elegir entre dos o más variables de estado de potencial. Los métodos apropiados dependen del estado potencial variable y la respuesta individual son discretas o continuas (Tabla 3.1). En las siguientes secciones se examinará cada una de estas categorías.²

3.3.1. Respuesta continua, estado continua o discontinua.

Cuando la variable respuesta es continuo, regresión múltiple y análisis de varianza métodos pueden ser utilizados para evaluar las posibles variables de estado. F-pruebas pueden utilizarse para probar la significación de los efectos de las variables de estado y sus interacciones en la respuesta. Más directamente útil, la variación en la respuesta puede ser dividida en las contribuciones de cada una de las potenciales variables de estado. Estas contribuciones son una medida directa de cuánta información cada variable proporciona acerca de la respuesta individual.

Ejemplo 3.1 La edad, el tamaño y la fecundidad en el arenque del Pacífico.
*Hourston et al. (1981)[67] Informe sobre la fertilidad de 23 poblaciones del arenque del Pacífico (*Clupea harengus pallasii*) en aguas frente a las costas de la Columbia Británica. Peso, longitud y edad fueron medidos para cada individuo y la fecundidad se midió mediante el recuento de huevos en los ovarios. Las Ecuaciones de regresión fueron calculados para cada una de las acciones relativas a la fertilidad (log-transformado)edad, longitud, peso y combinaciones de variables. El promedio de los valores de R^2 , que indica la proporción de varianza explicada por la fertilidad en cada variable es*

Claramente, ya sea de longitud o peso hace un mejor trabajo de predicción de la fertilidad que la edad. La edad es importante, sin embargo, entender que de hecho contribuye al conocimiento de la fertilidad. Este resultado no implica que tanto la edad y tamaño deben incluirse en un modelo demográfico. Una imagen más clara se obtiene comparando los valores de R^2 de longitud + edad y peso + edad con las de longitud y peso solamente. Esta comparación muestra que

²En realidad, esta presentación puede ser reescrito en términos de modelos lineales generalizados, que incluyen todos los modelos de la tabla 3.1 como casos especiales(McCullagh y Nelder 1983[116], Dobson 1983[43])

3.3. LA EVALUACIÓN ESTADÍSTICA DE LAS VARIABLES DE ESTADO 61

Variable	R^2
Edad	0.392
longitud	0.606
Peso	0.705
Longitud + edad	0.615
Peso + Edad	0.713
Peso + Longitud + Edad	0.719

la edad de un individuo contribuye muy poco al conocimiento de su fertilidad, una vez que su longitud o peso es conocida. Los coeficientes de determinación parcial de $R_{FA|W}^2$ y $R_{FW|A}^2$, que mide la proporción de la varianza de la fertilidad representado por edad y peso, controlando por otras variables, son

$$\begin{aligned}R_{FA|W}^2 &= 0.027 \\ R_{FW|A}^2 &= 0.582\end{aligned}$$

Es decir, una vez que se conozca el peso, la edad explica un 2,7 % adicional de la varianza de la fecundidad, mientras que el peso se explica un 58,2 % adicional más allá de lo que explica por la edad. En cuanto a la fecundidad se refiere, estos resultados muestran que el peso es una variable de estado mucho más importante que la edad para estas poblaciones. (Se puede ver Peterson 1986[131] para un análisis similar de almeja *Mercenaria mercenaria*)

3.3.2. Estado discreto, respuesta discreta

Los modelos matriciales poblacionales clasifican los individuos en categorías discretas. La estructura de datos más similar a un modelo matricial es aquella que clasifica a los individuos y sus respuestas en categorías discretas (tales como clases de edad o tamaño, etapas de desarrollo, o vivo contra muerto. Las categorías de respuesta no necesitan ser las mismas que las categorías de estado. Tales datos se analizan más apropiadamente usando modelos log-lineal (Bishop et al. 1975[11], Fienber 1977[46], Finglenton 1984[47], Christensen 1991[30]); El uso de estos modelos en elección de variables i -estado fue sugerido por Caswell (1986[21], 1988[22]). También se pueden utilizar modelos log-lineales para evaluar las dife-

rencias entre las matrices de proyección estimadas bajo diferentes condiciones, en diferentes momentos o en diferentes lugares.

3.3.2.1. Modelos loglineales

Considere un conjunto de datos en que el estado inicial de cada individuo se define por dos o más criterios (por ejemplo, edad y tamaño), y los destinos de esas personas se registran en un momento posterior. Las categorías de destino pueden o no ser las mismas que las categorías de estado (por ejemplo, la muerte aparece a menudo como un destino, pero no como un estado inicial). Dicho conjunto de datos puede describirse mediante una tabla de contingencia de múltiples vías; Los ejemplos que siguen (de Caswell 1986, 1988) producen tablas clasificadas por edad (A), tamaño (S) y destino (F). La entrada m_{ijk} en la celda (ijk) de la tabla da el número de individuos comenzando en la clase de edad i y el tamaño j en el tiempo t y terminando en el destino k en el tiempo $t + 1$.

La probabilidad que un individuo termine en una celda particular puede considerarse como el producto de un conjunto de probabilidades que dependen de variables que definen las filas y columnas de la tabla. Así, el logaritmo de m_{ijk} puede escribirse como la suma de un conjunto de efectos de estas variables. El modelo completo para las tablas de tres vías aquí consideradas es:

$$\begin{aligned}\log m_{ijk} &= u + u_{A(i)} + u_{S(j)} + u_{F(k)} + u_{AS(ij)} \\ &= +u_{AF(ik)} + u_{SF(jk)} + u_{ASF(ijk)}\end{aligned}$$

Donde u es el registro del número total de observaciones en la tabla, $u_{A(i)}$ el efecto de la i -ésima clase de edad, $u_{AS(ij)}$ el efecto de la interacción de la i -ésima clase de edad y la clase de j -ésima clase y así sucesivamente. Debido que este modelo contiene todas las interacciones posibles entre los tres factores, se llama el *modelo saturado*. Tiene tantos parámetros como hay células en la tabla y por lo tanto reproduce automáticamente los datos observados exactamente.

Los efectos de edad y tamaño del destino se miden por las interacciones AF y AS y por las interacciones de tres vías ASF. Podemos expresar varias hipótesis sobre los efectos de edad y tamaño del destino al establecer algunas de estas interacciones a cero ³.

³Siguiendo la práctica estándar, consideramos solamente modelos jerárquicos, en los cuales la presencia de una interacción (por ejemplo, u_{AS}) implica la presencia de todas las interacciones de orden inferior que implican esas variables (por ejemplo, u_A y u_S)

3.3. LA EVALUACIÓN ESTADÍSTICA DE LAS VARIABLES DE ESTADO 63

Así, por ejemplo, el modelo

$$\log m_{ijk} = u + u_{A(i)} + u_{S(j)} + u_{F(k)} \quad (3.6)$$

Afirma que la edad, el tamaño y el destino son mutuamente independientes. El modelo

$$\log m_{ijk} = u + u_{A(i)} + u_{S(j)} + u_{F(k)} + u_{AS(ij)} \quad (3.7)$$

afirma que la edad y el tamaño no son independientes, el destino no es afectado por ninguno de los anteriores.

Los parámetros del modelo log-lineal se pueden estimar mediante métodos de máxima posibilidad. Las estimaciones a menudo requieren un cálculo iterativo, pero están fácilmente disponibles en la mayoría de los sistemas de software estadístico. Soló nos centramos en la bondad de ajuste de varios modelos alternativos a los datos.

La bondad de ajuste del modelo se mide con proporción del modelo saturado, que se ajusta exactamente a los datos. Sea $L(M_s)$ la probabilidad del modelo saturado y $L(M_i)$ la probabilidad de algún otro modelo. La proporción log-verosimilitud

$$G^2 = -2 \log \frac{L(M_i)}{L(M_s)} \quad (3.8)$$

Se distribuye asintóticamente como x^2 con grados de libertad igual a diferencia entre el número de celdas de la tabla y el número de parámetros instalados en el modelo. Se puede demostrar que

$$G^2 = 2 \sum_{\text{celdas}} (\text{observado}) \log \left(\frac{\text{observado}}{\text{esperado}} \right) \quad (3.9)$$

Por lo tanto, entre más se aproximan los valores esperados producidos por M_i a los valores observados (que también son los valores predichos por M_s), menor será el valor de G^2 . Para el modelo saturado, $G^2 = 0$. Si G^2 excede el valor crítico para la distribución x^2 con los grados de libertad apropiados, es improbable que los datos hayan sido producidos por M_i .

3.3.2.2. Efectos de pruebas en variables de estado.

Los paquetes estadísticos informan rutinariamente los valores de bondad de ajuste G^2 y sus niveles que significan para cada modelo probado. Sin embargo,

queremos evaluar los efectos de factores específicos (como el tamaño y edad). Esto se hace comparando las probabilidades de dos modelos que difieren en los términos correspondientes al efecto bajo consideración.

Consideremos dos modelos, M_1 y M_2 y supongamos que los términos en M_2 son un subconjunto adecuado de los términos en M_1 . Por lo tanto, el ajuste de M_2 no puede ser mejor, tampoco peor que M_1 . La relación log-probabilidad mide el impacto de los términos excluidos de M_2 sobre la bondad de ajuste. Este cambio, ΔG^2 , se distribuye como χ^2 con grados de libertad igual al incremento en grados de libertad en los dos modelos que se comparan. Si ΔG^2 es significativamente grande, concluimos que los términos excluidos tienen un efecto significativo.

$$\begin{aligned} -2 \log \frac{L(M_2)}{L(M_1)} &= -2 \left(\log \frac{L(M_2)}{L(M_s)} - \log \frac{L(M_1)}{L(M_s)} \right) \\ &= G_2^2 - G_1^2 \\ &= \Delta G^2 \end{aligned}$$

Al comparar modelos, es conveniente utilizar una notación que especifique el modelo anotando solamente las interacciones necesarias para implicar todos los términos presentes en el modelo. Por ejemplo, el modelo (3.7) contiene los términos A, S, F y AS. Podemos escribirlo como AS, F, porque la interacción AS implica la presencia de los términos A y F.

Existen muchos modelos jerárquicos posibles y las comparaciones entre ellos se simplifican mediante la identificación de variables explicativas y de respuesta. En el presente caso, la edad y el tamaño son variables explicativas y el destino es una variable de respuesta. El modelo nulo apropiado con el que comenzar las pruebas incluye todas las interacciones entre las variables explicativas y todas las interacciones entre las variables de respuesta, pero ninguna de las interacciones entre las variables explicativas de la respuesta del anuncio (Fingleton 1984[47]). Por lo tanto, nuestro modelo nulo es (3.7). Incluye la interacción AS porque la distribución de individuos entre clases de edad y tamaño no es nuestro interés; Incluso podría haber sido fijado por el investigador. Incluye el término F porque la distribución marginal de diferentes destinos no es de interés. Pero excluye las interacciones AF, SF y ASF porque miden el efecto de la edad, el tamaño y la interacción de la edad y el tamaño en el destino. Son los términos cuya significación queremos probar. El siguiente conjunto de ejemplos utiliza este modelo nulo como punto de partida para examinar los efectos de la edad y el tamaño sobre el destino en varias especies diferentes.

3.3. LA EVALUACIÓN ESTADÍSTICA DE LAS VARIABLES DE ESTADO 65

Ejemplo 3.2 Plantas perennes monocarpales.

Werner (1975) [169] y Gross (1981) [56] siguieron el destino (muerte, supervivencia como rosetón vegetativo o floración) de individuos de tamaño y edad conocidos de plantas perennes monocárpicas *Dipsacus sylvestris* y *Verbascum Thapsus*, respectivamente.

Los resultados se muestran en la tabla 3.2. El contexto del modelo nulo AS, F, los efectos del tamaño (medida por la interacción SF) y la edad (medidos por la interacción AF) son altamente significativos en ambas especies. Sin embargo, estas pruebas examinan los efectos de la edad y el tamaño en relación con un modelo que no contiene otros factores. Más interesante es la cuestión de si la edad (tamaño) proporciona cualquier información adicional, una vez que el tamaño (edad) se ha incluido. Esto se prueba evaluando la interacción SF contra el modelo AS, AF y la interacción AF contra el modelo AS, SF. Para el *Dipsacus*, las interacciones SF son todavía muy significativas después de incluir la edad, pero la interacción AF es sólo ligeramente significativa después de que el tamaño se incluye. Para *Verbascum*, las interacciones SF mantiene su importancia cuando se incluye la edad, pero la interacción AF ya no es significativa cuando se incluye el tamaño. En ambas especies, la edad pierde la mayor parte o la totalidad de su importancia una vez que se tiene en cuenta el tamaño. El tamaño es claramente la variable *i*-estado más importante en estas especies.

Ejemplo 3.3 Producción reproductiva en el alce.

Un patrón muy diferente aparece en los datos sobre el destino reproductivo (no reproductivo, un ternero o gemelos) de los alces (Alces alces) en Noruega (Saether y Haagenrud 1983[141]). Las mujeres se clasificaron en tres categorías de peso y cinco clases de edad. Tanto las interacciones AF como SF son significativas cuando se prueban contra el modelo nulo AS, F (tabla 3.3), pero la interacción SF pierde su significación completamente cuando se prueba contra el modelo AS, AF. Por lo tanto, la edad es mucho más importante que el tamaño del cuerpo para determinar la producción reproductiva en el alce.

Ejemplo 3.4 Crecimiento de colonias y mortalidad en corales de arrecife.

Hughes y Connell (1987) [68] reportan los efectos de la edad y tamaño sobre el crecimiento de colonias y la supervivencia de tres géneros de corales (*Acropora*, *Porites* y *Pocillopora*) en Australia. Las colonias se asignaron a dos clases de edad y tres clases de tamaño, una de cuatro categorías de destino: crecimiento negativo, crecimiento de 0 – 100 %, crecimiento > 100 %, o muerte.

Para *Porites* y *Pocillopora*, el tamaño es la mejor variable *i*-estado que la

Model	<i>Dipsacus sylvestris</i>			<i>Verbascum thapsus</i>		
	df	G ²	P	df	G ²	P
AS, F	46	1253.19		22	648.8	
AS, SF	36	55.04		12	20.1	
SF	10	1198.15	0.0001	10	628.7	0.0001
AS, F	46	1253.19		22	648.8	
AS, AF	40	718.23		20	629.79	
AF	6	534.96	0.0001	2	19.01	0.0001
AS, AF	40	718.23		20	629.79	
AS, SF, AF	30	38.56		10	17.72	
SF	10	679.67	0.0001	10	612.07	0.0001
AS, SF	36	55.04		12	20.1	
AS, SF, AF	30	38.56		10	17.72	
AF	6	16.48	0.0114	2	2.38	0.3052
AS, SF, AF	30	38.56		10	17.72	
ASF	0	0		0	0	
ASF	30	38.56	0.1360	10	17.72	0.598

Tabla 3.2: Análisis loglineal de los efectos de edad y tamaño sobre el destino de *Dipsacus sylvestris* y *Verbascum Thapsus* (Caswell 1988)

edad (Tabla 3.4). Para el tamaño y la edad de *Acropora* cada uno sigue siendo significativo incluso después de que el otro haya sido incluido en el modelo.

Hughes y Connell (1987) también investigaron los efectos del tamaño y la edad sobre la mortalidad, sin considerar el crecimiento. Los resultados de este análisis (Tabla 3.5) son bastante diferentes. Mortalidad de *Acropora* y *Porites* depende del tamaño pero no de la edad, mientras que tanto el tamaño como la edad tienen efectos significativos en la mortalidad de *Pocillopora*.

Ejemplo 3.5 Demografía de brotes en *Rhododendron maximum*.

McGraw (1989) [117] examinó la demografía de los brotes individuales de este arbusto clonal. Los brotes se envejecieron contando las cicatrices de las hojas y

3.3. LA EVALUACIÓN ESTADÍSTICA DE LAS VARIABLES DE ESTADO⁶⁷

Modelo	<i>df</i>	G^2	P
AS, F	28	247.21	
AS, SF	24	234.34	
SF	4	12.87	0.012
AS, F	28	247.21	
AS, AF	20	16.66	
AF	8	230.55	0.0001
AS, AF	20	16.66	
AS, SF, AF	16	12.05	
SF	4	4.61	0.3299
AS, SF	24	234.34	
AS, SF, AF	16	12.05	
AF	8	222.29	0.0001
AS, SF, AF	16	12.05	
ASF	0	0	
ASF	16	12.05	0.7404

Tabla 3.3: Análisis loglineal de los efectos de la edad y el tamaño en el destino reproductivo de los alces femeninos (*Alces alces*) (Caswell 1988)

Model	<i>Acropora</i>			<i>Porites</i>			<i>Pocillopora</i>		
	<i>df</i>	<i>G</i> ²	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>G</i> ²	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>G</i> ²	<i>P</i>
AS, F	15	104.7		15	43.47		15	25.99	
AS, SF	9	34.03		9	10.82		9	8.72	
SF	6	70.67	0.0001	6	32.65	0.0001	6	17.27	0.0083
AS, F	15	104.7		15	43.47		15	25.99	
AS, AF	12	73.5		12	32.98		12	20.44	
AF	3	31.2	0.0001	3	10.49	0.0148	3	5.55	0.1358
AS, AF	12	73.5		12	32.98		12	20.44	
AS, SF, AF	6	14.86		6	1.3		6	2.31	
SF	6	58.64	0.0001	6	31.68	0.0001	6	18.31	0.0059
AS, SF	9	34.03		9	10.82		9	8.72	
AS, SF, AF	6	14.03		6	1.3		6	2.31	
AF	3	19.17	0.0003	3	9.52	0.0231	3	6.41	0.0934
AS, SF, AF	6	14.86		6	1.3		6	2.31	
ASF	0	0		0	0		0	0	
ASF	6	14.86	0.0214	6	1.3	0.9717	6	6	0.8893

Tabla 3.4: Análisis loglineal de los efectos de edad y tamaño sobre el crecimiento de colonias y la mortalidad de tres géneros de corales (datos de Hughes y Connell 1987 [68]) (Caswell 1988)[22]

3.3. LA EVALUACIÓN ESTADÍSTICA DE LAS VARIABLES DE ESTADO 69

Model	<i>Acropora</i>			<i>Porites</i>			<i>Pocillopora</i>		
	<i>df</i>	<i>G</i> ²	P	<i>df</i>	<i>G</i> ²	P	<i>df</i>	<i>G</i> ²	P
AS, F	5	41.69		5	20		5	18.54	
AS, SF	3	1.25		3	3.61		3	7.47	
SF	2	40.44	0.0001	2	16.39	0.0003	2	11.07	0.0039
AS, F	5	41.69		5	20		5	18.54	
AS, AF	4	40.98		4	18.76		4	12.94	
AF	1	0.71	0.3977	1	1.24	0.2664	1	5.6	0.018
AS, AF	4	40.9		4	18.76		4	12.94	
AS, SF, AF	2	0.37		2	1.15		2	0.63	
SF	2	40.61	0.0001	2	17.61	0.0001	2	12.31	0.0021
AS, SF	3	1.25		3	3.61		3	7.47	
AS, SF, AF	2	0.37		2	1.15		2	0.63	
AF	1	0.88	0.347	1	2.46	0.1165	1	6.84	0.0089
AS, SF, AF	2	0.37		2	1.15		2	0.63	
ASF	0	0		0	0		0	0	
ASF	2	0.37	0.8312	2	1.15	0.563	2	0.63	0.7301

Tabla 3.5: Análisis loglineal de los efectos de edad y tamaño sobre la mortalidad de colonias en tres géneros de corales (datos de Hughes y Connell 1987 [68]) (Caswell 1988)[22]

se midieron mediante la estimación del área foliar. Los brotes individuales fueron asignados a uno de cuatro destinos: muerte, ramificación, floración y supervivencia sin ramificación ni floración. Tanto la edad como el tamaño tienen efectos muy significativos sobre el destino demográfico (Cuadro 3.6).

Ejemplo 3.6 Fecundabilidad en mujeres de Bangladesh.

3.4. Descripción general

La elección de una variable de estado adecuada es un paso crítico en la construcción del modelo. Los conceptos de i -estado y p -estado aclarara los problemas estadísticos y biológicos involucrados en esa elección. Proporcionan criterios para decidir, a partir de estudios de individuos, qué variables deben incluirse en un modelo de población.

Los métodos estadísticos para evaluar posibles variables de estado son poderosos. Sin embargo, a menudo los datos necesarios (mediciones de múltiples variables de estado en el mismo individuo) no están disponibles. En tales casos, casos, i -variables de estado suelen ser elegidos por analogía (si es una planta, el tamaño es un buen candidato) o mediante la apelación a la probabilidad (parece aprobado que los individuos reproductivos y no reproductivos difieren en sus respuestas) o por comodidad (es más fácil de medir el tamaño de la edad). Las consideraciones expuestas en la sección 3.2 proporcionan una base para la toma de estas decisiones.

Es importante recordar que las variables de i -estado no son propiedad de la persona solamente, sino que son específicos para el medio ambiente(s) bajo consideración. Por ejemplo, la importancia de tamaño como un estado muy bien podría cambiar dependiendo de si los datos se recogieron en un entorno que contenga un tamaño selectivo de depredador.

Capítulo 4

Un modelo

En este capítulo plantearemos una aplicación de los modelos poblacionales mediante el uso de dos técnicas de modelación discreta, a saber, un modelo de ecuaciones en diferencias y un modelo matricial poblacional.

4.1. Planteamiento del Modelo

Para esto es importante mencionar las tasas de natalidad, mortalidad e infección efectiva.

4.1.1. La tasa de Natalidad

La tasa de natalidad la podemos definir como el total de nacimientos perteneciente a un determinado ámbito en el año t por cada 1000 habitantes. Es decir:

$$T = \frac{N(t)}{P(t)} 1000$$

Donde:

T = Tasa de Natalidad

$N(t)$ = Nacimientos registrados durante el año t de mujeres pertenecientes al ámbito de estudio.

$P(t)$ = Población residente media en el ámbito de estudio, en el año t

Es la cantidad proporcional de nacimientos que tiene lugar en una comunidad en un lapso de tiempo determinado.

Esta estadística muestra la cantidad de niños que nacieron en un determinado año en una cierta población por cada 1000 ciudadanos.

Por ejemplo: Si la tasa de natalidad de un pueblo X es del 13 %, está señalando que se producen 130 nacimientos al año por cada 1000 habitantes.

4.1.2. La tasa de Mortalidad

La tasa de mortalidad la definiremos como el total de muertes pertenecientes a un determinado ámbito en el año t por cada 1000 habitantes. Es decir:

$$M(t) = \frac{D(t)}{P(t)} 1000$$

donde:

$M(t)$ = Mortalidad durante el tiempo t .

$P(t)$ = Población residente media en el ámbito de estudio, el tiempo t .

$D(t)$ = Defunciones registradas durante el tiempo t de personas que pertenecen al estudio.

4.1.3. Tasa de Infección efectiva

Transmisión de una infección requiere tres condiciones:

- Un individuo infectado
- Un individuo susceptible
- Un contacto eficaz entre ellos

Diremos que un contacto es eficaz cuando se da el contacto entre un individuo infeccioso y un susceptible y el infeccioso transmite la enfermedad al susceptible. El que un contacto sea eficaz dependerá de varios factores, por ejemplo, del agente infeccioso, de la vía de transmisión, de la condición del sistema inmune del susceptible, etc.

La tasa de contacto efectivo (denotado β) en una población determinada para una determinada enfermedad infecciosa se mide en los contactos efectivos por unidad de tiempo. Esto puede ser expresado como la tasa total de contacto (el número total de contactos, efectiva o no, por unidad de tiempo, denotado γ), multiplicado por el riesgo de infección, dado el contacto entre una infección y un individuo susceptible. Este riesgo es llamado el riesgo de transmisión y es denotada p , así:

$$\beta = \gamma p$$

La tasa total de contacto, γ suele ser mayor que la tasa de contacto efectivo, β , ya que no todos los contactos como resultado de la infección. Es decir, p es casi siempre inferior a 1 y nunca puede ser mayor que 1, ya que efectivamente es la probabilidad de que ocurra la transmisión.

4.2. Modelo SIR

MODELO SIR El modelo discreto para el modelo SIR estándar divide la población en tres subgrupos: (S) susceptibles, (I) infectados y (R) recuperados o aislado. Las ecuaciones de diferencias tienen la siguiente forma:

$$S_{n+1} = S_n \left(1 - \frac{\alpha \Delta t}{N} I_n\right) \quad (4.1)$$

$$I_{n+1} = I_n \left(1 - \gamma \Delta t + \frac{\alpha \Delta t}{N} S_n\right) \quad (4.2)$$

$$R_{n+1} = R_n + \gamma \Delta t I_n \quad (4.3)$$

con $S_0 > 0$, $I_0 > 0$ y $R_0 \geq 0$ que satisfacen $S_0 + I_0 + R_0 = N$, donde $\gamma (> 0)$ es la probabilidad de que un infeccioso sea recuperado de la infección durante el intervalo de un tiempo (tasa de eliminación relativa), los individuos del Modelo SIR se recuperan de la enfermedad y se vuelven permanentemente inmunes (subgrupo R). Es fácil ver que el tamaño de la población total permanece

constante $S + I + R = N$. Las soluciones al sistema discreto son positivas para $n = 1, 2, \dots$. Para todas las condiciones si y sólo si

$$\max \gamma \Delta t, \alpha \Delta t \leq 1. \quad (4.4)$$

Por lo tanto, $\Delta \leq \min 1/\alpha, 1/\gamma$; el paso del tiempo debe ser menor que el tiempo promedio requerido para un contacto exitoso y menor que en el período infeccioso promedio. El comportamiento global del sistema (4.1), (4.2) y (4.3) es fácil de establecer. Sea $\mathcal{R} = S_0 \alpha / (N \gamma)$ la tasa reproductiva []. El valor de \mathcal{R} determina el comportamiento global del modelo discreto SIR. Es importante notar que S_n es estrictamente decreciente y R_n es estrictamente creciente. Sea $S_\infty = \lim_{n \rightarrow \infty} S_n \leq 0$, que depende de las condiciones iniciales. Si $S_0 \leq N/\alpha$ o $\mathcal{R} \leq 1$ entonces $I_1 \leq I_0$ y porque S_n está disminuyendo, $I_{n+1} \leq I_n$; No hay epidemia. En el otro caso, si $S_0 > N\gamma/\alpha$, entonces $I_1 > I_0$; El caso infeccioso aumenta inicialmente. Debe ser el caso que $S_\infty < N\gamma/\alpha$ (no más epidemias pueden ocurrir) porque de otra manera I_n aumenta a un equilibrio positivo I_∞ que implica R_n se acerca al infinito como $n \rightarrow \infty$, una imposibilidad. Además, la clase infecciosa eventualmente disminuye y se acerca a cero. Además, se puede demostrar fácilmente que $S_\infty > 0$ (véase el Lema 1 en el Apéndice); Siempre hay algunos susceptibles después de que la epidemia haya terminado.

La versión continua de este modelo SIR se comporta de la misma manera que el modelo discreto ecuación (4.1). El modelo SIR continuo tiene la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= -\frac{\alpha}{N} SI \\ \frac{dI}{dt} &= I \left(\frac{\alpha}{N} S - \gamma \right) \\ \frac{dR}{dt} &= R + \gamma I \end{aligned}$$

Donde $S(0) + I(0) + R(0) = N$. La tasa reproductiva en el caso continuo es $\mathcal{R} = S(0)\alpha/(N\gamma)$. Si $\mathcal{R} \leq 1$, no hay epidemia, pero si $\mathcal{R} > 1$, hay una epidemia []. El tiempo discreto, Multi-población SIR modelo presenta el mismo comportamiento característico que el modelo de una sola población.

El modelo SIR HIGO. 2. Número de infecciosos en el modelo SIR discreto, $\Delta t = 0.25$, $N = 100$, $S = 99$, e $I = 1$. (a) ($\gamma = 2$, $\alpha = 1$ y $\mathcal{R} = 1.98$). (B) $\alpha = 3$, $\gamma = 2$, y $\mathcal{R} = 1.485$ con subpoblaciones K tiene la siguiente forma: $n + 1 = s$; $I = Z$ Donde $i = 1, \dots, K$ y condiciones iniciales $S_i > 0$, $Z_j > 0$

para algunos k), $Y R_b \geq 0$ que satisface $S_b + I_b + R_b = N$. De nuevo, el tamaño de la población total permanece constante, $S_{b+1} + I_{b+1} + R_{b+1} = N$ para todo n y las soluciones son no negativas para todas las condiciones iniciales si y sólo si $\max_i C_i = \sum_{i=1}^k \frac{A_i N_k}{N_i} \leq 1$. Obsérvese que S_i es monotónicamente decreciente, R_i es monotónicamente creciente, y ambas son limitadas; Por lo tanto, deben acercarse a un límite. Se deduce de la ecuación de diferencias para R_k que I_j se acerca a cero como $n \rightarrow \infty$. Determinar si una epidemia ocurre dentro de una subpoblación del modelo de SIR multi-poblacional no es tan sencillo como en la

4.2.1. EL MOSQUITO COMO VECTOR

El ciclo de vida del mosquito depende de algunos factores por ejemplo:

- La humedad
- La temperatura
- El sexo del mosquito (solo nos interesan las hembras)
- Época del año

Etapas de formación del mosquito

- Huevo: Dependiendo en la especie, los mosquitos hembra depositan sus huevos individualmente o en grupos llamados balsas. Cualquier sitio que acumule agua, como los huecos de árboles, pozetas, charcos, zanjas, y recipientes artificiales como las llantas desechadas y las macetas pueden servir como criaderos de mosquitos. Algunos mosquitos (mosquitos de inundación) depositan sus huevos en sitios húmedos, pero sin agua en la superficie. Estos huevos generalmente son resistentes a la desecación y eclosionan (empollan, salen del huevo) cuando son inundados por lluvias, mareas, o desvío de agua al sitio. Otras especies, (mosquitos de poceta o mosquitos de agua estancada) solo depositan los huevos donde hay agua en la superficie y los huevos no son resistentes a la desecación. Los huevos son depositados directamente en la superficie del agua o en los bordes de pocetas o recipientes. En todo caso, el agua debe permanecer sobre la superficie el tiempo suficiente para que los mosquitos eclosionen y completen su desarrollo.

- **Larvas:** Luego de eclosionar, la larva del mosquito pasa por una serie de etapas de crecimiento mientras se alimenta continuamente que eventualmente transformará al insecto de su forma natatoria acuática, a una volante terrestre. Debido a que las larvas están cubiertas con una dura cutícula protectora, ellas tienen que pasar por una serie de mudas para poder crecer. Básicamente, las larvas tienen una envoltura dura e inflexible la cual es esencial para la sobrevivencia de la larva, por lo cual no puede ser simplemente desechada. Para poder crecer, las larvas crecen una nueva cutícula bajo la vieja. La cutícula nueva es inicialmente suave y flexible, lo que permite que la larva crezca. Cuando están listas para la muda, la larva desecha la cutícula vieja, y la nueva endurece cuando se expone al aire. Las larvas de mosquito pasan por cuatro mudas. A las etapas entre mudas se les llama estadios y se numeran del I al IV.

- **Pupa:** Luego del cuarto estadio, el desarrollo del mosquito adulto está a punto de comenzar. El proceso incluye la descomposición de los órganos larvales y su reemplazo por los del adulto. Durante el proceso, el mosquito toma una nueva forma; la pupa. Se puede considerar la pupa como un sobre sellado donde los órganos adultos se forman de los tejidos larvales. La pupa no se alimenta ni elimina desechos. Su único contacto con el mundo exterior es a través de tubos respiratorios localizados en el tórax. Al paso de tres o cuatro días, el mosquito adulto emerge de la pupa (Cuadro 5), y después de un corto descanso, despliega las alas y vuela.

- **Mosquito:** Por lo general, el mosquito macho emerge primero, y se queda cerca del sitio de crianza esperando a las hembras. En promedio, los mosquitos hembra viven de 3-6 semanas, pero pueden vivir hasta 5 meses; la vida de los machos es mucho más corta. En regiones tropicales, los mosquitos adultos son activos todo el año, pero en otros sitios la actividad cesa cuando la temperatura baja a menos de 60°F, y por lo general invernán cuando llegan las temperaturas frescas estacionales. Algunas especies invernán como larvas, por lo general enterradas en tierras húmedas de pantanos y ciénagas, pero la mayoría invernán en la etapa de huevo, depositados por la última generación de adultos de la temporada, o como hembras adultas ya apareadas que pasan el invierno en sitios protegidos tal como árboles huecos, madrigueras de animales, sótanos, etc.

4.3. Mosquitos y enfermedades

Debido a que los mosquitos espitan la cuenca sanguínea, ellos pueden ser muy eficientes en la transmisión de enfermedades a humanos y animales. Los mosquitos transmiten un gran número de enfermedades, algunas de menor importancia, y otras, tal como la malaria y el dengue, que extraen un costo inmenso en vista de pérdidas de vida, incapacitación, sufrimiento, y pérdidas económicas. Presentaremos una descripción parcial de las enfermedades transmitidas por mosquitos que nos interesan en este caso:

Dengue y Dengue Hemorrágico - El dengue es una enfermedad viral provocada por mosquitos que existe en regiones tropicales y subtropicales del mundo, predominantemente en áreas urbanas y sub-urbanas.

Dengue hemorrágico es una complicación que puede ser mortal. Existen cuatro virus distintos, pero estrechamente relacionados, que pueden causar el dengue. Infección con uno de ellos no resulta en inmunidad a los otros. El dengue es transmitido a los humanos por mosquitos del género *Aedes*. Los síntomas comienzan generalmente de 5 a 6 días después de la infección e incluyen fiebre alta, dolor de cabeza severo, dolor detrás de los ojos, fuerte dolor en las coyunturas y músculos, náusea, vómito, y salpullido. Además de los ya descritos, los síntomas de dengue hemorrágico incluyen daños a los vasos sanguíneos y linfáticos, y flujo de sangre de la nariz, encías y debajo de la piel. Los últimos síntomas pueden llevar a sangramiento profuso, shock, y muerte (síndrome de choque por dengue).

Fiebre Chicungunya - La fiebre chicungunya es una enfermedad viral esparcida por mosquitos en los géneros *Aedes* y *Culex*. El nombre deriva de la palabra en Swahili que quiere decir "que se dobla hacia arriba" lo cual hace referencia a la postura encorvada que resulta de los síntomas artríticos en los que adquieren la enfermedad. Normalmente la enfermedad no causa la muerte, pero en 2005-2006, se han reportado 77 muertes debido a la enfermedad en la isla Reunión en el Océano Indico. Ocurre principalmente en el sureste de Asia y en Africa. Los síntomas incluyen dolor de cabeza fuerte, dolor en las coyunturas, escalofríos, náusea, y vómitos. En particular, las coyunturas en las piernas y brazos se inflaman y se vuelven dolorosas al toque. Salpullido también puede ocurrir.

Para este modelo consideraremos las siguientes hipótesis:

1. Se considerará una sola cepa del virus del dengue.
2. Inmunidad permanente de los humanos que se han recuperado.

3. La población de humanos se divide en tres clases: humanos susceptibles (H_s) aquellos que nunca se han enfermado del dengue y son potenciales para adquirir la enfermedad, humanos infectados (H_i) que son aquellos que se han infectado y son capaces de transmitir la enfermedad a mosquitos susceptibles, si estos los pican; y humanos recuperados (H_r) los cuales ya adquirieron la enfermedad y son incapaces de transmitirla o volverse a infectar.
4. El ciclo de vida de los mosquitos consta de cuatro etapas.
5. La población de mosquitos, denotada por M , constará únicamente de hembras.
6. La población de mosquitos la dividiremos en dos clases: mosquitos susceptibles (M_s), aquellos que pueden adquirir la enfermedad al picar a un humano infectado; y mosquitos infectados (M_i), que son capaces de transmitir la enfermedad a un humano susceptible a través de su picadura.
7. El dengue puede incrementar la tasa de mortalidad en humanos y las secuelas en humanos recuperados pueden igualmente incrementar dicha tasa.
8. La enfermedad no disminuye la tasa de reproducción en humanos ni en mosquitos.

La población de humanos se divide en tres clases: humanos susceptibles (H_s) aquellos que nunca se han enfermado del dengue y son potenciales para adquirir la enfermedad, humanos infectados (H_i) que son aquellos que se han infectado y son capaces de transmitir la enfermedad a mosquitos susceptibles, si estos los pican; y humanos recuperados (H_r) los cuales ya adquirieron la enfermedad y son incapaces de transmitirla o volverse a infectar.

Primero tomamos la cantidad total de humanos al tiempo t dentro de una comunidad, la cual estará representada por $H(t)$, o simplemente H para no complicar demasiado la escritura:

$$H(t) = H_s(t) + H_i(t) + H_r(t)$$

La cantidad total de mosquitos dentro de una comunidad al tiempo t se denotará con $M(t)$ o simplemente M :

$$M(t) = M_s(t) + M_i(t)$$

Las tasas que se usarán en el modelo se describen a continuación:

Tasa	Descripcion
β_1	Infección efectiva en H_s
β_2	Infección efectiva en M_s
μ_1	Nacimientos H_s
μ_2	Muertes en H_s
μ_3	Muertes en H_i
μ_4	Muertes en H_r
μ_5	Nacimientos en M_s
μ_6	Muertes en M_s
μ_7	Nacimientos en M_i
μ_8	Muertes en M_i
c	Recuperados

$$H_s^{t+1} = H_s^t - \beta_1 H_s^t \frac{M_i}{M} + \mu_1 H_s^t - \mu_2 H_s^t \quad (4.5)$$

La cantidad de humanos susceptibles al tiempo $t + 1$

$$H_i^{t+1} = H_i^t + \beta_1 H_s^t \frac{M_i}{M} - \mu_3 H_i^t - c H_i^t \quad (4.6)$$

La cantidad de humanos infectados al tiempo $t + 1$

$$H_r^{t+1} = H_r^t + c H_i^t - \mu_4 H_r^t \quad (4.7)$$

La cantidad de humanos recuperados al tiempo $t + 1$

$$M_s^{t+1} = M_s^t - \beta_2 M_s^t \frac{H_i}{H} + \mu_5 M_s^t - \mu_6 M_s^t \quad (4.8)$$

La cantidad de mosquito susceptibles al tiempo $t + 1$

$$M_i^{t+1} = M_i^t + \beta_2 M_s^t \frac{H_i}{HY} - \mu_7 M_i^t - \mu_8 M_i^t \quad (4.9)$$

La cantidad de mosquitos infectados al tiempo $t + 1$

4.3.1. Modelación con software

En este ejemplo tomaremos una población de 10000 Humanos susceptibles (H_s), 100 Humanos infectados (H_i), 0 Humanos recuperados (H_r) (un total de

10100 población de Humanos), 50000 Mosquitos susceptibles (M_s) y 10000 Mosquitos infectados (M_i) (un total de 60000 Mosquitos) para alimentar nuestro primer programa de como es el ciclo de vida del mosquito, para poder alimentar nuestro segundo programa que consiste en como afecta el vector a una población por medio de un contagio efectivo y tomando en cuenta las tasas de mortalidad, natalidad, entre otras.

Observemos que en el caso de los mosquitos solo tomamos en cuenta a los Mosquitos Susceptibles y a los Mosquitos Infectados dado el caso que por el corto lapso de vida no alcanzan (o no pueden) ser Mosquitos Recuperados.

En este caso tomaremos un lapso de 60 días para poder observar mejor el movimiento de nuestros contagios

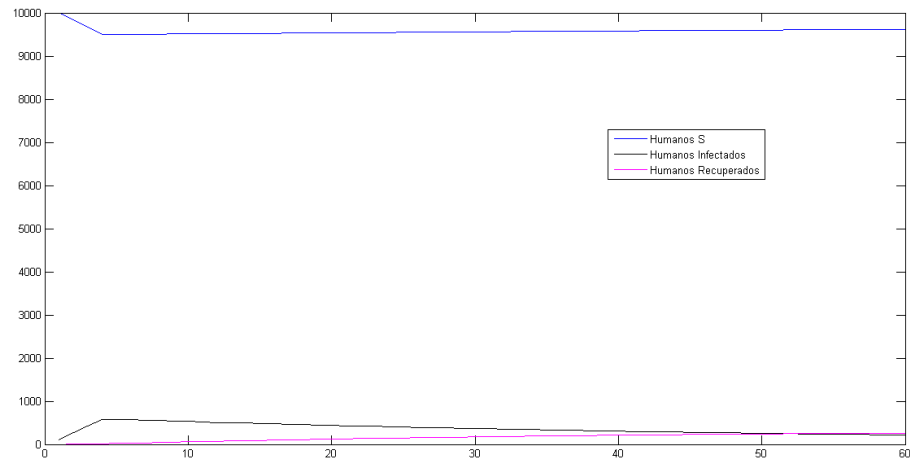


Figura 4.1: En este caso tomaremos un lapso de 60 días para poder observar mejor el movimiento de nuestros programas.

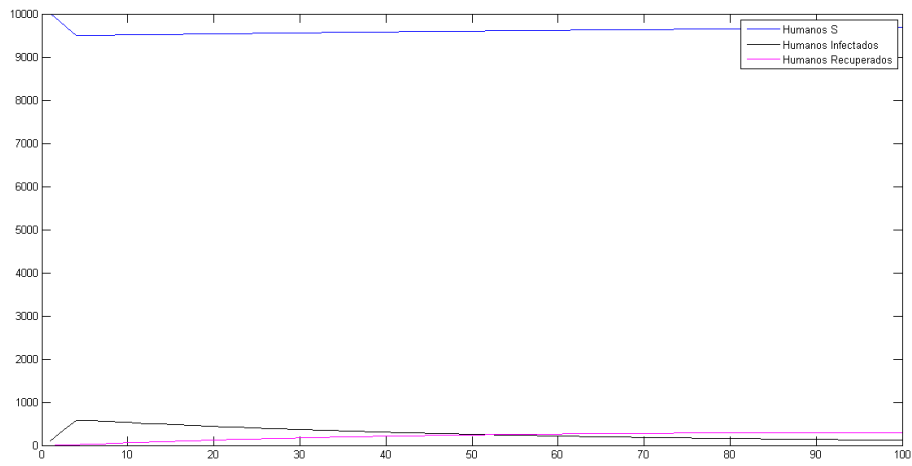


Figura 4.2: Este es otro ejemplo de un lapso de 100 días transcurridos con las mismas probabilidades de contagio y la misma población.

Capítulo 5

Conclusión

Uno de los aportes de este trabajo es presentar a la comunidad investigadora del puerto de Acapulco una interpretación de un texto bastante escaso en nuestro entorno. Dicha interpretación ha sido enriquecida con aportes propios considerando los resultados obtenidos al utilizar algunos de los modelos mencionados en el libro. Sin duda alguna, los investigadores interesados contarán con un elemento de referencia en español a la hora de estudiar los Modelos Matriciales Poblacionales. Se pretende, representar más que otro modelo para los mosquitos (*Aedes aegypti*) es ser una guía para implementar herramientas en los modelos de poblacionales matriciales.

Nuestro trabajo se realizó principalmente en Matlab ya que es un software muy bueno cuando se desea resolver problemas de matrices.

Apéndice A

Codigos de Matlab

Aún faltan cosas por decir.

```
1      % Figuras 1 y 2 de las 2.3
2      clear
3      A=[0 1 5;.3 0 0;0 .5 0]
4      v=[1;0;0]
5      y=10^-10:0.02:10
6      D(:,1)=v
7      for i=2:15      %solo se cambia el valor de i=2:60
8          c=A*v
9          D(:,i)=c
10         v=c
11     end
12     plot (D(1, :))
13     hold on;
14     plot (D(2, :), 'r')
15     hold off;
16     hold on;
17     plot (D(3, :), 'g')
18     hold off;
```

```
1 clear
2 A=[0 1 5;.3 0 0;0 .5 0]
3 v=rand(3,1,'single')
4 %w=[1;0;0]
5 s=v(1)+v(2)+v(3)
6 p=v/s
7 E(:,1)=p
8 D(:,1)=v
9 for i=2:40
10     c=A*v
11     s=c(1)+c(2)+c(3)
12     p=c/s
13     D(:,i)=c
14     E(:,i)=p
15     v=c
16 end
17 plot (E(1,:))
18 hold on;
19 plot (E(2,:), 'r')
20 plot (E(3,:), 'm')
21 plot (E(4,:), 'g')
22 xlabel ('Tiempo')
23 ylabel ('Población_Total')
```

Bibliografía

- [1] ALLEE, W. C., PARK, O., EMERSON, A. E., PARK, T., & SCHMIDT, K. P. (1949). *Principles of animal ecology*. (No. Edn 1). WB Saundere Co. Ltd.
- [2] ALM, G. (1959) *Connection between maturity, size, and age in fishes*. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, 40, 5-145.
- [3] ANDERSON, R.J. & RICHARD LANDIS, J. (1980) *CATANOVA for multidimensional contingency tables: Nominal-scale response*. Communications in Statistics-Theory and Methods, 9(11), 1191-1206.
- [4] ANDREWARTHA, H. G., & BIRCH, L. C. (1954). The innate capacity for increase in numbers. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago, Chicago, IL, 31-54.
- [5] BARLOW, J., & CLAPHAM, P. J. (1997). *A NEW BIRTH-INTERVAL APPROACH TO ESTIMATING DEMOGRAPHIC PARAMETERS OF HUMPBACK WHALES*. Ecology, 78(2), 535-546.
- [6] BARTLETT, M. S., GOWER, J. C., & LESLIE, P. H. (1960). *A comparison of theoretical and empirical results for some stochastic population models*. Biometrika, 47(1/2), 1-11.
- [7] M BEGON, JL HARPER, CR TOWNSEND (1988). *Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega. 886 pp.
- [8] BELLOWS, T. S. (1986). *Impact of developmental variance on behavior of models for insect populations I. Models for populations with unrestricted growth*. Researches on Population Ecology, 28(1), 53-62.
- [9] BERNARDELLI, H. (1941) *Population waves*. Journal of the Brma Research Society 31:1-18.

- [10] *The intrinsic rate of natural increase of an insect population*. The Journal of Animal Ecology, 15-26.
- [11] BISHOP, Y. M., FIENBERG, S. E., HOLLAND, P. W., LIGHT, R. J., & MOSTELLER, F. (1977). *Book Review: Discrete Multivariate Analysis: Theory and Practice*. Applied Psychological Measurement, 1(2), 297-306.
- [12] BODENHEIMER, F. S. (1938). *Problems of animal ecology*. Oxford University Press, Oxford, England.
- [13] BOLING, R. H. (1973). *Toward state-space models for biological populations*. Journal of theoretical biology, 40(3), 485-506.
- [14] BONNER, J. T. (1965). *Size and cycles: an essay on the structure of biology*. Princeton University Press.
- [15] BROWN, L. A. (1926). *Temperature characteristics for duration of an instar in Cladocerans*. The Journal of general physiology, 10(1), 111-119.
- [16] CAMPBELL, A., & EAGLES, M. D. (1983). *Size at maturity and fecundity of rock crabs, Cancer irroratus, from the Bay of Fundy and southwestern Nova Scotia*. Fishery Bulletin, 81(2), 357-362.
- [17] CANNAN, E. (1895). *The probability of a cessation of the growth of population in England and Wales during the next century*. The Economic Journal, 5(20), 505-515.
- [18] CAREY, J. R. (1993). *Applied demography for biologists: with special emphasis on insects*. Oxford University Press.
- [19] CASWELL, H. (1978). *A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters*. Theoretical population biology, 14(2), 215-230.
- [20] CASWELL, H. (1978). *Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model*. The American Naturalist, 112(983), 127-154.
- [21] CASWELL, H. (1986). *Life cycle models for plants*. Lectures on mathematics in the life sciences, 18, 171-233.
- [22] CASWELL, H. (1988). *Approaching size and age in matrix population models*. In Size-structured populations (pp. 85-105). Springer Berlin Heidelberg.

- [23] CASWELL, H., & JOHN, A. M. (1992). *From the individual to the population in demographic models*. Individual-based models and approaches in ecology, 36-61.
- [24] CASWELL, H., & WERNER, P. A. (1978). *Transient behavior and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.)*. Ecology, 59(1), 53-66.
- [25] CASWELL, H., KOENIG, H. E., RESH, J. A., & ROSS, Q. E. (1972). *An introduction to systems science for ecologists*. Systems analysis and simulation in ecology, 2, 3-78.
- [26] CAUGHLEY, G. (1977). *Analysis of vertebrate populations*. Wiley, New York, New York, USA.
- [27] CHAPMAN, A. R. O. (1986). *Age versus stage: An analysis of age-and size-specific mortality and reproduction in a population of *Laminaria longicruris* Pyl.* Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 97(2), 113-122.
- [28] CHARNOV, E. L. (1982). *The theory of sex allocation*. Princeton monograph in population biology, 18.
- [29] CHITTY, D. (1996). *Do lemmings commit suicide? beautiful hypotheses and ugly facts*. Oxford University Press.
- [30] CHRISTENSEN, R. (1991). *Log-linear models*. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- [31] COHEN, J. E. (1986). *An uncertainty principle in demography and the uni-sex issue*. The American Statistician, 40(1), 32-39.
- [32] COHEN, J. E. (1995). *How many people can the earth support?* The Sciences, 35(6), 18-23.
- [33] COLE, L. C. (1957, JANUARY). *Sketches of general and comparative demography*. In Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology (Vol. 22, pp. 1-15). Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- [34] COLLETT, D. (1994). *Modelling survival data. In Modelling Survival Data in Medical Research*. (pp. 53-106). Springer US.
- [35] COOK, R. E. (1980). *Germination and size-dependent mortality in *Viola blanda**. Oecologia, 47(1), 115-117.

- [36] COOK, R. E. (1985). *Growth and development in clonal plant populations*. Population biology and evolution of clonal organisms, 259-296.
- [37] COX, D. R. (1972). *The analysis of multivariate binary data*. Applied statistics, 113-120.
- [38] COX, D. R., & OAKES, D. (1984). *Analysis of survival data*. (Vol. 21). CRC Press.
- [39] CROWCROFT, P. (1991). *Elton's ecologists: a history of the Bureau of Animal Population*. University of Chicago Press.
- [40] DARWIN, C. (1859). *On the origin of the species by natural selection*. John Murray, London, England.
- [41] DEEVEY JR, E. S. (1947). *Life tables for natural populations of animals*. The Quarterly Review of Biology, 22(4), 283-314.
- [42] DIXON, P., FRIDAY, N., ANG, P., HEPPELL, S., & KSHATRIYA, M. (1997). *Sensitivity analysis of structured-population models for management and conservation*. In Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems (pp. 471-513). Springer US.
- [43] DOBSON, A. J. (1983). *Binary variables and logistic regression*. In *Introduction to Statistical Modelling*. (pp. 74-90). Springer US.
- [44] ENRIGHT, N., & OGDEN, J. (1979). *Applications of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in Papua New Guinea and Nothofagus in New Zealand*. Austral Ecology, 4(1), 3-23.
- [45] EULER, L. (1970). *A general investigation into the mortality and multiplication of the human species*. Theoretical Population Biology, 1(3), 307-314.
- [46] FIENBERG, S. E. (1976). *The Analysis of Cross-Classified Categorical Data*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- [47] FINGLETON, B. (1984). *Models of category counts*. CUP Archive.
- [48] FORBES, R. D., & STUART, R. Y. (1930). *Timber growing and logging and turpentine practices in the southern pine region*. United States Department of Agriculture.

- [49] FRISCH, R. E. (1984). *Body fat, puberty and fertility*. Biological Reviews, 59(2), 161-188.
- [50] GAUSE, G. F. (1934). *The struggle for existence*. 163 pp. Williams and Wilkins, Baltimore
- [51] GIBBONS, J. W., GREENE, J. L., & PATTERSON, K. K. (1982). *Variation in reproductive characteristics of aquatic turtles*. Copeia, 776-784.
- [52] GOODMAN, L. A. (1967). *On the reconciliation of mathematical theories of population growth*. Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General), 130(4), 541-553.
- [53] GOODMAN, L. A. (1969). *The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors*. Biometrics, 659-681.
- [54] GOODMAN, L. A., & KRUSKAL, W. H. (1954). *Measures of association for cross classifications*. Journal of the American Statistical Association, 49(268), 732-764.
- [55] GRAY, L. N., & WILLIAMS, J. S. (1981). *Goodman and Kruskal's tau: multiple and partial analogs*. Sociological Methods & Research, 10(1), 50-62.
- [56] GROSS, K. L. (1981). *Predictions of fate from rosette size in four "biennial" plant species: Verbascum thapsus, Oenothera biennis, Daucus carota, and Tragopogon dubius*. Oecologia, 48(2), 209-213.
- [57] GURNEY, W. S. C., MCCAULEY, E., NISBET, R. M., & MURDOCH, W. W. (1990). *The physiological ecology of Daphnia: a dynamic model of growth and reproduction*. Ecology, 71(2), 716-732.
- [58] HABERMAN, S. J. (1977). *Log-linear models and frequency tables with small expected cell counts*. The Annals of Statistics, 1148-1169.
- [59] HAIG, I. T., DAVIS, K. P., & WEIDMAN, R. H. (1941). *Natural regeneration in the western white pine type*.
- [60] HALLAM, T. G., LASSITER, R. R., LI, J., & SUAREZ, L. A. (1990). *Modelling individuals employing an integrated energy response: application to Daphnia*. Ecology, 71(3), 938-954.

- [61] HARPER, J. L., & HARPER, J. L. (1977). *Population biology of plants* (Vol. 892). London: Academic press.
- [62] HARTSHORN, G. S. (1975). *A matrix model of tree population dynamics*. In *Tropical ecological systems* (pp. 41-51). Springer Berlin Heidelberg.
- [63] HERON, A. C., & BENHAM, E. E. (1985). *Life history parameters as indicators of growth rate in three salp populations*. *Journal of plankton research*, 7(3), 365-379.
- [64] HINES, A. H. (1982). *Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs*. *Marine Biology*, 69(3), 309-320.
- [65] HIROSE, T., & KACHI, N. (1982). *Critical plant size for flowering in biennials with special reference to their distribution in a sand dune system*. *Oecologia*, 55(3), 281-284.
- [66] HOSMER, D. W., & LEMESHOW, S. (1989). *Applied regression analysis*. New York, John Willey.
- [67] HOURSTON, A. S., HAIST, V., & HUMPHREYS, R. D. (1981). *Regional and temporal variation in the fecundity of Pacific herring in British Columbia waters*. Department of Fisheries and Oceans, Resource Services Branch, Pacific Biological Station.
- [68] HUGHES, T. P., & CONNELL, J. H. (1987). *Population dynamics based on size or age; A reef-coral analysis*. *The American Naturalist*, 129(6), 818-829.
- [69] HUGHES, T. P., & JACKSON, J. B. C. (1985). *Population dynamics and life histories of foliaceous corals*. *Ecological Monographs*, 55(2), 141-166.
- [70] HUTCHINSON, G. E. (1978). *An introduction to population ecology*.
- [71] JACKSON, J. B. (1985). *Distribution and ecology of clonal and aclonal benthic invertebrates*.
- [72] JACKSON, J. B. C., BUSS, L. W., COOK, R. E., & ASHMUN, J. W. (1985). *Population biology and evolution of clonal organisms*.
- [73] JIMENEZ, J. A., LUGO, A. E., & CINTRON, G. (1985). *Tree mortality in mangrove forests*. *Biotropica*, 177-185.

- [74] JOHN, A. M., MENKEN, J. A., & CHOWDHURY, A. A. (1987). *The effects of breastfeeding and nutrition on fecundability in rural Bangladesh: A hazards-model analysis*. Population Studies, 41(3), 433-446.
- [75] KEYFITZ, N. (1967). *Reconciliation of population models: matrix, integral equation and partial fraction*. Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General), 130(1), 61-83.
- [76] KEYFITZ, N. (1968). *Introduction to the mathematics of population*.
- [77] KEYFITZ, N. (1972). *On future population*. Journal of the American Statistical Association, 67(338), 347-363.
- [78] KEYFITZ, N. (1977). (VOL. 47). *Applied mathematical demography*. Wiley, New York, New York, USA.
- [79] KINGSLAND, S. E. (1985). *Modelling nature*. University of Chicago press, Chicago.
- [80] KLINKHAMER, P. G., DE JONG, T. J., & MEELIS, E. (1987). *Delay of flowering in the 'biennial' Cirsium vulgare: size effects and devernalization*. Oikos, 303-308.
- [81] KLINKHAMER, P. G., DE JONG, T. J., & MEELIS, E. (1987). *Life-history variation and the control of flowering in short-lived monocarps*. Oikos, 309-314.
- [82] KOOLJMAN, S. A. L. M. (1993). *Dynamic energy budgets in biological systems*. Cambridge University Press.
- [83] KOSTITZIN, V. A. (1939). *Mathematical Biology*.
- [84] LAND, K. C., & ROGERS, A. (1982). *Multidimensional Mathematical Demography*. Academic Press, New York, New York, USA.
- [85] LARNTZ, K. (1978). *Small-sample comparisons of exact levels for chi-squared goodness-of-fit statistics*. Journal of the American Statistical Association, 73(362), 253-263.
- [86] LAWRENCE, J. M. (1987). *Functional biology of echinoderms*. Croom Helm.

- [87] LEFKOVITCH, L. P. (1962). *An experimental and theoretical approach to the age structures of populations of continuously breeding animals*. Verh. int. Kongr. Ent. Wien, 309-313.
- [88] LEFKOVITCH, L. P. (1964). *Estimating the Malthusian parameter from census data*. Nature, 204(4960), 810-810.
- [89] LEFKOVITCH, L. P. (1963). *Census studies on unrestricted populations of *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae)*. The Journal of Animal Ecology, 221-231.
- [90] LEFKOVITCH, L. P. (1964). *The growth of restricted populations of *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera, Anobiidae)*. Bulletin of Entomological Research, 55(01), 87-96.
- [91] LEFKOVITCH, L. P. (1964). *Estimating the Malthusian parameter from census data*. Nature, 204(4960), 810-810.
- [92] LEFKOVITCH, L. P. (1965). *The study of population growth in organisms grouped by stages*. Biometrics, 1-18.
- [93] LEFKOVITCH, L. P. (1965). *The Effects of Adult Emigration on Populations of *Lasioderma serricorne* (F.)*. Oikos, 200-210.
- [94] LEFKOVITCH, L. P. (1966). *A population growth model incorporating delayed responses*. Bulletin of Mathematical Biology, 28(2), 219-233.
- [95] LEFKOVITCH, L. P. (1967). *A theoretical evaluation of population growth after removing individuals from some age groups*. Bulletin of Entomological Research, 57(03), 437-445.
- [96] LESLIE, P. H. (1945). *On the use of matrices in certain population mathematics*. Biometrika, 33(3), 183-212.
- [97] LESLIE, P. H. (1948). *Some further notes on the use of matrices in population mathematics*. Biometrika, 35(3-4), 213-245.
- [98] LESLIE, P. H. (1948). *On the distribution in time of the births in successive generations*. Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General), 111(1), 44-53.

- [99] LESLIE, P. H. (1952). *The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. II. The estimation of total numbers.* Biometrika, 39(3/4), 363-388.
- [100] LESLIE, P. H. (1958). *A stochastic model for studying the properties of certain biological systems by numerical methods.* Biometrika, 45(1-2), 16-31.
- [101] 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.* Physiological Zoology, 32(3), 151-159.
- [102] LESLIE, P. H. (1960). *A note on some approximations to the variance in discrete-time stochastic models for biological systems.*
- [103] LESLIE, P. H. (1962). *A stochastic model for two competing species of Tribolium and its application to some experimental data.* Biometrika, 49(1/2), 1-25.
- [104] LESLIE, P. H. (1966). *The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of Guillemots (Uria aalge Pont.).* Journal of Animal Ecology, 35(2), 291-301.
- [105] LESLIE, P. H., & CHITTY, D. (1951). *The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method: I. The maximum likelihood equations for estimating the death-rate.* Biometrika, 38(3/4), 269-292.
- [106] LESLIE, P. H., & GOWER, J. C. (1958). BIOMETRIKA, 45(3/4), 316-330. *The properties of a stochastic model for two competing species.* Biometrika, 45(3/4), 316-330.
- [107] LESLIE, P. H., & GOWER, J. C. (1960). *The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species.* Biometrika, 47(3/4), 219-234.
- [108] LESLIE, P. H., & PARK, T. (1949). *The intrinsic rate of natural increase of Tribolium castaneum Herbst.* Ecology, 30(4), 469-477.
- [109] LESLIE, P. H., & RANSON, R. M. (1940). *The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (Microtus agrestis) as observed in the laboratory.* The Journal of Animal Ecology, 27-52.

- [110] LESLIE, P. H., TENER, J. S., VIZOSO, M., & CHITTY, H. (1955, MAY). *The longevity and fertility of the Orkney vole, *Microtus orcadensis*, as observed in the laboratory*. In Proceedings of the Zoological Society of London (Vol. 125, No. 1, pp. 115-125). Blackwell Publishing Ltd.
- [111] LEWIS, E. G. (1977) *On the generation and growth of a population*. Sankhya: The Indian Journal of Statistics (6):93-96
- [112] LIEBETRAU, A. M. (1983). *Measures of association (Vol. 32)*. Sage.
- [113] LIGHT, R. J., & MARGOLIN, B. H. (1971). *An analysis of variance for categorical data*. Journal of the American Statistical Association, 66(335), 534-544.
- [114] LOTKA, A. J. (1924). *Elements of Physical Biology*. Reprinted 1956 as Elements of Mathematical Biology.
- [115] MANNING, A., & DAWKINS, M. S. (1998). *An introduction to animal behaviour*. Cambridge University Press.
- [116] MCCULLAGH, P., & NELDER, J. A. (1983). *Generalised linear modelling*. Chapman and Hall, London. Negro, JJ & Hiraldo, F.(1992) Sex ratios in broods of the lesser kestrel *Falco naumanni*. Ibis, 134, 190-191.
- [117] MCGRAW, J. B. (1989). *Effects of age and size on life histories and population growth of *Rhododendron maximum* shoots*. American Journal of Botany, 113-123.
- [118] MCKENZIE JR, W. D., CREWS, D., KALLMAN, K. D., POLICANSKY, D., & SOHN, J. J. (1983). *Age, weight and the genetics of sexual maturation in the platyfish, *Xiphophorus maculatus**. Copeia, 770-774.
- [119] MCLAREN, I. A. (1978). *Generation lengths of some temperate marine copepods: estimation, prediction, and implications*. Journal of the Fisheries Board of Canada, 35(10), 1330-1342.
- [120] METZ, H. A. (1977). *State space models for animal behaviour*. In Annals of Systems Research (pp. 65-109). Springer US.
- [121] METZ, J. A. J., & DE ROOS, A. M. (1992). *The role of physiologically structured population models within a general individual-based modelling perspective*.

- [122] METZ, J. A. J., & DIEKMANN, O. (1986). *Formulating models for structured populations*. In *The Dynamics of Physiologically Structured Populations* (pp. 78-135). Springer Berlin Heidelberg.
- [123] MOLONEY, K. A. (1988). *Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass*. *Ecology*, 69(5), 1588-1598.
- [124] NAMBOODIRI, K., & NAMBOODIRI, N. K. (1991). *Demographic analysis: A stochastic approach (p. 104)*. San Diego: Academic Press.
- [125] NAMBOODIRI, K., & SUCHINDRAN, C. M. (2013). *Life table techniques and their applications*. Academic Press.
- [126] ORIAN, G. H., & LESLIE, P. H. (1958). *A Capture-Recapture Analysis of a Shearwater Population: With a Statistical Appendix*. *The Journal of Animal Ecology*, 71-86.
- [127] PALMER, J. O. (1985). *Life-history consequences of body-size variation in the milkweed leaf beetle, *Labidomera clivicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae)*. *Annals of the Entomological Society of America*, 78(5), 603-608.
- [128] PEARL, R. (1928). *The rate of living*.
- [129] PEARL, R. (1940). *Introduction to medical biometry and statistics*.
- [130] PENNYCUICK, C. J., COMPTON, R. M., & BECKINGHAM, L. (1968). *A computer model for simulating the growth of a population, or of two interacting populations*. *Journal of Theoretical Biology*, 18(3), 316-329.
- [131] PETERSON, C. H. (1986). *Quantitative allometry of gamete production by *Mercenaria mercenaria* into old age*. *Mar Ecol Prog Ser*, 29, 93-97.
- [132] POLICANSKY, D. (1982). *Sex change in plants and animals*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 471-495.
- [133] POLLARD, J. H. (1973). *Mathematical models for the growth of human populations*. Cambridge University Press.
- [134] RABINOVICH, J. E. (1969). *The applicability of some population growth models to a single-species laboratory population*. *Annals of the Entomological Society of America*, 62(2), 437-442.

- [135] RESH, J. A. (1967). *Improvements in the state axioms*. Tenth Midwest Symposium on Circuit Theory. Pages V-3-2-V-3-11
- [136] RESH, J. A. (1967, OCTOBER). *On the construction of state spaces*. In Proc. 5th Annu. Allerton Conf. Circuit and System Theory.
- [137] ROGERS, A. (1966). *The multiregional matrix growth operator and the stable interregional age structure*. *Demography*, 3(2), 537-544.
- [138] ROGERS, A. (1975). *Introduction to multiregional mathematical demography*. New York: Wiley.
- [139] ROGERS, A., & TODARO, M. V. (1985). *Regional population projection models*.
- [140] ROGERS, A. (1995). *Multiregional demography: principles methods and extensions*.
- [141] SAETHER, B. E., & HAAGENRUD, H. (1983). *Life history of the moose (Alces alces): fecundity rates in relation to age and carcass weight*. *Journal of Mammalogy*, 64(2), 226-232.
- [142] SALTHER, S. N., & MECHAM, J. S. (1974). *Reproductive and courtship patterns*. *Physiology of the Amphibia*, 2, 309-521.
- [143] SARUKHAN, J., & GADGIL, M. (1974). *Studies on Plant Demography: Ranunculus Repens L., R. Bulbosus L. and R. Acris L.: III. A Mathematical Model Incorporating Multiple Modes of Reproduction*. *The Journal of Ecology*, 921-936.
- [144] SARUKHAN, J., MARTINEZ-RAMOS, M., & PINERO, D. (1984). *Analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences*. *Perspectives on plant population ecology*/edited by Rodolfo Dirzo and Jose Sarukhan.
- [145] SAUER, J. R., & SLADE, N. A. (1985). *Mass-based demography of a hispid cotton rat (Sigmodon hispidus) population*. *Journal of Mammalogy*, 66(2), 316-328.
- [146] SAUER, J. R., & SLADE, N. A. (1986). *Size-dependent population dynamics of Microtus ochrogaster*. *The American Naturalist*, 127(6), 902-908.

- [147] SAUER, J. R., & SLADE, N. A. (1987). *Uinta ground squirrel demography: is body mass a better categorical variable than age?*. Ecology, 68(3), 642-650.
- [148] SCHOEN, R. (2013) *Modeling multigroup populations*. Springer Science & Business Media.
- [149] SEBENS, K. P. (1987). *The ecology of indeterminate growth in animals*. Annual Review of Ecology and Systematics, 18(1), 371-407.
- [150] SHEA, K., & KELLY, D. (1998). *Estimating biocontrol agent impact with matrix models: Carduus nutans in New Zealand*. Ecological Applications, 8(3), 824-832.
- [151] SHRYOCK, H. S., & SIEGEL, J. (1976). *The Methods and Materials of Demography*. 2, 418-428.
- [152] SIMPSON, E. H. (1951). *The interpretation of interaction in contingency tables*. Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological), 238-241.
- [153] SLOBODKIN, L. B. (1980). *Growth and regulation of animal populations (No. Ed. 2)*. Dover Publications..
- [154] SMITH, D., & KEYFITZ, N. (1977). *Mathematical demography: Selected readings*. Lecture Notes in Biomathematics, 6.
- [155] SMITH, F. E. (1952). *Experimental methods in population dynamics: a critique*. Ecology, 33(4), 441-450.
- [156] SOLBRIG, O. T. (1981). *Studies on the population biology of the genus Viola. II. The effect of plant size on fitness in Viola sororia*. Evolution, 1080-1093.
- [157] SOMERTON, D. A. (1981). *Regional variation in the size of maturity of two species of tanner crab (Chionoectes bairdi and C. opilio) in the eastern Bering Sea, and its use in defining management subareas*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38(2), 163-174.
- [158] SOMERTON, D. A., & MACINTOSH, R. A. (1983). *The size at sexual maturity of blue king crab, Paralithodes platypus, in Alaska*. Fishery Bulletin United States, National Marine Fisheries Service.

- [159] STEARNS, S. C., & KOELLA, J. C. (1986). *The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity*. *Evolution*, 893-913.
- [160] SUTTON, S. L., HASSALL, M., WILLOWS, R., DAVIS, R. C., GRUNDY, A., & SUNDERLAND, K. D. (1984). *Life histories of terrestrial isopods: a study of intra-and interspecific variation*. In *Symposia of the Zoological Society of London* (No. 53, pp. 269-294). Cambridge University Press.
- [161] TANTAWY, A. O., & VETUKHIV, M. O. (1960). *Effects of size on fecundity, longevity and viability in populations of Drosophila pseudoobscura*. *The American Naturalist*, 94(879), 395-403.
- [162] THOMPSON, R. J. (1979). *Fecundity and reproductive effort in the blue mussel (Mytilus edulis), the sea urchin (Strongylocentrotus droebachiensis), and the snow crab (Chionoecetes opilio) from populations in Nova Scotia and Newfoundland*. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 36(8), 955-964.
- [163] USHER, M. B. (1966). *A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests*. *Journal of Applied Ecology*, 355-367.
- [164] USHER, M. B. (1969). *matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests-two extensions*. *Journal of applied ecology*.
- [165] USHER, M. B. (1969). *A matrix model for forest management*. *Biometrics*, 309-315.
- [166] VOLTERRA, V. (1927). *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. C. Ferrari.
- [167] Wagner, T. L., Wu, H. I., Sharpe, P. J., Schoolfield, R. M., & Coulson, R. N. (1984). *Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model*. *Annals of the Entomological Society of America*, 77(2), 208-220.
- [168] WEATHERLEY, A. H., & ROGERS, S. C. (1978). *Some aspects of age and growth*.

- [169] WERNER, P. A. (1975). *Predictions of fate from rosette size in teasel (Dipsacus fullonum L.)*. Oecologia, 20(3), 197-201.
- [170] WERNER, P. A., & CASWELL, H. (1977). *Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (Dipsacus sylvestris Huds.)*. Ecology, 58(5), 1103-1111.
- [171] WILLIAMSON, M. H. (1959). *Some extensions of the use of matrices in population theory*. Bulletin of Mathematical Biology, 21(1), 13-17.
- [172] ZADEH, L. A. (1964). *The concept of state in system theory*.
- [173] ZADEH, L. A. (1969). *The concept of system, aggregate, and state in system theory*. System theory, 8, 3-42.
- [174] ZADEH, L. A., & DESOER, C. A. (1963). *Linear system theory: the state space approach*.
- [175] ZON, R. (1915). *Seed production of western white pine (No. 210)*. US Dept. of Agriculture.