EJERCICIOS DE BIOLOGÍA EN EL ENTORNO DE PROGRAMACIÓN R

Volumen 6: Análisis de dinámica poblacional mediante matriz de Leslie

E. Jordán Muñoz-Adalia

2025

EJERCICIOS DE BIOLOGÍA CON R

Volumen 6

Análisis de dinámica poblacional mediante matriz de Leslie

E. Jordán Muñoz-Adalia

0000-0002-0900-6981

2025

Índice

Introducción	3
Ejercicio 1. Análisis completo de la dinámica poblacional utilizando la matriz de Leslie	4
Bibliografía	15

Introducción

El presente material didáctico surge con la finalidad de proveer de una herramienta práctica para estudiantes de la asignatura de Gestión de Fauna Silvestre de los Grados en Ingenierías Agrarias, Biología, Ciencias Ambientales y afines. En este sexto volumen se aborda el análisis de la dinámica poblacional futura para una población dada, utilizando un modelo matemáticamente simple como la matriz de Leslie.

Las cuestiones prácticas propuestas han sido diseñadas para ser resueltas en el entorno de programación R por usuarios sin experiencia previa en programación, pero que estén familiarizados con el uso de hojas de cálculo, navegación en el sistema operativo Windows y que conozcan la interfaz de R y RStudio a nivel básico.

Los ejercicios cuentan con un planteamiento teórico breve, aportándose las bases de datos de ejemplo de un modo intuitivo para que el estudiante pueda utilizarlas y seguir el guion paso a paso hasta llegar a la respuesta solicitada. Se espera que el alumnado pueda repetir la actividad con bases de datos simuladas o reales facilitadas por el profesorado, para de este modo poner a prueba lo aprendido, observar diferencias entre bases de datos y comprender de forma completa el significado de cada una de las líneas de comando requeridas.

En este sentido, se ha recurrido a una sintaxis sencilla para los comandos en R, a fin de facilitar su comprensión por parte de los usuarios sin experiencia previa. Así, cabe mencionar que los ejercicios tienen una finalidad didáctica y no pretenden servir de base para análisis complejos para investigación, existiendo para ello numerosos repositorios y bases de datos de entrenamiento que exceden la finalidad de este material.

Finalmente, se facilitan recursos bibliográficos de apoyo que podrán ayudar a los estudiantes a ampliar su conocimiento teórico y explorar otras formas de resolver los ejercicios propuestos en el entorno de R.

El autor, diciembre de 2025

Ejercicio 1. Análisis completo de la dinámica poblacional utilizando la matriz de Leslie.

Planteamiento

En un Parque Natural se viene censando la población de rebecos (*Rupicapra rupicapra* L.) en los últimos años. La población se encuentra en aparente crecimiento y los parámetros demográficos se han estabilizado en los últimos años. La tabla de vida de referencia para dicha población se recoge a continuación (Tabla 1).

Tabla 1. Tabla de vida. Fertilidad expresada como número medio de crías / hembra.

Rango de edad (i)	Estima poblacional ($n♀_i$)	Fertilidad (b_i)	Supervivencia (l_i)
Crías (del año)	52	0,00	0,50
Subadultos	35	0,00	0,70
Adultos	40	1,20	0,80

Los gestores del espacio natural quieren conocer cómo va a evolucionar esta población, así como si es posible ajustar un cupo de caza para compatibilizar la conservación del espacio y la población con el rendimiento cinegético.

Así pues, se pide:

a) Calcular el tamaño poblacional y la distribución por rangos de edad de la población el año siguiente al censo.
b) Calcular el tamaño poblacional y la distribución de rangos de edad dentro de dos años.
c) Modelizar y representar gráficamente la tendencia poblacional futura hasta el año séptimo, asumiendo que las variables demográficas son estables.
d) Calcular el cupo de caza de adultos que podría aplicarse asegurando que la población se mantiene con las generaciones sin verse comprometida (cupo sostenible).

Solución

La tabla de vida proporcionada (Tabla 1) describe la población agrupando a los individuos por clases de edad (denominadas genéricamente en la tabla como i), las cuales se han definido en base al desarrollo de los individuos, en este caso: crías del año, subadultos y adultos. Con estos datos se tiene que la población censada asciende a un total de 127 ejemplares. En este material práctico, vamos a trabajar con el cálculo de matrices de proyección, para ello, es interesante transformar los datos poblacionales en un vector, que denominaremos n_t, según lo descrito a continuación:

$$n_t = \begin{pmatrix} n_{crías} \\ n_{subadultos} \\ n_{adultos} \end{pmatrix} (t)$$

Lo que, en nuestro ejemplo, a tiempo inicial (t = 0), sería:

$$n_0 = \begin{pmatrix} 52 \\ 35 \\ 40 \end{pmatrix}$$

Como es habitual, la Tabla 1 muestra solamente datos de hembras, pues es de las hembras de las que se puede obtener información fiable en términos de fertilidad (b_i). En este sentido, destaca que en la población de rebeco estudiada solamente la clase de edad "adultos" es fértil, lo cual tendrá implicaciones en el cálculo matricial posterior.

Por otra parte, la Tabla 1 nos provee del valor de supervivencia de cada clase de edad (l_i), esto es, de la probabilidad de que un individuo de la clase de edad i se mantenga con vida de un año o temporada (t) a la siguiente (t+1). Conocidos los valores de supervivencia, se puede calcular la probabilidad que tiene un individuo de la clase de edad i de sobrevivir hasta pasar a la siguiente clase de edad (i+1), tal y como describen Martínez-Vilalta y Piñol (2005) (ecuación 1).

$$P_i = l_{i+1}/l_i \qquad \text{(ecuación 1)}$$

Dónde:

P_i: probabilidad de supervivencia en el rango de edad i hasta incorporarse al rango de edad inmediatamente posterior i+1.

l_i: probabilidad media de supervivencia en el rango de edad i.

Una vez conocidos los valores de fertilidad y supervivencia entre clases de edad, es posible transformar dicha información a formato matricial (L), donde las fertilidades ocupen la primera fila y las supervivencias la diagonal. Se genera así una *matriz de proyección poblacional*, también denominada matriz de Leslie en honor al insigne fisiólogo escocés Patrick Holt Leslie (1900-1974) (Caswell, 2001; Begon *et al*., 2006):

$$L = \begin{pmatrix} b_{crías} & b_{subadultos} & b_{adultos} \\ P_{crías/subadultos} & 0 & 0 \\ 0 & P_{subadultos/adultos} & 0 \end{pmatrix}$$

Tomando los datos del ejemplo:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1{,}20 \\ (0{,}70/0{,}50) & 0 & 0 \\ 0 & (0{,}80/0{,}70) & 0 \end{pmatrix}$$

Una vez comprendida la forma de presentar las variables poblacionales para el uso de las matrices de proyección, procedemos a trabajar con R (R Core Team, 2023) sin necesidad de instalar ningún paquete de cálculo específico, para insertar estos datos en nuestro entorno de trabajo en el formato correcto.

El primer paso es definir el vector que define la población actual. Dicho vector (`N0`) cuenta con tres componentes, uno por cada clase de edad:

```
N0 <- c(52, 35, 40)
```

El siguiente paso es calcular las probabilidades P_i, con las cuales compondremos la matriz de Leslie. Para ello empleamos la ecuación 1.

```
Pcs <- 0.70/0.50 # probabilidad de pasar de cría del año a subadulto: 1,40.
```

```
Psa <- 0.80/0.70 # probabilidad de pasar de subadulto a adulto: 1,14.
```

Finalmente, componemos la matriz de Leslie, la cual contará necesariamente con tres filas y tres columnas (tantas filas y columnas como clases de edad). La primera fila se compone con los datos de fertilidad ordenados por estrato de edad y la diagonal de la matriz se compone con los datos de probabilidad de paso entre clases de edad que acabamos de calcular:

```
L <- matrix(c(
  0.0, 0.0, 1.20,
  Pcs, 0.0, 0.0,
  0.0, Psa, 0.0
), nrow = 3, byrow = TRUE)
```

a. Calcular el tamaño poblacional y la distribución por rangos de edad de la población el año siguiente al censo.

La utilidad principal de las matrices de proyección es la de modelizar el comportamiento demográfico de las poblaciones a medio y largo plazo. Se trata de aproximaciones relativamente simples que, entre otras limitaciones, asumen que las variables demográficas de fertilidad y supervivencia se mantienen constantes año tras año. Si bien existen variaciones de estas matrices que permiten incluir la incidencia de años desfavorables en la supervivencia y la fertilidad o la existencia de eventos estocásticos (Caswell, 2001), este objetivo excede el del presente material docente.

De forma general, para proyectar el crecimiento de una población basándonos en la matriz de Leslie, basta con multiplicar le vector poblacional del tiempo de partida (t) por la propia matriz (L) para obtener la estructura de la población el año siguiente (t+1), según la siguiente expresión (ecuación 2):

$$n\,(t+1) = L\;x\;n(t) \qquad \text{(ecuación 2)}$$

O en forma desarrollada:

$$\begin{pmatrix} n_{\text{crías}} \\ n_{\text{subadultos}} \\ n_{\text{adultos}} \end{pmatrix}(t+1) = \begin{pmatrix} b_{\text{crías}} & b_{\text{subadultos}} & b_{\text{adultos}} \\ P_{\text{crías/subadultos}} & 0 & 0 \\ 0 & P_{\text{subadultos/adultos}} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{\text{crías}} \\ n_{\text{subadultos}} \\ n_{\text{adultos}} \end{pmatrix}(t)$$

Aplicando los datos del ejemplo:

$$\begin{pmatrix} n_{\text{crías}} \\ n_{\text{subadultos}} \\ n_{\text{adultos}} \end{pmatrix}(t=1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 1{,}20 \\ 1{,}40 & 0 & 0 \\ 0 & 1{,}14 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 52 \\ 35 \\ 40 \end{pmatrix}(t=0)$$

En consecuencia, debemos calcular los componentes del vector `N1`, que indica el tamaño poblacional el año próximo, desglosando el número de ejemplares esperados por cada clase de edad.

```
N1 <- L %*% N0
```

`N1` # abrimos el objeto creado (vector de población para el año 1).

```
      [,1]
[1,] 48.0
[2,] 72.8
[3,] 40.0
```

El resultado indica que el año que viene, de acuerdo con los parámetros demográficos, se espera que la población esté formada por 48 crías del año, 72 subadultos (aproximadamente) y 40 adultos. Esto es, unas 160 hembras totales.

```
poblacion_total1 <- sum(N1)
```

`poblacion_total1` # 160,8.

b. Calcular el tamaño poblacional y la distribución de rangos de edad dentro de dos años.

Este apartado se resuelve de forma análoga al anterior. Es suficiente con volver a multiplicar la matriz de Leslie (los datos de las variables demográficas se asumen constantes para el periodo de estudio) por el vector poblacional del año 1 (`N1`).

```
N2 <- L %*% N1
```

`N2` # abrimos el objeto creado (vector de población para el año 2).

```
     [,1]
[1,] 48.0
[2,] 67.2
[3,] 83.2
```

```
poblacion_total2 <- sum(N2)
```

`poblacion_total2` # 198,4.

En el segundo año la población crecerá hasta las 198 hembras (aproximadamente).

Podemos representar los resultados por clase de edad y de forma porcentual (Figura 1).

Primero calculamos los porcentajes de cada rango de edad:

```
N2 <- as.vector(N2)
```

```
pN2 <- N2 / sum(N2) * 100
```

Después, se elabora un gráfico de sectores simple (Figura 1).

```
etiquetas <- paste(c("Crías", "Subadultos", "Adultos"),
paste0(round(pN2, 1), "%"))
```

```
pie(pN2, labels = etiquetas, col = c("skyblue", "salmon",
"seagreen"), main = "Estructura por edades en el año 2 (hembras)")
```

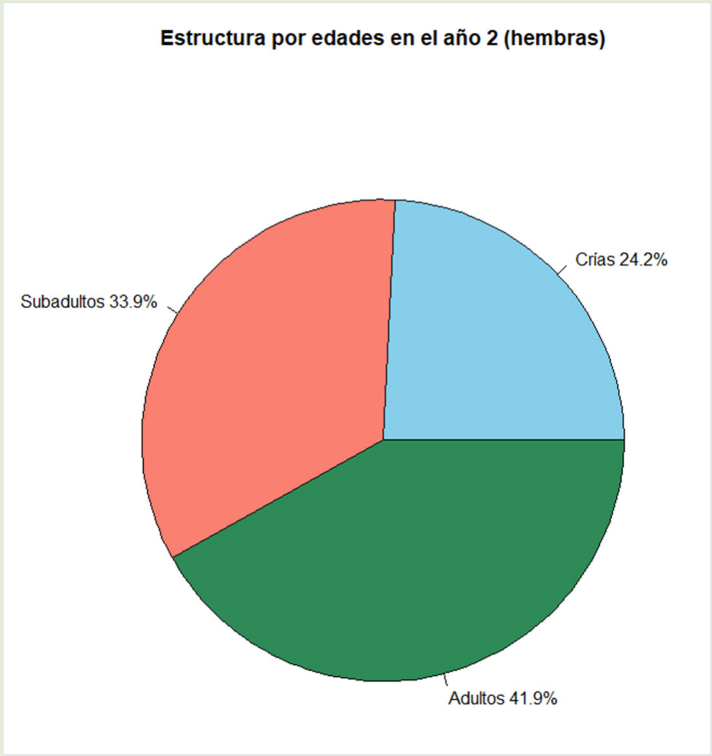

Figura 1. Gráfico de distribución de clases de edad en la población para el año 2.

c. Modelizar y representar gráficamente la tendencia poblacional futura hasta el año séptimo, asumiendo que las variables demográficas son estables.

El primer paso es obtener los valores del vector poblacional siguiendo el mismo esquema de cálculo que en los apartados anteriores (`N0` es el vector inicial y `L` es la matriz de Leslie ajustada previamente con los datos observados en la población). Tras ello, usaremos una representación sencilla de barras apiladas para mostrar el cambio poblacional en los 7 años solicitados.

Procedemos a ajustar el número de años (generaciones) que se desean modelizar:

```
gens <- 7
```

Se crea una matriz para alojar los datos simulados para nuestra población.

```
N <- matrix(0, nrow = 3, ncol = gens + 1)

N[,1] <- N0
```

Modelizamos el tamaño poblacional durante 7 generaciones (los datos de supervivencia y fertilidad se asumen constantes para todo el periodo):

```
for (t in 1:gens) {N[, t+1] <- L %*% N[, t]}
```

Delimitamos el tamaño del gráfico y todas las cuestiones estéticas requeridas para observar la tendencia como barras apiladas (Figura 2).

```
par(mar = c(5, 5, 4, 12))
```

```
par(xpd = TRUE)
```
se delimita el marco de dibujo.

```
Grafico1 <- barplot(N, beside = FALSE, col = c("skyblue", "salmon", "seagreen"), names.arg = 0:gens, xlab = "Anualidad", ylab = "Tamaño poblacional estimado (n ejemplares)", ylim = c(0, 600))
```
fijamos un eje Y de tamaño máximo 600 unidades para mejorar la estética.

```
legend(x = max(Grafico1) + 1, y = 600, legend = c("Crías", "Subadultos", "Adultos"), fill = c("skyblue", "salmon", "seagreen"), bty = "n")
```

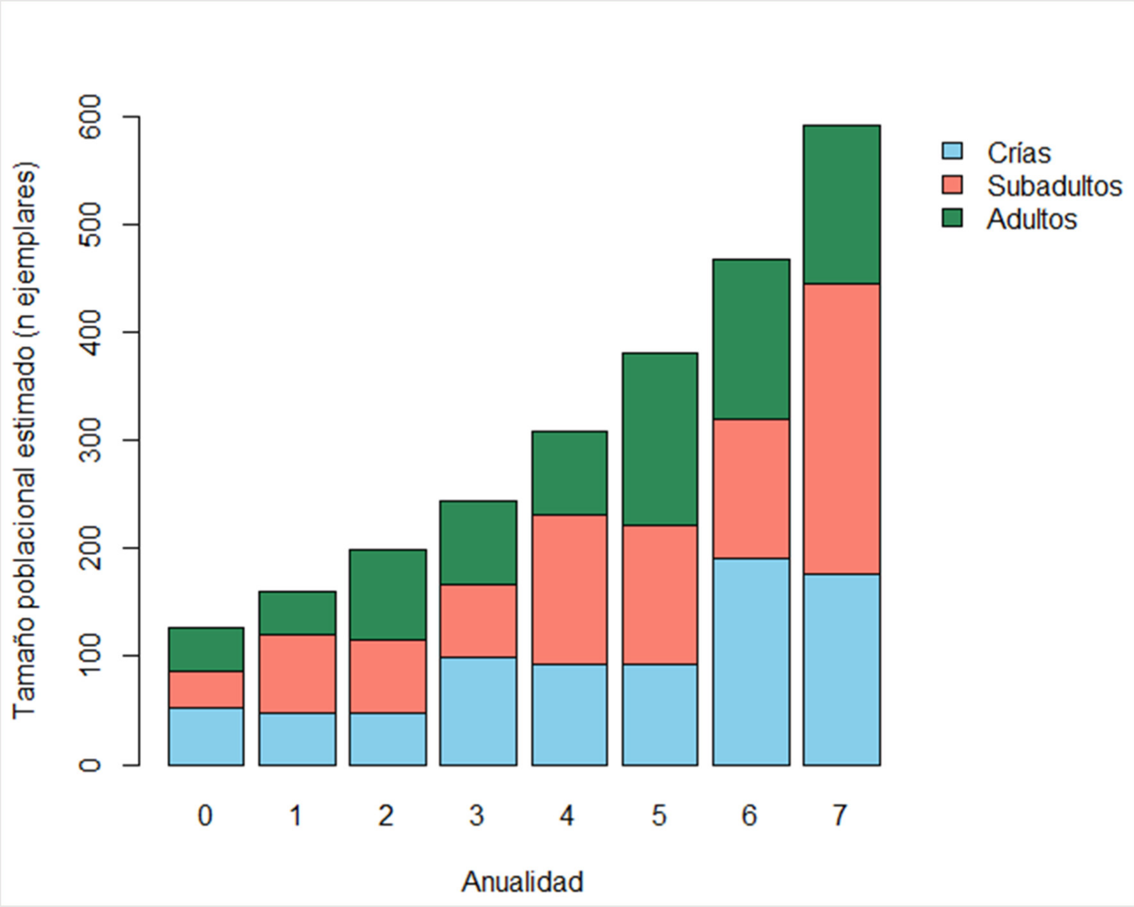

Figura 2. Gráfico de evolución poblacional de hembras esperada a medio plazo.

d. Calcular el cupo de caza de adultos que podría aplicarse asegurando que la población se mantiene con las generaciones sin verse comprometida (cupo sostenible).

Queremos extraer ejemplares adultos (los únicos cazables) de tal modo que la viabilidad de la población no se vea afectada. Existen diferentes formas de enfocar este ejercicio, en este ejemplo seguiremos las bases del modelo descrito por Muntafi'ah *et al*. (2025). De forma general, se puede describir este modelo a partir de la ecuación 2, pero aplicando un nuevo componente (ecuación 3) (Caswell, 2001).

$$n\ (t+1) = H\ x\ L\ x\ n(t) \qquad \text{(ecuación 3)}$$

Dónde H representa una matriz en la que los valores de la diagonal corresponden a la proporción (en tanto por uno) de individuos supervivientes a la extracción para cada clase de edad ($1\text{-}h_i$) y el resto de los valores son igual a cero, tal y como se muestra a continuación:

$$H = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1\text{-}h_{crías} & 0 & 0 \\ 0 & 1\text{-}h_{subadultos} & 0 \\ 0 & 0 & 1\text{-}h_{adultos} \end{pmatrix}$$

Tomando los datos del ejemplo donde sólo se cazan adultos:

$$H = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1\text{-}h_{adultos} \end{pmatrix}$$

Viendo la matriz, resulta claro que la incógnita de este apartado es la *proporción extraíble de adultos* ($h_{adultos}$) con la que calcularemos el *cupo de caza* (ecuación 4).

$$cupo\ (t) =\ h_{adultos}\ x\ n_{adultos}\ (t) \qquad \text{(ecuación 4)}$$

Para que se respete el requisito de que la población no llegue al colapso con la extracción, debemos conocer su tendencia de crecimiento actual, ya esbozada en la Figura 2. En este punto se define el valor lambda (λ) que corresponde al *valor propio* (en inglés *eigenvalue*) dominante obtenido de la matriz de Leslie. El valor propio es un indicador que nos muestra si la tendencia poblacional es creciente (λ > 1) o estable (λ =

1) con los datos disponibles en la matriz. La extracción de ejemplares debería plantearse solo en casos donde λ > 1, pues de lo contrario podríamos favorecer la extinción local de la población estudiada.

Para resolver este apartado, empezaremos por calcular en R el valor propio dominante para confirmar que la población de rebecos realmente está en crecimiento.

```
eig <- eigen(L)
```

```
eig$values
```

Después, obtenemos el valor propio dominante:

```
lambda <- Re(eig$values[which.max(Re(eig$values))])
```

`lambda` # el valor resultante es λ = 1,242893, luego efectivamente la población de rebecos tiende a crecer.

Confirmado este extremo, podemos computar la matriz que regirá el crecimiento de nuestra población una vez apliquemos un cupo de caza (ecuación 3). Lo primero es definir la función que rige la formación de dicha matriz.

```
Matrix_caza <- function(h, L) {
```

`  H <- diag(c(0, 0, h))` # los dos primeros términos del vector diagonal se vuelven 0 para indicar que ni crías ni subadultos son cazables.

```
  Lh <- (diag(3) - H) %*% L
```

```
  max(Re(eigen(Lh)$values))}
```

Definida la función le pedimos que resuelva la incógnita, en este caso la proporción de individuos adultos (h) que se puede extraer cada temporada, respetando el criterio de población creciente:

```
h <- uniroot(function(h)
```

`Matrix_caza(h, L) - 1, interval = c(0, 0.99))` # aquí se indica el criterio pedido que busca que la población no decrezca (es decir, que λ > 1).

`h$root` # el valor resultante es 0,4791675.

En consecuencia, el modelo nos da directamente la proporción de ejemplares cazables ($h_{adultos}$, aquí llamado h) que en este caso asciende a 47,91% de las hembras adultas. En términos absolutos esto correspondería a 19,16670 hembras adultas cazables/año (ecuación 4), por lo que redondearemos a 19 ejemplares para trabajar a favor de la seguridad.

A continuación, procedemos a la simulación, considerando las próximas siete temporadas.

`gens <- 7` # número de generaciones.

`cupo <- 19` # adultos extraíbles por año.

Preparamos la matriz para almacenar los datos de la población:

```
Na <- matrix(0, nrow = 3, ncol = gens + 1)

Na[,1] <- N0
```

Simulamos la evolución temporal:

```
for (t in 1:gens) {

  Na[, t+1] <- L %*% Na[, t]

  Na[3, t+1] <- max(Na[3, t+1] - cupo, 0)}
```

señalamos que se extraerá el cupo fijado todos los años.

Procedemos con la elaboración del gráfico:

`par(mar = c(5, 5, 4, 12))` # señalamos dimensiones para el gráfico.

```
par(xpd = TRUE)

Grafico_cupo <- barplot(Na, beside = FALSE, col = c("skyblue", "salmon", "seagreen"), names.arg = 0:gens, xlab = "Anualidad", ylab = "Tamaño poblacional estimado (n ejemplares)", ylim = c(0, 350))

legend(x = max(Grafico_cupo) + 1, y = 350, legend = c("Crías", "Subadultos", "Adultos"), fill = c("skyblue", "salmon", "seagreen"), bty = "n")
```

Como resultado, se tiene que un cupo de 19 hembras adultas/año permite aprovechar la población de forma sostenible, pues la población persiste a largo plazo, apreciándose un crecimiento poblacional sostenido pese a la extracción cinegética (Figura 3). Se observan en la Figura 3, no obstante, algunas anualidades con reducido número de crías del año, si bien este parámetro demográfico se recupera en los años posteriores.

Como se ha indicado anteriormente, este apartado responde a una simulación teórica, siendo posible aplicar modificaciones de los parámetros demográficos en la matriz de Leslie (por ejemplo, variaciones anuales de la fertilidad o supervivencia, o cambios en la dinámica en base a la densidad poblacional) para modelizar así diferentes escenarios de dinámica y gestión de poblaciones (Caswell, 2001).

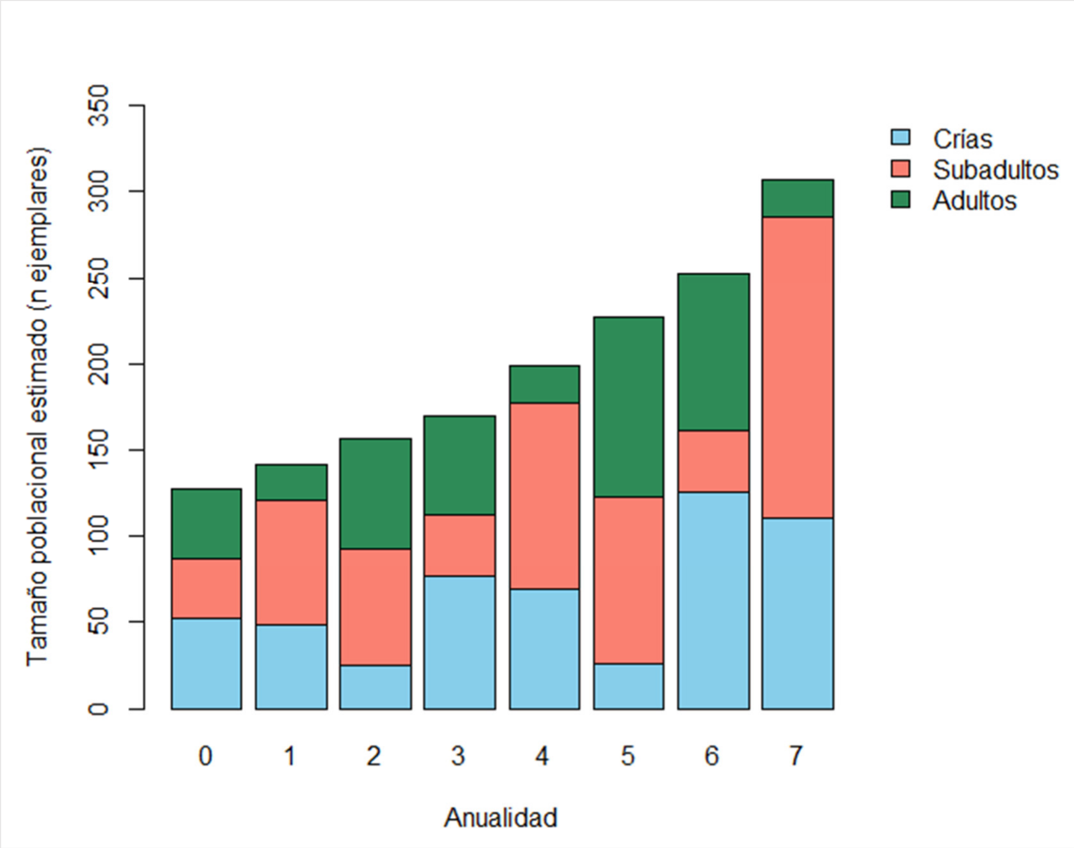

Figura 3. Gráfico de evolución poblacional de hembras, esperada a medio plazo aplicando el cupo fijado en base a la matriz de Leslie.

Bibliografía

- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. 2006. Ecology: From Individuals to Ecosystems. Blackwell Publishing Ltd. 740 p.

- Caswell H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sunderland Massachusets: Sinauer Associates. 722 p.

- Martínez-Vilalta J. & Piñol J. 2005. Ecología con números: Una introducción a la ecología con problemas y ejercicios de simulación. Lynx Edicions. 440 pp.

- Muntafi'ah N., Prabowo A., Suroto. 2025. Application of the Leslie Matrix Model in Predicting Population Growth Rates and Livestock Harvesting. International Journal of Mathematics, Statistics, and Computing 3 (2), 54-60 pp.

- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.