

SEGUIMIENTO DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA

Modelos matriciales

José Jiménez García-Herrera (IREC-CSIC)

Universidad de Castilla-La Mancha

Repetid al menos uno de los dos los análisis que ejecuto aquí, cambiando cada uno de vosotros con valores diferentes los valores de supervivencia (s_0 , s_1 y s_2), y pegad los resultados en un procesador de texto (valores de s_0 , s_1 y s_2 seleccionados, resultados numéricos y gráficos) y enviádmelo -quien lo haga- por e-mail a Jose.Jimenez@csic.es.

1. Buho moteado del Norte

Este es un ejemplo de modelo matricial estructurado en tres estados, basado en un caso real: *Strix occidentalis caurina*.



Primero vamos a crear la matriz de proyección. Se trata de una especie con tres estados: juvenil (primer año), subadulto (segundo) y adulto (tres o más). Vamos a utilizar los ratios vitales adoptados por Lande (1988). La supervivencia desde juvenil es del 10.8 %, de subadulto, del 71 % y de adulto, del 94.2 %. La fecundidad es aquí 0 para subadultos y 0.48 para adultos. A continuación vamos a estudiar las características de la dinámica poblacional.

Vamos a ver tres aproximaciones para los cálculos: análisis de trayectorias, de valores propios mediante matrices, o mediante el paquete *popbio* (Stubben & Milligan, 2007).

Matriz de proyección

La matriz de proyección se hace combinando los parámetros reproductivos para inferir como evoluciona la población. Mi consejo es crear primero las expresiones de dependencia entre estados, y luego hacer las matrices.

$f_1 = 0,000$ # productividad subadulta

$f_2 = 0,480$ # productividad adulta

$s_0 = 0,108$ # supervivencia juvenil

$s_1 = 0,710$ # supervivencia subadulta

$s_2 = 0,940$ # supervivencia adulta

Así, el número de crías que vamos a tener el año $t+1$ suponiendo un sex ratio 1:1 depende de la reproducción del año en curso t , de la supervivencia de los adultos y de su fecundidad, ya que aquí no interviene ninguna otra clase de edad (los subadultos no se reproducen):

$$N_{1,t+1} = s_2 * f_2 * \frac{1}{2} * N_{3,t}$$

El número de subadultos depende sólo del número de animales que han nacido el año anterior (juveniles) y de su supervivencia:

$$N_{2,t+1} = s_0 * N_{1,t}$$

El número de adultos depende del número de animales que pasan desde a ser adultos (desde subadultos) y de su supervivencia (s_1), y también de los adultos que ya había antes y de su supervivencia (s_2):

$$N_{3,t+1} = s_1 * N_{2,t} + s_2 * N_{3,t}$$

Y esto, en forma matricial, es:

$$\begin{bmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & s_0 * f_2 * \frac{1}{2} \\ s_0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & s_2 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \end{bmatrix}$$

Vamos a desarrollarlo en R:

```
> library(popbio)
> library(diagram)
```

```
> vr <- list(s0=0.108, s1=0.71, s2=0.942, f2=0.48)
> stages <- c("juvenil", "subadulto", "adulto")
> post <- expression( matrix2(c(
+           0,      0,      s2*f2*0.5,
+           s0,      0,      0,
+           0,      s1,      s2), stages))
> A <- eval(post, vr)
```

Veamos la matriz:

```
> A
```

	juvenil	subadulto	adulto
juvenil	0.000	0.00	0.22608
subadulto	0.108	0.00	0.00000
adulto	0.000	0.71	0.94200

Ciclo vital

Antes de seguir vamos a visualizar el ciclo vital de la especie:

```
> A.label <- c("Juv", "Sub", "Ad") # Etiquetamos los estados
> plotmat(round(A,2), pos=3.5, curve=0.5, name=A.label, lwd=2, arr.len=0.6,
+         arr.width=0.25, my=-0.2, box.cex=1.00, relsize = 1.15,
+         box.size=0.05, arr.type="triangle", dtext= 0.95,
+         main="")
```

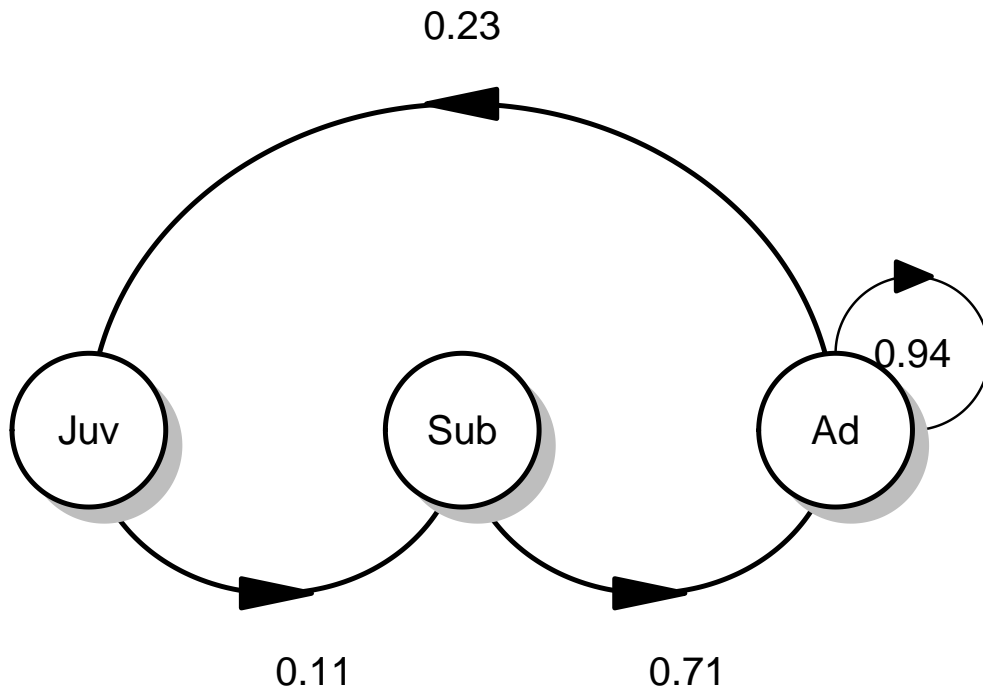


Figura 1: Ciclo vital

Proyección poblacional

Fijamos los valores de abundancia inicial y preparamos para hacer una proyección a 50 años:

```

> years <- 0:50
> nYears <- length(years)
> n <- matrix(NA, nYears, 3)
> n[1,] <- c(100, 50, 25)    ## Abundancia inicial

```

Hacemos la proyección y lo visualizamos:

```

> for(t in 2:nYears) {
+   n[t,] <- A %*% n[t-1,]    ## Multiplicación de matrices
+ }
> matplot(years, n, type="o", pch=16, xlab="Tiempo", ylab="Abundancia")

```

```
> legend(35, 100, c("Juvenil", "Subadulto", "Adulto"),  
+       bty='n', col=1:3, pch=16, lty=1)
```

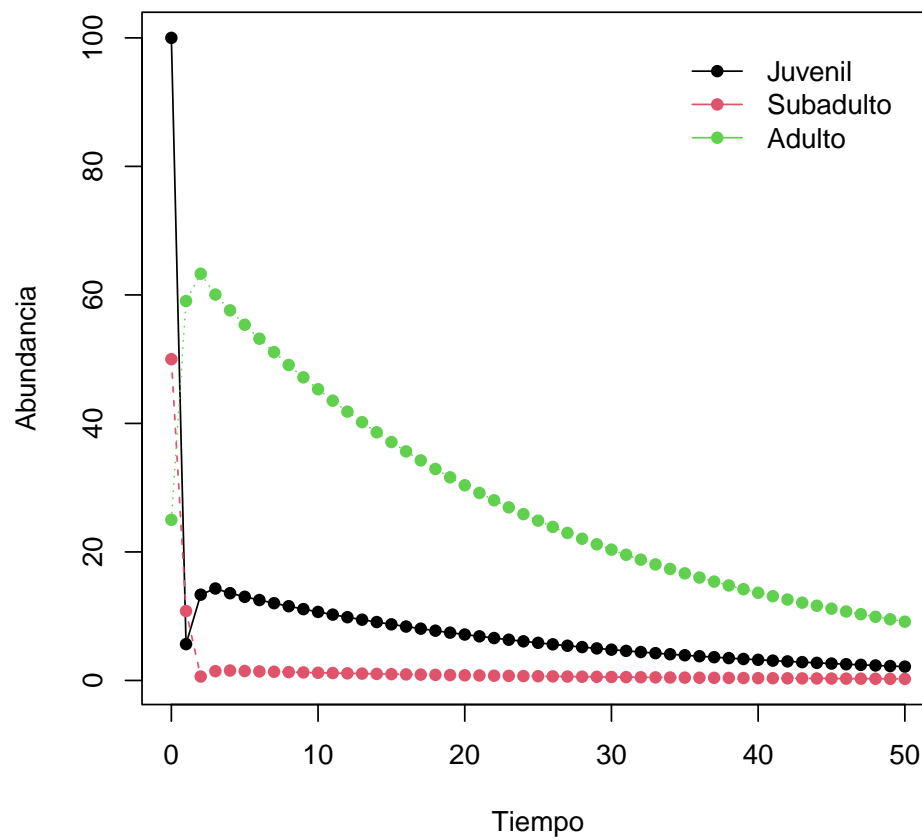


Figura 2: Proyección poblacional a 50 años

Distribución estable de edades

Con el tiempo, las diferentes clases de edad se estabilizan. Obtenemos con esta proyección la distribución estable de estados (o edades).

```
> N <- rowSums(n) ## Abundancia total cada año
> c <- n/N
> matplot(years, c, type="o", pch=16, ylim=c(0, 1), xlab="Tiempo",
+         ylab="Proporción de cada clase de edad")
> legend(35, 1, c("Juvenil", "Subadulto", "Adulto"),
+       bty='n', col=1:3, pch=16, lty=1)
```

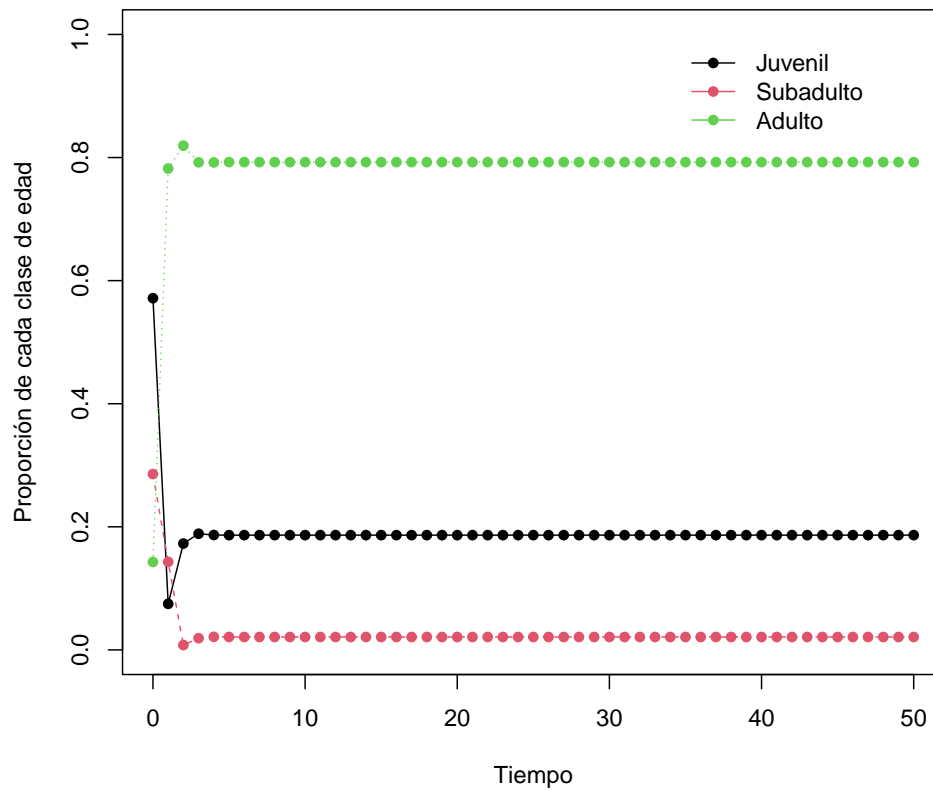


Figura 3: Distribución estable de edades

```
> SAD.proj <- c[nYears,]
> SAD.proj
[1] 0.18649259 0.02096338 0.79254403
```

Ahora calculamos la distribución estable de edades usando los valores propios:

```
> eA <- eigen(A)
> SADu <- Re(eA$vectors[,1])
> SAD <- SADu/sum(SADu)
> SAD

[1] 0.18649259 0.02096338 0.79254403
```

... y usando *popbio*:

```
> stable.stage(A)

      juvenil  subadulto      adulto
0.18649259 0.02096338 0.79254403
```

Tasa anual de crecimiento (λ)

Vamos a calcular la tasa anual de crecimiento (λ) para cada clase de edad:

```
> lambda.it <- n[-1,]/n[-nYears,] ## Dividimos por el anterior
> matplot(years[-1], ## Hay nYears-1 *intervalos* entre años
+         lambda.it, type="o", pch=16, xlab="Tiempo",
+         ylab="Tasa de crecimiento")
> abline(h=1, lty=2, col="grey") ## Línea horizontal
> legend(35, 2.35, c("Juvenil", "Subadulto", "Adulto"),
+       bty='n', col=1:3, pch=16, lty=1)
```

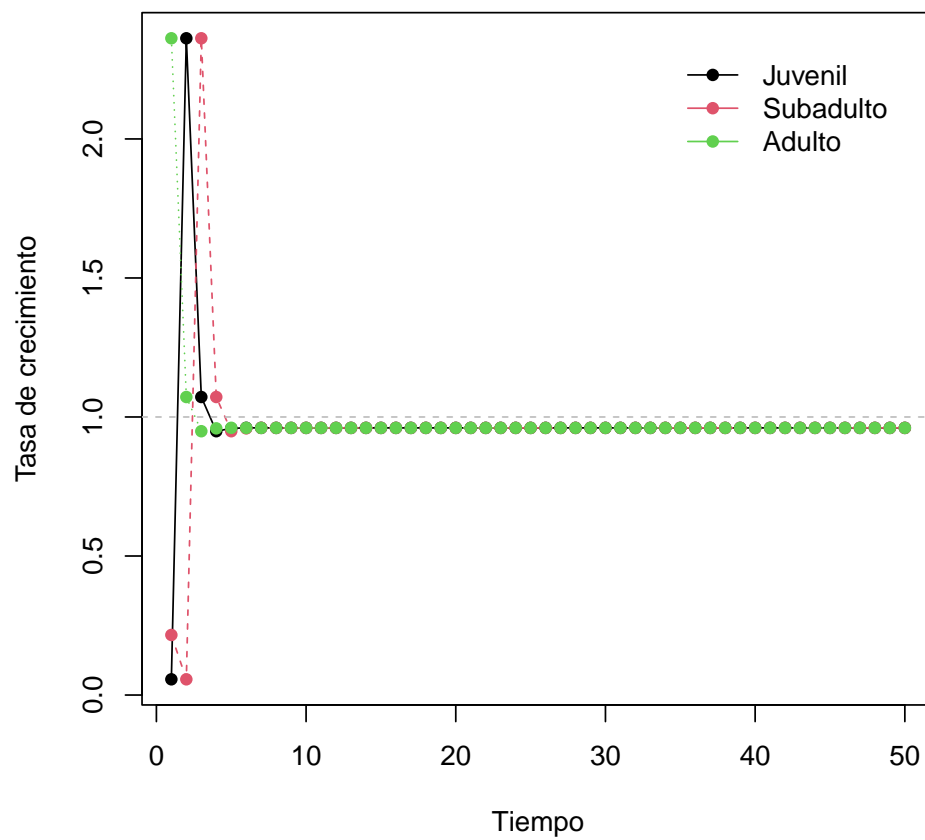


Figura 4: Tasa de crecimiento por clases de edad

Calculamos el valor asintótico de λ para el último intervalo temporal.

```
> lambda.it[nYears-1,] ## Deben ser el mismo valor
[1] 0.96078 0.96078 0.96078
> lambda.proj <- lambda.it[nYears-1,1]
> lambda.proj ## Ratio de crecimiento asintótico
[1] 0.96078
```

Ahora vamos a calcular el ratio de crecimiento usando valores propios:

```
> lambda <- Re(eA$values[1])
> lambda ## ratio asintótico de crecimiento
[1] 0.96078
```

.. y usando *popbio*:

```
> lambda(A)
[1] 0.96078
```

Valor reproductivo por clases de edad

Ahora calculamos el valor reproductivo (RV) para cada clase de edad.

```
> eAT <- eigen(t(A))
> RVu <- Re(eAT$vectors[,1])
> RV <- RVu/RVu[1]
> RV
[1] 1.000000 8.896111 12.038319
```

Usando *popbio*:

```
> reproductive.value(A)
      juvenil subadulto      adulto
1.000000  8.896111 12.038319
```

Análisis de sensibilidad y elasticidad

Lo haremos directamente con *popbio*:

Sensibilidad:

```
> sensitivity(A)

      juvenil  subadulto  adulto
juvenil  0.01881126 0.002114548 0.07994285
subadulto 0.16734703 0.018811256 0.71118049
adulto    0.22645590 0.025455605 0.96237749
```

Elasticidad:

```
> elasticity(A)

      juvenil  subadulto  adulto
juvenil  0.00000000 0.00000000 0.01881126
subadulto 0.01881126 0.00000000 0.00000000
adulto    0.00000000 0.01881126 0.94356623
```

... y en forma tabular y gráfica:

```
> elm <- expression(
+      0,      0,  s2*f2*0.5,
+      s0,      0,      0,
+      0,      s1,      s2)
> x<-vitalsens(elm, vr)
> x

      estimate sensitivity elasticity
s0    0.108  0.16734703 0.01881126
s1    0.710  0.02545560 0.01881126
s2    0.942  0.98156377 0.96237749
f2    0.480  0.03765308 0.01881126

> barplot(t(x[,2:3]), beside=TRUE, legend=FALSE, las=1,
+      xlab="Ratios vitales",
+      main="")
> legend(1,0.9, legend=c("Sensitividad", "Elasticidad"),
+      fill=c("black","grey"),
+      cex=1.25,
+      bty='n')
> abline(h=0)
```

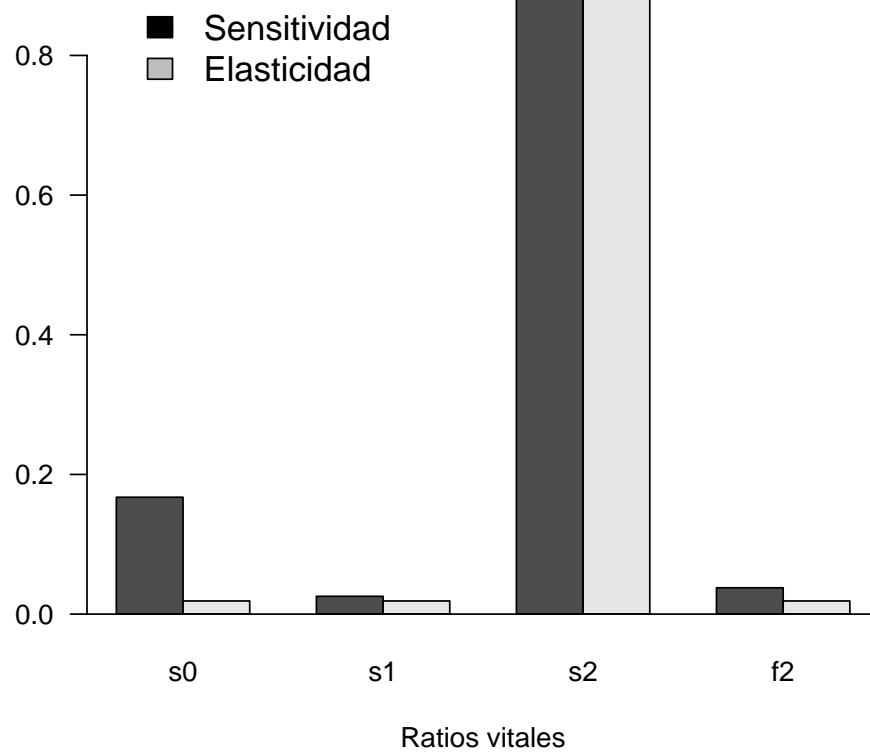


Figura 5: Sensibilidad y elasticidad de los ratios vitales

2. Pantera de Florida

Este es otro caso de modelo matricial estructurado en cuatro estados, basado en otro caso real, el puma *Puma concolor coryi* o pantera de Florida.



Aquí omito las expresiones de transición previas a la matriz, y la elaboro directamente, considerando que se empiezan a reproducir como subadultos, y que la fecundidad es igual en subadultos y adultos:

$$\begin{bmatrix} N_{1,t+1} \\ N_{2,t+1} \\ N_{3,t+1} \\ N_{4,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & s_2 * f * \frac{1}{2} & s_3 * f * \frac{1}{2} \\ s_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_2 & s_3 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} N_{1,t} \\ N_{2,t} \\ N_{3,t} \\ N_{4,t} \end{bmatrix}$$

Para hacerlo en R:

```
> vr <- list(s0=0.62, s1=0.70, s2=0.70, s3=0.75, f=1.5)
> stages <- c("Cria", "Juv", "Subad", "Ad")
> post <- expression( matrix2(c(
+       0,      0,      s2*f*0.5,    s3*f*0.5,
+       s0,     0,      0,           0,
+       0,     s1,     0,           0,
+       0,     0,      s2,          s3), stages ))
```

```
> A <- eval(post, vr)
> A
```

	Cria	Juv	Subad	Ad
Cria	0.00	0.0	0.525	0.5625
Juv	0.62	0.0	0.000	0.0000
Subad	0.00	0.7	0.000	0.0000
Ad	0.00	0.0	0.700	0.7500

```
> lambda(A)
[1] 0.9848933
```

Vamos a visualizar el ciclo vital de la especie:

```
> A.label <- c("Cria", "Juv", "Subad", "Ad")
> plotmat(round(A,2), pos=4, curve=0.5,name=A.label,lwd=2,arr.len=0.6,
+   arr.width=0.25,my=-0.23, box.cex=1.00,
+   box.size=0.05,arr.type="triangle",dtext= 0.95,
+   main="")
```

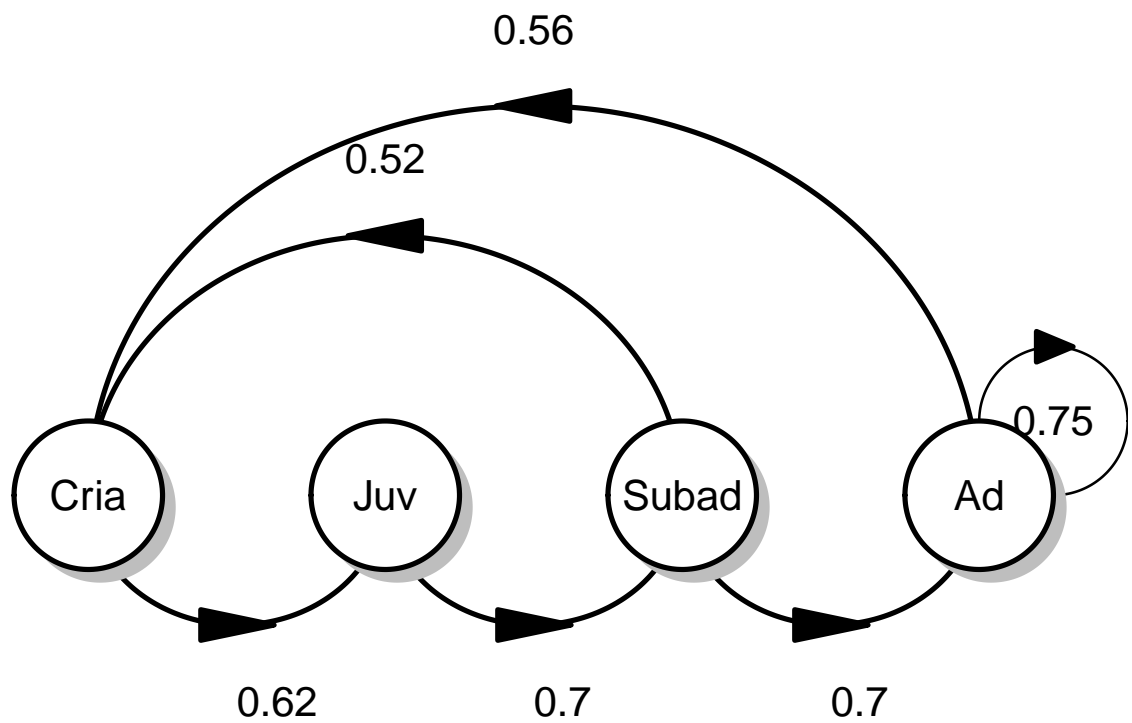


Figura 6: Ciclo vital del puma

La proyección temporal de las clases de edad será:

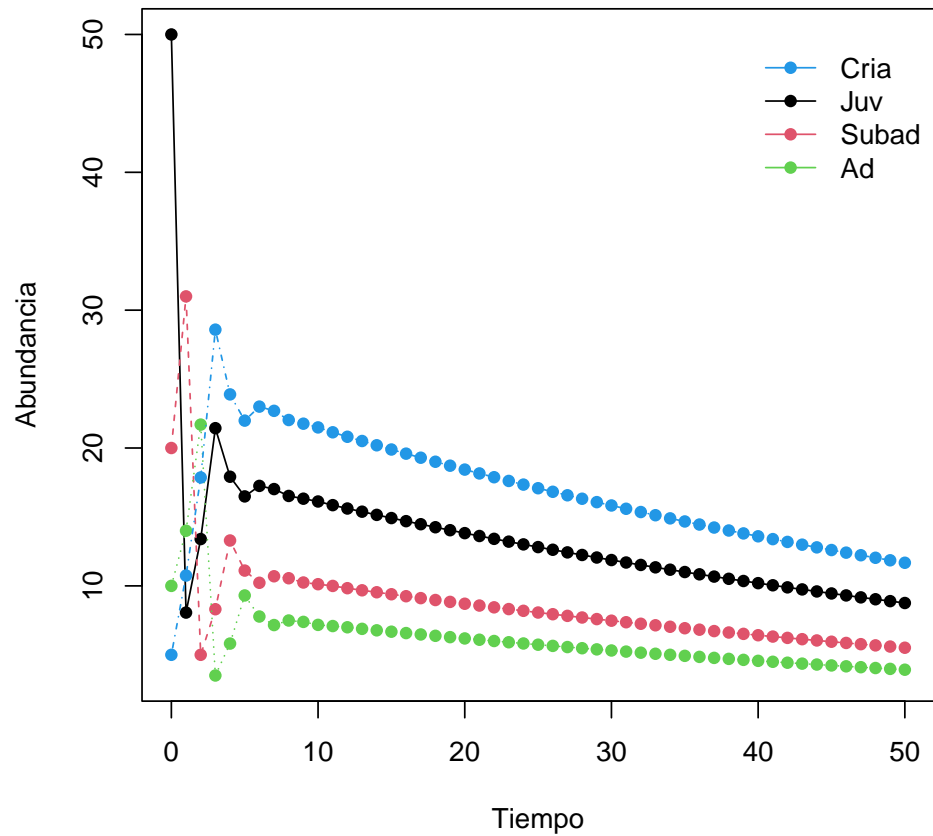


Figura 7: Distribución estable de edades del puma

A continuación vamos a extraer directamente el valor de la sensibilidad y elasticidad, y veremos como varia λ al variar los diferentes ratios vitales:

```
> elm <- expression(
+      0,      0,      s2*f*0.5,      s3*f*0.5,
+      s0,      0,      0,      0,
+      0,      s1,      0,      0,
```

```
+           0,      0,      s2,      s3)
> x<-vitalsens(elm, vr)
> x

      estimate sensitivity elasticity
s0      0.62    0.2565079  0.1614742
s1      0.70    0.2271927  0.1614742
s2      0.70    0.2271927  0.1614742
s3      0.75    0.6770516  0.5155773
f       1.50    0.1060233  0.1614742

> barplot(t(x[,2:3]), beside=TRUE, legend=FALSE, las=1, xlab="Ratios vitales",
+   main="")
> legend(1,0.9, legend=c("Sensitividad", "Elasticidad"),
+   fill=c("black","grey"),
+   cex=1.25,
+   bty='n')
> abline(h=0)
```

Veamos ahora el efecto de cambiar los ratios vitales:

```
> n<-length(vr)
> vr<-seq(0.7,1,.05) # Secuencia de valores de los ratios vitales
> # hacemos una matriz de almacenamiento de los valores de lambda
> vrsen<-matrix(NA, nrow=length(vr), ncol=n, dimnames=list(vr, names(vr)))
> # Este bucle funciona con un ratio cada vez
> for (h in 1:n){
+   vr2<-list(s0=0.62, s1=0.70, s2=0.70, s3=0.75, f=1.5)
+   for (i in 1:length(vr)){
+     vr2[[h]]<-vr[i]
+     A<-matrix(sapply(elm, eval,vr2 , NULL), nrow=sqrt(length(elm)),
+       byrow=TRUE)
+     vrsen[i,h] <- max(Re(eigen(A)$values))
+   }
+ }
> matplot(rownames(vrsen), vrsen, type='l', lty=1, lwd=2, las=1, col=1:5,
+   ylab="Crecimiento de la población de la pantera de Florida",
+   xlab="Valores de los ratios vitales",
+   main="Efectos del cambio de los ratios vitales")
```



```
> # Construimos la leyenda  
> vrn<-expression(s0, s1, s2, s3, f)  
> legend(0.7, 1.165, vrn, lty=1, lwd=2, col=1:5, cex=1.2, bty='n')
```

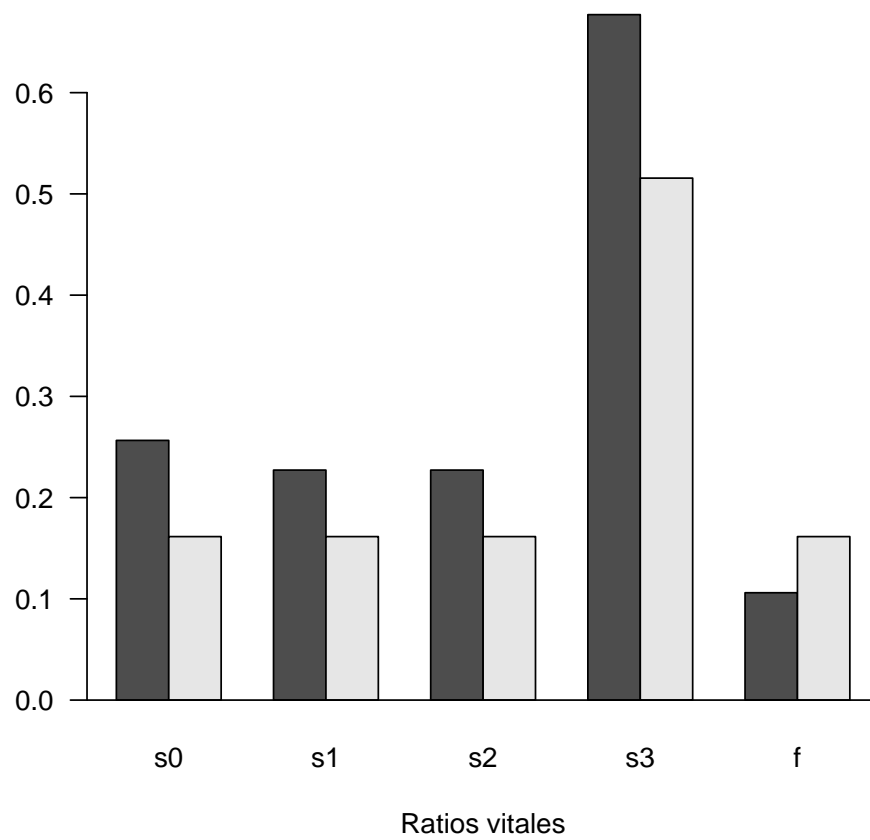


Figura 8: Sensibilidad y elasticidad de los ratios vitales del puma

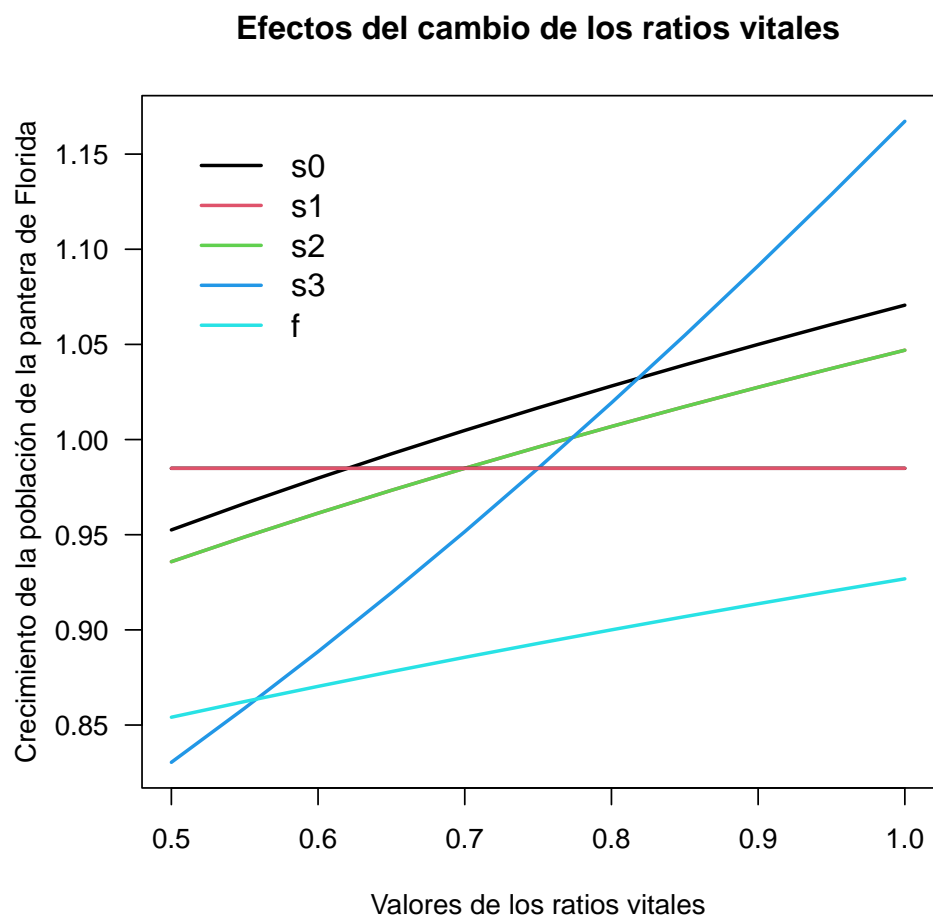


Figura 9: Cambios al variar los ratios vitales del puma

REFERENCIAS

- Lande, R., 1988. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75, 601–607. <https://doi.org/10.1007/BF00776426>
- Stubben, C.J. and Milligan, B.G. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* 22:11.