

Modelo Depredador- Presa de Lotka-Volterra

Lotka-Volterra Prey-Predator model



Trabajo de Fin de Grado
Jorge Asencio Oganician
Tutorizado por José Miguel Gutiérrez Expósito
Grado de Biología
Septiembre de 2017

Índice

1. Resumen.....	Pág. 1
2. Introducción a la dinámica de poblaciones con dos especies.....	Pág. 2
2.1. Un enfoque biológico.....	Pág. 2
2.2. Un enfoque matemático.....	Pág. 3
3. Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra.....	Pág. 5
3.1. Breve reseña histórica.....	Pág. 5
3.2. Sistema de Ecuaciones Diferenciales Ordinarias (EDO).....	Pág. 6
3.3. Puntos de equilibrio y estabilidad.....	Pág. 7
3.4. Un ejemplo ilustrativo: zorros y conejos.....	Pág. 13
4. Modelización de otras relaciones interespecíficas	Pág. 18
4.1. Modelo competitivo con dos especies.....	Pág. 18
4.2. Modelo cooperativo con dos especies.....	Pág. 22
5. Conclusiones.....	Pág. 24
6. Referencias.....	Pág. 27

1. Resumen

En la siguiente memoria abordaremos una serie de modelos que rigen el comportamiento poblacional de una o varias especies. Empezaremos hablando del modelo malthusiano y de la función logística, de sus cualidades y sus limitaciones frente a un entorno natural.

A continuación hablaremos del tema principal del trabajo, el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra. Qué es, cómo se comporta y qué es capaz de predecir, así como de las principales restricciones del modelo. Haremos bastante hincapié en cómo se comporta, analizando diferentes gráficas. Después trataremos otros modelos en donde se muestran otros tipos de interrelación entre las especies, como es el caso de los modelos competitivo y mutualista.

También propondremos un ejemplo donde se ilustrará el comportamiento de dos poblaciones (conejos y zorros) en un ambiente cerrado y explicaremos su evolución en el tiempo.

1. Abstract

In this monograph we will address several models that govern the population dynamics of one or several species. We will start talking about the Malthusian model and the logistic function and about their pros and cons.

Next we will discuss what the predator-prey model of Lotka-Volterra is, how it behaves and what relevant results does this model report, as well as its main disadvantages. We will focus especially in how it behaves by analysing different graphs. Then we will present other models that show different kinds of interrelation between species, such as the competitive and mutualist models.

We also provide an example of a system involving two populations (foxes and rabbits) in a closed environment and we will explain the evolution of the populations with/over time.

2. Introducción a la dinámica de poblaciones con dos especies

2.1. *Un enfoque biológico*

Las especies pueden interactuar entre ellas de diferentes maneras, pudiendo ser estas interacciones positivas (+), negativas (-) o no presentar ningún efecto (0). Cuando ninguna de las dos poblaciones afecta a la otra, la relación es (0 0) o neutra. Si las dos poblaciones se benefician mutuamente, la interacción es (+ +), o positiva, y recibe el nombre de mutualismo. Si la relación no es esencial para la supervivencia de ninguna de las poblaciones, la relación es mutualismo no obligatorio y, por el contrario, cuando la relación es esencial para la supervivencia de ambas poblaciones, nos encontramos ante un mutualismo obligatorio. Cuando una especie proporciona una condición necesaria para el bienestar de otra, la relación (+ 0) es de comensalismo.

Cuando la relación va en detrimento de las poblaciones de ambas especies (- -), la interacción supone competencia. En algunos casos la interacción es (- 0). Una especie reduce o afecta de manera adversa a la población de otra especie, pero la especie afectada no ejerce ningún tipo de influencia sobre la primera. Esta relación se la conoce como comensalismo, la cual, según muchos ecólogos (R. L. Smith y T. M. Smith, 2001), es considerada como una forma de competencia.

Las relaciones en las que una de las especies se beneficia a expensas de la otra (+ -) son la depredación, el parasitismo y el parasitoidismo. La depredación es una relación en la que los individuos de una especie (depredadora) cazan a individuos de la otra especie (presa) para subsistir, y siempre tiene un efecto negativo sobre el individuo. Sin embargo, a nivel de población, a menudo tiene un efecto mutualista. La depredación afecta sobre todo a los ejemplares enfermos o menos aptos de la población de presas y, de este modo beneficia tanto al depredador como a la población de presas. En el parasitismo un organismo se alimenta de otro, raramente matándolo, pero sí mermando su supervivencia. Por el contrario, el parasitoidismo es como la depredación en el sentido de que la especie parásita se alimenta de su presa (huésped) causándole la muerte con el tiempo (R. L. Smith y T. M. Smith, 2001).

La relación en la cual las poblaciones de ambas especies asociadas se ven afectadas negativamente (- -) es competencia interespecífica. En la competencia interespecífica así como en la intraespecífica, los individuos compiten por un recurso escaso, que a su vez es compartido por dos o más especies. Debido a la competencia, los individuos pueden verse obligados a aumentar los esfuerzos dedicados a la búsqueda de alimentos. Las poblaciones de diferentes especies pueden verse forzadas a desviar su interés por las bellotas, por ejemplo, por otros alimentos en menor demanda. La competencia intraespecífica produce una selección hacia el ensanchamiento en la base de los recursos utilizados, o una generalización, mientras que la competencia interespecífica favorece una reducción en la base de recursos utilizados, o una especialización (R. L. Smith y T. M. Smith, 2001).

2.2. *Un enfoque matemático*

A finales del siglo XVIII, Malthus, publicó su ensayo sobre dinámica de la población (*An Essay on the Principle of Population*), según el cual propone el principio de que las poblaciones humanas crecen exponencialmente (es decir, se duplican con cada ciclo). Esta es una observación muy simple pero bastante razonable a su vez, y puede ser formulada de la siguiente manera (A. A. Berryman, 1992).

Siendo $P(t)$ el tamaño de la población en el instante t , el modelo exponencial presupone que la tasa de aumento de la población es proporcional a la población en ese instante:

$$\frac{dP}{dt} = kP(t) \quad (1)$$

Ecuación malthusiana

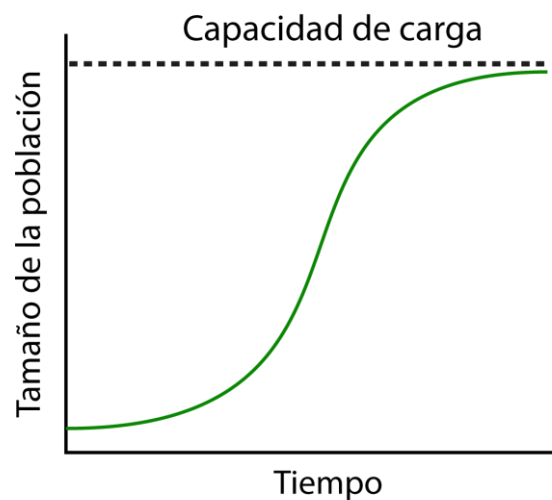
Donde k es una constante de proporcionalidad.

La ecuación malthusiana en (1) puede resultar adecuada cuando el tamaño de la población es pequeño en relación a las dimensiones del ecosistema y, en ese caso, k representaría la tasa de aumento de la población que iguala a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad.

Por el contrario, cuando la población cuyo crecimiento pretende ser estudiado mediante la expresión en (1) alcanza un cierto tamaño en relación al ambiente ecológico donde se desarrolla la población, el modelo exponencial puede dejar de ser adecuado porque los factores limitantes del crecimiento como la escasez de recursos reducen la tasa de incremento de la población. En estos casos resulta adecuado introducir un término que dé cuenta de la capacidad del ecosistema para sostener una gran población. El modelo resultante llamado modelo logístico está basado en la curva logística o curva en forma de "S" (gráfica 2.2). Este modelo es adecuado para describir el crecimiento de una población de personas tanto como el de bacterias en un cultivo o la forma en que se propaga una epidemia.

En 1838, el matemático belga Pierre-François Verhulst, tras leer el ensayo de Malthus, publicó un modelo continuo (basado en una ecuación diferencial ordinaria) usando la ecuación logística:

$$\frac{dP}{dt} = r P \left(1 - \frac{P}{K} \right) \quad (2)$$



Gráfica 2.2: Ecuación logística

Donde r es la tasa de crecimiento de la población y K la capacidad de carga del entorno, es decir, la cantidad máxima de población que es capaz de sostener el entorno de forma indefinida.

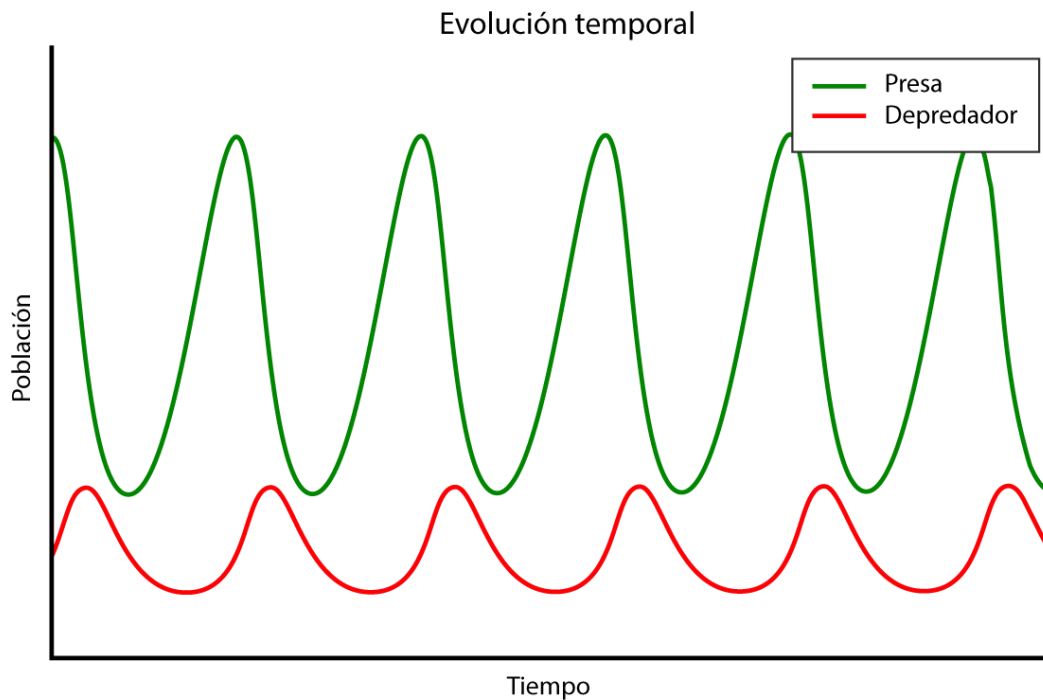
3. Modelo depredador-presa de Lotka-Volterra

3.1. Breve reseña histórica

El concepto de competencia interespecífica es una de las piedras angulares de la ecología evolutiva. Darwin basó su idea de la selección natural en la competencia y la lucha por la supervivencia.

A principios del siglo XX, dos matemáticos, el estadounidense Alfred Lotka y el italiano Vittoria Volterra, desarrollaron de manera independiente unas ecuaciones matemáticas que describen la relación entre dos especies que comparten un mismo recurso. Las ecuaciones de Lotka-Volterra, también conocidas como ecuaciones depredador-presa, son un sistema de dos ecuaciones diferenciales de primer orden, acopladas, autónomas y no lineales, que se usan para describir dinámicas de sistemas biológicos en el que dos especies interactúan, una como presa y otra como depredador.

El modelo de Lotka-Volterra es el primero de muchos modelos de interacción. Este modelo presenta un comportamiento oscilatorio, que está provocado por una relación depredador-presa con otra especie, cuyo comportamiento es oscilatorio también. En el gráfico 3.1 vemos que la población de la especie presa (en rojo) y la población depredador (en verde), presentan un comportamiento periódico, el cual no es paralelo, sino que hay un retraso constante de la especie depredadora con respecto a la presa. Este retraso está justificado porque los efectos de la variación de la población de presas en la población depredadora empiezan a notarse tras un cierto periodo de tiempo.



Gráfica 3.1 Evolución temporal de las poblaciones de presas y depredadores

Ningún modelo anterior de dinámica de poblaciones presenta tal característica, ya que o bien tiende a crecer exponencialmente (como el modelo Malthusiano), o bien tiende a estabilizarse en un valor de equilibrio estable. Este carácter oscilatorio en el modelo es debido a la interacción entre ambas especies, quitando en consideración otras variables como variaciones en el ambiente.

3.2. Sistema de Ecuaciones Diferenciales Ordinarias (EDO)

Una ecuación diferencial es una ecuación que involucra derivadas de una función desconocida de una o más variables. Si la función desconocida depende sólo de una variable, la ecuación se llama una ecuación diferencial ordinaria. Sin embargo, si la función desconocida depende de más de una variable la ecuación se llama una ecuación diferencial parcial.

En este caso, el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra se define mediante un sistema que incluye las siguientes dos ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\begin{cases} \frac{dP}{dt} = r_1P - a_1PD & (\text{ecuación para la población de presas}) \\ \frac{dD}{dt} = a_2PD - r_2D & (\text{ecuación para la población de depredadores}) \end{cases} \quad (3)$$

Donde D es el número de depredadores, P es el número de presas y los parámetros son constantes positivas que representan:

- r_1 : tasa de crecimiento de las presas.
- a_1 : éxito en la caza del depredador, que afecta a la presa.
- r_2 : tasa de crecimiento de los depredadores.
- a_2 : éxito en la caza, que afecta al depredador.

En el modelo de Lotka-Volterra, el crecimiento tiene una componente Maltusiana, r_1P , proporcional al tamaño de la población, y otro término que depende del número de encuentros depredador-presa, a_1PD , que al aumentar hacen que el crecimiento de P sea menor.

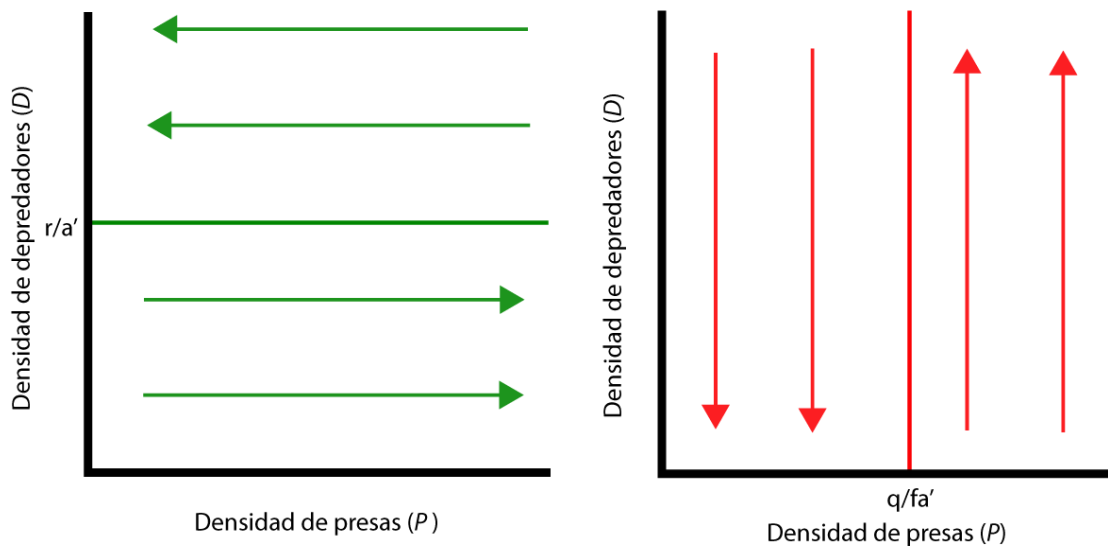
La segunda ecuación puede ser interpretada análogamente. El crecimiento de D , en ausencia de P sería negativo, proporcional a D , $-r_2D$, dado que P es la fuente de alimento de D . Sin embargo en presencia de P , el número de contactos de D con P aumenta el crecimiento de D , proporcional a PD .

Por tanto, si no existiesen depredadores, la población de presas crecería de forma exponencial, mientras que si no hubieran presas, la especie depredadora descendería en población, siguiendo un modelo malthusiano también. De esta manera, la población depredadora prospera al haber un número abundante de presas, pero vuelve a decaer al verse reducido su suministro. Al descender el número de depredadores, la población de presas aumenta de nuevo. Estas dinámicas continúan en un ciclo, explicado anteriormente, que oscila de manera periódica.

3.3. Puntos de equilibrio y estabilidad

Como los parámetros r y a son constantes, la isoclina cero o nulclina para las presas es una línea constante en el eje horizontal (línea verde de la gráfica 3.2). Por debajo de esta línea, la abundancia de depredadores es baja y la población de presas aumenta, y por

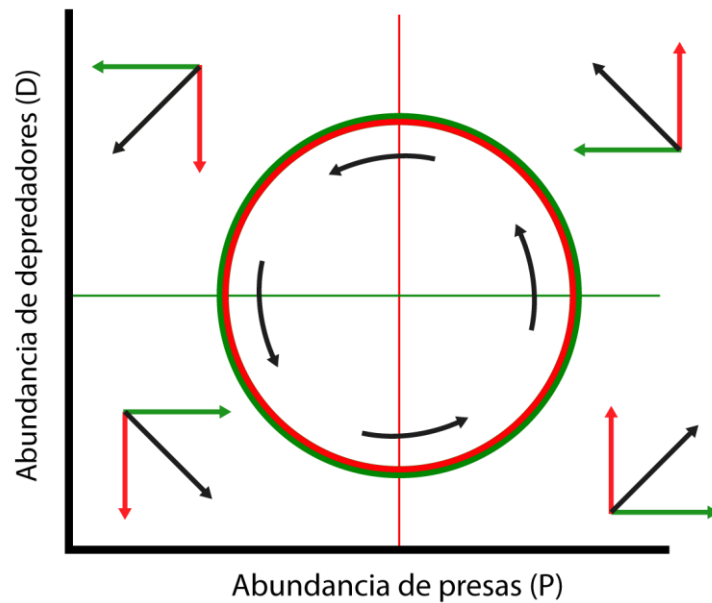
encima de esta la densidad de depredadores es alta y la población de presas baja (S. Baigent, 2010).



Gráfica 3.2

La isoclina cero para los depredadores es una línea constante en el eje vertical (línea roja del gráfico 3.2). Hacia la izquierda de la línea la densidad de presas es baja por lo que descienden los depredadores, hacia la derecha la abundancia de presas es alta, por lo que aumenta la densidad de depredadores.

Superponiendo estas dos isoclinas obtenemos el comportamiento de poblaciones conjuntas (gráfico 3.3). El número de depredadores aumenta cuando tenemos una densidad alta de presas, esto lleva a un aumento en la presión sobre las presas y su consiguiente descenso en población. Esto provoca una escasez de alimentos para los depredadores y un descenso en su abundancia, lo que alivia la presión sobre las presas y aumentan su población, lo que lleva al incremento de la densidad de depredadores, y así se repite el bucle de manera indefinida (P. Ganter, 2007).



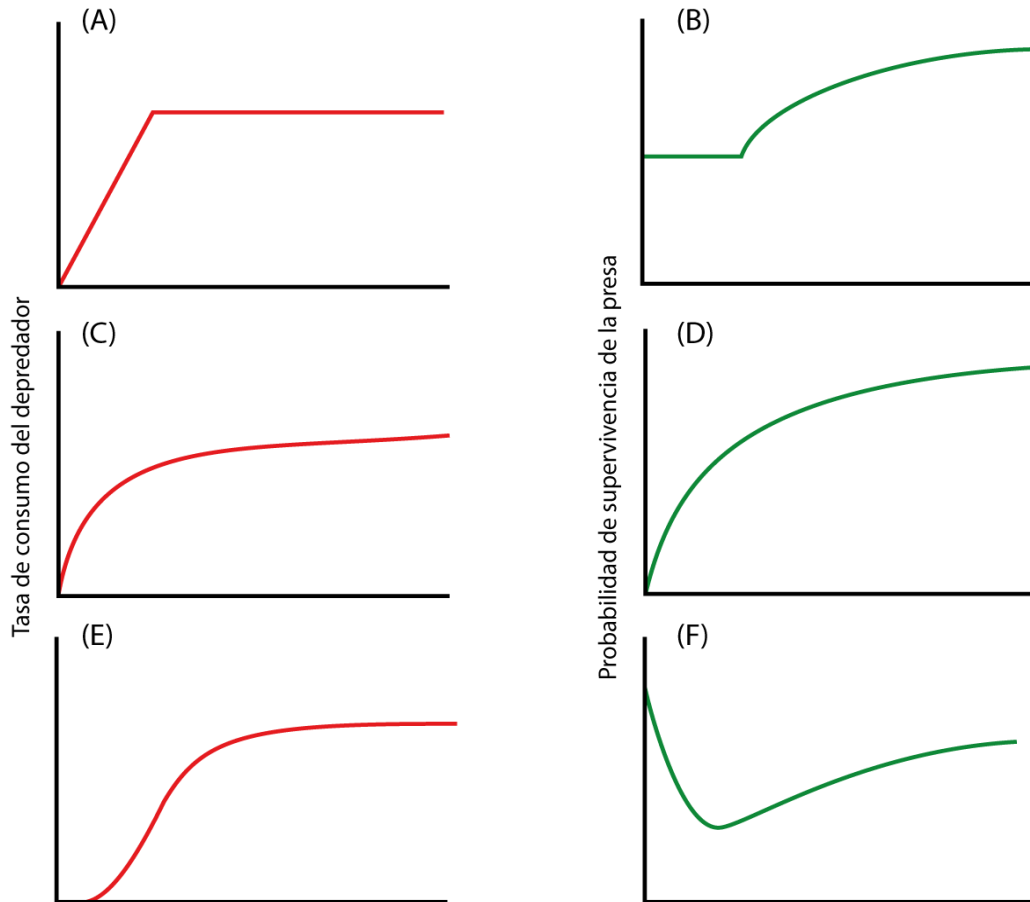
Gráfica 3.3

Encontramos dos tipos principales de respuesta de los depredadores a los cambios en la densidad de sus presas. El primer tipo de respuesta, denominado respuesta funcional, se refiere a un aumento en el número de presas capturadas por depredador, o a una captura más prematura, a medida que aumenta la población de presas. El segundo, llamado respuesta numérica, consiste en la tasa de reproducción de un consumidor en función de la disponibilidad alimentaria. Las respuestas funcionales se pueden clasificar en tres tipos básicos (C. S. Holling, 1965) (gráfico 3.4).

En la respuesta de tipo I, el número de presas capturadas por el depredador aumenta de forma lineal a medida que aumenta la densidad de presas, hasta llegar a un punto máximo en el cual se estabiliza el número de presas capturadas (paneles A y B). La respuesta de tipo I produce una mortalidad de presas independiente de su densidad, hasta llegar al punto en que los depredadores están saciados por completo (J. C. Gascoigne y R. N. Lipcius, 2004).

En una respuesta de tipo II, el número de presas capturadas aumenta con una tasa decreciente, hasta llegar a un valor máximo (J. C. Gascoigne y R. N. Lipcius, 2004) (paneles C y D). Un elemento importante en la respuesta de tipo II es el tiempo de manejo de la presa por parte del depredador. El tiempo de manejo incluye tanto el tiempo que se emplea en perseguir y someter a la presa, como el que pasa durante su consumo y digestión. Esto limita el número de presas que puede procesar un depredador

por unidad de tiempo, y también reduce el tiempo disponible para buscar nuevas presas. Como consecuencia, el número de presas consumidas por unidad de tiempo disminuye progresivamente al aumentar su número, hasta llegar a estabilizarse en un cierto valor.



Gráfica 3.4

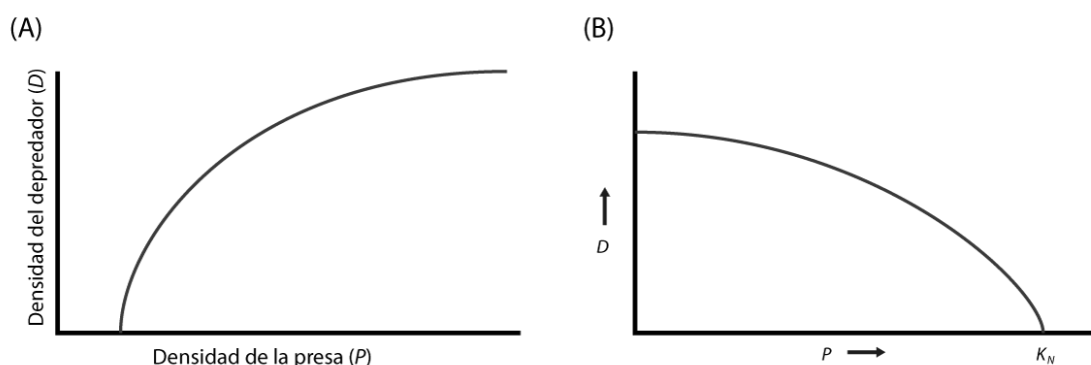
La respuesta de tipo III es más compleja que la de tipo II y siempre implica la presencia de dos o más especies presa. La respuesta de tipo III es similar a la de tipo II en grandes densidades de presas. Pero a densidades medias y bajas de presas, la relación entre el ratio de consumo de los depredadores y la densidad de las presas cambia (paneles E y F). Para una respuesta de tipo III, la pendiente de la curva alcanza su máximo con una densidad de presas media. Una respuesta de tipo III puede surgir por un intercambio de la especie presa, por lo que a una baja densidad de la especie presa A, los depredadores pasan a la especie presa B (J. C. Gascoigne y R. N. Lipcius, 2004).

La capacidad de incrementar la abundancia de la población del depredador se halla condicionada por la abundancia absoluta de la presa, ya que la abundancia del propio

depredador carece de importancia. Sin embargo a medida que aumentamos la densidad del depredador a menudo se incrementa también la interferencia mutua entre depredadores. Si este es el caso, las tasas de consumo individuales disminuirán y será necesario un mayor número de presas para mantener un determinado número de depredadores. Por consiguiente, es de suponer que la isoclina cero para el depredador se apartará progresivamente de la vertical. Además, a elevadas densidades, e incluso en presencia de un quizás el lugar para anidar o los refugios para la propia especie. Esto establecerá un límite superior para la población de depredadores, independientemente del número de presas. Por tanto, parece razonable suponer que los consumidores presentan generalmente una isoclina cero (nulclina) parecida al panel A de la gráfica 3.5. (C. S. Holling, 1965).

Cuando la densidad de las presas es baja no existe competencia intraespecífica y la isoclina de la presa es la misma que la del modelo de Lotka-Volterra (gráfica 3.5). Pero a medida que aumentan la densidad y la competencia intraespecífica, la isoclina disminuye gradualmente, hasta que la capacidad de población sostenible (K_N) alcanza el eje de la presa.

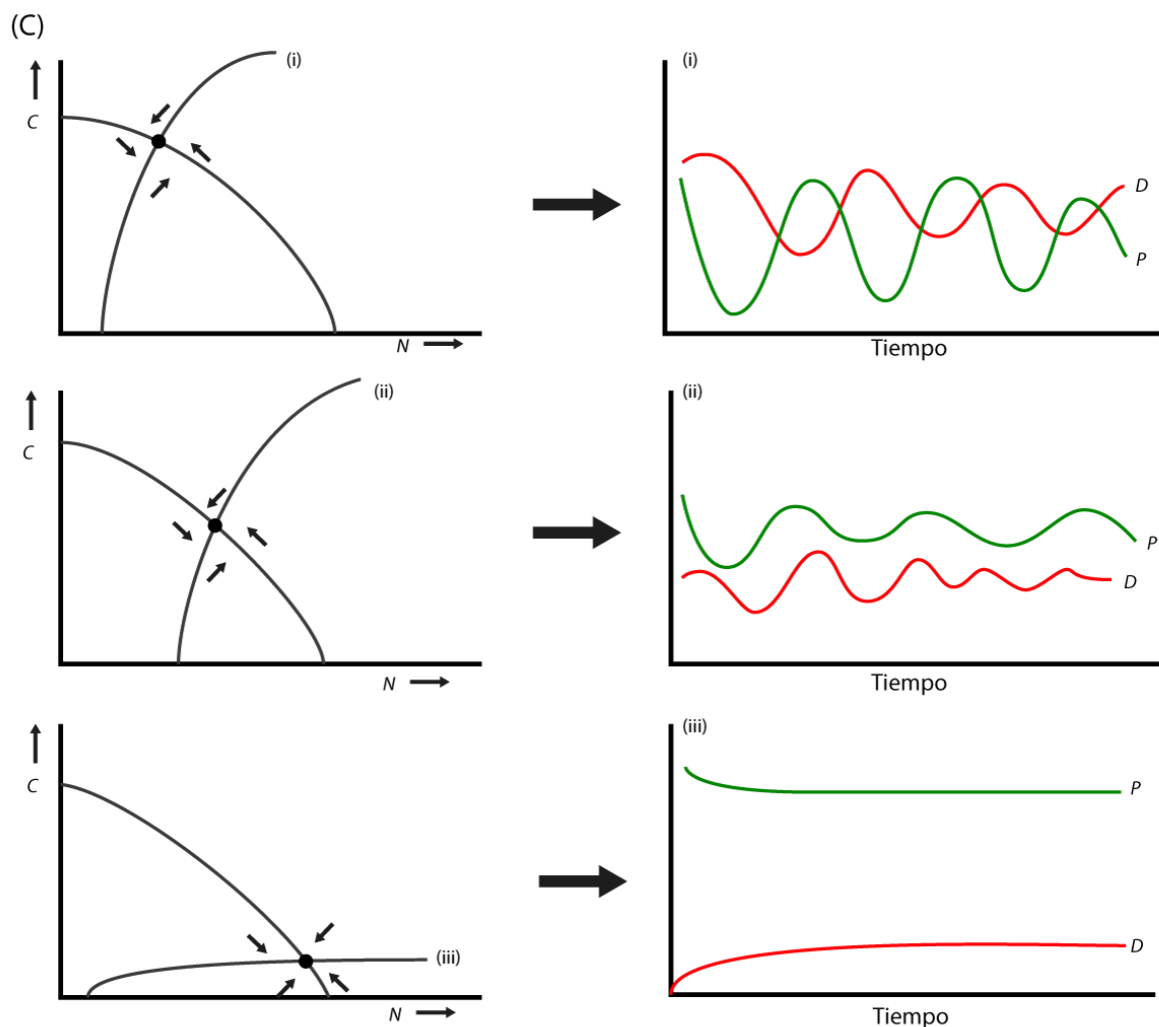
Si combinamos ambas isoclinas, la del depredador y la de la presa (panel C, gráfica 3.5) obtendremos que las oscilaciones siguen siendo en general aparentes, pero estas ya no son neutralmente estables. En su lugar, se trata de oscilaciones amortiguadas que convergen en un equilibrio estable.



Gráfica 3.5

Cuando el depredador es relativamente ineficiente, es decir, cuando se requieren muchas presas para mantener una población reducida de depredadores (curva ii de la gráfica 3.5, panel C), las oscilaciones se amortiguan con rapidez, pero la abundancia de equilibrio de las presas (N^*) no es muy inferior al equilibrio en ausencia de

depredadores (K_N). En cambio, cuando los depredadores son más eficientes (curva i), N^* es más baja y la densidad de equilibrio de los depredadores, C^* , es más alta, por lo que la interacción será menos estable. Si los depredadores presentan una competencia intraespecífica muy intensa, entonces la estabilidad es relativamente elevada y es posible que la abundancia no oscile en absoluto (curva iii). C^* tenderá a ser baja, mientras que N^* tenderá a ser no muy inferior a K_N . Por ello, en las interacciones con competencia intraespecífica parece existir un contraste entre aquellas en las que la densidad del depredador es baja, donde la densidad se ve poco afectada y los esquemas de abundancia son estables, y aquellas en las que la densidad del depredador es elevada, en cuyo caso la densidad de la presa se ve más drásticamente reducida y los esquemas de abundancia son menos estables (M. Begon, J. L. Harper y C. R. Townsend, 1999).



Gráfica 3.5 (cont.)

3.4. Un ejemplo ilustrativo: zorros y conejos

Si colocásemos 2000 *conejos* en una isla grande con un gran suministro de alimentos, ¿cómo variaría su población a lo largo del tiempo?

Si denotamos por $P = P(t)$ al número de conejos en un instante t (medido en meses, por ejemplo), podríamos hacer una serie de predicciones para la función $P(t)$. Para ello necesitaremos crear un modelo de la población de conejos, el cual será demasiado simple. Vamos a asumir que para cualquier instante t la tasa a la cual la población de conejos crece es proporcional al número de conejos presentes en ese momento. Es decir, si hay el doble de conejos, entonces la tasa de crecimiento será el doble. Esta suposición nos lleva a crear la siguiente ecuación diferencial:

$$\frac{dP}{dt} = rP \frac{\text{conejos}}{\text{mes}}$$

Si asumimos que r es la tasa de crecimiento de la población de conejos, y su unidad es conejos/mes por conejo. Supongamos que $r = 0.1 \text{ conejos/mes por conejo}$. Esto significa que cada mes un conejo producirá 0.1 *conejos*, por tanto se necesitarán 10 meses, de media, para producir un nuevo individuo.

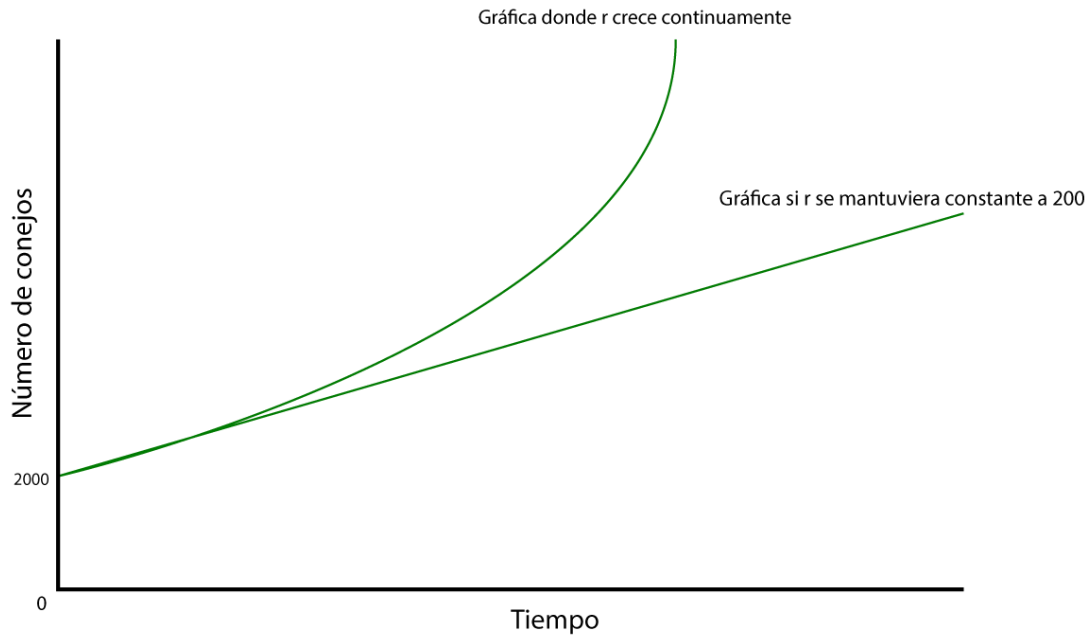
Como al principio había 2000 *conejos*, podemos establecer un valor inicial para la función $P(t)$:

$$dP/dt = 0.1P$$

$$P(0) = 2000$$

Como $P'(t) = 0.1 P(t) \text{ conejos/mes}$ y $P(0) = 2000$ conejos, la tasa de crecimiento inicial es $P'(0) = 200 \text{ conejos/mes}$. Si esta tasa persistiera durante 20 años (240 meses), P incrementaría a 48000 *conejos*, sumándole los 2000 iniciales, tendríamos 50000 *conejos*. Sin embargo como P está constantemente aumentando, la ecuación diferencial nos dice que la tasa de crecimiento también estaría en un constante aumento. Por lo tanto, los 50000 *conejos*, quedarían muy por debajo de lo que este modelo predeciría.

Si mantuviéramos $r = 200 \text{ conejos/mes}$, la gráfica mostraría una línea recta ascendente, con una pendiente constante, pero r está aumentando constantemente, así que la curva real sería ascendente (gráfica 3.6).



Gráfica 3.6

Este modelo es muy simple para describir lo que le pasaría a una población de conejos. Uno de los principales fallos es que predice que la población de conejos crecería infinitamente, en 20 años la población de conejos alcanzaría la poco realista cifra de 5 trillones.

Una manera de acercarnos más a la realidad y evitar el crecimiento sin límites es modificando la ecuación de manera que tenga en cuenta que un ecosistema dado puede soportar un número finito de criaturas en un tiempo dado. Este número es el que llamamos anteriormente a la capacidad de carga del sistema. Esto supone que cuando una población es acerca a la capacidad de carga (k), la población dejará de crecer, o reducirá su ritmo. Al alcanzar k , la población dejará de crecer y mantendrá el número de individuos.

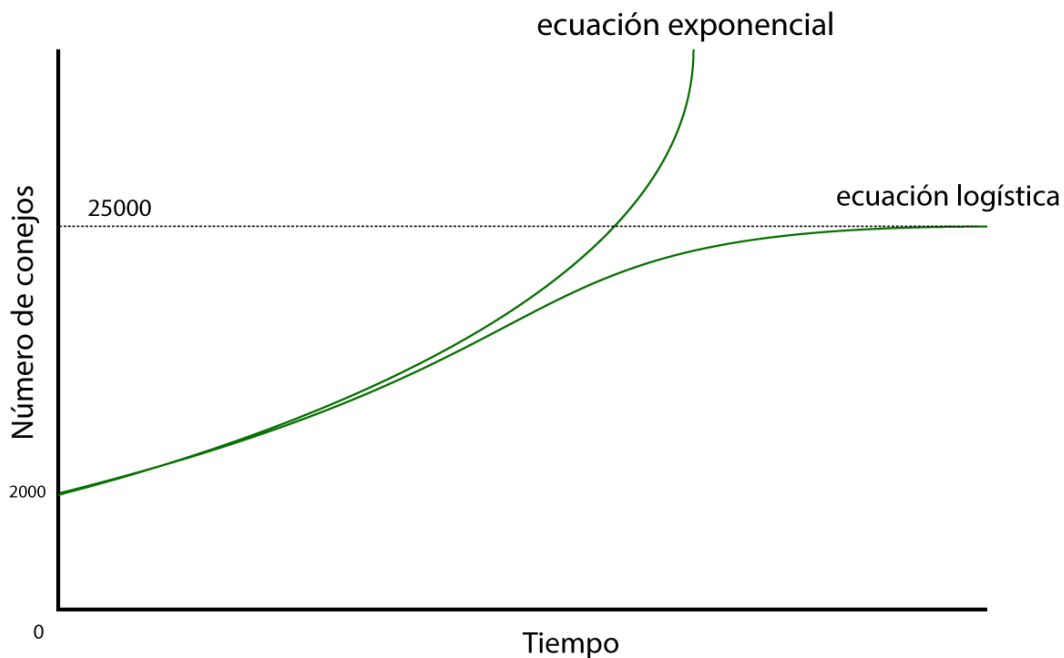
Supongamos que la capacidad de carga de la isla es de 25000 *conejos*. Ahora tenemos que buscar una expresión de r para que cuando $P = 2000$, ésta sea parecida a la ecuación inicial, pero cuando P se acerca a 25000, r tienda a 0. Un modelo que tiene esto que hemos especificado es la ecuación logística:

$$P' = r P (1 - P/k) \text{ conejos/mes}$$

Si la capacidad de carga de la isla es de 25000 conejos, y la tasa de crecimiento de la población de conejos se mantiene en 0.1 conejos/mes, entonces la ecuación logística quedaría de la siguiente manera:

$$P' = 0.1 P (1 - P/25000) \text{ conejos/mes}$$

A medida que P se aproxima a 25000 vemos como la población empieza a crecer a una velocidad menor. Estas observaciones concuerdan con lo obtenido en el gráfico 3.7.



Gráfica 3.7

Ninguna especie vive sola en su ambiente, y lo mismo le sucede a nuestra población de conejos. Vamos a enriquecer nuestro modelo añadiendo una segunda especie que cazará a los conejos (zorros). Vamos a asumir que los conejos viven en un hábitat con abundante vegetación, y por tanto éstos serán la única fuente de alimentos de los zorros.

Vamos a llamar a la población de zorros D (depredador) y la de conejos seguirá siendo P (presas). D y P son funciones de t (tiempo, en meses): $D(t)$ y $P(t)$. Buscamos una ecuación diferencial que describa cómo las tasas de crecimiento de P' y D' están

relacionadas con los tamaños poblacionales de P y D . Haremos las siguientes suposiciones:

- En ausencia de zorros, la población de conejos crecerá de manera logística.
- La población de conejos decrecerá a un ritmo proporcional al producto de ambas poblaciones (PD). La muerte de los conejos, la cual depende del número de encuentros entre conejos y zorros, será aproximadamente proporcional a P y D , y por lo tanto su producto.
- En ausencia de conejos, la población de zorros decrecerá a una tasa proporcional al número de zorros presentes.
- La población de zorros aumenta a una tasa proporcional al número de encuentros entre zorros y conejos, lo cual es proporcional al producto PD .

Con estas suposiciones podemos crear las ecuaciones diferenciales que expliquen el modelo:

$$P' = r_1 P \left(1 - \frac{P}{k}\right) - a_1 PD$$

$$D' = a_2 PD - r_2 D$$

Estas son las ecuaciones de depredador-presa de Lotka-Volterra, con el añadido de la capacidad de carga del ambiente (k). Los parámetros son constantes positivas:

- r_1 : tasa de crecimiento de las presas.
- a_1 : éxito en la caza del depredador.
- r_2 : tasa de crecimiento de los depredadores.
- a_2 : éxito en la caza y cuánto alimenta cazar una presa al depredador.

Teniendo el modelo solo nos queda introducir los datos oportunos para ver cómo se comporta la gráfica:

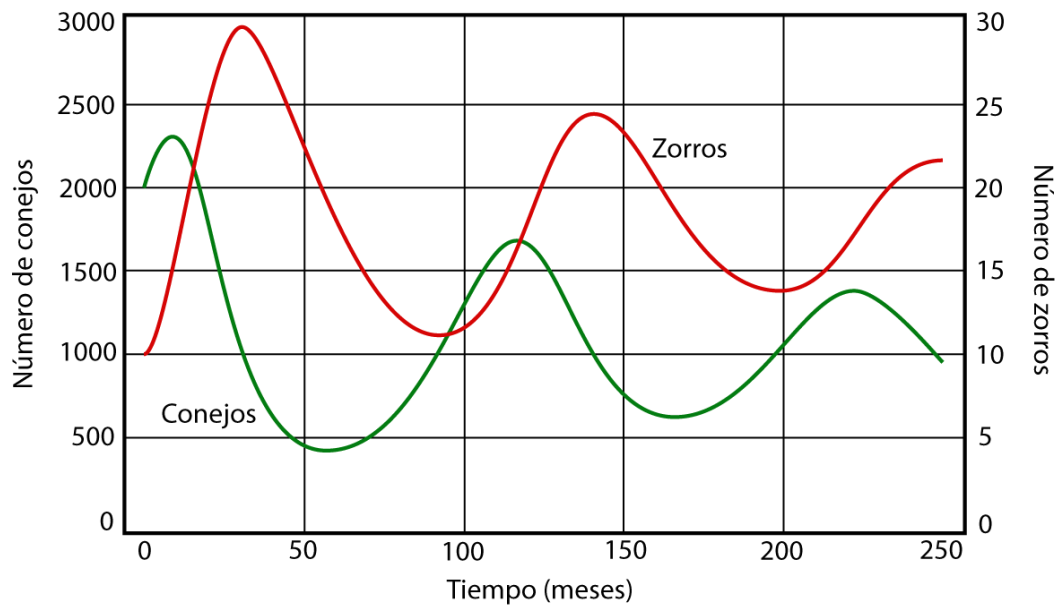
- r_1 : 0.1 conejos/mes por conejo
- a_1 : 0.005 conejos/mes por PD
- r_2 : 0.04 zorros/mes por zorro.
- a_2 : 0.00004 zorros/mes por PD .
- K : 10000 conejos

Por tanto las ecuaciones quedarían de la siguiente manera:

$$P' = 0.1P \left(1 - \frac{P}{10000}\right) - 0.005PD$$

$$D' = 0.00004PD - 0.04D$$

Para poder seguir este modelo y saber cómo avanzan las poblaciones de P y D en el futuro necesitamos saber el tamaño de las poblaciones iniciales. Asumamos que en $t = 0$ hay 2000 conejos y 10 zorros. Ambas poblaciones variarán de la siguiente manera durante los próximos 250 meses:



Gráfica 3.8

En la gráfica 3.8 observamos cómo con el paso del tiempo las poblaciones de conejos y zorros se estabilizan y se crea un ciclo constante.

4. Modelización de otras relaciones interespecíficas

Además del modelo depredador-presa visto en la sección anterior, podemos encontrar otros en la naturaleza como el modelo competitivo y el modelo mutualista. Lo que diferencia a cada uno de estos modelos se basa en cómo interaccionan entre ellas las especies. Si una especie sirve como alimento para otra, estamos ante un modelo depredador-presa; si las dos especies compiten por el mismo recurso estamos ante un modelo competitivo; y si encontramos una cooperación entre las especies entonces podremos decir que viven en simbiosis, y por tanto nos encontramos ante un modelo mutualista o cooperativo (M. Begon, J. L. Harper y C. R. Townsend, 2006).

4.1. Modelo competitivo con dos especies

La competición implica que el incremento del número de individuos de una especie tiene un efecto adverso sobre el crecimiento de los individuos de la otra, y viceversa.

Partiendo de la ecuación logística que describe el crecimiento de poblaciones:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$

Donde recordamos que N es el tamaño poblacional, r es la tasa de crecimiento y K el tamaño de población sostenible. Se puede modificar la ecuación para cada especie añadiéndole un coeficiente que dé cuenta del efecto competitivo de una especie sobre el crecimiento de la otra. Para la especie 1 este coeficiente es αN_2 , donde N_2 es el número de individuos de la especie 2 y α es el impacto competitivo por individuo que ejerce la especie 2 sobre la especie 1. Esta constante, en realidad, convierte el número de miembros de la población de una especie en un número equivalente de miembros de la otra. De manera análoga el coeficiente para la especie 2 es βN_1 (E. R. Pianka, 2016). Por tanto ahora tenemos un par de ecuaciones que consideran tanto la competencia intraespecífica como la interespecífica:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} & (\text{ecuación para la especie 1}) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} & (\text{ecuación para la especie 2}) \end{cases} \quad (4)$$

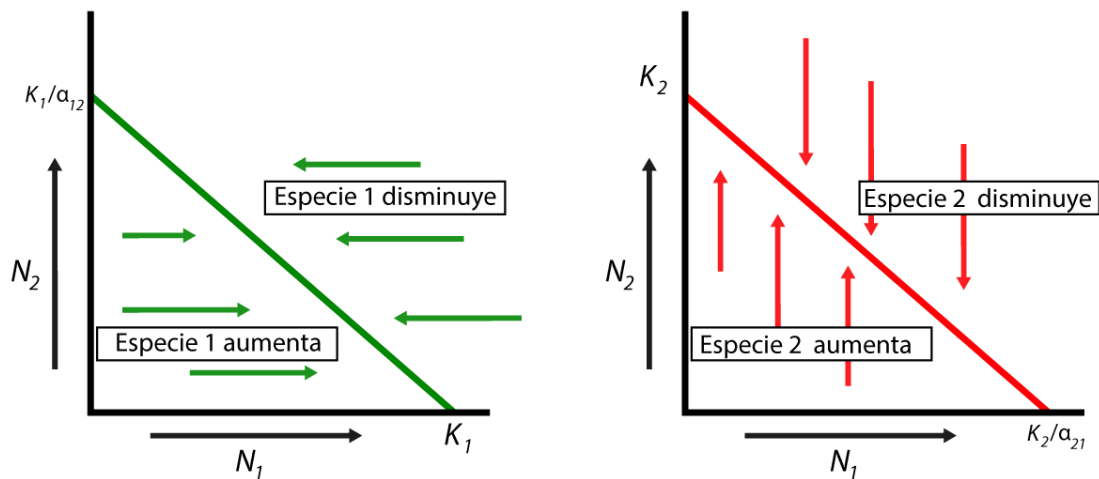
Si eliminamos la competencia interespecífica de las ecuaciones, esto producirá un aumento exponencial de la población de cada especie hasta llegar a un punto de equilibrio con k , o capacidad de carga. Esto sería eliminando α o igualando N_2 a 0, para la ecuación 1; y eliminando β o igualando N_1 a 0 para la ecuación 2.

El tamaño de población sostenible para la especie 1 es K_1 , y a medida que su población (N_1) se aproxima a K_1 , el crecimiento poblacional (dN_1/dt) se aproxima a cero. Sin embargo la especie 2 también está compitiendo por el recurso limitado y tiene un efecto sobre la especie 1. Considerando α al efecto de la especie 2 sobre la 1, el efecto total de la especie 2 sobre la 1 será αN_2 . A medida que la población combinada ($N_1 + \alpha N_2$) se aproxima a K_1 , la tasa de crecimiento de la especie 1 se aproximará a cero. Cuanto mayor sea la densidad de la especie competidora (N_2) mayor será su efecto sobre la reducción de la tasa de crecimiento (dN_1/dt) de la especie 1. Cuanto menor sea la tasa de crecimiento de la especie 1, menor será su densidad poblacional (N_1). Si baja la densidad de la especie 1, menor será el efecto competitivo sobre la especie 2 (βN_1). Si baja el efecto competitivo sobre la especie 2, su tasa de crecimiento (dN_2/dt) aumentará. Y a mayor población de especie 2, mayor será la influencia negativa sobre la especie 1 (αN_2).

El resultado de la competencia dependerá entonces de los valores relativos de K_1, K_2, α y β . Si $N_2 = K_1/\alpha$, N_1 no puede crecer nunca; y análogamente si $N_1 = K_2/\alpha$, N_2 tampoco podrá crecer nunca. Por decirlo de otro modo, la presencia de la especie 1 disminuye la capacidad de carga para la especie 2 a una tasa determinada. De igual manera, la especie 2 disminuye la capacidad de carga para la especie 1 a una tasa determinada (E. R. Pianka, 2016). La razón se debe a que cada especie tiene que compartir unos recursos limitados con la otra.

Dependiendo de la combinación de valores para K y para α y β , las ecuaciones de Lotka-Volterra predicen cuatro posibles resultados.

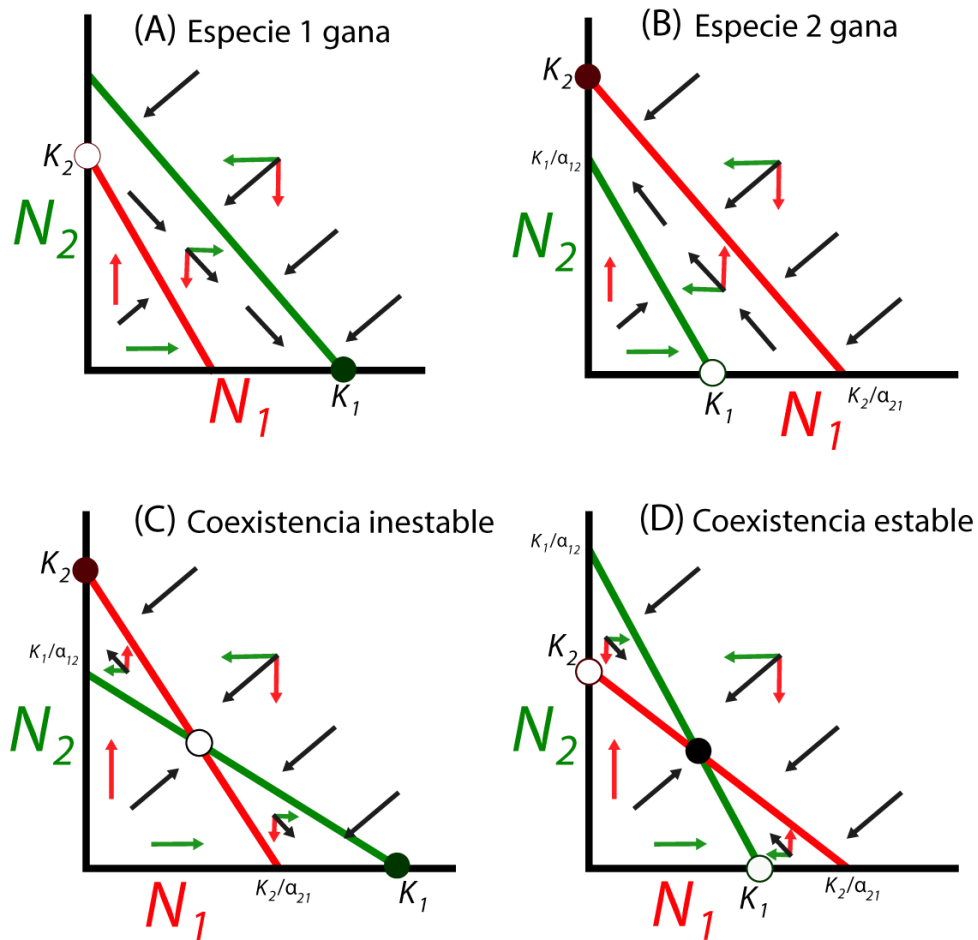
- En dos situaciones una especie gana sobre la otra. En un caso la especie 1 inhibe le crecimiento de la especie 2, al mismo tiempo que continua creciendo ella misma. En el otro caso es la especie 2 la que inhibe a la especie 1 y continua creciendo.
- En la tercera situación cada especie se inhibe mutuamente su crecimiento, hasta la desaparición de la que menos densidad tuviera. Ambas especies resisten en un equilibrio inestable, hasta que finalmente una especie gana.
- En la cuarta situación ninguna población puede alcanzar una densidad capaz de eliminar a la otra. Cada especie inhibe su propio crecimiento poblacional más que el crecimiento de la otra especie.



Gráfica 4.1

En cada gráfica el eje de abscisas representa el tamaño poblacional de la especie 1 mientras que el eje de ordenadas representa el tamaño poblacional de la especie 2. Las líneas diagonales se llaman isoclinas de crecimiento 0. Las isoclinas de crecimiento 0 para las especies 1 y 2 se representan en la gráfica 4.1. En el espacio que hay por debajo de la línea o isoclina para la especie 1, cualquier combinación de N_1 y N_2 está por debajo de la capacidad de carga; por tanto la población está creciendo (dN_1/dt es mayor que 0). Este crecimiento está representado por las líneas paralelas al eje de abscisas que apuntan en la dirección de valores mayores a N_1 . En el espacio que hay por encima de la isoclina las combinaciones de N_1 y N_2 están por encima de la capacidad de

carga; por tanto la población decrece (dN_1/dt es menor que 0). En esta región las flechas apuntan en la dirección de disminución del tamaño poblacional.



Gráfica 4.2

La gráfica 4.2 representa los posibles resultados cuando se combinan las isoclinas de ambas especies (N_1 y N_2). Cuando la competición interespecífica es mayor que la intraespecífica, el resultado depende de las densidades de las especies. Así, los individuos de ambas especies compiten más contra los individuos de la otra especie que contra los de la suya misma. La consecuencia es un equilibrio inestable, combinación de N_1 y N_2 (donde las isoclinas se cruzan) y dos puntos estables. En uno de los puntos estables, la especie 1 alcanza la capacidad de carga, con la especie 2 extinta, mientras que en el otro punto estable, la especie 2 es la que alcanza la capacidad de carga con la especie 1 extinta. La especie ganadora será la que mayor densidad tuviera al inicio del equilibrio, forzando a la otra especie a su extinción (E. R. Pianka, 2016).

Cuando la competición interespecífica es menor que la intraespecífica, ambas especies coexisten (D). En este caso, ambas especies tienen un menor efecto competitivo sobre la otra especie, que lo tienen sobre sí mismas. El resultado será un equilibrio estable combinación de ambas especies.

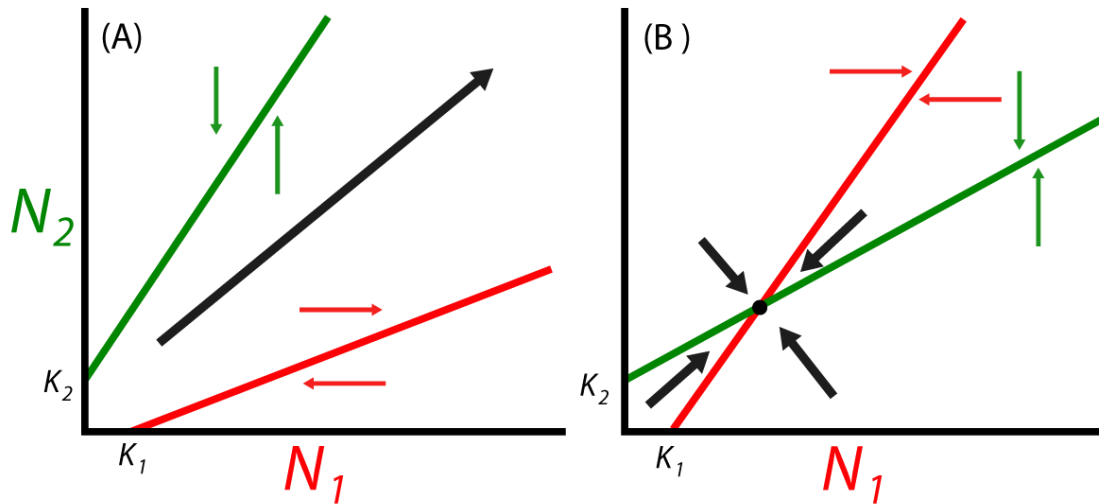
4.2. Modelo cooperativo con dos especies

Para el caso del modelo mutualista de Lotka-Volterra consideramos dos poblaciones de especies diferentes que se ayudan mutuamente para subsistir en un mismo hábitat. La ecuación toma la siguiente forma:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 + \beta_{12} N_2}{K_1} & (\text{ecuación para la especie 1}) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 + \beta_{21} N_1}{K_2} & (\text{ecuación para la especie 2}) \end{cases} \quad (5)$$

La principal diferencia entre el modelo competitivo y el mutualista radica en que el efecto de una especie sobre la otra (βN) es positivo, en lugar de negativo. Las ecuaciones del modelo mutualista son, en esencia, la ecuación logística de crecimiento (gráfica 4.3) más la interacción mutualista. El término βN representa el incremento de la población de la especie 1 como resultado de la presencia de una población de la especie 2, y viceversa. Como el término es siempre positivo, incrementos en la población de una especie lleva al incremento de la población de la otra especie y viceversa. Como resultado, el modelo mutualista de Lotka-Volterra crea predicciones biológicamente inexactas y con una simpleza que no encontraremos en un entorno natural: el mutualismo es inestable, lleva a un crecimiento poblacional sin límites debido a un feedback positivo interminable, el mutualismo es estable sólo si las interacciones son débiles y/o asimétricas (N. J. Holland, 2012).

Como con el modelo de competición interespecífica de Lotka-Volterra, podemos representar las isoclinas para las dos especies mutualistas que aparecen con sus respectivas ecuaciones (Gráfica 4.3).



Gráfica 4.3

Si el producto de las interacciones es mayor a uno ($\beta_{12} \beta_{21} > 1$), de manera que las isoclinas N_1 y N_2 no se crucen entre sí, entonces el escenario del panel A de la gráfica 4.3 resulta en un crecimiento sin límite por parte de las poblaciones de las especies 1 y 2. Si las interacciones son débiles o asimétricas de manera que el producto sea menor a uno ($\beta_{12} \beta_{21} < 1$), entonces ocurre una intersección entre las isoclinas y un equilibrio estable, como en el escenario del panel B (gráfica 4.3).

5. Conclusiones

Hemos presentado y analizado el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra, así como la función logística, el modelo malthusiano y los modelos competitivos y cooperativos de Lotka-Volterra.

En el caso del modelo malthusiano, se han señalado una serie de problemas intrínsecos. Para empezar, el crecimiento de una población que siga este patrón, no tiene ningún tipo de limitación, por tanto el crecimiento es exponencial. Es bien sabido que en la naturaleza este fenómeno raramente ocurre, y por ello se diseñó la función logística (o ecuación Verhulst), que incorpora un término llamado capacidad de población sostenible. Hemos mostrado que el efecto de este término produce una curva sigmoidea (a diferencia de la curva exponencial), en la cual, la población al alcanzar cierto umbral reduce su tasa de crecimiento hasta estancarse y dejar de crecer.

La función logística explica un poco mejor cómo se comporta una población en un entorno natural, pero seguimos muy alejados de la realidad. Dependiendo de la especie nos podremos encontrar con que ésta sea depredadora o presa, o experimente otro tipo de interrelación con otras especies. En el caso de que sea presa o depredador, Lotka y Volterra dieron con un sistema de ecuaciones diferenciales que establece la dinámica de ambas poblaciones a lo largo del tiempo. A pesar de ser una mejora con respecto a la función logística, sigue presentando muchas carencias (A. Sáez, 2015). Para que este modelo funcione adecuadamente debemos aceptar una serie de premisas:

- El ecosistema debe estar aislado: no hay migración, no hay otras especies presentes, no hay plagas...
- La población de presas en ausencia de depredadores crece de manera exponencial: la velocidad de reproducción es proporcional al número de individuos. Las presas sólo mueren cuando son cazadas por el depredador.
- La población de depredadores en ausencia de presas decrece de manera exponencial.

Además se dan situaciones carentes de significado físico o biológico, tales como la nula estabilidad estructural, o la explosión de población en determinadas circunstancias (como puede ser modificar las poblaciones iniciales).

Las ecuaciones competitiva y mutualista (o cooperativa) tienen en cuenta la competencia intraespecífica, algo que no se da en el modelo depredador-presa, pero que se puede incluir (como se hizo en el apartado 3.4). La inclusión de la competencia intraespecífica evita que se dé lugar a situaciones absurdas como puede ser el crecimiento descontrolado de una población u otra.

Por otro lado tenemos las respuestas funcionales de Holling. La respuesta funcional de los depredadores expresa la influencia del comportamiento de los enemigos naturales como individuos sobre la dinámica poblacional. Sin embargo, existen numerosas limitaciones inherentes al proceso de estimación que afectan la confianza en los resultados y, en consecuencia, en las conclusiones biológicas. Estas limitaciones incluyen el diseño experimental, el método estadístico y el modelo de respuesta funcional usados para analizar los datos y estimar sus parámetros.

Tenemos un gran número de herramientas para poder predecir, con mayor o menor precisión, el comportamiento de una o varias poblaciones. En este trabajo mi objetivo fue exponer y explicar varios de estos modelos, poniendo especial énfasis en el modelo de depredador-presa de Lotka-Volterra.

5. Conclusions

We have seen and analysed the Lotka-Volterra predator-prey model, as well as the logistic function, the Malthusian model and the competitive and cooperative models of Lotka-Volterra.

In the case of the Malthusian model, we have pointed out a number of intrinsic problems. For instance, the growth of a population is not constrained, so its growth is exponential. It is well-known that this is seldom the case in nature, and hence the logistic function (or Verhulst equation) was derived to include an element called the carrying capacity of the environment. This term produces a sigmoid-type curve (as opposed to the exponential-type curve), in which the population reaching a certain threshold reduces its growth rate until it stagnates and stops growing.

The logistic function explains slightly better how a population behaves in a natural environment, but we are still very far from reality. We can find in nature species that are

either predatory or prey, or they may even manifest other types of interrelation with other species. Depending on its role, whether prey or predator, Lotka and Volterra introduced a system of differential equations that predict the evolution of both populations over time. In spite of being an improvement with respect to the logistic function, it still presents many deficiencies (A. Sáez, 2015). For this model to work properly we must accept a number of premises:

- The ecosystem must be isolated: no migration, no other species present, no pests ...
- The population of prey in the absence of predators grows exponentially: the rate of reproduction is proportional to the number of individuals. Preys only die when hunted by the predator.
- The population of predators in the absence of prey decreases exponentially.

In addition there are situations with no physical or biological explanation, such as zero structural stability, or population explosion in certain circumstances (such as modifying initial populations to certain levels).

The competitive and mutualist equations take into account intraspecific competition, something that does not occur in the predator-prey model, but can be included (as was done in section 3.4). The inclusion of intraspecific competition prevents the occurrence of absurd situations such as the uncontrolled growth of one population or another.

On the other hand we have the functional answers of Holling. The functional response of predators expresses the influence of the behaviour of natural enemies as individuals on population dynamics. However, there are numerous limitations inherent in the estimation process that affect confidence in the results and, consequently, in the biological conclusions. These limitations include the experimental design, the statistical method and the functional response model used to analyse the data and estimate its parameters.

We have a large number of mathematical tools to predict, with greater or less precision, the behaviour of one or several populations. The objective of this monograph has been focused on presenting and explaining several of these models, with special emphasis on the predator-prey model of Lotka-Volterra.

6. Referencias

- M. Begon, J. L. Harper y C. R. Townsend** (1999). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades* (3ª ed.). Barcelona: Omega.
- M. Begon, J. L. Harper y C. R. Townsend** (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystem* (4ª ed.). United States: Blackwell.
- J. C. Gascoigne y R. N. Lipcius** (2004). *Allee effects driven by predation*. Journal of Applied Ecology, 41, 801-810.
- A. A. Berryman** (1992). *The origins and evolution of predator-prey theory*. Ecology society of America, 73(5), 1530-1535.
- C. Holling** (1965). *The Functional Response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation*. Memoirs of the Entomological Society of Canada, 97(S45), 5-60.
- S. Baigent** (2010). *Lotka-Volterra dynamics-an introduction*. Preprint, University of College, London.
- R. Arditi y L. R. Ginzburg** (1989). *Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence*. Journal of theoretical biology, 139(3), 311-326.
- M. Farkas** (2001). *Dynamical Model in Biology*. United States: Academic Press.
- Wilkinson M. H. F.** (2006). *Mathematical Modelling of Predatory Prokaryotes*. En A. Steinbüchel (editor de la serie), E. Jurkevitch (editor del volumen), *Predatory Prokaryotes - Biology, Ecology and Evolution* (94-126). Berlin: Springer-Verlag.
- R. L. Smith y T. M. Smith** (2001). *Ecología* (4ª ed.). Madrid: Addison Wesley.
- J. Rodríguez.** (1999). *Ecología*. Madrid: Ediciones Pirámide.
- Z. Tseng.** *The Predator-Prey Equations*. United States: Penn State University.
Recuperado de: <http://www.math.psu.edu/tseng/class/Math251/Notes-Predator-Prey.pdf>
- P. Ganter.** *Principles of Ecology*. United States: Tennessee State University.
Recuperado de: <http://ww2.tnstate.edu/ganter/B412%20L14%20Predation.html> y <http://ww2.tnstate.edu/ganter/B412%20L15%20Symbioses.html>
- A. Sáez** (2015). *Ecuaciones de Lotka-Volterra: modelo presa-depredador*. Recuperado de: <https://pybonacci.es/2015/01/05/ecuaciones-de-lotka-volterra-modelo-presa-depredador/>
- N. J. Holland** (2012). *Population Dynamics of Mutualism*. Nature Education Knowledge 3(10): 2. Recuperado de: Nature Scitable, <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/population-dynamics-of-mutualism-61656069>
- E. R. Pianka** (2016). *Ecology, Evolution, and Society*. Austin: School of Biological Sciences. Recuperado de:

<http://www.zo.utexas.edu/courses/bio301/chapters/Chapter12/Chapter12.html> y
<http://www.zo.utexas.edu/courses/bio301/chapters/Chapter15/Chapter15.html>

J. Callahan, D. Cox, K. Hoffman, D. O'Shea, H. Pollatsek y L. Senechal (2008).
Calculus in Context. Massachusetts: Five College Consortium. Recuperado de:
<http://www.math.smith.edu/Local/cicintro/ch4.pdf>