

COMENTARIO

Los planos de fase en las relaciones predador-presa: el efecto de un predador selectivo

The phase-planes in predator-prey relationships: the effect of a
selective predator

LEONEL SIERRALTA*

Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

El uso de los planos de fase en ecología de la depredación ha sido más bien escaso desde que Rosenzweig & MacArthur publicaran su artículo en 1963. En este comentario hago una breve revisión de los conceptos básicos de esta aproximación y propongo el uso de ella para estudiar el efecto poblacional de un predador selectivo sobre una población de presas.

Palabras claves: Depredación, planos de fases, teoría ecológica.

ABSTRACT

The phase-plane approach to the study of predation was proposed by Rosenzweig & MacArthur in 1963. Since then, few studies on predation have used this theoretical framework. In this commentary I review the basic ideas of the phase-plane approach and make some considerations about the effect of a selective predator on the dynamics of a prey population.

Key words. Predation, phase-planes, ecological theory.

INTRODUCCION

Los planos de fases son representaciones gráficas de la trayectoria que siguen las densidades de un par de especies bajo ciertas condiciones definidas *a priori*. Son clásicos los planos de fases de dos poblaciones que compiten, en que los ejes x e y de un gráfico representan las densidades de las especies competidoras. Rosenzweig & MacArthur (1963) sugirieron examinar la interacción de un predador y su presa utilizando similares planos de fases, pero en que se ubicara la densidad de las presas (H) en el eje de las abscisas y la de los predadores (P) en el eje de las ordenadas. Cada punto del gráfico representaría, entonces, una única composición de densidades de predadores y presas. En este plano, Rosenzweig & MacArthur (1963) situaron una isoclina que unía todos los puntos en

que la población presa tenía crecimiento cero ($dH/dt = 0$), e hicieron lo mismo para la de predadores ($dP/dt = 0$). Las isoclinas resultantes dividen el plano en un área o fase en que la derivada de las presas es positiva ($dH/dt > 0$) y otra en que es negativa ($dH/dt < 0$); lo mismo ocurre con la isoclina de los predadores. De allí el nombre *plano de fases*. Dado que las isoclinas del predador y la presa son trazadas en el mismo gráfico, la intersección de ambas representa un par de densidades poblacionales en las cuales las dos especies pueden coexistir en equilibrio (Fig. 1). Este equilibrio es estable y ante cualquier perturbación el sistema es atraído directamente hacia el mismo punto de intersección.

A la situación inicialmente descrita por Rosenzweig & MacArthur (1963) (Fig. 1) se puede añadir una condición en que el

(Recibido el 26 de diciembre de 1990; aceptado el 8 de noviembre de 1991.)

* Dirección actual: Forestal e Industrial Santa Fe. Marchant Pereira 10, piso 18. Santiago, Chile.

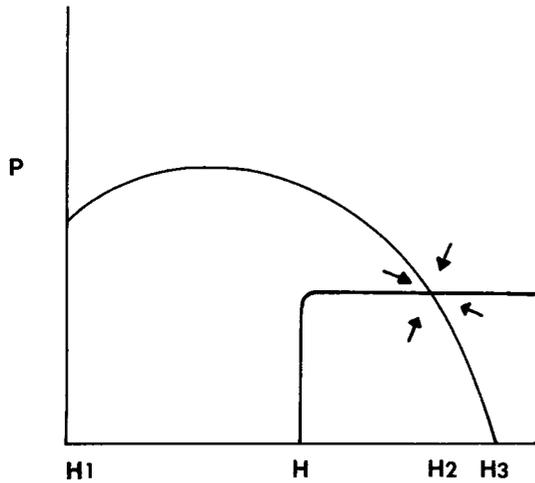


Fig. 1: Modelo gráfico propuesto por Rosenzweig & MacArthur (1963) para examinar la interacción entre poblaciones de un predador (P) y su presa (H). Existen tres puntos de equilibrio. H1 en que las presas persisten pero los predadores están ausentes, dado que los números de presas son muy pequeños; H2 en que ambas poblaciones persisten en un equilibrio estable, y H3 en que persiste sólo la población de presas. Las flechas indican las trayectorias de las poblaciones cerca del punto de equilibrio estable H2.

Graphic model proposed by Rosenzweig & MacArthur (1963) to show the interaction between a predator (P) and a prey population (H). There are three equilibrium points. In H1 prey numbers are too small to maintain predators, in H2 both populations coexist in a stable equilibrium, and in H3 only the prey population persists. Arrows indicate the population trajectories close to H2 (stable equilibrium point).

predador es altamente resistente a su propio hacinamiento (tolera bien la competencia intraespecífica) (Fig. 2) y otra en que el predador es muy eficiente en encontrar y capturar sus presas (Fig. 3). La forma de llegar a los equilibrios después de una perturbación de las densidades de presas y predadores y el tipo de equilibrio alcanzado se modifican en estas nuevas situaciones. Así, en el caso de un predador resistente al hacinamiento (Fig. 2) se logra un equilibrio estable al que se llega por oscilaciones convergentes. En el caso de un predador eficiente en capturar sus presas (Fig. 3) se alcanza un equilibrio inestable cuando el sistema se establece en lo que se denomina un *ciclo límite* o ciclo de *límite estable*. Este tipo de ciclo difiere de los ciclos neu-

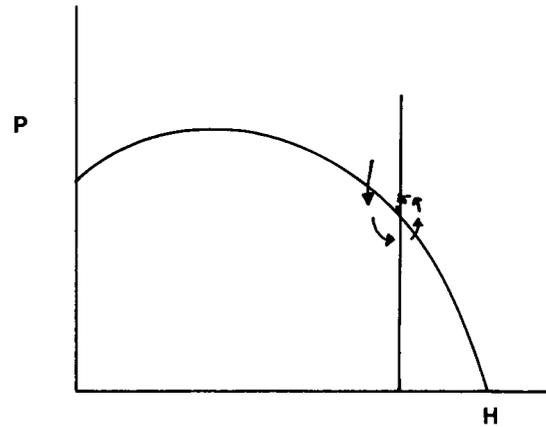


Fig. 2: Modelo gráfico que describe la condición en que el predador es altamente resistente al hacinamiento. Ejes igual que en la Fig. 1. Nótese que el equilibrio se alcanza por oscilaciones convergentes.

Graphic model describing a predator highly tolerant to crowding. Axes like in Fig. 1. Note the convergent trajectory toward the equilibrium point.

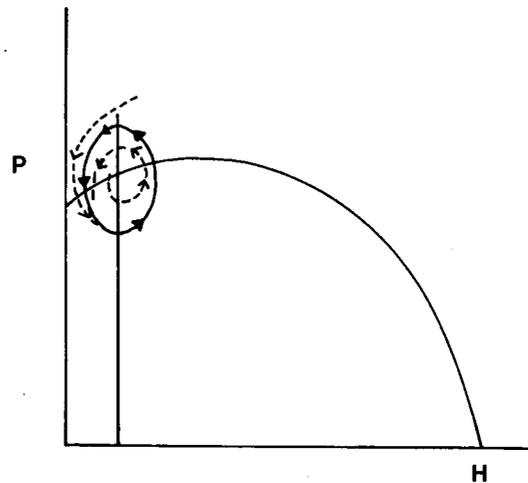


Fig. 3: Modelo gráfico que describe la condición en que un predador es muy eficiente en encontrar y capturar sus presas. Se alcanza un equilibrio inestable cuando el sistema se establece en un ciclo de límite estable. Ejes como en la Fig. 1.

Graphic model describing a case in which a predator is highly efficient to find and kill its prey. An unstable equilibrium is reached when the system stays in a stable limit cycle. Axes like in Fig. 1.

tralmente estables que siguen las poblaciones en el modelo de Lotka-Volterra. En los primeros existe una tendencia a volver al ciclo original. En los segundos las pobla-

ciones siguen precisamente los mismos ciclos hasta que alguna influencia externa las desplaza hacia nuevos valores, tras lo cual siguen indefinidamente nuevos ciclos (Begon *et al.* 1986).

El efecto de un predador que selecciona sus presas ha sido tratado a través de estos modelos gráficos desde 1969 (Rosenzweig 1969, 1977; Taylor 1984 y referencias allí citadas). En general, estos modelos plantean que los predadores detectan y capturan preferentemente presas poco hábiles, débiles o viejas y con ello maximizan su eficiencia de caza. La consecuencia de esto es que el número de presas reproductivas es poco afectado al concentrarse la depredación sobre los segmentos no reproductivos de la población (los muy jóvenes o muy viejos). También se ha sugerido (Rosenzweig 1977) que este tipo de predadores elimina individuos de la población de presas que hubieren muerto de todas maneras por efecto de la competencia intraespecífica (hipótesis de la mortalidad compensatoria). Esta es una idea bastante antigua que puede atribuirse a Errington (1956).

En términos gráficos la isoclima de las presas se elevaría porque la eliminación de las presas no reproductivas disminuye la competencia intraespecífica en el segmento reproductivo de la población, lo que, a su vez, permitiría una mayor densidad de equilibrio de los predadores. Como consecuencia, la isoclima de los predadores se movería hacia la izquierda. Esto acarrearía consecuencias tales como un decrecimiento marginal en la estabilidad local del sistema predador-presa, aunque un aumento de la estabilidad global dados los altos números de equilibrio de ambas poblaciones (Rosenzweig 1977; Taylor 1984) (Fig. 4).

Este comportamiento esperado de las isoclinas se basa en el supuesto que el efecto de la depredación sobre los subconjuntos más débiles de la presa no afecta de gran manera la densidad poblacional de equilibrio. Para que esto sea así debe cumplirse que: 1) Debe haber mortalidad compensatoria (un ejemplo de esto son los lobos que comen alces en la isla Royale; véase Taylor 1984, Cap. 4). 2) El valor reproductivo (VR) de los segmentos más

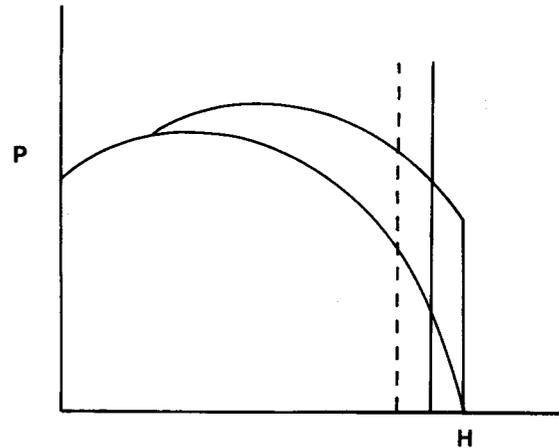


Fig. 4: Modelo gráfico propuesto por Rosenzweig (1977) para describir el efecto de un predador que selecciona de entre sus presas aquellas que son poco hábiles, débiles o viejas. Como consecuencia de esta conducta se elevaría la isoclima de las presas y la isoclima de los predadores se desplazaría hacia la izquierda. Ejes como en la Fig. 1.

Graphic model proposed by Rosenzweig (1977) to describe the effect of a predator which selectively removes old or weak prey. As a consequence of this behavior the prey isocline would move up and the predator isocline would move to the left. Axes like in Fig. 1.

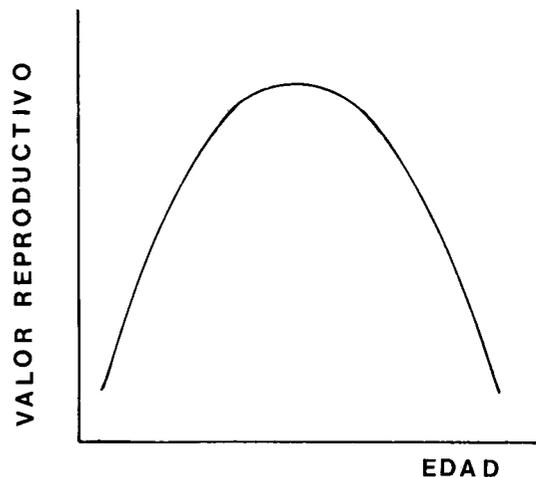


Fig. 5: Trayectoria que debiera seguir el valor reproductivo (VR) con la edad, para que se cumplieran las predicciones de Rosenzweig (1977) respecto al efecto de un predador selectivo.

Trajectory which reproductive values (VR) should follow with age in order to fulfill Rosenzweig's (1977) predictions on the effect of a selective predator.

afectados de la población presa debe ser de la forma que muestra la Fig. 5, es decir, el mayor valor reproductivo debe situarse a

edades intermedias. 3) La vulnerabilidad de las presas debe seguir el patrón mostrado por la Fig. 6, es decir, más baja a edades con máximo valor reproductivo. Según Rosenzweig (1977) el primer supuesto es frecuentemente verificado en situaciones naturales. Según Taylor (1984) el tercer supuesto está bien documentado en la literatura. Sin embargo, como puede verse en la Fig. 7, en que se muestran las formas más comunes que adopta el valor reproductivo (basado en Pianka 1982 y Begon *et al.* 1986), el segundo supuesto no pareciera cumplirse cabalmente. Por esta razón habría que ser cauteloso al elegir la especie a la cual aplicar estos modelos gráficos.

Se podría preguntar, entonces, si existe un efecto diferente sobre ambas isoclinas cuando las presas preferidas son ya sea jóvenes (prerreproductivas), o viejas (post-reproductivas). Esta discusión no está tratada en diez libros de Ecología de consulta regular encontrados en la biblioteca de Biomedicina de la Pontificia Universidad Católica de Chile (i.e., MacArthur & Connell 1966; Krebs 1972; Boughey 1973; Emlen 1973; Roughgarden 1979; Begon & Mortimer 1981; Pianka 1982;

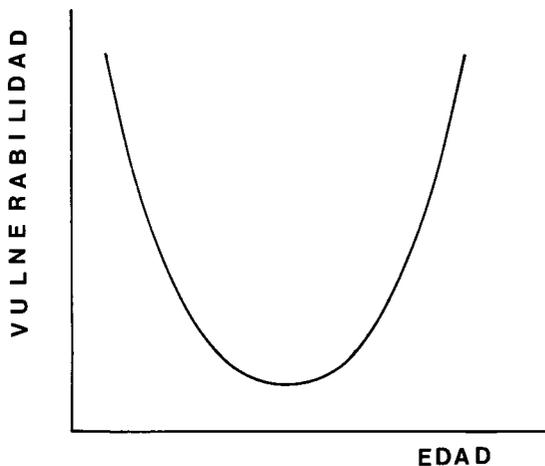


Fig. 6: Trayectoria que debiera seguir la vulnerabilidad de las presas con respecto a la edad, para que se cumplieran las predicciones de Rosenzweig (1977) respecto al efecto de un predador selectivo.

Trajectory which prey vulnerability should follow with age in order to fulfill Rosenzweig's (1977) predictions on the effect of a selective predator.

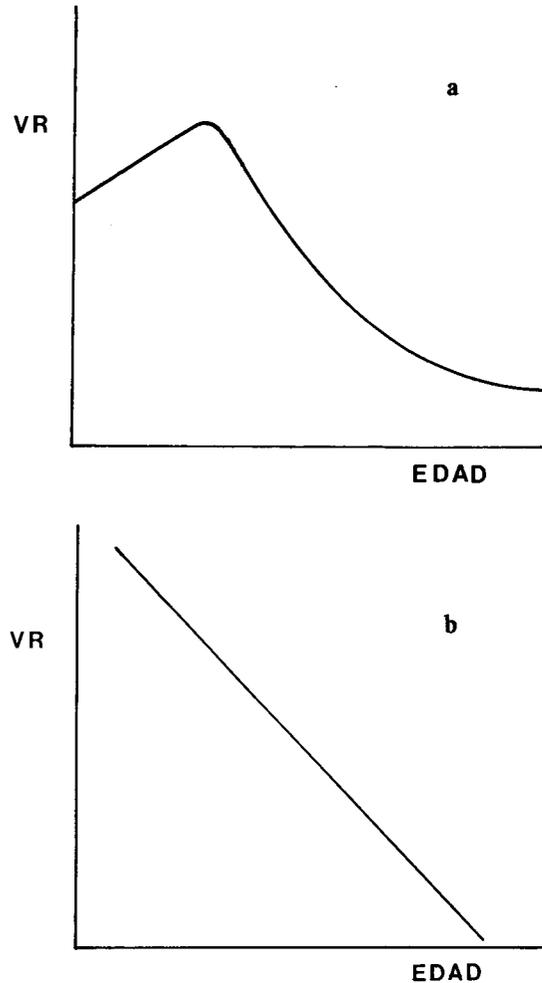


Fig. 7: Representación esquemática de las formas más comunes que adopta el valor reproductivo (VR) en muchas especies. a) Las presas jóvenes tienen un valor reproductivo intermedio; mayor que las presas viejas, pero menor que las de edades medias. b) Las presas jóvenes tienen valores reproductivos no sólo mayores que las presas viejas sino mayores que las de edades medias.

Sketch of the most common reproductive value (VR) curves found in different kinds of organisms. a) Young prey have an intermediate reproductive value, greater than those older but smaller than those of intermediate age. b) Young prey have reproductive values greater than both older and intermediately - aged prey.

Begon *et al.* 1986; Margalef 1986; Fuentes 1989). Esto indica que el tema o bien no presenta interés para los ecólogos, o es materia de debate y no hay claridad al respecto. Cualquiera que sea el caso, lo que sigue a continuación es altamente especulativo y tiene como objetivo explorar

la utilidad de los planos de fase para resolver esta pregunta.

Es común que las presas prerreproductivas tengan valores reproductivos más altos que las postreproductivas (Pianka 1982; Begon *et al.* 1986). Es trivial que las presas viejas no tienen futuro reproductivo y que las jóvenes sí lo tienen, por una cuestión de definición de valor reproductivo (VR depende, entre otros elementos, de la probabilidad de sobrevivencia). En consecuencia, es esperable que los efectos de la depredación sobre estos dos componentes de la población (presas jóvenes y viejas) se reflejen de manera distinta también sobre la población entera. Un depredador atacando presas jóvenes con valor reproductivo mayor que las viejas, pero menor que las de edades intermedias (caso *a* en Fig. 7) podría tener un impacto tal que la isocline de los depredadores se correría hasta $K/2$ (Fig. 8) desde la posición que tiene en el modelo original (Fig. 1).

Esto significaría un aumento de la amplitud del ciclo límite, con lo cual la estabilidad global del sistema disminuiría. La razón del corrimiento hasta $K/2$ se debería a que el depredador estaría removiendo una fracción tal de la población de presas que los pocos juveniles que quedarían soportarían una baja competencia intraespecífica y se podrían reproducir a la máxima tasa posible para su grupo etario. La población no podría llegar a K porque el depredador extraería una fracción importante de la reproducción de la población.

El caso de un depredador atacando presas jóvenes con un valor reproductivo no sólo mayor que el de las presas viejas, sino mayor que el de aquellas de edad media (caso *b* en la Fig. 7) podría llevar a la isocline de los depredadores aún más hacia la izquierda (Fig. 9). Esto significaría un aumento de la amplitud del ciclo límite a niveles que afectarían fuertemente la persistencia del

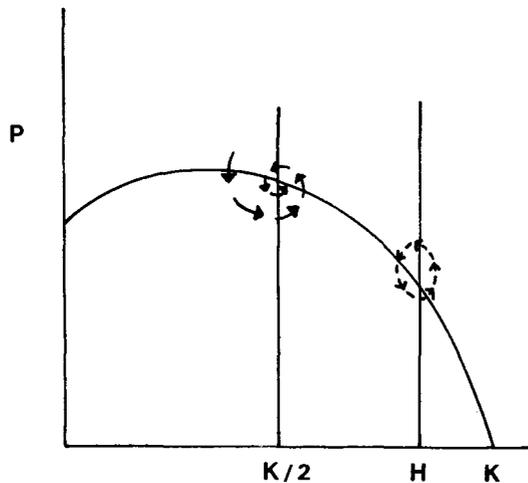


Fig. 8: Efecto sobre la isocline de un depredador cuando ellos atacan individuos jóvenes de una población de presas cuyo VR sigue la trayectoria indicada en la Fig. 7a. La isocline de los depredadores se desplazaría hasta el valor $K/2$ de la población de presas. El equilibrio se alcanzaría por oscilaciones convergentes. Ejes y simbología como en la Fig. 1. K es la capacidad de carga de las presas.

Effect on a predator's isocline when they attack young individuals from a prey population whose reproductive value follows the trajectory indicated in Fig. 7a. The predator's isocline would move to $K/2$. The equilibrium would be reached by means of convergent oscillations. Axes as in Figure 1. K is the prey carrying capacity.

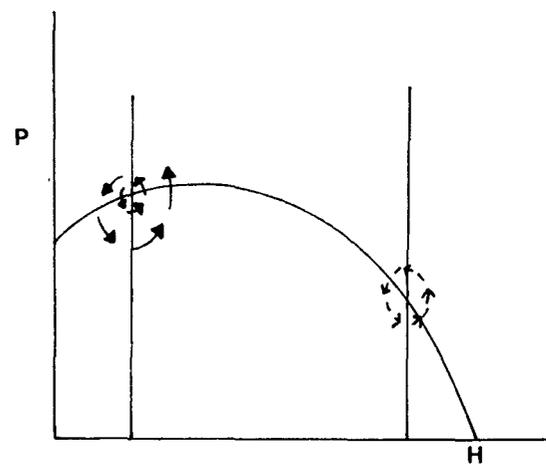


Fig. 9: Efecto sobre la isocline de un depredador cuando ellos atacan individuos jóvenes de una población de presas cuyo VR sigue la trayectoria indicada en la Fig. 7b. La isocline de los depredadores se correría aún más hacia la izquierda que en la situación mostrada en la Fig. 8 y el equilibrio inestable se alcanzaría cuando el sistema se estableciera en un ciclo de límite estable. Ejes y símbolos como en la Fig. 8.

Effect on a predator's isocline when they attack young individuals from a prey population whose reproductive value follows the trajectory indicated in Fig. 7b. The predator's isocline would move even more to the left of the $K/2$ value showed Fig. 8. An unstable equilibrium is found when the system reaches a stable limit cycle. Axes and symbols as in Fig. 8.

sistema. Por lo tanto, la estabilidad global también disminuiría. La razón de este efecto radica en la pérdida sistemática de la fracción más importante para la reproducción total de la población. Por otra parte, el caso de un predador selectivo sobre presas viejas podría ser el previsto por Rosenzweig (1977) (Fig. 4).

En cualquier caso, poca información empírica se ha sometido al análisis de estos modelos gráficos de depredación. La excepción la constituyen los trabajos de Rosenzweig (1969, 1977), donde este autor muestra que es posible explicar las densidades obtenidas de presas y predadores en experimentos de depredación utilizando los planos de fases discutidos. Quizás la falta de evidencia empírica hace difícil investigar la validez de las proposiciones enunciadas aquí. Dadas estas carencias, no deberían despreciarse abundantes bases de datos que existen en nuestro país relacionados con depredación. Existen al menos dos grupos de datos de campo disponibles. El primero se refiere a los trabajos de Fuentes, Jaksic, Simonetti y Yáñez, quienes, durante una década, estudiaron la depredación sobre el conejo español *Oryctolagus cuniculus*, en Chile y España (e.g., Jaksic *et al.* 1979; Jaksic & Yáñez 1980; Fuentes & Jaksic 1980; Jaksic & Soriguer 1981; Simonetti & Fuentes 1982; Jaksic & Ostfeld 1983; Jaksic 1986). Esta información sobre los predadores de conejos se complementa con los estudios sobre ciclos reproductivos de conejos (Zunino & Vivar 1983-1985). El segundo grupo de trabajos utilizables trata sobre la conducta y hábitos predadores de algunas rapaces chilenas (Jaksic *et al.* 1981; Jaksic & Delibes 1987).

Usando la aproximación comentada más arriba y la información disponible en Chile se podrían intentar explicar algunas particularidades que tiene la depredación en estos grupos con respecto a lo que ocurre en otros ecosistemas, donde especies similares están presentes (e.g. Chile versus España o California). Esta tarea excede los propósitos del presente comentario, cuya finalidad ha sido llamar la atención acerca del tipo de preguntas que es posible contestar con una herramienta teórica que casi no ha sido utilizada.

AGRADECIMIENTOS

Este comentario surgió de un seminario bibliográfico que tomé con F. Jaksic. Agradezco sus comentarios, así como los de M. Muñoz y P. Camus. También agradezco a CONICYT la beca que financia mis estudios de doctorado.

LITERATURA CITADA

- BEGON M & M MORTIMER (1981) Population ecology: a unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications, London.
- BEGON M, J HARPER & C TOWNSEND (1986) Ecology: individuals, populations and communities. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- BOUGHEY A (1973) Ecology of populations. Macmillan Publishing Company, New York.
- EMLEN JM (1973) Ecology: an evolutionary approach. Addison-Wesley Publishing Company, Reading, Massachusetts.
- ERRINGTON PL (1956) Factors limiting vertebrate populations. *Science* 124: 304-307.
- FUENTES ER (1989) Ecología: introducción a la teoría de poblaciones y comunidades. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- FUENTES ER & FM JAKSIC (1980) Consideraciones teóricas para el control biológico del conejo europeo en Chile central. *Medio Ambiente* 4: 45-49.
- JAKSIC FM (1986) Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 209-221.
- JAKSIC FM & M DELIBES (1987) A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrate predators differing in species richness: causes, correlations and consequences. *Oecologia* 71: 461-472.
- JAKSIC FM & RS OSTFELD (1983) Numerical and behavioral estimates of predation upon rabbits in mediterranean-type shrublands: a paradoxical case. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 39-49.
- JAKSIC FM & RC SORIGUER (1981) Predation upon the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in mediterranean habitats of Chile and Spain: a comparative analysis. *Journal of Animal Ecology* 50: 269-281.
- JAKSIC FM & JL YAÑEZ (1980) ¿Quién controla las poblaciones de conejos introducidos? *Medio Ambiente* 4: 41-44.
- JAKSIC FM, ER FUENTES & JL YAÑEZ (1979) Spatial distribution of the Old World rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *Journal of Mammalogy* 60: 207-209.
- JAKSIC FM, HW GREENE & JL YAÑEZ (1981) The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- KREBS C (1972) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row Publishers, New York.
- MACARTHUR RH & JH CONNELL (1966) The biology of populations. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- MARGALEF R (1986) Ecología. Ediciones Omega, Barcelona.
- PIANKA E (1982) Ecología evolutiva. Ediciones Omega, Barcelona.
- ROSENZWEIG ML (1969) Why the prey curve has a hump. *American Naturalist* 103: 81-87.

- ROSENZWEIG ML (1977) Aspects of biological exploitation. *Quarterly Review of Biology* 52: 371-380.
- ROSENZWEIG ML & RH MACARTHUR (1963) Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *American Naturalist* 97: 209-223.
- ROUGHGARDEN J (1979) *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. Macmillan Publishing Company, New York.
- SIMONETTI JA & ER FUENTES (1982) Microhabitat use by European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile: are adult and juvenile patterns the same? *Oecologia* 54: 55-57.
- TAYLOR RJ (1984) *Predation*. Chapman & Hall, New York.
- ZUNINO S & C VIVAR (1983-1985) Ciclo reproductor de los conejos en Chile central. I. Madurez y relación sexual. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 16: 101-110.