

Regulación de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional de los depredadores: modificación a una clase de modelos de depredación

Regulation of the predators' intrinsic rate of population growth: modification of a class of predator-prey models

RODRIGO RAMOS-JILIBERTO¹ y EDUARDO GONZALEZ-OLIVARES²

¹Instituto de Biología; ²Instituto de Matemáticas, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile

¹ E-mail: rramos@aix1.ucv.cl ² E-mail: ejgonzal@aix1.ucv.cl

RESUMEN

Se propone sobre bases biológicas teóricas y analiza matemáticamente un modelo logístico razón-dependiente en tiempo continuo para la interacción depredador-presa simple. El modelo se genera incluyendo un tipo de regulación denso-independiente sobre la tasa de crecimiento per cápita de la población de depredadores, función de la tasa de ingestión de presas. Este mecanismo de regulación opera conjuntamente con el componente logístico denso-dependiente. Las propiedades formales, estáticas y dinámicas que emergen del análisis del modelo son consideradas verosímiles y plausibles.

Palabras clave: modelos biomatemáticos, depredación, respuesta funcional, transferencia energética, ecología de poblaciones.

ABSTRACT

A logistic ratio-dependent continuous-time model for single predator-prey interaction is proposed on theoretical biological basis, and it is mathematically analyzed. The model arises by including a kind of density-independent regulation on the predators' per capita rate of population growth, as a function of ingestion rate or preys. This regulation mechanism operates together with the logistic density-dependent component. The formal, static and dynamic properties rising from the analysis are considered credible and plausible.

Key words: biomathematical models, predation, functional response, energy transfer, population ecology.

INTRODUCCION

Un objetivo central en ecología es explicar y predecir los patrones dinámicos de abundancia de las poblaciones naturales. La regulación de la abundancia de una población de nivel trófico i , observada bajo una escala temporal adecuada en consideración a su ciclo de vida, opera en último término a través de las tasas de incorporación de energía y materiales en los niveles i e $i + 1$. Asimismo la incorporación, retención y asignación de estos recursos en el individuo, a diversos procesos como crecimiento, reproducción y protección, definen de manera fundamental la adecuación biológica de los organismos integrados en sistemas de mayor orden. En síntesis, y en forma general, la variación del

tamaño de una población depende de cuánto ésta consume y cuánto es consumida.

Las interacciones que involucran transferencias directas de energía y materiales a elementos de las redes tróficas pueden ser incluidas de modo general dentro de la categoría de interacciones depredador-presa, aceptando así que todos los organismos somos, en sentido amplio, depredadores (Gutiérrez et al. 1994).

Si al razonamiento anterior adjuntamos cierta evidencia empírica y observacional acerca del impacto de la depredación en sistemas naturales (por ejemplo Brooks & Dodson 1965, Zaret 1980, Hulbert & Mulla 1981, Kerfoot 1987, Scavia & Fahnenstiel 1988, Sterner 1989, Güde 1989, Gliwicz & Pijanowska 1989, Richman et al. 1990,

Gophen & Serruya 1990, Lampert 1992 para el caso de asociaciones planctónicas), es posible entender la importancia que ha tenido el estudio de la interacción depredador-presa dentro de la teoría ecológica y el reconocimiento que se le otorga como fuerza gravitante en los procesos de estructuración de las comunidades. Al igual que para otras materias, las aproximaciones al estudio de la depredación pueden ser, exclusivamente o en combinación, de tipos estadístico-de campo, experimental, o teórico. Dentro de este último, la modelación matemática de la dinámica de las poblaciones de un sistema depredador-presa ha sido valiosa por permitir, a través del desarrollo de modelos "estratégicos" (May 1973) o "modelos" sensu stricto (Maynard-Smith 1974), entender a través de la organización de las soluciones de los modelos, algunas características dinámicas esenciales de aquellos sistemas que satisfagan los supuestos sobre los que descansan dichos modelos (May 1981). Es posible obtener, así, una diversidad de hipótesis para ser sometidas a prueba experimental u observacionalmente. Por otro lado, el trabajo con modelos "tácticos" (May 1973) o "simulaciones" (sensu Maynard-Smith 1974) se ha constituido en una herramienta importante en el manejo o control de ciertas poblaciones de interés económico.

La mayoría de los modelos generales depredador-presa en tiempo continuo que se encuentran en la literatura ecológica corresponden a los del tipo Lotka-Volterra, los cuales se construyeron en base al principio de acción de masas, que asume que la respuesta numérica de las poblaciones que componen el sistema es proporcional al producto de las densidades poblacionales de las mismas (Wangersky 1978, Berryman 1992). Los modelos originales de Lotka-Volterra presentan propiedades dinámicas pobres e intuitivamente inaceptables como la ocurrencia, dentro del plano de fase, de ciclos con estabilidad neutral en torno al punto de intersección de las isoclinas (May 1981, Getz 1991). Esto implica que la amplitud de los ciclos queda definida por las condiciones iniciales, a la vez que los tamaños de las poblaciones del sistema responderían fluctuando de modo errático frente a cambios estocásticos del ambiente. Por otra parte, este modelo supone

una respuesta funcional de los depredadores lineal y no-asintótica, predice un crecimiento ilimitado de las presas en ausencia de depredadores y también presenta comportamientos inconsistentes con observaciones de campo conocidos como "paradoja del enriquecimiento" (Rosenzweig 1971, Berryman 1992, Scheffer & de Boer 1995) y "paradoja del control biológico" (Arditi & Berryman 1991, Berryman 1992). Estas características dinámicas de los modelos Lotka-Volterra están asociadas con la simplicidad de sus propiedades estáticas, concretamente la forma rectilínea de las isoclinas de ambas poblaciones y sus orientaciones paralelas a los ejes cartesianos del plano de fase.

La aplicación de la teoría logística a la modelación de sistemas depredador-presa (ver Berryman et al. 1995a, 1995b) parece haber sido introducida por primera vez por Leslie (1948) quien, además, incorpora explícitamente la dependencia de la tasa de crecimiento poblacional de los depredadores respecto del cociente (razón) entre las biomásas poblacionales de depredadores y presas. El sistema depredador-presa, constituido ahora por un par acoplado de ecuaciones diferenciales que incluyen un término de autorregulación denso-dependiente, ofrece isoclinas curvilíneas e inclinadas que se asocian a un comportamiento dinámico que resuelve algunos de los cuestionamientos más importantes que tienen los modelos tipo Lotka-Volterra, es decir, las trayectorias dentro del plano de fase son atraídas hacia un ciclo de límites estables o bien hacia un punto de equilibrio no trivial (Berryman 1992). Al mismo tiempo, la dinámica de este tipo de sistemas ya no conduce a las paradojas de enriquecimiento y control biológico.

Entre los modelos biomatemáticos logísticos razón-dependientes (sensu Berryman 1992, Berryman et al. 1995b) para la dinámica de un sistema simple de un depredador y una presa, uno de los más citados en la literatura corresponde al siguiente (May 1973, May 1981, Wollkind et al. 1988, Murray 1989, Collings 1995):

$$x' = x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{ky}{D+x} \right] \quad (1.a)$$

$$y' = yR \left(1 - \frac{y}{nx} \right) \quad (1.b)$$

Este sistema servirá como punto de partida en el presente trabajo, donde x e y representan la densidad poblacional de las presas y de los depredadores respectivamente, K la capacidad de carga para la población de presas, k es el valor hacia el cual tiende la tasa de ingestión de un depredador cuando el número de presas es suficientemente grande, D es la constante de media-saturación la cual corresponde a cierto número de presas por sobre el cual la capacidad de ataque del depredador comienza a saturarse, r y R son las tasas intrínsecas per cápita de crecimiento natural de la población de presas y de la de depredadores respectivamente, y n una constante de proporcionalidad entre la capacidad de carga de la población de depredadores y la densidad de las presas.

El propósito de este trabajo es presentar y examinar analíticamente un modelo depredador-presa que, en base a consideraciones biológicas teóricas, se genera a partir de una modificación a (1). Para ello, nos concentraremos, primeramente, en la ecuación (1.b) que define la variación de tamaño de la población de depredadores en el tiempo. En esta ecuación se asume que el crecimiento de la población de depredadores es de tipo logístico. Esto significa que existe una capacidad de crecimiento poblacional per cápita máximo (expresado por R), la cual se manifiesta en condiciones de mínimo hacinamiento, es decir, con y cercano a 0. Esta potencialidad de crecimiento per cápita máximo es restringida por un término denso-dependiente de la forma $(1-y/K_y)$, siendo K_y la capacidad de carga del medio ambiente respecto de la población depredadora, si no se consideran explícitamente las interacciones con las presas. Este término denso-dependiente hace disminuir linealmente la tasa per cápita realizada de crecimiento poblacional a medida que aumentan la densidad y hacinamiento de los depredadores, hasta alcanzar un valor cero cuando los depredadores alcanzan su capacidad de carga (K_y). En el modelo (1) se supone que la capacidad de carga de la población de depredadores es variable y dependiente de la cantidad de presas disponible en cada momento. El parámetro K_y queda, entonces, expresado por el producto nx , esto es: $y'/y = R(1-y/nx)$, con $y' = 0$ cuando $y = nx$.

Este supuesto es valioso pues destaca la influencia del estado de la población presa sobre la respuesta numérica de la población de depredadores. Sin embargo, la expresada relación lineal entre el número de presas y la capacidad de carga de los depredadores podría reemplazarse apropiadamente por una función diferente (May 1973).

En este trabajo se obviará cualquier posible modificación a la expresión de la capacidad de carga y se hará referencia, principalmente, al parámetro (R), que da cuenta de la tasa intrínseca de crecimiento per cápita de los depredadores, en condiciones de no hacinamiento (cuando y tiende a cero).

EL MODELO

El modelo logístico básico de crecimiento poblacional que se ocupa en (1.b) supone que existe una tasa intrínseca de crecimiento per cápita que se realiza cuando la densidad poblacional de los depredadores es mínima (cercana a cero). Luego, el valor de y'/y se reduce sólo como consecuencia del aumento de la densidad y , efecto que opera de forma lineal y negativa sobre y'/y .

Lo que aquí se propone es que la tasa per cápita de crecimiento poblacional de los depredadores en condiciones de no hacinamiento (cuando y tiende a cero) debe expresarse no como una constante, sino como una función dependiente de la tasa de incorporación de energía vía ingestión (e implícitamente asimilación) de las presas por parte de sus depredadores, es decir,

$$R = R(x) = s \frac{kx}{x + D} \tag{2}$$

donde s expresa una eficiencia de conversión de presas ingeridas a biomasa de los depredadores.

La tasa per cápita de transferencia energética desde la población presa hacia los organismos depredadores en función de la densidad de la población de presas, se expresa aquí como respuesta funcional Holling tipo II (Holling 1959, Emlen 1984, Taylor 1984), que tiene forma de una curva monotónicamente creciente hasta un valor de saturación

k de la ordenada. De este modo, la respuesta funcional de los depredadores al aumento en la densidad de sus presas queda incorporada explícitamente en las dos ecuaciones que forman el sistema. Primero, como factor que explica la tasa de remoción de presas por parte de los depredadores (ecuación 1.a) y, segundo, como factor de proporcionalidad al balance entre natalidad y mortalidad de los depredadores en condiciones de no hacinamiento (ecuación 1.b). Es importante señalar que, por simplicidad, se ha mantenido la forma explícita de respuesta funcional que aparece en la ecuación (1.a), pero esta función bien podría ser modificada conforme a Getz (1991), o bien puede ser reemplazada por otro tipo distinto (Taylor 1984). La ecuación (1.b) puede expresarse ahora de la forma:

$$y' = \frac{skxy}{x + D} - \frac{sky^2}{nx + nD} \quad (3)$$

Brevemente, señalaremos las bases fisiológicas sobre las que se apoya nuestra proposición biomatemática.

La secuencia de procesos que conduce a la incorporación y utilización de energía por parte de un organismo consumidor podría resumirse de la manera que muestra la figura 1. El tránsito de la energía desde la biomasa retenida en los individuos presa hasta biomasa retenida en el consumidor ocurre, entre dos etapas sucesivas, con ciertas eficiencias en la captación (a), asimilación (b), y retención (c) energéticas. La diferencia entre la asimilación y la producción corresponde al gasto de mantención estructural y funcional del organismo, y los excedentes de energía que se van acumulando en el individuo (producción), se utilizan en procesos de crecimiento somático o en reproducción, que conlleva al crecimiento poblacional (Figura 1).

Si suponemos, simplificado, la fracción de la producción que se utiliza en reproducción y las eficiencias de transición (Fig. 1), como independientes de la densidad de sus presas, es aceptable que la cantidad neta de energía asignada a reproducción dependa directamente de la cantidad de energía incorporada a los organismos. Esto justifica la proposición de dependencia, dentro de cierto rango, de la tasa instantánea per cápita de

natalidad de los depredadores respecto de la tasa instantánea per cápita de ingestión de presas por parte de los mismos.

Por otra parte, la incorporación de una cantidad de energía menor a la requerida para satisfacer los gastos de mantención individual conlleva a la pérdida de biomasa a medida que transcurre el tiempo, hasta alcanzarse la muerte de los organismos. Esto justifica la proposición de dependencia, dentro de cierto rango, de la tasa instantánea per cápita de mortalidad de los depredadores respecto de la tasa instantánea per cápita de ingestión de presas por parte de los mismos (Fig. 2).

En la figura 2 se muestra la relación supuesta entre las tasas instantáneas per cápita de natalidad y mortalidad respecto de la tasa instantánea per cápita de ingestión. El área achurada de la figura representa el conjunto de diferencias entre natalidad y mortalidad para un determinado nivel de ingestión. Cada una de estas diferencias corresponde a los valores de y'/y , que se presentan negativos en la subárea izquierda, y positivos en la subárea derecha. El punto "i" indica la ingestión necesaria para satisfacer los gastos de mantención individual, y "j" es la proyección sobre la abscisa del punto de intersección entre las curvas de natalidad y mortalidad, lo cual indica el nivel de ingestión necesario para obtener un incremento poblacional per cápita igual a cero.

De acuerdo a lo expresado, se sostiene que la tasa de ingestión de presas por los depredadores, expresada en función de la densidad de las presas como respuesta funcional, no

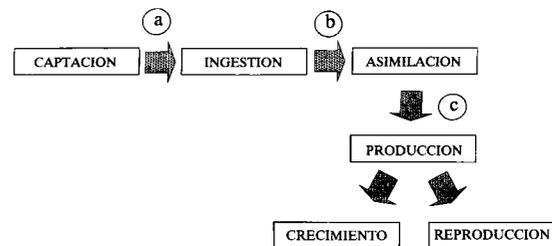


Fig. 1: Secuencia de procesos individuales involucrados en la obtención y utilización de energía. a, b y c, señalan eficiencias en la captación, asimilación y retención de la energía por parte de los organismos depredadores.

Sequence of individual processes involved in the harvesting and utilization of energy. a, b and c, are efficiencies of harvesting, assimilation and retention of energy by predators, respectively.

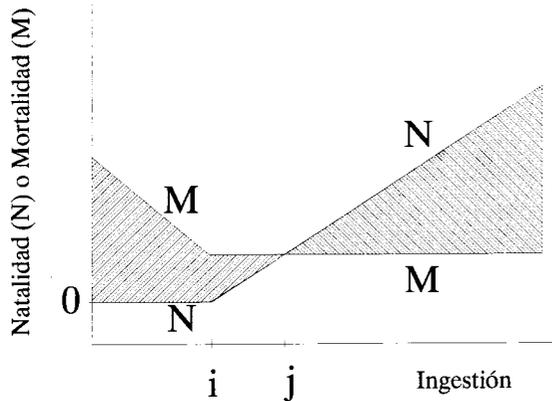


Fig. 2: Forma supuesta de dependencia de las tasas de natalidad (N) y mortalidad (M), respecto de la ingestión de los organismos que componen la población de depredadores. El área achurada corresponde a los valores de la tasa per cápita de crecimiento poblacional, los cuales son negativos por debajo del punto "j" y positivos por sobre el mismo punto; "i" señala el nivel de ingestión capaz de sostener una producción individual igual a 0.

Assumed form of the dependency of birth rate (N) and death rate (M), on predators ingestion rate. The shaded area corresponds to the values of per capita population growth rate, which are negatives below point "j", and positives above it; "i" indicates the ingestion level that enable an individual production rate equal to zero.

sólo afecta la tasa de ingreso de nuevos individuos a la población, como se ha propuesto en Emlen (1984), sino también afecta la tasa de egresos. El balance entre ambas tasas es, en condiciones de denso-independencia, expresado por el parámetro R en (1.b), y su remplazo por la función propuesta en (2) da cuenta de manera simple, primeramente, de la dependencia positiva de y'/y en condiciones de no hacinamiento, respecto de la tasa de ingestión de los depredadores y , segundo, da cuenta, como queda expresado con claridad en (3), de la modificación formal de la tasa de ingresos y egresos de individuos de la población, como consecuencia de las tasas de ingestión, en condiciones denso-independientes. Nótese que el efecto negativo del hacinamiento sobre el crecimiento poblacional de los depredadores (regulación denso-dependiente) queda cualitativamente intacto (Fig. 3).

El modelo para la interacción depredador-presa que se propone en este trabajo está representando por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales no lineales:

$$x' = x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{ky}{x + D} \right] \quad (4.a)$$

$$y' = \left(xs \frac{ky}{x + D} \right) \left(1 - \frac{y}{nx} \right) \quad (4.b)$$

RESULTADOS Y DISCUSION

Sobre una base conceptual, se proponen modificaciones formales al sistema depredador-presa (1), cuyo estudio puede consultarse en Murray (1989) desde una perspectiva analítica y en Wollkind et al. (1988) desde una aproximación numérica. El análisis del comportamiento matemático del modelo (4) se da en el Apéndice.

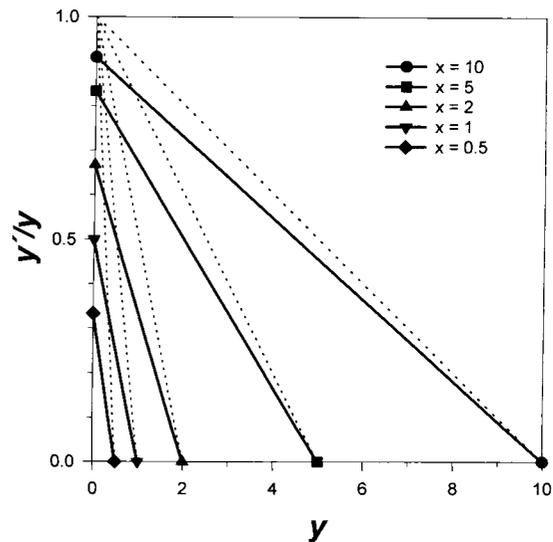


Fig. 3: Variación de la tasa per capita de crecimiento poblacional (y'/y) en función de la densidad poblacional (y) y de la concentración de recurso trófico (x), en líneas continuas, según modelo 4b (ver texto). Para comparar se muestra, en líneas punteadas, las relaciones equivalentes según modelo 1b (ver texto) donde la tasa per cápita de crecimiento poblacional cuando la densidad poblacional tiende a cero, es constante (R). Para este ejemplo, $sk = n = K = R = 1$.

Variation of the per capita rate of population increase (y'/y), in solid lines, as a function of population density (y) and trophic resource concentration (x), according to model 4b (see text). For comparison it is shown, in dotted lines, the equivalent relationship according to model 1b (see text) in which the per capita rate of population increase when the population density tends to zero, is a constant (R). In this example, $sk = n = D = R = 1$.

La existencia de una tasa "intrínseca" de incremento poblacional, que se realiza cuando y tiende a cero como condición necesaria y suficiente, implica que, en dichas circunstancias, la densidad absoluta del recurso trófico no tiene ningún efecto instantáneo sobre el crecimiento de la población de depredadores. El modelo (1b) supone subsecuentemente que el único factor causante de una disminución directa de la tasa per cápita de crecimiento poblacional es la densidad de la propia población.

El modelo (4) propone una explicación distinta, puesto que el crecimiento denso-independiente se convierte en una función de la densidad actual de la población que sirve como alimento. Esta función contiene un término intrínseco (sk), definido por las características morfofisiológicas de los organismos depredadores a través de su capacidad máxima de ingestión en abundancia de presas y de las eficiencias de asimilación y retención energéticas. De este modo, la tasa instantánea de crecimiento per cápita cuando y tiende a cero deja de ser una constante intrínseca independiente de la abundancia absoluta de recurso alimenticio.

Puede observarse en la ecuación (4b) que el comportamiento de y'/y con respecto a y es una recta con pendiente igual a $-(sk)/[n(x + D)]$ e intercepto igual a $(skx)/(x + D)$, cuyo valor tiende a sk cuando x tiende a infinito. Asimismo, se observa que la recta corta inferiormente a la abscisa cuando $y = nx$ (Fig. 3). En la figura 3 se muestra que, para un conjunto cualquiera de valores de x , el resultado cuantitativo de y'/y es diferente comparado con el obtenido a partir del modelo original (1b). Además, esta diferencia es mayor cuanto menor sea la densidad poblacional de los depredadores y menor también la de las presas. Este efecto se explica por el doble origen del mecanismo propuesto de regulación de la población de depredadores, puesto que a la autorregulación denso-dependiente cuantificada por R/nx en la ecuación logística original (y por $sk/[n(x + D)]$ en el modelo (3)), se agrega aquí una regulación independiente de la densidad de consumidores, que afecta la tasa máxima de crecimiento per cápita cuando y tiende a cero.

Los resultados del análisis matemático del modelo propuesto (4) indican:

1. Presencia de un punto de equilibrio no trivial dentro del primer cuadrante.
2. Para el universo de valores positivos de parámetros, que es donde éstos tienen sentido biológico, puede existir un único ciclo límite estable dentro del primer cuadrante del plano de fase, donde el punto de equilibrio no trivial se comportaría como un atractor para los puntos que se encuentren fuera del ciclo y como repulsor para los puntos que se encuentren por dentro de éste. La presencia o ausencia del ciclo dependerá de la relación entre los valores de los parámetros (ver Apéndice).
3. La posición del punto de equilibrio no trivial dentro del plano de fase del sistema reparametrizado corresponde al punto en donde se cruzan las isoclinas de los depredadores y de las presas. Dado que la isoclina de los depredadores en este sistema es la recta $y = x$, la posición del punto de equilibrio depende sólo de la forma de la isoclina de las presas, la cual está definida por los parámetros $R = r/(kn)$ y $A = D/K$.

Wollkind et al. (1988) y Collings (1995) demuestran, utilizando herramientas de simulación numérica, la presencia de un ciclo límite estable y uno inestable al aplicar una forma del modelo (1) a un sistema particular. Esas propiedades dinámicas del sistema son, a nuestro juicio, difíciles de atribuir en forma general a los sistemas depredador-presa, a la vez que imposibles de detectar mediante un análisis puramente gráfico basado, como se sugiere, generalmente, a partir de Rosenzweig & MacArthur (1963), en la forma de las isoclinas en el plano de fase (Berryman 1992). Coleman (1983) afirma que no se conocen aún ejemplos de sistemas naturales o de laboratorio en los cuales se presente más de un ciclo límite estable. Y aunque hipotéticamente sea concebible su existencia, el encontrar uno de estos ejemplos o construirlo en laboratorio es calificado como un "proyecto casi imposible" (Coleman 1983). La posibilidad de un único ciclo límite en el modelo propuesto (4) le confiere, por tanto, características dinámicas familiares desde una perspectiva biológica.

Si se acepta la justificación expuesta en este trabajo, el modelo (4) resulta concep-

tualmente más rico que (1), aunque las características dinámicas generales del sistema propuesto resultan cualitativamente similares a las de los sistemas del tipo (1). Cabe hacer notar, sin embargo, que las soluciones numéricas del sistema (4) son cuantitativamente diferentes a las de (1).

En el modelo (1b) se ocupa en forma casi inalterada el modelo logístico básico, el cual es más razonable y explicativo cuando un recurso se hace limitante como consecuencia del hacinamiento, pero la disponibilidad absoluta del recurso es constante, como podría ser con el espacio. Dentro de un sistema depredador-presa, la dinámica de ambas poblaciones están causalmente acopladas, por lo que se espera que el recurso trófico de los depredadores (las presas) por lo general fluctúe en el tiempo. La sola variación de la capacidad de carga para los depredadores como función de la densidad de presas (modelo (1)) es conceptualmente insuficiente, debido a que no da cuenta de la tasa de aproximación del tamaño poblacional de los depredadores a su actual densidad de equilibrio, en función de la oferta trófica. El modelo (4b) es una posibilidad de descripción más realista, por incluir un tipo de regulación denso-independiente de la población de depredadores y más general que (1b) puesto que cuando la densidad de presas tiende a infinito, la ecuación (4b) se reduce a la (1b).

Las características dinámicas que se derivan de la modificación propuesta (2) para la ecuación (1b) resultan en cierto sentido análogas a las que aparecen en la modificación que utilizaron Gilpin, Case & Ayala (1976) para el crecimiento logístico de una población simple, los que agregaron un parámetro como potencia de la función denso-dependiente de autorregulación. La forma de modificación aquí propuesta, en cambio, no aumenta el número total de parámetros del sistema (comparar los sistemas de ecuaciones (1) y (4)), lo que resulta conveniente atendiendo a que frecuentemente, por razones de interpretabilidad ecológica y restricciones analíticas, se ha criticado la complejización matemática innecesaria en la construcción de modelos de tipo estratégico (Maynard Smith 1974, Wangersky 1978). Habría que analizar críticamente, no obstante, el número y plausibilidad de los supuestos que sostienen al modelo (4) en rela-

ción al (1), también como posibles criterios de complejidad y verosimilitud.

Finalmente, cabe destacar que Berryman et al. (1995a, 1995b siguiendo a Royama 1992) exigen la presencia de cuatro atributos formales mínimos para que un modelo depredador-presa pueda considerarse ecológica y biológicamente razonable a la vez que realista y verosímil. El modelo propuesto (4), que bajo el formalismo de Berryman (1992) y Berryman et al. (1995b) se clasifica como tipo "logístico razón-dependiente", presenta todos los atributos pertinentes que se exigen para otorgarle plausibilidad y credibilidad sobre la base de los criterios aludidos. Al mismo tiempo, las propiedades estáticas del modelo (4) (Fig. 4) permiten afirmar la inexistencia de los problemas asociados a las "paradojas del enriquecimiento y del control biológico" que disminuyen el valor teórico de otras clases de modelos tróficos.

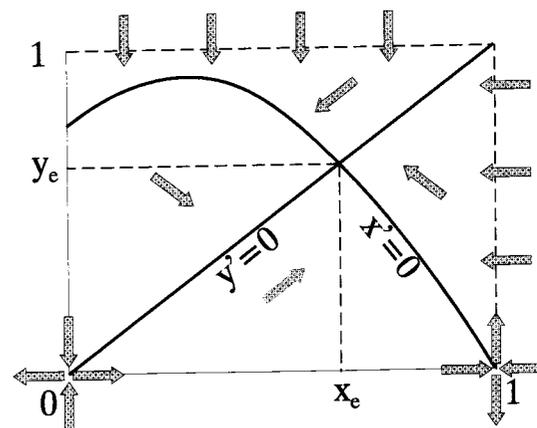


Fig. 4: Región invariante del modelo (A-2). Se muestran las isoclinas para la población de depredadores ($y' = 0$) y de presas ($x' = 0$), así como las densidades poblacionales de equilibrio no trivial (y_e y x_e). Las flechas indican la dirección de las trayectorias.

Invariant region of the model (A-2). The isoclines for predators ($y' = 0$) are shown, together with non-trivial equilibrium population densities (y_e and x_e). The arrows show the direction of trajectories.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Luis Zúñiga y Dr. Raúl Fierro por haber revisado críticamente el manuscrito, a tres revisores anónimos por la lucidez de sus comentarios. Este trabajo es financiado por la Dirección General de Investigación y Postgrado de la Universidad Católica de Valparaíso.

LITERATURA CITADA

- ARDITI R & AA BERRYMAN (1991) The biological control paradox. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 32.
- BEGON M, JL HARPER & CR TOWNSEND (1986) *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. xii + 876 pp.
- BERRYMAN AA (1992) The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73: 1530-1535.
- BERRYMAN AA, J MICHALSKY, AP GUTIERREZ & R ARDITI (1995a) Logistic theory of food web dynamics. *Ecology* 76: 336-343.
- BERRYMAN AA, AP GUTIERREZ & R ARDITI (1995b) Credible, parsimonious and useful predator-prey models—a reply to Abrams, Gleeson, and Sarnelle. *Ecology* 76: 1980-1985.
- BRAUN M (1990) *Ecuaciones diferenciales y sus aplicaciones*. Grupo Editorial Iberoamericana, México D. F. xviii + 543 pp.
- BROOKS JL & SI DODSON (1965) Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- COLEMAN CS (1983) Hilbert's 16th problem: how many cycles? En: Braun M, CS Coleman & D Drew (eds). *Differential equations models: 279-297*. Springer-Verlag, New York.
- COLLINGS JB (1995) Bifurcation and stability analysis of a temperature-dependent mite predator-prey interaction model incorporating a prey refuge. *Bulletin of Mathematical Biology* 57: 63-76.
- EMLEN JM (1984) *Population biology. The coevolution of population dynamics and behaviour*. Macmillan Publishing Company, New York, xii + 547 pp.
- GETZ WM (1991) A unified approach to multispecies modeling. *Natural Resources Modeling* 5: 393-421.
- GILPIN ME, TJ CASE & FJ AYALA (1976) Theta selection. *Mathematical Biosciences* 32: 131-140.
- GLIWICZ ZM & J PIJANOWSKA (1989) The role of predation in zooplankton succession. En: Sommer U (ed) *Plankton ecology. Succession in plankton communities: 253-296*. Springer-Verlag, New York.
- GOPHEN M & S SERRUYA (1990) Fish predation effects on plankton community structure in large lakes: Lake Kinneret. En: Tilzer MM & C Serruya (eds) *Large lakes. Ecological structure and function: 645-660*. Springer-Verlag, New York.
- GÜDE H (1989) The role of grazing on bacteria in plankton succession. En: Sommer U (ed) *Plankton ecology. Succession in plankton communities: 337-364*. Springer-Verlag, New York.
- GUTIERREZ AP, NJ MILLS, SJ SCHREIBER & CK ELLIS (1994) A physiologically based tritrophic perspective on bottom-up-top-down regulation of populations. *Ecology* 75: 2227-2242.
- HASSARD BD, ND KARARINOFF & YH WAN (1981) Theory and applications of Hopf bifurcation. *Lectures Notes Series* 41, London Mathematical Society, Cambridge University Press. 311 pp.
- HOLLING CS (1959) The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- HURLBERT SH & MS MULLA (1981) Impacts of mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation on plankton communities. *Hydrobiologia* 83: 125-151.
- KERFOOT WC (1987) Cascading effects and indirect pathways. En: Kerfoot WC & A Sih (eds) *Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities: 57-70*. University Press of New England, Hanover.
- LAMPERT W (1992) Zooplankton vertical migration: implications for phytoplankton-zooplankton interactions. *Achiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 35: 69-78.
- LESLIE PH (1948) Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
- MAY RM (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton. 261 pp.
- MAY RM (1981) Models for two interacting populations. En: May RM (ed) *Theoretical ecology. Principles and applications: 78-104*. Second edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MAYNARD-SMITH J (1974) *Models in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. xii + 146 pp.
- MURRAY JD (1989) *Mathematical biology. Biomathematics text* 19. Springer-Verlag, Berlin. xiv + 767 pp.
- RICHMAN S, DK BRANSTRATOR & M HUBER-VILLEGAS (1990) Impact of zooplankton grazing on phytoplankton along a trophic gradient. En: Tilzer MM & C Serruya (eds) *Large lakes. Ecological structure and function: 592-614*. Springer-Verlag, New York.
- ROSENZWEIG ML (1971) Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171: 385-387.
- ROSENZWEIG ML & RH MACARTHUR (1963) Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *American Naturalist* 97: 209-223.
- SCAVIA D & GL FAHNENSTIEL (1988) From picoplankton to fish: complex interactions in the Great Lakes. En: Carpenter SR (ed) *Complex interactions in lake communities: 85-97*. Springer-Verlag, New York.
- SCHEFFER M & RJ DE BOER (1995) Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment. *Ecology* 76: 2270-2277.
- STERNER RW (1989) The role of grazers in phytoplankton succession. En: Sommer U (ed) *Plankton ecology. Succession in plankton communities: 107-170*. Springer-Verlag, New York.
- TAYLOR RJ (1984) *Predation. Population and community biology series*, Chapman & Hall, New York. viii + 166 pp.
- WANGERSKY PJ (1978) Lotka-Volterra population models. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 189-218.
- WOLLKIND DJ, JB COLLINGS & JA LOGAN (1988) Metastability in a temperature-dependent model system for predator-prey mite outbreak interactions on fruit trees. *Bulletin of Mathematical Biology* 50: 379-409.
- ZARET TM (1980) *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven. 180 pp.

APENDICE

El modelo de tipo Kolmogorov para la interacción depredador-presa que se propone, está representado por el sistema de ecuaciones diferenciales no lineales siguiente:

$$\begin{aligned} x' &= x \left[r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{ky}{x+D} \right] \\ y' &= \frac{skxy}{x+D} \left[1 - \frac{y}{nx} \right] \quad (A-1) \end{aligned}$$

que no está definido para $x = 0$, y el cual es analizado matemáticamente en los puntos de equilibrio del primer cuadrante $\Gamma = (R_0^+)^2$, donde tiene sentido biológico, utilizando el análisis local de los puntos hiperbólicos (criterio de Routh-Hurwitz, May 1974), teorema de Poincaré-Bendixon (Murray 1989) y bifurcaciones de Hopf (Hassard et al. 1981).

Redefiniendo las variables y agrupando los parámetros del sistema A-1, se obtiene el sistema adimensional con sólo tres parámetros, dado por las ecuaciones:

$$\begin{aligned} \dot{x}' &= x \left[R(1-x) - \frac{y}{x+A} \right] \\ \dot{y}' &= \frac{Sxy}{x+A} \left[1 - \frac{y}{x} \right] \end{aligned} \quad (A-2)$$

donde $A = D/K$; $R = r/(kn)$; $S = s/n$ y el punto sobre las variables x e y indica un reescalamiento en el tiempo, dado por $T = knt$ por lo que $x_{(n)} = x^{(v)}/nK$, (aquí (n) indica la nueva variable y (v) es la variable original). Claramente, A , R y S son positivos. Nótese que $A < 1$ pues, lógicamente, $D < K$. Este reescalamiento predice que para el estudio cualitativo del sistema A-1, no es imprescindible conocer cada uno de los seis parámetros originales, sino que basta conocer las relaciones entre ellos, destacando la relevancia de cada uno.

Las isoclinas del sistema A-2 son el eje x , la recta $y = x$ (isoclina de los depredadores) y la parábola $y = R(1-x)(x+A)$ (isoclina de las presas). Nótese que la isoclina de las presas tiene como punto máximo el punto (x_{max}, y_{max}) , donde $x_{max} = (1-A)/2$ e $y_{max} = [R(1+A)^2]/4$, y se cumple además que $x_e > x_{max}$.

Los puntos de equilibrio ocurren en los puntos $P_1 = (1,0)$, cuando las presas tienen su máximo valor y en $P_e = (x_e, y_e)$ donde:

$$y_e = x_e = \frac{H + \sqrt{H^2 + 4R^2A}}{2R} \quad (A-3)$$

Con $H = R(1-A)-1$, la cantidad subradical es siempre positiva y mayor que $|H|$, entonces siempre $P_e = (x_e, y_e)$ está en el primer cuadrante.

Al tomar los parámetros valores positivos, se tiene que la región:

$$K_e = \{(x, E) \in \Gamma \mid 0 \leq x \leq 1 \text{ e } 0 \leq y \leq 1\}$$

es positivamente invariante en el espacio de fase. Es decir, toda trayectoria que comienza en K_e permanece en ella (Fig. 4), puesto que:

- i) La cantidad $R(1-x)(x+A) - y < 0$, para todo $x > 1$.
- ii) $x-y < 0$ para todo $y > x$ y $x < 1$.
- iii) Los ejes $x = 0$ e $y = 0$ son espacios invariantes del sistema (A-3).

Por teorema de Poincaré-Bendixon, se concluye que toda trayectoria que nace en K_e , o es un ciclo límite, termina en un ciclo límite, o termina en el punto de equilibrio P_e .

El campo (A-2) es equivalente al campo:

$$\begin{aligned} x' &= \left[x [R(1-x)(x+A) - y] \right] \\ y' &= \left[Sy [x - y] \right] \end{aligned} \quad (A-4)$$

mediante una traslación variable en el tiempo, cuya matriz jacobiana es:

$$J(x, y) = \begin{bmatrix} R(-3x^2 + 2(1-A)x + A) - y & -x \\ Sy & S(x-2y) \end{bmatrix} \quad (A-5)$$

con la evaluación en $P_1 = (1,0)$ se obtiene la matriz:

$$J(1,0) = \begin{bmatrix} -R(A+1) & -1 \\ 0 & S \end{bmatrix} \quad (A-6)$$

que tiene un valor propio negativo y el otro positivo, por lo que $P_1 = (1,0)$ es punto silla (Braun 1990).

En el punto (x_e, y_e) se tiene que:

$$J(x_e, y_e) = \begin{bmatrix} Rx_e(1-A-2x_e) & -x_e \\ Sx_e & -Sx_e \end{bmatrix} \quad (A-7)$$

cuya traza es:

$$TrJ(x_e, y_e) = x_e [R(1-A-2x_e) - S]$$

y su determinante es:

$$1-S-\sqrt{[R(1-A)-1]^2+4R^2A}$$

$$\text{Det } J(x_e, y_e) = Sx_e^2 [R(1-A-2x_e) + 1]$$

el cual es siempre positivo. Luego, el signo de la parte real de los valores propios depende sólo del signo de la traza.

Si $\text{Tr}J(x_e, y_e)$ es negativa para $R, S > 0$ y $0 < A < 1$, el punto P_e es localmente estable y $P_f = (1, 0)$ es inestable. Lo anterior se cumple si:

es negativa.

Si $\text{Tr}J(x_e, y_e) = 0$, se produce un ciclo límite para el que las predicciones acerca de sus características de estabilidad requieren un tratamiento adicional (empleo de bifurcaciones de Hopf).

Cuando $\text{Tr}J(x_e, y_e)$ es positiva, el punto (x_e, y_e) es inestable y existe un ciclo límite estable (Teorema de Poincaré-Bendixon).