

Modelo de Volterra Lotka

Este modelo está pensado para simplificar y explicar matemáticamente las dinámicas entre poblaciones. Históricamente se han identificado que estas interacciones pueden ser positivas (+) o negativas (-). Cuando ninguna población afecta a la otra la interacción es neutra (0 0). Si las dos poblaciones se benefician entre ellas la interacción es positiva (+ +), y se denomina mutualismo. Este mutualismo puede ser no esencial para la supervivencia y se denomina mutualismo no obligatorio, o puede ser necesario y se conoce como 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 también 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 parasitismo. 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 parasitismo 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).

Matemáticamente, la evolución de poblaciones o dinámica de poblaciones se introdujo en el siglo XVIII por Malthus. La ecuación que propone Malthus consta de $P(t)$, el tamaño de la población en el instante t , y el modelo exponencial presupone que la tasa de aumento de la población es proporcional a la población en ese instante:

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

Ecuación malthusiana

Donde k es una constante de proporcionalidad. Es una ecuación diferencial que proviene de la exponencial simple:

$$P(t) = P_0 e^{rt}$$

donde

$P_0 = P(0)$ es el tamaño inicial de la población,

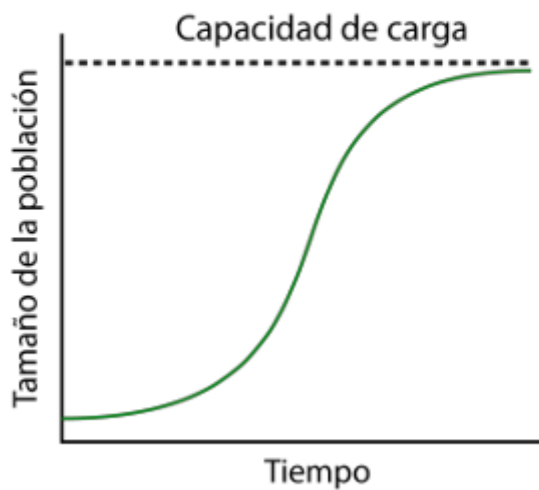
r = la tasa de crecimiento de la población, que Ronald Fisher llamó el parámetro malthusiano de crecimiento de la población en La teoría genética de la selección natural, y Alfred J. Lotka llamó la tasa intrínseca de aumento.

t = tiempo.

La ecuación malthusiana puede resultar adecuada cuando el tamaño de la población es pequeño en relación con 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.

Cuando esta población alcanza un determinado tamaño en relación con el 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". 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:

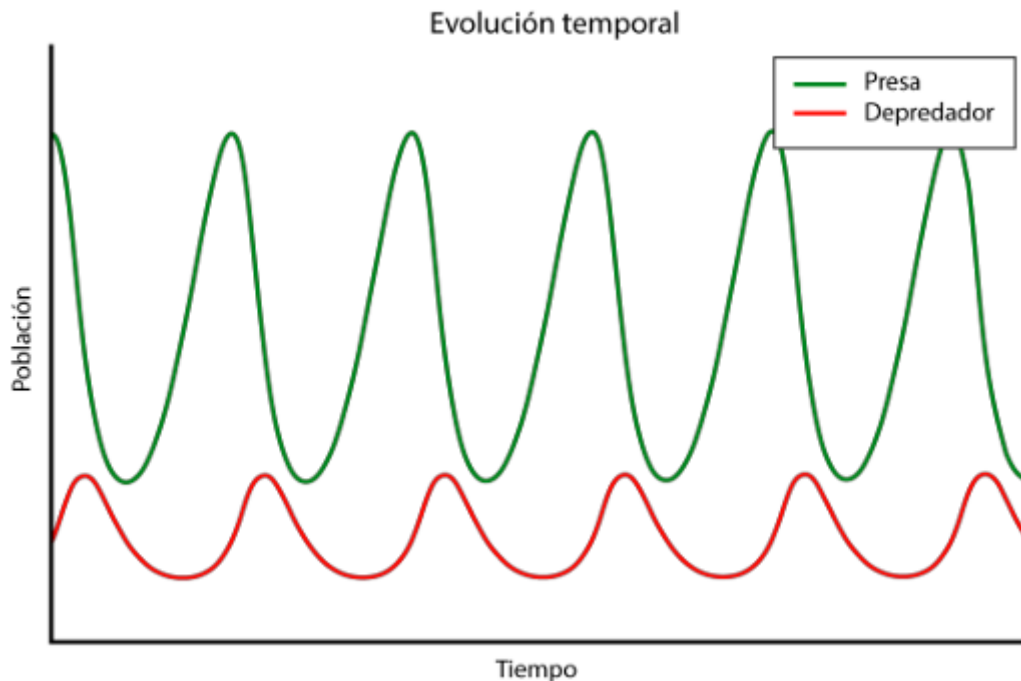
$$\frac{dP}{dt} = r P \left(1 - \frac{P}{K} \right)$$



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.

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 vemos que la población de la especie presa (en verde) y la población depredadora (en roja), 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.



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.

Una ecuación diferencial es una ecuación matemática que relaciona una función con sus derivadas. En la matemática aplicada, las funciones usualmente representan cantidades físicas, las derivadas representan sus razones de cambio y la ecuación define la relación entre ellas. Como estas relaciones son muy comunes, las ecuaciones diferenciales juegan un rol primordial en diversas disciplinas, incluyendo la ingeniería, la física, la química, la economía y la biología.

Historia: Leibniz, Newton y Bernoulli (Esto ya lo documentaré, es sencillo).

En este caso, el modelo depredador-presa de Lotka-Volterra se define mediante un sistema que incluye las siguientes dos ecuaciones diferenciales ordinarias (Una ecuación diferencial ordinaria (EDO) es una ecuación que contiene una función de una variable independiente y sus derivadas. El adjetivo «ordinaria» se usa en contraste con la ecuación en derivadas parciales, la cual puede ser respecto a «más de» una variable independiente):

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

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 hubiera 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.

Otra forma de expresión:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(\alpha - \beta y) \\ \frac{dy}{dt} &= -y(\gamma - \delta x) \end{aligned}$$

donde:

y es el número de algún predador (por ejemplo, un lobo);

x es el número de sus presas (por ejemplo, conejos);

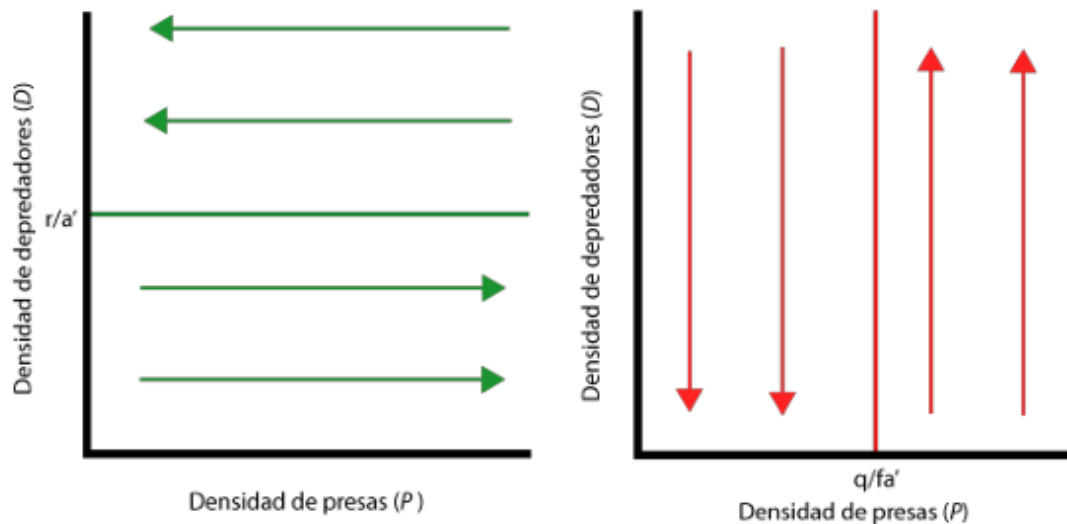
dy/dt y dx/dt representa el crecimiento de las dos poblaciones en el tiempo;

t representa el tiempo; y

α , β , γ y δ son parámetros (positivos) que representan las interacciones de las dos especies.

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). 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).

La isoclina cero para los depredadores es una línea constante en el eje vertical. Hacia la izquierda de la línea la densidad de presas es baja por lo que descenden los depredadores, hacia la derecha la abundancia de presas es alta, por lo que aumenta la densidad de depredadores.



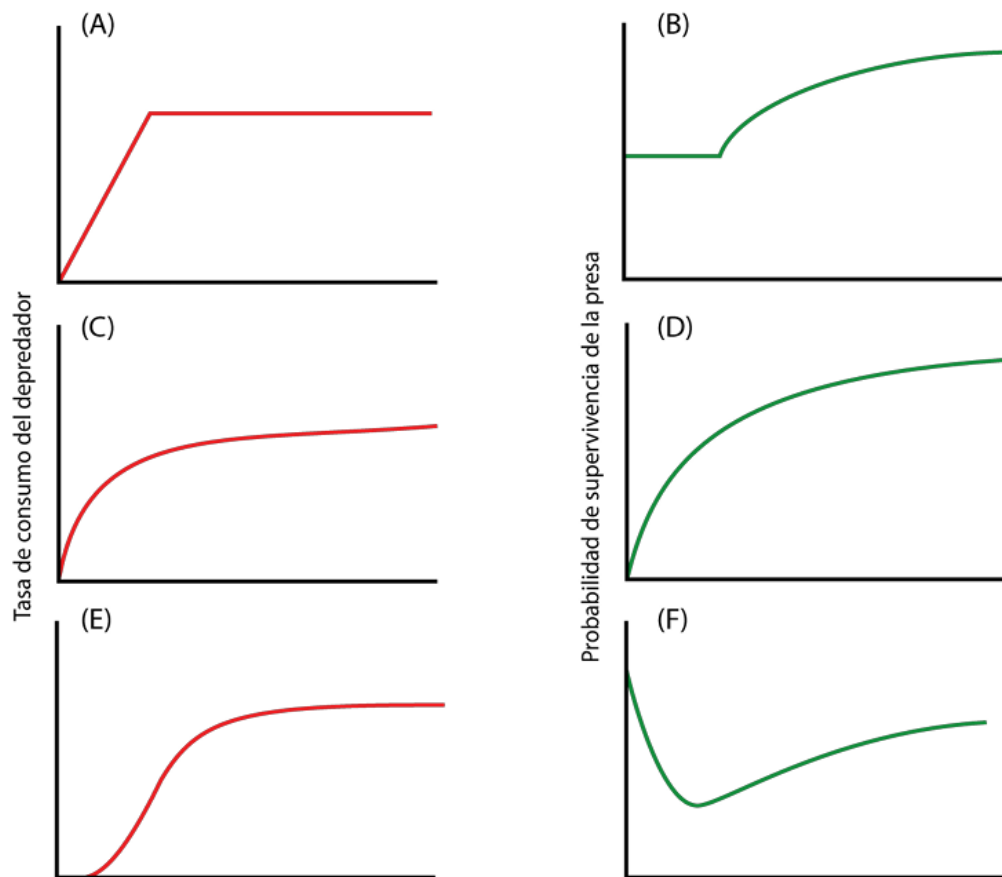
Superponiendo estas dos isoclinas obtenemos el comportamiento de poblaciones conjuntas. El número de depredadores aumenta cuando tenemos una densidad alta de presas, esto lleva a un aumento en la presión sobre las presas y su consiguiente descenso en población. Esto provoca una escasez de alimentos para 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).

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)

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).

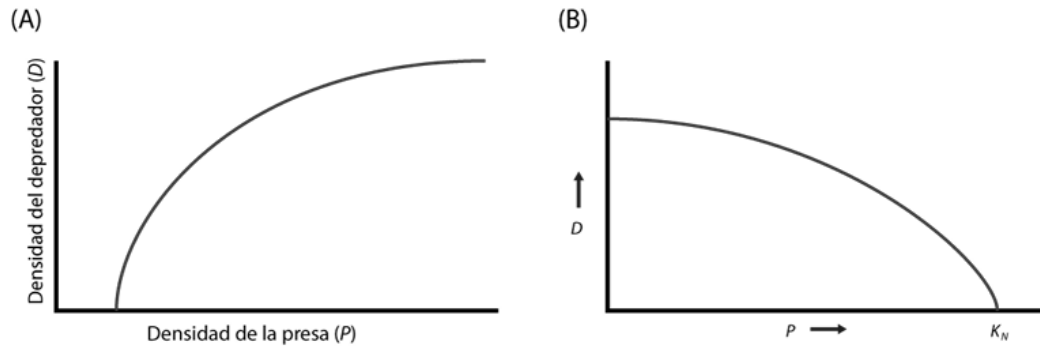
En una respuesta de tipo II, el número de presas capturadas aumenta con una tasa decreciente, hasta llegar a un valor máximo (J. C. Gascoigne y R. N. Lipcius, 2004) (paneles C y D). Un elemento importante en la respuesta de tipo II es el tiempo de manejo de la presa por parte del depredador. El tiempo 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.

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 la 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. (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 (KN) 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.



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, 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 (KN). 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 KN . 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).

(C)

