

# Dinámica poblacional, fisiología y conducta: una aproximación teórica

RODRIGO RAMOS-JILIBERTO<sup>1</sup>

**Resumen.** *Presento en este capítulo un nexo entre procesos ecológicos a nivel individual y poblacional a través de la incorporación de variables fisiológicas y conductuales en modelos poblacionales. Se discute la utilidad y diversidad de la modelación matemática en el marco de la ecología teórica de poblaciones. Se presenta una síntesis parcial de los principios fundamentales de dinámica poblacional. Finalmente, se discute cómo incorporar realismo biológico en modelos poblacionales, en la forma de relaciones funcionales que describan las consecuencias próximas de procesos fisiológicos y conductuales relevantes.*

**Palabras clave:** *Ecología de poblaciones, fisiología ecológica, modelos.*

## INTRODUCCIÓN

---

La intención de este trabajo es organizar y exponer algunos conceptos de ecología teórica que permitan entender de qué manera pueden vincularse formalmente dos niveles de organización biológica, el individual y el poblacional.

Las características individuales que poseen una relevancia más directa en cuanto mecanismos determinantes de procesos a nivel poblacional, son aquellas que gobiernan las tasas de adquisición de recursos, su conversión a biomasa del consumidor, las tasas de pérdida de biomasa y la asignación diferencial de la biomasa neta retenida a crecimiento somático, almacenamiento y reproducción (Murdoch et al. 1992).

Las tasas de adquisición de un organismo son influidas por sus requerimientos energéticos y nutricionales, y acotadas por restricciones de carácter

---

<sup>1</sup> Grupo de Ecología Matemática, Instituto de Matemáticas, Facultad de Ciencias Básicas y Matemáticas, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso Chile. Email: [r.amos@ucv.cl](mailto:r.amos@ucv.cl)

extrínseco (cantidad y calidad de oferta alimenticia, condiciones biológicas y físicas) e intrínseco (características estructurales, fisiológicas y conductuales de los organismos) (Bozinovic 1993, Bozinovic & Martínez del Río 1996). Por otro lado, los procesos de conversión de recursos consumidos a biomasa propia son definidos por la eficiencia a la cual los diferentes componentes (energéticos y no-energéticos) son procesados por el organismo. La eficiencia de conversión puede variar en función de la composición del recurso, su abundancia, o por la actividad fisiológica y conductual del consumidor. Finalmente, las tasas de pérdida de biomasa a nivel individual se explican por la utilización metabólica de recursos en procesos fisiológicos de mantención y actividad. La muerte de los organismos, ya sea por senectud, estrés fisiológico, parasitismo, inanición o depredación, constituye un proceso que afecta la tasa de pérdida de biomasa a nivel poblacional.

Si bien reconocemos que estos procesos son reales, la cuestión es cómo dar cuenta formalmente de esta complejidad biológica de modo de aumentar nuestro entendimiento y poder de predicción respecto de los sistemas naturales.

## Uso de modelos en ecología de poblaciones

---

Un modelo es una simplificación de la realidad, hecha con propósitos definidos. Un modelo, por tanto no puede incluir todos los aspectos del fenómeno de interés puesto que eso convertiría al modelo en la realidad misma, perdiendo toda utilidad. Por el contrario, un modelo debe incluir el mínimo de elementos, sólo aquellos que capturan la esencia del problema. Obviamente existe discrepancia sobre qué elementos pueden considerarse esenciales. Si diferentes modelos arrojan una predicción cualitativamente equivalente, los elementos compartidos por ellos pueden indicarnos qué componentes pueden considerarse relevantes, y al mismo tiempo la predicción común adquiere robustez. Una teoría es un grupo de modelos y sus consecuencias robustas, y ella nos permitirá efectuar ciertas predicciones del fenómeno de interés y nos ofrecerá explicaciones plausibles, muchas veces contraintuitivas, de los procesos generadores de los patrones observados (Cooper 1996). Al mismo tiempo, las teorías y sus modelos nos ayudan a identificar parámetros relevantes como nuevos objetos de estudio, a la vez que son una fuente de nuevas hipótesis para ser sometidas a prueba con otras herramientas científicas (Levins 1968).

Un modelo no debe ser calificado como verdadero o falso (e.g. Hastings 1997) puesto que, por su naturaleza, siempre existirá algún grado de diferencia entre sus predicciones y las observaciones reales, aun cuando nuestras observaciones sean mediciones perfectas. Por otro lado, un ajuste

estadísticamente decente entre predicción y observación no es prueba de que la teoría sea correcta (véanse Mueller & Joshi 2000). En cambio, los modelos pueden evaluarse según su utilidad (Kooijman 2000), la cual dependerá del problema en consideración y del estado de desarrollo histórico de la teoría. Asumiendo que tenemos una pregunta en mente, la tarea del ecólogo teórico es, primero, construir un modelo o un set de modelos adecuados al propósito definido; segundo, analizar cada modelo por medio de herramientas matemáticas, y tercero, interpretar los resultados de los análisis en términos biológicos (Caswell 2001). Construcción, análisis e interpretación son pasos secuenciales y obligados en un trabajo de modelación biológica, que requieren del manejo de diferentes habilidades intelectuales y técnicas. En el presente trabajo, desarrollaré aspectos relacionados sólo con la primera etapa, construcción de modelos, la cual exige un conocimiento matemático elemental (un semestre de álgebra y un semestre de cálculo) centrado en el manejo de conceptos y no en operatoria. Además, la construcción de modelos no es un procedimiento científico *per se* (Getz 1998), sino un arte que forma parte de un procedimiento científico, del mismo modo que la formulación de una hipótesis en un trabajo empírico es un paso donde se requiere creatividad, lógica e información pero no constituye ciencia en ausencia de la puesta a prueba de la idea. La etapa de análisis de un modelo involucra un conocimiento más sofisticado de métodos matemáticos y/o informáticos a través de los cuales se lleva a cabo la puesta a prueba de la hipótesis matemática, que debe finalmente ser transferida a términos biológicos durante la interpretación. El lector interesado en una buena introducción a métodos de análisis puede consultar los textos de Edelstein-Keshet (1988) y Mueller & Joshi (2000). Aquel interesado en métodos de contrastación entre predicciones y observaciones, puede dirigirse a Hilborn & Mangel (1997).

Una población biológica o un grupo de poblaciones interactuantes, e. g. un sistema simple de un depredador y una presa, o una comunidad entera, se podría representar formalmente con modelos de diferente nivel de complejidad, generalidad y realismo. La teoría de *loop-analysis* (Levins 1974, 1975) permite incluir un gran número de poblaciones interrelacionadas entre sí y por tanto representar situaciones muy complejas. Esto es posible puesto que sólo la *calidad* de cada interacción es considerada, sin importar la magnitud o relación funcional entre las unidades en interacción, ni los mecanismos que subyacen a la naturaleza de la relación. Esta metodología se alimenta con información cualitativa, y representa una aproximación holista al estudio teórico de los sistemas ecológicos. Sus predicciones son igualmente cualitativas.

En el vértice reduccionista del espacio de aproximaciones teóricas a la dinámica poblacional encontramos los modelos basados en el individuo o IBMs (Omnicki 1988, De Angelis & Gross 1992), cuya premisa es que una población biológica posee atributos esenciales que radican en las diferencias entre

los individuos componentes de la población. Por tanto el verdadero comportamiento dinámico del sistema sólo puede reconstruirse a partir de la modelación explícita de sus elementos constituyentes y sus interacciones. Así, la sucesión de estados de la población (*p-state*) se define como la distribución de frecuencias de los estados de los individuos componentes (*i-state*), y se predice en base a la simulación del comportamiento de un número de organismos que siguen reglas individuales, las cuales definen sus estados futuros en función de los estados presentes y los efectos del ambiente (incluidos en éste los otros organismos de la población). Esta herramienta permite incorporar mucho detalle y realismo biológico en la modelación, y es especialmente apropiada para representar procesos realizados por poblaciones compuestas por pocos individuos distribuidos heterogéneamente. La mayor desventaja de estos modelos reside en su intratabilidad analítica cuando las unidades constituyentes de la población son más que unos pocos individuos. Este impedimento dificulta extraer patrones resultantes claros y generales a nivel poblacional, debido al complejo comportamiento exhibido por cada individuo.

En otros tipos de modelos (*lumped-models*), los individuos se asignan a cierto número (generalmente pequeño) de clases discretas, cada una de ellas con reglas particulares que determinan su dinámica, y dentro de las cuales los individuos se asumen equivalentes. Estas consideraciones dan origen a los ya familiares modelos estructurados. La estructuración puede realizarse basado en definir clases según edad, tamaño corporal, estado de desarrollo (véanse Cushing 1998, Caswell 2001) o basado en estado fisiológico, (Metz & Diekmann 1986). En el caso en que el número de clases sea igual a uno, se asume que no existen diferencias interindividuales en la población y el modelo será no-estructurado.

Los modelos no-estructurados sacrifican realismo biológico al considerar que la población es una masa homogénea de componentes, pero constituyen una aproximación que, por su simplicidad, permite un análisis más profundo, una interpretación más clara, y la adición de complejidad en un sentido diferente al de la estructuración. En este trabajo, el propósito es ilustrar conceptos y por tanto utilizaré sólo expresiones deterministas en tiempo continuo, sin incluir estructura poblacional, con utilidad explicativa más que predictiva, y con un sesgo hacia el tipo de modelos de mi interés más inmediato. Sin embargo, con un mínimo de manejo los mismos conceptos pueden ser transferidos a modelos estructurados, en tiempo discreto o estocásticos. Las variables de estado pueden ser entendidas como número de organismos por unidad de espacio (densidad), aunque considero más útil para el propósito de este artículo definirla como densidad de biomasa, energía o nutrientes.

## Principios fundamentales de dinámica poblacional

---

El interés central en el estudio de la dinámica de poblaciones, es entender las causas de las fluctuaciones -en el tiempo y en el espacio- del tamaño de éstas. Estas “causas” corresponden a procesos que operan a varios niveles, y diferentes aproximaciones (p.e. estadístico-fenomenológicas, demográficas, mecanicistas) pueden ser utilizadas con el propósito de responder la misma pregunta (¿cómo se explica el patrón dinámico observado de la población?) bajo diferentes perspectivas.

Los patrones de cambio temporal (y espacial) del tamaño de las poblaciones naturales están determinados por el estado de los componentes demográficos del sistema en cuestión (tasas de natalidad, reclutamiento, sobrevivencia). A su vez, estos parámetros demográficos de la población son el resultado de procesos experimentados por los individuos (desarrollo, reproducción, muerte), los cuales son finalmente definidos por mecanismos fisiológicos y conductuales como adquisición, asignación y pérdidas de energía y materiales cuya expresión está sujeta a restricciones dinámicas intrínsecas y ambientales.

Los patrones cualitativos básicos de dinámica poblacional han sido desde temprano asignados a unas pocas clases: crecimiento, equilibrio, oscilaciones, decrecimiento, extinción, estallidos (*outbreaks*) y desplomes (*crashes*) (Allee et al. 1949). Los sistemas biológicos son sistemas dinámicos (véase Berryman 1981), y si podemos eventualmente entender, explicar y predecir el comportamiento de una población a través de la utilización de herramientas de la teoría matemática de sistemas dinámicos, entonces debemos contar con modelos que, para un propósito definido, representen adecuadamente los aspectos esenciales del sistema poblacional y contengan los elementos necesarios para dar cuenta del problema particular que nos interesa. Lo anterior requiere la existencia de una teoría general de dinámica poblacional que cuente con un conjunto de postulados y leyes sobre los cuales sostener la construcción de un modelo específico.

La ecología de poblaciones como disciplina cuenta con un número reducido de principios generales, que la ubican en un lugar de excepción dentro de las ciencias ecológicas. Es discutible si estos principios corresponden estrictamente a leyes verdaderas (al estilo de las leyes de la física), o constituyen teoremas (principios que emanan como consecuencia de otro conocimiento aceptado), o simplemente postulados (véase Turchin 2001). Sin embargo, en años recientes algunos autores han reconocido la analogía entre principios básicos de dinámica poblacional, y ciertas leyes de la mecánica. Ginzburg (1986) reconoce que el principio de crecimiento poblacional exponencial, que es representado en tiempo continuo como

$$\frac{dx}{dt} = rx^2, \tag{1}$$

es análogo a la ley de la inercia. Este principio puede expresarse, en términos ecológicos, como que toda población biológica cambia de tamaño en forma geométrica, e menos que existan otras fuerzas que alteren este patrón. Este modelo de crecimiento atribuido a Malthus (1798)<sup>3</sup>, fue sugerido como principio general de crecimiento por Hutchinson (1975) y defendido como el primer principio de la dinámica poblacional, con estatus de ley científica, por Ginzburg (1986), Berryman (1999a), y Turchin (2001).

Existe también concordancia entre algunos autores que la autolimitación del crecimiento, operando como un proceso de retroalimentación negativa canónicamente designado como denso-dependencia, es una de las fuerzas primarias que desvían de su tendencia geométrica el patrón de crecimiento de las poblaciones. Este proceso de auto-limitación puede ser formalizado de diferentes formas, pero la más prevaleciente en la tradición ecológica es la formulación de Verhulst (1838), conocida como ecuación logística:

$$\frac{dx}{dt} = x(r-bx) \tag{2}$$

donde se asume que la tasa per cápita de cambio de  $x$  se explica por una potencialidad de crecimiento máximo ( $r$ ), menos una resistencia al crecimiento ( $bx$ ) que es directamente proporcional a  $x$ . Si definimos que, cuando la tasa de cambio es nula,  $x$  toma un valor igual a  $K$ , resulta que  $b = r/K$  y obtenemos la familiar expresión

$$\frac{dx}{dt} = rx \left( \frac{1-x}{K} \right) \tag{3}$$

donde  $K$  es comúnmente interpretado como el valor máximo de  $x$  que puede sustentar su ambiente específico. Sin embargo, por definición  $K$  es simplemente el tamaño poblacional de equilibrio. A través de un análisis de estabilidad elemental (ver p.e. Yodzis 1989) podemos verificar que el único equilibrio no trivial<sup>4</sup>  $K$  es un equilibrio estable y este punto por tanto se comporta como atractor de todas las trayectorias que se inician con  $x > 0$ . Desde el punto de vista dinámico, por tanto, la inclusión de autolimitación en modelo básico de crecimiento ejerce un efecto estabilizante.

2 Donde  $x$  es la variable de estado, tamaño poblacional, y es expresada más comúnmente como número o densidad de individuos o biomasa. El parámetro  $r$  corresponde a la tasa de cambio de la variable por unidad de la misma.

3 Aunque Allee et al. (1949) sostienen que 120 años antes, M. Hale (1677, *The Primitive Origination of Mankind*. London, Shrovsbery) anticipó la noción de tendencia al crecimiento geométrico en la población humana.

4 Un equilibrio se encuentra en  $x = 0$ , al que llamamos trivial, puesto que dentro del marco del modelo analizado, esta condición es biológicamente irrelevante.

Un tercer proceso que modifica la realización del crecimiento poblacional exponencial es la interacción trófica, particularmente la depredación. Éste se instala como otro principio fundamental de la dinámica poblacional (Berryman 1999a, Turchin 2001). La teoría de depredación se basa fundamentalmente en los trabajos de Lotka (1925) y Volterra (1926), quienes independientemente desarrollaron un modelo que captura la esencia de una interacción depredador-presa, esto es, el acoplamiento de sus dinámicas y la inherente tendencia cíclica de sus trayectorias. Si una población cualquiera es gobernada por la ley de crecimiento geométrico en tanto no exista interacción trófica explícita, la adición de la depredación se realiza a través de un término  $y\phi$ , donde  $y$  es el tamaño de la población de depredadores y  $\phi$  es la tasa de extracción de presas por unidad de depredador (i.e. una tasa per cápita de extracción). El supuesto más simple respecto de ( es considerar que la tasa de extracción de presas por cada depredador ocurre en proporción directa a la abundancia de éstas, i.e.  $\phi = cx$ . Esto nos permite formular la más simple ecuación para una población que es depredada:

$$\frac{dx}{dt} = rx - ycx \quad (4)$$

si consideramos que el tamaño de la población de depredadores es una cantidad constante, la anterior ecuación se reduce a

$$\frac{dx}{dt} = r'x, \quad (5)$$

donde  $r' = r - yc$ . Evidentemente este modelo corresponde al mismo modelo geométrico de crecimiento, con la única distinción cuantitativa que el valor de la tasa per cápita de crecimiento  $r$  es ahora más reducido. La verdadera esencia de la relación depredador-presa se descubre al considerar el sistema con 2 variables de estado (la población de presas y la población de depredadores). Entonces, y aludiendo al primer principio de dinámica poblacional, una población de depredadores en ausencia de presas (su único alimento) decrecerá geoméricamente. Esta tendencia al decaimiento exponencial puede explicarse como consumo de reservas y tejidos propios, o como canibalismo (Getz 1998). La población de depredadores ganará en biomasa (o en individuos componentes) en proporción a la tasa de extracción de presas. Estas consideraciones son expresadas a través del modelo depredador-presa de Lotka-Volterra:

$$\frac{dx}{dt} = rx - ycx \quad (6a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -qy + dycx \quad (6b)$$

donde  $q$  es la tasa natural de decaimiento de los depredadores en ausencia de presas y  $d$  es la eficiencia de conversión de presas extraídas a biomasa de los depredadores.

Los principios de crecimiento geométrico, autolimitación e interacción trófica forman la base de una teoría integrativa de dinámica poblacional. Berryman (1999a) propone dos principios fundamentales además de los tres recién descritos: cooperación intrapoblacional y factores limitativos. Aunque sólo consideremos los tres principios que de consenso se están estableciendo como teoremas o leyes fundamentales en dinámica poblacional, existe una gran variedad de formas de incorporar estos conceptos en una reconstrucción teórica de la naturaleza (i.e. un modelo). Un mismo concepto puede ser formalizado por medio de diferentes ecuaciones. Así, la interacción trófica entre una población recurso (presa) y una población consumidora (depredador) ha sido representada por el modelo (6) y sus múltiples derivaciones, o por modelos estructuralmente diferentes que han gozado de una considerable atención en la literatura ecológica. Un ejemplo de esto es el modelo de Leslie (1948) modificado por May (1974):

$$\frac{dx}{dt} = rx(1-x) - y\phi \tag{7a}$$

$$\frac{dy}{dt} = qy \left( \frac{1-y}{nx} \right) \tag{7b}$$

donde no se respeta el principio de conversión de biomasa (Ginzburg 1998). Es decir, el acoplamiento entre las dos ecuaciones no ocurre a través del proceso extracción-consumo-crecimiento, sino a través del coeficiente de autolimitación de los depredadores (dado por  $\phi$ ) cuyo valor es hecho dependiente del inverso de la densidad de recursos. Por otra parte, en los modelos (6) y (7) tampoco se respeta el principio de homogeneidad estructural (Berryman et al. 1995a). Este postulado indica que, siendo una población cualquiera consumidora de recursos de nivel trófico inferior y a la vez consumida por consumidores de nivel trófico superior, no hay razón *a priori* para describirlas con supuestos básicos diferentes (Getz 1984). Por tanto un modelo será estructuralmente homogéneo cuando las ecuaciones que describen la dinámica de las poblaciones del sistema sean cualitativamente idénticas. Un modelo que puede considerarse una elaboración a partir de (7), pero estructuralmente homogéneo es el propuesto por Berryman et al. (1995b):

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left[ r_i - b_i x_i - \frac{x_i}{n_i x_{i-1}} - \frac{c_i x_{i+1}}{x_i} \right] \tag{8}$$

Este modelo representa el crecimiento de cualquier población de nivel trófico  $i$ , en función de la abundancia de la propia población, y de las poblaciones de niveles tróficos inferior  $i-1$  (sus recursos) y superior  $i+1$  (sus consumidores). Este modelo sigue los principios fundamentales de dinámica poblacional ya enunciados, y es estructuralmente homogéneo. Sin embargo, no obedece el principio de conversión de biomasa sino que se construye a partir de supuestos básicos diferentes (véase Berryman 1999b). Por consistencia, podemos presentar ahora un modelo que sí sigue el principio de conversión de biomasa, y al mismo tiempo obedece a los principios de dinámica poblacional aquí enunciados, y presenta

homogeneidad estructural:

$$\frac{dx_i}{dt} = [f_i(\phi) - b_i x_i] x_i - \phi_{i+1} x_{i+1} \quad (9)$$

Este modelo presenta mejores propiedades que (8) para fines teóricos. Es sencillo incorporar el detalle biológico requerido para un determinado problema específico y suficientemente flexible como para especificar una diversidad de supuestos básicos en disputa. Sin embargo, el modelo (8), expresado en su análogo discreto, es considerado más útil para propósitos de pronóstico y caracterización estadística (Berryman 1999b). Como veremos más adelante,  $\phi$  es ahora una función de extracción de presas por unidad de depredador, y  $f(\phi)$  es una función de conversión de presas extraídas a biomasa de depredadores.

## Aumentando el realismo biológico

Desde una perspectiva teórica y mecanicista, la incorporación de realismo dentro de expresiones generales tiene como propósito considerar explícitamente mecanismos plausibles como generadores de los patrones de interés. De este modo emergen hipótesis que pueden ser sometidas a prueba empíricamente.

Uno de los primeros ingredientes que aportaron realismo a la formulación de modelos poblacionales fue la modificación de la función de extracción de presas. El trabajo pionero de Holling (1959) sobre la expresión de las respuestas funcionales<sup>5</sup> incorpora en la teoría el concepto de saciedad de los depredadores. Holling deriva, sobre consideraciones conductuales, una función no-lineal de extracción que es luego verificada empíricamente (véase Taylor 1984). La siguiente es la conocida ecuación del disco o función tipo II:

$$\phi = \phi(x) = \frac{ax}{1 + ahx}, \quad (10)$$

donde  $a$  es la tasa de encuentro entre depredador y presa, y  $h$  es el tiempo de manipulación por cada unidad de presa. Reordenando parámetros la ecuación anterior puede expresarse por su equivalente

$$\phi = \phi(x) = \frac{\infty x}{\beta + x}, \quad (11)$$

que corresponde a una hipérbola rectangular con asíntota  $\infty$  y parámetro de media-saturación  $\beta$ .

De este modo la ecología de poblaciones se alimenta de conceptos de la ecología de organismos en el desarrollo de su teoría. Otra consideración conductual

<sup>5</sup> Si bien el término *respuesta funcional* se ha instalado por décadas en la literatura ecológica, ha sido propuesto que *función de extracción* es un término más general y descriptivo (Getz 1998).

que ha generado vigor al debate teórico en dinámica poblacional fue la hipótesis de razón-dependencia de Arditi & Ginzburg (1989, véanse también Abrams & Ginzburg 2000). Esta hipótesis enuncia que no es la cantidad de recursos la variable que afecta la extracción del mismo por parte de un consumidor, sino la razón recurso/consumidor. Al reemplazar  $x$  por  $x/y$  en (11), obtenemos

$$\phi = \phi(x,y) = \frac{\infty x}{\beta y + x} \tag{12}$$

que es similar matemática y conceptualmente a la inclusión de autointerferencia entre los depredadores en el proceso de extracción de presas (Beddington 1975, DeAngelis et al. 1975, Cosner et al. 1999). Entre las diferentes consecuencias de procesos conductuales y fisiológicos involucrados en el proceso de extracción de alimento, podemos mencionar además la disminución acelerada de la extracción cuando las presas se encuentran en bajas densidades (función sigmoidea tipo III), y la disminución de la extracción cuando las presas se encuentran en densidades muy elevadas (función no-monotónica o tipo IV). Una expresión generalizada del modelo (12) que permite las dos formas recién mencionadas es:

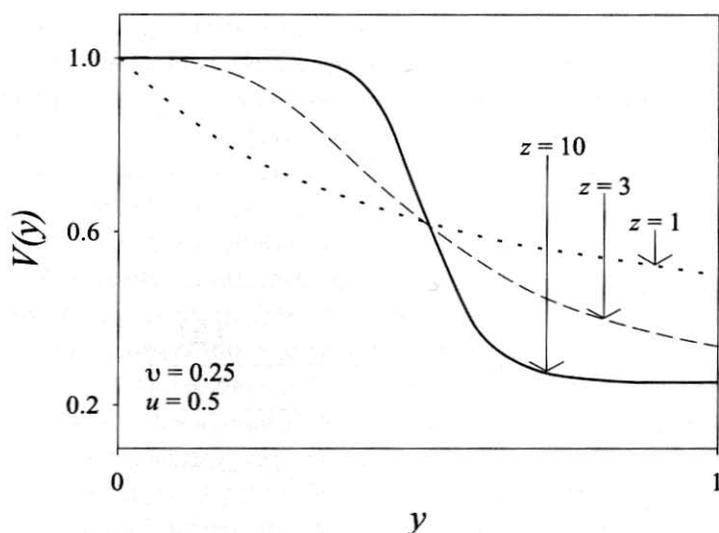
$$\phi(x,y) = \frac{\infty x^\lambda}{u + \beta y^\delta + x^\psi \tau} \tag{13}$$

donde la función será tipo II con  $\lambda = \psi = 1$ , tipo III con  $\lambda = \psi > 1$ , y tipo IV con  $\psi > \lambda$ . Además la función será presa-dependiente y no razón dependiente con  $\beta = 0$ .

En el ámbito de modelos tróficos, el estudio de las consecuencias poblacionales del comportamiento de las presas ha sido relativamente menor y más reciente en comparación al análisis de la conducta del depredador (Sih 1987a, Sih et al. 1988). Una de las propiedades más notables de una población que está sujeta a presión de depredación es su capacidad de disminuir el éxito del consumidor en la detección, captura, manipulación o digestión de su alimento, a través de estrategias antidepredatorias que abarcan un amplio espectro de respuestas fisiológicas, morfológicas o conductuales (Sih 1987b). Entre los primeros trabajos que analizan las consecuencias poblacionales del comportamiento antidepredatorio están aquellos que definen que una fracción o número fijo de presas está protegida contra la depredación (Maynard-Smith 1974, Murdoch & Oaten 1975, Harrison 1979). Este fenómeno es modelado a través de modificar la función de extracción, por ejemplo una respuesta tipo II con refugio de presas queda expresado como

$$\phi(x) = \frac{\infty (x - R)}{\beta + (x - R)} \tag{14}$$

donde  $R$  puede ser un parámetro constante, i.e.  $R = \eta$ , o una proporción de la población de presas, i.e.  $R = \eta x$ . La conclusión más robusta es que este rasgo antidepredatorio confiere mayor estabilidad a los sistemas simples depredador-presa; es decir, se reducen o eliminan las oscilaciones poblacionales por la

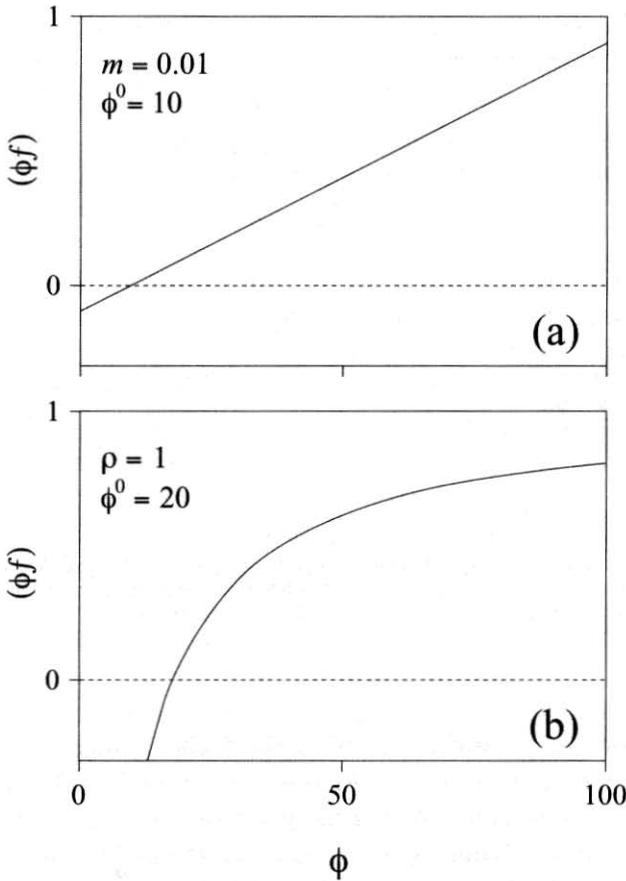


• Fig. 1. Vulnerabilidad de presas en función de la abundancia de depredadores. La respuesta es monotónicamente decreciente con  $z > 0$ , y con  $z > 1$  la función es sigmoidea. El máximo de la función es 1, el mínimo es  $v$ , y el punto de inflexión (con  $z$  elevado) se encuentra en  $u$ .

adición de refugio (Maynard-Smith, 1974, Murdoch & Oaten, 1975; Harrison, 1979, Sih 1987a, Ives & Dobson 1987, Ruxton 1995, Scheffer & DeBoer 1995). Al considerar de modo más realista el proceso de comportamiento antidepredatorio, se ha hecho necesario elaborar modelos algo más complejos. Así, autores como McNair (1986), Sih (1987a), Ives and Dobson (1987), Ruxton (1995), Ramos-Jiliberto & González-Olivares (2000), y Ramos-Jiliberto et al. (2002) han incorporado algún tipo de costo, derivado de condiciones subóptimas en el hábitat de refugio, o como consecuencia de una disminución de la captación de alimento, o un aumento de los requerimientos de mantención. Por otro lado, Sih (1987a), Ives and Dobson (1987), Ruxton (1995), Ramos-Jiliberto & González-Olivares (2000), y Ramos-Jiliberto et al. (2002) han considerado que el número o fracción de presas protegidas variará en función de la densidad de depredadores (i.e. una respuesta inducible). Existe abundante evidencia empírica acerca de la ocurrencia de respuestas antidepredatorias inducibles en muchos taxa (ver Tollrian & Harvell 1999). Una forma de modelar la vulnerabilidad ( $V$ ) de una presa promedio en función de la densidad de depredadores ( $y$ ) es:

$$V = V(y) = \frac{1 - v}{1 + y^z u^{-z}} + v \quad (15)$$

cuya representación gráfica puede verse en la Fig. 1. Este modelo (Ramos-Jiliberto & González-Olivares 2000) considera que a muy baja densidad de depredadores, las presas no presentan conducta antidepredatoria y por tanto su vulnerabilidad es cercana al máximo = 1. A medida que aumenta la densidad de



• Fig. 2. Funciones de conversión de presas consumidas a crecimiento del depredador. El gráfico (a) muestra una función lineal, donde el crecimiento de los depredadores es negativo en ausencia de consumo,  $m$  representa la pendiente de la recta, y  $\phi^0$  indica el requerimiento de mantención (i.e. el consumo requerido para crecimiento 0). El gráfico (b) muestra una función hiperbólica con polo 0 (i.e. el crecimiento de depredadores tiende a  $-\infty$  en ausencia de consumo de alimento). El parámetro  $\rho$  indica el máximo asintótico de la función, y el parámetro  $\phi^0$  mantiene la misma definición que en (a).

depredadores, las presas disminuyen el riesgo de depredación a través de su conducta (utilización de refugios, cambio de microhábitat, disminución de su visibilidad, exhibición de defensas, etc.) hasta alcanzar un mínimo a máximos valores de  $y$ . El parámetro  $z$  determina la tasa de cambio de la conducta y  $u$  es el valor umbral de  $y$  para el desencadenamiento de la respuesta.

Esta función de vulnerabilidad puede fácilmente ser incorporada en un modelo trófico a través de la modificación de la función de extracción, haciendo el reemplazo  $x = xV(y)$ . Análogamente, si la realización de la conducta antidepredatoria, u otro factor endógeno o ambiental interfiere con algún proceso incluido en la captura o consumo de alimento, el parámetro que representa ese

proceso puede ser transformado en una función del factor modificador<sup>6</sup>. Si el modelo poblacional respeta el principio de conversión de biomasa, entonces la misma función de extracción modificada determina un aumento en sobrevivencia para las presas, y una disminución de la incorporación de biomasa hacia los depredadores. Si, por el contrario, el modelo es del tipo (7) u (8) entonces será más oscura la incorporación de este proceso conductual que interfiere con el flujo de energía y materiales entre niveles tróficos adyacentes.

El modelo (9) está parcialmente especificado, ya que contiene dos funciones que pueden adquirir diversas formas. En los párrafos precedentes he presentado la derivación algunas alternativas para la función de extracción, (. La otra función en (9) corresponde a  $f(\phi)$ , que define la conversión de biomasa extraída a crecimiento de los depredadores. Esta función ha sido casi exclusivamente presentada en forma lineal (e.g. Berryman & Gutierrez 1999), lo cual ha generado numerosas críticas al principio de conversión mismo (Berryman 1999b). Sin embargo, muchas formas que se alejan de la linealidad son posibles de considerar, aunque falta soporte empírico para proponer funciones más complejas. La función de conversión lineal tiene la forma

$$f(\phi) = m\phi + w, \quad (16)$$

donde  $m$  y  $w$  son la pendiente e intercepto, aunque son interpretados frecuentemente como eficiencia de conversión y tasa de mortalidad basal, respectivamente. Esta ecuación puede reescribirse como

$$f(\phi) = m(\phi - \phi^0), \quad (17)$$

donde  $\phi^0$  representa el nivel de extracción de alimento requerido para mantener la población con un crecimiento per cápita bruto<sup>7</sup> igual a cero (Fig

Una función de conversión alternativa, presentada por Getz (1991) (Fig. 2b), considera que la tasa de conversión de alimento a biomasa del consumidor debe tener una asíntota definida por restricciones fisiológicas y morfológicas. Al mismo tiempo, la función de Getz define un decaimiento abrupto de los consumidores cuando están sometidos a ausencia de alimento. Esta última consideración soluciona el problema del "anabolismo agraciado" (Getz 1991, 1994, Berryman 1999b) o la inconsistencia de un decaimiento exponencial. La función de Getz es de forma hiperbólica con polo cero:

$$f(\phi) = \rho \left[ 1 - \left( \frac{\phi^0}{\phi} \right) \right] \quad (18)$$

donde  $\rho$  es el máximo asíntótico.

Ya sea utilizando la función (17), (18), o alguna otra semejante, podemos incluir la acción de determinados factores de interés que puedan estar modulan-

<sup>6</sup> Por ejemplo, si la conducta antidepredatoria tiene un costo de alimentación, la tasa de encuentro entre consumidor y recurso (Ec. 10) puede convertirse en una función creciente de  $V(y)$ .

<sup>7</sup> El crecimiento neto de la población estará dado por el crecimiento bruto  $f(\phi)$ , menos otros factores que disminuyen las entradas de biomasa (e.g. auto-limitación) o aumentan las salidas (e.g. depredación).

do el gasto energético de los organismos. Por ejemplo, un rasgo conductual como la respuesta antidepredatoria puede aumentar el gasto metabólico vía actividad muscular y por tanto los requerimientos de mantención representados por  $f$  serán una función inversa de la vulnerabilidad (Ramos-Jiliberto et al. 2002). Asimismo, el gasto metabólico es una función monotónicamente creciente respecto de la temperatura ambiental en ectotermos (Collings 1995, Ramos-Jiliberto & González-Olivares 2000), y una función no-monotónica en endotermos (véanse e. g. Bozinovic & Rosenmann 1988). De este modo, hipótesis fisiológicas y conductuales pueden ser incorporadas en modelos poblacionales, a través de relaciones funcionales entre parámetros y variables endógenas o exógenas. Una vez construido el modelo poblacional con las relaciones de interés, su análisis formal revelará las propiedades dinámicas que emergen de los supuestos explicitados.

Como se anticipó, en este artículo he expuesto algunas estrategias teóricas para incorporar, en modelos poblacionales simples, el resultado de procesos que operan a nivel de individuos. Bajo la premisa de mantener la máxima simplicidad posible, y evitar cualquier sofisticación innecesaria, la aproximación aquí presentada ignora cualquier diferencia explícita entre los componentes de la población. Cuando, por la naturaleza del problema en mente, la estructura poblacional se considera un atributo esencial, los conceptos que aquí se han desarrollado pueden aplicarse de modo equivalente en un modelo estructurado. Una estrategia radicalmente diferente es modelar explícitamente a los individuos (e.g. McCauley et al. 1990, De Angelis & Gross 1992, Kooijman 2000) lo cual requiere posteriormente ensamblar o reconstruir la población utilizando métodos numéricos complejos (e.g. DeRoos et al. 1992).

La incorporación de ideas fisiológicas en modelos poblacionales no es nueva, ciertos investigadores han desarrollado sistemáticamente modelaciones poblacionales basadas en procesos de nivel individual. La aproximación metabólica de Gutiérrez (Gutiérrez & Baumgaertner 1984, Gutiérrez 1992, 1996, Gutiérrez et al. 1994, 1999, d'Oultremont & Gutiérrez 2002a, 2002b) para modelar poblaciones simples o interactuantes, se basa en la incorporación explícita de la fisiología de requerimientos, adquisición y asignación de recursos en los organismos, y en cómo estos procesos determinan la expresión de las tasas vitales (crecimiento, reproducción y sobrevivencia). Por otro lado, la aproximación metafisiológica de Getz (Getz 1991, 1993, 1994, Bustamante et al. 1994) y posteriores elaboraciones (Getz & Owen-Smith 1999, Ramos-Jiliberto & González-Olivares 2000, Ramos-Jiliberto et al. 2002) considera a cada población como un único metaorganismo, cuya tasa de cambio de biomasa en el tiempo es determinada por procesos de extracción de recursos y su conversión a biomasa. Ambas aproximaciones (de A. Gutiérrez y de W. Getz) permiten desarrollar modelos específicos para poblaciones simples o en interacción, estructurados o no-estructurados, con parámetros empíricamente derivables y funciones contrastables.

A través del desarrollo de modelos poblacionales basados en las propiedades orgánicas es posible conectar más directamente la investigación empírica con la modelación y contribuir así al desarrollo de la teoría ecológica desde una perspectiva mecanicista (Ulanowicz 1992).

## Direcciones futuras

---

Áreas promisorias de desarrollo disciplinario pueden vislumbrarse en a) la integración de la dinámica poblacional con la dinámica evolutiva bajo supuestos más realistas, e incorporar a este marco los mecanismos fisiológicos y conductuales relevantes, y b) el desarrollo teórico de vínculos entre diferentes niveles de organización biológica, especialmente forzado por la revolución genómica que se está iniciando.

Por otro lado, el trabajo teórico y en particular la modelación biomatemática se puede considerar como un grupo de herramientas a utilizar en conjunto con otras aproximaciones (e.g. empíricas, observacionales) para abordar un problema de interés. Bajo esta perspectiva, es deseable la integración definitiva del trabajo teórico a equipos de investigación más amplios y flexibles, que atiendan los requerimientos de cada integrante y aprovechen sus resultados. De este modo, la extracción de datos podría ser funcional a la construcción y validación de modelos, y los resultados teóricos podrán ofrecer hipótesis de interés para el empírico.

Finalmente, la ecología teórica de poblaciones carece aún de un cuerpo de conceptos, postulados o leyes fundamentales que le otorguen cohesión. Una teoría unificada de dinámica poblacional es sin duda un objetivo de la mayor importancia cuya factibilidad ha sido puesta en duda (ver Cooper 1996), aunque existen avances notables como los trabajos de Berryman (1999a) y Turchin (2003). Se requiere, sin embargo, atención inmediata al desarrollo de puentes entre diferentes aproximaciones teóricas (e.g. entre IBMs y modelos no-estructurados). Los modelos matemáticos son herramientas útiles en diferente grado y para diferentes propósitos. Es infértil, por tanto, discutir si una forma de modelación es mejor que otra, sino más bien se debe definir qué información otorga cada tipo de modelo, y obtener el máximo provecho científico a través de la utilización de las herramientas necesarias en forma complementaria.

Agradecimientos. Este trabajo ha sido financiado por FONDECYT, proyecto 3000051.

## LITERATURA CITADA

---

- A ↯ **ABRAMS PA & LR GINZBURG** (2000) The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 337-341.
- ALLEE WC, AE EMERSON, O PARK, T PARK & KP SCHMIDT** (1949). Saunders, Philadelphia, 837 pp.
- ARDITI R & LR GINZBURG** (1989) Coupling in predator-prey dynamics: ratio dependence. *Journal of Theoretical Biology* 139: 311-326.
- B ↯ **BEDDINGTON JR** (1975) Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *Journal of Animal Ecology* 44: 331-340.
- BERRYMAN AA** (1981) Population systems. A general introduction. Plenum Press, New York, 222 pp.
- BERRYMAN AA** (1999a) Principles of population dynamics and their application. Stanley Thornes, Cheltenham, 243 pp.
- BERRYMAN AA** (1999b) Alternative perspectives on consumer-resource dynamics: a reply to Ginzburg. *Journal of Animal Ecology* 68: 1263-1266.
- BERRYMAN AA & AP GUTIERREZ** (1999) Dynamics of insect predator-prey interactions. In: Huffaker CB & AP Gutierrez (eds) *Ecological entomology*. Second edition: 389-423. John Wiley & Sons, New York.
- BERRYMAN AA, AP GUTIERREZ & R ARDITI** (1995a) Credible, parsimonious and useful predator-prey models - a reply to Abrams, Gleeson, and Sarnelle. *Ecology* 76: 1980-1985.
- BERRYMAN AA, J MICHALSKI, AP GUTIERREZ & R ARDITI** (1995b) Logistic theory of food web dynamics. *Ecology* 76: 336-343.
- BOZINOVIC F** (1993) Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 375-382.
- BOZINOVIC F & C MARTINEZ DEL RIO** (1996) Animals eat what they should not: why do they reject our foraging models? *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 15-20.
- BOZINOVIC F & M ROSENMAN** (1988) Comparative energetics of South American cricetid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91: 195-202.
- BUSTAMANTE RH, WN GETZ & GM BRANCH** (1994) Analysis of a limpet fishery using a metaphysiological stand-growth model. *Natural Resource Modeling* 8: 139-161.
- C ↯ **CASWELL H** (2001) Matrix population models. Second Edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 722 pp.
- 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.
- COOPER G** (1996) Theoretical modeling and biological laws. *Philosophy of Science* 63: S28-S35.
- COSNER C, DL DeANGELIS, JS AULT & DB OLSON** (1999) Effects of spatial grouping on the functional response of predators. *Theoretical Population Biology* 56: 65-75.
- CUSHING JM** (1998) An introduction to structured population dynamics. SIAM, Philadelphia, 193 pp.
- D ↯ **DeROOS AM, O DIEKMANN & AJ METZ** (1992) Studying the dynamics of structured population models: a versatile technique and its application to *Daphnia* population dynamics. *The American Naturalist* 139: 123-147.
- DeANGELIS DL, RA GOLDSTEIN & RV O'NEILL** (1975) A model for trophic interaction. *Ecology* 56: 881-892.

- DeANGELIS DL & LJ GROSS** (1992) Individual-based models and approaches in ecology. Chapman and Hall, New York, 525 pp.
- D'OUTREMONT T & AP GUTIERREZ** (2002a) A multitrophic model of a rice-fish agroecosystem: II. Linking the flooded rice-fishpond systems. *Ecological Modelling* 155: 159-176.
- D'OUTREMONT T & AP GUTIERREZ** (2002b) A multitrophic model of a rice-fish agroecosystem: I. A tropical fishpond food web. *Ecological Modelling* 156: 123-142.
- E ↯ **EDELSTEIN-KESHET L** (1988) *Mathematical models in biology*. McGraw-Hill, New York, 586 pp.
- G ↯ **GETZ WM** (1984) Population dynamics: a per capita resource approach. *Journal of Theoretical Biology* 108: 623-643.
- GETZ WM** (1991) A unified approach to multispecies modeling. *Natural Resource Modeling* 5: 393-421.
- GETZ WM** (1993) Metaphysiological and evolutionary dynamics of populations exploiting constant and interactive resources: r-K selection revisited. *Evolutionary Ecology* 7: 287-305.
- GETZ WM** (1994) A metaphysiological approach to modeling ecological populations and communities. In: Levin SA (Ed.) *Frontiers in mathematical biology. Lecture Notes in Biomathematics*, Vol. 100: 411-442. Springer-Verlag, New York.
- GETZ WM** (1998) An introspection on the art of modeling in population ecology. *BioScience* 48: 540-552.
- GETZ WM & N OWEN-SMITH** (1999) A metaphysiological population model of storage in variable environments. *Natural Resource Modeling* 12: 197-230.
- GINZBURG LR** (1986) The theory of population dynamics: I. Back to first principles. *Journal of Theoretical Biology* 122: 385-399.
- GINZBURG LR** (1998) Assuming reproduction to be a function of consumption raises doubts about some popular predator-prey models. *Journal of Animal Ecology* 67: 325-327.
- GUTIERREZ AP** (1992) Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: the metabolic pool model as a paradigm. *Ecology* 73: 1552-1563.
- GUTIERREZ AP** (1996) *Applied population ecology. A supply-demand approach*. Wiley & Sons, New York, 300 pp.
- GUTIERREZ AP & JU BAUMGAERTNER** (1984) Multitrophic level models of predator-prey-energetics: I. Age specific energetics models - pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera: Aphididae) as an example. *Canadian Entomologist* 116: 924-932.
- 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.
- GUTIERREZ AP, JS YANINEK, P NEUENSCHWANDER & CK ELLIS** (1999) A physiologically-based tritrophic metapopulation model of the African cassava food web. *Ecological Modelling* 123: 225-242.
- H ↯ **HARRISON GW** (1979) Global stability of predator-prey interactions. *Journal of Mathematical Biology* 8: 159-171.
- HASTINGS A** (1997) *Population biology: concepts and models*. Springer-Verlag, New York, 220 pp.
- HILBORN R & M MANGEL** (1997) *The ecological detective: confronting models with data*. Monographs in Population Biology 28. Princeton University Press, Princeton, 315 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.
- HUTCHINSON GE** (1975) Variation on a theme by Robert MacARTHUR. In: Cody ML & JM Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*, Harvard University Press, Cambridge. Pp. 492-521.
- I ↯ **IVES AR & AP DOBSON** (1987) Antipredator behavior and the population dynamics of simple predator-prey systems. *The American Naturalist* 130: 431-447.
- K ↯ **KOOIJMAN SALM** (2000) *Dynamic energy and mass budgets in biological systems*. Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge, 424 pp.
- L ↯ **LESLIE PH** (1948) Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
- LEVINS R** (1968) *Evolution in changing environments. Some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, 120 pp.
- LEVINS R** (1974) The qualitative analysis of partially specified systems. *Annals New York Academy of Sciences* 231: 123-138.
- LEVINS R** (1975) Evolution in communities near equilibrium. In: Cody ML & JM Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*, Harvard University Press, Cambridge. Pp. 16-50.
- LOMNICKI A** (1988) *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton, 223 pp.
- LOMNICKI A** (1992) Population ecology from the individual perspective. In: DeAngelis DL & LJ Gross (Eds.) *Individual-based models and approaches in ecology*: 3-17. Chapman and Hall, New York.
- LOTKA AJ** (1925) *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- M ↯ **MALTHUS TR** (1798) *An essay on the principle of population*. London: J. Johnson, available online from <http://www.econlib.org/library/Malthus/malPop1.html>.
- MAY RM** (1974) *Stability and complexity in model ecosystems*. Second Edition. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MAYNARD-SMITH J** (1974) *Models in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 146 pp.
- McCAULEY E, WW MURDOCH, RM NISBET & WSC GURNEY** (1990) The physiological ecology of *Daphnia*: Development of a model of growth and reproduction. *Ecology* 71: 703-715
- McNAIR J** (1986) The effects of refuges on predator-prey interactions: A reconsideration. *Theoretical Population Biology* 29: 38-63.
- METZ JAJ & O DIEKMANN** (1986) *The dynamics of physiologically structured populations*. Lecture Notes in Biomathematics 68, Springer-Verlag, Berlin.
- MUELLER LD & A JOSHI** (2000) Stability in model populations. *Monographs in Population Biology* 31. Princeton University Press, Princeton, 319 pp.
- MURDOCH WW, E McCAULEY, RM NISBET, SC GURNEY & AM DeROOS** (1992) Individual-based models: Combining testability and generality. In : De Angelis DL & LJ Gross (eds) *Individual-based models and approaches in ecology*: 18-35. Chapman & Hall, New York.
- MURDOCH WW & A OATEN** (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9: 1-131.
- R ↯ **RAMOS-JILIBERTO R & E GONZÁLEZ-OLIVARES** (2000) Relating behavior to population dynamics: a predator-prey metaphysiological model emphasizing zooplankton diel vertical migration as an inducible response. *Ecological Modelling* 127: 221-233.

- RAMOS-JILIBERTO R, E GONZÁLEZ-OLIVARES & F BOZINOVIC (2002)** Population-level consequences of antipredator behavior: a metaphysiological model based on the functional ecology of the leaf-eared mouse. *Theoretical Population Biology* 62: 63-80.
- RUXTON GD (1995)** Short term refuge use and stability of predator-prey models. *Theoretical Population Biology* 47: 1-17.
- s ↖ **SCHEFFER M & RJ DeBOER (1995)** Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment. *Ecology* 76: 2270-2277.
- SIH A (1987a)** Prey refuges and predator-prey stability. *Theoretical Population Biology* 31: 1-12.
- SIH A (1987b)** Predators and prey lifestyles: An evolutionary and ecological overview. In: Kerfoot WC & A Sih (eds) *Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities*: 203-224. University Press of New England, Hanover.
- SIH A, JW PETRANKA & LB KATS (1988)** The dynamics of prey refuge use: a model and tests with sunfish and salamander larvae. *The American Naturalist* 132: 463-483.
- τ ↖ **TAYLOR RJ (1984)** *Predation*. Chapman and Hall, New York, 166 pp.
- TOLLRIAN R & CD HARVELL (1999)** *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 383 pp.
- TURCHIN P (2001)** Does population ecology have general laws? *Oikos* 94: 17-26.
- TURCHIN P (2003)** *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press, New Jersey, 450 pp
- v ↖ **VERHULST PF (1838)** Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondances Mathématiques et Physiques* 10: 113-121.
- VOLTERRA V (1926)** Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558-560.
- γ ↖ **YODZIS P (1989)** *Introduction to theoretical ecology*. Harper & Row, New York, 384 pp.