

Interacciones en que una especie se beneficia y otra es perjudicada. Depredación.

Depredación: Es el consumo de un organismo por otro, estando el primero vivo en el momento de ser atacado (esto diferencia a los depredadores de los detritívoros).

Clasificación taxonómica: Carnívoros (consumen animales), herbívoros (consumen vegetales) y omnívoros (consumen animales y vegetales).

Clasificación funcional: depredadores verdaderos, herbívoros, parásitos y parasitoides

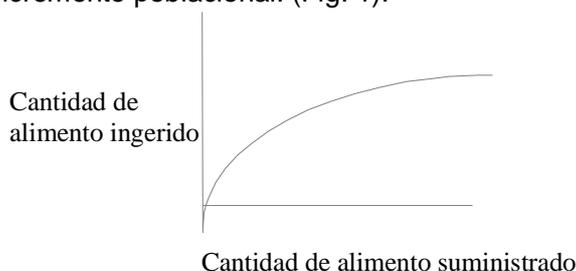
Efecto de la depredación sobre la población de una presa:

Si bien el efecto de la depredación siempre es dañino a nivel individual, el efecto sobre el conjunto de la población no siempre es tan predecible ya que:

1. Los individuos que son matados o lesionados no siempre constituyen una muestra aleatoria de la población (la depredación sería la causa próxima pero no última de muerte)
2. Los individuos que escapan a la depredación exhiben a menudo respuestas que compensan la pérdida de los individuos perdidos (por disminución de la competencia intraespecífica), o, en el caso de las plantas, pueden incrementar su crecimiento al ser ramoneadas.

Efecto de la depredación sobre los consumidores

En primer lugar, todos los animales necesitan una cierta cantidad de alimento para sobrevivir, crecer y reproducirse. Por otro lado, las tasas de nacimiento, crecimiento y supervivencia no aumentan indefinidamente con el aumento en la cantidad de alimento: los depredadores tienen un nivel en que quedan saciados. La tasa de consumo (número de presas ingerida por un predador en una unidad de tiempo), llega a hacerse constante independientemente del número de presas. Existe un límite para lo que puede llegar a consumir una población de depredadores, para el daño que pueden hacer y para su incremento poblacional. (Fig. 1).



Los recursos pueden variar tanto en cantidad como en calidad. A veces hay alta disponibilidad de alimento, pero este es pobre en nutrientes esenciales (baja calidad), o poco accesible.

Amplitud y composición de las dietas.

Los consumidores pueden ser clasificados en monófagos (consumen un sólo tipo de presa), oligófagos (consumen pocos tipos de presa) o polífagos (consumen muchos tipos de presa). Monófagos y oligófagos pueden reunirse en un grupo considerado especialista.

Preferencias alimenticias: cuando uno compara la composición de la dieta con la disponibilidad de presas en el ambiente, establece la existencia de preferencias. Si se

consume en la misma proporción que la oferta ambiental, consideramos que no existen preferencias y que el consumidor es oportunista. Por el contrario, cuando el consumo es desproporcionado respecto a la oferta hablamos de selectividad (positiva si es mayor el consumo que la oferta o negativa si es menor el consumo que la oferta).

Bajo determinadas circunstancias la evolución favorece la especialización, mientras que en otros es conveniente ser generalista. Cuando la presa es abundante, accesible y predecible, la especialización será favorable y contribuirá a disminuir la competencia entre consumidores (por diferenciación de nichos), mientras que si los recursos son escasos o muy variables en tiempo y espacio será favorecido el generalismo (o polifagia), que evita perder tiempo rechazando ítems alimentarios. También es ventajoso consumir distintos tipos de presa para evitar la acumulación de toxinas, y para balancear la dieta en cuanto a la ingesta de nutrientes particulares.

Coevolución de presas y depredadores: la necesidad de adquirir alimento minimizando costos y la necesidad de escapar a la depredación constituyen fuerzas selectivas para las poblaciones de depredadores y presas, respectivamente. Por eso se dice que ambos grupos muestran “**coevolución**”.

Qué determina la composición de la dieta real de los consumidores. (Teoría de forrajeo o aprovisionamiento óptimo)

La teoría de forrajeo óptimo pretende comprender qué determina la composición de la dieta real de los consumidores, que siempre representa sólo una fracción de la gama de recursos disponibles en el ambiente.

Consideremos que cada alimento (i) se caracteriza por un beneficio que le brinda al consumidor, frecuentemente medido como valor calórico (E_i). Pero obtener ese alimento también representa un costo, frecuentemente representado por un tiempo. Este costo puede dividirse en dos componentes: el de búsqueda (s) y el de manipulación (h).

La teoría de forrajeo óptimo establece que un ítem va a ser incluido en la dieta si=

$E_i/h_i > E/(s+h)$, donde del lado izquierdo de la ecuación se encuentra el beneficio neto que le brinda consumir ese ítem (dado que ya lo encontró) y del derecho lo que le aportan el conjunto de los ítems en promedio (en este caso se considera el costo de seguir buscando, s). Esta teoría supone que los animales actúan como si conocieran por completo la oferta de alimento y que maximizan la energía neta entrante.

Respuestas de los depredadores a los cambios en la densidad de las presas: respuestas numéricas y funcionales.

El cambio en el tamaño poblacional de los depredadores en función de la cantidad de presas disponibles o de la densidad de presas se denomina **RESPUESTA NUMÉRICA**. La capacidad de las poblaciones de depredadores de responder a las variaciones en la densidad de la presa depende de su tiempo generacional. En general, los consumidores con un tiempo generacional corto pueden seguir las variaciones en los niveles de recurso, mientras que los que tienen un tiempo generacional más largo tardan más en responder a cambios en los recursos.

La relación entre el número de presas consumidas por depredador durante un período de tiempo (tasa de consumo, TC) y la densidad de la presa se denomina **RESPUESTA FUNCIONAL**. Existen distintas formas de respuesta funcional, descritas por Holing (1959). 

La forma más simple es la llamada de **tipo I**, en la que la tasa de consumo se incrementa linealmente con la densidad de presas, hasta una cierta cantidad de presas en que se produce una saturación, donde la tasa de consumo no puede seguir aumentando (existe un límite a la cantidad de presas que se puede llegar a ingerir en una unidad de

tiempo). La respuesta de tipo I implica que hasta cierta densidad de presas el consumo sólo depende de la densidad, no considera que hay tiempo de búsqueda ni de manipulación de las presas (Fig 1).

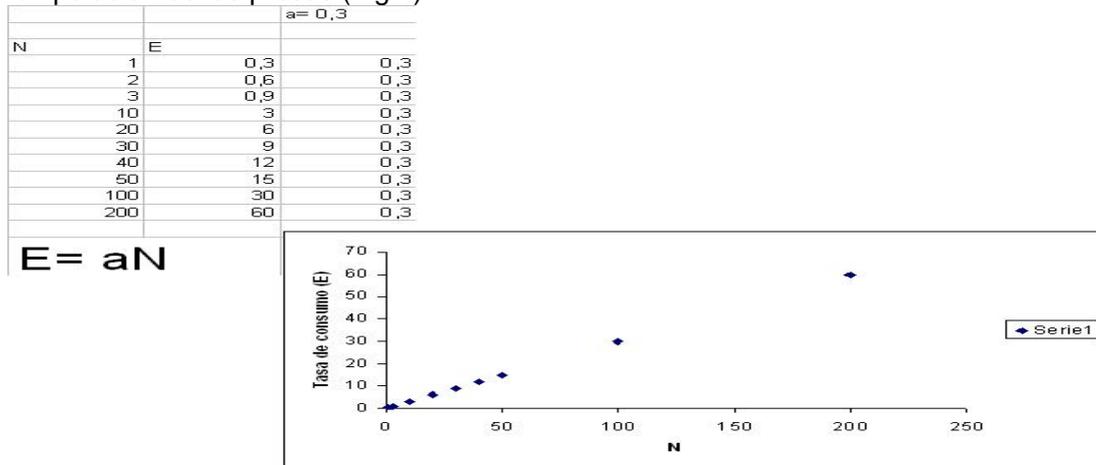


Figura 1: Respuesta funcional de tipo I.

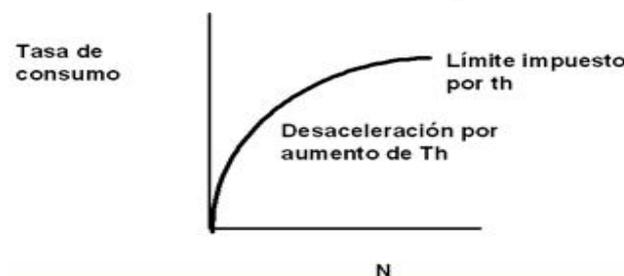
La respuesta funcional más común en la naturaleza es la llamada de **tipo II**, en la que la tasa de consumo aumenta con la densidad de la presa, pero disminuyendo su velocidad hasta alcanzar una asíntota donde se hace constante (Fig. 2) . La disminución en el aumento (desaceleración) de la tasa de consumo con la densidad y la existencia de una asíntota ha sido relacionada con la limitación impuesta por el aumento en el tiempo de manipulación total (dado que el de cada presa es constante), que acaba ocupando todo el tiempo dedicado a alimentarse (mientras que el tiempo de búsqueda disminuye a medida que aumenta la densidad de presas).

Para entender el efecto del tiempo de manipulación vamos a analizar la relación entre TC o E (número de encuentros, tasa de consumo, unidades: número de presas por unidad de tiempo), y N (la densidad de presas). E aumenta con el tiempo de búsqueda (Ts), con la densidad de la presa (N) y con la eficiencia de búsqueda o tasa de ataque del depredador (a).

$E = aTsN$. Pero $T_s = T - T_h$ (el tiempo de búsqueda es igual al tiempo total dedicado a la alimentación menos el tiempo de manipulación), $T_h =$ tiempo de manipulación total, es igual al tiempo que insume cada presa por el número de presas atacadas ($T_h = t_h * E$)

Entonces $E = a(T - t_h E)N = TNa - t_h ENa$
 $E + t_h ENa = TNa$
 $E(1 + t_h Na) = TNa$
 $E = Tna / (1 + t_h Na)$

Ecuación de los discos de Holling.

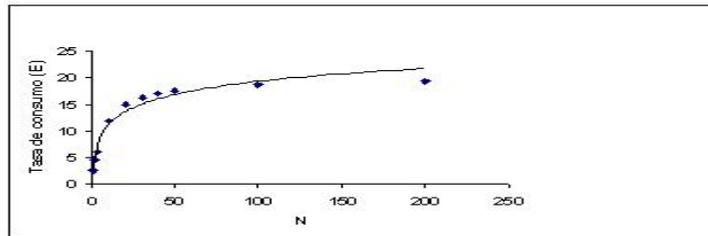


La tasa de consumo se incrementa desaceleradamente con el incremento de N

Figura 2: Respuesta funcional de tipo II.

Si el tiempo de manipulación de cada presa es menor, el máximo valor de la tasa de consumo o del número de encuentros es mayor (Figura 3).

$T=10$
 $a=0.3$
 $th=0.5$



$T=10$
 $a=0.3$
 $th=0.1$

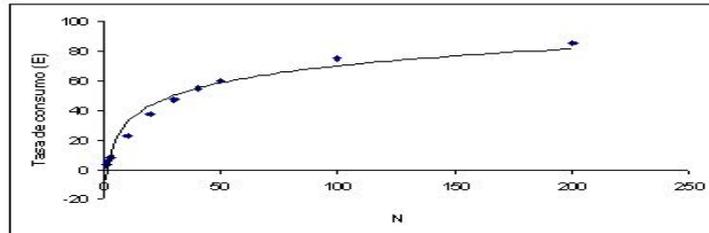


Figura 3: Respuesta funcional de tipo II con distintos tiempos de manipulación de cada presa. En la curva inferior se observa que al ser menor el tiempo de manipulación se llega a una asintota de cerca de 80 presas, mientras que en la curva superior la asintota es cercana a 20 presas consumidas por depredador.

La respuesta funcional de **tipo III** presenta una forma sigmoidea, es decir, presenta una primera fase en que la tasa de consumo aumenta aceleradamente con la densidad de la presa, y luego se desacelera hasta llegar a una asintota (Fig 4). Las explicaciones para este tipo de curva involucran la existencia de “una imagen de búsqueda”, los consumidores se harían más eficientes a medida que aumenta la densidad de la presa debido al aprendizaje, también ha sido atribuida a la “permutación de presa”, es decir, que una presa empezaría a ser utilizada preferentemente pasado un cierto umbral de densidad. Otra alternativa es que a bajas densidades la mayoría de las presas se encuentra en refugios, y no son consumidas. (Figura 4)

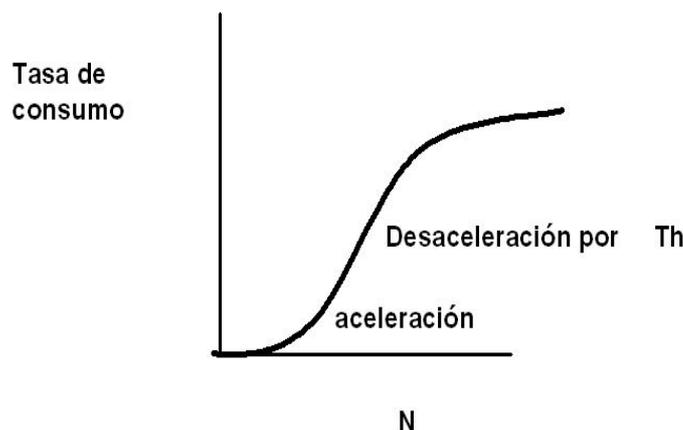


Figura 4: Respuesta funcional de tipo III. A bajas densidades de presa la tasa de consumo aumenta aceleradamente, luego se desacelera y llega a una asintota.

La respuesta de tipo II ha sido asociada a invertebrados, la I a organismos filtradores y la III a vertebrados. Pero también la II ha sido asociada a vertebrados

especialistas, cuya tasa de ataque se incrementa rápidamente con la densidad de la presa, mientras que la de tipo III sería característica de generalistas, que cuando una presa está en baja abundancia consumen otro ítem y pasado cierto umbral la pendiente aumenta bruscamente (ocurre la permutación de presa).

Variación en la proporción de presas consumidas por depredador en función de la densidad de la presa según el tipo de respuesta funcional.

Para la respuesta de tipo I, la proporción de presas consumidas no varía con el N de presas (Figura 5)

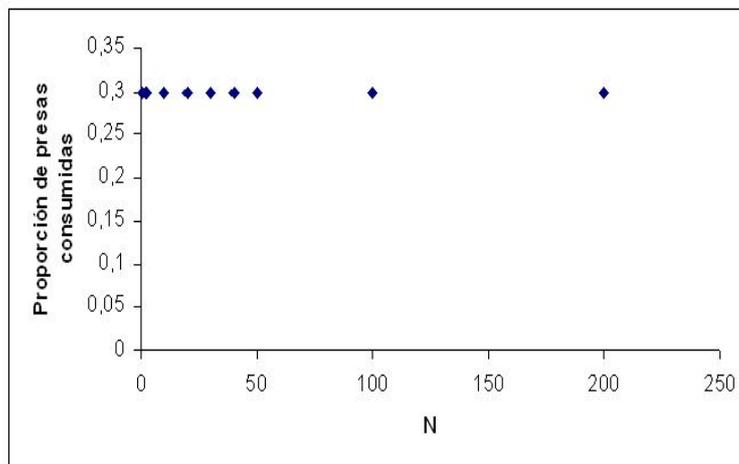


Figura 5: Variación en la proporción de presas consumidas en función de la abundancia de presas de acuerdo a una respuesta funcional del depredador de tipo I.

Para la respuesta de tipo II, como la tasa de consumo se incrementa desaceleradamente con la densidad de la presa (es decir, la tasa de consume crece más despacio que N), la proporción de presas consumidas disminuye con N (Figura 6).

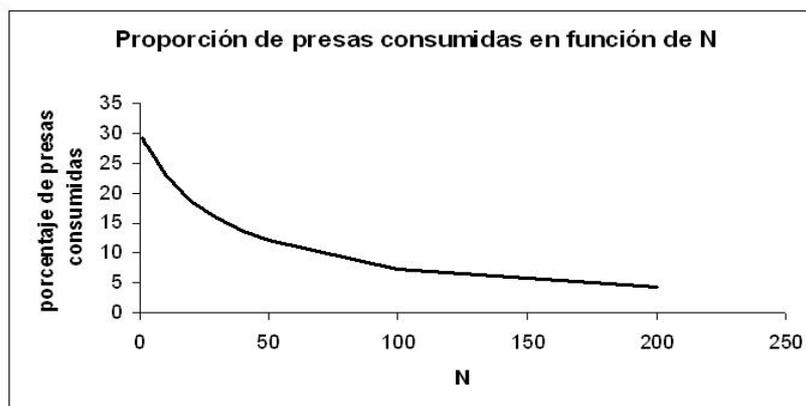


Figura 6: Variación en la proporción de presas consumidas en función de la abundancia de presas de acuerdo a una respuesta funcional del depredador de tipo II.

Para la respuesta de tipo III, la tasa de consumo al principio aumenta aceleradamente con N, y luego se desacelera, por lo que la proporción de presas consumidas al principio aumenta con N y luego disminuye (Figura 7).

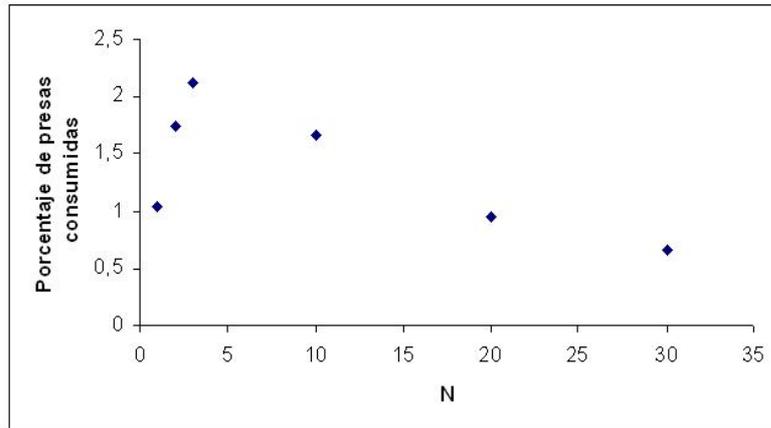


Figura 7: Variación en la proporción de presas consumidas en función de la abundancia de presas de acuerdo a una respuesta funcional del depredador de tipo III.

Mientras que depredadores que muestren una respuesta funcional de tipo II pueden producir reducciones en las densidades de presas que las lleven cerca de la extinción, produciendo un efecto desestabilizador tanto para los depredadores como para las presas, las curvas de tipo III tienden a evitar la extinción, ya que la tasa de consumo es baja a bajas densidades. Sin embargo, en todos los casos, si la densidad de presas pasa el umbral de saturación del depredador puede crecer sin limitaciones (a menos que tenga densodependencia intraespecífica o que el número de depredadores aumente también: respuesta numérica).

MODELOS QUE DESCRIBEN LA DINAMICA DEPREDADOR- PRESA.

Dinámica del modelo de Lotka-Volterra:

El modelo desarrollado independientemente por Lotka (1925) y por Volterra (1926) resume en forma sencilla la interacción depredador-presa. Este modelo se basa en las siguientes ecuaciones para la tasa de reclutamiento de presas y depredadores:

$$dN/dt = rN - cNP$$

$$dP/dt = caNP - mP$$

donde:

N: densidad de presa

P: densidad del depredador

r: tasa intrínseca de crecimiento de la población presa

c: eficacia del depredador (tasa de depredación)

a: tasa de reproducción de depredador por cada presa comida

m: tasa de mortalidad del depredador

En ausencia de depredadores, la población presa crece en forma exponencial de acuerdo a su tasa intrínseca de crecimiento "r". En ausencia de presas la población depredadora decrece en forma exponencial de acuerdo a su tasa de mortalidad "m".

En coexistencia, la población presa disminuye su crecimiento en forma proporcional a la densidad de ambas poblaciones y a la tasa de depredación "c". Por otra parte, la población depredadora incrementa su crecimiento en forma proporcional a la densidad de ambas poblaciones, a la tasa de depredación (c) y a su eficiencia de convertir presas consumidas en crías (a). El producto N P refleja el número de encuentros entre ambas poblaciones, "a" y "c" son asumidas constantes.

Planteamos las isoclinas de equilibrio para ambas poblaciones:

$dN/dt = rN - cNP = 0$ por lo tanto, $rN = cNP$, cuando $P = r/c$ la presa estará en equilibrio independientemente de su densidad.

$dP/dt = caNP - mP = 0$ por lo que $caNP = mP$, cuando $N = m/ca$ el depredador estará en equilibrio independientemente de su densidad.

La presa aumenta su densidad cuando P es menor que el valor de equilibrio (r/c), cuando $P = r/c$ se mantiene en equilibrio y si $P > r/c$ disminuye su abundancia

El depredador aumenta su abundancia por encima de su isoclina, cuando $N > m/ca$, disminuye si $N < m/ca$ y se mantiene si $N = m/ca$ (Figura 8)

Para analizar la dinámica del sistema dibujamos las isoclinas en un espacio de fase de densidad de depredador versus densidad de presa (Figura 8)

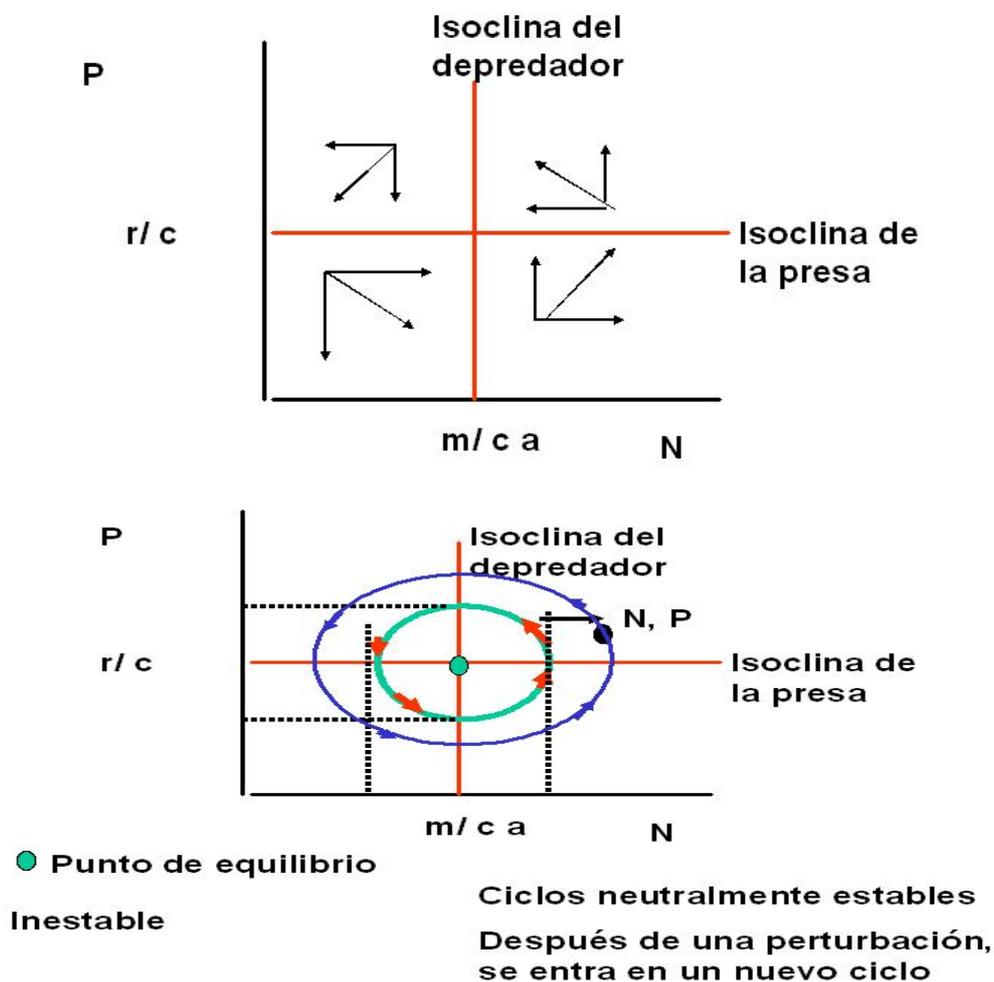


Figura 8: Isoclinas de equilibrio y vectores de cambio poblacional para depredadores y presas en un espacio de fase de densidades de depredadores y presas.

La dinámica del sistema muestra ciclos, donde a un aumento de presas sigue un aumento de depredadores, un mayor número de depredadores conduce a un descenso en las presas, que a su vez producirá un descenso de los depredadores, seguido por aumento de presas. Los ciclos de depredadores y presas están acoplados, y desfasados (Figura 9). Esta dinámica se denomina de ciclos de límites estables (estabilidad neutra), que en

ausencia de perturbación se mantienen en el tiempo. Si ocurre una perturbación que cambia los valores de presas y/o depredadores, se entra en un nuevo ciclo, de diferente amplitud.

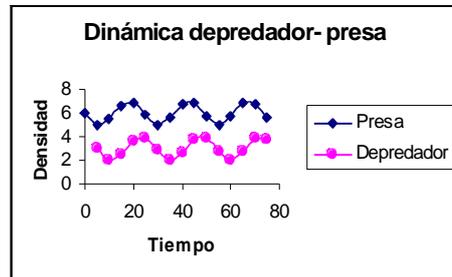
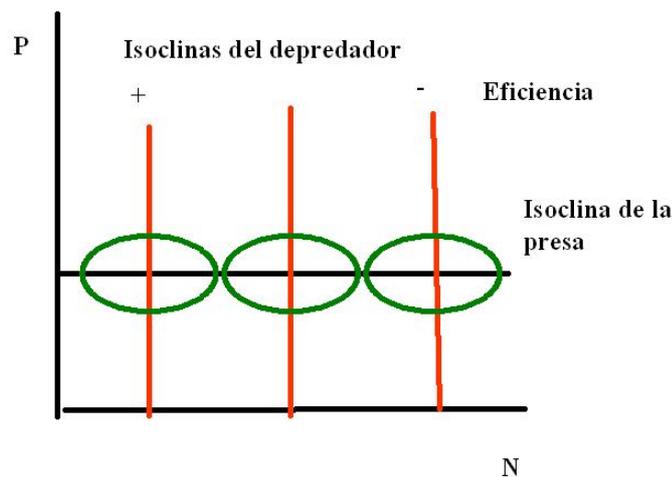


Figura 9: Variación de la abundancia de depredadores y presas de acuerdo al modelo de Lotka- Volterra.

Eficiencia del depredador: Podemos considerar que los depredadores pueden ser más o menos eficientes en aprovechar las presas para poder empezar a crecer, cuánto menor sea m/ca , o sea que la isoclina del depredador esté ubicada más hacia la izquierda sobre el eje de densidad de la presa más eficiente será (su densidad crece con menor número de presas) (Figura 10 superior). Cuando el depredador es más eficiente la presa oscila entre valores de abundancia menores que cuando el depredador es menos eficiente (Figura 10 inferior).



Mayor eficiencia depredador: menor valor de equilibrio de presa

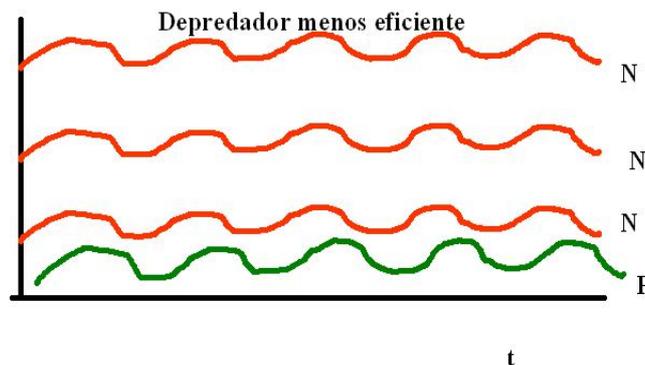


Figura 10: Variación en la eficiencia de los depredadores.

Efectos densodependientes para depredadores y presas.

Consideremos ahora que la presa sufre un efecto denso- dependiente sobre su tasa de reclutamiento (crece en forma logística y no exponencial). Si superponemos el gráfico de reclutamiento de la presa con distintos niveles de consumo de depredadores, tendremos distintos valores de equilibrio (reclutamiento= consumo) para la presa (donde se corta la curva de reclutamiento neto de la presa con la curva de consumo), que van a determinar su isoclina de acuerdo a la abundancia del depredador, que a su vez determina el nivel de consumo (Figura 11). Cuando la curva de reclutamiento de la presa está por encima de la de consumo, la presa puede crecer, cuando la curva de consumo está por encima, la presa decrece.

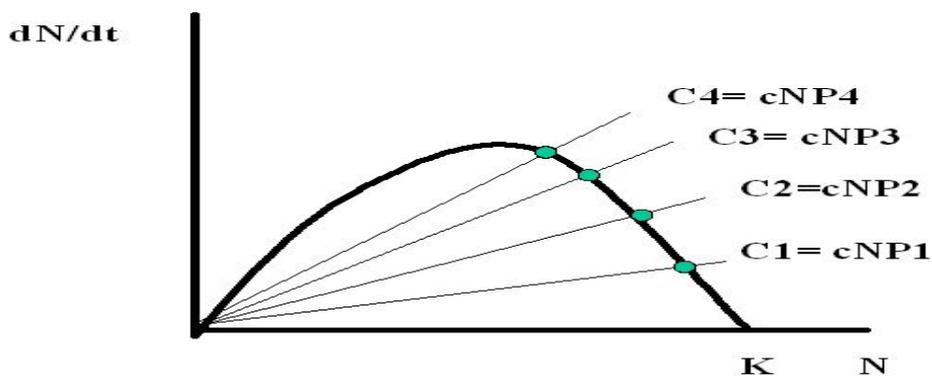


Figura 11: Cambios en los valores de equilibrio de la presa a medida que aumenta el número de depredadores, asumiendo una respuesta funcional de tipo I del depredador.

De acuerdo a la Figura 11, los valores de equilibrio de la presa van disminuyendo con el incremento de depredadores desde la capacidad de carga hasta r/c (Figura 12)



Figura 12: Isoclina de la presa cuando muestra crecimiento densodependiente intraespecífico y la respuesta funcional del depredador es de tipo I.

La inclusión de diferentes eficiencias de los depredadores y de densodependencia

También podemos agregar complejidad (y más realismo) al sistema considerando que a medida que aumentan los depredadores hay un efecto denso- dependiente que hace que hagan falta más presas para empezar a crecer (la isoclina del depredador no es independiente de su densidad), y también que hay un valor límite de depredadores, que no pueden aumentar aunque haya más presas, como se muestra en la Figura 13.

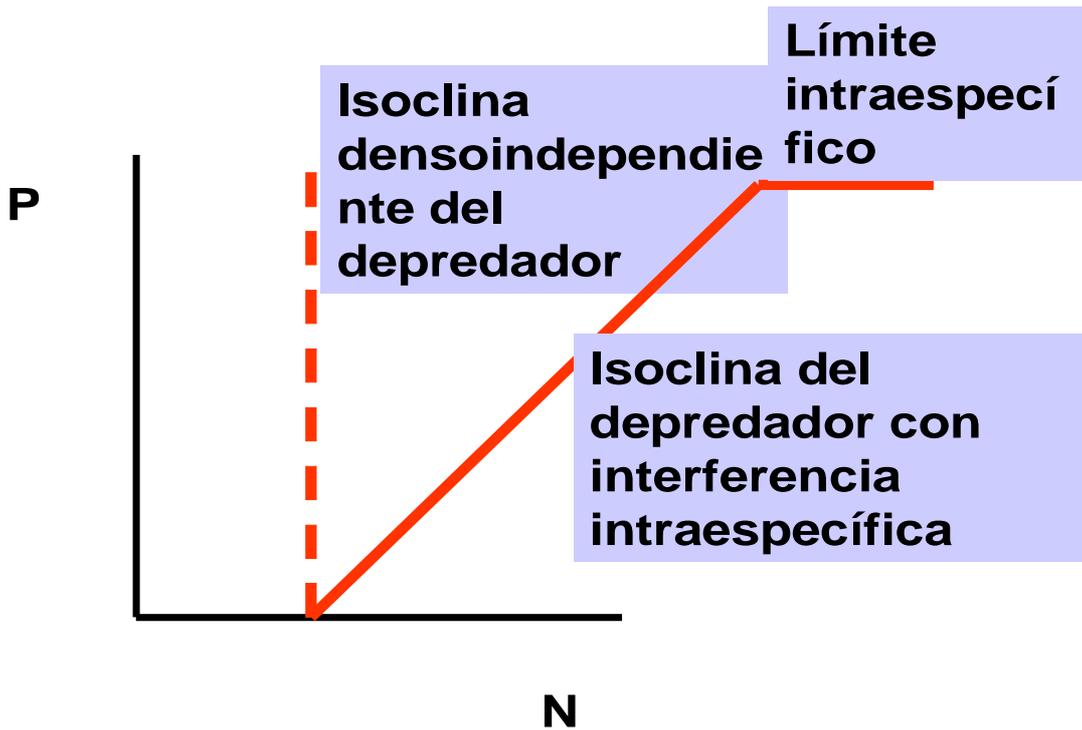
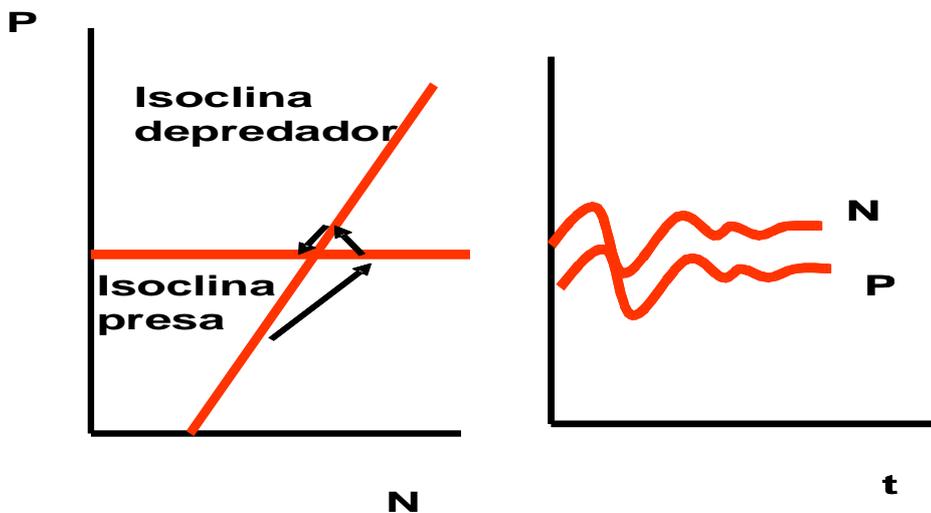
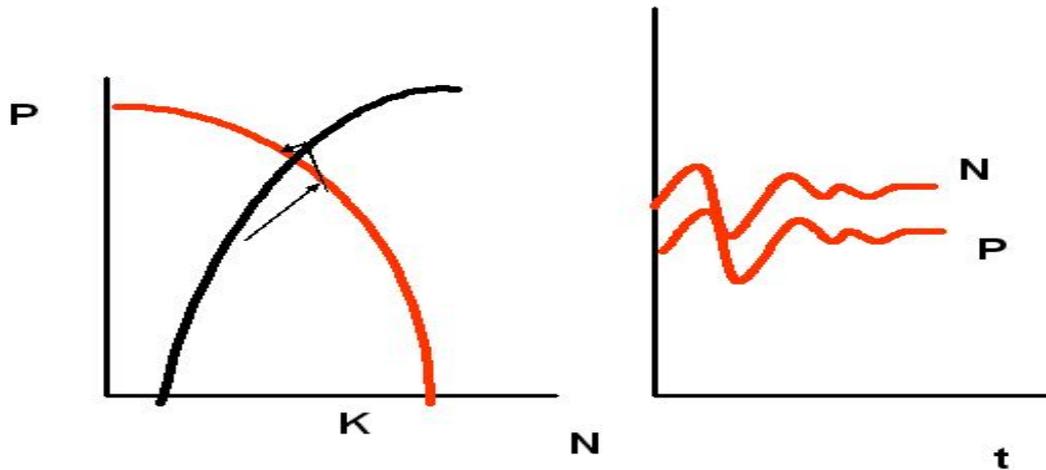


Figura 13: Isocline del depredador con interferencia intraespecífica y con un valor máximo de abundancia de depredadores (línea llena). Línea punteada: isocline del depredador cuando no hay densodependencia intraespecífica.

Dinámica del sistema depredador presa cuando hay densodependencia intraespecífica.

Pasaremos ahora a analizar qué sucede con la dinámica del sistema cuando consideramos densodependencia del depredador o de ambos (Figura 14). Se observa que la densodependencia produce un efecto estabilizador sobre la dinámica del sistema, que puede pasar de mostrar ciclos a oscilaciones amortiguadas.





Efectos de las respuestas funcionales de los depredadores y del efecto Allee sobre las isoclinas de equilibrio de las presas

Ya vimos cómo es la isocлина de una presa que muestra densodependencia intraespecífica cuando interactúa con un depredador que muestra una respuesta funcional de tipo I (Figura 12). Veremos que pasa si la respuesta funcional del depredador es de tipo 2. Para eso graficamos la curva de reclutamiento neto de la presa densodependiente y el consumo del depredador para distintas densidades de presas (Figura 15). Se observa que a bajas densidades de presa el consumo está por encima del reclutamiento neto aún cuando haya pocos predadores (C1).

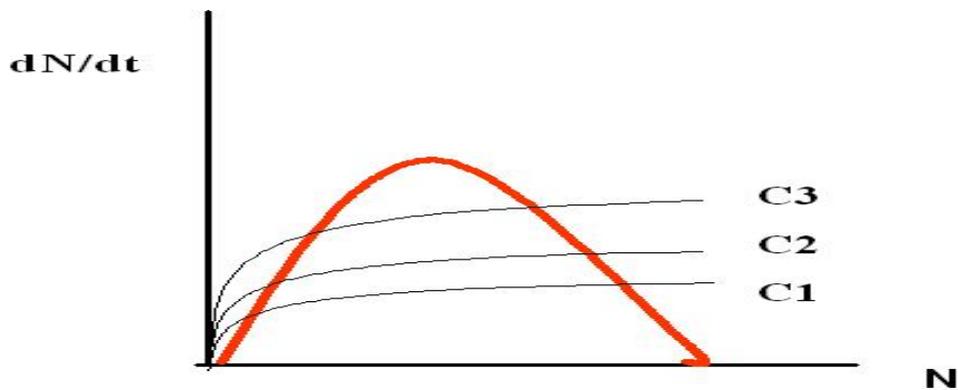


Figura 15: Curva de reclutamiento de la presa y variación del consumo de acuerdo a una respuesta funcional de tipo II. Se observa que a bajas densidades de presa el consumo está por encima del reclutamiento neto aún cuando haya pocos predadores (C1).

En este caso la isocлина de la presa mostrará que cuando la presa está en bajas densidades para poder estar en equilibrio debe haber menos depredadores (Figura 16)

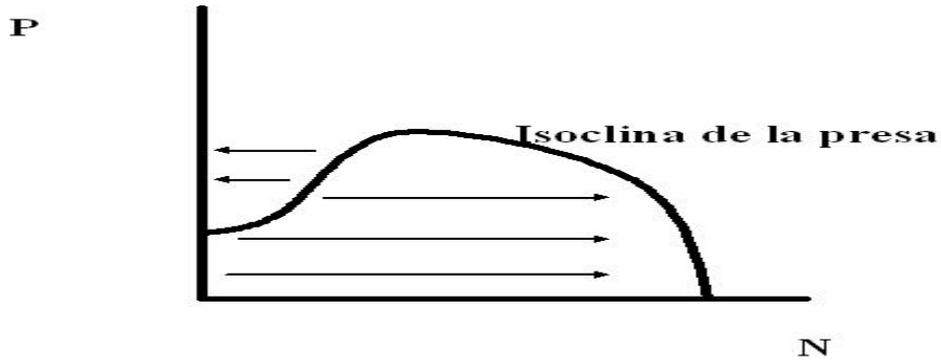


Figura 16: Isoclina de la presa cuando muestra crecimiento densodependiente y el depredador muestra una respuesta funcional de tipo II.

En este caso si la isoclina del depredador corta a la de la presa a bajas densidades la dinámica del sistema se desestabiliza, con oscilaciones cada vez mayores que pueden llevar a la extinción de ambas especies (Figura 17).

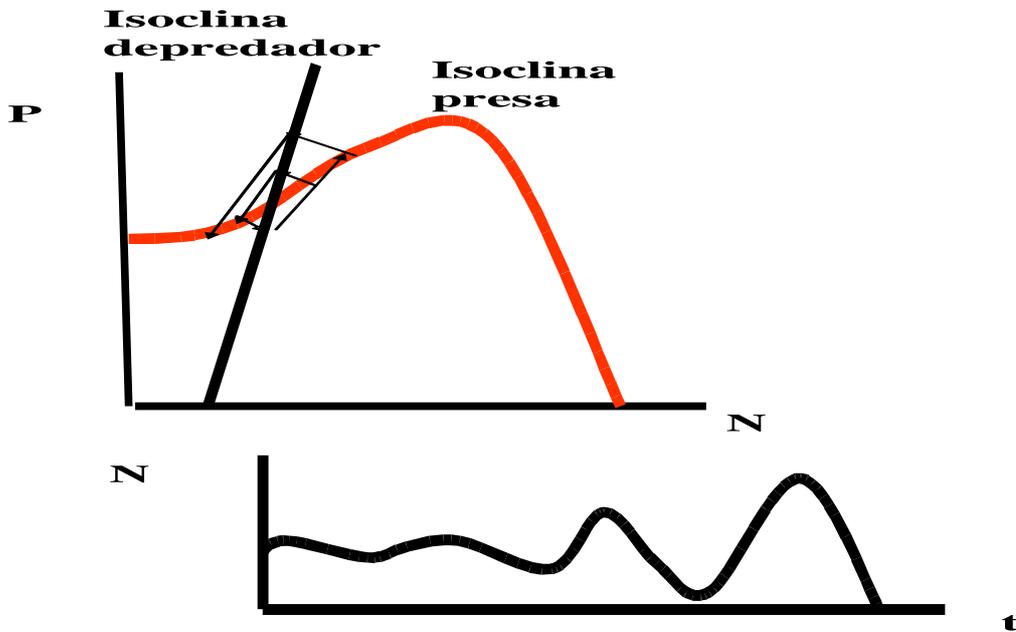


Figura 17: Dinámica del sistema si el depredador muestra una respuesta funcional de tipo II y su isoclina corta a la de la presa a bajas densidades de ésta.

Otro efecto que desestabiliza es cuando la presa muestra efecto Allee, es decir, el reclutamiento neto se hace positivo recién a partir de cierto valor umbral (Figura 18). Se observa en la Figura que a bajas densidades de presa no hay valores de equilibrio.

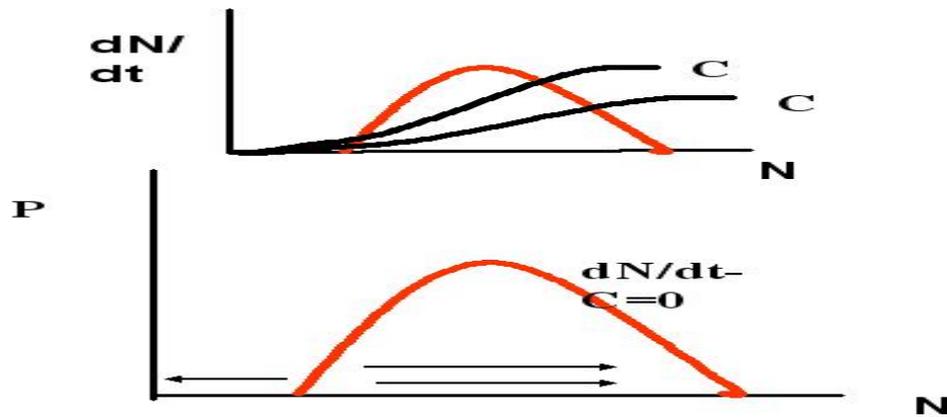


Figura 18: Relación entre consumo y reclutamiento neto de la presa(arriba) e isoclina de la presa cuando esta muestra efecto Allee. Por debajo de un valor umbral la presa disminuye su abundancia hasta la extinción.

Efectos que estabilizan la dinámica depredador presa: respuesta funcional de tipo III y refugio para presas.

En este caso, el consumo disminuye a bajas densidades de presas, por lo que el reclutamiento neto queda por encima del nivel de consumo aún cuando haya muchos depredadores (Figura 19). Este efecto se puede producir porque cuando hay pocas presas los depredadores consumen otro alimento, o porque las presas están protegidas en refugios

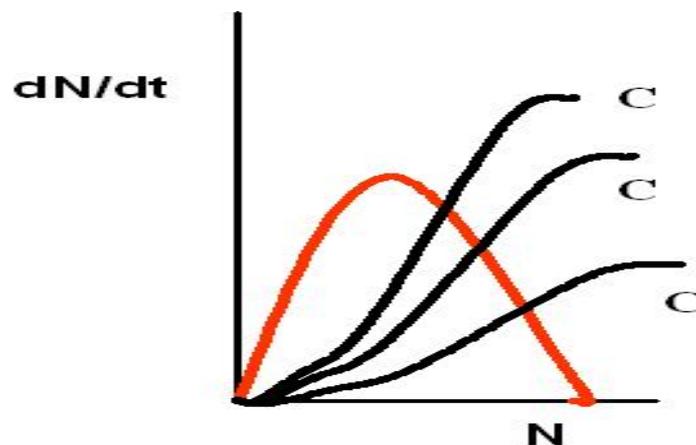
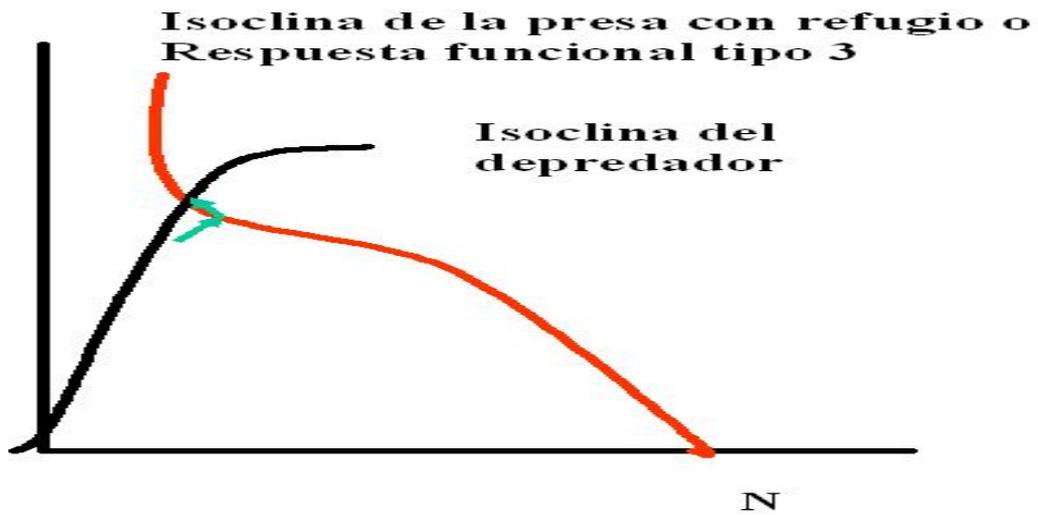


Figura 19: Reclutamiento neto y consumo cuando el depredador tiene una respuesta funcional de tipo III o a bajas densidades la presa se encuentra en refugios.

Como consecuencia, a bajas densidades la presa puede crecer aunque haya muchos depredadores (Figura 20). Como se puede observar en la figura, aún cuando la isoclina del depredador corte a la de la presa a bajas densidades de ésta, el sistema puede tender a un punto de equilibrio, porque siempre va haber un número de presas que escapan al consumo.



Bibliografía

Begon, M, Harper, J.L y Townsend, CR. 1996. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Blackwell Sci, Oxford.