

## Estimación Lineal y No-Lineal de Parámetros de Depredación (Linear and Non Linear Parameter Estimation for Predation)

Badii, M.H. & J.C. Chacon

UANL, San Nicolás de los Garza, N.L. & UAAAN, Saltillo, Coah., México,  
mhbadii@gmail.com

**Resumen:** Se presentan varios modelos de respuesta funcional tipo II. Se describen y explican las técnicas lineales y no lineales para calcular los parámetros de respuesta funcional, es decir, la tasa instantánea de ataque o descubrimiento ( $a'$ ) y el tiempo de manipuleo ( $T_h$ ). Se discuten de forma breve las ventajas y limitaciones de los modelos lineales y no lineales para estimación de los parámetros de depredación.

**Palabras clave:** Modelos lineales y no lineales, parámetros de respuesta funcional.

**Abstract:** Several commonly used type II functional response models are presented. Techniques for calculating functional response parameters, i.e., instantaneous rate of attack or discovery ( $a'$ ) and handling time ( $T_h$ ) are described and explained both using linear as well as non linear parameter estimation equations. The advantages and limitations for linear as well as non linear models for parameter estimation for predators are briefly discussed.

**Keywords:** Functional response parameters, linear and non linear models

### Introducción

El término Respuesta Funcional, fue acuñado originalmente por Salomón (1949) por la relación que describe la forma en que la densidad de presas afecta al número de presas atacadas por depredadores por unidad de tiempo. Las respuestas funcionales son por tanto, fundamentales para cualquier descripción de parasitismo o depredación. Posteriormente, en dos trabajos clásicos en 1959, Holling (1959a, b) hizo hincapié en la importancia de estas relaciones, y propuso una clasificación basada en tres tipos básicos de respuestas funcionales, y que representan diferencias en la proporción de presas disponibles en un tiempo fijo (Juliano 2001).

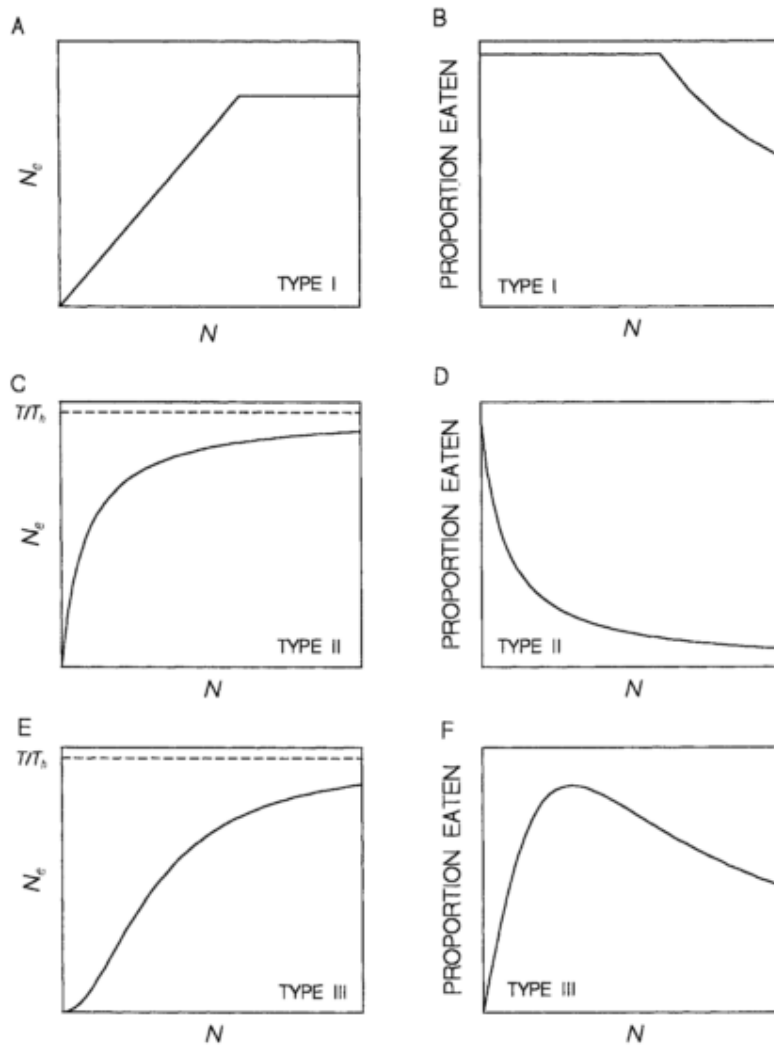
Respuesta funcional tipo I, el número de presas consumidas aumenta linealmente a un máximo y luego se mantiene constante a medida que aumenta la densidad de presas (Figura 1A). Esto corresponde a una proporción constante de presas consumidas disponibles al máximo (independencia de densidad), seguido por una proporción decreciente de presas consumidas o muertas (Figura 1B) (Juliano 2001). Este tipo de respuesta refleja uno de los aspectos más realistas de modelos clásicos como los de Thompson (1930) y Nicholson & Bailey (1935). En éstos, las interacciones huésped-parasitoide ocurren en ambientes estacionales y con una tasa de depredación densidad-independiente (Hassell 2000).

En el tipo II, el número de presas muertas se acerca a la asíntota y aumenta la densidad hiperbólica como incrementa la densidad de la presa (Figura 1C). Esto corresponde asintóticamente a una proporción decreciente de presas muertas (dependencia inversa de la densidad; (Figura 1D) (Juliano 2001). En esta respuesta funcional (Figura 1C) aparece otro parámetro, además de la eficiencia de búsqueda, denominado "tiempo de manipulación o manipuleo" ( $T_m$ ). Éste se define como el tiempo dedicado a perseguir, dominar, consumir y digerir las presas, y a prepararse para la siguiente búsqueda. Dado que el tiempo de búsqueda se reduce (por el tiempo de manipuleo), este tipo de

respuesta resulta en un aumento desacelerado a medida que aumentan las presas consumidas, hasta llegar a una asíntota en la cual se expresa la máxima tasa de ataque ( $T_h/T_T$ ) ( $T_T$  = Tiempo total de exposición depredador- presa) (Fernández-Arhex y Corley 2004). En consecuencia, tiempos de manipulaciones largos conducen a bajas tasa de ataque y viceversa (Hassell 2000).

En el tipo III, el número de presas muertas se acerca a la asíntota en función sigmoidea (Figura 1E). Esto corresponde a un aumento en la proporción de presas muertas (dependencia de la densidad) hasta el punto de inflexión de la curva sigmoidea, seguido por una disminución en la proporción de presas muertas (Figura 1F) (Juliano 2001). Una curva sigmoidea es la que resulta en una respuesta de tipo III. Es decir, el número de presas consumidas por unidad de tiempo se acelera con el aumento de la densidad de presas, hasta que el tiempo de manipuleo empieza a limitar su consumo (Figura 1E) (Fernández-Arhex y Corley 2004).

**Figura 1.** Tres tipos de respuesta funcional. Relación entre el número de presas consumidas por depredador ( $N_c$ ) y el número de presas ofrecidas al depredador ( $N$ ), se presentan en las partes A, C y E. La correspondiente relación entre la proporción de presas consumidas ( $N_c/N$ ) y el número de presas ofrecidas al depredador (Juliano 2001).



**Modelos**

Los modelos de respuesta funcional, tienen como factor importante el tiempo que dura el experimento ya que este es importante con respecto al ataque y suponen que el número de presas muertas por el depredador incrementa monótonamente a una asíntota. Dentro de este comportamiento se encuentran los modelo Watt, 1959; y el modelo Holling tipo II (1959), Dowd y Riggs (1965) y Livdahl y Stiven (1983); menciona Hernández-Sandoval (2009) que estos modelos describen el proceso de depredación de forma instantánea. El modelo de Rogers (1972) propuso un modelo alternativo, conocido como "ecuación del depredador al azar", que tiene las mismas restricciones que el modelo mencionado de Holling, pero que permite el agotamiento de la presa y suponen que los procesos duran un lapso de tiempo y el proceso de la depredación no es instantáneo (Fernández-Arhex y Corley 2004), además, el modelo de Holling no contempla el reemplazo de la presa en el bioensayo, por lo que, el modelo de Rogers se utiliza generalmente para superar el problema de reemplazo de presa presente en el modelo Holling. Aparte de estos modelos existen los de Real (1977, 1979) que toma en cuenta la inteligencia del depredador como un componente importante en el proceso de ataque. Los modelos antes mencionados se comportan de igual manera. Las ecuaciones de estos modelos se presentan a continuación:

Tabla 1. Modelos de Respuesta Funcional Tipo II.	
Autor	Ecuación del Modelo
Holling (1959)	$N_a = \frac{a' Tt N_o}{1 + (a' Th N_o)}$
Watt (1959)	$N_a = N_o \max (1 - e^{-a N_o})$
Dowd & Riggs (1965)	$N_a^{-1} = Th^{-1} + aTh^{-1} N_o^{-1}$
Rogers (1972)	$N_a = N_o \{1 - e^{a(Th N_a - Tt)}\}$
Real (1977, 1979)	$N_a = \frac{K * N_t^\beta}{X + N_t^\beta}$
Livdahl y Stiven (1983)	$\frac{1}{N_a} = \frac{1}{aN} + Th$
Fan y Petitt (1994)	$\frac{N_o}{N_a} = \frac{1}{a'} + Th N_o$

Donde  $N_a$  es el número de presas consumidas o atacadas,  $a$  ( $a'$ ) es la tasa de ataque constante (tasa de ataque o búsqueda instantánea),  $N_o$  es la densidad de la presa,  $Tt$  es el tiempo total disponible (24 h en este experimento) y  $Th$  es el tiempo de manipuleo,  $K$  = la tasa de alimentación máxima (saciedad o asíntota),  $N_t$  = densidad de presas inicial,  $X$  = la densidad de la presa en la que  $N = 0.5K$ ,  $\beta$  = el parámetro asociado con la forma de la curva de la respuesta funcional. Si  $\beta = 0$  la respuesta funcional es tipo I, si  $\beta = 1$  la respuesta funcional es tipo II y para  $\beta > 1$  la respuesta funcional es tipo III.

## Metodología

Mediante modelos no lineales y lineales se obtuvieron los parámetros de la respuesta funcional.

### No lineal

Siete modelos fueron utilizados para determinar la respuesta funcional (Tabla 1). En este trabajo se utilizó el método de Marquardt para obtener los parámetros de la respuesta funcional; el tiempo de manipuleo ( $T_h$ ) y la tasa de búsqueda ( $a'$ ) del depredador. El ajuste de los datos a cada modelo y las estimativas de los parámetros se realizaron a través del proceso iterativo del algoritmo Marquardt (Marquardt 1963). Cabe señalar que ambos procedimientos fueron para modelos no lineales PROC NLIN de SAS/STAT (SAS, 2001).

### Lineal

Mediante métodos de mínimos cuadrados ordinarios se calcularon los parámetros ( $a'$  y  $T_h$ ) de la respuesta funcional de los siete modelos.

## Resultados

**Procedimiento no lineal.** Se observó una respuesta funcional de tipo II. Los modelos de Holling, Fan & Petitt y Livdahl & Stiven presentaron valores similares con respecto a los parámetros  $a'$  y  $T_h$ , de 1.2337 y 1.2357, 0.0212 y 0.0212 respectivamente, sin embargo, los valores de los parámetros obtenidos por el modelo de Dowd & Riggs fueron mayores con respecto a los demás ( $a'=38.2238$  y  $T_h=47.1547$ ) (Tabla 2b, modelos no lineales). El modelo de Rogers dio un  $T_h$  mayor al de Holling, Fan & Petitt y Livdahl & Stiven, pero menor que el obtenido por el modelo de Dowd & Riggs. Con respecto al parámetro de ataque, el modelo de Rogers fue similar a los modelos linealizados de Holling y al de Holling (Tablas 2a y 2b).

Fan y Pettit (1994) encontraron que la transformación Woolf no sólo linealiza la ecuación del disco de Holling (1959b), sino que también reduce la heterogeneidad de la varianza, proporcionando así la mejor estimación del parámetro entre cuatro transformaciones lineales comúnmente utilizadas, así como de regresión no lineal (Sepulveda & Carrillo 2008). En base a esto, el parámetro  $T_h$  obtenido por los modelos Dowd & Riggs y Rogers están subestimados y  $a'$  están sobreestimados. Así como el valor de  $a'$  obtenido por el modelo de Watt.

En el modelo de Real, el parámetro  $\beta$  fue igual a 1.0114, y realizando la prueba de t-students el parámetro no fue significativamente diferente de 1 ( $P \leq 0.05$ ,  $GL=6$ ), por lo que el tipo de respuesta funcional es II.

Con respecto a los parámetros obtenidos mediante mínimos cuadrados ordinarios, estos valores fueron menores a los que se obtuvieron mediante los mínimos cuadrados no lineales. Mencionan Hassell (1978) y Livdahl y Stiven (1983) que las regresiones utilizadas de forma linealizada respecto a los modelos de respuesta funcional como los anteriores, pueden dar estimaciones sesgadas de los parámetros o estadísticamente inválidas.

Tabla 2a. Parámetros de la respuesta funcional de siete modelos por modelaje lineal*.								
No	Na	Holling	Rogers	Watt	F&P	D&R	L&S	Real
1	0.80	0.8015	0.7884	1.3933	0.8771	1.2650	0.7905	1.8889
2	1.47	1.5867	1.5692	2.7295	1.7258	1.5634	1.5634	5.6486
4	3.33	3.1101	3.0954	5.2398	3.3434	3.0588	3.0588	13.6991
8	5.33	5.9820	6.0933	9.6721	6.2922	5.8627	5.8627	23.6516
16	11.53	11.1127	11.5132	16.5928	11.2558	10.8231	10.8231	30.1103
32	24.93	19.4568	19.2464	25.0879	18.5871	18.7593	18.7593	32.7509
64	32.27	31.1520	33.0767	31.6640	27.5637	29.6183	29.6183	33.6214
128	33.80	44.5376	63.6206	33.8395	36.3384	41.6825	41.6825	33.8873
<b>a'</b> Tasa instantanea de descubrimiento o ataque		0.8098	1.5739	0.0418	0.8918	87.9682	0.7995	--
<b>T<sub>h</sub></b> : Tiempo de manipuleo		0.0128	0.0167	--	0.0188	70.3288	0.0142	--
<b>β</b> = Pendiente de ecuacion de Real								1.7658 (NS)
*: No = Número original de presas, Na Número de presas atacadas o consumidas, F&P = Fan y Pettitt, D&R = Dowd y Riggs, L&S = Livdahl y Stiven. NS = Estadísticamente no es diferente de la unidad.								

Tabla 2b. Parámetros de la respuesta funcional de siete modelos por modelaje no lineal*.								
No	Na	Holling	Rogers	Watt	F&P	D&R	L&S	Real
1	0.80	1.2022	0.9992	1.1208	1.2022	1.2022	1.2041	1.8889
2	1.47	2.3447	1.9981	2.2047	2.3447	2.3446	2.3482	3.6042
4	3.33	4.4673	3.9944	4.2665	4.4673	4.4671	4.4733	6.5591
8	5.33	8.1613	7.9831	7.9976	8.1613	8.1611	8.1708	11.0553
16	11.53	13.9143	15.8792	14.1140	13.9143	13.9141	13.9261	16.7522
32	24.93	21.4879	28.2180	22.3691	21.4879	21.4878	21.4972	22.5052
64	32.27	29.5224	29.8652	30.0212	29.5224	29.5225	29.5223	27.1267
128	33.80	36.3109	34.5363	33.5344	36.3109	36.3113	36.2973	30.2035
<b>a'</b> Tasa instantanea de descubrimiento o ataque		1.2337	7.2536	0.0335	1.2357	38.2238	1.2357	--
<b>T<sub>h</sub></b> : Tiempo de manipuleo		0.0212	0.0283	--	0.0212	47.1547	0.0212	--
<b>β</b> = Pendiente de ecuacion de Real								1.0114 (NS)
*: No = Número original de presas, Na = Número de presas atacadas o consumidas, F&P = Fan y Pettitt, D&R = Dowd y Riggs, L&S = Livdahl y Stiven. NS = Estadísticamente no es diferente de la unidad.								

Tanto con el método lineal como no lineal, el valor máximo de  $a'$  la fue generado por los modelos de Dowd & Riggs, seguido por el modelo de Rogers, mientras que, el valor mínimo de  $T_h$  fueron generado por los modelos de Holling y Livdahl & Stiven (Tabla 2).

Con el método lineal, el valor calculado de  $a'$  obtenido por el modelo de Rogers fue aproximadamente, doble del valor de  $a'$  calculada por los modelos de Holling, Fan & Pettitt y Livdahl & Stiven; mientras que, con el método no lineal, el valor calculado de  $a'$  obtenido por el modelo de Rogers fue aproximadamente, seis veces del valor de  $a'$  calculada por los modelos de Holling, Fan & Pettitt y Livdahl & Stiven (Tabla 2)

Según los datos de la Tabla 2, con el método lineal, el modelo de Watt genero el menor valor de  $a'$ , lo cual fue casi 38, 21, 19 y 19 veces menor que el estimado por Rogers, Fan & Pettitt, Holling y Livdahl & Stiven, respectivamente; y con el método no lineal, el modelo de Watt genero el menor valor de  $a'$ , lo cual fue casi 217, 37, 37 y 37 veces menor que el estimado por Rogers, Fan & Pettitt, Holling y Livdahl & Stiven, respectivamente.

Realizar una regresión lineal de los datos linealizados tiene varias ventajas: a) es intuitivamente sencilla; b) no requiere un ordenador; y c) el resultado puede parecer fácil de evaluar estadísticamente. Sin embargo, los resultados no son estadísticamente óptimos (Motulsky y Ransnas 1987).

## Conclusión

Mediante la regresión no lineal, los modelos de Fan & Pettitt, Holling, y Livdahl & Stiven presentaron valores de  $a'$  y  $T_h$  similares, mientras que los modelos Dowd & Riggs y Rogers estimaron valores mayores comparados a los demás.

Con la regresión lineal los modelos Holling y Livdahl & Stiven obtuvieron valores de  $a'$  y  $T_h$  similares, a su vez, los modelos Dowd & Riggs y Rogers estimaron valores mayores a los demás. Por tanto, por los dos métodos de cálculo (lineal y no lineal), los modelos Dowd & Riggs y Rogers estimaron parámetros ( $a'$  y  $T_h$ ) mayores a los demás modelos.

La regresión lineal por cuadrados mínimos es el método más común usado en las investigaciones sobre la interacción depredador-presa, pero también se pueden usar las regresiones no lineales por cuadrados mínimos para la estimación y comparación de parámetros. En este punto se aconseja utilizar la regresión no lineal, ajustada por cuadrados mínimos del número de presas consumidas versus el número de presas ofrecidas. Los parámetros obtenidos mediante la regresión no lineal son menos sesgados que los calculados por la regresión lineal.

## Referencias

- Dowd, J. E., and D. S. Riggs. 1965. A comparison of Michaelis-Menten kinetic constants from various transformations. *J. Biol. Chem.* 240: 863–869.
- Fan Y & F. Pettit. 1994 Parameter estimation of functional response. *Environmental Entomologist* 23: 785-794.

- Fernández-Arhex, V. & J. Corley. 2004. La respuesta funcional: una revisión y guía experimental. *Ecol. Austral.* 14: 83-93
- Hassell, MP. 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Hassell, M.P. 2000. *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford U. Press, UK.
- Holling C.S. 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- Holling C.S. 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Ent.* 91: 385-398.
- Holling, C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Ent.. Soc. Can.* 48: 1-86.
- Juliano, S.A. 2001. Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. Pp. 159-182 en: SM Scheiner & J Gurevitch (eds). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman & Hall, N.Y.
- Livdhal, T.P. & A.E. Stiven. 1983. Statistical difficulties in the analysis of predator functional response data. *Can. Ent.* 115: 1365-1370
- Marquardt, D.W. 1963. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. *Journal of the Society of Industrial and Applied Mathematics* 11: 431-441.
- Motulsky, H. & L. Ransnas. 1987. Fitting curves to data using nonlinear regression: a practical and nonmathematical review. *Fed. of Amer. Soc. for Exp. Biol. Journal* 1: 365-374.
- Nicholson, A.J. & V.A. Bailey. 1935. The balance of animal populations. Part 1. *P. Zool. Soc. Lond.* 3: 551-598.
- Real, L.A. 1977. The kinetics of functional response. *Amer. Naturalist*, 111: 298-300.
- Real, L.A. 1979. Ecological determinants of functional response. *Ecology* 60: 481-485.
- Rogers, D. 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 369-383.
- SAS Institute. 2001. *SAS/STAT User's Guide*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Solomon, J.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.
- Thompson, W.R. 1930. The utility of mathematical methods in relation to work on biological control. *Ann. Appl. Biol.* 17: 641-648
- Watt, K.E.F. 1959. A mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the numbers attacked. *Canadian Entomologist*, 91: 129-144.