

# Coexistencia para un sistema con dos especies en competencia

Eric J. Avila Vales

Universidad Autónoma de Yucatán

Facultad de Matemáticas

Calle 8 X 21 s/n

Col. María Luisa

97199 Mérida, Yucatán

México

avila@tunku.uady.mx

La ecología teórica y la dinámica poblacional tienen como objeto tratar de describir y explicar de que manera se ve afectado el crecimiento o decrecimiento de las poblaciones de ciertas especies por el medio ambiente o por sus interacciones con otras especies, para lograrlo se requiere el uso de modelos matemáticos como una herramienta que nos ayude a atacar esa problemática. En este trabajo estudiaremos el caso en el que dos especies compiten entre sí.

Para modelar poblaciones en competencia consideremos dos especies  $B_1$  y  $B_2$  en el mismo ambiente fijo  $A$ , y sean  $u$  y  $v$  el número de individuos de las especies  $B_1$  y  $B_2$  respectivamente al tiempo  $t$ , el siguiente modelo fue introducido por Volterra en 1925 y estudiado empíricamente por Gause en 1934 para dos especies de levaduras; la idea aquí es que cada especie crezca logísticamente en la ausencia de la otra, estabilizándose cada una en la capacidad de carga del medio ambiente,  $k_1 > 0$  y  $k_2 > 0$ , que se define como el número máximo de individuos que permiten una tasa positiva de crecimiento.

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= r_1 \left[ 1 - \frac{u}{k_1} - \frac{\alpha_{12}v}{k_1} \right] u \\ \frac{dv}{dt} &= r_2 \left[ 1 - \frac{\alpha_{21}u}{k_2} - \frac{v}{k_2} \right] v \end{aligned} \quad (1)$$

El término  $\alpha_{12}v$  en la primera ecuación lo podemos ver como la

contribución de la especie 2 para reducir la tasa de crecimiento de la especie 1,  $\alpha_{21}u$  es la contribución de la especie 1 para reducir la de la 2. Note que  $\alpha_{12}$  y  $\alpha_{21}$  son constantes positivas.

Una de las preguntas fundamentales en la dinámica poblacional es acerca de la coexistencia o extinción a largo plazo de las especies, la cual desde el punto de vista matemático la plantearíamos como, ¿qué pasa cuando dejamos que corra el tiempo?, es decir, ¿cuál es el comportamiento asintótico del sistema? Para atacar el problema nos vamos al plano fase donde  $(u(t), v(t))$  es una curva paramétrica en el plano  $uv$ , y localizamos los puntos siguientes

$(0, 0)$  = Ninguna especie está presente,

$(k_1, 0)$  = especie 2 ausente y la 1 a la capacidad de carga del medio ambiente,

$(0, k_2)$  = especie 1 ausente y la 2 a la capacidad de carga del medio ambiente,

que son los puntos de equilibrio del sistema y se obtienen de igualar a cero los términos del lado derecho del sistema y resolver el sistema algebraico de ecuaciones. Otro punto de equilibrio es

$$\left( \frac{k_1 - \alpha_{12}k_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \frac{k_2 - \alpha_{21}k_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}} \right)$$

el cual está en el interior del primer cuadrante.

En el caso de que los parámetros  $\alpha_{12}$  y  $\alpha_{21}$  sean pequeños de tal manera que  $\alpha_{12}\frac{k_2}{k_1} < 1$  y  $\alpha_{21}\frac{k_1}{k_2} < 1$ , lo que ecológicamente significaría que la competencia entre las dos especies es débil, tendremos que al correr el tiempo las soluciones del sistema tienden al equilibrio situado en el interior del primer cuadrante. En este caso decimos que las especies 1 y 2 coexisten, situación que se prueba usando el Teorema de Poincare-Bendixon. Consúltese por ejemplo, [1], [2] y [7]. Gráficamente la situación arriba mencionada la vemos en la figura 1.

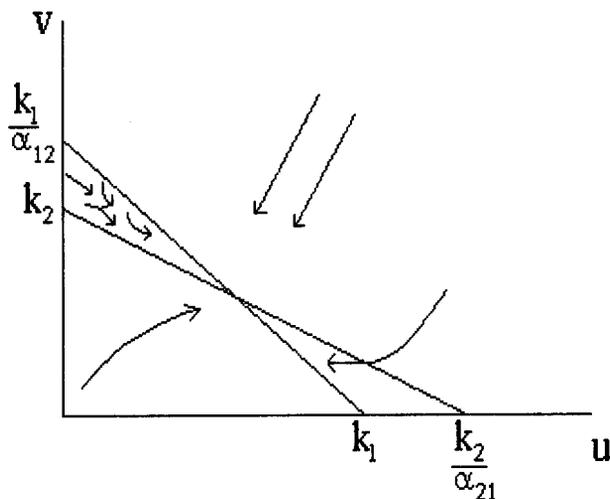


Figura 1

Con el objeto de capturar con más precisión la interacción entre las dos especies, así como para incorporar otras, consideremos no linealidades más generales que las que vimos en (1), en el siguiente modelo tipo Kolmogorov [10], en el que se enfatiza que el origen es un punto de equilibrio,

$$\begin{aligned} u' &= uf(u, v) \\ v' &= vg(u, v). \end{aligned} \quad (2)$$

Para hacer de estas ecuaciones un *modelo competitivo* necesitamos que

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial v}(u, v) &\leq 0 \\ \frac{\partial g}{\partial u}(u, v) &\leq 0 \end{aligned} \quad (3)$$

para todas  $u \geq 0, v \geq 0$ . También queremos que  $u, v$  tengan alguna forma de *autoregulación*. Concretamente, supondremos que  $f(u, 0) > 0$  para  $u < M$  y negativo para  $u > M$ , de manera similar  $g(0, v) > 0$  para  $v < N$  y negativo para  $v > N$ . Este sistema ha sido ampliamente tratado en [3], [4] y [5]. Allí se prueba que las trayectorias de (2) convergen a un punto de equilibrio que puede estar en alguno de los ejes o en algún punto del primer cuadrante donde se interseccionan las ecuaciones  $f(u, v) = 0$  y  $g(u, v) = 0$ . Así, en (1) sabemos que la convergencia es hacia un equilibrio con coordenadas positivas, en el caso general nos gustaría encontrar condiciones que garanticen la coexistencia de las especies. Sin embargo, cabe mencionar aquí que la noción de

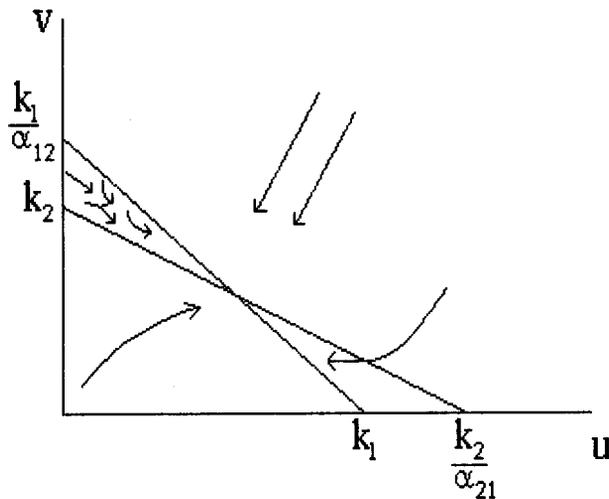


Figura 1

Con el objeto de capturar con más precisión la interacción entre las dos especies, así como para incorporar otras, consideremos no linealidades más generales que las que vimos en (1), en el siguiente modelo tipo Kolmogorov [10], en el que se enfatiza que el origen es un punto de equilibrio,

$$\begin{aligned} u' &= uf(u, v) \\ v' &= vg(u, v). \end{aligned} \quad (2)$$

Para hacer de estas ecuaciones un *modelo competitivo* necesitamos que

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial v}(u, v) &\leq 0 \\ \frac{\partial g}{\partial u}(u, v) &\leq 0 \end{aligned} \quad (3)$$

para todas  $u \geq 0, v \geq 0$ . También queremos que  $u, v$  tengan alguna forma de *autoregulación*. Concretamente, supondremos que  $f(u, 0) > 0$  para  $u < M$  y negativo para  $u > M$ , de manera similar  $g(0, v) > 0$  para  $v < N$  y negativo para  $v > N$ . Este sistema ha sido ampliamente tratado en [3], [4] y [5]. Allí se prueba que las trayectorias de (2) convergen a un punto de equilibrio que puede estar en alguno de los ejes o en algún punto del primer cuadrante donde se interseccionan las ecuaciones  $f(u, v) = 0$  y  $g(u, v) = 0$ . Así, en (1) sabemos que la convergencia es hacia un equilibrio con coordenadas positivas, en el caso general nos gustaría encontrar condiciones que garanticen la coexistencia de las especies. Sin embargo, cabe mencionar aquí que la noción de

equilibrio positivo para representar coexistencia es bastante restrictiva ya que todo lo que necesitamos para que las especies convivan al paso del tiempo es que las trayectorias de las soluciones de (2) se mantengan alejadas de los ejes del plano  $uv$  a partir de cierto rango. En este trabajo probaremos que cualquier solución positiva por componentes de (2)–(3) está acotada por abajo a partir de cierto tiempo. Para hacer la demostración de este hecho accesible para estudiantes de licenciatura añadamos que

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial u}(u, v) &< 0 \\ \frac{\partial g}{\partial v}(u, v) &< 0, \end{aligned} \quad (4)$$

aunque estas condiciones no son absolutamente necesarias. Estas condiciones se conocen como crecimiento logístico que generaliza el crecimiento logístico que hemos visto en cursos elementales de ecuaciones diferenciales. El siguiente sistema es un ejemplo de un sistema Kolmogorov en competencia con crecimiento logístico,

$$\begin{aligned} u' &= u \left( \frac{k_1 - u}{1 + c_1 u} - \alpha_{12} v \right) = uf(u, v) \\ v' &= v \left( \frac{k_2 - v}{1 + c_2 v} - \alpha_{21} u \right) = vg(u, v) \end{aligned}$$

donde  $k_1, k_2, c_1, c_2, \alpha_{12}, \alpha_{21}$  son constantes positivas, ver [9].

Para demostrar el teorema principal de este trabajo necesitamos conocer el comportamiento asintótico del sistema (2) cuando una de las especies está ausente así como un resultado de desigualdades diferenciales. Tal es el propósito de los dos siguientes lemas auxiliares.

**Lema 1.** *Sea*

$$u' = uh(u)$$

donde  $h$  es diferenciable con continuidad,  $h(u) > 0$  para  $u < K$  y  $h(u) < 0$  para  $u > K$ . Entonces cualquier solución positiva tiende hacia  $K$  cuando  $t \rightarrow \infty$ .  $K$  es la capacidad de carga del medio ambiente.

*Demostración:* Consideremos una solución local  $u(t) > 0$  en  $[0, s]$ . Nótese que  $u(t) \equiv K$  y  $u(t) \equiv 0$  son soluciones de la ecuación. Por el teorema de existencia y unicidad, la solución al problema con valor inicial  $u(t_0) = K$  es  $u \equiv K$  y la solución con valor inicial  $u(t_0) = 0$  es  $u \equiv 0$ . Esto es verdad para cualquier  $t_0$  en el dominio de existencia

de la solución. Hay 3 casos:  $u(0) \in (0, K)$ ,  $u(0) = K$  y  $u(0) > K$ .  $u(0) = K$  está claro. Si  $u(0) \in (0, K)$ , entonces  $u(t) \in (0, K)$  para toda  $t \in (0, s)$ . Como  $u'(t) = u(t)h(u(t)) > 0$  para toda  $t \in (0, s)$ ,  $u(t)$  es una función creciente y acotada en este intervalo y  $\lim_{t \rightarrow s} u(t)$  existe. En consecuencia, podemos extender la solución a toda  $s < \infty$ ,  $u(t)$  es una solución positiva en  $(0, \infty)$  y

$$0 < \lim_{t \rightarrow \infty} u(t) \leq K.$$

Por continuidad,  $\lim_{t \rightarrow \infty} h(u(t)) = h\left(\lim_{t \rightarrow \infty} u(t)\right)$ . Así que  $\lim_{t \rightarrow \infty} u'(t)$  existe. Si  $\lim_{t \rightarrow \infty} u'(t) > 0$ ,  $u'(t) > \gamma > 0$  para  $t > t_0$ . Entonces

$$u(t) > u(t_0) + \int_{t_0}^t u'(s) ds \geq u(t_0) + \gamma(t - t_0)$$

implicaría que  $u \rightarrow +\infty$  cuando  $t \rightarrow \infty$ , pero esto es una contradicción. Así,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u'(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} u(t) \cdot h(u(t)) = 0.$$

Ahora bien, en vista de lo anterior  $\lim_{t \rightarrow \infty} h(u(t)) = 0$  y por lo tanto

$$\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = K.$$

Cuando  $u(0) > K$ ,  $u(t)$  es una función decreciente en  $(0, s)$  y como antes  $\lim_{t \rightarrow s} u(t)$  existe. Otra vez, podemos extender la solución hasta  $s = \infty$ . El argumento para concluir que  $\lim_{t \rightarrow \infty} u(t) = K$  es exactamente el mismo a partir de este punto. (Ver Figura 2).  $\square$

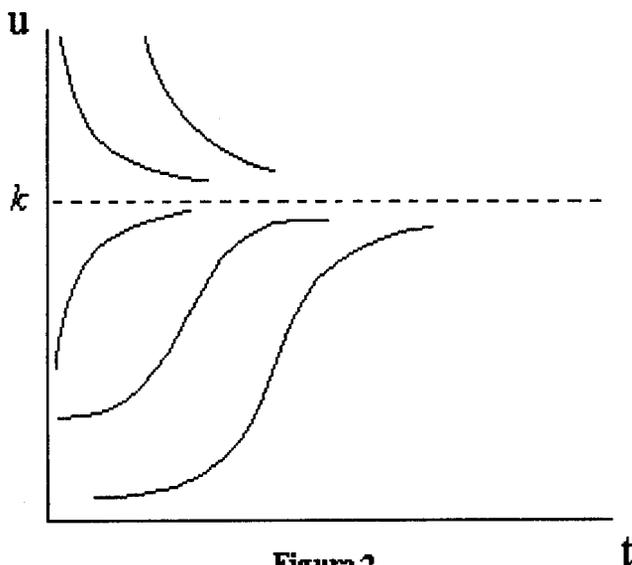


Figura 2

En el caso de que la parte derecha de la ecuación del Lema 1 sea  $r(1 - u/k)u$ , gráficamente tendríamos la Figura 2.

**Lema 2.** Sea  $u(t)$  una solución de

$$u' = G(u)$$

en  $[a, b]$ ,  $G$  diferenciable con continuidad ( $G(u) = uh(u)$  sería un posible caso). Supongamos además que  $y(t)$  es una función tal que  $y'(t) > G(y(t))$  en  $[a, b]$ . Si  $y(a) > u(a)$  entonces  $y(t) > u(t)$  en  $[a, b]$ .

*Demostración:* Por continuidad,  $y(t) > u(t)$  en  $[a, a + \delta]$  para alguna  $\delta > 0$ . Si lo que queremos probar no es cierto, entonces hay un primer punto  $c$  tal que  $y(t) > u(t)$  en  $[a, c)$  con  $y(c) = u(c)$ . Entonces, por una parte tenemos que

$$y'(c) > G(y(c)) = G(u(c)) = u'(c).$$

Pero por otra parte, para valores pequeños de  $t < 0$  debemos tener

$$\frac{y(c+t) - y(c)}{t} < \frac{u(c+t) - u(c)}{t}$$

y así, en el límite cuando  $t \rightarrow 0^-$ ,

$$y'(c) \leq u'(c).$$

De la misma manera, si  $z(t)$  es una función en  $[a, b]$  tal que  $z'(t) < G(z(t))$  en  $[a, b]$  y  $z(a) < u(a)$ , entonces  $z(t) < u(t)$  en  $[a, b]$ .  $\square$

Ahora ya tenemos todos los ingredientes necesarios para probar nuestro resultado principal.

**Teorema 1.** *Si en (2) las funciones  $f$  y  $g$  satisfacen las condiciones (3) y (4) así como la hipótesis de autoregulación, entonces para cualquier solución positiva por componentes  $(u(t), v(t))$  existen un tiempo  $\tau$  y números positivos  $W$  y  $Z$  tal que si  $t \geq \tau$ , entonces  $u(t) > W/2$  y  $v(t) > Z/2$ .*

*Demostración:* Sea pues  $(u(t), v(t))$  una solución positiva de

$$\begin{aligned} u' &= uf(u, v) \\ v' &= vg(u, v). \end{aligned}$$

Como  $\frac{\partial f}{\partial v} < 0$ ,  $f(u, v) < f(u, 0)$  y  $u' < uf(u, 0)$ . Sea  $w$  una solución de  $w' = wf(w, 0)$  con  $w(0) > u(0)$ . Por el lema 1,  $w \rightarrow M$  cuando  $t \rightarrow \infty$ ; por el lema 2,  $w(t) > u(t)$  en  $(0, \infty)$ . Así,

$$\forall \varepsilon > 0, \exists t(u(0)) : t > t(u(0)) \Rightarrow u(t) < w(t) < M + \varepsilon.$$

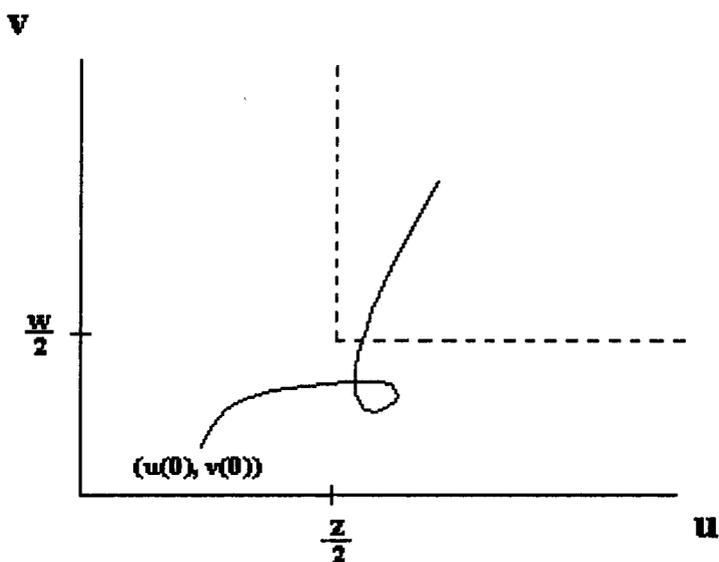
De manera similiar,  $\exists t(v(0))$  tal que para  $t > t(v(0))$ ,  $v(t) < N + \varepsilon$ . De aquí que  $g(u, v) > g(M + \varepsilon, v) > 0$  y  $f(u, v) > f(u, N + \varepsilon) > 0$  para  $t$  mayor que  $T = \max\{tu(0), tv(0)\}$  y  $\varepsilon > 0$  suficientemente pequeña. Por lo tanto, cuando  $t > T$ ,

$$\begin{aligned} u' &> uf(u, N + \varepsilon) \\ v' &> vg(M + \varepsilon, v). \end{aligned} \tag{5}$$

Ahora consideremos  $w' = wf(w, N)$ . Puesto que  $\frac{\partial f}{\partial u} < 0$ ,  $f(w, N)$  es decreciente en  $w$ .  $f(0, N) > 0$  y  $f(M, N) < f(M, 0) = 0$  implican la existencia de una única  $W \in (0, M)$  tal que  $f(w, N) > 0$  para  $0 < w < W$  y  $f(w, N) < 0$  para  $w > W$ . Lo mismo es verdad para la solución del problema

$$w' = wf(w, N + \varepsilon), \quad w(T) = \frac{u(T)}{2}$$

con  $W_\varepsilon$  en lugar de  $W$ . Es más, por el teorema de la función implícita,  $W_\varepsilon \rightarrow W$  cuando  $\varepsilon \rightarrow 0$ . Supongamos que  $\varepsilon$  es tan pequeña que  $W_\varepsilon > \frac{W}{2}$ . De nuevo por el lema 1,  $w \rightarrow W_\varepsilon$  cuando  $t \rightarrow \infty$ ; por el lema 2 y (5),  $u(t) > w(t)$  para todas las  $t > T$ . Así, hay un tiempo  $T_u$  tal que  $u(t) > \frac{W}{2}$  para toda  $t \geq T_u$ . Un argumento similar demuestra que existe un  $T_v$  tal que  $v(t) > \frac{Z}{2}$  para  $t \geq T_v$ . Nótese que  $\frac{W}{2}$  y  $\frac{Z}{2}$  son independientes de  $u(0)$  y  $v(0)$ , pero  $T_u$  y  $T_v$  no lo son.  $\tau = \max(T_u, T_v)$  concluye la demostración. (Ver la Figura 3 para visualizar gráficamente el resultado).  $\square$



**Figura 3**

**A partir de un tiempo que dependa de las condiciones iniciales, la trayectoria no puede estar por debajo de las cotas.**

## Comentarios finales.

Básicamente lo que probamos en el teorema anterior, es que el modelo (2) predice la coexistencia a largo plazo de las especies si  $f(0, N) > 0$  y  $g(M, 0) > 0$ . Observe que estas cantidades juegan el papel de  $\alpha_{12} \frac{k_2}{k_1}$  y  $\alpha_{21} \frac{k_1}{k_2}$  para el modelo (1), lo significativo es que el concepto de coexistencia a largo plazo no se reduce a converger a un equilibrio en el interior del primer cuadrante sino al hecho de que las soluciones en el problema del modelo (2) están a una distancia positiva de los ejes, que representan la extinción de la especie respectiva.

## Agradecimientos.

Este trabajo fue elaborado en el Departamento de Matemáticas de la Universidad de Tulane durante la estancia sabática del autor. Gracias a la Señora Meredith Mickel en Nueva Orleans por transcripción el manuscrito a  $\text{T}_{\text{E}}\text{X}$  y a los Señores Hernán González y Francisco Poot por la versión en  $\text{L}^{\text{A}}\text{T}_{\text{E}}\text{X}$  y figuras.

## Referencias

- [1] P. Waltman (1983) *Competition Models in Population Biology*. Regional Conference Series in Applied Mathematics. SIAM.
- [2] D. Sanchez, R. Allen, W. Kyner (1983) *Differential Equations: An Introduction*. Addison-Wesley.
- [3] H.I. Freedman, (1980) *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*. Marcel Dekker.
- [4] F. Albrecht, H. Gatzke, A. Haddad, N. Wax, *The dynamics of two interacting populations*, J. Math. Anal. Appl. **46**, 658–670 (1974).
- [5] H.L. Smith, *Monotone Dynamical Systems*, Mathematical Surveys and Monographs **41**. AMS.
- [6] R. S. Cantrell, (1995) *Competition Models in Population Dynamics*. Conferencia no publicada.
- [7] E. Avila Vales, (1997) *Modelos Matemáticos en la Dinámica Poblacional y Ecología*. Eureka, Agosto 1997 No.10. Universidad Autónoma de Querétaro.
- [8] E. Avila Vales, *A global attractor in a general diffusive food chain model*, Extracta Mathematicae **14** (3), (1999), 1–8.
- [9] K. Gopalsamy, *Stability and Oscillations in Delay Differential Equations of Population Dynamics*, Kluwer Academics, 1992.
- [10] A. N. Kolmogorov, *Sulla Teoría di Volterra della lotta per l'esistenza*, Giornale dell'Istituto Italiano Degli Attuari **7**, 74–80.