

Coexistencia competitiva en sistemas biológicos: analogía con un oscilador forzado con rozamiento

M. BELLINI, S. MANGIONI Y R. DEZA

Dpto. de Física, Fac. de Ciencias Exactas y Naturales

Universidad Nacional de Mar del Plata

Funes 3350, (7600) Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

Recibido el 28 de septiembre de 1995; aceptado el 3 de julio de 1996

RESUMEN. En una serie de trabajos anteriores se mostró que el “principio de exclusión competitiva” deja de ser válido cuando la especie que difunde tiene la capacidad de seguir una perturbación ondulatoria de un alimento común a ambas especies. En este trabajo estudiamos la posibilidad de coexistencia en presencia de una influencia externa espacialmente periódica, para un alimento homogéneo. A partir de esto es posible describir la población de una de las especies mediante las mismas ecuaciones que rigen a un oscilador forzado con rozamiento. Por último, se estudia la estabilidad lineal del sistema.

ABSTRACT. In a series of previous works it was shown that the “competitive exclusion principle” ceases to be valid when the non-dominant species has the ability to follow a wavelike perturbation in the population of their common food source. In this work we study the possibility of coexistence in the presence of an external, spatially periodic influence, for a homogeneous distribution in the food population. We show that the equation that describes the population of the diffusive species is that of a driven and damped oscillator. Finally, the linear stability of this system is studied.

PACS: 05.454+b; 05.40.+j

1. INTRODUCCIÓN

La ecología estudia las relaciones entre comunidades que conforman el ambiente biológico con la totalidad del ambiente físico (luz, temperatura, etc.), junto a las relaciones con otras especies que hacen al ambiente biológico. Su objeto fundamental es el *ecosistema*, o sistema ecológico, entendido como una reunión de la comunidad con su ambiente físico y biológico, y su principal problema es describir cómo se desarrolla y evoluciona. Es la *dinámica de poblaciones* la que, a través de la evolución de las tasas de natalidad, mortalidad y crecimiento, intenta describir cómo influyen éstos en las características que las poblaciones adquieren o conservan al transcurrir el tiempo. Para describir y predecir la conducta de sistemas ecológicos es necesario el uso de modelos, dando lugar a la ecología matemática.

En los primeros estudios se ha supuesto a los parámetros poblacionales como *constantes* [2-6], pero pueden variar en forma imprevisible y muy importante debido a la interacción entre especies. De estas interacciones las más importantes son la *depredación* y la *competencia*. Suponiendo un sistema de dos poblaciones, en la depredación, una

especie se beneficia inhibiendo a la otra. Cuando existe competencia, las dos especies se inhiben mutuamente. Los modelos que la ecología matemática proponga tendrán interés biológico si son estructuralmente estables. De otro modo, los resultados dependerían de las especificidades de los mismos.

Las primeras investigaciones teóricas sobre coexistencia de especies fueron realizadas, entre otros, por Volterra [1] alrededor de 1927. Los resultados obtenidos fueron extendidos e incluidos en el llamado “principio de exclusión competitiva” o “teorema ecológico”, que establece que “ N especies que compiten por n ($< N$) fuentes de alimento, no pueden coexistir”. En particular, este último fue corroborado para casos de fuentes de *alimento homogéneas* (es decir, sin dependencia espacial), en las que sólo una sobrevive. En el caso de dos especies, a esta última se la ha dado en llamar “especie dominante o fuerte”. Para ver mejor esto consideremos el caso de dos especies (cuyas densidades poblacionales llamaremos N y n) que compiten por una densidad poblacional de alimento M . La producción de alimento $M(t)$ está dada por la fuente $Q(t)$, que se asume independiente de las densidades poblacionales. Su disminución no sólo se debe a la tasa propia de degradación G , sino también al consumo alimenticio de las especies n y N (esto se modela con los términos $cn(t) + CN(t)$). El grupo de ecuaciones diferenciales que describen un sistema como éste (para el caso en el cual Q , n , N y M son espacialmente homogéneas) es

$$\begin{aligned}\partial_t n(t) &= [bM(t) - a]n(t), \\ \partial_t N(t) &= [BM(t) - A]N(t), \\ \partial_t M(t) &= Q(t) - [G + cn(t) + CN(t)]M(t).\end{aligned}\tag{1}$$

Éstas son ecuaciones del tipo de Malthus [6], donde $bM(t)$ y $BM(t)$ indican la tasa de crecimiento, mientras que a y A indican las tasas de mortalidad para las especies n y N , respectivamente. Las soluciones estacionarias del sistema (1) están dadas por

$$\begin{aligned}M_n &= \frac{a}{b}, & n_n &= \frac{Qb - Ga}{ca}, & N_n &= 0, \\ M_N &= \frac{A}{B}, & N_N &= \frac{QB - GA}{CA}, & n_N &= 0.\end{aligned}\tag{2}$$

Asumiendo la condición

$$\frac{A}{B} < \frac{a}{b}\tag{3}$$

es posible demostrar [7] que la primera solución en (2) es *inestable*, mientras que la segunda es *estable*. Esto significa que la especie N caracteriza a una especie dominante (debido a que permanece estable) y n a una especie débil (la inestabilidad indica su extinción).

En trabajos recientes [7] se mostró que para ciertos patrones espaciales unidimensionales de alimento tipo onda solitaria, la coexistencia es posible cuando la especie no dominante (o débil) tiene la capacidad de difundir. Esto significa que la especie débil se extinguiría si no tuviera la capacidad de moverse.

En este trabajo se estudia la posibilidad de coexistencia entre dos especies que compiten por un mismo alimento espacialmente homogéneo. Se considera que una de las especies difunde y que además es subsidiada externamente. Desde el punto de vista ecológico, este subsidio externo se podría entender como una provisión de refugios distribuidos periódicamente en el espacio. En este contexto, el estudio de soluciones estacionarias de los patrones poblacionales de las especies bajo consideración es de especial interés, y nos muestra que, bajo ciertas circunstancias, es posible la coexistencia entre dos especies que compiten por un mismo alimento. Para mostrar esto se realizó un análisis de estabilidad lineal que, contrariamente a lo esperado, mostró que para que el sistema pueda ser estable, la especie dominante necesariamente tiene que ser la que difunde. En particular, siempre que esta condición se respeta, el sistema efectivamente se muestra estable para todo el espectro de parámetros propuestos. Por simplicidad en el modelo no se considerará la influencia de factores ambientales. Sin embargo, éstos deberían ser considerados en modelos más realistas.

2. MODELO MATEMÁTICO

Sean M la densidad de la población de alimento (que consideraremos inmóvil), N la especie que no difunde (esto es, que no tiene la capacidad de moverse o migrar) y S la que sí lo hace, lo cual es modelado como un proceso difusivo. Ambas especies (N y S) compiten por un mismo alimento M provisto por una fuente Q . Las ecuaciones para un modelo de este tipo son [7]

$$\begin{aligned}\partial_t S(x, t) &= D_N \partial_x^2 S(x, t) + [bM(x, t) - a]S(x, t), \\ \partial_t N(x, t) &= [BM(x, t) - A]N(x, t), \\ \partial_t M(x, t) &= Q(x, t) - [G + cS(x, t) + CN(x, t)]M(x, t),\end{aligned}\tag{4}$$

donde D_N es el coeficiente de difusión de la especie S , bM y BM las tasas de natalidad de S y N , respectivamente, a y A las tasas de mortalidad correspondientes, Q la fuente que provee el alimento, G la tasa de mortalidad del alimento M , y bSM y BNM las tasas de alimento consumido por las especies S y N , respectivamente.

El sistema puede ser adimensionalizado una vez que se considera $c = b$, $C = B$, y se reescalan las variables y parámetros a través de

$$g = G/a, \quad \beta = \frac{B}{b}, \quad \alpha = \frac{A}{a}, \quad q = \frac{bQ}{a^2}, \quad \tau = at, \quad y = x\sqrt{\frac{a}{D_n}},\tag{5}$$

donde ahora las nuevas ecuaciones adimensionalizadas que representan al sistema son

$$\begin{aligned}\partial_\tau S(y, \tau) &= \partial_y^2 S(y, \tau) + [M(y, \tau) - 1]S(y, \tau), \\ \partial_\tau N(y, \tau) &= [\beta M(y, \tau) - \alpha]N(y, \tau), \\ \partial_\tau M(y, \tau) &= q(y, \tau) - [g + S(y, \tau) + \beta N(y, \tau)]M(y, \tau).\end{aligned}\tag{6}$$

Si se propone el cambio de variables

$$y \rightarrow \xi = y - c\tau, \quad (7)$$

las Ecs. (7) se transforman en

$$\begin{aligned} \partial_\tau S(\xi, \tau) &= \partial_\xi^2 S(\xi, \tau) + c\partial_\xi S(\xi, \tau) + [M(\xi, \tau) - 1]S(\xi, \tau), \\ \partial_\tau N(\xi, \tau) &= c\partial_\xi N(\xi, \tau) + [\beta M(\xi, \tau) - \alpha]N(\xi, \tau), \\ \partial_\tau M(\xi, \tau) &= q(\xi, \tau) - [g + S(\xi, \tau) + \beta N(\xi, \tau)]M(\xi, \tau) + c\partial_\xi M(\xi, \tau). \end{aligned} \quad (8)$$

En trabajos anteriores [7] se mostró (para el caso estacionario) que, para distintos tipos de alimentos propuestos $M_s(\xi)$ inhomogéneos, si $S_s(\xi)$ representa a la población de la especie que difunde y $N_s(\xi)$ a la de la especie dominante ($\alpha < \beta$), la coexistencia entre ambas especies es posible debido a la capacidad de difundir (migrar) de la especie débil.

En este trabajo se incluye una influencia externa, periódica en ξ , que afecta solamente a la especie S , y que puede ser entendida en términos ecológicos como un patrón periódico de refugios en el dominio espacial ξ . Con este agregado, el sistema de ecuaciones resultante para el caso estacionario es

$$\begin{aligned} \partial_\tau S(\xi, \tau) &= \partial_\xi^2 S(\xi, \tau) + c\partial_\xi S(\xi, \tau) + [M(\xi, \tau) - 1]S(\xi, \tau) - (C \cos(\gamma\xi) + D), \\ \partial_\tau N(\xi, \tau) &= c\partial_\xi N(\xi, \tau) + [\beta M(\xi, \tau) - \alpha]N(\xi, \tau), \\ \partial_\tau M(\xi, \tau) &= q(\xi, \tau) - [g + S(\xi, \tau) + \beta N(\xi, \tau)]M(\xi, \tau) + c\partial_\xi M(\xi, \tau). \end{aligned} \quad (9)$$

Debido a que estamos considerando distribuciones poblacionales, tanto para las especies $N_s(\xi)$ y $S_s(\xi)$ como para el alimento $M_s(\xi)$, requeriremos que sean positivas en todo el dominio de interés, esto es, para todo ξ . Además, por una cuestión de simplicidad, consideraremos que la distribución de alimento caracterizada por la función $M_s(\xi)$ es espacialmente homogénea.

Para soluciones estacionarias ($\partial_\tau S_s = \partial_\tau N_s = \partial_\tau M_s = 0$), nos interesa estudiar una población de alimento $M_s = \alpha/\beta$ homogénea, de modo tal que la solución para N_s también lo sea (para la solución $S_s(\xi)$ ver Ref. [8]):

$$\begin{aligned} N_s &= N^s = \text{cte.}, \\ M_s &= \frac{\alpha}{\beta}, \\ S_s(\xi) &= a e^{-c\xi/2} \cos(\omega_0\xi + \eta) + b \cos(\gamma\xi + \delta) + \frac{D}{w_0^2}, \\ q_s &= (g + \beta N^s) \frac{\alpha}{\beta} + \frac{\alpha}{\beta} S_s(\xi); \end{aligned} \quad (10)$$

con

$$w_0^2 = \frac{\alpha}{\beta} - 1, \quad b = \frac{C}{\sqrt{[(w_0^2 - \gamma^2) + c^2\gamma^2]}}$$

$$\operatorname{tg}(\delta) = \frac{c\gamma}{(\gamma^2 - \omega_0^2)}, \quad (11)$$

$$D \geq |\min[ae^{-c\xi/2} \cos(\omega_0\xi + \eta) + b \cos(\gamma\xi + \delta)]|.$$

De la ecuación para ω_0^2 surge que $\alpha/\beta \geq 1$ para que ω_0^2 sea positiva. La última condición de (11) garantiza que S_s sea siempre positiva. Además requeriremos que $\xi \geq 0$, para que $S_s(\xi)$ sea finita en todo el dominio ξ . Esto significa que c no debe superar un cierto valor $c_s \approx y/\tau$ si se pretende que la población de S_s no crezca en demasía.

3. ADAPTABILIDAD AL MEDIO DE LA ESPECIE QUE DIFUNDE

Definamos ahora como *adaptabilidad al medio* de la especie que difunde, a la capacidad de sobrevivir y aumentar su población. El segundo término de la solución estacionaria $S_s(\xi)$ varía fuertemente cuando la frecuencia propuesta para el subsidio (γ) se aproxima a la frecuencia propia del medio (ω_0). En particular, S_s crece cuando $\cos(\gamma\xi + \delta) > 0$ y decrece cuando $\cos(\gamma\xi + \delta) < 0$. El pico, o nivel ideal de adaptación de esta especie al medio, se dará cuando exista resonancia. Luego, definimos como “adaptabilidad al medio de la especie que difunde” a

$$A_d = 1 - \frac{\left| \gamma - \sqrt{\omega_0^2 - c^2/2} \right|}{\left| \gamma + \sqrt{\omega_0^2 - c^2/2} \right|}, \quad (12)$$

donde $A_d \leq 1$. Si $A_d = 1$, diremos que la especie S se adapta perfectamente al medio en el cual habita (o sea, cuando la amplitud de oscilación b es máxima). Esto significa que cuando la adaptabilidad de S es óptima, dada una frecuencia impuesta por el medio ω_0 y una frecuencia γ impuesta por la influencia externa, habrá una velocidad óptima de propagación c de la onda de la especie S . Si $A_d = 0$, la adaptabilidad de esta especie al medio será nula.

4. ESTABILIDAD DEL SISTEMA

En esta sección se presenta un estudio de estabilidad lineal de las soluciones obtenidas para el caso estacionario. Para ello se asumió a las variables del sistema como $N = N_s + \delta N$, $S = S_s + \delta S$, $M = M_s + \delta M$ y $q = q_s + \delta q$, donde δS , δN y δM son pequeñas perturbaciones de las soluciones estacionarias y δq representa la respuesta de la fuente de alimento a las fluctuaciones de M . Primero se consideró que la fuente q es indiferente a las perturbaciones de las otras tres componentes, esto es

$$\delta S = f(\xi)e^{-\lambda\tau}, \quad \delta N = h(\xi)e^{-\lambda\tau}, \quad \delta M = J(\xi)e^{-\lambda\tau}, \quad \delta q = 0. \quad (13)$$

Luego de linealizar las contribuciones de estas componentes, obtenemos:

$$\begin{aligned} \partial_{\xi}^2 f + c\partial_{\xi} f + \left(\frac{\alpha}{\beta} - 1 + \lambda\right) f + S_s J &= 0, \\ c\partial_{\xi} h + \lambda h + N^s \beta J &= 0, \\ c\partial_{\xi} J - (g + S_s + \beta N^s - \lambda) J - \frac{\alpha}{\beta} f - \alpha h &= 0. \end{aligned} \quad (14)$$

Para el caso en que $\alpha < \beta$, ω_0 es imaginario y tanto $S_s(\xi)$ como $q_s(\xi)$, tienden a infinito para $\xi \rightarrow \infty$. Por lo tanto, para que el sistema pueda ser estable, necesariamente α debe ser mayor que β . Teniendo en cuenta esta condición se hallaron soluciones numéricas de las Ecs. (14) utilizando el programa *Mathematica* para varios valores del conjunto de parámetros que determinan el sistema ($N^s, D, \alpha, \beta, \gamma, \eta, c, g, \lambda$). Para todos los casos estudiados se encontró un valor de λ ($\lambda = \lambda_l$), tal que:

- cuando $\lambda < \lambda_l$, las tres componentes crecen indefinidamente conforme $\xi \rightarrow \infty$ (ver Fig. 1a),
- cuando $\lambda = \lambda_l$, las tres componentes se mantienen estables conforme ξ varía (ver Fig. 1b),
- cuando $\lambda > \lambda_l$, las tres componentes tienden asintóticamente a cero conforme $\xi \rightarrow \infty$ (ver Fig. 1c).

El valor de λ_l resultó ser positivo para todos los casos estudiados, excepto cuando $\alpha < \beta$, en el que no se encontró el λ_l , siendo en esta circunstancia las tres componentes infinitas para $\xi \rightarrow \infty$. A modo de ejemplo, en las Figs. 1a, 1b y 1c se muestran las tendencias de las tres componentes para valores grandes de ξ cuando $N^s = 1$, $D = 2$, $\alpha = 1$, $\beta = 0.5$, $\gamma = 2$, $\eta = 0$, $c = 1$, y $g = 0.2$. En la Fig. 1a se muestra el caso en que $\lambda > \lambda_l$, en la Fig. 1b aquel en que $\lambda = \lambda_l$ y en la Fig. 1c, $\lambda < \lambda_l$. En la Tabla I se presentan los valores de λ_l para cada uno de los casos estudiados.

Si consideramos $\delta q = K \delta M$ (donde K es constante), λ_l cambia a $\lambda_l^K = \lambda_l - K$, o sea que para $K < \lambda_l$ todos los casos presentados en la Tabla I (para $\eta = 0$) son estables, mientras que para $K > \lambda_l$ no lo son.

De este análisis observamos que para todos los casos estudiados con $K = 0$ y $\alpha > \beta$ el sistema es linealmente estable. Por otra parte, si la respuesta de la fuente δq a las fluctuaciones de alimento δM es lineal ($\delta q = K \delta M$), siempre que $K < \lambda_l$ el sistema también es linealmente estable. Por último, cuando $\alpha < \beta$ el sistema es inestable.

5. CONCLUSIONES

En trabajos recientes [7] se mostró cómo la coexistencia de dos especies que compiten por un mismo alimento es posible cuando la especie no dominante difunde, y tanto el alimento como la fuente son inhomogéneas y se mueven como una onda solitaria. Este resultado contradice el "teorema ecológico". Continuando en la misma línea, en el presente trabajo se muestra que tal coexistencia también es posible, si la especie S , además de ser subsidiada por una influencia externa que caracteriza una distribución espacial periódica de refugios, es la que difunde; siendo esta vez el alimento homogéneo.

TABLA I. Se observa que para diferentes parámetros la longitud de onda crítica nunca se hace negativa, lo cual confirma la estabilidad lineal del sistema.

c	g	α	β	D	N^s	γ	λ_l
1	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	2.6
1.5	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	1.315
3	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.695
6	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.64
12	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.735
24	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.59
36	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.6
48	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.595
60	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.595
100	0.2	1	0.5	2	0.01	0.2	0.595
1	0.2	1	0.5	2	0.1	0.2	2.625
6	0.2	1	0.5	2	0.1	0.2	0.7
24	0.2	1	0.5	2	0.1	0.2	0.645
100	0.2	1	0.5	2	0.1	0.2	0.645
1	0.2	1	0.5	2	2	0.2	3.16
1	0.2	1	0.5	2	3	0.2	3.415
1	0.2	1	0.5	2	4	0.2	3.62
1	0.2	1	0.5	2	6	0.2	3.637
1	0.2	1	0.5	2	7	0.2	4.135
1	0.2	1	0.5	2	8	0.2	4.697
1	0.2	1	0.5	2	12	0.2	6.843
1	0.2	1	0.5	2	24	0.2	13.004
1	0.2	1	0.5	3	1	0.2	4.25
1	0.2	1	0.5	3	2	0.2	4.6
1	0.2	1	0.5	3	4	0.2	5.2
1	0.2	1	0.5	3	8	0.2	5.83
1	0.2	1	0.5	4	1	0.2	5.575
1	0.2	1	0.5	5	1	0.2	6.84
1	0.2	1	0.5	8	1	0.2	10.45
1	0.2	0.75	0.5	2	1	0.2	3.00
1	0.2	1.5	0.5	2	1	0.2	0.00
1	0.2	2	0.5	2	1	0.2	0.005
1	0.2	8	0.5	2	1	0.2	0.0065

En este caso la solución estacionaria para la especie S es la misma que en un oscilador forzado con rozamiento, y para la especie que no difunde es una constante. Esto significa que la ayuda externa facilita la subsistencia a la especie que difunde, pudiendo acceder

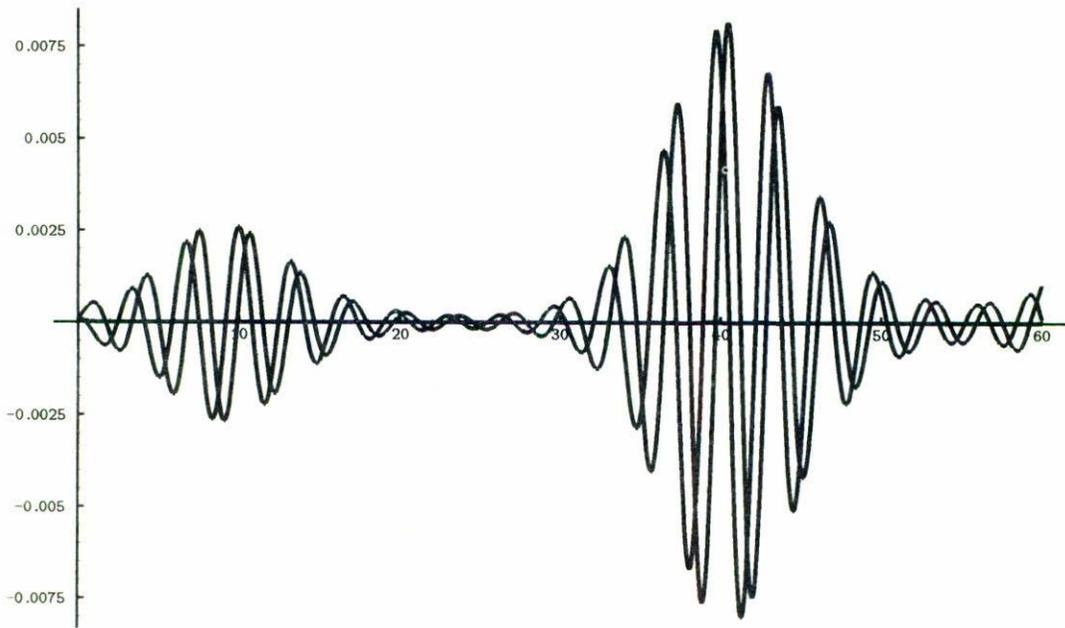


FIGURA 1a. Se grafican las funciones $h(\xi)$, $f(\xi)$ y $J(\xi)$ para $\lambda = 2.45 < \lambda_l = 2.6$. Las tres componentes tienden a infinito para $\xi \rightarrow \infty$.

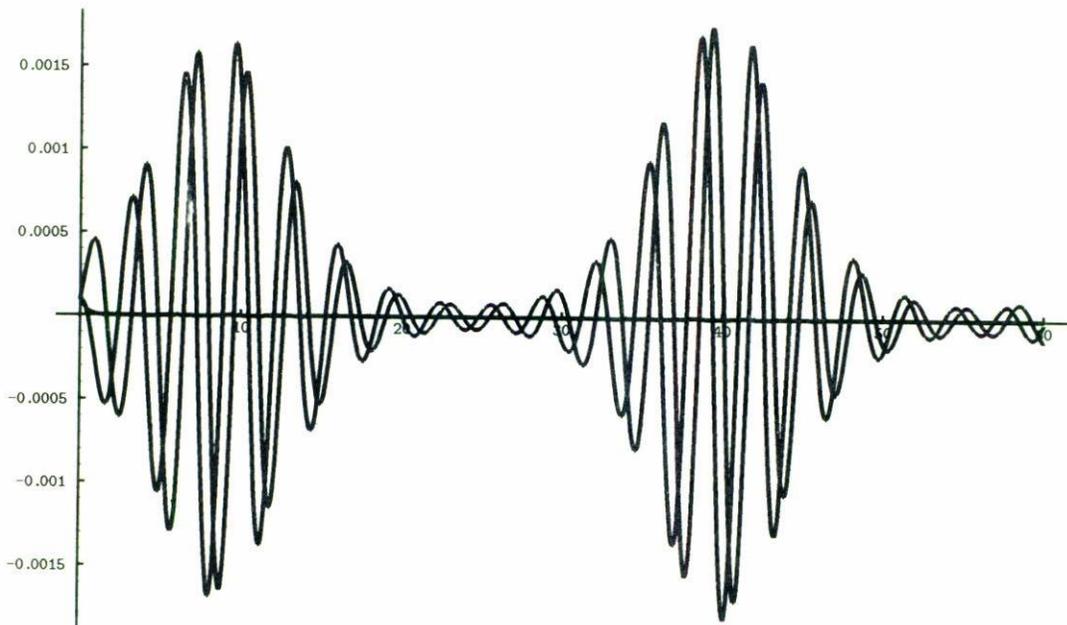


FIGURA 1b. Se grafican las funciones $h(\xi)$, $f(\xi)$ y $J(\xi)$ para $\lambda = \lambda_l = 2.6$. Las tres componentes se mantienen en un valor límite estable.

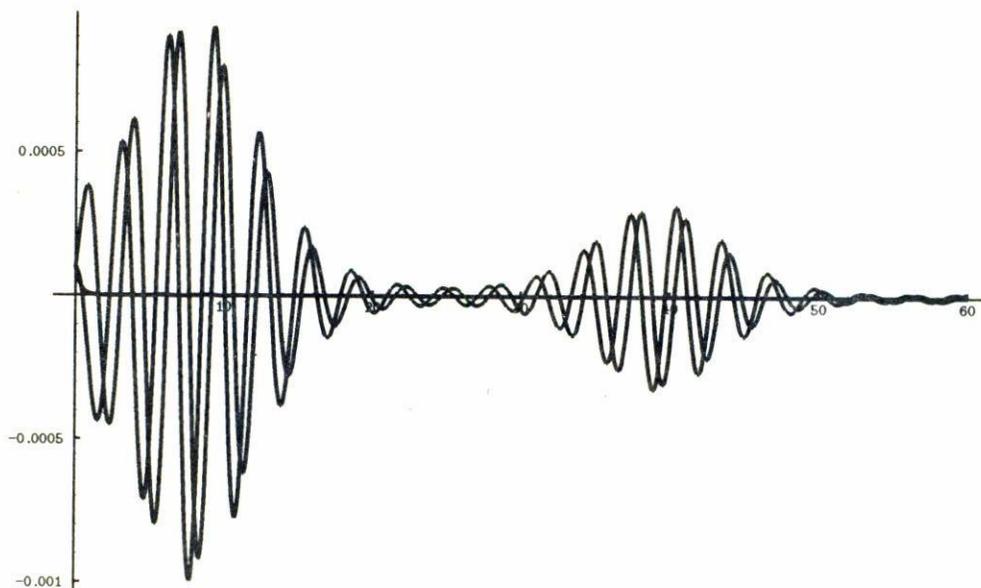


FIGURA 1c. Se grafican las funciones $h(\xi)$, $f(\xi)$ y $J(\xi)$ para $\lambda = 2.8 > \lambda_l = 2.6$. Las tres componentes tienden asintóticamente a cero.

a los refugios debido a su capacidad de movilizarse. Esto último sólo es válido cuando $\alpha > \beta$, dado que para $\alpha < \beta$ el sistema es inestable.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con el apoyo parcial de CONICET (Argentina).

REFERENCIAS

1. V. Volterra, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in species animali conviventi*, R. Comitato Talassografico Italiano, Memoria **131**, (1927) 1.
2. J.D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer-Verlag (1989).
3. Yasuhiro Takeuchi, *Math. Biosci.* **99**, (1990) 181; Yasuhiro Takeuchi, *Math. Biosci.* **106**, (1991) 111; Yasuhiro Takeuchi, *WSSIA A* **1**, (1992) 531.
4. S. Muratori and S. Rinaldi, *SIAM J. Appl. Math.* **49**, (1989) 1462.
5. A.S. Mikhailov, *Phys. Lett.* **73A**, (1979) 143; A.S. Mikhailov, *Z. Physik B* **41**, (1981) 277; A.S. Mikhailov, *Phys. Rep.* **184**, (1989) 308.
6. T.R. Malthus, *An essay on the principle of population, 1798*, Penguin Books (1970).
7. H.S. Wio, M.N. Kuperman, B. von Haefen, M. Bellini, R.R. Deza and C. Schat, *Competitive Coexistence in Biological Systems: Exact Analytical Results through a Quantum Mechanical Analogy*, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. (En prensa); H.S. Wio, M.N. Kuperman, B. von Haefen, M. Bellini and R. Deza, *Anales AFA* **5**, (1993) 77.
8. L. Landau y E.U. Lifshitz, *Mecánica Teórica*, Ed. Reverté, Barcelona (1970) p. 94.