

# Problema dos especies competidoras

EDO II 2008 - Seminario - Claudia Totzeck

## El problema biológico

En la naturaleza hay muchas especies que viven en un ambiente común y necesitan la misma comida. Por ejemplo los leones, los buitres y las hienas son competidores directos con respecto a la comida. Una cebra matada de un león en la sabana, será aprovechado de los buitres y las hienas inmediatamente despues del león desaparecio. En caso que dos competidores se encuentran un forcejeo está preprogramado. Así intentan de asegurar la presa y a veces no espantan la confrontación directo.

## El problema en términos matemáticos

Consideramos ahora dos especies cuyas poblaciones son  $x(t)$  e  $y(t)$  en el tiempo  $t$  que compiten una con la otra por la comida disponibles en el ambiente común. Para construir un modelo del problema en términos matemáticos tan realista como sea posible, notemos que tenemos 4 casos diferente que pueden ocurrir:

1. especie 1 sobrevive y especie 2 llega a extinguirse
2. especie 2 sobrevive y especie 1 llega a extinguirse
3. las dos especies coexisten
4. las dos especies llegan a extinguirse

Cada uno de estos resultados puede ser representado con un estado equilibrado de las poblaciones  $x$  e  $y$  de las dos especies. Las ecuaciones diferenciales para modelar la alteración de  $x$  e  $y$  tienen que tener cuatro puntos críticos aislados.

Consideramos las ecuaciones de competencia:

$$\frac{dx}{dt} = x(a - bx - \sigma y), \quad \frac{dy}{dt} = y(c - \nu x - dy). \quad (1)$$

donde todos los coeficientes  $a, b, c, d, \sigma, \nu$  son positivos.

## Puntos críticos y casos de la coexistencia de las 2 especies

Observemos que el crecimiento per cápita  $(dx/dt)/x = (a - bx - \sigma y)$  consiste en tres expresiones: la tasa de crecimiento,  $a$ , de la población aislada; el competición interno del especie,  $-bx$ ; y el competición con otra especie,  $-\sigma y$ . Lo mismo ocurre con las expresiones  $c$ ,  $-dy$  y  $-\nu x$  en  $(dy/dt)/y$ .

Como hemos dicho, el sistema tiene cuatro puntos críticos. Calculamos estos:

$$\begin{aligned}x(a - bx - \sigma y) &= 0 \\y(c - \nu x - dy) &= 0\end{aligned}$$

veamos si  $x = 0$  entonces  $y = 0$  o  $y = c/d$ , mientras que si  $y = 0$ , entonces  $x = 0$  o  $x = a/b$ . Estos son los tres puntos críticos  $(0, 0)$ ,  $(0, c/d)$ ,  $(a/b, 0)$ . El punto  $(0, 0)$  representa el caso 4, las dos especies llegan a extinguirse. El punto  $(0, c/d)$  representa el caso 2, la especie 2 sobrevive y la especie 1 llega a extinguirse. El punto  $(a/b, 0)$  representa el caso 1 donde la especie 1 sobrevive y la especie 2 llega a extinguirse. El cuarto es la intersección de las dos rectas

$$bx + \sigma y = a, \quad \nu x + dy = c \quad (2)$$

En nuestro modelo falta el caso 3 donde las dos especies sobreviven, por eso supongamos que esas dos rectas no son paralelas y que se intersectan en un punto del primer cuadrante. Entonces, la solución del sistema  $(\frac{ad - \sigma c}{bd - \nu c}, \frac{bc - a\nu}{bd - \nu \sigma})$  es el cuarto punto crítico y representa la posibilidad de coexistencia pacífica de las dos especies, con poblaciones estables

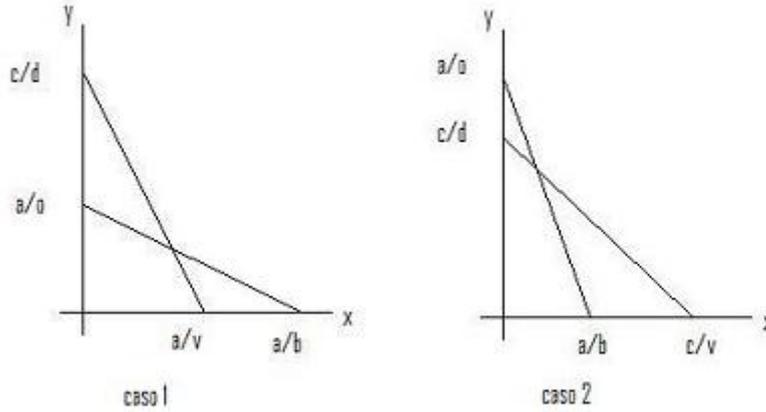
$$x(t) = \frac{ad - \sigma c}{bd - \nu c}, \quad y(t) = \frac{bc - a\nu}{bd - \nu \sigma}$$

con

- Caso 1:  $bd < \nu \sigma$      $ad < \sigma c$     y     $bc < a\nu$
- Caso 2:  $bd > \nu \sigma$      $ad > \sigma c$     y     $bc > a\nu$ .

Nos interesa la estabilidad del punto crítico  $(\frac{ad - \sigma c}{bd - \nu c}, \frac{bc - a\nu}{bd - \nu \sigma})$ . Esta vuelve a depender de la orientación relativa de las dos rectas de la expresión (2). Las dos posibilidades vemos en la figura siguiente.

Las condiciones de caso 1 y caso 2 tienen una interpretación natural. En las ecuaciones (1) vemos que  $b$  y  $d$  representan el efecto inhibitorio de cada población en su propio crecimiento. Por la otra parte,  $\sigma$  y  $\nu$  representan el efecto de la competencia entre las dos poblaciones. Así que  $bd$  es una medida de la inhibición, mientras que  $\sigma \nu$  es una medida de la competencia. Un análisis general del sistema (1) muestra las siguientes conclusiones:



1. Si  $\sigma\nu < bd$  la competencia es pequeña comparada con la inhibición, y entonces  $(\frac{ad-\sigma c}{bd-\nu c}, \frac{bc-a\nu}{bd-\nu\sigma})$  es un punto crítico asintóticamente estable al cual se aproxima cada solución cuando  $t \rightarrow +\infty$ . Entonces, ambas especies pueden coexistir en este caso, y lo hacen.
2. Si  $\sigma\nu > bd$ , de modo que la competencia es grand comparade con la inhibición, entonces  $(\frac{ad-\sigma c}{bd-\nu c}, \frac{bc-a\nu}{bd-\nu\sigma})$  es un puno crítico inestable y ya sea  $x(t)$  o  $y(t)$  tienden a cero cuando  $t \rightarrow +\infty$ . Así que las dos especies no pueden coexistir en este caso, una sobrevive y la otra llega a extinguirse localmente.

Vamos a examinar los puntos críticos más matemático. Tenemos puntos críticos aislados ya que tenemos sólo cuatro. Vamos a estudiar la estabilidad de los puntos críticos del sistema (1) con el método de linearización.

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= (a - bx - \sigma y)x =: f_1 \\ \frac{dy}{dt} &= (c - \nu x - dy)y =: f_2\end{aligned}$$

Entonces la matriz jacobiana de f:

$$\frac{\partial f}{\partial(x,y)}(x,y) = \begin{pmatrix} a - 2bx - \sigma y & -\sigma x \\ -\nu y & c - \nu x - 2dy \end{pmatrix}$$

Por los putos críticos diferentes tenemos las matrices siguientes:

$$\frac{\partial f}{\partial(x,y)}(0,0) = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & c \end{pmatrix} \quad (3)$$

$$\frac{\partial f}{\partial(x,y)}(0,c/d) = \begin{pmatrix} a - \sigma c/d & 0 \\ -\nu c/d & -c \end{pmatrix} \quad (4)$$

$$\frac{\partial f}{\partial(x,y)}(a/b, 0) = \begin{pmatrix} -a & -\sigma a/b \\ 0 & c - \nu a/b \end{pmatrix} \quad (5)$$

$$\frac{\partial f}{\partial(x,y)}\left(\frac{ad - \sigma c}{bd - \nu\sigma}, \frac{bc - a\nu}{bd - \nu\sigma}\right) = \frac{1}{bd - \nu\sigma} \begin{pmatrix} b(\sigma c - ad) & \sigma(\sigma c - ad) \\ \nu(a\nu - bc) & d(a\nu - bc) \end{pmatrix} \quad (6)$$

Los puntos críticos son aislados y su estabilidad es determinado de los valores propios de las matrices linealizadas. Primero vamos a considerar la estabilidad en el CASO 1:

Recordamos que  $a, b, c, d$   $\sigma$  y  $\nu$  son positivos. Entonces (3) nos dice que  $(0, 0)$  es un nodo inestable.

El polinomio característico de (4) es:

$$((a - \sigma c/d) - \lambda)(-c - \lambda) = -c(a - \sigma c/d) + c\lambda - (a - \sigma c/d)\lambda + \lambda^2$$

Según CASO 1  $a - \sigma c/d < 0$ . Entonces tenemos un polinomio estable y  $(0, c/d)$  es un punto crítico asintóticamente estable.

El polinomio característico de (5) es:

$$(-a - \lambda)((c - \nu a/b) - \lambda) = -a(c - \nu a/b) + a\lambda - (c - \nu a/b)\lambda + \lambda^2$$

Según CASO 1  $c - \nu a/b < 0$ . Entonces tenemos un polinomio estable y  $(a/b, 0)$  es punto crítico asintóticamente estable.

Para hacer una proposición de los valores propios de (6) calculamos su determinante:

$$\left(\frac{1}{bd - \nu\sigma}\right)^2 (bd(\sigma c - ad)(a\nu - bc) - \sigma\nu(\sigma c - ad)(a\nu - bc)) = \frac{(\sigma c - ad)(a\nu - bc)}{bd - \nu\sigma}$$

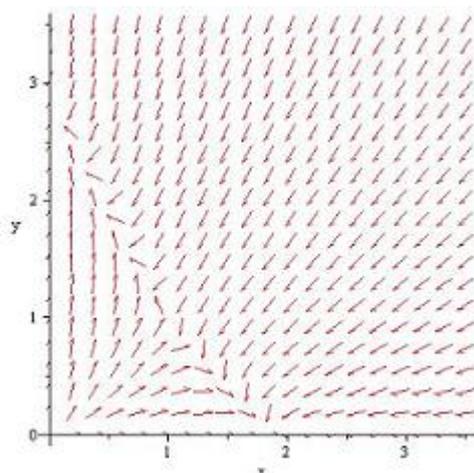
Con el CASO 1 sabemos que este determinante es negativo, porque  $\sigma c - ad$  y  $a\nu - bc$  son positivos y el denominador es negativo. Según una proposición de Algebra Lineal que dice:

$$\det(A) = \lambda_1^{r_1} * \dots * \lambda_m^{r_m}$$

con  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  matriz y  $\lambda_i$  sus valores propios con multiplicidad  $r_i$ .

Por eso y ya que (6) tiene dos valores propios al máximo, los valores propios tienen que tener signos distintos. Entonces  $(\frac{ad - \sigma c}{bd - \nu\sigma}, \frac{bc - a\nu}{bd - \nu\sigma})$  es un silla de montar y por eso inestable.

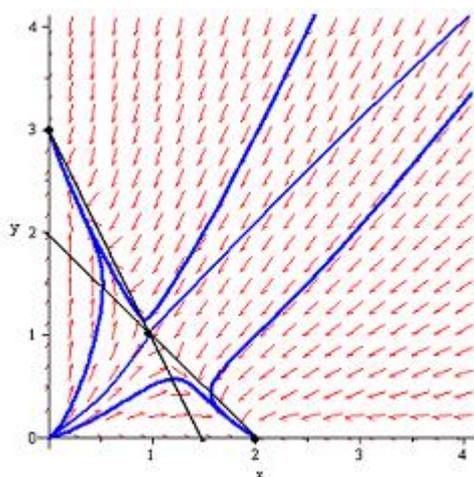
Un campo de direcciones por este caso es:



Con el sistema:

$$\frac{dx}{dt} = x(t)(2 - x(t) - y(t)), \quad \frac{dy}{dt} = y(t)(3 - 2x(t) - y(t))$$

En la mapa de fase vemos que la coexistencia de las dos especies en este caso es muy improbable porque tenemos solo dos trayectorias que tienden a  $(\frac{ad-\sigma c}{bd-\nu\sigma}, \frac{bc-a\nu}{bd-\nu\sigma})$  cuando  $t \rightarrow \infty$ . Eso es porque  $1 = bd < \sigma\nu = 2$  la competencia es grande comparada con la inhibición. Los puntos críticos  $(a/b, 0)$  y  $(0, c/d)$  son estables y representan que especie 2 o especie 1 llega a extinguirse. El origen es nodo inestable, entonces todas las trayectorias alejan y no es posible que las dos especies se extingan. Supongamos que todas las posiciones en el primer cuadrante son iguales, entonces con mayor probabilidad una de las especies va a extinguirse. Con las líneas de paso podemos decir que en general la especie que es la mayor al principio va a sobrevivir al fin. El mapa de fase:



Ahora consideramos la estabilidad del CASO 2:

Aquí tenemos también que  $a, b, c, d, \nu$  y  $\sigma$  son positivos. (3) tiene como en CASO 1 dos valores propios positivos, por eso  $(0, 0)$  es un punto crítico inestable.

Por (4) tenemos lo mismo polinomio característico pero ahora sabemos que  $a - \sigma c/d > 0$ . Entonces el polinomio no es estable. Calculamos los valores propios:

$$\lambda_{1/2} = \frac{(-c + a - \sigma c/d) \pm \sqrt{(c - a + \sigma c/d)^2 + 4c(a - \sigma c/d)}}{2}$$

Sabemos que  $a - \sigma c/d > 0$ , entonces  $\sqrt{(c - a + \sigma c/d)^2 + 4c(a - \sigma c/d)}$  tiene un argumento positivo y es mayor que  $-c + a - \sigma c/d$ , entonces tenemos dos valores propios con signos diferentes. Por eso el punto  $(0, c/d)$  es inestable.

Por (5) tenemos también lo mismo polinomio como CASO 1 y sabemos que  $c - \nu a/b > 0$ . Entonces este polinomio no es estable también. Calculamos los valores propios:

$$\lambda_{1/2} = \frac{(-a + c - \nu a/b) \pm \sqrt{(a - c + \nu a/b)^2 + 4a(c - \nu a/b)}}{2}$$

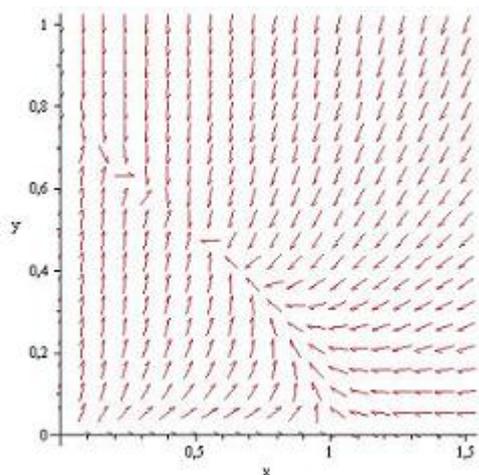
Sabemos que  $c - \nu a/b > 0$ , entonces  $\sqrt{(a - c + \nu a/b)^2 + 4a(c - \nu a/b)}$  tiene un argumento positivo y es mayor que  $-a + c - \nu a/b$ , entonces tenemos dos valores propios con signos diferentes. Por eso es punto  $(a/b, 0)$  también es inestable.

Por (6) tenemos lo mismo determinante como CASO 1, pero ahora  $\sigma c - ad$  y  $a\nu - bc$  son positivos y el denominador es positivo también. Por eso sabemos que los valores propios tienen el mismo signo. Calculamos el polinomio característico para saber si son positivos o negativos:

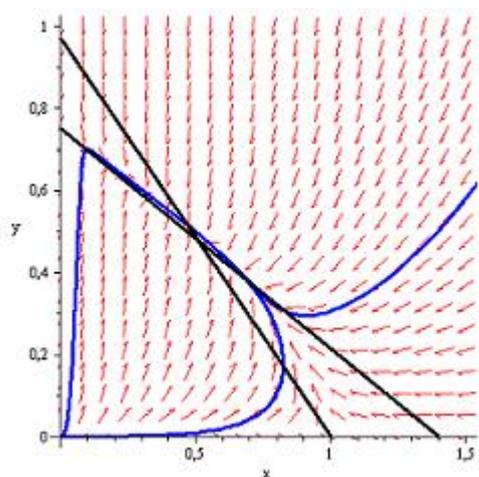
$$\begin{aligned} & (b(\sigma c - ad) - \lambda)(d(a\nu - bc) - \lambda) - (\sigma(\sigma c - ad)\nu(a\nu - bc)) = \\ & (bd - \sigma\nu)(\sigma c - ad)(a\nu - bc) - (b(\sigma c - ad) + d(a\nu - bc))\lambda + \lambda^2 \end{aligned}$$

Sabemos que  $\sigma c - ad$  y  $a\nu - bc$  son negativos, entonces el producto  $(bd - \sigma\nu)(\sigma c - ad)(a\nu - bc)$  es positivo. La suma  $b(\sigma c - ad) + d(a\nu - bc)$  es negativo, por eso el término lineal del polinomio tiene coeficiente positivo. Entonces tenemos un polinomio estable. Por eso los valores propios son negativos y  $(\frac{ad - \sigma c}{bd - \nu\sigma}, \frac{bc - a\nu}{bd - \nu\sigma})$  es un punto crítico asintóticamente estable.

Un campo de direcciones de este caso es:



Aquí  $4 = bd > \sigma\nu = 2$ , por eso la competencia es pequeño comparada con la inhibición, por eso los coeficientes de la tasa de crecimiento son los más importantes. Como vemos en el mapa de fase todas trayectorias tienden a  $(\frac{ad-\sigma c}{bd-\nu\sigma}, \frac{bc-a\nu}{bd-\nu\sigma})$  cuando  $t \rightarrow \infty$ , entonces este punto es punto crítico asintóticamente estable. Los otros puntos críticos, que representan que por lo menos una especie llega a extinguirse, son inestables. Entonces las dos especies pueden coexistir en este caso, y lo hacen. El mapa de fase:

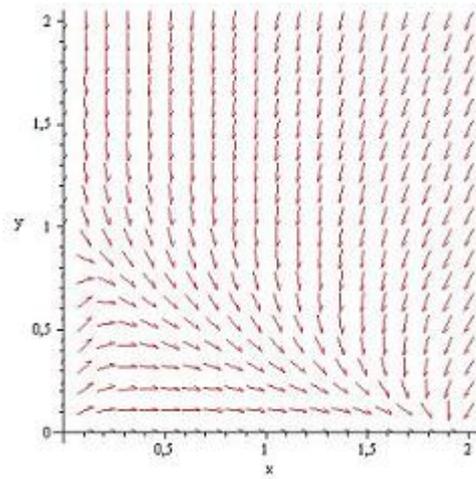


Con el sistema:

$$\frac{dx}{dt} = x(t)(1 - x(t) - y(t)), \quad \frac{dy}{dt} = y(t)(3 - 4y(t) - 2x(t))$$

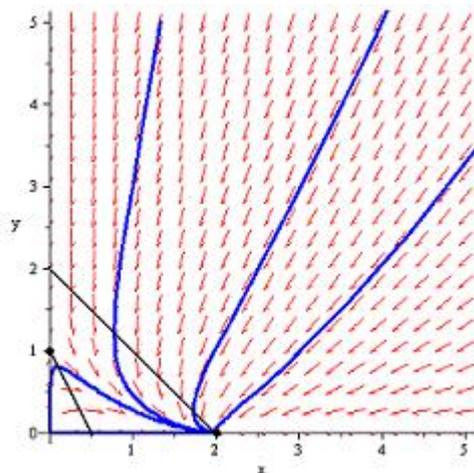
## Casos sin coexistencia de los 2 especies

Un ejemplo por un campo de direcciones donde la especie 1 sobrevive y la especie 3 llega a extinguirse es esto: Tenemos el sistema:



$$\frac{dx}{dt} = x(t)(2 - x(t) - y(t)), \quad \frac{dy}{dt} = y(t)(1 - y(t) - 2x(t))$$

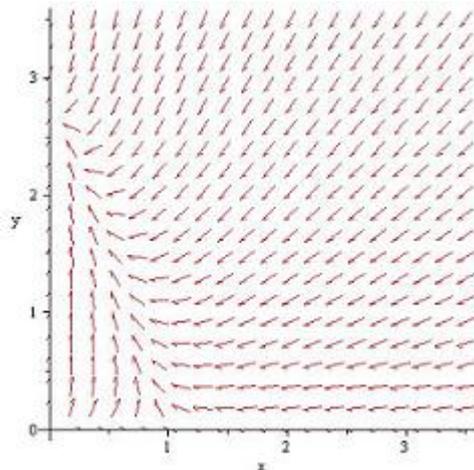
Calculando la proporción de competencia y inhibición  $1 = bd < \sigma\nu = 2$ , vemos que el coeficiente de la competencia es menor que el de inhibición, por eso es probable que la especie con la mayor tasa de crecimiento va a sobrevivir mientras la especie con la menor llega a extinguirse como vemos en el mapa de fase y que vemos también con la estabilidad de los puntos críticos: Hay solamente 3 puntos críticos. Entonces las rectas de (2) no se cortan en el primer cuadrante, que vemos con las líneas de paso en el mapa de fase, por eso no es posible que las dos especies coexisten. Los puntos críticos  $(0, 0)$  y  $(0, 1)$  son inestables. Entonces no es posible que las dos especies lleguen a extinguirse y tampoco no es posible que la especie 1 llegue a extinguirse y la especie 2 sobreviva, por que las trayectorias se alejan de estos puntos. El punto crítico  $(2, 0)$  es asintóticamente estable, por eso la especie 1 va a sobrevivir mientras la especie 2 llega a extinguirse. El mapa de fase:



Otro ejemplo de un campo de direcciones donde la especie 2 sobrevive y la especie 1 llega a extinguirse es el siguiente: Con el sistema:

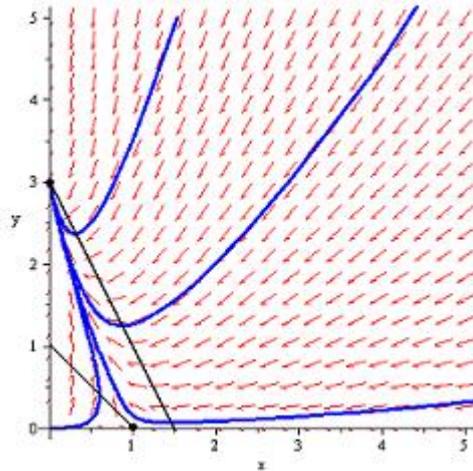
$$\frac{dx}{dt} = x(t)(1 - x(t) - y(t)), \quad \frac{dy}{dt} = y(t)(3 - y(t) - 2x(t))$$

Calculando la proporción de competencia y inhibición  $1 = bd < \sigma\nu = 2$ ,



vemos que el coeficiente de la competencia es menor que el de inhibición como en el caso anterior, por eso es probable que la especie con la mayor tasa de crecimiento, que es la especie 2, va a sobrevivir mientras la especie con la menor llega a extinguirse como vemos en el mapa de fase y que vemos también con la estabilidad de los puntos críticos: Hay también 3 puntos críticos. Entonces las rectas de (3) no se cortan en el primer cuadrante, entonces no es posible que las dos especies coexistan. Los puntos críticos  $(0, 0)$  y  $(1, 0)$  son inestables, por eso no es posible que las dos especies lleguen a

extinguirse, tampoco que la especie 1 sobreviva mientras la especie 2 llega a extinguirse. Pero el punto  $(0, 3)$  es asintóticamente estable, entonces en este caso la especie 2 va a sobrevivir mientras la especie 1 llega a extinguirse. El mapa de fase:



### Referencias

- nombre de libro español (tengo que buscar en la biblioteca)
- nombre de libro inglés (tengo que buscar en la biblioteca)
- [www.wikipedia.de](http://www.wikipedia.de)
- [www.wikipedia.es](http://www.wikipedia.es)
- [www.leo.org](http://www.leo.org)