



4

MODELOS DE COMPETICIÓN ENTRE DOS ESPECIES

4.1. Objetivo

En esta práctica estudiaremos un modelo ecológico que describe el comportamiento de dos especies que compiten en un mismo habitat por los recursos disponibles. El análisis se centra fundamentalmente en el estudio cualitativo del sistema que modela las distintas situaciones.

4.2. Introducción

El estudio lo realizaremos con los datos experimentales obtenidos por *G.F. Gause* presentados en la Práctica 3, para las poblaciones de levadura de la cerveza, *Saccharomyces cerevisiae* y *Schizosaccharomyces Kephir*.

Tiempo (h.)	0	1.5	9	10	17	18	23
Volumen	0.37	1.63	6.2	8.87	10.66	10.97	12.5
Tiempo (h.)	25.5	27	34	38	42	45.5	47
Volumen	12.6	12.9	13.27	12.77	12.87	12.9	12.7

Tabla 4.1 Datos para *Saccharomyces cerevisiae*

En la Figura 4.1 puede verse el gráfico que muestra el ajuste de estos datos al modelo logístico.

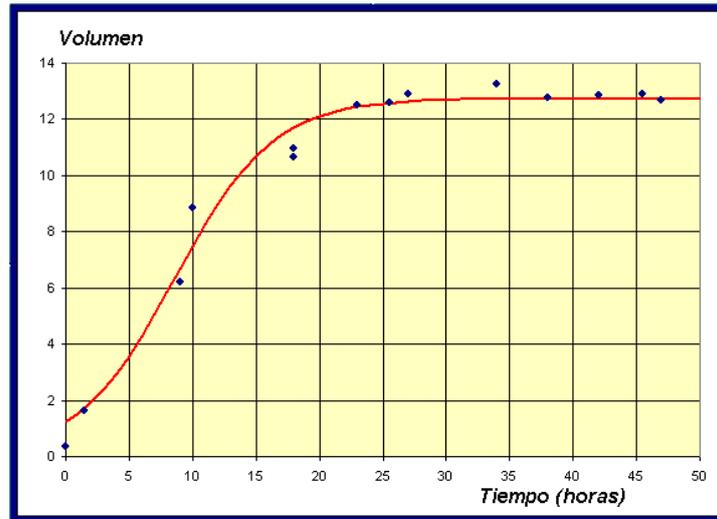


Figura 4.1 *Saccharomyces cerevisiae*

Si llamamos $x(t)$ a la población de *Saccharomyces cerevisiae*, vimos en la Práctica 3 que para esta levadura el modelo logístico que mejor se ajusta viene dado por

$$\frac{dx}{dt} = 0.2586 \left(1 - \frac{x}{12.74} \right) = 0.2586x - 0.0203x^2, \quad x(0) = 1.2, \quad (4.1)$$

que tiene por solución,

$$x(t) = \frac{12.74}{1 + 9.324e^{-0.2586t}}. \quad (4.2)$$

La Tabla 4.2 corresponde al segundo tipo de levadura

Tiempo (h.)	9	10	23	25.5	42	45.5	66	87	111	135
Volumen	1.27	1.0	1.7	2.33	2.73	4.56	4.87	5.67	5.8	5.83

Tabla 4.2 Datos para *Schizosaccharomyces Kephir*

EJEMPLO 4.1

- En primer lugar, ajustaremos los datos de la Tabla 4.2 al modelo logístico continuo de crecimiento, y encontraremos la solución del problema de valores iniciales.

Si representamos por $y(t)$ la población para la *S. Kephir*, entonces procediendo de forma similar a la práctica anterior, estos datos pueden ajustarse al siguiente modelo.

$$\frac{dy}{dt} = 0.05744 \left(1 - \frac{y}{5.8880} \right) = 0.05744y - 0.00976y^2, \quad y(0) = 0, \quad (4.3)$$

cuya solución es:

$$y(t) = \frac{5.880}{1 + 7.67e^{-0.05744t}}. \quad (4.4)$$

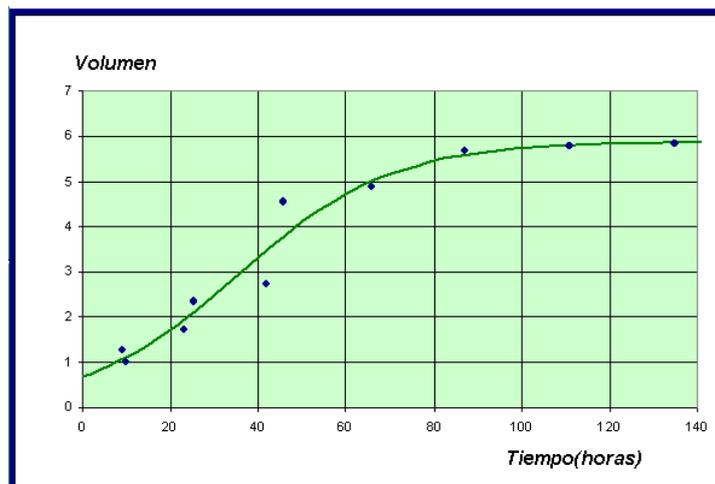


Figura 4.2 *Schizosaccharomyces kephir*

En la Tabla 4.3 se muestra la competición entre los dos tipos de levaduras.

Tiempo (h)	0	1.5	9	10	18	19	23
C. cerevisiae	0.375	0.92	3.08	3.99	4.69	5.78	6.15
C. Kephir	0.29	0.37	0.63	0.98	1.47	1.22	1.46
Tiempo (h)	25.5	27	38	42	45.5	47	-
C. cerevisiae	9.91	9.47	10.57	7.27	9.88	8.3	-
C. Kephir	1.11	1.22	1.1	1.71	0.96	1.84	-

Tabla 4.3

Nuestro objetivo será encontrar un modelo que estudie la evolución de las poblaciones de estas dos especies que compiten por una cantidad de recursos limitados.

Sea $x(t)$ la población de la primera levadura e $y(t)$ la correspondiente a la segunda. En ausencia de *S. Kephir* es de suponer que $x(t)$ sigue un modelo logístico; es decir

$$\frac{dx(t)}{dt} = a_1 x(t) - a_2 x(t)^2.$$

Al incorporar la segunda especie se producirá una competencia entre ellas, y será necesario añadir el término $-a_3 x(t) y(t)$. La ecuación que describe su comportamiento dinámico será:

$$\frac{dx(t)}{dt} = a_1 x(t) - a_2 x(t)^2 - a_3 x(t) y(t).$$

Del mismo modo,

$$\frac{dy(t)}{dt} = b_1 y(t) - b_2 y(t)^2 - b_3 x(t) y(t).$$

Recordemos que de experimentos anteriores conocemos los valores de los parámetros a_1 , a_2 , b_1 , b_2 y sólo necesitamos calcular a_3 , y b_3 . Las dos ecuaciones diferenciales dan lugar a un sistema que describe la dinámica de las dos especies de levaduras. Este sistema no puede resolverse exactamente, de manera que es necesario utilizar técnicas cualitativas junto con técnicas numéricas para encontrar los parámetros desconocidos.

4.3. Análisis cualitativo del modelo

El sistema de ecuaciones diferenciales anterior es no lineal y muy difícil de resolver. No obstante, podemos conocer el comportamiento a “largo plazo” de ambas poblaciones de levaduras mediante su estudio cualitativo.

EJEMPLO 4.2

- En primer lugar encontramos los puntos de equilibrio del sistema de ecuaciones diferenciales. Como sabemos, los puntos de equilibrio son las soluciones constantes $x(t) = k_1$ e $y(t) = k_2$, y para su localización debemos resolver el sistema,

$$\begin{cases} x^*(a_1 - a_2x^* - a_3y^*) = 0 \\ y^*(b_1 - b_2y^* - b_3x^*) = 0 \end{cases}$$

que tiene por solución

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = \left(0, \frac{b_1}{b_2}\right), \quad P_3 = \left(\frac{a_1}{a_2}, 0\right),$$

lo que supone la desaparición de al menos una de las dos especies. Existe además, el punto de corte de las rectas $r_1 \equiv a_1 - a_2x^* - a_3y^*$ y $r_2 \equiv b_1 - b_2y^* - b_3x^*$, que tiene de coordenadas

$$P_4 = \left(\frac{a_1b_2 - a_3b_1}{a_2b_2 - a_3b_3}, \frac{a_2b_1 - a_1b_3}{a_2b_2 - a_3b_3}\right),$$

lo cual implica la coexistencia de ambas especies.

Existen diferentes casos a estudiar en función de los valores de los parámetros. Una bifurcación, que como sabemos, es un cambio del comportamiento del sistema de ecuaciones diferenciales que se produce al variar algunos de los parámetros.

Los valores de la Tabla 4.3 sugieren que las dos especies coexisten, aunque los niveles de poblaciones son bastante bajos.

EJEMPLO 4.3

- Ahora, procederemos a realizar un estudio cualitativo del modelo ajustado:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 0.2586x - 0.02030x^2 - 0.05711xy, & x(0) = 0.4184 \\ \frac{dy}{dt} = 0.0574y - 0.00976y^2 - 0.00480xy, & y(0) = 0.6315 \end{cases}$$

En este caso, los puntos de equilibrio son,

$$P_1 = (0, 0), \quad P_2 = (0, 5.88), \quad P_3 = (12.74, 0), \quad P_4 = (10.37, 0.8469).$$

En la Figura 4.3 se han representado los datos de la Tabla 4.3 y las dos curvas solución que ajustan a estos datos.

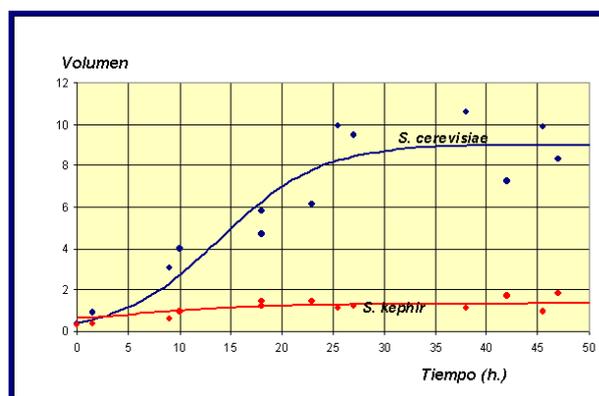


Figura 4.3

De forma aproximada, $x(50) = 8.9$ e $y(50) = 0.35$, lo cual nos dice que están próximos al punto de equilibrio correspondiente al estado de coexistencia, P_4 . Pero esta hipótesis no es cierta, de hecho si simulamos nuestro modelo para valores de tiempo mayores puede comprobarse que $x(500) = 0.01$ e $y(500) = 5.83$. Es decir, la población máxima de *S. cerevisiae* se alcanza en $x(44) = 8.98$ y a partir de este momento empieza a decrecer. En resumen, cuando el tiempo es suficientemente grande la levadura *S. Kephir* eliminará a la *S. cerevisiae*. Este proceso se conoce con el nombre de **exclusión competitiva** y es bastante frecuente entre dos especies en competencia.

- Veamos que a esta misma conclusión podemos llegar por un razonamiento geométrico.

En primer lugar, dibujamos las isoclinas nulas, es decir aquellos valores que anulan las derivadas. En la Figura 4.4 hemos dibujado las isoclinas nulas (rectas rojas y azules) y la solución en el plano fase. En cada una de las cuatro regiones A, B, C y D las soluciones deben tener un comportamiento monótono.

En la región A, tanto $x(t)$ como $y(t)$ deben de ser crecientes, ya que para valores

$(x(t), y(t))$ pertenecientes a la región A sus derivadas $x'(t)$ e $y'(t)$ son positivas. La solución continúa hasta tocar a la línea azul o roja, por encima de esta región (excepto la solución que une el origen con el punto de equilibrio P_4 que se llama separatriz). Dentro de la región B el signo de $x'(t)$ se hace negativo y la solución gira a la izquierda (la población $x(t)$ decrece) y tiende al punto de equilibrio $(0, 5.88)$, con lo cuál se produce la extinción de la levadura *S. cerevisiae*. Del mismo modo, si atravesamos la isoclina roja y pasamos a la región D, entonces el signo de la derivada de $y(t)$ es negativa y la población $y(t)$ decrece, por lo que la solución tiende hacia abajo.

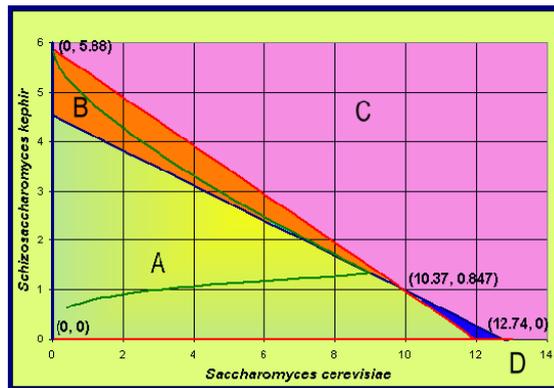


Figura 4.4 Isoclinas nulas del modelo

Si pudiésemos ver el movimiento en esta dirección, la solución tendería al punto de equilibrio $(12.74, 0)$ y en este caso *S. cerevisiae* eliminaría a *S. Kephir*. Si la solución empieza en la región C, entonces tanto $x(t)$ como $y(t)$ decrecen y la solución se mueve hacia abajo y hacia la izquierda hasta cruzar unas de las isoclinas. Allí es atrapada y tiende hacia uno de los puntos de equilibrio, dando lugar a la extinción de una de las especies, mientras que la otra tiende a su capacidad de carga. Sólo hay una solución que dé lugar a la coexistencia de las dos especies, que es aquella que se dirige a través de la separatriz.

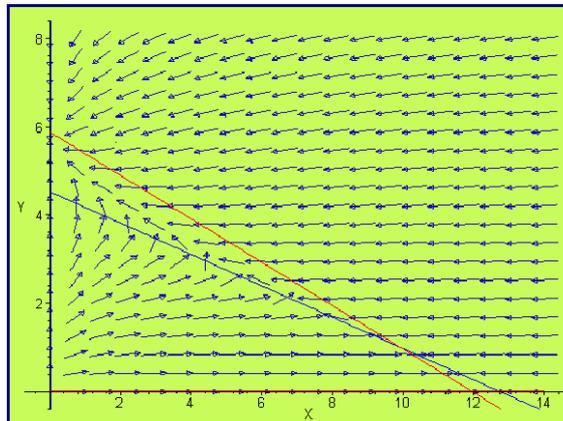


Figura 4.5 Campo de direcciones

4.4. Análisis numérico del modelo

Como hemos tenido ocasión de comentar anteriormente, el sistema de ecuaciones diferenciales no lineal que define al modelo no es resoluble. Por la sección anterior, sabemos como se comportan las soluciones, pero también podemos obtener soluciones aproximadas de las soluciones por medio de técnicas numéricas.

EJEMPLO 4.4

- Por ejemplo, aplicaremos el método de *Runge-Kutta* de cuarto orden para obtener la solución numérica del modelo en competencia

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = 0.2586x - 0.02030x^2 - 0.05711xy, & x(0) = 0.4184 \\ \frac{dy}{dt} = 0.0574y - 0.00976y^2 - 0.00480xy, & y(0) = 0.6315 \end{cases}$$

El método lo programamos con *Mathematica*[®]. Empezamos introduciendo los datos del problema,

```
f[x_, y_, z_] := 0.2586y - 0.02030y^2 - 0.05711y * z;
g[x_, y_, z_] := 0.05744z - 0.009768z^2 - 0.004803y * z; a = 0; b = 500;

valor = {0.4184};
cola = {0.6315};
n = 100;
```

A continuación implantamos el método de aproximación numérica de este sistema de ecuaciones diferenciales con valores iniciales $x(0) = 0.4184$ e $y(0) = 0.6315$.

```
h = (b - a)/n;
nodo = Table[a + ih, {i, 0, n}];
For[i = 2, i <= n + 1, i ++,
k1 = f[nodo[[i - 1]], valor[[i - 1]], cola[[i - 1]]];
L1 = g[nodo[[i - 1]], valor[[i - 1]], cola[[i - 1]]];
k2 = f[nodo[[i - 1]] + h/2, valor[[i - 1]] + (h/2)k1, cola[[i - 1]] + (h/2)L1];
L2 = g[nodo[[i - 1]] + h/2, valor[[i - 1]] + (h/2)k1, cola[[i - 1]] + (h/2)L1];
k3 = f[nodo[[i - 1]] + h/2, valor[[i - 1]] + (h/2)k2, cola[[i - 1]] + (h/2)L2];
L3 = g[nodo[[i - 1]] + h/2, valor[[i - 1]] + (h/2)k2, cola[[i - 1]] + (h/2)L2];
k4 = f[nodo[[i - 1]] + h, valor[[i - 1]] + hk3, cola[[i - 1]] + hL3];
L4 = g[nodo[[i - 1]] + h, valor[[i - 1]] + hk3, cola[[i - 1]] + hL3];
AppendTo[valor, valor[[i - 1]] + (h/6)(k1 + 2k2 + 2k3 + k4)];
AppendTo[cola, cola[[i - 1]] + (h/6)(L1 + 2L2 + 2L3 + L4)];];
```

La primera de las gráficas de la Figura 4.6, corresponde a la evolución en el tiempo de la primera levadura *S. cerevisiae* y la segunda a *S. Kephir*

```
grafRK4 = ListPlot[Table[{nodo[[i]], valor[[i]]}, {i, n + 1}],
PlotStyle -> RGBColor[1, 0, 0]]
```

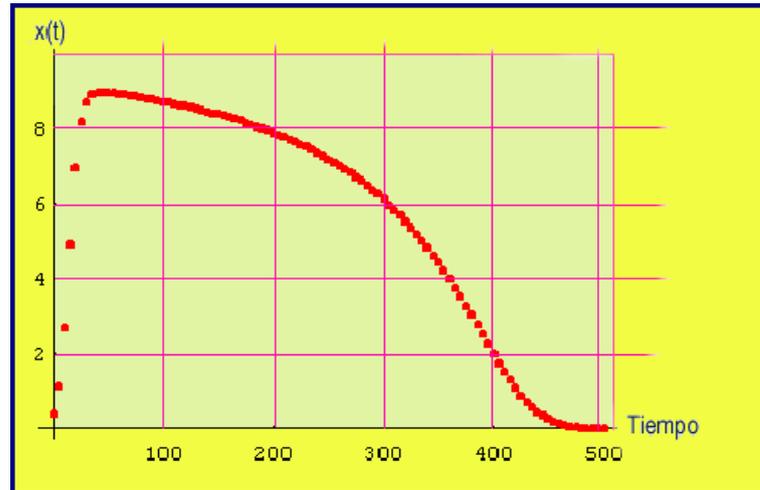


Figura 4.6

```
grafRK4 = ListPlot[Table[{nodo[[i]], cola[[i]]}, {i, n + 1}],
PlotStyle -> RGBColor[0, 0, 1];
```

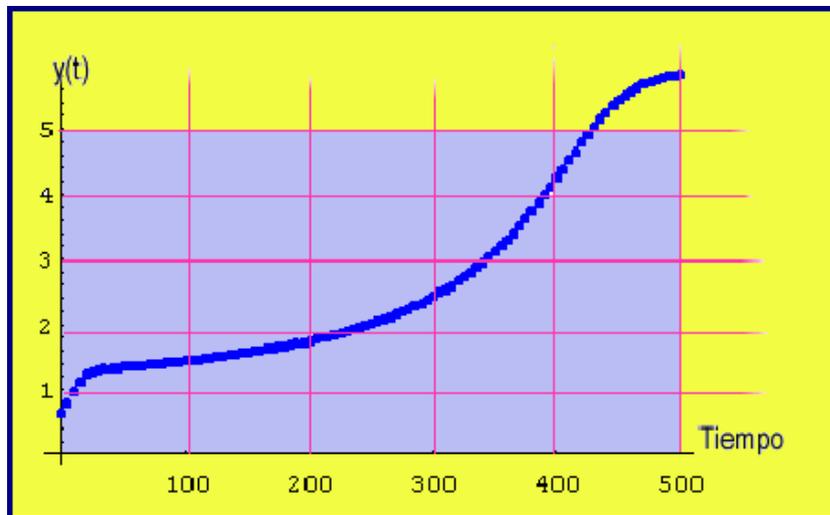


Figura 4.7

La Figura 4.8 muestra las dos gráficas superpuestas, y permite observar el triunfo de la levadura *S. Kephir* sobre la *S. Cerevisiae*.

```
Show[grafRK4, gragRK4]
```

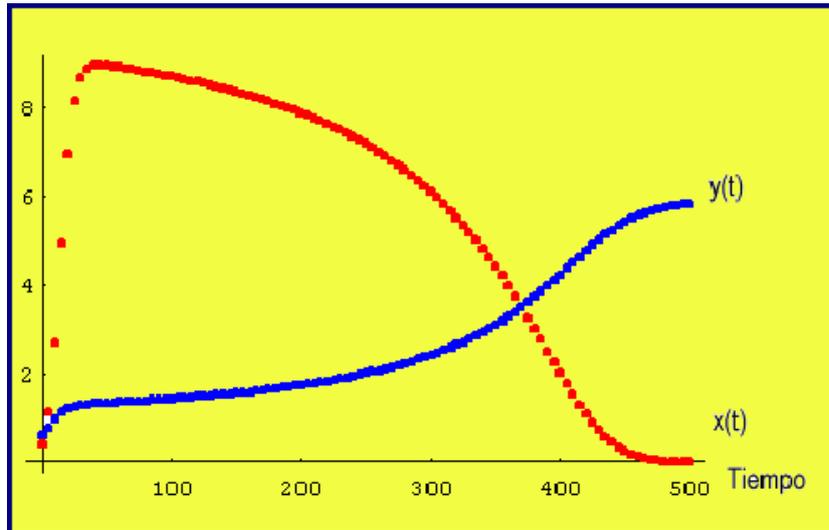


Figura 4.8 Superposición de las poblaciones de levaduras.

```
ListPlot[Table[{valor[[i]], cola[[i]]}, {i, n + 1}], PlotStyle →
RGBColor[0, 1, 0], AxesLabel → {"S.cerevisiae", "S.Kephir"}];
```

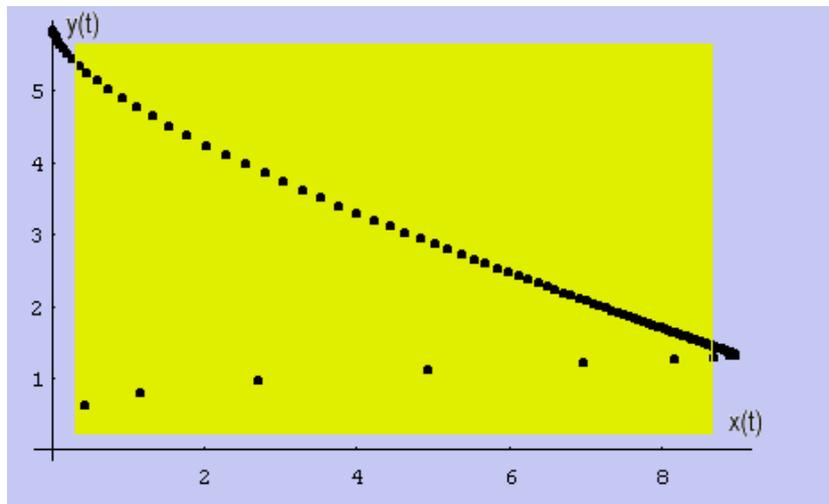


Figura 4.9 Abscisas: *S. cerevisiae*. Ordenadas: *S. Kephir*

