

Un Ejemplo de Violación del "Teorema Ecológico"

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

Resumen

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

Abstract

In a series of former works it was shown that the "competitive exclusion principle" ceases to be valid when only the not dominant species has the ability to follow by diffusion, 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, periodic influence, for a homogeneous distribution in the food population. We show that the equation that describes the population of the diffusing species is that of a driven and damped oscillator. Finally, the stability of the system is studied.

I. INTRODUCCIÓN

La ecología estudia las relaciones entre las especies y con su ambiente físico y biológico. Su objeto fundamental es el ecosistema, entendido como una reunión de la comunidad con su ambiente físico, y su principal problema es describir su desarrollo y evolución. Es la dinámica de poblaciones quien, a través de datos cuantitativos como las tasas 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 general se supone a los parámetros poblacionales como *constantes* [2-6], pero en la realidad éstos pueden variar en forma imprevisible y muy importante debido a la interacción entre las 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 a expensas de la otra. Cuando existe competencia, las dos especies se inhiben mutuamente. El sentido común precisa que los

modelos en biología de poblaciones sean *estructuralmente estables*.

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 realidad, este resultado parte de la hipótesis de que las fuentes de alimento son homogéneas, en las que sólo una, las especies sobrevivientes toman el nombre de "dominantes" o "fuertes". En trabajos recientes [7] se mostró que para ciertos patrones unidimensionales de alimento tipo de onda solitaria, la coexistencia es posible cuando la especie no dominante (o débil) tiene la capacidad de difundir (según el Teorema Ecológico, la especie débil se extinguiría si no tuviera la capacidad de movilizarse).

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, necesariamente tiene que ser la especie *dominante* 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.

II. MODELO MATEMÁTICO

Sean M la densidad de la población de alimento, N la de la especie que no difunde y S la que sí lo hace. Las ecuaciones para un modelo de este tipo son [7]

$$\begin{aligned} \partial_t S(x, t) &= D_N \partial_x^2 S(x, t) \\ &+ [bM(x, t) - a] S(x, t) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \partial_t N(x, t) &= [BM(x, t) - A] N(x, t) \\ \partial_t M(x, t) &= Q(x, t) - [G + cS(x, t) \\ &+ CN(x, t)]M(x, t), \end{aligned} \quad (1)$$

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 de M , y bSM y BNM las tasas de consumo de M 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

$$\begin{aligned} g &= G a, \quad \beta = \frac{B}{b}, \quad \alpha = \frac{A}{a}, \\ q &= \frac{bQ}{a^2}, \quad \tau = at, \quad y = x \sqrt{\frac{a}{D_n}}. \end{aligned} \quad (2)$$

Las ecuaciones adimensionalizadas que representan al sistema son:

$$\begin{aligned} \partial_\tau S(y, \tau) &= \partial_y^2 S(y, \tau) + \\ &[M(y, \tau) - 1] S(y, \tau) \\ \partial_\tau N(y, \tau) &= [\beta M(y, \tau) - \alpha] N(y, \tau) \\ \partial_\tau M(y, \tau) &= q(y, \tau) - [g + S(y, \tau) \\ &+ \beta N(y, \tau)]M(y, \tau). \end{aligned} \quad (3)$$

Si observamos al ecosistema desde un sistema inercial con velocidad c :

$$y \rightarrow \xi = y - c \tau, \quad (4)$$

las ecuaciones (3) se transforman en:

$$\begin{aligned} \partial_\tau S(\xi, \tau) &= \partial_\xi^2 S(\xi, \tau) \\ &+ c \partial_\xi S(\xi, \tau) + [M(\xi, \tau) - 1] S(\xi, \tau) \\ \partial_\tau N(\xi, \tau) &= c \partial_\xi N(\xi, \tau) \\ &+ [\beta M(\xi, \tau) - \alpha] N(\xi, \tau) \\ \partial_\tau M(\xi, \tau) &= q(\xi, \tau) - [g + S(\xi, \tau) \\ &+ \beta N(\xi, \tau)]M(\xi, \tau) \\ &+ c \partial_\xi M(\xi, \tau). \end{aligned} \quad (5)$$

En trabajos anteriores [7] se mostró (que en el caso estacionario), para distintos patrones inhomogéneos de alimento propuestos $M_s(\xi)$, 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 ciclo ambiental periódicamente favorable a S el dominio espacial ξ . Con este agregado, el sistema de ecuaciones resultante para el caso estacionario es:

$$\begin{aligned} \partial_\tau S(\xi, \tau) &= \partial_\xi^2 S(\xi, \tau) \\ &+ c \partial_\xi S(\xi, \tau) + [M(\xi, \tau) - 1] S(\xi, \tau) \\ &- (C \cos(\gamma \xi) + D) \\ \partial_\tau N(\xi, \tau) &= c \partial_\xi N(\xi, \tau) \\ &+ [\beta M(\xi, \tau) - \alpha] N(\xi, \tau) \\ \partial_\tau M(\xi, \tau) &= q(\xi, \tau) - [g + S(\xi, \tau) \\ &+ \beta N(\xi, \tau)] M(\xi, \tau) \\ &+ c \partial_\xi M(\xi, \tau). \end{aligned} \quad (6)$$

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 éstas sean positivas en todo el dominio de interés (esto es, para todo ξ). Además, por simplicidad, consideraremos que la *distribución de alimento* caracterizada por la función $M_s(\xi)$ es *especialmente homogénea*.

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

$$N_s = N^s = cte.$$

$$M_s = \frac{\alpha}{\beta}$$

$$S_s(\xi) = a e^{-c\xi/2} \cos(\omega_0 \xi + \eta) + \frac{D}{\omega_0^2},$$

$$q_s = (g + \beta N^s) \frac{\alpha}{\beta} + \frac{\alpha}{\beta} S_s(\xi) \quad (7)$$

con:

$$\omega_0^2 = \frac{\alpha}{\beta} - 1, \quad b = \frac{C}{\sqrt{[(\omega_0^2 - \gamma^2) + c^2 \gamma^2]}}$$

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

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

(8)

De la ecuación para ω_0^2 surge que $\frac{\alpha}{\beta} \geq 1$ para que ω_0^2 sea positiva. La última condición de (8) 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 $c_s \approx \frac{2}{\gamma}$ si se pretende que la población de S_s no crezca en demasía.

III. 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:

$$A_d = 1 - \left| \frac{\gamma - \sqrt{\omega_0^2 - c^2/2}}{\gamma + \sqrt{\omega_0^2 - c^2/2}} \right|, \quad (9)$$

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.

IV. ESTABILIDAD DEL SISTEMA

En esta sección se presenta un estudio de estabilidad lineal de las soluciones obtenidas para el caso estacionario. Para ello se supuso 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 δM . Primero se consideró que la fuente q es indiferente a las perturbaciones de las otras tres componentes, esto es

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

(10)

Luego de linealizar las contribuciones de estas componentes, obtenemos:

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

(11)

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 debe ser α mayor que β . Teniendo en cuenta esta condición, se hallaron soluciones numéricas de las ecuaciones (11) utilizando *Mathematica* para varios valores del conjunto de parámetros que determinan el sistema (N^s , D , α , β , γ , η , c , g , λ). Para todos los casos estudiados se encontró un valor para λ (λ_l) tal que siendo las tres componentes finitas cuando $\xi \rightarrow \infty$ ($\lambda > \lambda_l$), al menos una de ellas pasa de ser finita a infinita ($\lambda < \lambda_l$), para $\xi \rightarrow \infty$, en $\lambda = \lambda_l$. El valor de λ_l resultó ser positivo para todos los casos estudiados (excepto cuando $\alpha < \beta$, caso 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 fig. 1a, b, y c 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 A 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 A (para $\eta = 0$) son *estables*, mientras que para $K > \lambda_l$ no lo son (ver figuras 1a, 1b y 1c).

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*.

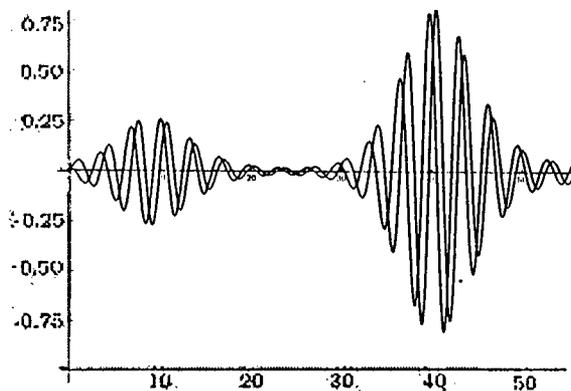


Fig.1a: Se grafican las funciones $h(\xi)$, $f(\xi)$ y $J(\xi)$ para $\lambda = 2.45 < \lambda_l = 2.6$. Las tres componentes tienden a infinito para $\xi \rightarrow \infty$.

c	g	α	β	D	N^s	γ	λ_l
1	.2	1	.5	2	.01	.2	2.6
1.5	.2	1	.5	2	.01	.2	1.315
3	.2	1	.5	2	.01	.2	.695
6	.2	1	.5	2	.01	.2	.64
12	.2	1	.5	2	.01	.2	.735
24	.2	1	.5	2	.01	.2	.59
36	.2	1	.5	2	.01	.2	.6
48	.2	1	.5	2	.01	.2	.595
60	.2	1	.5	2	.01	.2	.595
100	.2	1	.5	2	.01	.2	.595
1	.2	1	.5	2	.1	.2	2.625
6	.2	1	.5	2	.1	.2	.7
24	.2	1	.5	2	.1	.2	.645
100	.2	1	.5	2	.1	.2	.645
1	.2	1	.5	2	2	.2	3.16
1	.2	1	.5	2	3	.2	3.415
1	.2	1	.5	2	4	.2	3.62
1	.2	1	.5	2	6	.2	3.637
1	.2	1	.5	2	7	.2	4.135
1	.2	1	.5	2	8	.2	4.697
1	.2	1	.5	2	12	.2	6.843
1	.2	1	.5	2	24	.2	13.004
1	.2	1	.5	3	1	.2	4.25
1	.2	1	.5	3	2	.2	4.6
1	.2	1	.5	3	4	.2	5.2
1	.2	1	.5	3	8	.2	5.83
1	.2	1	.5	4	1	.2	5.575
1	.2	1	.5	5	1	.2	6.84
1	.2	1	.5	8	1	.2	10.45
1	.2	0.75	.5	2	1	.2	3.00
1	.2	1.5	.5	2	1	.2	0.00
1	.2	2	.5	2	1	.2	0.005
1	.2	8	.5	2	1	.2	0.0065

Tabla A: Se observa que para diferentes parámetros la

longitud de onda crítica (λ_l) nunca se hace negativa, lo cual confirma la estabilidad lineal del sistema.

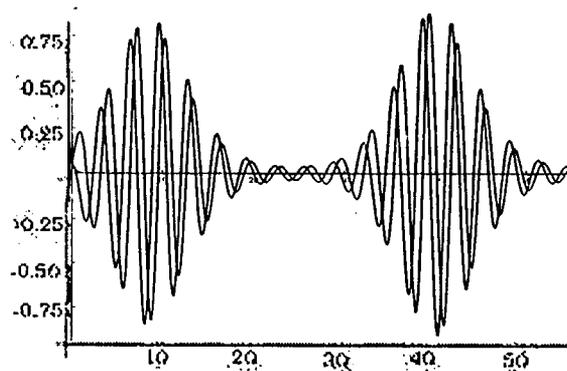


Fig.1b: Se grafican las funciones $h(\xi)$, $f(\xi)$ y $J(\xi)$ para $\lambda = \lambda_l = 2.6$. Las tres componentes se mantienen en un valor límite estable.

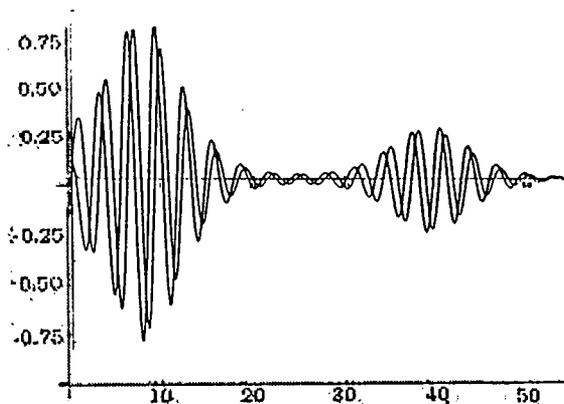


Fig.1c: Se grafican las funciones $h(\xi)$, $f(\xi)$ y $J(\xi)$ para $\lambda = 2.8 > \lambda_l = 2.6$. Las tres componentes tienden asintóticamente a cero.

V. CONCLUSIONES

Este trabajo, junto a otros recientes [7] muestra que en condiciones diferentes a las hipótesis de Volterra el "Teorema Ecológico" deja de ser válido. En este caso se muestra que la coexistencia es también posible si la especie S , además de ser subsidiada por una influencia externa (que podría representar una distribución espacial periódica de refugios) es la que difunde, siendo esta vez el alimento homogéneo. 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, una constante. Esto significa que la ayuda externa fa-

cilita la subsistencia a la especie que difunde, pudiendo acceder 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 estructuralmente inestable.

- [1] V. Volterra, R. Comitato Talassografico Italiano, Memoria **131**, pp 1-142(1927).
- [2] J. D. Murray, *Mathematical biology*, Springer-Verlag(1989).
- [3] Yasuhiro Takeuchi, Math. Biosci. **99**, 181 (1990). Yasuhiro Takeuchi, Math. Biosci. **106**, 111 (1991). Yasuhiro Takeuchi, *Refuge-mediated global coexistence of multiple competitors on a single resource*, WSSIA A **1**, 531, (1992).
- [4] S. Muratori and S. Rinaldi, SIAM J. Appl. Math. **49**, 1462 (1989).
- [5] A. S. Mikhailov, Phys. Lett. **73A**, 143 (1979). A. S. Mikhailov, 277 (1981). A. S. Mikhailov, Phys. Rep. **184**, 308(1989).
- [6] T. R. Malthus, *An essay on the principle of population*(1798), Peguin Books, 1970.
- [7] H. S. Wio, M. N. Kuperman, B. von Haefen, M. Bellini, R. R. Deza, 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 y R. Deza. Anales AFA, **5**,77,(1993).
- [8] Landau y Lifshitz. *Mecánica Teórica*, pág. 94. Ed. Reverté. Barcelona 1970.