

## **Sobre la violación del principio de exclusión competitiva<sup>1</sup>**

**Mauricio Bellini<sup>1</sup>, Bernardo Von Haefen<sup>1</sup>, Roberto Deza<sup>1</sup> y Horacio Wio<sup>2</sup>**

*1 Departamento de Física, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3350, 7600 Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina*

*2 Centro Atómico Bariloche e Instituto Balseiro, Universidad Nacional de Cuyo, E. Bustillo 9.500, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina*

**Resumen.** *Cuando se incluye dependencia espacial en modelos tipo Lotka-Volterra, el resultado conocido como “principio de exclusión competitiva” puede dejar de ser válido. En este trabajo mostramos cómo la coexistencia es posible cuando sólo la especie débil tiene la habilidad de seguir con un movimiento de tipo difusivo a un superávit momentáneo de recurso alimentario que se propaga como una onda en una dirección determinada. Un simple cambio de variables pone al problema en correspondencia con uno de Mecánica Cuántica, lo que permite extraer resultados completamente analíticos en un ejemplo.*

**Abstract.** *When spatial dependence is considered in Lotka-Volterra-like models, the result known as “the competitive exclusion principle” may cease to apply. In this work we show how coexistence is possible when only the weak species has the ability to follow (with a diffusive movement) a transient surplus of the food resource which propagates as a plane wave. A simple change of variables maps the problem into a Quantum Mechanical one, which allows to obtain completely analytical results in an example.*

### **Introducción**

La ecología estudia las relaciones entre especies y la totalidad del ambiente (luz, temperatura, etc.) que conforman el ambiente físico, y relaciones con otras especies que conforman el ambiente biológico. Su objeto fundamental es el ecosistema, o sistema ecológico, entendido como una reunión de la comunidad con su ambiente físico, y su principal problema es describirlo, tal como se desarrolla y evoluciona. Es la dinámica de poblaciones quien, a través de elementos sumamente importantes como natalidad, mortalidad y crecimiento, intenta describir como influyen estos 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 (Malthus.1798, Mikhailov 1979, 1981, 1989, Muratori y Rinaldi 1989, Murray 1989, Takeuchi 1991, 1992), 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. En competencia, las dos especies se inhiben mutuamente. El sentido común precisa que los modelos en biología de poblaciones sean estructuralmente estables, en el sentido que sus predicciones no dependan cualitativamente de los detalles de las funciones matemáticas empleadas para describir las interacciones entre especies.

La teoría matemática de competencia se debe a Volterra (1927), quien mostró que la coexistencia de dos o más especies, es imposible cuando existe sólo una presa. En su trabajo, muestra que cuando no hay difusión, sólo la especie fuerte sobrevive. En trabajos anteriores (Schat 1991, Schat y Wio 1993, Wio et al. *en prensa a*), mostramos como para ciertos patrones de alimento, asociados a potenciales polinómicos

---

<sup>1</sup>Trabajo presentado en el Tercer Congreso Latinoamericano de Ecología Matemática, Luján, Argentina, agosto de 1994

(o reducibles a polinómicos, exacta y cuasiexactamente solubles) de una ecuación tipo Schrödinger, es posible la coexistencia (ver Wio et al *en prensa a, b*).

En este trabajo estudiamos la posibilidad de coexistencia entre dos especies que compiten por un alimento común a arabas. Se estudia un patrón de alimento de tipo polinómico (sértico no simétrico truncado) y unidimensional. La coexistencia aparece, para el caso espacial homogéneo, a partir de la capacidad de difundir que posee la llamada especie débil.

### Modelo matemático

Consideremos el caso de dos especies que compiten por una misma fuente de alimentos. Denotaremos la densidad poblacional de la llamada especie fuerte con la variable  $N$ , con la  $n$  la especie débil y  $M$  a la densidad de alimento. El sistema estará adecuadamente descrito para el caso espacialmente homogéneo por las ecuaciones

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

donde  $bM(t)$  y  $BM(t)$  nos dan la tasa de crecimiento poblacional de las especies débil y fuerte respectivamente, mientras que  $a$  y  $A$  representan la tasa de mortalidad, que asumiremos constante. La producción de alimento está asegurada a través de la fuente alimenticia  $Q(t)$ , independiente de las densidades poblacionales. La tasa de mortalidad propia del alimento la denotaremos con  $G$ , asumida constante. Sin embargo, no sólo la mortalidad del alimento contribuye en su detrimento; los términos  $cn(t)M(t)$  y  $CN(t)M(t)$  surgen del consumo de alimento de las especies débil y fuerte.

El sistema de ecuaciones (1) tiene como solución para el caso estacionario (esto es cuando las derivadas temporales de  $n$ ,  $N$  y  $M$  son nulas)

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

Asumiremos

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

esto es, la especie  $N$  será considerada dominante o fuerte, y  $n$  como débil. Un análisis de inestabilidad muestra que la solución para  $N$  es estable, mientras que para  $n$  no lo es. Esto significa que una pequeña perturbación a las soluciones estacionarias (independientes del tiempo) muestran como solamente sobrevive la especie  $N$  (especie fuerte), mientras que la especie  $n$  (especie débil) se extingue.

El modelo anterior puede ser enriquecido si la especie débil tiene la capacidad de migrar. En este caso, el sistema modelado como un proceso difusivo, que se manifiesta matemáticamente con la aparición de una derivada segunda espacial en la especie débil, es descrito por las ecuaciones

$$\begin{aligned} \frac{\partial n(x,t)}{\partial t} &= D_n \frac{\partial^2 n(x,t)}{\partial x^2} + [bM(x,t) - a] n(x,t) \\ \frac{\partial N(x,t)}{\partial t} &= [BM(x,t) - A] N(x,t) \\ \frac{\partial M(x,t)}{\partial t} &= Q(x,t) - [G + c n(x,t) + CN(x,t)] M(x,t) \end{aligned} \quad (4)$$

Si asumimos la condición dada en (3) con una fuente  $Q(t)$  espacialmente homogénea (esto es con una fuente espacialmente constante), observaremos que la supervivencia de la especie débil es posible gracias a su capacidad de difundir, solamente cuando el alimento  $M$  no es constante (Wio *en prensa*).

### El alimento como rana onda solitaria

Las ecuaciones (4) pueden ser simplificadas asumiendo  $b=c$  y  $C=B$ . Si multiplicamos a  $n$ ,  $N$ ,  $M$  y  $Q$  por  $b/a$  y llamamos

$$G = \frac{g}{a}, \quad \beta = \frac{B}{b}, \quad \alpha = \frac{A}{a}, \quad q = \frac{bQ}{a^2} \quad (5)$$

haciendo la transformación

$$t - \tau = a t, \quad x - y = x \sqrt{\frac{a}{D_n}} \quad (6)$$

el sistema (4) adopta la forma:

$$\begin{aligned} \frac{\partial n(y,\tau)}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 n(y,\tau)}{\partial^2} + [M(y,\tau) - 1] n(y,\tau) \\ \frac{\partial N(y,\tau)}{\partial \tau} &= [\beta M(y,\tau) - \alpha] N(y,\tau) \\ \frac{\partial M(y,\tau)}{\partial \tau} &= q(y,\tau) - [g + n(y,\tau) + \beta N(y,\tau)] M(y,\tau) \end{aligned} \quad (7)$$

Consideramos al alimento  $M$  como una onda viajera con velocidad de propagación constante  $c$ . Luego del cambio de variables

$$y \rightarrow \xi = y - c\tau \quad (8)$$

las ecuaciones (7) se escribirán

$$\begin{aligned} \frac{\partial n(\xi,\tau)}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 n(\xi,\tau)}{\partial \xi^2} + c \frac{\partial n(\xi,\tau)}{\partial \xi} + [M(\xi,\tau) - 1] n(\xi,\tau) \\ \frac{\partial N(\xi,\tau)}{\partial \tau} &= c \frac{\partial N(\xi,\tau)}{\partial \xi} + [\beta M(\xi,\tau) - \alpha] N(\xi,\tau) \\ \frac{\partial M(\xi,\tau)}{\partial \tau} &= q(\xi,\tau) - [g + n(\xi,\tau) + \beta N(\xi,\tau)] M(\xi,\tau) + c \frac{\partial M(\xi,\tau)}{\partial \xi} \end{aligned} \quad (9)$$

A continuación veremos como la ecuación para  $N$ , luego de una adecuada transformación de coordenadas (cambio de variables y  $\xi$ ), adopta la forma de un tipo Schrödinger el potencial asociado al patrón de alimento. Este tipo de ecuaciones para ciertos potenciales (como el que trataremos mas adelante en un ejemplo), tienen la particularidad de que admiten solamente valores de energía en el espectro discreto, esto es, no admiten cualquier valor de energía sino ciertos valores específicos que se determinan perfectamente para cada potencial en particular. Además cada autovalor energético tiene asociado un autoestado o función de onda.

Si proponemos

$$n(\xi,\tau) = e^{-c\tau} \phi(\xi,\tau) \quad (10)$$

se obtiene como ecuación para  $\phi(\xi, \tau)$

$$\frac{\partial^2 \phi}{\partial \xi^2} + [M(\xi) - 1 - \frac{c^2}{4}] \phi = \frac{\partial \phi}{\partial \tau} \tag{11}$$

Asumiendo en la primera de (9) el caso homogéneo espacial [ $\phi(\xi, \tau)/\partial \tau = 0$ ], se obtiene una ecuación tipo Schrödinger para el caso estacionario

$$\frac{\partial^2 \psi}{\partial \xi^2} + [E - V(\xi)] \psi = 0 \tag{12}$$

donde es posible identificar al potencial  $V(\xi)$  con el alimento  $M(\xi)$  cambiado de signo, y a la energía  $E$  con  $-1 - c^2/4$ , esto es:

$$V(\xi) \rightarrow -M(\xi) \tag{13}$$

y

$$E \rightarrow -1 - c^2/4 \tag{14}$$

Por otro lado, debido a que estamos considerando densidades poblacionales tanto para  $n$ ,  $N$  como para  $M$ , exigiremos que éstas sean positivas para todo  $\xi$ . Esto significa que la única solución relevante en (12) es (si hablamos de estados ligados) el estado fundamental  $\psi_f$  con su correspondiente autovalor energético  $E_f$  (nos referiremos al estado fundamental  $\psi_f$  como a aquella función de onda asociada al mínimo valor energético). Luego, para cada sistema (o patrón de alimento) considerado, sólo tendremos una posible velocidad de propagación, asociada al autovalor de energía  $E_f$  mediante la expresión (14). El resultado general, para la especie fuerte, en el caso estacionario es

$$N_s(\xi) = N^s e^{-1/c \int_{\xi}^{\infty} (M(\xi') - \alpha) d\xi'} \tag{15}$$

para  $\xi$  en  $[-\xi_0, \xi_0]$ ,  $N_s(\xi) = N^s$ , y (en principio) un valor constante diferente para  $\xi < -\xi_0$ .

Por último, se obtiene para la especie fuerte

$$q_s(\xi) = [g + \beta N_s(\xi) + M_s(\xi)] M_s(\xi) + c \frac{M_s(\xi)}{\partial \xi} \tag{16}$$

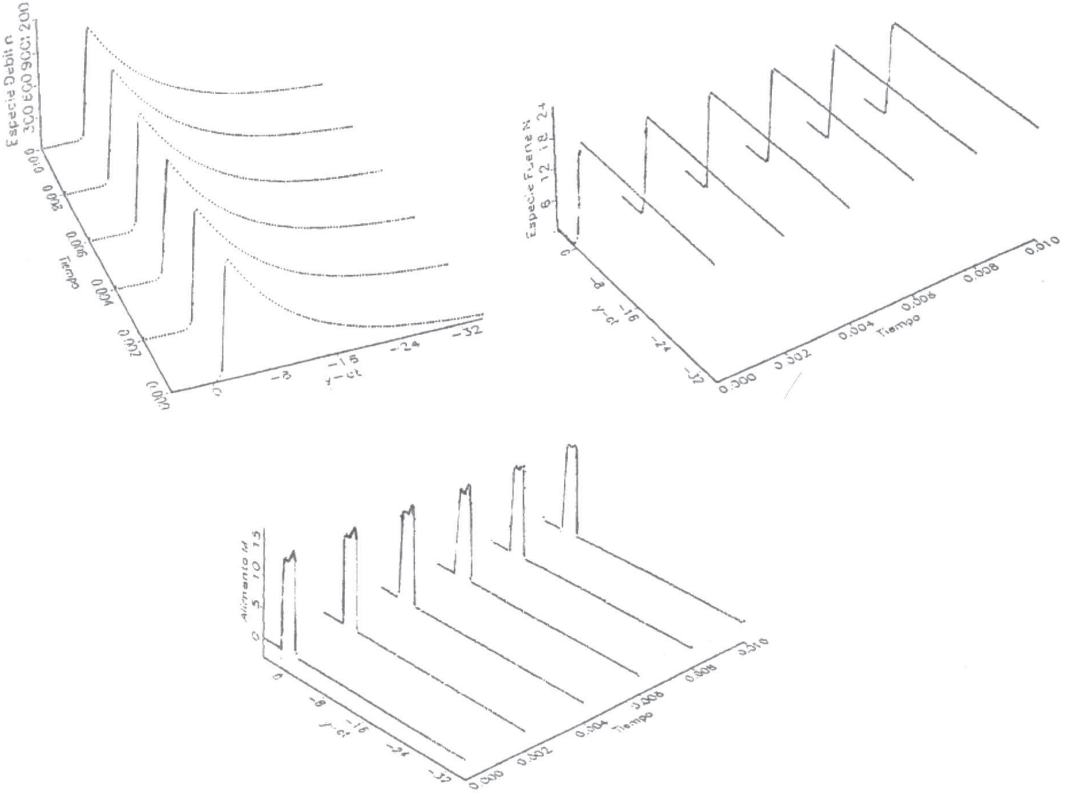
Esto es, para el caso estacionario, la fuente  $Q_s$ , es la responsable de mantener invariable el alimento  $M_s$ . En la siguiente sección consideraremos un ejemplo para un patrón (o distribución) de alimento  $M_s(\xi)$ , asociado a un potencial en la ecuación de Schrödinger, y calcularemos las densidades poblacionales de las especies débil  $n_s(\xi)$  y fuerte  $N_s(\xi)$  para ese patrón.

### Ejemplo: potencial séxtico no simétrico truncado

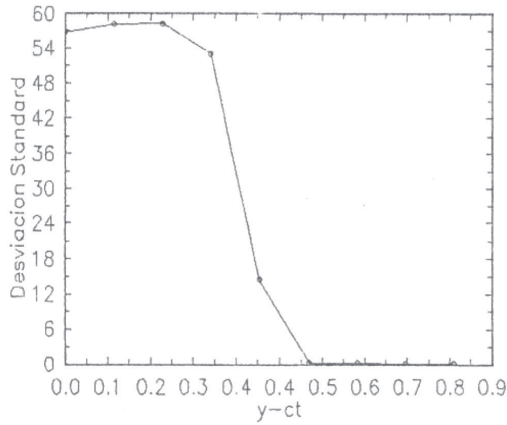
Consideramos un patrón de alimento dado por la expresión (ver Salem y Montemayor 1991 y Salem 1992)

$$M_s = \left\{ \begin{array}{ll} -\xi^6 - \xi^5 - \xi^4 - \xi^3 + \frac{21}{8} \xi^2 - \frac{49}{128} \xi + 15 + \frac{\alpha}{\beta} & \text{si } \xi \in [-1.85, 1.428] \\ \frac{\alpha}{\beta} & \text{si } \xi \in [-1.85, 1.428] \end{array} \right\}$$

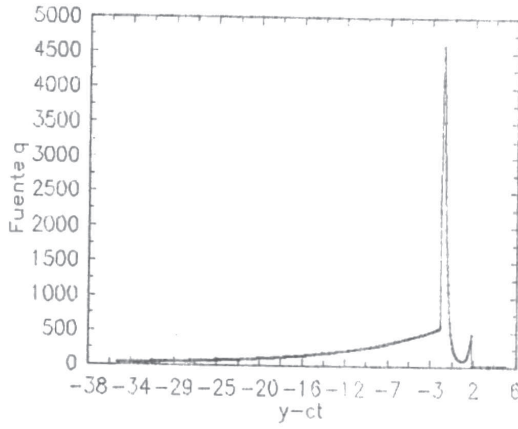
donde  $\alpha < \beta$ . Este patrón de alimento está asociado a un potencial séxtico no simétrico, correspondiente a la familia de los cuasi-exactamente solubles.



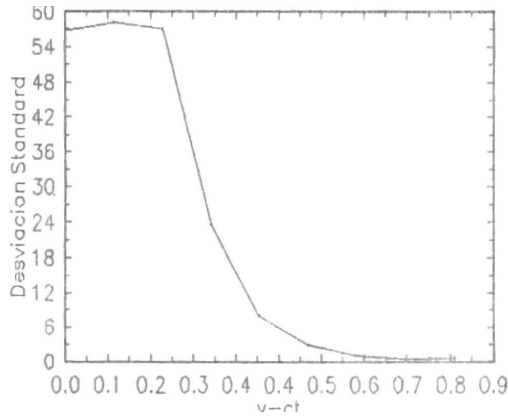
**Figura 1.** (a) especie débil (n), (b) especie fuerte (N), (c) alimento (M).  
**Figure 1.** (a) weak species (n), (b) strong species (N), (c) food (M).



**Figura 2.** Desviación standard.  
**Figure 2.** Standard deviation.



**Figura 3.** Fuente.  
**Figure 3.** Source.

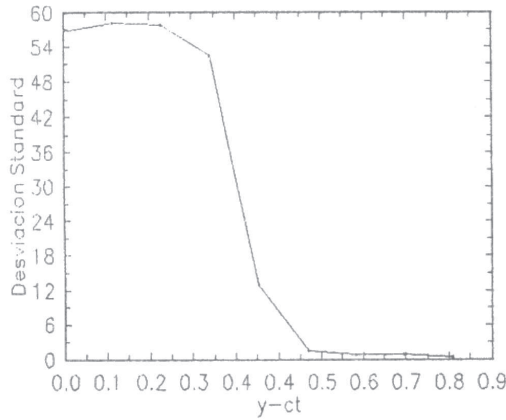


**Figura 4.** Desviación estándar de la fuente perturbada en un 10%.  
**Figure 4.** Standard deviation of the source with a 10% disturbance.

Luego de imponer las condiciones de continuidad correspondientes en los puntos  $\pm \xi_0$ , obtenemos (para  $\xi_0^+ = 1.128$  y  $\xi_0^- = -1.85$ ) para la autofunción correspondiente al autoestado fundamental

$$\psi f \propto \begin{cases} e^{k(\xi+1.85)} & \text{si } \xi \in (-\infty, -1.85) \\ \exp\left\{-\left[\frac{5}{16}\xi + \frac{3}{16}\xi^2 + \frac{1}{6}\xi^3 + \frac{1}{4}\xi^4\right]\right\} & \text{si } \xi \in [-1.85, 1.428] \\ e^{-k(\xi-1.428)} & \text{si } \xi \in (1.428, \infty) \end{cases}$$

donde



**Figure 5.** Desviación estándar (velocidad perturbada en un 10%).  
**Figure 5.** Standard deviation (speed with a 10% disturbance).

$$k = \sqrt{E_j + \frac{\alpha}{\beta}}$$

Luego, la densidad poblacional para la especie débil será.

$$n_s = e^{-c/2\xi} \psi f(\xi) \tag{17}$$

donde  $c = 7.24$ . Luego la solución para la especie fuerte será (para  $\alpha = 0.5$  y  $\beta = 1$ )

$$N_s \begin{cases} e^{-\frac{1}{c} \left[ \frac{\xi^7}{7} + \frac{\xi^6}{6} + \frac{\xi^5}{5} + \frac{\xi^4}{4} - \frac{7\xi^3}{8} - \frac{49\xi^2}{256} - 15\xi \right]} & \text{si } \xi \in [-1.8, 1.428] \\ 5.66 \cdot 10^{-9} & \text{si } \xi > 1.428 \\ 1.05 \cdot 10^{20} & \text{si } \xi < -1.85 \end{cases}$$

En la figura 1a, 1b y 1c se muestran las propagaciones temporales de las especies débil ( $n$ ), fuerte ( $N$ ), y el alimento ( $M$ ), respectivamente. En la figura 2 se muestra la desviación standard, en la que se aprecia que el método de propagación temporal utilizado (método explícito) es fiable hasta  $Tf = 0.1$ . En la figura 3 se muestra la fuente  $q_s$  que provee el alimento. En la Figura 4 se graficó la desviación standard para una fuente perturbada en un 10%. Se observa que el método numérico utilizado es igualmente fiable (hasta  $Tf = 0.1$ ), pero luego el sistema se vuelve más inestable que para el caso no perturbado, dado que la pendiente varía mucho más abruptamente que en el caso de la fuente no perturbada (ver figura 2). En la figura 5 se muestra la desviación standard para un perturbación de la velocidad de un 10%. Se observa que el sistema se vuelve más inestable que en el caso de la fuente no perturbada, pero no tanto como para la fuente perturbada.

## Conclusiones

Hemos estudiado un caso de competencia entre dos especies que compiten por un alimento común. Se muestra que para el caso estacionario la coexistencia es posible, debido a que la especie, débil tiene la capacidad de difundir. Esto es, la capacidad de migrar hacia lugares en donde la especie fuerte no habita (o en la cual su densidad poblacional es mínima) posibilita que la especie débil pueda hallar un lugar más propicio para su supervivencia. Esto viola el *principio de exclusión competitiva* enunciado por Volterra, que para el caso particular estudiado nos dice que la especie N debería extinguirse.

Para mostrar lo anteriormente expresado se propuso un ejemplo consistente en un patrón de alimento séxtico no simétrico y truncado, y se calcularon las expresiones para las densidades poblacionales de las especies débil y fuerte.

**Agradecimientos.** Este trabajo fue realizado con apoyo parcial del CONICET.

## Bibliografía

- Hassan, S.A., M.N. Kuperman, H.S. Wio y D.H. Zanette. 1993. Evolution of reaction-diffusion patterns in infinite and bounded domains, accepted in *Physica A*.
- Malthus, T.R. 1798. An essay on the principle of population. Peguin Books, 1970.
- Mikhailov, A.S. 1981 Effects of diffusion in fluctuating media: a noise-induced phase transition. *Z. Physik B* 41, 277.
- Mikhailov, A.S. 1989. Selected topics in fluctuational kinetics of reactions, *Phys. Rep.* 184, 308.
- Mikhailov, A.S. 1979. Noise-induced phase transition in a biological system with diffusion), *Phys. Lett.* 73A, 143.
- Muratori, S. y S. Rinaldi. 1989. Remarks on competitive coexistence, *SIAM J. Appl. Math.* 49, 1462.
- Murray, J.D. 1989. *Mathematical biology*. Springer-Verlag Yasuhiro Takeuchi. Conflict between the need to forage and the need to avoid competition: persistence of two-species model *Math. Biosci.* 181.
- Salem, L.D. y R. Montemayor. 1991. A modified Riccati approach to partially solvable quantum Hamiltonians. *Phys. Rev. A* 43, 1169.
- Salem, L.D. 1992. Solvable Models in Quantum Mechanics and their Relation with Algebraic Many Body Model, Ph.D. Thesis, Instituto Balseiro.
- Schat, C. y H.S. Wio. 1993. An Exact Analytic Solution of a Three Component Model for Competitive Coexistence. Submitted to *Math. Biosci.*
- Schat, C. 1991. Mathematical aspects of reacting and diffusing systems, M.Sc. Thesis in Physics, Instituto Balseiro.
- Takeuchi, Y. 1991 Diffusion-mediated persistence in three-species competition models with heteroclinic cycles *Math. Biosci.* 106 111
- Takeuchi, Y. 1992. Refuge-mediated global coexistence of multiple competitors on a single resource *WSSIA A* 1-531.
- Volterra, V. 1927. *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in species animan conviventi* R. Comitato Talassografico Italiano Memoria Pp. 1-142.
- Wio, H.S., M.N. Kuperman, B. von Haefen, M. Bellini, R. R. Deza y C. Schat. 1994. *Competitive Coexistence in Biological Systems: Exact Analytical Results through a Quantum Mechanical Analogy*, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands (*en prensa*)

*Recibido: Febrero 16, 1995*

*Aceptado: Diciembre 15, 1995*