Pro Mathematica Vol. XVII, N° 33, 2003

SOBRE LA EXISTENCIA DE ATRACTORES EN UN MODELO DE COMPETENCIA CON RETARDOS DISCRETOS

Mario ***Cavani*** *y Julio* ***Marín***

Resumen

En este trabajo estudiamos un modelo de competencia de dos depredadores que compiten por una misma presa sin interferencia entre ellos. Nuestro enfoque mejora al modelo estudiado por Hsu, Hubbel y Waltman en [6] por medio de un replanteamiento del modelo considerando que existen tiempos de retardo que afectan el crecimiento de las especies depredadoras. En este sentido, hemos considerado que en el tiempo actual las poblaciones depredadoras dependen de las densidades en tiempos pasados de la población presa. El resultado principal de este trabajo consiste en demostrar que el sistema es puntualmente disipativo lo que conlleva a la existencia de atractores globales para las soluciones del sistema.

Universidad de Oriente, Venezuela.

1 Introducción

La competencia entre varias especies depredadoras por una misma población presa es un hecho que se produce con frecuencia en la naturaleza. En las últimas décadas, este aspecto ha sido objeto de atención y estudio desde el punto de vista teórico, tanto en el área de la Biología como de la Matemática. Entre los trabajos pioneros se cuentan los realizados por S. B. Hsu, S. P. Hubbell, P. Waltman y K.-S. Cheng (ver [3], [4], [5] y [6]). Allí se ha dado un gran aporte para el desarrollo de los aspectos teóricos relevantes de un modelo depredador-presa, en el cual, varias especies depredadoras compiten por la explotación de una misma población presa sin interferencia entre rivales.

Este modelo para una población presa y dos poblaciones depredadoras se expresa por medio de las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned} S'(t) &= S(t)\left(1 - \frac{S(t)}{K}\right) - \frac{m_1 X_1(t) S(t)}{a_1 + S(t)} - \frac{m_2 X_2(t) S(t)}{a_2 + S(t)} \\ X_1'(t) &= -D_1 X_1(t) + \frac{m_1 X_1(t) S(t)}{a_1 + S(t)} \\ X_2'(t) &= -D_2 X_2(t) - \frac{m_2 X_2(t) S(t)}{a_2 + S(t)}. \end{aligned} \tag{1}$$

Con condiciones iniciales, $S(0) = S_0 > 0$, $X_i(0) = X_{i0} > 0$, $i = 1, 2$.

Los significados de las variables y coeficientes son los siguientes:

$X_i(t) =$ densidad de la población del i-ésimo depredador en el tiempo t.

$S(t) =$ densidad de la población presa en el tiempo t.

$m_i =$ máxima tasa de crecimiento del i-ésimo depredador.

$D_i =$ tasa de muerte correspondiente al i-ésimo depredador.

$a_i =$ es la constante saturación media, esto es, la densidad de la población presa bajo la cual, la cantidad de alimento ingerido por el i-ésimo depredador es igual a la mitad del máximo.

$\gamma =$ tasa intrínseca de crecimiento de la población presa.

$K =$ capacidad de carga de la población presa.

Como puede verse, la población presa $S(t)$ en ausencia de depredación crece logísticamente con capacidad de carga K. Por otra parte, se asume que las tasas de muertes son tales que siempre hay proporcionalidad entre los individuos muertos y los que nacen. La respuesta funcional de los depredadores es tal que se satura conforme aumenta la densidad de la presa. Específicamente, se asume que la cinética de Michaelis-Menten gobierna los cambios de las tasas de alimentación y las tasas de crecimientos de los depredadores.

En el modelo representado por estas ecuaciones la dinámica es instantánea para cada una de las especies.

2 El Modelo con Retardo

Reformulamos el modelo dado por las ecuaciones (1) haciendo la suposición que hay tiempos significativos de retardo en el sistema. Específicamente y desde un punto de vista más real, supondremos que la dinámica de la presa es instantánea pero la dinámica de los depredadores depende de la densidad de la población presa en el pasado; utilizamos un enfoque del retardo similar al adoptado por G. Wolkowicz y H. Xia en su artículo [7] para un modelo de competencia en el quimióstato. En nuestro caso el modelo de competencia lo expresamos por medio del siguiente sistema de ecuaciones diferenciales con retardo

$$\begin{aligned} S'(t) &= \gamma S(t)\left(1-\frac{S(t)}{K}\right)-\frac{m_1X_1(t)S(t)}{a_1+S(t)}-\frac{m_2X_2(t)S(t)}{a_2+S(t)} \\ X_1'(t) &= -D_1X_1(t)-\frac{m_1X_1(t)S(t-\tau_1)}{a_1+S(t-\tau_1)} \\ X_2'(t) &= -D_2X_2(t)-\frac{m_2X_2(t)S(t-\tau_2)}{a_2+S(t-\tau_2)}, \end{aligned} \tag{2}$$

con condiciones iniciales $S(\theta)=\phi(\theta), \theta\in[-\tau,0]$, $\phi\in C([-\tau,0],R^+)$ y $\tau=\max\{\tau_1,\tau_2\}$, $\tau_1>0$, $\tau_2>0$, $X_1(0)=X_{10}\geq 0, X_2(0)=X_{20}\geq 0$. Consideremos los parámetros μ_1 y μ_2 definidos por medio de la expresión

$$\mu_i=\frac{a_iD_i}{m_i-D_i},\ \ i=1,2,$$

y desarrollamos el trabajo bajo la condición genérica $\mu_1 \neq \mu_2$.
El siguiente lema es de importancia para la definición de las soluciones.

Lema 1. *Las soluciones del problema de valor inicial planteado por el sistema (2) son únicas y además son prolongables a todo $t \geq 0$.*

Demostración. Para $t \in [0, \tau]$, se tiene de la segunda y tercera ecuación de (2), que

$$\frac{X_i'(t)}{X_i(t)} = \frac{m_i S(t - \tau_i)}{a_i + S(t - \tau_i)} - D_i, \quad i = 1, 2;$$

luego,

$$X_i(t) = X_i(0) exp \left(\int_0^t \left(\frac{m_i \psi_1(\theta)}{a_i + \psi_1(\theta)} - D_i \right) d\theta \right), \quad i = 1, 2. \qquad (3)$$

Podemos ver que para $t \in [0, \tau]$, $X_i(t)$, $i = 1, 2$ queda completamente determinada por la expresión anterior. Consideremos entonces los valores de la función $X_i(t)$ en $[0, \tau]$ para plantear el siguiente problema de valores iniciales

$$\begin{aligned} S'(t) &= \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{m_1 X_1(t) S(t)}{a_1 + S(t)} - \frac{m_2 X_2(t) S(t)}{a_2 + S(t)} \qquad (4) \\ S(0) &= \psi_1(0) > 0. \end{aligned}$$

Observe que siempre es válida la expresión

$$S(t) = S(0) exp \left(\int_0^t \left(\gamma(1 - \frac{S(\theta)}{K}) - \frac{m_1 X_1(\theta)}{a_1 + S(\theta)} - \frac{m_2 X_2(\theta)}{a_2 + S(\theta)} \right) d\theta \right). \qquad (5)$$

Por lo tanto, $S(t) > 0$ para todo $t \geq 0$.

Sea $[0, T]$ el intervalo máximal de definición de la solución de (4). Para $t \in [0, T]$ se cumple que

$$S'(t) < \gamma S(t)(1 - \frac{S(t)}{K}).$$

Comparando con las soluciones de la ecuación diferencial

$$Z'(t) = \gamma(1 - \frac{Z(t)}{K}) Z(t), Z(0) = \psi_1(0) > 0,$$

se cumple que $0 \leq S(t) \leq Z(t)$ para $t \in [0, T]$.

Dado $\mu > 0$, suficientemente pequeño, existe $T_1 = T_1(\mu, \phi(0)) \in [0, T]$ tal que si $t > T_1$ entonces

$$0 < S(t) < Z(t) < K + \mu. \tag{6}$$

De donde, $S(t)$ es acotada, en su intervalo maximal de definición, digamos que, $S(t) < M$. Ahora, sea

$$f(t, S) = \gamma S(1 - \frac{S}{K}) - \frac{m_1 X_1 S}{a_1 + S} - \frac{m_2 X_2 S}{a_2 + S},$$

la parte derecha de la ecuación (4). Entonces,

$$|f(t, S)| \leq \gamma M + \frac{\gamma}{K} M^2 + m_1 L_1 + m_2 L_2,$$

donde $L_i = \max\{X_i(t) : t \in [0, \tau]\}$, $i = 1, 2$. Luego $f(t, S)$ está acotada, de lo que se deduce que $S(t)$ está definida en todo $[0, \tau]$. Por lo tanto, el problema con condiciones iniciales dado por (4) tiene una solución única definida en $[0, \tau]$. Determinada dicha solución se procede a hallar $X_i(t)$, $i = 1, 2$ en el intervalo $[\tau, 2\tau]$ y así sucesivamente, lo que nos dice que el método de los pasos (ver [2]) es aplicable y ambas soluciones son prolongables a todos los reales positivos. □

El siguiente lema establece una relación paramétrica necesaria para que en el modelo los depredadores puedan sobrevivir.

Lema 2. *Una condición necesaria para que la especie $X_i(t)$ sobreviva es*

$$0 < \mu_i < K.$$

Demostración. Tomando en cuenta la segunda y tercera ecuación del sistema (2) tenemos que

$$\begin{aligned} X_i(t) &= X_i(0) exp\left[\int_0^t \left(\frac{m_i S(\theta - \tau_i)}{a_i + S(\theta - \tau_i)} - D_i\right) d\theta\right] \\ &= X_i(0) exp\left[\int_0^t \left(\frac{(m_i - D_i) S(\theta - \tau_i) - a_i D_i}{a_i + S(\theta - \tau_i)}\right) d\theta\right]. \end{aligned}$$

Si $m_i - D_i \leq 0$ entonces como $X_i(0) > 0$ se deduce que $\lim_{t \longrightarrow \infty} X_i(t) = 0$. Por otra parte, reescribiendo $X_i(t)$, en la forma

$$X_i(t) = X_i(0)exp\left[\int_0^t \frac{(m_i - D_i)}{a_i + S(\theta - \tau_i)}\left(S(\theta - \tau_i) - \frac{a_iD_i}{m_i - D_i}\right)d\theta\right],$$

puede verse que si $m_i - D_i > 0$, entonces

$$0 < \frac{m_i - D_i}{a_i + S(\theta - \tau_i)} \leq \frac{m_i - D_i}{a_i},$$

por lo tanto,

$$X_i(t) \leq X_i(0)exp\left[\int_0^t \frac{(m_i - D_i)}{a_i}\left(S(\theta - \tau_i) - \frac{a_iD_i}{m_i - D_i}\right)d\theta\right].$$

Como $S(t) < K + \epsilon$ tenemos que

$$X_i(t) \leq X_i(0)exp\left[\int_0^t \frac{(m_i - D_i)}{a_i}\left((K + \epsilon) - \frac{a_iD_i}{m_i - D_i}\right)d\theta\right].$$

Si $\frac{a_iD_i}{m_i - D_i} > K$, entonces $\frac{a_iD_i}{m_i - D_i} > K + \epsilon$ para $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño. En consecuencia, haciendo $\delta = -\left(K + \epsilon - \frac{a_iD_i}{m_i - D_i}\right)$, claramente se tiene que, $\delta > 0$. Luego,

$$\begin{aligned} X_i(t) &\leq X_i(0)exp\left[\int_0^t -\frac{(m_i - D_i)}{a_i}\delta d\theta\right] \\ &= X_i(0)e^{-\frac{m_i - D_i}{a_i}\delta t}. \end{aligned}$$

Por lo tanto, $\lim_{t \longrightarrow \infty} X(t) = 0$. □

3 Atractores Globales

El siguiente resultado es el aporte fundamental en nuestro trabajo. En primer lugar veremos que el modelo se comporta bien biológicamente; esto es, para condiciones iniciales positivas las soluciones siguen siendo positivas. En segundo lugar, demostramos que el sistema es puntualmente disipativo lo que constituye una propiedad de vital importancia para establecer la existencia de los atractores globales.

Teorema 1. *Sea*

$$E = \{\phi = (\psi_1, \psi_2, \psi_3) : \psi_i \in C([-\tau, 0], R_+), i = 1, 2, 3.\}$$

entonces, E es positivamente invariante bajo el flujo inducido por el sistema (2). Es más, el sistema (2) es puntualmente disipativo y el conjunto absorbente; es decir, el conjunto donde entran todas las soluciones y eventualmente permanecen está dado por $B = [0, K] \times [0, M_1] \times [0, M_2]$, donde $M_1 = \gamma \frac{a_1+K+1}{m_1}$ y $M_2 = \gamma \frac{a_2+K+1}{m_2}$.

Demostración. Como $S(0) = \psi_1(0) > 0$ y $X_i(0) = X_i > 0$, $i = 1, 2$, las expresiones (3) y (5) muestran que las soluciones del sistema (2) son positivas para $t > 0$, y el proceso que conduce a (6) muestra que la solución $S(t)$ del sistema (2) es acotada para $t \geq 0$.
Falta mostrar que las $X_i(t)$ son acotadas, para hacer esto, consideremos dos casos:

Caso 1: Supongamos que $\frac{m_i K}{a_i+K} < D_i$, $i = 1, 2$. Para $\mu > 0$, como $h(s) = \frac{ms}{a+s}$ es creciente se tiene

$$X_i'(t) < X_i(t) \left(\frac{m_i(K + \mu)}{a_i + K + \mu} - D_i \right), \quad i = 1, 2.$$

Por otro lado, para $\mu > 0$ suficientemente pequeño, por la continuidad de $h(s)$ tenemos que

$$\frac{m_i(K + \mu)}{a_i + K + \mu} \leq D_i, \quad i = 1, 2.$$

De esta forma resulta

$$\frac{X_i'(t)}{X_i(t)} < \frac{m_i(K + \mu)}{a_i + K + \mu} - D_i < 0, \quad t > T_1 + \tau, \quad i = 1, 2,$$

y así

$$\lim_{t \to +\infty} \sup X_i(t) = 0,$$

de lo que se concluye que $X_i(t)$ es acotada, $i = 1, 2$.

Caso 2: Supongamos que $\frac{m_1 K}{a_1+K} \geq D_1$ y $\frac{m_2 K}{a_2+K} < D_2$. Claramente,

$$\lim \sup_{t \to \infty} X_2(t) = 0.$$

Teniendo en cuenta (6) se tiene que

$$S(t) < K + 1, t > T_1. \tag{7}$$

Sea M_1, el número positivo definido por

$$M_1 = \gamma \frac{(a_1 + K + 1)}{m_1},$$

aseguramos que no puede existir un instante $T_2 = T_2(M_1, \phi(0)) > 0$ tal que

$$X_1(t) \geq M_1, t \geq T_2.$$

En efecto, supongamos que (7) se cumple entonces

$$\begin{aligned} S'(t) &\leq S(t)\left[\gamma(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{m_1 X_1(t)}{a_1 + K + 1}\right] \\ &\leq S(t)\left[\gamma(1 - \frac{S(t)}{K}) - \frac{m_1}{a_1 + K + 1} M_1\right] = -\frac{\gamma}{K} S^2(t). \end{aligned}$$

para todo $t \geq T_2$.

Comparando las soluciones, queda claro que la componente $S(t)$, de la solución del sistema (2), satisface que $0 < S(t) < Y(t)$, donde $Y(t)$ es una solución de la ecuación diferencial

$$Y'(t) = -\frac{\gamma}{K} Y^2(t), \quad Y(0) > 0. \tag{8}$$

Como las soluciones de la ecuación diferencial (8) tienden a cero cuando $t \to +\infty$, queda claro que $S(t) \to 0$ conforme $t \to +\infty$. Tomando en cuenta que la función $h(S) = \frac{m_1 S}{a_1 + S}$ es continua y estrictamente creciente para $S \geq 0$, con $h(0) = 0$ y $h(K) = \frac{m_1 K}{a_1 + K} \geq D_1$, y que $S(t) \to 0$, cuando $t \to +\infty$ podemos asegurar la existencia de un instante T_3 tal que

$$\frac{m_1 S(t - \tau_1)}{a_1 + S(t - \tau_1)} \leq \frac{D_1}{2}, t \geq T_3 + \tau_1. \tag{9}$$

Por lo tanto, de la segunda ecuación de (2) tenemos el siguiente estimado

$$\begin{aligned} X_1'(t) &= X_1(t)\left[-D_1 + \frac{m_1 S(t - \tau_1)}{a_1 + S(t - \tau_1)}\right] \\ &\leq X_1(t)(\frac{D_1}{2} - D_1) = -\frac{D_1}{2} X_1(t) \end{aligned} \tag{10}$$

para $t \geq T_3 + \tau_1$. Por lo tanto,

$$\lim_{t \to +\infty} X_1(t) = 0$$

lo que contradice que $X_1(t) \geq M_1$ para todo $t \geq T_2$.

Ahora definamos la siguiente función $\rho(t) = X_1(t) - M_1$. Si existe un t_0 tal que $\rho(t) \neq 0$ para todo $t > t_0$, entonces el número de ceros de ρ es finito. Pero si esto no ocurre, entonces el número de ceros será infinito. En este último caso tiene que existir una sucesión de tiempos $\{t_n\}$ con $t_n \to +\infty$ cuando $n \to \infty$ tal que $\rho(t_n) = 0$.

Si los ceros de $\rho(t)$ son finitos, entonces $0 < X_1(t) < M_1$ para todo $t \geq t_0$, puesto que hemos visto en los calculos anteriores que es imposible que ocurra lo contrario, es decir,

$$X_1(t) \geq M_1.$$

Con lo cual culminaría la demostración del Teorema.

Si los ceros de $\rho(t)$ son infinitos, entonces los ceros de $\rho(t)$ dividen al eje t en una sucesión de intervalos $J_n = (t_n, t_{n+1})$, $n \geq 1$, donde $\rho(t_n) = 0$, y $\rho(t)$ tiene el mismo signo. Supongamos que $\rho(t) \geq 0$ para todo $t \in J_{2n-1}$, $n = 1, 2, 3, \ldots$, y escojamos una sucesión de puntos $l_n \in J_{2n-1}$ tal que $l_n \to \infty$ cuando $n \to \infty$, $X_1'(l_n) \geq 0$. De la relación (6) tenemos que, $S(t - \tau_1) \leq K + 1$ para $t > T_1 + \tau_1$ y por ser $h(S)$ creciente tenemos que

$$X_1'(t) \leq X_1(t) \left(\frac{m_1(K+1)}{a_1 + K + 1} - D_1 \right)$$

para $t \geq T_1 + \tau_1$. Hagamos

$$\Delta = \frac{m_1(K+1)}{a_1 + K + 1} - D_1.$$

Entonces $\Delta > 0$, puesto que

$$\frac{m_1(K+1)}{a_1 + K + 1} \geq \frac{m_1 K}{a_1 + K} \geq D_1.$$

De esta manera,

$$X_1'(t) \leq \Delta X_1(t), t \geq T_1 + \tau_1.$$

Entonces, integrando de t_1 a t_2 con $t_2 > t_1 \geq T_1 + \tau_1$ se tiene que

$$\int_{t_1}^{t_2} \frac{X_1'(t)}{X_1(t)} dt \leq \int_{t_1}^{t_2} \Delta dt.$$

Por lo tanto,

$$X_1(t_2) \leq X_1(t_1) exp[\Delta(t_2 - t_1)], t_2 > t_1 \geq T_1 + \tau_1$$

y

$$t_2 - t_1 \geq \Delta^{-1} \ln \left(\frac{X_1(t_2)}{X_1(t_1)} \right).$$

Utilizando este estimado tenemos que

$$l_n - t_{2n-1} \geq \Delta^{-1} \ln \left(\frac{X_1(l_n)}{X_1(t_{2n-1})} \right).$$

Es claro que en J_{2n-1}, $X_1(t) > M_1$. Por lo que no se pierde generalidad si suponemos además que la sucesión $\{l_n\}$ es tal que $X_1(l_n) = M_1 exp(\Delta(T_1 + T_3 + \tau_1))$, de donde se deduce que

$$l_n - t_{2n-1} \geq T_1 + T_3 + \tau_1.$$

Por los mismos argumentos usados anteriormente resulta que

$$0 < S(t) < Y(t), t \in J_{2n-1},$$

donde $Y(t)$ es la solución de (8), y como $Y(t) \to 0$, $t \to \infty$ se cumple que $S(l_n) \to 0$, $n \to \infty$. Por la expresión (9) y los mismos argumentos de antes se obtiene que

$$\frac{m_1 S(l_n - \tau_1)}{a_1 + S(l_n - \tau_1)} \leq \frac{D_1}{2}.$$

De esto resulta que

$$X_1'(l_n) \leq -\frac{D_1}{2} X_1(l_n) < 0$$

lo que contradice que $X_1'(l_n) \geq 0$ y por lo tanto no puede existir un número infinito de ceros. En consecuencia, $X_1(t)$ es acotada. De lo que se concluye que $(S(t), X_1(t), X_2(t))$ es acotada.

Caso 3: Supongamos que $\frac{m_2 K}{a_2+K} \geq D_2$ y $\frac{m_1 K}{a_1+K} < D_1$. Es claro, por el primer caso que, $\limsup_{t\to\infty} X_1(t) = 0$, y mutatis mutandis, lo realizado en los casos 1 y 2 se demuestra que $\lim_{t\to+\infty} X_2(t) = 0$.

Caso 4: Supongamos que $\frac{m_i K}{a_i+K} \geq D_i, \quad i = 1, 2$. Se puede proceder para cada especie con los mismos argumentos utilizados en el caso 2, para demostrar que la especie $X_i(t)$, $i = 1, 2$, es acotada. □

Corolario 1. *El sistema (2) tiene un atractor global en* $C([-\tau, 0], R^3_+)$.

Demostración. Para cualquier condición inicial $\phi = (\psi_1, \psi_2, \psi_3) \in C([-\tau, 0], R_+)$, $(S(t,\phi), X_1(t,\phi), X_2(t,\phi))$ es una solución de (2) y definamos el operador $T(t) : C([-\tau, 0], R^3_+) \to C([-\tau, 0], R^3_+)$ por

$$T(t)(\phi)(\theta) = (S(t+\theta,\phi), X_1(t,\phi), X_2(t,\phi), \quad -\tau \leq \theta \leq 0.$$

Se demuestra que $T(t)$ es un operador compacto (o completamente continuo) para $t > \tau$, ver [1], [2]. Además, $T(t)$ es puntualmente disipativo y por lo tanto existe un atractor global en $C([-\tau, 0], R^3_+)$. □

Agradecimiento. Deseamos expresar nuestro sincero agradecimiento al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente por financiar el proyecto No. C.I. 5-1003-1036/01, en el que se inscribe esta investigación.

Referencias

[1] Hale, J. K. (1988). *Asymptotic behavior of dissipative systems,* Pub. Amer. Math. Soc., Providence.

[2] Hale, J. K.; Lunel, S. V. (1993). *Introduction to functional differential equations*, Springer- Verlag, New York.

[3] Hsu, S. B. (1978). *Limiting behavior for competing species,* SIAM J. Appl. Math. **34**, 760-763.

[4] Hsu, S. B.; Hubbell, S. P.; Waltman, P. (1977). *A mathematical theory for single-nutrient competition in continuous culture of micro-organisms,* SIAM J. Appl. Math. **32**, 366-383.

[5] Hsu, S. B.; Hubbell, S. P.; Waltman, P. (1978). *A contribution to the theory of Competing Predators*, Ecological Monographs, **48**, 337-349.

[6] Hsu, S. B.; Hubbell, S. P.; Waltman, P. (1978). *Competing Predators*, SIAM J. Appl. Math. **35**, 617-625.

[7] Wolkowicz, G.; Xia, H.; Ruan, S. (1997). *Global asymptotic behavior of the chemostat model with discrete delays*, SIAM J. Appl. Math. **57**, 1019-1043.

Mario Cavani y Julio Marín
Departamento de Matemáticas, Núcleo de Sucre,
Universidad de Oriente, Cumaná 6101, Venezuela.
mcavani@sucre.udo.edu.ve