

UC17-FC  
MAB-M  
C 764  
C.1



Modelo Matemático de Competición en una  
Cadena de Chemostatos: Algunos Resultados de  
Coexistencia y Exclusión.

TESIS

ENTREGADA A LA

UNIVERSIDAD DE CHILE

EN CUMPLIMIENTO PARCIAL DE LOS REQUISITOS

PARA OPTAR AL GRADO DE

MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN MATEMÁTICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

POR

GUILLERMO ARTURO CONTRERAS LATORRE

DICIEMBRE, 2012

DIRECTOR DE TESIS DR. GONZALO ROBLEDO VELOSO

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

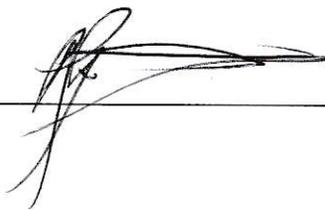
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

**Guillermo Arturo Contreras Latorre**

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Magíster, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 15 de noviembre de 2012.

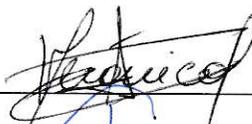
Director de Tesis:

**Dr. Gonzalo Robledo Veloso**

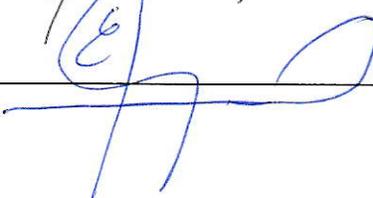


Comisión de Evaluación de la Tesis:

**Dra. Verónica Poblete Oviedo**



**Dr. Eduardo Gonzalez Olivares**





"...para mayor gloria de la Universidad!"

-Prof. Jorge Soto Andrade.-



## Agradecimientos

Definitivamente, esta es la parte más difícil de la tesis; puesto que la gratitud es una virtud que se practica día a día, pero en la voragine de la prisa rutinaria sucumben mis buenos modales. Por tanto, cada mención en este apartado será más que la consolidación de una actitud deferente para con quienes pude contar, una expectativa por cumplir, o en el mejor de los casos, la tranquilidad de expresar y hacer patente la percepción de una deuda.

Gonzalo Robledo es a quien primero debo agradecer; sin él, esto no habría sido posible. Le dió un sentido trascendente a este trabajo, enseñándome a valorar actitudes, improntas o disposiciones que antes no percibía con la suficiente importancia. Don Manuel Pinto es quien me acercó a Gonzalo, confió en mis capacidades y tuvo fe en que no iba a arruinar una nueva oportunidad. Él es además responsable de generar una admiración y una predilección para la rama del Análisis, que traspassa las fronteras de las Matemáticas e influye holísticamente en mi identidad.

De igual manera considero que, todos y cada uno de los Profesores que tuve en esta etapa académica han hecho un gran trabajo; haciéndolo siempre de manera muy profesional y, a la vez, humana.

Párrafo aparte para quienes trabajan en la Universidad en labores no académicas; ellos forjan el lado humano, con su constante orientación, consejo y ayuda absolutamente desinteresada; dejan una vara muy alta en lo que a trabajar se refiere. Esa calidez es la que caracteriza la Universidad de Chile, esa transversalidad, que nos enseña el valor de la diversidad, el respeto por cada uno de los actores sociales y el sentido colectivo que trasciende a nuestra sociedad.

Es mi sentir agradecer infinitamente a mi familia; especialmente a mi madre y a mi hermana que siempre estuvieron cerca, pese a lo difícil que es acercarse a un buen salvaje. Agradezco mucho también, a esa masa ingente, variopinta y difusa que conforma el millón de amigos que se encuentra en cada rincón de la Universidad; pero especialmente en pastos, galerías y ágoras.

La vida se me hará corta para manifestar la gratitud a mi amada Eileen, con quien vivo día a día la aventura de ser padres, gracias a Román: la luz de mis ojos.



## Índice general

Resumen	5
Abstract	5
Notación	7
Introducción	9
Capítulo 1. Descripción de un Biorreactor.	11
1. Descripción Cualitativa	11
2. Chemostato con una Especie.	12
Capítulo 2. Chemostato con dos Especies.	17
1. Descripción del Modelo	17
2. Puntos de Equilibrio.	17
3. Principio de Exclusión Competitiva.	18
4. Persistencia Uniforme.	21
Capítulo 3. Cadena de chemostatos	39
1. Modelo de cadena	39
2. Resultados Preliminares	42
Apéndice A. Funciones de Lyapunov Promediantes	57
1. Conceptos Básicos	57
2. Funciones de Lyapunov Promediantes	57
3. Criterio de Persistencia Uniforme	57
Apéndice B. Sistemas Dinámicos Monótonos.	59
Apéndice. Bibliografía	61



### **Resumen**

Este trabajo presenta un modelo de competición entre dos especies microbianas en una cadena de chemostatos interconectados en serie. Si se considera que la exclusión competitiva se verifica, la especie de menor eficacia competitiva es cultivada aisladamente en un chemostato cuya salida es la entrada de un nuevo chemostato, el cual contiene las dos especies en competición.

El modelo es descrito por un sistema no lineal de cinco ecuaciones diferenciales ordinarias y el resultado principal es una condición necesaria y suficiente de estabilidad global asintótica para un punto de equilibrio interior de dicho sistema. Este resultado se interpreta biológicamente como la coexistencia de los dos competidores.

### **Abstract**

This work introduces a model of competition between two microbial species in a chain of chemostats interconnected in series. Assuming that the competitive exclusion is verified, the less competitive species is cultivated in an isolated chemostat whose output is the input of a second chemostat containing the two species in competition.

The model is described by a nonlinear system of five ordinary differential equations. Our main result is a necessary and sufficient condition ensuring the global asymptotic stability of an interior equilibrium of this system (competitive coexistence between the species).



## Notación

Usaremos la siguientes notaciones:

<b>Símbolo</b>	<b>Concepto</b>
$\mathbb{N}$	Conjunto de los números naturales: $\{1, 2, 3, \dots, n, \dots\}$ .
$\mathbb{R}_+$	Conjunto de los números reales no negativos: $[0, +\infty)$ .
$\mathbb{R}_+^n$	Cono de las n-tuplas reales con ninguna coordenada negativas: $(0, +\infty)^n$ .
$Fr(A)$	Frontera del conjunto A.
$Int(A)$	Interior del conjunto A.
$Cl(A)$	Clausura del conjunto A.
$(t_n)_{n \in \mathbb{N}}$	Sucesión de números reales.
$(t_n)_{n \in \mathbb{N}} \nearrow \infty$	Sucesión (estríctamente) creciente y no acotada de números reales.
$(t_n)_{n \in \mathbb{N}} \searrow -\infty$	Sucesión (estríctamente) decreciente y no acotada de números reales.



## Introducción

El Chemostato<sup>1</sup> [14], [43] es un tipo especial de biorreactor continuo, construido simultáneamente por Jacques Monod [32] [31] y el equipo formado por Aaron Novick y Leo Slizard [33]. Este biorreactor ha sido ampliamente estudiado en ecología teórica y matemáticas aplicadas. Al mismo tiempo, ha estimulado el estudio en ciertos temas en matemáticas puras como persistencia uniforme y sistemas dinámicos asintóticamente autónomos.

El modelo del chemostato es descrito por familias de ecuaciones diferenciales ordinarias [43], parciales [22] y estocásticas [23]. En particular, el estudio de dichos sistemas ha permitido dar una formulación rigurosa del *principio de exclusión competitiva* [17],[29] el cual afirma que si  $n$  especies compiten por un nutriente (lo llamaremos *sustrato limitante*) en un medio de cultivo idealizado, entonces al menos  $n - 1$  especies no serán competidores eficientes y se extinguirán a largo plazo.

No obstante, en la mayoría de los ecosistemas lo que se observa no es exclusión competitiva, sino coexistencia: una competencia equilibrada que permite la persistencia uniforme de las especies involucradas. Esa controversia entre el principio de exclusión competitiva y lo observado empíricamente ha sido abordada desde diferentes perspectivas tratando de generar modelos más precisos en explicar científicamente lo que se observaba en la naturaleza, y por otro lado, encontrar condiciones que permitan garantizar la coexistencia uniforme de las especies que integran un ecosistema [9],[24], [27],[30], [34].

Este trabajo asumirá el principio de exclusión competitiva como hipótesis inicial (con  $n = 2$ ) y propondrá un modelo de interconexión de chemostatos, el cual permitiría –bajo ciertas condiciones a determinar– la coexistencia de dos especies en competición. La novedad de nuestro modelo es la siguiente: se ayuda al competidor menos eficaz sin perjudicar al competidor exitoso. Esta cadena se describe por el sistema no-lineal de cinco ecuaciones diferenciales de tipo triangular:

$$(S) = \begin{cases} S'_1 = D(S_r - S_1) - \gamma_1^{-1} \mu_1(S_1) x_{11} \\ x'_{11} = x_{11} [\mu_1(S_1) - D] \\ S'_2 = D(S_1 - S_2) - \gamma_1^{-1} \mu_1(S_2) x_{21} - \gamma_2^{-1} \mu_2(S_2) x_{22} \\ x'_{21} = x_{21} \mu_1(S_2) - D[x_{21} - x_{11}] \\ x'_{22} = x_{22} [\mu_2(S_2) - D] \\ S_i(t) \geq 0, \quad x_{11}(t) > 0, \quad x_{2i}(t) > 0; \quad i = 1, 2, \end{cases}$$

el cual será deducido formalmente en el Capítulo 3.

El objetivo principal de este trabajo es deducir condiciones suficientes de persistencia uniforme y estabilidad global asintótica del sistema  $(S)$ . Asimismo, intentaremos interpretar dichas condiciones desde un punto de vista ecológico.

---

<sup>1</sup>Chemostat en inglés y Quimiostato en algunos trabajos de lengua castellana.

En el primer capítulo, se describe el chemostato con una sólo especie y se deduce el sistema de ecuaciones diferenciales:

$$(\mathcal{S}_I) = \begin{cases} S' = DS_r - DS - \gamma_1^{-1} \mu_1(S)x_1 \\ x_1' = x_1[\mu_1(S) - D] \end{cases}$$

que describen su comportamiento. Finalmente, se enuncian algunos resultados acerca del comportamiento asintótico.

En el segundo capítulo, se aborda el chemostato con dos especies en competencia por un recurso común, descrito por el sistema:

$$(\mathcal{S}_{II}) = \begin{cases} S' = D(S_r - S) - \gamma_1^{-1} \mu_1(S)x_1 - \gamma_2^{-1} \mu_2(S)x_2 \\ x_1' = x_1[\mu_1(S) - D] \\ x_2' = x_2[\mu_2(S) - D]. \end{cases}$$

Igual que en el caso anterior, se realiza una descripción general de la situación; incluyendo, además, el principio de exclusión competitiva: en condiciones normales *sólo una especie sobrevive*. Este es el resultado que motiva nuestra investigación: se buscan condiciones para evitar la exclusión y asegurar la coexistencia de dos especies.

En el tercer capítulo, se desarrolla el problema principal. Se presenta primero el concepto de *cadena de chemostatos* y el sistema  $(\mathcal{S})$ . En líneas generales, la especie de menor eficacia competitiva se cultiva por separado en otro chemostato y la incorpora regularmente a otro chemostato con dos competidores. En primer lugar, presentaremos condiciones necesarias y suficientes que aseguren a) la coexistencia de ambas especies y b) la extinción de la especie con ventaja competitiva.

En tales condiciones, la coexistencia de ambas especies y su comportamiento asintótico es un problema de mayor complejidad debido al mayor número de dimensiones (la cadena de chemostatos se describe por un sistema de cinco dimensiones).

## Descripción de un Biorreactor.

### 1. Descripción Cualitativa

Un biorreactor [38] es un dispositivo de laboratorio que permite el cultivo de especies microbianas en un medio líquido controlado. Es decir, permite el crecimiento de una población de microorganismos (*e.g.*, algas unicelulares, bacterias, levaduras, etc.) bajo condiciones ambientales controladas (*e.g.*, temperatura, luminosidad, pH, etc.). Es utilizado principalmente en la producción comercial de biomasa celular, para la degradación de contaminantes en un medio líquido y para el estudio de ciertos procesos fisiológicos y metabólicos de microorganismos en un medio específico.

Básicamente, un biorreactor está formado por un recipiente que contiene algún medio líquido, el cual alberga:

- $i$  especies microbianas ( $i \in \mathbb{N}$ ), cuyas biomásas en el tiempo  $t$  son denotadas por las funciones  $t \mapsto x_i(t)$ .
- Un recurso llamado *sustrato limitante*, el cual es introducido desde el exterior a una tasa constante  $f_1 > 0$  (mediante algún mecanismo de bombeo), diluido en una solución hecha del mismo medio líquido, a una densidad constante  $S_r > 0$ ; y es consumido por las especies de microorganismos.

La densidad del sustrato en el chemostato en un tiempo  $t$  se denota por la función  $t \mapsto S(t)$ .

La mezcla resultante de biomasa y sustrato es expulsada al exterior a una tasa  $f_2 \geq 0$ . Por lo tanto, en un bioreactor se desarrollan dos procesos: el *consumo* del sustrato por parte de los microorganismos y el *crecimiento* de los mismos.

Existen a lo menos tres tipos de bioreactores. Un primer tipo de biorreactor es el Chemostato<sup>1</sup> (también llamado CSTR, sigla proveniente de Continuous Stirred Tank Reactor, y *Quimiostato*); dentro de él, el cultivo es homogeneizado mediante un revolvedor constante que mezcla y distribuye uniformemente los componentes de la mezcla. Otro tipo de biorreactor surge al no forzar la homogeneización de la mezcla: el chemostato no revuelto. Un último ejemplo a mencionar puede ser el *Gradostato*, obtenido al suponer la presencia de un gradiente que condicione la mezcla de ingredientes. Siendo todos ellos biorreactores, cada uno presenta dinámicas particulares a su condición, que difieren de los comportamientos observados en los otros dispositivos.

En este primer capítulo, se abordará el chemostato con una sola especie en su interior [15]. Los dos capítulos siguientes están dedicados al chemostato con dos y tres especies.

---

<sup>1</sup>Traducción libre de *Chemostat*

## 2. Chemostato con una Especie.

Dada la generalidad con la que ha sido descrito el dispositivo, abordaremos primero la configuración básica, que contempla una sola especie. En el capítulo 2, abordaremos el caso en que dos especies se encuentran compitiendo por un recurso.

**2.1. Especificaciones Preliminares.** El chemostato tiene las siguientes características:

- (CH1) **Homogeneidad espacial:** la densidad de biomasa y/o sustrato es independiente de su ubicación en el recipiente. Esto se consigue mediante una hélice que mezcla constantemente el medio líquido.
- (CH2) **Volumen constante:** la tasa de entrada de fluido es igual a la tasa de salida del mismo. Es decir:  $f_1 = f_2 = f > 0$ . Por lo tanto, el chemostato tiene un volumen constante  $V > 0$ .
- (CH3) El *crecimiento* de las especies microbianas es directamente proporcional al *consumo del sustrato*.
- (CH4) La temperatura y luminosidad son constantes.

Otra hipótesis biológica a considerar es la *monodependencia*, es decir, la existencia de la población depende de un solo nutriente: el sustrato limitante.

En el flujo entrante al reactor va diluido sustrato a una concentración  $S_r > 0$ ; supondremos dicha concentración constante, para facilitar nuestros análisis. Luego, en el capítulo 3 abordaremos un caso más general, permitiendo que la cantidad sea una función variable del tiempo.

**2.2. Las Ecuaciones en el Modelo con una Especie.** Definamos el cociente entre la tasa de ingreso/evacuación y el volumen,  $D = f/V$ , como la tasa de dilución del chemostato. Como suponemos homogeneidad en el chemostato (ver (CH1)), una partícula del cultivo (bacteria o molécula de nutriente) tiene una probabilidad  $D$  de abandonar el recipiente en una unidad de tiempo; *i.e.*, tal partícula tiene un promedio de residencia en el reactor de  $1/D$ . Este parámetro  $D$  es el principal medio de control del reactor, a través de él haremos las regulaciones necesarias para conseguir la coexistencia persistente buscada.

De esta manera, la tasa de evacuación para el número de organismos es:

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{\text{evacuación}} = -Dx.$$

El crecimiento de la población esta gobernado por la función exponencial; o equivalentemente, por la ecuación diferencial:

$$\left. \frac{dx}{dt} \right|_{\text{crecimiento}} = \mu(S)x.$$

La función  $\mu: \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$  representa la tasa específica de crecimiento, usualmente 0,1 a 1 [ $h^{-1}$ ]. La descripción de la función  $\mu(\cdot)$  es un tema difícil y depende del sustrato y la biomasa específicos. En particular supondremos que esta función es derivable (*ergo*, localmente Lipschitz), acotada, estrictamente creciente y satisface:

$$(1.1) \quad \mu(0) = 0, \quad \|\mu\|_{\infty} > D \quad y,$$

$$(1.2) \quad D < \mu(S_r).$$

**Observación 1.1.** Una consecuencia de la monotonía de  $\mu(\cdot)$  y (1.1)–(1.2) es la existencia de un único valor  $\lambda \in (0, S_r)$  tal que

$$(1.3) \quad \mu(\lambda) = D \quad \text{o} \quad \lambda = \mu^{-1}(D).$$

La mayor parte de la literatura (basada en resultados experimentales, [31], [43]), considera una función de crecimiento del tipo:

$$(1.4) \quad \mu(S) = \mu_m \frac{S}{S + K_S}, \quad \mu_m > 0 \quad \text{y} \quad K_S > 0,$$

donde  $\mu_m$  es la *tasa de crecimiento maximal* y  $K_S$  se denomina constante de *semi-saturación*; siguiendo el modelo de Michaelis-Menten de cinética de enzimas [28]. Al tender  $S$  a  $+\infty$  se observa que  $\mu(\cdot)$  tiende a  $\mu_m$ , mientras que al evaluar  $\mu(\cdot)$  en  $K_S$  obtenemos  $\mu_m/2$ ; de allí sus respectivos nombres.

Otr o ejemplo de función de crecimiento es:

$$(1.5) \quad \mu(S) = \mu_m \frac{S}{S + K_S + \frac{S^2}{K_I}},$$

introducida (1962) por Boon y Laudelot [4]. Como en el caso anterior,  $\mu_m$  es la tasa de crecimiento maximal y  $K_S$  es una constante asociada a la saturación. Sin embargo, notemos que  $\mu(\cdot)$  no es estrictamente creciente, en efecto eso es una consecuencia de la constante de inhibición  $K_I > 0$ , la cual implica que grandes concentraciones de sustrato limitante inhiben el crecimiento de las especies microbianas.

Un último ejemplo de función de crecimiento viene dado:

$$(1.6) \quad \mu(S) = \mu_m \frac{S}{S^2 + K},$$

función introducida por Sokol y Howell (1981) [45].

El lector puede consultar los siguientes resultados experimentales [40], en los cuales se deducen las funciones de crecimiento:

Especie	Sustratos	Referencia
<i>Escherichia coli</i>	Glucosa, Maltosa, Lactosa	[32], [25], [38]
<i>Acetogenium kivui</i>	Glucosa	[36]
<i>Zymomonas mobilis</i>	Glucosa	[36]
<i>Azotobacter vinelandii</i>	Glucosa	[25]
<i>Clostridium butyricum</i>	Glicerol	[36]
<i>Pseudomonas capacia</i>	Fenol, Oxígeno	[36]
<i>Pseudomonas putida</i>	Fenol	[45]
<i>Nitrobacter winogradskyi</i>	Nitrito	[1], [4], [11]
<i>Rhodopseudomonas capsulata</i>	Nitrógeno	[48]
<i>Nitrosomonas</i>	Amoníaco	[1]
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Glucosa, Etano	[5], [36]
<i>Candida utilis</i>	Acetato de sodio	[11]
<i>Trichosporon cutaneum</i>	Glucosa, Oxígeno	[36]
<i>Trichosporon reesei</i>	Glucosa, Celulosa	[36]
<i>Penicillium chrysogenum</i>	Glucosa	[36]
<i>Dunaniella tertiolecta</i>	Nitrato	[3], [47]
<i>Cryptomonas</i>	Nitrato	[2]

Así obtenemos la ecuación completa para la densidad del número de organismos en el biorreactor (o la concentración de biomasa):

$$(1.7) \quad \frac{dx}{dt} = \frac{dx}{dt} \Big|_{\text{evacuación}} + \frac{dx}{dt} \Big|_{\text{crecimiento}} = (\mu(S) - D)x.$$

Para la concentración de sustrato  $S(t)$ , la situación es análoga. La tasa de crecimiento está constituida por la variación de la circulación (ingreso/evacuación) y la variación del crecimiento. Es decir, la tasa de crecimiento del sustrato depende de la variación de: el ingreso, la evacuación y el crecimiento del mismo al interior del tanque (decrecimiento más bien, puesto que es consumido por las especies).

El ingreso y la evacuación aportan linealmente a la tasa de crecimiento del sustrato; positiva y negativamente:

$$\frac{dS}{dt} \Big|_{\text{circulación}} = \underbrace{DS_r}_{\text{ingreso}} - \underbrace{DS}_{\text{evacuación}}.$$

El crecimiento del sustrato depende del consumo propio de la población. Monod demostró que [31], la tasa de crecimiento bacterial y el consumo del sustrato son directamente proporcionales; al menos en el caso de la monodependencia:

$$\frac{dx}{dt} \Big|_{\text{crecimiento}} = -\gamma \frac{dS}{dt} \Big|_{\text{crecimiento}},$$

donde el parámetro  $\gamma$  se denomina *constante de rendimiento*<sup>2</sup>, es adimensional (es decir, no tiene unidades y no está asociado a una magnitud física) y su signo negativo da cuenta de que el sustrato es consumido durante el crecimiento (usualmente fluctúa entre 0,05 y 0,2).

De esta manera,

$$\frac{dS}{dt} \Big|_{\text{crecimiento}} = -\gamma^{-1} \frac{dx}{dt} \Big|_{\text{crecimiento}} = -\gamma^{-1} \mu(S)x.$$

Sumando las dos contribuciones obtenemos

$$(1.8) \quad \frac{dS}{dt} = \underbrace{DS_r}_{\text{ingreso}} - \underbrace{DS}_{\text{evacuación}} - \underbrace{\gamma^{-1} \mu(S)x}_{\text{consumo}}.$$

Las ecuaciones (1.7) y (1.8) permiten describir la dinámica del chemostato con el sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$(1.9) \quad \begin{cases} S' = \underbrace{DS_r}_{\text{ingreso}} - \underbrace{DS}_{\text{evacuación}} - \underbrace{\gamma^{-1} \mu(S)x}_{\text{consumo}}, \\ x' = \underbrace{x\mu(S)}_{\text{crecimiento}} - \underbrace{Dx}_{\text{evacuación}}, \\ S(0) = S_0 \geq 0 \quad \text{y} \quad x(0) = x_0 > 0, \end{cases}$$

<sup>2</sup>Traducción libre de *Yield constant*.

donde  $S(t)$  es la densidad de sustrato limitante en el tiempo  $t$  y  $x(t)$  es la densidad de la biomasa en el tiempo  $t$ . Notemos que el sustrato ingresa al recipiente con una concentración  $S_r > 0$ , a una tasa  $D = f/V$ , y es expulsado con la misma tasa.

**2.3. Existencia, unicidad, acotación superior y positividad de las soluciones.** El sistema que estamos considerando es el siguiente:

$$(1.10) \quad \begin{cases} S' = D(S_r - S) - \gamma^{-1}\mu(S)x, \\ x' = x[\mu(S) - D], \\ S(0) = S_0 \geq 0 \quad y \quad x(0) = x_0 > 0, \end{cases}$$

y podemos verlo como

$$\begin{cases} S' = F(S, x), \\ x' = G(S, x), \\ S(0) = S_0 \geq 0 \quad y \quad x(0) = x_0 > 0, \end{cases}$$

donde las funciones  $F(\cdot, \cdot)$  y  $G(\cdot, \cdot)$  son continuamente diferenciables; entonces dada una condición inicial  $(S_0, x_0)$ , existe una única solución al sistema que cumple esa condición ([41], [19]).

**Lema 1.1.** *Las soluciones del sistema (1.10) son no negativas y acotadas.*

DEMOSTRACIÓN. Definamos la variable auxiliar  $V = S + \gamma^{-1}x$ , [43]; así el sistema anterior es equivalente a:

$$\begin{cases} V' = -DV + DS_r, \\ (S(0), x(0)) = (S_0, x_0), \quad S_0 \geq 0 \quad y \quad x_0 > 0, \end{cases}$$

ecuación lineal autónoma no homogénea. Su solución es acotada y converge exponencialmente a  $S_r$ . Es decir:

$$V(t) = V(0)e^{-Dt} + S_r(1 - e^{-Dt}).$$

Como  $D > 0$ , es fácil concluir que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} V(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} [S(t) + \gamma^{-1}x(t)] = S_r.$$

Notemos primero que, como la segunda ecuación de (1.10) es lineal, autónoma no homogénea, y  $x_0 > 0$ , tenemos que la solución es:

$$(1.11) \quad x(t) = x_0 \exp\left(\int_0^t [\mu(S(\xi)) - D] d\xi\right) > 0, \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

Por lo tanto,  $x(t)$  es no negativa. Para verificar que  $S(t)$  es no negativa también, notemos que

$$S'(0) = D(S_r - S(0)) - \gamma^{-1}\mu(S(0))x(0).$$

Si  $S(0) = S_0 = 0$  entonces  $S'(0) = DS_r > 0$ , por lo que la función toma valores positivos, para  $t > 0$  cercanos a 0. De lo contrario, si  $S_0 > 0$ , notemos que como  $S(\cdot)$  es una función continua, también debe tomar valores positivos, para  $t > 0$  cercanos a 0.

Por lo tanto,  $S(\cdot)$  es positiva, al menos en una vecindad de cero.

Para demostrar que es positiva para todo  $t > 0$ , supongamos que existe  $\tilde{t} > 0$ , tal que  $S(\tilde{t}) = 0$ , y que  $S(t) > 0$  para cada  $t \in (0, \tilde{t})$ . Entonces  $S'(\tilde{t}) \leq 0$ , pero como  $\mu(S(\tilde{t})) = \mu(0) = 0$  se tiene que:

$$S'(\tilde{t}) = D(S_r - S(\tilde{t})) - \gamma^{-1}\mu(S(\tilde{t}))x(\tilde{t}) = DS_r > 0,$$

obteniendo una contradicción. Por lo tanto,  $S(t) > 0$ , para cada  $t > 0$ .

Como la función  $t \rightarrow [S(t) + \gamma^{-1}x(t)] = V(t)$  es no negativa y acotada superiormente, podemos concluir que:

$$\begin{aligned} 0 < x(t) < V(t) < \text{Máx}\{V(0), S_r\} \\ 0 < S(t) < V(t) < \text{Máx}\{V(0), S_r\}, \end{aligned}$$

lo cual concluye la demostración.  $\square$

**2.4. Puntos de Equilibrio.** Para determinar los puntos de equilibrio del sistema (1.10), buscamos las soluciones del sistema de ecuaciones igualadas a cero:

$$\begin{aligned} E_0 &= (S_r, 0) \\ E_1 &= (\lambda, \gamma[S_r - \lambda]), \end{aligned}$$

donde  $\lambda = \mu^{-1}(D)$ . Por la condición (1.2), esta constante está bien definida.

**Proposición 1.1** ([14],[43]). *Si se cumple la condición (1.2) y las soluciones de (1.10) son no negativas, entonces todas las soluciones convergen a  $E_1$ . Si no se cumple (1.2), todas las soluciones convergen a  $E_0$ .*

A continuación, realizaremos una interpretación ecológica de este resultado. Recordemos que  $\mu(\cdot)$  es una función estrictamente creciente y  $\mu(\lambda) = D$ . Por lo tanto, si  $S < \lambda$ , entonces se tiene que  $x' < 0$  y la densidad de la especie microbiana es decreciente. Al contrario, si  $S > \lambda$  se tiene que  $\mu(S) > D$  y  $x' > 0$ , lo cual implica que la densidad es creciente.

De esta forma, si asumimos la condición (1.2), vemos que  $E_0$  es inestable y  $E_1$  es estable; es decir,  $E_1$  es localmente asintóticamente estable (LAS). Usando algunas herramientas estándar en el estudio de los sistemas dinámicos, se puede demostrar que el primer punto es repulsor y el segundo atractor, ambos globales.

## Chemostato con dos Especies.

### 1. Descripción del Modelo

En este caso tenemos dos especies monodependientes que compiten por el mismo sustrato limitante. Análogamente al caso de una sola especie, las variables involucradas son  $S(t)$  la concentración de sustrato,  $x_1(t)$  y  $x_2(t)$  la densidad de organismos de la especie 1 y 2, respectivamente. Además  $\mu_1(S)$  y  $\mu_2(S)$  representan las funciones correspondientes de consumo de nutrientes de las especies, en función del sustrato disponible; y las constantes de rendimiento (la razón en la cual transforman el consumo de alimentos en crecimiento) son los valores  $\gamma_1 > 0$  y  $\gamma_2 > 0$ .

El sistema queda determinado, igual que antes, por las ecuaciones de las poblaciones y por la ecuación de la evolución de la cantidad de sustrato que disminuye ahora por dos consumidores; así, la situación es:

$$(2.1) \quad \begin{cases} S' &= D(S_r - S) - \gamma_1^{-1}\mu_1(S)x_1 - \gamma_2^{-1}\mu_2(S)x_2, \\ x_1' &= x_1[\mu_1(S) - D], \\ x_2' &= x_2[\mu_2(S) - D], \end{cases}$$

donde  $S, x_1, x_2$  son funciones no negativas; y  $\mu_1(\cdot), \mu_2(\cdot)$  funciones derivables (por lo tanto, localmente lipschitzianas), estrictamente crecientes, acotadas y nulas en cero, que satisfacen:

$$(2.2) \quad \mu_1(0) = \mu_2(0) = 0, \quad D < \min\{\|\mu_1\|_\infty, \|\mu_2\|_\infty\},$$

$$(2.3) \quad D < \mu_1(S_r) \quad \text{y} \quad D < \mu_2(S_r).$$

### 2. Puntos de Equilibrio.

Para determinar los puntos de equilibrio del sistema (2.1) determinamos los ceros de estas ecuaciones, obteniendo:

$$\begin{aligned} E_0 &= (S_r, 0, 0), \\ E_1 &= (\lambda_1, \gamma_1[S_r - \lambda_1], 0), \\ E_2 &= (\lambda_2, 0, \gamma_2[S_r - \lambda_2]), \end{aligned}$$

donde  $\lambda_1 = \mu_1^{-1}(D)$  y  $\lambda_2 = \mu_2^{-1}(D)$  están bien definidas en virtud de (2.3). Esas constantes tienen un significado biológico, representan la cantidad de alimento necesaria para que el crecimiento de las especies iguale la tasa de dilución  $D$ . En la literatura, dichas constantes se conocen como *break-even concentration*<sup>1</sup> y dan cuenta de que, para valores de  $S$  menores  $\lambda_i$ , la especie  $x_i$  no alcanza a crecer con la rapidez suficiente como para compensar la evacuación y persistir en el bioreactor.

<sup>1</sup>Concentración crítica o concentración de quiebre.

Para determinar las propiedades de los equilibrios, se debe evaluar la matriz variacional asociada al sistema (2.1) en estos puntos.

El comportamiento de los puntos de equilibrio del sistema está determinado por  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$ . Para eso calculamos los valores propios de la matriz variacional evaluada en los puntos de equilibrio; dependiendo de la parte real de ellos, los clasificamos según el criterio de Routh-Hurwitz (ver [6], [12]):

- **Caso 1:**  $\lambda_1 < \lambda_2$ .  
 $E_0$  y  $E_2$  son puntos de equilibrio hiperbólico; el primero de variedad estable unidimensional y variedad inestable bidimensional, y el otro de variedad estable bidimensional y variedad inestable unidimensional. El tercer punto de equilibrio  $E_1$  es localmente asintóticamente estable.
- **Caso 2:**  $\lambda_1 > \lambda_2$ .  
 La situación es análoga a la anterior; cambiando 1 por 2, y viceversa.
- **Caso 3:**  $\lambda_1 = \lambda_2$ .  
 El sistema tiene un conjunto infinito de posibles puntos de equilibrio  $E$ , contenido en el semiplano  $\mathcal{P} = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 : S = \lambda_1\}$ , conformado por la recta de ecuación:

$$E = \{(\lambda_1, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 : S_r - \lambda_1 = \gamma_1 x_1 + \gamma_2 x_2\}.$$

Este último caso se puede estudiar mejor determinando si son puntos singulares o hiperbólicos. En el caso de ser singulares, usando la técnica de *blow up*, se puede intentar desingularizarlos.

La situación descrita en los tres casos anteriores tiene la siguiente interpretación biológica: la especie sobreviviente es aquella que tiene menor *break even concentration*  $\lambda$ ; es decir, aquella que requiere menor concentración de nutriente para tener un crecimiento que supere la tasa de dilución  $D$ . Este parámetro es el que determina la supremacía de una especie, mide su eficacia competitiva en términos de su voracidad.

El comportamiento asintótico de las soluciones de (2.1) es un resultado fundamental en ecología teórica, conocido como *Principio de exclusión competitiva* (ver por ejemplo: [7], [14], [17], [29] y [43]).

### 3. Principio de Exclusión Competitiva.

Sin pérdida de generalidad, supondremos que  $\lambda_1 < \lambda_2$ . El caso inverso es análogo al anterior; restando por analizar el caso  $\lambda_1 = \lambda_2$ , el cual pospondremos para el final.

Existen diversas demostraciones de la siguiente proposición (por ejemplo, consultar [14], [43]), las cuales se inspiran en el uso de sistemas triangulares, el teorema de Poincaré–Bendixson y la teoría de sistemas dinámicos monótonos [44] y otros varios trabajos que estudian sus desarrollos actuales e implicancias más directas, como: [17], [24], [29], [27] y [9]. Un paso crítico de estas demostraciones es la reducción a un sistema bidimensional, lo cual exige descartar cierto tipo de comportamientos de las soluciones en la frontera del cono  $\mathbb{R}_+^3$ . La demostración que realizaremos es alternativa y original. La novedad se basa en la construcción de funciones de Lyapunov *promediantes*<sup>2</sup> introducidas por Josef Hofbauer [20], [21].

<sup>2</sup>Traducción libre de *Average Lyapunov functions*.

Este enfoque es una alternativa al uso del teorema de Butler Mc-Gehee y puede generalizarse a modelos más complejos, como se verá más adelante.

**Proposición 2.1** (Principio de Exclusión Competitiva [14],[43]). *Si  $\lambda_1 < \lambda_2$ , entonces el punto  $E_1$  es globalmente asintóticamente estable para el sistema (2.1). Si  $\lambda_2 < \lambda_1$ , entonces  $E_2$  es globalmente asintóticamente estable.*

**DEMOSTRACIÓN.** Queremos ver que la cuenca de atracción en torno al punto  $E_1$  (el cual es localmente asintóticamente estable), se extiende por lo menos a la clausura del cono positivo—excepto  $E_0$  y  $E_2$ —; fuera del cual la situación carece de sentido biológico. Es decir, queremos demostrar que el punto  $E_1$  es el conjunto  $\omega$ -límite de toda solución que tenga como condición inicial algún punto arbitrario del cono positivo, salvo los puntos de equilibrio  $E_0$  y  $E_2$ .

Sea  $z(0) = z_0 = (S(0), x_1(0), x_2(0))$  una condición inicial en un punto cualquiera del cono positivo y  $\phi_t(z_0)$  la solución del sistema (2.1) con dicha condición inicial. Denotemos por  $\Gamma = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}^3 : x_1 = 0\}$  el semiplano de segunda coordenada cero y  $z_0$  perteneciente a dicho semiplano  $\Gamma$ . Entonces, es fácil observar que

$$z_0 = (S(0), 0, x_2(0)) \implies x_1' = x_1[\mu_1(S) - D] = 0.$$

De esta manera,  $\phi_t(z_0) \in \Gamma$ , para cada valor de  $t \geq 0$ . Es decir; el semiplano  $\Gamma$  es invariante para el sistema de dos especies.

Definamos la variable auxiliar

$$(2.4) \quad V(t) = S(t) + \gamma_1^{-1}x_1(t) + \gamma_2^{-1}x_2(t) - S_r.$$

Notemos que  $V$  satisface la ecuación diferencial

$$V' = -DV.$$

Es decir, la función  $V$  es tal que:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} V(t) = 0.$$

Por lo tanto:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) + \gamma_1^{-1}x_1(t) + \gamma_2^{-1}x_2(t) = S_r.$$

Estas consideraciones coinciden con el siguiente principio de conservación: en el estado límite, el sistema se estabiliza de tal manera que, el sustrato disponible, más el consumo conjunto de las especies es justo lo mismo que ingresa al reactor (siendo un medio estéril, el sustrato no se crea ni se destruye, solo se consume).

Sea  $\Sigma$  el sector del plano contenido en el cono positivo definido por:

$$\Sigma = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}^3 : S + \gamma_1^{-1}x_1 + \gamma_2^{-1}x_2 = S_r\}.$$

A través de la definición de  $V$ , y de su comportamiento asintótico, notamos que esta región recibe el flujo del sistema (2.1); es decir, para cualquier valor de  $z_0 = (S(0), x_1(0), x_2(0))$ , la solución supeditada a esa condición inicial tiene su conjunto  $\omega$ -límite contenido en  $\Sigma$ . Más formalmente, si  $\gamma(z_0) = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}^3 / (S, x_1, x_2) = \phi_t(z_0), t \in \mathbb{R}\}$  es la órbita de la solución de la ecuación diferencial autónoma (2.1) asociada a una condición inicial  $z_0$  arbitraria, entonces:

$$\{\gamma(z_0)\}' =: \omega(z_0) \subseteq \Sigma,$$

donde  $\{\gamma(z_0)\}'$  es el conjunto de puntos de acumulación de dicha órbita.

Observemos a continuación cómo el plano  $\Gamma$  es además repulsor. Ya sabemos que es invariante. Definamos la función  $W : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}$  mediante:

$$W(S, x_1, x_2) = x_1.$$

Esta función cumple que es derivable, nula en el plano  $\Gamma$  y estrictamente positiva fuera de él. Así, resulta ser una función de Lyapunov promediante. Además:

$$\begin{aligned} W' &= x_1' \\ &= x_1[\mu_1(S) - D] \\ &=: x_1\varphi(S, x_1, x_2) \\ &= W\varphi(S, x_1, x_2). \end{aligned}$$

Si la función  $\varphi$  satisface  $\varphi(E_i) > 0$ , para cada  $E_i$  perteneciente a  $\Gamma$ , dicho conjunto invariante resultará ser repulsor.  $E_2$  es el único punto de equilibrio en  $\Gamma$ ; y la evaluación de dicho punto en  $\varphi$  es mayor que cero:

$$\varphi(E_2) = \varphi(\lambda_2, 0, \gamma_2(S_r - \lambda_2)) = \mu_1(\lambda_2) - D > 0.$$

Luego, de acuerdo con el Corolario 2 del Apéndice B, concluimos que  $\Gamma$  es repulsor.

Al ser  $\Gamma$  repulsor, para cualquier condición inicial  $z_0$  en el cono positivo, existe un  $\delta > 0$  tal que la solución  $\phi_t(z_0) = (S(t), x_1(t), x_2(t))$  satisface:

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x_1(t) > \delta.$$

Ahora, consideremos  $z_1$  perteneciente a  $\omega(z_0)$ . Es decir  $z_1$  pertenece a la porción de plano  $\Sigma$ . Además, por el límite anterior, no pertenece a  $\Gamma$ . Porque  $z_1$  pertenece a  $\Sigma$ , podemos considerar  $\phi_t(z_1) = (S(t), x_1(t), x_2(t))$  su solución asociada y expresar  $S(t)$  en términos de  $x_1(t)$  y  $x_2(t)$  —usando la variable auxiliar  $V$  (2.4)—. Dichas funciones cumplen el sistema:

$$(2.5) \quad \begin{cases} x_1' &= x_1[\mu_1(S) - D] \\ x_2' &= x_2[\mu_2(S) - D]. \end{cases}$$

Este sistema de dos dimensiones (restringido a  $\Sigma$ , homeomorfo a un subespacio lineal de dimensión dos), tiene los mismos puntos de equilibrio del sistema (2.1), los puntos  $E_0, E_1$  y  $E_2$ . Como este sistema también es competitivo, tampoco tiene órbitas periódicas. Nuevamente, asumiendo que  $\lambda_1 < \lambda_2$  y atendiendo el criterio de Hurwitz, resulta que  $E_1$  es LAS y que los otros dos,  $E_0$  y  $E_2$ , son inestables.

Pero tanto  $E_0$  como  $E_2$  pertenecen a  $\Gamma$ , repulsor del sistema (2.1) (y además, repulsor del nuevo subsistema); por lo tanto no pueden ser  $\alpha$  ni  $\omega$ -límites de órbitas homoclínicas o heteroclínicas: los flujos asociados al subsistema no convergen al repulsor. Luego, por Poincaré-Bendixon,  $E_1$  es atractor de toda solución asociada a condiciones iniciales arbitrarias, salvo los puntos de equilibrio en  $\Gamma$ .

De este modo, si  $z_1 \in \Sigma \setminus \Gamma$  se tiene que  $\omega(z_1) = E_1$ . Como  $z_1 \in \omega(z_0)$ , y el conjunto  $\omega$ -límite es cerrado e invariante, concluimos que  $\omega(z_0) = E_1$ ; que era lo que queríamos demostrar.  $\square$

Desde un punto de vista matemático, se tiene que las condiciones necesarias y suficientes de estabilidad global para los equilibrios  $E_1$  o  $E_2$  coinciden con las condiciones de estabilidad local. Desde un punto de vista ecológico, el principio de exclusión competitiva afirma que si dos especies ( $x_1$  y  $x_2$ ) compiten por un recurso (en este caso el sustrato  $S$ ), sólo una de ellas sobrevive y la otra se extingue en el largo plazo. La especie exitosa será aquella que requiere la menor cantidad de sustrato que iguale su tasa de crecimiento a la tasa de dilución (*i.e.*, la menor *break-even concentration*).

Finalmente, existe una serie de resultados experimentales que confirma el principio de exclusión en un modelo de competición de especies en un chemostato: [10], [16], [25], [26], [37] y [46] se encuentran entre ellos.

Competidor 1	Competidor 2	Sustrato	Referencia
<i>E. coli</i>	<i>A. vinelandii</i>	Glucosa	[25] (1973)
<i>E. coli</i>	<i>P. aeruginosa</i>	Triptofano	[16] (1980)
<i>S. mutans</i>	<i>S. sanguins</i>	Glucosa	[26] (1983)
<i>P. putida</i>	<i>P. resinovorans</i>	Fenol	[37] (1989)
<i>C. utilis</i>	<i>S. cerevisiae</i>	Glucosa	[10] (2004)

#### 4. Persistencia Uniforme.

Teniendo en cuenta que el principio de exclusión competitiva es taxativo en señalar la imposibilidad de obtener coexistencia en condiciones naturales, surge la necesidad de buscar condiciones adicionales para garantizar la sobrevivencia de dos o más especies en un ambiente común, como en el caso del chemostato. Entre todas las posibles alternativas para asegurar la persistencia uniforme de ambas especies, se encuentra la propuesta que presentamos a continuación: ayudar a la especie de menor eficacia competitiva, insertándola en el chemostato a una tasa constante.

Supongamos que  $\lambda_2 < \lambda_1$ ; es decir, que la especie  $x_2(\cdot)$  prevalece sobre la especie  $x_1(\cdot)$  ( $x_2$  es más eficaz que  $x_1$ ). Para propiciar la coexistencia de ambas especies, subsidiamos a la primera, la de menor eficacia competitiva, en una tasa constante  $x^*$ ; con lo cual la dinámica del chemostato de dos especies queda descrita por :

$$\begin{cases} S_1' = D(\lambda_1 - S_1) - \gamma_1^{-1}\mu_1(S_1)x_1 - \gamma_2^{-1}\mu_2(S_1)x_2, \\ x_1' = x_1[\mu_1(S_1) - D] + Dx^*, \\ x_2' = x_2[\mu_2(S_1) - D], \\ S_1(0) \geq 0, x_i(0) \geq 0; i = 1, 2. \end{cases}$$

Para hacer coherente nuestra notación con los resultados obtenidos para el chemostato con una especie, tomamos  $x^* = \gamma_1(S_r - \lambda_1)$ . Así el sistema a estudiar es:

$$(2.6) \quad \begin{cases} S_1' = D(\lambda_1 - S_1) - \gamma_1^{-1}\mu_1(S_1)x_1 - \gamma_2^{-1}\mu_2(S_1)x_2, \\ x_1' = x_1[\mu_1(S_1) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ x_2' = x_2[\mu_2(S_1) - D], \\ S_1(0) \geq 0, x_i(0) \geq 0; i = 1, 2. \end{cases}$$

Sus puntos de equilibrio sólo se presentan donde se anulan simultáneamente las tres derivadas que componen el sistema. Esto ocurre en dos puntos diferentes, dependiendo de la condición inicial  $x_2(0)$ : ella puede ser nula o positiva.

**4.1. Primer caso:**  $x_2(0) = 0$ . Primero, demostraremos que existe un único punto de equilibrio. Luego probaremos que él es un atractor global para el sistema (2.6).

Por la unicidad de las soluciones,  $x_2(t) = 0$ , para cada  $t > 0$ . Es decir, la tercera coordenada de los eventuales puntos de equilibrio es cero. Para la segunda coordenada, notamos que, el equilibrio se presenta cuando  $x_1' = 0$ ; eso ocurre si, y solo si:

$$x_1 = \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_1)}.$$

Observemos que, si  $S_1 > \lambda_1$ , entonces  $x_1' > 0$ . De esta manera, para que este punto sea mayor o igual a cero es necesario que  $S_1 \leq \lambda_1$ ; sino, no puede ser la coordenada  $x_1$  de ningún punto de equilibrio (puesto que la segunda ecuación de 2.6 es lineal autónoma no homogénea y con condición inicial no negativa).

Para que se anule la primera función,  $S_1' = 0$ , es necesario y suficiente que:

$$\begin{aligned} D(\lambda_1 - S_1) &= \gamma_1^{-1} \mu_1(S_1) x_1, \\ D(\lambda_1 - S_1) &= \gamma_1^{-1} \mu_1(S_1) \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_1)}, \\ \lambda_1 - S_1 &= \mu_1(S_1) \frac{(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_1)}, \\ -\lambda_1 + S_1 &= -\mu_1(S_1) \frac{(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_1)}, \\ S_1 &= \lambda_1 - \mu_1(S_1) \frac{(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_1)}. \end{aligned}$$

Definamos  $g : \mathbb{R}_+ \setminus \{\lambda_1\} \rightarrow \mathbb{R}$  mediante

$$(2.7) \quad g(S_1) = \lambda_1 - \mu_1(S_1) \frac{(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_1)}.$$

Respecto de esta nueva función, notamos que es continua (salvo en el punto  $S_1 = \lambda_1$ ; donde no está definida). Además,  $g(0) = \lambda_1 > 0$  y si  $\hat{S}_1 = \mu_1^{-1}\left(\frac{\lambda_1 D}{S_r}\right)$ , entonces

$$\begin{aligned} g(\hat{S}_1) &= \lambda_1 - \mu_1(\hat{S}_1) \frac{(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\hat{S}_1)}, \\ &= \lambda_1 - \mu_1\left(\mu_1^{-1}\left(\frac{\lambda_1 D}{S_r}\right)\right) \frac{(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1\left(\mu_1^{-1}\left(\frac{\lambda_1 D}{S_r}\right)\right)}, \\ &= \lambda_1 - \frac{\lambda_1 D}{S_r} \cdot \frac{S_r - \lambda_1}{D - \frac{\lambda_1 D}{S_r}}, \\ &= \lambda_1 - \frac{\lambda_1}{S_r} \cdot \frac{S_r - \lambda_1}{1 - \frac{\lambda_1}{S_r}}, \\ &= \lambda_1 - \lambda_1 \cdot \frac{S_r - \lambda_1}{S_r - \lambda_1}, \\ &= 0. \end{aligned}$$

Hemos llegado a obtener la nulidad de aquella primera función del sistema (2.6), como la existencia de un punto fijo de una nueva función, la función  $g(\cdot)$ .

Por hipótesis,  $0 < \lambda_1 < S_r$  (de lo contrario la contribución hecha para ayudar a la especie  $x_1$  no sería positiva). Entonces, se tiene que  $0 < \frac{\lambda_1 D}{S_r} < D < \|\mu_1\|_\infty$ . Por lo tanto,

$$\begin{aligned} 0 &< \mu_1^{-1}\left(\frac{\lambda_1 D}{S_r}\right) < \mu_1^{-1}(D), \\ 0 &< \hat{S}_1 < \lambda_1. \end{aligned}$$

Así,  $g(0) = \lambda_1 > 0$  y  $g(\hat{S}_1) = 0$ . Luego, por la continuidad de  $g(\cdot)$ , existe un número  $\tilde{S} \in (0, \hat{S}_1)$  tal que  $g(\tilde{S}) = \tilde{S}$ .

Es decir, existe un punto donde se anula la primera función del sistema (2.6), referido a la condición inicial dada.

Por otro lado, la derivada de la función 2.7 es:

$$g'(S) = \frac{-\mu_1(S)(S_r - \lambda_1)(D - \mu_1(S)) - \mu_1'(S)\mu_1(S)(S_r - \lambda_1)}{[D - \mu_1(S)]^2} < 0.$$

Siendo esta función negativa, para todo valor de  $S_1$ ; es estrictamente decreciente. Luego el único punto fijo en  $[0; \lambda_1)$  es  $\tilde{S}$ . Otro punto fijo se podría presentar en  $(\lambda_1; \infty)$ , pero haría que la coordenada  $x_1$  fuera negativa.

Por lo tanto, el único punto de equilibrio de dicho sistema (2.6), referido a la condición inicial  $x_2(0) = 0$ , es:

$$(2.8) \quad E_1 = \left( \tilde{S}, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right).$$

**Lema 2.1.** *El punto  $E_1$  es local y globalmente asintóticamente estable para el sistema (2.6), referido a la condición inicial  $x_2(0) = 0$ .*

DEMOSTRACIÓN. Primero, notamos que la función  $x_2(t) := 0$  es solución. Como el sistema (2.6) está compuesto por funciones localmente lipschitzianas, ella es la única solución. Así el sistema (2.6) deviene en:

$$(2.9) \quad \begin{cases} S_1' = D(\lambda_1 - S_1) - \gamma_1^{-1}\mu_1(S_1)x_1, \\ x_1' = x_1[\mu_1(S_1) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ S_1(0) \geq 0, x_1(0) \geq 0. \end{cases}$$

La matriz variacional de dicho sistema es:

$$\begin{pmatrix} -D - \mu_1'(S_1)\gamma_1^{-1}x_1 & -\mu_1(S_1)\gamma_1^{-1} \\ \mu_1'(S_1)x_1 & \mu_1(S_1) - D \end{pmatrix};$$

evaluando en el punto de equilibrio  $E_1$  resulta:

$$(2.10) \quad \begin{pmatrix} -D - \mu_1'(\tilde{S})\frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & -\mu_1(\tilde{S})\gamma_1^{-1} \\ \mu_1'(\tilde{S})\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & \mu_1(\tilde{S}) - D \end{pmatrix}.$$

Para demostrar que  $E_1$  es localmente asintóticamente estable, veremos los autovalores de esa matriz. Ellos son las raíces de:

$$p(z) = z^2 - (Tr)z + \Delta,$$

donde  $Tr$  y  $\Delta$  son la traza y el determinante de la matriz (2.10), respectivamente. Así, los autovalores serán de parte real negativa si  $Tr < 0$  y  $\Delta > 0$ .

i)  $Tr < 0$ .

Como la función  $\mu_1(\cdot)$  es monótona, y supusimos que  $\tilde{S} < \lambda_1$ , tenemos que

$$\mu_1(\tilde{S}) < D$$

de manera que  $\mu_1(\tilde{S}) - D < 0$ . Por otra parte, la misma monotonía implica que  $\mu_1'(\cdot) > 0$ .

Entonces,  $\left(-D - \mu_1'(\tilde{S}) \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right)$  es negativo. Luego, la traza es negativa.

ii)  $\Delta > 0$ .

Ese será el caso, siempre y cuando se cumpla que:jajajja

$$\begin{aligned} 0 &< \left(-D - \mu_1'(\tilde{S}) \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right) (\mu_1(\tilde{S}) - D) \\ &\quad - \left(-\mu_1(\tilde{S})\gamma_1^{-1}\right) \left(\mu_1'(\tilde{S}) \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right), \\ 0 &< -D\mu_1(\tilde{S}) + D^2 + D\mu_1'(\tilde{S}) \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, \\ 0 &< \left(-\mu_1(\tilde{S}) + D\right) + \mu_1'(\tilde{S}) \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}. \end{aligned}$$

Como sabemos que  $\tilde{S} < \lambda_1$ , se tiene que  $\mu_1(\tilde{S}) < \mu_1(\lambda_1) = D$ .  
Luego,

$$0 < D - \mu_1(\tilde{S}) + \mu_1'(\tilde{S}) \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}.$$

Entonces, el punto  $E_1$  es localmente asintóticamente estable; sin ninguna condición adicional.

Para ver que además es globalmente asintóticamente estable, usamos el mismo cambio de variable citado anteriormente:

$$\begin{aligned} V(t) &= S_1(t) + \gamma_1^{-1}x_1(t), \\ V'(t) &= -DS_1(t) - D\gamma_1^{-1}x_1(t) + DS_r, \\ V'(t) &= -DV(t) + DS_r. \end{aligned}$$

Entonces,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} V(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} S_1(t) + \gamma_1 x_1(t) = S_r;$$

y dicha convergencia es de manera exponencial.

Reescribiendo el sistema (2.9) con el cambio de variable indicado, resulta:

$$(2.11) \quad \begin{cases} V' = -DV + DS_r, \\ x_1' = x_1[\mu_1(V - \gamma_1^{-1}x_1) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ V(0) \geq 0, x_1(0) \geq 0. \end{cases}$$

Dicho sistema tiene el siguiente jacobiano:

$$\begin{pmatrix} -D & 0 \\ \mu_1(V - \gamma_1^{-1}x_1) + \gamma_1^{-1}\mu_1'(V - \gamma_1^{-1}x_1)x_1 & \mu_1(V - \gamma_1^{-1}x_1) - D \end{pmatrix}.$$

Las entradas de dicha matriz que están fuera de la diagonal principal, son no negativas. Entonces, el sistema es cooperativo [43]. Además, sus soluciones son acotadas. Por lo tanto, el sistema (2.11) no tiene órbitas periódicas y el  $\omega$ -límite de una condición inicial genérica en  $\mathbb{R}_+^2$  es un punto de equilibrio (ver Teorema 2.2. de [44])<sup>3</sup>.

Como el punto de equilibrio es localmente asintóticamente estable, existe en torno a él una cuenca de atracción conexa; entonces, no puede haber órbitas heteroclínicas ni homoclínicas. Por lo tanto, el teorema de *Poincaré - Bendixson* [43] permite concluir que el punto de equilibrio del sistema (2.11) es un atractor global, como queríamos demostrar.  $\square$

**4.2. Segundo caso:**  $x_2(0) > 0$ . En esta subsección veremos los puntos de equilibrio del sistema (2.6), junto a las condiciones que garantizan sus existencias y determinan sus estabildades. Además, estudiaremos el comportamiento asintótico de dicho sistema y la persistencia uniforme de ambas especies.

*4.2.1. Equilibrios.* Si  $x_2(0) > 0$  tenemos, *a priori*, un sólo punto de equilibrio del sistema (2.6):

$$(2.12) \quad E_1 = \left( \tilde{S}, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right).$$

Como  $\tilde{S} < \lambda_1$ , por hipótesis,  $E_1$  pertenece a  $Cl(\mathbb{R}_+^3)$ . Pero, si además se cumple que  $\lambda_2 < \tilde{S}$ , tendremos otro punto en  $Cl(\mathbb{R}_+^3)$  que también es equilibrio.

**Lema 2.2.** *Sea*

$$(2.13) \quad E^* = \left( \lambda_2, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right).$$

*Entonces,  $E^*$  es un punto interior del primer octante de  $\mathbb{R}^3$  si, y solo si,  $\lambda_2 < \tilde{S}$ .*

**DEMOSTRACIÓN.** Las primeras dos coordenadas son claramente positivas. Por lo tanto, la afirmación de que  $E^*$  está en el interior del cono positivo  $\mathbb{R}_+^3$  es equivalente a:

$$\begin{aligned} 0 &< (\lambda_1 - \lambda_2) - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \\ \lambda_2 &< \lambda_1 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \\ \lambda_2 &< g(\lambda_2); \end{aligned}$$

<sup>3</sup> El lector puede consultar el Apéndice B.

donde la función  $g(\cdot)$  es aquella definida en (2.7). Notemos que la función  $g(\cdot)$  es estrictamente decreciente:

$$g'(S) = \frac{-\mu_1(S)(S_r - \lambda_1)(D - \mu_1(S)) - \mu_1'(S)\mu_1(S)(S_r - \lambda_1)}{[D - \mu_1(S)]^2} < 0.$$

Recordemos que, existe  $\tilde{S}$  tal que  $g(\tilde{S}) = \tilde{S}$ . Como  $g(\cdot)$  es estrictamente decreciente, la condición  $\lambda_2 < g(\lambda_2)$  es cumplida para

$$(2.14) \quad \lambda_2 < \tilde{S},$$

y para  $\lambda_2$  perteneciente al intervalo  $(\lambda_1, M)$ , siendo  $M$  el posible otro punto fijo de  $g$  o bien  $\infty$ . Pero,  $\lambda_2 < \lambda_1$ ; por lo tanto la única opción para que se cumpla  $\lambda_2 < g(\lambda_2)$  es que  $\lambda_2 < \tilde{S}$ .

Es decir, el punto  $E^*$  es interior siempre y cuando se cumpla la hipótesis dada.  $\square$

A continuación, veremos que la relación de orden del parámetro  $\tilde{S}$  respecto de  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  determina además la estabilidad de los puntos de equilibrio.

**Lema 2.3.** *Si  $\tilde{S} < \lambda_2$  entonces  $E_1$  es localmente asintóticamente estable.*

DEMOSTRACIÓN. Analicemos la matriz variacional del sistema (2.6):

$$\begin{pmatrix} -D - \mu_1'(S_1)\gamma_1^{-1}x_1 - \mu_2'(S_1)\gamma_2^{-1}x_2 & -\mu_1(S_1)\gamma_1^{-1} & -\mu_2(S_1)\gamma_2^{-1} \\ \mu_1'(S_1)x_1 & \mu_1(S_1) - D & 0 \\ \mu_2'(S_1)x_2 & 0 & \mu_2(S_1) - D \end{pmatrix},$$

evaluando  $E_1$  en ella:

$$\begin{pmatrix} -D - \mu_1'(\tilde{S})\frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & -\mu_1(\tilde{S})\gamma_1^{-1} & -\mu_2(\tilde{S})\gamma_2^{-1} \\ \mu_1'(\tilde{S})\frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & \mu_1(\tilde{S}) - D & 0 \\ 0 & 0 & \mu_2(\tilde{S}) - D \end{pmatrix}.$$

De sus tres autovalores, dos coinciden con los de la matriz (2.10); entonces son de parte real negativa. El tercero es  $(\mu_2(\tilde{S}) - D)$ . Como  $\mu_2(\cdot)$  es estrictamente creciente y  $\tilde{S} < \lambda_2$ , la hipótesis del lema implica que  $(\mu_2(\tilde{S}) - D) < 0$ .  $\square$

**Lema 2.4.** *Si  $\lambda_2 < \tilde{S}$  entonces  $E^*$  es localmente asintóticamente estable.*

DEMOSTRACIÓN. Definamos

$$V(t) = S(t) + \gamma_1^{-1}x_1(t) + \gamma_2^{-1}x_2(t) - S_r.$$

De esta manera, el sistema (2.6) es equivalente a

$$\begin{cases} V' = -DV & = f_1(V, x_1, x_2), \\ x_1' = x_1[\mu_1(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1) & = f_2(V, x_1, x_2), \\ x_2' = x_2[\mu_2(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r) - D] & = f_3(V, x_1, x_2), \\ V(0) \geq 0, x_i(0) \geq 0, i = 1, 2; \end{cases}$$

y el nuevo punto de equilibrio es

$$E_* = \left( 0, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right)$$

Analicemos la matriz variacional asociada al nuevo sistema. Para eso, consideremos las derivadas parciales de  $f_i$ , con  $i = 1, \dots, 3$ .

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial V} &= -D, & \frac{\partial f_1}{\partial x_1} &= 0, & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} &= 0, \\ \frac{\partial f_2}{\partial V} &= x_1 \mu_1'(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r), \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} &= \mu_1(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r) - D - \gamma_1^{-1}x_1 \mu_1'(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r), \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_2} &= -\gamma_2^{-1}x_1 \mu_1'(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r), \\ \frac{\partial f_3}{\partial V} &= x_2 \mu_2'(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r), \\ \frac{\partial f_3}{\partial x_1} &= -\gamma_1^{-1}x_2 \mu_2'(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r) \text{ y} \\ \frac{\partial f_3}{\partial x_2} &= \mu_2(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r) - D - \gamma_2^{-1}x_2 \mu_2'(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r). \end{aligned}$$

Para determinar la estabilidad local de  $E_*$  evaluamos la matriz variacional en dicho punto y calculamos sus autovalores. Notemos que el primer valor propio es  $t_1 = -D$ . Los otros dos provienen de la matriz

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \\ \frac{\partial f_3}{\partial x_1} & \frac{\partial f_3}{\partial x_2} \end{pmatrix} (E_*).$$

Las entradas de esa matriz son

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(E_*) &= \mu_1(\lambda_2) - D - \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \mu_1'(\lambda_2), \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(E_*) &= -\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{\gamma_2(D - \mu_1(\lambda_2))} \mu_1'(\lambda_2), \\ \frac{\partial f_3}{\partial x_1}(E_*) &= -\frac{\gamma_2}{\gamma_1} \left[ \lambda_1 - \lambda_2 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right] \mu_2'(\lambda_2) \text{ y} \\ \frac{\partial f_3}{\partial x_2}(E_*) &= - \left[ \lambda_1 - \lambda_2 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right] \mu_2'(\lambda_2). \end{aligned}$$

Para demostrar que  $E_*$  es localmente asintóticamente estable, veremos los autovalores de esa matriz. Ellos son las raíces de:

$$p(z) = z^2 - (Tr)z + \Delta,$$

donde  $Tr$  y  $\Delta$  son la traza y el determinante, respectivamente. Así, los autovalores serán de parte real negativa, si  $Tr < 0$  y  $\Delta > 0$ .

i)  $Tr < 0$ .

Claramente,

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(E_*) &= (\mu_1(\lambda_2)) - D - \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \mu'_1(\lambda_2) < 0 \quad y, \\ \frac{\partial f_3}{\partial x_2}(E_*) &= - \left[ \lambda_1 - \lambda_2 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right] \mu'_2(\lambda_2) < 0. \end{aligned}$$

Entonces, la traza es negativa.

ii)  $\Delta > 0$ .

Este determinante es negativo, siempre y cuando,

$$\frac{\partial f_2}{\partial x_1}(E_*) \cdot \frac{\partial f_3}{\partial x_2}(E_*) > \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(E_*) \cdot \frac{\partial f_3}{\partial x_1}(E_*).$$

Y eso es equivalente a

$$D - \mu_1(\lambda_2) + \frac{D\mu'_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} > \frac{D\mu'_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)},$$

lo cual ocurre siempre, y cuando,  $D > \mu_1(\lambda_2)$ . Por lo tanto, el determinante es positivo. Entonces los autovalores de la matriz son de parte real negativa.  $\square$

**4.2.2. Persistencia Uniforme de las Especies.** En esta sección entregaremos cotas inferiores para las coordenadas  $x_1(t)$  y  $x_2(t)$  de las soluciones del sistema (2.6).

**Lema 2.5.** *La función  $x_1(t)$  es uniformemente persistente. Más aún, se tiene que:*

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_1(t) \geq \gamma_1(S_r - \lambda_1).$$

DEMOSTRACIÓN. Sabemos que:

$$\begin{cases} x'_1 = x_1[\mu_1(S_1) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ x_1(0) > 0. \end{cases}$$

Como  $\mu_1(S_1) \geq 0$ , tenemos que  $[\mu_1(S_1) - D] \geq -D$ . Así entonces:

$$(2.15) \quad \begin{cases} x'_1 \geq -Dx_1 + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ x_1(0) > 0. \end{cases}$$

Sea la ecuación diferencial ordinaria lineal:

$$\begin{cases} U' = -DU + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ U(0) := x_1(0). \end{cases}$$

Usando resultados clásicos de comparación (ver por ejemplo [18]), se puede concluir que las soluciones de la desigualdad (2.15) están acotadas por  $U(t)$ :

$$x_1(t) \geq U(t).$$

Notando que, la solución  $U$  converge exponencialmente a  $\gamma_1(S_r - \lambda_1)$ , concluimos la demostración del Lema.  $\square$

**Lema 2.6.** *Si  $\lambda_2 < \tilde{S}$ , entonces, la función  $x_2(t)$  es uniformemente persistente.*

DEMOSTRACIÓN. Sabemos que, la porción de plano

$$\Sigma = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}^3 : S + \gamma_1^{-1}x_1 + \gamma_2^{-1}x_2 = S_r\},$$

contiene al conjunto  $\omega$ -límite de toda órbita del sistema (2.6). Es decir, el semiplano  $\Sigma$  es atractor global; con lo cual, la órbita de cada condición inicial en el cono no negativo de  $\mathbb{R}^3$  converge a él.

Notamos que  $\Gamma_3 = \{(S_1, x_1, x_2) \in \mathbb{R}^3 : x_2 = 0\}$  es invariante, pues si  $x_2(0) = 0$  entonces

$$x_2' = x_2[\mu_2(S_1) - D] = 0.$$

Veamos que  $\Gamma_3$  es repulsor. Definamos la función  $W_2 : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}$  mediante:

$$W_2(S, x_1, x_2) = x_2.$$

Esta función cumple que es derivable, nula en el plano  $\Gamma_3$  y estrictamente positiva fuera de él. Así, resulta ser una función de Lyapunov promediante. Además:

$$\begin{aligned} W_2' &= x_2' \\ &= x_2[\mu_2(S_1) - D] \\ &= W_2[\mu_2(S_1) - D]. \end{aligned}$$

Si la función

$$\varphi_2(S_1, x_1, x_2) := \mu_2(S_1) - D$$

satisface  $\varphi_2(E_i) > 0$ , para cada punto de equilibrio  $E_i$  perteneciente a  $\Gamma_3$ , dicho conjunto invariante resultará ser repulsor. Sólo tenemos un punto de equilibrio en  $\Gamma_3$ ,  $E_1 = \left(\tilde{S}, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0\right)$ , encontrado al suponer que  $x_2(0) = 0$ . La evaluación de  $\varphi_2$  en él da

$$\varphi_2\left(\tilde{S}, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0\right) = \mu_2(\tilde{S}) - D,$$

la cual es positiva si, y sólo si,  $\lambda_2 < \tilde{S}$ .

Si tenemos esa condición, usamos el Corolario 2 del Apéndice B, para concluir que  $\Gamma_3$  es repulsor.

Al ser  $\Gamma_3$  repulsor, para cualquier condición inicial  $z_0$  en el cono positivo, existe un  $\delta_2 > 0$  tal que la solución  $\phi_t(z_0) = (S(t), x_1(t), x_2(t))$  satisface:

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x_2(t) \geq \delta_2.$$

□

De esta manera, hemos encontrado una condición para garantizar que el punto de equilibrio  $E_1$  (y todo el semiplano  $\Gamma_3$  que lo contiene) sea repulsor. Más aún, como la condición encontrada es la misma que impusimos para asegurar la existencia de  $E^*$ , hemos demostrado que, dicho punto interior existe si, y sólo si, el otro punto de equilibrio,  $E_1$ , es repulsor.

*4.2.3. Comportamiento Global.* En esta parte final del capítulo, veremos el comportamiento global del sistema (2.6). Para eso, daremos condiciones para obtener estabilidad global del equilibrio del sistema. Pero antes, demostraremos un pequeño Lema técnico; muy útil en lo que vendrá ahora y más adelante.

**Lema 2.7.** *Sea  $\phi_t$  el flujo a través de  $U_0$ , asociado a un sistema autónomo de ecuaciones diferenciales definidas en  $X$ ; siendo  $X$  un espacio de Banach de dimensión finita y  $U_0$  un punto genérico<sup>4</sup> de  $X$ . Si  $\phi_t$  tiene un punto de equilibrio localmente asintóticamente estable,  $E$ , tal que  $E \in \omega(U_0)$  entonces  $E$  es globalmente asintóticamente estable.*

DEMOSTRACIÓN. Como  $E$  es localmente asintóticamente estable existe una cuenca de atracción conexa. Es decir,

$$\begin{aligned} \exists \delta > 0: \text{ para todo } \epsilon > 0 \exists t_\epsilon > 0 \text{ tal que} \\ \text{si } y \in B_\delta(E) \wedge t \geq t_\epsilon \text{ entonces } \phi_t(y) \in B_\epsilon(E). \end{aligned}$$

Como  $E$  es  $\omega$ -límite de un punto genérico, existe una sucesión  $(t_n)_{n \in \mathbb{N}}$ , creciente y no acotada, que a partir de un cierto  $n$  hace que el flujo  $\phi_t$  esté  $\delta$ -cerca de  $E$ . Es decir,

$$\begin{aligned} \exists (t_n) \nearrow +\infty : \exists t_N = t_{N(\delta)} > 0 \text{ tal que} \\ \text{si } t_n \geq t_N \text{ entonces } \phi_{t_n}(U_0) \in B_\delta(E). \end{aligned}$$

Tomemos  $t_0 = t_\epsilon + t_N$ . Si  $t \geq t_0$ , podemos considerar  $t = t_1 + t_N$ , para algún  $t_1 \geq t_\epsilon$ ; y por lo tanto

$$\phi_t(U_0) = \phi_{t_1}(\phi_{t_N}(U_0)) \in B_\epsilon(E),$$

pues  $\phi_{t_N}(U_0) \in B_\delta(E)$ .

Es decir  $\phi_t(U_0) \in B_\epsilon(E)$ , para todo  $t \geq t_0$ ; concluyendo así la demostración. □

<sup>4</sup>Arbitrario y no equilibrio: con evaluación no simultáneamente nula en todas las ecuaciones diferenciales del sistema considerado.

Observemos que en la demostración de este Lema no usamos que el flujo fuera invertible, pues trabajamos con  $\omega$ -límite. Entonces, la tesis de Lema permanece válida si reemplazamos flujo por semiflujo. De hecho, es así como la aplicaremos nosotros, puesto que los sistemas autónomos aquí considerados se refieren a tiempos positivos:  $t \in \mathbb{R}_+$ .

**Teorema 2.1.** *Sea  $\tilde{S}$  el punto fijo de la función  $g(\cdot)$  definida en (2.7). Entonces, el comportamiento global del sistema (2.6) está dado por la relación de orden entre  $\tilde{S}$  y  $\lambda_2$ :*

- i) Si  $\tilde{S} < \lambda_2$  entonces  $E_1$  es globalmente asintóticamente estable.
- ii) Si  $\lambda_2 < \tilde{S}$  entonces  $E^*$  es globalmente asintóticamente estable.

DEMOSTRACIÓN. Definamos

$$(2.16) \quad V(t) = S(t) + \gamma_1^{-1}x_1(t) + \gamma_2^{-1}x_2(t) - S_r.$$

Su derivada es:

$$\begin{aligned} V' &= D\lambda_1 - DS_1(t) - \gamma_1^{-1}\mu_1(S_1(t))x_1(t) - \gamma_2^{-1}\mu_2(S_1(t))x_2(t) + \gamma_1^{-1}x_1(t)\mu_1(S_1(t)) \\ &\quad - \gamma_1^{-1}x_1(t)D + DS_r - D\lambda_1 + \gamma_2^{-1}x_2(t)\mu_2(S_1(t)) - \gamma_2^{-1}x_2(t)D. \\ &= -DS(t) - D\gamma_1^{-1}x_1(t) - D\gamma_2^{-1}x_2(t) + DS_r. \\ &= -DV. \end{aligned}$$

Es decir, dicha función converge exponencialmente a cero:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} V(t) = 0.$$

Por lo tanto:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) + \gamma_1^{-1}x_1(t) + \gamma_2^{-1}x_2(t) = S_r.$$

De esta manera, la órbita de un punto genérico de  $\mathbb{R}_+^3$  converge al plano

$$\Sigma = \{(S, x_1, x_2) \in \mathbb{R}^3 : S + \gamma_1^{-1}x_1 + \gamma_2^{-1}x_2 - S_r = 0\}.$$

Mediante el cambio de variable anterior, (2.6) se transforma en:

$$(2.17) \quad \begin{cases} V' = -DV, \\ x_1' = x_1[\mu_1(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ x_2' = x_2[\mu_2(V - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 + S_r) - D], \\ V(0) \geq 0, x_i(0) \geq 0, i = 1, 2. \end{cases}$$

Sea  $U_0 \in \text{Int}(\mathbb{R}_+^3)$ , un punto genérico. Definamos

$$\omega(U_0) = \{(V, x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^3 : \exists \{t_n\}, t_n \rightarrow +\infty : \phi_{t_n}(U_0) \rightarrow (V, x_1, x_2)\};$$

donde  $\phi_t$  es el semiflujo solución del sistema (2.17).

Como  $\lim_{t \rightarrow +\infty} V(t) = 0$ , entonces para todo  $(V, x_1, x_2)$  perteneciente a  $\omega(U_0)$  se tiene que  $V = 0$ .

Sea  $\tilde{Z} = (0, \tilde{x}_1, \tilde{x}_2) \in \omega(U_0)$ . Dado que  $\omega(U_0)$  es invariante se tiene que, el semiflujo solución del sistema (2.17) a través del punto  $\tilde{Z}$  sigue estando en dicho omega límite:

$$\phi_t(\tilde{Z}) \in \omega(U_0), \text{ para todo } t \geq 0.$$

Sea  $\tilde{z} = (\tilde{x}_1, \tilde{x}_2)$  y sea  $\varphi_t(\tilde{z})$  el semiflujo a través del punto  $(\tilde{z})$  solución del sistema

$$(2.18) \quad \begin{cases} x_1' = x_1[\mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1) & = f_1(x_1, x_2), \\ x_2' = x_2[\mu_2(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2) - D] & = f_2(x_1, x_2), \\ x_i(0) = \tilde{x}_i, i = 1, 2. \end{cases}$$

De esta manera,

$$\phi_t(\tilde{Z}) = (0, \varphi_t(\tilde{z})); \text{ para todo } t \geq 0.$$

Y, por lo tanto,

$$(2.19) \quad (0, \varphi_t(\tilde{z})) \in \omega(U_0); \text{ para todo } t \geq 0.$$

La matriz jacobiana de este sistema tiene las siguientes entradas fuera de la diagonal:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial x_2} &= -\gamma_2^{-1}x_1\mu_1'(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2), \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} &= -\gamma_1^{-1}x_2\mu_2'(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2). \end{aligned}$$

Como  $\mu_i'(\cdot) > 0$ , notamos que, ambas derivadas parciales son negativas en  $\mathbb{R}_+^2$ . Por lo tanto el sistema es (2.18) competitivo (ver [43]). Además, las órbitas son acotadas. Entonces, por el Teorema 2.2. de [44] concluimos que, no existen órbitas periódicas y el omega límite de un punto genérico es un solo equilibrio.

Para encontrar los equilibrios, igualamos  $f_1(\cdot, \cdot)$  y  $f_2(\cdot, \cdot)$  a cero. Si  $f_2(\cdot, \cdot) = 0$ , tenemos que,  $x_2 = 0$ , o bien

$$(2.20) \quad \mu_2(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2) = D.$$

Supongamos primero que  $x_2 = 0$ . En este caso  $f_1(\cdot, \cdot) = 0$  si, y sólo si,

$$(2.21) \quad x_1 = \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_1)}.$$

Notemos que la última ecuación es satisfecha para  $x_1 = \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}$ , pues:

$$\begin{aligned} D\gamma_1(S_r - \lambda_1) &= x_1(D - \mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_1)), \\ D\gamma_1(S_r - \lambda_1) &= \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \left( D - \mu_1 \left( S_r - \gamma_1^{-1} \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \right) \right), \\ D - \mu_1(\tilde{S}) &= D - \mu_1 \left( S_r - \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \right), \\ \tilde{S} &= \frac{DS_r - S_r\mu_1(\tilde{S}) - DS_r + D\lambda_1}{D - \mu_1(\tilde{S})}, \\ \tilde{S} &= \frac{D\lambda_1 - S_r\mu_1(\tilde{S})}{D - \mu_1(\tilde{S})}, \\ \tilde{S} &= \frac{D\lambda_1 - \mu_1(\tilde{S})\lambda_1 + \mu_1(\tilde{S})\lambda_1 - S_r\mu_1(\tilde{S})}{D - \mu_1(\tilde{S})}, \\ \tilde{S} &= \lambda_1 - \frac{\mu_1(\tilde{S})(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}. \end{aligned}$$

Dicha igualdad es gracias a la definición de  $\tilde{S}$  como punto fijo de la función  $g(\cdot)$  definida en (2.7).

Para probar que es el único punto que satisface la igualdad (2.21), definamos

$$H(x) = \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x)}.$$

Dicha función es estrictamente decreciente, negativa en cero y tiene una discontinuidad en  $\gamma_1(S_r - \lambda_1)$ . Por lo tanto, sólo corta la recta identidad en un punto.

Así, en este caso, el único equilibrio para (2.18) es

$$E_{1,0} = \left( \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right).$$

Por otra parte, supongamos que se tiene (2.20). Eso es equivalente a suponer que:

$$\begin{aligned} S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2 &= \lambda_2, \\ x_2 &= (S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \lambda_2)\gamma_2. \end{aligned}$$

Asimismo,  $f_1(\cdot, \cdot) = 0$  equivale a

$$x_1 = \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2)}.$$

Usando la expresión hallada para  $x_2$ , lo anterior equivale a

$$x_1 = \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}.$$

Y reemplazando eso en  $x_2$ , resulta

$$\begin{aligned}
x_2 &= \left( S_r - \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} - \lambda_2 \right) \gamma_2 \\
&= \left( \frac{S_r D - S_r \mu_1(\lambda_2) - D S_r + D \lambda_1}{D - \mu_1(\lambda_2)} - \lambda_2 \right) \gamma_2 \\
&= \left( \frac{D \lambda_1 - S_r \mu_1(\lambda_2)}{D - \mu_1(\lambda_2)} - \lambda_2 \right) \gamma_2 \\
&= \left( \frac{D \lambda_1 - S_r \mu_1(\lambda_2)}{D - \mu_1(\lambda_2)} - \lambda_1 + \lambda_1 - \lambda_2 \right) \gamma_2 \\
&= \left( \frac{D \lambda_1 - S_r \mu_1(\lambda_2)}{D - \mu_1(\lambda_2)} - \lambda_1 \left[ \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right] + \lambda_1 - \lambda_2 \right) \gamma_2 \\
&= \left( \frac{D \lambda_1 - S_r \mu_1(\lambda_2) - D \lambda_1 + \mu_2(\lambda_2) \lambda_1}{D - \mu_1(\lambda_2)} + \lambda_1 - \lambda_2 \right) \gamma_2 \\
&= \left( \lambda_1 - \lambda_2 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right) \gamma_2
\end{aligned}$$

De esta manera, que el sistema (2.18) tenga un equilibrio en  $\mathbb{R}_+^2$  con la condición (2.20) es equivalente a que  $\lambda_2 < \tilde{S}$  (ver Lema 2.2). Entonces, en este otro caso, el único punto de equilibrio es

$$E_0^* = \left( \frac{D \gamma_1 (S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2 (\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right).$$

Hemos obtenido los dos posibles puntos de equilibrio del sistema (2.18). Ahora determinamos la estabilidad de dichos equilibrios.

*Caso i) :  $\tilde{S} < \lambda_2$ .*

Por el Lema 2.2,  $E_0^*$  no es un punto de  $\mathbb{R}_+^2$ ; entonces tampoco puede ser el omega límite del sistema (2.18), cuyas soluciones describen órbitas positivas, o más formalmente, circunscritas a la clausura de  $\mathbb{R}_+^2$ . Por lo tanto, las soluciones de dicho sistema convergen a  $E_{1,0}$ .

Es decir,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi_t(\tilde{x}_1, \tilde{x}_2) = \lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi_t(\tilde{z}) = \left( \frac{D \gamma_1 (S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right).$$

Por otra parte, recordemos que  $(0, \varphi_t(\tilde{z}))$  pertenece a  $\omega(U_0)$ , para todo  $t \geq 0$  (ver (2.19)). Entonces, por la compacidad del conjunto omega límite, tenemos que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (0, \varphi_t(\tilde{z})) \in \omega(U_0), \text{ para todo } t \geq 0;$$

$$\text{i.e., } \tilde{E} := \left( 0, \frac{D \gamma_1 (S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right) \in \omega(U_0).$$

Además,  $\tilde{E}$  es localmente asintóticamente estable, puesto que  $E_1$  lo es (ver Lema 2.3).

Entonces, como  $\tilde{E}$  es localmente asintóticamente estable y pertenece al conjunto  $\omega$ -límite de un punto genérico del semiflujo  $\phi_t$ , utilizando el Lema 2.7, concluimos

que

$$\phi_t(U_0) \rightarrow \tilde{E}.$$

Finalmente, por la equivalencia topológica entre los sistemas (2.6) y (2.17), si  $\Phi_t(U_0)$  es el semiflujo asociado al sistema (2.6), tenemos que

$$\Phi_t(U_0) \rightarrow E_1.$$

*Caso ii*) :  $\lambda_2 < \tilde{S}$ .

Notamos que el conjunto  $R_1 = \{(x_1, x_2) \in \mathbb{R}_+^2 : x_2 = 0\}$  es invariante para el sistema (2.18), pues si  $x_2(0) = 0$  entonces

$$x_2' = x_2[\mu_2(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2) - D] = 0.$$

Veamos que  $R_1$  es repulsor. Definamos la función  $W_3 : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  mediante:

$$W_3(x_1, x_2) = x_2.$$

Esta función cumple que es derivable, nula en el conjunto  $R_1$  y estrictamente positiva fuera de él. Así, resulta ser una función de Lyapunov promediante. Además:

$$\begin{aligned} W_3' &= x_2' \\ &= x_2[\mu_2(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2) - D] \\ &= W_3[\mu_2(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2) - D]. \end{aligned}$$

Si la función

$$\varphi_3(x_1, x_2) := \mu_2(S_r - \gamma_1^{-1}x_1 - \gamma_2^{-1}x_2) - D$$

satisface  $\varphi_3(E_i) > 0$ , para cada punto de equilibrio  $E_i$  perteneciente a  $R_1$ , dicho conjunto invariante resultará ser repulsor. Sólo tenemos un punto de equilibrio en  $R_1$ ,  $E_{1,0} = \left(\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0\right)$ . La evaluación de  $\varphi_3$  en él da

$$\begin{aligned} \varphi_3\left(\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0\right) &= \mu_2\left(S_r - \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right) - D, \\ &= \mu_2\left(\frac{DS_r - S_r\mu_1(\tilde{S}) - DS_r + D\lambda_1}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right) - D, \\ &= \mu_2\left(\frac{D\lambda_1 - S_r\mu_1(\tilde{S})}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right) - D, \\ &= \mu_2\left(\frac{D\lambda_1 - \mu_1(\tilde{S})\lambda_1 + \mu_1(\tilde{S})\lambda_1 - S_r\mu_1(\tilde{S})}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right) - D, \\ &= \mu_2\left(\lambda_1 + \frac{\mu_1(\tilde{S})(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}\right) - D, \\ &= \mu_2(\tilde{S}) - D. \end{aligned}$$

la cual es positiva si, y sólo si,  $\lambda_2 < \tilde{S}$ . Entonces, de acuerdo con el Corolario 2 del

Apéndice B, concluimos que  $R_1$  es repulsor. Por lo tanto, si  $\tilde{U}_0$  es una condición inicial interior para el sistema (2.18) y  $\omega(\tilde{U}_0)$  es su conjunto omega límite, tenemos que

$$(2.22) \quad R_1 \cap \omega(\tilde{U}_0) = \emptyset.$$

Tanto  $R_1$  como  $\omega(\tilde{U}_0)$  son conjuntos invariantes y compactos. Como además son disjuntos, concluimos que el omega límite de un punto arbitrario en el cono positivo está contenido estrictamente en el interior de  $\mathbb{R}_+^2$ .

Pero, como el sistema es competitivo y tiene sus soluciones acotadas, ellas convergen a un punto de equilibrio. Por lo observado en (2.22), ese punto no puede ser  $\tilde{E}$ .

De esta manera, las soluciones de (2.18) convergen al punto de equilibrio

$$E_0^* = \left( \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right).$$

Nuevamente, por la compacidad y la invariancia del conjunto omega límite (ver 2.19), tenemos que,

$$E^{*,0} = \left( 0, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right) \in \omega(U_0),$$

el omega límite del sistema (2.17) sujeto a una condición inicial arbitraria.

Además,  $E^{*,0}$  es localmente asintóticamente estable, dado que  $E^*$  lo es (ver Lema 3.5).

Entonces, como  $E^{*,0}$  es localmente asintóticamente estable y pertenece al conjunto omega-límite de un punto genérico del semiflujo  $\phi_t$ , utilizando el Lema 2.7, concluimos que

$$\phi_t(U_0) \rightarrow E^{*,0}.$$

Al igual que antes, por la equivalencia entre los sistemas (2.6) y (2.17), si  $\Phi_t(U_0)$  es el semiflujo asociado al sistema (2.6), tenemos que

$$\Phi_t(U_0) \rightarrow E^*.$$

□

**4.3. Significación Ecológica.** Para la positividad de  $E^*$  fue suficiente analizar que su tercera coordenada fuera positiva. Eso, a su vez, implica que:

$$\begin{aligned} 0 &< \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \frac{\gamma_2\mu_1(\lambda_2)[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \\ \frac{\mu_1(\lambda_2)[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)} &< \lambda_1 - \lambda_2, \\ \mu_1(\lambda_2)[S_r - \lambda_1] &< [D - \mu_1(\lambda_2)](\lambda_1 - \lambda_2), \\ S_r - \lambda_1 &< \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2), \\ \lambda_1 &< S_r < \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2). \end{aligned}$$

Es decir,  $S_r$  debe ser mayor que  $\lambda_1$ , como supusimos de entrada para asegurar que la contribución  $\gamma_1(S_r - \lambda_1)$  fuera positiva; y además, debe ser menor que

$$(2.23) \quad \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2).$$

Desde el punto de vista ecológico, el hecho de que este método tenga un intervalo de validez, tiene una doble significación. Por una parte, la densidad del sustrato ingresado  $S_r$  debe ser mayor que la cantidad que genere un crecimiento de la especie  $x_1$  superior a la dilución  $D$ . Es decir,

$$S_r > \mu_1^{-1}(D).$$

Si no es ese el caso, el aporte de sustrato  $S_r$  sería insuficiente para verificar la coexistencia de ambas especies; pues, de hecho, no implicaría una subvención a la especie de menor eficacia competitiva  $x_1$ , sino, un detrimento.

Por otro lado, esa densidad del sustrato ingresado  $S_r$  debe ser menor que (2.23). Es decir, el sustrato ingresado  $S_r$  no debe ser desmedidamente superior a la concentración de quiebre  $\mu_1^{-1}(D)$ . De lo contrario se tendría que  $\tilde{S} < \lambda_2$ , y entonces el equilibrio global sería el punto  $E_1$ , como lo demuestra el teorema (2.1). Así, el sustrato ingresado sería excesivo, impidiendo la persistencia uniforme del competidor eficaz  $x_2$ .

En palabras simples, una ayuda desmedida al competidor menos eficiente  $x_1$  a través del influjo  $\gamma_1(S_r - \lambda_1)$ , producida por un excesivo valor de  $S_r$  (pues los otros dos parámetros  $\gamma_1$  y  $\lambda_1$  son constantes dadas, no controladas), invierte la condición de competidor eficiente, extinguiendo a  $x_2$  y haciendo prevalecer a  $x_1$ .

De esta manera, la cantidad de sustrato ingresada al chemostato debe estar entre dos parámetros positivos, a fin de permitir así la persistencia uniforme de ambas especies.



## Cadena de chemostatos

En el capítulo anterior comprobamos que en el modelo de competición entre dos especies, sólo una especie podrá sobrevivir; suponiendo que las constantes  $\lambda_1 > 0$  y  $\lambda_2 > 0$  son diferentes (el otro caso es de medida cero); es decir, se verifica el principio de exclusión competitiva (PEC). Sin embargo, en muchos sistemas ecológicos se observa el fenómeno contrario: la coexistencia de dos o más especies compitiendo por un recurso común. Esta dicotomía se ha abordado en diferentes trabajos como por ejemplo: [7], [9], [24], [27], [30] y [34].

En general, las investigaciones que tratan de explicar la coexistencia entre las especies, trabajan en dos líneas de acción:

(A) Relajar las hipótesis (CH1)–(CH4) descritas al comienzo del capítulo 2: suponer que  $S_r$  y  $D$  admiten variaciones temporales, introducir heterogeneidad en el medio líquido, introducir un gradiente de temperatura y luminosidad, variabilidad del volumen ( $f_1 \neq f_2$ ), etc. Esto conduce a sistemas de ecuaciones más generales y un buen estado del arte se encuentra en [35].

(B) Asumir que se verifica el (PEC) y considerar (2.1) como un sistema *input/output*. Una de las formas empleadas para obtener la coexistencia entre especies es considerar  $D > 0$  como una variable dependiente de la biomasa y (2.1) se transforma en un sistema de control automático ([8], [13]).

En este capítulo abordaremos la segunda de estas alternativas. Para eso, estudiaremos la dinámica de dos chemostatos conectados en serie, de manera que la *salida* del primero es la *entrada* del segundo. En el primer nivel se cultiva la especie de menor eficacia competitiva, la cual se incorpora al segundo chemostato; de manera que en este último coexistan ambas las especies (persistentemente). Esta configuración es conocida como *cadena de chemostatos*.

### 1. Modelo de cadena

Consideraremos una cadena compuesta por dos chemostatos de igual volumen conectados en serie, con el primero de ellos recibiendo sustrato a concentración constante  $S_r$ . Sin pérdida de generalidad, supondremos que  $\lambda_2 < \lambda_1$ , es decir,  $x_2$  es la especie con mayor eficacia competitiva.

Por otro lado, la especie con menor eficacia competitiva, a saber  $x_1$ , será cultivada en un chemostato externo. El crecimiento de  $x_1$  en el primer chemostato está descrito por el sistema (1.9). Como ya vimos, este sistema tiene un punto de equilibrio globalmente asintóticamente estable. Además, el medio líquido expulsado ingresa a un segundo chemostato (ver Figura 1), cuyo comportamiento asintótico resultará análogo al estudiado en el capítulo anterior, conteniendo las mismas dos especies. Como los volúmenes son similares, las tasas de dilución son iguales a las del primer chemostato.

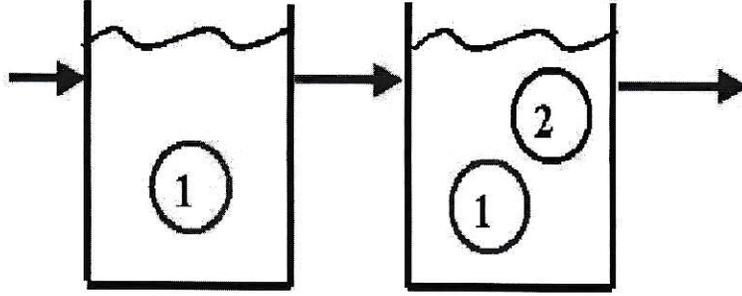


FIGURA 1. En este caso  $\lambda_2 < \lambda_1$  y por lo tanto la especie 2 es el competidor exitoso. Para evitar la extinción de la especie 1, esta se cultiva externamente y se introduce en el segundo chemostato.

Sin embargo, el modelo actual tiene las siguientes características, que lo diferencian del anterior:

- Recibe nutriente en función del tiempo:  $S_r$  pasa a ser  $S(t)$ .
- También recibe biomasa de la primera especie  $x_1(t)$ .

Así, las ecuaciones que describen el nuevo modelo son:

$$(3.1) \quad \begin{cases} S_1' = D(S_r - S_1) - \gamma_1^{-1} \mu_1(S_1) x_{11}, \\ x_{11}' = x_{11} [\mu_1(S_1) - D], \\ S_2' = D(S_1 - S_2) - \gamma_1^{-1} \mu_1(S_2) x_{21} - \gamma_2^{-1} \mu_2(S_2) x_{22}, \\ x_{21}' = x_{21} \mu_1(S_2) - D[x_{21} - x_{11}], \\ x_{22}' = x_{22} [\mu_2(S_2) - D], \\ S_i(t) \geq 0, \quad x_{11}(t) \geq 0, \quad x_{2i}(t) \geq 0; \quad i = 1, 2 \end{cases}$$

donde  $S_i$  denota la concentración de sustrato en el  $i$ -ésimo chemostato,  $x_{i1}$  denota la concentración de la primera especie en el  $i$ -ésimo chemostato. Finalmente,  $x_{22}$  denota la concentración de la segunda especie en el segundo chemostato.

Además, como en el capítulo anterior, supondremos que las funciones  $\mu_1(\cdot)$  y  $\mu_2(\cdot)$  son derivables (por lo tanto, localmente, estrictamente crecientes, acotadas superiormente y nulas en cero, que satisfacen:

$$(3.2) \quad \mu_1(0) = \mu_2(0) = 0, \quad D < \min\{\|\mu_1\|_\infty, \|\mu_2\|_\infty\},$$

$$(3.3) \quad D < \mu_1(S_r) \quad \text{y} \quad D < \mu_2(S_r).$$

Este sistema tiene varios puntos de equilibrio. Sin embargo, si se verifica la desigualdad:

$$(3.4) \quad 0 < \frac{\mu_1(\lambda_2)[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)} < \lambda_1 - \lambda_2,$$

sólo uno de ellos, a saber  $E^*$ , definido por

$$(3.5) \quad E^* = \left( \lambda_1, \gamma_1[S_r - \lambda_1], \lambda_2, \frac{D\gamma_1[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2[\lambda_1 - \lambda_2] - \frac{\gamma_2\mu_1(\lambda_2)[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right),$$

es un punto interior del cono positivo:

$$K_1 = \{(S_1, x_{11}, S_2, x_{21}, x_{22}) \in \mathbb{R}_+^5 : S_i \geq 0, \quad x_{11} \geq 0, \quad x_{2i} \geq 0; \quad i = 1, 2\}.$$

Se puede demostrar que dicho punto es el único atractor global: toda solución de (3.1) sujeta a una condición inicial en el interior del cono  $K_1$  satisface:

$$(3.6) \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} (S_1(t), x_{11}(t), S_2(t), x_{21}(t), x_{22}(t)) = E^*.$$

La primera parte de la desigualdad (3.4) equivale a  $\lambda_1 < S_r$  y es un prerrequisito para el primer chemostato. Si no se verifica esa condición, el sustrato ingresa a una tasa tal que  $x'_{11}(t) < 0$ , pues  $\mu_1(S_1(t)) < D$  para valores arbitrariamente grandes de  $t$ , y entonces se extingue la especie cultivada [43],[31]. Por lo tanto, para tener un subsidio propiamente tal (positivo), es necesario que  $\lambda_1 < S_r$ ; independiente de las consideraciones ulteriores de equilibrios y estabilidad.

Sin embargo, si no se verifica la segunda parte de la desigualdad (3.4), se tiene que:

$$(3.7) \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} x_{22}(t) = 0,$$

lo que equivale a la extinción de la especie con más eficacia competitiva.

Todo lo anterior se precisa en el resultado principal de esta sección:

**Teorema 3.1.** Sean:  $D > 0$ ,  $\gamma_i > 0$  y  $\lambda_i := \mu_i^{-1}(D)$  (con  $i = 1, 2$ ) tales que  $\lambda_2 < \lambda_1 < S_R$ . Si:

a) La concentración de sustrato limitante  $S_r$  satisface la desigualdad:

$$(3.8) \quad \lambda_1 < S_r < \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2),$$

entonces, toda solución de (3.1) con condición inicial en el interior de  $\mathbb{R}_+^5$  verifica:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (S_1(t), x_{11}(t), S_2(t), x_{21}(t), x_{22}(t)) = E^*,$$

el cual está definido por (3.5).

b) La concentración de sustrato limitante  $S_r$  satisface la desigualdad:

$$(3.9) \quad \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2) < S_r,$$

entonces, toda solución de (3.1) con condición inicial en el interior de  $\mathbb{R}_+^5$  verifica:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (S_1(t), x_{11}(t), S_2(t), x_{21}(t), x_{22}(t)) = E_0^*,$$

el cual está definido por:

$$E_0^* = \left( \lambda_1, \gamma_1[S_r - \lambda_1], \tilde{S}, \frac{D\gamma_1[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right).$$

donde  $\tilde{S}$  es el punto fijo de la función  $g$  definida en (2.7).

Existen diversos resultados que obtienen la coexistencia entre dos especies mediante mecanismos de control. En un sentido amplio, nuestro resultado también puede considerarse como un control del sistema original. Sin embargo, queremos enfatizar algunas ventajas con respecto a los trabajos [8] y [13], los cuales construyen controles automáticos (considerando la dilución  $D$  como variable de control) que

permiten la coexistencia (bajo la forma de punto de equilibrio interior globalmente asintóticamente estable).

Las ventajas de nuestro resultado son:

1. En [8] y [13] es necesario que las funciones  $\mu_1(\cdot)$  y  $\mu_2(\cdot)$  tengan un punto de intersección en  $(0, S_r)$ . Nuestro trabajo no tiene esa restricción.
2. Los resultados de [8] y [13] no son generalizables para  $n > 2$ . Nuestro resultado si lo es, bajo ciertas condiciones.

## 2. Resultados Preliminares

En esta sección, abordaremos el sistema (3.1)

**2.1. Primer Caso:**  $x_{22}(0) = 0$ . En esta subsección encontraremos el equilibrio del sistema y estableceremos la estabilidad de tal punto.

*2.1.1. Equilibrios.* Si imponemos que la condicion inicial tenga todas las coordenadas positivas salvo la última, i.e.  $x_{22}(0) = 0$ , el nuevo punto de equilibrio será:

$$E_0^* = \left( \lambda_1, \gamma_1[S_r - \lambda_1], \tilde{S}, \frac{D\gamma_1[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right).$$

**Lema 3.1.** *El punto  $E_0^*$  es localmente asintóticamente estable para el sistema (3.1), referido a la condición inicial  $x_{22}(0) = 0$ .*

**DEMOSTRACIÓN.** En primer lugar, es fácil observar que si  $x_{22}(0) = 0$ , entonces toda solución verifica  $x_{22}(t) = 0$  para todo  $t \geq 0$ . Como el sistema (3.1) está compuesto por funciones localmente lipschitzianas, ella es la única solución. Así el sistema (3.1) deviene en:

$$(3.10) \quad \begin{cases} S_1' = D(S_r - S_1) - \gamma_1^{-1}\mu_1(S_1)x_{11} \\ x_{11}' = x_{11}[\mu_1(S_1) - D] \\ S_2' = D(S_1 - S_2) - \gamma_1^{-1}\mu_1(S_2)x_{21} \\ x_{21}' = x_{21}\mu_1(S_2) - D[x_{21} - x_{11}] \\ S_i(t) \geq 0, \quad x_{i1}(t) > 0; \quad i = 1, 2 \end{cases}$$

La matriz variacional de dicho sistema es:

$$\begin{pmatrix} -D - \mu_1'(S_1)\gamma_1^{-1}x_{11} & -\mu_1(S_1)\gamma_1^{-1} & 0 & 0 \\ \mu_1'(S_1)x_{11} & \mu_1(S_1) - D & 0 & 0 \\ D & 0 & -D - \mu_1'(S_1)\gamma_1^{-1}x_{21} & -\mu_1(S_2)\gamma_1^{-1} \\ 0 & D & \mu_1'(S_2)x_{21} & \mu_1(S_2) - D \end{pmatrix}.$$

Al evaluar en el punto de equilibrio  $E_0^*$ , resulta:

$$\begin{pmatrix} -D - \mu_1'(\lambda_1)(S_r - \lambda_1) & -D\gamma_1^{-1} & 0 & 0 \\ \mu_1'(\lambda_1)\gamma_1(S_r - \lambda_1) & 0 & 0 & 0 \\ D & 0 & -D - \mu_1'(\tilde{S})\frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & -\mu_1(\tilde{S})\gamma_1^{-1} \\ 0 & D & \mu_1'(\tilde{S})\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & \mu_1(\tilde{S}) - D \end{pmatrix}.$$

Para demostrar que  $E_0^*$  es localmente asintóticamente estable, estudiaremos los autovalores de esa matriz. Para eso calculamos las raíces del polinomio característico:

$$p(\sigma) = \sigma^2 + \{D + \mu'_1(\lambda_1)(S_r - \lambda_1)\}\sigma + \mu'_1(\lambda_1)\gamma_1(S_r - \lambda_1).$$

Finalmente, el resultado se obtiene de las desigualdades  $D + \mu'_1(\lambda_1)(S_r - \lambda_1) > 0$  y  $\mu'_1(\lambda_1)\gamma_1(S_r - \lambda_1) > 0$ .  $\square$

**Lema 3.2.** *El punto  $E_0^*$  es globalmente asintóticamente estable para el sistema (3.1), referido a la condición inicial  $x_{22}(0) = 0$ .*

DEMOSTRACIÓN. Como  $x_{22}(0) = 0$ , estudiaremos el sistema (3.10). En primer lugar, definiremos:

$$\begin{aligned} V_1(t) &= S_1(t) + \gamma_1^{-1}x_{11}(t) - S_r, \\ V_2(t) &= S_2(t) + \gamma_1^{-1}x_{21}(t) - S_r. \end{aligned}$$

De esta manera, el sistema (3.10) es equivalente a

$$(3.11) \quad \begin{cases} V_1' = -DV_1 & = f_1, \\ V_2' = DV_1 - DV_2 & = f_2, \\ x_{11}' = x_{11}[\mu_1(V_1 - \gamma_1^{-1}x_{11} + S_r) - D] & = f_3, \\ x_{21}' = x_{21}[\mu_1(V_2 - \gamma_1^{-1}x_{21} + S_r) - D] + Dx_{11} & = f_4, \\ (V_1, V_2, x_{11}, x_{21})(0) \in \text{Int}(\mathbb{R}_+^4); \end{cases}$$

donde  $f_i$  es función de la cuadrupla ordenada  $(V_1, V_2, x_{11}, x_{21})$ , para cada  $i = 1, \dots, 4$ .

Es fácil notar que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} V_i(t) = 0; \quad i = 1, 2.$$

Sea  $U_0 \in \text{Int}(\mathbb{R}_+^4)$ , un punto genérico. Definamos su conjunto  $\omega$ -límite [15]:

$$\omega(U_0) = \{(V_1, V_2, x_{11}, x_{21}) \in \mathbb{R}_+^4 : \exists \{t_n\}, t_n \rightarrow +\infty : \phi_{t_n}(U_0) \rightarrow (V_1, V_2, x_{11}, x_{21})\}.$$

donde  $\phi_t$  es el semiflujo correspondiente a la solución del sistema (3.11).

Como  $\lim_{t \rightarrow +\infty} V_i(t) = 0$ ,  $i = 1, 2$ , entonces para todo  $(V_1, V_2, x_{11}, x_{21}) \in \omega(U_0)$  se tiene que  $V_i = 0$ . Además, como  $x_{i1}(0) > 0$ , tenemos que  $x_{i1}(t) > 0$ , para cada  $t \geq 0$ .

Sea  $\tilde{Z} = (0, 0, \tilde{x}_{11}, \tilde{x}_{21}) \in \omega(U_0)$ . Dado que  $\omega(U_0)$  es invariante, se tiene que, el semiflujo correspondiente a (3.11) a través del punto  $\tilde{Z}$  sigue estando en dicho omega límite, es decir:

$$\phi_t(\tilde{Z}) \in \omega(U_0), \quad \text{para todo } t \geq 0.$$

Sea  $\tilde{z} = (\tilde{x}_{11}, \tilde{x}_{21})$  y denotemos por  $\varphi_t(\tilde{z})$  al semiflujo a través del punto  $\tilde{z}$  solución del sistema:

$$(3.12) \quad \begin{cases} x_{11}' = x_{11}[\mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_{11}) - D] & = f_1(x_{11}, x_{21}), \\ x_{21}' = x_{21}[\mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_{21}) - D] + Dx_{11} & = f_2(x_{11}, x_{21}), \\ x_{i1}(0) = \tilde{x}_{i1}, \quad i = 1, 2. \end{cases}$$

De esta manera, se tiene que:

$$\phi_t(\tilde{Z}) = (0, 0, \varphi_t(\tilde{z})); \text{ para todo } t \geq 0,$$

y por lo tanto:

$$(3.13) \quad (0, 0, \varphi_t(\tilde{z})) \in \omega(U_0); \text{ para todo } t \geq 0.$$

La matriz jacobiana de este sistema tiene las siguientes entradas:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial x_{11}} &= \mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_{11}) - D - \gamma_1^{-1}x_{11}\mu'_1(S_r - \gamma_1x_{11}), & \frac{\partial f_1}{\partial x_{21}} &= 0, \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_{11}} &= D, & \frac{\partial f_2}{\partial x_{21}} &= \mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_{21}) - D - \gamma_1^{-1}x_{21}\mu'_1(S_r - \gamma_1x_{21}). \end{aligned}$$

Por lo tanto, el sistema (3.12) es cooperativo (ver [43]). Además, las órbitas son acotadas. Entonces, por el Teorema 2.2. de [44] concluimos que no existen órbitas periódicas y el omega límite de un punto genérico es un solo equilibrio.

Para ver los equilibrios de este sistema, igualamos  $f_i$  a cero y obtenemos dos equilibrios:

$$E_1 = (0, 0) \text{ y } E_2 = \left( \gamma_1(S_r - \lambda_1), \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \right).$$

Al evaluar la matriz jacobiana en  $E_1$  se obtiene:

$$(3.14) \quad \begin{pmatrix} \mu_1(S_r) - D & 0 \\ D & \mu_1(S_r) - D \end{pmatrix}.$$

Como  $S_r > \lambda_1$ , se tiene que  $\mu_1(S_r) > D$ . Luego, los autovalores de dicha matriz evaluada en  $E_1$  son de parte real positiva. Entonces,  $E_1$  es repulsor.

Por lo tanto, si  $\tilde{U}_0$  es una condición inicial interior para el sistema (3.12) y  $\omega(\tilde{U}_0)$  es su conjunto omega límite, tenemos que

$$(3.15) \quad E_1 \cap \omega(\tilde{U}_0) = \emptyset.$$

Tanto  $E_1$  como  $\omega(\tilde{U}_0)$  son conjuntos invariantes y compactos. Como además son disjuntos, concluimos que el omega límite de un punto arbitrario en el cono positivo está contenido estrictamente en el interior de  $\mathbb{R}_+^2$ .

Al evaluar la matriz jacobiana en  $E_2$ , se obtiene:

$$(3.16) \quad \begin{pmatrix} -(S_r - \lambda_1)\mu'_1(\lambda_1) & 0 \\ D & \mu_1(\tilde{S}) - D - \mu'_1(\tilde{S})\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \end{pmatrix}.$$

Claramente, el primer valor propio es negativo puesto que  $\mu_1(\lambda_1) = D$ . El segundo valor propio también es negativo, en efecto, recordemos que  $\tilde{S}$  es el punto fijo de la función  $g(\cdot)$  definida en (2.7) y verifica  $\tilde{S} \in (0, \lambda_1)$ . Por lo tanto,  $E_2$  es localmente asintóticamente estable.

Como el omega límite de un punto genérico es un solo equilibrio,  $E_2$  es globalmente estable para el sistema (3.12).

Es decir,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi_t(\tilde{x}_{11}, \tilde{x}_{21}) = \lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi_t(\tilde{z}) = \left( \gamma_1(S_r - \lambda_1), \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \right) = E_2.$$

Por otra parte, recordemos que  $(0, 0, \varphi_t(\tilde{z}))$  pertenece a  $\omega(U_0)$ , para todo  $t \geq 0$  (ver (3.13)). Entonces, por la compacidad del conjunto omega límite, tenemos que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (0, 0, \varphi_t(\tilde{z})) \in \omega(U_0), \text{ para todo } t \geq 0,$$

es decir,

$$\tilde{E} := \left( 0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \right) \in \omega(U_0).$$

Además,  $\tilde{E}$  es localmente asintóticamente estable, puesto que  $E_0^*$  lo es (ver Lema anterior).

Entonces, como  $\tilde{E}$  es localmente asintóticamente estable y pertenece al conjunto  $\omega$ -límite de un punto genérico del semiflujo  $\phi_t$ , utilizando el Lema 2.7, concluimos que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \phi_t(U_0) \rightarrow \tilde{E}.$$

Finalmente, por la equivalencia topológica entre los sistemas (3.10) y (3.11), si  $\Phi_t(U_0)$  es el semiflujo asociado al sistema (3.10), tenemos que

$$\Phi_t(U_0) \rightarrow \left( \lambda_1, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \tilde{S}, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} \right).$$

Gracias a la condición inicial dada  $x_{22}(0) = 0$ , el sistema (3.10) es equivalente al sistema (3.1); con lo cual, finaliza la demostración.  $\square$

**2.2. Segundo Caso:**  $x_{22}(0) > 0$ . En esta subsección encontraremos el equilibrio del sistema y estableceremos la estabilidad de tal punto.

*2.2.1. Equilibrios.* El análisis de las isoclinas nulas para el sistema (3.1), junto con la condición inicial interior y la hipótesis  $\lambda_2 < \tilde{S}$ , entregan como único punto de equilibrio interior:

$$E^* = \left( \lambda_1, \gamma_1[S_r - \lambda_1], \lambda_2, \frac{D\gamma_1[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \frac{\gamma_2\mu_1(\lambda_2)[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right).$$

**Lema 3.3.** *Sea*

$$E^* = \left( \lambda_1, \gamma_1[S_r - \lambda_1], \lambda_2, \frac{D\gamma_1[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \frac{\gamma_2\mu_1(\lambda_2)[S_r - \lambda_1]}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right).$$

*Entonces,  $E^*$  es un punto interior del interior de  $\mathbb{R}_+^5$  si, y sólo si,  $\lambda_2 < \tilde{S}$ .*

**DEMOSTRACIÓN.** Las primeras cuatro coordenadas son claramente positivas. Por lo tanto, la afirmación de que  $E_*$  está en dicho conjunto interior es equivalente a:

$$\begin{aligned} 0 &< (\lambda_1 - \lambda_2) - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \\ \lambda_2 &< \lambda_1 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \\ \lambda_2 &< g(\lambda_2); \end{aligned}$$

donde la función  $g(\cdot)$  es aquella definida en (2.7). Notemos que la función  $g(\cdot)$  es estrictamente decreciente:

$$g'(S) = \frac{-\mu_1(S)(S_r - \lambda_1)(D - \mu_1(S)) - \mu_1'(S)\mu_1(S)(S_r - \lambda_1)}{[D - \mu_1(S)]^2} < 0.$$

Recordemos que, existe  $\tilde{S}$  tal que  $g(\tilde{S}) = \tilde{S}$ . Como  $g(\cdot)$  es estrictamente decreciente, la condición  $\lambda_2 < g(\lambda_2)$  es cumplida siempre y cuando

$$(3.17) \quad \lambda_2 < \tilde{S}.$$

Es decir, el punto  $E^*$  es interior siempre y cuando se cumpla la hipótesis dada.  $\square$

**Observación 3.1.** *Es preciso destacar, que la existencia de  $E^*$  puede interpretarse en términos de la concentración de sustrato limitante  $S_r$  que se ingresa al primer chemostato. En efecto, la última coordenada de  $E_*$  es positiva si y sólo si  $S_r$  verifica la desigualdad*

$$(3.18) \quad \lambda_1 < S_r < \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2).$$

La prueba de esta observación está contenida en la demostración del Teorema 3.1, que se da al final del capítulo.

Veamos, a continuación, cómo la relación de orden del valor  $\tilde{S}$  respecto de  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  determina la estabilidad de los puntos de equilibrio.

**Lema 3.4.** *Si  $\tilde{S} < \lambda_2$  entonces  $E_0^*$  es localmente asintóticamente estable.*

DEMOSTRACIÓN. La matriz jacobiana del sistema (3.1) es:

$$\begin{pmatrix} -D - \mu_1'(S_1)\gamma_1^{-1}x_{11} & -\mu_1(S_1)\gamma_1^{-1} & 0 & 0 & 0 \\ \mu_1'(S_1)x_{11} & \mu_1(S_1) - D & 0 & 0 & 0 \\ D & 0 & -D - \mu_1'(S_1)\gamma_1^{-1}x_{21} & -\mu_1(S_2)\gamma_1^{-1} & -\mu_2(S_2)\gamma_2^{-1} \\ 0 & D & \mu_1'(S_2)x_{21} & \mu_1(S_2) - D & 0 \\ 0 & 0 & \mu_2'(S_2)x_{22} & 0 & \mu_2(S_2) - D \end{pmatrix},$$

y al evaluar en el punto de equilibrio  $E_0^*$ , resulta:

$$\begin{pmatrix} -D - \mu_1'(\lambda_1)(S_r - \lambda_1) & -D\gamma_1^{-1} & 0 & 0 & 0 \\ \mu_1'(\lambda_1)\gamma_1(S_r - \lambda_1) & 0 & 0 & 0 & 0 \\ D & 0 & -D - \mu_1'(\tilde{S})\frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & -\mu_1(\tilde{S})\gamma_1^{-1} & -\mu_2(\tilde{S})\gamma_2^{-1} \\ 0 & D & \mu_1'(\tilde{S})\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})} & \mu_1(\tilde{S}) - D & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \mu_2(\tilde{S}) - D \end{pmatrix}.$$

Esta matriz tiene los mismos valores propios que la matriz variacional del sistema (3.10) evaluada en el equilibrio  $E_0^*$ , más el valor propio  $\mu_1(\tilde{S}) - D$ . Por lo tanto, todos tienen parte real negativa.  $\square$

**Lema 3.5.** Si  $\lambda_2 < \tilde{S}$  entonces  $E^*$  es localmente asintóticamente estable.

DEMOSTRACIÓN. Definamos

$$\begin{aligned} V_1(t) &= S_1(t) + \gamma_1^{-1}x_{11}(t) - S_r, \\ V_2(t) &= S_2(t) + \gamma_1^{-1}x_{21}(t) + \gamma_2^{-1}x_{22}(t) - S_r. \end{aligned}$$

De esta manera, el sistema (3.1) es equivalente a

$$(3.19) \quad \begin{cases} V_1' = -DV_1 & = f_1, \\ V_2' = DV_1 - DV_2 & = f_2, \\ x_{11}' = x_{11}[\mu_1(V_1 - \gamma_1^{-1}x_{11} + S_r) - D] & = f_3, \\ x_{21}' = x_{21}[\mu_1(V_2 - \gamma_1^{-1}x_{21} - \gamma_2^{-1}x_{22} + S_r) - D] + Dx_{11} & = f_4, \\ x_{22}' = x_{22}[\mu_2(V_2 - \gamma_1^{-1}x_{21} - \gamma_2^{-1}x_{22} + S_r) - D] & = f_5, \\ (S_1, x_{11}, V, x_{21}, x_{22})(0) \in \text{Int}(\mathbb{R}_+^5); \end{cases}$$

donde  $f_i$  es función de la quintupla ordenada  $(V_1, V_2, x_{11}, x_{21}, x_{22})$ , para cada  $i = 1, \dots, 5$ .

Notemos que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} V_i(t) = 0; \quad i = 1, 2.$$

De esta manera, el nuevo punto de equilibrio es

$$E^* = \left( 0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right).$$

Para estudiar la estabilidad local de dicho equilibrio, analicemos la matriz jacobiana asociada al nuevo sistema. Ella puede representarse mediante

$$\begin{pmatrix} -D & 0 & 0 & 0 & 0 \\ D & -D & * & * & * \\ * & 0 & * & 0 & 0 \\ 0 & * & D & * & * \\ 0 & * & 0 & * & * \end{pmatrix};$$

donde los asteriscos (\*) denotan cantidades no nulas.

Aprovechando los ceros de esta matriz, podemos ver fácilmente sus valores propios. Al eliminar la primera fila y la primera columna queda una matriz similar. Así, el primer valor propio es  $t_1 = -D$ :

$$\begin{pmatrix} -D & * & * & * \\ 0 & * & 0 & 0 \\ * & D & * & * \\ * & 0 & * & * \end{pmatrix}.$$

Nuevamente, aprovechamos la fila compuesta de más ceros: la segunda. Al eliminar la segunda fila y la segunda columna de esta nueva matriz, la matriz que queda tiene un valor propio dado por:

$$\begin{aligned}\frac{\partial f_3}{\partial x_{11}}(E^*) &= [\mu_1(V_1 - \gamma_1^{-1}x_{11} + S_r) - D - \gamma_1^{-1}x_{11}\mu_1'(V_1 - \gamma_1^{-1}x_{11} + S_r)](E^*), \\ &= \mu_1(\lambda_1) - D - (S_r - \lambda_1)\mu_1'(\lambda_1) < 0.\end{aligned}$$

Por lo tanto, para concluir la estabilidad local de  $E^*$  basta considerar los autovalores de la siguiente matriz ( $2 \times 2$ ), evaluada en dicho punto:

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_4}{\partial x_{21}}(E^*) & \frac{\partial f_4}{\partial x_{22}}(E^*) \\ \frac{\partial f_5}{\partial x_{21}}(E^*) & \frac{\partial f_5}{\partial x_{22}}(E^*) \end{pmatrix},$$

cuyas entradas son

$$\begin{aligned}\frac{\partial f_4}{\partial x_{21}}(E^*) &= \mu_1(\lambda_2) - D - \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}\mu_1'(\lambda_2), \\ \frac{\partial f_4}{\partial x_{22}}(E^*) &= -\frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{\gamma_2(D - \mu_1(\lambda_2))}\mu_1'(\lambda_2), \\ \frac{\partial f_5}{\partial x_{21}}(E^*) &= -\frac{\gamma_2}{\gamma_1} \left[ \lambda_1 - \lambda_2 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right] \mu_2'(\lambda_2) \text{ y} \\ \frac{\partial f_5}{\partial x_{22}}(E^*) &= - \left[ \lambda_1 - \lambda_2 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right] \mu_2'(\lambda_2).\end{aligned}$$

Sus autovalores son las raíces del polinomio:

$$p(z) = z^2 - (Tr)z + \Delta,$$

donde  $Tr$  y  $\Delta$  son su traza y su determinante, respectivamente. Así, los autovalores serán de parte real negativa, si  $Tr < 0$  y  $\Delta > 0$ .

i)  $Tr < 0$ .

Claramente,

$$\begin{aligned}\frac{\partial f_4}{\partial x_{21}}(E^*) &= (\mu_1(\lambda_2) - D) - \frac{D(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}\mu_1'(\lambda_2) < 0 \text{ y}, \\ \frac{\partial f_5}{\partial x_{22}}(E^*) &= - \left[ \lambda_1 - \lambda_2 - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right] \mu_2'(\lambda_2) < 0.\end{aligned}$$

Entonces, la traza es negativa.

ii)  $\Delta > 0$ .

Este determinante es negativo, siempre y cuando,

$$\frac{\partial f_4}{\partial x_{21}}(E^*) \frac{\partial f_5}{\partial x_{22}}(E^*) > \frac{\partial f_4}{\partial x_{22}}(E^*) \frac{\partial f_5}{\partial x_{21}}(E^*).$$

Y eso es equivalente a

$$D - \mu_1(\lambda_2) + \frac{D\mu'_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} > \frac{D\mu'_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)},$$

lo cual ocurre siempre, y cuando,  $D > \mu_1(\lambda_2)$ . Por lo tanto, el determinante es positivo. Entonces los autovalores de la matriz son de parte real negativa.  $\square$

**2.3. Persistencia Uniforme.** El objetivo de esta subsección es entregar cotas inferiores para las funciones  $x_{21}(t)$  y  $x_{22}(t)$ , soluciones del sistema (3.19).

**Lema 3.6.** *La función  $x_{21}(t)$  es uniformemente persistente. Más aún, se tiene que:*

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_{21}(t) \geq \gamma_1(S_r - \lambda_1).$$

DEMOSTRACIÓN. Sabemos que:

$$\begin{cases} x'_{21} = x_{21}[\mu_1(S_2) - D] + Dx_{11}, \\ x_{21}(0) > 0. \end{cases}$$

Como  $\mu_1(S_1) \geq 0$ , tenemos que  $[\mu_1(S_1) - D] \geq -D$ . Así entonces:

$$(3.20) \quad \begin{cases} x'_{21} \geq -Dx_{21} + Dx_{11}, \\ x_{21}(0) > 0. \end{cases}$$

Sea la ecuación diferencial ordinaria lineal:

$$\begin{cases} U' = -DU + Dx_{11}, \\ U(0) = x_{21}(0). \end{cases}$$

Notamos que, usando resultados clásicos de comparación (ver por ejemplo [18],[42]), se puede demostrar que las soluciones de la desigualdad (3.20) están acotadas inferiormente por  $U(t)$ :

$$x_{21}(t) \geq U(t).$$

Finalmente, la solución  $U(t)$  converge exponencialmente a  $x_{11}(t)$ ; que a su vez, converge a  $\gamma_1(S_r - \lambda_1)$ .  $\square$

**Observación 3.2.** *Es interesante notar que, gracias al subsidio a la especie de menor eficacia competitiva introducido en el segundo biorreactor, se logra que esta especie persista uniformemente; impidiendo su extinción. Más aún, ella persiste en una proporción mayor o igual a dicho subsidio; es decir, lo aprovecha sinérgicamente.*

**Lema 3.7.** *Si  $\lambda_2 < \tilde{S}$ , entonces, la función  $x_{22}(t)$  es uniformemente persistente.*

DEMOSTRACIÓN. Definamos la porción de hiperplano

$$\Sigma^* = \{(S_1, x_{11}, S_2, x_{21}, x_{22}) \in \mathbb{R}_+^5 : S_1 + \gamma_1^{-1} x_{11} - S_r + S_2 + \gamma_1^{-1} x_{21} + \gamma_2^{-1} x_{22} - S_r = 0\}.$$

Ella contiene al conjunto  $\omega$ -límite de toda órbita del sistema (3.1). Es decir,  $\Sigma^*$  es atractor global para dicho sistema; con lo cual, la órbita de cada condición inicial en el cono no negativo de  $\mathbb{R}_+^5$  converge a él.

Definiendo  $\Gamma^* := \{(S_1, x_{11}, S_2, x_{21}, x_{22}) \in \mathbb{R}_+^5 : x_{22} = 0\}$ , notamos que es invariante; pues si  $x_{22}(0) = 0$ , entonces

$$x'_{22} = x_{22}[\mu_2(S_2) - D] = 0.$$

Veamos que  $\Gamma^*$  es repulsor. Definamos la función  $W^* : \mathbb{R}^5 \rightarrow \mathbb{R}$  mediante:

$$W^*(S_1, x_{11}, S_2, x_{21}, x_{22}) = x_{22}.$$

Esta función cumple que es derivable, nula en la porción de hiperplano  $\Gamma^*$  y estrictamente positiva fuera de ella. Así, resulta ser una función de Lyapunov promediante. Además:

$$\begin{aligned} (W^*)' &= x'_{22} \\ &= x_{22}[\mu_2(S_2) - D] \\ &= W^*[\mu_2(S_2) - D]. \end{aligned}$$

Si la función

$$\varphi^*(S_1, x_{11}, S_2, x_{21}, x_{22}) := \mu_2(S_2) - D$$

satisface  $\varphi^*(E_i) > 0$ , para cada punto de equilibrio  $E_i$  perteneciente a  $\Gamma^*$ , dicho conjunto invariante resultará ser repulsor. Sólo tenemos un punto de equilibrio en  $\Gamma^*$ , encontrado al suponer que  $x_{22}(0) = 0$ :

$$E_0^* = \left( \lambda_1, \gamma_1(S_R - \lambda_1), \tilde{S}, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right).$$

La evaluación de  $\varphi^*$  en él da

$$\varphi^* \left( \lambda_1, \gamma_1(S_R - \lambda_1), \tilde{S}, \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right) = \mu_2(\tilde{S}) - D,$$

la cual es positiva si, y sólo si,  $\lambda_2 < \tilde{S}$ .

Como tenemos esa condición por hipótesis, gracias al Corolario 2 del Apéndice B concluimos que,  $\Gamma^*$  es repulsor.

Siendo  $\Gamma^*$  repulsor, para cualquier condición inicial  $z_0$  en el cono positivo  $\mathbb{R}_+^5$ , existe un  $\delta^* > 0$  tal que, la solución del sistema (3.1) junto a dicha condición inicial  $\phi_t(z_0) = (S_1(t), x_{11}(t), S_2(t), x_{21}(t), x_{22}(t))$  satisface:

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_{22}(t) \geq \delta^*.$$

□

**2.4. Comportamiento Global.** En esta subsección demostraremos el resultado principal del capítulo 3: el Teorema 3.1.

DEMOSTRACIÓN. (Teorema 3.1.)

Primero notemos que la desigualdad

$$S_r < \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2),$$

es equivalente a

$$\begin{aligned} S_r - \lambda_1 &< \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2), \\ \mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1) &< (D - \mu_1(\lambda_2))(\lambda_1 - \lambda_2), \\ \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} &< (\lambda_1 - \lambda_2), \\ 0 &< (\lambda_1 - \lambda_2) - \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}. \end{aligned}$$

Y de acuerdo con el Lema 3.3, obtenemos que la condición (3.8) es equivalente a  $\lambda_2 < \tilde{S}$ . Por lo tanto, interpretaremos la condición a) del Teorema 3.1 como  $\lambda_2 < \tilde{S}$  y la condición b) como  $\tilde{S} < \lambda_2$ .

De esta manera, lo que queremos demostrar es que si  $\lambda_2 < \tilde{S}$  entonces  $E^*$  es globalmente asintóticamente estable, y si por el contrario  $\tilde{S} < \lambda_2$  entonces  $E_0^*$  es globalmente asintóticamente estable.

Para eso definamos

$$\begin{aligned} V_1(t) &= S_1(t) + \gamma_1^{-1}x_{11}(t) - S_r, \\ V_2(t) &= S_2(t) + \gamma_1^{-1}x_{21}(t) + \gamma_2^{-1}x_{22}(t) - S_r. \end{aligned}$$

Entonces se verifica:

$$\begin{aligned} V_1' &= -DV_1, \\ V_2' &= DV_1 - DV_2. \end{aligned}$$

Dichas funciones convergen exponencialmente a cero:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} V_i(t) = 0; \quad i = 1, 2.$$

Mediante el cambio de variable anterior, (3.1) se transforma en:

$$(3.21) \quad \begin{cases} V_1' = -DV_1, \\ V_2' = DV_1 - DV_2 \\ x_{11}' = x_{11}[\mu_1(V_1 - \gamma_1^{-1}x_{11} + S_r) - D], \\ x_{21}' = x_{21}[\mu_1(V_2 - \gamma_1^{-1}x_{21} - \gamma_2^{-1}x_{22} + S_r) - D] + Dx_{11}, \\ x_{22}' = x_{22}[\mu_2(V_2 - \gamma_1^{-1}x_{21} - \gamma_2^{-1}x_{22} + S_r) - D], \\ (V_1, V_2, x_{11}, x_{21}, x_{22})(0) \in \mathbb{R}_+^5. \end{cases}$$

Sea  $U_0 \in \text{Int}(\mathbb{R}_+^5)$ , un punto genérico. Definamos

$$\omega(U_0) = \{(V_1, V_2, x_{11}, x_{21}, x_{22}) \in \mathbb{R}_+^5 : \exists \{t_n\}, t_n \rightarrow +\infty : \phi_{t_n}(U_0) \rightarrow (V_1, V_2, x_{11}, x_{21}, x_{22})\};$$

donde  $\phi_t$  es el semiflujo solución del sistema (3.21).

Como  $\lim_{t \rightarrow +\infty} V_i(t) = 0$ ,  $i = 1, 2$ , entonces para todo  $(V_1, V_2, x_{11}, x_{21}, x_{22})$  perteneciente a  $\omega(U_0)$  se tiene que  $V_i = 0$ .

De igual manera, sabemos que  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x_{11}(t) = \gamma_1(S_r - \lambda_1)$ ; entonces para todo  $(V_1, V_2, x_{11}, x_{21}, x_{22})$  perteneciente a  $\omega(U_0)$  se tiene que  $x_{11} = \gamma_1(S_r - \lambda_1)$ .

Sea  $\tilde{Z} = (0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \tilde{x}_{21}, \tilde{x}_{22}) \in \omega(U_0)$ . Dado que  $\omega(U_0)$  es invariante se tiene que, el semiflujo solución del sistema (3.21) a través del punto  $(\tilde{Z})$  sigue estando en dicho omega límite:

$$\phi_t(\tilde{Z}) \in \omega(U_0), \text{ para todo } t \geq 0.$$

Sea  $\tilde{z} = (\tilde{x}_{21}, \tilde{x}_{22})$  y sea  $\varphi_t(\tilde{z})$  el semiflujo a través del punto  $(\tilde{z})$  solución del sistema

$$(3.22) \quad \begin{cases} x'_{21} = x_{21}[\mu_1(S_r - \gamma_1^{-1}x_{21} - \gamma_2^{-1}x_{22}) - D] + D\gamma_1(S_r - \lambda_1), \\ x'_{22} = x_{22}[\mu_2(S_r - \gamma_1^{-1}x_{21} - \gamma_2^{-1}x_{22}) - D], \\ x_{2i}(0) = \tilde{x}_{2i}, \quad i = 1, 2. \end{cases}$$

De esta manera,

$$\phi_t(\tilde{Z}) = (0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \varphi_t(\tilde{z})); \text{ para todo } t \geq 0.$$

Y, por lo tanto,

$$(3.23) \quad (0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \varphi_t(\tilde{z})) \in \omega(U_0); \text{ para todo } t \geq 0.$$

El sistema (3.22) es idéntico al sistema (2.18) estudiado en el Teorema 2.1, cambiando  $x_{2i}$  por  $x_i$ ,  $i = 1, 2$ . Entonces, el sistema (3.22) tiene dos equilibrios:

$$\begin{aligned} E_{1,0} &= \left( \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right), \quad y \\ E_{2,0} &= \left( \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right) \end{aligned}$$

Como vimos en Teorema 2.1, la estabilidad de dichos equilibrios se analiza en dos casos:  $\tilde{S} < \lambda_2$  y  $\tilde{S} > \lambda_2$ .

*Caso i) :  $\tilde{S} < \lambda_2$ .*

En este caso,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi_t(\tilde{z}) = E_{1,0}.$$

Por otra parte, recordemos que  $(0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \varphi_t(\tilde{z}))$  pertenece a  $\omega(U_0)$ , para todo  $t \geq 0$  (ver 3.23). Entonces, por la compacidad del conjunto omega límite, tenemos que

$$\begin{aligned} &\lim_{t \rightarrow +\infty} (0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \varphi_t(\tilde{z})) \in \omega(U_0), \text{ para todo } t \geq 0; \\ \text{i.e., } \tilde{E} &:= \left( 0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\tilde{S})}, 0 \right) \in \omega(U_0). \end{aligned}$$

Además,  $\tilde{E}$  es localmente asintóticamente estable, puesto que  $E_0^*$  lo es. (ver Lema 3.4).

Entonces, como  $\tilde{E}$  es localmente asintóticamente estable y pertenece al conjunto  $\omega$ -límite de un punto genérico del semiflujo  $\phi_t$ , utilizando el Lema 2.7, concluimos que

$$\phi_t(U_0) \rightarrow \tilde{E}.$$

Finalmente, por la equivalencia topológica entre los sistemas (3.1) y (3.21), si  $\Phi_t(U_0)$  es el semiflujo asociado al sistema (3.1), tenemos que

$$\Phi_t(U_0) \rightarrow E_0^*.$$

*Caso ii) :  $\lambda_2 < \tilde{S}$ .*

En esta circunstancia,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \varphi_t(\tilde{z}) = E_{2,0}.$$

Nuevamente,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \varphi_t(\tilde{z})) \in \omega(U_0), \text{ para todo } t \geq 0;$$

*i.e.,*

$$\hat{E} := \left( 0, 0, \gamma_1(S_r - \lambda_1), \frac{D\gamma_1(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)}, \gamma_2(\lambda_1 - \lambda_2) - \gamma_2 \frac{\mu_1(\lambda_2)(S_r - \lambda_1)}{D - \mu_1(\lambda_2)} \right) \in \omega(U_0).$$

Además,  $\hat{E}$  es localmente asintóticamente estable, dado que  $E^*$  lo es. (ver Lema 3.5).

Entonces, como  $\hat{E}$  es localmente asintóticamente estable y pertenece al conjunto  $\omega$ -límite de un punto genérico del semiflujo  $\phi_t$ , utilizando el Lema 2.7, concluimos que

$$\phi_t(U_0) \rightarrow \hat{E}.$$

Por la equivalencia entre los sistemas (3.1) y (3.21), si  $\Phi_t(U_0)$  es el semiflujo asociado al sistema (3.1), tenemos que

$$\Phi_t(U_0) \rightarrow E^*.$$

□

**2.5. Interpretación ecológica de los resultados.** Es importante señalar lo significativa que es la condición (3.8) en términos del éxito del subsidio introducido para garantizar la coexistencia de ambas especies. Ese subsidio  $S_r$  debe ser lo suficientemente grande,  $\lambda_2 < S_r$ , para que no muera el competidor dominado  $x_{21}$ , pero no excesivamente grande para que muera el competidor dominante  $x_{22}$ :

$$S_r < \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2).$$

Esa es la única manera de garantizar coexistencia entre ambas especies, a través de el mecanismo aquí presentado.

En palabras simples, este mecanismo de subsidio a la especie de menor eficiencia competitiva  $x_1$  exige controlar la medida de este aporte:  $\gamma_1(S_r - \lambda_1)$ , y eso se logra controlando el único parámetro manipulable:  $S_r$ . Si es muy pequeño, menor que  $\lambda_1$ , no alcanza a ser un aporte, pues, la dilución en el primer biorreactor supera la tasa de crecimiento de la especie  $x_1$ , lo cual deviene en la extinción de dicha especie; si por el contrario, es muy grande, y no cumple la segunda desigualdad (3.8), entonces la excesiva ayuda a la especie dominada la hace prevalecer por sobre la especie dominadora, causando la extinción de esta última (es decir, invierte la relación dominador/dominado entre las especies en competencia).

En resumen, la coexistencia se obtiene en un intervalo admisible para  $S_r$ :

$$\left( \lambda_1, \lambda_1 + \frac{D - \mu_1(\lambda_2)}{\mu_1(\lambda_2)}(\lambda_1 - \lambda_2) \right);$$

fuera del cual el sistema deviene en exclusión competitiva.

- Para valores menores de  $S_r$ , se extingue la especie de menor eficiencia competitiva y la otra persiste uniformemente.

- Para valores mayores de  $S_r$ , se extingue la especie de mayor eficiencia competitiva y la otra persiste uniformemente.

**2.6. Ejemplo numérico.** Consideremos el sistema (3.1) con los parámetros<sup>1</sup>:

$$(3.24) \quad D = 0,2[l/h], \quad \gamma_1 = 10, \quad \text{y} \quad \gamma_2 = 2.$$

y las funciones  $\mu_i$  de tipo: Michaelis-Menten [43]:

$$(3.25) \quad \mu_1(s) = \frac{1,6[1/h]s}{0,2[mg/l] + s} \quad \text{y} \quad \mu_2(s) = \frac{1,4[1/h]s}{0,03[mg/l] + s}$$

cuyos parámetros han sido usados en [39], por lo tanto obtenemos la siguientes concentraciones críticas  $\lambda_i$  ( $i = 1, 2$ ):

$$\lambda_1 = 0,028571 \quad \text{y} \quad \lambda_2 = 0,005.$$

Por el Teorema 3.1, también sabemos que si  $S_r$  satisface las desigualdades:

$$0,028571 = \lambda_1 < S_R < \lambda_1 + \frac{(\lambda_1 - \lambda_2)(D - \mu_1(\lambda_2))}{\mu_1(\lambda_2)} = 0,1258013,$$

entonces tenemos la *coexistencia competitiva* entre las dos especies. La figura 2 muestra una simulación numérica con condición inicial (0,001, 0,1, 0,1, 0,1, 0,05) y  $S_R = 0,1[mg/l]$ .

Finalmente, sabemos que si  $S_R$  satisface la desigualdad:

$$\lambda_1 + \frac{(\lambda_1 - \lambda_2)(D - \mu_1(\lambda_2))}{\mu_1(\lambda_2)} = 0,1258013 < S_R,$$

entonces la primera especie sobrevive mientras que la segunda desaparece. La figura 3 muestra una simulación numérica con condición inicial (0,001, 0,1, 0,1, 0,1, 0,05) y  $S_r = 0,14$ .

<sup>1</sup>l, h y mg denotan litros, horas y miligramos respectivamente

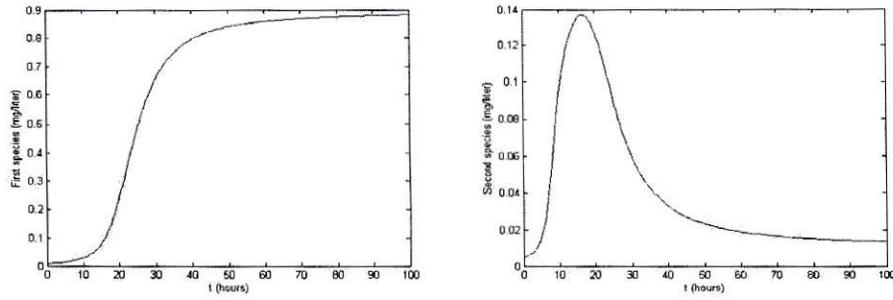


FIGURA 2. Solución en el segundo chemostato con parametros (3.24), funciones (3.25) y concentración de sustrato limitante  $s_0 = 0,1[mg/l]$ .

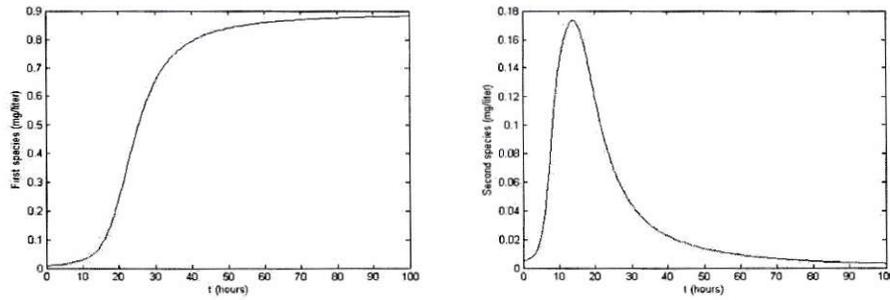


FIGURA 3. Solución en el segundo chemostata con parámetros (3.24), funciones (3.25) y concentración de sustrato limitante  $S_r = 0,14[mg/l]$ .



## Funciones de Lyapunov Promediantes

### 1. Conceptos Básicos

**Definición A.1.** Sea  $(X, d)$  un espacio de Banach, de dimensión finita. Un flujo en  $X$  es una aplicación  $\phi: \mathbb{R} \times X \rightarrow X$  que cumple las siguientes condiciones:

- i)  $\phi$  es una función continua,
- ii)  $\phi(0, x) = x$  para cada  $x \in X$ ,
- iii)  $\phi(t, \phi(s, x)) = \phi(t + s, x)$  para cada  $x \in X$  y para cada  $s, t \in \mathbb{R}$ .

Si reemplazamos  $\mathbb{R}$  por  $\mathbb{R}_+$ , entonces  $\phi$  define un *semiflujo* en  $X$ .

En nuestro contexto, nos enfocaremos en considerar  $\phi_t(U_0)$ , el flujo a través de un punto dado  $U_0 \in X$ . Así  $\phi_{(\cdot)}(U_0): \mathbb{R} \rightarrow X$ .

**Definición A.2.** Un conjunto  $M \subseteq X$  es:

- Invariante bajo el flujo  $\phi$  si  $\phi_t(m) \in M$  para cada  $m \in M$  y  $t \in \mathbb{R}$ .
- Positivamente Invariante bajo el semiflujo  $\phi$  si  $\phi_t(m) \in M$  para cada  $m \in M$  y  $t \in \mathbb{R}_+$ .

**Definición A.3.** Sea  $x_0 \in X$ . El  $\omega$ -límite y el  $\alpha$ -límite de  $x_0$  están definidos respectivamente como:

$$\begin{aligned} \omega(x_0) &= \{y \in X : \exists (t_n) \nearrow +\infty, \phi_{t_n}(x_0) \rightarrow y, \text{ cuando } n \rightarrow +\infty\}, \\ \alpha(x_0) &= \{z \in X : \exists (t_n) \searrow -\infty, \phi_{t_n}(x_0) \rightarrow z, \text{ cuando } n \rightarrow +\infty\}. \end{aligned}$$

Finalmente, diremos que,  $M \subseteq X$  compacto y positivamente invariante es *repulsor* si  $\omega(x_0) \notin M$  para cada  $x_0 \in X$ .

### 2. Funciones de Lyapunov Promediantes

Consideremos, igual que antes,  $(X, d)$  un espacio de Banach y  $M \subseteq X$  repulsor.

**Definición A.4.** [20],[21] Una función de Lyapunov promediante  $W: X \rightarrow \mathbb{R}_+$  es una función continua en  $X$ , diferenciable en todas las órbitas de algún flujo definido en  $X$ , que se anula solamente en  $M$ . Es decir,  $W(x) = 0$  si y solo si  $x \in M$ .

### 3. Criterio de Persistencia Uniforme

**Teorema A.1.** Sea  $W: X \rightarrow \mathbb{R}$  una función de Lyapunov promediante. Si existe una función continua  $\Psi: X \rightarrow \mathbb{R}$ , tal que  $W'(x) \geq W(x)\Psi(x)$  para cada  $x \in X$ , y para todo  $x \in M$  existe un  $T > 0$  tal que:

$$(A.1) \quad \int_0^T \Psi(\phi_t) dt > 0,$$

entonces  $M$  es un repulsor.

**Demostración:** Ver, por ejemplo, [20] y [21].

**Corolario A.1.** *Sea  $W : X \rightarrow \mathbb{R}$  una función de Lyapunov promediante. Si existe una función continua  $\Psi : X \rightarrow \mathbb{R}$ , tal que  $W'(x) \geq W(x)\Psi(x)$  para cada  $x \in X$ , y*

$$(A.2) \quad \Psi(E_i) > 0, \quad \text{para cada } i \text{ tal que: } E_i \in M.$$

*Entonces,  $M$  es un repulsor.*

## Sistemas Dinámicos Monótonos.

Consideremos un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo, junto a una condición inicial  $X_0$ .

$$(B.1) \quad \begin{cases} x'_1 = f_1(x_1, \dots, x_n), \\ \vdots \\ x'_n = f_n(x_1, \dots, x_n), \\ (x_1, \dots, x_n)(0) = X_0. \end{cases}$$

donde las funciones  $f_i$  son continuamente diferenciables.

Las soluciones del sistema de ecuaciones, como funciones de  $t$ , generan un sistema dinámico, dado por

$$\Phi_t(X_0) = (f_1(t), \dots, f_n(t)).$$

En este caso la dinámica es generada al considerar como variables la condición inicial  $X_0$  y el parámetro  $t$ . Llamaremos flujo a dicho sistema dinámico.

**Definición B.1.** Sea  $X = (x_1, \dots, x_n)$  e  $Y = (y_1, \dots, y_n)$  dos vectores de  $\mathbb{R}^n$ . Diremos que  $X \leq Y$  si  $x_i \leq y_i$ , para cada  $i = 1, \dots, n$ .

Equivalentemente,  $X \leq Y$  si  $(Y - X)$  pertenece a  $\mathbb{R}_+^n$ , el cono no negativo de  $\mathbb{R}^n$ .

**Definición B.2.** El sistema dinámico descrito por el flujo  $\Phi$  es monótono si  $X \leq Y$  implica que  $\Phi_X(t) \leq \Phi_Y(t)$ , para cada  $t$ .

**Definición B.3.** Diremos que el sistema (B.1) es cooperativo si

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(x) \geq 0; \quad i \neq j, \quad \text{para todo } x \in X.$$

Si la desigualdad se invierte, el sistema se denomina competitivo.

**Definición B.4.** Sea  $x_0 \in X$ . La órbita hacia adelante  $\gamma^+(x_0)$  y la órbita hacia atrás  $\gamma^-(x_0)$  están definidos respectivamente como:

$$\begin{aligned} \gamma^+(x_0) &= \{y \in X : \exists t \in \mathbb{R}_+, \phi_t(x_0) = y\}, \\ \gamma^-(x_0) &= \{z \in X : \exists t \in \mathbb{R}_-, \phi_t(x_0) = z\}. \end{aligned}$$

El siguiente resultado es muy útil para caracterizar la dinámica de un sistema en el plano. Él es el Teorema 2.2 del Capítulo 3. de [44].

**Teorema B.1.** *Sea el sistema (B.1) definido en  $D$ , un dominio en  $\mathbb{R}^2$ , competitivo o cooperativo. Si  $X(t)$  es una solución definida para todo  $t \geq 0$  ( $t \leq 0$ ), entonces existe un  $T \geq 0$  tal que para cada  $i = 1, 2$ ,  $x_i(t)$  es monótona en  $t \geq T$  ( $t \leq -T$ ). En particular, si la órbita hacia adelante de la condición inicial  $\gamma^+(X(0))$  (la órbita hacia atrás de la condición inicial  $\gamma^-(X(0))$ ) tiene clausura compacta en  $D$ , entonces  $\omega(X(0))$  ( $\alpha(X(0))$ ) es un único punto de equilibrio.*

## Bibliografía

- [1] J.F. Andrews. A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibitory substrates. *Biotechnol. Bioeng.*, 10:707-723, 1968.
- [2] J. Arino, J.L. Gouzé & A. Sciandra. A discrete, size-structured model of phytoplankton growth in the chemostat. Introduction of inhomogeneous cell division size. *J. Math. Biol.*, 45(4):313-336, 2002.
- [3] O. Bernard. Étude expérimentale et théorique de la croissance de *Dunaliella tertiolecta* (chlorophyceae) soumise à une limitation variable de nitrate, utilisation de la dynamique transitoire pour la conception et validation de modèles. PhD thesis, Université Paris VI, 1995.
- [4] B. Boon & H. Laudelot. Kinetics of nitrite oxidation by *Nitrobacter winogradskyi*. *Biochem. J.*, 85:440-447, 1962.
- [5] J.L. Calvet, A. Dourado & Y. Sevely. Commande numérique répartie des fermenteurs en cascade. *RAIRO Automatique*, 18(2):191-207, 1984.
- [6] W. A. Coppel, *Stability and Asymptotic Behavior of Differential Equations*. Heath, Boston, 1965.
- [7] P.J. Darlington. Competition, competitive repulsion and coexistence. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, Vol.69, 227-231, 1978.
- [8] P. De Leenheer & H. Smith. Feedback control for chemostat models. *J. Math. Biol.* Vol.46, 48-70, 2003.
- [9] P.J. Den Boer. The present status of the competitive exclusion principle. *Trends in ecology & evolution.*, Vol.1, 25-28, 1986.
- [10] S. Dikshitulu, B.C. Baltzis, G.A. Lewandowski & S. Pavlou. Competition between two microbial populations in a sequencing fed-batch reactor: Theory, experimental verification, and implications for waste treatment applications. *Biotechnol. Bioeng.*, Vol.42, 643-656, 2004.
- [11] V.H. Edwards. The influence of high substrate concentrations on microbial kinetics. *Biotechnol. Bioeng.*, 12:679-712, 1970.
- [12] F.R. Gantmacher. *Applications of the Theory of Matrices*, Interscience Publishers, Inc., New York, 1959.
- [13] J.L. Gouzé & G. Robledo. Feedback control for nonmonotone competition models. *Nonlinear Analysis Real World Applications* Vol.6, 671-690, 2003.
- [14] J.P. Grivet. Nonlinear Population Dynamics in The Chemostat. *IEEE Computational Science and Engineering*, Vol. 3, 48-55, 2001.
- [15] J.K. Hale. *Asymptotic Behavior of Dissipative Systems*. Mathematical surveys and monographs. American Mathematical Society, 1988.
- [16] S.R. Hansen & S.P. Hubell. Single nutrient microbial competition: Agreement between experimental and forecast outcomes. *Science.*, Vol. 207, 1491-1493, 1980.
- [17] G. Hardin. Competitive exclusion principle. *Science*. Vol.131, 1292-1297, 1960.
- [18] P. Hartman. *Ordinary Differential Equations*. Science. John Wiley & Sons, Inc., 1964.
- [19] M.W. Hirsch, S. Smale & R. Devaney. *Differential Equations, Dynamical Systems, and an Introduction to Chaos*. Academic Press, 2004.
- [20] J. Hofbauer. A general cooperation Theorem for hipercycles. *Mh. Math.* Vol. 91, 233-240, 1981.
- [21] J. Hofbauer. A Unified Approach to Persistence, *Acta Applicandae Mathematicae*. Vol.14, 11-22, 1989.
- [22] S.B. Hsu & P. Waltman. On a system of reaction-diffusion equations arising from competition in an unstirred chemostat. *SIAM J. Appl. Math.*, Vol.53, 1026-1044, 1993.
- [23] L. Imhof & S. Walcher. Exclusion and persistence in deterministic and stochastic chemostat models. *J. Differential Equations*. Vol.217, 26-53, 2005.

- [24] Y. Ito. Some notes on competitive exclusion principle. *Researches in population ecology*. Vol.13, 46-54, 1971.
- [25] J.L. Jost, J.F. Drake, H.M. Tsuchiya & A.G. Frederikson. Interactions of *Tetrahymena pyriformis*, *Escherichia coli*, *Azotobacter vinelandii* and glucose in a minimal medium. *J. Bacteriol.* Vol.113, 834-840, 1973.
- [26] C.W. Kemp, S.A. Robrish, M.A. Curtis, S.A. Sharer & W.H. Bowen. Application of a competition model to the growth of *Streptococcus mutans* and *Streptococcus sanguinis* in binary continuous culture. *Appl. Environ. Microbiol.*, Vol.45, 1277-1282, 1983.
- [27] J. Keymer, M.A. Fuentes & P.A. Marquet. Diversity emerging: from competitive exclusion to neutral coexistence in ecosystems. *Theoretical Ecology*, Vol.5, 457-463, 2012.
- [28] C.K. Mathews & K.E. van Holdem. *Biochemistry*. Benjamin Cummings Publishing, Redwood City, Calif., 339-362, 1990.
- [29] R. McGehee & R. Armstrong. Some mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion. *J. Differential Equations.*, Vol.23, 30-52, 1977.
- [30] G. Meszéna, M. Gyllenberg, L. Pastor & J.A. Metz. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theoretical Population Biology*, Vol.69, 68-87, 2006.
- [31] J. Monod. La technique de culture continue théorie et applications, *Ann. Inst. Pasteur*, Vol. 79, pp. 390-410, 1950.
- [32] J. Monod. Recherche sur le croissance des cultures bactériennes. Número 911, *Actualités Scientifiques et industrielles*. Hermann, deuxième édition, 1942.
- [33] A. Novick & L. Slizard. Description of the chemostat, *Science* 112:715-716, 1950.
- [34] C. Neill, T. Daufresne & C.G. Jones. A competitive coexistence principle? *Oikos.*, Vol.118, 1570-1578, 2009.
- [35] S. Pavlou. Microbial competition in bioreactors. *Chemical Industry and Chemical Engineering Quarterly.*, Vol.12, 71-81, 2006.
- [36] J. Posten & F. Cooney. Growth of microorganisms, capítulo 3, páginas 111-162. Volumen 1 de Rehm y Reed [38], segunda edición, 1993.
- [37] E. Postma, A. Kuiper, W.F. Tomasouw, W.A. Scheffers & J.P. Van Dijken. Competition for glucose between the yeasts *Saccharomyces cerevisiae* and *Candida utilis*. *Appl. Environ. Microbiol.*, Vol.55, 3124-3220, 1989.
- [38] H.J. Rehm & G. Reed, editors. *Biotechnology: Biological and Biochemicals fundamentals*, volumen 1. VCH, segunda edición, 1991.
- [39] G. Robledo, F. Gognard & J.L. Gouzé. Global stability for a model of competition in the chemostat with microbial inputs. *Nonlinear Anal. Real World Appl.*, 13 (2012) 582-598.
- [40] G. Robledo. *Quelques Résultats sur la Commande du Chemostat*. PhD tesis, Université de Nice, 2006.
- [41] E. Roxin. *Ecuaciones diferenciales ordinarias y teoría de control, tomo 1*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, 1968.
- [42] J. Szarski. *Differential Inequalities*. Polish Scientific Publishers, Warszawa 1965.
- [43] H.L. Smith & P. Waltman, *The Theory of the Chemostat. Dynamics of Microbial Competition*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 1995.
- [44] H.L. Smith, *Monotone Dynamical Systems: an Introduction to the Theory of Competitive and Cooperative Systems*. AMS, Providence RI, 1995.
- [45] W. Sokol & J.A. Howell. Kinetic of phenol oxidation by washed cells. *Biotechnol. Bioeng.*, 23:2039-2049, 1981.
- [46] U. Sommer. Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Archiv fur Hydrobiologie*. Stuttgart., Vol.96, 399-416, 1983.
- [47] I. Vatcheva, O. Bernard, H. De Jong, & N. Mars. Experiment selection for the discrimination of semi-quantitative models. To appear in *Artificial Intelligence*.
- [48] C. Vialas. *Modélisation et contribution à la conception d'un procédé biotechnologique*. PhD tesis, Institut National Polytechnique de Grenoble, 1984.
- [49] G.S.K. Wolkowicz & X.-Q. Zhao, N -Species Competition in a Periodic Chemostat. *Differential Integral Equations.*, Vol.11, 465-491, 1998.
- [50] X-Q. Zhao. *Dynamical Systems in Population Biology*. Springer-Verlag, New York, 2003.