



Universidad Politécnica  
de Madrid

**Escuela Técnica Superior de  
Ingenieros Informáticos**



Grado en Matemáticas e Informática

Trabajo Fin de Grado

**Modelización y Estudio  
de la Dinámica de Quimiostatos**

Autora: Lucía Águeda Valbuena García  
Tutor: Javier López de la Cruz

Madrid, Junio - 2023

Este Trabajo Fin de Grado se ha depositado en la ETSI Informáticos de la Universidad Politécnica de Madrid para su defensa.

*Trabajo Fin de Grado*  
*Grado en Matemáticas e Informática*

*Título: Modelización y Estudio de la Dinámica de Quimiostatos*  
*Junio - 2023*

*Autora:* Lucía Águeda Valbuena García  
*Tutor:* Javier López de la Cruz  
Departamento de Matemática Aplicada a las TIC  
Escuela Técnica Superior de Ingenieros Informáticos  
Universidad Politécnica de Madrid

# Resumen

El modelado y estudio matemático juegan un papel muy importante en la comprensión del mundo que nos rodea y sus fenómenos. Además de incluirse en diversas áreas, cada vez son más sus aplicaciones y líneas de investigación. Un claro ejemplo de la utilidad de las Matemáticas para la anticipación y evolución de fenómenos son los modelos de biorreactores. En este trabajo, nos enfocaremos en un tipo específico de biorreactor, el quimiostato.

Los quimiostatos son sistemas utilizados principalmente en laboratorios para el cultivo y producción de microorganismos. Estos dispositivos cuentan con tres tanques conectados entre sí, que denominamos botella de alimentación, recipiente de cultivo y recipiente colector. Para una visión general de su funcionamiento, el alimento es trasladado de la botella de alimentación al tanque de cultivo, donde se llevará a cabo la reacción biológica, los microorganismos se alimentarán y producirá el crecimiento de la población. Además, para mantener el volumen de este recipiente constante, se sacará un exceso hacia el recipiente colector.

Estos dispositivos han sido utilizados y estudiados desde su invención en los años 50, cuando inicialmente pretendían servir para la supervisión y el seguimiento del crecimiento de poblaciones microbianas, hasta su uso hoy en día en numerosos procesos y tan variados como el tratamiento de aguas residuales, energías renovables, producción de antibióticos o procesos de fermentación, entre otros.

Asimismo, aplicando modelos matemáticos a estos sistemas experimentales es posible obtener una predicción basada en sus parámetros, notablemente fiable y realista, sobre la evolución de los nutrientes y las especies participantes, de modo que los científicos especialistas pueden servirse de estos datos para obtener la situación de cultivo deseada de manera eficaz y precisa.

Los trabajos matemáticos sobre el quimiostato, basados en la conocida Teoría del quimiostato, cuentan con décadas de desarrollo e investigaciones. Más concretamente, parte de su interés radica en reproducir con gran exactitud experimentos reales y servir de base para abordar situaciones más complejas.

En este proyecto, presentaremos más en detalle los principales aspectos biológicos de los quimiostatos y el estudio de su modelo como un sistema diferencial. Como resultado, obtendremos conclusiones sobre su existencia, unicidad, puntos de equilibrio y estabilidad, lo que nos permitirá establecer condiciones sobre

---

la evolución de los microorganismos, especialmente para mejorar su desarrollo y evitar la extinción de los mismos. Por otra parte, estos modelos se aplicarán a experimentos que involucren tanto una como varias especies, lo que conducirá a conclusiones sobre la exclusión mutua y competición de varias especies. Finalmente, se presentarán simulaciones que ilustren cada caso en función de sus parámetros, teniendo en cuenta las interpretaciones, no sólo matemáticas, sino también biológicas de los resultados.

# Abstract

Mathematical models and numerical studies play an important role in understanding the world around us. Apart from being included in countless fields, their number of applications and research areas is continually expanding. Bioreactors are a clear example of the importance of Mathematics predicting the evolution of different phenomena. In this study, we focus on a kind of bioreactor, the chemostat.

The chemostat is an experimental device used for microorganism cultures. These devices are composed by three interconnected tanks called feed bottle, culture vessel and collection vessel. For an overview of its operating mode, the nutrient is transferred from the feed bottle to the culture vessel, where biological reactions and species growth take place. Additionally, an excess is removed from the culture vessel to the collection vessel in order to maintain a constant volume.

These devices have been subject of study since their invention in the 1950s when they were pretended to track the development of bacterial populations. Currently, they have considerable uses such as wastewater treatment processes, sustainable energies, antibiotic production and fermentation processes, to name just a few examples.

Furthermore, the application of mathematical models in these laboratory systems will provide very reliable predictions of substrate and culture evolution based on specific parameters. Specialists can use these models to achieve the desired conditions of the experiment.

The mathematical studies belonging to chemostats, which are based on the well-known Chemostat Theory, have been investigated for many decades. Specifically, their interest lies in the accurate recreation of real situations and the possibility to approach more difficult cases.

In this Degree Final Project, we introduce the most important biological aspects of chemostats as well as their modelling through a system of differential equations. As a result, we will obtain relevant statements about existence, uniqueness, equilibriums and stability of solutions, in order to enhance the survival of the species. Moreover, we consider the case in which these models involve more than one species, that will reveal results of mutual exclusion and competition between them. Finally, we include numerical simulations of each result for a better understanding, in addition to their essential biological interpretations.



# Tabla de contenidos

<b>1. Introducción</b>	<b>1</b>
<b>2. Biorreactores y sus aspectos biológicos</b>	<b>5</b>
2.1. Definición y clasificación de los biorreactores . . . . .	5
2.2. Una primera modelización de los biorreactores . . . . .	6
2.2.1. Parámetros y reacciones químicas involucradas . . . . .	6
2.2.2. Ecuaciones del quimiostato . . . . .	7
2.2.3. Cinética del modelo . . . . .	10
<b>3. Modelo con una especie</b>	<b>13</b>
3.1. Modelización y estudio del sistema . . . . .	13
3.1.1. Propiedades del modelo . . . . .	14
3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad . . . . .	16
3.2.1. Función de consumo de tipo Monod . . . . .	16
3.2.1.1. Puntos de equilibrio . . . . .	17
3.2.1.2. Estabilidad local . . . . .	18
3.2.1.3. Estabilidad global . . . . .	19
3.2.2. Función de consumo de tipo Haldane . . . . .	22
3.2.2.1. Puntos de equilibrio . . . . .	23
3.2.2.2. Estabilidad local . . . . .	24
3.2.2.3. Estabilidad global . . . . .	25
3.3. Simulaciones numéricas . . . . .	29
3.3.1. Simulaciones para el tipo Monod . . . . .	30
3.3.2. Simulaciones para el tipo Haldane . . . . .	31
3.4. Otros modelos y ampliaciones . . . . .	33
3.4.1. Proporcionando biomasa al tanque de cultivo . . . . .	34
3.4.2. Pérdida de biomasa . . . . .	35
3.4.3. Crecimiento dependiente de la densidad de la población . . . . .	36
3.4.4. Influencia de la densidad del sustrato en el rendimiento . . . . .	37
<b>4. Modelo con varias especies</b>	<b>39</b>
4.1. Función de consumo de tipo Monod . . . . .	39
4.1.1. Puntos de equilibrio . . . . .	40
4.1.2. Estabilidad local . . . . .	40
4.1.3. Dinámica de la exclusión competitiva entre especies . . . . .	42
4.1.3.1. Las funciones de consumo son “siempre cercanas” . . . . .	43

4.1.3.2. Las funciones de consumo cercanas en un entorno del punto de equilibrio . . . . .	44
4.1.4. Estabilidad global . . . . .	44
4.1.4.1. Algunos resultados previos . . . . .	44
4.1.4.2. Demostración de la estabilidad global para el caso general . . . . .	46
4.2. Función de consumo de tipo Haldane . . . . .	49
4.2.1. Puntos de equilibrio y estabilidad . . . . .	50
4.2.2. Exclusión competitiva . . . . .	50
4.3. Simulaciones numéricas . . . . .	51
4.3.1. Simulaciones para el tipo Monod . . . . .	51
4.3.2. Simulaciones para el tipo Haldane . . . . .	53
<b>5. Análisis de impacto</b>	<b>55</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>59</b>

# Capítulo 1

## Introducción

Un quimiostato, como ya introdujimos, es un dispositivo de laboratorio que cuenta con tres recipientes conectados mediante un sistema de bombeo, que proporciona un flujo del primer tanque al segundo y del segundo al tercero (ver Figura 1.1). El primero de ellos, denominado *botella de alimentación*, contiene los nutrientes necesarios para los microorganismos que se encuentran en el segundo recipiente, el *medio de cultivo o medio de reacción*. En este se lleva a cabo el proceso de nutrición y las reacciones implicadas. El exceso de este tanque se evacua al tercero, el *recipiente colector*, al que llegan tanto especies como su alimento y otras sustancias generadas por los mismos.

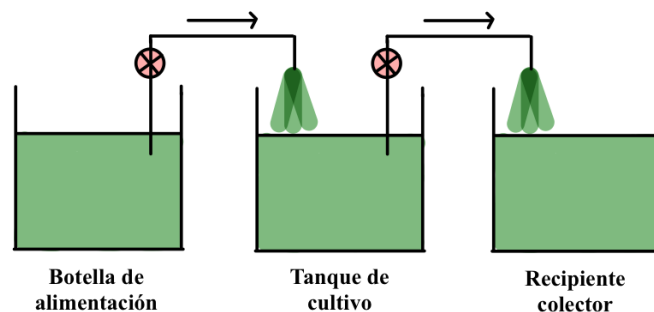


Figura 1.1: Representación esquemática de un quimiostato.

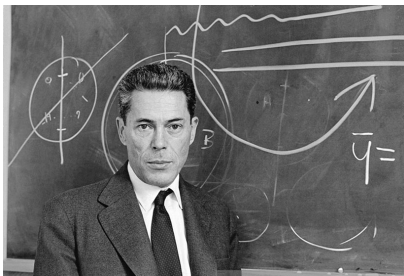
En primer lugar, debemos tener en cuenta varias consideraciones sobre el quimiostato a estudiar:

- El volumen del tanque de cultivo se mantiene constante mediante unos flujos continuos de entrada y salida.
- Las condiciones ambientales del ecosistema (como la temperatura o el pH) se consideran óptimas para el crecimiento bacteriano.
- El contenido es homogéneo y está repartido por igual en todo el recipiente de cultivo, lo que implica que todos los organismos tienen la misma posibilidad de acceso al alimento.

- 
- Consideraremos que en el alimento suministrado sólo existe un recurso limitante y el resto se encuentra en exceso.

Desde el punto de vista histórico, el quimiostato fue desarrollado por primera vez en la década de los 50 de forma simultánea por:

- Jacques Monod (ver [1]), quien propuso las primeras ecuaciones del quimiostato y su cinética. Consideró un sistema continuo para controlar el crecimiento bacteriano variando el flujo de entrada, al que llamó "Bactogen". En este sistema un matraz contendría el cultivo y estaría en movimiento para mantener la homogeneidad.
- Aaron Novick y Leo Szilard (ver [2]), presentaron un sistema más simple para resolver las dificultades que conllevaba el influjo continuo y fijo de recursos a un experimento de un tamaño reducido. De ellos procede la denominación actual de "Quimiostato" refiriéndose a un medio químico estático.



(a) Jacques Monod



(b) Aaron Novick



(c) Leo Szilard

Figura 1.2: Primeros investigadores del quimiostato (véase [3, 4, 5]).

Años más tarde, en 1960, los microbiólogos lo utilizarían para estudiar las relaciones entre el crecimiento de microorganismos y sus parámetros ambientales, brindando la posibilidad de ajustar esta tasa de crecimiento mediante el flujo de entrada.

Desde 1970 a 1980 se despertaría el interés en la ecología matemática por entender el funcionamiento y desarrollo de estos ecosistemas bacterianos. Es entonces cuando surgieron importantes trabajos relacionados con la exclusión mutua y la competición de varias especies, como fueron los de Hansen y Hubble (véase, por ejemplo, [6]).

Finalmente, a partir del año 2000, el interés por los quimiostatos cobra fuerza entre científicos de diferentes áreas de conocimiento, como la Biología, la Ecología, la Biotecnología y las propias Matemáticas. Este interés está motivado principalmente por la cantidad de aplicaciones que tienen los quimiostatos, tales como el tratamiento de aguas residuales, la producción de antibióticos, el estudio de microorganismos genéticamente alterados, la producción de energías renovables como el biogas y los procesos de fermentación (véase [7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18]).

## Introducción

---

Este Trabajo Fin de Grado tiene como objetivo modelizar y estudiar la dinámica de los quimiostatos. Para ello, se tomará como referencia principal el libro [19], de hecho, este trabajo conforma los tres primeros capítulos de dicha referencia, asumiendo que todo lector cuenta con nociones elementales sobre la teoría clásica de ecuaciones diferenciales ordinarias (véase, por ejemplo, [20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27]).

El trabajo se estructura de la siguiente forma. Se comenzará introduciendo en el Capítulo 2 algunos de los aspectos biológicos más importantes de los biorreactores y, en concreto, de los quimiostatos. Se presentarán, además del modelo a estudiar, sus parámetros e interpretaciones, y las diferentes cinéticas involucradas.

Seguidamente, en el Capítulo 3, se estudiará el sistema diferencial modelizado y sus características más importantes para el caso en el que tenemos una única especie. En este, demostraremos la existencia y unicidad de soluciones no negativas. También se hallarán los puntos de equilibrio y su estabilidad, acompañado de simulaciones numéricas que apoyen estos resultados. Por otro lado, se presentarán algunas variaciones del modelo para hacerlo más cercano a la realidad.

Para el Capítulo 4, se considerará el caso de que existan varias especies en el ecosistema y se extraerán resultados sobre la competencia y exclusión mutua, y cómo se ven afectados los puntos de equilibrio. Se seguirán los mismo puntos de estudio que en el capítulo anterior.

Finalmente, en Capítulo 5, se expondrán algunas de las consecuencias e impactos del tema abordado en el trabajo sobre los Objetivos de Desarrollo Sostenible de la Agenda 2030.



## Capítulo 2

# Biorreactores y sus aspectos biológicos

### 2.1. Definición y clasificación de los biorreactores

Un biorreactor es un sistema en el se mantienen unas condiciones controladas y adecuadas para el crecimiento de microorganismos. Contiene un medio nutritivo denominado *sustrato o nutriente* en el que se desarrollan una o varias especies (o microorganismos) que conformarán la *biomasa*.

Las reacciones biológicas involucradas transforman los elementos solubles del medio en biomasa sólida y gases. En caso de que este sustrato se encuentre en una forma sólida, mediante procesos de *hidrólisis* se romperán los enlaces por acción de las moléculas de agua, para que pueda ser procesado por las especies.

Presentamos a continuación una clasificación de los biorreactores según su modo de operación y cómo se suministra la materia necesaria.

- **Modo cerrado / discontinuo.** En este tipo de sistema no hay flujo de alimentación ni de extracción. El sustrato y la biomasa se introducen en el momento inicial, y después esperamos a que finalice el experimento. Este tipo de biorreactor, denominado *batch*, resulta útil en las industrias alimentarias, químicas y farmacéuticas.
- **Reactor semicontinuo.** En este tipo de biorreactores, conocidos como *feedbatch*, se introduce de forma continua alimento en el tanque de cultivo, aunque no se retira material del mismo, con lo que el volumen de dicho tanque aumenta durante la realización del experimento. Este tipo de sistemas es interesante cuando se desea producir biomasa y cuando existe riesgo de inhibición, por ejemplo, debido a exceso de sustrato.
- **Alimentación continua.** En este tipo de biorreactores proporcionamos nutriente de forma continua al tanque de cultivo, retirando el excedente durante el experimento, de tal forma que el volumen de dicho tanque permanezca constante. Este sistema corresponde al quimiostato, que hemos introducido previamente.

## 2.2. Una primera modelización de los biorreactores

---

Es interesante mencionar que la eficacia de estos sistemas dependerá principalmente de que el sustrato se encuentre en una forma adecuada (*biodegradabilidad*) y sea fácilmente accesible para los organismos (*accesibilidad*). De esta manera, la homogeneidad y las densidades de la biomasa y sustrato juegan un papel fundamental.

Además, es posible distinguir entre dos tipos de cultivos. Por una parte, los *cultivos puros*, es decir, aquellos donde sólo existe una especie de microorganismos y no podemos encontrar otros que no procedan de la misma célula microbiana. En el lado opuesto se encuentran los *cultivos mixtos*, donde los organismos tienen distintas naturalezas y desempeñan diversas funciones en el ecosistema. En el Capítulo 3 nos centraremos en el primero de los tipos, y en el Capítulo 4 estudiaremos el impacto que supone tener varias especies en el experimento.

## 2.2. Una primera modelización de los biorreactores

### 2.2.1. Parámetros y reacciones químicas involucradas

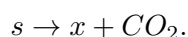
En primer lugar, debemos tener en cuenta que si la tasa de crecimiento de la población de microorganismos sólo dependiese de la concentración de tales microorganismos para un tiempo  $t$ , el crecimiento de los mismos sería exponencial (duplicar la concentración de biomasa implicaría una duplicación de esta tasa). En la realidad se puede observar que esto no sucede así, y que el crecimiento se verá limitado por el espacio disponible o por, al menos, un recurso esencial al que denominaremos *recurso limitante*. Como ya introdujimos, supondremos que en el experimento a modelizar estarán presentes en exceso todos los nutrientes necesarios salvo este recurso limitante.

Para un instante de tiempo  $t$ , denotaremos por  $s(t)$  y  $x(t)$  a las concentraciones (expresadas en masa por unidad de volumen) del sustrato y la biomasa, respectivamente. Esta biomasa presente en el experimento designa al conjunto de microbios que cumplen la misma función respecto a los recursos limitantes. Para la medición cuantitativa de la biomasa, se utilizarán las técnicas más apropiadas en cada caso, dependiendo de si los microorganismos están libres en el medio o tienen otros tipos de crecimiento, como puede ser el *crecimiento en pared*, o si se agrupan formando *flóculos*. Dada la dificultad de obtener con exactitud el valor real, estas medidas serán formalizadas con un coeficiente de precisión.

Una forma de modelizar químicamente el crecimiento de un microorganismo sobre un sustrato, en el que se produce un intercambio de materia donde el alimento es procesado por los organismos, queda representado por la siguiente reacción química irreversible



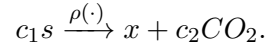
Si añadimos la producción de gases como  $CO_2$  a la reacción, tenemos



## Biorreactores y sus aspectos biológicos

---

El desarrollo de una unidad de biomasa implicará  $c_1$  unidades de sustrato, y adicionalmente,  $c_2$  unidades de  $CO_2$ , lo que se formaliza como



La velocidad de la reacción vendrá dada por  $\rho(\cdot)$  como la masa por volumen y unidad de tiempo. En la expresión anterior es posible normalizar una de las variables  $c_1$  o  $c_2$  a la unidad para que únicamente dependa de una de ellas.

### 2.2.2. Ecuaciones del quimiostato

Para presentar unas ecuaciones tendremos  $s(t)$  para denotar el sustrato,  $x(t)$  para la población de microorganismos y  $v$  para el volumen del tanque de cultivo. Suponemos también que este tanque cuenta con el equipamiento necesario para asegurar la homogeneidad del cultivo y las condiciones ambientales óptimas. Otras variables importantes son:

- $S_{in}$ , identificará la concentración de  $s$  en el alimento.
- $q_{in}$  y  $q_{out}$ , serán las tasas correspondientes al flujo de alimentación y de extracción del tanque de cultivo, respectivamente.
- $Y(\cdot)$  se referirá a la eficiencia de conversión del sustrato en biomasa. Centrado únicamente en la dinámica de  $s$  y  $x$ , el término es  $\frac{1}{Y} = c_1$ ; donde  $c_1$  denota las unidades de sustrato necesarias por unidad de biomasa producida, como vimos en la sección anterior.

El volumen del tanque de reacción recibirá un influjo de la botella de alimentación y extraerá un exceso al recipiente colector. Su variación en un instante de tiempo queda de la forma:

$$\frac{dv}{dt} = q_{in} - q_{out}. \quad (2.1)$$

La variación en la concentración de nutrientes o en la población de microorganismos durante un periodo de tiempo, vendrá dada por:

$$\text{variación del elemento} = \text{masa elemento introducido} + \text{masa elemento producido} - \text{cantidad consumida} - \text{cantidad retirada}.$$

Concretamente, para el caso del sustrato consideramos la cantidad que es introducida desde el tanque de alimentación y la que es extraída como exceso, además de la cantidad consumida por los organismos:

$$\text{variación concentración de sustrato} = \text{sustrato introducido} - \text{cantidad de sustrato consumido} - \text{cantidad de sustrato retirado}.$$

En forma de ecuación,

$$\frac{d(sv)}{dt} = q_{in}S_{in} - q_{out}s - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}v. \quad (2.2)$$

Para la población del cultivo tendremos en cuenta los nuevos organismos como crecimiento de biomasa y aquellos eliminados como exceso:

## 2.2. Una primera modelización de los biorreactores

---

variación crecimiento microorganismos = biomasa producida - cantidad de biomasa retirada.

La ecuación resultante queda de la forma

$$\frac{d(xv)}{dt} = \rho(\cdot)v - q_{out}x. \quad (2.3)$$

De las expresiones anteriores, (2.1), (2.2) y (2.3), podemos extraer el siguiente sistema diferencial,

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = q_{in} - q_{out}, \\ \frac{d(sv)}{dt} = q_{in}S_{in} - q_{out}s - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}v, \\ \frac{d(xv)}{dt} = \rho(\cdot)v - q_{out}x. \end{cases} \quad (2.4)$$

Aplicando que  $\frac{d(uv)}{dt} = u\frac{dv}{dt} + v\frac{du}{dt}$ , la segunda ecuación del sistema (2.4) resulta como:

$$\begin{aligned} \frac{d(sv)}{dt} &= q_{in}S_{in} - q_{out}s - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}v, \\ \underbrace{s\frac{dv}{dt}}_{s(q_{in}-q_{out})} + v\frac{ds}{dt} &= q_{in}S_{in} - q_{out}s - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}v, \\ s q_{in} - \cancel{s q_{out}} + v\frac{ds}{dt} &= q_{in} S_{in} - \cancel{q_{out} s} - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}v, \\ v\frac{ds}{dt} &= q_{in} S_{in} - s q_{in} - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}v, \\ \frac{ds}{dt} &= \frac{q_{in}}{v} (S_{in} - s) - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}. \end{aligned} \quad (2.5)$$

Análogamente, de la tercera ecuación del sistema (2.4) se tiene que

$$\begin{aligned} \frac{d(xv)}{dt} &= \rho(\cdot)v - q_{out}x, \\ \underbrace{x\frac{dv}{dt}}_{s(q_{in}-q_{out})} + v\frac{dx}{dt} &= \rho(\cdot)v - q_{out}x, \\ x q_{in} - \cancel{x q_{out}} + v\frac{dx}{dt} &= \rho(\cdot)v - \cancel{q_{out} x}, \\ v\frac{dx}{dt} &= \rho(\cdot)v - x q_{in}, \\ \frac{dx}{dt} &= \rho(\cdot) - \frac{q_{in}}{v} x. \end{aligned} \quad (2.6)$$

De las ecuaciones (2.5) y (2.6) obtenemos el sistema

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = q_{in} - q_{out}, \\ \frac{ds}{dt} = \frac{q_{in}}{v} (S_{in} - s) - \frac{\rho(\cdot)}{Y(\cdot)}, \\ \frac{dx}{dt} = \rho(\cdot) - \frac{q_{in}}{v} x. \end{cases} \quad (2.7)$$

El rendimiento vendrá descrito por  $\rho(\cdot) = \mu(\cdot) x$ , donde  $\mu(\cdot)$  denota la función de consumo. Este rendimiento será cero si la biomasa es nula y, como resultado, también la tasa de crecimiento.

Atendiendo a los tipos de quimiostatos introducidos en la Sección 2.1, el sistema (2.7) resulta en cada uno de los casos:

- **Modo cerrado.** El alimento se encuentra desde el inicio del experimento en el tanque y no es necesario introducirlo ni sacar el exceso. De esta forma, se tiene que  $q_{in} = 0$  y  $q_{out} = 0$  y, por tanto,  $\frac{dv}{dt} = 0$ . Las ecuaciones resultantes del sistema serán:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = -\frac{\mu(\cdot)}{Y(\cdot)} x, \\ \frac{dx}{dt} = \mu(\cdot) x. \end{cases} \quad (2.8)$$

- **Modo semicontinuo.** Se regula el paso de nutrientes según las necesidades y no se extrae el exceso del recipiente de cultivo, con lo que  $q_{out} = 0$ . El sistema queda como:

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = q_{in}, \\ \frac{ds}{dt} = \frac{q_{in}}{v} (S_{in} - s) - \frac{\mu(\cdot)}{Y(\cdot)} x, \\ \frac{dx}{dt} = \mu(\cdot) x - \frac{q_{in}}{v} x. \end{cases} \quad (2.9)$$

- **Modo continuo.** El volumen del recipiente de cultivo ha de ser constante ( $v(t_0) = v(t) = V$ ). Para esto, el flujo de entrada coincide con el de salida y ambos serán distintos de cero,  $q_{in} = q_{out} \neq 0$ , y, como consecuencia,  $\frac{dv}{dt} = 0$ . Además definimos como *tasa de dilución*  $D = \frac{q_{in}}{V}$ .

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D (S_{in} - s) - \frac{\mu(\cdot)}{Y(\cdot)} x, \\ \frac{dx}{dt} = \mu(\cdot) x - D x. \end{cases} \quad (2.10)$$

El sistema (2.10) es el modelo de quimiostato que consideraremos en este trabajo. Este tipo posibilita poder dirigir el experimento hasta la situación deseada variando el flujo de entrada del alimento. Supondremos fijas las variables de concentración de sustrato y tasa de dilución,  $S_{in}$  y  $D$ , respectivamente.

## 2.2. Una primera modelización de los biorreactores

### 2.2.3. Cinética del modelo

Tras introducir el modelo de la dinámica del quimiostato, estudiaremos la velocidad de las reacciones y su *cinética biológica*.

Definimos la velocidad de la reacción como  $\rho = \mu(\cdot) x$ , y la velocidad específica de crecimiento,  $\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \mu(\cdot)$ . Dos de los tipos de esta *función de consumo*  $\mu$ , que se estudiarán en profundidad en los siguientes capítulos, son:

- **Función Monod** (véase Figura 2.1a). Este tipo de función de consumo depende únicamente del sustrato limitante (véase [1]):

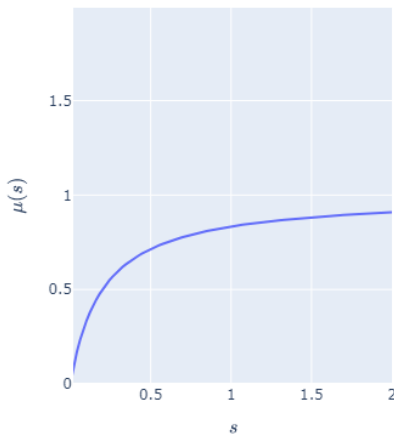
$$\mu(s) = \mu_{max} \frac{s}{s + K_s}.$$

El parámetro  $K_s$  se denomina constante media de saturación, para la que se cumple que  $\mu(K_s) = \frac{\mu_{max}}{2}$ .

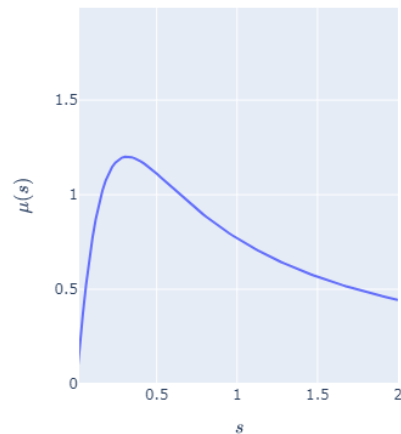
- **Función Haldane** (véase Figura 2.1b). Este tipo de función de consumo modeliza no sólo el hecho de que el crecimiento de los microorganismos esté limitado por una baja concentración del sustrato, sino también el caso en el que esta concentración sea demasiado alta y se vuelva perjudicial para el ecosistema, conocido como *fenómeno de inhibición* (véase [28]). La función, dependiente de tres parámetros, es la siguiente:

$$\mu(s) = \mu_0 \frac{s}{s + K_s + \frac{s^2}{K_I}}.$$

En esta modelización,  $\mu_0$  representa la tasa máxima de crecimiento,  $K_s$  es la constante media de saturación y  $K_I$  designa la constante de inhibición.



(a) Función Monod para  $\mu_{max} = 1$  y  $K_s = 0.2$ .



(b) Función Haldane para  $\mu_0 = 5$ ,  $K_s = 0.5$  y  $K_I = 0.2$ .

Figura 2.1: Representación gráfica de las funciones de consumo de tipo Monod y Haldane.

## Biorreactores y sus aspectos biológicos

---

Los casos anteriores corresponden a modelos dependientes sólo de la concentración del sustrato y del recurso limitante. Existen otras funciones para representar fenómenos como la dependencia de la densidad de la población de microorganismos, de forma que cuando aumenta el número de individuos disminuye la posibilidad de acceso al alimento y, por tanto, la velocidad de reacción. Un ejemplo de estas funciones es la conocida función de Contois, de la forma

$$\mu(s, x) = \mu_{max} \frac{s}{s + K_s x}.$$

Con este tipo de función se atienden otros modos de crecimiento y agregación de la biomasa, como es la estructuración en flóculos (véase [29, 30, 31, 32]), y que permiten aproximar los modelos a situaciones reales.

Estas funciones de crecimiento han sido objeto de gran interés en distintos campos como la Ecología o la Microbiología desde los años 2000. En este trabajo, nos enfocaremos principalmente en las funciones dependientes del sustrato, y estudiaremos cómo influyen los tipos Monod y Haldane en los modelos de una especie (Capítulo 3) y con varias especies (Capítulo 4).



## Capítulo 3

# Modelo con una especie

En este capítulo estudiaremos en más profundidad el modelo clásico de quimiostato, que viene dado por el sistema diferencial (2.10). Consideraremos que el rendimiento es constante,  $y(\cdot) = Y$ , y, como explicamos en la Sección 2.2.3, asumiremos que la función de consumo  $\mu(\cdot)$  dependerá sólo del sustrato,  $s \rightarrow \mu(s)$ , será continua, con derivada continua, positiva y nula en 0. Así, tenemos el siguiente sistema:

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \frac{\mu(s)}{Y}x, \\ \frac{dx}{dt} = \mu(s)x - Dx. \end{cases} \quad (3.1)$$

Comenzaremos el capítulo enunciando algunas de las propiedades más importantes del modelo y sobre la existencia y unicidad de solución. Con respecto a la función de consumo  $\mu(s)$ , inicialmente consideraremos que es de tipo Monod y, posteriormente, tendremos también en cuenta el caso en el que es de tipo Haldane. A continuación, se abordará el estudio de los puntos de equilibrio y de su estabilidad, tanto de forma local como global. Se incluirán simulaciones e interpretaciones de los resultados obtenidos. Por último, se presentarán algunas extensiones del modelo (3.1) en los que se tengan en cuenta otros parámetros y situaciones.

### 3.1. Modelización y estudio del sistema

En primer lugar, realicemos en el modelo de quimiostato (3.1) el cambio de variable  $\bar{x} = \frac{x}{Y}$  para el que se tiene  $\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{1}{Y} \frac{dx}{dt}$ .

Sustituyendo en el modelo anterior (3.1):

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \frac{\mu(s)}{Y}\bar{x}Y, \\ \frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{1}{Y}(\mu(s) - D)\bar{x}Y. \end{cases} \quad (3.2)$$

### 3.1. Modelización y estudio del sistema

De esta forma, es posible asumir  $Y = 1$  para el modelo (3.1) y considerar entonces el siguiente sistema

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \mu(s)x, \\ \frac{dx}{dt} = (\mu(s) - D)x. \end{cases} \quad (3.3)$$

#### 3.1.1. Propiedades del modelo

En esta sección introduciremos algunas de las propiedades matemáticas más importantes del modelo del quimiostato (3.3) y sus soluciones:

- **Existencia y unicidad de soluciones.** Por suponer  $\mu(s)$  con derivada continua, es posible aplicar el siguiente teorema de existencia y unicidad para ecuaciones diferenciales:

**Teorema 3.1.1.** *Sea un sistema diferencial  $\frac{dx}{dt} = f(x)$ , donde  $f : x \in \mathcal{D} \rightarrow f(x) \in \mathbb{R}^n$  es una función continua y  $\mathcal{D}$  el espacio de fases del dicho sistema, que es un subconjunto de  $\mathbb{R}^n$ . Si  $f$  admite derivadas parciales continuas en  $\mathcal{D}$ , entonces  $\forall x_0 \in \mathcal{D}, \exists \delta > 0$  y una única solución del sistema diferencial con condición inicial  $x(0) = x_0$ , definida sobre  $(-\delta, \delta)$ .*

En nuestro caso, se tiene que  $\mathcal{D}$  es el primer cuadrante positivo de  $\mathbb{R}^2$ , es decir,

$$\mathcal{D} := \{(s, x) : s \geq 0, x \geq 0\}.$$

Denominemos los miembros derechos del sistema (3.3) como  $f_1(s, x)$  y  $f_2(s, x)$ , respectivamente. Calculamos sus derivadas parciales:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial s} &= -D - \mu'(s)x, & \frac{\partial f_1}{\partial x} &= -\mu(s), \\ \frac{\partial f_2}{\partial s} &= \mu'(s)x, & \frac{\partial f_2}{\partial x} &= \mu(s) - D. \end{aligned} \quad (3.4)$$

Teniendo en cuenta que  $\mu(s)$  es continua y tiene derivada continua, es posible comprobar que las derivadas parciales de  $f_1$  y de  $f_2$  existen y son continuas en  $\mathcal{D}$ , así, por el Teorema 3.1.1, para cada condición inicial  $(s_0, x_0)$  existe una única solución del sistema diferencial (3.3).

- **El eje horizontal es un conjunto invariante.** En primer lugar, introducimos qué entendemos por conjunto invariante.

**Definición 3.1.1** (Conjunto invariante).  *$A \subset \mathcal{D}$  es un conjunto invariante si  $\forall x_0 \in A$  se tiene que  $\gamma(x_0) \subset A$ , siendo  $\gamma(x_0)$  una órbita (o trayectoria o solución en el espacio de fases) que pasa por  $x_0$ . En otras palabras, si partimos de un dato inicial en el conjunto  $A$ , entonces la solución no saldrá de  $A$ . Si se cumple la propiedad anterior sólo para todo  $t > 0$ , se dice que  $A$  es un conjunto positivamente invariante.*

Para el caso del eje horizontal,

$$t \rightarrow (s(t), x(t)) = (S_{in} + (s_0 - S_{in})e^{-Dt}, 0),$$

## Modelo con una especie

---

es una solución del sistema (3.3) para cualquier  $s_0$ .

- **Soluciones positivas.** Las concentraciones  $s$  y  $x$  son mayores o iguales que 0, ya que tiene sentido considerar sólo concentraciones de alimento y de biomasa que sean positivas o nulas. En efecto, para  $s = 0$ ,

$$\frac{ds}{dt} = D S_{in} > 0.$$

Como el eje horizontal es una solución del sistema (3.3) y teniendo en cuenta la unicidad de soluciones, otra solución no podrá atravesarla. Por tanto, las soluciones permanecerán en el cuadrante positivo  $\mathcal{D}$ .

- **Conjuntos invariantes.** Definiendo  $z = s + x$ , se tiene:

$$\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= \frac{ds}{dt} + \frac{dx}{dt} = (D(S_{in} - s) - \mu(s)x) + (\mu(s)x - Dx) \\ &= D(S_{in} - s) - Dx = D(S_{in} - (s + x)) = D(S_{in} - z). \end{aligned} \quad (3.5)$$

Así, integrando, se obtiene:

$$z(t) = s(t) + x(t) = S_{in} + (s_0 + x_0 - S_{in})e^{-Dt}.$$

Tras un periodo de tiempo, para cualquier par  $(s_0, x_0)$  se tiene que

$$z(t) = s(t) + x(t) \approx S_{in}.$$

Como resultado, el segmento  $I = \{(s, x) : s \geq 0, x \geq 0, s + x = S_{in}\}$  es un conjunto que atrae soluciones y positivamente invariante.

- **Soluciones acotadas.** Teniendo en cuenta la solución anterior,  $z(t) = s(t) + x(t) = S_{in} + (s_0 + x_0 - S_{in})e^{-Dt}$  está acotada superiormente y además,  $s \geq 0$  y  $x \geq 0$ .
- **Equilibrios.** Para hallar los puntos de equilibrio consideraremos las soluciones del siguiente sistema:

$$\begin{cases} 0 = D(S_{in} - s) - \mu(s)x, \\ 0 = (\mu(s) - D)x. \end{cases} \quad (3.6)$$

Podemos distinguir las soluciones:

- $(S_{in}, 0)$ , denominado como *equilibrio de lixiviación o de lavado* y para el que la biomasa desaparece.
- Los equilibrios de la forma  $(s^*, x^*)$ , donde  $s^*$  cumple que  $\mu(s^*) = D$  y  $x^* = S_{in} - s^*$ .

En la siguiente sección se estudiarán estos puntos de equilibrio y su estabilidad, tanto local como global, para las funciones de consumo  $\mu(s)$  de tipo Monod y Haldane.

### 3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad

#### 3.2.1. Función de consumo de tipo Monod

La función de tipo Monod, presentada en la Sección 2.2.3, es la siguiente:

$$\mu(s) = \mu_{max} \frac{s}{s + K_s},$$

donde  $\mu_{max} > 0$  se refiere a la tasa de crecimiento máximo de las especies y  $K_s > 0$  es una constante positiva que designa el parámetro de semi-saturación. Definiremos  $\lambda(D)$  como el umbral de crecimiento, es decir, el único valor  $s$  de tal forma que  $\mu(s) = D$ .

En la Figura 3.1 representamos una función de tipo Monod en azul, donde la recta gris discontinua denota el valor de  $\mu_{max}$ , el punto de color rojo tiene  $s = \lambda(D)$  y  $x = \mu(\lambda(D)) = D$ , y el de color verde corresponde con  $s = S_{in}$ .

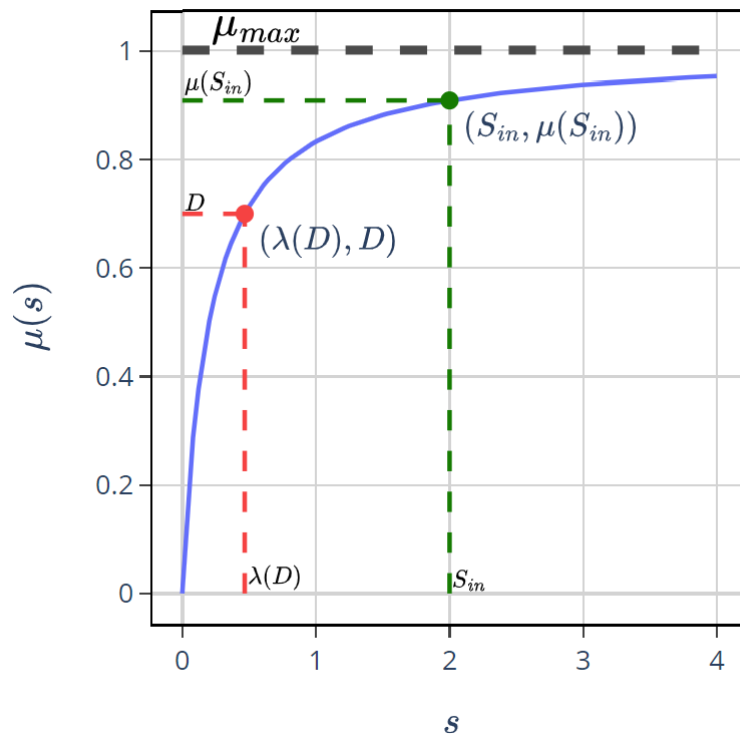


Figura 3.1: Función de tipo Monod para  $\mu_{max} = 1$ ,  $K_s = 0.2$ ,  $D = 0.7$  y  $S_{in} = 2$ .

Algunas características a tener en cuenta sobre este tipo de función son:

- $\mu(s)$  está definida para  $s \geq 0$  y es nula en 0,  $\mu(s=0) = 0$ .
- $\mu(s)$  es una función estrictamente creciente,

$$\mu'(s) = \frac{d\mu(s)}{ds} = \mu_{max} \frac{1}{s + K_s} - \mu_{max} \frac{s}{(s + K_s)^2} = \mu_{max} \left( \frac{K_s}{(s + K_s)^2} \right) > 0, \forall s \geq 0.$$

## Modelo con una especie

---

- $\mu(s)$  está acotada y su límite superior es:

$$\mu_{max} = \sup_{s>0} \mu(s) = \lim_{s \rightarrow \infty} \mu(s).$$

Para la ecuación que describe la evolución de la concentración del nutriente, nos referimos a  $\mu(s)$  como una tasa de consumo, y para la ecuación que describe la evolución de la concentración de especies, como una tasa de crecimiento.

En este caso, es decir, cuando usamos la función de consumo Monod, cuanto mayor sea la concentración de sustrato, mayor será la tasa de crecimiento específica de los microorganismos y no contemplará los fenómenos de inhibición.

### 3.2.1.1. Puntos de equilibrio

Los pares  $(s_e, x_e)$  serán puntos de equilibrio si resuelven el sistema (3.6). Como mencionamos en las propiedades generales de modelo, estos puntos de equilibrio pueden ser:

- Equilibrio de lixiviación o de lavado:  $(S_{in}, 0) = E_0$ , donde la concentración de la biomasa es nula.
- Equilibrios con biomasa:  $(s^*, x^*) = E_1$ , donde  $\mu(s^*) = D$  y  $x^* = S_{in} - s^*$ . En este caso consideraremos distintas situaciones:
  - Si  $D < \mu_{max}$ , entonces  $\lambda(D)$  es el único valor de  $s$  tal que  $\mu(s) = D$  (por ser  $\mu(s)$  estrictamente creciente).
  - Si  $D > \mu_{max}$ ,  $\lambda(D) = +\infty$ .

Por otro lado:

- Si  $s < \lambda(D)$ , la velocidad de crecimiento de la población de microorganismos será estrictamente negativa ( $\frac{dx}{dt} = (\mu(s) - D)x < 0$ ).
- Si  $s > \lambda(D)$ , la velocidad será estrictamente positiva.

Asimismo, tengamos en cuenta la concentración del sustrato limitante en el alimento,  $S_{in}$ :

- Si  $D < \mu(S_{in})$ , definiendo  $s^* = \lambda(D)$  y  $x^* = S_{in} - s^*$  y por ser  $\mu$  una función estrictamente creciente, entonces  $s^* < S_{in}$ , y  $E_1 = (s^*, x^*)$  es un equilibrio de biomasa positiva.
- Si  $D > \mu(S_{in})$ , entonces  $s^* > S_{in}$ , con lo que  $(D(S_{in} - s^* - x^*)) = 0$  no tiene solución para  $x^* > 0$ , y la biomasa sería nula o negativa. Como consecuencia, para  $x^* = S_{in} - s^* < 0$ , los puntos de equilibrio no tendrían sentido biológico.

En las siguientes secciones estudiaremos la estabilidad de estos puntos de equilibrio bajo las condiciones que han resultado ser válidas.

## 3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad

### 3.2.1.2. Estabilidad local

Antes de comenzar, presentaremos algunos resultados sobre la *Teoría de estabilidad* de sistemas diferenciales que serán de utilidad para el estudio de nuestro modelo.

**Definición 3.2.1.** Un punto de equilibrio  $x^*$  de un sistema diferencial  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  se dice que es estable, si para todo  $\varepsilon > 0$ , existe  $\delta > 0$  tal que para cualquier condición inicial  $x_0$ :

si  $\|x_0 - x^*\| < \delta$ , entonces  $\|x(t, x_0) - x^*\| < \varepsilon$  para todo  $t \geq 0$ ,

así, las soluciones que comienzan suficientemente cerca del equilibrio, permanecerán cerca de él en todo instante de tiempo.

**Definición 3.2.2.** Un punto de equilibrio  $x^*$  de un sistema diferencial  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  se dice que es localmente exponencialmente estable si existen  $\alpha < 0$ ,  $\beta < 0$  y  $\eta < 0$ , tales que para cualquier condición inicial  $x_0$ , se tiene que:

si  $\|x_0 - x^*\| < \eta$ , entonces  $\|x(t, x_0) - x^*\| \leq \beta \|x_0 - x^*\| e^{-\alpha t}$ , para todo  $t \geq 0$ ,

es decir, si las soluciones empiezan cerca del equilibrio, convergerán a él de forma exponencial.

**Teorema 3.2.1.** Sea la matriz  $A = \frac{df}{dx}(x^*)$ ,

- Si todos los autovalores de  $A$  son números reales negativos o son complejos con parte real negativa, entonces  $x^*$  es localmente exponencialmente estable. Las órbitas resultantes desde puntos cercanos convergerán al punto  $x^*$ .
- Si existe un autovalor de  $A$  con parte real positiva, entonces  $x^*$  es inestable. Las soluciones cercanas a  $x^*$  se alejarán.

Aplicaremos el teorema anterior para hallar la estabilidad local. Así, primero, obtenemos la matriz Jacobiana del sistema (3.3):

$$J(s, x) = \begin{pmatrix} -D - \mu'(s)x & -\mu(s) \\ \mu'(s)x & \mu(s) - D \end{pmatrix}, \quad (3.7)$$

y estudiaremos los autovalores de esta matriz para cada punto de equilibrio.

- **Estabilidad del equilibrio de lixiviación:**  $E_0 = (S_{in}, 0)$ . La matriz Jacobiana en este caso resulta,

$$J(E_0) = J(S_{in}, 0) = \begin{pmatrix} -D & -\mu(S_{in}) \\ 0 & \mu(S_{in}) - D \end{pmatrix}. \quad (3.8)$$

La ecuación característica asociada a la matriz (3.8) es  $(-D - \lambda)(\mu(S_{in}) - D - \lambda) = 0$ , y los autovalores son  $\lambda_1 = -D$ , que es siempre negativo, y  $\lambda_2 = (\mu(S_{in}) - D)$ , cuyo signo dependerá de si  $-D$  es mayor o menor que  $\mu(S_{in})$ .

Este punto de equilibrio será localmente exponencialmente estable si  $\mu(S_{in}) < D$ , e inestable si  $\mu(S_{in}) > D$ . Además, puede demostrarse que el equilibrio  $E_0$  es estable si  $D = \mu(S_{in})$ .

## Modelo con una especie

---

- **Estabilidad del equilibrio con biomasa:**  $E_1 = (s^*, x^*)$  donde  $s^* = \lambda(D)$ . Consideraremos el único caso posible para una biomasa positiva ( $D < \mu(S_{in})$ ). La matriz Jacobiana en este caso viene dada como

$$J(E_1) = J(s^*, x^*) = \begin{pmatrix} -D - \mu'(s^*)x^* & -D \\ \mu'(s^*)x^* & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.9)$$

La ecuación característica será  $(-D - \mu'(s^*)x^* - \lambda)(-\lambda) + D\mu'(s^*)x^* = 0$ . Las soluciones de dicha ecuación son  $\lambda_1 = -\mu'(s^*)x^*$  (por ser  $\mu$  estrictamente creciente,  $\mu'(s^*)$  es positivo) y  $\lambda_2 = -D$ , que son autovalores siempre negativos. Por lo tanto,  $E_1$  será un punto de equilibrio localmente exponencialmente estable.

Con este estudio de la matriz Jacobiana y sus autovalores es posible hallar la estabilidad local, es decir, para trayectorias procedentes de un entorno del punto de equilibrio. En el siguiente apartado se detallará la estabilidad global.

### 3.2.1.3. Estabilidad global

En primer lugar, expliquemos qué se entiende por punto de equilibrio *globalmente exponencialmente estable*.

**Definición 3.2.3.** *El punto de equilibrio  $x^*$  de un sistema diferencial  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  es globalmente exponencialmente estable en  $D_0 \subset \mathcal{D}$ , si existe  $\alpha > 0$  y  $\beta > 0$  tales que para cualquier condición inicial  $x_0 \in D_0$  y para todo  $t \geq 0$ , se cumple:*

$$\|x(t, x_0) - x^*\| \leq \beta \|x_0 - x^*\| e^{-\alpha t}.$$

*Por otra parte, un punto de equilibrio  $x^*$  es globalmente asintóticamente estable en  $D_0 \subset \mathcal{D}$ , si es estable y globalmente atractivo en  $D_0$ , esto es que  $D_0$  corresponde con su cuenca de atracción.*

La siguiente proposición conlleva resultados sobre la estabilidad global, más fuertes que las conclusiones de la estabilidad local.

**Proposición 3.2.1.** *En términos de estabilidad global, para los puntos de equilibrio del sistema (3.3) con una función de consumo de tipo Monod se cumplirá que:*

- Si  $D < \mu(S_{in})$ ,  $E_1$  es globalmente asintóticamente estable en  $\mathcal{D}$ .
- Si  $D \geq \mu(S_{in})$ ,  $E_0$  es globalmente asintóticamente estable en  $\mathcal{D}$ .

La demostración de esta proposición implicaría probar que, para cualquier condición inicial  $(s_0, x_0) \in \mathcal{D}$ , las soluciones del sistema (3.3) se comportan de la siguiente forma:

- Si  $D < \mu(S_{in})$ , estas soluciones tienden a  $E_1$ .
- Si  $D \geq \mu(S_{in})$ , tienden a  $E_0$ .

### 3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad

Para abordar este estudio de la estabilidad global utilizaremos el *Método de las isoclinas*, que consiste en realizar un análisis geométrico y cualitativo de las soluciones del sistema diferencial.

Concretamente, las isoclinas son las curvas del plano de fases sobre las que se anula la derivada de  $s$ , de  $x$  o de ambas.

Las isoclinas en este caso vendrán determinadas por las curvas solución de las siguientes ecuaciones,

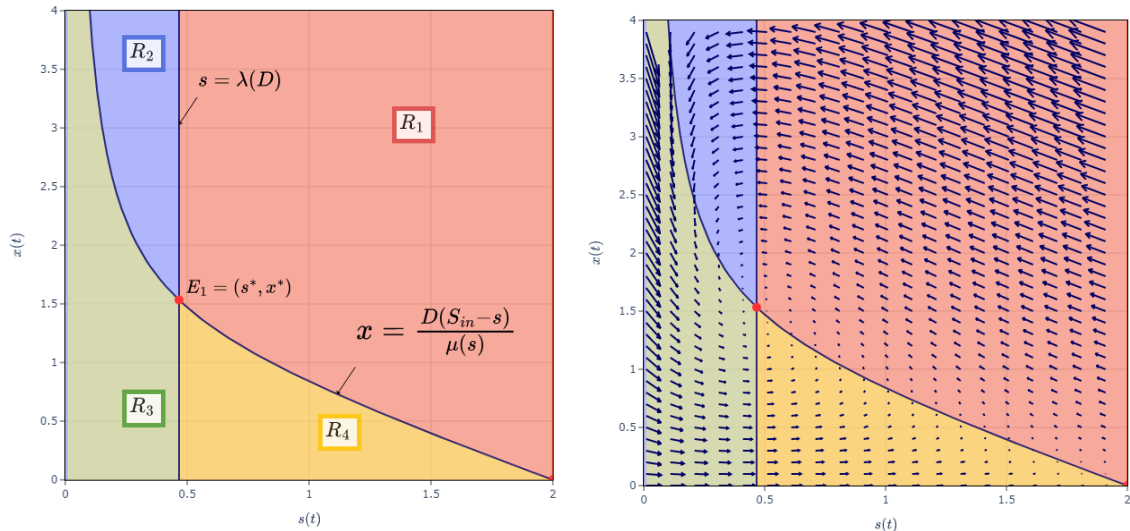
$$D(S_{in} - s) - \mu(s)x = 0, \quad (3.10)$$

$$(\mu(s) - D)x = 0. \quad (3.11)$$

En este caso concreto, las isoclinas son

$$x = \frac{D(S_{in} - s)}{\mu(s)} \quad \text{y} \quad s = \lambda(D). \quad (3.12)$$

Comenzamos estudiando el caso  $D < \mu(S_{in})$ . Para ello nos apoyamos en la Figura 3.2, donde representamos la dirección del campo de velocidades del sistema (3.3) en los diferentes puntos del plano de fases.



(a) Representación de dominios, isoclinas y punto de equilibrio  $E_1$ , para  $D < \mu(S_{in})$ . (b) Plano de fases para las órbitas del sistema (3.3) bajo la condición  $D < \mu(S_{in})$ .

Figura 3.2: Gráficas para la función de consumo Monod ( $\mu_{max} = 1$  y  $K_s = 0.2$ ),  $D = 0.7$  y  $S_{in} = 2$ .

Más concretamente, denotaremos  $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$  y  $R_4$  a las regiones abiertas de color rojo, violeta, verde y amarillo, respectivamente. Es fácil darse cuenta de que si tomamos un punto en la región  $R_1$ , en dicho punto  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} > 0$ , es decir, las soluciones partiendo de datos iniciales en  $R_1$  tendrán trayectorias que van hacia la izquierda y hacia arriba.

## Modelo con una especie

---

Si tomamos un punto en la región  $R_2$ , en este punto  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , es decir, las soluciones van hacia la izquierda y hacia abajo.

De forma similar, si tomamos un punto en la región  $R_3$ , en tal punto  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , es decir, las soluciones van hacia la derecha y hacia abajo.

Finalmente, si consideramos un punto en la región  $R_4$ , en este punto  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} > 0$ , con lo que las soluciones van hacia la derecha y hacia arriba.

Además, en  $\overline{R_1} \cap \overline{R_2}$  tenemos que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$ , con lo que las soluciones van hacia la izquierda. Por otra parte, en  $\overline{R_2} \cap \overline{R_3}$  se tiene  $\frac{ds}{dt} = 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , así que las soluciones van hacia abajo. También, en  $\overline{R_3} \cap \overline{R_4}$  se tiene que  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$ , con lo que las soluciones van hacia la derecha. Por último, en  $\overline{R_4} \cap \overline{R_1}$  tenemos  $\frac{ds}{dt} = 0$  y  $\frac{dx}{dt} > 0$ , por tanto las soluciones van hacia arriba.

De esta forma, si partimos de un dato inicial en  $R_1$ , o bien converge a  $E_1$  o entra en la región  $R_2$ . Si partimos de un dato inicial en  $R_2$ , acabaremos entrando en  $R_3$ . Ahora, si partimos de un dato inicial en  $R_3$ , podemos converger a  $E_1$  o entrar en  $R_4$ . Por último, si partimos de un dato inicial en  $R_4$ , acabaremos entrando en  $R_1$ , lo que concluye la posible dinámica.

Puesto que se da la posibilidad de que la solución permanezca girando en torno a  $E_1$ , no es posible concluir sobre la estabilidad global del equilibrio  $E_1$  en este caso.

No obstante, si consideramos el conjunto invariante atractivo  $s + x = S_{in}$ , separa el espacio en dos regiones que no se podrán conectar entre sí. Las trayectorias de  $s + x = S_{in}$  tienden a  $E_1$  y no pueden ser cruzadas por otras órbitas o, de lo contrario, se incumpliría el Teorema 3.1.1. Así, finalmente, cualquier punto inicial convergerá hacia  $E_1$ .

Veamos, a continuación, el otro posible caso  $D > \mu(S_{in})$ , para el que haremos uso de la Figura 3.3. Como podemos apreciar en esta figura, bajo esta condición las isoclinas (3.12) delimitan tres dominios. Nos referiremos como  $R_1$ ,  $R_2$  y  $R_3$  a las regiones de color rojo, violeta y verde, respectivamente. En este caso no existirá punto de equilibrio con biomasa positiva, por lo que sólo tendremos en cuenta el equilibrio de lavado  $E_0$ .

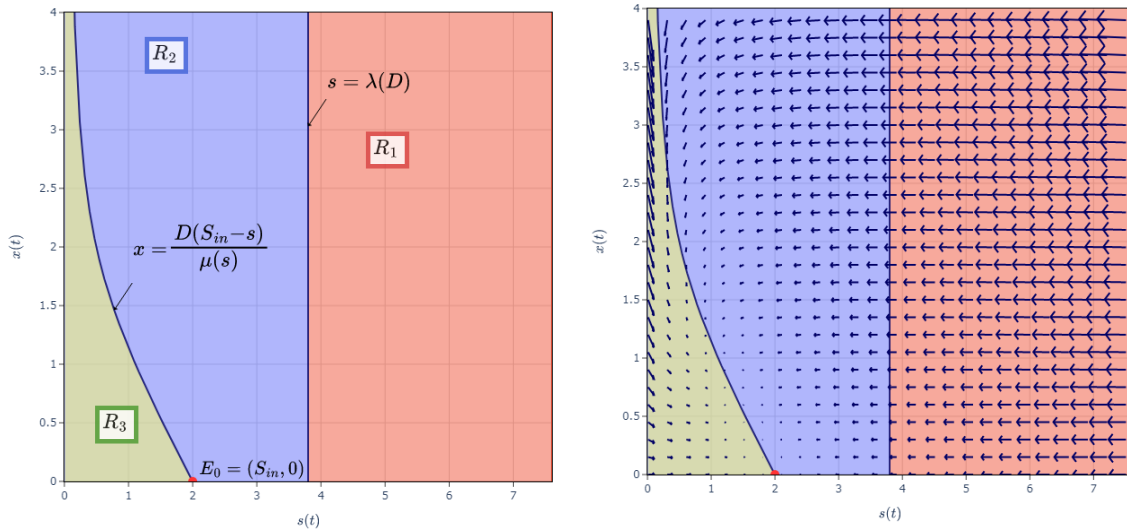
Siguiendo una forma estudio similar a la de la situación anterior, primero, tomemos un punto en la región  $R_1$ , donde  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} > 0$ , y así, las soluciones partiendo de datos iniciales en  $R_1$  van hacia la izquierda y hacia arriba.

Si tomamos un punto en la región  $R_2$ , en tal punto  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , es decir, las soluciones van hacia la izquierda y hacia abajo.

Por último, para un punto de la región  $R_3$  se tiene que  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , con lo que las soluciones van hacia la derecha y hacia abajo.

Asimismo, en  $\overline{R_1} \cap \overline{R_2}$  tenemos que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$ , y por tanto las soluciones van hacia la izquierda. Para  $\overline{R_2} \cap \overline{R_3}$ , se tiene que  $\frac{ds}{dt} = 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , con lo que las soluciones van hacia abajo.

### 3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad



(a) Representación de dominios, isoclinas y punto de equilibrio  $E_0$ , para  $D > \mu(S_{in})$ . (b) Plano de fases para las órbitas del sistema (3.3) bajo la condición  $D > \mu(S_{in})$ .

Figura 3.3: Gráficas para la función de consumo Monod ( $\mu_{max} = 1$  y  $K_s = 0.2$ ),  $D = 0.95$  y  $S_{in} = 2$ .

De esta manera, si partimos de un punto en  $R_1$ , acabaremos entrando en  $R_2$ . Si partimos de un dato inicial en  $R_2$ , es posible converger a  $E_0$  o llegar a la región  $R_3$ . Finalmente, desde un punto inicial en  $R_3$ , acabaremos convergiendo a  $E_0$ .

Por lo expuesto, podemos concluir que todas las soluciones tienden a  $E_0$ , con lo que dicho equilibrio será globalmente estable.

#### 3.2.2. Función de consumo de tipo Haldane

Como introdujimos en la Sección 2.2.3, la función de consumo presentada por Haldane viene dada por la expresión:

$$\mu(s) = \mu_0 \frac{s}{s + K_s + \frac{s^2}{K_I}}.$$

Cuando  $D < \mu(s_m)$ , existirán dos posibles valores de  $s$  para los que se verifica que  $\mu(s) = D$ . Denotaremos tales valores como  $\lambda(D)$  y  $\bar{\lambda}(D)$ , con  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$ .

En la Figura 3.4 representamos una función de tipo Haldane en azul, donde el punto gris denota el valor para el que  $\mu(s)$  alcanza su valor máximo, los puntos de color rojo los valores  $\lambda(D)$  y  $\bar{\lambda}(D)$  tal que  $\mu(\lambda(D)) = \mu(\bar{\lambda}(D)) = D$ , y el punto de color verde corresponde con  $s = S_{in}$ .

Varios aspectos importantes sobre esta función de consumo son:

- $\mu(s)$  está definida para  $s \geq 0$  y se tiene que  $\mu(s = 0) = 0$ .
- Existe un valor de  $s$ , al que denotamos como  $s_m$ , donde  $\mu$  alcanza su valor máximo. De forma que si  $s \in [0, s_m)$ , entonces  $\mu'(s) > 0$ ; y si  $s \in (s_m, +\infty)$ , se tiene que  $\mu'(s) < 0$ .

## Modelo con una especie

Por tanto, primero la función es creciente, alcanzando el máximo  $\mu(s_m)$  en  $s_m$  y luego es estrictamente decreciente.

- Se tiene que

$$\lim_{s \rightarrow \infty} (\mu(s)) = 0.$$

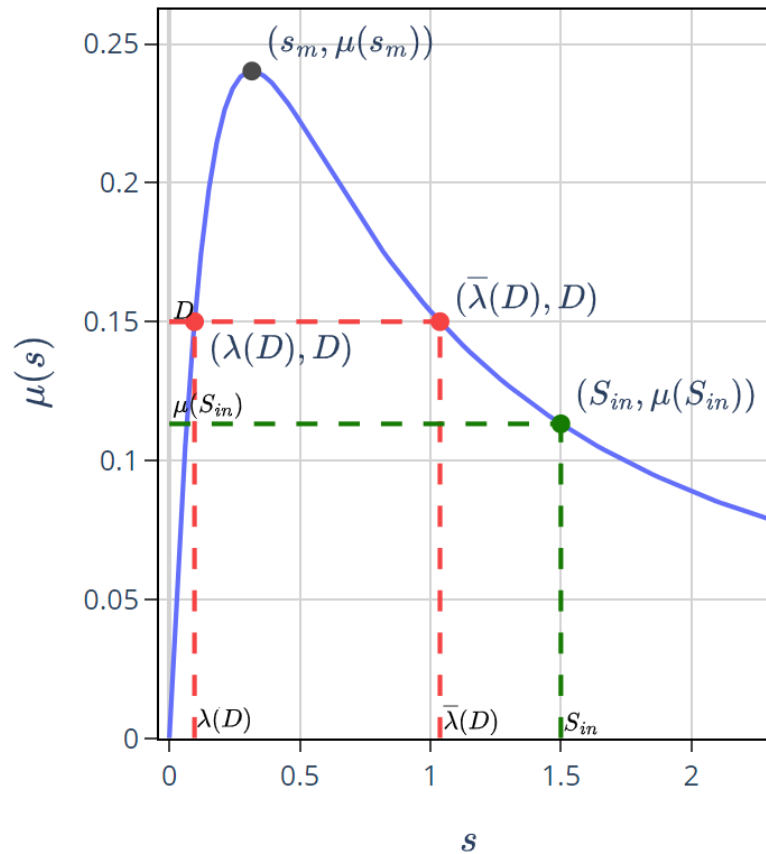


Figura 3.4: Función de tipo Haldane para  $\mu_0 = 1$ ,  $K_s = 0.8$ ,  $K_I = 0.2$ ,  $D = 0.15$  y  $S_{in} = 1.5$ .

Este tipo de función de consumo permite estudiar fenómenos de inhibición por parte de la población cuando se suministre una cantidad demasiado elevada de alimento.

### 3.2.2.1. Puntos de equilibrio

Al igual que para el caso de la función Monod, tenemos diferentes posibles puntos de equilibrio:

- Equilibrio de lixiviación**,  $(S_{in}, 0) = E_0$ .
- Equilibrios con biomasa positiva**. En este caso se dan las siguientes situaciones:

### 3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad

- Si  $\lambda(D) < S_{in}$ , existe el equilibrio  $E_1 = (s^*, x^*)$  con  $s^* = \lambda(D)$  y  $x^* = S_{in} - \lambda(D)$ .
- Si  $\bar{\lambda}(D) < S_{in}$ , también estará el par  $\bar{E}_1 = (\bar{s}^*, \bar{x}^*)$  que cumple que  $\bar{s}^* = \bar{\lambda}(D)$  y  $\bar{x}^* = S_{in} - \bar{\lambda}(D)$ .

Cuando estas condiciones no se cumplieran, por ejemplo para  $\lambda(D) > S_{in}$ , la concentración de biomasa sería negativa puesto que  $x^* = S_{in} - \lambda(D)$ . Análogamente ocurre con  $\bar{\lambda}(D)$ . En la próxima parte se detallarán las condiciones para la estabilidad y existencia de estos puntos.

#### 3.2.2.2. Estabilidad local

La matriz Jacobiana es la misma que para el caso de la función Monod, con la salvedad de que también será estudiado el punto de equilibrio  $\bar{E}_1$  y que  $\mu'(s^*) > 0$ , pero  $\mu'(\bar{s}^*) < 0$ .

- **Estabilidad de  $E_0$ .** Si evaluamos la matriz Jacobiana en este punto de equilibrio tenemos que

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} -D & -\mu(S_{in}) \\ 0 & \mu(S_{in}) - D \end{pmatrix}, \quad (3.13)$$

de donde obtenemos los autovalores  $\lambda_1 = -D$  y  $\lambda_2 = \mu(S_{in}) - D$ . Según el Teorema 3.2.1, si ambos autovalores son reales negativos o complejos con parte real negativa, el punto de equilibrio será localmente exponencialmente estable. En el caso que nos ocupa,  $\lambda_1$  es siempre negativo, pero para  $\lambda_2$  se pueden dar distintas situaciones que se recogen en la Tabla 3.1.

$S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$	$\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$	$\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$
En este caso, $D > \mu(S_{in})$ . El signo de $\lambda_2$ será negativo y entonces, $E_0$ localmente exponencialmente estable.	Para este, $D < \mu(S_{in})$ . La parte real de $\lambda_2$ es positiva y el equilibrio $E_0$ será inestable.	Este será el mismo caso que el primero, con $D > \mu(S_{in})$ y $E_0$ un equilibrio estable.

Tabla 3.1: Estabilidad del punto de equilibrio  $E_0$ .

- **Estabilidad de  $E_1$ .** Recordemos que  $E_1 = (s^*, x^*)$  con  $s^* = \lambda(D)$  y  $x^* = S_{in} - s^*$ . Evaluando la matriz Jacobiana en el punto de equilibrio  $E_1$  se tiene que

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -D - \mu'(s^*)x^* & -D \\ \mu'(s^*)x^* & 0 \end{pmatrix}, \quad (3.14)$$

que tiene como autovalores  $\lambda_1 = -D$  y  $\lambda_2 = -\mu'(s^*)x^*$ . El primero de los autovalores siempre será menor que 0 y, para concluir sobre su estabilidad

## Modelo con una especie

local, recogemos en la Tabla 3.2 los posibles casos, análogamente a como hicimos anteriormente.

$S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$	$\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$	$\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$
En esta situación no podríamos considerar $E_1$ como punto de equilibrio, ya que no tiene sentido biológico al ser $x^*$ negativo.	En este caso $E_1$ tiene sentido biológico pues $x^* > 0$ . Además, se tiene que $\mu'(s^*) > 0$ . Así, $\lambda_2$ es negativo y el equilibrio $E_1$ es localmente exponencialmente estable.	Análogamente al caso anterior, podemos afirmar que $E_1$ es un equilibrio localmente exponencialmente estable.

Tabla 3.2: Estabilidad del punto de equilibrio  $E_1$ .

- **Estabilidad de  $\bar{E}_1$ .** Si evaluamos la matriz Jacobiana en el nuevo punto de equilibrio  $\bar{E}_1 = (s^*, \bar{x}^*)$ , obtenemos

$$J(\bar{E}_1) = \begin{pmatrix} -D - \mu'(s^*)\bar{x}^* & -D \\ \mu'(s^*)\bar{x}^* & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.15)$$

En este caso tenemos el autovalor  $\lambda_1 = -D$ , negativo, y  $\lambda_2 = -\mu'(s^*)\bar{x}^*$ . Veamos lo que sucede con este último según las condiciones y teniendo ahora en cuenta que  $\mu'(s^*) < 0$ . Recogemos dicho estudio en la Tabla 3.3.

$S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$	$\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$	$\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$
Bajo estas condiciones el punto de equilibrio $\bar{E}_1$ no tiene sentido biológico, porque $x^* < 0$ .	Por los motivos expuestos en el caso anterior, el punto de equilibrio $\bar{E}_1$ no tiene sentido biológico.	En este caso $x^* > 0$ y $\mu'(s^*) < 0$ . Así, $\lambda_2$ es positivo, con lo que el punto de equilibrio $\bar{E}_1$ es inestable.

Tabla 3.3: Estabilidad del punto de equilibrio  $\bar{E}_1$ .

### 3.2.2.3. Estabilidad global

Veamos la siguiente proposición con los resultados sobre la estabilidad global para funciones de consumo de tipo Haldane.

### 3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad

**Proposición 3.2.2.** *En términos de estabilidad global, para los puntos de equilibrio del sistema (3.3) con una función de consumo de tipo Haldane se cumplirá que:*

- Si  $S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$ , el punto de equilibrio  $E_0$  es globalmente asintóticamente estable.
- Si  $\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$ ,  $E_1$  es un punto de equilibrio globalmente asintóticamente estable.
- Si  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$ , los equilibrios  $E_0$  y  $E_1$  serán ambos globalmente asintóticamente estables.

Para demostrar la proposición anterior se tiene que verificar para las soluciones de condición inicial cualquier  $(s_0, x_0) \in \mathcal{D}$ :

- Si  $S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$ , tienden al punto  $E_0$ .
- Si  $\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$ , tienden a  $E_1$ .
- Si  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$ , tenderán a  $E_0$  ó a  $E_1$ . Nos referiremos a este fenómeno como *biestabilidad* y volveremos sobre el mismo más adelante, acompañado de simulaciones que ayuden a su comprensión (véase Figuras 3.10 y 3.11).

Aplicaremos el *Método de las isoclinas* presentado en el estudio de la estabilidad global para el tipo Monod y utilizaremos las isoclinas (3.12), a las que también añadiremos la isoclina correspondiente al doble valor umbral  $\bar{\lambda}(D)$ . Así, en este caso las isoclinas serán

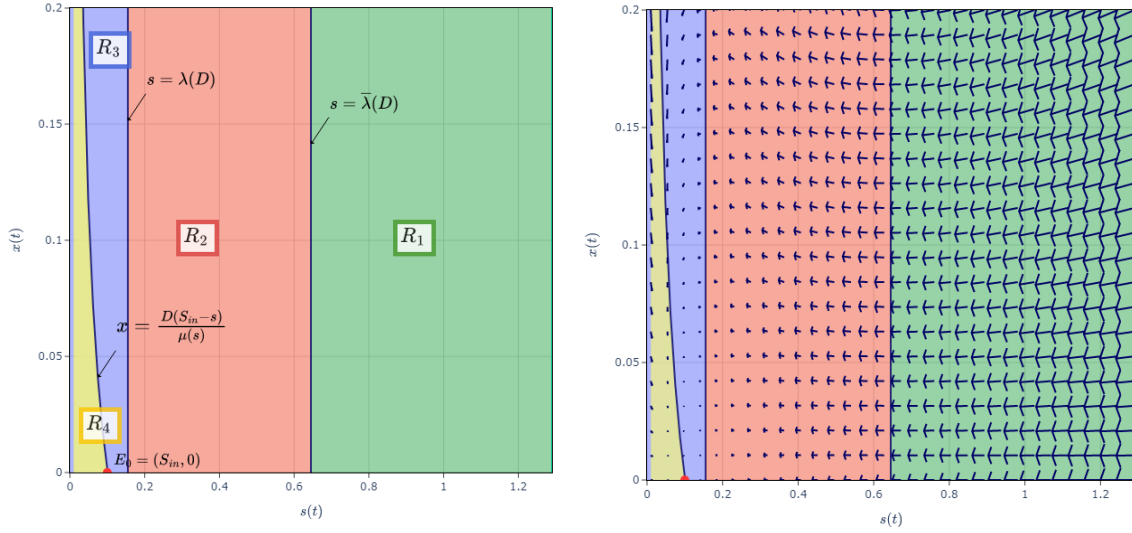
$$x = \frac{D(S_{in} - s)}{\mu(s)}, \quad s = \lambda(D) \quad \text{y} \quad s = \bar{\lambda}(D).$$

En primer lugar estudiaremos el caso  $S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$ . En la Figura 3.5 vemos que las isoclinas dividen el espacio en cuatro regiones. Más concretamente, denotaremos por  $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$  y  $R_4$  a las regiones de color verde, rojo, violeta y amarillo, respectivamente.

Comencemos tomando un punto en la región  $R_1$ , para este se tiene que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , es decir, las soluciones van hacia la izquierda y hacia abajo. Además, en  $\overline{R_1} \cap \overline{R_2}$  tenemos que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$ , con lo que las soluciones van hacia la izquierda. Teniendo esto en cuenta, si escogemos un dato inicial en  $R_1$  acabaremos entrando en  $R_2$ , y una vez hayamos abandonado esta primera región no podremos volver a ella.

Así, es posible reducir el estudio a las regiones  $R_2$ ,  $R_3$  y  $R_4$ , que son respectivamente análogas a las regiones  $R_1$ ,  $R_2$  y  $R_3$  para el sistema con la función de consumo de tipo Monod y  $D > \mu(S_{in})$ , en la Sección 3.2.1.3. De forma que se puede asegurar que, para cualquier dato inicial, las soluciones convergen finalmente a  $E_0$ , que será un equilibrio globalmente estable.

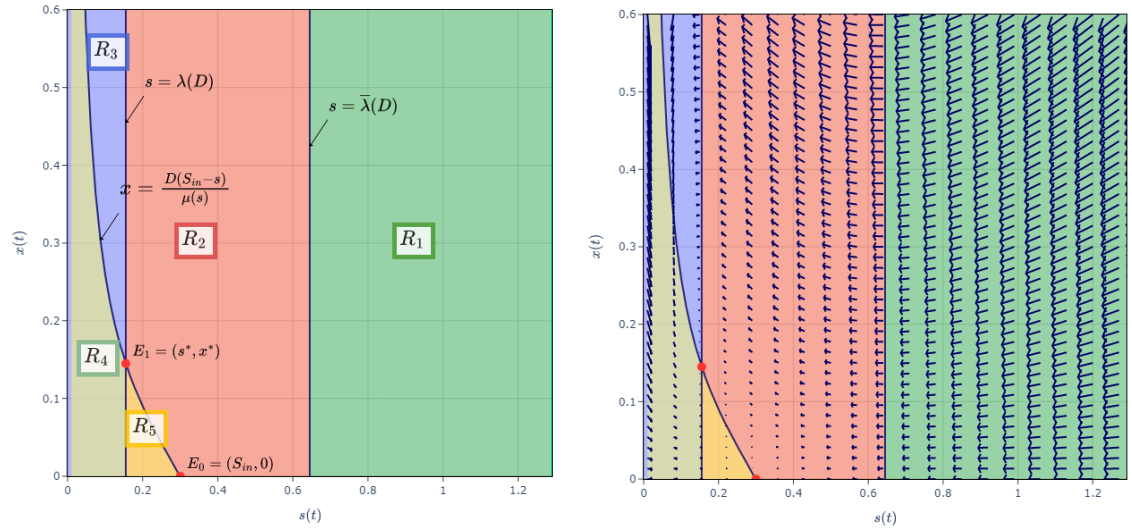
## Modelo con una especie



(a) Representación de dominios, isoclinas y punto de equilibrio  $E_0$ , para  $S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$ . (b) Plano de fases para las órbitas del sistema (3.3) bajo la condición  $S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$ .

Figura 3.5: Gráficas para la función de consumo Haldane ( $\mu_{max} = 5$ ,  $K_s = 0.5$  y  $K_I = 0.2$ ),  $D = 1$  y  $S_{in} = 0.1$ .

En el caso concreto de  $\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$ , las isoclinas delimitarán cinco regiones. Tomando como referencia la Figura 3.6, denotaremos como  $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$ ,  $R_4$  y  $R_5$  las regiones de color verde, rojo, violeta, verde caqui y amarillo.



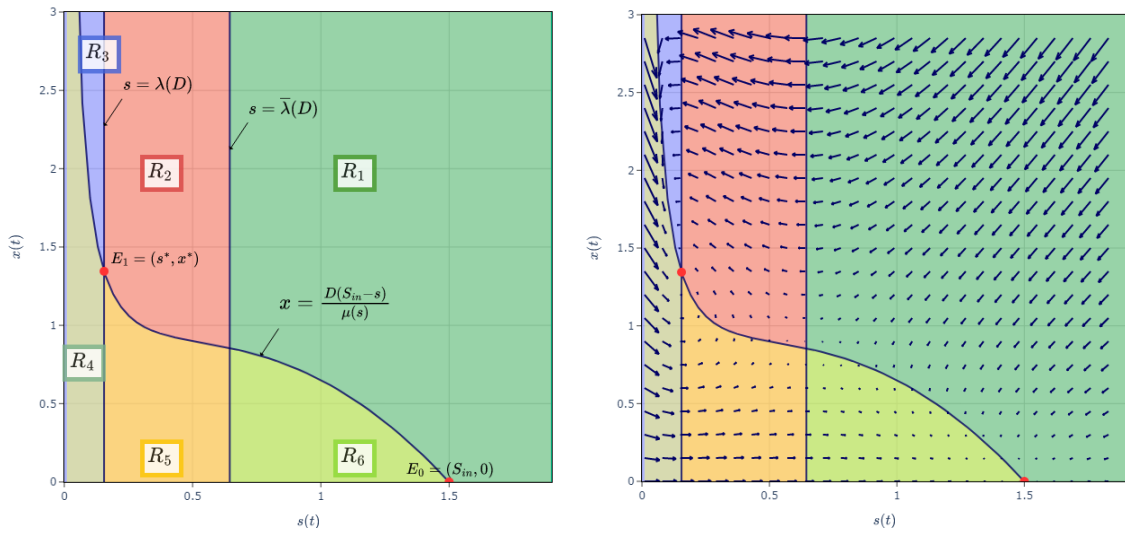
(a) Representación de dominios, isoclinas y puntos de equilibrio  $E_0$  y  $E_1$ , para  $\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$ . (b) Plano de fases para las órbitas del sistema (3.3) bajo la condición  $\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$ .

Figura 3.6: Gráficas para la función de consumo Haldane ( $\mu_{max} = 5$ ,  $K_s = 0.5$  y  $K_I = 0.2$ ),  $D = 1$  y  $S_{in} = 0.3$ .

### 3.2. Puntos de equilibrio y estabilidad

Para empezar, consideremos un punto en la región  $R_1$ , donde  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , con lo que las soluciones van hacia la izquierda y hacia abajo. Por otro lado, en  $\overline{R_1} \cap \overline{R_2}$  se tiene que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$ , así que las soluciones van hacia la izquierda. Como sucedía en el caso anterior, si tomamos un dato inicial en  $R_1$ , la órbita de la solución acabará entrando a  $R_2$  y no podrá regresar a la región  $R_1$ . Podemos entonces tener sólo en cuenta  $R_2$ ,  $R_3$ ,  $R_4$  y  $R_5$ , y seguir los razonamientos de la Sección 3.2.1.3 para las regiones  $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$  y  $R_4$  en el caso  $D < \mu(S_{in})$ . Finalmente, es posible concluir que todas las soluciones tienden a  $E_1$ , por lo que se trata de un equilibrio globalmente estable.

Para el último caso  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$ , nos apoyaremos en la Figura 3.7, en la que se representan las áreas determinadas por las isoclinas. En concreto, las regiones de color verde, rojo, violeta, caqui, amarillo y verde claro, las denotaremos respectivamente como  $R_1$ ,  $R_2$ ,  $R_3$ ,  $R_4$ ,  $R_5$  y  $R_6$ .



(a) Representación de dominios, isoclinas y puntos de equilibrio  $E_0$  y  $E_1$ , para  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$ . (b) Plano de fases para las órbitas del sistema (3.3) bajo la condición  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$ .

Figura 3.7: Gráficas para la función de consumo Haldane ( $\mu_{max} = 5$ ,  $K_s = 0.5$  y  $K_I = 0.2$ ),  $D = 1$  y  $S_{in} = 1.5$ .

En primer lugar, tomemos un punto en la región  $R_1$ . Para dicho punto se tiene que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , con lo que las soluciones van hacia la izquierda y hacia abajo.

Escogiendo un punto de la región  $R_2$ , donde  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} > 0$ , de forma que las soluciones van hacia la izquierda y hacia arriba.

Si tomamos un punto en la  $R_3$ , en este punto  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , y las órbitas solución van a la izquierda y hacia abajo.

Para una condición inicial en la región  $R_4$ , se tiene que  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , es decir, las soluciones van hacia la derecha y hacia abajo.

## Modelo con una especie

---

En el caso de un punto perteneciente a la región  $R_5$ ,  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} > 0$ , y las soluciones van a la derecha y hacia arriba.

Por último, si consideramos un punto en la región  $R_6$ , en dicho punto  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , con lo que las soluciones van hacia la derecha y hacia abajo.

Además, en  $\overline{R_1} \cap \overline{R_2}$  se tiene que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$ , con lo que las soluciones van a la izquierda. También, para  $\overline{R_2} \cap \overline{R_3}$  tenemos que  $\frac{ds}{dt} < 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$  y las soluciones van hacia la izquierda. Para  $\overline{R_3} \cap \overline{R_4}$  y  $\overline{R_1} \cap \overline{R_6}$ , se da que  $\frac{ds}{dt} = 0$  y  $\frac{dx}{dt} < 0$ , así que las soluciones van hacia abajo. En los casos  $\overline{R_4} \cap \overline{R_5}$  y  $\overline{R_5} \cap \overline{R_6}$ , se obtiene que  $\frac{ds}{dt} > 0$  y  $\frac{dx}{dt} = 0$ , por lo que las soluciones van hacia la derecha. Finalmente, en  $\overline{R_2} \cap \overline{R_5}$  tenemos que  $\frac{ds}{dt} = 0$  y  $\frac{dx}{dt} > 0$ , de modo que las soluciones van hacia arriba.

De esta forma, si partimos de un punto inicial en  $R_1$ , acabaremos accediendo a la región  $R_2$  o a la región  $R_6$ . Desde una condición inicial en  $R_2$ , las posibilidades son tender al equilibrio  $E_1$  o pasar a la región  $R_3$ . Con un punto inicial en la región  $R_3$ , únicamente podremos llegar a  $R_4$ . Ahora, partiendo de un punto de  $R_4$ , o bien tendemos a  $E_1$ , o bien accedemos a  $R_5$ . Para un dato inicial en la región  $R_5$ , es posible tanto entrar a  $R_2$  como a  $R_6$ . Por último, con un punto inicial en  $R_6$ , sólo podremos converger hacia el punto de equilibrio  $E_0$ .

Sin embargo, podría darse el caso de que la trayectoria solución se quede orbitando alrededor de  $E_1$  pasando de las regiones  $R_2$  a  $R_3$ , de  $R_3$  a  $R_4$ , y de  $R_4$  a  $R_5$  para volver a  $R_2$ . Para resolver este problema utilizaremos el espacio invariante  $s + x = S_{in}$ . Como ya vimos para el tipo Monod, este conjunto dividirá el espacio en dos regiones, para las que no se podrá pasar de una a otra por el Teorema 3.1.1. Este conjunto tenderá a  $E_0$  ó a  $E_1$ , y atraerá también a estos puntos a las soluciones que intenten cortarlo.

Queda así justificada la estabilidad global tanto de  $E_0$  como de  $E_1$ , resultando ambos como puntos de equilibrio globalmente estables.

### 3.3. Simulaciones numéricas

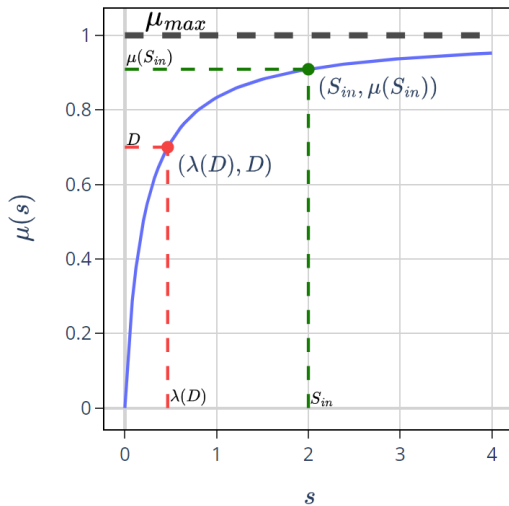
Para respaldar los resultados de la sección anterior, expondremos en este apartado una serie de simulaciones numéricas. Estas mostrarán la evolución de la concentración de sustrato  $s(t)$  y de la concentración de especies  $x(t)$  en un intervalo de tiempo.

Con carácter general, las gráficas mostrarán un periodo de 50 unidades de tiempo y la condición inicial será  $(s_0, x_0) = (0, 0.2)$ . La gráfica de color azul representa la concentración del alimento y la roja la de la especie.

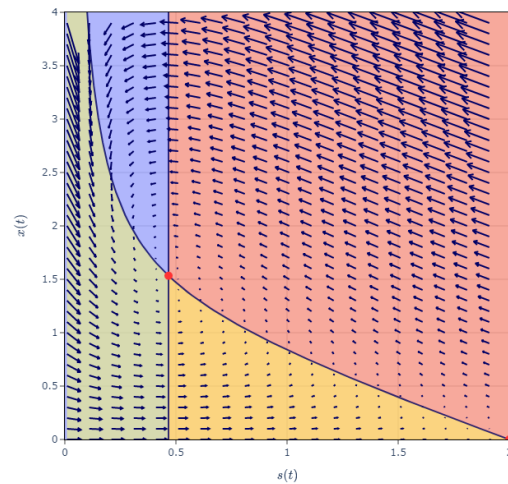
Siguiendo la estructuración previa estudiaremos tres casos, dos de ellos son las condiciones para la función de tipo Monod, que se asemejan también a las de Haldane, y la última de ellas para la situación de biestabilidad con Haldane.

3.3.1. Simulaciones para el tipo Monod

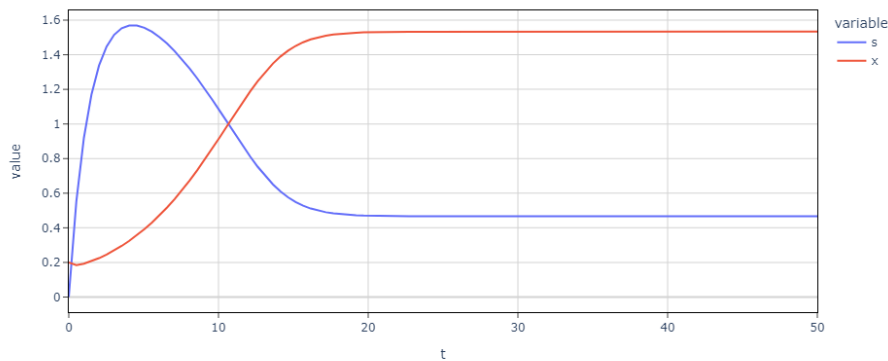
En la Figura 3.8 consideraremos las constantes  $\mu_{max} = 1$  y  $K_s = 0.2$ , y fijaremos los parámetros  $S_{in} = 2$  y  $D = 0.7$ . Para estos valores tenemos el umbral  $\lambda(D) = 0.467$  y  $\mu(S_{in}) = 0.909$ . Entonces, como se verifica que  $D < \mu(S_{in})$ , la solución tenderá al equilibrio con biomasa  $E_1 = (s^*, x^*) = (0.467, 1.533)$ .



(a) Función de consumo para  $D = 0.7 < \mu(S_{in}) = 0.909$ .



(b) Plano de fases, campo de velocidades y punto de equilibrio  $E_1 = (s^*, x^*) = (0.467, 1.533)$ .

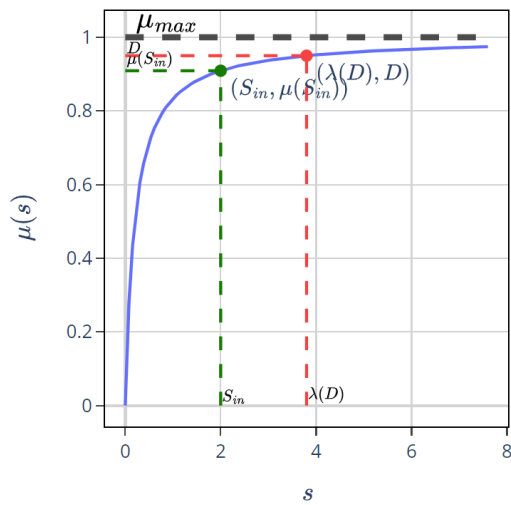


(c) La concentración de sustrato se estabiliza en 0.467 y las especies en 1.533.

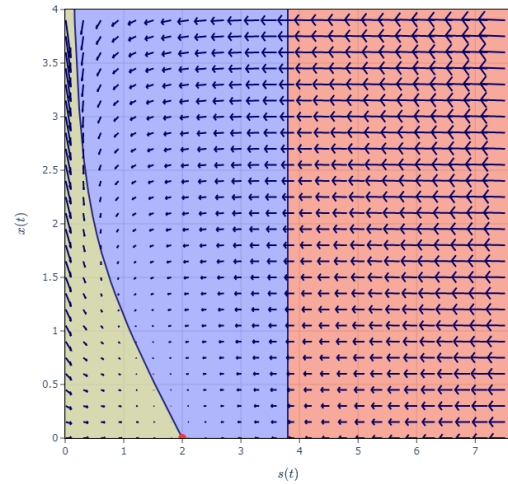
Figura 3.8: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies para la función de consumo Monod en el caso  $D < \mu(S_{in})$ .

Para el caso  $D > \mu(S_{in})$ , ilustrado en la Figura 3.9, escogeremos  $D = 0.95$ , con lo que  $\lambda(D) = 3.8$ . Así, podemos observar la tendencia al equilibrio de lavado  $E_0 = (S_{in}, 0) = (2, 0)$  y, con ello, la extinción de la especie. Como la tasa de dilución es más elevada, la concentración de sustrato no es suficiente para alcanzar el umbral de crecimiento o, en otras palabras, para satisfacer las necesidades nutricionales de los microorganismos.

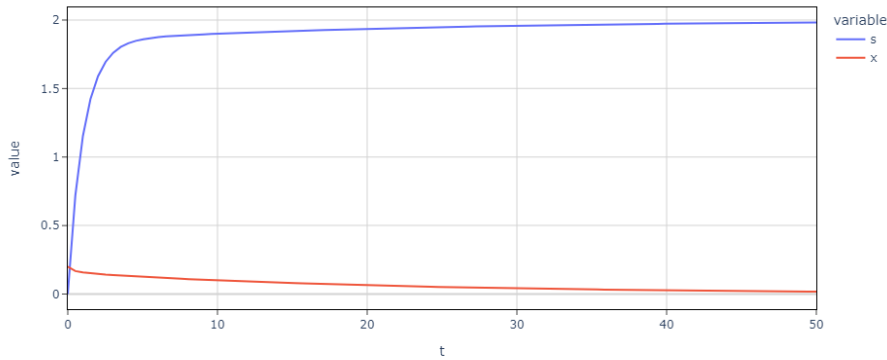
## Modelo con una especie



(a) Función de consumo para  $D = 0.95 > \mu(S_{in}) = 0.909$ .



(b) Plano de fases, campo de velocidades y punto de equilibrio  $E_0 = (S_{in}, 0) = (2, 0)$ .



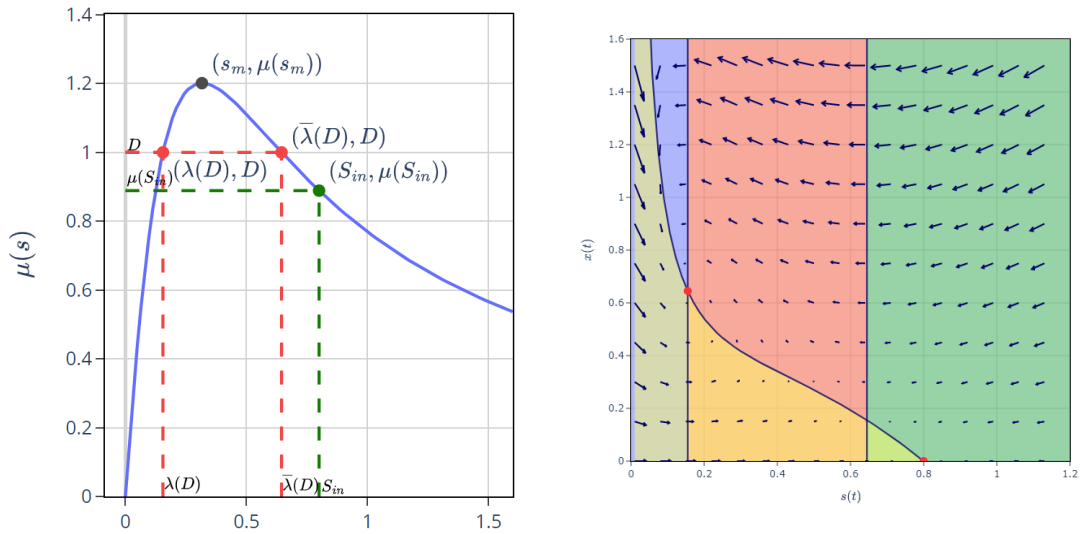
(c) La concentración de sustrato se estabiliza en 2 y las especies en 0.

Figura 3.9: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies para la función de consumo Monod en el caso  $D > \mu(S_{in})$ .

### 3.3.2. Simulaciones para el tipo Haldane

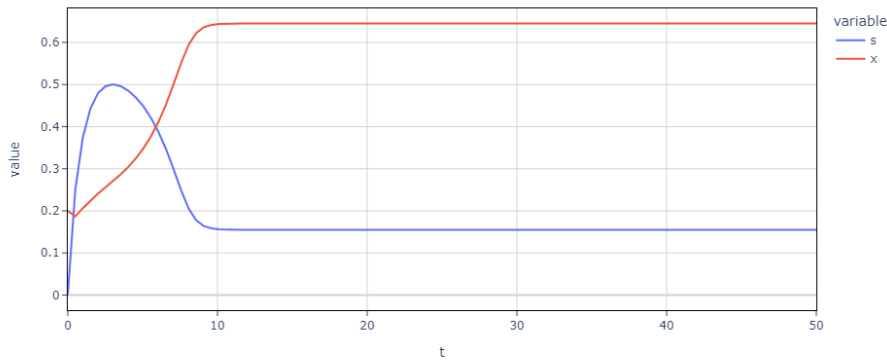
Estas simulaciones se llevarán a cabo con las constantes  $\mu_0 = 5$ ,  $K_s = 0.5$  y  $K_I = 0.2$ . Los casos  $S_{in} < \lambda(D) < \bar{\lambda}(D)$  y  $\lambda(D) < S_{in} < \bar{\lambda}(D)$  son análogos a los de la función de consumo de tipo Monod. En el primero de ellos, se tenderá hacia la desaparición de los organismos y, en el segundo, se encuentra un equilibrio con biomasa positiva.

Ilustramos ahora el caso  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$  en la Figura 3.10, donde seleccionaremos  $S_{in} = 0.8$  y  $D = 1$ , con lo que  $\bar{\lambda}(D) = 0.645$ . Se visualiza la estabilización del sustrato y de la biomasa en  $E_1 = (s^*, x^*) = (0.155, 0.645)$ .



(a) Función de consumo para  $\bar{\lambda}(D) = 0.645 < S_{in} = 0.8$ .

(b) Plano de fases, campo de velocidades y punto de equilibrio  $E_1 = (s^*, x^*) = (0.155, 0.645)$ .



(c) La concentración de sustrato se estabiliza en 0.155 y las especies en 0.645.

Figura 3.10: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies para la función de consumo Haldane en el caso  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$ .

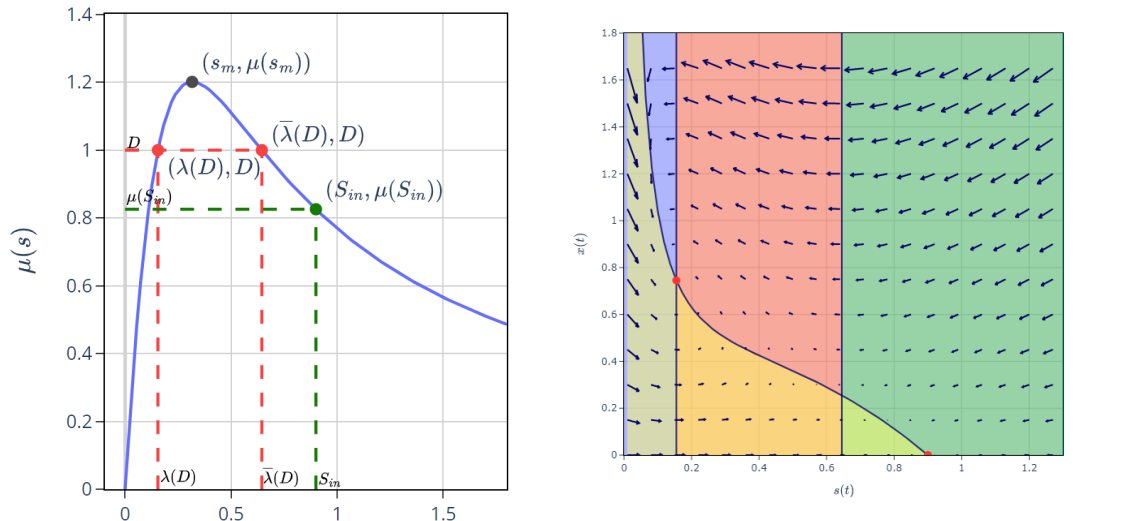
Sin embargo, modificando  $S_{in} = 0.9$ , que se mantiene mayor que  $\bar{\lambda}(D)$ , la solución tiende al equilibrio de lavado  $E_0 = (S_{in}, 0)$ , como podemos observar en la Figura 3.11.

Con estos ejemplos podemos ilustrar con claridad el fenómeno de la *biestabilidad*. Bajo estas condiciones existen dos puntos de equilibrio estables,  $E_0$  y  $E_1$ . Cada uno de ellos cuenta con una *cuenca de atracción* determinada, que atraerá a su equilibrio la solución dependiendo de donde se encuentre la condición inicial. Además, a medida que aumenta la diferencia entre  $\bar{\lambda}(D)$  y  $S_{in}$  la cuenca de atracción al equilibrio de lixiviación aumentará y la especie tenderá a la

## Modelo con una especie

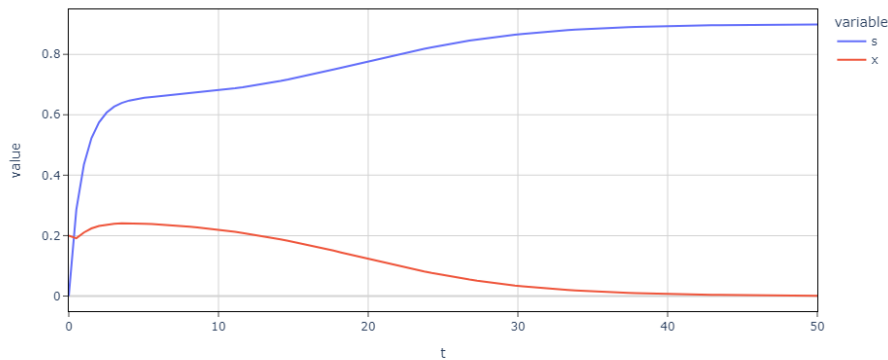
extinción más rápidamente.

Así, a la hora de realizar los experimentos, no se podrá saber con certeza cuáles serán los resultados. Para abordar esta incertidumbre, sería necesario estudiar las cuencas de atracción según las condiciones y parámetros iniciales.



(a) Función de consumo para  $\bar{\lambda}(D) = 0.645 < S_{in} = 0.9$ .

(b) Plano de fases, campo de velocidades y punto de equilibrio  $E_0 = (S_{in}, 0) = (0.9, 0.645)$ .



(c) La concentración de sustrato se estabiliza en 0.467 y las especies en 1.533.

Figura 3.11: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies para la función de consumo Haldane en el caso  $\lambda(D) < \bar{\lambda}(D) < S_{in}$ .

## 3.4. Otros modelos y ampliaciones

En esta sección se introducirán algunas modificaciones en el modelo de quimiotato (3.3) de tal forma que se obtengan nuevos modelos que se ajusten mejor a

otras situaciones que se observan en la vida real. Asimismo, se explicará brevemente cómo repercute esto en los puntos de equilibrio y sus estabilidades.

#### 3.4.1. Proporcionando biomasa al tanque de cultivo

Para esta extensión, consideremos que en el flujo de entrada al tanque de cultivo, junto al alimento se suministra también una concentración de biomasa.

El modelo, teniendo en cuenta que se proporciona una concentración de especies con  $X_{in} > 0$ , será de la forma,

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \mu(s)x, \\ \frac{dx}{dt} = D(X_{in} - x) + \mu(s)x. \end{cases} \quad (3.16)$$

Es posible observar que, al contrario que en el modelo (3.3), el eje horizontal no es un invariante para el sistema y el punto  $(S_{in}, 0)$  no es ya punto de equilibrio.

El nuevo conjunto invariante y atractivo, solución del sistema, es  $s+x = S_{in}+X_{in}$ .

Respecto a los puntos de equilibrio, no existirá lixiviación y siempre habrá al menos uno con biomasa positiva. Como la entrada contiene células vivas, en todo momento se mantendrá, al menos, una pequeña cantidad de especies.

Resolviendo el sistema

$$\begin{cases} 0 = D(S_{in} - s) - \mu(s)x, \\ 0 = D(X_{in} - x) + \mu(s)x, \end{cases} \quad (3.17)$$

teniendo en cuenta  $x = S_{in} + X_{in} - s$ , se obtiene de la primera que

$$\mu(s) = \frac{D(S_{in} - s)}{S_{in} + X_{in} - s}.$$

Entonces sólo existe un único equilibrio con  $s^* < S_{in}$ , como se puede ver en la Figura 3.12.

Si evaluamos la matriz Jacobiana correspondiente en dicho punto, tenemos

$$J(s^*, x^*) = \begin{pmatrix} -D - \mu'(s^*)x^* & -\mu(s^*) \\ \mu'(s^*)x^* & \mu(s^*) - D \end{pmatrix}, \quad (3.18)$$

y sus valores propios  $\lambda_1 = -D$  y  $\lambda_2 = \mu(s^*) - D - \mu'(s^*)x^*$ . Considerando la función de consumo de tipo Monod, tenemos que  $\mu'(s^*) > 0$  y, además, como el único punto de equilibrio  $(s^*, x^*)$  que existe en ese caso satisface

$$\mu(s^*) = D \frac{S_{in} - s^*}{S_{in} + X_{in} - s^*},$$

tenemos que  $\mu(s^*) < D$ , de donde se deduce que ambos autovalores  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son negativos y, por tanto, el punto de equilibrio  $(s^*, x^*)$  será localmente exponencialmente estable.

## Modelo con una especie

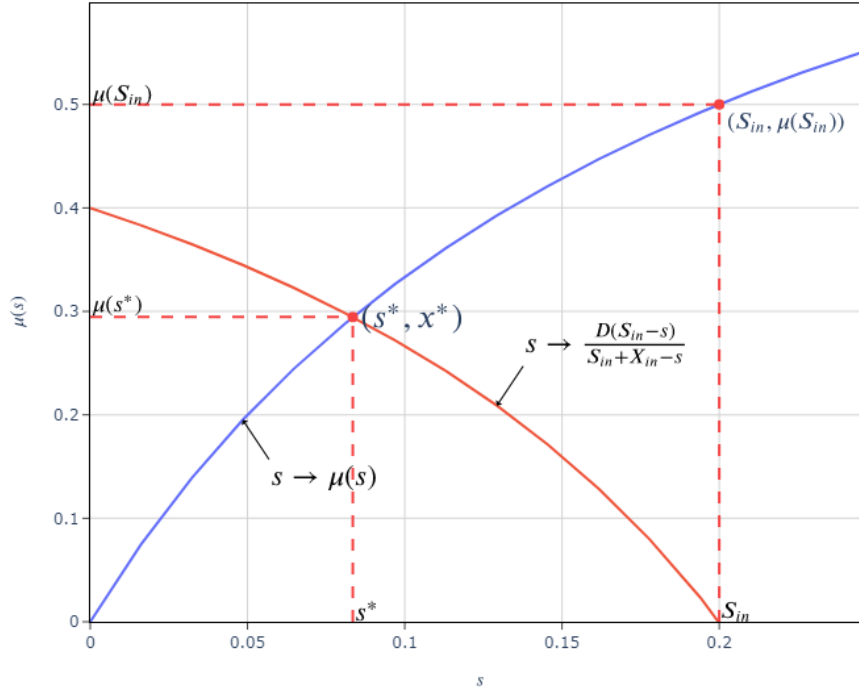


Figura 3.12: Simulación funciones  $\mu(s)$  y  $\frac{D(S_{in}-s)}{S_{in}+X_{in}-s}$  para  $\mu_{max} = 1$ ,  $K = 0.2$ ,  $D = 0.8$ ,  $S_{in} = 0.2$  y  $X_{in} = 0.2$ .

Análogamente a como se hizo para el modelo (3.3), puede también demostrarse en este caso que el único punto de equilibrio  $(s^*, x^*)$  que se tiene es, de hecho, globalmente asintóticamente estable.

### 3.4.2. Pérdida de biomasa

En el modelo (3.3) supusimos que la pérdida de biomasa en el tanque de cultivo era debida a la extracción del excedente de material en dicho tanque para lograr mantener su volumen constante.

Si quisiéramos construir un modelo en el que se tenga en cuenta la posibilidad de que los microorganismos mueran durante el experimento, queden atascados o retenidos por un filtro, deberíamos considerar un parámetro de dilución distinto para la población,  $D_x$ , con  $D \neq D_x$ . El sistema resultará

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \mu(s)x, \\ \frac{dx}{dt} = (\mu(s) - D_x)x. \end{cases} \quad (3.19)$$

### 3.4. Otros modelos y ampliaciones

Aunque el eje horizontal sí es un espacio invariante del modelo, el conjunto  $s + x = S_{in}$  no lo es.

El equilibrio de lavado  $(S_{in}, 0)$  sigue existiendo y el de biomasa  $E = (s^*, x^*)$  ahora cumplirá que  $\mu(s^*) = D_x$  y  $x^* = \frac{D(S_{in}-s^*)}{D_x}$  con  $S_{in} - s^* > 0$ . En este caso, si evaluamos la matriz Jacobiana del modelo en el punto de equilibrio  $(s^*, x^*)$  tenemos

$$J(s^*, x^*) = \begin{pmatrix} -D - \mu'(s^*)x^* & -D_x \\ \mu'(s^*)x^* & 0 \end{pmatrix}, \quad (3.20)$$

que puede tener autovalores complejos con parte real negativa. Utilizando el método de las isoclinas no se puede concluir en esta ocasión sobre la estabilidad global y aquí tampoco sirve el conjunto invariante  $s + x = S_{in}$ . Debemos contemplar la posibilidad de que existan órbitas que giren alrededor del punto de equilibrio, motivo que impide que concluyamos sobre la estabilidad global del equilibrio  $(s^*, x^*)$ .

#### 3.4.3. Crecimiento dependiente de la densidad de la población

También necesitamos en algunas ocasiones, motivadas por observaciones de experimentos reales, hacer uso de funciones de consumo que no sólo dependan de la concentración de sustrato, sino también de la de especies, es decir, funciones del tipo  $\mu = \mu(s, x)$ . En este caso, el modelo de quimiostato resultante vendría dado como

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \mu(s, x)x, \\ \frac{dx}{dt} = (\mu(s, x) - D_x)x. \end{cases} \quad (3.21)$$

Observemos que, en el modelo (3.21), también hemos contemplado la posible pérdida de biomasa que tratamos previamente en la Sección 3.4.2.

Este tipo de funciones de consumo dependientes tanto de la concentración de nutriente como de la de especies, suele ser utilizado para modelar situaciones en las que las propias especies inhiben su propio crecimiento. En tal caso, si la concentración de especies es muy baja entonces la función de consumo se comporta como una Monod ( $\mu(s, x) = \mu(s, 0)$ ), pero dicha función decrece a medida que aumenta la concentración de especies. Esto puede ser producido por el aumento en la competencia de acceso al alimento o por las toxinas emitidas durante el ciclo vital de los microorganismos. Este es el motivo por el que a este hecho nos referimos como *inhibición del crecimiento por aumento de biomasa*.

Presentemos algunos ejemplos de esta clase de funciones:

- $\mu(s, x) = \frac{\mu_{max} s}{K+s} \frac{1}{1+x^\alpha/l}$ . Para esta función, el valor máximo es

$$\sup_{s \geq 0} \mu(s, x) = \frac{\mu_{max}}{1 + x^\alpha/l}.$$

Podemos ver que este supremo disminuirá conforme aumente  $x$ .

## Modelo con una especie

---

Por otro lado, se puede realizar un ajuste  $\mu(s)p(\cdot)x$  para modelar situaciones en las que no todos los individuos tengan la misma probabilidad de acceso al sustrato. Por ejemplo, si los microorganismos se agrupan formando flóculos, aquéllos distribuidos en la periferia pueden obtener los recursos necesarios más fácilmente que los situados en zonas internas.

- $\mu(s, x) = \frac{\mu_{max}s}{\alpha + Kx + s}$ . Para el valor  $\alpha = 0$  la denominamos *Función de Contois*,

$$\mu(s, x) = \frac{\mu_{max}s}{Kx + s}.$$

Esta función no está definida en  $(0, 0)$ , tiene como máximo  $\mu_{max}$  y la constante de semi-saturación  $Kx$  tiende a 0 cuando también lo hace  $x$ .

El estudio de los correspondientes modelos de quimiostato que se obtienen al tener en cuenta los ingredientes descritos en esta sección queda fuera del alcance del presente trabajo, aunque puede encontrarse en [19, Sección 2.2.3].

### 3.4.4. Influencia de la densidad del sustrato en el rendimiento

Tiene sentido pensar que al aumentar la proporción de alimento, los microorganismos tendrán más fácil acceso al mismo y, como consecuencia, aumentará el rendimiento de la reacción, es decir,  $Y$  no será constante, sino que será una función creciente dependiente de la concentración de sustrato.

El modelo de quimiostato resultante en este caso sería

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - Y(s)\mu(s)x, \\ \frac{dx}{dt} = (\mu(s) - D_x)x. \end{cases} \quad (3.22)$$

De nuevo, hemos tenido en cuenta en el modelo (3.22) la posible pérdida de biomasa de la que hablamos en la Sección 3.4.2.

Referimos a todo lector interesado en el estudio del correspondiente modelo (3.22) a [19, Sección 2.2.3].



## Capítulo 4

# Modelo con varias especies

En este capítulo consideraremos un modelo de quimiostato en el que distintas especies de microorganismos compitan por el recurso limitante. Habiendo construido el modelo de quimiostato para una especie (3.3), introduzcamos ahora un sistema diferencial que también tenga en cuenta la evolución de la concentración de varias especies, que queda de la forma

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^n \frac{\mu_i(s)}{Y_i} x_i, \\ \frac{dx_i}{dt} = \mu_i(s) x_i - D x_i, \quad i = 1, \dots, n. \end{cases} \quad (4.1)$$

Para esta modelización, la evolución de la concentración del recurso limitante dependerá de la suma total de los “consumos de sustrato” por parte de cada una de las especies. En cuanto al crecimiento en la concentración de cada especie  $x_i$ , se considerará que la interacción directa con el resto de especies no influye en su desarrollo y, como si se tratara de la única especie existente en el medio, sólo dependerá del sustrato. De la misma forma que para el caso de una especie en la Sección 3.1, asumimos que los rendimientos  $Y_i = 1$ . Así, podemos considerar el modelo (4.2), al que nos referiremos a lo largo capítulo

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \sum_{i=1}^n \mu_i(s) x_i, \\ \frac{dx_i}{dt} = \mu_i(s) x_i - D x_i \quad i = 1, \dots, n. \end{cases} \quad (4.2)$$

### 4.1. Función de consumo de tipo Monod

En esta sección, las funciones de consumo  $\mu_i$  serán estrictamente crecientes, para lo que consideramos de nuevo la función de tipo Monod

$$\mu(s) = \mu_{max} \frac{s}{s + K_s}.$$

## 4.1. Función de consumo de tipo Monod

En este caso denotaremos por  $\lambda_i(D)$  al umbral de crecimiento de la especie  $i$ , para el que se tiene que  $\mu_i(\lambda_i(D)) = D$ . También recordemos que, como estudiamos en la Sección 3.2.1.1, para que existan posibles puntos de equilibrio debe cumplirse que  $D < \mu_{max}$ .

### 4.1.1. Puntos de equilibrio

Para anular simultáneamente todos los miembros derechos del sistema (4.2) y hallar así los puntos de equilibrio, se pueden dar distintas situaciones:

- El primer caso, en el que ninguna especie esté presente y se tenga  $x_i^* = 0, \forall i$ . De esta forma tendríamos  $s^* = S_{in}$ , que corresponde con el equilibrio de lavado  $E_0$ .
- Sólo una especie está presente en el equilibrio, con lo que todos los  $x_j^* = 0$  salvo para un cierto  $j = i$  que tiene  $x_i^* > 0$  y que denotaremos como el equilibrio  $E_i$ . En este caso podríamos considerar el modelo para una especie del capítulo anterior (3.3) para el que quedó demostrada la existencia del punto de equilibrio con biomasa en el caso  $\lambda_i(D) < S_{in}$ , donde  $s_i^* = \lambda_i(D)$  y  $x_i^* = S_{in} - s_i^*$  hacen posible la existencia de este equilibrio con una concentración positiva de la especie y que tenga sentido biológico.
- Hay al menos dos especies presentes en el equilibrio que es denominado como *equilibrio de coexistencia*. Denotando a las especies en cuestión con  $i$  y  $j$ , para este punto se tendrá que  $\frac{dx_i}{dt} = 0$  y  $\frac{dx_j}{dt} = 0$  con  $x_i > 0$  y  $x_j > 0$ . De esta manera, existirá  $s^*$  tal que  $\mu_i(s^*) = D$  y  $\mu_j(s^*) = D$ , lo que implica que  $s^* = \lambda_i(D) = \lambda_j(D)$ ; sin embargo, esta condición es muy restrictiva y difícil de conseguir en la realidad.

Para lograr este caso, las funciones de consumo  $\mu_i$  y  $\mu_j$  deben cortarse en otro punto distinto de 0. Este valor será  $\mu_i(s^*) = \mu_j(s^*) = D$ , es decir, la tasa de dilución debe corresponder exactamente con el punto de corte de las funciones. Esta situación requiere de una gran precisión, complicada de lograr en la práctica, y cualquier variación en esta tasa de dilución imposibilitaría el equilibrio de coexistencia. Sucede igual con el caso  $\lambda_i(D) = S_{in}$  en el que coincidirían los equilibrios  $E_i$  y  $E_0$ .

Para nuestro estudio, sólo consideraremos aquellas situaciones “no excepcionales” en las que los valores de cada  $\lambda_i$  son distintos entre sí y diferentes de  $S_{in}$ . Esto reduce los casos al equilibrio de lixiviación  $E_0$  y al equilibrio en el que sólo está presente una especie  $E_i$ .

### 4.1.2. Estabilidad local

Como en el capítulo anterior, haremos uso del Teorema 3.2.1, de modo que hallaremos la matriz Jacobiana evaluada para cada posible punto de equilibrio y estudiaremos sus autovalores.

- **Estabilidad del equilibrio de lixiviación.** La matriz Jacobiana para el caso  $E_0$  resulta de la forma

## Modelo con varias especies

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} -D & -\mu_1(S_{in}) & -\mu_2(S_{in}) & \dots & -\mu_n(S_{in}) \\ 0 & \mu_1(S_{in}) - D & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \mu_2(S_{in}) - D & & 0 \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \\ 0 & 0 & 0 & & \mu_n(S_{in}) - D \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

La ecuación característica de esta matriz es  $(-D-\alpha) \prod_{i=1}^n (\mu_i(S_{in}) - D - \alpha) = 0$  y tiene como autovalores  $\alpha_0 = -D$ , negativo, y  $\alpha_i = \mu_i(S_{in}) - D$  con  $i = 1, \dots, n$ . Entonces se dan las siguientes posibilidades:

- Si existe algún  $i = j$  tal que  $\mu_j(S_{in}) > D$ , el autovalor  $\alpha_j$  será positivo y, por tanto,  $E_0$  es un equilibrio inestable.
  - Si  $\forall i$  se tiene  $\mu_i(S_{in}) < D$ , todos los autovalores serán negativos y entonces  $E_0$  es un punto localmente exponencialmente estable.
- **Estabilidad del equilibrio con una especie presente.** Consideremos que la especie de concentración  $x_1 > 0$  es la única existente en el equilibrio y el resto de  $x_i$  serán nulas. Denotemos al equilibrio  $E_1 = (s_1^*, x_1^*)$  con  $\mu_1(s_1^*) = D$  y cuya matriz Jacobiana es la siguiente

$$J(E_1) = \begin{pmatrix} -D - \mu_1'(s_1^*)x_1^* & -D & -\mu_2(s_1^*) & \dots & -\mu_n(s_1^*) \\ \mu_1'(s_1^*)x_1^* & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \mu_2(s_1^*) - D & & 0 \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \\ 0 & 0 & 0 & & \mu_n(s_1^*) - D \end{pmatrix}. \quad (4.4)$$

Es posible darse cuenta de que el bloque con las dos primeras filas y las dos primeras columnas corresponde con la matriz estudiada en el capítulo anterior y que tendrá como autovalores  $\alpha_0 = -D$ , siempre negativo, y  $\alpha_1 = -\mu_1'(s_1^*)x_1^*$  que, bajo la condición  $\lambda_1(D) < S_{in}$  (necesaria para que  $E_1$  tenga sentido biológico), también es negativo.

El resto de autovalores  $\alpha_j = \mu_j(s_1^*) - D$  con  $j = 2, \dots, n$  serán negativos siempre que  $\lambda_1(D) < \lambda_j(D)$ , que hará de  $E_1$  un punto equilibrio localmente exponencialmente estable. No obstante, si existiera algún  $j \neq 1$  tal que  $\lambda_j(D) < \lambda_1(D)$  entonces  $E_1$  sería un equilibrio inestable.

Así, de forma general, un equilibrio  $E_i$  bajo la condición de existencia  $\lambda_i(D) < S_{in}$ , es localmente exponencialmente estable si  $\forall j \neq i$  se tiene  $\lambda_i(D) < \lambda_j(D)$ , e inestable si existe  $j \neq i$  con  $\lambda_j(D) < \lambda_i(D)$ .

Para este capítulo consideraremos  $n$  especies con distintos umbrales de crecimiento y que cumplirán que

$$\lambda_1(D) < \lambda_2(D) < \dots < \lambda_n(D).$$

En la siguiente tabla se recoge un resumen de la existencia y estabilidad local de los puntos de equilibrio en las distintas situaciones.

## 4.1. Función de consumo de tipo Monod

	$S_{in} < \lambda_1(D)$	$\lambda_1(D) < S_{in} < \lambda_2(D)$	$\lambda_2(D) < S_{in} < \lambda_3(D)$	...	$\lambda_n(D) < S_{in}$
$E_0$	Estable	Inestable	Inestable	...	Inestable
$E_1$	No existe	Estable	Estable	...	Estable
$E_2$	No existe	No existe	Inestable	...	Inestable
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\ddots$	$\vdots$
$E_n$	No existe	No existe	No existe	...	Inestable

Tabla 4.1: Estabilidad de los puntos de equilibrio en las distintas posibles situaciones para una función de consumo de tipo Monod.

Así, la especie que sobrevivirá en el medio será aquella con menor valor umbral de crecimiento, y el resto de especies tenderán a la extinción.

Para concluir, enunciamos la siguiente proposición que recoge los resultados de la tabla anterior sobre la estabilidad local de los puntos de equilibrio.

**Proposición 4.1.1.** *Para funciones de consumo de tipo Monod  $\mu_i$  con  $i = 1, \dots, n$  y  $\lambda_i(D)$  que sean diferentes entre sí y de  $S_{in}$ , se cumplirá que:*

- Si  $\forall i$  se tiene que  $S_{in} < \lambda_i(D)$ , es decir, todos los valores umbrales son mayores que  $S_{in}$ , sólo existe el punto de equilibrio de lavado  $E_0$  que será localmente exponencialmente estable.
- Por cada  $\lambda_i(D)$  menor que  $S_{in}$  existirá un punto de equilibrio. Sólo será localmente exponencialmente estable el equilibrio que tenga el umbral correspondiente asociado más bajo, el resto serán inestables. Este fenómeno se conoce como exclusión competitiva.

### 4.1.3. Dinámica de la exclusión competitiva entre especies

En la sección anterior estudiamos las condiciones necesarias para la existencia y estabilidad local del equilibrio con presencia de especies. Veamos ahora algunos aspectos sobre la velocidad con la que la especie “ganadora” excluye al resto.

Supongamos dos especies de forma que:

$$\lambda_1(D) < \lambda_2(D).$$

El sistema (4.2) queda de la forma

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - \mu_1(s)x_1 - \mu_2(s)x_2, \\ \frac{dx_1}{dt} = \mu_1(s)x_1 - D x_1, \\ \frac{dx_2}{dt} = \mu_2(s)x_2 - D x_2. \end{cases} \quad (4.5)$$

## Modelo con varias especies

---

Efectuemos el cambio de variable

$$(s, x_1, x_2) \rightarrow (s, b, p),$$

donde  $b = x_1 + x_2$  denota a la biomasa total del medio y  $p = \frac{x_1}{b}$  a la proporción de la concentración de la primera especie respecto al total, lo que resulta en el siguiente sistema

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - (p\mu_1(s) + (1-p)\mu_2(s))b, \\ \frac{db}{dt} = (p\mu_1(s) + (1-p)\mu_2(s))b - Db, \\ \frac{dp}{dt} = p(1-p)(\mu_1(s) - \mu_2(s)). \end{cases} \quad (4.6)$$

Para este sistema el punto de equilibrio  $E_1$  será de la forma  $(s_1^*, x_1^*, 1)$ . Tiene sentido considerar la variable  $p = 1$  ya que, como estudiamos anteriormente, en el equilibrio sólo estará presente la especie con menor valor umbral, en este caso la especie de concentración  $x_1$ , y que, por tanto, tendrá una proporción respecto a la biomasa total de 1.

Veamos lo que sucede según sea la similitud de las funciones de consumo de las especies, primero en todos sus valores de  $s$  y luego en un entorno cercano a  $D$ .

### 4.1.3.1. Las funciones de consumo son “siempre cercanas”

Cuando las funciones  $\mu_1(s)$  y  $\mu_2(s)$  de ambas especies son cercanas, de forma que es posible describirlas como

$$\mu_1(s) = \mu_2(s) - \varepsilon(s),$$

donde  $\varepsilon$  denota valores pequeños, el sistema (4.6) resulta entonces como

$$\begin{cases} \frac{ds}{dt} = D(S_{in} - s) - (\mu_1(s) - (1-p)\varepsilon(s))b, \\ \frac{db}{dt} = (\mu_1(s) - D)b, \\ \frac{dp}{dt} = p(1-p)\varepsilon(s). \end{cases} \quad (4.7)$$

Podemos observar que la dinámica de la variable  $p$  es más lenta que el resto, debido a que depende directamente de los valores de  $\varepsilon(s)$ . En otras palabras, la proporción de la primera especie respecto al total aumentará más lentamente cuanto más pequeño sea  $\varepsilon(s)$ , y las funciones  $\mu_1(s)$  y  $\mu_2(s)$  se parezcan más.

## 4.1. Función de consumo de tipo Monod

### 4.1.3.2. Las funciones de consumo cercanas en un entorno del punto de equilibrio

Consideraremos ahora funciones de consumo no cercanas para todo  $s$ . En un entorno del punto de equilibrio  $E_1$  se puede escribir la dinámica de  $p$  como

$$\begin{aligned}\frac{dp}{dt} &= p(1-p)(\mu_1(s) - \mu_2(s)) \\ &= ((1-p) - (1-p)^2)(\mu_1(s) - \mu_2(s)) \\ &\simeq (1-p)(\mu_1(s_1^*) - \mu_2(s_1^*)),\end{aligned}\tag{4.8}$$

por ser  $p \simeq 1$  en un entorno de  $E_1$ .

Una perturbación cerca de este equilibrio vendrá dada por

$$p(t) \simeq 1 + (p(0) - 1)e^{-vt}, \text{ para todo } t > 0,$$

donde denotamos  $v = \mu_1(s_1^*) - \mu_2(s_1^*) = D - \mu_2(\lambda_1(D))$  que, por ser  $\lambda_1(D) < \lambda_2(D)$ , será siempre positiva.

Así, la proporción  $p$  tenderá a 1 más lentamente cuanto menor sea  $v$  y más cercanas sean las funciones de consumo en un entorno próximo a  $E_1$ . Es decir, para una intersección de  $\mu_1$  y  $\mu_2$  muy cercana a la tasa de dilución  $D$ , la primera especie tardará más tiempo en alejarse y superar a la segunda.

### 4.1.4. Estabilidad global

#### 4.1.4.1. Algunos resultados previos

Comencemos el estudio de la estabilidad global con el siguiente resultado.

**Proposición 4.1.2.** *Sea*

$$\lambda_1(D) < \min \left( \min_{i>1} \lambda_i(D), S_{in} \right).$$

*Se verifica entonces que para cualquier condición inicial  $(s(0), x_1(0), \dots, x_n(0))$  con  $x_i(0) > 0$ , la solución del sistema (4.2) cumple que*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (s(t), x_1(t), \dots, x_n(t)) = (\lambda_1(D), S_{in} - \lambda_1(D), 0, \dots, 0).$$

Por otro lado, denotaremos la *masa total* como

$$m = s + \sum_{i=1}^n x_i,$$

que tiene como ecuación diferencial

$$\frac{dm}{dt} = \frac{ds}{dt} + \sum_{i=1}^n \frac{dx_i}{dt},$$

## Modelo con varias especies

---

que resulta finalmente como

$$\frac{dm}{dt} = D(S_{in} - m).$$

Esta ecuación tiene como equilibrio  $m = S_{in}$ , para el que se puede demostrar que es globalmente asintóticamente estable, de forma que cualquier solución convergerá al conjunto

$$I = \left\{ (s, x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^{n+1}, s + \sum_{i=1}^n x_i = S_{in} \right\}.$$

A continuación, presentemos un resultado sobre la no extinción de la biomasa total, a la que denotaremos como

$$b(t) = \sum_{i=1}^n x_i.$$

**Lema 4.1.1.** *La biomasa total  $b(t)$ , bajo la condición  $\min_i \lambda_i(D) < S_{in}$ , cumple que, para cualquier condición inicial  $b(0) > 0$ , la función  $t \rightarrow b(t)$  está acotada inferiormente por una constante estrictamente positiva.*

*Demostración.* La dinámica de la biomasa total verifica la desigualdad

$$\frac{db}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{dx_i}{dt} = \sum_{i=1}^n (\mu_i(s) x_i - D x_i) \geq \left( \min_i \mu_i(s) - D \right) b.$$

Puesto que la función de consumo verifica que  $\mu_i(S_{in}) > D$ , existirán  $\varepsilon > 0$  y  $\eta > 0$  de forma que se tenga  $\mu_i(\sigma) > D + \varepsilon$ ,  $\forall i$  y  $\forall \sigma > S_{in} - \eta$ . Además, como vimos anteriormente,  $m(t)$  converge hacia  $S_{in}$ , con lo que existirá un instante  $\bar{t}$  tal que  $m(t) > S_{in} - \frac{\eta}{2} \forall t > \bar{t}$ .

Ahora, gracias a lo anterior, se tiene que  $b(t) < \frac{\eta}{2}$  para todo  $t > \bar{t}$ , y sustituyendo  $s = m - \sum_{i=1}^n x_i = m - b$ , obtenemos la siguiente desigualdad

$$\begin{aligned} \frac{db}{dt} &\geq \left( \min_i \mu_i(m(t) - b(t)) - D \right) b(t) \\ &\geq \left( \min_i \mu_i \left( m(t) - \frac{\eta}{2} \right) - D \right) b(t). \end{aligned}$$

Aplicando que  $m(t) > S_{in} - \frac{\eta}{2}$  tenemos

$$\frac{db}{dt} \geq \left( \min_i \mu_i(S_{in} - \eta) - D \right) b(t).$$

Por último, teniendo en cuenta  $\mu_i(\sigma) > D + \varepsilon$  con  $\sigma > S_{in} - \eta$  llegamos finalmente a que

$$\frac{db}{dt} \geq \varepsilon b(t).$$

## 4.1. Función de consumo de tipo Monod

Por tanto, dado que  $b$  es positiva, tenemos que su derivada es creciente, con lo que la variable  $b(t)$  no podrá permanecer en  $b < \frac{\eta}{2}$ , ni tampoco volver a este dominio una vez lo haya abandonado. Así,  $b(t)$  estará inferiormente acotada por la constante estrictamente positiva  $\frac{\eta}{2}$ .

□

Como hemos estudiado, la masa total acaba tendiendo al valor  $S_{in}$

$$s(t) + \sum_{i=1}^n x_i(t) \simeq S_{in}.$$

A partir de ahora consideraremos la dinámica del sistema

$$\frac{dx_i}{dt} = \mu_i \left( S_{in} - \sum_{j=1}^n x_j \right) x_i - D x_i$$

en el siguiente dominio

$$\Omega = \left\{ x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^n : \sum_{j=1}^n x_j \leq S_{in} \right\},$$

ya que  $s$  permanece siempre positiva.

Por último, antes de comenzar la demostración de la estabilidad global, será necesario conocer qué se entiende por *conjunto  $\omega$ -límite*.

**Definición 4.1.1.** *El conjunto  $\omega$ -límite de un punto  $x_0$  de  $D$ , que denotamos por  $\omega(x_0)$ , es el conjunto de puntos  $y \in D$ , de tal manera que existe una sucesión  $t_k \rightarrow +\infty$  tal que  $x(t_k, x_0) \rightarrow y$  cuando  $k \rightarrow +\infty$ .*

**Proposición 4.1.3.** *Un conjunto límite es cerrado e invariante. Si una órbita está positivamente acotada, entonces su conjunto  $\omega$ -límite es no vacío, compacto y conexo.*

De esta forma, las soluciones de un sistema diferencial pueden converger finalmente hacia conjuntos más complicados, los conjuntos  $\omega$ -límite, en lugar de tender hacia puntos de equilibrio como en los casos que habíamos estudiado.

### 4.1.4.2. Demostración de la estabilidad global para el caso general

Primero, consideremos el conjunto  $\Delta$ , dado por

$$\Delta = \left\{ x \in \Omega : \sum_{j=1}^n x_j = S_{in} - \lambda_1 \right\},$$

que divide a  $\Omega$  en dos regiones definidas como

$$\mathcal{B} = \left\{ x \in \Omega : \sum_{j=1}^n x_j < S_{in} - \lambda_1 \right\} \text{ y } \mathcal{C} = \left\{ x \in \Omega : \sum_{j=1}^n x_j > S_{in} - \lambda_1 \right\}.$$

A continuación, enunciemos algunos lemas para concluir sobre la estabilidad global.

## Modelo con varias especies

---

**Lema 4.1.2.** En  $\mathcal{C}$ , todas las funciones  $x_i(t)$  son estrictamente decrecientes.

*Demostración.* La evolución de cada especie viene dada por

$$\frac{dx_i}{dt} = (\mu_i(s) - D) x_i.$$

Tengamos en cuenta que las funciones de consumo  $\mu_i$ , por ser de tipo Monod  $\forall i = 1, \dots, n$ , son estrictamente crecientes. Sustituyendo ahora con la tendencia de la biomasa total, queda de la forma

$$\frac{dx_i}{dt} = \left( \mu_i \left( S_{in} - \sum_{j=1}^n x_j \right) - D \right) x_i.$$

Puesto que en la región  $\mathcal{C}$  se tiene que  $S_{in} - \sum_{j=1}^n x_j < \lambda_1$ ,

$$\frac{dx_i}{dt} < (\mu_i(\lambda_1) - D)x_i,$$

y, como  $\lambda_1$  es el menor de los valores umbrales,  $\lambda_1 < \lambda_i$ , tenemos que

$$\frac{dx_i}{dt} < (\mu_i(\lambda_i) - D)x_i.$$

Sabiendo que  $\mu_i(\lambda_i) = D$ , se llega a  $\frac{dx_i}{dt} < 0$ , es decir, todas las  $x_i$  son decrecientes en  $\mathcal{C}$ .  $\square$

**Lema 4.1.3.** Si la solución permanece en la región  $\mathcal{C} \forall t > 0$ , entonces converge hacia  $E_1 = (S_{in} - \lambda_1, 0, \dots, 0)$ .

*Demostración.* Primeramente, por demostrar en el Lema 4.1.2 que las soluciones en  $\mathcal{C}$  son decrecientes y, como consideramos que la solución permanece en dicha región, podemos afirmar que

$$\exists \lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = c_i, \quad \forall i = 1, \dots, n.$$

Aplicando la Definición 4.1.1, tenemos que  $c$  es un conjunto  $\omega$ -límite y, por la Proposición 4.1.3, es invariante; además,  $c$  es un punto.

Así,  $c$  será un punto de equilibrio del sistema (4.2) y  $c \in \mathcal{C} \cup Fr(\mathcal{C})$ .

Evaluemos los posibles puntos de equilibrio del sistema (4.2), que resolverán

$$\left[ \mu_i \left( S_{in} - \sum_{j=1}^n x_j \right) - D \right] x_i = 0, \quad \forall i = 1, \dots, n. \quad (4.9)$$

Recordemos también que consideramos

$$\lambda_1 < \lambda_2 < \dots < \lambda_n. \quad (4.10)$$

Estudiemos ahora cuáles son los posibles puntos de equilibrio.

## 4.1. Función de consumo de tipo Monod

- En primer lugar, tendríamos el punto de equilibrio de lavado  $E_0 = (x_1, \dots, x_n) = (0, \dots, 0)$ , en el que todas las especies desaparecen. No obstante,  $E_0$  no pertenece a  $\mathcal{C} \cup Fr(\mathcal{C})$ .
- También existen equilibrios con biomasa positiva tal que  $\sum_{i=1}^n x_i > 0$ , y para cada especie  $i$  se cumple que

$$S_{in} - \sum_{k=1}^n x_k = \lambda_i \text{ de forma que } \mu_i(\lambda_i) = 0.$$

- Por un lado, podríamos considerar equilibrios con la presencia de más de una especie. En estos puntos de equilibrio existirán al menos dos especies de forma que, para  $i \neq j$  se tiene  $x_i > 0$  y  $x_j > 0$ .

Sin embargo, las ecuaciones que tiene que cumplir forman un sistema incompatible por la condición (4.10) y tener  $\lambda_i \neq \lambda_j$

$$\begin{cases} S_{in} - \sum_{k=1}^n x_k = \lambda_i, \\ S_{in} - \sum_{k=1}^n x_k = \lambda_j. \end{cases} \quad (4.11)$$

Así que este tipo de equilibrios no serían válidos.

- Por otro lado, existirán equilibrios donde sólo permanezca una especie y que denotaremos como  $E_i$  tal que  $x_i > 0$ . Además, sea  $\lambda_i < S_{in}$  para asegurar la existencia el punto de equilibrio  $E_i$ .

Ahora, tengamos en cuenta dos posibles casos en los que consideramos la estabilidad local del punto:

- Si  $i = 1$ , el punto de equilibrio será  $E_1 = (S_{in} - \lambda_1, 0, \dots, 0)$ .

- Si  $i \neq 1$ , entonces obtenemos el punto de equilibrio  $E_i = (0, \dots, x_i^*, \dots, 0)$  que verifica que  $S_{in} - x_i^* = \lambda_i > \lambda_1$ , con lo que  $E_i$  no puede pertenecer a  $\mathcal{C} \cup Fr(\mathcal{C})$ .

De este estudio de los posibles puntos de equilibrio del sistema (4.2) se obtiene como único candidato  $E_1$ , con lo que  $c = E_1$  y podemos concluir que las soluciones que permanezcan en  $\mathcal{C}$  tenderán a  $E_1$ .  $\square$

**Lema 4.1.4.** *Si la solución entra en la región  $\mathcal{B}$ , no podrá salir de ésta.*

*Demostración.* Siguiendo los razonamientos de la demostración del Lema 4.1.2, consideremos  $x \in \Delta \setminus \{E_1\}$ . En dicha región se tiene que  $S_{in} - \sum_{j=1}^n x_j = \lambda_1$ , y la dinámica de cada especie resulta

$$\frac{dx_i}{dt} = (\mu_i(\lambda_1) - D)x_i.$$

Así, por ser  $\lambda_1 < \lambda_i$  y  $\mu_i(\lambda_i) = D$ , se llega a que

$$\frac{dx_i}{dt} < (\mu_i(\lambda_i) - D)x_i = 0.$$

## Modelo con varias especies

---

Por tanto, sobre el conjunto  $\Delta$  todas las funciones  $x_i$  son decrecientes, con lo que una solución que atravesase el conjunto  $\Delta$  debe proceder del conjunto  $\mathcal{C}$  y, por tanto, nunca podrá haber soluciones que abandonen  $\mathcal{B}$ .  $\square$

**Lema 4.1.5.** *Cualquier solución con una condición inicial en  $\mathcal{B}$  tiende hacia  $E_1$ .*

*Demostración.* Como demostramos en el Lema 4.1.4, las soluciones que entren en  $\mathcal{B}$  no saldrán de esta región. Aquí la dinámica de  $x_1$  será

$$\frac{dx_1}{dt} > (\mu_1(\lambda_1) - D)x_1 = 0, \quad (4.12)$$

gracias a que  $S_{in} - \sum_{j=1}^n x_j > \lambda_1$  en  $\mathcal{B}$  y  $\mu_1(\lambda_1) = D$ .

Así, en  $\mathcal{B}$  se tiene que  $x_1$  es creciente y está acotada superiormente por  $S_{in} - \lambda_1$ , con lo que podemos entonces afirmar que existe  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = c_1 > 0$ .

Podemos denotar como  $\omega$  al conjunto  $\omega$ -límite de  $x(t)$ , que será no vacío, debido a que la solución permanece en  $\mathcal{B}$ . Además, dicho conjunto  $\omega$  debe estar contenido en  $\mathcal{B}$  o bien en  $Fr(\mathcal{B})$  y debe ser invariante, gracias a la Proposición 4.1.3. En conclusión, tenemos que

$$\omega \subset \{x \in \mathcal{B} \cup \Delta : x_1 = c_1\}. \quad (4.13)$$

Además, como  $\omega$  es invariante y  $x_1$  es constante en  $\omega$ , tenemos

$$\omega \subset \left\{ x \in \mathcal{B} \cup \Delta : \frac{dx_1}{dt} = 0 \right\} = \{x \in \mathcal{B} \cup \Delta : x_1 = 0 \text{ or } x \in \Delta\}. \quad (4.14)$$

De esta forma, por (4.13) y (4.14), se tiene que  $\omega \subset \Delta$ , ya que  $c_1 > 0$ . Sin embargo,  $\{E_1\}$  es el único conjunto invariante contenido en  $\Delta$ , con lo que  $\omega = \{E_1\}$ . Así, todas las soluciones que parten de  $\mathcal{B}$  convergen a  $E_1$ .  $\square$

Para concluir, si partimos de un dato inicial en  $\mathcal{C}$ , donde las soluciones son decrecientes, podemos tender al punto de equilibrio  $E_1$  o entrar a la región  $\mathcal{B}$ . Asimismo, una solución en  $\mathcal{B}$  no podrá salir de ella y acabará convergiendo a  $E_1$ . Con estos lemas se demuestra que cualquier solución con condición inicial estrictamente positiva tiende hacia el equilibrio  $E_1$ , que será globalmente estable.

## 4.2. Función de consumo de tipo Haldane

En esta sección consideraremos las funciones de consumo de tipo Haldane que, como estudiamos para el modelo de una especie, vienen descritas por la expresión

$$\mu(s) = \mu_0 \frac{s}{s + K_s + \frac{s^2}{K_I}}.$$

Primero, en nuestro caso con varias especies definiremos el *conjunto de crecimiento* como  $\Lambda_i(D) = \{s > 0 : \mu_i(s) > D\}$ . Cuando  $\Lambda_i$  sea no vacío, se tendrá que

## 4.2. Función de consumo de tipo Haldane

$\inf \Lambda_i(D) = \lambda_i(D)$  y  $\sup \Lambda_i(D) = \bar{\lambda}_i(D)$ , aunque para algún caso  $\bar{\lambda}_i(D)$  puede ser  $+\infty$ . Podemos entonces escribir  $\Lambda_i$  como  $\Lambda_i = (\lambda_i(D), \bar{\lambda}_i(D))$ .

En el caso Haldane el conjunto  $\Lambda_i$  será no vacío siempre que se cumpla la condición  $D < \max_{s \geq 0} \mu(s)$ .

### 4.2.1. Puntos de equilibrio y estabilidad

Como en el estudio para funciones monótonas, las situaciones en las que los valores  $\lambda_i(D)$  ó  $\bar{\lambda}_i(D)$  coincidan con valores  $\lambda_j(D)$  ó  $\bar{\lambda}_j(D)$ , respectivamente, se consideran situaciones excepcionales. De la misma forma pasa si  $\lambda_i(D)$  ó  $\bar{\lambda}_i(D)$  es igual que  $S_{in}$ , en la práctica es muy difícil lograr y mantener exactamente estos valores.

Así, los equilibrios que consideraremos serán el de lavado  $E_0$  y aquellos con especies que cumplan  $\mu_i(s_i^*) = D$ . Siguiendo un análisis similar al de la Sección 3.2.2.2 se obtiene que

- $E_0$  es localmente exponencialmente estable cuando  $\lambda_i(D) > S_{in}$ .
- Si  $\bar{\lambda}_i(D) < S_{in}$ , existirá el equilibrio  $\bar{E}_i$ , pero tiene como autovalor  $-\mu'_i(\bar{s}_i^*)\bar{x}_i^* > 0$  y, por tanto, será un equilibrio inestable.
- Si  $\lambda_i(D) < S_{in}$ , existe el punto de equilibrio  $E_i$  tal que  $s_i^* = \lambda_i(D)$  y  $x_i^* = S_{in} - s_i^*$ . Este equilibrio será localmente exponencialmente estable si  $\mu_j(s_i^*) < D \forall j \neq i$ . Como consecuencia, el equilibrio  $E_{i^*}$  (aquel cuyo umbral de crecimiento asociado sea menor) es estable y esta vez también lo serán aquellos equilibrios  $E_i$  con  $i \neq i^*$  cuando  $s_i^* = \lambda_i(D)$  no pertenezca a ningún conjunto  $\Lambda_j(D)$  con  $j \neq i$ . Esto significa que la unión de todos los  $\Lambda_i(D)$  no puede ser un sólo intervalo, sino una unión de, al menos, dos intervalos disjuntos.

### 4.2.2. Exclusión competitiva

Denotemos el siguiente conjunto

$$\mathcal{E}(S_{in}, D) = \bigcup_{i=1}^n \Lambda_i(D) \cap [0, S_{in}].$$

Por un lado, si  $S_{in} \notin \mathcal{E}$ , el equilibrio  $E_0$  será localmente exponencialmente estable. Por otro lado, cuando  $S_{in} \in \mathcal{E}$ , existirá un equilibrio estable con especies por cada intervalo disjunto de  $\mathcal{E}$ .

En otras palabras, siempre que el valor  $S_{in}$  pertenezca al conjunto de crecimiento de alguna de las especies, existirán tantos equilibrios estables con biomasa como intervalos disjuntos haya.

Si el sistema tiene varios equilibrios estables, el equilibrio alcanzado dependerá de la cuenca de atracción a la que pertenezca la condición inicial de la solución. De esta forma, si los conjuntos de crecimiento de distintas especies tienen intersección vacía, la especie que prevalezca dependerá de los datos iniciales; y si la intersección es no vacía, la especie del conjunto con el umbral de crecimiento más bajo “ganará” al resto.

### 4.3. Simulaciones numéricas

En esta sección incluimos algunas simulaciones numéricas que sirvan para ilustrar los resultados y conclusiones del modelo de quimiostato con varias especies. En este caso nos basaremos en un modelo con dos especies.

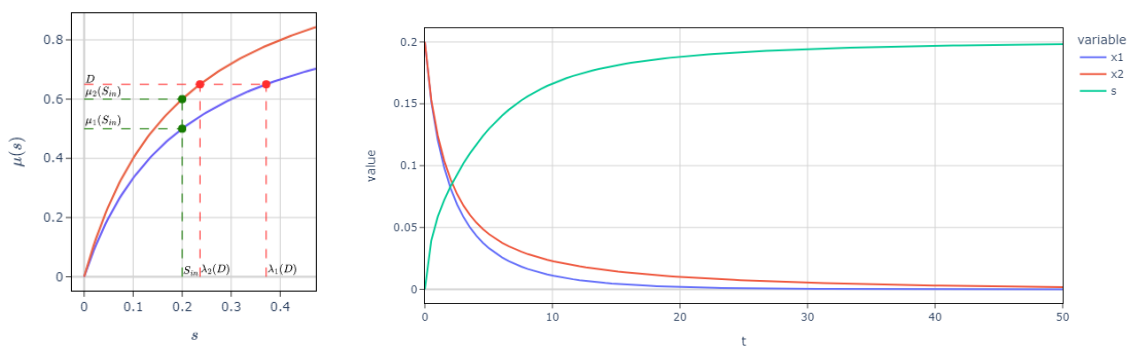
Las gráficas mostrarán, en primer lugar, las funciones de consumo de ambas especies, en las que la función de color azul corresponderá con la primera especie,  $x_1$ , y la de color rojo con la segunda,  $x_2$ . También, se señalan los puntos más importantes de cada una, en color rojo los valores umbrales correspondientes y en verde los del parámetro  $S_{in}$ .

Por otro lado, se incluye un gráfico con la evolución temporal de las concentraciones del sustrato  $s$ , la primera especie  $x_1$  y la segunda especie  $x_2$ , esto sobre un intervalo de 50 unidades de tiempo y con unas condiciones iniciales  $(s, x_1, x_2) = (0, 0.2, 0.2)$ . La evolución de las concentraciones del sustrato, de la primera especie y de la segunda especie, corresponderán a las gráficas verde, azul y roja, respectivamente.

Dividiremos estas simulaciones numéricas en dos apartados, según si su tipo de función de consumo es Monod o Haldane.

#### 4.3.1. Simulaciones para el tipo Monod

Para la primera de las simulaciones con funciones de tipo Monod, tendremos para la especie  $x_1$  una función de consumo con los parámetros  $\mu_{1max} = 1$  y  $K_1 = 0.2$  y para la segunda especie  $x_2$  con  $\mu_{2max} = 1.2$  y  $K_2 = 0.2$ . Se tienen también los valores  $D = 0.65$  y  $S_{in} = 0.2$ . En este caso  $\mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in}) < D$  y podemos apreciar en la Figura 4.1 cómo se tiende al equilibrio de lavado  $E_0$  y ambas especies desaparecen.



(a) Funciones de consumo para el caso  $\mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in}) < D$ .

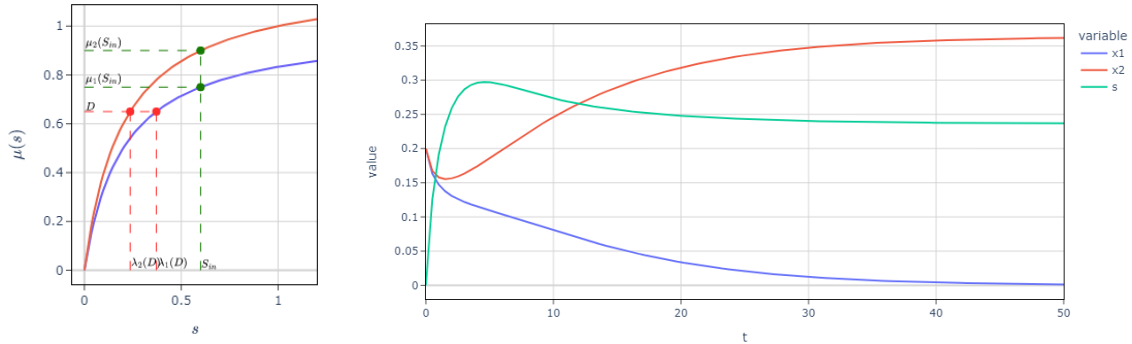
(b) La concentración de sustrato se estabiliza en 0.2 y las especies en 0.

Figura 4.1: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies para la función de consumo Monod en el caso  $\mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in}) < D$ .

Supongamos ahora  $D < \mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in})$  con  $D = 0.65$  y  $S_{in} = 0.6$ , con las mismas

### 4.3. Simulaciones numéricas

funciones de consumo tal que  $\mu_{1_{max}} = 1$ ,  $K_1 = 0.2$ ,  $\mu_{2_{max}} = 1.2$  y  $K_2 = 0.2$ . Para estos valores tenemos que  $\lambda_2(D) = 0.236 < \lambda_1(D) = 0.371$  y podemos observar en la Figura 4.2 que se tiende a un equilibrio con la especie de menor valor umbral de crecimiento, en este caso  $x_2$ .

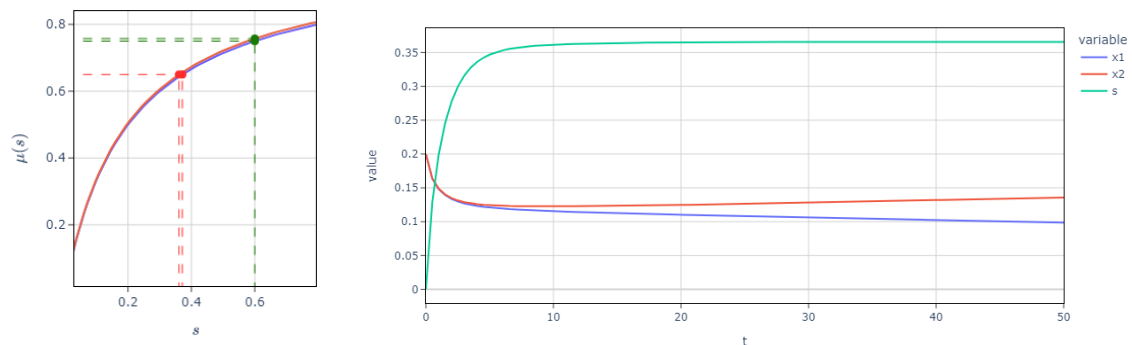


(a) Funciones de consumo para el caso  $D < \mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in})$ .

(b) La concentración de sustrato se estabiliza en 0.237, la especie  $x_2$  en 0.361 y  $x_1$  en 0.

Figura 4.2: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies para la función de consumo Monod en el caso  $D < \mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in})$ .

Atendamos ahora la situación en la que se tienen funciones de consumo con valores muy similares. De nuevo para  $D = 0.65$  y  $S_{in} = 0.6$ , y ahora las funciones con parámetros  $\mu_{1_{max}} = 1$ ,  $K_1 = 0.2$ ,  $\mu_{2_{max}} = 1.01$  y  $K_2 = 0.2$ . Podemos ver en la Figura 4.3 que las gráficas de consumo son muy cercanas y que la especie  $x_2$  se “separa” más lentamente de  $x_1$ . Cuanto más parecidas sean estas funciones de consumo, el equilibrio se alcanzará en un tiempo mayor.



(a) Funciones de consumo cercanas para el caso  $D < \mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in})$ .

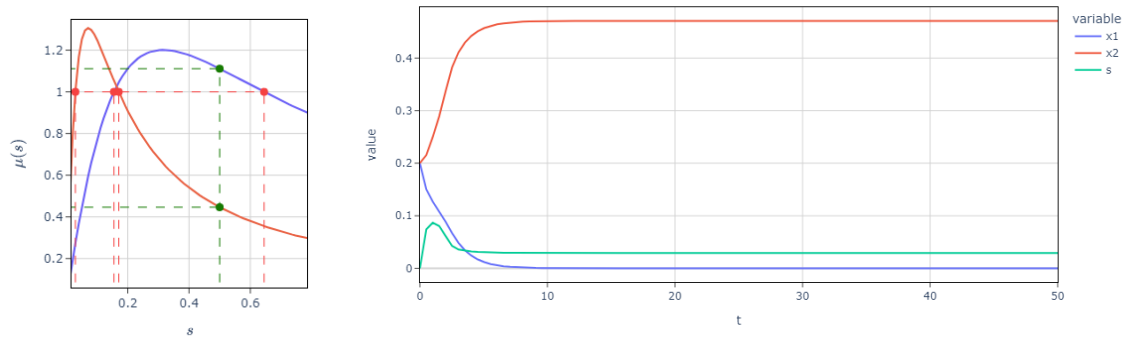
(b) Las concentraciones de sustrato y de las especies se estabilizan más lentamente.

Figura 4.3: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies para funciones de consumo Monod cercanas, en el caso  $D < \mu_1(S_{in}) < \mu_2(S_{in})$ .

## Modelo con varias especies

### 4.3.2. Simulaciones para el tipo Haldane

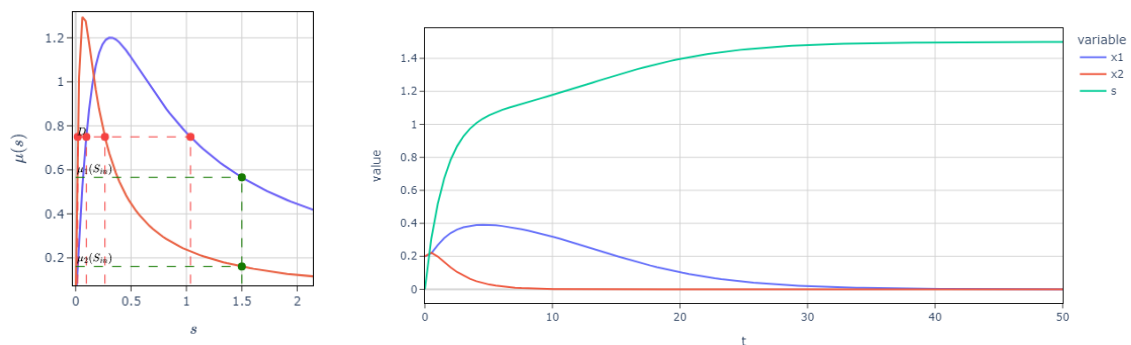
Consideremos el caso de dos especies, es decir,  $\mathcal{E} = (\Lambda_1(D) \cup \Lambda_2(D)) \cap [0, S_{in}]$ . En la Figura 4.4,  $\mathcal{E}$  es un intervalo que contiene a  $S_{in}$ , donde las funciones Haldane tienen parámetros  $m_{10} = 5$ ,  $K_1 = 0.5$ ,  $I_1 = 0.2$ ,  $m_{20} = 5$ ,  $K_2 = 0.1$  y  $I_2 = 0.05$ . Escogemos  $D = 1$  y  $S_{in} = 0.5$ . Bajo estas condiciones sólo será estable un equilibrio con la especie de valor umbral más pequeño.



- (a) Funciones de consumo con  $\mathcal{E}$  un intervalo. (b) La concentración de sustrato se estabiliza en 0.029, la especie  $x_2$  en 0.470 y  $x_1$  en 0.

Figura 4.4: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies con función Haldane en el caso en el que  $\mathcal{E}$  es un intervalo.

En la Figura 4.5,  $\mathcal{E}$  estará formado un intervalo y  $S_{in} \notin \mathcal{E}$ . De nuevo, usamos  $m_{10} = 5$ ,  $K_1 = 0.5$ ,  $I_1 = 0.2$ ,  $m_{20} = 5$ ,  $K_2 = 0.1$  y  $I_2 = 0.05$ , y escogemos ahora  $D = 0.65$  y  $S_{in} = 1.5$ . Aquí se da la bi-estabilidad entre los equilibrios estables  $E_0$  y  $E_2$ , pudiéndose apreciar la tendencia a  $E_0$ .

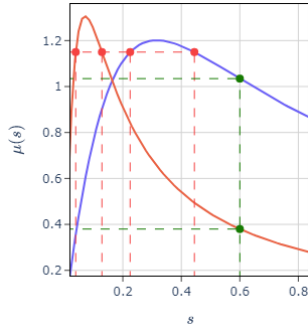


- (a) Funciones de consumo con  $\mathcal{E}$  un intervalo que no contiene a  $S_{in}$ . (b) La concentración de sustrato se estabiliza en 1.5 y las especies en 0.

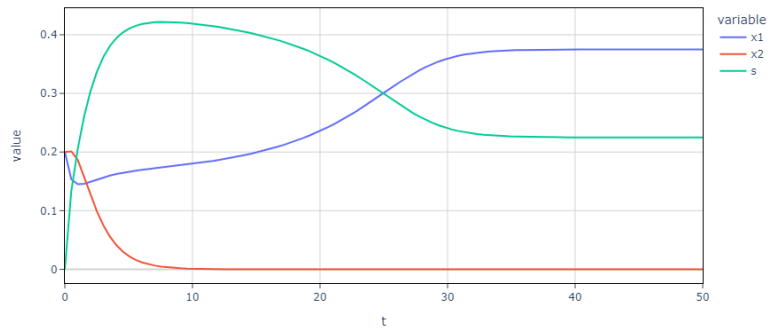
Figura 4.5: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies con función Haldane en el caso en el que  $\mathcal{E}$  es un intervalo y no contiene a  $S_{in}$ .

### 4.3. Simulaciones numéricas

En el último caso,  $\mathcal{E}$  está formado por tres conjuntos disjuntos. Las funciones de consumo vendrán dadas por los parámetros  $m_{10} = 5$ ,  $K_1 = 0.5$ ,  $I_1 = 0.2$ ,  $m_{20} = 5$ ,  $K_2 = 0.1$  y  $I_2 = 0.05$  y se tendrá  $D = 1.15$  y  $S_{in} = 0.6$ . Para este caso los equilibrios  $E_0$ ,  $E_1$  y  $E_2$  serán estables y habrá tri-estabilidad, así que la tendencia a uno de ellos dependerá de las condiciones iniciales y las cuencas de atracción de cada uno. En la Figura 4.6 se puede apreciar el fenómeno, sobre estas condiciones las soluciones convergen al equilibrio  $E_1$ .



(a) Funciones de consumo con  $\mathcal{E}$  siendo dos intervalos disjuntos a los que no pertenece  $S_{in}$ .



(b) La concentración de sustrato se estabiliza en 0.225, la especie  $x_1$  en 0.374 y  $x_2$  en 0.

Figura 4.6: Evolución temporal de las concentraciones de sustrato y especies con función Haldane en el caso en el que  $\mathcal{E}$  está formado por dos intervalos disjuntos a los que no pertenece  $S_{in}$ .

## Capítulo 5

# Análisis de impacto

En este capítulo se analizará el impacto de los resultados del presente trabajo en relación con los Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS) de la Agenda 2030. Estos objetivos, aprobados por la Asamblea General de la ONU en 2015, constituyen 17 propuestas sostenibles a cumplir por 193 países antes de 2030.

Los modelos de quimiostatos, desde su invención como dispositivos de laboratorio para controlar el crecimiento de cultivos bacterianos, se utilizan en numerosas situaciones, dada la cantidad de aplicaciones que tienen, como el tratamiento de aguas residuales, la producción de biogas, la producción de antibióticos y el tratamiento de microorganismos genéticamente alterados, entre otras muchas.

De esta forma, podemos advertir la estrecha relación de este Trabajo Fin de Grado con varios de los objetivos de la Agenda 2030. En primer lugar, este trabajo está relacionado con el Objetivo de Desarrollo Sostenible número 6, “Agua limpia y saneamiento”, concretamente con la meta 6.3 (ver [33]):

*“Mejorar la calidad del agua reduciendo la contaminación, eliminando el vertimiento y minimizando la emisión de productos químicos y materiales peligrosos, reduciendo a la mitad el porcentaje de aguas residuales sin tratar y aumentando considerablemente el reciclado y la reutilización sin riesgos a nivel mundial.”*

Recordemos que los quimiostatos pueden ser utilizados para el tratamiento de aguas residuales. De esta forma, con el estudio de modelos como los presentados en el Capítulo 3 y en el Capítulo 4, se puede alcanzar y mantener un crecimiento óptimo de la población de bacterias usadas para este propósito.

También del mismo modo, estos cultivos controlados de microorganismos se pueden utilizar para la producción de energías renovables, por ejemplo, biogas, lo que está directamente relacionado con el Objetivo de Desarrollo Sostenible número 7, “Energía asequible y no contaminante”, y, más específicamente, con



---

la meta 7.a, que fomenta la investigación y las nuevas tecnologías para lograrlo (ver [33]):



*“Aumentar la cooperación internacional para facilitar el acceso a la investigación y la tecnología relativas a la energía limpia, incluidas las fuentes renovables, la eficiencia energética y las tecnologías avanzadas y menos contaminantes de combustibles fósiles, y promover la inversión en infraestructura energética y tecnologías limpias”.*

Por otro lado, como hemos mencionado anteriormente, los quimiostatos pueden ser utilizados para la producción de antibióticos y para el estudio de los microorganismos genéticamente alterados. Este hecho está relacionado completamente con el Objetivo de Desarrollo Sostenible número 3.b, “Salud y bienestar”, donde la meta expone (ver [33]):

*“Apoyar las actividades de investigación y desarrollo de vacunas y medicamentos para las enfermedades transmisibles y no transmisibles que afectan primordialmente a los países en desarrollo y facilitar el acceso a medicamentos y vacunas esenciales...”*

En conclusión, queda plenamente justificado el estudio de modelos de quimiostato que se realiza en este trabajo, dada la cantidad de aplicaciones que éstos tienen, no sólo en áreas de Matemáticas, sino en otras muchas como Biología, Ecología e incluso en la industria.



# Bibliografía

- [1] J. Monod, “La technique de culture continue : Théorie et applications,” *Annales de l’Institut Pasteur*, vol. 79, pp. 390–410, 1950.
- [2] A. Novick and L. Szilard, “Experiments with the chemostat on spontaneous mutations of bacteria,” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 36, no. 12, pp. 708–719, 1950.
- [3] Imagen Jacques Monod. [Online]. Disponible: <https://www.jotdown.es/wp-content/uploads/2022/04/Jacques-Monod-Foto-Getty.jpg>
- [4] Imagen Aaron Novick. [Online]. Disponible: <http://molbio.uoregon.edu/novick-history/aaron-novick-inoculating-culture-large.jpg>
- [5] Imagen Leo Szilard. [Online]. Disponible: <https://ichef.bbci.co.uk/news/464/amz/worldservice/live/assets/images/2013/11/26/131126112250-bomba-atmica-szilard.jpg>
- [6] S. Hansen and S. Hubbell, “Single-nutrient microbial competition: qualitative agreement between experimental and theoretically forecast outcomes,” *Science*, vol. 28, pp. 1491–1493, 1980.
- [7] I. F. Creed, D. M. McKnight, B. A. Pellerin, M. B. Green, B. A. Bergamaschi, G. R. Aiken, D. A. Burns, S. E. G. Findlay, J. B. Shanley, R. G. Striegl, B. T. Aulenbach, D. W. Clow, H. Laudon, B. L. McGlynn, K. J. McGuire, R. A. Smith, and S. M. Stackpoole, “The river as a chemostat: fresh perspectives on dissolved organic matter flowing down the river continuum,” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 72, no. 8, pp. 1272–1285, 2015.
- [8] J. Barlow, F. de Noyelles, B. Peterson, J. Peterson, and W. Schaffner, “Continuous flow nutrient bioassays with natural phytoplankton populations,” G. Glass (Editor): *Bioassay Techniques and Environmental Chemistry*, John Wiley & Sons Ltd., 1973.
- [9] G. D’Ans, P. Kokotovic, and D. Gottlieb, “A nonlinear regulator problem for a model of biological waste treatment,” *IEEE Transactions on Automatic Control*, vol. 16, no. 4, pp. 341–347, 1971.
- [10] R. Freter, *Human Intestinal Microflora in Health and Disease*. Academic Press, New York, 1983, ch. Mechanisms that control the microflora in the large intestine, pp. 33–54.


- 
- [11] —, “An understanding of colonization of the large intestine requires mathematical analysis,” *Microecology and Therapy*, vol. 16, pp. 147–155, 1986.
- [12] G. E. Hutchinson, *A treatise on limnology. Vol. II: Introduction to lake biology and the limnoplankton*. John Willery & Sons, 1967.
- [13] H. W. Jannasch, “Steady state and the chemostat in ecology,” *Limnology and Oceanography*, vol. 19, no. 4, pp. 716–720, 1974.
- [14] J. Kalff and R. Knoechel, “Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes,” *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 9, no. 1, pp. 475–495, 1978.
- [15] J. W. M. La Rivière, “Microbial ecology of liquid waste treatment,” in *Advances in Microbial Ecology*. Springer US, 1977, vol. 1, pp. 215–259.
- [16] E. Rurangwa and M. C. J. Verdegem, “Microorganisms in recirculating aquaculture systems and their management,” *Reviews in Aquaculture*, vol. 7, no. 2, pp. 117–130, 2015.
- [17] G. Stephanopoulos, R. Aris, and A. Fredrickson, “A stochastic analysis of the growth of competing microbial populations in a continuous biochemical reactor,” *Mathematical Biosciences*, vol. 45, no. 1-2, pp. 99–135, 1979.
- [18] F. Stewart and B. Levin, “The population biology of bacterial plasmids: A priori conditions for the existence of conjugationally transmitted factors,” *Genetics*, vol. 87, pp. 209–228, 1977.
- [19] J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport, and T. Sari, *The Chemostat: Mathematical Theory of Microorganisms Cultures*. John Wiley & Sons, Inc., 2017.
- [20] D. Anosov and V. Arnold, *Dynamical Systems I, Ordinary Differential Equations and Smooth Dynamical Systems*. Springer-Verlag, 1988.
- [21] J. Hale, *Ordinary Differential Equations*. Wiley-Interscience, 1969.
- [22] S. Lefschetz, *Differential Equations: Geometric Theory*. Wiley-Interscience, New York, 1963.
- [23] V. V. Nemytskii and V. Stepanov, *Qualitative Theory of Differential Equations*. Princeton University Press, New York, 1960.
- [24] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*. Springer Science & Business Media, Heidelberg, 2013.
- [25] M. W. Hirsch, S. Smale, and R. L. Devaney, *Differential equations, dynamical systems, and an introduction to chaos*. Academic Press, 2013.
- [26] J. C. Robinson, *An introduction to ordinary differential equations*. Cambridge University Press, 2004.
- [27] M. Viana and J. M. Espinar, *Differential Equations: A Dynamical Systems Approach to Theory and Practice*, ser. Graduate Studies in Mathematics. American Mathematical Society, 2021.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- [28] J. S. H. Haldane, *Enzymes*. Longmans Green and Co, London, 1930.
- [29] C. Lobry and J. Harmand, “A new hypothesis to explain the coexistence of  $n$  species in the presence of a single resource,” *Comptes Rendus Biologies*, vol. 329, no. 1, pp. 40–46, 2006.
- [30] R. Fekih-Salem, J. Harmand, C. Lobry, A. Rapaport, and T. Sari, “Extensions of the chemostat model with flocculation,” *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, vol. 397, pp. 292–306, 2013.
- [31] B. Haegeman, C. Lobry, and J. Harmand, “Modeling bacteria flocculation as density-dependent growth,” *AIChE Journal*, vol. 53, no. 2, pp. 535–539, 2007.
- [32] J. Harmand and J. Godon, “Density-dependent kinetics models for a simple description of complex phenomena in macroscopic mass-balance modeling of bioreactors,” *Ecological Modelling*, vol. 200, no. 3–4, pp. 393–402, 2007.
- [33] United Nations. Objetivos Desarrollo Sostenible. [Online]. Disponible: <https://www.un.org/sustainabledevelopment/es/>

Este documento esta firmado por



<b>Firmante</b>	CN=tfgm.fi.upm.es, OU=CCFI, O=ETS Ingenieros Informaticos - UPM, C=ES
<b>Fecha/Hora</b>	Tue May 30 20:43:33 CEST 2023
<b>Emisor del Certificado</b>	EMAILADDRESS=camanager@etsiinf.upm.es, CN=CA ETS Ingenieros Informaticos, O=ETS Ingenieros Informaticos - UPM, C=ES
<b>Numero de Serie</b>	561
<b>Metodo</b>	urn:adobe.com:Adobe.PPKLite:adbe.pkcs7.sha1 (Adobe Signature)