

Análisis de estabilidad de un modelo de competencia interespecífica entre 5 cepas de microorganismos de montaña

Stability Analysis of the interspecific competition model among five strains of mountain microorganisms

Héctor Torres,^{1,2,*} Idulfo Arrocha^{1,3*}

¹Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad Tecnológica de Panamá, Campus Metropolitano Víctor Levi Sasso, Panamá.

²Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT), Ciudad del Saber, Panamá.

³Universidad de Panamá, Centro Regional Universitario de Coclé, Panamá.

Autor de correspondencia: idulfo.arrocha@utp.ac.pa

RESUMEN. Este estudio analiza la estabilidad de un modelo de competencia interespecífica basado en las ecuaciones de Lotka-Volterra, aplicado a cinco cepas de microorganismos de montaña aisladas para su uso potencial en cultivos agrícolas. Se empleó una metodología de análisis de estabilidad en sistemas dinámicos, donde se calcularon los coeficientes de competencia y se determinó la matriz de interacción entre especies. A través del análisis de los valores propios de la matriz jacobiana, se evaluó la estabilidad de los múltiples puntos de equilibrio del sistema. Los resultados indican que los dieciséis puntos de frontera evaluados resultan ser puntos silla inestables, mientras que el punto interior de coexistencia total actúa como un nodo asintóticamente estable. Posteriormente, el análisis de los exponentes de Lyapunov, calculado mediante el procedimiento de ortogonalización de Gram-Schmidt, confirmó de manera concluyente la convergencia del sistema hacia una estabilización a largo plazo. Al finalizar la integración computacional, todos los exponentes adoptaron valores estrictamente negativos, descartando definitivamente la presencia de dinámicas caóticas y confirmando la resiliencia del ecosistema frente a perturbaciones poblacionales. Estos hallazgos permiten una mejor comprensión de la dinámica ecológica y la autorregulación de los bioles, respaldando firmemente su potencial aplicación en la estandarización y optimización de su uso agrícola como biofertilizantes.

Palabras clave: *Análisis de estabilidad, biol, caos en sistemas dinámicos, microorganismos de montaña, modelos matemáticos, sistemas dinámicos.*

ABSTRACT. This study analyzes the stability of an interspecific competition model based on the Lotka-Volterra equations, applied to five mountain microorganism strains isolated for potential use in agricultural crops. A stability analysis methodology for dynamic systems was employed, calculating competition coefficients and constructing the interaction matrix between species. The stability of the system's multiple equilibrium points was evaluated through analysis of the eigenvalues of the Jacobian matrix. The results indicate that the sixteen boundary points evaluated are unstable saddle points, while the interior point of total coexistence acts as an asymptotically stable node. Subsequently, the analysis of Lyapunov exponents, calculated using the Gram-Schmidt orthogonalization procedure, conclusively confirms the system's convergence toward long-term stabilization. Upon completion of the computational integration, all exponents adopted strictly negative values, definitively ruling out the presence of chaotic dynamics and confirming the ecosystem's resilience to population disturbances. These findings allow for a better understanding of the ecological dynamics and self-regulation of biofertilizers, strongly supporting their potential application in the standardization and optimization of their agricultural use as biofertilizers.

Keywords. *Stability analysis, biol, chaos in dynamical systems, mountain microorganisms, mathematical modeling, and dynamical systems.*

Citación: H. Torres y I. Arrocha, "Análisis de estabilidad de un modelo de competencia interespecífica entre 5 cepas de microorganismos de montaña", *Revista de I+D Tecnológico*, vol. 22, no. 2, pp. (0), 2026.

Tipo de artículo: Original. **Recibido:** 4 de abril de 2026. **Recibido con correcciones:** 1 de julio d 2026. **Aceptado:** 1 de julio d 2026.

DOI.

Copyright: 2026 H. Torres y I. Arrocha. This is an open access article under the CC BY-NC-SA 4.0 license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>).

1. Introducción

La competencia es una de las interacciones ecológicas fundamentales entre especies. Las especies que coexisten compiten por los mismos recursos. Un modelo típico de competencia por los recursos que ha sido ampliamente reconocido es la competencia clásica Lotka-Volterra [1]. El modelo Lotka-Volterra, propuesto por Volterra (1926) y de forma independiente por Lotka para reacciones químicas [2], es la base para describir dinámicas ecológicas (incluida la competencia), construidas sobre la ecuación logística [3]. En el esquema depredador-presa, dos poblaciones se influyen mutuamente en su crecimiento y los parámetros (incluidas condiciones iniciales) determinan la estabilidad del sistema. Estas ecuaciones se resuelven numéricamente y exhiben desde estados estacionarios y oscilaciones periódicas hasta comportamientos caóticos. G. Gause (1934) [4] generalizó el modelo a N especies que compiten por recursos finitos, formulando un sistema para poblaciones $x_i (i = 1 \dots N)$

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) \quad (1)$$

Aquí x representa la población o la cantidad de la especie i en un momento t , r_i representa la tasa de crecimiento de la especie i y α_{ij} representa la medida en que la especie j compite por los recursos utilizados por la especie i , la cual se conoce como matriz de interacción. Por último, K_i es la capacidad de carga de la especie i . Los análisis de esta ecuación muestran que la coexistencia de dos o más especies solo es posible si la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica. En caso contrario, la dinámica conduce a la exclusión de una especie entre N especies [5].

La definición de un sistema Lotka-Volterra competitivo supone que:

$$r_i > 0 \quad \text{y} \quad \alpha_{ij} \geq 0 \quad (2)$$

Si todos los valores de la matriz de interacción son positivos o 0, la población de cualquier especie aumentará en ausencia de competencia, a menos que la población ya esté en la capacidad de carga ($r_i > 0$ para todo i).

Estas condiciones (2) garantizan, además, que todas las soluciones con condiciones iniciales no negativas

tienen la característica de que permanecen acotadas y se aproximan asintóticamente a la región $0 \leq x_i \leq K_i$.

En 1976, Smale [6] demostró que los sistemas Lotka-Volterra que cumplen las condiciones anteriores y tienen cinco o más especies ($N \geq 5$) pueden exhibir cualquier comportamiento asintótico, incluyendo un punto fijo, un ciclo límite, un n -toro o atractores. Posteriormente, Hirsch [7, 8, 9] demostró que toda la dinámica del atractor se produce en una variedad de dimensión $N - 1$. Esto es importante porque:

- Un ciclo límite no puede existir en menos de dos dimensiones.
- Un n -toro no puede existir en menos de n dimensiones.
- El caos no puede ocurrir en menos de tres dimensiones.

Así pues, Hirsch demostró que los sistemas Lotka-Volterra competitivos no pueden presentar un ciclo límite para $N < 3$, ni ningún toroide o caos para $N < 4$. Para crear un ecosistema estable, la matriz α_{ij} debe tener todos los valores propios positivos. Para sistemas de N grandes, los modelos Lotka-Volterra son inestables o tienen una conectividad baja. M. Kondoh [10] y G. Ackland [11] demostraron de forma independiente que los sistemas Lotka-Volterra grandes y estables surgen si los elementos de α_{ij} (es decir, las características de las especies) pueden evolucionar de acuerdo con la selección natural.

El modelo de Lotka-Volterra proporciona una herramienta fundamental para comprender cómo las fluctuaciones en la densidad de una especie pueden afectar a las poblaciones de otras especies coexistentes en un ecosistema, incluidas las comunidades de microorganismos. En los ecosistemas microbianos, los bioles son abonos líquidos de la fermentación y descomposición de materiales orgánicos que contienen bacterias, hongos, virus o compuestos bioactivos (vivos o inactivos); aplicados al suelo, semillas o plantas, pueden estimular el crecimiento vegetal y representan una alternativa sostenible para la fertilización de cultivos comerciales.

En particular, esta investigación se enfoca en el cultivo de culantro coyote (*Eryngium foetidum* L.) desarrollado en la comunidad de Bajo Bonito, en la provincia de Panamá Oeste, distrito de Capira. El

Laboratorio de Microbiología Agrícola del Instituto de Innovación Agropecuaria de Panamá (IDIAP), liderado por el Dr. Rito Herrera y su equipo [12], ha logrado aislar 34 cepas de microorganismos a partir de un biol, de las cuales cinco destacan por su mayor capacidad para aportar nutrientes. Aunque se han caracterizado estas cinco cepas, las interacciones experimentales entre ellas aún no se pueden medir de manera directa. Es por esto que en esta investigación aplicaremos la teoría desarrollada hasta el momento sobre el modelo de competencia de Lotka-Volterra para realizar un análisis de estabilidad de entre 5 cepas presentes en un biol compuesto por microorganismos de montaña.

2. Metodología

2.1 Coeficiente de competencia

La matriz de competencia o matriz de la comunidad, término acuñado por Levins (1968) [13], se compone de los coeficientes de competencia α_{ij} , los cuales se pueden interpretar como la reducción de la tasa de incremento de la especie i causada por un individuo de la especie j , en comparación con el efecto de un individuo de la especie i . El efecto interespecífico de j sobre i se expresa como una fracción del efecto intraespecífico per cápita de la especie i . Los coeficientes de competencia convierten el efecto de un competidor, medido por unidad de su biomasa, en el efecto equivalente sobre la especie objetivo, ajustado a su biomasa. Este ajuste permite comparar cómo la competencia de una especie impacta a otra en términos de su biomasa.

Operativamente, el coeficiente de competencia de B sobre A se estima como

$$\alpha_{AB} = \frac{(K_A - w_A)}{w_B} \quad (3)$$

que mide la reducción del crecimiento de A atribuible a B por unidad de biomasa. Esta relación se deriva del modelo competitivo de Lotka-Volterra a dos especies [14] y corresponde a la condición de equilibrio de A ($K_A - w_A - \alpha_{AB}w_B$) = 0 (ya que r_A , w_A son positivos).

Los valores de w_A y w_B dependerán del momento del experimento en que se hayan realizado las mediciones de biomasa. La ecuación (3) es una manera de estimar los coeficientes de competencia con pocos datos disponibles. Su utilidad ha sido validada en el marco de la matriz comunitaria en ecología experimental [15].

2.2 Estabilidad de las comunidades

La comunidad es estable si las partes reales de todos los valores propios de la matriz de comunidad son negativas, lo que puede interpretarse como la existencia de un equilibrio de coexistencia. Sin embargo, el hecho de que la parte real del vector propio principal sea negativa no garantiza que este equilibrio sea factible, es decir, que todas las especies tengan biomasa positiva en condiciones de equilibrio. En 1968, R. Levins [13] definió la matriz original de la comunidad reescribiendo el modelo de competencia Lotka-Volterra (1), en forma de matriz en estado estacionario:

$$N^* = K\alpha^{-1}$$

Donde N^* representa el valor de equilibrio de la población, calculado a partir de la inversa de la matriz de competencia α^{-1} y el vector de capacidades de carga K . Aquí, $\alpha = (\alpha_{ij})$, $i, j = 1, \dots, N$, comprende los coeficientes de interacción por pares, con los elementos diagonales que denotan los coeficientes de competencia intraespecífica iguales a la unidad. El punto principal es que la información sobre r_i , K_i , α_{ij} está disponible a partir de experimentos de competencia por parejas: K_i es la biomasa máxima de la especie i en monocultivo, y los elementos de α_{ij} pueden calcularse a partir del sistema de ecuaciones de Lotka-Volterra [16]. Si todos los elementos de N son mayores que 0, es decir, todas las especies tienen una biomasa de equilibrio positiva, entonces el equilibrio es biológicamente viable.

Levins ilustró α con elementos diagonales $\alpha_{ij} = 1$ porque en términos del nicho competitivo se supone que cada especie compite completamente consigo misma. Esta suposición intuitivamente atractiva puede no ser apropiada para muchas especies [17]. Los elementos α_{ij} no diagonales de α representan los coeficientes de competencia de nicho interespecífico. Esta matriz de comunidad original se consideró posteriormente sinónima de la matriz α en las investigaciones de Lawlor [18] y de la matriz de competencia en [13, 19]. Este último término parece preferible porque la competencia entre especies puede describirse de numerosas formas, como en el modelo Lotka-Volterra.

2.3 Análisis de estabilidad

El análisis de estabilidad en sistemas dinámicos nos brinda la oportunidad de examinar el comportamiento de dichos sistemas bajo diversas condiciones. En nuestro caso, se busca determinar los puntos críticos y evaluar su

estabilidad. Este sistema específico estará conformado por N especies. Cuando se trata de un sistema con N ecuaciones diferenciales, el procedimiento es análogo al caso de dos ecuaciones. Al suponer que el sistema es:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= f_1(x_1, x_2, \dots, x_N) \\ \dot{x}_2 &= f_2(x_1, x_2, \dots, x_N) \\ &\vdots \\ \dot{x}_N &= f_N(x_1, x_2, \dots, x_N)\end{aligned}$$

donde $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_N^*)$ es un punto crítico tal que $(f_1(x^*), f_2(x^*), \dots, f_N(x^*)) = (0, 0, \dots, 0)$. Ahora, considerando la perturbación $x_i = x_i^* + u_i$ para $i = 1, 2, \dots, N$, se expanden las funciones f_i alrededor del punto crítico hasta primer orden:

$$f_i(x) \approx f_N(x^*) + \sum_{j=1}^N \left. \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right|_{(x^*)} u_j,$$

con $x = (x_1, x_2, \dots, x_N)$. Luego se sustituyen estas aproximaciones en las ecuaciones diferenciales originales:

$$\begin{aligned}\dot{u}_1 &\approx \sum_{j=1}^N \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_j} \right|_{(x^*)} u_j \\ \dot{u}_2 &\approx \sum_{j=1}^N \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_j} \right|_{(x^*)} u_j \\ &\vdots \\ \dot{u}_N &\approx \sum_{j=1}^N \left. \frac{\partial f_N}{\partial x_j} \right|_{(x^*)} u_j\end{aligned}$$

Estas son las ecuaciones lineales que describen el comportamiento del sistema cerca del punto crítico, teniendo en cuenta las perturbaciones $u_1, u_2, \dots, u_N$. La forma general de estas ecuaciones es:

$$\dot{u} \approx J \cdot u \quad (4)$$

Donde $u = (u_1, u_2, \dots, u_N)^T$ es el vector de perturbaciones, y J es la matriz jacobiana evaluada en el punto crítico, definida como: $J_{ij} = \left. \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right|_{(x^*)}$

En torno al punto crítico, la dinámica de pequeñas perturbaciones se describe por la linealización del sistema (4). La estabilidad local se evalúa a partir de los valores propios de la matriz Jacobiana J . Siguiendo

Hartman–Grobman [20], cuando J no tiene valores propios con parte real nula, el sistema no lineal y su linealización son topológicamente equivalentes en un entorno del equilibrio, por lo que comparten el mismo comportamiento cualitativo. Con el criterio clásico de estabilidad, el equilibrio x^* es estable si todas las partes reales de los valores propios de $J(x^*)$ son negativas, e inestable si alguna es positiva. Con base en el Teorema de Hartman-Grobman el estudio de estabilidad para el sistema de la ecuación (1) cerca de sus puntos de equilibrio es equivalente a la linealización del sistema, esto es, calculando la matriz jacobiana del sistema linealizado. Sea $P(\gamma)$ el polinomio característico de la matriz J , evaluada en un punto de equilibrio, con raíces γ_i para $i = 1, 2, 3, \dots, N$.

2.4 Cuantificando el caos

Un sistema dinámico se denomina caótico si satisface las tres propiedades: acotación, recurrencia infinita y dependencia sensible de las condiciones iniciales [21]. La teoría del caos investiga el estudio cualitativo y numérico del comportamiento aperiódico inestable en sistemas dinámicos no lineales deterministas. En 1963, Lorenz [22] descubrió un sistema caótico tridimensional cuando estudiaba un modelo meteorológico tridimensional de convección atmosférica. Al cabo de una década, Rössler [23] descubrió un sistema caótico tridimensional construido durante el estudio de una reacción química. En los últimos años, se han anunciado en la literatura muchos sistemas caóticos 3-D, como los sistemas estudiados en [24], [25], [26], [27], [28] y [29]. Recientemente, se ha descubierto que la teoría del caos tiene importantes campos de aplicación en los sistemas dinámicos no lineales y es aplicable a muchos sistemas del mundo real, incluidos los biológicos. En 2005, Sprott et al. [30] descubrieron un modelo competitivo multiespecífico Lotka-Volterra de alta dimensión que presenta caos espaciotemporal. En 2006, Vano et al. [31] descubrieron el caos en modelos Lotka-Volterra básicos de cuatro especies en competencia.

Las investigaciones de Hirsch y Smale proporcionan un marco teórico crucial para comprender las limitaciones y posibilidades de la dinámica en sistemas Lotka-Volterra competitivos ya que establecen una relación directa entre la dimensionalidad del sistema y la complejidad de su comportamiento dinámico, lo que es fundamental para predecir y comprender la dinámica de sistemas biológicos y ecológicos complejos. Hirsch estableciendo un umbral mínimo de dimensionalidad

para el caos en $N < 4$ y Smale determinando que el caos es posible para $N \geq 5$ [6, 7]. Una de las formas más comúnmente usadas para medir el caos en un sistema dinámico es mediante los exponentes de Lyapunov.

2.4.1. Exponentes de Lyapunov

Para decir si un sistema es caótico o no y en caso afirmativo poder cuantificar su grado de caoticidad, se han propuesto una serie de métodos, que se conocen como indicadores del caos. La noción de que las trayectorias divergen exponencialmente se hace formalmente introduciendo los exponentes de Lyapunov (LE por sus siglas en inglés). LE es un indicador que funciona como una medida de la sensibilidad de las trayectorias a las condiciones iniciales, que es una característica inequívoca del comportamiento caótico. Por simplicidad se considera el caso de un sistema dinámico discreto unidimensional en un intervalo de la recta real, como el siguiente: $x_n = f(x_{n-1})$, equivalente a $x_n = f^n(x_0)$. Si se toman dos trayectorias que parten de puntos muy próximos, x_0 y $x_0 + \varepsilon$. Por efecto de las sucesivas iteraciones del mapa estas trayectorias al cabo de n iteraciones habrán evolucionado $x_n = f^n(x_0)$ y $x_n = f^n(x_0 + \varepsilon)$ respectivamente. La distancia entre ellas será

$$|x_n = f^n(x_0 + \varepsilon) - f^n(x_0)| = \varepsilon e^{n\hat{\lambda}(x_0)}$$

En esta ecuación se observa que si $\hat{\lambda}$ es positivo las dos trayectorias divergen y si $\hat{\lambda}$ es negativo convergen. Aquí, como se encuentra en una dimensión, no se está hablando de caos, sino del simple alejamiento o acercamiento de dos trayectorias que inician muy juntas. De la ecuación anterior se deduce que: Si $\hat{\lambda} > 0$, el sistema presenta sensibilidad exponencial a las condiciones iniciales, y, por tanto, caos. Si $\hat{\lambda} < 0$, la dinámica del sistema no es muy sensible a las condiciones iniciales, ya que la distancia entre dos trayectorias próximas disminuye o se mantiene aproximadamente constante y, por tanto, presenta una conducta regular u ordenada. Tomando logaritmos y el límite cuando ε tiende a 0 y n tiende a infinito en la ecuación anterior, se tiene la siguiente expresión que define el exponente de Lyapunov:

$$e^{\hat{\lambda}t} \approx \frac{|f^n(x_0 + \varepsilon) - f^n(x_0)|}{\varepsilon}$$

donde,

$$\hat{\lambda}(x_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{1}{n} \ln \left| \frac{f^n(x_0 + \varepsilon) - f^n(x_0)}{\varepsilon} \right|$$

Teniendo en cuenta la definición de la derivada.

$$\hat{\lambda}(x_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln \left| \left(\frac{df^n(x)}{dx} \right)_{x_0} \right|$$

donde, $f^n(x_0) = f(f(\dots f(x_0) \dots))$, es la n -ésima composición de f consigo misma, derivando, utilizando la regla de la cadena y generalizando este resultado para el caso $f^n(x)$, se tiene

$$\left| \frac{d^n f(x)}{dx^n} \right|_{x_0} = \prod_{i=0}^{n-1} \left| \frac{df(x)}{dx} \right|_{x_i}$$

que sustituyendo en la expresión del exponente de Lyapunov, resulta

$$\hat{\lambda}(x_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln \prod_{i=0}^{n-1} \left| \frac{df(x)}{dx} \right|_{x_i}$$

Si esta expresión converge cuando $n \rightarrow \infty$, se dice que es el exponente de Lyapunov para la órbita que comienza en x_0 . El exponente de Lyapunov, $\hat{\lambda}(x_0)$, viene dado como una suma de términos calculados a lo largo de una serie de puntos x_i de la trayectoria que comienza en x_0 . Para sistemas continuos de dimensión mayor o igual a tres, donde ya puede aparecer el caos, el número de exponentes corresponde a la dimensión del sistema. No existe una fórmula exacta para calcular los exponentes de Lyapunov como existe para mapeos discretos, pero existen diversos algoritmos para su cálculo. El método comúnmente utilizando se denomina método estándar, propuesto por Benettin en [32].

Los LE son útiles para el análisis de estabilidad ya que son independientes tanto de la métrica utilizada para determinar la distancia entre perturbaciones como de la elección de las variables. Esta propiedad implica que son invariantes dinámicas y, por tanto, proporcionan una caracterización objetiva de la dinámica correspondiente. Por otro lado, un LE máximo estrictamente positivo es sinónimo de inestabilidad exponencial, pero hay que advertir que, en algunos casos especiales, esto puede no ser cierto (véase, por ejemplo, el llamado efecto Perron) [33]. Por último, un exponente de Lyapunov máximo estrictamente positivo suele considerarse una definición de caos determinista. Esto solo tiene sentido cuando la correspondiente variedad inestable se pliega permaneciendo confinada dentro de un dominio acotado (un punto fijo inestable no es caótico).

2.4.2. Método Estándar para el cálculo de los exponentes de Lyapunov

Los exponentes de Lyapunov pueden calcularse aprovechando la tendencia natural de un volumen N -dimensional a alinearse a lo largo del N subespacio de mayor expansión. A partir de la tasa de expansión de un volumen N -dimensional, se obtiene la suma de los N mayores exponentes de Lyapunov. En total, el procedimiento requiere evolucionar n perturbaciones linealmente independientes y uno se enfrenta al problema de que todos los vectores tienden a alinearse a lo largo de la misma dirección. Sin embargo, como se demostró a finales de los años 70, esta inestabilidad numérica puede contrarrestarse ortonormalizando los vectores con ayuda del procedimiento de Gram-Schmidt [32]. Como resultado, pueden calcularse los $LE(\lambda(i))$, naturalmente ordenados de la mayor a la más negativa: en conjunto se denominan espectro de Lyapunov.

Los exponentes de Lyapunov miden el crecimiento exponencial, o el decaimiento, de las perturbaciones infinitesimales del espacio de fase de un sistema dinámico caótico. Un algoritmo para la evaluación numérica de los LE se propuso en los trabajos de [32] (véase también [34]), siendo uno de los primeros en proponer un método de ortogonalización Gram-Schmidt para su cálculo. Hay que tener en cuenta que la precisión y fiabilidad de los LE determinados numéricamente dependen de las condiciones iniciales, de la selección de las perturbaciones, de las prestaciones del método numérico de integración utilizado y también del tamaño del paso de ortonormalización.

Un cálculo numérico prolongado del exponente de Lyapunov principal requiere reescalar la distancia entre trayectorias cercanas, con el fin de mantener la separación dentro del intervalo de flujo linealizado. Para evitar el desbordamiento, se calcula la divergencia de las trayectorias cercanas para pasos de tiempo finitos y se renormaliza a la unidad después de un número finito de pasos, procedimiento Gram-Schmidt [35]. Un algoritmo para calcular los LE se fundamenta en las investigaciones realizadas por [36] y [37] y se presenta en la **figura 1**.

Algorithm 1: Cálculo del exponente de Lyapunov para sistemas ODE.

```

1 Entrada:
2   -  $ne$ : número de ecuaciones
3   -  $x_{start}$ : condiciones iniciales de  $ne$ 
4   -  $t_{start}, t_{end}$ : intervalo de tiempo
5   -  $h_{norm}$ : tamaño de paso de normalización
6   -  $n_{it} = \frac{t_{end} - t_{start}}{h_{norm}}$ : número de iteraciones
7 for  $i = ne + 1$  to  $ne(ne + 1)$  do
8    $x(i) = 1,0$ . condiciones iniciales de perturbaciones iniciales
9 end for
10  $t = t_{start}$ 
11 for  $i = 1$  to  $n_{it}$  do
12    $x =$  integración de sistemas EDO  $F = J * Y$ 
13    $t = t + h_{norm}$ 
14    $zn(1), \dots, zn(ne) =$  procedimiento de Gram-Schmidt
15    $s(1) = 0$ 
16   for  $k = 1$  to  $ne$  do
17      $s(k) = s(k) + \log(zn(k))$ . magnitudes de vectores
18      $LE(k) = \frac{s(k)}{t - t_{start}}$ . Exponentes de Lyapunov
19   end for
20 end for
21 Salida: LE

```

Figura 1: Cálculo del exponente de Lyapunov para sistemas ODE.

3. Resultados y discusión

Utilizando las herramientas descritas en la sección anterior hemos desarrollado un modelo de Competencia de 5 cepas presentes en el biol caracterizadas en la investigación [12], específicamente las cepas 7, 15, 30, 32 y 34 (las cuales serán denotadas en el modelo matemático como las especies x_1, x_2, x_3, x_4 y x_5 , respectivamente).

Este modelo se desarrolló a partir de datos experimentales y parámetros cinéticos calculados en [38], permitiendo explorar las interacciones entre las cinco cepas y mejorar nuestra comprensión de su dinámica ecológica. En [38] se utilizó la optimización mediante enjambre de partículas (PSO por sus siglas en inglés), para estimar la tasa máxima de crecimiento μ_{max} y la máxima abundancia (capacidad de carga), A . En el modelo de competencia de Lotka-Volterra (1) estos parámetros corresponden a los vectores r y K , respectivamente. Los valores de estos vectores son los siguientes:

$$r = \begin{bmatrix} 0,5309 \\ 0,2317 \\ 0,2827 \\ 0,4133 \\ 0,4369 \end{bmatrix}, K = \begin{bmatrix} 1,6248 \\ 1,7894 \\ 2,4739 \\ 1,6967 \\ 2,3377 \end{bmatrix} \quad (5)$$

3.1 Cálculo de los coeficientes de competencia

Los elementos de una matriz comunitaria comprenden al menos la capacidad de carga de todas las especies

cultivadas en monocultivo y la biomasa entre todas las parejas de especies [15].

La fórmula para calcular el coeficiente de competencia (α_{ij}) entre las especies i y j se expresa como:

$$\alpha_{ij} = \frac{K_i - w_i}{w_j} \quad (6)$$

donde:

K_i es la capacidad de carga de la especie i .

w_i es la biomasa de la especie i .

w_j es la biomasa de la especie j .

Estos datos se obtuvieron de los valores experimentales disponibles en el Cuadro 4.1 de Torres (2024) [39] de todos los experimentos de crecimiento con monocultivos. Los valores de w_i y w_j dependerán del momento del experimento en que se hayan realizado las mediciones de biomasa, para este caso se tomó al inicio de la etapa estacionaria de las bacterias aproximadamente en $t = 8$ horas, como indican las investigaciones de [40], [41]. Dando como resultado la siguiente matriz de competencia.

$$\alpha_{ij} = \begin{bmatrix} 1,00 & 0,18 & 0,12 & 0,18 & 0,15 \\ 0,37 & 1,00 & 0,29 & 0,42 & 0,36 \\ 0,48 & 0,53 & 1,00 & 0,53 & 0,45 \\ 0,32 & 0,35 & 0,24 & 1,00 & 0,30 \\ 0,62 & 0,68 & 0,48 & 0,69 & 1,00 \end{bmatrix} \quad (7)$$

3.2 Equilibrio y valores propios

El modelo Lotka-Volterra puede generalizarse para cualquier número de especies que compitan entre sí. En nuestro caso, consideramos la competencia entre un total de cinco especies. Considerando las poblaciones y las tasas de crecimiento como vectores, y α como una matriz, la ecuación para el caso de $N = 5$ se expresa como:

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) \quad (8)$$

Para este sistema hay $2^N = 2^5 = 32$ puntos de equilibrio que corresponden a tomar $x_i = 0$ o $\left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) = 0$ para $i = 1, \dots, N$. El primero representa un equilibrio en el que la especie i se extingue, mientras que el segundo representa uno en el que la especie i

coexiste con las otras especies. El origen $x_1 = x_2 = x_3 = x_4 = x_5 = 0$ es un punto de equilibrio, esto representa un estado estacionario en el que todas las poblaciones de las especies son cero ya que no están presentes en el sistema y no hay cambios en el tiempo en las poblaciones. El punto de equilibrio coexistente es el punto en el que todas las derivadas son iguales a cero, todas las especies coexisten donde $x_i \neq 0$, y se puede encontrar calculando la inversa de la matriz de competencia α y multiplicándola por el vector columna K , esto es igual a:

$$\bar{x} = K(\alpha)^{-1} = \begin{bmatrix} 1,223 \\ 0,668 \\ 1,087 \\ 0,794 \\ 0,056 \end{bmatrix}$$

Este resultado representa las concentraciones de las cepas en el punto de equilibrio coexistente. Por ejemplo, $x_1 = 1,223$ es la concentración que tiene la primera especie (Cepa 7) en el sistema de competencia. Esto sugiere que esta especie puede ser una especie dominante en el ecosistema, con una alta capacidad para competir por recursos. Mientras que el valor $x_5 = 0,056$ sugiere que la Cepa 34 tiene una concentración en el equilibrio muy baja y podría ser una especie poco común o vulnerable en el ecosistema. Este mismo análisis se podría aplicar al resto de las poblaciones.

La matriz jacobiana correspondiente al sistema linealizado definido en (4), evaluada en el punto x , es la siguiente:

$$J = \begin{bmatrix} -0,3995 & -0,0719 & -0,0479 & -0,0719 & -0,0599 \\ -0,0320 & -0,0865 & -0,0251 & -0,0363 & -0,0311 \\ -0,0596 & -0,0658 & -0,1242 & -0,0658 & -0,0559 \\ -0,0619 & -0,0677 & -0,0464 & -0,1934 & -0,0580 \\ -0,0065 & -0,0071 & -0,0050 & -0,0072 & -0,0105 \end{bmatrix}$$

Los valores propios correspondientes a la matriz jacobiana son:

$$\gamma_i = \begin{bmatrix} -0,4494 \\ -0,2039 \\ -0,0062 \\ -0,0961 \\ -0,0585 \end{bmatrix}$$

Nótese que todos los valores propios tienen partes reales negativas y no tienen partes imaginarias. Por lo tanto, el punto crítico es un nodo asintóticamente estable. Esta estabilidad implica que las poblaciones de las

especies tienden a regresar a su equilibrio original después de perturbaciones menores en el ecosistema, a medida que el tiempo avanza. Etiquetamos los 30 puntos de equilibrio restantes con la letra Q , (recordando que los subíndices 1 al 5 corresponden a las Cepas 7, 15, 30, 32 y 34, respectivamente). Por ejemplo, un equilibrio donde solo coexisten la primera y la cuarta especie se denota como Q_{14} .

De esos 30 puntos, no tiene sentido biológico estudiar la estabilidad de equilibrios negativos. Si en un punto de equilibrio al menos una población es negativa, implica que esa especie no puede mantenerse en el sistema en presencia de las otras. Esto puede deberse, entre otras causas, a una competencia intensa o a interacciones negativas entre las especies. En términos biológicos, significa que una especie no logra sobrevivir ni sostener una población estable frente a sus competidoras; si no compete de forma efectiva, su tamaño poblacional disminuye y puede volverse negativo en el equilibrio.

En su lugar, procedemos a analizar los puntos de equilibrio positivos para todas las combinaciones de las cinco especies y así sucesivamente, hasta determinar qué combinaciones de especies tienen un equilibrio factible. En estos puntos de equilibrio, las especies pueden coexistir en el sistema en proporciones específicas sin que ninguna de ellas se extinga localmente. Esto sugiere una situación en la que las especies pueden compartir recursos o interactuar de manera que permita su coexistencia. Biológicamente, podría indicar una menor competencia entre las especies, lo que permite una coexistencia más efectiva y estable en el sistema.

Estos puntos de equilibrio pueden clasificarse de la siguiente manera:

- En los cinco puntos de equilibrio en los que sólo hay una especie viva (Q_1, Q_2, Q_3, Q_4, Q_5) todos tienen uno de sus valores x_i negativo.
- De los diez puntos de equilibrio con exactamente dos especies vivas, seis ($Q_{12}, Q_{13}, Q_{23}, Q_{24}, Q_{34}, Q_{35}$) tienen uno de sus valores x_i negativo, mientras que los otros cuatro ($Q_{14}, Q_{15}, Q_{25}, Q_{45}$) están presentes y coexisten en el ecosistema.
- De los diez puntos de equilibrio con exactamente tres especies vivas, tres

($Q_{123}, Q_{124}, Q_{134}$) tienen uno de sus valores x_i negativo, mientras que los otros siete ($Q_{125}, Q_{135}, Q_{145}, Q_{234}, Q_{235}, Q_{245}, Q_{345}$) están presentes y coexisten en el ecosistema.

- De los cinco puntos de equilibrio con exactamente cuatro especies vivas, uno (Q_{1234}) tiene uno de sus valores x_i negativo, mientras que los otros cuatro ($Q_{1235}, Q_{1245}, Q_{1345}, Q_{2345}$) están presentes y coexisten en el ecosistema.

A excepción del origen, los dieciséis puntos de equilibrio de la frontera y sus respectivos valores propios se resumen en la tabla de la **figura 2**.

Especies	$(x_1, x_2, x_3, x_4, x_5)$	γ_1	γ_2	γ_3	γ_4	γ_5
Q_{14}	[1.4000 0.0000 0.0000 1.2487 0.0000]	-0.4986	-0.2630	0.0967	0.1303	0.1136
Q_{15}	[1.4048 0.0000 0.0000 0.0000 1.4667]	-0.5089	-0.2243	0.0960	0.1302	0.1966
Q_{25}	[0.0000 1.2551 0.0000 0.0000 1.4843]	-0.3397	-0.1002	0.3843	0.1304	0.1978
Q_{45}	[0.0000 0.0000 0.0000 1.2552 1.4716]	-0.1576	-0.4232	0.3849	0.0948	0.1310
Q_{125}	[1.3189 0.9987 0.0000 0.0000 0.8409]	-0.4702	-0.1759	-0.0713	0.1066	0.1639
Q_{135}	[1.3268 0.0000 1.4735 0.0000 0.8078]	-0.4758	-0.1928	-0.0842	0.0751	0.1647
Q_{145}	[1.3177 0.0000 0.0000 1.0326 0.8083]	-0.4932	-0.2433	-0.0967	0.0747	0.1063
Q_{235}	[0.0000 1.0188 1.5226 0.0000 0.9141]	-0.3044	-0.0745	-0.0978	0.3665	0.1706
Q_{234}	[0.0000 0.9449 1.4312 1.0225 0.0000]	-0.3262	-0.1272	-0.0816	0.3591	0.0566
Q_{245}	[0.0000 1.0122 0.0000 1.0689 0.9119]	-0.3641	-0.1236	-0.0742	0.3638	0.1098
Q_{345}	[0.0000 0.0000 1.5136 1.0720 0.8715]	-0.3738	-0.1366	-0.0865	0.3658	0.0759
Q_{1235}	[1.2684 0.8136 1.2561 0.0000 0.3952]	-0.4516	-0.1710	-0.0405	-0.0741	0.1428
Q_{1245}	[1.2600 0.8071 0.0000 0.8937 0.3910]	-0.4647	-0.2169	-0.0848	-0.0406	0.0905
Q_{1345}	[1.2640 0.0000 1.2400 0.8915 0.3437]	-0.4685	-0.2213	-0.0391	-0.1073	0.0601
Q_{2345}	[0.0000 0.8376 1.3106 0.9424 0.4889]	-0.3369	-0.1196	-0.0471	-0.0756	0.3509

Figura 2: Valores propios del sistema linealizado en los puntos de equilibrio.

Todos los puntos de equilibrio mencionados en la frontera son puntos silla inestables, ya que en todos los casos al menos un valor propio tiene una parte real positiva. La inestabilidad de todos estos puntos de equilibrio (a diferencia del punto de coexistencia interior estable) sugiere que el sistema es altamente sensible a la pérdida o ausencia en las poblaciones de las especies involucradas. En un ecosistema real, esto podría significar que la extinción local de ciertas bacterias podría desencadenar cambios drásticos en toda la comunidad microbiana. Esto podría tener implicaciones importantes para la estabilidad del ecosistema y su capacidad para proporcionar servicios ecosistémicos, como el ciclo de nutrientes y la descomposición de materia orgánica. Además, la inestabilidad de estos puntos de equilibrio resalta la importancia de comprender las interacciones entre las especies y los factores que pueden influir en sus poblaciones, como la disponibilidad de recursos, la competencia y la depredación.

Las gráficas que se muestran en la **figura 3** ilustran las series temporales de cada cepa bacteriana que simulan el crecimiento de cinco especies distintas en un mismo ecosistema a lo largo del tiempo, mediante el modelo de Lotka-Volterra definido en (8). Se destaca que las Cepas 7 y 32 exhiben un crecimiento superior en comparación con las demás, mientras que la Cepa 30 presenta el menor crecimiento.

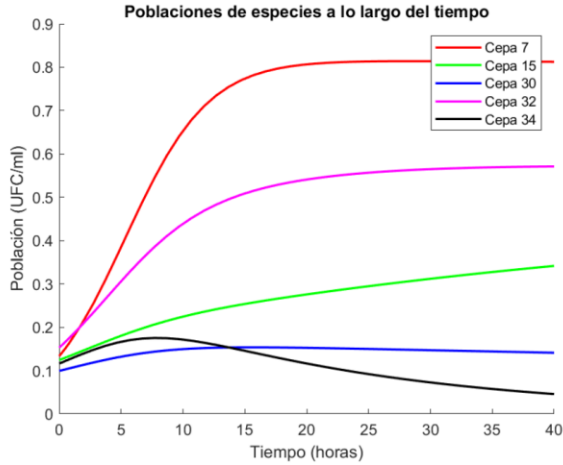


Figura 3. Series temporales para cada cepa bacteriana

Es importante resaltar que esta representación gráfica ofrece una visión clara, comprensible y realista de cómo varían estas poblaciones a lo largo del tiempo. Esto facilita la comprensión de la dinámica de las especies en un mismo entorno simulado.

3.3 Exponentes de Lyapunov

El caos es relevante en los sistemas dinámicos no lineales, con aplicaciones especialmente en biología. En este campo, los modelos Lotka-Volterra (depredador-presa y competitivos) se usan ampliamente y son útiles en agricultura y ecología. Sprott (2005) [30] presentó un modelo competitivo multiespecífico de alta dimensionalidad con caos espacio-temporal, y Vano [31] identificó caos en modelos básicos de cuatro especies. Además, [7] y [6] ofrecen un marco teórico que aclara límites y posibilidades de la dinámica en sistemas Lotka-Volterra competitivos. Estos autores establecieron una relación directa entre la dimensionalidad del sistema y la complejidad de su comportamiento dinámico, lo cual resulta crucial para predecir y entender la dinámica de sistemas biológicos y ecológicos complejos. Para el

sistema competitivo que estudiamos, la complejidad de las interacciones entre cepas y el efecto de la dimensionalidad sobre el caos o la estabilidad son esenciales para predecir el comportamiento de nuestras cepas bacterianas en entornos competitivos.

Para calcular los exponentes de Lyapunov correspondientes al sistema Lotka-Volterra utilizamos el algoritmo descrito en la **figura 1**, codificado por [37], adaptado a nuestro problema en específico, utilizando los valores optimizados de la población inicial generados por el algoritmo PSO de [38], los cuales fueron empleados como puntos de partida para la trayectoria del sistema.

$$N_0 = \begin{bmatrix} 0,1334 \\ 0,1243 \\ 0,0993 \\ 0,1530 \\ 0,1161 \end{bmatrix}$$

A continuación, se muestra la evolución temporal del cálculo numérico de los exponentes de Lyapunov para el sistema de Lotka-Volterra en la tabla 1.

Tabla 1: Evolución temporal de los LE para el sistema Lotka-Volterra

Tiempo (horas)	LE_1	LE_2	LE_3	LE_4	LE_5
5	0.224553	0.131867	0.177761	0.174587	0.191897
10	0.031488	0.087131	0.122482	0.065030	-0.006489
15	-0.042844	0.057257	0.083926	0.007464	-0.148129
20	-0.067107	0.038653	0.055963	-0.033044	-0.226940
25	-0.074011	0.025712	0.035839	-0.064512	-0.274050
30	-0.076476	0.016016	0.021660	-0.088021	-0.304931
35	-0.077932	0.008374	0.011314	-0.105237	-0.326610
40	-0.078948	0.002158	0.003430	-0.118057	-0.342623
45	-0.079534	-0.002978	-0.002878	-0.127886	-0.354922
50	-0.079638	-0.007220	-0.008247	-0.135644	-0.364664
55	-0.079238	-0.010665	-0.013141	-0.141925	-0.372572
60	-0.078365	-0.013395	-0.017843	-0.147119	-0.379121
65	-0.077100	-0.015539	-0.022440	-0.151491	-0.384636
70	-0.075551	-0.017267	-0.026878	-0.155224	-0.389345
75	-0.073821	-0.018747	-0.031055	-0.158452	-0.393413
80	-0.071992	-0.020098	-0.034902	-0.161273	-0.396964
85	-0.070119	-0.021389	-0.038395	-0.163759	-0.400090
90	-0.068237	-0.022654	-0.041547	-0.165969	-0.402864
95	-0.066370	-0.023903	-0.044386	-0.167945	-0.405341
100	-0.064534	-0.025134	-0.046948	-0.169724	-0.407569

Al observar la evolución temporal de los cálculos, se aprecian valores positivos en las primeras iteraciones

($t = 5$). Es fundamental aclarar que estos valores no sugieren un comportamiento caótico inicial en el ecosistema microbiano, sino que corresponden estrictamente a la fase transitoria de estabilización característica del algoritmo numérico de ortogonalización de Gram-Schmidt [32][42]. Durante esta etapa, los vectores de perturbación aún se están alineando con la variedad del sistema dinámico.

Conforme avanza la integración computacional y el algoritmo supera su fase de ajuste, las direcciones en el espacio de fase comienzan a converger. Al final del periodo analizado ($t = 100$), todos los exponentes de Lyapunov resultan negativos. Dado que estos exponentes son invariantes dinámicos definidos formalmente en el límite temporal asintótico ($t \rightarrow \infty$), esta convergencia definitiva descarta la presencia de caos determinista y demuestra que el sistema Lotka-Volterra de estas 5 cepas es intrínsecamente estable desde su inicio.

El exponente de Lyapunov más negativo, $LE_5 = -0.407569$, señala la tasa más rápida de convergencia de las trayectorias cercanas en el espacio de fases del sistema Lotka-Volterra. Esta magnitud refleja la contracción más fuerte en la variedad dinámica, lo que matemáticamente indica una profunda estabilidad direccional. Desde una perspectiva biológica, la alta negatividad de este exponente sugiere que el consorcio bacteriano en su conjunto posee mecanismos robustos de autorregulación y competencia intraespecífica. Estos mecanismos comunitarios son fundamentales para disipar rápidamente las perturbaciones, mantener el equilibrio poblacional y evitar fluctuaciones drásticas, garantizando la supervivencia y viabilidad del ecosistema a largo plazo.

El exponente de Lyapunov menos negativo, $LE_2 = -0.025134$, aunque sigue indicando contracción, representa la tasa de convergencia más lenta. Esto sugiere una menor estabilidad relativa en esa dirección particular del espacio de fases, traduciéndose en una respuesta más moderada ante las perturbaciones y un retorno al equilibrio más prolongado, aunque sin llegar a la divergencia. Biológicamente, esto implica que el sistema puede experimentar fluctuaciones transitorias más visibles ante ciertas variaciones menores, otorgándole la

flexibilidad necesaria para adaptarse a condiciones competitivas o entornos cambiantes.

La **figura 4** ilustra esta dinámica de los exponentes de Lyapunov a lo largo de la serie temporal ($t = 100$). La aparición inicial de exponentes positivos desde ($t = 5$) representa la fase de ajuste del algoritmo numérico, descartando que existan fluctuaciones impredecibles y divergentes reales en las poblaciones bacterianas. Con el transcurso del tiempo, la transición de todos los exponentes hacia valores negativos señala la estabilización y convergencia, confirmando de manera concluyente que el ecosistema posee un comportamiento estable y equilibrado a largo plazo.

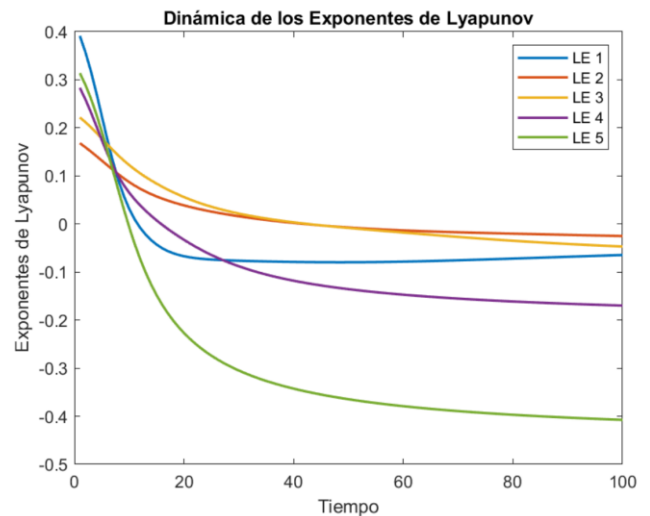


Figura 4. Dinámica de los exponentes de Lyapunov

4. Conclusiones

Este trabajo aporta un análisis detallado sobre la estabilidad de un modelo de competencia interespecífica basado en las ecuaciones de Lotka-Volterra, aplicado a cinco cepas de microorganismos de montaña. Los resultados destacan la capacidad del modelo para capturar la complejidad de las interacciones ecológicas entre las especies, mostrando cómo la competencia influye en la estabilidad y coexistencia de las poblaciones. A través de la modelización y simulación, se muestra cómo diferentes cepas bacterianas pueden coexistir en un mismo entorno, a pesar de la competencia por recursos limitados. Se identificaron 16 puntos de equilibrio en la frontera en los que varias especies pueden

coexistir en proporciones específicas. El análisis de estabilidad revela que todos estos son puntos silla inestables, lo que indica una alta sensibilidad del sistema a la pérdida de especies en el consorcio. No obstante, también se identificó un punto de equilibrio interior estable, donde todas las especies coexisten, sugiriendo la capacidad del sistema para mantener un equilibrio dinámico a largo plazo.

El análisis de los exponentes de Lyapunov revela la estabilidad intrínseca en el sistema Lotka-Volterra de poblaciones de microorganismos. Inicialmente, se observan valores positivos atribuibles a la fase de ajuste del algoritmo numérico en el tiempo ($t=5$), descartando verdaderos indicios de comportamiento caótico, caracterizado por fluctuaciones impredecibles y divergentes. Sin embargo, a medida que avanza el tiempo, estos exponentes se tornan negativos, confirmando la estabilización y convergencia en el espacio de fase, como indican los resultados de los exponentes de Lyapunov en ($t=100$). Esto sugiere que el sistema Lotka-Volterra mantiene inherentemente un comportamiento estable y equilibrado a largo plazo y refuerza la aplicabilidad del modelo en estudios ecológicos. Entre las principales ventajas de este enfoque se encuentra su capacidad para predecir la evolución de comunidades microbianas sin necesidad de realizar experimentos de largo plazo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el financiamiento de la SENACYT (Programa de Fortalecimiento a los Postgrados Nacionales), el apoyo con recursos materiales brindado por la Facultad de Ciencias y Tecnología de la Universidad Tecnológica de Panamá, y la invaluable colaboración del Laboratorio de Microbiología Agrícola del IDIAP para la realización de esta investigación.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener algún conflicto de interés.

CONTRIBUCIÓN Y APROBACIÓN DE LOS AUTORES

Ambos autores contribuyeron significativamente. **H. T.:** revisión bibliográfica, desarrollo del modelo, análisis de datos e interpretación. **I. A.:** dirección de la investigación, redacción y revisión crítica. Ambos

discutieron y validaron las conclusiones, aprobaron la versión final y asumen la responsabilidad de su integridad y exactitud.

REFERENCIAS

- [1] Kevin R. Foster y Thomas Bell. *Competition, not cooperation, dominates interactions among culturable microbial species*. Current Biology, 22(19):1845–1850, 2012.
- [2] Antonella Succurro, Fiona Wanjiku Moejes, y Oliver Ebenhöh. *A diverse community to study communities: integration of experiments and mathematical models to study microbial consortia*. Journal of Bacteriology, 199(15):10–1128, 2017.
- [3] Bhusan K. Kuntal, Chetan Gadgil, y Sharmila S. Mande. *Web-GLV: a web based platform for Lotka–Volterra based modeling and simulation of microbial populations*. Frontiers in Microbiology, 10:288, 2019.
- [4] George Francis Gause. *The struggle for existence: a classic of mathematical biology and ecology*. Courier Dover Publications, 1934.
- [5] Maica Krizna A Gavina, Takeru Tahara, Kei-ichi Tainaka, Hiromu Ito, Satoru Morita, Genki Ichinose, Takuya Okabe, Tatsuya Togashi, Takashi Nagatani, and Jin Yoshimura. *Multi-species coexistence in lotka-volterra competitive systems with crowding effects*. Scientific Reports, 8(1):1198, 2018.
- [6] Steve Smale. *On the differential equations of species in competition*. Journal of Mathematical Biology, 3(1):5–7, 1976.
- [7] Morris W Hirsch. *Systems of differential equations that are competitive or cooperative ii: Convergence almost everywhere*. SIAM Journal on Mathematical Analysis, 16(3):423–439, 1985.
- [8] Morris W Hirsch. *Systems of differential equations which are competitive or cooperative: Iii. competing species*. Nonlinearity, 1(1):51, 1988.
- [9] Morris W Hirsch. *Systems of differential equations that are competitive or cooperative. iv: Structural stability in three-dimensional systems*. SIAM Journal on Mathematical Analysis, 21(5):1225–1234, 1990.
- [10] Michio Kondoh. *Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability*. Science, 299(5611):1388–1391, 2003.
- [11] GJ Ackland and ID Gallagher. *Stabilization of large generalized lotka-volterra foodwebs by evolutionary feedback*. Physical Review Letters, 93(15):158701, 2004.
- [12] Lisbeth Rodríguez, Rito Herrera, Betzaida Bernal, José Causadias, Joaquín López-Zúñiga, and Octavio De La Cruz-Sánchez. *Caracterización funcional de microorganismos de montaña y sus efectos en el rendimiento de Eryngium foetidum*. Ciencia Agropecuaria, (40):125–149, ene. 2025.
- [13] Richard Levins. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, 1968.
- [14] Conrad A Istock. *Logistic interaction of natural populations of two species of waterboatmen*. The American Naturalist, 111(978):279–287, 1977.
- [15] Carsten F Dormann. *On community matrix theory in experimental plant ecology*. Web Ecology, 8(1):108–115, 2008.

- [16] Ted J Case. *Illustrated guide to theoretical ecology*. Ecology, 80(8):2848–2848, 1999.
- [17] Daniel I Bolnick, Priyanga Amarasekare, Márcio S Araújo, Reinhard Bürger, Jonathan M Levine, Mark Novak, Volker HW Rudolf, Sebastian J Schreiber, Mark C Urban, and David A Vasseur. *Why intraspecific trait variation matters in community ecology*. Trends in Ecology & Evolution, 26(4):183–192, 2011.
- [18] Lawrence R Lawlor. *Direct and indirect effects of n-species competition*. Oecologia, 43:355–364, 1979.
- [19] Robert M May and Robert H Mac Arthur. *Niche overlap as a function of environmental variability*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 69(5):1109–1113, 1972.
- [20] Alfredo Medio and Marji Lines. *Nonlinear dynamics: A primer*. Cambridge University Press, 2001.
- [21] Ahmad Taher Azar and Sundarapandian Vaidyanathan. *Chaos modeling and control systems design*, volume 581. Springer, 2015.
- [22] Edward N Lorenz. *Deterministic nonperiodic flow*. Journal of Atmospheric Sciences, 20(2):130–141, 1963.
- [23] Otto E Rössler. *An equation for continuous chaos*. Physics Letters A, 57(5):397–398, 1976.
- [24] A Arneodo, P Couillet, and C Tresser. *Possible new strange attractors with spiral structure*. 1981.
- [25] J Clint Sprott. *Some simple chaotic flows*. Physical Review E, 50(2):R647, 1994.
- [26] Guanrong Chen and Tetsushi Ueta. *Yet another chaotic attractor*. International Journal of Bifurcation and Chaos, 9(07):1465–1466, 1999.
- [27] Jinhu Lü and Guanrong Chen. *A new chaotic attractor coined*. International Journal of Bifurcation and Chaos, 12(03):659–661, 2002.
- [28] Jianping Cai, Xiaofeng Wu, and Shuhui Chen. *Synchronization criteria for non-autonomous chaotic systems via sinusoidal state error feedback control*. Physica Scripta, 75(3):379, 2007.
- [29] Gheorghe Tigan and Dumitru Opreș. *Analysis of a 3d chaotic system*. Chaos, Solitons & Fractals, 36(5):1315–1319, 2008.
- [30] Julien C Sprott, Joseph C Wildenberg, and Yousef Azizi. *A simple spatiotemporal chaotic Lotka–Volterra model*. Chaos, Solitons & Fractals, 26(4):1035–1043, 2005.
- [31] JA Vano, JC Wildenberg, MB Anderson, JK Noel, and JC Sprott. *Chaos in low-dimensional Lotka–Volterra models of competition*. Nonlinearity, 19(10):2391, 2006.
- [32] Giancarlo Benettin, Luigi Galgani, Antonio Giorgilli, and Jean-Marie Strelcyn. *Lyapunov characteristic exponents for smooth dynamical systems and for Hamiltonian systems; a method for computing all of them. part I: Theory*. Meccanica, 15:9–20, 1980.
- [33] Gennady A Leonov and Nikolay V Kuznetsov. *Time-varying linearization and the Perron effects*. International Journal of Bifurcation and Chaos, 17(04):1079–1107, 2007.
- [34] Ippei Shimada and Tomomasa Nagashima. *A numerical approach to ergodic problem of dissipative dynamical systems*. Progress of Theoretical Physics, 61(6):1605–1616, 1979.
- [35] Freddy Christiansen and Hans Henrik Rugh. *Computing Lyapunov spectra with continuous Gram-Schmidt orthonormalization*. Nonlinearity, 10(5):1063, 1997.
- [36] Marius-F Danca and Nikolay Kuznetsov. *Matlab code for lyapunov exponents of fractional-order systems*. International Journal of Bifurcation and Chaos, 28(05):1850067, 2018.
- [37] Vasiliy Govorukhin. *Calculation lyapunov exponents for ode*. <https://www.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/4628-calculation-lyapunov-exponents-for-ode>, March 2 2004. MATLAB Central File Exchange.
- [38] Héctor Torres, Idulfo Arrocha, Rito Herrera, José Causadias, Betzaida Bernal, and Lisbeth Rodriguez. *Choosing a primary model to describe the growth curves of mountain microorganisms (bioles)*. In 2024 9th International Engineering, Sciences and Technology Conference (IESTEC), pages 279–284, 2024.
- [39] Héctor Torres. *Modelado y simulación de crecimiento bacteriano de microorganismos de montaña (bioles)*. Master’s thesis, Universidad Tecnológica de Panamá, 2024.
- [40] Steven E Finkel. *Long-term survival during stationary phase: evolution and the gasp phenotype*. Nature Reviews Microbiology, 4(2):113–120, 2006.
- [41] Juan M Gonzalez and Beatriz Aranda. *Microbial growth under limiting conditions-future perspectives*. Microorganisms, 11(7):1641, 2023.
- [42] Karlheinz Geist, Ulrich Parlitz, y Werner Lauterborn. *Comparison of different methods for computing Lyapunov exponents*. Progress of Theoretical Physics, 83(5):875–893, 1990.