

TESIS DE MAESTRÍA EN CIENCIAS FÍSICAS

**ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE DINÁMICAS
ESTOCÁSTICAS DE POBLACIONES PEQUEÑAS**

Lic. Lucas Brugevin
Maestrando

Dr. Damián H. Zanette
Director

Miembros del Jurado
Dr. Alejandro Kolton (Instituto Balseiro)
Dr. Sebastián Bouzat (CAB)
Dr. David M. Schneider (CAB)

5 de Mayo de 2025

Física Estadística e Interdisciplinaria –
Centro Atómico Bariloche

Instituto Balseiro
Universidad Nacional de Cuyo
Comisión Nacional de Energía Atómica
Argentina

Índice de contenidos

Índice de contenidos	iii
Resumen	v
Abstract	vii
1. Introducción	1
1.1. Objetivos	2
1.2. Estructura de la tesis	2
1.3. Generación de resultados	3
2. Dinámica estocástica de pequeñas poblaciones	5
2.1. Descripción del modelo	6
2.2. Ecuación Maestra	7
2.2.1. Estado estacionario	10
2.2.2. Probabilidad de extinción	11
2.2.3. Valor medio estacionario	13
2.2.4. Coeficiente de variabilidad	15
2.3. Estadística de las dinámicas	17
2.3.1. Duración de períodos extintos	18
2.3.2. Duración de períodos persistentes	19
2.4. Formalismo de Focker-Plank	20
2.4.1. De la Ecuación Maestra a la Ecuación de Focker-Plank	21
3. Dinámica en redes complejas	27
3.1. Descripción de redes complejas	27
3.1.1. Definiciones generales	27
3.1.2. Redes aleatorias	29
3.1.3. Redes regulares	30
3.1.4. Redes geográficas aleatorias	30
3.2. Dinámica del modelo	32
3.3. Caracterización estadística de las dinámicas	33

3.3.1.	Valor medio de la población \bar{n}	35
3.3.2.	Probabilidad de extinción $P(0)$	35
3.3.3.	Comparación con el modelo sin red	35
3.3.4.	Comparación entre arquitecturas de red	40
3.4.	Asortatividad de redes con dinámica poblacional	43
3.4.1.	Resultados	45
3.4.2.	Comparación entre arquitecturas	49
4.	Sistema tipo presa-depredador	51
4.1.	Sistema continuo	51
4.1.1.	Modelo con dinámica logística	52
4.2.	Dinámica estocástica	55
4.2.1.	Descripción del modelo	55
4.2.2.	Simulación del sistema	56
4.3.	Ecuación Maestra	57
4.4.	Análisis de las fluctuaciones	61
4.4.1.	Espectro de potencia y Transformada de Fourier	61
4.4.2.	Resultados numéricos	62
4.4.3.	Dependencia de los espectros con N	63
4.4.4.	Dependencia de los espectros con λ	65
4.4.5.	Calidad de los espectros	65
5.	Conclusiones	69
5.1.	Perspectivas futuras	72
A.	Asortatividad en redes complejas	73
A.1.	Cálculo en distribuciones aleatorias en redes	73
B.	Sistema depredador-presa	75
B.1.	Dinámica de la presa	75
	Bibliografía	81

Resumen

En la presente tesis, se estudió la dinámica de poblaciones formadas por un pequeño número de individuos, es decir, aquellas que poseen una capacidad de carga finita. A diferencia de los sistemas extensos, donde las dinámicas poblacionales pueden ser descritas por ecuaciones diferenciales, en poblaciones pequeñas, las fluctuaciones del número de individuos juegan un rol fundamental. Se planteó un modelo estocástico de una sola especie cuyas reglas de evolución se realizan a nivel individual, a través de eventos de nacimiento, muerte e inmigración. Se halló la expresión explícita de la ecuación maestra y se caracterizó el estado estacionario. Se observó que la probabilidad de extinción aumenta al reducir el tamaño del sistema, incluso en el régimen de una alta tasa de nacimiento. Se identificaron dos tipos de evoluciones de las poblaciones, una que se extingue rápidamente con una baja cantidad media de individuos, y otra que perdura durante largos períodos de tiempo con una mayor cantidad de individuos. Se utilizó el formalismo de Fokker-Planck a través de una analogía mecánica para comprender este comportamiento emergente. Se incorporaron tres tipos de redes complejas, aleatorias, regulares y geográficas, a la dinámica poblacional para analizar la influencia de la estructura de la red en el proceso de reproducción de los individuos. Se observó que la red afecta a la dinámica poblacional, debido a que los individuos, en lugar de distribuirse aleatoriamente en la red, se encuentran mayoritariamente en sitios que poseen alta conectividad entre sí. Este efecto fue observado en todas las arquitecturas estudiadas, mayormente en las redes geográficas, pues su construcción espacial genera clusters. Se estudió un modelo de dos especies que interactúan a través de un mecanismo de depredación, donde la dinámica del depredador fue modelada como un proceso estocástico a nivel individual. Se analizaron los espectros de potencia de las señales de la presa y el depredador, encontrando una frecuencia característica que depende de los parámetros del sistema. Se observó la presencia de componentes en el doble de dicha frecuencia, debido a la presencia de oscilaciones armónicas. En todos los casos, el espectro decae como el cuadrado de la frecuencia, que indica que el sistema se comporta como un caminante aleatorio a escalas de tiempos cortas.

Palabras clave: DINÁMICA POBLACIONAL, ECUACIÓN MAESTRA, REDES COMPLEJAS, OSCILACIONES EN SISTEMAS ESTOCÁSTICOS, ESPECTRO DE POTENCIA

Abstract

In this thesis, we study the dynamics of populations formed by a small number of individuals, that is, those that have a finite carrying capacity. Unlike extensive systems, where population dynamics can be described by differential equations, in small populations, the fluctuations in the number of individuals play a fundamental role. We propose a stochastic model of a single species whose evolution rules are performed at the individual level, through birth, death and immigration events. We find the explicit expression of the master equation and characterize the stationary state. We observe that the probability of extinction increases when the system size is reduced, even in the regime of a high birth rate. We identify two types of population evolutions, one that goes extinct quickly with a low mean number of individuals, and another that lasts for long periods of time with a larger number of individuals. We use the Fokker-Planck formalism through a mechanical analogy to understand this emergent behavior. We incorporate three types of complex networks, random, regular and geographical, to the population dynamics to analyze the influence of the network structure on the reproduction process of individuals. We observe that the network affects the population dynamics, since individuals, instead of being distributed randomly in the network, are found in sites that have high connectivity with each other. This effect was observed in all the architectures studied, mostly in geographical networks, since their spatial construction generates clusters of sites connected to each other. We study a model of two species that interact through a predation mechanism, where the dynamics of the predator was modeled as an individual-level stochastic process. We analyze the power spectra of the signals of the prey and the predator, finding a characteristic frequency that depends on the parameters of the system. We observe the presence of components at double that frequency, which suggests the presence of harmonic oscillations, due to the nonlinearity of the model. In all cases, the spectrum decays as the square of the frequency, indicating that the system behaves as a random walker at short time scales.

Keywords: POPULATION DYNAMICS, MASTER EQUATION, COMPLEX NETWORKS, OSCILLATIONS IN STOCHASTIC SYSTEMS, POWER SPECTRUM

Capítulo 1

Introducción

El estudio de las dinámicas de poblaciones es una de las áreas consolidadas y multidisciplinarias de las ciencias naturales y aplicadas [1]. Su objetivo es describir y predecir los cambios en el tamaño, estructura y distribución de las poblaciones de organismos en el tiempo y el espacio. Las herramientas desarrolladas en este campo se aplican en disciplinas como la biología evolutiva [2], la epidemiología [3], la conservación de la biodiversidad, la gestión de recursos naturales, la dinámica social [4] y la teoría de juegos evolutiva [5].

Inicialmente, la dinámica de poblaciones se centró en los procesos de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración. Los modelos deterministas de Malthus y Verhulst [6, 7] describieron el crecimiento poblacional exponencial y logístico, respectivamente. Más adelante, se incorporaron modelos estocásticos y estructurados por edad, tamaño o estadio, que representaron de forma más precisa las poblaciones naturales [8]. También se desarrollaron modelos para describir interacciones como depredación, competencia interespecífica y mutualismos, como los de Lotka-Volterra [9–11].

Este trabajo se enfoca en poblaciones pequeñas, donde los efectos estocásticos son más relevantes. En estas poblaciones, la deriva demográfica y la estocasticidad ambiental incrementan el riesgo de extinción [12]. Además, la pérdida de variabilidad genética reduce su capacidad de adaptación [13]. Ejemplos de especies afectadas incluyen la vaquita marina (*Phocoena sinus*) [14], el rinoceronte de Java (*Rhinoceros sondaicus*) [15] y *Scalesia pedunculata* en las Islas Galápagos [16].

Otro tema relevante es la fragmentación de hábitats, que genera subpoblaciones pequeñas y aisladas (metapoblaciones). La teoría de metapoblaciones de Levins [17] introdujo conceptos como la dinámica de parches, colonización, extinción local y conectividad espacial. Este marco ha sido fundamental para estudiar la persistencia de especies en paisajes fragmentados, como el caso de la mariposa Apolo en Suecia [18] y el sapo dorado en Costa Rica [19].

El desarrollo de herramientas computacionales y el estudio de redes complejas per-

mitieron incorporar heterogeneidades espaciales, redes de interacción y variabilidad individual, lo que mejoró la capacidad de modelar sistemas realistas y realizar predicciones más precisas [20, 21].

La dinámica de poblaciones también se ha aplicado en sistemas acoplados con restricciones de recursos. Un ejemplo es el modelo de pastoreo, donde una población de ganado interactúa con la biomasa de pasto [22, 23] o con la economía del propietario.

En resumen, la dinámica de poblaciones es un marco versátil con aplicaciones que van desde el análisis de fenómenos ecológicos hasta el diseño de estrategias de conservación y gestión.

En este contexto, esta tesis estudia la dinámica de poblaciones pequeñas, con el objetivo de caracterizar estadísticamente las fluctuaciones que afectan su evolución. A continuación se detallan los objetivos específicos del trabajo.

1.1. Objetivos

El objetivo general de esta tesis es analizar la dinámica de poblaciones pequeñas, es decir, aquellas que se desarrollan bajo un número reducido de individuos y una capacidad de carga finita. El interés principal radica en comprender cómo se modifican las dinámicas cuando el tamaño poblacional es bajo, a diferencia de los comportamientos observados en sistemas extensos. En poblaciones pequeñas, las fluctuaciones estocásticas adquieren un rol central, ya que la aparición o desaparición de un solo individuo puede tener un gran impacto, llegando incluso a determinar la extinción de la población.

Para abordar este problema, se propone realizar simulaciones de modelos estocásticos simples, donde los procesos de nacimiento, muerte e inmigración ocurren a nivel individual, reflejando la naturaleza discreta de estos sistemas. Complementariamente, se incorporarán cálculos estadísticos que permitan la interpretación y análisis de los resultados obtenidos, con el fin de construir una sólida caracterización de las dinámicas estudiadas.

1.2. Estructura de la tesis

En esta sección se resume brevemente el contenido de cada capítulo del trabajo. La tesis cuenta con tres grandes capítulos aucontentidos, de manera que en cada uno se presenta el modelo a estudiar, se analizan resultados y se obtienen conclusiones correspondientes. Si bien la recomendación es seguir el orden en que los capítulos se presentan, para facilitar una comprensión más profunda de los conceptos y la progresión de los resultados, pueden ser leídos de manera independiente según el interés del lector.

En el Cap. 2 se presenta un modelo estocástico de una sola especie que evoluciona en un espacio homogéneo. Se presenta la ecuación maestra que describe, en términos probabilísticos, la dinámica del sistema, lo que permite obtener y caracterizar el estado estacionario. Además se plantea una analogía mecánica utilizando el formalismo de Fock-Plank, que permite entender el comportamiento emergente de dos tipos de dinámicas bien marcadas.

En el Cap. 3 se estudia la dinámica del modelo en una especie que evoluciona en una red compleja. En este capítulo se analizan tres tipos de redes: redes aleatorias, redes regulares y redes geográficas, de manera que la estructura de la red influya en el proceso de reproducción de los individuos. Luego de abordar los conceptos teóricos de las redes complejas, se presentan los resultados obtenidos, destacando la influencia de la incorporación de la red en la dinámica poblacional, y analizando la diferencia entre cada una de las arquitecturas.

En el Cap. 4 se estudia un modelo de dos especies, que interactúan a través de un mecanismo de depredación. En este capítulo, luego de presentar un modelo estocástico para la dinámica del depredador, se establecen las diferencias entre las diferencias con respecto al modelo de campo medio. Por último, se analizan las fluctuaciones introducidas por el ruido de la dinámica, observando el espectro de potencia de las señales de la presa y el depredador, encontrando oscilaciones en una frecuencia característica y componentes en el doble de la frecuencia, lo que sugiere la presencia de oscilaciones armónicas.

Finalmente, en el Cap. 5 se presentan las conclusiones generales de la tesis, así como las perspectivas futuras de la investigación.

1.3. Generación de resultados

Los resultados de las simulaciones fueron obtenidos mediante librerías generadas en el lenguaje de programación Python. Se utilizó la biblioteca NumPy para la generación de números aleatorios y la biblioteca Matplotlib para la visualización de los resultados. Asimismo, para la generación de redes complejas se utilizó la biblioteca NetworkX, a excepción de las redes geográficas que fueron generadas de manera artesanal, utilizando elementos nativos de NumPy. Por último, se utilizó la biblioteca SciPy para el análisis de los espectros de potencia.

Capítulo 2

Dinámica estocástica de pequeñas poblaciones

En este capítulo se estudia la dinámica de poblaciones pequeñas de una única especie en un entorno donde las fluctuaciones estocásticas individuales son relevantes. A diferencia de sistemas de gran tamaño, donde los promedios deterministas dominan la evolución, aquí las fluctuaciones pueden tener efectos macroscópicos, como la extinción espontánea de la población o largos períodos de persistencia incluso cuando las tasas de reproducción son bajas.

Para modelar esta situación, se considera un sistema basado en sitios discretos, en el cual cada sitio puede estar ocupado por un individuo o permanecer vacío. La dinámica de ocupación de los sitios está gobernada por tres procesos: nacimiento, muerte e inmigración espontánea. Esta estructura permite capturar la estocasticidad intrínseca de los eventos individuales y su impacto en la evolución global de la población.

A partir de la formulación de la ecuación maestra que describe la evolución temporal de la probabilidad de ocupación de los sitios, se analizan distintas propiedades estadísticas del sistema. Se caracteriza el estado estacionario de la población, se calcula la probabilidad de extinción y el valor medio de la cantidad de individuos, y se estudian las fluctuaciones alrededor de dicho valor medio.

Dado que los períodos de extinción y persistencia son relevantes para entender el comportamiento del sistema en escalas de tiempo largas, se realiza un análisis detallado de la estadística de estas fases, cuantificando la duración típica de los períodos de extinción y de persistencia.

Finalmente, para obtener una descripción más intuitiva de la dinámica estocástica, se introduce el formalismo de Fokker-Planck. A partir de la ecuación maestra, se deriva una ecuación de Fokker-Planck efectiva en el límite continuo, lo que permite describir la evolución de la probabilidad en términos de un potencial efectivo. Esta representación facilita la interpretación del comportamiento del sistema: los estados más probables

corresponden a los mínimos del potencial, mientras que las fluctuaciones se asocian a transiciones entre diferentes regiones del mismo.

2.1. Descripción del modelo

Con el fin de describir un modelo regido por la dinámica estocástica de cada individuo, se considera un sistema de N sitios, donde cada uno puede estar ocupado por un individuo o permanecer vacío. N representa la capacidad de carga del sistema.

Sea $y_i(t)$ la variable binaria definida como

$$y_i(t) = \begin{cases} 1 & \text{si el sitio } i \text{ está ocupado} \\ 0 & \text{si el sitio } i \text{ está vacío} \end{cases} \quad (2.1)$$

donde $i = 1, 2, \dots, N$, a tiempo t .

La dinámica del sistema, estocástica y markoviana, consiste en avanzar el tiempo en una cantidad discreta δt , actualizando la variable y_i según el siguiente conjunto de reglas:

- Con probabilidad u , se elige un sitio i .
 - **Proceso de muerte:** si el sitio elegido está ocupado, es decir, si $y_i(t) = 1$, entonces, con una probabilidad p_μ , el individuo muere y el sitio queda vacío, es decir, $y_i(t + \delta t) = 0$.
 - **Proceso de inmigración espontánea:** si el sitio elegido está vacío, es decir, si $y_i(t) = 0$, entonces, con una probabilidad $p_\alpha \ll p_\mu$, el sitio se ocupa espontáneamente, es decir, $y_i(t + \delta t) = 1$.
- En otro caso (con probabilidad $1 - u$), se eligen dos sitios, en orden, i y j al azar.
 - **Proceso de nacimiento:** si el primer sitio elegido está ocupado y el segundo está vacío, es decir, $y_i(t) = 1$ y $y_j(t) = 0$, entonces, con una probabilidad p_ν , el sitio j se ocupa: $y_j(t + \delta t) = 1$.

En cualquier otro caso, los sitios no cambian de estado, es decir, $y(t + \delta t) = y(t)$.

En la Fig. 2.1 se muestran ejemplos de la dinámica de la población en un sistema de $N = 20$ sitios a lo largo del tiempo t . Se fijaron los parámetros en $p_\mu = 0,2$, $p_\alpha/p_\mu = 0,01$ y $u = 0,5$, mientras que se eligieron tres valores diferentes de p_ν/p_μ . La unidad de tiempo es la vida media de un sitio, de modo que $\Delta t = 1$ representa $N/(up_\mu)$ iteraciones del proceso estocástico. La condición inicial en todos los casos fue $n(0) = 1$, es decir, un sitio ocupado y el resto vacíos.

Se observa que, al aumentar el valor de p_ν/p_μ , la población fluctúa alrededor de un valor medio más alto. A pesar de esto, en todos los casos la población presenta períodos de extinción, de los cuales es posible salir gracias a la inmigración espontánea, pues $p_\alpha > 0$.

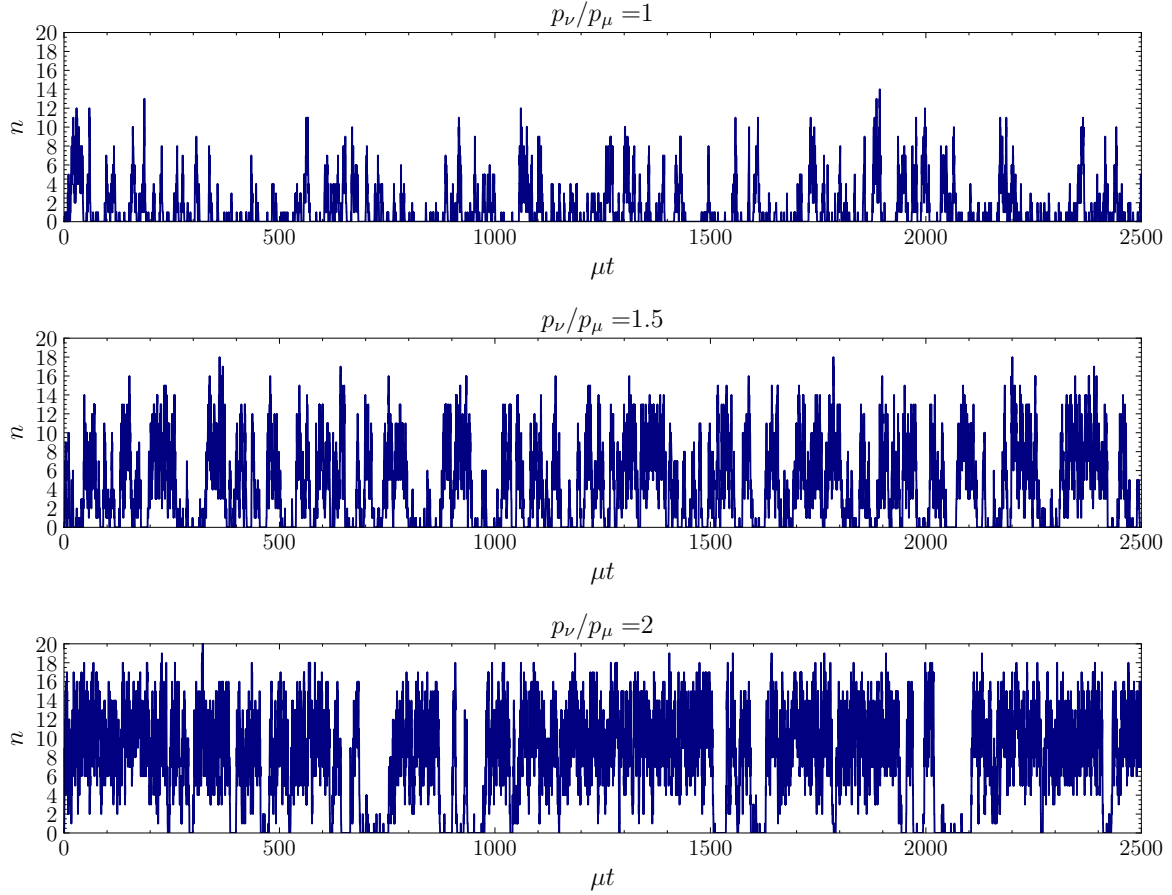


Figura 2.1: Dinámica de la población para diferentes valores de p_ν/p_μ . Los parámetros fijos son $N = 20$, $p_\mu = 0,2$, $p_\alpha/p_\mu = 0,01$ y $u = 0,5$. La condición inicial es $n(0) = 1$. La dinámica fluctúa, debido a su carácter estocástico, alrededor de un valor medio que depende de p_ν/p_μ . En todos los casos, la población atraviesa períodos en los que el sistema se encuentra extinto, es decir, $n(t) = 0$.

2.2. Ecuación Maestra

La dinámica del sistema es estocástica, similar a la de un caminante aleatorio, en el sentido de que la *posición* corresponde a la cantidad n , y *moverse* implica aumentar o disminuir el número de sitios ocupados. La diferencia fundamental es que la probabilidad de movimiento no es constante, sino que depende de la posición: por ejemplo, si $n = N - 1$, es mucho más probable que el siguiente evento sea una muerte, mientras que si $n = 1$, es más probable que ocurra un nacimiento.

Para comprender mejor estas probabilidades de transición, es necesario introducir la ecuación maestra del sistema, que describe la evolución temporal de la probabilidad

de que haya n sitios ocupados en el tiempo t .

Sea $n(t)$ el número de sitios ocupados en el tiempo t , definido como

$$n(t) = \sum_{i=1}^N y_i(t), \quad (2.2)$$

y sea $P(n, t)$ la probabilidad de que en el instante t haya exactamente n sitios ocupados.

Para hallar la ecuación maestra que describe la evolución temporal de $P(n, t)$, se deben obtener las tasas de transición $T(n'|n)$ entre los estados del sistema, donde n' es el número de sitios ocupados en el tiempo $t + \delta t$, y n es el número de sitios ocupados en el tiempo t . Como en cada paso de tiempo δt el sistema puede aumentar o disminuir el número de sitios ocupados en una unidad, las únicas dos tasas de transición no nulas son:

$$T(n+1|n) = up_\alpha \frac{N-n}{N} + (1-u)p_\nu \frac{n}{N} \frac{N-n}{N-1}, \quad n < N \quad (2.3)$$

y

$$T(n-1|n) = up_\mu \frac{n}{N}, \quad n > 0, \quad (2.4)$$

donde:

- el primer término en $T(n+1|n)$ corresponde a la probabilidad de elegir un sitio vacío y ocuparlo (inmigración espontánea);
- el segundo término, a la probabilidad de elegir un sitio ocupado y luego uno vacío, y que ocurra un nacimiento;
- el término de $T(n-1|n)$ corresponde a la probabilidad de elegir un sitio ocupado y que ocurra una muerte.

De manera general, el cambio de la probabilidad $P(n, t)$ en el tiempo $t + \delta t$ se puede escribir como

$$P(n, t + \delta t) = P(n, t) + \sum_{n'=0}^N [T(n|n')P(n', t) - T(n'|n)P(n, t)], \quad (2.5)$$

que, para este caso específico, se reduce a

$$\begin{aligned} P(n, t + \delta t) - P(n, t) = & T(n|n-1)P(n-1, t) + T(n|n+1)P(n+1, t) \\ & - [T(n+1|n) + T(n-1|n)]P(n, t). \end{aligned} \quad (2.6)$$

Sustituyendo las tasas de transición de las Ecs. (2.3) y (2.4), se obtiene:

$$\begin{aligned} \partial_t P(n, t) \delta t = & \left[up_\alpha \frac{N - n + 1}{N} + (1 - u)p_\nu \frac{n - 1}{N} \frac{N - n + 1}{N - 1} \right] P(n - 1, t) + \\ & + up_\mu \frac{n + 1}{N} P(n + 1, t) - \left[up_\alpha \frac{N - n}{N} + (1 - u)p_\nu \frac{n}{N} \frac{N - n}{N - 1} + up_\mu \frac{n}{N} \right] P(n, t), \end{aligned} \quad (2.7)$$

para δt suficientemente pequeño.

Para que del lado derecho de la Ec. (2.7) no haya términos de orden δt , se toman las probabilidades p_X del mismo orden, es decir,

$$p_X = \Gamma_X \Delta t, \quad (2.8)$$

donde Γ_X es la tasa o frecuencia del proceso X y

$$\Delta t = N \delta t, \quad (2.9)$$

es la unidad de tiempo del sistema, proporcional al número de sitios N . Definiendo las frecuencias α, μ, ν para los eventos de inmigración, muerte y nacimiento, respectivamente, se obtiene:

$$\begin{aligned} up_\alpha &= \alpha \Delta t, \\ up_\mu &= \mu \Delta t, \\ (1 - u)p_\nu &= \nu \Delta t. \end{aligned} \quad (2.10)$$

En particular, μ^{-1} representa la vida media de un individuo.

Sustituyendo estas expresiones en la Ec. (2.7) y usando la definición de Δt de la Ec. (2.9), se obtiene la forma final de la ecuación maestra:

$$\begin{aligned} \partial_t P(n, t) = & \left[\alpha(N - n + 1) + \nu(n - 1) \frac{N - n + 1}{N - 1} \right] P(n - 1, t) + \\ & + \mu(n + 1) P(n + 1, t) - \left[\alpha(N - n) + \nu n \frac{N - n}{N - 1} + \mu n \right] P(n, t). \end{aligned} \quad (2.11)$$

Esta ecuación describe completamente la evolución estocástica del sistema para cualquier tamaño finito de N . Sin embargo, en el límite termodinámico $N \rightarrow \infty$, se puede derivar una ecuación efectiva para el valor medio $\langle n(t) \rangle$, despreciando correlaciones entre sitios. Este procedimiento, conocido como aproximación de **campo medio**, asume que las fluctuaciones alrededor del promedio son pequeñas y que las correlaciones pueden ser ignoradas. Como resultado, los términos no lineales en la ecuación maestra pueden ser reemplazados por productos de valores medios, lo cual permite

obtener una ecuación determinista para la fracción de sitios ocupados

2.2.1. Estado estacionario

En el estado estacionario del sistema, la probabilidad $P(n, t)$ no depende del tiempo, es decir, $\partial_t P(n, t) = 0$.

Sean $f_+(n)$ y $f_-(n)$ las tasas o frecuencias de transición hacia adelante y hacia atrás, respectivamente, definidas como

$$f_+(n) = \alpha(N - n) + \nu n \frac{N - n}{N - 1}, \quad f_-(n) = \mu n, \quad (2.12)$$

De este modo, la ecuación maestra dada en la Ec. (2.11) se puede escribir como

$$\partial_t P(n, t) = f_+(n-1)P(n-1, t) + f_-(n+1)P(n+1, t) - [f_+(n) + f_-(n)]P(n, t). \quad (2.13)$$

Sea $\mathbf{P}(t)$ el vector de probabilidades del sistema, es decir

$$\mathbf{P}(t) = \begin{pmatrix} P(0, t) \\ P(1, t) \\ \vdots \\ P(N, t) \end{pmatrix}, \quad (2.14)$$

y sea $\bar{\mathbf{f}}$ la matriz de frecuencias de transición del sistema de manera que el sistema de la Ec. (2.13) se puede escribir como

$$\partial_t \mathbf{P}(t) = \bar{\mathbf{f}} \cdot \mathbf{P}(t). \quad (2.15)$$

En particular, si \mathbf{P}_{est} es el vector de probabilidades en el estado estacionario, es decir, $\partial_t \mathbf{P}_{est}(t) = 0$, entonces de la Ec. (2.15) se desprende que:

$$\bar{\mathbf{f}} \cdot \mathbf{P}_{est} = \mathbf{0}. \quad (2.16)$$

Es decir, \mathbf{P}_{est} pertenece al núcleo de la matriz $\bar{\mathbf{f}}$.

Existencia del estado estacionario

Para que el estado estacionario exista, es necesario que la matriz de frecuencias de transición $\bar{\mathbf{f}}$ posea un núcleo no trivial. Dicha condición es equivalente a pedir que la matriz $\bar{\mathbf{f}}$ tenga determinante nulo.

Para ello, notar que como la probabilidad debe conservarse,

$$0 = \partial_t \left[\sum_n P(n, t) \right] = \sum_n [\partial_t P(n, t)] = \sum_n \sum_k \bar{\mathbf{f}}_{n,k} P(k, t). \quad (2.17)$$

Intercambiando las sumatorias,

$$0 = \sum_k \left[\sum_n \bar{\mathbf{f}}_{n,k} \right] P(k, t), \quad (2.18)$$

y como la igualdad se cumple para cualquier distribución de probabilidad $P(k, t)$, se tiene que

$$\sum_n \bar{\mathbf{f}}_{n,k} = 0. \quad (2.19)$$

Por lo tanto, cada una de las columnas de la matriz $\bar{\mathbf{f}}$ tienen suma 0, por lo que sus filas no son linealmente independientes y entonces

$$\det \bar{\mathbf{f}} = 0. \quad (2.20)$$

De esta manera, se demuestra que existe un vector no nulo \mathbf{P}_{est} que satisface la Ec. (2.15).

En la Fig. (2.2) se muestra el histograma de la cantidad de sitios ocupados n a lo largo del tiempo, para los tres valores de p_ν/p_μ mostrados en la Fig. (2.1). Además, se grafican los valores de $P_{est}(n)$ correspondientes, dados por el vector del núcleo de la matriz $\bar{\mathbf{f}}$. Es posible ver que el histograma se ajusta a la forma de $P_{est}(n)$, lo que indica que la ecuación maestra describe correctamente al estado estacionario del sistema.

2.2.2. Probabilidad de extinción

Dado que el estado estacionario de la dinámica del sistema se describe por la ecuación maestra dada en la Ec. (2.16), es posible calcular la probabilidad de extinción, que se denotará en lo que sigue como $P(0)$.

En la Fig. (2.3) se muestra el valor de $P(0)$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν , donde se fijó el parámetro $\mu = 1$ ¹. Se define $\nu_c(N)$ como el valor de ν para el cual $P(0) = 0,5$, para un cierto N . En el espacio de parámetros (ν, N) , se observan dos fases: una fase de *extinción*, donde $P(0) > 0,5$ (para $\nu < \nu_c(N)$), y por lo tanto es más probable que el sistema esté extinto a que al menos un individuo vivo, y una fase de *persistencia*, donde $P(0) < 0,5$ (para $\nu > \nu_c(N)$), es decir, es más

¹En todos los resultados que siguen a lo largo de la tesis, se fija $\mu = 1$

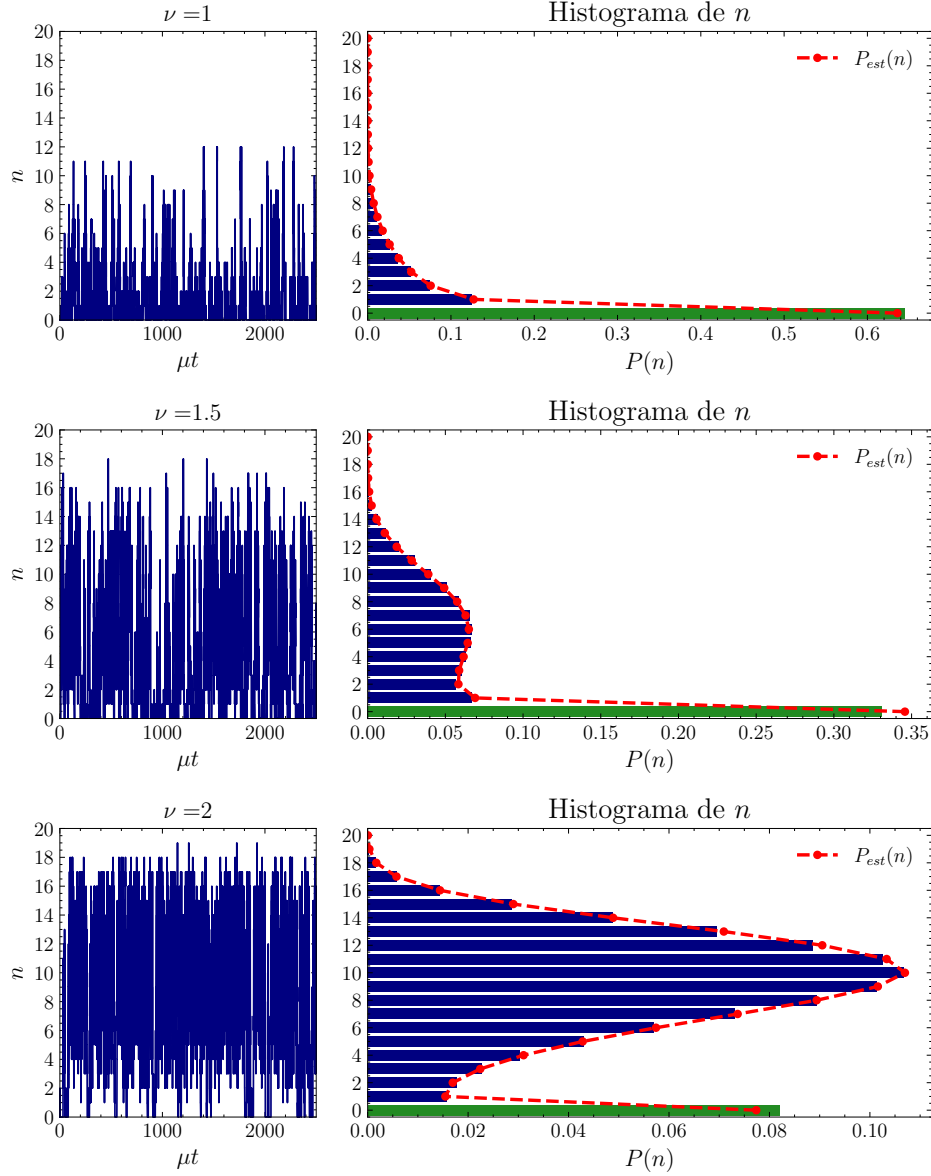


Figura 2.2: Histograma de n a lo largo del tiempo, para los tres valores de ν mostrados en la Fig. (2.1), junto con los valores de $P_{est}(n)$ correspondientes dados por el vector del núcleo de la matriz $\bar{\mathbf{f}}$. En los tres casos, el histograma se ajusta a la forma de $P_{est}(n)$, lo que indica que el estado estacionario está perfectamente descrito por la ecuación maestra.

probable que el sistema tenga individuos vivos a que se encuentre extinto. En posible ver que a partir de un cierto valor de N , $\nu_c(N)$ es muy cercano a 0.

A su vez, en la Fig. (2.3), se muestra el valor de $P(0)$ en función de ν para distintos valores de N . Se observa que a medida que N crece, la dependencia de $P(0)$ con ν se parece a una transición de fases de primer orden, que se da cuando $N \rightarrow \infty$, en un aproximación de campo medio. En tal límite, la transición de fases de $P(0) = 0$ a $P(0) > 0$ se da en un valor crítico $\nu_c^{CM}/\mu = 1$.

Por último, es importante resaltar que para un tamaño del sistema considerable-

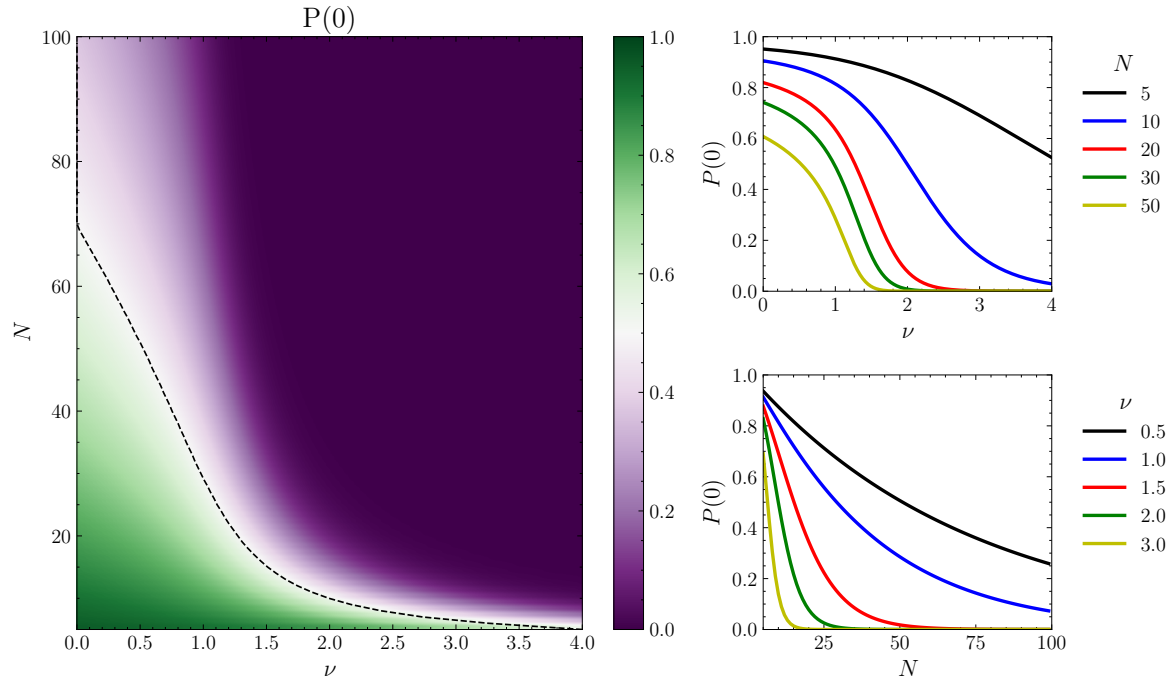


Figura 2.3: Valor de $P(0)$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Se fijó $\mu = 1$. Con línea punteada se muestra el valor de ν_c para el cual $P(0) = 0,5$, marcando dos regiones: para N y ν pequeños, $P(0)$ se vuelve grande, mientras que al aumentar N y ν , $P(0)$ se vuelve pequeño. Adicionalmente, se muestra los valores de $P(0)$ en función de ν (para N fijo) y de N (para ν fijo).

mente pequeño ($N = 5$ o $N = 10$), es posible ver que el valor de $P(0)$ es no nulo incluso para valores grandes de ν . Debido a la poca cantidad de sitios disponibles, las evoluciones caen rápidamente en el estado de extinción producto de las fluctuaciones estocásticas. Una vez que se alcanzan ese estadio, hay que esperar hasta que ocurra un proceso de inmigración espontánea, constituyendo un período de tiempo que aporta al valor de $P(0)$.

2.2.3. Valor medio estacionario

El valor medio $\langle n \rangle$ es el valor esperado de sitios ocupados n en el estado estacionario. Es significativo a la hora de caracterizar las dinámicas del sistema, pues es el valor alrededor del cual el sistema fluctúa. Se define como:

$$\langle n \rangle = \frac{1}{N} \sum_{k=0}^N k P_{est}(k), \quad (2.21)$$

de manera que $0 \leq \langle n \rangle \leq 1$, no depende el tamaño del sistema N .

En la Fig. (2.4) se muestra el valor medio $\langle n \rangle$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Para valores grandes de ν , el valor medio $\langle n \rangle$ se incrementa, como es esperado. Ese comportamiento se observa en la Fig. (2.4), donde se muestra el valor de $\langle n \rangle$ en función de ν para N fijo. Sin embargo, algo interesante

sucede al observar el valor medio $\langle n \rangle$ en función de N : es posible observar que cuando el tamaño del sistema se vuelve suficientemente pequeño, $\langle n \rangle$ se reduce condirebalemente, incluso para valores grandes de ν . Al igual que en la sección anterior, es posible atribuir esto a que las fluctuaciones estocásticas del sistema son lo suficientemente grandes como para que el sistema caiga en el estado de extinción, y haya que esperar a que ocurra una inmigración espontánea para que el sistema salda de tal estado. Para valores grandes de N , el valor medio $\langle n \rangle$ se vuelve independiente de N , es decir, el sistema se comporta como un sistema de campo medio.

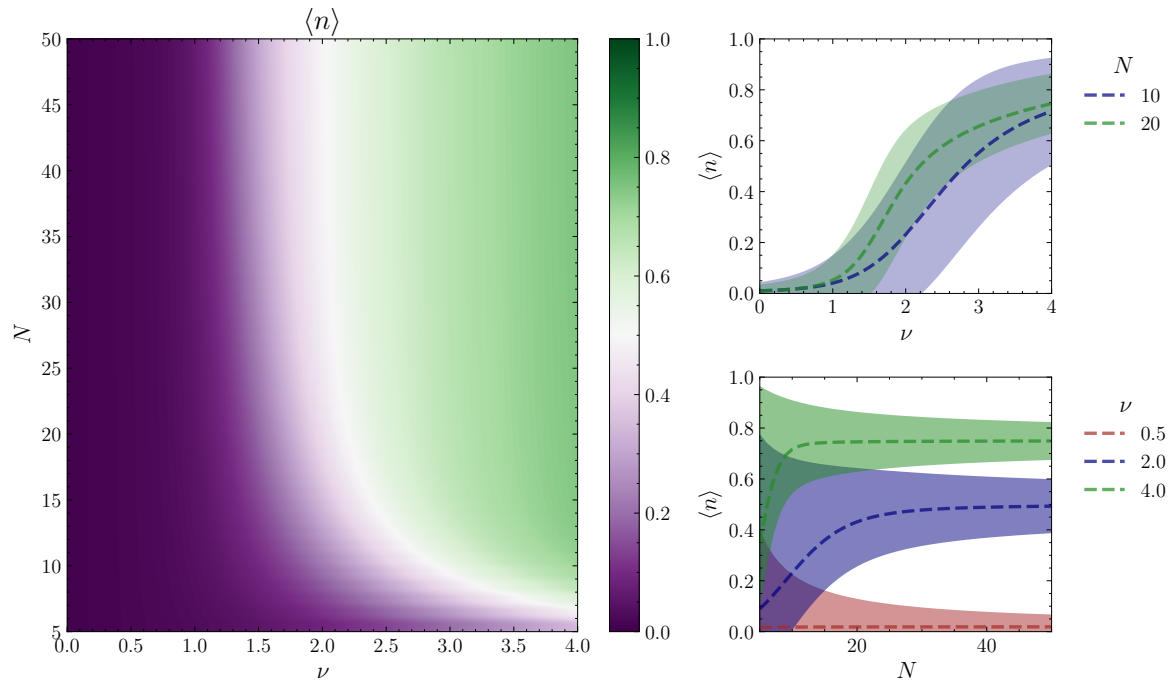


Figura 2.4: Valor medio estacionario $\langle n \rangle$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Se incluyen la dependencia de $\langle n \rangle$ en función de ν (para N fijo) y de N (para μ fijo), junto con sus desviaciones estándares.

En este punto es posible preguntarse qué es lo que sucede con el valor medio pero durante los períodos en el que el sistema no se encuentra extinto. Para ello se define el valor medio de las evoluciones como

$$\langle n \rangle_{evol} = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N k P_{evol}(k), \quad (2.22)$$

donde

$$P_{evol}(k) = \frac{P_{est}(k)}{1 - P_{est}(0)}, \quad (2.23)$$

de manera que $\sum_{k=1}^N P_{evol}(k) = 1$. Combinando las Ecs. (2.22) y (2.23), se puede escribir el tal valor medio como

$$\langle n \rangle_{evol} = \frac{\langle n \rangle}{1 - P(0)}. \quad (2.24)$$

En la Fig. (2.5) se muestra el valor medio $\langle n \rangle_{evol}$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Se observa que en las regiones donde $P(0) \approx 0$ (ver Fig. (2.3)), el valor medio $\langle n \rangle_{evol}$ es similar al valor medio $\langle n \rangle$, lo que se desprende automáticamente de la Ec. (2.24). Sin embargo, en la región donde $P(0) \approx 1$, es decir, donde el sistema se encuentra en la fase de extinción, el valor medio $\langle n \rangle_{evol}$ aumenta con respecto a $\langle n \rangle$. Esto es esperable, pues se está calculando el valor medio de evoluciones sólo sobre los períodos donde el sistema no se encuentra extinto.

En la Fig. (2.5) se muestra, además, $\langle n \rangle_{evol}$ en función de N para ν fijo, donde es posible observar que para ν pequeño, el valor medio $\langle n \rangle_{evol}$ aumenta en la región de N chico, a diferencia de lo que sucede con $\langle n \rangle$. Lo que está ocurriendo es que $\langle n \rangle_{evol} \gtrsim 1/N$, pues las evoluciones no extintas cuentan con al menos un sitio. Al disminuir el tamaño del sistema, la cota $1/N$ crece y se vuelve importante.

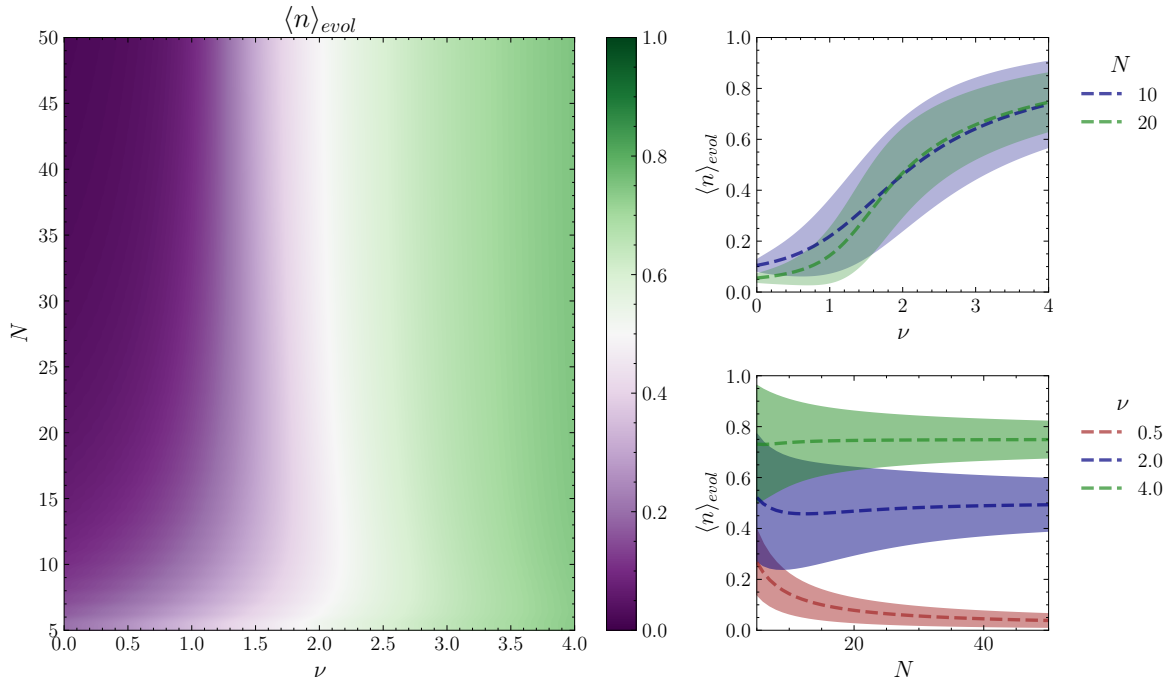


Figura 2.5: Valor medio estacionario de $\langle n \rangle_{evol}$ en función del tamaño del sistema N y de la frecuencia de nacimiento ν . Se incluye la dependencia de $\langle n \rangle_{evol}$ en función de ν (para N fijo) y de N (para μ fijo), junto con sus desviaciones estándares.

2.2.4. Coeficiente de variabilidad

Una forma de caracterizar las fluctuaciones de la población en el estado estacionario es utilizando el *coeficiente de variabilidad*, definido como el cociente entre la desviación

estándar y el valor medio de la población. Este coeficiente brinda una medida adimensional de la magnitud de las fluctuaciones relativas, permitiendo identificar y comparar distintos regímenes del modelo en diferentes configuraciones de parámetros.

Denotando como $\langle n \rangle$ el valor medio del número de sitios ocupados y como σ_n su desviación estándar, definida tal que

$$\sigma_n^2 = \langle n^2 \rangle - \langle n \rangle^2, \quad \langle n^2 \rangle = \sum_{n=0}^N n^2 P_{est}(n), \quad (2.25)$$

el coeficiente de variabilidad CV se define como:

$$CV = \frac{\sigma_n}{\langle n \rangle}. \quad (2.26)$$

A partir de su definición, el valor del coeficiente de variabilidad permite identificar la relación entre las fluctuaciones y el tamaño medio de la población: un CV grande indica que las fluctuaciones son comparables o mayores que el valor medio, mientras que un CV pequeño sugiere un comportamiento más estable alrededor del dicho valor.

Así como se definió el valor medio de las evoluciones $\langle n \rangle_{evol}$ en la Ec (2.22), es posible definir el coeficiente de variabilidad de las evoluciones CV_{evol} de manera análoga:

$$CV_{evol} = \frac{\sigma_{n_{evol}}}{\langle n \rangle_{evol}}, \quad (2.27)$$

donde $\sigma_{n_{evol}}$ es la desviación estándar de las evoluciones, definida como

$$\sigma_{n_{evol}}^2 = \langle n_{evol}^2 \rangle - \langle n_{evol} \rangle^2, \quad \langle n_{evol}^2 \rangle = \sum_{n=1}^N n^2 P_{evol}(n). \quad (2.28)$$

En la Fig. (2.6) se muestran los valores de CV (panel superior) y CV_{evol} (panel inferior) en función del tamaño del sistema N y de la frecuencia de nacimiento ν .

Por un lado, se observa que el coeficiente de variabilidad CV aumenta para valores pequeños de N y ν . Se muestra con líneas punteadas el límite de la región donde $CV > 1$, que divide al espacio de parámetros en dos regiones: una donde las fluctuaciones son del orden del valor medio y otra donde son pequeñas en comparación con el valor medio. Se muestra, además, la dependencia de CV en función de ν para distintos valores de N , donde se observa cómo el CV aumenta al disminuir el valor de N . Esto indica que las fluctuaciones se vuelven más importantes a medida que el tamaño del sistema decrece, mismo comportamiento observado en la Sec. (2.2.2) al analizar la dependencia de $P(0)$ con N .

Por otra parte, el coeficiente de variabilidad de las evoluciones CV_{evol} , en lugar de ser monótono decreciente en la dependencia con ν para N fijo como CV , presenta un

máximo, que ocurre en las cercanías de $\nu = 1$. Un máximo en el coeficiente de variabilidad puede estar relacionado con una transición entre diferentes fases del sistema. En las regiones de bajo CV_{evol} la dinámica es más predecible (fluctuaciones pequeñas comparadas con el valor medio), mientras que en la región de alto CV_{evol} , el comportamiento es más caótico (grandes fluctuaciones respecto a su valor medio).

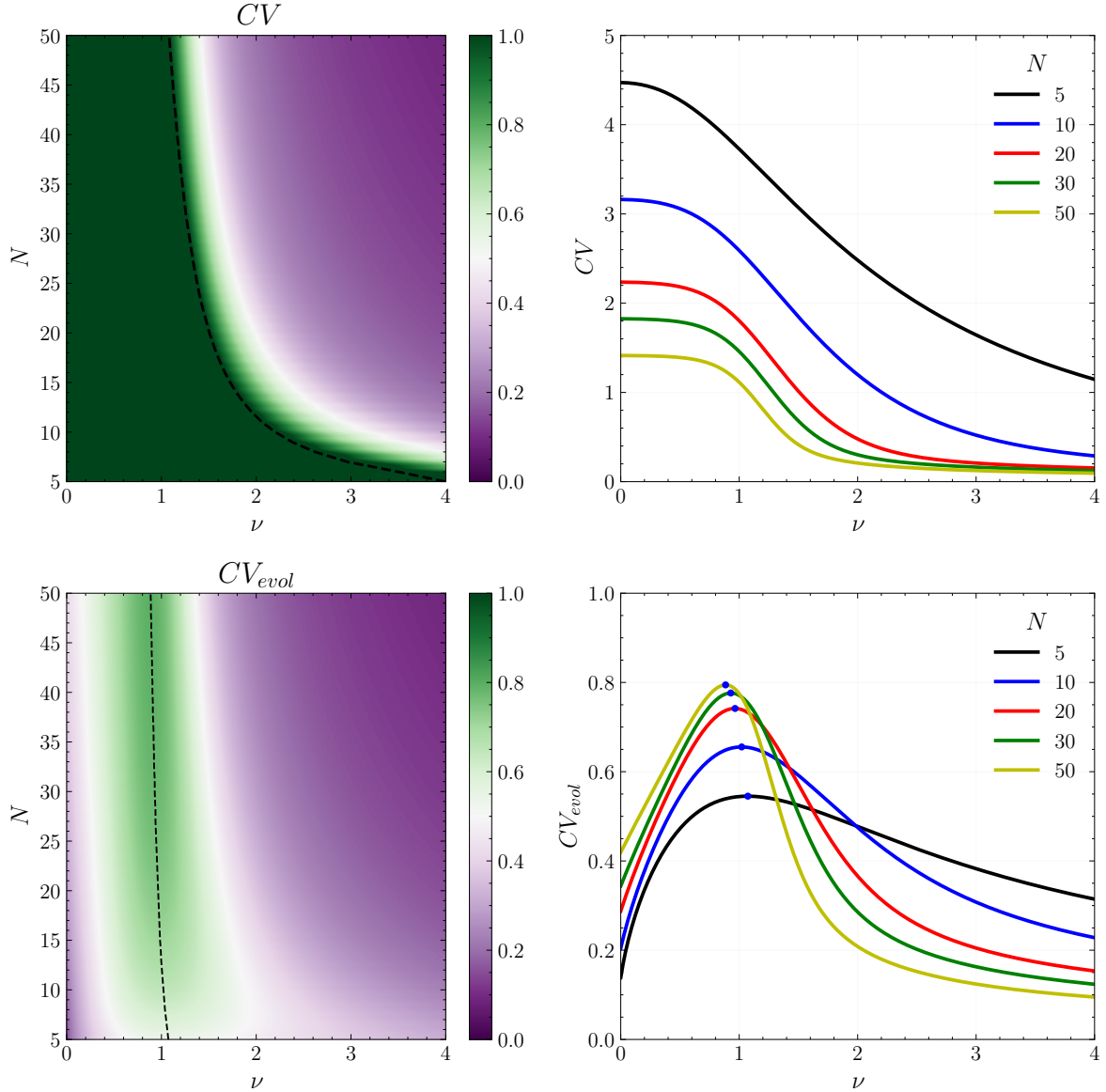


Figura 2.6: Coeficientes de variabilidad CV (panel superior) y CV_{evol} (panel inferior) en función del tamaño del sistema N y de la frecuencia de nacimiento ν . El CV es monótono decreciente con ν , mientras que el CV_{evol} presenta un máximo en las cercanías de $\nu = 1$, indicando una transición entre diferentes fases del sistema.

2.3. Estadística de las dinámicas

Ya se ha caracterizado el estado estacionario del sistema, calculado la probabilidad de extinción $P(0)$, el valor medio $\langle n \rangle$ y el coeficiente de variabilidad CV . En esta

sección se propone estudiar la estadística de las dinámicas individuales del sistema. En particular, analizaremos los períodos de tiempo donde el sistema se mantiene en el estado extinto y los períodos de tiempo donde el sistema se mantiene con individuos vivos.

2.3.1. Duración de períodos extintos

Es de interés estudiar la duración de los períodos de tiempo donde el sistema se encuentra en el estado de extinción. Es decir, a partir del instante en donde el sistema cae en esta condición, cuánto se debe esperar para que el sistema vuelva a tener individuos vivos.

Sea T_{ext} la duración de un período de extinción. Supongamos que a tiempo t , se tiene que $n(t) = 0$, y $n(t - \delta t) = 1$. La inmigración espontánea es el único proceso que puede ocurrir en tal estado, y que es, de hecho, el que finaliza el período de extinción. En cada paso de tiempo δt , la probabilidad de que el sistema permanezca en el estado de extinción es $1 - up_\alpha$, pues up_α es la probabilidad de que el sistema pase del estado de extinción al estado con un sitio ocupado. De esta manera, la probabilidad de que el sistema permanezca exactamente un tiempo T_{ext} corresponde a $T_{ext}/\delta t - 1$ procesos sucesivos donde el sistema permanece en el estado de extinción, y 1 proceso donde el sistema pasa al estado con un sitio ocupado. Por ser todos estos procesos independientes, la probabilidad p_{ext} de que el sistema permanezca en el estado de extinción durante un tiempo T_{ext} es

$$p_{ext}(T_{ext}) = C up_\alpha (1 - up_\alpha)^{\frac{\alpha N}{up_\alpha} T_{ext} - 1}, \quad (2.29)$$

donde se usó la definición de δt de las Ecs. (2.10) y (2.9) y C es una constante de normalización, que puede ser calculada a partir de la siguiente expresión:

$$1 = \int_0^\infty p_{ext}(t) dt. \quad (2.30)$$

De esta manera, se desprende que $C = \ln[1/(1 - up_\alpha)]/(up_\alpha \delta t)$, y por lo tanto

$$p_{ext}(T_{ext}) = \frac{\ln[1/(1 - up_\alpha)]}{\delta t} (1 - up_\alpha)^{T_{ext}/\delta t}. \quad (2.31)$$

En la Fig. (2.7) se muestra un histograma de la duración de los períodos de extinción en función de la duración T_{ext} . Además se muestra que la distribución de probabilidad de la Ec. (2.31) se ajusta al histograma.

El valor medio de T_{ext} , $\langle T \rangle$ se puede calcular a partir de la distribución de proba-

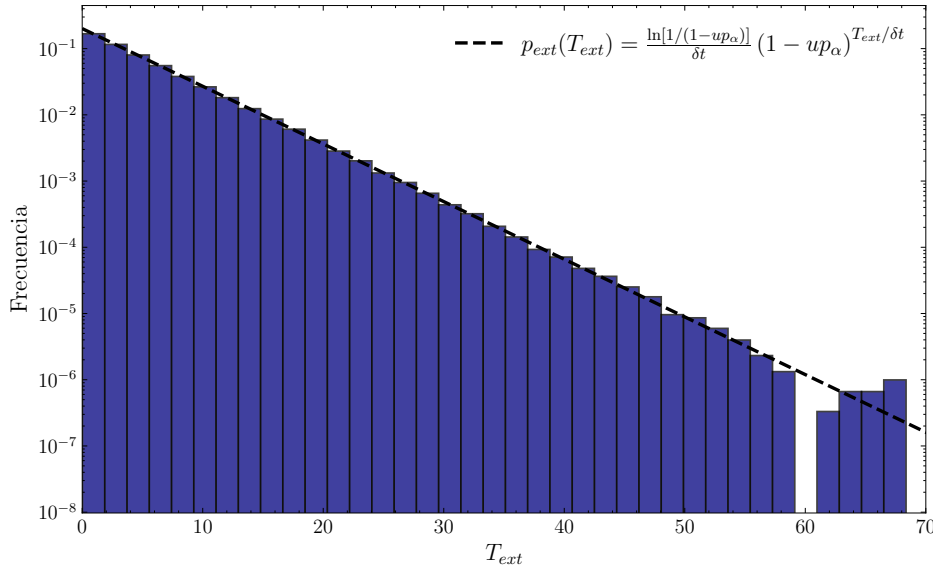


Figura 2.7: Histograma de la duración de los períodos de extinción T_{ext} . En línea punteada se muestra la distribución de probabilidad de la Ec. (2.29) El histograma se ajusta a la distribución de probabilidad p_{ext} .

bilidad $p_{ext}(T_{ext})$, resultando

$$\langle T_{ext} \rangle = \delta t \frac{1 - up_\alpha}{\ln \left[\frac{1}{1 - up_\alpha} \right]} \approx \frac{1}{\alpha N} - \frac{3}{2} \delta t, \quad (2.32)$$

para $up_\alpha \ll 1$.

2.3.2. Duración de períodos persistentes

Así como se estudió la duración de los períodos de extinción, es posible analizar la distribuciones de tiempos de los períodos donde el sistema se encuentra con individuos vivos. Es decir la estadística de los períodos $\mathcal{T} = \{T_1, T_1 + \delta t, \dots, T_2\}$, tal que $n(t) > 0$ para $t \in \mathcal{T}$ y $n(T_1 - \delta t) = n(T_2 + \delta t) = 0$. Los parámetros estadísticos que se analizarán son:

- La duración de los períodos, $T_{evol} = T_2 - T_1$.
- El valor medio de cantidad de sitios ocupados en el sistema,

$$\bar{n}_{evol} = \frac{1}{N \# \mathcal{T}} \sum_{t \in \mathcal{T}} n(t). \quad (2.33)$$

- El máximo número de individuos alcanzado durante el período,

$$n_{max} = \max_{t \in \mathcal{T}} \{n(t)\}. \quad (2.34)$$

En la Fig. (2.8) se muestran los gráficos de dispersión obtenidos para 10000 evoluciones independientes del sistema, donde se muestra el tiempo T_{evol} de tales evoluciones y el número medio de sitios ocupados \bar{n}_{evol} , para diferentes valores de N y ν . Además, en colores se indica el número máximo de individuos de la evolución n_{max} . Se observa que, en lugar de presentar una dispersión uniforme en \bar{n}_{evol} , las evoluciones se dividen en, por un lado, evoluciones cortas, con un número medio de individuos pequeño, y por otro lado, evoluciones largas, con un número medio de individuos mayor. Estos dos tipos de evoluciones están separados por una región de \bar{n}_{evol} , donde se observa muy poca cantidad (o nula) de evoluciones. Este efecto se acentúa al aumenta el tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Al mismo tiempo, se observa una correlación entre el número máximo de individuos n_{max} y el número medio \bar{n}_{evol} .

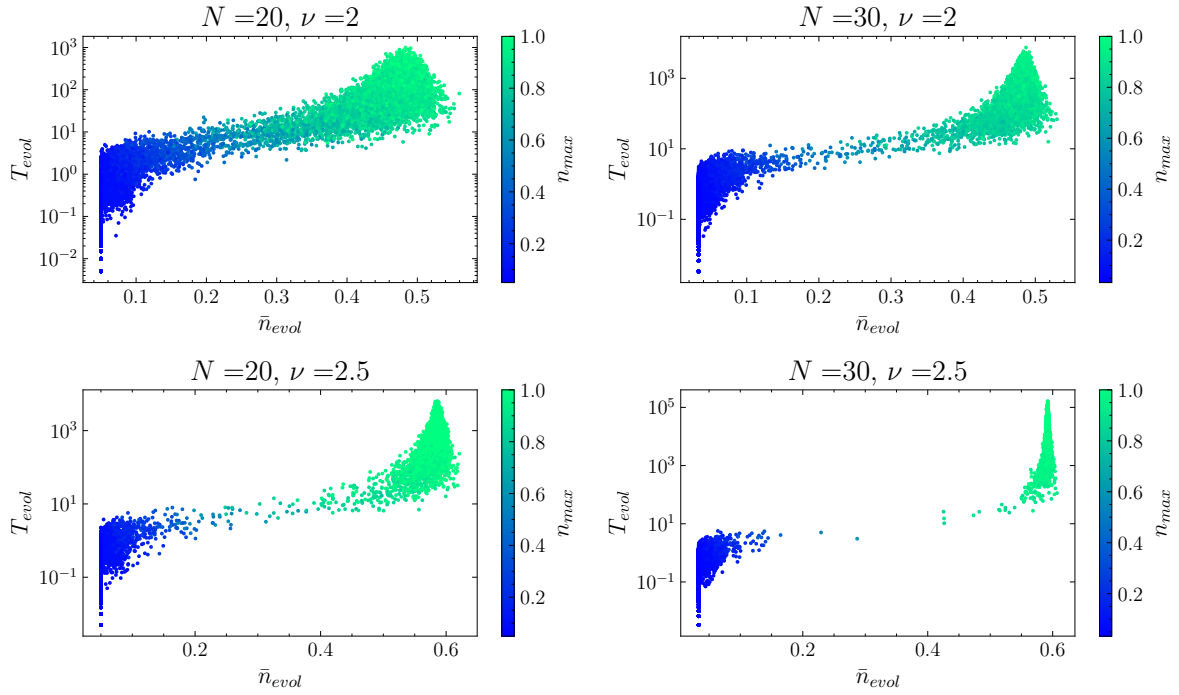


Figura 2.8: Dispersión de 10000 evoluciones persistentes del sistema, donde se muestra el tiempo T_{evol} de tales evoluciones y el número medio de sitios ocupados \bar{n}_{evol} , para distintos valores de N y ν . Además en colores se indica el número máximo de individuos que alcanza la evolución n_{max} . En lugar de observar una dispersión uniforme, las evoluciones se dividen en dos grupos bien definidos: uno donde el tiempo de evolución y el número de individuos son pequeños, y otro donde ambos son grandes, separados por una región donde no se registran evoluciones.

2.4. Formalismo de Focker-Plank

En la sección anterior se observó que las evoluciones del sistema exhiben una región de valores medios de población donde las evoluciones no se registran. Para intentar entender este fenómeno, proponemos realizar un análisis basado en una analogía mecánica: consideraremos al número de individuos n como una variable de "posición" del

sistema. Siguiendo esta idea, nos preguntamos si es posible definir una fuerza efectiva $F(n)$ que actúe sobre el sistema, y que explique por qué ciertos valores de \bar{n}_{evol} son poco probables, tal como se observó en la Sec. (2.3.2).

Para llevar adelante esta analogía, utilizaremos el formalismo de Fokker-Planck. Denotando como $n(t)$ al número de individuos en el tiempo t , su evolución puede considerarse un proceso estocástico markoviano: el siguiente estado depende únicamente del estado actual, y no del historial previo. Bajo esta hipótesis, la dinámica de $n(t)$ puede aproximarse (a pesar de ser discreta) mediante una ecuación de Langevin:

$$\dot{n} = F(n) + \eta(n, t), \quad (2.35)$$

donde $F(n)$ representa una fuerza determinista y $\eta(n, t)$ es una fuerza estocástica (ruido blanco) que satisface:

- $\langle \eta(n, t) \rangle = 0$,
- $\langle \eta(n, t) \eta(n, t') \rangle = 2D(n) \delta(t - t')$,

con $D(n) \geq 0$ una función no negativa de n y δ la delta de Dirac.

En una dimensión, toda fuerza $F(n)$ puede derivarse de un potencial $U(n)$ como:

$$F(n) = -\partial_n U(n). \quad (2.36)$$

El objetivo es determinar tal potencial, y se hará a través de la Ec. Maestra (2.16).

2.4.1. De la Ecuación Maestra a la Ecuación de Focker-Plank

Ecuación de continuidad

La ecuación de Langevin implica que la distribución de probabilidad $P(n, t)$ satisface una ecuación de conservación de la probabilidad:

$$\partial_t P(n, t) + \partial_n J(n, t) = 0, \quad (2.37)$$

donde $J(n, t)$ es la corriente de probabilidad, dada por:

$$J(n, t) = F(n)P(n, t) - D(n)\partial_n P(n, t). \quad (2.38)$$

Esta ecuación representa el cambio temporal de la probabilidad en función del flujo neto que entra o sale de un valor de n .

La corriente $J(n, t)$ tiene dos contribuciones:

- Un término *determinista*, $F(n)P(n, t)$, asociado al flujo de probabilidad debido a la fuerza $F(n)$.
- Un término *estocástico*, $-D(n)\partial_n P(n, t)$, que describe el efecto de la difusión (dispersión de probabilidades).

Así, en el formalismo de Fokker-Planck, el ruido se traduce en un término difusivo que ensancha la distribución de n .

Partiendo de la Ecuación Maestra

La ecuación maestra que gobierna la evolución temporal de $P(n, t)$ tiene la forma:

$$\partial_t P(n, t) = f_1(n-1, t) + f_2(n+1, t) - f_3(n, t) \quad (2.39)$$

donde

- $f_1(n-1, t) = f_+(n-1)P(n-1, t)$ representa las transiciones $n-1 \rightarrow n$ (eventos de ganancia),
- $f_2(n+1, t) = f_-(n+1)P(n+1, t)$ representa las transiciones $n+1 \rightarrow n$ (eventos de pérdida),
- $f_3(n, t) = [f_+(n) + f_-(n)]P(n, t)$ representa el escape de probabilidad desde el estado n , por eventos de ganancia o pérdida.

Para pasar a la descripción continua, expandimos f_1 y f_2 en serie de Taylor alrededor de n :

$$\begin{aligned} f_1(n-1, t) &= f_1(n, t) - \partial_n f_1(n, t) + \frac{1}{2} \partial_n^2 f_1(n, t) + O(\delta n^3), \\ f_2(n+1, t) &= f_2(n, t) + \partial_n f_2(n, t) + \frac{1}{2} \partial_n^2 f_2(n, t) + O(\delta n^3). \end{aligned} \quad (2.40)$$

Sustituyendo estas expansiones en la Ec. Maestra (2.39) y agrupando términos, resulta:

$$\partial_t P(n, t) + \partial_n [f_1(n, t) - f_2(n, t)] - \frac{1}{2} \partial_n^2 [f_1(n, t) + f_2(n, t)] = 0. \quad (2.41)$$

Luego, derivando el último término explícitamente, se obtiene:

$$\begin{aligned} \partial_t P(n, t) + \partial_n \left\{ \left[f_+(n) - f_-(n) - \frac{1}{2} [\partial_n f_+(n) + \partial_n f_-(n)] \right] P(n, t) \right. \\ \left. - \frac{1}{2} [f_+(n) + f_-(n)] \partial_n P(n, t) \right\} = 0, \end{aligned} \quad (2.42)$$

lo cual permite identificar, a partir de la expresión de la Ec. (2.37), la corriente de probabilidad como:

$$J(n, t) = \left[f_+(n) - f_-(n) - \frac{1}{2} [\partial_n f_+(n) + \partial_n f_-(n)] \right] P(n, t) - \frac{1}{2} [f_+(n) + f_-(n)] \partial_n P(n, t). \quad (2.43)$$

Comparando con la forma general de $J(n, t)$ de la Ec. (2.38), se identifican:

- La fuerza efectiva:

$$F(n) = f_+(n) - f_-(n) - \frac{1}{2} (\partial_n f_+(n) + \partial_n f_-(n)), \quad (2.44)$$

- El coeficiente de difusión:

$$D(n) = \frac{1}{2} [f_+(n) + f_-(n)]. \quad (2.45)$$

Expresiones explícitas para el modelo

En el caso del modelo presentado en esta sección, las tasas de transición son

$$f_+(n) = \nu n \frac{N-n}{N-1}, \quad f_-(n) = \mu n, \quad (2.46)$$

por lo que, al sustituir, se obtiene:

$$\begin{aligned} F(n) &= \nu n \frac{N-n}{N-1} - \mu n + \frac{\nu}{2(N-1)} (N-2n) - \frac{\mu}{2} \\ &= -\frac{\nu}{N-1} n^2 + \left(\nu \frac{N+1}{N-1} - \mu \right) n - \frac{1}{2} \left(\nu \frac{N}{N-1} + \mu \right). \end{aligned} \quad (2.47)$$

El potencial asociado $U(n)$, de acuerdo con $F(n) = -\partial_n U(n)$, resulta:

$$U(n) = \frac{\nu}{3(N-1)} n^3 - \frac{1}{2} \left(\nu \frac{N+1}{N-1} - \mu \right) n^2 + \frac{1}{2} \left(\nu \frac{N}{N-1} + \mu \right) n, \quad (2.48)$$

donde se ha fijado la condición $U(0) = 0$.

En la Fig. (2.9) se muestra el potencial $U(n)$ en función de n/N los valores de N y ν mostrados en las dispersiones de la Fig. (2.8). Se observa que el potencial posee un máximo local para n/N pequeño, y presenta un mínimo en valores para n/N ligeramente mayores a los de \bar{n}_{evol} donde las evoluciones se acumulan (ver Fig. (2.8)). Esto sugiere, desde un punto de vista mecánico-estadístico, que el sistema puede pensarse

como una partícula que se mueve bajo la acción de un potencial. Como las evoluciones comienzan con $n(0) = 1$, hay un conjunto de ellas que son cortas y que no superan el umbral. La fuerza $F(n)$ negativa, tiende a hacer que el se extingan rápidamente. En cambio, hay otro conjunto de evoluciones que logran pasar el umbral del potencial debido a fluctuaciones estocásticas. Luego de un tiempo suficientemente largo como para que el umbral pueda ser superado nuevamente, el sistema se extingue. Estas evoluciones poseen un valor de \bar{n}_{evol} ligeramente menor al mínimo del potencial, porque en el cálculo de \bar{n}_{evol} están involucrados los períodos de tiempo donde n se encuentra en regiones por debajo del umbral del potencial.

Es posible observar que el valor del mínimo del potencial aumenta con el tamaño del sistema N y el valor de ν , lo que se corresponde con lo observado en la Fig. (2.8), pues las evoluciones se vuelven considerablemente más largas, pues la brecha entre el mínimo del potencial y el umbral se vuelve más grande, lo que hace que el mismo sea menos probable ser superado.

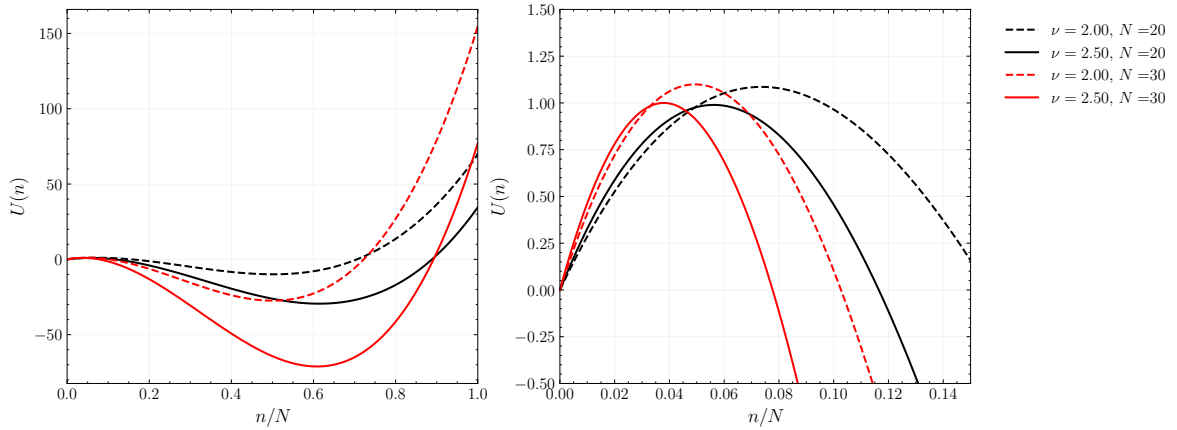


Figura 2.9: Potencial $U(n)$ en función de n/N para los valores de N y ν mostrados en la Fig. (2.8). Se observa que el potencial posee un máximo local para n/N pequeño, y luego un mínimo local para n/N mayor. El sistema comienza en $n(0) = 1$, y hay dos tipos de evoluciones: las que no logran superar el umbral del potencial y se extinguen rápidamente, y las que, en cambio, logran pasar el umbral debido a las fluctuaciones del sistema y se mantienen por un tiempo largo en la región del mínimo del potencial.

A partir de la Ec. (2.47) los extremos del potencial $U(n)$ son

$$n_{\pm} = \frac{1}{2} \left[-b \pm \sqrt{(b-1)^2 - (4N+3)} \right], \quad (2.49)$$

donde se definió $b = \frac{\mu}{\nu}(N-1) - (N+1)$. Para que los extremos n_{\pm} existan, es necesario que el discriminante de la Ec. (2.49) sea no negativo, por lo que se debe cumplir la condición

$$1 - \sqrt{4N+3} \geq (\mu/\nu)(N-1) - (N+1) \geq 1 + \sqrt{4N+3}, \quad (2.50)$$

de donde se desprende que el valor crítico, $(\nu/\mu)_c$, para el cual el potencial posee un máximo y un mínimo local es

$$\left(\frac{\nu}{\mu}\right)_c = \frac{N-1}{N+2-\sqrt{4N+3}}. \quad (2.51)$$

A partir de esta expresión, se puede, por ejemplo, calcular el valor crítico para $N = 20$: $(\nu/\mu)_c^{N=20} \approx 1,474$. A partir de este valor, para el sistema con 20 individuos, comienzan a aparecer los extremos del potencial y el sistema comienza a tener evoluciones que *caen* en tal mínimo y persisten en el tiempo.

Por último, en la Fig. (2.10) se muestran los valores de los extremos del potencial n_{\pm}/N en función de ν/μ , para diferentes valores de N . Además se muestra el valor de n_+/N para $N \rightarrow \infty$. Se observa que al aumentar N , el valor de $(\nu/\mu)_c$ disminuye, hasta que se vuelve igual a 1 en el límite de campo medio. Por su parte, para el mismo valor de N , el valor de n_+/N (mínimos del potencial) es creciente con ν/μ . Esto indica que las evoluciones largas fluctúan alrededor de un valor más grande cuando se aumenta la tasa de nacimiento con respecto a la de muerte.

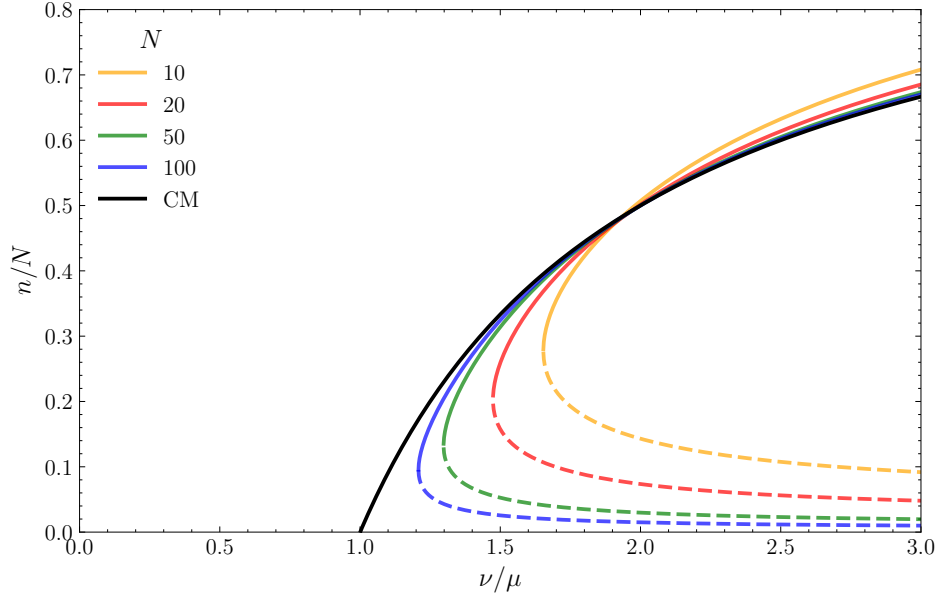


Figura 2.10: Valores de los extremos del potencial $U(n)$ en función de ν/μ , para diferentes valores de N : n_+/N (línea continua) y n_-/N (línea a trozos). Además se muestra el valor de n_+/N para $N \rightarrow \infty$ (línea negra). Se observa que el valor crítico de $(\nu/\mu)_c$ para el cual el potencial presenta extremos locales disminuye al aumentar N . Por su parte, para un mismo N , al aumentar ν/μ , el valor de n_+/N (mínimo del potencial) se vuelve mayor, lo que indica que las evoluciones largas fluctúan alrededor de un valor de n más grande.

Capítulo 3

Dinámica en redes complejas

3.1. Descripción de redes complejas

Las redes complejas son un objeto de estudio distintos ámbitos científicos que ha tomado relevancia en las últimas décadas debido a su capacidad para modelar sistemas reales de manera precisa. La ecología utiliza redes complejas, por ejemplo, para modelar redes alimentarias que muestran las relaciones de alimentación entre los organismos de un ecosistema [24, 25]. En el campo de la biología, es posible utilizar redes para modelar ciclos celulares y metabólicos [26–28]. La ingeniería utiliza redes complejas para modelar sistemas de comunicación, transporte, energía, entre otros [29–31]. Las ciencias sociales, por su parte, utilizan redes complejas para modelar redes de colaboración, redes de cooperación, redes sociales, entre otros [32–34]. La economía también utiliza redes complejas para modelar redes de intercambio, redes de inversión, entre otros [35, 36]. Los ejemplos son variados y la lista de aplicaciones de las redes complejas es extensa.

Debido a que las redes poseen una determinada estructura, es posible que la dinámica de los sistemas que se modelan sobre ellas reflejen un comportamiento complejo que no se puede predecir de otra manera. En este sentido, en este capítulo se estudiará la dinámica de un modelo de una especie inmerso en distintas redes complejas. En particular, se determinarán las diferencias y similitudes en la dinámica de la población debido a la presencia de una red compleja, y la influencia de la estructura de la red para la formación de aglomeraciones de individuos.

3.1.1. Definiciones generales

De manera formal, una red compleja está representada por un grafo $\mathcal{G} = (\mathcal{V}, \mathcal{E})$ que se encuentra definido por un conjunto de nodos o vértices \mathcal{V} y otro conjunto de aristas o enlaces $\mathcal{E} \subset \mathcal{V} \times \mathcal{V}$. En los casos de *grafos dirigidos*, los enlaces corresponden a pares

ordenados de nodos (i, j) , mientras que en los *grafos no dirigidos* los enlaces son pares no ordenados $\{i, j\}$. En el caso de esta tesis, se consideran únicamente redes complejas correspondiente a grafos no dirigidos, y donde los auto enlaces no están permitidos, es decir, no existen enlaces de la forma (i, i) .

Dado un grafo \mathcal{G} , se definen los siguientes conceptos asociados que serán de utilidad en el desarrollo de esta tesis.

- El tamaño del grafo es el número de nodos $N = |\mathcal{V}|$ y el número de enlaces $M = |\mathcal{E}| \leq N(N-1)/2$.
- El *vecindario* de un nodo i , $\mathcal{N}_i \subset \mathcal{V}$, es el subconjunto de nodos j tales que $(i, j) \in \mathcal{E}$.
- El *grado* de un nodo i , $0 \leq k_i \leq N$, es el número de enlaces que inciden sobre él, es decir $k_i = |\mathcal{N}_i|$. Se cumple la relación

$$M = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^N k_i, \quad (3.1)$$

pues al realizar la suma sobre todos los enlaces de todos los nodos, se cuenta cada enlace dos veces.

- La *distribución de grado* $P(k)$, es la probabilidad de que un nodo escogido al azar tenga grado k .
- La *matriz de adyacencia* \mathbf{A} , de tamaño $N \times N$, está dada por

$$A_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } (i, j) \in \mathcal{E}, \\ 0 & \text{en otro caso.} \end{cases} \quad (3.2)$$

En particular, vale la relación

$$k_i = \sum_{j=1}^N A_{ij}. \quad (3.3)$$

Además, en el caso de grafos no dirigidos, la matriz de adyacencia es simétrica, es decir $A_{ij} = A_{ji}$.

- Un grafo es *completamente conexo* si para todo par de nodos i y j , existe un conjunto de enlaces que los conecta. En este trabajo se considerarán únicamente redes complejas conexas.

Existe una gran variedad de redes complejas de acuerdo a características específicas de su estructura. A continuación se describen brevemente los conceptos más relevantes de tres tipos de redes utilizadas para estudiar la dinámica de poblaciones.

3.1.2. Redes aleatorias

Dentro de la teoría de grafos, las redes aleatorias son un modelo de red, estudiado en profundidad por los matemáticos húngaros Paul Erdős y Alfréd Rényi en la década de 1960 [37]. Esta arquitectura ha sido utilizada en sistemas dinámicos de redes genéticas, dinámica de infecciones y la proliferación de virus computacionales [38–40]. Existen dos variantes a la hora de la construcción de la red:

- En el modelo $G(N, M)$, se fija el número de nodos N y el número de enlaces M . Se escogen M enlaces al azar entre los $N(N - 1)/2$ posibles. De esta manera, el valor medio del grado es

$$\langle k \rangle = \frac{2M}{N}. \quad (3.4)$$

- En el modelo $G(N, p)$, se fija el número de nodos N y la probabilidad $0 \leq p \leq 1$ de que exista un enlace que conecte un par de nodos. De esta manera, la probabilidad de que un nodo tenga grado k resulta ser

$$P(k) = \binom{N-1}{k} p^k (1-p)^{N-1-k}, \quad (3.5)$$

que corresponde a una distribución de Poisson para $N \rightarrow \infty$. Por lo tanto el valor medio del grado resulta

$$\langle k \rangle = \sum_{k'=0}^{N-1} k' P(k') = (N-1)p. \quad (3.6)$$

Comparando las Ecs. (3.4) y (3.6), es posible arribar a la relación

$$\langle M \rangle = \frac{(N-1)N}{2} p = \binom{N}{2} p, \quad (3.7)$$

lo cual es razonable pues cada uno de los $\binom{N}{2}$ enlaces existe con una probabilidad p .

En la figura 3.1 se muestran dos ejemplos de redes aleatorias, una construida con el modelo $G(N, M)$ y otra con el modelo $G(N, p)$. En este trabajo se utilizarán redes aleatorias $G(N, M)$ debido a que esto fija la cantidad de enlaces de la red. Se ha notado que al construir redes completamente conexas del tipo $G(N, p)$ con p pequeño

no obedecen la relación de la Ec. (3.7). En lugar de ello, el número de enlaces se incrementa para cumplir que la red sea conexa.

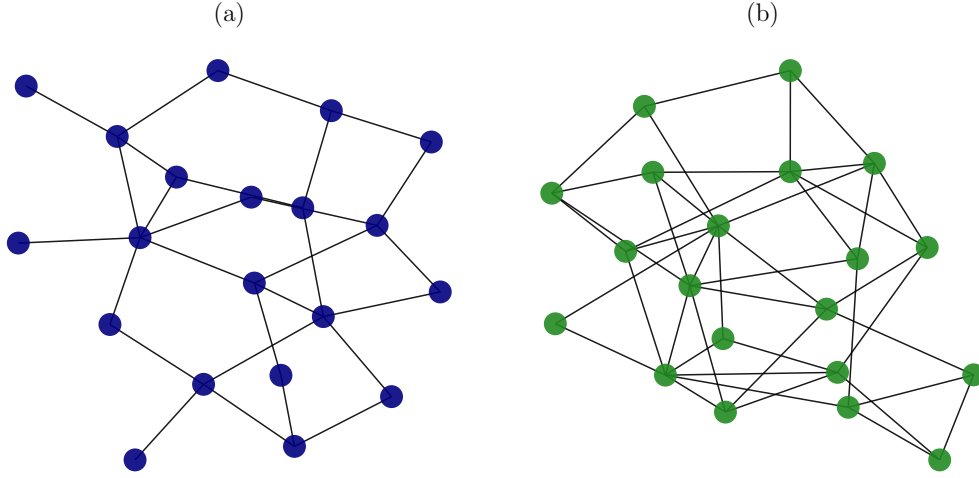


Figura 3.1: Ejemplos de redes aleatorias. (a) Red aleatoria $G(N, M)$ con $N = 20$, $M = 28$. (b) Red aleatoria $G(N, p)$ con $N = 20$, $p = 0.3$.

3.1.3. Redes regulares

Las redes regulares son un tipo de red en la que todos los nodos tienen el mismo número de enlaces [41]. Es decir, se trata de un grafo $G(N, k)$ con N nodos y grado k ,

$$k_i = k \quad \forall i \in \mathcal{V}. \quad (3.8)$$

La elección de los vecinos es al azar, pero se impone la restricción de que no se permiten nodos conectados consigo mismos. En este caso, a partir de la Ec. (3.1), se obtiene la relación

$$2M = kN. \quad (3.9)$$

A partir de la Ec. (3.9), el producto kN debe ser par, es decir que no existen redes regulares con un número impar de nodos y grado impar.

En la Fig. (3.2.a) se muestran ejemplos de redes regulares con $N = 20$ nodos y $k = 3$ vecinos, mientras que en la Fig. (3.2.b) se muestra un ejemplo con $k = 5$.

3.1.4. Redes geográficas aleatorias

Las redes geográficas aleatorias (RGG por sus siglas en inglés) son un tipo de red introducida por Gilbert, E. N. (1961) [42] y estudiada en profundidad a comienzos de siglo por Dall, J y Christensen, M, y Penrose, M [43, 44]. Estas redes son un modelo en

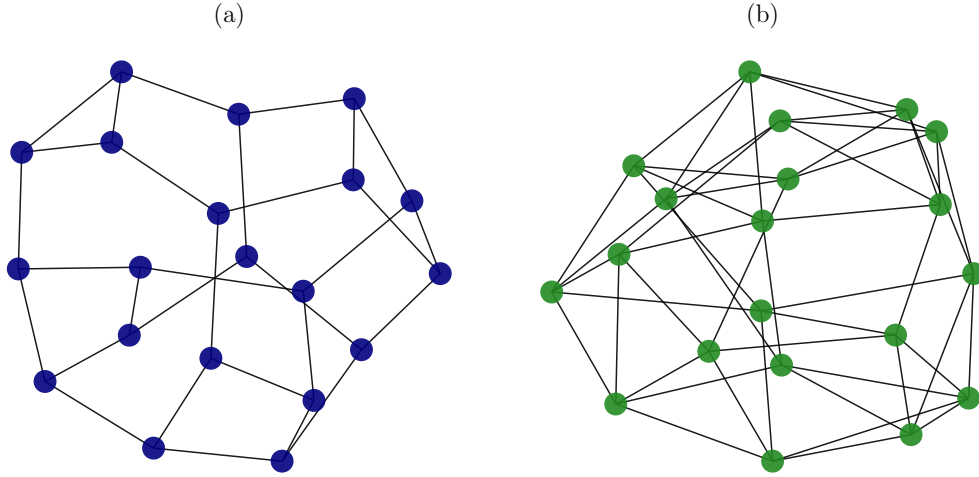


Figura 3.2: Ejemplos de redes regulares. (a) $N = 20$, $k = 3$. (b) $N = 20$, $k = 5$.

los cuales los grafos $G(N, r)$ tienen sus N nodos distribuidos en un espacio geométrico, que en este caso es bidimensional. El parámetro r es el radio de conectividad, es decir, la distancia máxima a la que dos nodos pueden estar conectados. En particular se considera que el espacio geométrico es un cuadrado de lado 1, con condiciones de contorno periódicas.

Sea \mathbf{r}_i la posición del nodo i dentro del cuadrado. La distancia entre dos nodos i y j , denotada como d_{ij} , se define como la mínima distancia euclidiana entre ellos, considerando tanto sus posiciones en el cuadrado original, como las posiciones en los cuadrados adyacentes debido las condiciones periódicas de contorno. Formalmente

$$d_{ij} = \min_{\delta} \{|\mathbf{r}_i + \delta - \mathbf{r}_j|\}, \quad (3.10)$$

donde $\delta \in \{(0, 0), (1, 0), (-1, 0), (0, 1), (1, 1), (-1, 1), (0, -1), (1, -1), (-1, -1)\}$.

De esta manera,

$$A_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } d_{ij} \leq r, \\ 0 & \text{en otro caso.} \end{cases} \quad (3.11)$$

A partir de esta definición, dado un nodo i con posición \mathbf{r}_i , el mismo estará conectado con todos los nodos que se encuentren en un círculo de radio r , para $r < 1/2$. Por lo tanto, la probabilidad de que exista un enlace entre dos nodos i y j es

$$p = \frac{\pi r^2}{1} = \pi r^2, \quad r < 1/2. \quad (3.12)$$

Esta probabilidad es válida para cualquier par de nodos, y es independiente de la cantidad de nodos en la red. Por lo tanto, el número medio de nodos, para $r < 1/2$ es

$$\langle M \rangle = \binom{N}{2} p = \frac{N(N-1)}{2} \pi r^2, \quad r < 1/2. \quad (3.13)$$

En la Fig. (3.3) se muestra un ejemplo de red geográfica con $N = 20$ nodos y parámetro $r = 0,25$. En particular, en la Fig. (3.3.a) se observan los $N = 20$ nodos distribuidos aleatoriamente dentro de un cuadrado de lado 1, junto con las conexiones entre ellos. Por otro lado, en la Fig. (3.3.b) se presentan los mismos nodos y, además, aquellos ubicados en las posiciones de los cuadrados adyacentes que poseen conexiones con nodos en el cuadrado original.

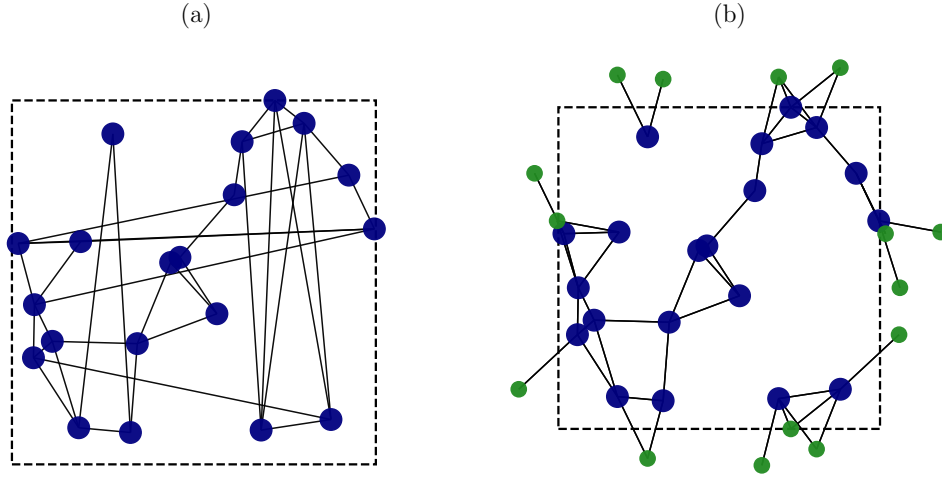


Figura 3.3: Ejemplo de red geográfica con $N = 20$ nodos y $r = 0,25$. (a) Nodos y conexiones en el cuadrado original. (b) Nodos y conexiones en el cuadrado original y en los cuadrados adyacentes.

3.2. Dinámica del modelo

Las simulaciones se realizarán sobre redes complejas conexas $\mathcal{G}(\mathcal{V}, \mathcal{E})$, con N nodos. Cada uno de los nodos serán los *sitios* que pueden estar ocupados por un individuo, o vacío. Sea $y(t)$ la variable discreta definida como en la Sec. (2.1):

$$y_i(t) = \begin{cases} 1 & \text{si el sitio } i \text{ está ocupado en el tiempo } t \\ 0 & \text{en otro caso.} \end{cases} \quad (3.14)$$

Similar a las dinámicas estudiadas en el capítulo 2, la misma consiste en avanzar el tiempo en una cantidad δt , actualizando la variable y_i según las siguientes reglas:

- Con probabilidad u se elige un nodo $i \in \mathcal{V}$ al azar.

- Proceso de muerte: si $y_i(t) = 1$, entonces $y_i(t + \delta t) = 0$ con probabilidad p_μ .
- Proceso de inmigración espontánea: si $y_i(t) = 0$, entonces $y_i(t + \delta t) = 1$ con probabilidad p_α .
- En otro caso (con probabilidad $1 - u$) se eligen dos sitios distintos, en orden, $i \in \mathcal{V}$ y $j \in \mathcal{V}$ al azar.
 - Proceso de nacimiento: si $y_i(t) = 1$, $y_j(t) = 0$ y $\{i, j\} \in \mathcal{E}$, entonces $y_i(t + \delta t) = y_j(t + \delta t) = 1$ con probabilidad p_ν .

En cualquier otro caso, $y(t + \delta t) = y(t)$. Dentro de la dinámica del sistema, la red se mantiene fija, es decir, no se modifican los enlaces entre los nodos.

Al igual que en el modelo de la Sec. (2.1), se definen

- $up_\alpha := \alpha \Delta t$,
- $up_\mu := \mu \Delta t$,
- $(1 - u)p_\nu := \nu \Delta t$,

donde α, μ, ν son las frecuencias de los eventos de migración, muerte y nacimiento, respectivamente. En particular, μ^{-1} representa la vida media de cada sitio.

En la Fig. (3.4) se muestra un ejemplo de la dinámica del modelo descrito en una red aleatoria $G(N = 20, M = 50)$, en una red regular $G(N = 20, k = 4)$ y en una red geográfica aleatoria $G(N = 20, r = 0,3)$ para un tiempo total de $T = 2500$.

3.3. Caracterización estadística de las dinámicas

En esta sección se describen y miden algunos parámetros estadísticos utilizados para caracterizar la dinámica poblacional en redes complejas.

Dada una evolución realizada sobre un conjunto de instantes de tiempos $\mathcal{T} = \{0, \delta t, \dots, T\}$, se analiza:

- El valor medio de la cantidad de individuos n de la población \bar{n} , definida como

$$\bar{n} = \frac{\delta t}{T} \sum_{t \in \mathcal{T}} n(t). \quad (3.15)$$

- La probabilidad de que la población se encuentre extinta, denominada como $P(0)$ y definida como

$$P(0) = \frac{\delta t}{T} \sum_{t \in \mathcal{T}} \delta_{n(t), 0} \quad (3.16)$$

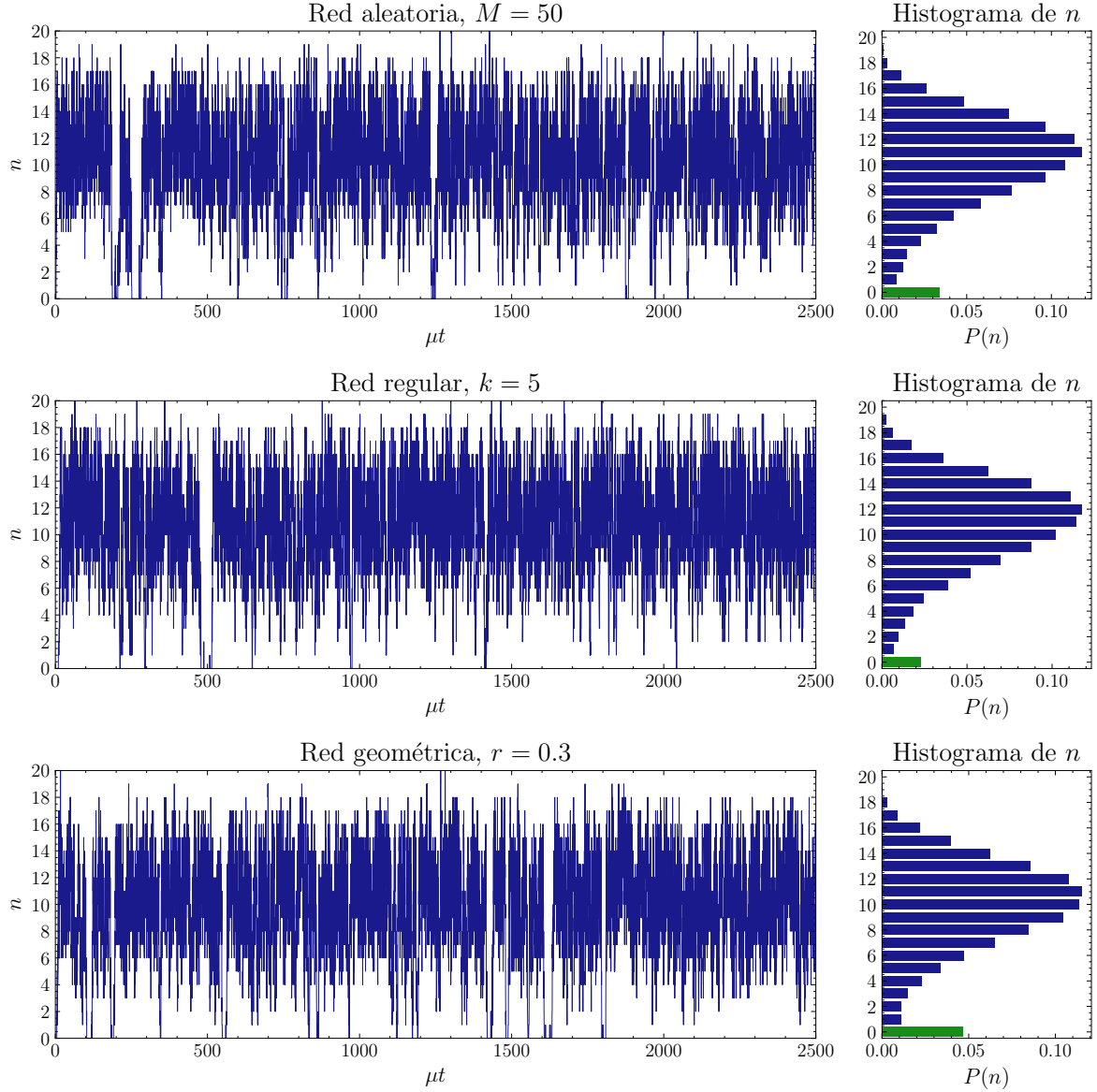


Figura 3.4: Ejemplo de la dinámica del modelo en cada una de las arquitecturas presentadas para un tiempo total $T = 2500$: en una red aleatoria $G(N = 20, M = 50)$, en una red regular $G(N = 20, k = 5)$ y en una red geográfica aleatoria $G(N = 20, r = 0,3)$. Adicionalmente, a la derecha de cada una de las evoluciones, se muestra el histograma de los valores de la variable n a lo largo del tiempo.

Para obtener dicha caracterización, se realizaron 2500 simulaciones de tiempo total $T = 1000$. En cada una de ellas, se consideraron redes con $N = 20$ nodos, y se varió el número de enlaces M en redes aleatorias, el grado k en redes regulares y el radio de conectividad r en redes geográficas. Para realizar una comparación de las dinámicas entre las redes con diferentes arquitecturas, se eligieron valores de M y k tales que $M = kN/2$, es decir para que ambas redes tengan el mismo número de enlaces. Por su parte, los valores de r fueron seleccionados de manera tal que el número medio de enlaces (ver Ec. (3.13)) coincidiera con alguno de los valores de M considerado.

Los valores de los parámetros utilizados en las simulaciones fueron $u = 0,5$, $p_\mu =$

0,2, $\mu = 1$, $\alpha = 0,01$. Por su parte, fueron considerados distintos valores de $\nu = \{0,5, 1, 1,5, 2, 2,5, 3\}$. El resto de los parámetros se desprenden de las Ecs. (3.2).

3.3.1. Valor medio de la población \bar{n}

En la Fig. (3.5) se muestran los valores medios de la población \bar{n} , definido como en la Ec. (3.15), en función de M , k y πr^2 para redes aleatorias, regulares y geográficas, respectivamente. Se grafica la dependencia con πr^2 debido que esta cantidad es la probabilidad de que dos enlaces estén conectados, proporcional a la cantidad de enlaces. Cada uno de los puntos se calcula sobre las 2500 simulaciones realizadas. Se observa que el valor de la población \bar{n} aumenta a medida que se incrementa el valor de ν en cada una de las arquitecturas de red. Además, se nota que a medida que aumenta el número de enlaces en las redes, el valor de \bar{n} también aumenta. Este comportamiento es esperable, ya que la presencia de enlaces favorece el proceso de nacimiento, aumentando el valor medio de la población.

3.3.2. Probabilidad de extinción $P(0)$

En la figura (3.6) se muestran los valores de la probabilidad de extinción $P(0)$, para las tres arquitecturas de red presentadas. Para valores de ν mayores a 1, al contrario de lo que ocurre con \bar{n} , se observa que, al aumentar el número de enlaces de la red, la probabilidad de extinción $P(0)$ disminuye. Al aumentar el valor de ν , y para mayor cantidad de enlaces en la red, los eventos de nacimiento son más frecuentes, generando que $P(0)$ decrezca.

En redes con pocos enlaces, la probabilidad de que dos nodos seleccionados al azar sean vecinos —condición necesaria para que ocurra un nacimiento— es baja. Como consecuencia, los procesos de reproducción son menos frecuentes y las poblaciones tienden a extinguirse en tiempos más cortos. Al contrario, en redes con gran cantidad de enlaces, la probabilidad de que dos nodos seleccionados al azar sean vecinos es alta, favoreciendo los procesos de nacimiento y alargando el tiempo de persistencia de la población.

3.3.3. Comparación con el modelo sin red

La estructura de la red afecta la dinámica poblacional únicamente a través del proceso de nacimiento. Este proceso solo puede ocurrir si los dos nodos seleccionados al azar son vecinos, es decir, si están conectados por un enlace. En consecuencia, cuanto menor sea la cantidad de enlaces en la red, menor será la probabilidad de que se seleccionen dos nodos vecinos, lo cual reduce la frecuencia de nacimientos. Esta limitación estructural se traduce en una disminución del valor medio de la población \bar{n} y

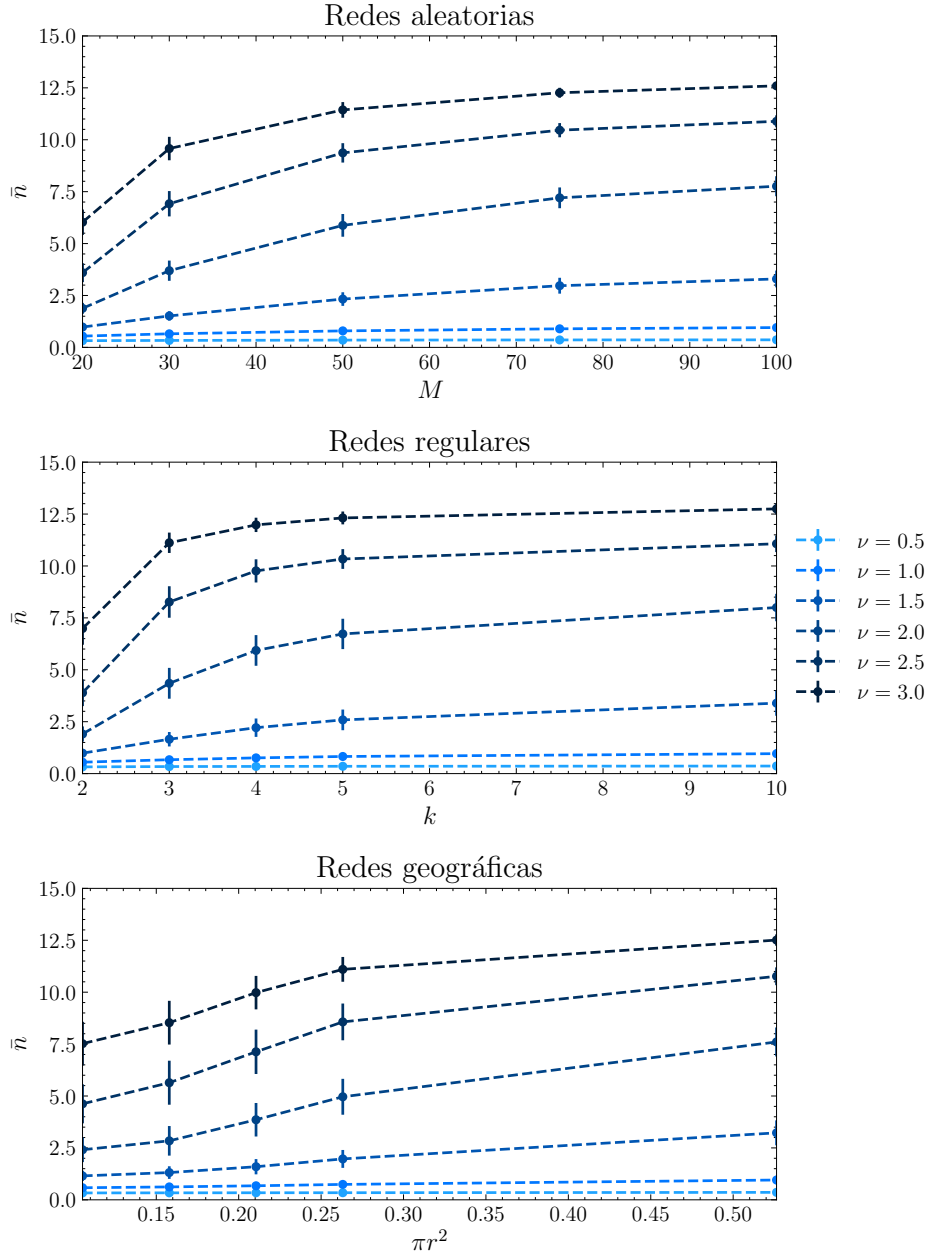


Figura 3.5: Valor medio de la población \bar{n} de las tres arquitecturas de red presentadas, para distintos valores de M en redes aleatorias, k en redes regulares y πr^2 en redes geográficas aleatorias, para distintos valores de ν . En todos los casos, las redes cuentan con $N = 20$ nodos. Cada uno de los puntos corresponde al promedio de 2500 simulaciones, cada una de ellas con un tiempo total de $T = 1000$. En todos los casos, se utilizó $p_\mu = 0,2$, $\mu = 1$, $\alpha = 0,01$, $u = 0,5$

un aumento en la probabilidad de extinción $P(0)$, como se observó en los resultados anteriores.

Dado este efecto, surge la pregunta de si la dinámica observada en una red compleja podría equivaler, en términos estadísticos, a la dinámica del modelo sin red, pero con un valor del parámetro de nacimiento ν ajustado (o *reescaleado*) para reflejar la restricción impuesta por la conectividad de la red. En otras palabras, ¿existe un valor efectivo de ν , denotado como ν_{eff} , tal que el modelo sin red reproduzca el mismo valor de \bar{n} y de

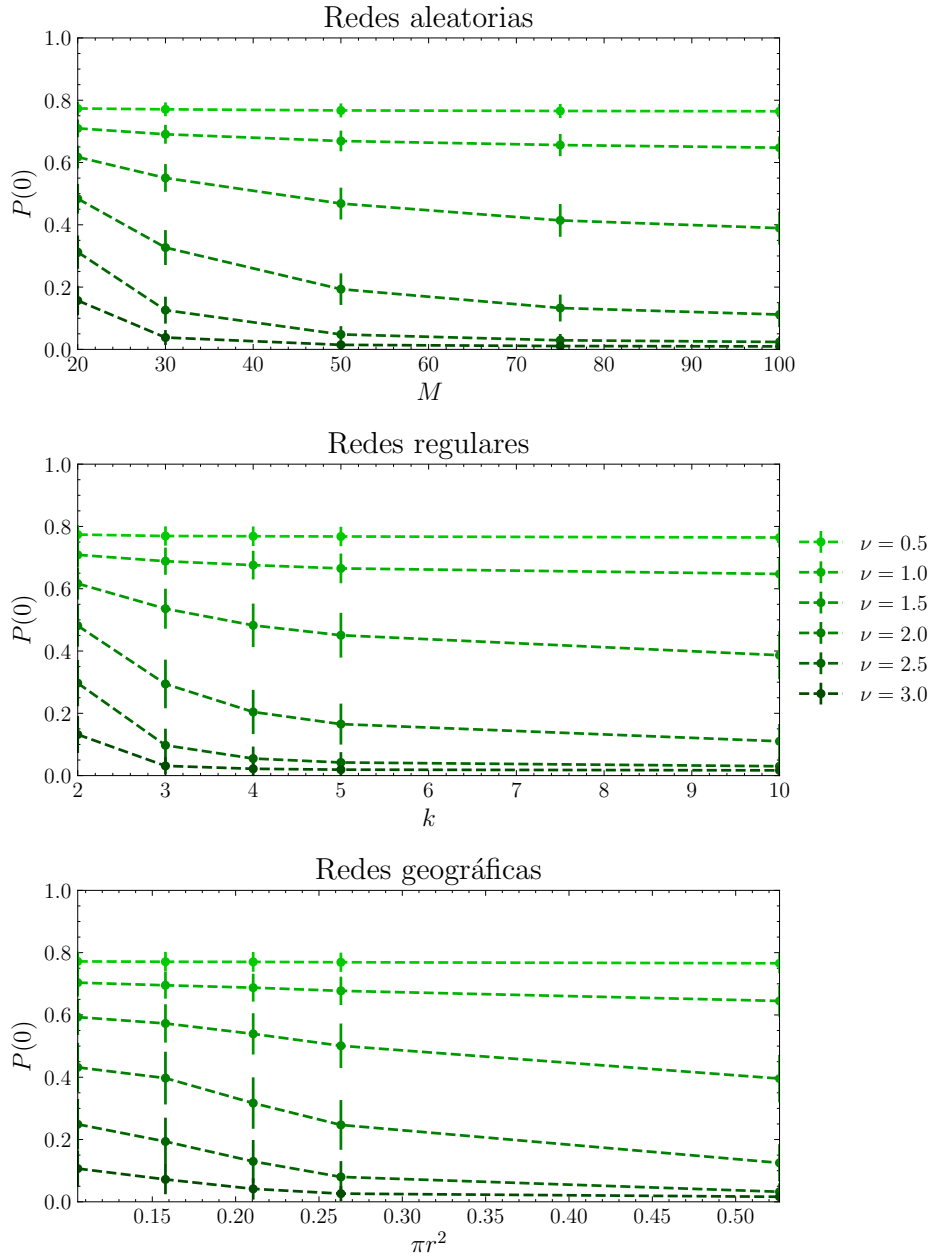


Figura 3.6: Probabilidad de extinción $P(0)$ para las tres arquitecturas de red presentadas, para distintos valores de M en redes aleatorias, k en redes regulares y πr^2 en redes geográficas aleatorias, para distintos valores de ν . En todos los casos, las redes cuentan con $N = 20$ nodos. Cada uno de los puntos corresponde al promedio de 2500 simulaciones, cada una de ellas con un tiempo total de $T = 1000$. En todos los casos, se utilizó $p_\mu = 0,2$, $\nu = 1$, $\alpha = 0,01$, $u = 0,5$

$P(0)$ que el modelo en la red?

Para responder esta pregunta, se define $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ como el valor del parámetro de nacimiento que debe utilizarse en el modelo sin red para que su valor medio de la población $\langle n \rangle$ coincida con el obtenido en la red compleja. Este valor se determina gráficamente como el punto de la curva $\langle n \rangle(\nu)$ donde se cumple $\langle n \rangle(\nu_{\text{eff}}) = \bar{n}$. De forma análoga, $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ representa el valor de ν en la cual el estado estacionario del modelo sin red reproduce la misma probabilidad de extinción en el modelo en la red.

En la Fig. (3.7) se ilustran estas definiciones: se muestra cómo varían $\langle n \rangle$ y $P(0)$ del modelo sin red en función de ν para $N = 20$, utilizando el estado estacionario de la ecuación maestra, como se explicó previamente en la Sec. 2.2. A partir de estas curvas, se pueden identificar los valores de ν_{eff} correspondientes a los resultados obtenidos en las simulaciones con red.

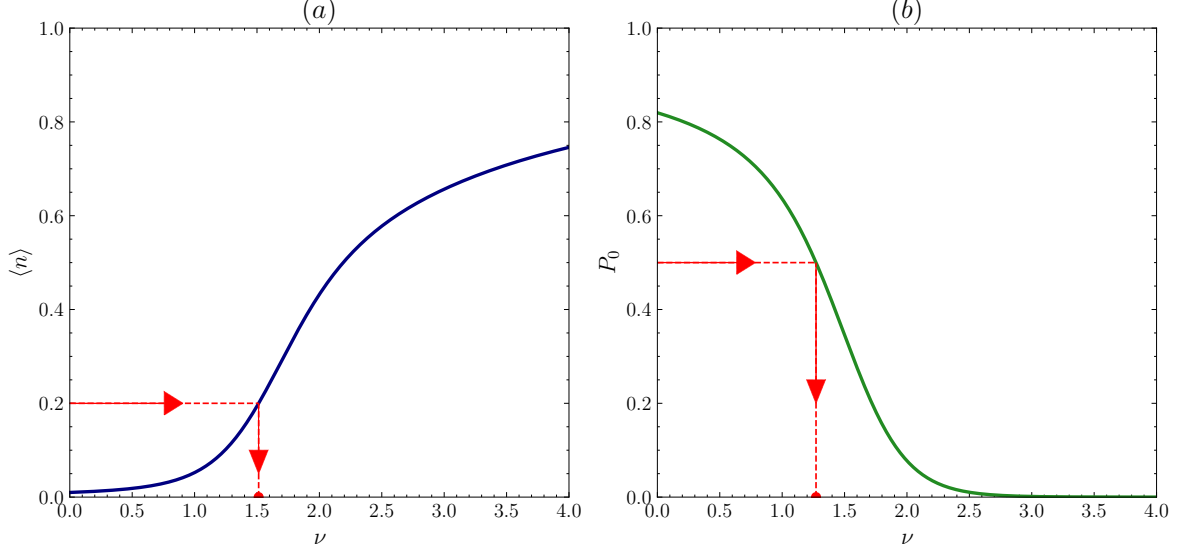


Figura 3.7: Estimación del parámetro efectivo de nacimiento ν_{eff} a partir del modelo sin red. (a) Valor medio de la población $\langle n \rangle$ y (b) probabilidad de extinción $P(0)$ en función del parámetro de nacimiento ν , obtenidos a partir del estado estacionario de la ecuación maestra del modelo sin red (ver Sec. 2.2). Las líneas continuas representan las curvas $\bar{n}(\nu)$ y $P(0)(\nu)$, respectivamente. Las líneas horizontales indican los valores de \bar{n} y $P(0)$ obtenidos en simulaciones sobre redes complejas. A partir de su intersección se obtiene el valor efectivo ν_{eff} , que permite comparar directamente la dinámica sobre la red con la del modelo sin red.

En la Fig. (3.8) se muestran los valores efectivos $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ (columna izquierda) y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ (columna derecha) para las tres arquitecturas de red consideradas, en función de ν , para distintos valores de M , k y πr^2 según el tipo de red, para las simulaciones de la Figs. (3.5) y (3.6). Se observa que, al aumentar el número de enlaces en la red, el valor efectivo ν_{eff} se acerca a la línea $\nu_{\text{eff}} = \nu$, que corresponde al modelo sin estructura de red (análogo al modelo en una red completamente conectada). Por su parte, al aumentar el valor de ν , la curva de $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ comienza a alejarse de la línea $\nu_{\text{eff}} = \nu$, para las simulaciones con un alto número de enlaces.

En las Figs. (3.9), (3.10) y (3.11) se muestran las comparaciones entre los valores efectivos $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ para cada una de las arquitecturas de red consideradas, y cada uno de los valores de M , k y πr^2 mostradas en las Figs. (3.8). En cada una de las arquitecturas de red, los valores de $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ son similares cuando ν es pequeño. Como en este régimen los procesos de nacimiento son poco probables, la influencia de la red es menor y entonces $\nu_{\text{eff}}(\bar{n}) \approx \nu_{\text{eff}}(P(0))$.

A medida que el parámetro de nacimiento ν aumenta, la diferencia entre los valores efectivos se hace más evidente. En particular, en todos los casos se observa que a partir

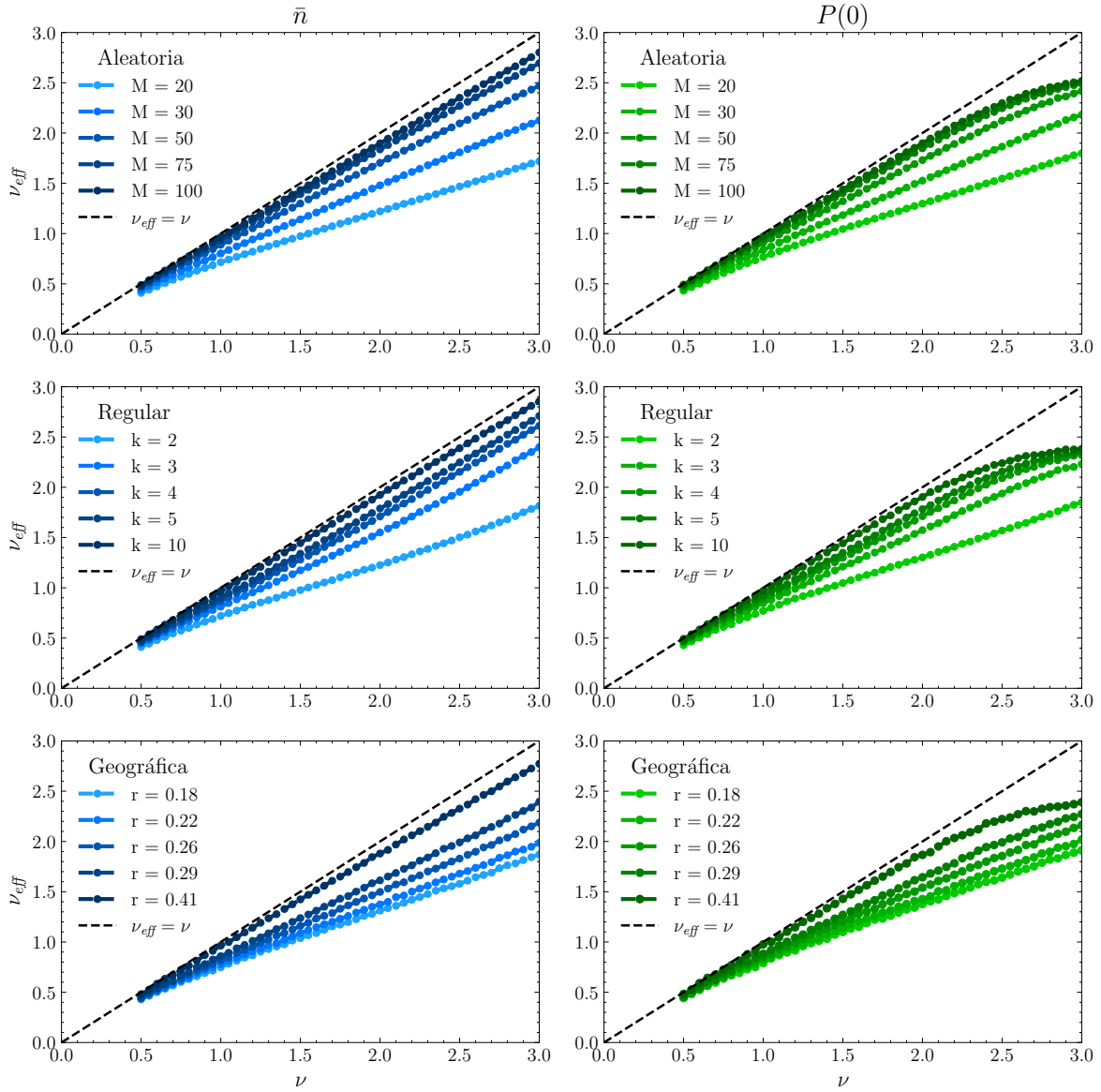


Figura 3.8: Comparación del valor efectivo ν_{eff} para las tres arquitecturas de red para distintos valores de M en redes aleatorias, k en redes regulares y πr^2 en redes geográficas aleatorias, obtenidos para el valor de \bar{n} (columna izquierda) y $P(0)$ (columna derecha) en cada una de los valores de ν de las simulaciones. En línea punteada se grafica la línea $\nu_{\text{eff}} = \nu$, que corresponde al modelo inmerso en una res completamente conectada.

de cierto valor de ν se cumple que

$$\nu_{\text{eff}}(P(0)) < \nu_{\text{eff}}(\bar{n}). \quad (3.17)$$

En la Fig. (3.7) se muestra que para los valores de ν donde se cumple la Ec. (3.17), el valor de $P(0)$ es muy cercano a cero, de manera que un pequeño cambio de $P(0)$ se refleja en un gran cambio de $\nu_{\text{eff}}(P(0))$. Mas allá de esta observación, la tendencia de la Ec. (3.17) se observa en todas las arquitecturas y se acentúa a medida que se aumenta el número de enlaces en la red.

Este resultado indica que la dinámica de la población en redes complejas no sigue la misma estadística que en el modelo sin red. Es decir, la estructura de la red afecta a la dinámica de la población y cómo se distribuyen los individuos en la red.

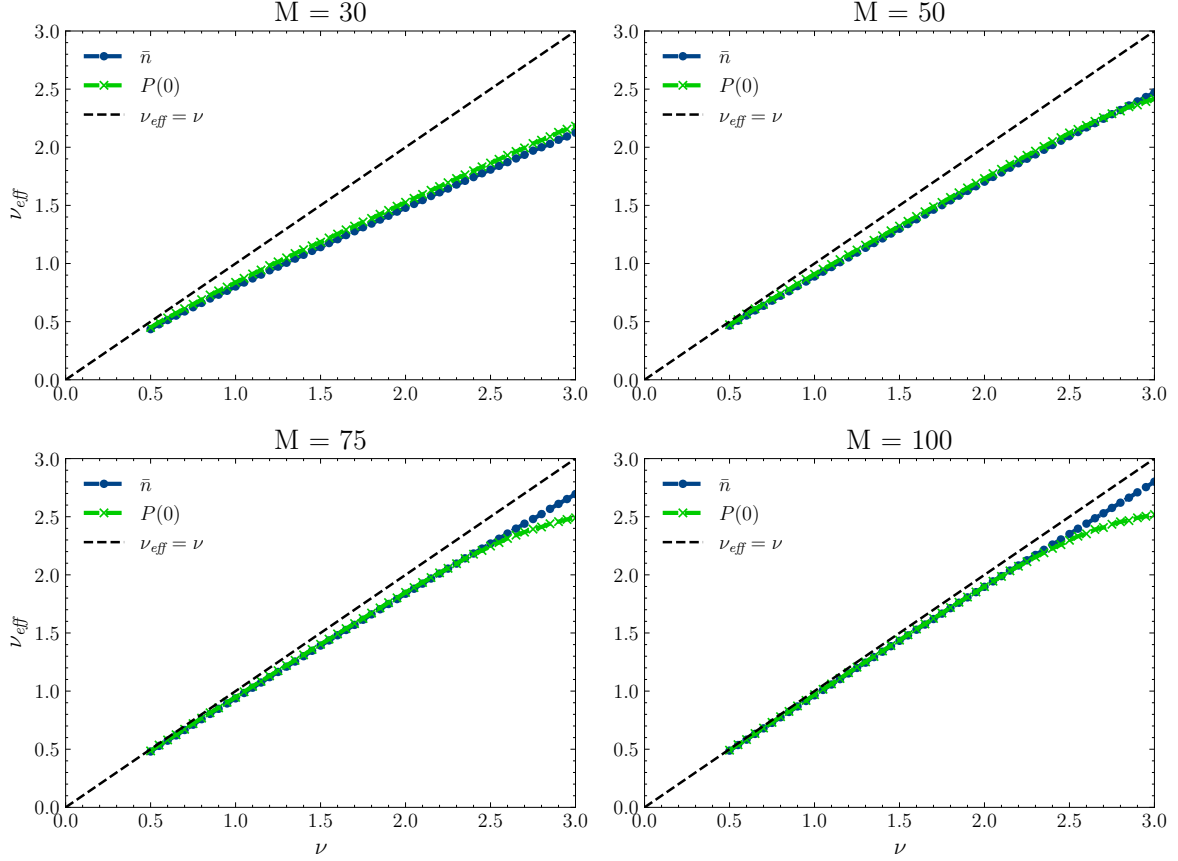


Figura 3.9: Comparación entre los valores efectivos $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ en función de ν para redes aleatorias $G(N, M)$, para distintos valores de M . Para valores de ν pequeños la influencia de la red es pequeña debido a que los procesos de nacimiento son poco probables. Para valores de ν mayores, la diferencia entre los valores efectivos se hace más notoria, indicando que existe una influencia de la red en la dinámica de la población. Al aumentar el número de enlaces, la diferencia entre los valores efectivos se hace más evidente.

3.3.4. Comparación entre arquitecturas de red

Utilizando la definición del valor efectivo de ν presentada en la Sec. (3.3.3), se propone comparar el valor efectivo de $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ entre las arquitecturas de red consideradas.

En la Fig. (3.12) se muestran los valores efectivos de $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ (izquierda) y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ (derecha). Para la comparación se eligieron los valores de M , k y r de manera que el número medio de enlaces en cada una de las arquitecturas sea $\langle M \rangle = 50$ (paneles superiores) y $\langle M \rangle = 100$ (paneles inferiores). Nuevamente, para valores de ν pequeños la influencia de la red es pequeña y las curvas se superponen. Sin embargo, a medida que se aumenta el valor de ν , la diferencia entre los valores efectivos entre las distintas

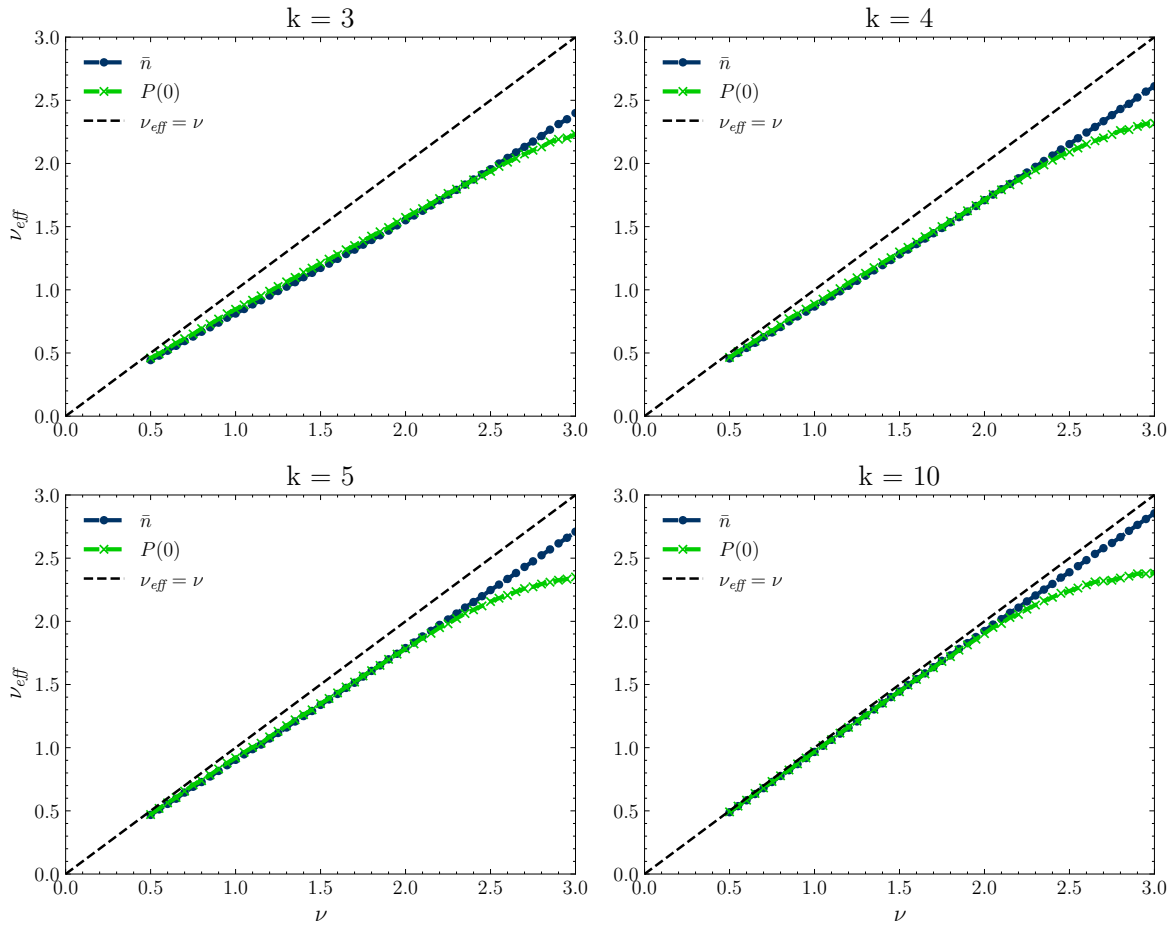


Figura 3.10: Comparación entre los valores efectivos $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$, para redes regulares $G(N, k)$, para distintos valores de k . Se observa una diferencia entre las curvas, por lo que la dinámica de la población en redes regulares no sigue la misma estadística que dinámicas sin redes.

arquitecturas de red se hace más evidente, lo que indica que la dinámica de la población depende de la arquitectura de la red en la que se encuentra inmersa.

Al observar en la Fig. (3.12) la comparación entre $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ para las distintas arquitecturas de red, las redes regulares presentan un valor de $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ mayor que el de las redes aleatorias que a su vez es mayor que el de las redes geográficas. Debido al comportamiento monótono creciente de la curva de $\langle n \rangle$ en función de ν (ver Fig. (3.7)), esto se traduce en que las redes geográficas presentan en sus evoluciones un valor medio \bar{n} menor que el de las evoluciones en las redes aleatorias y que el de las redes regulares. Es posible atribuir este comportamiento a que en las redes geográficas hay una influencia espacial en la construcción de la red. De esta manera, se forman islas.^o grupos de nodos que están conectados entre sí. La población tiende a acumularse en estos grupos, de manera que cuando un nodo ocupado se encuentra rodeado mayormente por nodos ocupados, la probabilidad de nacimiento disminuye localmente, y por lo tanto globalmente. Esto produce que el valor medio de la población \bar{n} sea menor que en las otras arquitecturas de red.

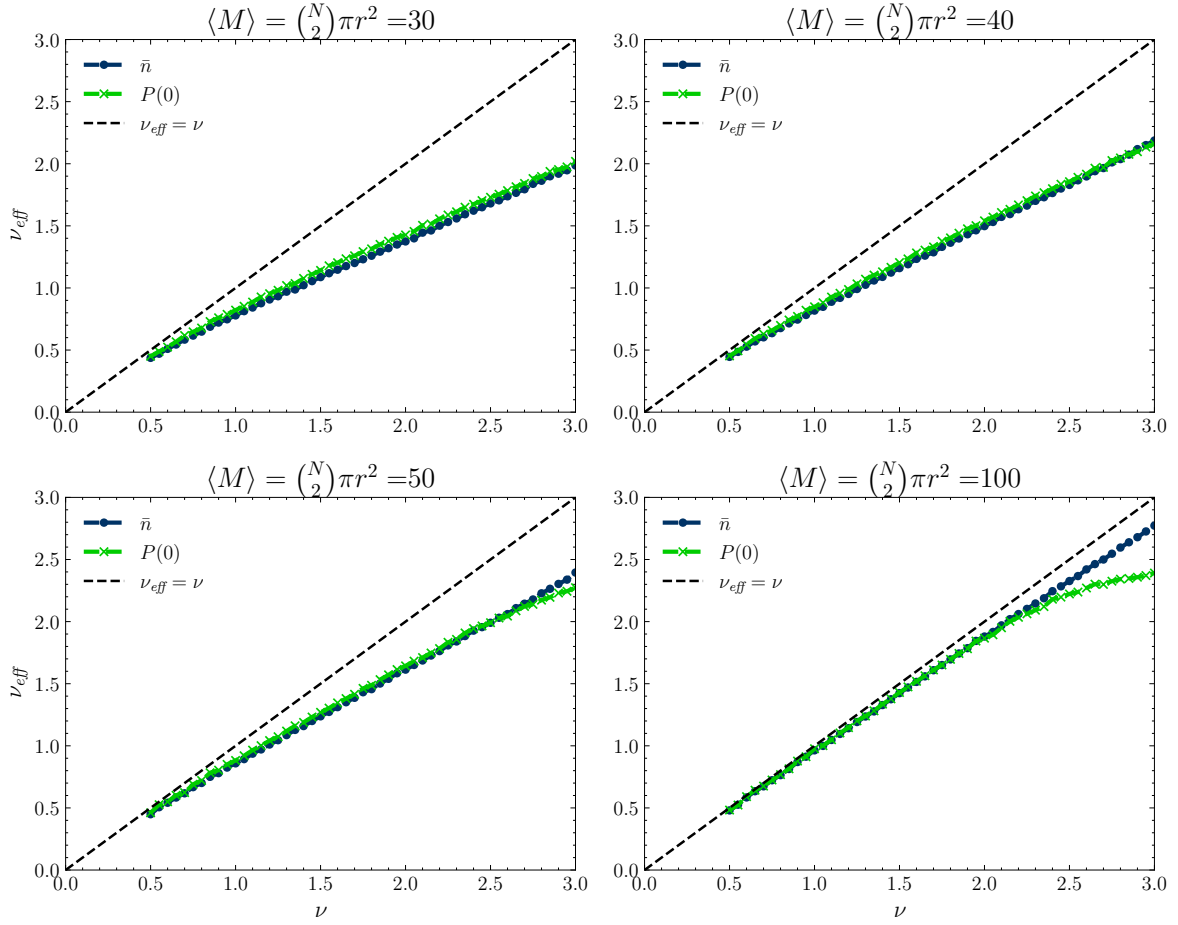


Figura 3.11: Comparación entre los valores efectivos $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ y $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ para redes geográficas aleatorias $G(N, r)$, para distintos valores de r . Para valores de ν pequeños, la influencia de la red es pequeña porque los procesos de nacimiento son muy improbables. Cuando ν aumenta, la diferencia entre los valores efectivos se hace más evidente.

El efecto de la formación de núcleos de poblaciones y disminución de \bar{n} tiene consecuencia directa en el valor que toma la probabilidad de extinción $P(0)$ en las evoluciones en las redes. En la Fig. (3.12) se observa que el valor de $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ en las redes geográficas es menor que el que presentan las redes regulares y aleatorias. Como en el modelo sin red la dependencia de $P(0)$ con ν es decreciente (ver Fig. (3.7)), un valor de $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ menor implica un aumento de la probabilidad de extinción $P(0)$ en la dinámica en la red. Esto se traduce en que la población en las redes geográficas tiende a extinguirse más rápidamente que en las otras arquitecturas de red. Este efecto se puede atribuir a la formación de grupos o núcleos de individuos, pues como se mencionó anteriormente, esta aglomeración de individuos tiende a disminuir la probabilidad de nacimiento global de la dinámica, lo que aumenta la probabilidad de extinción.

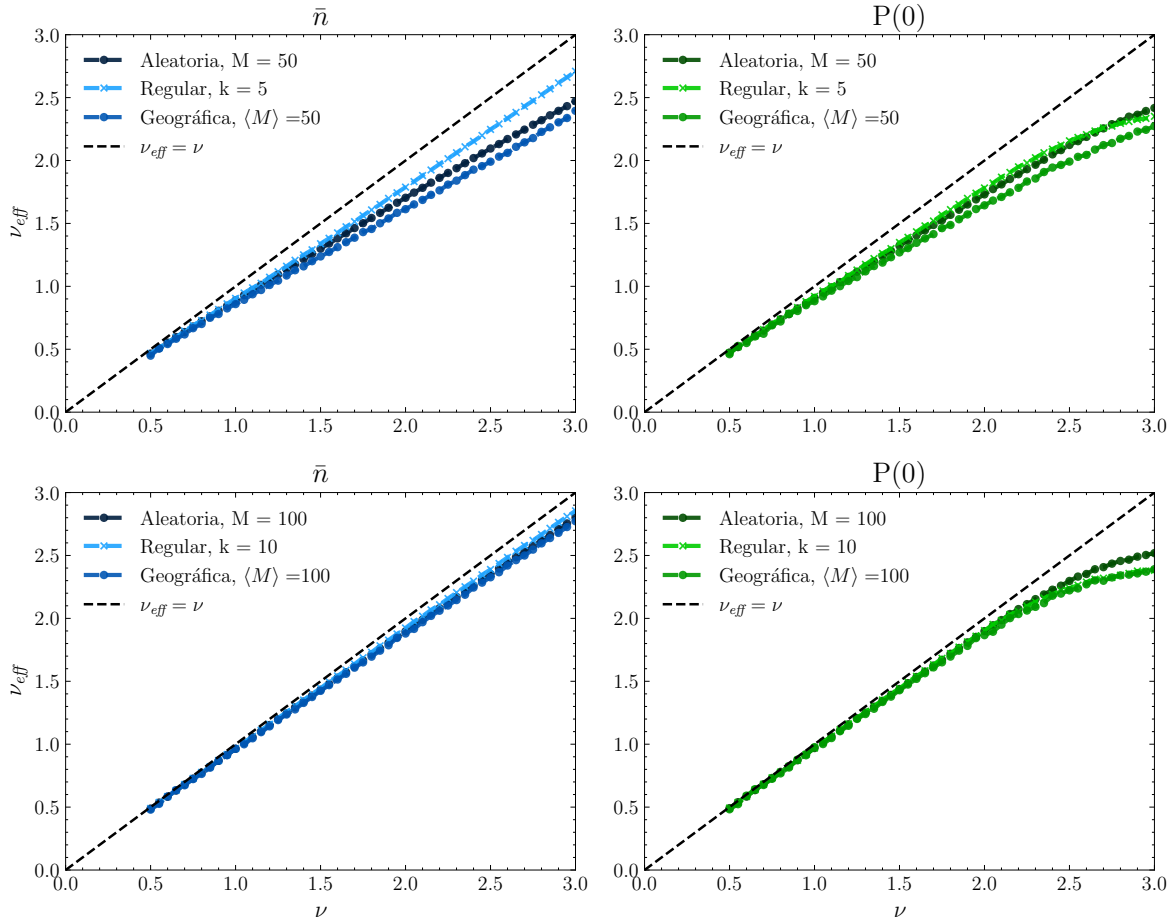


Figura 3.12: Comparación del valor efectivo $\nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ (columna izquierda) y el valor de $\nu_{\text{eff}}(P(0))$ (columna derecha), para redes aleatorias $G(N, M)$, redes regulares $G(N, k)$ y redes geométricas $G(N, r)$, con el mismo número medio de enlaces. Se observa que la dinámica de la población en cada una de las arquitecturas de red sigue una estadísticas ligeramente distintas. La arquitectura de la red influye en la dinámica de la población.

3.4. Asortatividad de redes con dinámica poblacional

Para cuantificar la influencia de la estructura de la red en la dinámica poblacional, y en particular la formación de grupos o núcleos de individuos, se introduce la asortatividad. Esta medida se utiliza para caracterizar la tendencia de los nodos de una red a estar conectados con otros con características similares [45]. Es decir, es una medida de la correlación entre los nodos conectados en la red, en función de una variable. Así, si la asortatividad es alta, significa que los nodos con características similares (en este caso ocupados o desocupados) tienden a estar conectados entre sí, indicando la formación de grupos o núcleos.

Para arribar a la definición de asortatividad, se define previamente la *covarianza* como sigue. Sea z_i la variable escalar del nodo i de la que estamos interesados en calcular dicha medida. Se define el valor medio μ_z de la variable z como

$$\mu_z = \frac{\sum_i k_i z_i}{\sum_i k_i}, \quad (3.18)$$

donde k_i es el grado del nodo i . Esto es, el valor medio de la variable z , ponderado por los nodos vecinos de i . La covarianza de la variable z_i y z_j sobre los vértices se define como

$$\text{Cov}(z_i, z_j) = \frac{A_{ij}(z_i - \mu_z)(z_j - \mu_z)}{\sum_{lm} A_{lm}}. \quad (3.19)$$

Utilizando las Ecs. (3.3) y (3.1), se puede reescribir la covarianza como

$$\text{Cov}(z_i, z_j) = \frac{1}{2M} \sum_{i,j} \left(A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2M} \right) z_i z_j, \quad (3.20)$$

donde se usa además que $\mu_z^2 = 1/(2M)^2 \sum_{i,j} k_i k_j z_i z_j$ a partir de su definición en la Ec. (3.18).

Para que esta cantidad sea independiente de la magnitud de la variable z , se define el coeficiente de asortatividad a normalizado por el valor máximo de la covarianza, introduciendo $z_i = z_j$ en la Eq. (3.20), resultando

$$a = \frac{\sum_{i,j} (A_{ij} - k_i k_j / 2M) z_i z_j}{\sum_{i,j} (k_i \delta_{ij} - k_i k_j / 2M) z_i z_j}, \quad (3.21)$$

de manera que $-1 \leq r \leq 1$.

Obtención de los datos

Con el objetivo de caracterizar la dinámica poblacional del modelo en redes complejas a partir de la asortatividad, para cada valor de $\nu \in \{1, 5, 2, 2, 5, 3\}$ se generaron un total de 3000000 de redes (1000000 para cada una de las arquitecturas), todas con $N = 20$ nodos. Los parámetros utilizados fueron $\mu = 1$, $p_\mu = 0,2$ y $u = 0,5$. En cada red se simuló la dinámica del modelo durante un tiempo $T = 20$, intervalo suficiente para superar el régimen transitorio del sistema. En el instante inicial se tiene un individuo colocado en un sitio al azar.

Al finalizar cada simulación, si $1 \leq n \leq N-1$, se calcula el valor de la asortatividad utilizando su definición en la Ec. (3.21), donde la variable utilizada para el cálculo de a está definida según la Ec. (3.14). Para $n = 0$ y $n = N$, la asortatividad definida tal como en la Ec. (3.21) diverge, de modo que si al final de la dinámica se tienen uno de estos dos valores, se coloca a $a = 0$. Dado que la asortatividad puede depender del tamaño de la población, también se registró la cantidad de individuos n a final de cada simulación.

Además, para cada valor de $1 \leq n \leq N - 1$, se generaron 1500000 redes (50000 para cada arquitectura) donde se distribuyeron los n individuos ocupados en sitios al azar, de manera de obtener una cota inferior de la asortatividad.

Por otro lado, para obtener una cota superior, se generaron 1500000 redes (50000 para cada arquitectura) para cada valor de $1 \leq n \leq N - 1$, donde se distribuyeron los n individuos ocupados en los sitios de la red de manera sucesiva, siguiendo las siguientes reglas:

- El primer individuo se coloca en un sitio al azar de la red.
- Para colocar el k -ésimo individuo, con $2 \leq k \leq n$ entre los $N - k + 1$ sitios restantes disponibles, disponibles, se registra la cantidad de vecinos ocupados de cada uno de los sitios disponibles, y se elige el nodo con la mayor cantidad de vecinos ocupados. En caso de que haya más de un nodo con la misma cantidad de vecinos ocupados, se elige uno al azar.
- Se repite el paso anterior hasta que se coloquen todos los individuos.

La asortatividad de individuos ocupados distribuidos de esta manera será referida como la asortatividad *máxima* de la red, aunque ésta no sea necesariamente la configuración que maximiza la asortatividad.

3.4.1. Resultados

En las Figs. (3.13), (3.14) y (3.15) se muestran los valores medios $\langle a \rangle$ de la asortatividad junto con sus desviaciones estándares, promediados sobre todas las realizaciones, para los distintos valores de n individuos al medir la asortatividad, para redes aleatorias $G(N, M)$, redes regulares $G(N, k)$ y redes geográficas $G(N, r)$ respectivamente. En todos los casos se utilizaron $N = 20$ nodos y distintos valores de M , k y r según la arquitectura de red y se varió el parámetro $\nu \in \{1, 5, 2, 2, 5, 3\}$. Además se muestra, en todos los casos, que la asortatividad de cada tipo de red para n individuos ocupados distribuidos al azar (línea negra) y distribuidos según la regla descripta para obtener una cota superior (línea roja).

En todos los casos se observa que la asortatividad se encuentra entre los valores de las distribuciones de individuos ocupados al azar y la asortatividad máxima. Esto indica que los individuos no se distribuyen al azar (pues el valor de a es mayor que la cota inferior), de manera que forman núcleos o grupos de individuos, pero no lo

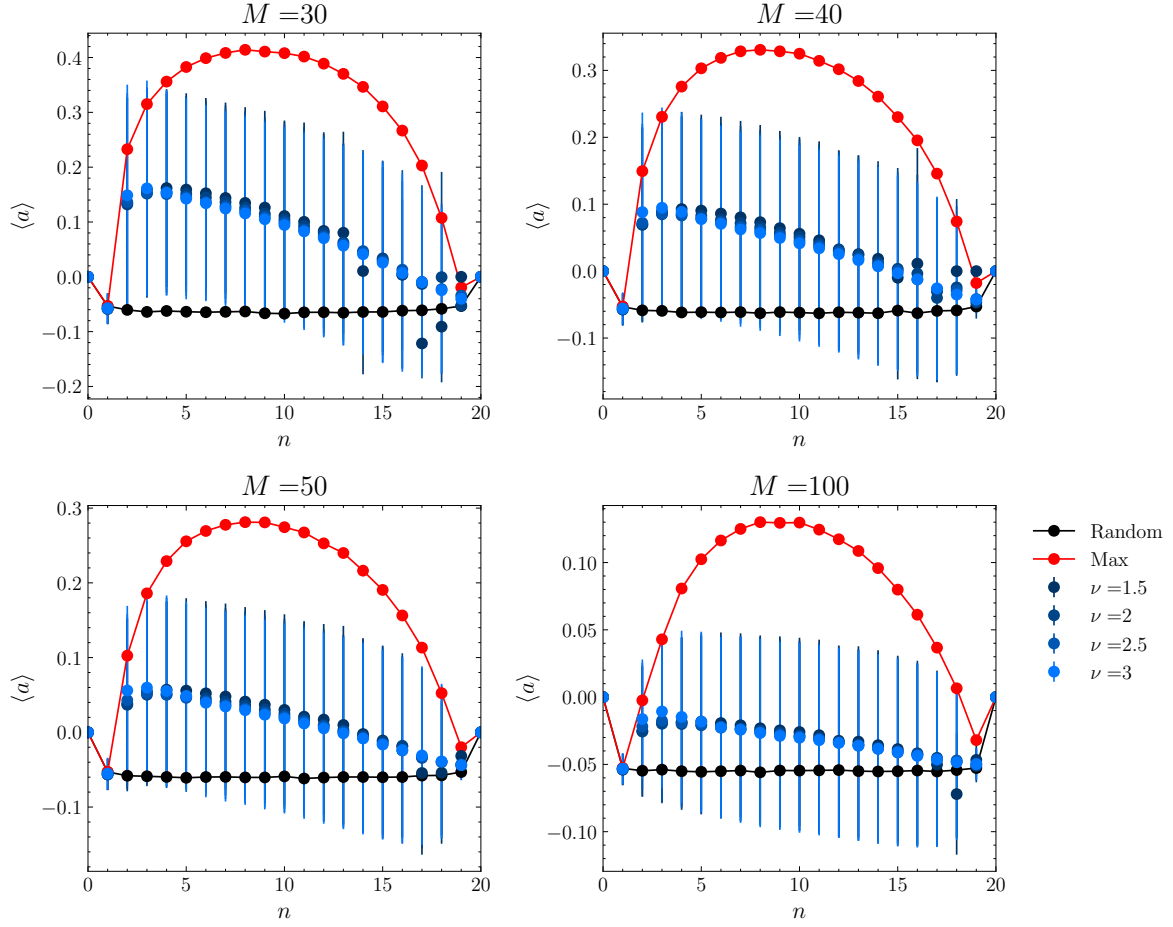


Figura 3.13: Asortatividad en redes aleatorias $G(N, M)$ en función de $n \in (1, N - 1)$, para distintos valores de M y ν (líneas azules). Se observa que no hay dependencia de ν . Las curvas se encuentran entre medio de las cotas superior (líneas rojas) e inferior (líneas negras), obtenidas al distribuir los individuos ocupados de manera sucesiva como se describió en la Sec. (3.4) y al azar respectivamente. La cota inferior no depende de n : $\langle a \rangle = -1/(N - 1) < 0$ para N finito.

suficientemente agrupados como para alcanzar la asortatividad máxima. Esto se debe a que en la dinámica aparecen nuevos sitios o núcleos de crecimiento debido a la inmigración, y que los procesos de muerte destruyen parcialmente estas aglomeraciones.

Además, se observa que la asortatividad no depende del valor de ν involucrado en la dinámica. Es decir los n individuos se distribuyen de manera similar, independientemente del valor de ν . En algunos casos aparecen valores de asortatividad que salen de la tendencia general, pero esto se debe a que, para valores de n cercanos a N para valores de ν pequeños, hay una baja estadística.

Se observa que la dependencia de la asortatividad de las dinámicas no es simétrica con respecto al valor de $n = N/2$. En lugar de ello, se observa que $\langle a \rangle$ que crece hasta $n \approx N/4$ y que luego disminuye monótonamente hasta $n = N - 1$.

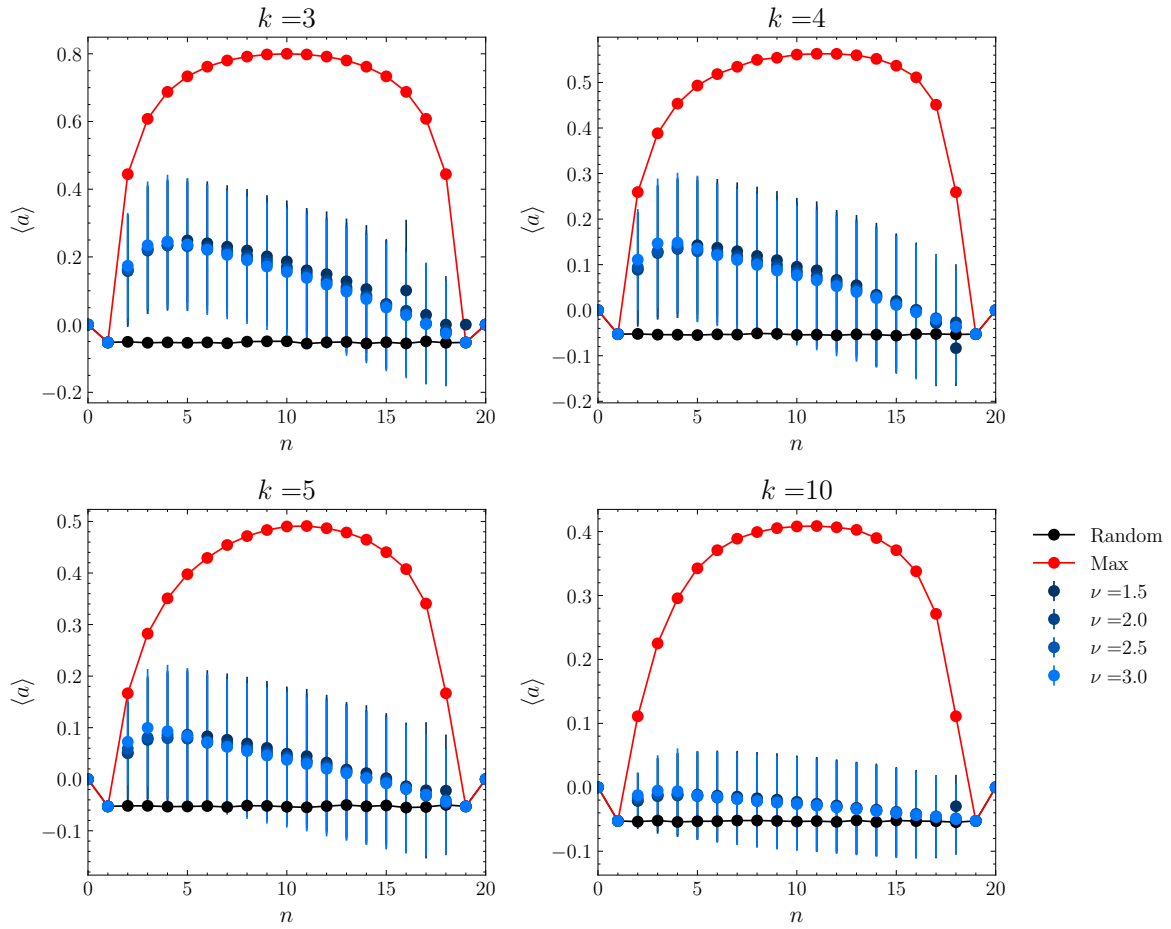


Figura 3.14: Asortatividad en redes regulares $G(N, k)$ en función de $n \in (1, N - 1)$ para distintos valores de k y ν (líneas azules). Se observa que no hay dependencia de con ν y que las curvas se encuentra entre medio de las cotas superior (líneas rojas) e inferior (líneas negras). Mientras que la cota superior posee un máximo para valores de n cercanos a $N/2$, la cota inferior no depende de n .

En todos los casos se observa que la asortatividad para una distribuciones de n sitios ocupados distribuidos aleatoriamente es negativa e independiente de n , de la arquitectura de la red y de la cantidad de enlaces. Es posible realizar un cálculo analítico (ver Anexo A), donde encontramos que

$$\langle a \rangle_{Random} = -\frac{1}{N-1} < 0, \quad (3.22)$$

para N finito.

Por último, otra tendencia que se observa es que al aumentar el número de enlaces en la red, tanto la asortatividad máxima como la asortatividad de las dinámicas poblacionales disminuyen.

Si se observa la definición de la covarianza dada por Ec. (3.20) de la cual proviene la asortatividad, y como se utiliza una variable binaria, cada uno de los enlaces $\{i, j\} \in \mathcal{E}$ de la red aporta:

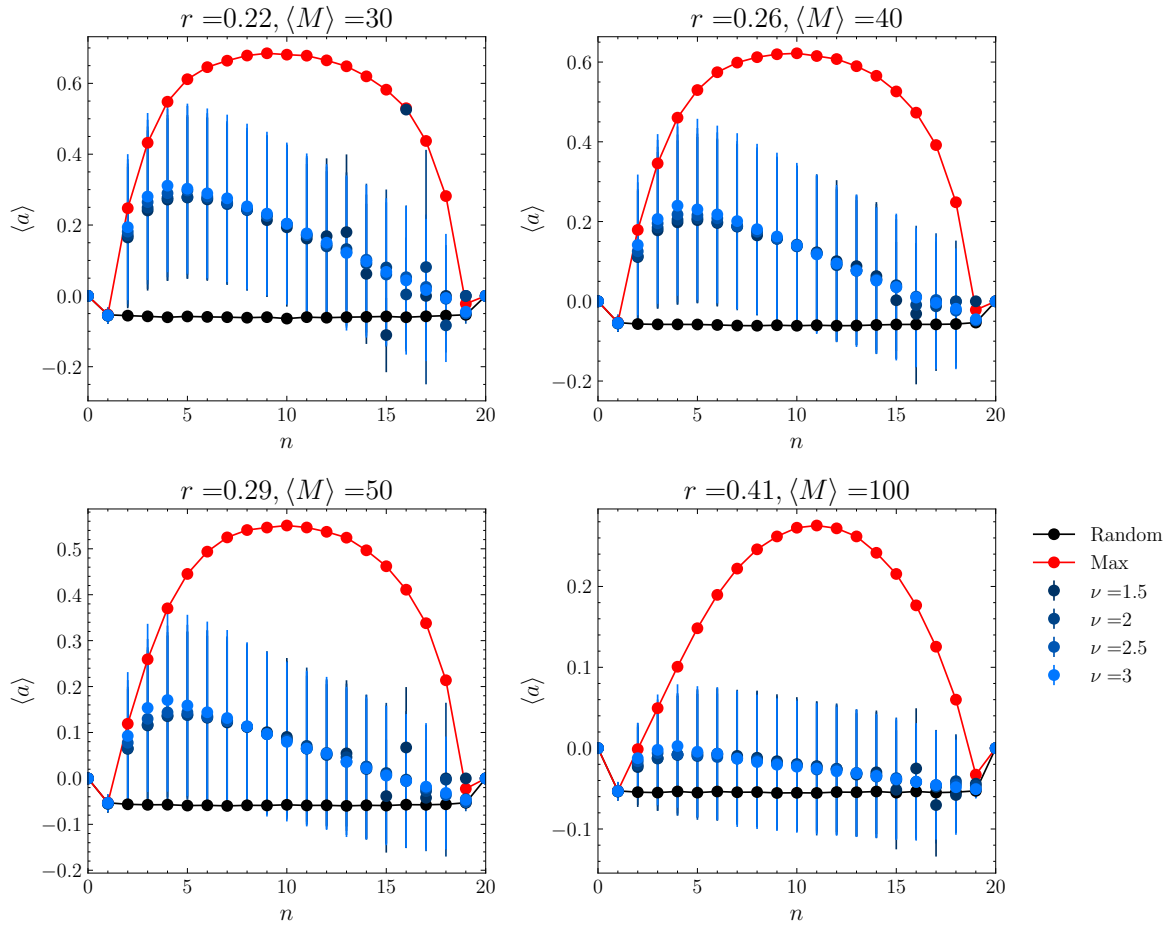


Figura 3.15: Asortatividad en redes geográficas $G(N, r)$ en función de $n \in (1, N - 1)$ para distintos valores de r y ν (líneas azules). Se observa que no hay dependencia de ν y que las curvas se encuentran entre medio de las cotas superior (líneas rojas) e inferior (líneas negras). La cota superior posee un máximo para valores de n cercanos a $N/2$, mientras que la cota inferior no depende de n .

- Una cantidad positiva a la asortatividad si $x_i = x_j$, es decir si ambos nodos están ocupados o ambos están desocupados.
- Una cantidad negativa a la asortatividad si $x_i \neq x_j$, es decir, si uno de los nodos está ocupado y el otro desocupado.

Al aumentar el número de enlaces en la red, la proporción de enlaces con $x_i = x_j$ disminuye respecto a los que tienen $x_i \neq x_j$. Existe un argumento topológico que soporta este argumento, que consiste en analizar cómo aumenta el cociente entre el volumen del cascarón de una esfera d -dimensional y el volumen de la esfera misma al aumentar la dimensión. En esta analogía, la dimensión del espacio representa el número de enlaces en la red.

Este argumento permite explicar la tendencia de la asortatividad a disminuir al aumentar el número de enlaces en la red.

3.4.2. Comparación entre arquitecturas

Para terminar de caracterizar la asortatividad de las dinámicas poblaciones en redes complejas, se comparan los resultados obtenidos entre las distintas arquitecturas de red. En la Fig. (3.16) se muestran los valores medios de la asortatividad en función de n para $\nu = 2,5$ y las distintas arquitecturas de red, con $\langle M \rangle \in \{30, 40, 50, 100\}$.

En todos los casos la asortatividad en las redes geográficas es mayor que la de las redes regulares, que a su vez es mayor que la de las redes aleatorias. Tal como se discutió en la Sec. (3.3.4), esto indica que la dinámica poblacional depende de la arquitectura de la red en la que se encuentra inmersa. Más aún, indica que en las redes geográficas, cuya construcción depende de la distancia euclidiana entre los nodos, las conexiones de la red son tales que los individuos tienden a agruparse las aglomeraciones espaciales que se forman en la red.

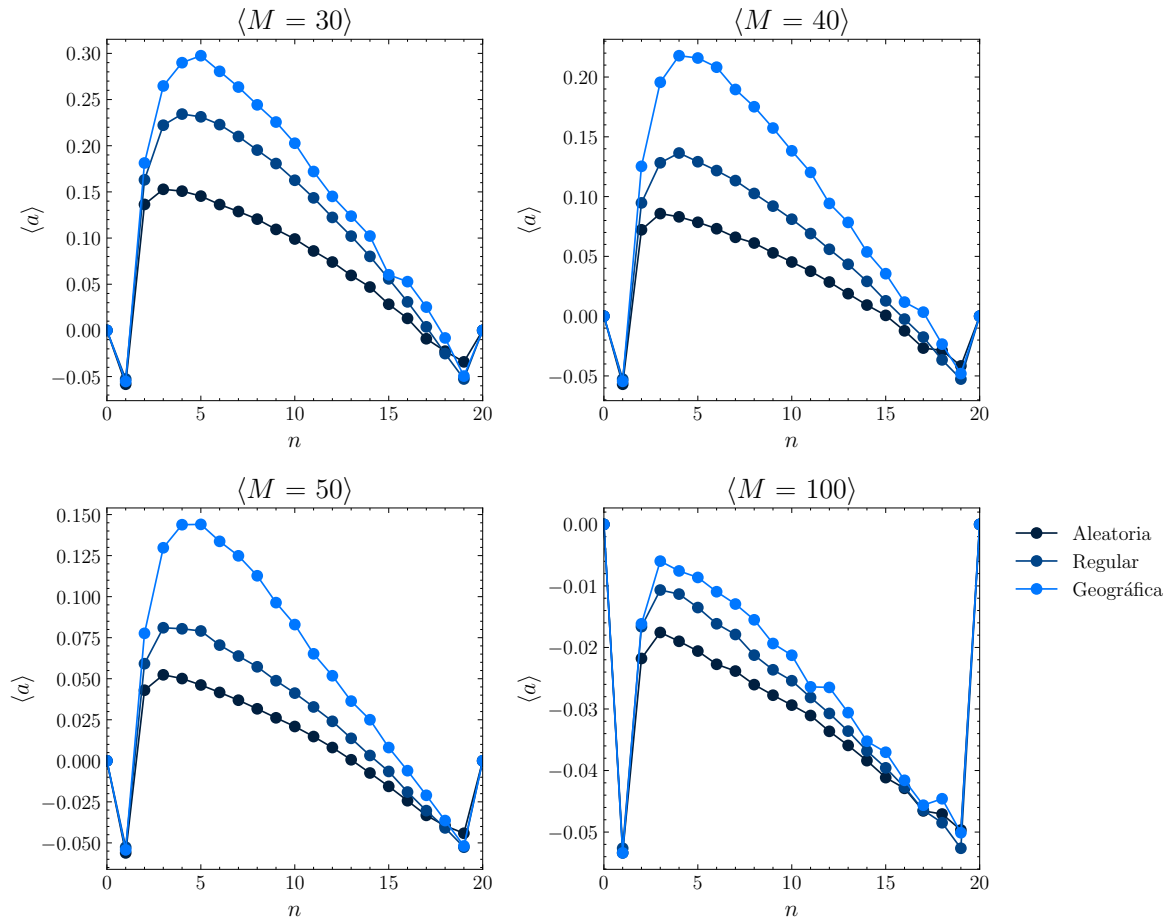


Figura 3.16: Comparación de la asortatividad en función de n para $\nu = 2,5$ y las distintas arquitecturas de red, con $\langle M \rangle \in \{30, 40, 50, 100\}$. Se observa que la asortatividad es mayor en redes geográficas, lo que indica que la dinámica poblacional tiende a formar más fácilmente núcleos o grupos de individuos en redes geográficas que tienen una estructura espacial a la hora de establecer los enlaces.

Capítulo 4

Sistema tipo presa-depredador

En los capítulos previos se han estudiado sistemas de una sola especie, en los cuales la dinámica poblacional se ha considerado de manera aislada. Sin embargo, existen sistemas con más de una especie, donde la interacción entre ellas hace que la dinámica de cada una afecte a la otra y viceversa. Existen tres tipos principales de interacción [9]:

- Presa-depredador: si la tasa de crecimiento de una población disminuye debido al aumento de la población de otra.
- Competencia: si la tasa de crecimiento de cada especie disminuye.
- Mutualismo: si la tasa de crecimiento de ambas poblaciones aumenta.

A continuación, y a lo largo de este capítulo, se analizarán sistemas de tipo presa-depredador, compuestos por dos especies que interactúan entre sí.

4.1. Sistema continuo

Alfred J. Lotka y Vito Volterra propusieron, de manera independiente, un modelo para describir la dinámica de dos especies que interactúan entre sí [10, 11, 46]. Si $x(t)$ y $\rho(t)$ representan la densidad de presas y depredadores, respectivamente, en el tiempo t , entonces el modelo de Lotka-Volterra se expresa como [9]:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(A - B\rho), \\ \frac{d\rho}{dt} &= \rho(Cx - D),\end{aligned}\tag{4.1}$$

donde A , B , C y D son constantes positivas. Las suposiciones del modelo son:

1. La presa, en ausencia de depredadores, crece exponencialmente, representado por el término Ax en la Ec. (4.1).
2. El efecto de los depredadores es reducir la tasa de crecimiento per cápita de las presas, por un factor proporcional a la densidad de ambas especies, representado por el término $-Bx\rho$.
3. En ausencia de presas, la densidad de depredadores decae exponencialmente, representado por el término $-D\rho$.
4. La contribución de las presas al crecimiento de los depredadores es proporcional a su propia densidad y a la de los depredadores, representado por el término $Cx\rho$.

4.1.1. Modelo con dinámica logística

Una limitación del modelo de Lotka-Volterra es que no incluye, entre otras cosas, la competencia intraespecífica ni la limitación de recursos que impone el ambiente. Por ello, se propone introducir una dinámica logística para ambas especies, lo cual asegura que el crecimiento poblacional se vea restringido cuando la densidad se aproxima a la capacidad de carga.

El modelo presa-depredador con dinámica logística propuesto se escribe como:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \lambda[x(1-x) - \gamma x\rho], \\ \frac{d\rho}{dt} &= \nu x\rho(1-\rho) - \mu\rho,\end{aligned}\tag{4.2}$$

donde:

- El crecimiento de la población de presas está modelado por el término $\lambda x(1-x)$, que representa la necesidad de una densidad positiva de presas y la disponibilidad de espacio o recursos para su reproducción.
- El crecimiento de los depredadores está representado por el término $\nu x\rho(1-\rho)$, que considera tanto la densidad de presas como la saturación de la población depredadora.

Las constantes positivas ν , μ , λ y γ son parámetros del sistema y representan las tasas de nacimiento o mortalidad de depredadores y presas, según el caso.

Puntos de equilibrio

Para encontrar los puntos de equilibrio del sistema (x^*, ρ^*) , se igualan a cero las derivadas de la Ec. (4.2), obteniendo el sistema de ecuaciones no lineales:

$$\begin{aligned}\lambda[x^*(1-x^*)-\gamma x^*\rho^*] &= 0, \\ \nu x^*\rho^*(1-\rho^*)-\mu\rho^* &= 0.\end{aligned}\tag{4.3}$$

Los equilibrios no triviales se obtienen como:

$$\begin{aligned}x^* &= \frac{1-\gamma+\sqrt{(\gamma-1)^2+\frac{4\gamma}{\nu}}}{2}, \\ \rho^* &= \frac{1+\gamma-\sqrt{(\gamma-1)^2+\frac{4\gamma}{\nu}}}{2\gamma}.\end{aligned}\tag{4.4}$$

Es posible demostrar que si $\gamma > 0$ y $\nu > 0$, entonces $x^* > 0$. Además, si $\gamma > 0$ y $\nu > 1$, entonces $x^* > 1$. A partir de la Ec. (4.3), se verifica que para $\gamma > 1$, se cumple que $x^* \in (0, 1)$ si y sólo si $\rho^* \in (0, 1)$. Por tanto,

$$\gamma > 1, \nu > 1 \Rightarrow x^* \in (0, 1), \text{ y } \rho^* \in (0, 1).$$

Esto garantiza que las densidades poblacionales se mantengan dentro de un rango realista.

Estabilidad y frecuencia de oscilación

Para estudiar la estabilidad y encontrar la frecuencia de oscilación del sistema cerca del equilibrio, se calcula el sistema lineal asociado al sistema dinámico de la Ec. (4.2).

Si expresamos dicho sistema como:

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{u}),\tag{4.5}$$

con

$$\mathbf{u} = \begin{pmatrix} x \\ \rho \end{pmatrix} \quad \text{y} \quad \mathbf{F}(\mathbf{u}) = \begin{pmatrix} \lambda(x(1-x)-\gamma x\rho) \\ \nu x\rho(1-\rho)-\mu\rho \end{pmatrix},\tag{4.6}$$

entonces el Jacobiano \mathbf{J} del sistema se define como:

$$\mathbf{J} = \nabla \mathbf{F}(\mathbf{u}) = \begin{pmatrix} \partial_x F_1 & \partial_\rho F_1 \\ \partial_x F_2 & \partial_\rho F_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda(1-2x-\gamma\rho) & -\lambda\gamma x \\ \nu\rho(1-\rho) & \nu x(1-2\rho)-\mu \end{pmatrix}.\tag{4.7}$$

Sean $T = \text{Tr}[\mathbf{J}(x^*, \rho^*)]$ y $D = \det[\mathbf{J}(x^*, \rho^*)]$ la traza y el determinante de la matriz jacobiana evaluada en el punto de equilibrio, respectivamente. Los valores propios de

\mathbf{J} , para este sistema bidimensional, son:

$$\Lambda_{1,2} = \frac{T}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{T}{2}\right)^2 - D}. \quad (4.8)$$

Si se asume que los valores propios son complejos (es decir, $D > (T/2)^2$), entonces:

- El punto de equilibrio es estable si y sólo si $\text{Re}(\Lambda_i) < 0$ para $i = 1, 2$, lo que ocurre cuando $T < 0$.
- La frecuencia de oscilación es $\omega = \text{Im}(\Lambda_1) = \text{Im}(\Lambda_2)$, ya que los valores propios son conjugados complejos. En particular,

$$\omega_{CM} = \sqrt{D - \left(\frac{T}{2}\right)^2}. \quad (4.9)$$

En la Fig. (4.1) se muestra la dinámica del sistema presa-depredador continuo con dinámica logística modelado por la Ec. (4.2), para los parámetros $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 9$. Se observa que las soluciones presentan oscilaciones alrededor del punto de equilibrio $(x^*, \rho^*) \approx (0,122, 0,088)$, obtenido al sustituir los parámetros en la Ec. (4.4). La frecuencia de dichas oscilaciones, para perturbaciones cercanas al equilibrio, es $\omega_{CM} \approx 0,937$, de acuerdo con la Ec. (4.9).

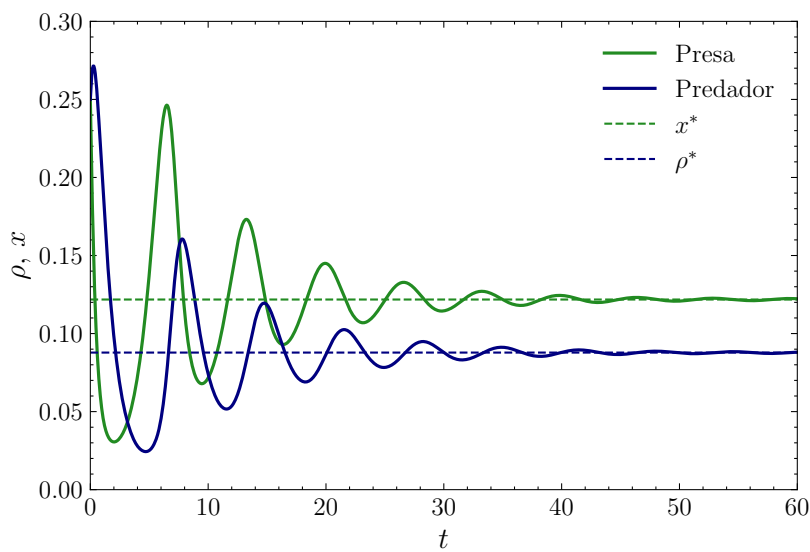


Figura 4.1: Dinámica del sistema presa-depredador con dinámica logística modelado por la Ec. (4.2) para los parámetros $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 9$. Se observa que las soluciones oscilan alrededor del punto de equilibrio $(x^*, \rho^*) \approx (0,122, 0,088)$.

4.2. Dinámica estocástica

En esta sección, se propone una variante estocástica del modelo presa-depredador que interactúan entre sí. En esta variante la población de la presa se modela como una variable continua, mientras que los depredadores se representan mediante un número discreto de individuos que evolucionan según reglas estocásticas. Este análisis permite capturar fluctuaciones inherentes a los procesos de nacimiento y muerte en sistemas poblacionales tipo presa-depredador con bajos números de individuos.

4.2.1. Descripción del modelo

La dinámica del sistema es estocástica markoviana, es decir que el estado del sistema en el tiempo $t + \delta t$ depende únicamente del estado en el tiempo t .

Sea $0 < x(t) < 1$ la densidad poblacional de las presas, y $0 \leq n(t) \leq N$ la cantidad de depredadores en el tiempo t . En las siguientes secciones se detallan las reglas de la dinámica.

Dinámica del depredador

Se considera un sistema de N sitios, numerados como $1, 2, \dots, N$, que pueden estar ocupados por a lo sumo un depredador. Se define la variable binaria $y_i(t)$ como:

$$y_i(t) = \begin{cases} 1, & \text{si el sitio } i \text{ está ocupado en el tiempo } t, \\ 0, & \text{en otro caso.} \end{cases} \quad (4.10)$$

Dado que la densidad de presas es $x(t)$ y hay $n(t)$ sitios ocupados por depredadores, se define la dinámica de los depredadores de la siguiente forma:

- Con probabilidad u se elige un nodo i al azar.
 - Proceso de muerte: si $y_i(t) = 1$, entonces $y_i(t + \delta t) = 0$ con probabilidad p_μ .
 - Proceso de inmigración espontánea: si $y_i(t) = 0$, entonces $y_i(t + \delta t) = 1$ con probabilidad $p_\alpha \ll p_\mu$.
- En otro caso (con probabilidad $1 - u$), se eligen dos sitios al azar, en orden, i y j .
 - Proceso de nacimiento: si $y_i(t) = 1$, $y_j(t) = 0$, entonces $y_i(t + \delta t) = y_j(t + \delta t) = 1$ con probabilidad $p_\nu x(t)$.

En cualquier otro caso, $y(t + \delta t) = y(t)$.

Al igual que en los capítulos anteriores, en cada iteración el tiempo se incrementa en una cantidad $\delta t = \Delta t / N$, de manera que en N iteraciones el tiempo se incrementa

en una cantidad Δt . Se definen las frecuencias de inmigración, muerte y nacimiento como

- $\alpha = up_\alpha/\Delta t$,
- $\mu = up_\mu/\Delta t$,
- $\nu = (1 - u)p_\nu/\Delta t$,

respectivamente.

Dinámica de la presa

La dinámica de la presa también se implementa de forma discreta en el tiempo. Es decir, dada una densidad $x(t')$ de presas y $n(t')$ depredadores en el tiempo t' , se calcula la densidad $x(t + \delta t)$ mediante una ecuación diferencial inspirada en el modelo logístico modificado (ver Ec. 4.2):

$$\frac{dx}{dt} = \lambda \left(x(1 - x) - \gamma x \frac{n(t')}{N} \right), \quad (4.11)$$

donde se considera que $n(t')$ se mantiene constante entre los tiempos t' y $t' + \delta t$.

Se define la cantidad auxiliar:

$$s(t') = 1 - \gamma \frac{n(t')}{N}. \quad (4.12)$$

Entonces, la ecuación diferencial (4.11) puede escribir como

$$\int_{t'}^{t'+\delta t} \frac{dx}{-\lambda' [x(x - s(t'))]} = \int_{t'}^{t'+\delta t} dt = \delta t. \quad (4.13)$$

Existen dos soluciones analíticas dependiendo del valor de $s(t')$ (ver Anexo B para una deducción más detallada):

$$x(t' + \delta t) = \begin{cases} \frac{x(t')}{1 + \lambda' x(t') \delta t} & \text{si } s(t') = 0, \\ \frac{s(t')}{1 + \left(\frac{s(t')}{x(t')} - 1 \right) \exp(-\lambda s(t') \delta t)} & \text{si } s(t') \neq 0. \end{cases} \quad (4.14)$$

4.2.2. Simulación del sistema

En la Fig. (4.2) se observa la dinámica del sistema presa-depredador con dinámica discreta, para los parámetros $N = 100$, $p_\mu = 0,05$, $\mu = 1$, $\nu = 10$, $\alpha = 0,01$, $\lambda = 1$,

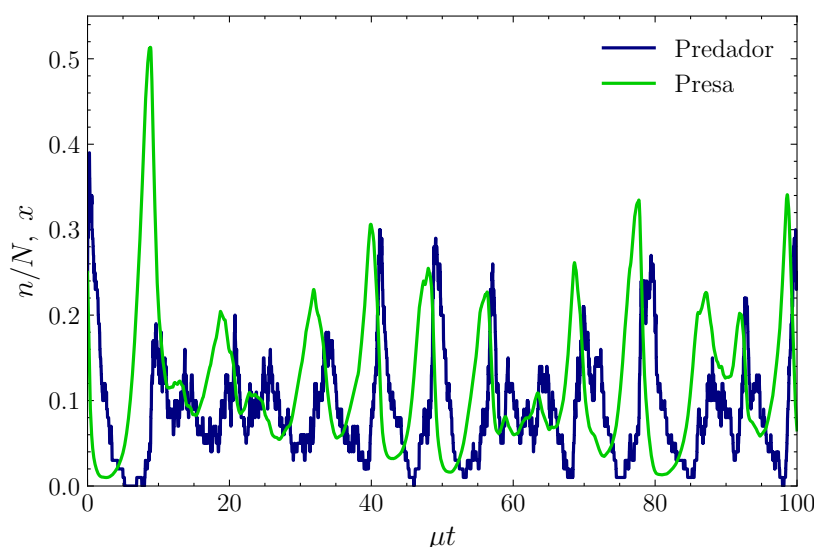


Figura 4.2: Dinámica del sistema presa-depredador con dinámica discreta para los parámetros $N = 100$, $p_\mu = 0,05$, $\mu = 1$, $\nu = 9$, $\alpha = 0,01$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$ y $u = 0,5$.

$\gamma = 10$ y $u = 0,5$. El resto de los parámetros quedan determinados por las frecuencias de muerte y nacimiento. Las condiciones iniciales del sistema, $x(0) = 0,25$, $n(0) = 25$. A diferencia del caso continuo, se observa que el sistema no alcanza un estado estacionario; en cambio exhibe fluctuaciones a lo largo del tiempo debido a su carácter estocástico.

Por otro lado, en la Fig. (4.3) se muestra la dinámica del mismo sistema presa-depredador con dinámica discreta, pero para una población máxima de depredadores $N = 100000$, manteniendo constantes el resto de los parámetros. En este caso, las fluctuaciones se reducen notablemente. Aunque el sistema no alcanza un estado estacionario (dado su carácter estocástico), las fluctuaciones son despreciables en comparación con el caso anterior ($N = 100$), lo que evidencia un cambio drástico en el comportamiento del sistema al considerar poblaciones más pequeñas. Además, se observa que para este régimen, las fluctuaciones se producen en torno a un valor que no coincide con el punto de equilibrio del sistema continuo.

4.3. Ecuación Maestra

Con el fin de comprender la diferencia observada entre el equilibrio del sistema continuo y el discreto, en esta sección se propone una ecuación maestra aproximada para el sistema estocástico presentado en la Sec. (4.2).

Sea $P(n, t)$ la probabilidad de que el sistema tenga n depredadores en el tiempo t . En el mismo sentido que en la Sec. (2.2) donde se presentó la ecuación maestra de la

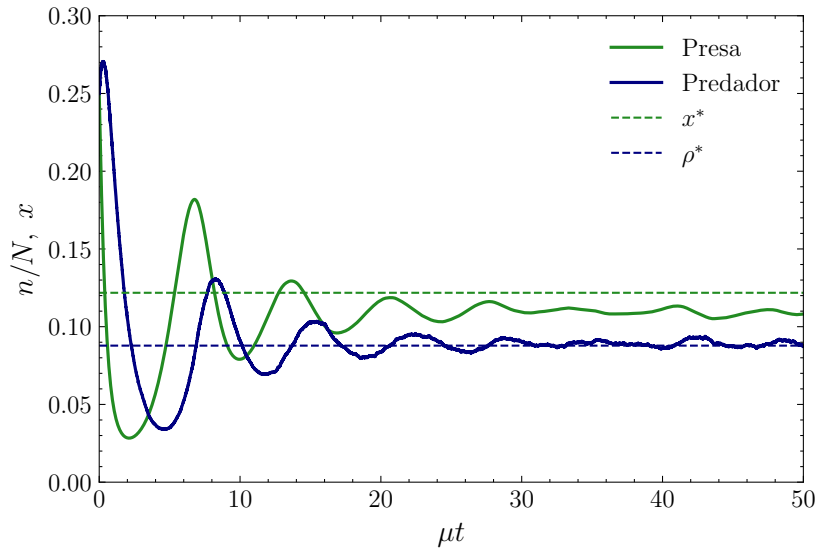


Figura 4.3: Dinámica del sistema presa-depredador con dinámica discreta para los parámetros $N = 100000$, $p_\mu = 0,05$, $\mu = 1$, $\nu = 9$, $\alpha = 0,01$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$ y $u = 0,5$. Las fluctuaciones del sistema se producen alrededor de un valor que no coincide con los valores de equilibrio x^* , ρ^* del sistema continuo (Ec. (4.4)).

Ec. (2.11) y utilizando la dinámica de las presas de *campo medio*¹ del sistema de la Ec. (4.2), escribimos la ecuación maestra del sistema como

$$\begin{aligned} \partial_t P(n, t) = & \left[\alpha(N - n + 1) + \nu x(n - 1) \frac{N - n + 1}{N - 1} \right] P(n - 1, t) + \\ & + \mu(n + 1)P(n + 1, t) - \left[\alpha(N - n) + \nu x n \frac{N - n}{N - 1} + \mu n \right] P(n, t), \quad (4.15) \\ \frac{dx}{dt} = & \lambda \left[x(1 - x) - \gamma x \frac{\bar{n}}{N} \right], \end{aligned}$$

donde se realizó una aproximación al introducir el número medio de depredadores $\bar{n} = \sum_{n=0}^N nP(n, t)$ en lugar de $n(t)$ en la ecuación de la evolución de las presas. El resto de los parámetros representan lo mismo que los utilizados en las Ecs. (2.11) y (4.2).

En la Fig. (4.4) se muestra la evolución de la densidad de presas x y el número medio de depredadores \bar{n} utilizando la Ec. Maestra (4.15) (línea continua), así como de x y n del sistema continuo de la Ec. (4.2). La cantidad máxima de depredadores se fijó en $N = 1000$, y las condiciones iniciales elegidas fueron $x(0) = 0,25$ y $P(n, t) = \delta_{n,100}$. Los parámetros elegidos fueron los mismos que en la Sec. (4.2). Se observa que ambas dinámicas coinciden a tiempo cortos. Las oscilaciones dadas por la ecuación maestra presentan un período mayor (y por lo tanto una frecuencia menor) con respecto a la

¹En este capítulo nos referiremos al sistema o dinámica de campo medio haciendo referencia al sistema continuo de la Sec. (4.1), a pesar de que el mismo no fue obtenido a través de una aproximación de campo medio, tal como se hizo en el Cap. (2).

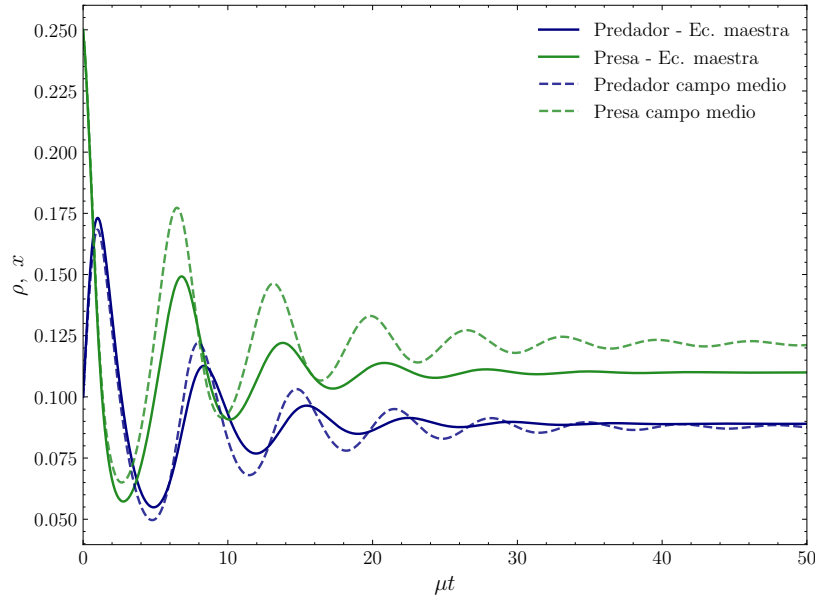


Figura 4.4: Evolución de x y \bar{n} utilizando la Ec. Maestra (4.15) (línea continua) y de x y n del sistema de campo medio de la Ec. (4.2) (línea discontinua) para el sistema con $N = 1000$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, $\alpha = 0,01$ y $u = 0,5$, con condiciones iniciales $x(0) = 0,1$ y $n(0) = 100$.

dinámica del sistema continuo de campo medio. Además, se observa que a tiempos largos, la dinámica tanto de las presas, x , como la del valor medio de los depredadores, \bar{n} , según la ecuación maestra, se estabilizan. Dichos estados estacionarios son diferentes a los valores de x^* y ρ^* de campo medio, en concordancia con lo observado en la Fig. (4.3).

En la Fig. (4.5) se muestra la comparación de la dinámica del sistema estocástico descrito en la Sec. (4.2.1) con los valores de x y \bar{n} provenientes de la solución de la Ec. maestra (4.15), utilizando los mismos parámetros que en el caso anterior. A tiempos cortos, la dinámica estocástica es bien aproximada por los valores de x y \bar{n} provenientes de la ecuación maestra, mientras que para tiempos largos, debido al carácter estocástico del sistema, las variables x y n/N fluctúan alrededor del valor de equilibrio de la ecuación maestra.

En la Fig. (4.6) se muestra el histograma de la cantidad de depredadores n del sistema estocástico. Adicionalmente se presenta la distribución de probabilidad del estado estacionario de la ecuación maestra, $P_{est}(n)$. A pesar de que ambas distribuciones tienen el mismo valor medio, la dispersión del histograma de n es mayor que la dispersión de la distribución de probabilidad $P_{est}(n)$. Esta diferencia puede ser entendida porque la Ec. maestra (4.15) emplea una aproximación en la dinámica de las presas, al considerar a \bar{n} en lugar de $n(t)$.

Se deja como comentario que, supongamos que se conoce la densidad de presas en

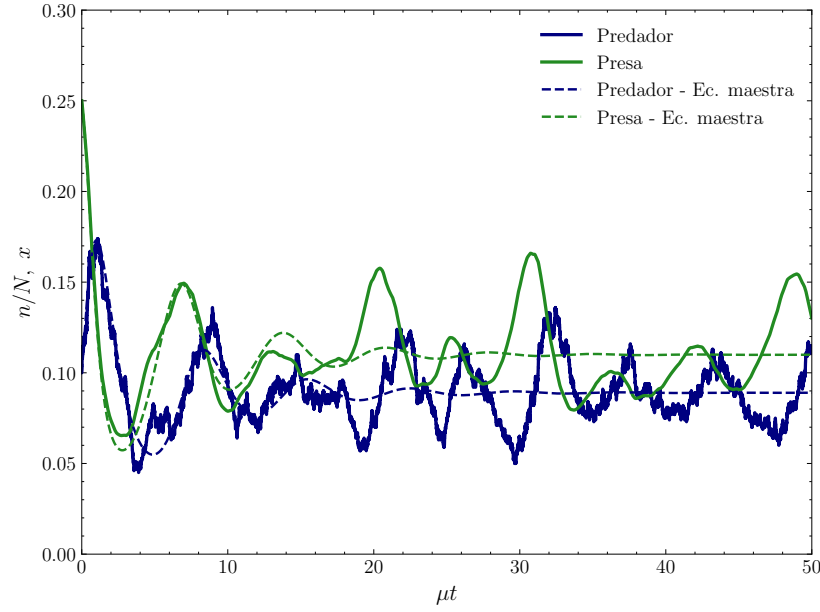


Figura 4.5: Comparación de la dinámica del sistema presa-depredador para $N = 1000$ (línea continua) con la dinámica de la ecuación maestra de la Ec. (4.15) (línea discontinua). A tiempos cortos las dinámicas son similares, y a tiempos largos el sistema discreto fluctúa alrededor del equilibrio de la ecuación maestra planteada, debido a la aleatoriedad de la evolución del sistema. Los parámetros utilizados fueron $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, $\alpha = 0,01$, $p_\mu = 0,1$ y $u = 0,5$.

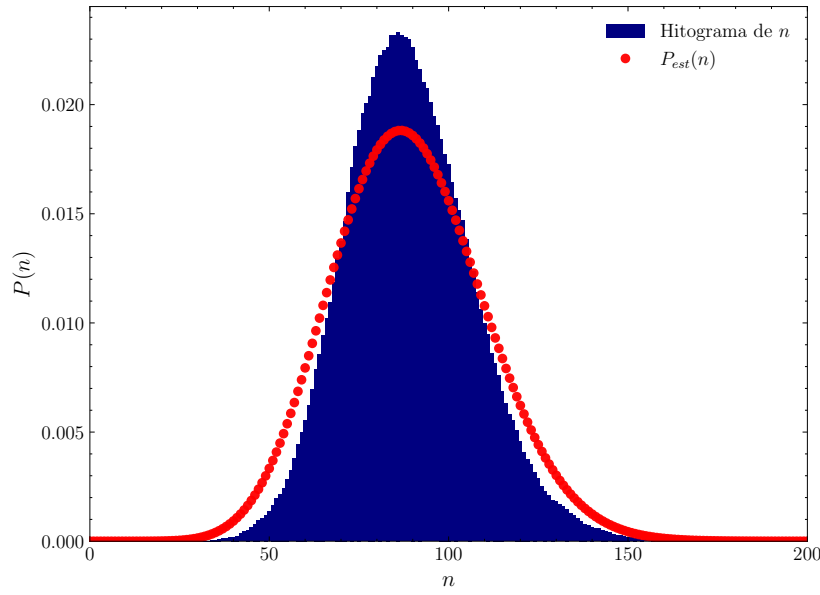


Figura 4.6: Histograma de la cantidad de depredadores n para el sistema estocástico con $N = 1000$ superpuesta con la distribución de probabilidad $P_{est}(n)$ de la ecuación maestra de la Ec. (4.15). Ambas distribuciones tienen el mismo valor medio pero la dispersión del histograma de n es mayor que la dispersión de la distribución de probabilidad.

el estacionario x_{est} , es posible calcular $P_{est}(n)$ como el vecotr del núcleo de la matriz $\bar{\mathbf{f}}$ (ver definición de la Ec. (2.15)) con un valor de $\nu \rightarrow \nu x_{est}$. En este sentido, es menos costoso computacionalmente calcular x_{est} y \bar{n}_{est} para luego hallar $P_{est}(n)$, que resolver la Ec. maestra (4.15) hasta que el sistema llegue al estado estacionario.

4.4. Análisis de las fluctuaciones

Como se ha observado en las Figs. (4.2), (4.3) y (4.5), la dinámica del sistema estocástico presenta fluctuaciones alrededor de un valor medio, el cual está bien descrito por la ecuación maestra dada en de la Ec. (4.15). A partir de las figuras citadas, es posible notar que las fluctuaciones aumentan al disminuir el tamaño del sistema.

4.4.1. Espectro de potencia y Transformada de Fourier

Para caracterizar las fluctuaciones del sistema estocástico se utiliza la transformada de Fourier. Esta, aplicada a una señal temporal continua $g(t)$ se define (a menos de una constante de normalización) como:

$$G(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} g(t)e^{-i\omega t} dt, \quad (4.16)$$

donde ω es la frecuencia angular. Para señales acotadas en un intervalo finito $0 < t < T$, se emplea:

$$\mathcal{G}(\omega) = \int_0^T g(t)e^{-i\omega t} dt. \quad (4.17)$$

Una forma común de estudiar fluctuaciones estacionarias -aquellas que se prolongan indefinidamente pero en las cuales solo se dispone de una muestra finita- es mediante el cálculo del espectro de potencia $S(\omega)$, que se define como

$$S(\omega) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} |\mathcal{G}(\omega)|^2, \quad (4.18)$$

ya que, según el teorema de Parseval, esta expresión da cuenta de cómo se distribuye la varianza de la señal en el espacio de frecuencias.

No obstante, las señales del sistema son discretas. Sea entonces una señal dada por g_0, g_1, \dots, g_M , donde $g_i = g(t_i)$ y $t_i = i\delta t$. En este caso, la discretización de la integral de la Ec. (4.17) se expresa como:

$$\mathcal{G}(\omega) = \sum_{m=0}^M g_m e^{-i\omega t_m} \delta t = \sum_{m=0}^M g_m e^{-i\omega m T/M} T/M, \quad (4.19)$$

donde se ha utilizado que $T = M\delta t$. En este marco, las frecuencias transformadas son discretas, frecuencia angular de muestreo. Para evitar aliasing, se impone:

$$|\omega_k| < \omega_{Ny} = \frac{1}{2\delta t} = \frac{M}{2T}, \quad (4.20)$$

donde ω_{Ny} es la frecuencia de Nyquist, la máxima cuya transformada se puede deter-

minar con precisión. Por lo tanto, $|k| < \frac{M}{4\pi}$, y la Ec. (4.19) toma la forma:

$$\mathcal{G}_k = \frac{T}{M} \sum_{m=0}^M g_m e^{-i2\pi km/N}. \quad (4.21)$$

Así, el espectro de potencias queda definido como:

$$\mathcal{S}_k = \frac{1}{T} |\mathcal{G}_k|^2 = T \left| \frac{1}{M} \sum_{m=0}^M g_m e^{-i2\pi km/N} \right|^2. \quad (4.22)$$

4.4.2. Resultados numéricos

Se computaron los espectros de potencias para la evolución estocástica de las poblaciones de presas y depredadores. Para ello se utilizó la Transformada Rápida de Fourier (FFT, por sus siglas en inglés), implementada en la biblioteca *numpy* de Python.

En la Fig. (4.7), se presentan los espectros de potencias dado por la Ec. (4.22) a partir de promediar 500 simulaciones de sistemas estocásticos independientes con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, con $T = 2000$ cada una de ellas. Además se muestra en el espectro de potencias la frecuencia ω_{CM} , que corresponde a la frecuencia de oscilación del sistema de campo medio cercana al equilibrio, que se obtiene de la Ec. (4.9).

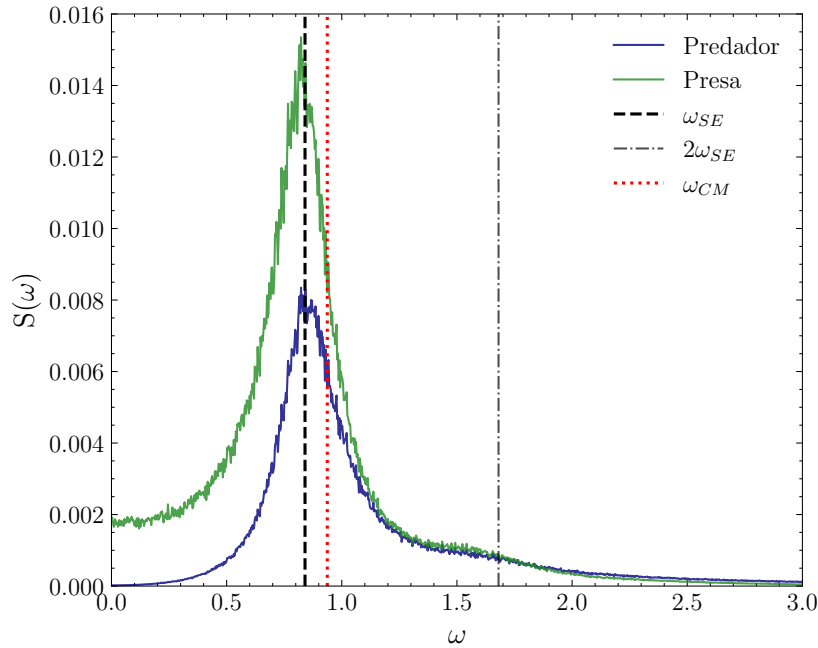


Figura 4.7: Espectro de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, y $T = 2000$, promediada sobre 500 realizaciones. Se observa un máximo en la frecuencia ω_{SE} , menor que la frecuencia de oscilación del sistema de campo medio ω_{CM} . Además, se observa un pico en $2\omega_{SE}$, atribuido a efectos no lineales del sistema.

Se observa que los espectros de potencias de ambas especies, presentan un pico bien definido cuyo máximo se da a una frecuencia ω_{SE} menor a la frecuencia ω_{CM} correspondiente al sistema de campo medio. La presencia de este pico revela la existencia de oscilaciones estocásticas coherentes. El hecho de que el valor del máximo del espectro sea menor que la frecuencia de oscilación del sistema de campo medio había sido notado previamente al comparar la dinámica de dicho modelo con la de campo medio (ver Fig. (4.4)).

Adicionalmente se observa un pico en el espectro de potencias para el doble de la frecuencia máxima, $2\omega_{SE}$. La presencia de este pico en el espectro de potencias es un indicativo de la presencia de efectos no lineales en el sistema, que se manifiestan como oscilaciones de múltiplos de la frecuencia de oscilación ω_{SE} .

Por su parte, en la Fig. (4.8) se muestra el espectro de potencias en escala log-log para altas frecuencias. En este caso, se observa que en esta escala los espectros presentan un comportamiento lineal con pendiente -2 , lo que indica que el espectro de potencias tiene un comportamiento que decae con el cuadrado de la frecuencia, es decir $S(\omega) \sim 1/\omega^2$. Este comportamiento es característico de espectros de potencias de sistemas brownianos o que involucran caminantes al azar. En particular, el sistema descrito por la Ec. (4.2) es un sistema que a cada paso de tiempo puede cambiar la cantidad de depredadores en el sistema de manera aleatoria, lo que puede ser pensado como un caminante al azar, lo que explica el este comportamiento observado a altas frecuencias.

4.4.3. Dependencia de los espectros con N

En la Fig. (4.9) se muestran los espectros de potencias para simulaciones con diferentes tamaños de sistema, $N = \{50, 100, 200, 500\}$. El resto de los parámetros son iguales a los espectros de la Fig. (4.7). Adicionalmente se muestra el valor de ω_{CM} , que corresponde a la frecuencia de oscilación del sistema de campo medio, que no depende de N .

A medida que se aumenta el tamaño del sistema se observa, por un lado, que la frecuencia del máximo del espectro, $\omega_{SE}^{(N)}$, aumenta aproximándose a la frecuencia de oscilación del sistema de campo medio, ω_{CM} . Por otro lado, se observa que el máximo del espectro, $S(\omega_{SE}^{(N)})$ disminuye a medida que aumenta el número del tamaño del sistema. Esto es consistente con el hecho de que a medida que se aumenta el tamaño del sistema se reduce la amplitud de las fluctuaciones, y por lo tanto el valor del espectro de potencias.

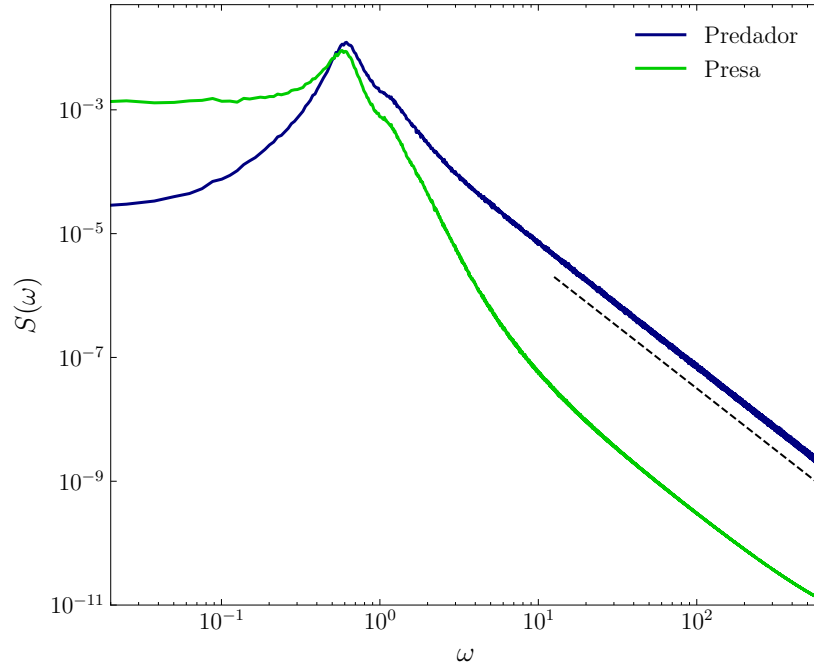


Figura 4.8: Espectro de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, y $T = 2000$ en escala log-log, promediada sobre 500 realizaciones. En línea punteada se observa una función con una pendiente -2 , que es paralela al espectro de potencias del sistema. Es decir, se observa un comportamiento lineal con pendiente -2 , lo que indica que el espectro de potencias decae como $S(\omega) \sim 1/\omega^2$.

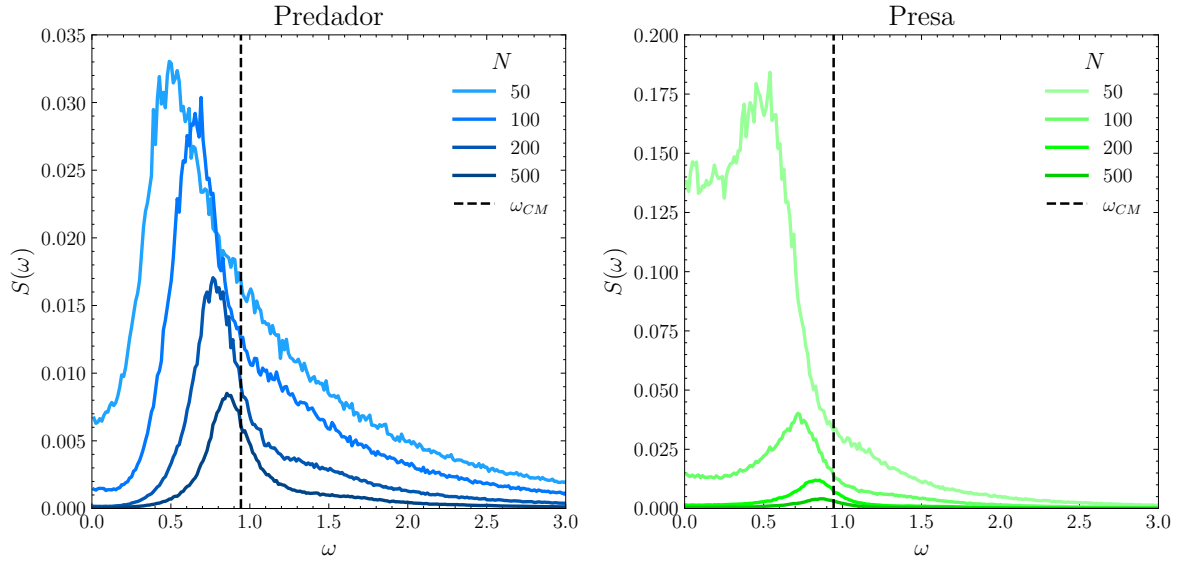


Figura 4.9: Espectros de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = \{50, 100, 200, 500\}$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, y $T = 2000$, promediada sobre 500 realizaciones. Se observa que a medida que se aumenta el tamaño del sistema, la frecuencia del máximo del espectro, $\omega_{SE}^{(N)}$, aumenta aproximándose a la frecuencia de oscilación del sistema de campo medio, ω_{CM} . Por otro lado, se observa que el máximo del espectro, $S(\omega_{SE}^{(N)})$ disminuye a medida que aumenta el tamaño del sistema, N . Esto es consistente con el hecho de que a medida que se aumenta el tamaño del sistema se reduce la amplitud de las fluctuaciones, y por lo tanto el valor del espectro de potencias.

Por último, para sistemas con N pequeño, ($N = 20$, $N = 50$) se observa que el espectro de potencias presenta valores no nulos a bajas frecuencias. Esto indica que el sistema presenta componentes de bajas frecuencias, es decir tiempos prolongados donde las cantidades se mantienen constantes. Esto puede ser atribuido a que a medida que el sistema se hace más pequeño, el valor de $P_{est}(0)$ aumenta, lo que implica que el sistema se extingue más frecuentemente y se mantiene (tanto presas como depredadores) en ese estado por un tiempo prolongado.

4.4.4. Dependencia de los espectros con λ

En la Fig. (4.10) se muestran los espectros de potencias para simulaciones con diferentes valores de $\lambda = \{0,25, 0,5, 1, 2, 4\}$ y $N = 200$. El resto de los parámetros son iguales a los espectros de la Fig. (4.7). Adicionalmente, para cada valor de λ se muestra en línea punteada el valor de $\omega_{SE}^{(200)}$, que corresponde a dicho valor de λ .

Es posible analizar el comportamiento del sistema, de manera cualitativa, en el extremo $\lambda \gg 1$: la dinámica de x es mucho más rápida que el intervalo de tiempo δt , de modo que en cada paso de tiempo, las presas llegan a su estado de equilibrio $x^*(n) = 1 - \gamma n/N$. Entonces sin importar si el depredador cambia o no su densidad en un paso de tiempo, la presa siempre alcanza su nuevo valor de equilibrio rápidamente. El sistema se convierte en una dinámica estocástica que depende únicamente del depredador, perdiendo la interacción que genera las oscilaciones no triviales.

4.4.5. Calidad de los espectros

Para caracterizar los picos presentes en los espectros de potencia obtenidos, se introduce una medida denominada calidad. Si $S(\omega)$ representa el espectro de potencia de una señal con un máximo en ω_{SE} , una forma común de definir la calidad, denominada por Q' , es:

$$Q' = \frac{\omega_{SE}}{\Delta\omega_{SE}}, \quad (4.23)$$

donde $\Delta\omega_{SE}$ es el ancho del pico a la mitad de su altura. Sin embargo, en ciertos espectros las colas del pico no alcanzan dicha altura, lo que impide calcular $\Delta\omega_{SE}$ y, por lo tanto, aplicar esta definición.

Para evitar estos casos, se propone una defición alternativa de calidad, denotada como Q , dada por:

$$Q = \frac{\omega_{SE} S(\omega_{SE})}{\int_0^{\omega_{Ny}} S(\omega) d\omega}, \quad (4.24)$$

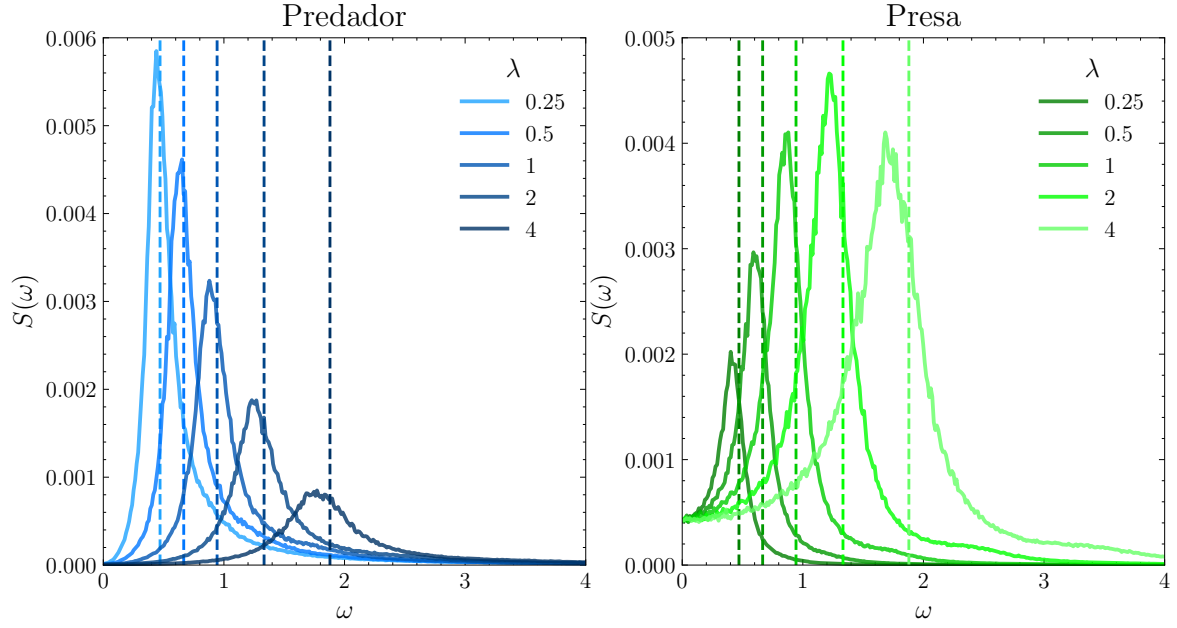


Figura 4.10: Espectros de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = \{0,25, 0,5, 1, 2, 4\}$, $\gamma = 10$ y $\nu = 10$. Se observa que a medida que se aumenta el valor de λ , la frecuencia del máximo del espectro, $\omega_{SE}^{(\lambda)}$, aumenta, aunque la frecuencia ω_{CM} también lo hace.

donde $\omega_{Ny} = M/2T$ es la frecuencia de Nyquist, definida como la frecuencia máxima de muestreo. Para distribuciones gaussianas, ambas definiciones Q y Q' son proporcionales.

En el caso de señales estocásticas que presentan oscilaciones temporales, la calidad constituye una medida del desfase entre las oscilaciones. Una baja calidad indica una rápida pérdida de coherencia, es decir, las oscilaciones se vuelven desfasadas rápidamente. En cambio, una calidad alta refleja una mayor coherencia entre oscilaciones, que se mantienen estables en el tiempo.

Para determinar los valores de ω_{SE} y $S(\omega_{SE})$, se emplea un método de ajuste numérico mediante curvas gaussianas asimétricas, dado que los picos observados en los espectros no son simétricos. En particular se utiliza la función $F(\omega) \propto 2\varphi(\omega)\Phi(\alpha\omega)$, donde $\varphi(\omega)$ es la densidad de probabilidad gaussiana y $\Phi(\alpha\omega)$ es la función de distribución acumulada.

En la Fig. (4.11) se muestra la calidad de los espectros de potencia correspondientes a las poblaciones de las presas y depredadores, evaluadas según la Ec. (4.24), para diferentes valores de N y con $\lambda = 1$. Se observa que la calidad de los espectros aumenta al incrementar el tamaño del sistema. Este comportamiento resulta notable, dado que previamente se había señalado que las oscilaciones disminuyen con el aumento de N , lo que implica una reducción del máximo del espectro $S(\omega_{SE}^{(N)})$. A pesar de ello, la calidad global del espectro crece, lo que indica una mayor coherencia en las oscilacio-

nes. Además, los valores de calidad obtenidos para la presa y el depredador resultan prácticamente indistinguibles.

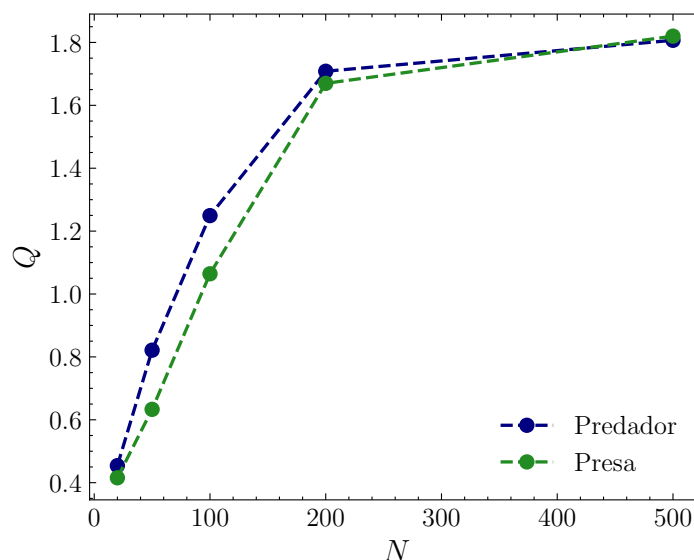


Figura 4.11: Calidad Q obtenidos para los espectros de las presas y depredadores del sistema estocástico discreto con $N = \{50, 100, 200, 500\}$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$ y $\nu = 10$. Se observa que la calidad de los espectros aumenta al aumentar el tamaño del sistema, de modo que las señales poseen más coherencia entre sus oscilaciones al aumentar N .

Finalmente, en la figura (4.12) se muestra la dependencia de la calidad Q con el parámetros λ , manteniendo constante $N = 200$. A diferencia del comportamiento observado con el tamaño del sistema, en este caso la calidad no exhibe una dependencia monótona creciente. En cambio, se observa un máximo para un valor intermedio de λ . Tal como se discutió anteriormente, cuando $\lambda \gg 1$, la dinámica del depredador se vuelve prácticamente independiente de la presa, lo que conlleva la desaparición de las oscilaciones. En consecuencia, se espeta que la calidad del espectro disminuya en este régimen.

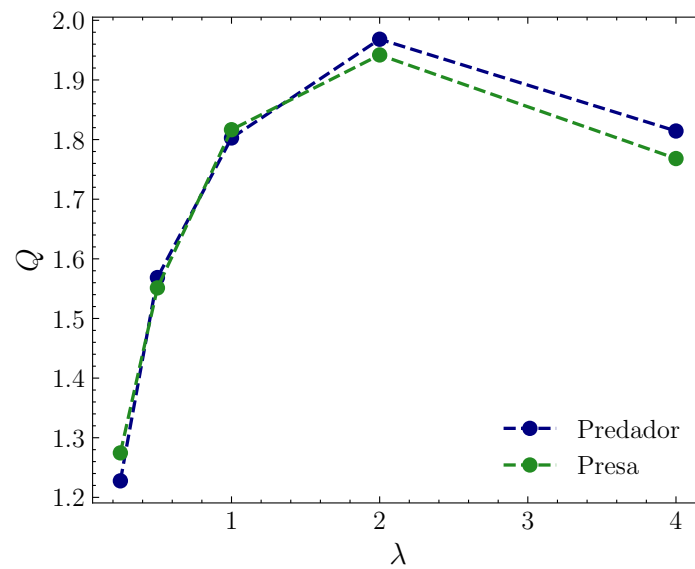


Figura 4.12: Calidad Q obtenidos para los espectros de las presas y depredadores del sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = \{0,25,0,5,1,2,4\}$, $\gamma = 10$ y $\nu = 10$. Se observa que la calidad alcanza un valor máximo para un valor intermedio de λ , y que a medida que se aumenta el valor de λ , la calidad de los espectros comienza a disminuir, debido a que la dinámica del depredador es independiente y se obtienen evoluciones estocásticas, perdiendo las oscilaciones.

Capítulo 5

Conclusiones

El estudio de poblaciones pequeñas es fundamental en ecología y otras disciplinas en las que las fluctuaciones no pueden ignorarse. A diferencia de los sistemas extensos, donde el comportamiento promedio suele ofrecer una buena descripción, en poblaciones reducidas los eventos individuales adquieren un rol determinante: una única muerte o nacimiento puede alterar drásticamente el destino del sistema. Este tipo de situaciones es común en ecosistemas fragmentados, especies en peligro de extinción (como grandes mamíferos) o ambientes donde la capacidad máxima de individuos está limitada espacialmente, como en la ganadería a pequeña escala.

En esta tesis se abordó la dinámica de poblaciones desde una perspectiva estadística, comenzando con un modelo simple de una sola especie en un entorno homogéneo y extendiendo luego el análisis a redes complejas y sistemas con múltiples especies. En todos los casos, la dinámica poblacional fue modelada como un proceso estocástico y markoviano a nivel individual, con eventos de nacimiento, muerte e inmigración. Se consideró que cada sitio de la red podía estar ocupado por un individuo o estar vacío. El espacio de parámetros incluyó las frecuencias de los eventos mencionados y el tamaño del sistema, entendido como la cantidad de sitios disponibles para ocupación.

Modelo de una sola especie

A partir de las tasas de transición entre estados, se obtuvo una expresión explícita para la ecuación maestra, que describe la evolución temporal de la probabilidad de tener cierta cantidad de individuos en el sistema. Con ella, se determinó el estado estacionario del sistema como el núcleo de la matriz de transición. Este resultado permitió caracterizar dicho estado en términos del valor medio poblacional, la probabilidad de extinción y el coeficiente de variabilidad.

Se identificaron dos regiones en el espacio de parámetros: una donde la probabilidad de extinción supera $1/2$, y otra donde es inferior. Se observó que, al reducir el tamaño del sistema, la probabilidad de extinción aumenta, incluso cuando la tasa de nacimiento

es mayor que la de muerte. Este fenómeno muestra que las fluctuaciones estocásticas afectan significativamente la dinámica del sistema. En línea con esto, el coeficiente de variabilidad crece al disminuir la cantidad de sitios disponibles, indicando un aumento de la desviación estándar en la cantidad de individuos debido a dichas fluctuaciones.

También se destacó el papel de la inmigración espontánea como un mecanismo de rescate frente a extinciones, al permitir la reaparición de la especie en contextos adversos.

Para caracterizar estadísticamente la evolución del sistema, se midieron las duraciones de los períodos extintos y persistentes, así como la cantidad de individuos en cada uno de estos estados. En el espacio de parámetros definido por el tiempo de evolución y el número medio de individuos, se identificó una zona donde no se registran evoluciones. En su lugar, al analizar la dispersión de los datos, se observaron dos tipos de dinámicas: unas se extinguen rápidamente, con bajo número medio de individuos; otras perduran durante largos periodos con mayor cantidad de individuos.

Este comportamiento emergente se interpretó mediante una analogía mecánica basada en el formalismo de Fokker–Planck. En esta analogía, la dinámica de la población está gobernada por una fuerza determinista y un ruido asociado a las fluctuaciones estocásticas. A partir de la ecuación maestra se derivó un potencial del cual surge la fuerza determinista. Se encontró que, por encima de un valor crítico de la tasa de nacimiento, el potencial presenta un máximo y un mínimo. Las trayectorias cortas corresponden a aquellas que no superan el máximo y tienden a extinguirse rápidamente, mientras que las largas logran atravesar el máximo debido al ruido, permanecen un tiempo considerable en el mínimo del potencial y eventualmente se extinguen. Este comportamiento desaparece en el límite de campo medio, donde el potencial presenta solo un mínimo y la extinción no ocurre.

Incorporación de redes complejas

La incorporación de redes complejas representó un avance hacia escenarios más realistas. Se analizaron tres tipos de arquitecturas: redes aleatorias, regulares y geográficas. La red influye en la dinámica al afectar el proceso de reproducción mediante las conexiones entre nodos. Se observó que la estructura de la red modifica la relación entre las magnitudes características del sistema, en comparación con el modelo sin red.

Los resultados muestran que la estructura de la red tiene un impacto significativo en la dinámica poblacional. Si bien su influencia es mínima para tasas de nacimiento bajas (ν), a medida que ν aumenta, la conectividad y arquitectura de la red afectan notablemente tanto el valor medio poblacional \bar{n} como la probabilidad de extinción $P(0)$. La introducción del parámetro efectivo ν_{eff} permitió cuantificar esta influencia y comparar directamente con el modelo sin red. Se encontró que $\nu_{\text{eff}}(P(0)) < \nu_{\text{eff}}(\bar{n})$ para valores grandes de ν , lo cual refleja la distinta sensibilidad de estos observables frente

a la estructura subyacente.

Para cuantificar la influencia de la red sobre el agrupamiento de individuos, se utilizó la asortatividad, que mide la correlación entre los estados de los nodos vecinos. Una alta asortatividad indica una distribución condensada en nodos altamente conectados; una baja, una distribución aleatoria. Se observó que las dinámicas producen valores de asortatividad mayores a los esperados aleatoriamente, lo que indica la formación de núcleos de individuos con alta conectividad. Este efecto es más marcado en las redes geográficas, donde la condición espacial de construcción favorece la existencia de clusters densamente conectados. En consecuencia, estas redes generan agrupamientos locales que reducen la probabilidad global de nacimiento, resultando en valores menores de \bar{n} y mayor probabilidad de extinción respecto a redes aleatorias y regulares. Esto subraya que no solo la cantidad de enlaces, sino también su distribución espacial, es crucial para la evolución poblacional. La arquitectura de la red, por tanto, no puede ser ignorada cuando las interacciones locales condicionan los procesos demográficos.

Modelo presa-depredador

El análisis final se centró en un sistema tipo presa-depredador, con interacción a través de un mecanismo de depredación. Se propuso primero un modelo de campo medio para las densidades de ambas especies, que posee un estado estacionario estable con coexistencia en equilibrio.

Luego, se modificó la dinámica del depredador para que sea estocástica e individual, con eventos de nacimiento, muerte e inmigración, y con una baja capacidad de carga. En este caso, el sistema no alcanza un equilibrio debido a la aleatoriedad de los procesos. A pesar de ello, se observó que el valor medio del sistema estocástico no coincide con el del modelo de campo medio cuando la capacidad de carga es pequeña.

Para analizar las fluctuaciones, se calcularon los espectros de potencia de las señales de presa y depredador. En todos los casos se observó un pico en el espectro, lo que indica oscilaciones en el sistema. También se detectaron componentes en el doble de la frecuencia principal, lo que sugiere la presencia de oscilaciones armónicas debidas a la no linealidad del modelo. A altas frecuencias, el espectro decae como el cuadrado de la frecuencia, indicando un comportamiento tipo movimiento browniano: el sistema actúa como un caminante aleatorio en escalas temporales cortas.

Finalmente, se introdujo el concepto de calidad del espectro para cuantificar la coherencia de las oscilaciones. Se observó que la calidad aumenta con el tamaño del sistema, aunque la amplitud de las oscilaciones se vuelve despreciable frente al valor medio de la señal. Además, se identificó un máximo en la calidad del espectro en función del parámetro de nacimiento de la presa.

5.1. Perspectivas futuras

Este trabajo abre varias líneas para investigaciones futuras. Un primer paso natural sería incorporar mecanismos de reproducción más complejos, como la reproducción sexual, que implicaría condiciones adicionales para el nacimiento, por ejemplo, la necesidad de dos individuos cercanos. Esta modificación podría alterar significativamente la dinámica, en especial en redes con baja conectividad o densidad.

Otra extensión posible es incluir múltiples especies que interactúan mediante distintos tipos de relaciones (competencia, mutualismo, etc.), o introducir heterogeneidad en los parámetros individuales (tasas de muerte o reproducción dependientes del sitio, del grado de conexión o del tiempo). También resulta prometedor estudiar redes dinámicas, en las que los enlaces entre nodos evolucionan con el tiempo, de forma adaptativa o aleatoria, representando cambios ambientales o la evolución del comportamiento de los agentes.

Apéndice A

Asortatividad en redes complejas

A.1. Cálculo en distribuciones aleatorias en redes

En esta sección se presenta el cálculo del valor medio de la asortatividad $\langle a \rangle_{(n)}^{\text{Random}}$ en redes con N nodos, y un número medio de enlaces $\langle M \rangle$ y donde se tienen $1 \leq n \leq N$ sitios ocupados elegidos al azar. El grado medio de la red queda determinado por

$$\langle k \rangle = \frac{2\langle M \rangle}{N}. \quad (\text{A.1})$$

En este caso, el valor medio de la asortatividad se puede calcular como

$$\langle a \rangle_{(n)}^{\text{Random}} = \frac{\langle \sum_{ij} A_{ij} x_i x_j \rangle_{(n)} - \langle \sum_{ij} k_i k_j x_i x_j \rangle_{(n)} / 2\langle M \rangle}{\langle \sum_{ij} k_i \delta_{ij} x_i x_j \rangle_{(n)} - \langle \sum_{ij} k_i k_j x_i x_j \rangle_{(n)} / 2\langle M \rangle}. \quad (\text{A.2})$$

Para calcular los términos hacemos los siguientes análisis:

- En primer lugar, para calcular el término $\langle \sum_{ij} A_{ij} x_i x_j \rangle_{(n)}$, es posible interpretarlo como el promedio de que dos nodos ocupados i y j están conectados. Para ello, la cantidad de pares ordenados (i, j) con nodos ocupados es $n(n-1)$ (se debe contar dos veces a cada par) mientras que la probabilidad de que estén conectados es $\langle M \rangle / (N(N-1)/2)$. Por lo tanto, el término $\langle \sum_{ij} A_{ij} x_i x_j \rangle_{(n)}$ se puede escribir como

$$\langle \sum_{ij} A_{ij} x_i x_j \rangle_{(n)} = n(n-1) \frac{\langle M \rangle}{N(N-1)/2} = \frac{2\langle M \rangle}{N} n \frac{n-1}{N-1}. \quad (\text{A.3})$$

- En segundo lugar, el término $\langle \sum_{ij} k_i k_j x_i x_j \rangle_{(n)}$ se puede pensar como el producto de la cantidad de enlaces que tiene el nodo i y j , es decir, $k_i k_j$, dado que ambos nodos están ocupados. Así se tiene que

$$\langle \sum_{ij} k_i k_j x_i x_j \rangle_{(n)} = n^2 \langle k \rangle_{(n)}^2, \quad (\text{A.4})$$

pues hay n^2 términos en la suma, y el valor medio de k_i es $\langle k \rangle_{(n)}$, dado que la distribución de los nodos ocupados es aleatoria. Utilizando la Ec. (A.1) se puede escribir

$$\left\langle \sum_{ij} k_i k_j x_i x_j \right\rangle_{(n)} = n^2 \left(\frac{2\langle M \rangle}{N} \right)^2. \quad (\text{A.5})$$

- Por último, el término $\langle \sum_{ij} \delta_{ij} x_i x_j \rangle_{(n)}$ es simplemente

$$\left\langle \sum_{ij} k_i \delta_{ij} x_i x_j \right\rangle_{(n)} = \left\langle \sum_i k_i x_i^2 \right\rangle_{(n)} = n \langle k \rangle_{(n)}. \quad (\text{A.6})$$

Nuevamente, utilizando la Ec. (A.1) se puede escribir

$$\left\langle \sum_{ij} k_i \delta_{ij} x_i x_j \right\rangle_{(n)} = n \left(\frac{2\langle M \rangle}{N} \right). \quad (\text{A.7})$$

De esta manera, colocando los términos en la expresión de la Ec. (A.2), y simplificando un $2\langle M \rangle n/N$ de cada uno de los términos, se obtiene que el valor medio de la asortatividad es

$$\langle a \rangle_{(n)}^{\text{Random}} = \frac{n(n-1)/(N-1) - n/N}{1 - n/N}, \quad (\text{A.8})$$

de donde finalmente

$$\langle a \rangle_{(n)}^{\text{Random}} = -\frac{1}{N-1}. \quad (\text{A.9})$$

Apéndice B

Sistema depredador-presa

B.1. Dinámica de la presa

La dinámica de la presa es discreta, es decir la dinámica retorna una secuencia de valores $x(t'), x(t' + \delta t), x(t' + 2\delta t), \dots$. Si en el tiempo t' la presa tiene una densidad $x(t')$ y en el sistema hay $n(t')$ depredadores, entonces la densidad de presas en el tiempo $t' + \delta t$ está determinada por la ecuación diferencial

$$\frac{dx}{dt} = \lambda \left(x(1 - x) - \gamma x \frac{n(t')}{N} \right), \quad (\text{B.1})$$

donde $n(t')$ se mantiene constante en el intervalo de tiempo $[t', t' + \delta t]$.

Sea $s(t') = 1 - \gamma \frac{n(t')}{N}$, entonces la ecuación anterior se puede reescribir como

$$\int_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} \frac{dx}{x(x-s)} = -\lambda \int_{t'}^{t'+\delta t} dt = -\lambda \delta t. \quad (\text{B.2})$$

Para resolver la integral del lado izquierdo de la Ec. (B.2), tenemos tres casos posibles:

1. Si $s(t') = 0$, entonces la integral se reduce a

$$-\lambda \delta t = \int_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} \frac{dx}{x^2} = -\frac{1}{x} \Big|_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} = \frac{1}{x(t')} - \frac{1}{x(t' + \delta t)}, \quad (\text{B.3})$$

de donde se obtiene que

$$x(t' + \delta t) = \frac{x(t')}{1 + \lambda \delta t x(t')}. \quad (\text{B.4})$$

Notar que los límites son

$$\lim_{\delta t \rightarrow 0} x(t' + \delta t) = x(t'),$$

$$\lim_{\delta t \rightarrow \infty} x(t' + \delta t) = 0,$$

lo que indica que la presa se acerca al equilibrio $x = 0$.

2. Si $s(t') := s > 0$ se tiene que el sistema dinámico $\dot{x}/\lambda = -x(x - s)$ tiene dos equilibrios con $x \geq 0$: $x^* = 0$ y $x^* = s$. En la Fig. (B.1) se muestra el diagrama de fase para este caso, con $s = 1,5$. En él se observan que los puntos de equilibrio son $x = 0$ y $x = s$, siendo el primero un punto de equilibrio inestable y el segundo un punto de equilibrio estable. Esto indica que el sistema tiende a ir hacia el equilibrio $x = s$ cuando $s(t') > 0$, es decir cuando la densidad de depredadores cumple

$$n(t') < \frac{N}{\gamma}.$$

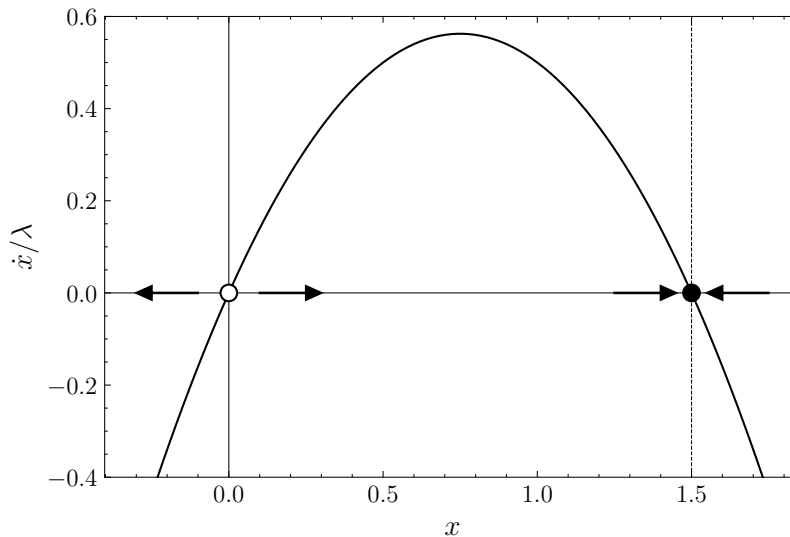


Figura B.1: Diagrama de fase para el sistema dinámico $\dot{x}/\lambda = -x(x - s)$, con $s = 1,5$. Se observan los puntos de equilibrio, $x = 0$ y $x = s$, con la estabilidad de cada uno de ellos.

La integral de la Ec. (B.2) resulta ser

$$\begin{aligned}
-\lambda\delta t &= \int_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} \frac{dx}{x(x-s)} = \int_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} -\frac{1}{s} \left(\frac{1}{x} - \frac{1}{x-s} \right) dx \\
&= -\frac{1}{s} \ln \frac{x}{|x-s|} \Big|_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} \\
&= -\frac{1}{s} \ln \left(\frac{x(t'+\delta t)}{x(t')} \frac{|x(t')-s|}{|x(t'+\delta t)-s|} \right).
\end{aligned}$$

Como $x(t') > 0$, se tienen dos opciones:

- Si $x(t') < s$, entonces $x(t' + \delta t) < s$ y entonces

$$\frac{1}{s} \ln \left(\frac{x(t' + \delta t)}{x(t')} \frac{s - x(t')}{s - x(t' + \delta t)} \right) = \lambda\delta t.$$

De aquí se obtiene que

$$x(t' + \delta t) = \frac{s}{1 + \left(\frac{s}{x(t')} - 1 \right) e^{-s\lambda\delta t}}. \quad (\text{B.5})$$

- Si $x(t') > s$, entonces $x(t' + \delta t) > s$ y entonces

$$\begin{aligned}
\frac{1}{s} \ln \left(\frac{x(t' + \delta t)}{x(t')} \frac{x(t') - s}{x(t' + \delta t) - s} \right) &= \lambda\delta t \\
\Leftrightarrow x(t' + \delta t) &= \frac{s}{1 - \left(1 - \frac{s}{x(t')} \right) e^{-s\lambda\delta t}}. \quad (\text{B.6})
\end{aligned}$$

Notar que en ambos casos, dado que $s > 0$, los límites a orden más bajo son

$$\begin{aligned}
\lim_{\delta t \rightarrow 0} x(t' + \delta t) &= x(t'), \\
\lim_{\delta t \rightarrow \infty} x(t' + \delta t) &= s,
\end{aligned}$$

pues $s > 0$.

3. Si $s(t') := s < 0$ se tiene que el sistema dinámico $\dot{x}/\lambda = -x(x-s)$ tiene sólo un equilibrio con $x \geq 0$: $x^* = 0$. En la Fig. (B.2) se muestra el diagrama de fase para este caso, con $s = -1,5$. En él se observa que el punto de equilibrio es $x = 0$, siendo un punto de equilibrio estable. Esto indica que el sistema tiende a ir hacia el equilibrio $x = 0$ cuando $s(t') < 0$, es decir cuando la densidad de depredadores cumple

$$n(t') > \frac{N}{\gamma}.$$

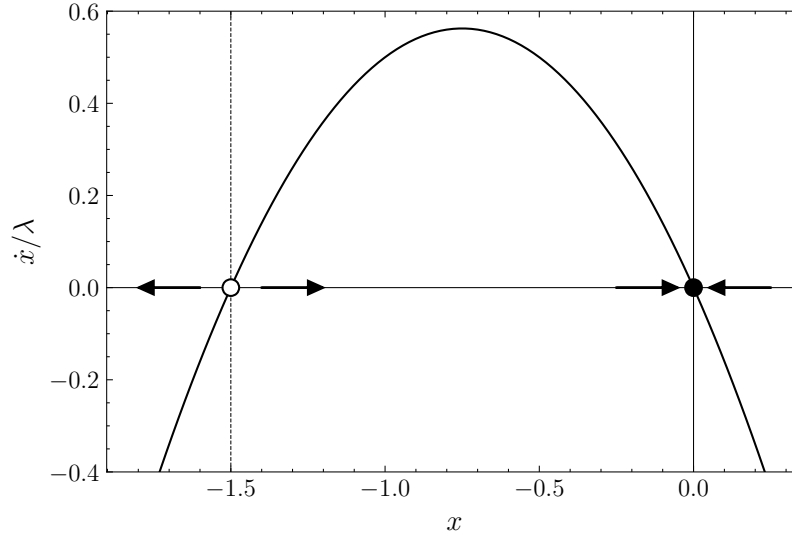


Figura B.2: Diagrama de fase para el sistema dinámico $\dot{x}/\lambda = -x(x-s)$, con $s = -1.5$. Se observa el punto de equilibrio $x = 0$, con la estabilidad del mismo.

La integral de la Ec. (B.2) resulta ser

$$-\lambda\delta t = \int_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} = -\frac{1}{s} \ln \frac{x}{|x-s|} \Big|_{x(t')}^{x(t'+\delta t)} = -\frac{1}{s} \ln \left(\frac{x(t'+\delta t)}{x(t')} \frac{|x(t')-s|}{|x(t'+\delta t)-s|} \right).$$

Como en este caso, $s < 0 < x(t')$, se tiene que $x(t'+\delta t) > 0$ y entonces

$$\frac{1}{s} \ln \left(\frac{x(t'+\delta t)}{x(t')} \frac{x(t')-s}{x(t'+\delta t)-s} \right) = \lambda\delta t,$$

$$\Leftrightarrow x(t'+\delta t) = \frac{-s}{\left(1 - \frac{s}{x(t')}\right) e^{-s\lambda\delta t} - 1}. \quad (\text{B.7})$$

Notar que en este caso, dado que $s < 0$, los límites a orden más bajo son

$$\begin{aligned} \lim_{\delta t \rightarrow 0} x(t'+\delta t) &= x(t'), \\ \lim_{\delta t \rightarrow \infty} x(t'+\delta t) &= 0, \end{aligned}$$

Las expresiones de las Ecs. (B.5), (B.6) y (B.7) son análogas, sin importar el valor de s y de $x(t')$ respecto a s . Finalmente,

$$x(t' + \delta t) = \begin{cases} \frac{x(t')}{1 + \lambda' x(t') \delta t} & \text{si } s(t') = 0, \\ \frac{s(t')}{1 + \left(\frac{s(t')}{x(t')} - 1\right) \exp(-\lambda s(t') \delta t)} & \text{si } s(t') \neq 0. \end{cases} \quad (\text{B.8})$$

Bibliografía

- [1] Turchin, P. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis (mpb-35). En: Complex population dynamics. Princeton university press, 2013.
- [2] Roughgarden, J. Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction, 1979.
- [3] Anderson, R. M., May, R. M. Infectious diseases of humans: dynamics and control. Oxford university press, 1991.
- [4] Castellano, C., Fortunato, S., Loreto, V. Statistical physics of social dynamics. *Reviews of modern physics*, **81** (2), 591–646, 2009.
- [5] Nowak, M. A., Sigmund, K. Evolutionary dynamics of biological games. *science*, **303** (5659), 793–799, 2004.
- [6] Verhulst, P.-F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondence mathématique et physique*, **10**, 113–129, 1838.
- [7] Malthus, T. An essay on the principle of population. En: British Politics and the Environment in the Long Nineteenth Century, págs. 77–84. Routledge, 2023.
- [8] Caswell, H. Matrix population models, tomo 1. Sinauer Sunderland, MA, 2000.
- [9] Murray, J. D. Mathematical biology: I. An introduction, tomo 17. Springer Science & Business Media, 2007.
- [10] Lotka, A. J. Elements of physical biology. Williams & Wilkins, 1925.
- [11] Volterra, V. Variazioni e fluttuazioni del numero d’individui in specie animali conviventi. Società anonima tipografica”Leonardo da Vinci”, 1926.
- [12] Lande, R. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *American Naturalist*, **142** (6), 911–927, 1993.
- [13] Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A. Introduction to Conservation Genetics. 2ª ed^{ón}. Cambridge: Cambridge University Press, 2010.

- [14] Jaramillo-Legorreta, A., Rojas-Bracho, L., Brownell, R. L., Read, A. J., Reeves, R. R., Ralls, K., *et al.* Saving the vaquita: Immediate action, not more data. *Conservation Biology*, **21** (6), 1653–1655, 2007.
- [15] International Rhino Foundation. Rhinoceros sondaicus: Java rhino, 2023. URL <https://rhinos.org/species/javan-rhino/>, accessed: 2025-05-05.
- [16] Trusty, J. L., Clark, J. R., Clark, C. M. Population structure of endemic galápagos island plant species. *Biological Conservation*, **121** (4), 587–597, 2005.
- [17] Levins, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **15** (3), 237–240, 1969.
- [18] Hanski, I., Ovaskainen, O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, **404** (6779), 755–758, 2000.
- [19] Pounds, J. A., Crump, M. L. Amphibian declines and climate disturbance: The case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology*, **8** (1), 72–85, 1994.
- [20] Urban, D., Keitt, T. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology*, **82** (5), 1205–1218, 2001.
- [21] Fortuna, M. A., Bascompte, J. Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, **9** (3), 281–286, 2006.
- [22] Maynard Smith, J. Models in Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1974.
- [23] de Roos, A. M., Persson, L. Population and Community Ecology of Ontogenetic Development. Princeton: Princeton University Press, 2013.
- [24] Cohen, J. E., Briand, F., Newman, C. M. Community food webs: data and theory, tomo 20. Springer Science & Business Media, 2012.
- [25] Williams, R. J., Martinez, N. D. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, **404** (6774), 180–183, 2000.
- [26] Kohn, K. W. Molecular interaction map of the mammalian cell cycle control and dna repair systems. *Molecular biology of the cell*, **10** (8), 2703–2734, 1999.
- [27] Hartwell, L. H., Hopfield, J. J., Leibler, S., Murray, A. W. From molecular to modular cell biology. *Nature*, **402** (Suppl 6761), C47–C52, 1999.

- [28] Bhalla, U. S., Iyengar, R. Emergent properties of networks of biological signaling pathways. *Science*, **283** (5400), 381–387, 1999.
- [29] Amani, A. M., Jalili, M. Power grids as complex networks: Resilience and reliability analysis. *IEEE Access*, **9**, 119010–119031, 2021.
- [30] Háznagy, A., Fi, I., London, A., Nemeth, T. Complex network analysis of public transportation networks: A comprehensive study. En: 2015 International Conference on Models and Technologies for Intelligent Transportation Systems (MT-ITS), págs. 371–378. IEEE, 2015.
- [31] Scharnhorst, A. Complex networks and the web: Insights from nonlinear physics. *Journal of computer-mediated communication*, **8** (4), JCMC845, 2003.
- [32] Newman, M. E. The structure and function of complex networks. *SIAM review*, **45** (2), 167–256, 2003.
- [33] Albert, R., Barabási, A.-L. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of modern physics*, **74** (1), 47, 2002.
- [34] Malik, H. A. Complex network formation and analysis of online social media systems. *Computer Modeling in Engineering & Sciences*, **130** (3), 1737–1750, 2022.
- [35] Mantegna, R. N., Stanley, H. E. Introduction to econophysics: correlations and complexity in finance. Cambridge university press, 1999.
- [36] Garas, A., Argyrakis, P., Havlin, S. The structural role of weak and strong links in a financial market network. *The European Physical Journal B*, **63**, 265–271, 2008.
- [37] Erdos, P., Rényi, A., *et al.* On the evolution of random graphs. *Publ. math. inst. hung. acad. sci*, **5** (1), 17–60, 1960.
- [38] Kauffman, S. A. Metabolic stability and epigenesis in randomly constructed genetic nets. *Journal of theoretical biology*, **22** (3), 437–467, 1969.
- [39] Yang, L.-X., Yang, X., Liu, J., Zhu, Q., Gan, C. Epidemics of computer viruses: a complex-network approach. *Applied Mathematics and Computation*, **219** (16), 8705–8717, 2013.
- [40] May, R. M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton university press, 2019.

- [41] Newman, M. E., Watts, D. J., Strogatz, S. H. Random graph models of social networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, **99** (suppl_1), 2566–2572, 2002.
- [42] Gilbert, E. N. Random plane networks. *Journal of the society for industrial and applied mathematics*, **9** (4), 533–543, 1961.
- [43] Dall, J., Christensen, M. Random geometric graphs. *Physical review E*, **66** (1), 016121, 2002.
- [44] Penrose, M. Random geometric graphs, tomo 5. OUP Oxford, 2003.
- [45] Newman, M. E. Mixing patterns in networks. *Physical review E*, **67** (2), 026126, 2003.
- [46] Lotka, A. J. Undamped oscillations derived from the law of mass action. *Journal of the american chemical society*, **42** (8), 1595–1599, 1920.