

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 - CAB - CNEA)
Dr. Sebastián Bouzat (CAB - CNEA)
Dr. David M. Schneider (Instituto Balseiro - CAB - CNEA)

3 de Junio de 2025

Física Estadística e Interdisciplinaria –
Centro Atómico Bariloche

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

A Martina

Índice de contenidos

Índice de contenidos	ii
Resumen	iv
Abstract	vi
1. Introducción	1
1.1. Objetivos	2
1.2. Estructura de la tesis	2
1.3. Generación de resultados	3
2. Dinámica logística de poblaciones pequeñas	4
2.1. Descripción del modelo	5
2.2. Ecuación maestra	6
2.2.1. Formulación de campo medio	9
2.2.2. Estado estacionario	11
2.2.3. Probabilidad de extinción	13
2.2.4. Valor medio estacionario	15
2.2.5. Coeficiente de variabilidad	18
2.3. Análisis de estados de extinción y activos	19
2.3.1. Duración de períodos extintos	19
2.3.2. Duración de períodos activos	21
2.4. Formalismo de Fokker-Planck	22
2.4.1. De la ecuación maestra a la ecuación de Fokker-Planck	24
3. Dinámica en redes aleatorias	30
3.1. Definiciones generales	31
3.2. Redes aleatorias a estudiar	32
3.2.1. Redes de Erdős-Rényi	32
3.2.2. Redes regulares	33
3.2.3. Redes geográficas aleatorias	34
3.3. Dinámica del modelo	35

3.4. Caracterización estadística de las dinámicas	37
3.4.1. Valor medio de la población \bar{n}	38
3.4.2. Probabilidad de extinción $P(0)$	38
3.4.3. Comparación con el modelo sin estructura de red	40
3.4.4. Comparación entre arquitecturas de red	43
3.5. Asortatividad de redes con dinámica poblacional	46
3.5.1. Resultados	49
3.5.2. Comparación entre arquitecturas	52
4. Sistema presa-depredador	55
4.1. Sistema continuo	56
4.1.1. Modelo con dinámica logística	57
4.2. Dinámica estocástica	59
4.2.1. Descripción del modelo	60
4.2.2. Simulación del sistema	62
4.3. Ecuación maestra	63
4.4. Análisis de las oscilaciones	65
4.4.1. Espectro de potencia y transformada de Fourier	67
4.4.2. Resultados numéricos	68
4.4.3. Dependencia de los espectros con N	70
4.4.4. Dependencia de los espectros con λ	71
4.4.5. Factor de calidad de las oscilaciones	71
5. Conclusiones	76
A. Asortatividad en redes complejas	80
A.1. Cálculo en distribuciones aleatorias en redes	80
B. Sistema depredador-presa	82
B.1. Dinámica de la presa	82
Bibliografía	87
Agradecimientos	91

Resumen

En la presente tesis, se estudió la dinámica de poblaciones formadas por un pequeño número de individuos. 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 evolución 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. Para analizar la influencia de estructuras de redes en la dinámica poblacional, se incorporaron tres tipos de redes aleatorias: redes de Erdős-Rényi, redes regulares y redes geográficas; involucradas 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 también un modelo de dos especies que interactúan a través de un mecanismo de depredación. La dinámica del depredador fue modelada como un proceso estocástico a nivel individual, influenciado por la densidad de presas. Por su parte, la evolución de la presa fue tratada como un proceso determinista entre cada evento de actualización del depredador, utilizando su cantidad instantánea como parámetro externo. 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 aparición de componentes en el doble de dicha frecuencia, debido a la presencia de oscilaciones anarmónicas. En todos los casos, el espectro decae como el cuadrado de la frecuencia, lo que indica que el sistema se comporta como un caminante aleatorio a escalas de tiempos cortas.

Palabras clave: DINÁMICA POBLACIONAL, ECUACIÓN MAESTRA, REDES

ALEATORIAS, OSCILACIONES EN SISTEMAS ESTOCÁSTICOS, ESPECTRO DE
POTENCIA, FACTOR DE CALIDAD

Abstract

In this thesis, we have studied the dynamics of populations formed by a small number of individuals. Unlike large 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 proposed a stochastic model for a single species whose evolution rules were performed at the individual level, through birth, death and immigration events. We found an explicit expression for the master equation and characterized the stationary state. We observed that the probability of extinction increases when the system size is reduced, even in the regime of a high birth rate. We identified two types of population evolution, one that goes extinct quickly with a low average number of individuals, and another that lasts for long periods of time with a larger number of individuals. We used the Fokker-Planck formalism through a mechanical analogy to understand this emergent behavior. To analyze the influence of network structures on population dynamics, we incorporated three types of random networks: Erdős-Rényi networks, regular networks, and geographical networks, involved in the reproduction process of individuals. We observed that the network structure affects the population dynamics, since individuals, instead of being randomly distributed in the network, were mostly found in sites that have high connectivity with each other. This effect was observed in all the studied architectures, mostly in geographical networks, since their spatial construction generates clusters of sites. We also studied a model of two species that interact through a predation mechanism. The dynamics of the predator was modeled as an individual-level stochastic process, influenced by the density of prey. On the other hand, the evolution of the prey was treated as a deterministic process between each update event of the predator, using its instantaneous amount as an external parameter. We analyzed 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 observed the presence of components at double that frequency, due to the occurrence of anharmonic oscillations. 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, QUAL-

ITY FACTOR

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, la epidemiología, la conservación de la biodiversidad, la gestión de recursos naturales, la dinámica social y la teoría de juegos evolutiva [2–5].

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 este tipo de poblaciones, la estocasticidad ambiental incrementa el riesgo de extinción [12]. Además, la pérdida de variabilidad genética reduce sus capacidades de adaptación [13]. Ejemplos de especies afectadas incluyen la vaquita marina (*Phocoena sinus*) [14], el rinoceronte de Java (*Rhinoceros sondaicus*) [15] y la planta astarácea (*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 [18], como es el caso el sapo dorado (*Incilius periglenes*) y la rana arlequín (*Atelopus varius*) 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 modelado realista de sistemas y realizar predicciones más precisas [20, 21].

La dinámica de poblaciones pequeñas también puede ser aplicada en sistemas acoplados con restricciones de recursos. Un ejemplo podría ser un modelo de pastoreo, donde una población de ganado interactúa con la biomasa de pasto.

En resumen, la dinámica de poblaciones representa 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 con un número reducido de individuos, con el objetivo de caracterizar estadísticamente las fluctuaciones que afectan a su evolución.

1.1. Objetivos

El objetivo general de esta tesis es analizar la dinámica de poblaciones pequeñas, es decir, aquellas que contienen un número reducido de individuos, que evolucionan en un ambiente con 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 grandes sistemas. 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 autocontenidos, de manera que en cada uno se presenta el modelo a estudiar, se analizan resultados y se obtienen las conclusiones correspondientes. Si bien la recomendación es seguir el orden en el que 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 capítulo 2 se presenta un modelo estocástico de una sola especie que evolu-

cional sin estructura espacial. Se estudia 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 Fokker-Planck, que permite entender el comportamiento emergente de dos tipos de dinámicas bien diferenciadas.

En el capítulo 3 se estudia la dinámica del modelo de una especie que evoluciona en una red aleatoria. Se analizan tres tipos de redes aleatorias: redes de Erdős-Rényi, 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 mencionadas, se presentan los resultados obtenidos, destacando la influencia estructural de la incorporación de la red en la dinámica poblacional, y analizando la diferencia entre cada una de las arquitecturas.

En el capítulo 4 se estudia un modelo de dos especies que interactúan a través de un mecanismo de depredación. Luego de presentar un modelo estocástico para la dinámica del depredador, se establecen las diferencias con respecto al modelo de presa-depredador determinista de campo medio. Por último, se analizan las fluctuaciones introducidas por el ruido de la dinámica, estudiando el espectro de potencia de las señales de la presa y el depredador. A través de este análisis, se encuentran oscilaciones en una frecuencia característica y componentes en el doble de la frecuencia, lo que sugiere la presencia de armónicos superiores debido a la no linealidad del sistema.

Finalmente, en el capítulo 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 computacionales generadas en el lenguaje de programación Python. Se utilizó la biblioteca NumPy para la generación de números aleatorios y la diagonalización de matrices, y la biblioteca Matplotlib para la visualización de los resultados. Asimismo, para la generación de redes aleatorias se utilizó la biblioteca NetworkX, a excepción de las redes geográficas, que fueron generadas utilizando elementos nativos de NumPy. Por último, se utilizó la biblioteca SciPy para el análisis de los espectros de potencia.

Capítulo 2

Dinámica logística de poblaciones pequeñas

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 importantes, 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 sin distribución espacial, en el cual cada sitio puede estar ocupado por un individuo o encontrarse vacío. La dinámica de ocupación de los sitios está gobernada por tres procesos: nacimiento, muerte e inmigración. 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 densidad 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 encontrarse vacío. Por lo tanto, 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 al azar.
 - **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:** 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, $y(t + \delta t) = y(t)$.

Tomaremos como unidad de tiempo la vida media de un individuo, que denotamos como μ^{-1} , donde μ es la frecuencia del proceso de muerte. En estos términos, se tiene:

$$\frac{1}{\mu} = \frac{N}{u p_\mu} \delta t, \quad (2.2)$$

ya que esta expresión representa el número medio de iteraciones necesarias para que un sitio ocupado pase a estar vacío debido a un proceso de muerte.

En la Figura 2.1 se muestran ejemplos de la dinámica de la población en un sistema de $N = 20$ sitios a lo largo del tiempo t . Los parámetros se fijaron en $p_\mu = 0.2$, $p_\alpha/p_\mu = 0.01$, mientras que se consideraron tres valores diferentes del cociente p_ν/p_μ . Por su parte, se fijaron $u = 0.5$ y $\mu = 1$ tanto para esta simulación como para todas las simulaciones del trabajo, lo que determina la constante de tiempo.

Definimos como $n(t)$ al número de sitios ocupados en el tiempo t , cuya expresión es

$$n(t) = \sum_{i=1}^N y_i(t), \quad (2.3)$$

donde $0 \leq n(t) \leq N$.

En todos los casos, la condición inicial se eligió como $n(0) = 1$, es decir, un único sitio ocupado y el resto vacíos. Además, se fijó la unidad de tiempo como $\mu^{-1} = 1$, lo cual determina el valor de δt como inversamente proporcional al tamaño del sistema.

Observamos 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, es decir, períodos de tiempo donde $n(t) = 0$, lo que implica que no hay sitios ocupados. De este estado, es posible salir gracias a la inmigración, pues $p_\alpha > 0$.

2.2. Ecuación maestra

La dinámica del sistema es estocástica, lo que significa que, en cada instante de tiempo de la simulación, el número de individuos vivos (o sitios ocupados) puede aumentar o disminuir de manera aleatoria. En particular, la probabilidad de que ocurra un nacimiento o una muerte depende de la cantidad de sitios ya ocupados. Por ejemplo, un evento de muerte es más probable cuando el sistema está saturado de individuos, mientras que un evento de nacimiento es más probable cuando existe un equilibrio entre sitios ocupados y desocupados-

Para comprender mejor el rol de estas probabilidades de transición entre estados poblacionales, 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 $P(n, t)$ 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

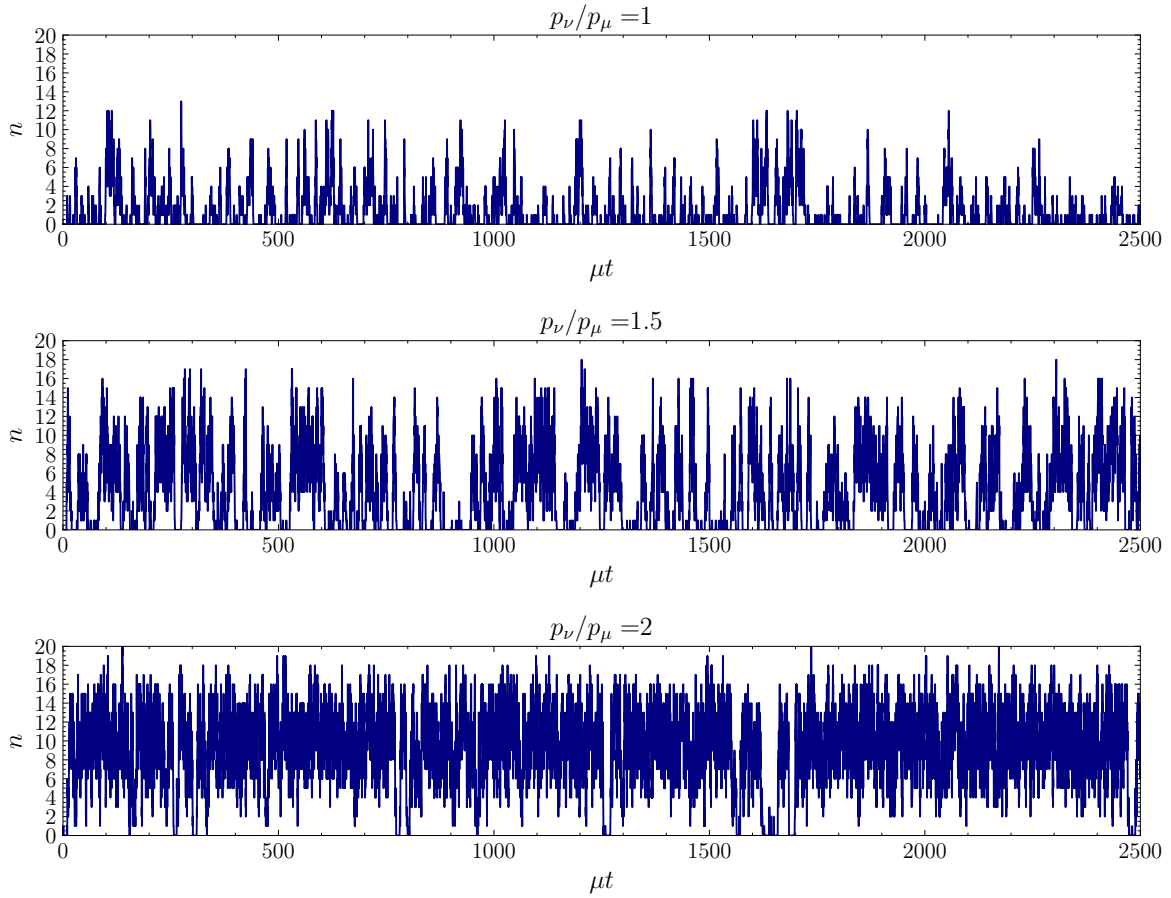


Figura 2.1: Dinámica de la población para diferentes valores de p_ν/p_μ . Los parámetros fijos son $N = 20$, $p_\mu = 0.2$, $p_\alpha/p_\mu = 0.01$ y $u = 0.5$. La condición inicial es $n(0) = 1$. La dinámica fluctúa, debido a su carácter estocástico, alrededor de un valor medio que depende de p_ν/p_μ . En todos los casos, el sistema atraviesa períodos en los que la población se encuentra extinta, es decir, $n(t) = 0$.

número de sitios ocupados en una unidad, las únicas dos tasas de transición no nulas son:

$$T(n+1|n) = up_\alpha \frac{N-n}{N} + (1-u)p_\nu \frac{n}{N} \frac{N-n}{N-1}, \quad n < N \quad (2.4)$$

y

$$T(n-1|n) = up_\mu \frac{n}{N}, \quad n > 0, \quad (2.5)$$

donde:

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

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

$$P(n, t + \delta t) = P(n, t) + \sum_{n'=0}^N [T(n|n')P(n', t) - T(n'|n)P(n, t)], \quad (2.6)$$

que, para este caso específico, se reduce a

$$\begin{aligned} P(n, t + \delta t) - P(n, t) = & T(n|n-1)P(n-1, t) + T(n|n+1)P(n+1, t) \\ & - [T(n+1|n) + T(n-1|n)]P(n, t). \end{aligned} \quad (2.7)$$

Sustituyendo las tasas de transición de las Ecs. (2.4) y (2.5), y realizando un paso al continuo con δt suficientemente pequeño, obtenemos:

$$\begin{aligned} \partial_t P(n, t) \delta t = & \left[up_\alpha \frac{N-n+1}{N} + (1-u)p_\nu \frac{n-1}{N} \frac{N-n+1}{N-1} \right] P(n-1, t) + \\ & + up_\mu \frac{n+1}{N} P(n+1, t) - \left[up_\alpha \frac{N-n}{N} + (1-u)p_\nu \frac{n}{N} \frac{N-n}{N-1} + up_\mu \frac{n}{N} \right] P(n, t). \end{aligned} \quad (2.8)$$

Debido a que en el miembro derecho de la Ec. (2.8) no hay términos de orden δt , se toman las probabilidades p_X del mismo orden, es decir,

$$p_X = \Gamma_X \Delta t, \quad (2.9)$$

donde Γ_X es la tasa o frecuencia del proceso X y

$$\Delta t = N \delta t \quad (2.10)$$

es la cantidad de tiempo necesario para recorrer, en promedio, todos los sitios, proporcional al número de sitios N . Definiendo las frecuencias α, μ, ν para los eventos de inmigración, muerte y nacimiento, respectivamente, se obtiene:

$$\begin{aligned} up_\alpha &= \alpha \Delta t, \\ up_\mu &= \mu \Delta t, \\ (1-u)p_\nu &= \nu \Delta t. \end{aligned} \quad (2.11)$$

En particular, $\mu^{-1} = N \delta t / (up_\mu)$ representa la vida media de un individuo, tal como lo definimos en la Ec. (2.2).

Sustituyendo estas expresiones en la Ec. (2.8) y usando la definición de Δt de la Ec. (2.10), se obtiene la forma final de la ecuación maestra en tiempo continuo:

$$\begin{aligned} \partial_t P(n, t) = & \left[\alpha(N - n + 1) + \nu(n - 1) \frac{N - n + 1}{N - 1} \right] P(n - 1, t) + \\ & + \mu(n + 1) P(n + 1, t) - \left[\alpha(N - n) + \nu n \frac{N - n}{N - 1} + \mu n \right] P(n, t). \end{aligned} \quad (2.12)$$

Esta ecuación describe completamente la evolución estocástica del sistema para cualquier tamaño finito N .

Sean $f_+(n)$ y $f_-(n)$ las tasas o frecuencias de transición de aumentar y disminuir el número de sitios ocupados, respectivamente, definidas como

$$f_+(n) = \alpha(N - n) + \nu n \frac{N - n}{N - 1}, \quad f_-(n) = \mu n, \quad (2.13)$$

De este modo, la ecuación maestra (2.12) se puede escribir como

$$\partial_t P(n, t) = f_+(n - 1) P(n - 1, t) + f_-(n + 1) P(n + 1, t) - [f_+(n) + f_-(n)] P(n, t). \quad (2.14)$$

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

$$\mathbf{P}(t) = \begin{pmatrix} P(0, t) \\ P(1, t) \\ \vdots \\ P(N, t) \end{pmatrix}, \quad (2.15)$$

y $\bar{\mathbf{f}}$ a la matriz de frecuencias de transición del sistema de manera que el sistema de la Ec. (2.14) se puede escribir como

$$\partial_t \mathbf{P}(t) = \bar{\mathbf{f}} \cdot \mathbf{P}(t). \quad (2.16)$$

2.2.1. Formulación de campo medio

Hemos derivado la ecuación maestra en tiempo continuo del sistema estocástico de una especie para un tamaño finito del sistema. En esta sección vamos a derivar la versión de *campo medio* del sistema, es decir la versión determinista que surge al tomar el límite termodinámico $N \rightarrow \infty$.

Si multiplicamos la Ec. (2.12) por n y sumamos sobre todos los sus valores posibles, tenemos que

$$\sum_n n \partial_t P(n, t) = \partial_t \langle n \rangle = \sum_n \{ n f_+(n-1) P(n-1, t) + n f_-(n+1) P(n+1, t) - n [f_+(n) + f_-(n)] P(n, t) \}, \quad (2.17)$$

donde $\langle n \rangle = \sum_n n P(n, t)$ es el promedio realizado sobre todos los posibles estados del sistema. De esta manera, introduciendo la densidad media de individuos del sistema como $\rho = \langle n \rangle / N$, y reindexando los primeros dos términos de la sumatoria adecuadamente en la Ec. (2.17), obtenemos

$$\partial_t \rho = \frac{1}{N} \sum_n [f_+(n) - f_-(n)] P(n, t). \quad (2.18)$$

De este modo, introduciendo las expresiones de las Ecs. (2.13) en (2.18), obtenemos

$$\partial_t \rho = \nu \left\langle \frac{n}{N} \frac{N-n}{N-1} \right\rangle - \mu \rho + \alpha(1 - \rho). \quad (2.19)$$

Al tomar el límite $N \rightarrow \infty$, es posible reemplazar los términos $\langle ng(n) \rangle$ por $\langle n \rangle \langle g(n) \rangle$, para una función g arbitraria, asumiendo que las fluctuaciones del sistema alrededor del número medio de individuos son pequeñas y que las correlaciones pueden ser ignoradas. Como resultado, obtenemos que la dinámica para la densidad de individuos en la aproximación de campo medio, ρ_{CM} , es

$$\partial_t \rho_{CM} = \nu \rho_{CM} (1 - \rho_{CM}) - \mu \rho_{CM} + \alpha(1 - \rho_{CM}). \quad (2.20)$$

Notemos que en la Ec. (2.20) cada uno de los términos se corresponde con los procesos de nacimiento, ponderado por la cantidad de individuos en el sistema y por la cantidad de recursos disponibles en el mismo; por los procesos de muerte, que son proporcionales a la cantidad de individuos; y por los procesos de inmigración, que son proporcionales a la cantidad de sitios disponible en el sistema.

Vamos a analizar los equilibrios del sistema dinámico de la Ec. (2.20). Es decir, queremos hallar el valor de equilibrio ρ_{CM}^* en función del cociente entre la frecuencia de eventos de nacimiento y la frecuencia de eventos de muerte, ν/μ . Tal valor cumple que $\delta_t \rho_{CM}^* = 0$. Para ello analizaremos dos casos por separado:

- Si $\alpha = 0$, entonces el sistema tiene dos equilibrios:

$$\begin{aligned} \rho_{CM}^* &= 0, \\ \rho_{CM}^* &= 1 - \frac{1}{\nu/\mu}. \end{aligned} \quad (2.21)$$

En este caso, el sistema tiene una bifurcación transcítica en $\nu/\mu = 1$, pues el

equilibrio $\rho_{CM}^* = 0$ es estable para $\nu/\mu < 1$, mientras que $\rho_{CM}^* = 1 - 1/(\nu/\mu)$ es estable para $\nu/\mu > 1$.

- Si $\alpha > 0$, entonces el sistema tiene nuevamente dos equilibrios:

$$\rho_{CM,\pm}^* = \frac{(\nu/\mu - \alpha/\mu - 1) \pm \sqrt{(\nu/\mu - \alpha/\mu - 1)^2 + 4(\nu/\mu)(\alpha/\mu)}}{2\nu/\mu}. \quad (2.22)$$

El equilibrio $\rho_{CM,+}^*$ es estable y cumple que $\rho_{CM,+}^* > 0$ para todo ν/μ . En este caso no hay bifurcación.

En la Figura 2.2 se grafica el valor estacionario ρ_{CM}^* en función del parámetro de control ν/μ . Podemos observar que en el caso de $\alpha = 0$ se obtiene una bifurcación transcítica, mientras que en los casos donde $\alpha > 0$, el sistema no presenta ninguna bifurcación.

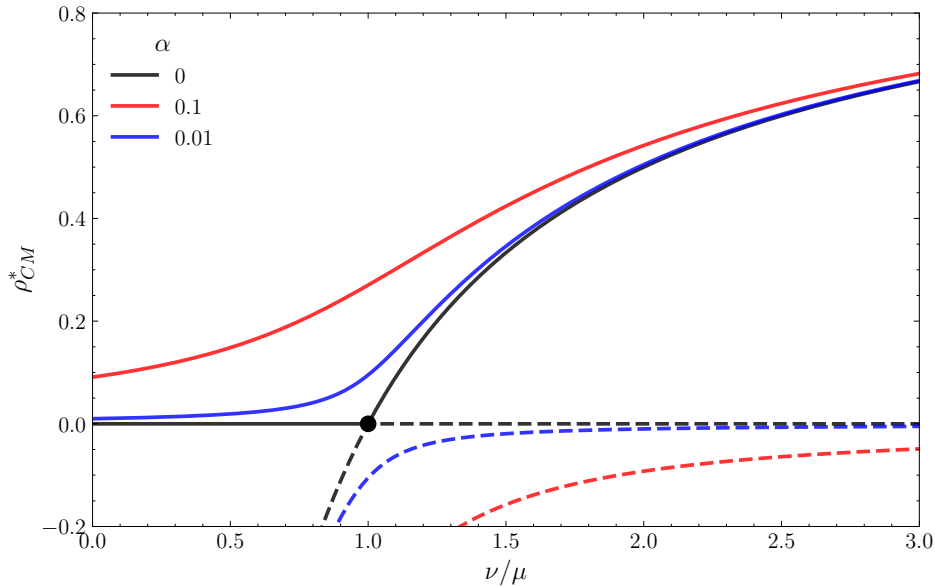


Figura 2.2: Densidad de equilibrio ρ_{CM}^* en función del parámetro de control ν/μ . Se grafican en línea continua, el equilibrio estable y en línea punteada el equilibrio inestable para tres valores de α : $\{0, 0.1, 0.01\}$. En el caso $\alpha = 0$, se observa una bifurcación transcítica en $\nu/\mu = 1$, donde el equilibrio $\rho_{CM}^* = 0$ es estable para $\nu/\mu < 1$, mientras que el equilibrio $\rho_{CM}^* = 1 - 1/(\nu/\mu)$ es estable para $\nu/\mu > 1$. En el caso $\alpha > 0$, el sistema no presenta bifurcación, y el equilibrio $\rho_{CM,+}^*$ es estable para todo valor de ν/μ .

2.2.2. Estado estacionario

Retomando el análisis de la ecuación maestra (2.12), notamos que el sistema de ecuaciones diferenciales parciales (2.16) no es resoluble de manera exacta, incluso para valores de N considerablemente pequeños. En lugar de intentar resolverlo exactamente, a partir de ahora nos enfocaremos en analizar el sistema homogéneo asociado, o, de manera equivalente, en determinar el estado estacionario del sistema.

En el estado estacionario, la probabilidad $P(n, t)$ no depende del tiempo, es decir, $\partial_t P(n, t) = 0$. 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. (2.16) se desprende que:

$$\bar{\mathbf{f}} \cdot \mathbf{P}_{est} = 0. \quad (2.23)$$

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, es decir de dimensión mayor o igual a uno. Dicha condición es equivalente a pedir que la matriz $\bar{\mathbf{f}}$ tenga determinante nulo.

Para ello, notemos que, como la probabilidad debe conservarse, tenemos

$$0 = \partial_t \left[\sum_n P(n, t) \right] = \sum_n [\partial_t P(n, t)] = \sum_n \sum_k \bar{\mathbf{f}}_{n,k} P(k, t). \quad (2.24)$$

Intercambiando las sumatorias,

$$0 = \sum_k \left[\sum_n \bar{\mathbf{f}}_{n,k} \right] P(k, t), \quad (2.25)$$

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

$$\sum_n \bar{\mathbf{f}}_{n,k} = 0. \quad (2.26)$$

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

$$\det \bar{\mathbf{f}} = 0. \quad (2.27)$$

De esta manera, se demuestra que existe un vector no nulo \mathbf{P}_{est} que satisface la Ec. (2.16).

En la Figura 2.3 se muestra el histograma de la variable n , construido a partir de los valores de $n(t)$ obtenidos durante la evolución temporal mostrada en la Figura 2.1, para los tres valores de p_ν/p_μ considerados. Para cada caso, el histograma se construyó contabilizando la frecuencia relativa con la que se visita cada valor de n a lo largo del tiempo. Además, se grafican los valores teóricos de $P_{est}(n)$, obtenidos como el vector

del núcleo de la matriz de transición $\bar{\mathbf{f}}$. La excelente concordancia entre los histogramas y las distribuciones teóricas indica que la ecuación maestra describe correctamente el estado estacionario del sistema.

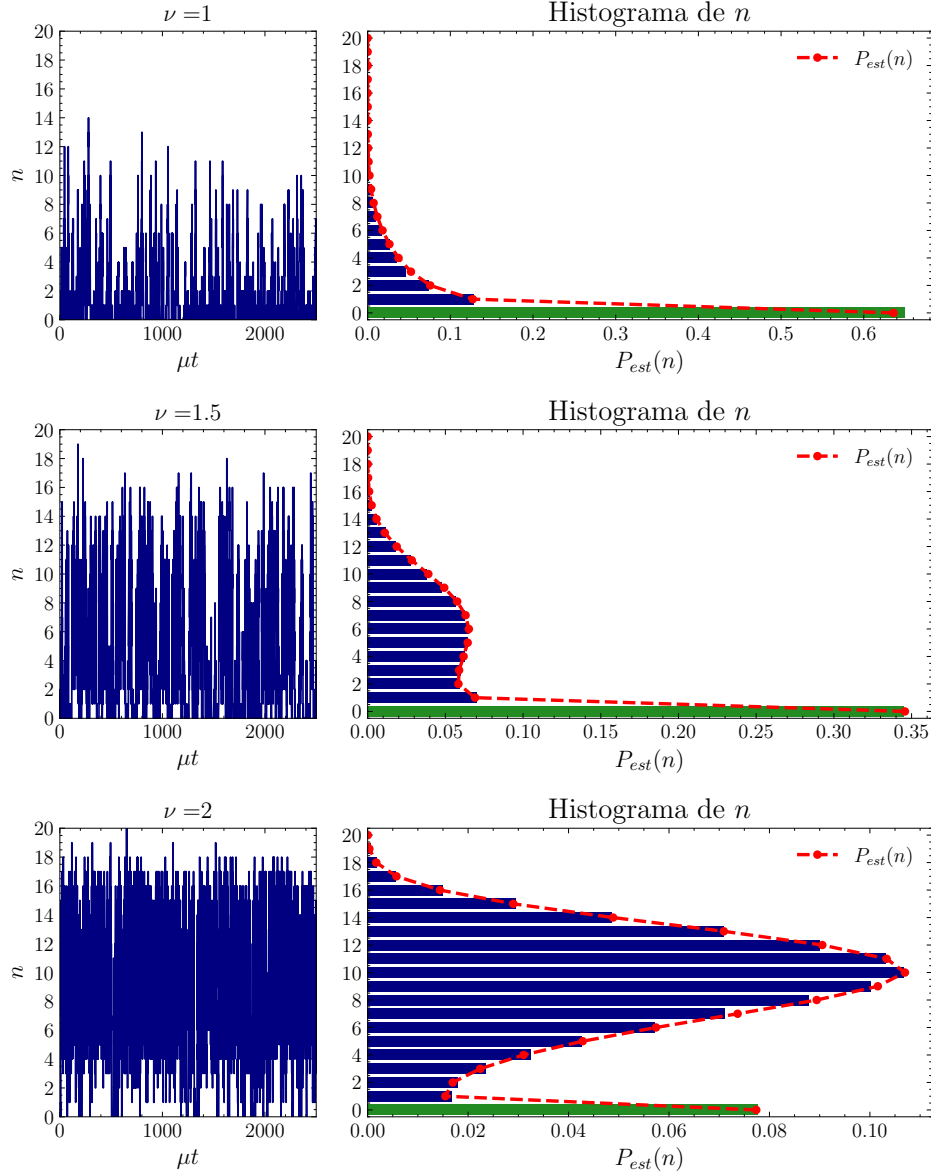


Figura 2.3: Histograma de n a lo largo del tiempo, para los tres valores de ν mostrados en la Figura (2.1), junto con los valores de $P_{est}(n)$ correspondientes dados por el vector del núcleo de la matriz $\bar{\mathbf{f}}$. En los tres casos, el histograma se ajusta a la forma de $P_{est}(n)$, lo que indica que el estado estacionario está perfectamente descrito por la ecuación maestra.

2.2.3. Probabilidad de extinción

Dado que el estado estacionario del sistema está correctamente descrito por la ecuación maestra (2.23), es posible calcular la probabilidad de encontrar al sistema en estado extinguido, a la que denominaremos *probabilidad de extinción*. Por simplicidad,

denotaremos esta probabilidad como

$$P(0) := P_{est}(0). \quad (2.28)$$

En el panel izquierdo de la Figura 2.4 se muestra el valor de $P(0)$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Definimos a $\nu_c(N)$ como el valor de ν para el cual $P(0) = 0.5$, para un determinado N . En el espacio de parámetros (ν, N) , se observan dos fases: una fase de *extinción*, donde $P(0) > 0.5$ (para $\nu < \nu_c(N)$), donde por lo tanto es más probable que el sistema esté extinto que que haya al menos un individuo vivo; y una fase de *persistencia*, donde $P(0) < 0.5$ (para $\nu > \nu_c(N)$), es decir, es más probable que el sistema tenga individuos vivos a que se encuentre extinto. Es posible ver que a partir de un cierto valor de N , $\nu_c(N)$ es muy cercano a cero.

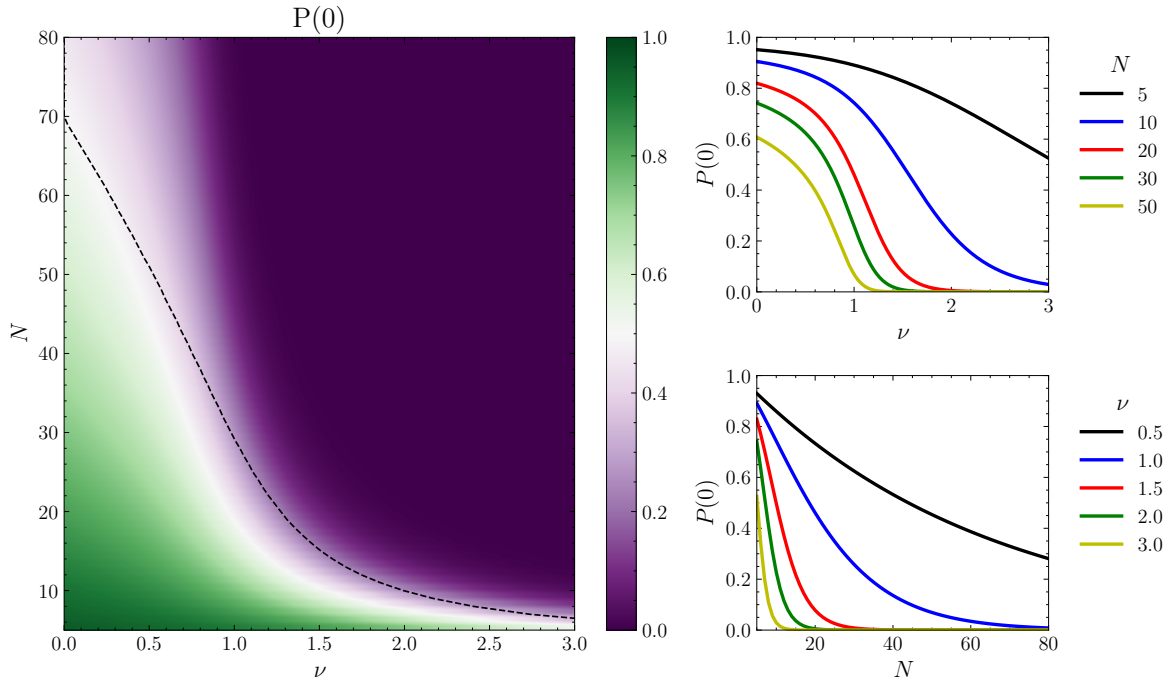


Figura 2.4: Panel izquierdo: valor de $P(0)$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Con línea punteada se muestra el valor de ν_c para el cual $P(0) = 0.5$, marcando dos regiones: para N y ν pequeños, $P(0)$ se vuelve grande, mientras que al aumentar N y ν , $P(0)$ se vuelve pequeño. Paneles derechos: valores de $P(0)$ en función de ν (para N fijo) y de N (para ν fijo).

A su vez, en el panel superior derecho de la Figura 2.4 se muestra la probabilidad de extinción $P(0)$ en función de ν para distintos valores de N . Se observa un cambio de comportamiento significativo al disminuir N . Para valores grandes de N , el valor de $P(0)$ se aproxima a cero para $\nu > 1$, de modo que si la frecuencia de nacimiento es mayor que la de muerte, es más probable que el sistema tenga individuos vivos que que se encuentre extinto. Por otra parte, para valores pequeños de N , la probabilidad de extinción es grande incluso para valores de $\nu > 1$. 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 estado, es necesario esperar hasta que ocurra un proceso de inmigración, constituyendo un período de tiempo que aporta al valor de $P(0)$.

2.2.4. 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

$$\langle n \rangle_{est} = \sum_{n=0}^N n P_{est}(n), \quad (2.29)$$

de manera que $0 \leq \langle n \rangle \leq N$. Para independizarnos del tamaño del sistema, introducimos la densidad de individuos en el estado estacionario, ρ_{est} , como

$$\rho_{est} = \frac{\langle n \rangle_{est}}{N}, \quad (2.30)$$

de manera que $0 \leq \rho_{est} \leq 1$ no depende el tamaño del sistema N .

En el panel izquierdo de la Figura 2.5 se muestra la densidad en el estado estacionario ρ_{est} en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Para valores grandes de ν , el valor de ρ_{est} se incrementa, como es de esperarse. Este comportamiento lo podemos observar en el panel derecho de la Figura 2.5, donde se muestra el valor de ρ_{est} en función de ν para N fijo, junto con su desviación estándar $\sigma_{\rho,est}$. La desviación estándar $\sigma_{\rho,est}$ se define como

$$\sigma_{\rho_{est}}^2 = \frac{\sigma_{n,est}^2}{N} = \frac{\langle n^2 \rangle_{est} - \langle n \rangle_{est}^2}{N}, \quad \langle n^2 \rangle_{est} = \sum_{n=0}^N n^2 P_{est}(n). \quad (2.31)$$

donde $\sigma_{n,est}^2$ es la varianza de la distribución estacionaria de n .

Por otro lado, algo interesante sucede al observar el valor de ρ_{est} en función de N en el panel izquierdo de la Figura 2.5: cuando el tamaño del sistema se vuelve suficientemente pequeño, ρ_{est} se reduce considerablemente, incluso para valores grandes de ν . Al igual que en la sección anterior (ver Figura 2.4), 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 un proceso de inmigración para que el sistema salga de tal estado. Para valores grandes de N , el valor medio ρ_{est} se vuelve independiente de N .

En este punto, resulta relevante preguntarse qué ocurre con el valor medio de indivi-

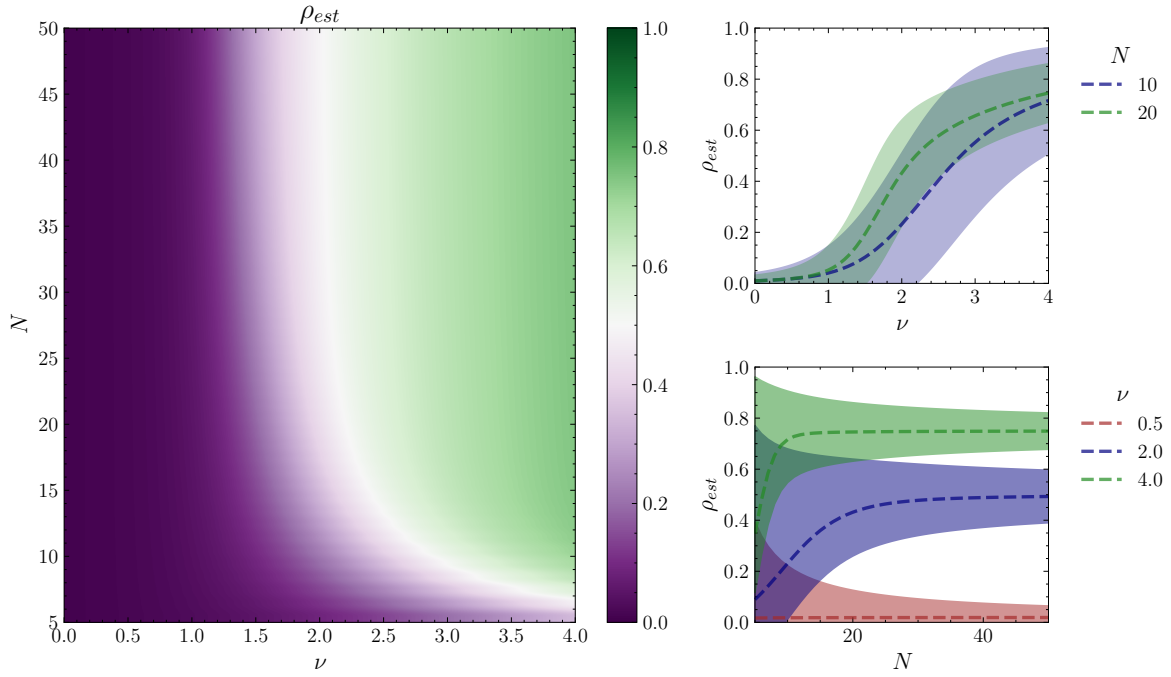


Figura 2.5: Panel izquierdo: valor medio estacionario $\langle n \rangle_{est}$ en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Paneles derechos: dependencia de $\langle n \rangle_{est}$ en función de ν (para N fijo) y de N (para ν fijo), junto con sus desviaciones estándares.

duos durante los períodos en los que el sistema no se encuentra en estado de extinción. Es decir, ¿cuál es el valor medio de n si se descartan los estados en los que $n = 0$? Esta pregunta tiene sentido especialmente en contextos donde el sistema puede reactivarse por procesos de inmigración, o cuando interesa caracterizar la dinámica poblacional activa.

Para ello, se define una nueva densidad promedio, condicionada a que el sistema esté activo (es decir, $n > 0$). Esta se obtiene reescalando la distribución estacionaria para que solo considere los estados con $n \geq 1$. Denotamos a esta *densidad de períodos activos* como

$$\langle n \rangle_{act} = \sum_{n=1}^N n P_{act}(n), \quad (2.32)$$

donde la distribución condicional se define como

$$P_{act}(n) = \frac{P_{est}(n)}{1 - P_{est}(0)}, \quad (2.33)$$

para $1 \leq n \leq N$, y cumple que $\sum_{n=1}^N P_{act}(k) = 1$. Esta construcción permite calcular propiedades estadísticas del sistema en su régimen activo (cuando hay una cantidad no nula de individuos vivos), excluyendo los períodos de extinción total. Al igual que antes, para independizarnos del tamaño del sistema, definimos la densidad de los períodos activos como

$$\rho_{act} = \frac{\langle n \rangle_{act}}{N}. \quad (2.34)$$

Combinando las Ecs. (2.32) y (2.33), se obtiene una expresión más directa para :

$$\rho_{act} = \frac{\rho_{est}}{1 - P(0)}, \quad (2.35)$$

lo que muestra explícitamente cómo la densidad en el estado estacionario se ve corregido por la probabilidad de extinción.

En el panel izquierdo de la Figura 2.6 se muestra la densidad ρ_{act} en función del tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Observamos que en las regiones donde $P(0) \approx 0$, las densidades ρ_{act} y ρ_{est} son similares (ver Figura 2.4), lo que se desprende automáticamente de la Ec. (2.35). Sin embargo, en la región donde $P(0) \approx 1$, es decir, donde el sistema se encuentra en la fase de extinción, la densidad ρ_{act} aumenta con respecto a ρ_{est} . Esto es esperable, pues estamos calculando la densidad de individuos sobre los períodos de tiempo donde el sistema se encuentra activo.

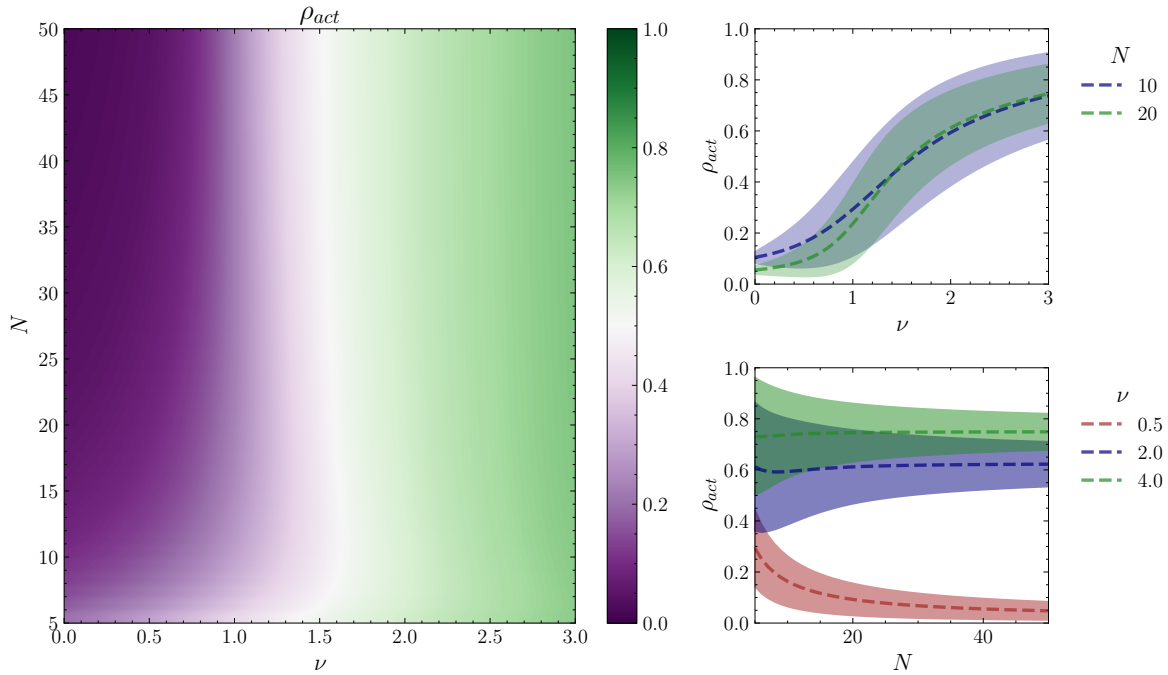


Figura 2.6: Panel izquierdo: Densidad de los períodos activos ρ_{act} en función del tamaño del sistema N y de la frecuencia de nacimiento ν . Panel superior derecho: dependencia de ρ_{act} en función de ν , para N fijo, junto con sus desviaciones estándares; panel inferior derecho: la dependencia de ρ_{act} en función de N , para ν fijo, junto con sus desviaciones estándares.

En el panel inferior derecho de la Figura (2.6) se muestra la densidad ρ_{act} en función de N , para ν fijo, junto con su variación estándar (definida de manera análoga a la Ec. (2.31), pero considerando P_{act} en lugar de P_{est}). En este panel podemos observar que para ν pequeño ($\nu = 0.5$), ρ_{act} aumenta en la región de N chico, a diferencia de lo que sucede con ρ_{est} . Lo que está ocurriendo es que $\rho_{act} \gtrsim 1/N$, pues los períodos activos

cuentan con al menos un sitio ocupado. Al disminuir el tamaño del sistema, la cota $1/N$ crece y se vuelve importante.

2.2.5. 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 $\langle n \rangle_{est}$ el valor medio del número de sitios ocupados y como $\sigma_{n,est}$ su desviación estándar, definida tal que

$$\sigma_{n,est}^2 = \langle n^2 \rangle_{est} - \langle n \rangle_{est}^2, \quad \langle n^2 \rangle_{est} = \sum_{n=0}^N n^2 P_{est}(n). \quad (2.36)$$

El coeficiente de variabilidad se expresa entonces como

$$CV = \frac{\sigma_{n,est}}{\langle n \rangle_{est}}. \quad (2.37)$$

Cabe destacar que esta expresión también se puede obtener si se trabaja con la densidad de individuos $\rho_{est} = \langle n \rangle_{est}/N$, en lugar del valor medio. En efecto, como la desviación estándar de la densidad es $\sigma_{\rho,est} = \sigma_{n,est}/N$, tenemos que

$$\frac{\sigma_{\rho,est}}{\rho_{est}} = \frac{\sigma_{n,est}/N}{\langle n \rangle_{est}/N} = \frac{\sigma_{n,est}}{\langle n \rangle_{est}}. \quad (2.38)$$

Por lo tanto, el coeficiente de variabilidad es invariante ante el cambio de escala de la población, y puede interpretarse tanto en términos absolutos como relativos.

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 variaciones más acotadas alrededor del dicho valor.

Así como se definió el valor medio de individuos en los períodos activos, $\langle n \rangle_{act}$, en la Ec (2.32), es posible definir el coeficiente de variabilidad de los períodos activos, CV_{act} de manera análoga:

$$CV_{act} = \frac{\sigma_{n_{act}}}{\langle n \rangle_{act}}, \quad (2.39)$$

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

$$\sigma_{n_{act}}^2 = \langle n_{act}^2 \rangle - \langle n_{act} \rangle^2, \quad (2.40)$$

En el panel superior izquierdo de la Figura 2.7 se muestran los valores de CV en función del tamaño del sistema N y de la frecuencia de nacimiento ν . Observamos que el valor de CV aumenta para valores pequeños de N y ν . En el mismo panel se grafica 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 mayores que el valor medio y otra donde son menores en comparación con el valor medio. En el panel superior derecho de la Figura 2.7 se muestra la dependencia del CV en función de ν para distintos valores de N , donde observamos 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, como se ha observado en la Sección 2.2.3 al analizar la dependencia de $P(0)$ con N .

En el panel inferior izquierdo de la Figura 2.7 se muestran los valores de CV_{act} en función del tamaño del sistema N y de la frecuencia de nacimiento ν . Allí podemos observar que el CV_{act} , en lugar de ser monótono decreciente en su dependencia con ν para N fijo, como ocurría con el CV , presenta un máximo, que ocurre en las cercanías de $\nu = 1$. Un máximo en el coeficiente de variabilidad nos indica la aparición de dos fases o regímenes del sistema. En las regiones de bajo CV_{act} la dinámica es más predecible (fluctuaciones pequeñas comparadas con el valor medio), mientras que en la región de alto CV_{act} , el comportamiento es más desordenado (grandes fluctuaciones respecto a su valor medio).

2.3. Análisis de estados de extinción y activos

Ya se ha caracterizado el estado estacionario del sistema, calculado la probabilidad de extinción $P(0)$, la densidad media de individuos ρ_{est} 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, la pregunta que queremos abordar es la siguiente: 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?

Definimos T_{ext} como 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 es el único proceso

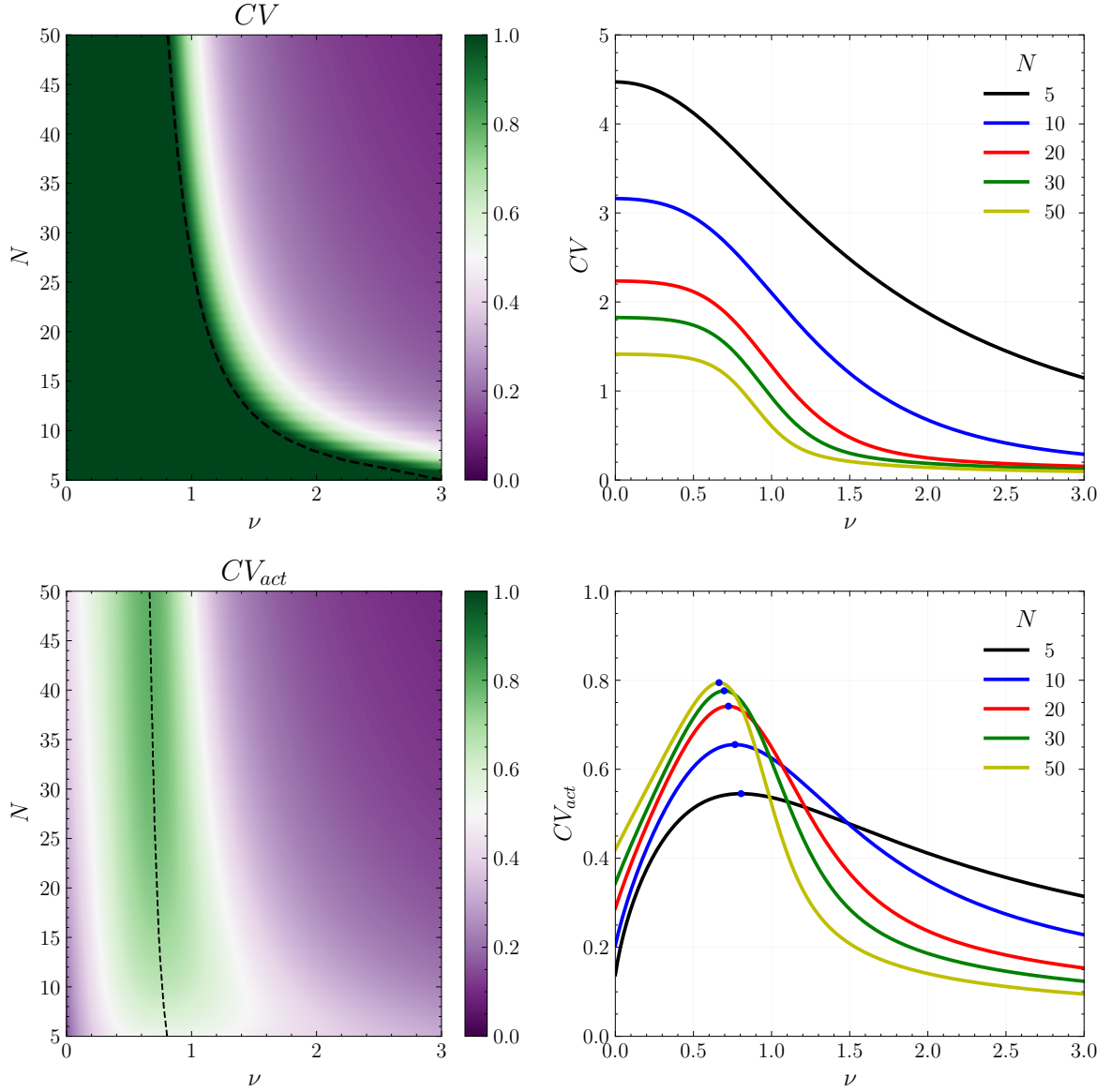


Figura 2.7: Panel superior izquierdo: coeficientes de variabilidad CV en función del tamaño del sistema N y de la frecuencia de nacimiento ν . Panel superior derecho: dependencia de CV en función de ν , para N fijo, junto con sus desviaciones estándares, donde se observa que el CV es monótono decreciente con ν . Panel inferior izquierdo: CV_{act} en función de N y ν . Panel inferior derecho: dependencia de CV_{act} en función de ν para N fijo, junto con sus desviaciones. CV_{act} presenta un máximo en su dependencia con ν en las cercanías de $\nu = 1$.

estocástico que puede ocurrir en tal estado, y que es, de hecho, el que finaliza el período de extinción. En cada paso de tiempo de simulación 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 $T_{ext}/\delta t$ pasos de simulación en el estado de extinción corresponde a $T_{ext}/\delta t - 1$ eventos sucesivos donde el sistema permanece con $n(t) = 0$, y un último evento donde el sistema pasa al estado con un sitio ocupado. Por ser todos estos eventos independientes, la probabilidad p_{ext} de que

el sistema permanezca en el estado de extinción durante exactamente $T_{ext}/\delta t$ pasos de simulación es

$$p_{ext}(T_{ext}) = C up_{\alpha} (1 - up_{\alpha})^{\frac{T_{ext}}{\delta t} - 1}, \quad (2.41)$$

donde C es una constante de normalización, que puede ser calculada a partir de la siguiente expresión:

$$1 = \sum_{t/\delta t=1}^{\infty} p_{ext}(t). \quad (2.42)$$

De esta manera, se desprende que $C = 1$, y por lo tanto

$$p_{ext}(T_{ext}) = up_{\alpha} (1 - up_{\alpha})^{\frac{T_{ext}}{\delta t} - 1}, \quad (2.43)$$

una distribución geométrica discreta, cuyo valor medio, $\langle T_{ext} \rangle$ es

$$\langle T_{ext} \rangle = \frac{\delta t}{up_{\alpha}} = \frac{1}{\alpha N}. \quad (2.44)$$

En la Figura 2.8 se muestra un histograma de la duración de los períodos de extinción en función de T_{ext} . Además se muestra que la distribución de probabilidad de la Ec. (2.43) se ajusta al histograma.

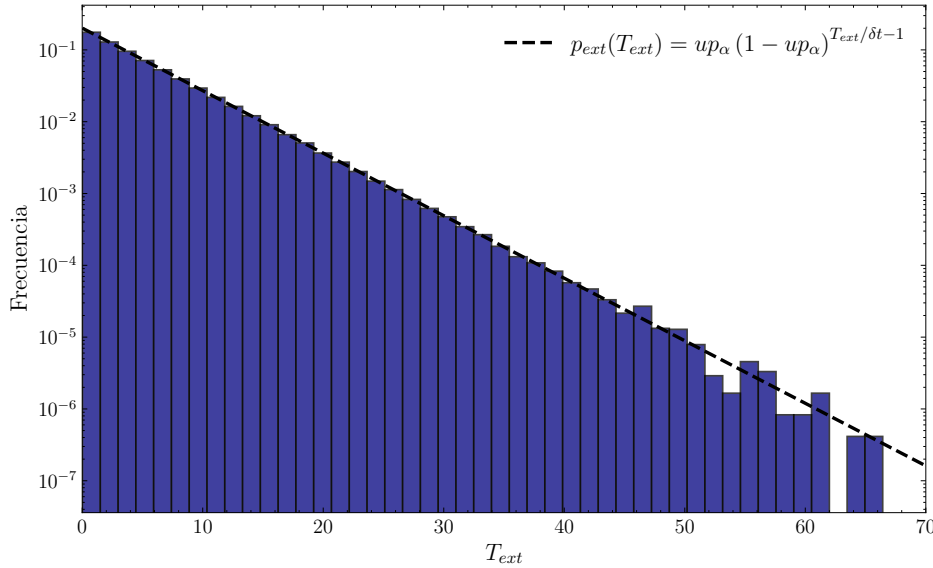


Figura 2.8: Histograma de la duración de los períodos de extinción T_{ext} . En línea punteada se muestra la distribución de probabilidad de la Ec. (2.41). El histograma se ajusta a la distribución de probabilidad p_{ext} .

2.3.2. Duración de períodos activos

Así como se estudió la duración de los períodos de extinción, es posible analizar la distribuciones de las duraciones, medidas en número de pasos de simulación, de los períodos donde el sistema se encuentra activo, es decir con individuos vivos. En otras

palabras, queremos realizar 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 analizaremos, a partir de sucesivas realizaciones numéricas del sistema son:

- La duración de los períodos activos, $T_{act} = T_2 - T_1$.
- La densidad media de sitios ocupados en el sistema, que denotaremos como $\bar{\rho}_{act}$, y definimos como

$$\bar{\rho}_{act} = \frac{\delta t}{NT_{act}} \sum_{t \in \mathcal{T}} n(t). \quad (2.45)$$

- El cociente entre el número máximo número de individuos alcanzado durante el período activo y el tamaño del sistema N , que denominaremos densidad de individuos máxima, ρ_{max} y definimos como

$$\rho_{max} = \frac{1}{N} \max_{t \in \mathcal{T}} \{n(t)\}. \quad (2.46)$$

Para llevar adelante la estadística se realizaron 10^5 evoluciones activas del sistema, donde, dado que los períodos activos son completamente independientes, en cada una de ellas comenzamos con $n(0) = 1$ y cortamos la simulación cuando el sistema se extingue. Al terminar, registramos los estadísticos mencionados anteriormente.

En la Figura 2.9 se exhiben los gráficos de dispersión obtenidos para 10^5 evoluciones activas del sistema, donde se muestra el tiempo T_{act} de tales evoluciones y la densidad media de sitios ocupados $\bar{\rho}_{act}$, para diferentes valores de N y ν . Además, en diferentes colores se indica la densidad máxima registrada en la evolución ρ_{max} . Observamos que, en lugar de presentar una dispersión uniforme en $\bar{\rho}_{act}$, las evoluciones se dividen en, por un lado, evoluciones cortas, con una densidad media de individuos pequeña, y por otro lado, evoluciones largas, con una densidad media de individuos mayor. Estos dos tipos de evoluciones están separados por una región de $\bar{\rho}_{act}$, donde el sistema exhibe muy poca cantidad de evoluciones. Este efecto se acentúa al aumenta el tamaño del sistema N y la frecuencia de nacimiento ν . Al mismo tiempo, notamos una correlación positiva entre la densidad máxima de individuos ρ_{max} y la densidad media $\bar{\rho}_{act}$.

2.4. Formalismo de Fokker-Planck

En la sección anterior observamos que el sistema exhibe dos tipos de evoluciones bien marcadas: un tipo de evolución de corta duración y densidad pequeña, y otro de mayor duración y densidad más grande, separados por una región de $\bar{\rho}_{act}$ para los cuales se registra una cantidad muy escasa de evoluciones. Para intentar entender este fenómeno, proponemos realizar un análisis basado en una analogía mecánica: consideraremos al sistema como una partícula que se mueve como un caminate al azar, cuya

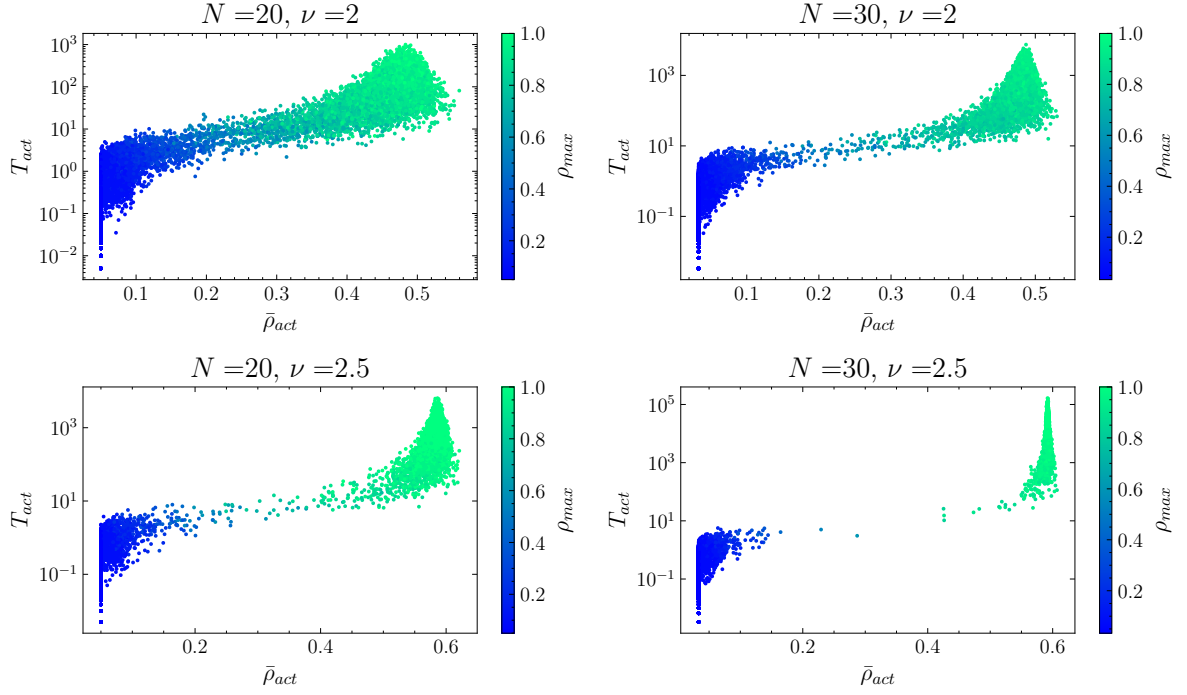


Figura 2.9: Dispersión de 10^5 evoluciones activas del sistema, donde se muestra el tiempo T_{act} de tales evoluciones y la densidad media de sitios ocupados $\bar{\rho}_{evol}$, para distintos valores de N y ν . Además en colores se indica la densidad máxima de individuos que se registra en la evolución, ρ_{max} . Las evoluciones se dividen en dos grupos bien definidos: uno donde el tiempo de evolución y la densidad media son pequeños, y otro donde ambos son grandes, separados por una región donde se registra una cantidad baja de evoluciones.

“posición” está representada por la variable n , la cantidad de individuos en el sistema. Siguiendo esta idea, nos preguntamos si es posible definir una fuerza efectiva $F(n)$ que actúe sobre la partícula, y que explique por qué ciertos valores de $\bar{\rho}_{act}$ son poco probables, tal como observamos en la Sección 2.3.2.

Para llevar adelante esta analogía, utilizaremos el formalismo de Fokker-Planck [22]. 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 [23]:

$$\dot{n} = F(n) + \eta(n, t), \quad (2.47)$$

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 $\delta(t)$ la delta de Dirac.

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

$$F(n) = -\partial_n U(n). \quad (2.48)$$

El objetivo es determinar tal potencial, y lo haremos a través de la ecuación maestra (2.23).

2.4.1. De la ecuación maestra a la ecuación de Fokker-Planck

Ecuación de continuidad

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

$$\partial_t P(n, t) + \partial_n J(n, t) = 0, \quad (2.49)$$

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

$$J(n, t) = F(n)P(n, t) - D(n)\partial_n P(n, t). \quad (2.50)$$

Esta ecuación representa el cambio temporal de la probabilidad en función del flujo neto que entra o sale de una posición 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:

$$\partial_t P(n, t) = g_1(n-1, t) + g_2(n+1, t) - g_3(n, t) \quad (2.51)$$

donde

- $g_1(n-1, t) = f_+(n-1)P(n-1, t)$ representa el término de transiciones $n-1 \rightarrow n$ (eventos de ganancia de probabilidad),

- $g_2(n+1, t) = f_-(n+1)P(n+1, t)$ representa las transiciones $n+1 \rightarrow n$ (eventos de ganancia de probabilidad),
- $g_3(n, t) = [f_+(n) + f_-(n)]P(n, t)$ representa el escape de probabilidad desde el estado n (evento de pérdida de probabilidad).

Para pasar a la descripción continua, si asumimos que g_1 y g_2 varían suavemente con n , obtenemos sus expansiones en serie de Taylor alrededor de n :

$$\begin{aligned} g_1(n-1, t) &= g_1(n, t) - \partial_n g_1(n, t) + \frac{1}{2} \partial_n^2 g_1(n, t) + O(\delta n^3), \\ g_2(n+1, t) &= g_2(n, t) + \partial_n g_2(n, t) + \frac{1}{2} \partial_n^2 g_2(n, t) + O(\delta n^3). \end{aligned} \quad (2.52)$$

Sustituyendo estas expansiones en la ecuación maestra (2.51) y agrupando términos, resulta:

$$\partial_t P(n, t) + \partial_n [g_1(n, t) - g_2(n, t)] - \frac{1}{2} \partial_n^2 [g_1(n, t) + g_2(n, t)] = 0. \quad (2.53)$$

Luego, expandiendo el último término explícitamente, se obtiene:

$$\begin{aligned} \partial_t P(n, t) + \partial_n \left\{ \left[f_+(n) - f_-(n) - \frac{1}{2} [\partial_n f_+(n) + \partial_n f_-(n)] \right] P(n, t) \right. \\ \left. - \frac{1}{2} [f_+(n) + f_-(n)] \partial_n P(n, t) \right\} = 0, \end{aligned} \quad (2.54)$$

lo cual permite identificar, a partir de la expresión de la Ec. (2.49), la corriente de probabilidad como:

$$\begin{aligned} J(n, t) &= \left[f_+(n) - f_-(n) - \frac{1}{2} [\partial_n f_+(n) + \partial_n f_-(n)] \right] P(n, t) \\ &\quad - \frac{1}{2} [f_+(n) + f_-(n)] \partial_n P(n, t). \end{aligned} \quad (2.55)$$

Comparando con la forma general de $J(n, t)$ de la Ec. (2.50), se identifican:

- La fuerza efectiva:

$$F(n) = f_+(n) - f_-(n) - \frac{1}{2} (\partial_n f_+(n) + \partial_n f_-(n)), \quad (2.56)$$

- El coeficiente de difusión:

$$D(n) = \frac{1}{2} [f_+(n) + f_-(n)]. \quad (2.57)$$

Expresiones explícitas para el modelo

En el caso del modelo presentado en esta capítulo, las tasas de transición, para $\alpha = 0$, son

$$f_+(n) = \nu n \frac{N-n}{N-1}, \quad f_-(n) = \mu n, \quad (2.58)$$

por lo que, al sustituir, se obtiene:

$$\begin{aligned} F(n) &= \nu n \frac{N-n}{N-1} - \mu n + \frac{\nu}{2(N-1)}(N-2n) - \frac{\mu}{2} \\ &= -\frac{\nu}{N-1}n^2 + \left(\nu \frac{N+1}{N-1} - \mu\right)n - \frac{1}{2} \left(\nu \frac{N}{N-1} + \mu\right). \end{aligned} \quad (2.59)$$

Elegimos $\alpha = 0$ porque estamos interesados en las evoluciones activas, es decir, aquellas en las que el sistema tiene al menos un sitio ocupado. En estas evoluciones, el proceso de inmigración es despreciable, por lo que podemos prescindir de él.

El potencial asociado $U(n)$, de acuerdo con la Ec. (2.48), resulta:

$$U(n) = \frac{\nu}{3(N-1)}n^3 - \frac{1}{2} \left(\nu \frac{N+1}{N-1} - \mu\right)n^2 + \frac{1}{2} \left(\nu \frac{N}{N-1} + \mu\right)n, \quad (2.60)$$

donde, sin pérdida de generalidad, se ha fijado la condición $U(0) = 0$.

En la Figura 2.10 se muestra el potencial $U(n)$ en función de la densidad $\rho = n/N$, para los valores de N y ν mostrados en las dispersiones de la Figura 2.9. Podemos observar que el potencial posee un máximo local para ρ pequeño, y presenta un mínimo en valores de ρ similares a los valores de las densidades $\bar{\rho}_{act}$ donde se registran las evoluciones de larga duración (ver Figura 2.9). Como se mencionó al inicio de la sección, estamos pensando al sistema como una partícula que se mueve bajo la acción de este potencial. Debido a que las evoluciones comienzan con $n(0) = 1$, algunas son cortas y no superan el umbral. La fuerza $F(n)$ negativa, tiende a hacer que el sistema se extinga rápidamente. En cambio, hay otro conjunto de evoluciones que logran pasar el umbral del potencial debido a las 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 $\bar{\rho}_{act}$ ligeramente menor que la posición del mínimo del potencial, porque en el cálculo de $\bar{\rho}_{evol}$ están involucrados los instantes de tiempo donde n se encuentra en regiones por debajo del umbral del potencial.

Por otro lado, en la misma figura, es posible observar que el valor del mínimo del potencial aumenta con el tamaño del sistema N y el valor de la frecuencia de nacimiento ν , lo que se corresponde con lo observado en la Figura 2.9, debido a que las

evoluciones se vuelven considerablemente más largas. Esto se debe a que cuando la diferencia entre el mínimo y el máximo del potencial se vuelve más grande, al sistema, en promedio, le toma más pasos de tiempo superar el umbral. En otras palabras, dado que la partícula se encuentra en el mínimo del potencial, es menos probable que las fluctuaciones estocásticas logren atravesar nuevamente el máximo del potencial para que el sistema se extinga. A pesar de ser menos probable, esto ocurre en una cantidad de tiempo suficientemente larga.

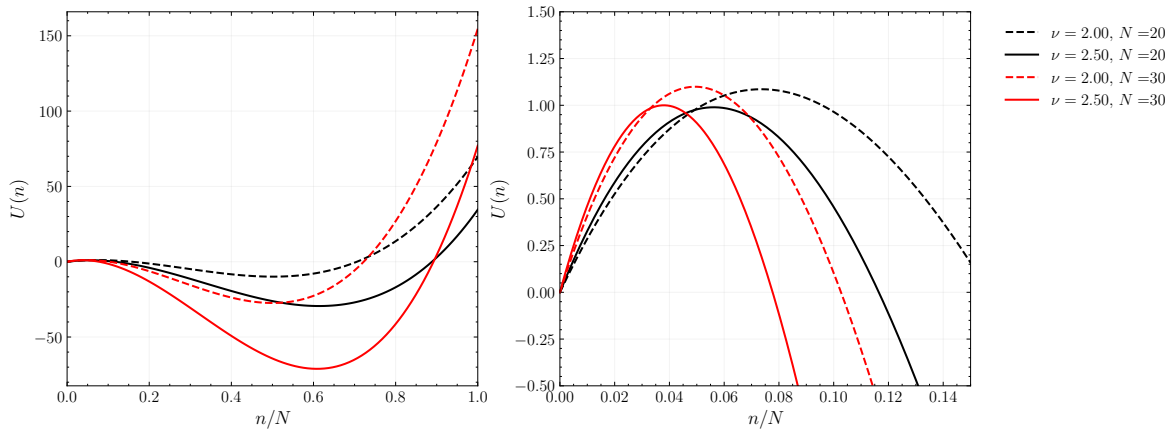


Figura 2.10: Panel izquierdo: potencial $U(n)$ en función de la densidad $\rho = n/N$ para los valores de N y ν considerados en las dispersiones de la Figura 2.9. Panel derecho: ampliación de la región del potencial donde se observa el máximo local. Se observa que el potencial posee un máximo local para ρ pequeño, y luego un mínimo local para ρ mayor. El sistema comienza en $n(0) = 1$ y presenta dos tipos de evoluciones: las que no logran superar el umbral del potencial y se extinguen rápidamente, y las que, en cambio, logran pasarlo gracias a las fluctuaciones del sistema y se mantienen por un tiempo prolongado en la región del mínimo del potencial.

Las posiciones de los extremos del potencial $U(n)$ son

$$n_{\pm} = \frac{1}{2} \left[-b \pm \sqrt{(b-1)^2 - (4N+3)} \right], \quad (2.61)$$

donde n_+ y n_- representan la posición del máximo y el mínimo respectivamente, y donde hemos definido $b = \frac{\mu}{\nu}(N-1) - (N+1)$. Para que las posiciones de los extremos, n_{\pm} , existan, es necesario que el discriminante de la Ec. (2.61) sea no negativo, por lo que se debe cumplir la condición

$$1 - \sqrt{4N+3} \geq \frac{\mu}{\nu}(N-1) - (N+1) \geq 1 + \sqrt{4N+3}. \quad (2.62)$$

De esta desigualdad se desprende que el valor crítico, $(\nu/\mu)_c$, a partir del cual el potencial posee un máximo y un mínimo local. La expresión para este valor crítico es

$$\left(\frac{\nu}{\mu} \right)_c = \frac{N-1}{N+2-\sqrt{4N+3}}. \quad (2.63)$$

Es decir, para todo $\nu/\mu < (\nu/\mu)_c$, el potencial no presenta extremos locales, y por lo tanto, las evoluciones largas no existen. En cambio, para $\nu/\mu > (\nu/\mu)_c$, el potencial presenta un máximo y un mínimo, y las evoluciones largas aparecen.

A partir de esta expresión, se puede, por ejemplo, calcular el valor crítico para un sistema con $N = 20$ sitios:

$$\left(\frac{\nu}{\mu}\right)_c^{N=20} \approx 1.474. \quad (2.64)$$

Nuevamente, la manera de interpretar este resultado es que, a partir de este valor, en el sistema con $N = 20$ sitios, comienzan a aparecer los extremos del potencial y empiezan a obtenerse evoluciones que “caen” en tal mínimo y persisten en el tiempo.

En la Figura 2.11 se muestran los valores de las posiciones 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 $N \rightarrow \infty$. Analíticamente, al tomar este límite, la densidad n_{+}/N de la Ec. (2.61) se convierte en

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \frac{n_{+}}{N} = 1 - \frac{\mu}{\nu}, \quad (2.65)$$

para $\nu/\mu > 1$, que coincide con la densidad en el estado de equilibrio de campo medio de la Ec. (2.21). Es posible observar, además, que al aumentar N , el valor de $(\nu/\mu)_c$ disminuye, hasta que se vuelve igual a 1 en el límite de campo medio, pues

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \left(\frac{\nu}{\mu}\right)_c = 1, \quad (2.66)$$

que es donde ocurre la bifurcación transcítica para el caso de $\alpha = 0$, tal como se discutió en la Sección 2.2.1.

Por su parte, para el mismo valor de N , la posición del mínimo del potencial n_{+}/N 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, como podía esperarse.

Conclusiones del capítulo

A partir de las tasas de transición del modelo, obtuvimos una forma explícita para la ecuación maestra, que nos permitió caracterizar el estado estacionario del sistema en términos del valor medio poblacional, la probabilidad de extinción y el coeficiente de variabilidad. Identificamos dos regímenes bien diferenciados: uno en el que predomina la extinción (con probabilidad mayor que 1/2), y otro en el que la población persis-

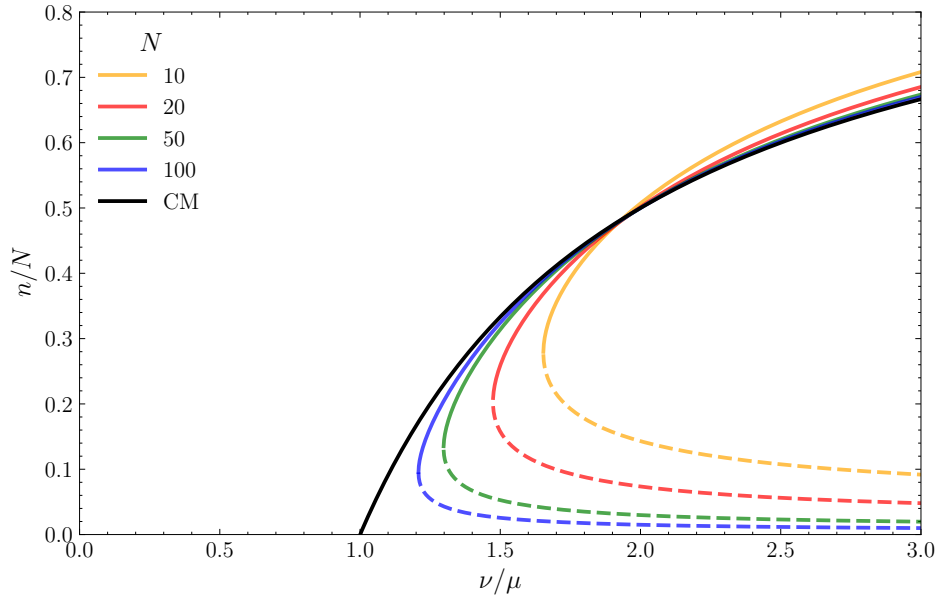


Figura 2.11: Valores de los extremos del potencial $U(n)$ en función de ν/μ , para diferentes valores de N : n_+/N (línea continua) y n_-/N (línea a trazos). Además se muestra el valor de n_+/N para $N \rightarrow \infty$ (línea negra), que se corresponde con la Figura 2.2. Se observa que el valor crítico de $(\nu/\mu)_c$ a partir del 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 (posición del mínimo del potencial) se vuelve mayor, lo que indica que las evoluciones largas fluctúan alrededor de un valor de n más grande.

te. Observamos que, al reducir el tamaño del sistema, las fluctuaciones estocásticas adquieren un rol central, generando extinciones incluso cuando la tasa de nacimiento supera a la de muerte. En este contexto, la inmigración espontánea cumple un papel clave como mecanismo de rescate.

Para profundizar en la dinámica temporal, analizamos estadísticamente los períodos de extinción y períodos activos, y encontramos dos tipos de trayectorias: unas breves, con baja densidad de individuos, y otras prolongadas, con poblaciones más grandes y estables. Interpretamos este comportamiento mediante una analogía mecánica basada en el formalismo de Fokker–Planck, donde la dinámica poblacional se asemeja al movimiento de una partícula en un potencial efectivo. Cuando la tasa de nacimiento supera un umbral crítico, este potencial presenta un máximo y un mínimo: las trayectorias largas son aquellas que, gracias al ruido, superan la barrera y permanecen cerca del mínimo durante un tiempo considerable antes de extinguirse. Este comportamiento deja de observarse en el límite de campo medio, donde el sistema ya no puede alcanzar el estado de extinción.

Capítulo 3

Dinámica en redes aleatorias

Las redes aleatorias constituyen una herramienta de estudio ampliamente utilizada en diversos ámbitos científicos, que ha cobrado relevancia en las últimas décadas por su capacidad para modelar sistemas reales de manera precisa. En ecología, por ejemplo, se emplean para representar las relaciones tróficas entre organismos dentro de un ecosistema [24, 25]. En biología, proveen un método para el estudio de ciclos celulares y metabólicos [26–28]. La ingeniería las aprovecha para analizar y optimizar sistemas de comunicación, transporte y energía, entre otros [29–31]. Por su parte, las ciencias sociales las utilizan para investigar redes de colaboración, cooperación y redes sociales en general [32–34]. También en economía se emplean para estudiar redes de intercambio e inversión [35, 36]. Estos son solo algunos ejemplos, ya que las aplicaciones de las redes aleatorias son amplias y diversas.

La característica principal de las redes aleatorias es su estructura subyacente. De forma general y no rigurosa, pueden describirse como conjuntos de elementos conectados aleatoriamente según alguna regla, que determina el tipo de red.¹ En el contexto de dinámica de poblaciones, estas estructuras pueden aprovecharse para modificar las propiedades estadísticas de un modelo poblacional que originalmente no considera ninguna estructura de interacción. En este capítulo, estudiaremos la dinámica de una población de una sola especie inmersa en distintas redes. En particular, analizaremos las diferencias y similitudes en la evolución de la población inducidas por la presencia de una red, así como la influencia de su estructura sobre la formación de núcleos o aglomeraciones de individuos.

¹A partir de aquí y en lo que sigue de este trabajo utilizaremos simplemente el término a *red* para referirnos a una red aleatoria.

3.1. Definiciones generales

De manera formal, una red 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 un 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, consideraremos únicamente redes correspondientes 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} , definimos 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

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

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 una sucesión de enlaces que los conecta. En este trabajo se considerarán únicamente redes conexas.

3.2. Redes aleatorias a estudiar

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

3.2.1. Redes de Erdős-Rényi

Las redes de Erdős-Rényi son un tipo de red aleatoria introducida por el matemático Paul Erdős y el físico Alfréd Rényi en la década de 1960 [37]. 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 de cada nodo 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 una distribución binomial:

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

Por lo tanto, el valor medio del grado resulta ser

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

La distribución de la Ec. (3.5) se corresponde a una distribución de Poisson para $N \rightarrow \infty$, manteniendo $\langle k \rangle$ fijo, es decir, con $p \sim 1/N$.

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 de Erdős-Rényi, una construida con el modelo $G(N, M)$ a la izquierda y otra con el modelo $G(N, p)$ a la derecha. En este trabajo utilizaremos 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 se cumple la relación de la Ec. (3.7). En lugar de ello, el número de enlaces se incrementa para cumplir que la red sea conexas. Esta arquitectura ha sido utilizada en sistemas dinámicos de redes genéticas, dinámica de infecciones y la proliferación de virus computacionales [38–40].

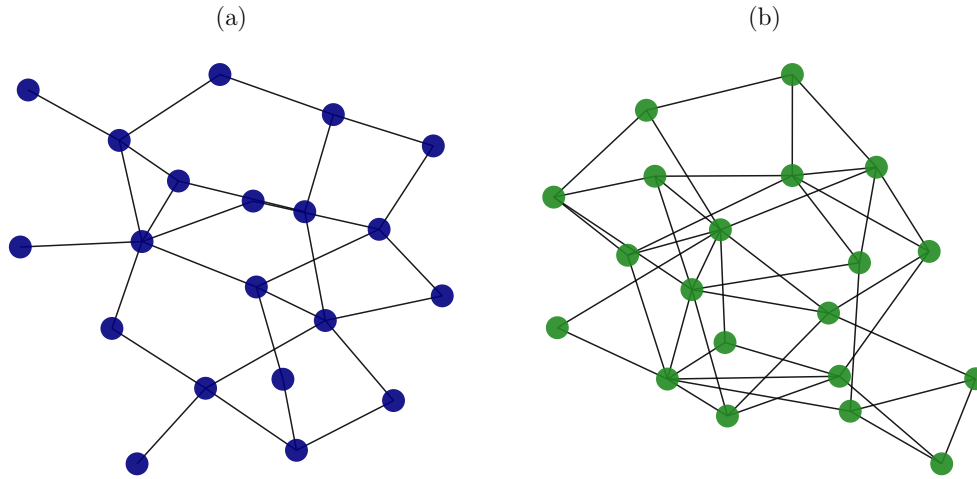


Figura 3.1: Ejemplos de redes de Erdős-Rényi. (a) Red $G(N, M)$ con $N = 20$, $M = 28$. (b) Red $G(N, p)$ con $N = 20$, $p = 0.3$.

3.2.2. Redes regulares

Las redes regulares son un tipo de red aleatoria 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. 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), notamos que el producto kN debe ser par, es decir que no existen redes regulares con un número impar de nodos y grado impar.

En la Figura 3.2 se muestran ejemplos de redes regulares con $N = 20$ nodos y $k = 3$ vecinos a la izquierda, y otro con $N = 20$ y $k = 5$ a la derecha.

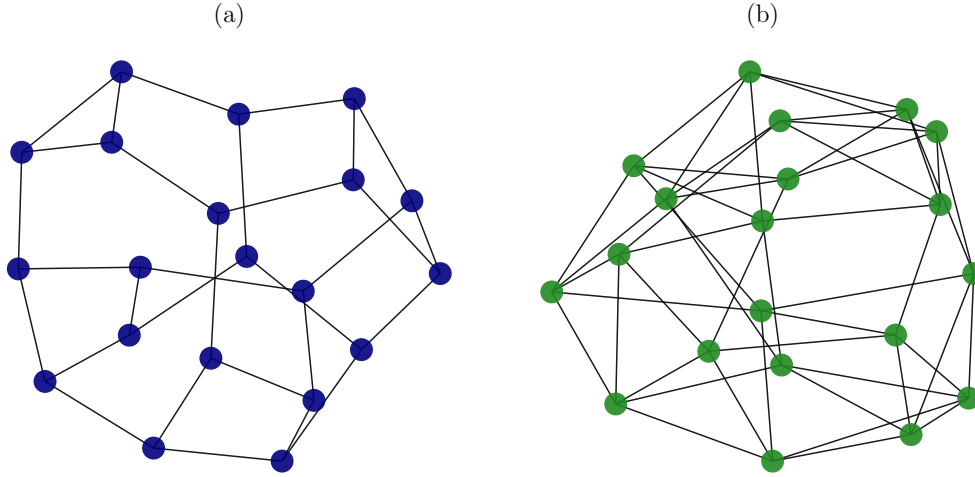


Figura 3.2: Ejemplos de redes regulares. (a) $N = 20$, $k = 3$. (b) $N = 20$, $k = 5$.

3.2.3. Redes geográficas aleatorias

Las redes geográficas (RGG por sus siglas en inglés) son un tipo de red aleatoria introducida por Gilbert, E. N. (1961) [42] y estudiada en profundidad a comienzos de este siglo por Dall, J., Christensen, M., y Penrose, M. [43, 44]. Estas redes se representan con grafos $G(N, r)$ cuyos N nodos están distribuidos al azar en un espacio geométrico, que en nuestro 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 consideramos 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

$$p = \pi r^2. \quad (3.12)$$

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

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

En la Figura 3.3 se muestra un ejemplo de red geográfica con $N = 20$ nodos y parámetro $r = 0.25$. En particular a la izquierda se observan los $N = 20$ nodos distribuidos aleatoriamente dentro de un cuadrado de lado 1, junto con las conexiones entre ellos. A la derecha 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.

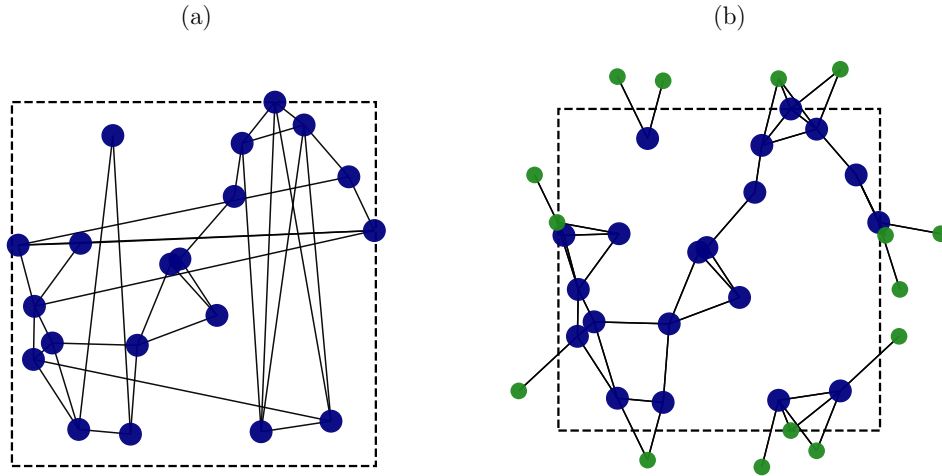


Figura 3.3: Ejemplo de red geográfica con $N = 20$ nodos y $r = 0.25$. (a) Nodos y conexiones en el cuadrado original. (b) Nodos y conexiones en el cuadrado original y en los cuadrados adyacentes.

3.3. Dinámica del modelo

Las simulaciones se realizan sobre redes complejas conexas $\mathcal{G}(\mathcal{V}, \mathcal{E})$, con N nodos, cada uno de los cuales pueden estar ocupados por un individuo, o estar vacíos. Definimos

a $y(t)$ como la variable discreta definida en la Sección 2.1:

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

Del mismo modo que en el Capítulo 2, la dinámica 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:** 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 Sección 2.1, definimos

$$\begin{aligned} up_\alpha &= \alpha \Delta t, \\ up_\mu &= \mu \Delta t, \\ (1 - u)p_\nu &= \nu \Delta t. \end{aligned} \quad (3.15)$$

donde α, μ, ν son las frecuencias de los eventos de migración, muerte y nacimiento, respectivamente y Δt es un paso de tiempo de la evolución, definido como N pasos del proceso de Montecarlo. En particular, μ^{-1} representa la vida media de cada sitio.

En la Figura 3.4 se muestra un ejemplo de la dinámica del modelo descrito en una red de Erdős-Renyi $G(N = 20, M = 50)$, en una red regular $G(N = 20, k = 4)$ y en una red geográfica $G(N = 20, r = 0.3)$ para una cantidad de pasos correspondiente a 2500 vidas medias.

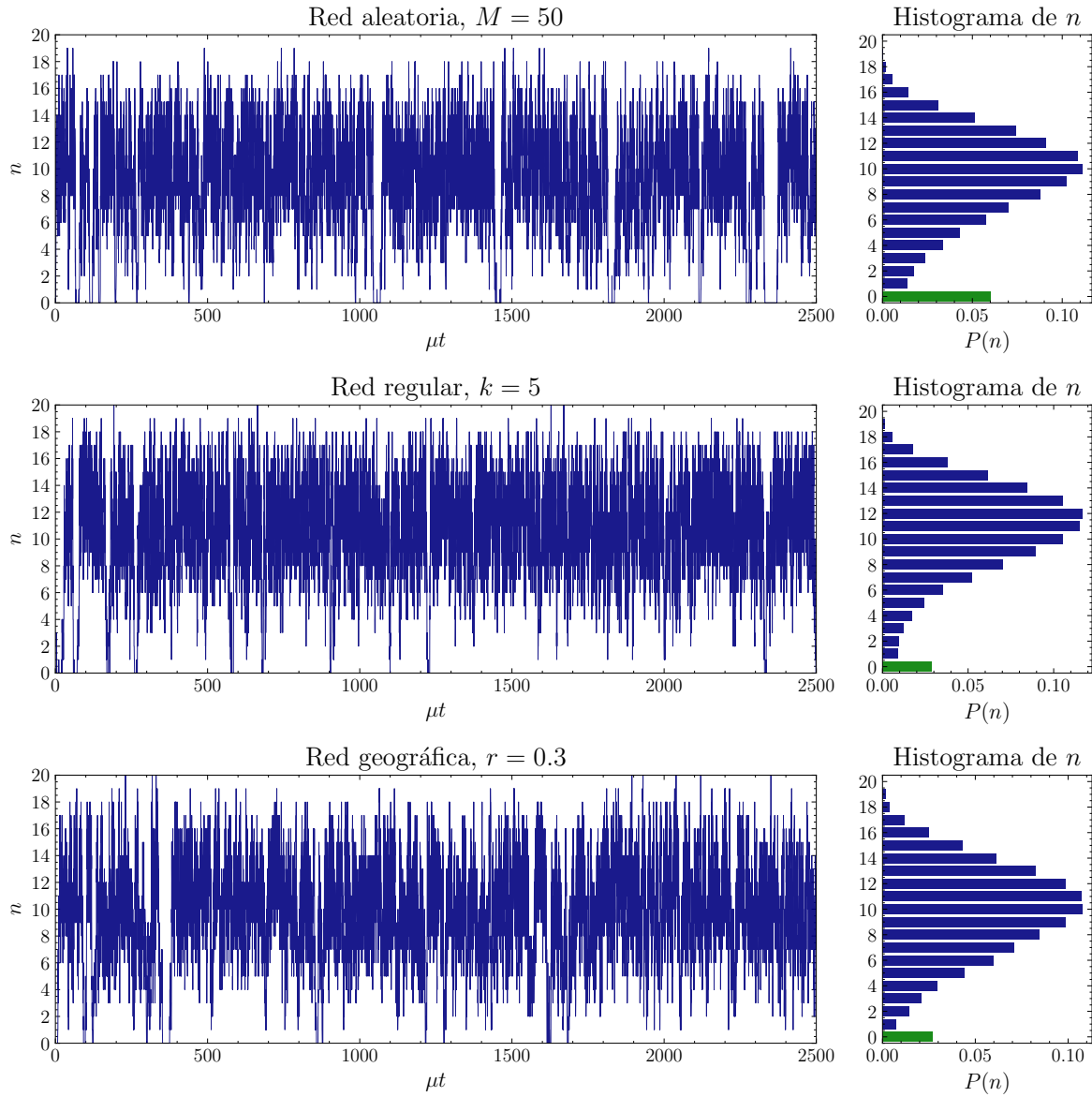


Figura 3.4: Ejemplo de la dinámica del modelo en cada una de las arquitecturas presentadas para una cantidad de pasos correspondiente a 2500 vidas medias: en una red $G(N = 20, M = 50)$, en una red regular $G(N = 20, k = 5)$ y en una red geográfica $G(N = 20, r = 0.3)$. Adicionalmente, a la derecha de cada una de las evoluciones, se muestra el histograma de los valores de la variable n a lo largo del tiempo.

3.4. Caracterización estadística de las dinámicas

En esta sección describiremos y mediremos algunos parámetros estadísticos utilizados para caracterizar la dinámica poblacional en redes aleatorias.

Dada una evolución realizada sobre un conjunto de pasos $\mathcal{T} = \{0, \delta t, \dots, T\}$, analizaremos:

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

$$\bar{n} = \frac{\delta t}{T} \sum_{t \in \mathcal{T}} n(t). \quad (3.16)$$

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

$$P(0) = \frac{\delta t}{T} \sum_{t \in \mathcal{T}} \delta_{n(t), 0}. \quad (3.17)$$

Para obtener dicha caracterización, se realizaron ensambles de dinámicas. En cada una de las simulaciones, se crearon nuevas redes. En todas ellas, el número de nodos fue $N = 20$, y se varió el número de enlaces M en redes de Erdős-Rényi, el grado k en redes regulares y el radio de conectividad r en redes geográficas. Para cada valor de M , k y r , se construyeron 2500 redes, y en cada una de ellas se realizó una simulación que constó de una cantidad de pasos correspondientes a 1000 vidas medias. Para realizar una comparación de las dinámicas entre las redes con diferentes arquitecturas, se eligieron valores de M y k tales que $M = kN/2$. De esta manera, las redes de Erdős-Rényi y las redes regulares tienen 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. (3.15).

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

En la Figura 3.5 se muestran los valores medios de la población \bar{n} , definido como en la Ec. (3.16), en función de M , k y πr^2 para redes de Erdős-Rényi, regulares y geográficas, respectivamente. Graficamos la dependencia con πr^2 debido que esta cantidad es la probabilidad de que dos enlaces estén conectados, proporcional a la cantidad de enlaces (ver Ec. (3.13)). Cada uno de los puntos se calcula como el promedio sobre las 2500 simulaciones realizadas. Observamos 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, notamos 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 más enlaces favorece el proceso de nacimiento, aumentando el valor medio de la población.

3.4.2. 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 que 1, al contrario de lo que ocurre con \bar{n} , observamos 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, haciendo

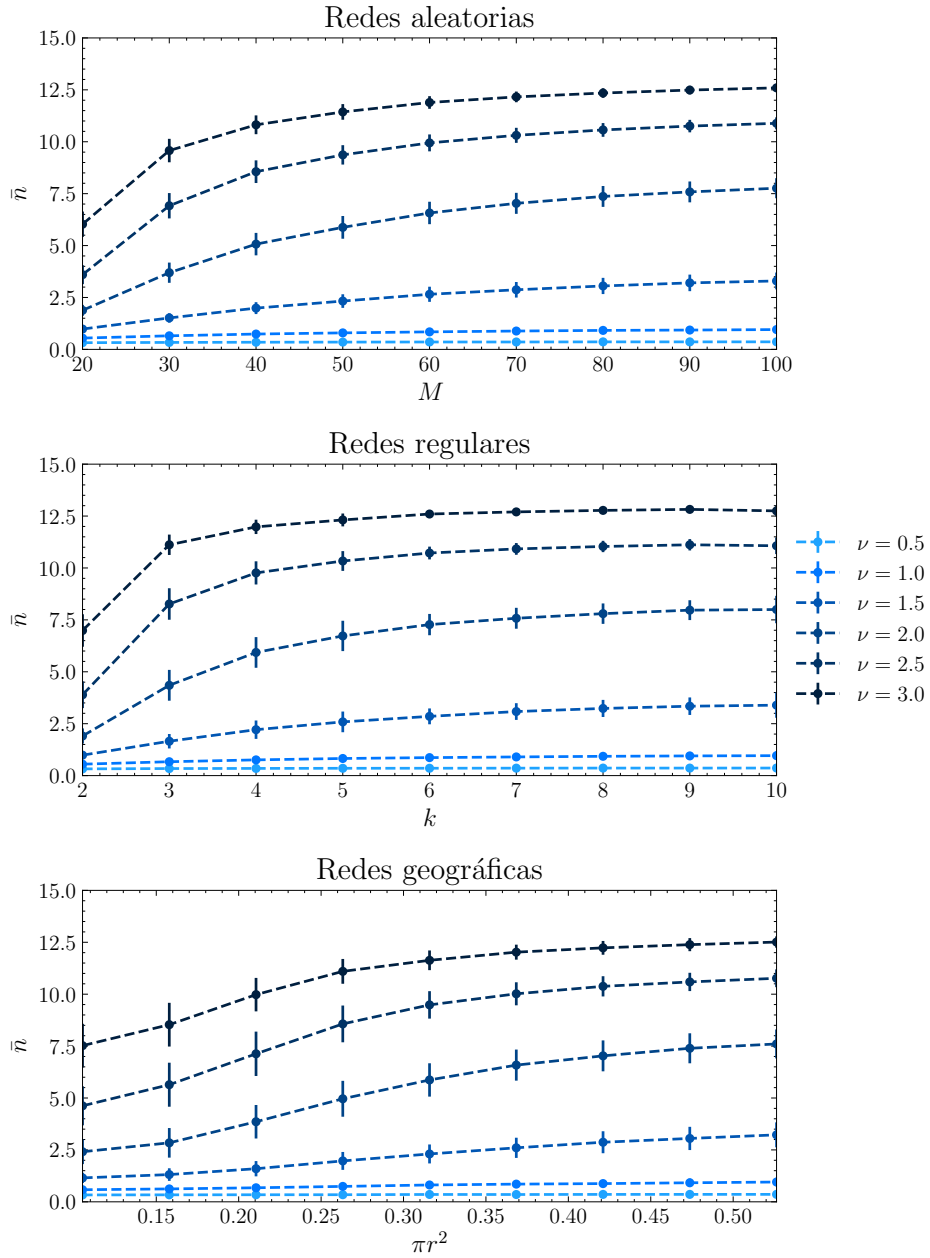


Figura 3.5: Valor medio de la población \bar{n} de las tres arquitecturas de red presentadas, para distintos valores de M en redes aleatorias, k en redes regulares y πr^2 en redes geográficas aleatorias, para distintos valores de ν . En todos los casos, las redes cuentan con $N = 20$ nodos. Cada uno de los puntos resulta del promedio de 2500 simulaciones independientes, de una cantidad de pasos de simulación correspondientes a 1000 vidas medias. En todos los casos, se utilizó $p_\mu = 0.2$, $\mu = 1$, $\alpha = 0.01$, $u = 0.5$.

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 donde la población se

mantiene con individuos vivos.

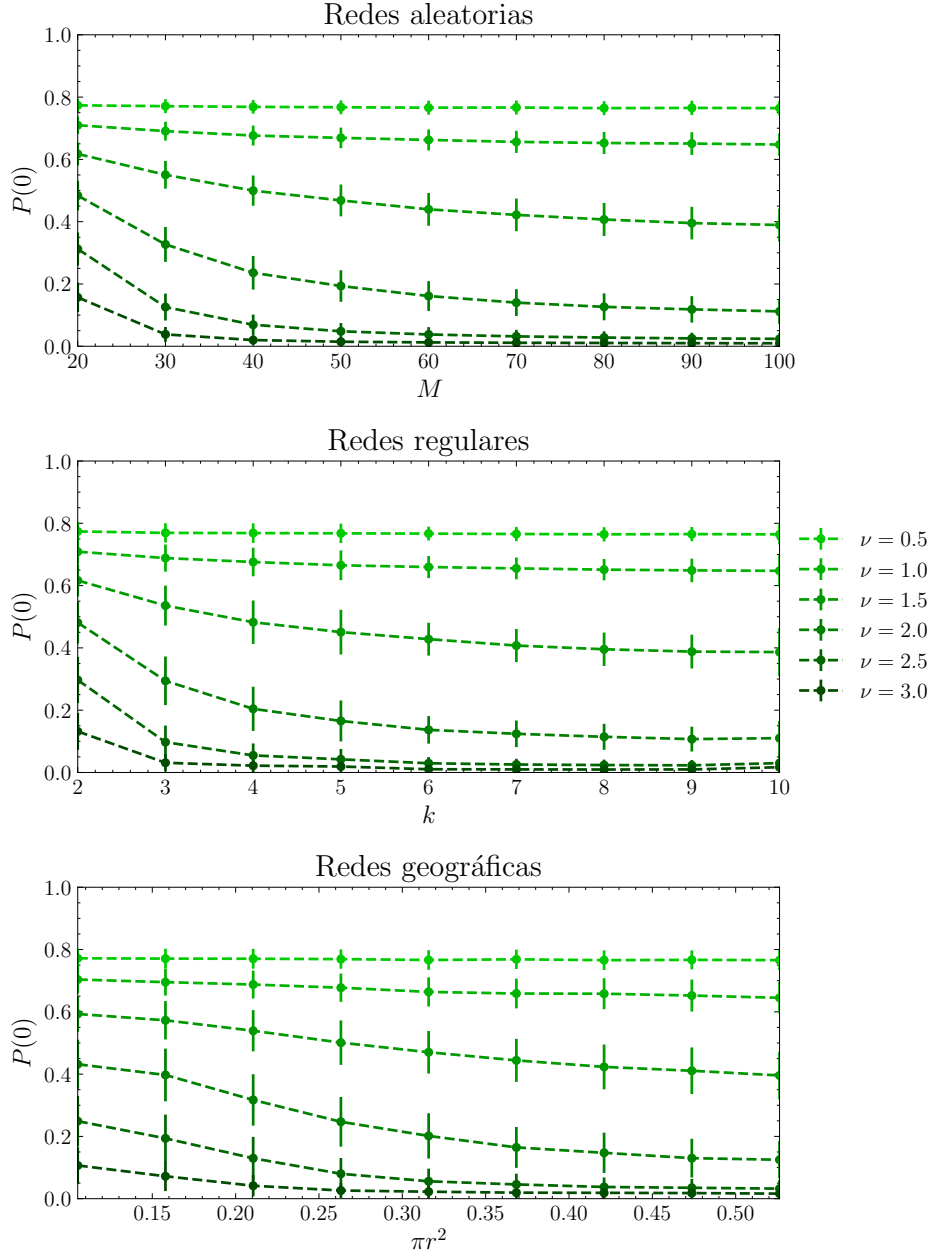


Figura 3.6: Probabilidad de extinción $P(0)$ para las tres arquitecturas de red presentadas, para distintos valores de M en redes de Erdős-Rényi, k en redes regulares y πr^2 en redes geográficas, para distintos valores de ν . En todos los casos, las redes cuentan con $N = 20$ nodos. Cada uno de los puntos corresponde al promedio de 2500 simulaciones independientes, de 1000 vidas medias de duración. En todos los casos, se utilizó $p_\mu = 0.2$, $\nu = 1$, $\alpha = 0.01$, $u = 0.5$.

3.4.3. Comparación con el modelo sin estructura de 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 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 podría equivaler, en términos estadísticos, a la dinámica del modelo sin red, pero con un valor de la frecuencia de nacimiento ν ajustado (o *reescalado*) para reflejar la restricción impuesta por la conectividad de la red. En otras palabras, ¿existe un valor efectivo de ν , denotado como ν_{ef} , tal que el modelo sin estructura de red reproduzca el mismo valor de \bar{n} y de $P(0)$ que el modelo en la red?

Para responder esta pregunta, para N fijo, definimos $\nu_{ef}(\bar{n})$ como el valor de la frecuencia de nacimiento ν que debe utilizarse en el modelo sin estructura de red para que el valor medio de la población en el estado estacionario, $\langle n \rangle_{est}$, coincida con el obtenido en la red. Este valor se determina gráficamente como el punto de la curva $\langle n \rangle_{est}(\nu)$ en el estado estacionario (ver Figura 2.5) donde se cumple $\langle n \rangle_{est}(\nu_{ef}) = \bar{n}$. De forma análoga, $\nu_{ef}(P(0))$ representa el valor de ν en la cual el estado estacionario del modelo sin estructura de red reproduce la misma probabilidad de extinción en el modelo en la red.

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

En la Figura 3.8 se muestran los valores efectivos $\nu_{ef}(\bar{n})$ (columna izquierda) y $\nu_{ef}(P(0))$ (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 Figuras 3.5 y 3.6. Observamos que, al aumentar el número de enlaces en la red, el valor efectivo ν_{ef} se acerca a la línea $\nu_{ef} = \nu$, que corresponde al modelo sin estructura de red (análogo al modelo de esta sección en una red completamente conectada). Por su parte, al aumentar el valor de ν , la curva de $\nu_{ef}(P(0))$ comienza a alejarse de la línea $\nu_{ef} = \nu$, para las simulaciones con un alto número de enlaces.

En las Figuras 3.9, 3.10 y 3.11 se muestran las comparaciones entre los valores efectivos $\nu_{ef}(\bar{n})$ y $\nu_{ef}(P(0))$ para cada una de las arquitecturas de red consideradas, y cada uno de los valores de M , k y πr^2 mostrados en la Figura 3.8. En cada una de las arquitecturas de red, observamos que los valores de $\nu_{ef}(\bar{n})$ y $\nu_{ef}(P(0))$ son simila-

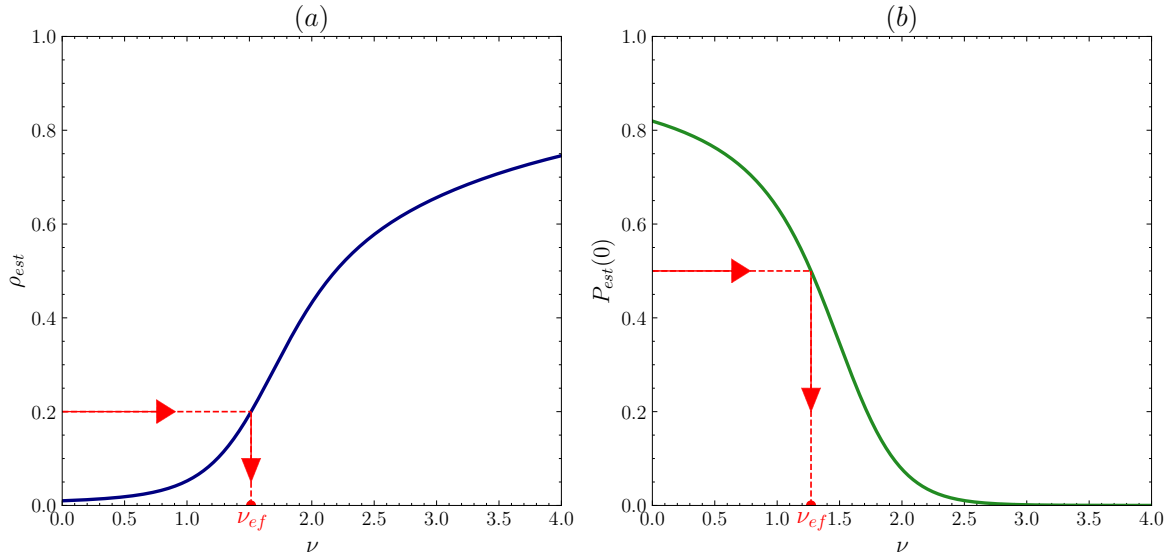


Figura 3.7: Estimación del parámetro efectivo de nacimiento ν_{ef} a partir del modelo sin estructura de red. (a) Densidad media de la población $\rho_{est} = \langle n \rangle_{est}/N$ y (b) probabilidad de extinción $P(0)$ en función de la frecuencia de nacimiento ν , obtenidos a partir del estado estacionario de la ecuación maestra del modelo sin red (ver Sección 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_{ef} , que permite comparar directamente la dinámica sobre la red con la del modelo sin red.

res cuando ν es pequeño. Como en este régimen los procesos de nacimiento son poco probables, la influencia de la red es menor y entonces $\nu_{ef}(\bar{n}) \approx \nu_{ef}(P(0))$.

A medida que la frecuencia de nacimiento ν aumenta, la diferencia entre los valores efectivos se hace más evidente. En particular, en todos los casos observamos que a partir de cierto valor de ν se cumple que

$$\nu_{ef}(P(0)) < \nu_{ef}(\bar{n}). \quad (3.18)$$

Podemos ver en la Figura 3.7 que para los valores de ν donde se cumple la Ec. (3.18), 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 $\nu_{ef}(P(0))$. Más allá de esta observación, la tendencia expresada por la Ec. (3.18) se manifiesta en todas las arquitecturas analizadas y se hace aún más pronunciada a medida que aumenta el número de enlaces en la red.

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

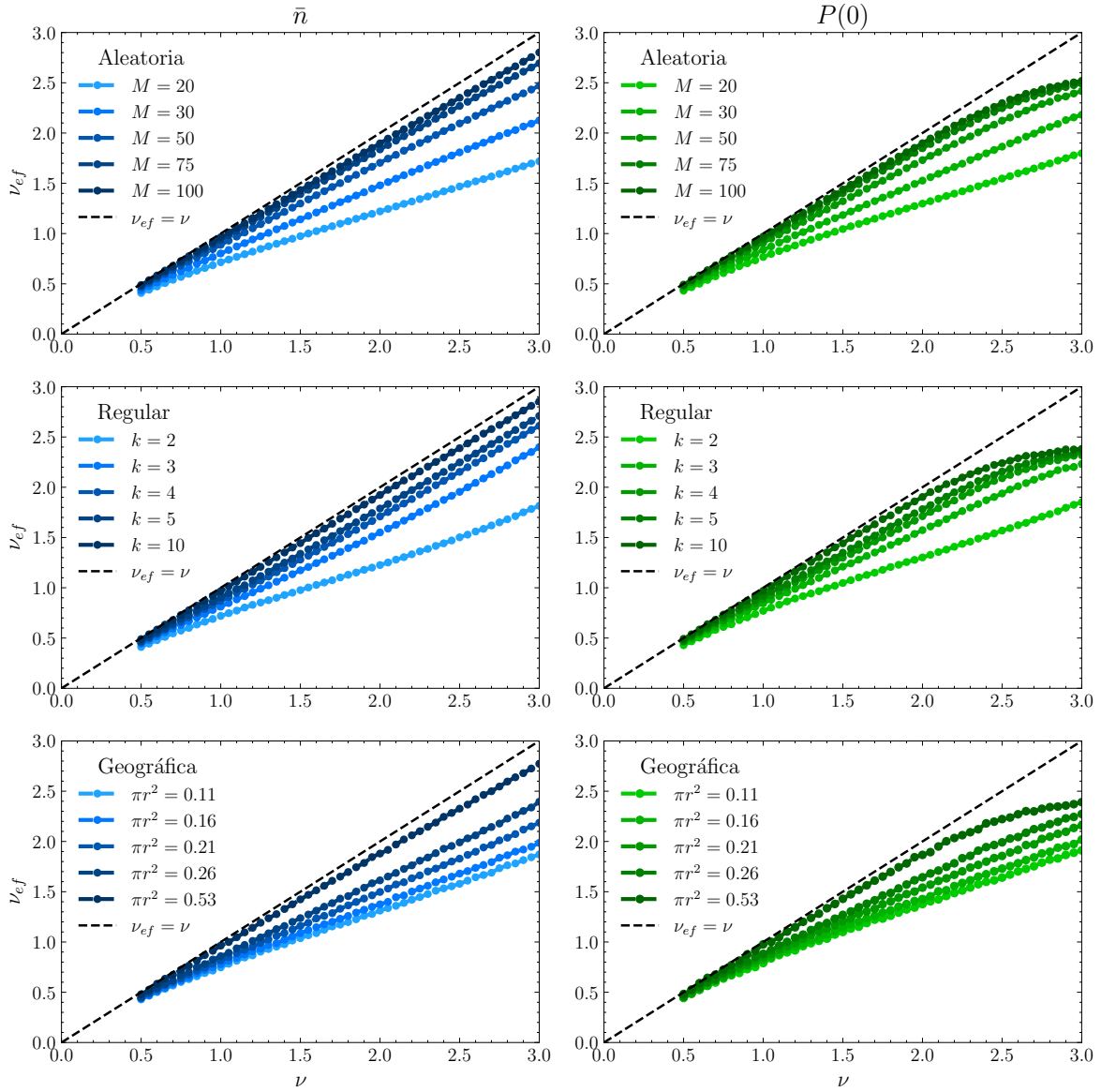


Figura 3.8: Comparación del valor efectivo ν_{ef} para las tres arquitecturas de red para distintos valores de M en redes de Erdős-Rényi, k en redes regulares y πr^2 en redes geográficas aleatorias, obtenidos para el valor de \bar{n} (columna izquierda) y $P(0)$ (columna derecha) en cada una de los valores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

3.4.4. Comparación entre arquitecturas de red

Utilizando la definición del valor efectivo de la frecuencia de nacimientos presentada en la Sección 3.4.3, se propone comparar el valor efectivo de $\nu_{ef}(\bar{n})$ y $\nu_{ef}(P(0))$ entre las arquitecturas de red consideradas.

En la Figura 3.12 se muestran los valores efectivos de $\nu_{ef}(\bar{n})$ (paneles izquierdos) y $\nu_{ef}(P(0))$ (paneles derechos). 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,

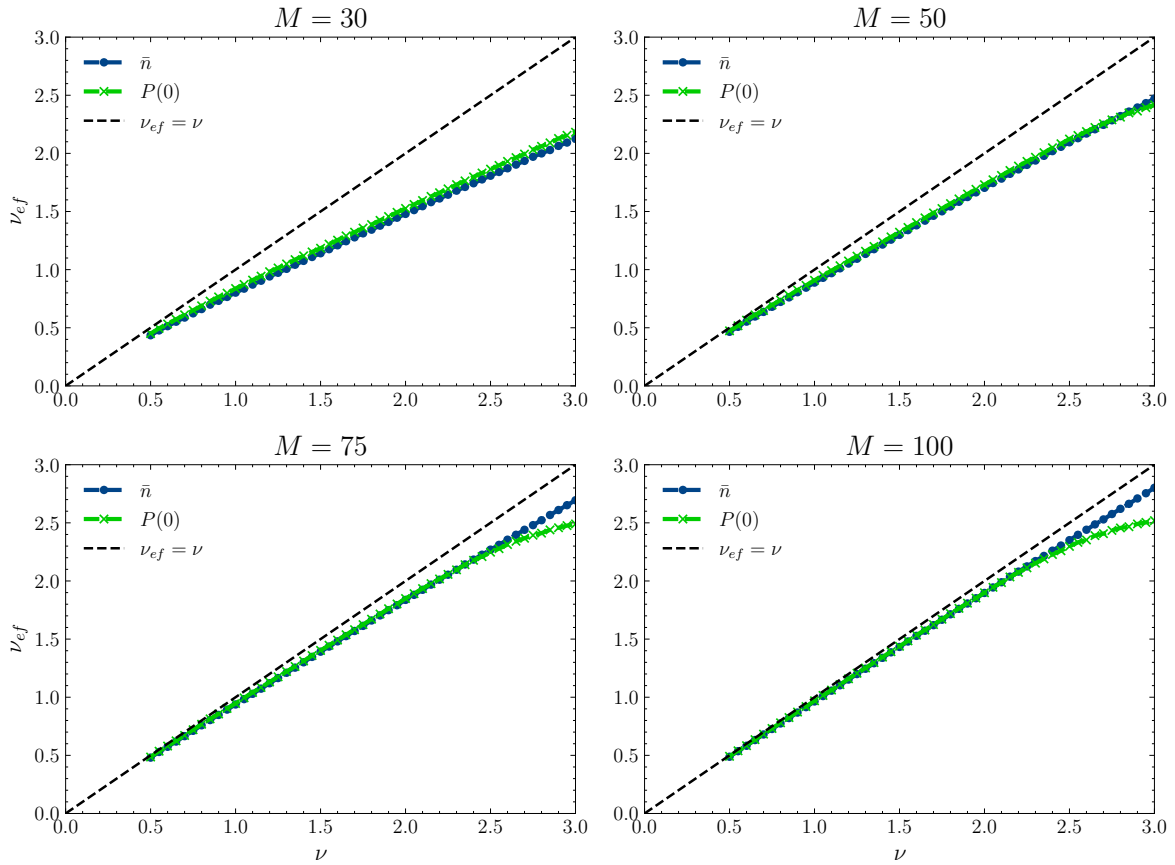


Figura 3.9: Comparación entre los valores efectivos $\nu_{ef}(\bar{n})$ y $\nu_{ef}(P(0))$ en función de ν para redes de Erdős-Rényi $G(N, M)$, para distintos valores de M . Para valores de ν pequeños, la influencia de la red es baja debido a que los procesos de nacimiento son poco probables. Para valores 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.

a medida que aumenta el valor de ν , la diferencia entre los valores efectivos entre las distintas 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 Figura 3.12 la comparación entre $\nu_{ef}(\bar{n})$ para las distintas arquitecturas de red, las redes regulares presentan un valor de $\nu_{ef}(\bar{n})$ mayor que el de las redes de Erdős-Rényi, que a su vez es mayor que el de las redes geográficas. Debido al comportamiento monótono creciente de la curva de ρ_{est} en función de ν en el modelo sin estructura de red (ver Figura 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 de Erdős-Rényi 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 *clusters* o grupos de nodos con alta conectividad 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

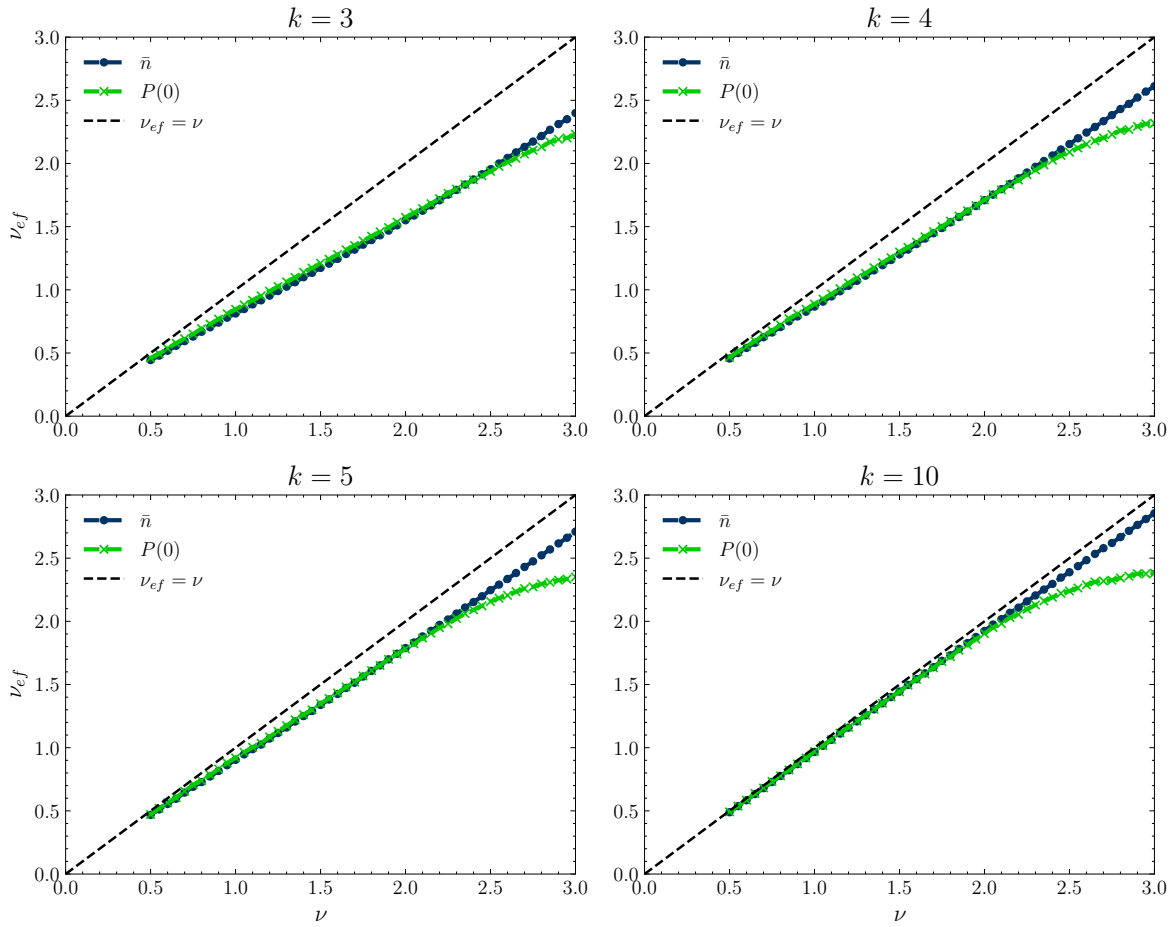


Figura 3.10: Comparación entre los valores efectivos $\nu_{ef}(\bar{n})$ y $\nu_{ef}(P(0))$, para redes regulares $G(N, k)$, para distintos valores de k . Se observa una diferencia entre las curvas, por lo que la dinámica de la población en redes regulares no sigue la misma estadística que dinámicas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

valor medio de la población \bar{n} sea menor que en las otras arquitecturas de red.

El efecto de la formación de aglomeraciones de poblaciones y disminución de \bar{n} tiene consecuencia directa en el valor que toma la probabilidad de extinción $P(0)$ en las dinámicas en las redes. En la Figura 3.12 se observa que el valor de $\nu_{ef}(P(0))$ en las redes geográficas es menor que el que presentan las redes regulares y de Erdős-Rényi. Como en el modelo sin red la dependencia de $P(0)$ con ν es decreciente (ver Figura 3.7), un valor de $\nu_{ef}(P(0))$ 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 nuevamente al proceso de formación de aglomeraciones de individuos, pues como se mencionó anteriormente, estos núcleos de individuos tiende a disminuir la probabilidad de nacimiento global de la dinámica, lo que aumenta la probabilidad de extinción.

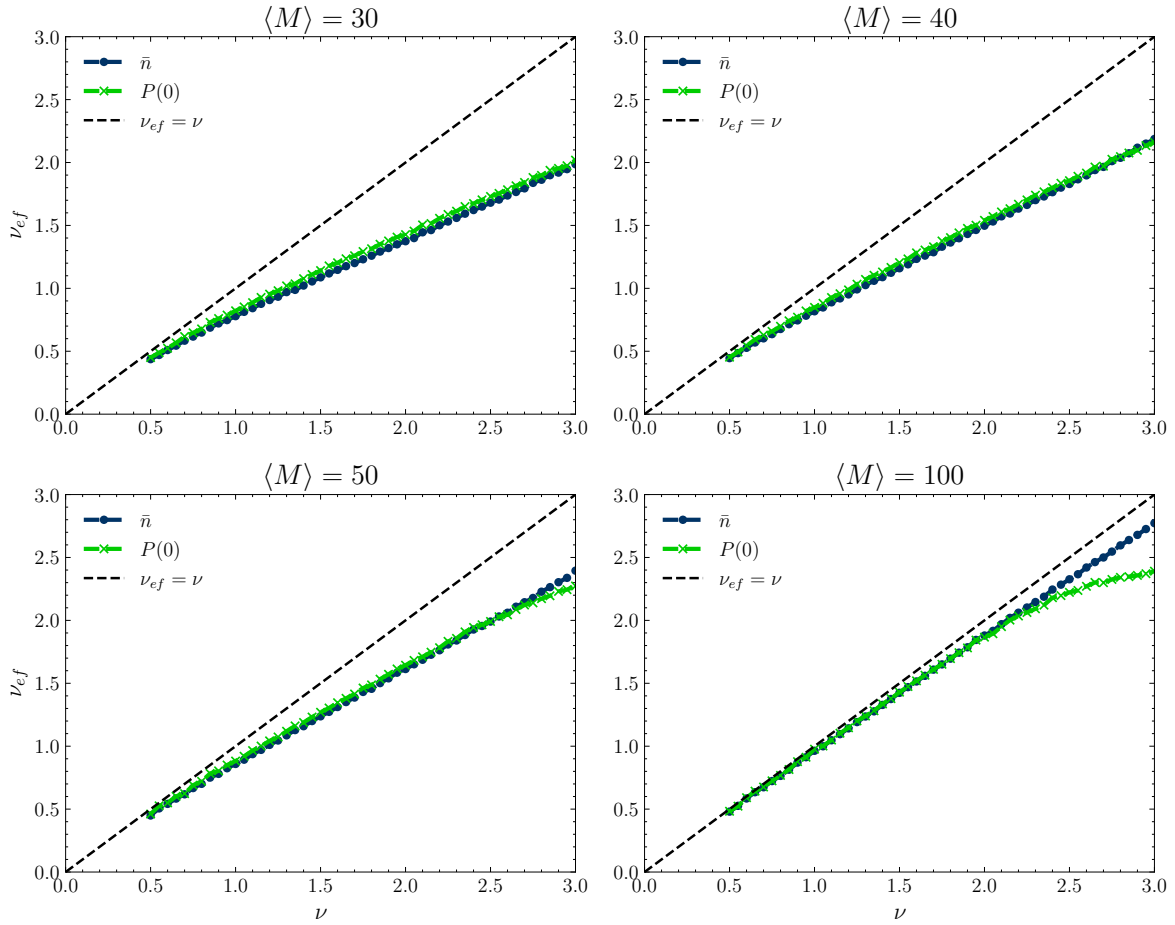


Figura 3.11: Comparación entre los valores efectivos $\nu_{ef}(\bar{n})$ y $\nu_{ef}(P(0))$ para redes geográficas $G(N, r)$, para distintos valores de r . Para valores de ν pequeños, la influencia de la red es pequeña porque los procesos de nacimiento son muy improbables. Cuando ν aumenta, la diferencia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

3.5. 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 aglomeraciones de individuos, emplearemos la asortatividad. Esta medida es utilizada para caracterizar la tendencia de los nodos de una red a estar conectados con otros nodos con características similares [45]. Es decir, es una medida de la correlación entre los nodos conectados en la red, en función de alguna 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 acumulación de individuos en la red.

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

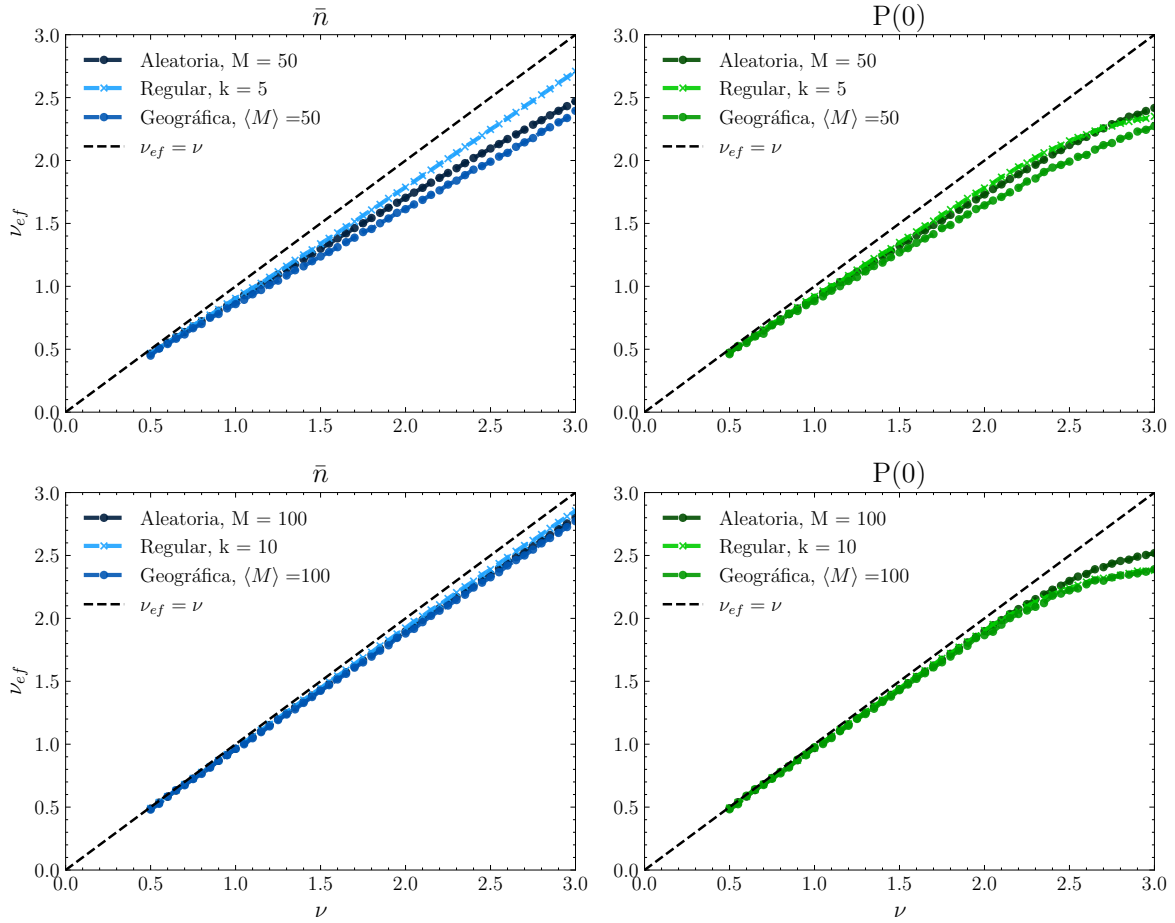


Figura 3.12: Comparación del valor efectivo $\nu_{ef}(\bar{n})$ (columna izquierda) y el valor de $\nu_{ef}(P(0))$ (columna derecha), para redes de Erdős-Rényi $G(N, M)$, redes regulares $G(N, k)$ y redes geométricas $G(N, r)$, con el mismo número medio de enlaces. Se observa que la dinámica de la población 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.

$$\mu_z = \frac{\sum_i k_i z_i}{\sum_i k_i}, \quad (3.19)$$

donde k_i es el grado del nodo i . En esta definición se calcula el valor medio de la variable z , ponderado por el número de vecinos de i . La covarianza de la variable z_i y z_j sobre los vértices está dada por

$$\text{Cov}(z_i, z_j) = \frac{A_{ij}(z_i - \mu_z)(z_j - \mu_z)}{\sum_{lm} A_{lm}}. \quad (3.20)$$

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

$$\text{Cov}(z_i, z_j) = \frac{1}{2M} \sum_{i,j} \left(A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2M} \right) z_i z_j, \quad (3.21)$$

donde se usa además que $\mu_z^2 = \sum_{ij} k_i k_j z_i z_j / (2M)^2$ a partir de su definición en la

Ec. (3.19). Para que esta cantidad sea independiente de la magnitud de la variable z , se define el *coeficiente de asortatividad* $a(z)$ normalizado por el valor máximo de la covarianza, introduciendo $z_i = z_j$ en la Eq. (3.21), resultando

$$a(z_i) = \frac{\sum_{ij} (A_{ij} - k_i k_j / 2M) z_i z_j}{\sum_{ij} (k_i \delta_{ij} - k_i k_j / 2M) z_i z_j}, \quad (3.22)$$

de manera que $-1 \leq a(z_i) \leq 1$. Esta cantidad se corresponde con la definición del coeficiente de correlación de Pearson sobre redes.

Estamos interesados en la asortatividad de la distribución de individuos en las redes. Por lo tanto, para calcularla, vamos a utilizar la variable binaria y_i definida en la Ec. 3.14. Para simplificar notación en lo que resta del capítulo, definimos $a := a(y_i)$.

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 3×10^6 de redes (10^6 para cada una de las arquitecturas), todas con $N = 20$ nodos. Los parámetros utilizados fueron $\mu = 1$, $p_\mu = 0.2$, $u = 0.5$ y $\alpha = 0.01$. En cada red se simuló la dinámica del modelo durante un tiempo $T = 20$ vidas medias, intervalo suficiente para superar el régimen transitorio del sistema. En el instante inicial se tiene un individuo, $n(0) = 1$, 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. (3.22), utilizando la variable y_i de la Ec. (3.14). Para $n = 0$ y $n = N$, la asortatividad no está definida. Dado que la asortatividad puede depender del tamaño de la población, también se registró la cantidad de individuos n a final de cada simulación.

Por su parte, para cada valor de $1 \leq n \leq N - 1$, se generaron 1.5×10^5 redes (5×10^4 para cada arquitectura) donde se distribuyeron los n individuos ocupando sitios al azar. Esta configuración se considera una cota inferior para la asortatividad, ya que, al asignar los nodos ocupados de forma aleatoria, no se introduce ninguna correlación entre ellos, independientemente de que estén conectados o no.

Por otro lado, para obtener una cota superior, se generaron 1.5×10^5 redes (5×10^4 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, 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 de ellos 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. No obstante, este método tiende a generar valores elevados de asortatividad, ya que favorece la ocupación de sitios que se encuentren conectados a otros ya ocupados, aportando a la formación de conglomerados de nodos ocupados.

3.5.1. Resultados

En las Figuras 3.13, 3.14 y 3.15 se muestran los valores medios $\langle a \rangle$ de la asortatividad junto con sus desviaciones estándar, promediados sobre todas las realizaciones, para los distintos valores de n individuos al momento medir la asortatividad, para redes de Erdős-Rényi $G(N, M)$, 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 observamos que la asortatividad se encuentra entre los valores de las distribuciones de individuos ocupados al azar y la asortatividad máxima. Esto nos indica que los individuos no se distribuyen al azar (pues el valor de $\langle a \rangle$ es mayor que la cota inferior), de manera que forman aglomeraciones de individuos, pero no lo suficientemente agrupados como para alcanzar la asortatividad máxima. Esto se debe a que en la dinámica aparecen nuevos núcleos de crecimiento debido a la inmigración, y que los procesos de muerte destruyen parcialmente estas aglomeraciones.

Además, notamos que la asortatividad no depende apreciablemente 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.

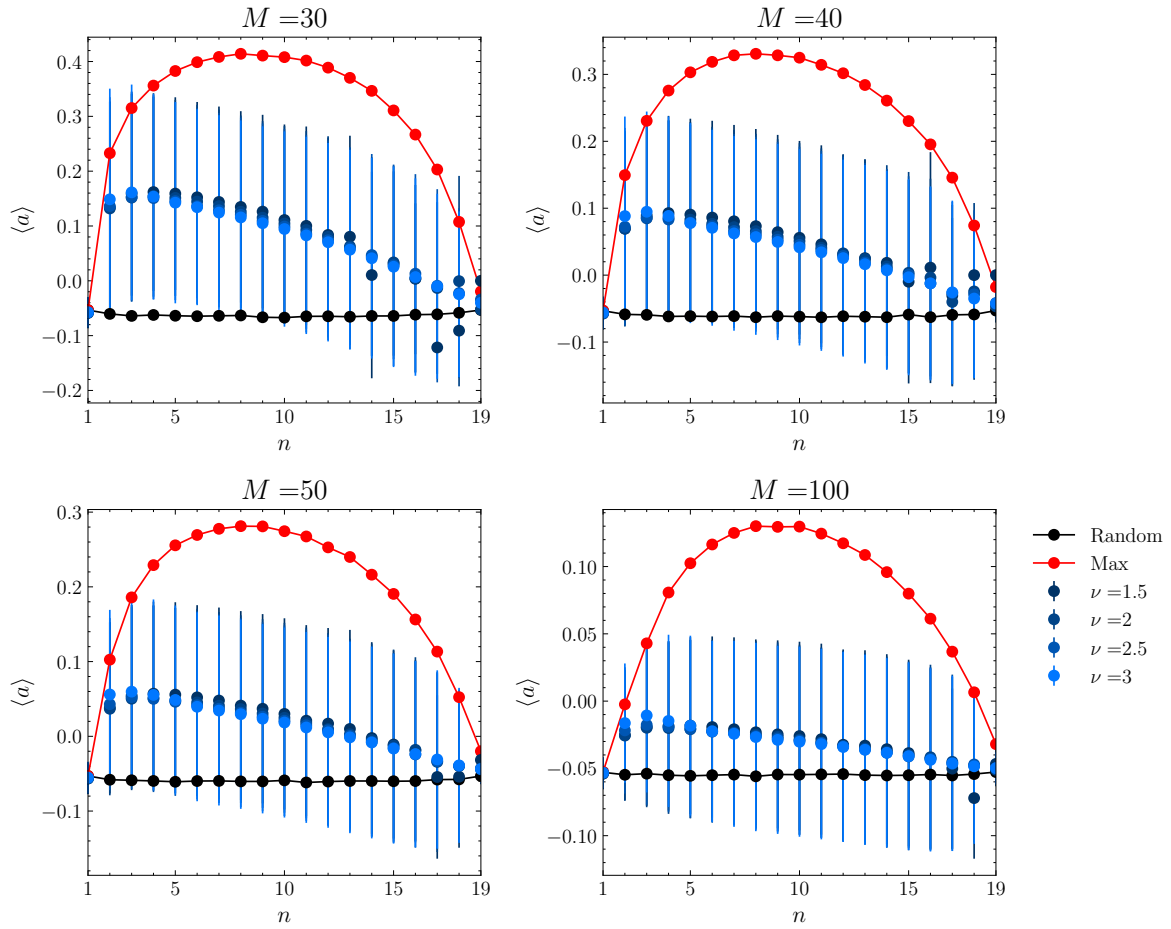


Figura 3.13: Asortatividad en redes de Erdős-Rényi $G(N, M)$ en función de $n \in (1, N - 1)$, para distintos valores de M y ν (líneas azules). Se observa que no hay dependencia con ν . Las curvas se encuentran entre medio de las cotas superior (líneas rojas) e inferior (líneas negras), obtenidas al distribuir los individuos ocupados de manera sucesiva como se describió en la Sección (3.5) y al azar respectivamente. La cota inferior no depende de n : $\langle a \rangle_{\text{random}} = -1/(N - 1) < 0$.

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

En todos los casos notamos que la asortatividad para una distribución 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 Apéndice A), donde encontramos que

$$\langle a \rangle_{\text{random}} = -\frac{1}{N - 1} < 0. \quad (3.23)$$

Por último, otra tendencia que observamos es que al aumentar el número de enlaces en la red, tanto la asortatividad máxima como la asortatividad de las dinámicas poblacionales disminuyen. Si tenemos en cuenta la definición de la covarianza dada por Ec. (3.21) de la cual proviene la asortatividad, y como se utiliza una variable binaria,

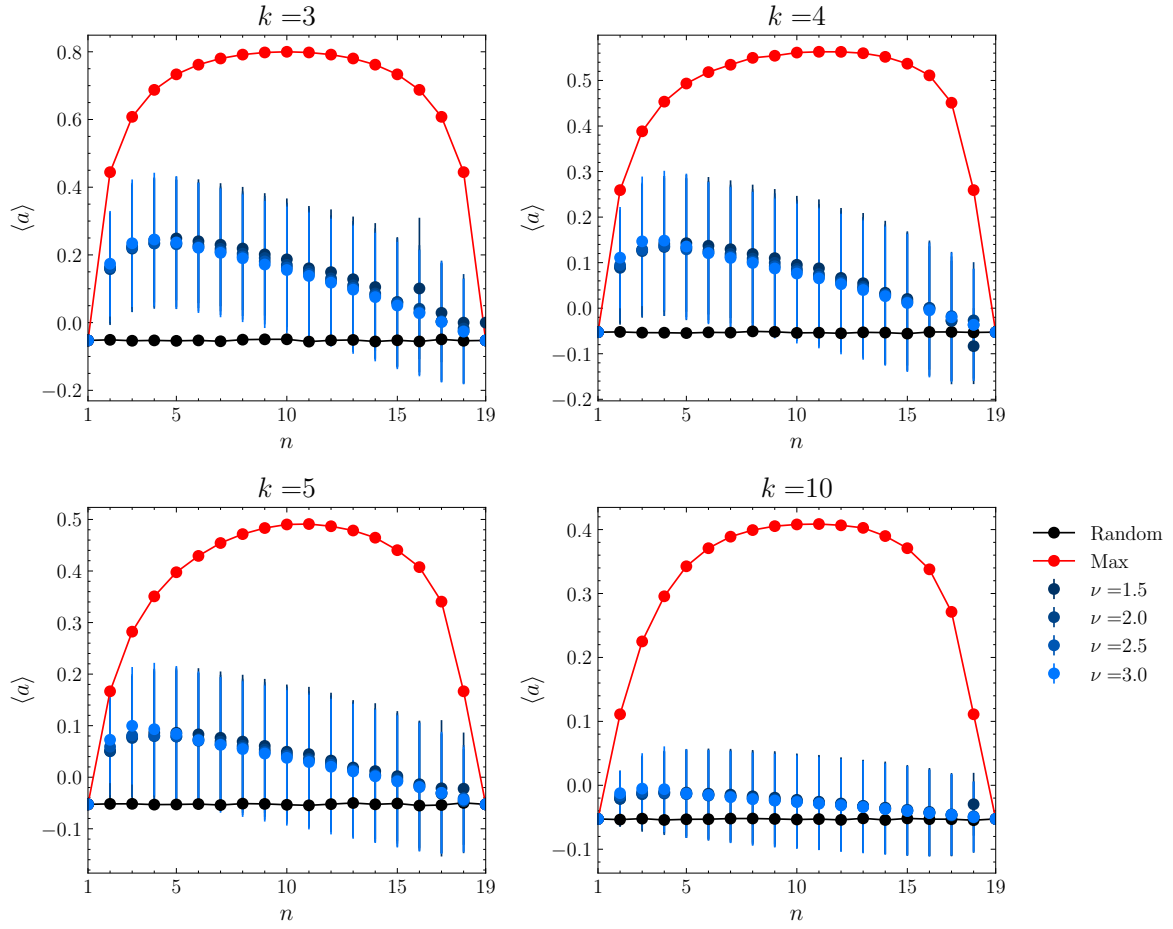


Figura 3.14: Asortatividad en redes regulares $G(N, k)$ en función de $n \in (1, N - 1)$ para distintos valores de k y ν (líneas azules). Se observa que no hay dependencia con ν y que las curvas se encuentra entre medio de las cotas superior (líneas rojas) e inferior (líneas negras). Mientras que la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

cada uno de los enlaces $\{i, j\} \in \mathcal{E}$ de la red aporta:

- 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, para un mismo n y N , la proporción de enlaces con $x_i = x_j$ disminuye respecto a los que tienen $x_i \neq x_j$. Es posible formular un argumento topológico que soporta esta última afirmación, 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 medio de vecinos de cada nodo, que es proporcional al número de enlaces de la red. Este argumento nos permite explicar la tendencia de la asortatividad a disminuir al aumentar el número de enlaces en la red.

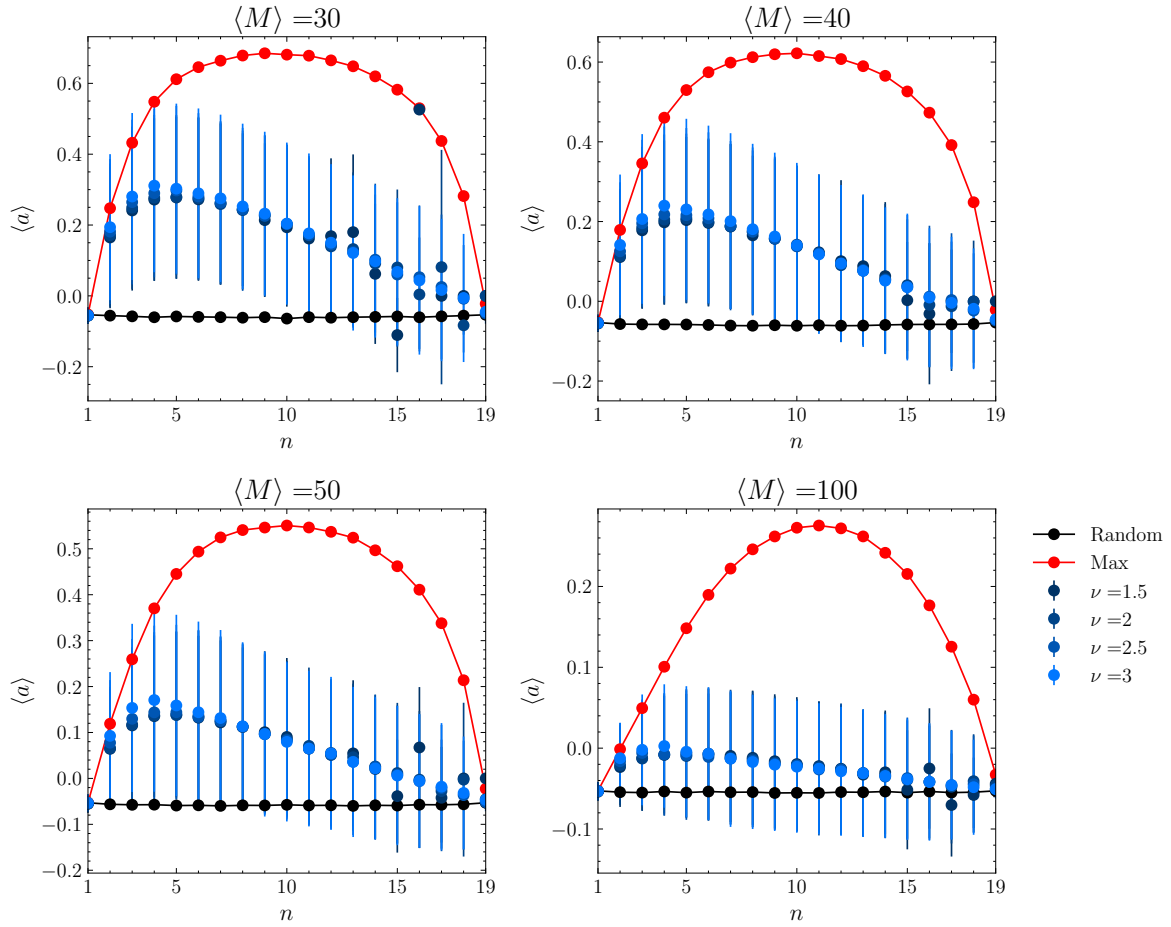


Figura 3.15: Asortatividad en redes geográficas $G(N, r)$ en función de $n \in (1, N - 1)$ para distintos valores de r y ν (líneas azules). Se observa que no hay dependencia con ν y que las curvas se encuentran entre medio de las cotas superior (líneas rojas) e inferior (líneas negras). La cota superior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

3.5.2. Comparación entre arquitecturas

Para terminar de caracterizar la asortatividad de las dinámicas poblaciones en redes aleatorias, comparamos los resultados obtenidos entre las distintas arquitecturas de red. En la Figura 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 observamos que 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 de Erdős-Rényi. Tal como discutimos en la Sección 3.4.4, esto nos indica que la dinámica poblacional depende de la arquitectura de la red en la que se encuentra inmersa. Más aún, indica que las redes geográficas, cuya construcción depende de la distancia euclidiana entre los nodos, tienen una tendencia a la formación de una mayor cantidad de *clusters* debido a la naturaleza de sus conexiones, y, en consecuencia, el efecto de la formación de aglomeraciones de individuos se hace más notorio respecto a los otros tipos de redes.

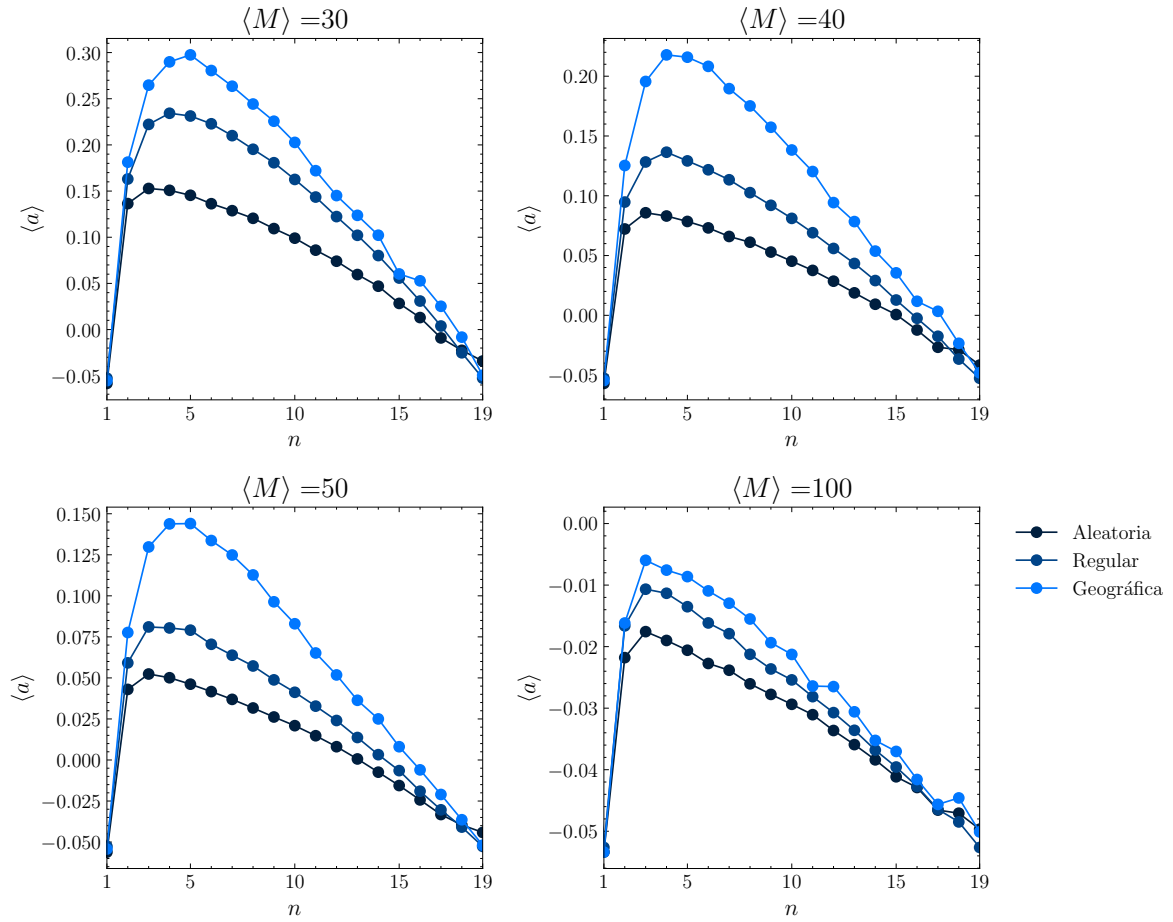


Figura 3.16: Comparación de la asortatividad en función de n para $\nu = 2.5$ y las distintas arquitecturas de red, con $\langle M \rangle \in \{30, 40, 50, 100\}$. Se observa que la asortatividad es mayor en redes geográficas, lo que indica que la dinámica poblacional tiende a formar más fácilmente aglomeraciones de individuos en este tipo de redes que tienen una estructura espacial a la hora de establecer los enlaces.

Conclusiones del capítulo

En este capítulo se incorporaron redes aleatorias como marco para modelar interacciones locales más realistas en sistemas poblacionales. Se analizaron tres tipos de arquitecturas —Erdős-Rényi, regulares y geográficas— y se observó que la red tiene un impacto directo en la dinámica, al modificar el proceso de reproducción en función de la topología de conexiones. Aunque para tasas de nacimiento bajas (ν) la influencia de la red es poco significativa, a medida que ν aumenta, las diferencias entre arquitecturas se vuelven relevantes. Tanto el valor medio de la población \bar{n} como la probabilidad de extinción $P(0)$ se ven afectados. Mediante la introducción de un parámetro efectivo ν_{ef} fue posible comparar de forma directa con el modelo sin red. Se identificó además que $P(0)$ es más sensible a la topología que \bar{n} , evidenciado por la desigualdad $\nu_{ef}(P(0)) < \nu_{ef}(\bar{n})$.

Para comprender cómo la red modula el agrupamiento espacial de individuos, se utilizó la asortatividad como medida de correlación entre nodos vecinos. Los resultados

muestran que las dinámicas inducen una asortatividad mayor que la esperada aleatoriamente, lo que indica la formación espontánea de núcleos de sitios ocupados. Este efecto es más pronunciado en redes geográficas, donde la construcción espacial favorecen la formación de *clusters*. Dicho agrupamiento local reduce la probabilidad efectiva de nacimiento, generando menores valores de \bar{n} y aumentando $P(0)$ respecto a otras topologías.

Capítulo 4

Sistema 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 de otras especies. Sin embargo, existen sistemas con más de una especie, donde su interacción hace que la dinámica de cada una afecte a la otra y viceversa. Existen tres tipos principales de interacción entre dos especies [9]:

- Presa-depredador: cuando la tasa de crecimiento de cada población disminuye debido al aumento de la población de la otra.
- Competencia: cuando la tasa de crecimiento de cada especie disminuye.
- Mutualismo: cuando 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. Existen trabajos previos que modelan sistemas de dos poblaciones pequeñas, ambas descritas a nivel individual con cantidades discretas, que interactúan mediante un mecanismo de presa-depredador [46]. En dichos estudios se ha observado que las fluctuaciones introducidas por la estocasticidad de la dinámica inducen oscilaciones acopladas en el número de individuos de ambas especies, a diferencia de lo que ocurre en sistemas descritos con variables continuas, donde las densidades de individuos tienden a un equilibrio estable [9].

En este capítulo nos interesa describir un modelo estocástico en el que sólo una de las especies (en nuestro caso, el depredador) se modela a nivel individual, mientras que la otra especie (la presa) se representa mediante una variable continua. El objetivo de este enfoque es explorar si, al relajar la condición de que ambas especies sean tratadas como poblaciones pequeñas y discretas, aún pueden surgir oscilaciones acopladas en el sistema.

El interés en este tipo de sistemas no se limita únicamente a la cuestión estadística, sino que también abarca posibles aplicaciones en diferentes contextos: por ejemplo,

un ganado (depredador discreto) que interactúa con la biomasa de su entorno (presa continua).

Para abordar este objetivo, primero analizaremos el sistema continuo y obtendremos analíticamente los puntos de equilibrio, identificando los parámetros para los cuales pueden existir oscilaciones acopladas amortiguadas en las densidades poblacionales. Luego, introduciremos el modelo estocástico para el depredador y examinaremos las señales obtenidas para valores de parámetros similares a aquellos que, en el modelo continuo, exhiben oscilaciones. Por último, para confirmar que las señales observadas corresponden efectivamente a oscilaciones acopladas, analizaremos su espectro de potencia, que no sólo revelará la aparición de componentes a una frecuencia característica, sino también la presencia de armónicos en el doble de dicha frecuencia que no habían sido observados en estudios anteriores. Finalmente, caracterizaremos estas oscilaciones calculando el factor de calidad de dichas oscilaciones, a través del espectro de potencia, identificando valores óptimos en los que las oscilaciones son más coherentes o persisten durante un mayor tiempo.

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, 47]. 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 limitada 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 de la Ec. (4.2), denotados como (x^*, ρ^*) , igualamos las derivadas temporales a cero, obteniendo el siguiente conjunto 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 son:

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

Es posible demostrar que si $\gamma > 0$ y $\nu > 0$, entonces $x^* > 0$. Además, si $\gamma > 0$ y $\nu/\mu > 1$, 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,

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

Esto garantiza que las densidades poblacionales se mantengan dentro del rango de interés. Cabe destacar que los puntos de equilibrio no dependen del parámetro λ . Al acercarse al equilibrio, si este es estable, el sistema puede presentar oscilaciones amortiguadas, dependiendo de los valores de los parámetros μ, ν, γ y λ . A continuación, analizaremos algunas condiciones bajo las cuales se produce este comportamiento.

Estabilidad y frecuencia de oscilaciones amortiguadas

Es posible estudiar la estabilidad y encontrar la frecuencia de las oscilaciones amortiguadas del sistema cerca del equilibrio. Para ello se calcula el sistema lineal asociado al sistema dinámico de la Ec. (4.2). Si expresamos dicho sistema como:

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

con

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

entonces el Jacobiano \mathbf{J} del sistema está dado por:

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

Definimos $T = \text{Tr}[\mathbf{J}(x^*, \rho^*)]$ 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} , denotados como $\Lambda_{1,2}$, 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 en las cercanías del equilibrio es $\omega_{CM} = \text{Im}(\Lambda_1) =$

$\text{Im}(\Lambda_2)$, ya que los valores propios de la matriz \mathbf{J} son conjugados complejos. En particular,

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

En la Figura 4.1 se muestra la evolución del sistema presa-depredador continuo con dinámica logística modelado por la Ec. (4.2). Las condiciones iniciales escogidas fueron $x(0) = \rho(0) = 0.25$, mientras que para los parámetros del sistema, los valores fueron $\lambda = 1$, $\mu = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$. Para estas cantidades, a partir de la expresión de la Ec. (4.4), el valor de equilibrio es $(x^*, \rho^*) \approx (0.122, 0.088)$. Podemos observar que las soluciones presentan oscilaciones amortiguadas alrededor de ese punto de equilibrio. La frecuencia de dichas oscilaciones, para perturbaciones cercanas al equilibrio, es $\omega_{CM} \approx 0.937$.

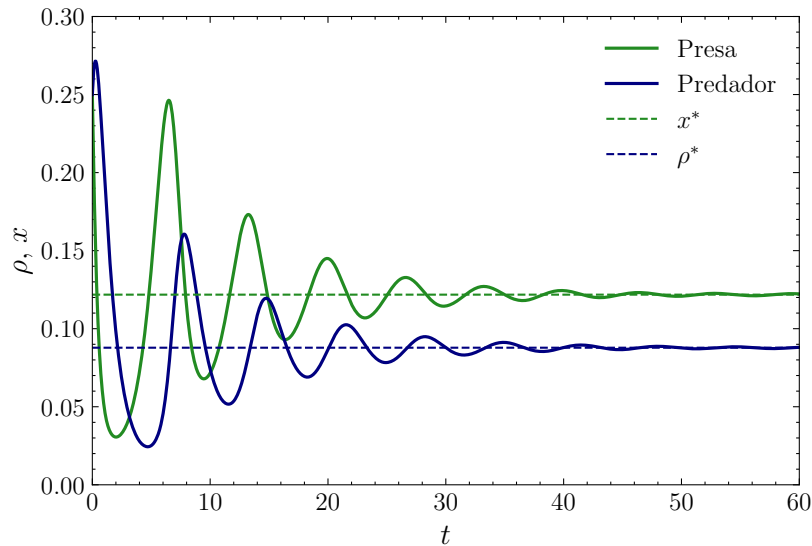


Figura 4.1: Dinámica del sistema presa-depredador con saturación logística modelado por la Ec. (4.2) para los parámetros $\lambda = 1, \mu = 1, \gamma = 10, \nu = 10$. Se observa que las soluciones oscilan alrededor del punto de equilibrio $(x^*, \rho^*) \approx (0.122, 0.088)$, con una frecuencia $\omega_{CM} \approx 0.937$.

4.2. Dinámica estocástica

En esta sección se presenta una variante estocástica del modelo de interacción entre dos especies mediante un mecanismo de presa-depredador. En esta formulación, se considera que la población de depredadores es pequeña y se modela mediante una variable discreta, mientras que la población de presas se describe como una variable continua. La interacción entre ambas especies se mantiene análoga a la planteada en la Sección 4.1.1.

El objetivo es analizar si las fluctuaciones intrínsecas asociadas a la dinámica estocástica del depredador —originadas por procesos de nacimiento, muerte e inmigración— inducen algún tipo de comportamiento emergente en comparación con el sistema continuo, en el cual se observa una evolución hacia un equilibrio estable.

4.2.1. Descripción del modelo

Como se ha mencionado, el sistema se compone de dos especies: depredador y presa. Se considera para el depredador, un sistema de N sitios, donde cada uno puede estar ocupado por un individuo o encontrarse vacío. 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 . La dinámica del sistema, estocástica y markoviana, consiste en avanzar el tiempo en una cantidad discreta δt , actualizando la variable n y x según un conjunto de reglas que se detallan a continuación.

Dinámica del depredador

Para el sistema de N sitios, numerados como $1, 2, \dots, N$, donde cada uno puede estar ocupado por a lo sumo un depredador, definimos la variable binaria $y_i(t)$ tal que

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

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 sitio 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:** 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, tomaremos como unidad de tiempo a la vida media de un sitio, μ^{-1} , donde μ es la frecuencia del proceso de muerte, definida

como

$$\frac{1}{\mu} = \frac{N}{up_{\mu}} \delta t. \quad (4.11)$$

Del mismo modo, se define la cantidad $\Delta t = N\delta t$ y las frecuencias de inmigración y nacimiento, α y ν , tal que

$$\begin{aligned} up_{\alpha} &= \alpha \Delta t, \\ (1-u)p_{\nu} &= \nu \Delta t, \end{aligned} \quad (4.12)$$

respectivamente.

Dinámica de la presa

A diferencia del depredador, la dinámica de la presa se modela de forma continua. Es decir, dada una densidad de presas $x(t')$, la idea es calcular el valor de $x(t' + \delta t)$ resolviendo la ecuación diferencial

$$\frac{dx}{dt} = \lambda \left[x(1-x) - \gamma x \frac{n(t')}{N} \right], \quad (4.13)$$

donde se considera que $n(t')$ se mantiene constante entre los tiempos t' y $t' + \delta t$, inspirado en la ecuación diferencial de modelo logístico (ver Ec. (4.2)).

Se define la cantidad auxiliar $s(t')$ como

$$s(t') = 1 - \gamma \frac{n(t')}{N}. \quad (4.14)$$

que representa la densidad de equilibrio de presas para una cantidad $n(t')$ de depredadores. Introduciendo esta cantidad en la ecuación diferencial (4.13), podemos reescribirla como

$$\int_{t'}^{t'+\delta t} \frac{dx}{-\lambda [x(x-s(t'))]} = \int_{t'}^{t'+\delta t} dt = \delta t. \quad (4.15)$$

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

$$x(t' + \delta t) = \begin{cases} \frac{x(t')}{1 + \lambda x(t') \delta t} & \text{si } s(t') = 0, \\ \frac{s(t')}{1 + \left(\frac{s(t')}{x(t')} - 1 \right) \exp(-\lambda s(t') \delta t)} & \text{si } s(t') \neq 0. \end{cases} \quad (4.16)$$

4.2.2. Simulación del sistema

En la Figura 4.2 se observa la dinámica del sistema presa-depredador con dinámica discreta, para los parámetros $N = 100$, $p_\mu = 0.05$, $\mu = 1$, $\nu = 10$, $\alpha = 0.01$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$ 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, debido a su carácter estocástico; en cambio, exhibe oscilaciones que persisten en el tiempo. Más aún, es posible ver que, en los períodos en los cuales la cantidad de depredadores disminuye, la densidad de las presas aumenta. Debido a este aumento, la probabilidad de nacimiento de los depredadores en el modelo estocástico crece, lo que conduce a un incremento posterior de su población. Dicho incremento, a su vez, provoca una disminución en la densidad de las presas, reduciendo así la probabilidad de nacimiento de depredadores y, como consecuencia, generando una caída en su cantidad de individuos. Este ciclo se repite, a pesar del carácter aleatorio de la dinámica.

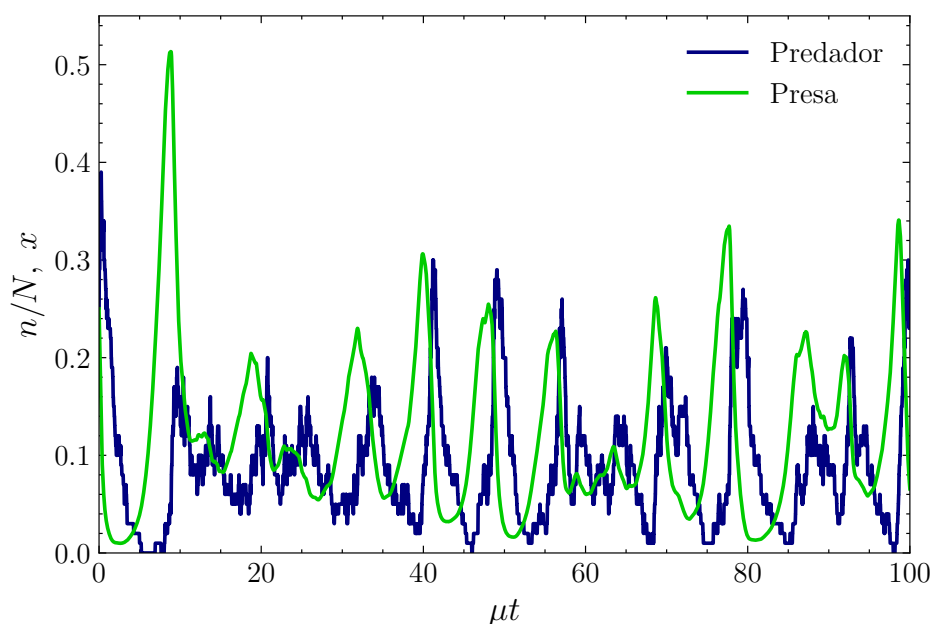


Figura 4.2: Dinámica del sistema presa-depredador con dinámica discreta para los parámetros $N = 100$, $p_\mu = 0.05$, $\mu = 1$, $\nu = 10$, $\alpha = 0.01$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$ y $u = 0.5$. Se observan oscilaciones en las densidades de las presas y los depredadores, acopladas, que persisten en el tiempo. Es decir, el aumento de una provoca la disminución de la otra y viceversa.

En la Figura 4.3 se muestra la evolución del mismo sistema presa-depredador con dinámica discreta, pero para una población máxima de depredadores $N = 10^5$, manteniendo constantes el resto de los parámetros respecto a la simulación presentada en la Figura 4.2. En este caso, la amplitud de las fluctuaciones estocásticas se reduce notablemente. A pesar de ello, es posible detectar que dichas fluctuaciones corresponden a oscilaciones, ya que se observa un efecto similar al del caso anterior: el aumento de la cantidad de depredadores por razones estocásticas provoca una disminución de las

presas y viceversa.

Es importante resaltar la disminución en la amplitud de estas oscilaciones, lo que evidencia un cambio drástico en el comportamiento del sistema al considerar poblaciones de depredadores más grandes. Además, se observa que, para este régimen, las oscilaciones se producen alrededor de un valor que no coincide con el punto de equilibrio predicho por el sistema continuo.

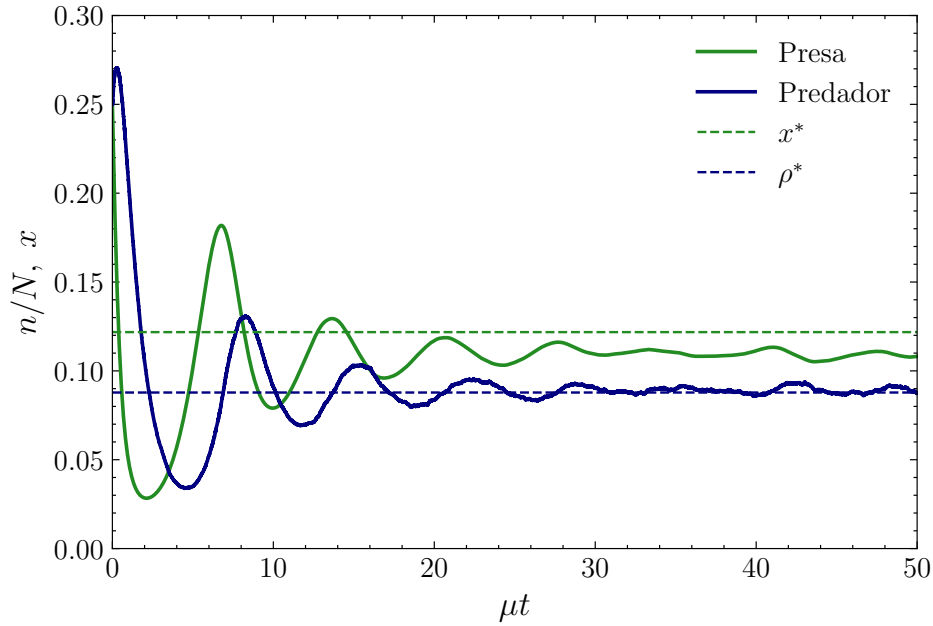


Figura 4.3: Dinámica del sistema presa-depredador con dinámica discreta para los parámetros $N = 10^5$, $p_\mu = 0.05$, $\mu = 1$, $\nu = 9$, $\alpha = 0.01$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$ y $u = 0.5$. Las oscilaciones, de amplitud considerablemente reducida respecto al sistema con $N = 100$ sitios, se producen alrededor de un valor que no coincide con los valores de equilibrio x^* , ρ^* del sistema continuo (Ec. (4.4)).

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 Sección 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 Sección 2.2, donde se presentó la ecuación maestra Ec. (2.12) y utilizando una expresión inspirada en la ecuación de la dinámica de las presas de campo medio del sistema de la Ec. (4.2), escribimos una aproximación de la ecuación maestra del sistema presa-depredador como

$$\begin{aligned}
\partial_t P(n, t) = & \left[\alpha(N - n + 1) + \nu x(n - 1) \frac{N - n + 1}{N - 1} \right] P(n - 1, t) + \\
& + \mu(n + 1)P(n + 1, t) - \left[\alpha(N - n) + \nu x n \frac{N - n}{N - 1} + \mu n \right] P(n, t), \quad (4.17) \\
\frac{dx}{dt} = & \lambda \left[x(1 - x) - \gamma x \frac{\langle n \rangle(t')}{N} \right],
\end{aligned}$$

donde se realizó una aproximación al introducir el número medio de depredadores $\langle n \rangle(t') = \sum_{n=0}^N nP(n, t')$ 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. (2.12) y (4.2).

En la Figura 4.4 se muestra la evolución de la densidad de presas $x(t)$ y el número medio de depredadores $\langle n \rangle(t)/N$ utilizando la ecuación maestra 4.17 (línea continua). La cantidad máxima de depredadores se fijó en $N = 1000$. En la misma figura, se grafican las evoluciones de las variables $x(t)$ y $\rho(t)$ del sistema continuo a partir de la Ec. (4.2). En ambos casos, 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 Sección 4.2. Se observa que ambas dinámicas son similares a tiempos cortos. Las oscilaciones dadas por la ecuación maestra presentan un período mayor (y por lo tanto una frecuencia menor) con respecto a la dinámica del sistema continuo de campo medio. Además, se observa que a tiempos largos, la dinámica tanto de las presas, $x(t)$, como la de la densidad media de depredadores, $\langle n \rangle(t)/N$, obtenidos a partir de la ecuación maestra, se estabilizan. Es decir, la ecuación maestra planteada en esta sección no captura la oscilaciones persistentes de las señales. Por su parte, dicho estado estacionario es diferente al estado estacionario (x^* y ρ^*) que se obtiene con campo medio. Este efecto fue observado previamente en la Figura 4.3.

En la Figura 4.5 se muestra la comparación de la dinámica del sistema estocástico descrito en la Sección 4.2.1, con los valores de x y $\langle n \rangle/N$ provenientes de la solución de la ecuación maestra (4.17), utilizando los mismos parámetros que en el caso anterior. A tiempos cortos, la dinámica estocástica es bien aproximada por los valores de x y $\langle n \rangle/N$ provenientes de la ecuación maestra, mientras que para tiempos largos, debido al carácter estocástico del sistema, las variables x y n/N del sistema estocástico fluctúan alrededor del valor de equilibrio de la ecuación maestra.

En la Figura 4.6 se muestra el histograma de la cantidad de depredadores n del sistema estocástico a lo largo de una evolución. Adicionalmente se presenta la distri-

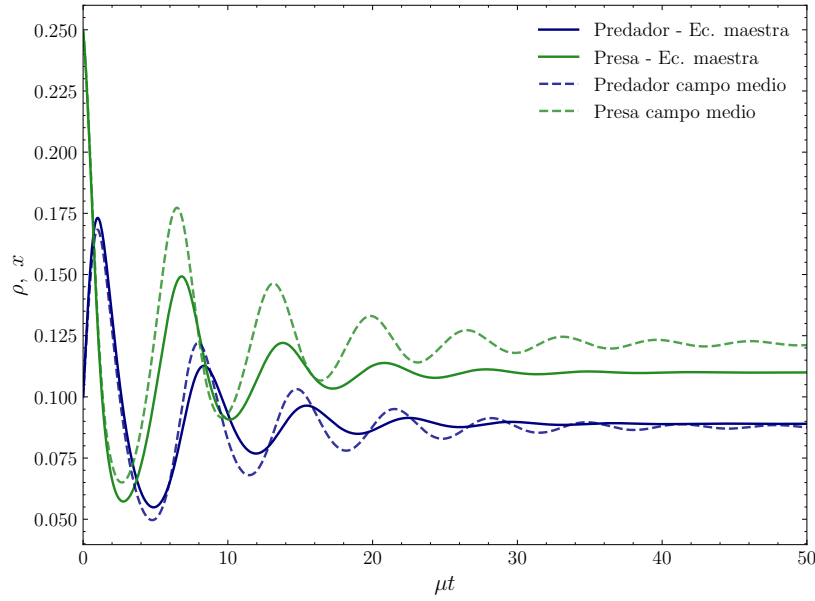


Figura 4.4: Evolución de x y $\langle n \rangle/N$ utilizando la ecuación maestra (4.17) para el sistema con $N = 1000$, (línea continua) y de x y n/N del sistema de campo medio de la Ec. (4.2) (línea discontinua). En ambas evoluciones se utilizaron $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, $\alpha = 0.01$ y $u = 0.5$, con condiciones iniciales $x(0) = 0.1$ y $n(0) = 100$.

bución de probabilidad del estado estacionario de la ecuación maestra (4.17), $P_{est}(n)$. 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 ecuación maestra (4.17) emplea una aproximación en la dinámica de las presas, al considerar a $\langle n \rangle$ en lugar de $n(t)$.

Se deja como comentario que, suponiendo que se conoce la densidad de presas en el estacionario, x_{est} , es posible calcular $P_{est}(n)$ como el vector del núcleo de la matriz $\bar{\mathbf{f}}$ (ver definición de la Ec. (2.16)) con un reescalo $\nu \rightarrow \nu x_{est}$. Esto es mucho menos costoso computacionalmente, pues calcular x_{est} y $\langle n \rangle_{est}$ para luego hallar $P_{est}(n)$ consume más recursos que resolver la ecuación maestra (4.17) hasta que el sistema llegue al estado estacionario.

4.4. Análisis de las oscilaciones

Como se ha observado en las Figuras 4.2, 4.3 y 4.5, la dinámica del sistema estocástico presenta oscilaciones alrededor de un valor medio, el cual está bien descrito por la ecuación maestra (4.17). A partir de las figuras citadas, es posible notar que la amplitud de las oscilaciones aumentan al disminuir el tamaño del sistema. En particular, es posible ver que cuando la densidad de la presa $x(t)$ es alta, la cantidad de individuos del depredador n crece. Cuando esto ocurre, la densidad de presas disminuye, lo que a su vez reduce la cantidad de depredadores. Este ciclo de crecimiento y decrecimiento de

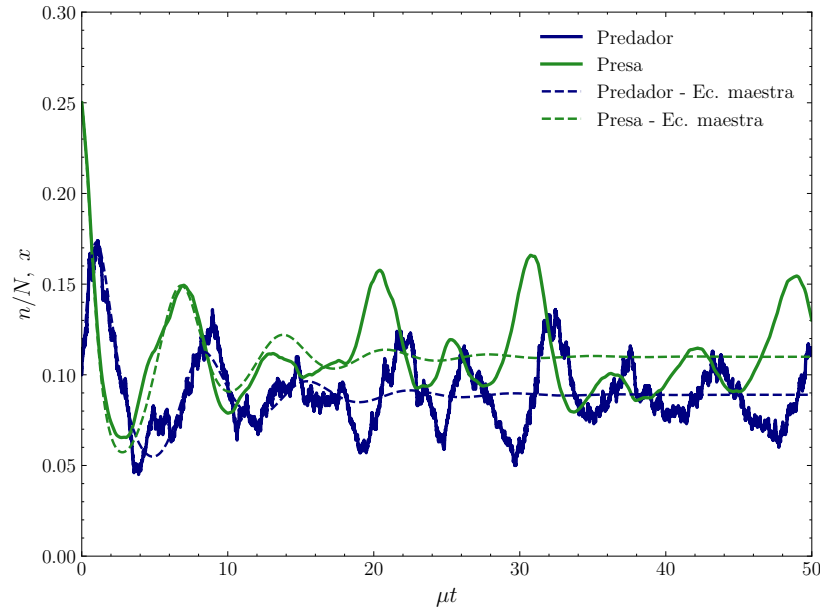


Figura 4.5: Comparación de la dinámica del sistema presa-depredador para $N = 1000$ (línea continua) con la dinámica de la ecuación maestra de la Ec. (4.17) (línea discontinua). A tiempos cortos las dinámicas son similares, y a tiempos largos el sistema discreto fluctúa alrededor del equilibrio de la 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 $u = 0.5$.

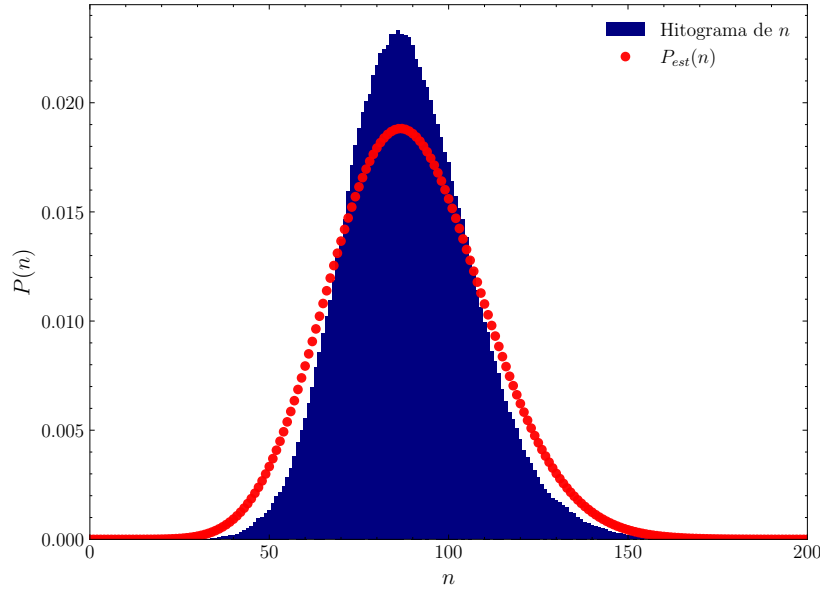


Figura 4.6: Histograma de la cantidad de depredadores n para el sistema estocástico con $N = 1000$ superpuesta con la distribución de probabilidad $P_{est}(n)$ de la ecuación maestra (4.17). Ambas distribuciones tienen el mismo valor medio pero la dispersión del histograma de n es mayor que la dispersión de la distribución de probabilidad $P_{est}(n)$.

las poblaciones de presas y depredadores se repite, generando oscilaciones persistentes en el tiempo. Para caracterizar mejor estas oscilaciones, estudiaremos el espectro de potencias del sistema estocástico.

4.4.1. Espectro de potencia y transformada de Fourier

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

$$G(\omega) = \int_{-\infty}^{\infty} g(t)e^{-i\omega t} dt, \quad (4.18)$$

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

$$\mathcal{G}(\omega) = \int_0^T g(t)e^{-i\omega t} dt. \quad (4.19)$$

Una forma común de estudiar oscilaciones 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

$$S(\omega) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} |\mathcal{G}(\omega)|^2, \quad (4.20)$$

El teorema de Parseval, indica que esta expresión es proporcional a la varianza de la señal en el espacio de frecuencias [48].

No obstante, las señales del sistema son discretas. Sea, entonces, una señal dada por las cantidades 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. (4.19) se expresa como

$$\mathcal{G}(\omega) = \sum_{m=0}^M g_m e^{-i\omega t_m} \delta t = \sum_{m=0}^M g_m e^{-i\omega m T/M} T/M, \quad (4.21)$$

donde se ha utilizado que $M = T/\delta t$, la longitud de las señales. En este marco, las frecuencias transformadas son discretas, múltiplos de la frecuencia angular de muestreo. Para evitar *aliasing* –es decir, la superposición de información de distintas frecuencias debido a un muestreo insuficiente–, se impone la condición

$$|\omega_k| < \omega_{Ny} = \frac{1}{2\delta t} = \frac{M}{2T}, \quad (4.22)$$

donde ω_{Ny} es la frecuencia de Nyquist [49, 50], que representa la frecuencia máxima cuya transformada se puede determinar con precisión. Por lo tanto, $|k| < \frac{M}{4\pi}$, y la Ec. (4.21) toma la forma:

$$\mathcal{G}_k = \frac{T}{M} \sum_{m=0}^M g_m e^{-i2\pi km/N}. \quad (4.23)$$

Así, el espectro de potencias para una señal discreta queda definido como:

$$S_k = \frac{1}{T} |\mathcal{G}_k|^2 = T \left| \frac{1}{M} \sum_{m=0}^M g_m e^{-i2\pi km/N} \right|^2. \quad (4.24)$$

4.4.2. Resultados numéricos

Se obtuvieron 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 Figura 4.7, se presentan los espectros de potencias dados por la Ec. (4.24) a partir de promediar 500 simulaciones de sistemas estocásticos independientes, todas con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, con una cantidad de pasos de simulación correspondientes a 2000 vidas medias. Además se muestra en el espectro de potencias la frecuencia ω_{CM} , que corresponde a la frecuencia de oscilación amortiguadas del sistema de campo medio para oscilaciones cercanas al equilibrio, que se obtiene de la Ec. (4.9).

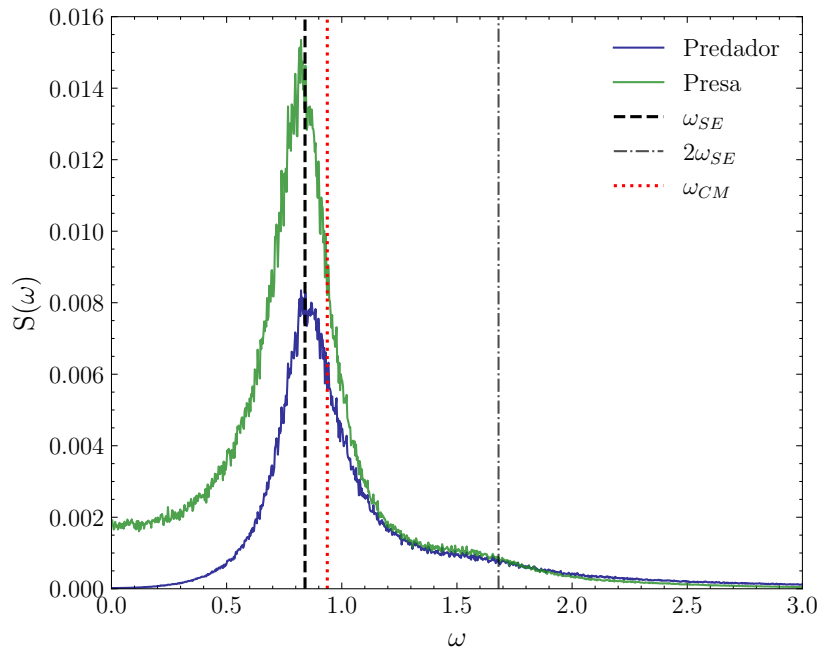


Figura 4.7: Espectro de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, y para una cantidad de pasos de oscilación correspondiente a 2000 vidas medias, promediada sobre 500 realizaciones. Se observa un máximo en la frecuencia ω_{SE} ,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

Podemos observar 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.

Adicionalmente, se observan componentes en el espectro de potencias para el doble de la frecuencia de resonancia, $2\omega_{SE}$. La aparición de estas componentes en el espectro de potencias es un indicativo de la presencia de efectos no lineales en el sistema, que se manifiestan como armónicos superiores de las oscilaciones con frecuencia ω_{SE} .

El hecho de que el valor de la frecuencia ω_{SE} sea menor que ω_{CM} había sido notado previamente al comparar la dinámica de del modelo de campo medio con la dinámica de la ecuación maestra (ver Figura 4.4).

Por su parte, en la Figura 4.8 se muestra el espectro de potencias en escala log-log, para altas frecuencias. En esta escala, se observa que los espectros presentan un comportamiento lineal con pendiente -2 , lo que indica que el espectro de potencias de las señales de la presa y el depredador 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 efecto, la Ec. (4.2) representa un sistema que a cada paso de tiempo puede cambiar la cantidad de depredadores de manera aleatoria, lo que constituye un caminante al azar. Esto explica el comportamiento observado a altas frecuencias, es decir a escalas de tiempo cortas.

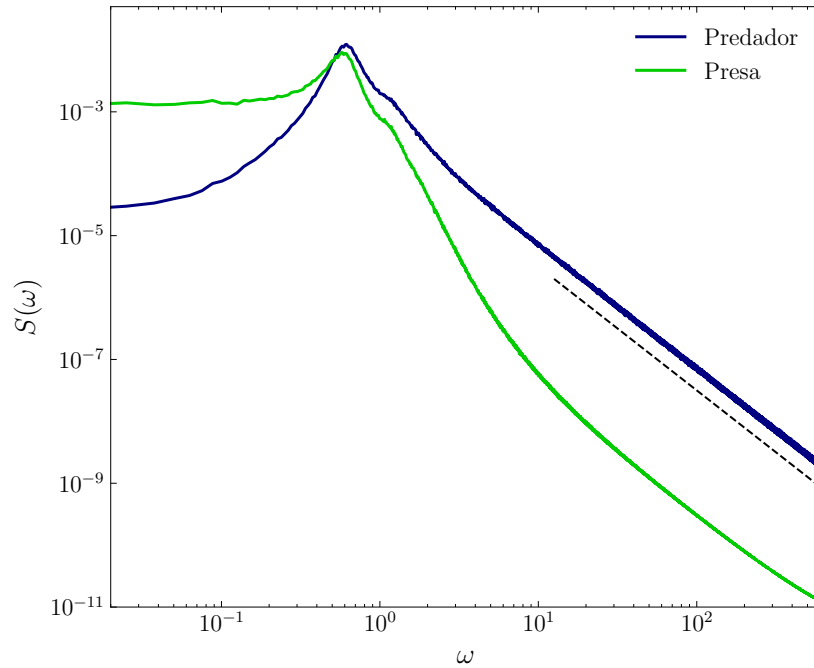


Figura 4.8: Espectro de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, y $T = 2000$ en escala log-log, promediada sobre 500 realizaciones. En línea punteada se observa una función con una pendiente -2 , que es paralela al espectro de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

4.4.3. Dependencia de los espectros con N

En la Figura 4.9 observamos los espectros de potencias para simulaciones con diferentes tamaños de sistema, $N = \{50, 100, 200, 500\}$. El resto de los parámetros son los mismos que en la Figura 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 notamos que, por un lado, la frecuencia a la que se da el 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 valor del máximo del espectro, $S(\omega_{SE}^{(N)})$, disminuye a medida que aumenta el tamaño del sistema. Esto es consistente con el hecho de que a medida que se aumenta N , se reduce la amplitud de las oscilaciones, y por lo tanto el valor del máximo del espectro de potencias.

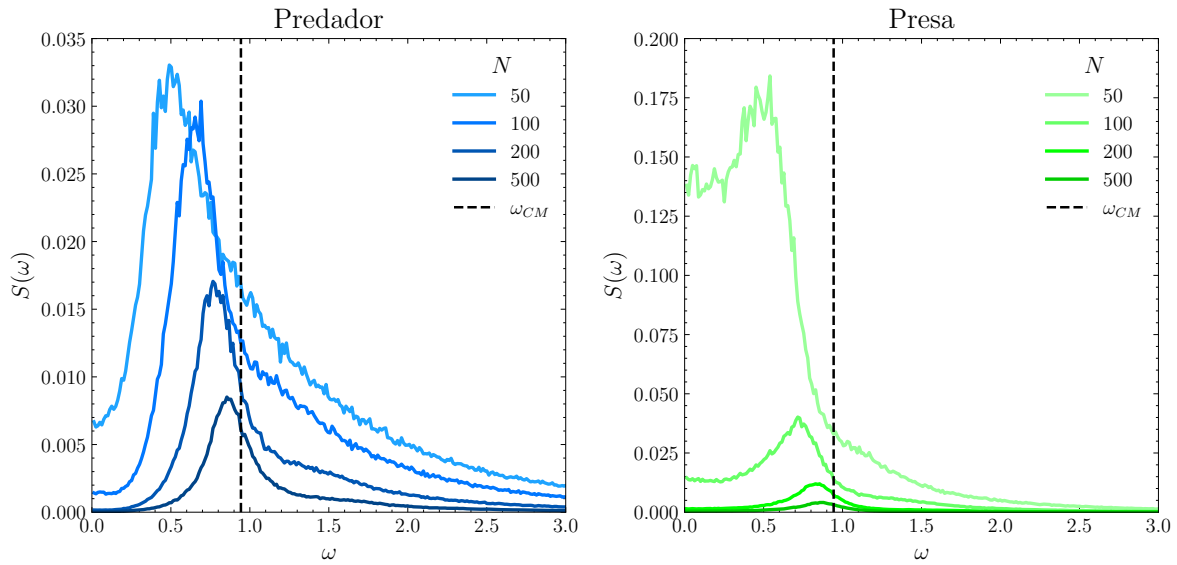


Figura 4.9: Espectros de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = \{50, 100, 200, 500\}$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$, y 2000 vidas medias, promediado sobre 500 realizaciones. Se observa que a medida que se aumenta el tamaño del sistema, la frecuencia de las oscilaciones, $\omega_{SE}^{(N)}$, 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 .

Por último, observemos que para sistemas con N pequeño, ($N = 50$, $N = 100$), el espectro de potencias alcanza valores apreciables a bajas frecuencias. Esto indica que el sistema presenta componentes a bajas frecuencias, es decir, posee intervalos de 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 $P_{est}(0)$ del depredador aumenta, lo que implica que se extingue más frecuentemente. En este estadio se

mantienen (tanto presas como depredadores) por un largo período, hasta que ocurre un proceso de inmigración en el sistema de los depredadores.

4.4.4. Dependencia de los espectros con λ

En la Figura 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 de la Figura 4.7. Adicionalmente, para cada valor de λ se muestra en línea punteada el valor de $\omega_{SE}^{(200)}$, que corresponde a cada valor de λ .

Es posible analizar el comportamiento del sistema, de manera cualitativa, en el extremo $\lambda \gg 1$: en este límite, la dinámica de la presa x es rápida, de manera que, sin importar si ocurre o no un cambio en la cantidad de depredadores, la densidad de las presas llega a su estado de equilibrio $x^*(n) = 1 - \gamma n/N$. En otras palabras, sin importar las fluctuaciones del depredador, en cada paso de tiempo la presa siempre alcanza su nuevo valor de equilibrio. El sistema se convierte en una dinámica estocástica que depende únicamente del depredador, perdiendo la interacción que genera las oscilaciones no triviales. En este límite, no debería observarse un pico en el espectro.

Por otro lado, para $\lambda \rightarrow 0$, la dinámica de la presa es muy lenta, de modo que en cada paso de tiempo, la presa se mantiene constante. En este caso, el sistema se reduce a un sistema de depredadores con dinámica discreta, donde la presa es un recurso constante, y por lo tanto, la probabilidad de nacimiento de los depredadores no varía en el tiempo. Nuevamente, no debería observarse un pico en el espectro.

4.4.5. Factor de calidad de las oscilaciones

Con el fin de caracterizar los picos presentes en los espectros de potencia obtenidos, se introduce el concepto de factor de calidad de las oscilaciones. Si $S(\omega)$ representa el espectro de potencia de una señal con un máximo en ω_{SE} , una definición común del factor de calidad, denotado como Q' , está dada por:

$$Q' = \frac{\omega_{SE}}{\Delta\omega_{SE}}, \quad (4.25)$$

donde $\Delta\omega_{SE}$ corresponde al ancho del pico medido a la mitad de su altura máxima. Sin embargo, en algunos casos, las colas del pico no alcanzan dicho valor, lo que imposibilita el cálculo de $\Delta\omega_{SE}$ y, por ende, la aplicación de esta definición.

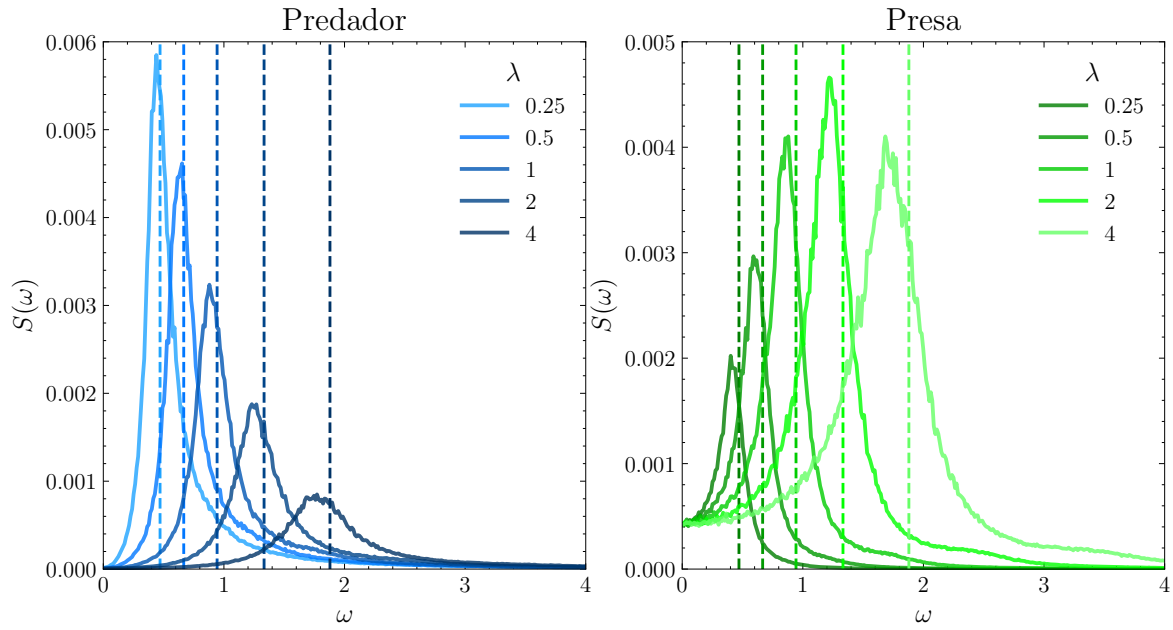


Figura 4.10: Espectros de potencias para el sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = \{0.25, 0.5, 1, 2, 4\}$, $\gamma = 10$ y $\nu = 10$. Se observa que a medida que se aumenta el valor de λ , la frecuencia del máximo del espectro, $\omega_{SE}^{(\lambda)}$, aumenta, aunque la frecuencia ω_{CM} también lo hace.

Para abordar esta limitación, utilizamos una definición alternativa de factor de calidad, propuesta por Abramson G. y Risau S. [51], representada por Q , que se expresa como:

$$Q = \frac{\omega_{SE} S(\omega_{SE})}{\int_0^{\omega_{Ny}} S(\omega) d\omega}, \quad (4.26)$$

donde $\omega_{Ny} = M/2T$ es la frecuencia de Nyquist, correspondiente a la frecuencia máxima de muestreo. En el caso de distribuciones gaussianas, ambas definiciones, Q y Q' , resultan ser proporcionales.

En el caso de señales estocásticas que presentan oscilaciones temporales, el factor de calidad de las oscilaciones constituye una medida de su coherencia. Un factor de calidad bajo indica una rápida pérdida de coherencia temporal, es decir, que las oscilaciones cambian rápidamente de fase. En contraste, una calidad elevada refleja una mayor coherencia, con oscilaciones que mantienen su fase estable a lo largo del tiempo.

Para estimar los valores de ω_{SE} y $S(\omega_{SE})$, se utiliza un método de ajuste numérico basado en la función *skew-normal*, adecuada para describir picos no simétricos [52]. En particular, se emplea la forma funcional $F(\omega) \propto 2\varphi(\omega)\Phi(\alpha\omega)$, donde $\varphi(\omega)$ es la densidad de probabilidad gaussiana y $\Phi(\alpha\omega)$ es la correspondiente función de distribución acumulada.

La Figura 4.11 muestra el factor de calidad de las oscilaciones correspondientes a las poblaciones de presas y depredadores, evaluada según la Ec (4.26), para distintos valores de N y con $\lambda = 1$. Se observa que la calidad del espectro aumenta al incrementarse el tamaño del sistema. Este comportamiento resulta particularmente notable, ya que previamente se había señalado que la amplitud de las oscilaciones disminuye con el aumento de N , lo que conlleva una reducción del valor máximo del espectro $S(\omega_{SE}^{(N)})$. A pesar de ello, la calidad global de las oscilaciones se incrementa, lo que indica una mayor coherencia temporal. Además, los valores del factor de calidad obtenidos para las poblaciones de presas y depredadores resultan prácticamente indistinguibles.

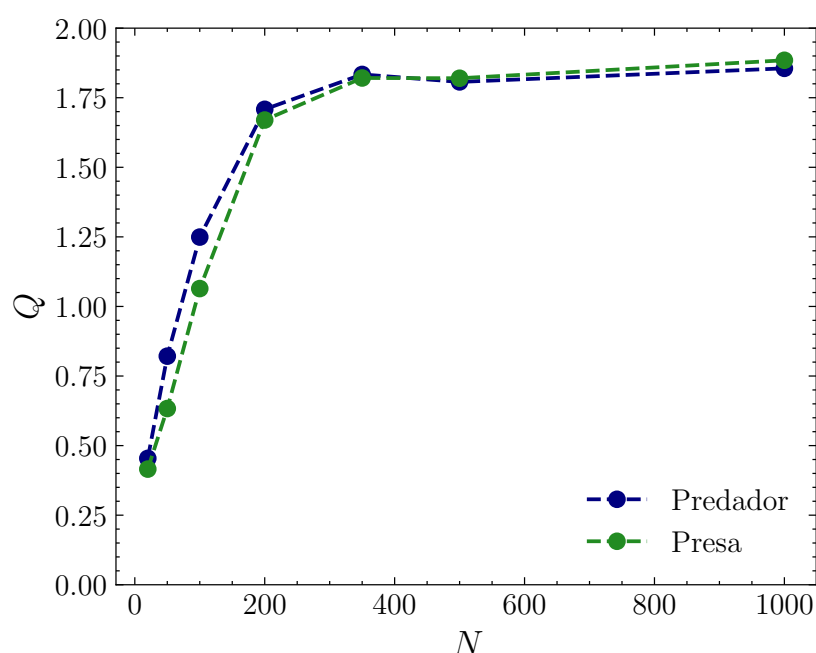


Figura 4.11: Factor de calidad Q obtenidos para los espectros de las presas y depredadores del sistema estocástico discreto con $N = \{50, 100, 200, 300, 500, 1000\}$, $\mu = 1$, $\lambda = 1$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$ y $\alpha = 0.01$. Se observa que el factor de calidad de los espectros aumenta al incrementarse el tamaño del sistema, de modo que las oscilaciones poseen más coherencia temporal al aumentar N .

Finalmente, en la Figura 4.12 se muestra la dependencia del factor de calidad Q con el parámetro 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, y para $\lambda \rightarrow 0$, la dinámica de la presa es muy lenta, lo que también implica que las oscilaciones desaparecen. En consecuencia, se espera que la calidad del espectro disminuya en estos regímenes.

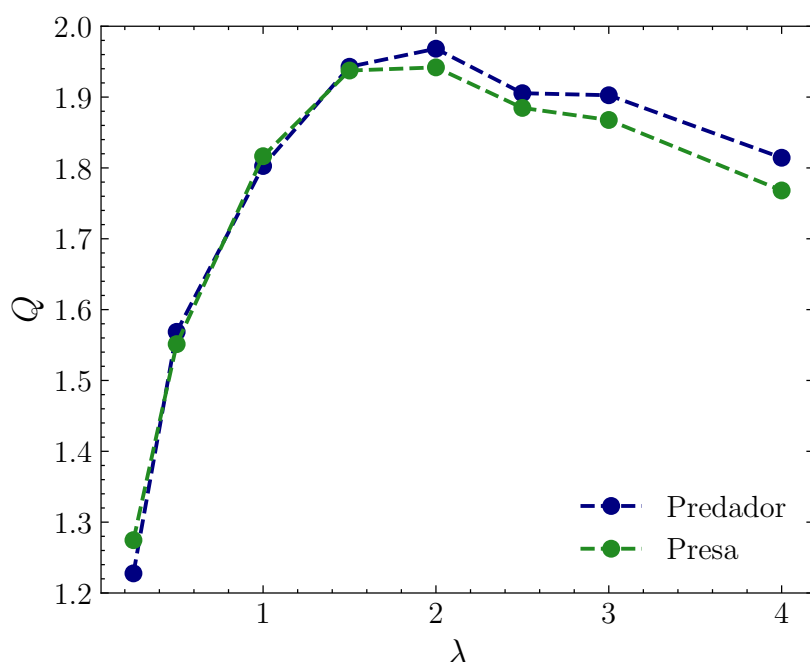


Figura 4.12: Factor de calidad Q obtenidos para los espectros de las presas y depredadores del sistema estocástico discreto con $N = 200$, $\mu = 1$, $\lambda = \{0.25, 0.5, 1, 1.5, 2, 2.5, 3, 4\}$, $\gamma = 10$, $\nu = 10$ y $\alpha = 0.01$. Se observa que el factor de calidad alcanza un valor máximo para un valor intermedio de λ , pues en los regímenes $\lambda \gg 1$ y $\lambda \rightarrow 0$, la dinámica no presentan oscilaciones.

Conclusiones del capítulo

Este capítulo se centró en el estudio de un sistema presa-depredador con interacción mediante un mecanismo de depredación. Se comenzó con un modelo determinista de campo medio, que presenta un estado estacionario estable con coexistencia de ambas especies. Posteriormente, se introdujo una dinámica estocástica discreta para la población de depredadores, manteniendo una descripción continua para la presa. A diferencia del caso determinista, el sistema no alcanza un equilibrio fijo debido a la aleatoriedad de los procesos individuales. Más aún, se observó que estas fluctuaciones corresponden a oscilaciones coherentes entre las dinámicas de ambas especies.

El análisis de los espectros de potencia reveló la aparición de oscilaciones coherentes en ambas poblaciones, incluso con una sola especie modelada de forma discreta. Este hallazgo amplía resultados previos en los que las oscilaciones emergían en modelos con las dinámicas de ambas especies discretas [46]. Asimismo, se identificaron componentes armónicas al doble de la frecuencia principal, reflejo de la no linealidad del sistema, y un decaimiento cuadrático a altas frecuencias, característico de un comportamiento tipo movimiento browniano a escalas de tiempo corta.

Para cuantificar la coherencia temporal de estas oscilaciones, se introdujo una medida de calidad de las oscilaciones, que mostró un aumento sistemático con el tamaño del sistema, y un valor máximo en función del parámetro de nacimiento de la presa. Estos resultados muestran que las oscilaciones son una propiedad emergente robusta

del sistema.

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 grandes, 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 pequeñas desde una perspectiva estadística, comenzando con un modelo simple de una sola especie en un entorno homogéneo y extendiendo luego el análisis a redes aleatorias y sistemas con dos especies. En todos los casos, la dinámica poblacional fue modelada como un proceso estocástico 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 del número de individuos 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 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 períodos activos, así como la densidad de individuos en cada uno de estos estados. En el espacio de parámetros definido por el tiempo de evolución y la densidad media de individuos se observaron dos tipos de dinámicas: en unas, la población se extingue rápidamente, con bajo número medio de individuos; en las otras, la población perdura durante largos períodos 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 aleatorias

La incorporación de redes aleatorias representó un avance hacia escenarios más realistas. Se analizaron tres tipos de arquitecturas: redes de Erdős-Rényi, 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, a medida que esta frecuencia de nacimiento se incrementa, la conectividad y arquitectura de la red afectan notablemente tanto el valor medio poblacional como la probabilidad de extinción. La introducción del parámetro efectivo de la frecuencia de nacimiento permitió cuantificar esta influencia y comparar directamente con el modelo sin red. A partir de este parámetro efectivo fue posible identificar el agrupamiento de individuos en la red, pues dicho agrupamiento produce una disminución local de

la probabilidad de nacimiento, lo que se traduce en una reducción del valor medio poblacional y un aumento de la probabilidad de extinción.

Para cuantificar la influencia de la red sobre el agrupamiento de individuos, se utilizó la asortatividad, que mide la correlación entre los estados de ocupación de los nodos vecinos. Una alta asortatividad indica una distribución condensada en nodos ocupados conectados; una baja, representa una distribución aleatoria de nodos ocupados. Se observó que las dinámicas producen valores de asortatividad mayores que los esperados aleatoriamente, lo que indica la formación de aglomeraciones de individuos con alta conectividad mutua. 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 densidad media de individuos 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

En tercer lugar, el análisis 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 armónicos superiores debido 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 factor de calidad de las oscilaciones para cuantificar la coherencia de dichas oscilaciones. Se observó que el factor de 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.

Perspectivas futuras

Este trabajo abre varias líneas para investigaciones futuras. Un paso natural, transversal a todos los modelos, 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 de vida). 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.

Una posible aplicación directa del modelo propuesto se encuentra en el estudio de procesos epidemiológicos. En particular, el modelo de una sola especie analizado en los capítulos 2 y 3 es completamente congruente con un modelo de infección tipo SIS, en el que los nodos representan individuos susceptibles o infectados, y la dinámica corresponde a procesos de contagio y recuperación. La extensión de este modelo a contextos epidemiológicos podría ofrecer herramientas útiles para estudiar la propagación de enfermedades en poblaciones pequeñas.

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 $\langle a \rangle_{random}(n)$ 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

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

Para calcular esta cantidad 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 no ordenado) 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

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

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

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

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

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

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

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

de donde finalmente obtenemos

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

Apéndice B

Sistema depredador-presa

B.1. Dinámica de la presa

La dinámica de la presa se modela de forma continua, donde en los instantes de tiempo $t', t' + \delta t, t' + 2\delta t, \dots$, se actualiza el valor de los depredadores que determina dicha dinámica. 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 miembro 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

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

Nótese 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 observa 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

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

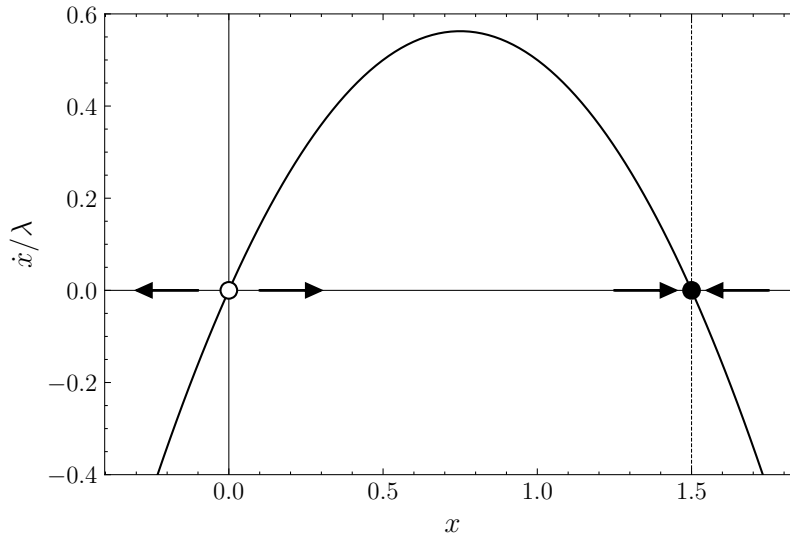


Figura B.1: Diagrama de fase para el sistema dinámico $\dot{x}/\lambda = -x(x - s)$, con $s = 1.5$. Se observan los puntos de equilibrio, $x = 0$ y $x = s$, con la estabilidad de cada uno de ellos.

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

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

Nótese 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

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

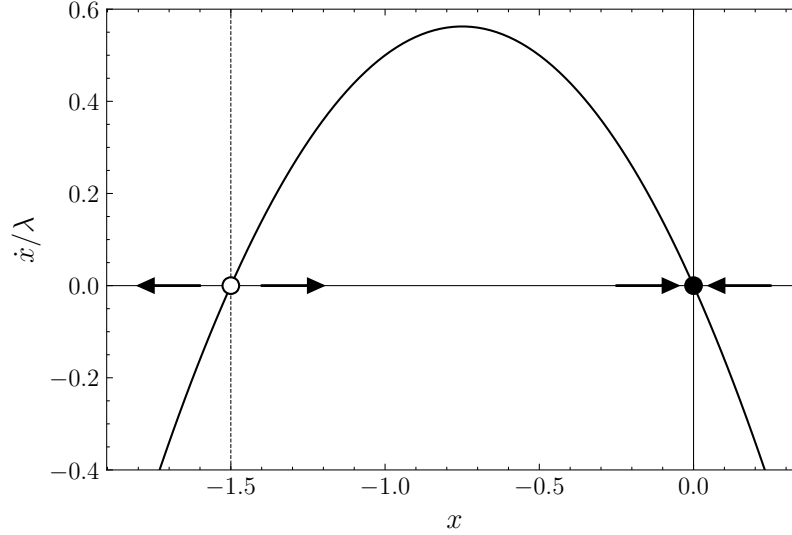


Figura B.2: Diagrama de fase para el sistema dinámico $\dot{x}/\lambda = -x(x - s)$, con $s = -1.5$. Se observa el punto de equilibrio $x = 0$, con la estabilidad del mismo.

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

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

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

Nótese 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] Van Kampen, N. G. Stochastic Processes in Physics and Chemistry. Third edition ed^{ón}. Elsevier, 2007.
- [23] Risken, H. The Fokker-Planck Equation: Methods of Solution and Applications. Second edition ed^{ón}. Springer, 1996.
- [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] McKane, A. J., Newman, T. J. Predator-prey cycles from resonant amplification of demographic stochasticity. *Physical review letters*, **94** (21), 218102, 2005.
- [47] Lotka, A. J. Undamped oscillations derived from the law of mass action. *Journal of the american chemical society*, **42** (8), 1595–1599, 1920.
- [48] Bracewell, R. N. The Fourier Transform and Its Applications. 2^a ed^{ón}. McGraw-Hill, 1986.
- [49] Shannon, C. E. Communication in the presence of noise. *Proceedings of the IRE*, **37** (1), 10–21, 1949.
- [50] Nyquist, H. Certain topics in telegraph transmission theory. *Transactions of the American Institute of Electrical Engineers*, **47** (2), 617–644, 1928.
- [51] Abramson, G., Risau-Gusman, S. Assessing the quality of stochastic oscillations. *Pramana*, **70**, 1047–1053, 2008.
- [52] Azzalini, A. A class of distributions which includes the normal ones. *Scandinavian Journal of Statistics*, **12** (2), 171–178, 1985.

Agradecimientos

En el día de mañana, 4 de junio de 2025, se cumplirán exactamente cuatro años desde que recibí la noticia de que era admitido para estudiar en el Instituto Balseiro. Nunca hubiera imaginado todas las cosas que viví y las experiencias que me llevo de este lugar. En estos cuatro largos años, he absorbido mucho conocimiento académico, pero sobre todas las cosas, he crecido como persona. Y ese gran cambio a nivel personal que me acompañará para siempre fue, sin dudas, gracias a las personas que me rodearon en esta etapa, a las que les quiero dedicar unas palabras de agradecimiento.

A toda mi familia, que siempre me ha apoyado en mis decisiones y me ha impulsado a perseguir mis objetivos. En especial, a mi madre Andrea, a mi padre Marcelo y a mis hermanas, Lucía y Luisina. Gracias por tanto cariño y por inculcarme los valores que me permitieron llegar hasta acá.

A Martina, quien fue para mí una inspiración de esfuerzo, dedicación y amor desde que la conocí. Gracias por haberme enseñado cosas que nunca hubiera imaginado notar y por dejarme crecer a la par, haciendo relucir mis mejores virtudes y ayudándome a ser consciente de mis falencias. Mis mejores recuerdos de este lugar –y seguramente también los más difíciles– son aquellos que compartí a tu lado.

A mis amigos que conocí en el Instituto. A los físicos IB21, en especial a Enzo, Ignacio, Andrés y Francisco. Nuestra amistad trascenderá nuestro paso por el IB, y siempre habrá excusas para encontrarnos y recordar grandes momentos. Asimismo, a Dairo, Eider y Lina, quienes fueron una compañía muy valiosa cuando más lo necesité.

A mis amigos y amigas de Santa Fe, que supieron acompañarme a la distancia y que me hicieron sentir como si nunca me hubiera ido cuando volvía a visitarlos en vacaciones.

A las personas que conforman el grupo de FiEstIn, quienes me recibieron con los brazos abiertos en un momento de mucha incertidumbre en mi carrera. En especial, a Damián, por su paciencia y dedicación para poder hacer posible esta tesis. Ha sido un honor trabajar bajo su dirección.

A las personas que hacen posible el Instituto Balseiro. A sus docentes e investigadores por brindarnos su vasto conocimiento en cada clase o charla, y por estar a disposición para ayudarnos en cada duda que surgía. Asimismo, al personal no docente y personal de apoyo, quienes con su trabajo buscan que el Instituto sea un lugar mejor

cada día.

Por último, gracias a todo el pueblo argentino por permitirme recibir la educación pública de altísima calidad que he recibido durante más de una década