



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

TRANSICIONES DINÁMICAS DE ESTABILIDAD EN EL MODELO
DE LOTKA-VOLTERRA GENERALIZADO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

FÍSICO

P R E S E N T A :

RODRIGO VEGA VILCHIS

TUTOR

DR. SERGIO ANTONIO ALCALÁ CORONA



CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, 2024

A mis padres...

A mi hermano...

Agradecimientos

Resumen

Índice general

Agradecimientos	III
Resumen	V
Introducción	XIX
1. Estabilidad en sistemas complejos de gran dimensión.	1
1.1. Antecedentes	1
1.2. Planteamiento del problema	3
2. El modelo de Lotka-Volterra generalizado	7
2.1. Caso particular para $N = 2$	7
2.2. Generalizando a $N \gg 1$ especies.	10
2.2.1. Red de interacciones ponderada	11
2.2.2. Tipos de interacciones	13
2.3. Estados estacionarios	17
2.4. Jacobiana del sistema	20
3. Estabilidad del sistema de Lotka-Volterra generalizado	25
3.1. Estabilidad	25
3.1.1. Consideraciones generales sobre estabilidad espectral	30
3.1.2. Resultados clásicos: criterios de May y Allesina	33
3.2. Implementación numérica y metodología	40
3.2.1. Series de tiempo	40
3.2.2. Puntos fijos	43
3.2.3. Matriz Jacobiana	46
3.3. Espectro del LV generalizado	48
3.3.1. Leyes Circulares	48
3.3.1.1. Análisis para $N = 50$	50
3.4. Transiciones de estabilidad del LV generalizado	55

3.4.1. Para $N = 100$	57
3.4.2. Para $N = 50$	64
3.4.3. Para $N = 25$	65
3.5. Indicador espectral de transición de estabilidad	67
3.6. Discusión	70
3.6.1. Interpretación ecológica	72
3.6.2. Cono convexo	73
4. Conclusiones	81
Apéndices	85
.1. Solución de la ecuación logística	85
.2. Solución del sistema presa-depredador	86
.3. Algoritmos y códigos	88
.3.1. Códigos para generar imágenes	88
.3.1.1. Espacios fase	88
.3.1.2. Visualización de redes	88
.3.2. Integradores	92
.3.2.1. Método de Euler	92
.3.2.2. Método de Runge-Kutta 4	93
.3.3. Redes aleatorias	94
.3.3.1. Red de incidencias	96
.3.4. Integración del sistema	96
.3.5. Jacobiano del sistema	99
Anexo 1	103

Índice de figuras

1.1. Transiciones de estabilidad con sistemas de May de tamaño $N = 100$. (A) Para la conectancia variable fijando $\sigma = 0.3$. (B) Para la intensidad de las interacciones variable fijando $C = 0.3$	4
2.1. Campo vectorial de las soluciones del sistema (2.3) de dos especies.	9
2.2. Red de Karate de Zachary	10
2.3. Red dirigida de 10 nodos.	11
2.4. Red de interacciones ponderada de 8 nodos con topología de red aleatoria dirigida $p = 0.15$ y una matriz aleatoria con $\mu = 0$ y $\sigma = 0.2$	13
2.5. Sistema de Lotka-Volterra con interacciones de cooperación dados por las ecuaciones (2.9). Tasas de crecimiento y capacidades de carga: $r_x = K_x = 2$ y $r_y = K_y = 3$. (A) Series de tiempo del sistema para las especies $x(t)$ y $y(t)$ bajo la condición inicial $(1, 2)$. (B) Espacio fase del sistema con sus puntos fijos asociados, se muestra solamente un único punto fijo estable.	16
2.6. Series de tiempo para las interacciones comensalismo, amensalismo y depredación modificando el sistema (2.9). (A) Para el comensalismo se definió $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = -\frac{1}{2}$. (B) Para el amensalismo se consideró $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$ (C) Para la depredación se consideró $\alpha_{21} = -1$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$	17
3.1. Distribución de valores propios en sistemas estructuralmente simétricos y puramente aleatorios. En ambos casos se consideró $N = 100$, una distribución normal centrada en $\mu = 0$ y con $\sigma = 0.2$, para una conectancia $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$	31
3.2. Distribución de valores propios en sistemas estructuralmente simétricos y puramente aleatorios. En ambos casos se consideró $N = 100$, una distribución normal centrada en $\mu = 0$ y con $\sigma = 0.4$, para una conectancia $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$	31

3.3. Ley Elíptica de Allesina. Ambos sistemas son de tamaño $N = 100$. Se consideró una conectancia $C = 0.12$ con matrices estructuralmente simétricas. (A) Considera una distribución normal con $\mu_1 = 0.1$ y $\sigma_1 = 0.1$ para la parte triangular superior y otra distribución normal con $\mu_2 = 0.3$ y $\sigma_2 = 0.2$ para la triangular inferior. (B) Considera una distribución con $\mu_1 = -0.1$ y $\sigma_1 = 0.1$ para la parte triangular superior otra distribución normal con $\mu_2 = 0.3$ y $\sigma_2 = 0.2$ para la triangular inferior.	32
3.4. Estabilidad de sistemas de May en función de 100 conectancias equiespaciadas en el intervalo $[0, 1]$ y para una familia de distribuciones normales. En cada valor de la conectancia se consideraron 3000 simulaciones de las cuales se contabilizaron únicamente las estables con base en el signo de la parte real de sus valores propios.	33
3.5. Estabilidad de May de la figura (3.4) en función de C con escala \log_{10}	35
3.6. Transición de May puramente aleatoria vs estructuralmente simétrica. (A) Se considera para $\sigma = 0.2$ (B) Se considera para $\sigma = 0.6$	35
3.7. Transición de estabilidad en función de σ (A) Se considera para una familia de conectancias \tilde{C} y una partición equiespaciada de 100 valores de σ entre 0 y 1. Se consideran 3000 simulaciones por cada valor de σ y se contabilizan los sistemas estables con base en la parte real de los valores propios de cada simulación. (B) Caso particular para $C = 0.1$; se consideran las diferencias entre sistemas estructuralmente simétricos y matrices puramente aleatorias.	36
3.8. Variaciones en la transición de estabilidad para matrices estructuralmente simétricas y puramente aleatorias. Se consideró el valor de la conectancia $C = 0.6$	37
3.9. Re-escalamiento del eje x para visualizar las transiciones de la conectancia C y la fuerza promedio de las interacciones σ . Para este caso particular se escogió $\sigma = C = 0.2$. Se consideran matrices de puramente aleatorias y estructuralmente simétricas.	38
3.10. Re-escalamiento del eje x para visualizar las transiciones de la conectancia C y la fuerza promedio de las interacciones σ . Para este caso particular se escogió $\sigma = C = 0.6$. Se consideran matrices de puramente aleatorias y estructuralmente simétricas.	39
3.11. Series de tiempo para el sistema de competencia de especies. Se emplea una matriz de incidencias con $N = 100$ cuyas entradas vienen de una distribución uniforme del intervalo $[0, 1]$. Se considera a la totalmente conexa, es decir, con $p = 1.0$. En este caso la dinámica no sobrepasa la capacidad de carga puesto que las 100 especies se encuentran compitiendo y obedeciendo el comportamiento logístico que se muestra en (2.8).	41
3.12. (A) Series de tiempo del sistema LV generalizado asociada a una matriz de incidencias de $N = 100$, con $\sigma = 0.2$ y $p = 0.35$. (B) Series de tiempo para el sistema LV generalizado asociada a una matriz de incidencias de $N = 100$, con $\sigma = 0.2$ y $p = 0.5$	42

3.13. Distribución de punto fijo para caso particular del sistema de competencia de especies, escogiendo $p = 0.5$ y considerando una distribución uniforme en los pesos de las interacciones.	43
3.14. Distribución del punto fijo para un sistema LV generalizado con $p = 0.5$ y $\sigma = 0.003$. En este caso se cumple $\sigma \ll p$ y por lo tanto la distribución coincide con $X^* = \Lambda^{-1}K$	44
3.15. Distribución del punto fijo para un sistema LV generalizado con $p = 0.003$ y $\sigma = 0.5$. En este caso se cumple $p \ll \sigma$ y por lo tanto la distribución coincide con $X^* = \Lambda^{-1}K$	44
3.16. Distribución del punto fijo para un sistema LV generalizado con $p = 0.5$ y $\sigma = 0.2$	45
3.17. Distribuciones de diagonales de las matrices Jacobianas del ejemplo, considerando los parámetros: $N = 100$, $\sigma = 0.2$ y $p \in \{0.3, 0.4, 0.5, 0.6\}$	47
3.18. Distribución de valores propios de las matrices Jacobianas del ejemplo, considerando los parámetros $N = 100$, $\sigma = 0.2$ y $p \in \{0.3, 0.4, 0.5, 0.6\}$	48
3.19. Distribución de valores propios del sistema generalizado para $N = 100$, $\sigma = 0.2$ y $p = 0.6$. Se consideran N discos cuyo centro y radio es cada valor de la diagonal de la matriz Jacobiana asociada.	49
3.20. Caso particular de la Figura (3.19) para el valor de la diagonal $\alpha_{ii} = 32.46 \in \mathcal{J}_\Lambda$	49
3.21. (A) Distribución de valores propios de 100 jacobianos para el caso $\sigma = 0.6$, $p = 0.7$. Se agrega una ley circular correspondiente al valor medio de la distribución de diagonales. (B) Relación entre la parte real de los valores propios con las diagonales de los Jacobianos considerados.	51
3.22. Relación entre centros y radios de Gershgorin de las Jacobianas asociadas a la Figura (3.21).	52
3.23. (A) Ajuste lineal de la relación entre las medias de las $Re(\bar{\lambda})$ con las medias de las $d(\sigma_i, p_j)$ de las Jacobianas del sistema. (B) Ajuste lineal de la relación entre las medianas $Re(\bar{\lambda})$ con las medianas de las $d(\sigma_i, p_j)$ de las Jacobianas del sistema. (C) Ajuste lineal de la relación entre las modas de $Re(\bar{\lambda})$ con las modas de las $d(\sigma_i, p_j)$ de los Jacobianas del sistema.	52
3.24. Coeficientes de correlación entre valores de la diagonal y partes reales de eigenvalores de las matrices Jacobianas en función de σ y p . Cada uno de los 78 coeficientes corresponde para un conjunto σ_i y p_j de simulaciones según la Tabla (3.1).	53
3.25. Relación entre cantidades de la simulación 11, caso con $\sigma = 0.2$ y $p = 0.1$	54
3.26. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado estructuralmente simétrico en función de la probabilidad de conectividad para $N = 100$	57
3.27. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado estructuralmente simétrico en función de la probabilidad con escala logarítmica para $N = 100$	58
3.28. Sistema inestable que no cumple con la relación (3.8)	58

3.29. Sistema estable que cumple al límite con la relación (3.8)	59
3.30. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra generalizados con Λ aleatoria y estructuralmente simétrica.	59
3.31. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de p con matrices aleatorias.	60
3.32. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de p con matrices estructuralmente simétricas.	61
3.33. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado estructuralmente simétrico en función de la fuerza de interacción promedio para $N = 100$	62
3.34. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra generalizados en función de σ con Λ aleatoria y estructuralmente simétrica.	63
3.35. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de σ con matrices aleatorias y estructuralmente simétricas.	63
3.36. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado estructuralmente simétrico en función de la probabilidad de conectividad para $N = 50$	64
3.37. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado estructuralmente simétrico en función de la fuerza de interacción para $N = 50$	65
3.38. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la probabilidad de conectividad para $N = 25$	66
3.39. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la fuerza de interacción para $N = 25$	66
3.40. Transición de estabilidad para $\sigma = 0.2$ considerando $\kappa = 0.9$ como parámetro de control emergente para definir la probabilidad crítica de transición. (A) Escala lineal. (B) Escala logarítmica.	77
3.41. Transición de estabilidad para el caso $\sigma = 1.0$ considerando $\kappa = 0.9$ como parámetro de control emergente para definir la probabilidad crítica de transición. (A) Escala lineal. (B) Escala logarítmica.	78
3.42. Transiciones de estabilidad en función de σ considerando $\kappa = 0.9$ como parámetro de control emergente para definir la fuerza de interacción promedio crítica de transición. (A) Caso particular para $p = 0.1$. (B) Caso particular para $p = 1.0$	79
1. Ecuación logística con una tasa de crecimiento $r = 2$ y una capacidad de carga $K = 10$, se grafica para las mismas condiciones iniciales; (A) Solución analítica. (B) Solución numérica.	86
2. (A) Curvas de nivel utilizando la solución analítica (2). (B) Espacio fase generado a partir de las ecuaciones de (5).	87

3.	En ambos ejemplos se integró para $t \in [0, 20]$ con un paso de integración de $h = 0.01$. (A) Integración del sistema (5) con RK4. (B) Integración del sistema (5) con Euler.	87
4.	Espacios fase de sistemas con valores propios reales.	104
5.	Espacios fase de sistemas con valores propios complejos.	105
6.	Ecuación logística con una tasa de crecimiento $r = 2$ y una capacidad de carga $K = 10$. (A) Se muestra su línea fase con sus puntos de equilibrio y sus respectivas estabilidades, donde el 0 es repulsor y el 10 es atractor. (B) Solución de la ecuación logística para las condiciones iniciales: $N_1 = 0.01$, $N_2 = 15$, y $N_3 = -0.1$; se aprecia otra perspectiva de la estabilidad de los puntos fijos.	106
7.	(A) Serie de tiempo del sistema presa-depredador con $\alpha = 1$, $\beta = 2$, $\gamma = 2$ y $\delta = 1$. Bajo esta configuración la población de las presas se mantiene predominante sobre la población de depredadores. (B) Serie de tiempo del sistema presa-depredador con $\alpha = 2$, $\beta = 1$, $\gamma = 1$ y $\delta = 2$. En este escenario la población de depredadores se mantiene predominante frente a la población de presas.	108
8.	(A) Curvas de nivel utilizando la solución analítica (2). (B) Espacio fase generado a partir de las ecuaciones de (5).	108

Índice de tablas

2.1. Tipos de interacciones posibles en sistemas de Lotka–Volterra generalizados.	14
2.2. Estabilidad del estado coexistente en función del parámetro $\sigma\sqrt{Np}$	19
3.1. Cantidad de archivos generados para el banco de Diagonales y Jacobianos considerando $N = 50$. A partir de $\sigma = 0.6$ en adelante, los tiempos de compilación fueron muy prolongados por lo que no se obtuvieron los 10 archivos respectivos a diferencia de los valores promedio anteriores.	50
3.2. Cantidad de simulaciones realizadas por cada N y para cada elemento de la partición definida.	56

List of Algorithms

1.	Generación de gráficas de espacios fase de 2×2 con eigenvalores reales usando CairoMakie.	89
2.	Redes y sus representaciones visuales	90
3.	Método de Euler generalizado	92
4.	Método de Runge-Kutta 4	93
5.	Parejas de números aleatorios.	94
6.	Red aleatoria dirigida y no dirigida	95
7.	Red de incidencias	96
8.	Integración del sistema Lotka-Volterra	98
9.	Jacobiano del sistema de Lotka-Volterra generalizado: Matriz de interacciones.	100

Introducción

La física clásica ha sido desarrollada históricamente a partir del estudio de sistemas simples, donde se considera la dinámica de uno o dos cuerpos. El marco de la mecánica newtoniana posee las herramientas necesarias para determinar la evolución temporal de estos sistemas, mismos que serán completamente dependientes de las condiciones iniciales y leyes de movimiento.

El planteamiento de sistemas cada vez más complicados de describir orilló a la creación de formulaciones más generales y estructuradas. La mecánica lagrangiana y hamiltoniana permitieron realizar una síntesis de dicha descripción y extender a sistemas con un mayor número de grados de libertad. Sin embargo, en el límite de un gran número de componentes, la perspectiva conduce al estudio de la mecánica estadística donde el enfoque pasa de trayectorias individuales hacia la descripción de propiedades macroscópicas emergentes.

Al considerar sistemas con un número intermedio de grados de libertad, surge un escenario conceptualmente distinto. Las ecuaciones de movimiento que emergen de la perspectiva clásica muestran ser no lineales y no admiten soluciones analíticas cerradas en general. Al mismo tiempo, el número de componentes es insuficiente como para emplear el marco de la descripción estadística basada en promedios macroscópicos.

Escenarios ampliamente estudiados sobre este régimen son el problema de los 3 cuerpos y el sistema del péndulo doble. En ambos escenarios se pueden derivar sus ecuaciones de movimiento pero su dinámica exhibe una fuerte sensibilidad en sus condiciones iniciales, lo que limita la predictibilidad a largo plazo. Este comportamiento no señala una falla del marco teórico clásico, sino la aparición de fenómenos con dinámicas no triviales y asociadas al *caos* determinista.

Los sistemas que se estudian bajo el marco teórico de *sistemas complejos* no son una clase definida de manera unívoca, sino constituyen un conjunto amplio de modelos y fenómenos que comparten ciertas características estructurales y dinámicas. Resulta más apropiado brindar una definición con base en un conjunto de propiedades comunes que condicionen su comportamiento colectivo.

Una propiedad fundamental es la presencia de interacciones no lineales entre las componentes del sistema, implicando que la respuesta global no puede obtenerse como la suma de contribuciones independientes. La no linealidad es consecuencia del acoplamiento de los grados de libertad que dificultan la reducción del sistema a descripciones simples. Así mismo, los sistemas complejos suelen estar formados por una gran cantidad de componentes con interacciones acopladas, dando lugar a una estructura relacional que desempeña un papel central en la dinámica. La representación mediante redes resulta la forma natural para describir los patrones de interacción sin necesariamente tomar en cuenta la naturaleza física de las componentes [18, 17].

Como consecuencia de estas características, los sistemas complejos presentan propiedades macroscópicas emergentes que no pueden inferirse de manera directa a partir de la dinámica microscópica. Estas propiedades implican que su análisis requiera enfoques distintos tanto de la descripción dinámica de pocos grados de libertad como de los métodos estadísticos tradicionales, lo que motiva el desarrollo de herramientas específicas orientadas a capturar el comportamiento colectivo del sistema.

La amplia variedad de sistemas que exhiben las propiedades antes descritas motiva la adopción de un enfoque interdisciplinario que permita transferir marcos conceptuales entre contextos distintos. Fenómenos asociados a interacciones acopladas son recurrentes en sistemas físicos, ecológicos, biológicos y sociales, a pesar de las diferencias sustanciales entre la naturaleza de sus componentes [11].

Esta recurrencia sugiere la existencia de comportamientos colectivos universales que se manifiestan de forma consistente en diferentes escalas, desde lo microscópico hasta lo macroscópico [20, p. 97–103]. En consecuencia, la interdisciplinariedad se convierte en una necesidad para la búsqueda de descripciones generales para fenómenos colectivos emergentes. Así el estudio de los sistemas complejos articula distintos campos del conocimiento a partir del interés común en comprender cómo surgen patrones colectivos a partir de interacciones locales.

La dinámica de los sistemas complejos tiende a evolucionar alrededor de estados colectivos que actúan como configuraciones preferenciales. A este fenómeno se le conoce como *autoorganización* y es considerada una cualidad emergente de las interacciones locales entre las componentes del sistema, sin necesidad de la intervención de fuerzas externas [16]. Los estados autoorganizados se manifiestan como soluciones invariantes de las ecuaciones de movimiento; ejemplos de estos estados son los *puntos fijos* y *ciclos límite* del sistema. La relevancia de dichos estados no radica en su existencia sino en su *estabilidad dinámica*, la cual determina si el sistema permanece o no en su vecindad ante la presencia de ligeras perturbaciones del entorno.

En consecuencia, la estabilidad dinámica desempeña un papel central en la caracterización del comportamiento colectivo. En particular, es de gran interés cuando se varían los parámetros que controlan las interacciones, ya que pueden inducir a cambios cualitativos en la estabilidad de estos estados, dando lugar a reorganizaciones críticas de la dinámica global asociadas a la emergencia o desaparición de patrones colectivos. Tales cambios se interpretan como *transiciones dinámicas*, en analogía con las transiciones de fase de sistemas termodinámicos [22].

La estabilidad dinámica en sistemas complejos puede abordarse de forma sistemática a partir del estudio local de la dinámica en la vecindad de soluciones invariantes. En sistemas gobernados por ecuaciones diferenciales no lineales, el análisis conduce a la *linealización* del sistema alrededor de algún estado estacionario. Esto permite el estudio de su dinámica a través de la aproximación a un sistema lineal efectivo.

De este modo, la información esencial sobre la estabilidad dinámica queda codificada en el espectro de valores propios del operador linealizado, usualmente representado por la matriz Jacobiana evaluada en un punto crítico. Dicho espectro determina si pequeñas perturbaciones crecen o decaen en el tiempo y, por tanto, establece criterios precisos de estabilidad local. Al variar los parámetros que controlan las interacciones del sistema, el espectro puede experimentar cambios cualitativos, como el cruce de valores propios a través del eje imaginario, lo que impacta directamente en la estabilidad del estado y señala la ocurrencia de transiciones dinámicas.

En este marco general, el modelo de Lotka–Volterra generalizado constituye un ejemplo paradigmático de sistema complejo de alta dimensionalidad con interacciones acopladas y no lineales, ampliamente utilizado en el estudio de dinámicas poblacionales en ecología. La combinación de no linealidad y elevada dimensionalidad presenta una estructura rica de estados estacionarios, cuya estabilidad puede analizarse directamente a partir de la estructura espectral del Jacobiano asociado.

En función del marco conceptual elaborado y de la relevancia de la estabilidad dinámica en sistemas no lineales con alta dimensionalidad, el presente trabajo se propone estudiar la estabilidad del modelo de Lotka–Volterra generalizado desde un enfoque espectral, concretamente desde la posición del espectro del Jacobiano en el plano complejo. El análisis se restringe a regímenes en los cuales el sistema es claramente estable o inestable.

El estudio detallado del régimen crítico, en donde el sistema es marginalmente estable, así como la caracterización de modos marginales y fenómenos críticos asociados, queda fuera del alcance de esta tesis. En particular se plantean los siguientes objetivos:

Objetivo principal: Investigar las transiciones dinámicas de estabilidad en el modelo de Lotka-Volterra generalizado mediante el análisis espectral de sistemas linealizados entorno a estados estacionarios.

Objetivos específicos:

1. Caracterizar numéricamente el soporte espectral de un ensamble de matrices Jacobianas asociadas a estados estacionarios del modelo de Lotka-Volterra generalizado.
2. Analizar la estabilidad dinámica del sistema a partir del comportamiento de la parte real máxima del espectro, identificando su dependencia con los parámetros de interacción y tamaño del sistema.
3. Estudiar como la variación de los parámetros de control induce a cambios continuos en la probabilidad de estabilidad del sistema, interpretados como transiciones dinámicas suaves entre regímenes distintos.
4. Proponer un parámetro de orden heurístico basado en una relación señal-ruido para caracterizar la cercanía a una transición de estabilidad.

La tesis se organiza de la siguiente manera. En el Capítulo 1 se presentan los antecedentes del problema, contextualizados en el trabajo de Robert May. En el Capítulo 2 se introduce el modelo de Lotka-Volterra generalizado, se establecen las ecuaciones que gobiernan su dinámica y se presenta la linealización del sistema alrededor de estados estacionarios. En el Capítulo 3 se discuten criterios generales de estabilidad inspirados en los trabajos de May y Allesina, los cuales se utilizan como marco de referencia para el análisis espectral. Posteriormente, se describe la metodología numérica empleada y se presentan los resultados sobre transiciones dinámicas de estabilidad, así como la propuesta de un indicador espectral asociado a dichas transiciones, cuya interpretación se discute en contraste con los enfoques clásicos. Finalmente, en el Capítulo 4 se presentan las conclusiones y perspectivas del trabajo.

Capítulo 1

Estabilidad en sistemas complejos de gran dimensión.

El análisis de la estabilidad dinámica constituye un problema central en el estudio de sistemas complejos de gran dimensión. Cuando el número de grados de libertad es elevado, la dinámica local alrededor de los estados estacionarios depende de la estructura global de las interacciones, lo que dificulta la aplicación directa de criterios clásicos de estabilidad. En este contexto, pequeñas variaciones pueden alterar drásticamente su comportamiento dinámico induciendo a posibles transiciones cualitativas del sistema. Este capítulo se enfoca en el análisis de sistemas modelados mediante matrices de interacción, sentando las bases para los resultados que se discutirán posteriormente.

1.1. Antecedentes

El estudio de la estabilidad de sistemas dinámicos con un gran número de grados de libertad plantea dificultades que no están presentes en sistemas de baja dimensión. En este contexto, Robert May en la década de 1970 introdujo un enfoque estadístico para analizar la estabilidad de sistemas complejos, marcando un punto de referencia en el área [14]. Considera el uso de redes ecológicas con $N \gg 1$ especies para investigar la posibilidad de que el sistema sea estable o no. La clave que brinda dicha posibilidad se encuentra en la estructura de las interacciones, y es preciso delimitar su condición para distinguir entre un régimen resistente y susceptible a perturbaciones. Para abordar el problema, May introduce un sistema dinámico que considera *a priori* interacciones acopladas

$$\frac{dX(t)}{dt} = \mathbf{F}(X(t))$$

Donde $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ contiene funciones no lineales que constituyen la dinámica de cada población del sistema y $X(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ son las poblaciones en sí. Haciendo uso de teoría de perturbaciones [13, p. 19] se explora la dinámica alrededor de un punto estacionario $X^*(t)$, es decir, que cumple

$\mathbf{F}(X^*(t)) = \vec{0}$, entonces se considera la ecuación

$$X(t) = X^* + \mathbf{p}(t)$$

donde $\mathbf{p}(t)$ es en concreto el conjunto de perturbaciones alrededor de X^* . Realizando una expansión en series de Taylor se tiene

$$\frac{d}{dt}(X^*(t) + \mathbf{p}(t)) = \mathbf{F}(X^*) + \left. \frac{d\mathbf{F}}{dX} \right|_{X^*} \mathbf{p}(t) + \mathcal{O}(\mathbf{p}^2)$$

Considerando que $\mathbf{p}(t)$ son pequeñas perturbaciones, se pueden despreciar los términos no lineales y quedarnos únicamente con la primera derivada. Al reducir esta ecuación, finalmente se tiene

$$\frac{d\mathbf{p}(t)}{dt} = A\mathbf{p}(t)$$

donde A es una matriz cuadrada a la que May denomina como *community matrix*¹ y sus elementos son tal que $a_{ij} = \left. \frac{\partial f_i(X)}{\partial X_j} \right|_{X^*}$ con $f_i \in \mathbf{F}$. De esta manera, se podrá analizar la estabilidad del sistema de forma local alrededor de algún estado estacionario. Sin embargo, el punto de equilibrio en consideración es arbitrario y su determinación no forma parte del análisis, únicamente se asume la matriz de interacciones A con ciertas características. Este ejercicio permite explorar sistemas no lineales de forma local en un sistema que si es lineal. Por tanto, se pueden determinar sus valores propios e incluso su solución general que tiene la siguiente forma

$$\mathbf{p}(t) = \sum_{j=1}^N c_j e^{\lambda_j t} \vec{v}_j$$

En este caso los λ_j son el conjunto de valores propios de A y los \vec{v}_j sus vectores propios asociados. De esta ecuación se puede percibir que el signo de los valores propios es sustancial para que el sistema sea estable o no. Si los valores propios tienen parte real negativa implica que el sistema no saldrá de su vecindad local ante perturbaciones suficientemente pequeñas, en caso contrario las posibles perturbaciones se irán amplificando hasta que el sistema sea incapaz de regresar a su vecindad local cuando $t \rightarrow \infty$.

Al centrarse en la matriz de interacciones, May modeló el sistema mediante matrices aleatorias con entradas independientes e idénticamente distribuidas de media cero y varianza finita, lo que permite caracterizar el espectro del sistema linealizado. En el límite de gran dimensión, los valores propios se distribuyen de acuerdo con la *Ley Circular*, dando lugar a un umbral crítico que separa regímenes estables e inestables [14]. No obstante, este enfoque asume la existencia de un estado estacionario que no surge como solución de ecuaciones no lineales específicas, sino como una condición abstracta del equilibrio.

¹También conocida como matriz de interacciones. Es considerada una red ecológica en donde cada renglón corresponde con una especie y las columnas representa su respectiva interacción con otras especies.

1.2. Planteamiento del problema

Las matrices de interacción de May se construyen con base en varias características: primero se establece que los valores de la diagonal se mantienen fijos en un valor real $-d$, estos valores funcionan como auto reguladores de cada una de las especies y es muy importante que sea un real negativo ya que se verá directamente reflejado en el soporte espectral. El resto de las entradas provienen de una distribución con media cero y varianza finita, y la forma del muestreo será con base en una probabilidad de conectividad C , considerando que el elemento a_{ij} no necesariamente es igual a su transpuesto a_{ji} .

El parámetro σ de la distribución de las interacciones cuantifica la intensidad típica de los acoplamientos entre las componentes del sistema y puede interpretarse como la escala de los pesos de los enlaces en una red de interacciones. Junto con el número de entes interactuantes N y la conectividad C , estos parámetros determinan la complejidad del sistema desde el punto de vista de su estabilidad dinámica. En particular, existen combinaciones de C y σ para las cuales el estado estacionario es estable, así como regímenes en los que pequeñas perturbaciones se amplifican. La variación de estos parámetros de control permite analizar las transiciones dinámicas del sistema, condiciones que se encuentran en detalle en el marco del modelo de May [14].

En sistemas de alta dimensión, el soporte espectral del operador linealizado se distribuye aproximadamente sobre un disco centrado en el término disipativo de la diagonal $-d$. El radio espectral depende de los parámetros de control del sistema y determina si el espectro cruza el eje imaginario, es decir, si aparecen valores propios con parte real positiva, lo cual es clave para la estabilidad del sistema. En este sentido, May introduce un parámetro crítico que delimita el umbral entre regímenes estables e inestables

$$\sigma < (NC)^{-1/2} \quad (1.1)$$

Al considerar el caso $d = 1$, la condición de estabilidad se reduce a $\sigma\sqrt{NC}$. Para un sistema de tamaño fijo N , esta desigualdad define un umbral que puede analizarse variando la conectividad C a σ fija, o bien variando σ a conectividad fija. Sin embargo, al aumentar el tamaño del sistema, la condición de estabilidad se vuelve más restrictiva. En el régimen $N \gg 1$, mantener la estabilidad requiere que la conectividad escale como $C \propto N^{-1}$ si σ se mantiene fija, o bien que la intensidad de las interacciones escale como $\sigma \propto N^{-1/2}$ para conectividad fija. Cabe notar que, debido a los distintos escalamientos en N , las transiciones asociadas a variaciones en C tienden a ser más abruptas que aquellas controladas por la intensidad de las interacciones, un aspecto que se retomará más adelante.

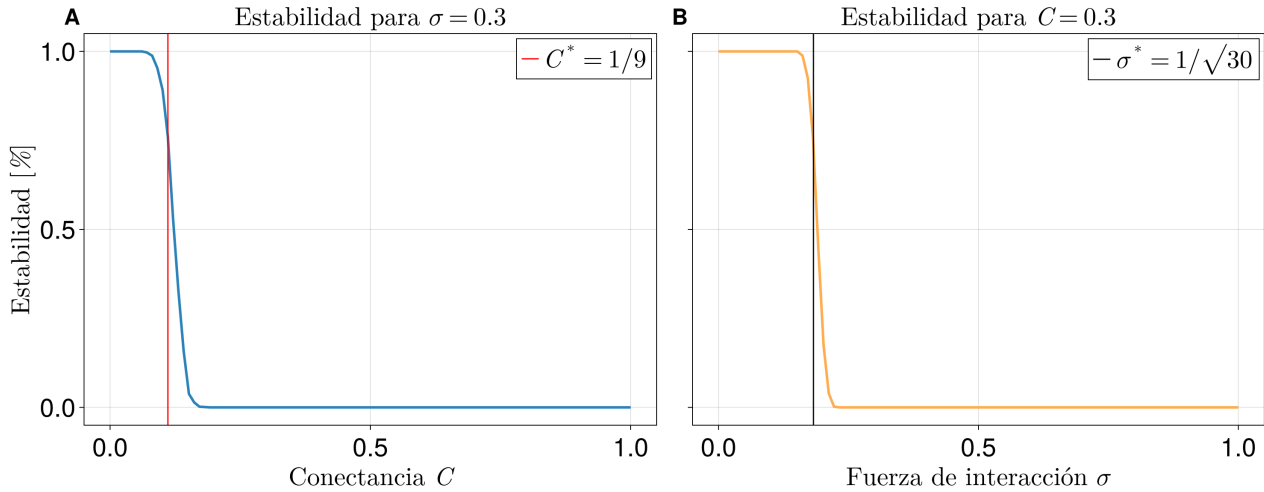


Figura 1.1: Transiciones de estabilidad con sistemas de May de tamaño $N = 100$. (A) Para la conectancia variable fijando $\sigma = 0.3$. (B) Para la intensidad de las interacciones variable fijando $C = 0.3$.

En términos cualitativos, el resultado central de May establece que la estabilidad de un sistema complejo emerge de un compromiso entre la conectividad de la red y la intensidad de las interacciones: sistemas con pocas conexiones pueden sostener interacciones fuertes sin perder estabilidad, mientras que redes densamente conectadas solo permanecen estables cuando las interacciones son suficientemente débiles.

Sin embargo, esta caracterización proviene de la construcción estadística del sistema linealizado, sin incorporar explícitamente la dinámica no lineal que conduce a los estados estacionarios sobre los cuales se evalúa la estabilidad. En contraste, esta tesis aborda esta limitación considerando explícitamente la dinámica no lineal de un sistema de Lotka–Volterra generalizado [12, p. 86], a partir del cual se identifica un estado estacionario bien definido y se analiza la estabilidad del sistema linealizado asociado.

El sistema de Lotka–Volterra generalizado considera un gran número de especies interactuantes $N \gg 1$. Este marco permite formular una dinámica no lineal bien definida y analizar como la estructura de las interacciones influye en la estabilidad de los estados estacionarios resultantes. Debido a la alta dimensionalidad del sistema, el estudio de su comportamiento dinámico y de las transiciones de estabilidad se apoya en herramientas computacionales.

En este contexto, se propone modelar la estructura de las interacciones a partir de redes aleatorias tipo Erdős–Rényi, con posibilidad de extender el análisis a otras topologías. Al incorporar pesos estadísticos a los enlaces, se obtiene una representación matricial de las interacciones caracterizada por una intensidad típica σ , una probabilidad de conectividad p y el tamaño del sistema N . Este enfoque permite estudiar como la estructura estadística de las interacciones influye en la estabilidad de los

estados estacionarios del sistema dinámico y en la aparición de transiciones entre regímenes estables e inestables.

Finalmente, es importante señalar el alcance de este trabajo. El análisis desarrollado no pretende determinar un parámetro crítico en el sentido estricto del marco de May o de la mecánica estadística, sino proponer un criterio heurístico para identificar transiciones de estabilidad en sistemas de alta dimensión. Dicho criterio se construye a partir de una cantidad tipo *signal-to-noise ratio* (SNR), que permite caracterizar de manera efectiva la competencia entre la estructura promedio de las interacciones y sus fluctuaciones. En este sentido, los resultados presentados deben interpretarse como un primer acercamiento al estudio del parámetro de transición cuando la dinámica no lineal del sistema es considerada de forma explícita.

Capítulo 2

El modelo de Lotka-Volterra generalizado

En este capítulo se introduce el modelo de Lotka-Volterra generalizado que será utilizado a lo largo de esta tesis. Se define el sistema dinámico, se especifican sus parámetros y la estructura de las interacciones, y posteriormente se analizan los puntos de equilibrio del sistema y su matriz Jacobiana.

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right), \quad i = 1, \dots, N \quad (2.1)$$

En el sistema (2.1), $x_i(t)$ representa la abundancia de la especie i , r_i denota su tasa intrínseca de crecimiento y K_i su capacidad de carga, heredados del modelo logístico (4). Los coeficientes α_{ij} codifican la intensidad y el signo de las interacciones entre las especies i y j ; dependiendo de su signo, estas interacciones pueden corresponder a escenarios de competencia, cooperación o a un régimen mixto generalizado.

A continuación, se analiza el comportamiento del sistema en el caso particular de dos especies, con el fin de fijar intuiciones antes de abordar el régimen de alta dimensión. En este último caso, debido al carácter no lineal y la alta dimensionalidad del sistema, el análisis se apoya en herramientas computacionales.

2.1. Caso particular para $N = 2$

En el caso particular $N = 2$, el sistema (2.1) se reduce a un par de ecuaciones diferenciales que conservan la misma estructura funcional y parámetros del modelo general,

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{\alpha_{11} x_1}{K_1} - \frac{\alpha_{12} x_2}{K_1} \right), \\ \frac{dx_2}{dt} &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21} x_1}{K_2} - \frac{\alpha_{22} x_2}{K_2} \right). \end{aligned}$$

Dada la estructura del sistema, los coeficientes de interacción entre especies pueden organizarse en una **matriz de coeficientes de interacción** Λ , cuyos elementos α_{ij} cuantifican la relación entre las especies j con i .

$$\Lambda = \begin{pmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} \end{pmatrix} \quad (2.2)$$

En esta representación, los coeficientes de la diagonal se fijan a un valor positivo, en particular $\alpha_{ii} = 1$, lo que induce un término de autorregulación para cada especie. Este término actúa como un mecanismo disipativo que limita el crecimiento no acotado del sistema y garantiza la existencia de una escala de saturación en las abundancias. Cabe destacar que esta matriz no corresponde con la Jacobiana del sistema linealizado alrededor de un estado estacionario, sino que representa los coeficientes de interacción que aparecen directamente en el modelo no lineal. En secciones posteriores se introducirá la matriz Jacobiana, la cual se construye a partir de Λ pero posee una interpretación dinámica diferente.

Ejemplo 1. A continuación se considera un sistema de Lotka-Volterra para $N = 2$ especies, con coeficientes de interacción constantes y positivos, de modo que el sistema muestre un escenario competitivo.

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 2x \left(1 - \frac{x}{2}\right) - xy \\ \frac{dy}{dt} &= 3y \left(1 - \frac{y}{3}\right) - 2xy \end{aligned} \quad (2.3)$$

Para analizar la dinámica del sistema se procede a la determinación de sus puntos de equilibrio, definidos como aquellos estados del sistema donde su dinámica se anula. Esto se logra igualando a cero y resolviendo las ecuaciones del sistema (2.3). El equilibrio trivial corresponde con el estado $\vec{0}$, el cual representa la extinción de ambas especies. Para los casos no triviales, la resolución del sistema algebraico conduce a los puntos de equilibrio $(2, 0)$, $(0, 3)$ y $(1, 1)$.

Como se puede apreciar, el sistema (2.3) presenta múltiples puntos de equilibrio, en contraste con los sistemas lineales, que admiten a lo sumo uno. Este hecho es relevante, ya que en sistemas no lineales de mayor dimensión la determinación explícita de los puntos de equilibrio se vuelve cada vez más compleja. En el caso presente, se conocen los puntos de equilibrio y por tanto es posible estudiar su estabilidad local mediante la evaluación de la matriz Jacobiana del sistema en dichos estados.

Al evaluar el Jacobiano en el estado coexistente se obtiene

$$\mathbb{J}_{(1,1)} = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ -2 & -1 \end{pmatrix} \quad (2.4)$$

Los valores propios asociados a esta matriz son

$$\lambda_1 = -1 + \sqrt{2} > 0, \quad \lambda_2 = -1 - \sqrt{2} < 0$$

Lo que caracteriza al punto de equilibrio $(1, 1)$ como un **equilibrio tipo silla**, y por tanto localmente inestable. En consecuencia, las trayectorias se alejan de este punto y la dinámica converge hacia los atractores del sistema. Esta estructura puede apreciarse en la representación del espacio de fases del sistema (Figura (2.1)), donde se observan las regiones de atracción asociadas a los estados $(2, 0)$ o $(0, 3)$. Este procedimiento, aunque no admite una generalización analítica directa a sistemas de gran dimensión, puede extenderse de manera sistemática y será desarrollado progresivamente en las secciones siguientes. Como se ha señalado, el análisis de estabilidad se basa en el proceso de linealización local del sistema no lineal alrededor de un punto de equilibrio. La matriz Jacobiana constituye la representación del sistema linealizado, por lo que resulta conveniente introducir a continuación su forma general.

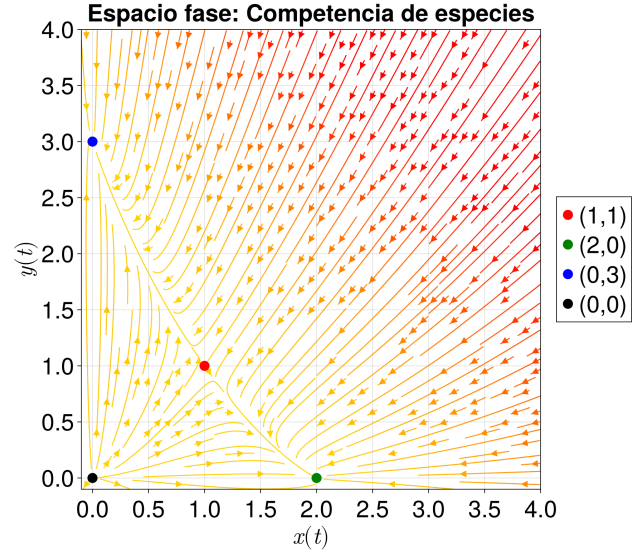


Figura 2.1: Campo vectorial de las soluciones del sistema (2.3) de dos especies.

Definición 1. Sea $\mathbf{F} : \mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}^N$ el campo vectorial no lineal asociado al sistema de Lotka-Volterra generalizado, cuyas componentes están definidas por

$$\mathbf{F}(X) = \begin{pmatrix} f_1(X) = r_1 x_1 \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{1j} x_j}{K_1} \right) \\ \vdots \\ f_N(X) = r_N x_N \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{Nj} x_j}{K_N} \right) \end{pmatrix}, \quad (2.5)$$

donde $X(t) = (x_1(t), \dots, x_N(t)) \in \mathbb{R}^N$. Sea X^* un punto de equilibrio del sistema, es decir, cumple $\mathbf{F}(X^*) = \mathbf{0}$. La matriz Jacobiana asociada al sistema evaluada en X^* esta dada por

$$\mathbb{J}_{\mathbf{F}}(X^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(X^*)}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_1(X^*)}{\partial x_N} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_N(X^*)}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_N(X^*)}{\partial x_N} \end{pmatrix} \quad (2.6)$$

Con esta formulación queda establecido el marco general para el análisis de la dinámica y la estabilidad del sistema de Lotka-Votlererra generalizado. En lo que sigue, el estudio se centrará en la estructura de la matriz Jacobiana con base en las interacciones entre especies. En particular, será necesario especificar cómo se modela la conectividad del sistema y la distribución de las intensidades de interacción, aspectos que resultan clave para abordar el régimen de gran dimensión $N \gg 1$.

2.2. Generalizando a $N \gg 1$ especies.

En esta sección se establece la estructura de las interacciones del sistema Lotka-Volterra generalizado mediante la **matriz de coeficientes de interacción**. Se introducirán los parámetros que gobiernan su construcción, con el propósito de especificar un régimen estructural del sistema y formular el esquema de simulaciones que permitirán analizar los objetivos planteados.

Para modelar la estructura de las interacciones se recurre al formalismo de *redes*. En este contexto, el sistema puede representarse como una red dirigida ponderada $G = (V, E)$, donde los *nodos* V corresponden a las especies y los enlaces E describen las interacciones entre ellas. A modo ilustrativo, en la Figura (2.2) se muestra la red del club de karate estudiada por Wayne Zachary (1977), un ejemplo clásico en teoría de redes en donde los nodos representan individuos y los enlaces sus relaciones sociales.

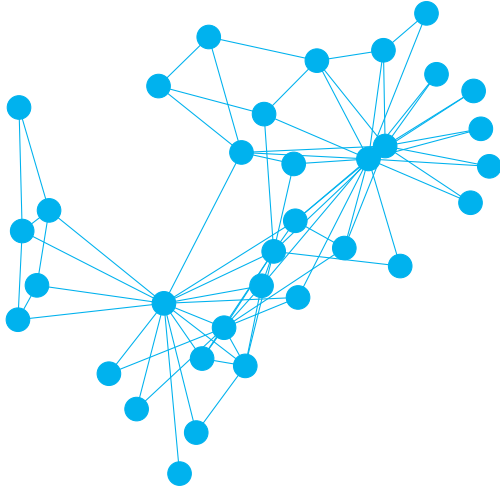


Figura 2.2: Red de Karate de Zachary

No obstante, la estructura de las redes puede codificarse algebraicamente mediante su *matriz de adyacencia*, la cual describe la conectividad del sistema independientemente de la intensidad de las interacciones que se perciben. En el modelo de Lotka-Volterra generalizado, los coeficientes α_{ij} cuantifican la influencia entre la especie j sobre la especie i . En particular, si $\alpha_{ij} = 0$, no existe interacción directa entre especies. De esta manera, los coeficientes de interacción α_{ij} pueden interpretarse como los pesos asociados a los enlaces de una red dirigida. En consecuencia, una red ponderada cuya matriz de pesos este dada por (α_{ij}) es algebraicamente equivalente a la matriz de coeficientes de interacción del sistema, la cual se formaliza en esta sección.

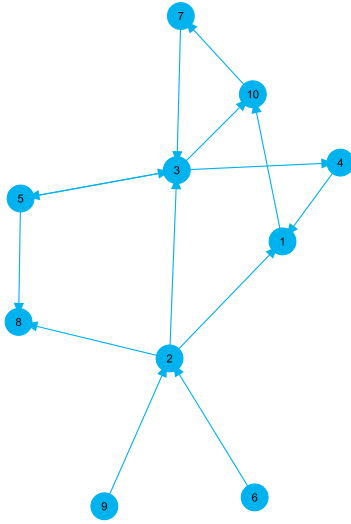
Definición 2. Una **red dirigida** se define como un par ordenado $G = (V, E)$, donde $V = \{1, \dots, n\}$ es el conjunto de nodos y $E \subseteq V \times V$ es el conjunto de enlaces ordenados. El par $(i, j) \in E$ representa una interacción dirigida desde el nodo i hasta el nodo j . A esta red se le asocia su **matriz de adyacencia** dirigida $\mathcal{D} \in M_n(\mathbb{R})$, cuyos elementos se definen como

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

En el contexto ecológico, este tipo de estructura es natural, ya que las interacciones entre especies poseen una direccionalidad inherente: la influencia de la especie i sobre j no necesariamente coincide en

el sentido contrario. Este es precisamente el tipo de estructura considerada en el análisis de estabilidad de comunidades complejas desarrollado por Robert May. Obsérvese que, en el modelo de Lotka-Volterra generalizado, la matriz de coeficientes (α_{ij}) puede interpretarse como una matriz de pesos asociada a esta estructura dirigida, de modo que la conectividad y la intensidad de las interacciones quedan codificadas simultáneamente.

Ejemplo 2. Considérese una red dirigida con $n = 10$ nodos y 14 enlaces.



$$\mathcal{D} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Figura 2.3: Red dirigida de 10 nodos.

Su matriz de adyacencia \mathcal{D} no es simétrica como lo sería en un contexto de *red no dirigida*, los

enlaces presentan una dirección preferencial entre nodos. Esta representación codifica únicamente la existencia de enlaces ($\mathcal{D}_{ij} \in \{0, 1\}$), sin incorporar información sobre su intensidad. En este ejemplo se tiene $\mathcal{D}_{ii} = 0$, es decir, no se consideran autoenlaces. Sin embargo, en el modelo dinámico subyacente los términos de la diagonal Λ_{ii} desempeñan un papel fundamental al representar los mecanismos de regulación, los cuales serán incorporados explícitamente en la construcción de la matriz de coeficientes de interacción. Las **redes de interacción ponderadas** consideradas en esta tesis se construyen a partir de una matriz de adyacencia que podrá ser simétrica o dirigida, determinando así la estructura de conectividad del sistema.

2.2.1. Red de interacciones ponderada

La red de interacciones ponderada constituye el objeto matemático que codifica la estructura de interacciones del modelo de Lotka-Volterra generalizado. Su representación matricial corresponde a la matriz de coeficientes de interacción, la cual determina tanto la conectividad de las especies como la intensidad de dichas interacciones. En general, esta red se construye a partir de un soporte estructural que puede ser simétrico o dirigido, junto con un conjunto de pesos que no necesariamente satisfacen simetría.

Su formulación depende de un conjunto de parámetros estructurales que serán especificados más adelante. Para modelar la estructura de conectividad se emplea la *red aleatoria* de Erdős–Rényi, en la cual cada posible enlace entre pares de nodos se establece de manera independiente con probabilidad p . Por otra parte, la intensidad de las interacciones se modela mediante variables aleatorias independientes e idénticamente distribuidas con media cero y varianza finita.

Como resultado, la red de interacciones ponderada considerada en este trabajo corresponde a una **red aleatoria ponderada**, donde la topología y los pesos se introducen de manera independiente. Este enfoque puede extenderse a otras topologías, como redes libres de escala o de mundo pequeño, aunque tales generalizaciones no se contemplan en este trabajo.

Definición 3. Sea un conjunto de N nodos. Una red aleatoria **no dirigida** $\mathcal{G}_{\mathcal{E}}$ se define por su matriz de adyacencia $\mathcal{E} \in M_N(\{0, 1\})$ tal que

$$\mathcal{E}_{ij} = \begin{cases} X_{ij}, & i < j, \\ X_{ji}, & i > j, \\ 0, & i = j \end{cases}, \quad X_{ij} \sim \text{Bernoulli}(p)$$

donde las variables X_{ij} son independientes. En consecuencia, \mathcal{E} es simétrica y cada enlace aparece con probabilidad p . En contraste, su versión **dirigida** contempla

$$\mathcal{E}_{ij} = \begin{cases} X_{ij}, & i \neq j, \\ 0, & i = j \end{cases}, \quad X_{ij} \sim \text{Bernoulli}(p)$$

con X_{ij} independientes, por lo que \mathcal{E} no es necesariamente simétrica y existen $N(N - 1)$ enlaces posibles.

Para completar la construcción de la estructura de las interacciones, resta incorporar la magnitud de los enlaces. Para ello se introduce una matriz aleatoria $\mathcal{M} \in M_N(\mathbb{R})$, cuyas entradas se suponen independientes e idénticamente distribuidas con $\mathcal{M}_{ij} \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$. Esta matriz representará la intensidad de las interacciones y, combinada con la matriz de adyacencia previamente definida, permitirá construir la matriz de coeficientes de interacción Λ .

Definición 4. Sea una red aleatoria $\mathcal{G}_{\mathcal{E}}$ dirigida o no dirigida con matriz de adyacencia $\mathcal{E} \in M_N(\{0, 1\})$. Sea una matriz $\mathcal{M} \in M_N(\mathbb{R})$ con entradas i.i.d. con media cero y varianza finita $\mathcal{M}_{ij} \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$. La **matriz de coeficientes de interacción** Λ se define como el producto de Hadamard [7] de la matriz de adyacencia con la matriz de entradas aleatorias sumada con la matriz identidad

$$\Lambda = (\mathcal{E} \odot \mathcal{M}) + I \tag{2.7}$$

El producto de Hadamard restringe los coeficientes aleatorios a los enlaces de la red, mientras que la suma con la identidad introduce términos de auto-interacción que funcionan como mecanismo de autorregulación. Se dirá que la matriz Λ es **estructuralmente simétrica** si su matriz de adyacencia \mathcal{E} es simétrica, es decir, si existe interacción entre i con j en ambos sentidos ($\mathcal{E}_{ij} = \mathcal{E}_{ji}$), aunque las intensidades correspondientes puedan diferir ($\Lambda_{ij} \neq \Lambda_{ji}$). Por el contrario, si \mathcal{E} tiene un soporte dirigido entonces se dirá que Λ es **estructuralmente no simétrica**. Esta distinción permite separar y distinguir entre la simetría del soporte topológico y la simetría dinámica de las interacciones.

Por lo tanto, las matrices de coeficientes de interacción quedan parametrizadas por la probabilidad de conectividad p , la intensidad típica de las interacciones σ y el tamaño del sistema N . En la Figura (2.4) se muestra una representación visual de una red de interacciones ponderada de 8 nodos, donde se ilustran tanto la estructura de conectividad como los pesos asociados. A continuación, se procede a caracterizar los distintos tipos de interacciones que pueden presentarse en este sistema dinámico.

2.2.2. Tipos de interacciones

La red de interacciones ponderada induce, en general, una estructura dirigida en la dinámica independientemente del soporte estructural que posea. Esto implica que las interacciones entre especies no necesariamente están balanceadas y pueden existir influencias preferenciales entre especies. Esta perspectiva resulta natural en contextos ecológicos, donde las interacciones suelen presentar una direccionalidad efectiva. En esta sección se explorarán los distintos tipos de interacciones que pueden surgir de sistemas de Lotka-Volterra generalizados bajo contextos estructuralmente simétricos y con interacciones aleatorias.

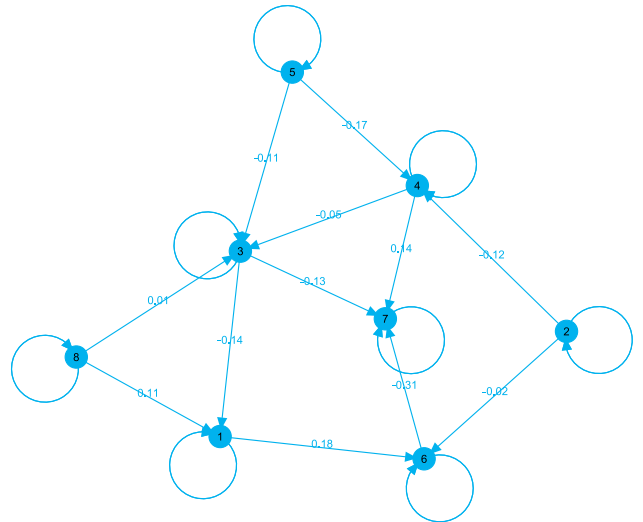


Figura 2.4: Red de interacciones ponderada de 8 nodos con topología de red aleatoria dirigida $p = 0.15$ y una matriz aleatoria con $\mu = 0$ y $\sigma = 0.2$.

Hasta ahora solo se han discutido interacciones de competencia en el Ejemplo 1, donde los coeficientes $\alpha_{ij} \in \Lambda$ se consideran positivos. Bajo esta hipótesis, el crecimiento de las especies se ve limitado por sus respectivas capacidades de carga, lo que induce una dinámica acotada. Resulta entonces natural preguntarse como cambia el comportamiento del sistema cuando se permiten coeficientes α_{ij} negativos, los cuales representan distintos tipos de interacción biológica. Siguiendo la clasificación clásica de Robert May [13], pueden distinguirse cinco tipos fundamentales de interacciones.

Estas interacciones se clasifican en función de los signos de las matrices de comunidad (*community matrices*), introducidas previamente en el capítulo 1. En consecuencia, no se definen directamente sobre la matriz de coeficientes de interacción Λ , sino sobre la Jacobiana del sistema evaluada en un estado estacionario. En sistemas estructuralmente simétricos, las posibles interacciones son: competencia ($--$), cooperación¹ ($++$) y presa-depredador ($-+$) ó ($+-$). Cuando se consideran sistemas sin esta restricción estructural, pueden presentarse además ($+0$) y amensalismo (-0), dando lugar a cinco tipos de interacción en total, en contraste con los tres del caso estructuralmente simétrico.

La cooperación implica que ambas especies se benefician de la interacción ($++$), mientras que en la competencia ambas resultan perjudicadas ($--$). En la interacción presa-depredador, una especie se beneficia y la otra se ve perjudicada ($+-$) ó ($-+$). En el comensalismo, una especie obtiene un beneficio sin afectar a la otra ($+0$), mientras que en el amensalismo una especie resulta perjudicada y la otra permanece sin efecto apreciable (-0).

Tipo de interacción	Signo	Interpretación ecológica
Cooperación	(++)	Ambas especies aumentan sus poblaciones.
Competencia	(--)	Ambas especies limitan o disminuyen sus poblaciones.
Presa-depredador	(+-) ó (-+)	Una especie aumenta su población y la otra la disminuye.
Comensalismo	(+0)	Una especie aumenta su población sin afectar a la otra.
Amensalismo	(-0)	Una especie disminuye su población sin afectar a la otra.

Tabla 2.1: Tipos de interacciones posibles en sistemas de Lotka-Volterra generalizados.

Interacciones en Λ

Las interacciones en la matriz de coeficientes Λ se relacionan con la clasificación de May (Tabla 2.1), pero bajo una convención de signo opuesta. En esta formulación, la cooperación se representa como ($--$), la competencia como ($++$), la depredación como ($-+$) ó ($+-$), y el comensalismo y amensalismo como (-0) y ($+0$) respectivamente. Esta inversión se debe a que los coeficientes α_{ij} aparecen dentro del término de limitación del crecimiento; por tanto, valores positivos incrementan la presión limitante sobre la especie i , mientras que valores negativos la reducen. Para analizar cómo éstos coeficientes afectan la dinámica, reescribimos las ecuaciones (2.1) separando la contribución de autorregulación de las interacciones interespecíficas:

¹También conocida como mutualismo o simbiosis

$$r_i x_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) = r_i x_i \left(1 - \frac{\alpha_{ii} x_i}{K_i} \right) - r_i x_i \left(\frac{\sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) \quad (2.8)$$

El segundo término correspondiente a las interacciones interespecíficas, produce un efecto neto sobre la tasa de crecimiento de la especie i : será positivo si $\alpha_{ij} < 0$ y negativo si $\alpha_{ij} > 0$. En consecuencia, desde la perspectiva de la especie i , las interacciones de cooperación, depredación (cuando i es el depredador) y comensalismo favorecen su crecimiento poblacional, mientras que la competencia, la depredación (cuando i es la presa) y amensalismo lo reducen. Nótese que si $\alpha_{ij} = 0$, la especie j no genera impacto sobre la dinámica de i .

En este contexto, los coeficientes α_{ii} deben ser positivos; por convención, en este trabajo se fija $\alpha_{ii} = 1$. Si se tomara $\alpha_{ii} \leq 0$, se perdería el mecanismo intrínseco de regulación logística asociada a la especie, eliminando la auto-limitación de su crecimiento. Por esta razón, la contribución de la identidad en Λ representa auto-interacciones que inducen un mecanismo de autorregulación del sistema. Por otro lado, coeficientes $\alpha_{ij} < 0$ pueden favorecer el crecimiento poblacional de la especie i , desplazando el equilibrio efectivo por encima de su capacidad de carga K_i , fenómeno que no se aprecia en sistemas competitivos.

Dependiendo de los parámetros asociados a Λ , la probabilidad de conectividad p controla el número esperado de interacciones por especie, mientras que σ fija la escala típica de sus magnitudes. En general, cada especie puede interactuar con hasta $N - 1$ especies adicionales, dando lugar a cualquiera de los tipos de interacción antes descritos, de acuerdo con el soporte topológico de la red. A medida que el tamaño del sistema (2.1) crece, su dinámica resultante se vuelve difícil de visualizar de manera directa, por lo que resulta conveniente analizar ejemplos de baja dimensión. En particular, a continuación se extiende el ejemplo bidimensional previo para ilustrar los casos con interacciones de cooperación.

Ejemplo 3. En este ejemplo se ajustan los signos del sistema (2.3) como a continuación se muestra

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 2x \left(1 - \frac{x}{2} \right) + \frac{1}{2}xy \\ \frac{dy}{dt} &= 3y \left(1 - \frac{y}{3} \right) + xy \end{aligned} \quad (2.9)$$

La matriz de coeficientes de interacción asociada es

$$\Lambda = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{1}{2} \\ -1 & 1 \end{pmatrix}$$

Se puede apreciar una interacción de cooperación entre las especies x y y ; en este caso, dicha interacción favorece el crecimiento de ambas poblaciones, permitiendo que el equilibrio de coexistencia se ubique por encima de sus respectivas capacidades de carga. Los estados estacionarios del sistema son $(0, 0)$,

$(2, 0)$, $(0, 3)$ y $(7, 10)$. Evaluando la matriz Jacobiana en el estado coexistente se obtiene

$$\mathbb{J}_{(7,10)} = \begin{pmatrix} -7 & 3.5 \\ 10 & -10 \end{pmatrix}$$

cuyos valores propios son $\lambda_{1,2} = \frac{-17 \pm \sqrt{149}}{2} < 0$. Por lo tanto, el punto $(7, 10)$ es localmente asintóticamente estable, lo que implica que trayectorias cercanas convergen a este punto de equilibrio conforme $t \rightarrow \infty$. En la Figura (2.5) se muestran las series de tiempo y el espacio fase, donde se observa que las poblaciones se estabilizan en valores superiores a sus respectivas capacidades de carga.

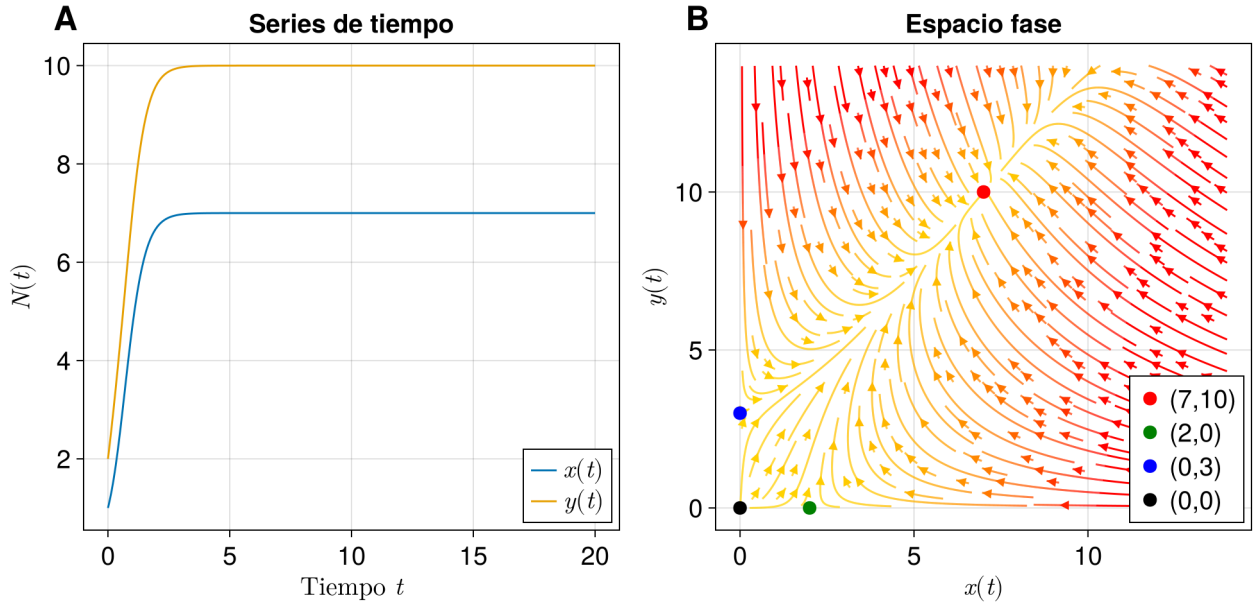


Figura 2.5: Sistema de Lotka-Volterra con interacciones de cooperación dados por las ecuaciones (2.9). Tasas de crecimiento y capacidades de carga: $r_x = K_x = 2$ y $r_y = K_y = 3$. (A) Series de tiempo del sistema para las especies $x(t)$ y $y(t)$ bajo la condición inicial $(1, 2)$. (B) Espacio fase del sistema con sus puntos fijos asociados, se muestra solamente un único punto fijo estable.

En este contexto, el concepto de capacidad de carga deja de interpretarse como una cota rígida para la población y pasa a entenderse como un parámetro regulador de crecimiento. En ausencia de interacciones interespecíficas, K_i fija el nivel de saturación logística; sin embargo, cuando se incorporan las interacciones, el término $\sum_j \alpha_{ij} x_j$ puede modificar de forma sustancial esta regulación. Si las contribuciones efectivas asociadas a interacciones que favorecen el crecimiento dominan sobre el término autorregulatorio, el sistema puede presentar equilibrios por encima de K_i o incluso dinámicas no acotadas.

En sistemas de baja dimensión pueden obtenerse condiciones explícitas que relacionen la estabilidad con la intensidad de las interacciones; este tipo de resultados se retoman más adelante.

Para ilustrar el papel del signo de los coeficientes, se modifica nuevamente al sistema (2.9) para considerar interacciones de comensalismo, amensalismo y depredación. Las simulaciones correspondientes muestran que en el comensalismo la especie beneficiada puede alcanzar niveles superiores a su capacidad de carga efectiva mientras la otra permanece prácticamente inalterada; en el amensalismo, una especie ve reducido su nivel poblacional mientras la otra no experimenta cambios apreciables; finalmente, la depredación combina ambos efectos, con una especie favorecida y la otra perjudicada. Las series de tiempo se muestran en la Figura (2.6)

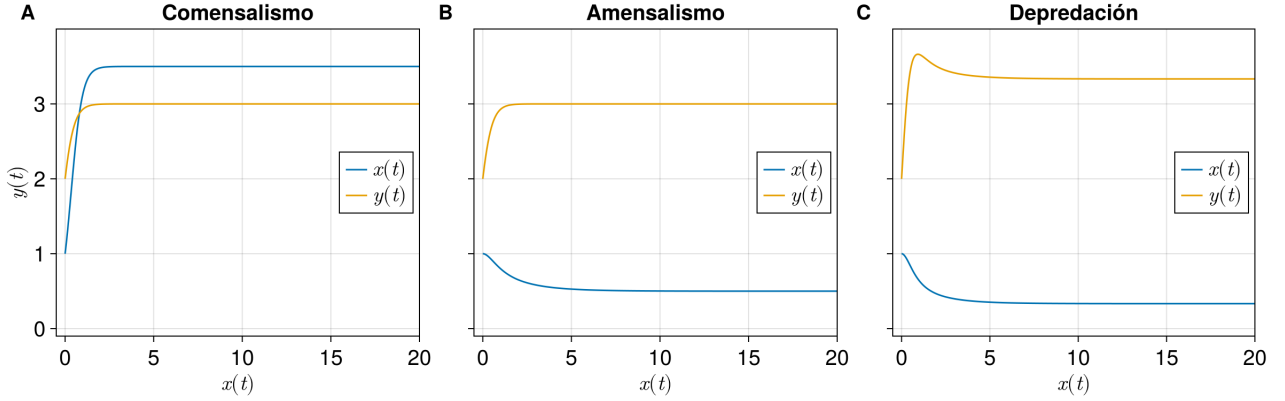


Figura 2.6: Series de tiempo para las interacciones comensalismo, amensalismo y depredación modificando el sistema (2.9). (A) Para el comensalismo se definió $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = -\frac{1}{2}$. (B) Para el amensalismo se consideró $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$ (C) Para la depredación se consideró $\alpha_{21} = -1$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$.

En esta sección se estableció la forma en que la estructura de la conectividad en conjunto con la magnitud de las interacciones determinan la matriz de coeficientes Λ , así como la clasificación de los distintos tipos de interacción ecológica y su efecto cualitativo sobre la dinámica poblacional. Estos elementos permiten pasar de una descripción estructural del sistema a una análisis dinámico propiamente dicho. En particular, la información obtenida en Λ condiciona la existencia y naturaleza de los estados estacionarios del sistema, por lo que en la siguiente sección se abordará el estudio de los puntos de equilibrio y su estabilidad.

2.3. Estados estacionarios

El análisis de los estados estacionarios es fundamental para comprender la estabilidad dinámica del sistema. La naturaleza de los puntos de equilibrio depende de las interacciones entre especies, codificadas en la matriz de coeficientes de interacción Λ . En esta sección se bosquejará un análisis exploratorio centrado en el estado estacionario coexistente, sin perder de vista que constituye solo uno de los múltiples equilibrios posibles.

Este estado resulta de particular interés porque representa la coexistencia simultánea en todas las especies y permite examinar, de manera tratable, cómo su estabilidad puede variar en función de los parámetros (p, σ, N) . Para determinar los estados estacionarios se imponen $\dot{x}_i = 0$ en el sistema (2.1). Esto implica que para cada i ,

$$x_i = 0 \quad \text{ó} \quad 1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j}{K_i} = 0 \quad (2.10)$$

Por tanto, el sistema admite múltiples soluciones asociadas a la extinción de una o varias especies. El caso de interés es el estado coexistente, en el cual $x_i^* > 0$ para toda i . En este caso las ecuaciones se reducen a

$$\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j^* = K_i$$

lo cual puede escribirse de forma matricial como

$$\Lambda X^* = K, \quad \text{con } K = (K_1, \dots, K_n)$$

Siempre que Λ sea invertible, el coexistente viene dado por $X^* = \Lambda^{-1}K$. La fijación de la diagonal en $d = 1$ desplaza el espectro de Λ y reduce la probabilidad de singularidad, de modo que la matriz resulta invertible con alta probabilidad dentro del ensamble considerado. No obstante, esto no garantiza que $x_i^* > 0$ para toda especie aunque $K > 0$, las entradas de Λ pueden tomar signos positivos o negativos, lo que puede producir componentes negativas en X^* . Si además se toma $K = K\mathbf{1}$ con $k > 0$, entonces el vector coexistente X^* se convierte en una variable aleatoria cuya distribución queda determinada por los parámetros estructurales (p, σ, N) .

En este contexto, cuando se considera el régimen disperso $p \ll 1$, la matriz Λ permanece cercana a la identidad en sentido perturbativo, por lo que también $\Lambda^{-1} \approx I$ y en consecuencia $X^* \approx K$. En este caso, las interacciones apenas modifican capacidades de carga individuales. Conforme p aumenta, crece el número efectivo de interacciones por especie y la desviación de Λ respecto a la identidad se vuelve significativa. Esto introduce correlaciones entre especies y provoca que la distribución X^* se disperse respecto de K ; en particular, pueden aparecer componentes negativas, lo que indica la pérdida de viabilidad biológica coexistente.

Un efecto análogo ocurre al variar la amplitud típica de las interacciones. Cuando $\sigma = 0$, se tiene trivialmente $\Lambda = I$ y por tanto $X^* = K$. Para σ pequeño, las interacciones actúan como una perturbación débil y X^* permanece concentrado cerca de K . A medida que σ aumenta, la dispersión de los valores propios de Λ crece y el inverso amplifica las fluctuaciones, ensanchando la distribución de X^* . Para valores suficientemente grandes de σ , esta amplificación incrementa la probabilidad de obtener componentes negativas, reduciendo la probabilidad de coexistencia positiva.

Finalmente, el tamaño del sistema N modula el efecto conjunto de p y σ . Al aumentar N crece la escala típica de las fluctuaciones colectivas de la matriz Λ , lo que tiende a ensanchar la distribución de $X^* = \Lambda^{-1}K$ y a incrementar la probabilidad de componentes negativas. No obstante, este efecto no depende únicamente de N , sino del ensamble de los tres parámetros: la conectividad p , la magnitud típica de las interacciones σ y el tamaño del sistema N , cuya combinación fija el régimen efectivo en el que opera Λ .

¿Cuál es el efecto de Λ^{-1} en la distribución del punto de equilibrio? La estructura de esta matriz no puede describirse como una combinación lineal simple de variables normales; depende de la geometría espectral de Λ . En particular, la magnitud de Λ^{-1} esta gobernada por la cercanía de los valores propios de Λ al origen. Si Λ es singular, es decir, si alguno de sus valores propios es cero, entonces la matriz no es invertible y el estado coexistente deja de estar bien definido. Más generalmente, cuando existe un valor propio $|\lambda_{\min}|$ cercano a cero, la inversa contiene factores del orden $1/\lambda_{\min}$, lo que produce una fuerte amplificación en las entradas de Λ^{-1} y, por tanto, en $X^* = \Lambda^{-1}K$.

En este sentido, el espectro de Λ se encuentra controlado por la escala efectiva $\sigma\sqrt{Np}$, la cual regula simultáneamente la dispersión del punto de equilibrio y la proximidad del espectro de Λ al origen. Cuando este parámetro se aproxima a la unidad, la matriz tiende a mal condicionarse, la variabilidad de X^* aumenta significativamente y disminuye la probabilidad de **factibilidad positiva**. Este mismo umbral coincide con la transición de estabilidad dinámica identificada en el criterio clásico de May, sugiriendo que la pérdida de estabilidad y la pérdida de factibilidad emergen del mismo mecanismo estructural.

Sin embargo, este no constituye un criterio suficiente de estabilidad para el sistema de Lotka-Volterra, ya que el análisis se ha restringido al estado coexistente y no excluye la aparición de otros estados estacionarios o regímenes dinámicos alternativos.

Condición	Interpretación
$\sigma\sqrt{Np} \ll 1$	Coexistencia cerca de K . Sistema estable
$\sigma\sqrt{Np} \approx 1$	La dispersión del coexistente aumenta. Borde de estabilidad.
$\sigma\sqrt{Np} > 1$	Coexistencia muy dispersa. Sistema inestable

Tabla 2.2: Estabilidad del estado coexistente en función del parámetro $\sigma\sqrt{Np}$.

2.4. Jacobiana del sistema

En esta sección se definirá la matriz Jacobiana del sistema (2.1), se analizará su relación estructural con la matriz de coeficientes Λ y se discutirá un criterio de estabilidad local obtenido al evaluarla en un estado estacionario. La Jacobiana evaluada en equilibrio coincide con la *community matrix* empleada en el análisis ecológico clásico, introducida por Robert May, y constituye una forma de codificar las interacciones efectivas del sistema. En particular, como se verá, los términos interespecíficos aparecen con signo opuesto a los coeficientes correspondientes en Λ , por lo que la clasificación de interacciones discutida previamente aplica de manera natural en este contexto [13].

Recordando que la estabilidad local del sistema está determinada por los valores propios de la matriz Jacobiana evaluada en un estado estacionario, resulta fundamental analizar su espectro, lo cual se abordará en el siguiente capítulo. Con base en la Definición 1, se considera el sistema en forma vectorial $\dot{X} = \mathbf{F}(X)$, donde \mathbf{F} es la función del modelo de Lotka-Volterra generalizado, y se calcula su matriz Jacobiana (2.6) a partir de sus derivadas parciales correspondientes, distinguiendo entre los términos diagonales y las interacciones interespecíficas. Se considera una función arbitraria de \mathbf{F}

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

las derivadas parciales para los términos de la diagonal son

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_i} = r_i \left(1 - \frac{S_i}{K_i}\right) - \frac{r_i x_i}{K_i} \alpha_{ii}$$

Para los términos que quedan fuera de la diagonal evaluados en X^* se tiene

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_k} = -\frac{r_i x_i}{K_i} \alpha_{ik}, \quad i \neq k$$

De este modo, la matriz Jacobiana \mathcal{J} del sistema de Lotka-Volterra generalizado queda dada por la siguiente estructura al evaluar en un punto de equilibrio X^* arbitrario

$$\mathcal{J}_{ij}(X^*) = \begin{cases} r_i \left(1 - \frac{\sum_j \alpha_{ij} x_j^*}{K_i}\right) - \frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ii}, & \text{para } i = j \\ -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ij}, & \text{para } i \neq j \end{cases} \quad (2.11)$$

Sin embargo, hay que realizar una distinción de dos posibles escenarios: contemplando un estado coexistente ($x_i^* > 0$ para toda i), donde los términos logísticos se anulan, entonces $1 - \frac{\sum_j \alpha_{ij} x_j^*}{K_i} = 0$ para toda i , y la Jacobiana del coexistente puede reescribirse como

$$\mathcal{J} = -\text{diag} \left(\frac{r_i x_i^*}{K_i} \right) \Lambda$$

es decir, constituye un reescalamiento fila a fila de la matriz de coeficientes Λ . Por otro lado, en un estado estacionario con especies extintas, donde hay una combinación $x_i^* \geq 0$ de especies.

En este caso, los términos de la diagonal satisfacen

$$\mathcal{J}_{ii}(X^*) = \begin{cases} -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ii}, & x_i^* > 0 \\ r_i \left(1 - \frac{\sum_j \alpha_{ij} x_j^*}{K_i}\right), & x_i^* = 0 \end{cases}$$

mientras que para $i \neq j$ sigue cumpliendo

$$\mathcal{J}(X^*) = \frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ij}$$

Es importante remarcar la distinción entre estados coexistentes y estados con extinción parcial para tener presentes los posibles escenarios del sistema. En las simulaciones, los estados estacionarios no se obtienen como soluciones algebraicas independientes, sino como los valores asintóticos de las trayectorias numéricas; por construcción, estos corresponden a configuraciones factibles, es decir, con $x_i^* \geq 0$. Una vez identificados, su estabilidad local se evalúa mediante el signo de los valores propios de la matriz Jacobiana asociada.

En este contexto, el análisis de estabilidad admite múltiples enfoques dependiendo de la estructura del equilibrio considerado y de las interacciones del sistema. Con esta motivación, a continuación se introduce un umbral suficiente que permite garantizar estabilidad bajo ciertas condiciones, el cual servirá como antesala al estudio más detallado de la estabilidad dinámica que se desarrolla en el siguiente capítulo.

Proposición 1 (Criterio suficiente de estabilidad). *Sea X^* un estado estacionario del sistema. Si para todo i*

$$\mathcal{J}_{ii}(X^*) + \sum_{j \neq i} |\mathcal{J}_{ij}(X^*)| < 0,$$

entonces todos los valores propios del Jacobiano evaluado en X^ tienen parte real negativa y, por lo tanto, su equilibrio es linealmente estable.*

Demostración. Para demostrar la proposición se utiliza el *Teorema de Gershgorin* [6]. Sea

$$R_i = \sum_{j \neq i} |\mathcal{J}_{ij}|$$

y considérese el disco

$$D(\mathcal{J}_{ii}, R_i) = \{z \in \mathbb{C} : |z - \mathcal{J}_{ii}| \leq R_i\}$$

El teorema establece que todo valor propio de \mathcal{J} pertenece a la unión de estos discos. Si para cada i se cumple

$$\mathcal{J}_{ii} + R_i < 0 \tag{2.12}$$

entonces el disco está completamente contenido en el semiplano izquierdo ($z : \operatorname{Re} z < 0$). Por lo tanto todos los valores propios satisfacen ($\operatorname{Re} \lambda < 0$) lo cual implica estabilidad local en el punto de equilibrio considerado. \square

Para que el *criterio suficiente de estabilidad* se cumpla, los elementos de la diagonal necesariamente deben ser negativos. En particular, existe una relación tangible entre radios y centros de Gershgorin para observar el cumplimiento del criterio. De la ecuación (2.12) se sigue

$$r_i \left(1 - \frac{S_i^*}{K_i}\right) - \frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ii} + \frac{r_i x_i^*}{K_i} \sum_{j \neq i} |\alpha_{ij}| < 0, \quad S_i^* = \sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j^*$$

dividiendo entre $r_i > 0$:

$$1 - \frac{S_i^*}{K_i} - \frac{x_i^*}{K_i} \left(\sum_{j \neq i} |\alpha_{ij}| - \alpha_{ii} \right) < 0$$

reordenando, finalmente se tiene

$$\sum_{j \neq i} |\alpha_{ij}| < \alpha_{ii} + \frac{S_i^* - K_i}{x_i^*} \quad (2.13)$$

Válido para todo i , esta condición garantiza el cumplimiento de la Proposición 1. El término $\frac{S_i^* - K_i}{x_i^*}$ mide que tan lejos se encuentra la especie del equilibrio logístico local.

Corolario 1. *Bajo el supuesto de coexistencia $x_i^* > 0$ para toda i , la condición general de estabilidad dada en la Proposición 1 se reduce a*

$$\sum_{j \neq i} |\alpha_{ij}| < \alpha_{ii} \quad (2.14)$$

Demostración. En estados coexistentes, se cumple $S_i^* = K_i$, por lo que el término $\frac{S_i^* - K_i}{x_i^*}$ se anula en la desigualdad (2.13), obteniéndose inmediatamente el resultado. \square

Asumiendo que $\mathcal{J}_{ii} < 0$, resulta conveniente estimar el tamaño típico de los radios de Gershgorin para verificar la condición (2.14). Para modelar las entradas fuera de la diagonal, se introduce la variable aleatoria

$$W = \begin{cases} 0, & \text{Si } 1 - p \\ Y, & \text{Si } p > 0 \end{cases}$$

donde $Y \sim N(0, \sigma^2)$. Dado que $R_i = \sum_{j \neq i} |\alpha_{ij}|$ involucra valores absolutos, es de interés calcular $\mathbb{E}|W|$:

$$\mathbb{E}[|W|] = (1 - p) \cdot 0 + p \cdot \mathbb{E}[|Y|] = p\sigma \sqrt{\frac{2}{\pi}}$$

Por linealidad de la esperanza, el tamaño promedio del radio de Gershgorin es entonces

$$\mathbb{E}[R_i] = (N - 1)p\sigma \sqrt{\frac{2}{\pi}}$$

En consecuencia, si este radio típico satisface

$$(N - 1)p\sigma \sqrt{\frac{2}{\pi}} < 1 \quad (2.15)$$

puede esperarse que, en promedio los discos de Gershgorin permanezcan contenidos en el semiplano negativo de \mathbb{C} , proporcionando así una condición suficiente típica para la estabilidad local en el estado coexistente.

¿Qué ocurre al considerar estados con extinción parcial? En este caso la desigualdad (2.13) deja de ser aplicable debido a la aparición de $x_i^* = 0$. Considérese un equilibrio X^* donde $x_i^* = 0$, es decir, la especie i esta extinta. Evaluando su ecuación dinámica para perturbaciones pequeñas $x_i > 0$, se obtiene la siguiente aproximación

$$\dot{x}_i \approx x_i r_i \left(1 - \frac{\sum_j \alpha_{ij} x_j^*}{K_i} \right)$$

donde el coeficiente que multiplica a x_i coincide con el elemento de la diagonal \mathcal{J}_{ii} de la Jacobiana. Este término representa la tasa de crecimiento per cápita ante una perturbación positiva infinitesimal de la especie i . Si $K_i > \sum_j \alpha_{ij} x_j^*$, entonces $\mathcal{J}_{ii} > 0$ y la perturbación crece, lo que indica que la especie puede invadir el sistema y el equilibrio resulta inestable frente a esa perturbación. En cambio si $\mathcal{J}_{ii} < 0$, la especie no puede establecerse y la perturbación decae, siendo el equilibrio localmente estable respecto a esa especie.

Este criterio, conocido como condición de **invasibilidad**, proporciona una interpretación biológica del análisis espectral y muestra que la estabilidad no depende únicamente de la estructura global de las interacciones, sino también de la respuesta local del sistema ante perturbaciones en cada especie. Por tanto, una condición necesaria para la estabilidad dinámica frente a especies ausentes es que $\mathcal{J}_{ii} < 0$. En el siguiente capítulo se analizará como estas condiciones se reflejan en el soporte espectral de la matriz Jacobiana y en la estabilidad dinámica del sistema.

Bibliografía

- [1] Stefano Allesina y Si Tang. “Stability criteria for complex ecosystems”. En: *Nature* 483.7388 (2012), págs. 205-208.
- [2] Ada Altieri et al. “Properties of equilibria and glassy phases of the random Lotka-Volterra model with demographic noise”. En: *Physical Review Letters* 126.25 (2021), pág. 258301.
- [3] Giulio Biroli, Guy Bunin y Chiara Cammarota. “Marginally stable equilibria in critical ecosystems”. En: *New Journal of Physics* 20.8 (2018), pág. 083051.
- [4] Guy Bunin. “Ecological communities with Lotka-Volterra dynamics”. En: *Physical Review E* 95.4 (2017), pág. 042414.
- [5] Encyclopedia of Mathematics. *Cauchy-Lipschitz theorem*. http://encyclopediaofmath.org/index.php?title=Cauchy-Lipschitz_theorem&oldid=30822. Consultado en: 2025-03-29.
- [6] Encyclopedia of Mathematics. *Gershgorin theorem*. http://encyclopediaofmath.org/index.php?title=Gershgorin_theorem&oldid=55529. Consultado en: 2025-04-10.
- [7] Encyclopedia of Mathematics. *Matrix multiplication*. http://encyclopediaofmath.org/index.php?title=Matrix_multiplication&oldid=54363. Consultado en: 2025-04-08.
- [8] Elisabeth Gardner. “Spin glasses with p-spin interactions”. En: *Nuclear Physics B* 257 (1985), págs. 747-765.
- [9] Vyacheslav L Girko. “Circular law”. En: *Theory of Probability & Its Applications* 29.4 (1985), págs. 694-706.
- [10] Morris W Hirsch, Stephen Smale y Robert L Devaney. *Differential equations, dynamical systems, and an introduction to chaos*. Academic press, 2013.
- [11] Elke Köppen, Ricardo Mansilla y Pedro Miramontes. “La interdisciplina desde la teoría de los sistemas complejos”. En: *Ciencias* 79 (jul. de 2005). Julio-septiembre. Disponible en línea, págs. 4-12.
- [12] Robert May y Angela R McLean. *Theoretical ecology: principles and applications*. OUP Oxford, 2007.
- [13] Robert M May. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton university press, 2019.

- [14] Robert M May. “Will a large complex system be stable?” En: *Nature* 238.5364 (1972), págs. 413-414.
- [15] Marc Mézard, Giorgio Parisi y Miguel Angel Virasoro. *Spin glass theory and beyond: An Introduction to the Replica Method and Its Applications*. Vol. 9. World Scientific Publishing Company, 1987.
- [16] Octavio Miramontes. “Sistemas Complejos: entre el orden y el desorden”. En: *Revista Ciencia y Desarrollo* (2005).
- [17] Mark Newman. *Networks*. Oxford university press, 2018.
- [18] Márton Pósfai y Albert-László Barabási. *Network science*. Vol. 3. Citeseer, 2016.
- [19] Ilya Prigogine y Pierre Van Rysselberghe. “Introduction to thermodynamics of irreversible processes”. En: *Journal of The Electrochemical Society* 110.4 (1963), pág. 97C.
- [20] Santiago Ramírez. *Perspectivas en las teorías de sistemas*. Siglo XXI, 1999.
- [21] Benjamin A Stickler y Ewald Schachinger. *Basic concepts in computational physics*. Springer, 2016.
- [22] Steven H Strogatz. *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering (studies in nonlinearity)*. Vol. 1. Westview press, 2001.