Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México

Estabilidad y transiciones de fase en el sistema de Lotka-Volterra generalizado

Examen profesional

Rodrigo Vega Vilchis

Asesor: Sergio A. Alcalá Corona

Contenido

Antecedentes

Sea $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$ no lineal, entonces se define el sistema de ecuaciones diferenciales no lineal

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

y se busca caracterizar su estabilidad. Usando teoría de perturbaciones alrededor de un punto crítico $X^*(t)$ que cumple $\mathbf{F}(X^*(t)) = 0$ se encuentra:

$$\frac{d\mathbf{p}(t)}{dt} = A\mathbf{p}(t) \tag{1}$$

donde $\mathbf{p}(t)$ es el conjunto de perturbaciones alrededor de X^* y $a_{ij} = \left.\frac{\partial f_i(X)}{\partial X_j}\right|_{X^*}$ con $f_i \in \mathbf{F}$ y $a_{ij} \in A$.

Antecedentes

Robert May en 1972 realizó esta propuesta de linealización de sistemas no lineales multivariados para poder conocer su estabilidad en términos de la matriz A que él denomina como *community matrix* o *matriz de interacciones.* Las soluciones de un sistema lineal son:

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

Las cuales pueden ser reales o complejas. Por lo tanto el sistema linealizado será estable si todos sus valores propios son negativos.

Antecedentes

May propone una forma de construir sus matrices de interacciones:

- La diagonal queda fija en un valor $-d \in \mathbb{R}^-$
- Los elementos $a_{ij} \in A$ fuera de la diagonal serán muestreados de una distribución normal de varianza finita σ^2 centrada en cero.
- La existencia de cada $a_{ij} \neq 0$ será por medio de una probabilidad C, de modo que para $1 - C$ se tendrán $a_{ij} = 0$.

Al parámetro σ (desviación estándar de la distribución normal), lo denomina como *fuerza de interacción* y al parámetro C como *conectancia*.

Antecedentes

May propone una Ley Circular que ajusta la distribución de valores propios de A. El centro de dicho círculo es el valor $-d$ de la diagonal y el radio esta dado por $\sigma\sqrt{NC}$. De aquí se deriva el parámetro de May que ajusta la estabilidad de estos sistemas

$$\sigma\sqrt{NC} < |-d|$$

Si esta relación se cumple, entones se puede asegurar con gran probabilidad que el sistema será estable.

Planteamiento del problema

Un ejemplo de sistema no lineal que representa una dinámica ecológica semejante a la de Robert May es el siguiente:

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

Conocido como *Sistema de Lokta-Volterra generalizado.* Considera una tasa de crecimiento r_i, una capacidad de carga K_i y un conjunto de interacciones $\alpha_{ij} \in \Lambda$.

Planteamiento del problema

Se define la *matriz de incidencias* Λ como aquella que posee las interacciones del sistema de poblaciones. Esta matriz se genera de forma similar a las matrices de May:

- La diagonal en este caso se fija a un valor positivo $d \in \mathbb{R}^+$.
- Cada $\alpha_{ij} \in \Lambda$ proviene de una distribución normal de varianza finita σ^2 y centrada en cero.
- Cada interacción tiene una probabilidad p de existir, y $1 - p$ de ser igual a cero.

Esta matriz se puede construir con base en la matriz de adyacencia de una *red aleatoria* de Erdös–Rényi.

Planteamiento del problema

El sistema de Lotka-Volterra generalizado para $N \gg 1$ es complejo de resolver analíticamente, sin embargo, se puede aproximar su solución mediante un proceso de integración numérica, por ejemplo con Runge-Kutta de orden 4. Por consiguiente, se plantean las siguientes preguntas:

- ¿Qué resultado genera la integración del sistema?
- ¿Existe una matriz equivalente a la *community matrix* de May?
- Si existe: ¿Cual es la distribución de sus valores propios?
- ¿Cómo se puede medir la estabilidad de los sistemas LV?

Planteamiento del problema: Hipótesis

Para ello se presentan las siguientes hipótesis del planteamiento del problema:

- Las series de tiempo divergen o se estabilizan entorno a un punto fijo del sistema.
- Los sistemas LV se linealizan a partir de su matriz Jacobiana, la cual se conforma de la combinación del producto entre variables normales y entradas del punto fijo.
- La distribución de valores propios es heterogénea debido a la diagonal de la matriz Jacobiana.
- La estabilidad depende de los parámetros σ, p y N, a su vez depende de configuraciones de Λ que resulten en puntos fijos no negativos.

Se define el sistema:

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^{N} \alpha_{ij} x_j}{K_i}\right) \tag{2}$$

- donde r_i es la tasa de crecimiento,
- K_i es la capacidad de carga del sistema,
- x_i es la población de una especie y su derivada marca la dinámica de su crecimiento,
- $\alpha_{ij} x_j$ con las especies que interaccionan con x_i con cierto valor α_{ij}.

Cada ecuación del sistema equivale a una función de $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^n$, es decir, $\dot{x}_i = f_i(X)$. Entonces:

$$\mathbf{F}(X) = \begin{pmatrix} f_1(X) \\ \vdots \\ f_n(X) \end{pmatrix}, \qquad \text{donde } X = (x_1(t), ..., x_n(t))$$

por lo tanto, el sistema puede ser re-escrito de la siguiente forma

$$\dot{X} = \mathbf{F}(X)$$

El resultado de Robert May ha sido proponer la matriz Jacobiana como la *community matrix* (ver ec. 1). Por lo tanto es de interés determinar la matriz Jacobiana del sistema y evaluarlo en el punto crítico correspondiente:

$$\mathbb{J}_{\mathbf{F}}(X) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(X)}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_1(X)}{\partial x_n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n(X)}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_n(X)}{\partial x_n} \end{pmatrix} \tag{3}$$

Un punto crítico X^* es aquel que cumple $\mathbf{F}(X^*) = 0$. Linealizar el sistema significa poder conocer y acceder a las propiedades del mismo de forma local alrededor de este X^*.

Matriz de incidencias

A continuación se presentan los pasos para construir la *matriz de incidencias* Λ que contiene las α_{ij} de las ecuaciones (2).

Se toma una red aleatoria de Erdös–Rényi y se extrae su matriz de adyacencia asociada $\mathcal{E} \in \mathrm{M}_n(\mathbb{R})$ cuyos elementos son de la forma

$$\mathcal{E}_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{si } r < p \\ 0, & \text{si } r \geq p \end{cases} , \qquad \text{para cada } i \neq j$$

donde r es un número aleatorio entre 0 y 1 y p una probabilidad en el mismo rango. $\mathcal{E}$ puede ser simétrica, o puede ser de una red dirigida de modo que $\mathcal{E}_{ij} \neq \mathcal{E}_{ji}$.

Matriz de incidencias

Teniendo la red de Erdös–Rényi (no dirigida o dirigida), se define una matriz $\mathcal{M}$ cuyas entradas estarán muestreadas de una distribución Normal con $\mu = 0$ y $\sigma = \{0.1, 0.2, ..., 1.0\}$.

Con ello se define la **matriz de incidencias** asociada a una red de incidencias que guarda las interacciones del sistema (2)

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

Dependiendo de si $\mathcal{E}$ es dirigida o no, Λ será estructuralmente simétrica o puramente aleatoria.

Matriz de incidencias

¿Por qué sumar la identidad al producto $A \odot R$? Extendiendo la ecuación 2 se tiene

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{\alpha_{ii} x_i + \alpha_{i1} x_1 + \cdots + \alpha_{iN} x_N}{K_i}\right)$$

considerando que $\alpha_{ii} = 1$. Se factoriza la ecuación:

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) - r_i x_i \left(\frac{\alpha_{i1} x_1 + \cdots + \alpha_{iN} x_N}{K_i}\right)$$

Independientemente de los signos de α_{ij} con $i \neq j$, el carácter logístico del sistema se guarda en $\alpha_{ii} = 1$. La restricción no es tan fuerte, únicamente se pide $\alpha_{ii} > 0$.

Tipos de interacciones

Para la red de incidencias estructuralmente simétricas se tienen las siguientes interacciones (nodo $i \leftrightarrow j$)

1. Cooperación $(--)$
2. Competencia $(++)$
3. Presa-Depredador $(-+)$ ó $(+-)$

Tipos de interacciones

Para la red de incidencias puramente aleatoria se agregan a las anteriores las siguientes interacciones (nodo $i \to j$ y $j \to i$)

4. Comensalismo $(+0)$ (una de ellas obtiene un beneficio)
5. Amensalismo (-0) (una de ella sale perjudicada)

y vendrán determinadas a partir de como se de la combinación $A \odot R$.

Tipos de interacciones

Por lo tanto las interacciones $(--)$, $(++)$, $(-+)$, $(+0)$ y $(0-)$ pesan en la dinámica del sistema

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{K_i}\right) - r_i x_i \left(\frac{\alpha_{i1} x_1 + \cdots + \alpha_{iN} x_N}{K_i}\right)$$

Interacciones de cooperación

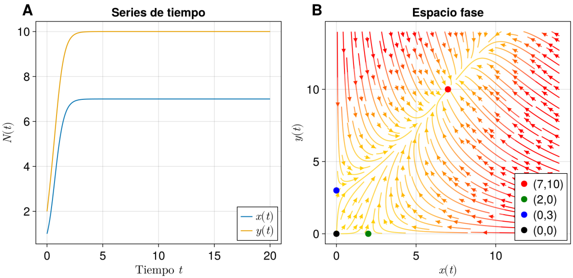

Figura: Sistema de Lotka-Volterra con interacciones de cooperación dados por las ecuaciones (2). Tasas de crecimiento y capacidades de carga: $r_x = K_x = 2$ y $r_y = K_y = 3$. **A**) Series de tiempo del sistema para las especies $x(t)$ y $y(t)$ bajo la condición inicial $(1, 2)$. (**B**) Espacio fase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

Punto Fijo

Para hallar puntos fijos se debe resolver $\mathbf{F}(X) = 0$ o lo que es equivalente bajos las ecuaciones (2):

$$1 - \frac{\sum_{j=1}^{N} \alpha_{ij} x_j}{K_i} = 0$$

que es equivalente a encontrar una solución del sistema

$$\Lambda X^* = \mathrm{K}$$

Este ensamble tiene múltiples soluciones con la forma $X^* = \Lambda^{-1}\mathrm{K}$, cada forma irá en función del número de $x_k = 0$ que se contemplen para las diversas soluciones

Punto Fijo

La distribución del punto fijo se posicionará alrededor de K. Mientras σ y p sean $\ll 1$ respectivamente, la distribución estará muy próxima a K, y mientras vayan aumentando sus valores, dicha distribución se ensanchará.

Si por alguna razón $\det(\Lambda) = 0$, entonces la matriz es singular y las entradas de Λ^{-1} divergen a ∞. Si $\det(\Lambda) < 1$ entonces

$$\mathrm{Adj}(\Lambda) \cdot \Lambda = \det(\Lambda) \cdot \mathrm{I}$$

implicando que $\mathrm{Adj}(\Lambda)$ tiene entradas de magnitud semejante con respecto de Λ. Si $\det(\Lambda) > 1$, las entradas de Λ son las mismas implicando que los elementos $\mathrm{Adj}(\Lambda)$ se van amplificando cada vez más.

$$\Lambda^{-1} = \frac{1}{\det(\Lambda)} \mathrm{Adj}(\Lambda)$$

Jacobiano del sistema de Lotka-Volterra

Definición

Sea $\mathcal{J} \in \mathrm{M}_N(\mathbb{R})$ donde N es el número de especies del sistema LV generalizado. Se define la matriz *Jacobiana* asociada al sistema (**??**) evaluado en un punto fijo X^* de la siguiente forma

$$\mathcal{J}_{ij} = \begin{cases} -\frac{r_i x_i^*}{K_i}\alpha_{ii}, & \text{para } i = j \\ -\frac{r_i x_i^*}{K_i}\alpha_{ij}, & \text{para } i \neq j \end{cases} \tag{4}$$

considerando que $\alpha_{ii} > 0$ y particularmente se ha fijado en $\alpha_{ii} = 1$ para todo $i \in \{1, ..., N\}$. Si se considera una matriz diagonal cuyos elementos son $-\frac{r_i x_i^*}{K_i}$, entonces la Jacobiana se puede reescribir de la siguiente manera

$$\mathcal{J} = -\mathrm{diag}\left(\frac{r_i x_i^*}{K_i}\right)\Lambda \tag{5}$$

Proposición

Proposición

Los elementos de la diagonal de la matriz Jacobiana determinan en gran medida la estabilidad del sistema

Demostración.

Para demostrar esta proposición se hará uso del *Teorema de Gershgorin* [?]. Para ello se asume que la matriz Jacobiana tendrá valores propios complejos. Se define el radio de Gershgorin como

$$R_i = \sum_{i \neq j} |\mathcal{J}_{ij}| \tag{6}$$

con ello se define $D(\mathcal{J}_{ii}, R_i) \subset \mathbb{C}$ como el disco de Gershgorin centrado en $\mathcal{J}_{ii}$ con radio R_i. El teorema establece que cada valor propio de $\mathcal{J}$ estará contenido en alguno de estos discos. □

Demostración.

Demostrando que si todo $D(\mathcal{J}_{ii}, R_i)$ se encuentra contenido en el semiplano negativo de $\mathbb{C}$, entonces todos los valores propios de la Jacobiana serán negativos también y por lo tanto el sistema (2) será estable en X^*. El elemento más importante de esta prueba es considerar el centro de los discos; si todos los $\mathcal{J}_{ii}$ son negativos entonces el centro de todos los discos se encuentra en el semiplano negativo de $\mathbb{C}$, y para garantizar que todos los valores propios sean negativos habría que probar $|\mathcal{J}_{ii}| > R_i$ para todo $i \in \{1, ..., N\}$, es decir:

$$\begin{gathered} \left| -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ii} \right| > \sum_{j \neq i} \left| -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ij} \right| \\ 1 > \sum_{j \neq i} |\alpha_{ij}| \end{gathered} \tag{7}$$

□

Proposición

Demostración.

De la ec. (4) se puede ver que $\alpha_{ii} > 0$ y en particular $\alpha_{ii} = 1$, por lo tanto es importante que todo $x_i^* \in X^*$ sea positivo para que el centro de los discos se encuentre en el semiplano negativo de $\mathbb{C}$. En caso contrario habrá al menos un disco con centro en el sempiplano positivo de $\mathbb{C}$ que pueda alojar valores propios positivos que devengan en una dinámica inestable. Es conveniente poder saber cual es el tamaño promedio de los discos de Gershgorin y para ello se define la siguiente variable aleatoria

$$W = \begin{cases} 0, & \text{Si } 1 - p \\ Y, & \text{Si } p > 0 \end{cases} \tag{8}$$

donde $Y \sim N(0, \sigma^2)$ es una variable aleatoria normal. Ya que R_i considera suma de valores absolutos. $\square$

Demostración.

Es de interés saber el valor esperado de $|W|$

$$\mathbb{E}[|W|] = (1-p)\cdot 0 + p \cdot \mathbb{E}[|Y|] = p \cdot \mathbb{E}[|Y|] = p\sigma\sqrt{\frac{2}{\pi}} \qquad (9)$$

el término $\sqrt{\frac{2}{\pi}}$ viene de considerar la variable aleatoria $Z \sim N(0,1)$ y la distribución *half-normal* $|Z|$, entonces su valor esperado es

$$\mathbb{E}[|Z|] = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} |z| e^{-z^2/2}\, dz = \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \int_{0}^{\infty} z e^{-z^2/2}\, dz = \sqrt{\frac{2}{\pi}}$$

$\square$

Proposición

Demostración.

al considerar la variable aleatoria $Y \sim N(0, \sigma^2)$ entonces basta con escalar $Y = \sigma Z$ y en consecuencia su valor esperado será

$$\mathbb{E}[|Y|] = \sigma \mathbb{E}[|Z|] = \sigma \sqrt{\frac{2}{\pi}}$$

Por lo tanto, el valor esperado del radio de Gershgorin es

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

Si este radio promedio es menor a 1 se puede garantizar en cierta medida que los discos de Gershgorin estarán contenidos en el semiplano negativo de $\mathbb{C}$. Sin embargo, pueden existir discos de Gershgorin que se alejen de la media ¿qué tanto se pueden alejar para que se siga cumpliendo $\mathcal{J}_{ii} > R_i$? □

Proposición

Demostración.

Será conveniente calcular la varianza de los radios de Gershgorin para averiguarlo. Tomando la variable aleatoria W, se calcula su segundo momento

$$\mathbb{E}(|W|^2) = (1-p)\cdot 0 + p \cdot \mathbb{E}(|Y|^2) = p \cdot \mathbb{E}(Y^2) = p\sigma^2$$

por otro lado el cuadrado del valor esperado (9) es

$$\mathbb{E}(|W|)^2 = p^2\sigma^2\frac{2}{\pi}$$

Finalmente la varianza de $|W|$ es

$$\mathrm{Var}(|W|) = p\sigma^2 - p^2\sigma^2\frac{2}{\pi}$$

$\square$

Proposición

Demostración.

Entonces la varianza de los radios de Gershgorin queda envuelta en la siguiente expresión

$$\mathrm{Var}(R_i) = (N-1)p\sigma^2\left(1-\frac{2p}{\pi}\right) \tag{10}$$

y mientras sea menor a 1 se puede garantizar que los discos de Gershgorin van a cumplir (7) y en consecuencia los valores propios de $\mathcal{J}$ estarán contenidos en el semiplano negativo de $\mathbb{C}$. $\square$

Resultados de May

Ley Circular

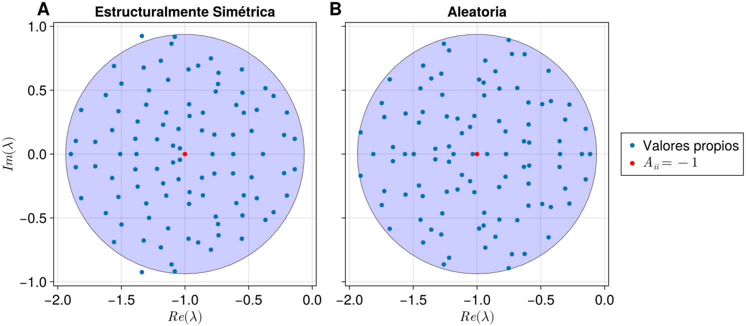

Figura: Distribución de eigenvalores que cumplen la Ley Circular de May. Para ambos sistemas se consideró $N = 100$, una FDP normal centrada en $\mu = 0$ y con $\sigma = 0.2$ para una conectancia $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$. (**A**) Considerando una matriz de interacciones estructuralmente simétrica. (**B**) Considerando una matriz de interacciones puramente aleatoria.

Resultado de Allesina

Ley Elíptica

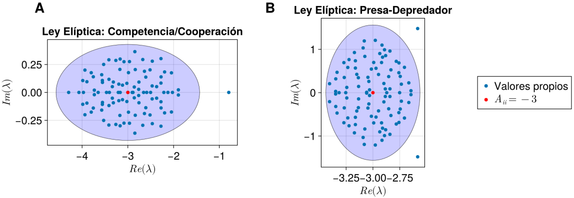

Figura: Distribución de eigenvalores que cumplen la Ley Elíptica de Allesina. Para ambos sistemas se consideró $N = 100$, dos FDP normal respectivamente, una conectancia $C = 0.12$ y en ambas se debe de considerar a la matriz de interacciones como estructuralmente simétrica. (**A**) Se considera una FDP normal para la parte triangular superior con $\mu_1 = 0.1$ y $\sigma_1 = 0.1$ y para la parte inferior se considera otra FDP normal con $\mu_2 = 0.3$ y $\sigma_2 = 0.2$. (**B**) Se considera una FDP normal para la parte triangular superior con $\mu_1 = -0.1$ y $\sigma_1 = 0.1$ y para la parte inferior se considera otra FDP normal con $\mu_2 = 0.3$ y $\sigma_2 = 0.2$.

Define un parámetro de transición como: $\sigma < (nC)^{-1/2}$

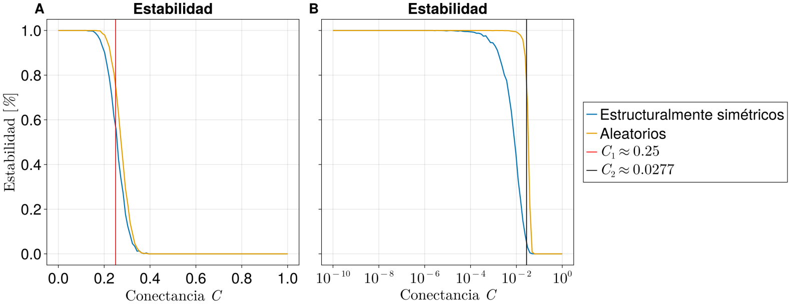

Figura: Transición entre redes de May dirigidas vs No dirigidas. (**A**) Se considera para $\sigma = 0.2$ (**B**) Se considera para $\sigma = 0.6$.

Transición en función de σ

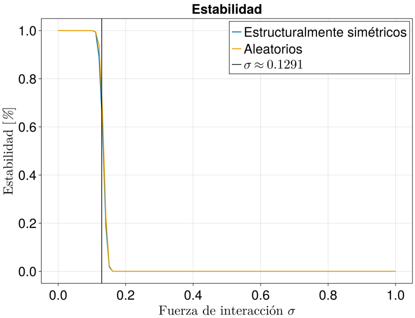

Figura: Variaciones en la transición para la matriz de May estructuralmente simétrica y para matriz puramente aleatoria. Se consideró el valor de la conectancia $C = 0.6$.