



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

TRANSICIONES DE FASE EN EL SISTEMA 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
1. Generalizando al sistema de Lotka-Volterra	1
1.1. Sistema de especies en competencia.	1
1.2. Caso particular para $N = 2$	2
1.3. Generalizando a $N \gg 1$ especies.	5
1.3.1. Red de incidencias	8
1.3.2. Tipos de interacciones	10
1.4. Puntos fijos	15
1.5. Jacobiana del sistema	17
1.6. Estabilidad	21
1.6.1. Distribución de valores propios	25
1.6.2. Transición de May	27

Índice de figuras

1.1. Campo vectorial de las soluciones del sistema (1.3) de dos especies.	3
1.2. Red de Karate de Zachary	5
1.3. Red no dirigida de 10 nodos.	6
1.4. Red dirigida de 10 nodos.	7
1.5. Red de incidencias de 8 nodos bajo la topología de una red aleatoria dirigida con $p = 0.15$ y una matriz aleatoria con $\mu = 0$ y $\sigma = 0.2$	10
1.6. Sistema de Lotka-Volterra con interacciones de cooperación dados por las ecuaciones (1.10). 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.	13
1.7. Series de tiempo para las interacciones comensalismo, amensalismo y depredación. (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 $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$	14
1.8. 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 $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$	25
1.9. 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 $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$	26
1.10. 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.	27

1.11. Estabilidad de sistemas de May integrando para una partición equiespaciada de 100 conectancias en el intervalo $[0, 1]$ y para una familia de distribuciones normales. Para 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. . .	28
1.12. Estabilidad de May de la figura (1.11) en función de C con escala \log_{10}	28
1.13. Transición de May puramente aleatoria vs estructuralmente simétrica. (A) Se considera para $\sigma = 0.2$ (B) Se considera para $\sigma = 0.6$	29
1.14. 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 la matriz de May estructuralmente simétrica y la matriz puramente aleatoria.	30
1.15. Variaciones en la transición de estabilidad para la matriz de May estructuralmente simétrica y para matriz puramente aleatoria. Se consideró el valor de la conectancia $C = 0.6$	31
1.16. 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 sistemas de May aleatorios y estructuralmente simétricos.	31
1.17. 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 $\sigma = C = 0.6$. A diferencia del caso anterior, se logra apreciar la desviación que ocurre en (A) cuando σ se va acercando a 1.0.	32

Índice de tablas

List of Algorithms

Capítulo 1

Generalizando al sistema de Lotka-Volterra

1.1. Sistema de especies en competencia.

El sistema de Lotka-Volterra del que se ha hablado anteriormente es una de las grandiosas extensiones del *modelo logístico* (??) que puede aplicarse a N especies. En concreto, cuando es únicamente de competencia: las interacciones entre dichas especies son reales y positivas, y la dinámica se encuentra limitada por una o varias capacidades de carga. Los términos no lineales de estas ecuaciones son cuadráticos y representan la relación entre la especie i y la especie j . El conjunto de ecuaciones diferenciales que representa al sistema es el siguiente:

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^N \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) \quad (1.1)$$

Las ecuaciones consideran tasas de crecimiento r_i y capacidades de carga K_i que por lo general se dejan fijos a un solo valor respectivamente para todas las ecuaciones. Por otro lado, se tienen los coeficientes α_{ij} que representan la magnitud de las interacciones entre las especies x_j con la especie x_i . Por ejemplo, si el coeficiente $\alpha_{ij} > 0$ es mayor que su transpuesto $\alpha_{ji} > 0$, entonces x_j ejerce mayor competencia sobre x_i que en el caso transpuesto, de modo que el crecimiento de x_i se verá más afectado que el crecimiento de x_j . La dinámica se acompleja al considerar el resto de las interacciones posibles.

Anteriormente se ha discutido que debido al número de ecuaciones (llegando a considerar $N \gg 1$), es prácticamente imposible deducir una solución analítica general, pues bien podrían existir múltiples soluciones [5] muy complejas de determinar. Por tanto, este capítulo se concentrará en la construcción del modelo teórico para resolver el sistema con herramientas computacionales que se irán agregando en los apéndices.

1.2. Caso particular para $N = 2$

Para comenzar esta labor, conviene resolver y analizar el sistema para 2 especies y con base en su experiencia poder extender los aprendizajes al caso generalizado de N especies. Las ecuaciones de (1.1) se reducen al siguiente sistema:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= r_1 x_1 \left(1 - \frac{a_{11}x_1}{k_1} - \frac{a_{12}x_2}{k_1}\right) \\ \dot{x}_2 &= r_2 x_2 \left(1 - \frac{a_{21}x_1}{k_2} - \frac{a_{22}x_2}{k_2}\right) \end{cases}$$

Para este caso particular se tendrá una tasa de crecimiento y una capacidad de carga personalizada para cada especie, lo que es razonable con el hecho de que cada especie crece a un ritmo determinado y también es limitada de manera determinada. Por otro lado, los coeficientes α_{ij} formarán parte de una *matriz de incidencias*¹ que define la interacción entre las especies x_j y x_i

$$\Lambda = \begin{pmatrix} 1 & \alpha_{12} \\ \alpha_{21} & 1 \end{pmatrix} \quad (1.2)$$

Es importante que los términos de la diagonal de esta matriz se encuentren fijados a algún valor positivo, en este caso a $\alpha_{ii} = 1$ para que la especie x_i tenga capacidad de auto-regularse sin riesgo de que tenga crecimiento exponencial.

Ejemplo 1. Se define el siguiente sistema de especies en competencia

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= 2x \left(1 - \frac{x}{2}\right) - xy \\ \frac{dy}{dt} &= 3y \left(1 - \frac{y}{3}\right) - 2xy \end{aligned} \quad (1.3)$$

Ya que la solución analítica de este problema puede llegar a ser compleja de determinar, se puede comenzar a esbozar el sistema determinando sus puntos fijos, es decir $X^* = (x^*, y^*)$ tal que $(\dot{x}(x^*), \dot{y}(y^*)) = \vec{0}$. El punto fijo más trivial que satisface esta condición es el $\vec{0}$. De ahí se tiene que igualar a cero las ecuaciones de (1.3) para determinar el resto de puntos fijos. Se encomienda al lector corroborar esta búsqueda de forma adecuada y comprobar que el resto de puntos fijos del sistema son $(2, 0)$ para \dot{x} (con $\dot{y} = 0$), mientras que \dot{y} (con $\dot{x} = 0$) tiene el punto fijo $(0, 3)$. El último punto fijo que resta es para cuando $\dot{x} = \dot{y} = 0$ y se cumple en el punto $(1, 1)$.

Como se puede apreciar, el sistema (1.3) tiene un número de puntos fijos mayor a su dimensión; a diferencia de los sistemas lineales que únicamente tienen un solo punto fijo independientemente de su dimensión. Esto es importante de notar ya que los puntos fijos para sistemas de tamaño $N \gg 1$ no son triviales de determinar ni mucho menos su respectiva estabilidad, a excepción del $\vec{0}$ que siempre es repulsor. Esta labor de búsqueda se hará con estrategia para dichos sistemas, pues es poco práctico

¹Misma que se definirá más adelante.

realizar una búsqueda de puntos fijos cuando la mayoría de ellos podrían ser inestables. Por fortuna, para el caso $N = 2$ tenemos el espacio fase que es más que suficiente para poder visualizar la estabilidad de cada punto crítico sin la necesidad arrastrar el lápiz.

Algo fundamental de notar es que la elección de condiciones iniciales es crucial para sentenciar si la dinámica va a converger o diverger. En la Figura (1.1) se puede ver gráficamente; de acuerdo al punto de partida en el plano de soluciones, la tendencia hacia uno de los dos atractores será inexorable. Si por ejemplo se escoge la condición inicial $(1,1)$ se sabe que el sistema permanecerá constante para cierto periodo de tiempo, pero si por alguna razón existe una ligera perturbación que lo afecte, entonces ahora la dinámica va a diverger de este punto fijo y converger a cualquiera de los otros dos (dependiendo de la dirección y magnitud de la perturbación). Además de obtener información visual acerca de la estabilidad de los puntos críticos, es posible visualizar las isoclinas del sistema que no son más que el conjunto de puntos donde se satisface:

$$\dot{x} = f(x, y) = 0, \quad \dot{y} = g(x, y) = 0$$

de modo que en estas rectas una de las dinámicas permanece constante mientras que la otra tiene se mueve hacia arriba o abajo, izquierda o derecha según sea el caso. Como se puede observar, de la representación visual se pueden deducir mu-

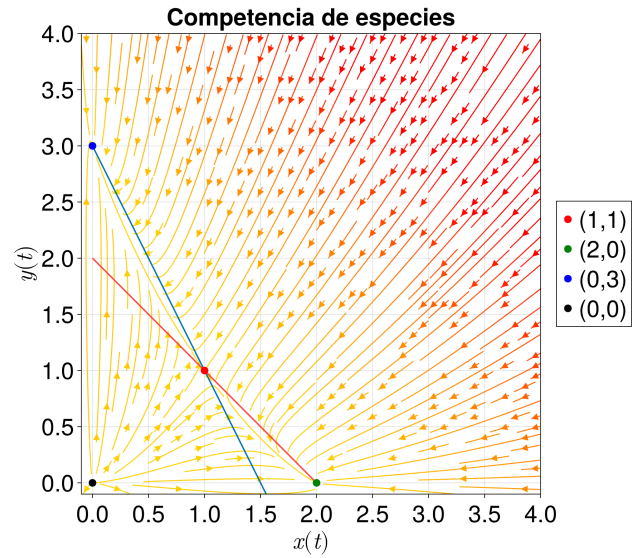


Figura 1.1: Campo vectorial de las soluciones del sistema (1.3) de dos especies.

chos elementos importantes del sistema, ¿qué pasa cuando el número de ecuaciones no lineales ya no permite la representación visual del espacio fase? Una alternativa sería generar sub-espacios fase que puedan brindar una idea de como es la dinámica a nivel local, pero para ello se tendría que contar con algunos puntos fijos de interés. Sin embargo generar un gran número de gráficas solo para obtener conclusiones puede no ser una buena práctica, para ello existe una técnica analítica de la que ya se ha hablado, que servirá para determinar la estabilidad sin tener que recurrir a una gráfica.

En la sección (??) se había mencionado que el proceso que llevó a cabo Robert May para poder explorar el sistema a nivel local, consistía en *linealizar* el mismo a través de contar con una función vectorial \mathbf{F} no lineal y definir una matriz A tal que sus entradas son $a_{ij} = \left. \frac{\partial f_i(X)}{\partial x_j} \right|_{X^*}$ que es equivalente a definir la matriz Jacobiana de \mathbf{F} evaluada en X^* .

Definición 1. Sea la función vectorial $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ no lineal y asociada al sistema de Lotka-Volterra de especies en competencia. Se definen sus entradas de la siguiente manera

$$\mathbf{F}(X) = \begin{pmatrix} f_1(X) = r_1 x_1 \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^n \alpha_{1j} x_j}{K_1}\right) \\ \vdots \\ f_n(X) = r_n x_n \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^n \alpha_{nj} x_j}{K_n}\right) \end{pmatrix}, \quad \text{donde } X(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t)) \in \mathbb{R}^n. \quad (1.4)$$

Por lo tanto el sistema (1.1) puede ser re-escrito de una forma más compacta considerando

$$\dot{X}(t) = \mathbf{F}(X(t)) \quad (1.5)$$

Teniendo ahora la función vectorial que define al sistema de Lotka-Volterra, es directo definir la matriz Jacobiana para poder linealizar el sistema

$$\mathbb{J}_{\mathbf{F}}(X^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(X^*)}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_1(X^*)}{\partial x_n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n(X^*)}{\partial x_1} & \dots & \frac{\partial f_n(X^*)}{\partial x_n} \end{pmatrix} \quad (1.6)$$

Se necesitarán puntos fijos de interés y evaluarlos para poder obtener el sistema linealizado. Validando esta aseveración, se continúa con el ejemplo 1 determinando cada matriz jacobiana y su estabilidad asociada. Se comparará con lo que se muestra en la Figura (1.1). La matriz jacobiana para este sistema es:

$$\mathbb{J}_{\mathbf{F}}(X) = \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1\alpha_{11}x_1 + r_1\alpha_{12}x_2}{K_1} & -\frac{r_1\alpha_{12}x_1}{K_1} \\ -\frac{r_2\alpha_{21}x_2}{K_2} & r_2 - \frac{2r_2\alpha_{22}x_2 + r_2\alpha_{21}x_1}{K_2} \end{pmatrix} \quad (1.7)$$

considerando que las entradas $\alpha_{ii} = 1$ debido a como se define la matriz de incidencias (1.2). Sustituyendo y operando sobre nuestro sistema, al evaluar los puntos fijos antes encontrados se tienen las siguientes matrices de interacciones:

$$\mathbb{J}_{(2,0)} = \begin{pmatrix} -2 & -2 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}, \quad \mathbb{J}_{(0,3)} = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ -6 & -3 \end{pmatrix}, \quad \mathbb{J}_{(1,1)} = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ -2 & -1 \end{pmatrix}, \quad \mathbb{J}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}$$

Teniendo las matrices, solo resta determinar sus valores propios y evaluar sus partes reales para concluir con el tipo de estabilidad asociado a cada uno de los puntos fijos. Realizando el álgebra correspondiente se encuentra lo siguiente

$$\begin{aligned} \mathbb{J}_{(2,0)} &\implies \lambda_1 = -2, \quad \lambda_2 = -1 \\ \mathbb{J}_{(0,3)} &\implies \lambda_1 = -3, \quad \lambda_2 = -1 \\ \mathbb{J}_{(1,1)} &\implies \lambda_1 = -1 + \sqrt{2}, \quad \lambda_2 = -1 - \sqrt{2} \\ \mathbb{J}_{(0,0)} &\implies \lambda_1 = 2, \quad \lambda_2 = 3 \end{aligned}$$

Se puede observar que las partes reales coinciden con la estabilidad de cada punto fijo de la Figura (1.1). Esta técnica resultará muy útil para cuando se tengan que resolver los sistemas con $N \gg 1$ ecuaciones diferenciales. La parte real de los valores propios de $\mathbb{J}_{\mathbf{F}}(X^*)$ determinarán su estabilidad.

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

Con base en la sección anterior, se tiene una idea de como resolver el sistema dinámico de Lotka-Volterra (1.1); en principio se requiere hallar puntos fijos que satisfagan $\mathbf{F}(X^*) = \vec{0}$ para poder hallar la matriz Jacobiana del sistema (1.6) y así poder explorar su estabilidad. Todo este proceso se debe de implementar mediante algoritmos los cuales se irán revisando en la sección (apéndice tal²). Sin embargo, en lo que corresponde a esta sección será en definir las interacciones entre especies del sistema mediante la *matriz de incidencias* y ver que parámetros la gobiernan para poder plantear una serie de experimentos/simulaciones que resuelvan las conjeturas planteadas.

Para comenzar el modelado de las interacciones de (1.1), es necesario comenzar a hablar de redes/grafos, ya que con este artilugio matemático se podrán representar a las especies de manera conveniente, sobre todo para investigar las implicaciones de probar con diversas topologías de red por ejemplo: libres de escala, de mundo pequeño o como en nuestro caso: aleatorias. Una red es considerada una colección de *nodos* que se encuentran unidos por *enlaces* [13]. Para definir redes siempre es necesario establecer que es lo que representan los nodos y los enlaces, en nuestro caso los nodos representan directamente las especies que participan en el sistema mientras que los enlaces (con pesos) serían sus interacciones.

Si se define un conjunto de especies x_i y sabemos que se relacionan por medio de los coeficientes α_{ij} que

aparecen en las ecuaciones de (1.1), entonces las interacciones entre las especies x_i y x_j se dan para cuando $\alpha_{ij} \neq 0$, y éste representaría el peso del enlace $j \rightarrow i$ de la red que se tiene en mente. En el mundo es posible encontrar diferentes tipos de redes con cierto significado, tales como la red de energética de un país, redes de amistades en una universidad o redes de acciones que cotizan en la bolsa de valores; en el caso de la Figura (1.2) es una red conocida como **Red del club Karate de Zachary** [13]. Todo tipo de red tiene una representación algebraica que conviene mucho tener en cuenta para la construcción del modelo, es conocida como la *matriz de adyacencia*.

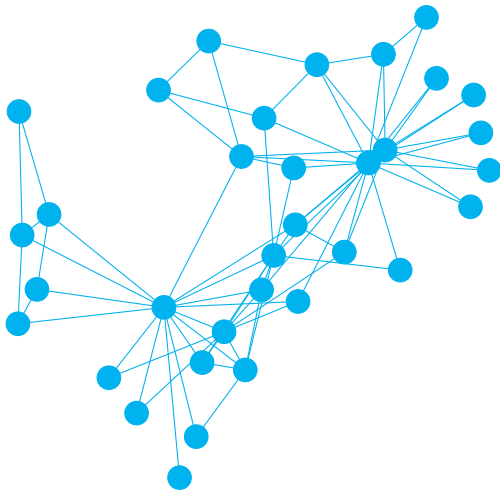


Figura 1.2: Red de Karate de Zachary

²agregar seccion.

Definición 2. Sea $\mathcal{A} \in M_n(\mathbb{R})$. Se define la matriz de adyacencia tal que sus entradas son de la siguiente forma

$$\mathcal{A}_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{si } \exists \text{ un enlace entre el nodo } i \text{ y el nodo } j. \\ 0, & \text{en otro caso.} \end{cases}$$

De esta forma se puede acceder a la estructura de la red sin tener que dibujarla como en la Figura (1.2), cada renglón de la matriz es un nodo y sus columnas son los nodos disponibles que tiene para conectarse, incluso consigo mismo. Si se le agregan pesos al enlace, entonces $\mathcal{A}_{ij} \in \mathbb{R}$. Al pasar a la siguiente etapa de la construcción de la matriz de incidencias Λ , estos elementos serán escogidos de una distribución estadística.

Ejemplo 2. Para poder apreciar la matriz de adyacencia definamos una red de 10 nodos y veamos la matriz de adyacencia que le corresponde. Cada nodo ha sido marcado para poderlo identificar y relacionar con la matriz de adyacencia. Los renglones y columnas de la matriz representan los nodos, siendo el primer renglón el primer nodo, el quinto renglón será el quinto nodo; esto pasa de manera equivalente con las columnas, la cuarta columna corresponde con el cuarto nodo, la octava columna corresponde con el octavo nodo. Por tanto, mediante la matriz de adyacencia sabemos que el primer nodo (renglón 1) está enlazado con el noveno nodo (columna 9) ya que existe un uno, mientras que el primer renglón y la quinta columna hay un cero lo que indica que no existe un enlace entre estos nodos.

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

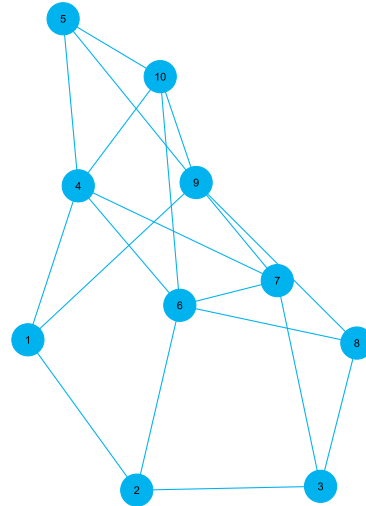


Figura 1.3: Red no dirigida de 10 nodos.

También hay que destacar qué la matriz es simétrica y que la diagonal es igual a cero: para el primer punto se debe notar que la relación de los enlaces entre nodos no tiene dirección, es decir, que exista un enlace entre nodos significa que el nodo i se conecta con j y viceversa. Por tanto la red de la figura (1.3) es *no dirigida* puesto que no hay una dirección preferencial en el enlace. Para el segundo punto se puede deducir que los nodos

podrían relacionarse consigo mismo, en este caso particular no lo hacen pero si es posible la existencia de *autoenlaces*. Para el sistema (1.1) estos autoenlaces representan las auto-interacciones que dan el carácter logístico (??). Más adelante se hablará de la importancia de estos autoenlaces.

Cuando se tiene el caso en que los enlaces tienen una dirección preferencial de nodo a nodo, se dice que corresponde a una *red dirigida*. En este caso el enlace podrá ir del nodo i al nodo j pero no necesariamente lo hará en sentido contrario, deberá definirse explícitamente. En el mundo también existe un gran conjunto de redes dirigidas como lo son las citaciones académicas, la propia WWW (World Wide Web), incluso redes tróficas. Y para este caso también se tiene asociada una matriz de adyacencia con una ligera modificación con respecto de la definición 2.

Definición 3. Sea $\mathcal{D} \in M_n(\mathbb{R})$, matriz de adyacencia de una red dirigida. Se definen sus elementos de la siguiente manera:

$$\mathcal{D}_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{Si existe un enlace del nodo } i \text{ al nodo } j \\ 0, & \text{otro caso.} \end{cases}$$

Los enlaces de las redes dirigidas van a estar representados por flechas para que puedan mostrar adecuadamente las direcciones correspondientes entre los nodos. Las redes ecológicas que Robert May definió en su trabajo son consideradas dirigidas, ya que el sentido de sus enlace tienen una dirección preferencial.

Ejemplo 3. Se tiene la siguiente red dirigida de 10 nodos con exactamente 14 enlaces. La matriz de adyacencia asociada es la siguiente

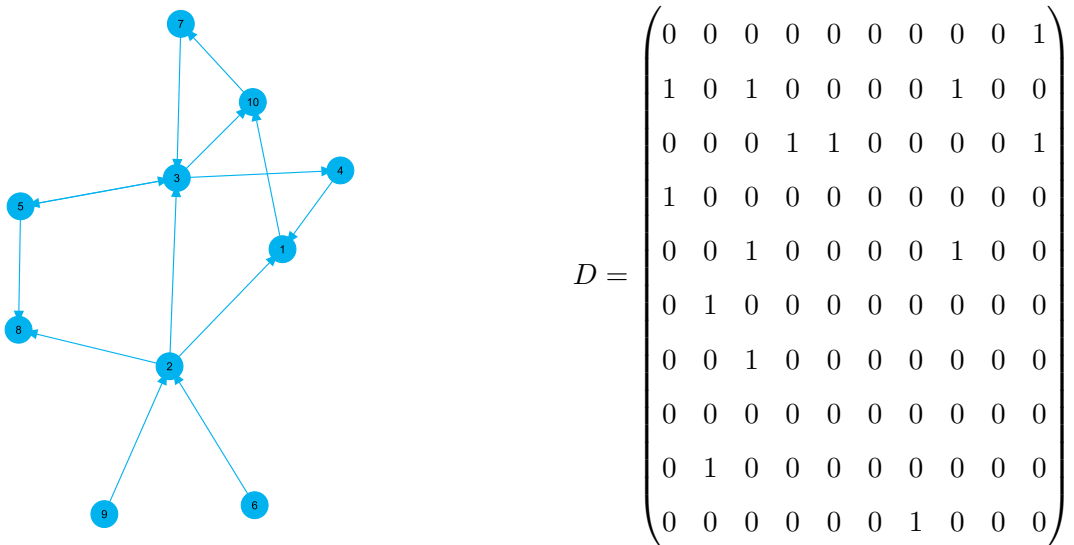


Figura 1.4: Red dirigida de 10 nodos.

Ahora se puede notar que la matriz de adyacencia no es simétrica y que en consecuencia los enlaces presentan una dirección preferencial. Ambas visiones se van a tomar en cuenta para modelar al sistema (1.1) generalizado, sin embargo, tendrá mayor protagonismo la *red no dirigida* sobre la otra, ya que en un principio los experimentos fueron diseñados bajo esta lógica. Habiendo definido las redes y sus matrices de adyacencia, se debe seguir el camino definiendo que tipo de red se ocupará para el modelo.

1.3.1. Red de incidencias

La *red de incidencias* será la representación de la relación entre especies bajo la lógica del sistema de Lotka-Volterra generalizado; dicha red tiene asociada su matriz de adyacencia que se denominará *matriz de incidencias* la cual tendrá tres principales características: puede ser de una red dirigida o no dirigida, definir la dirección de las interacciones hace más completo al sistema, sin embargo se usarán mayormente redes no dirigidas. La topología de la red que se va a utilizar es la de Erdős-Rényi [14] conocida por tener un carácter aleatorio con base en una probabilidad p . Y aunado a todo ello se considerará un peso para cada enlace cuyo valor vendrá de una distribución normal centrada en $\mu = 0$ y desviación estándar σ .

La red de Erdős-Rényi es ampliamente utilizada para aprender sobre la estructura y propiedades de la redes y con ello poder extender ese aprendizaje al estudio de las llamadas *redes libres de escala*. La diferencia sustancial entre la red aleatoria y la red libre de escala es que la primera tiene muy pocas (o ninguna) aplicaciones en escenarios de la naturaleza [14]. Las estructuras en la naturaleza están representadas matemáticamente por las redes libres de escala, siguiendo leyes de potencia y otra variedad de propiedades. Sin embargo este trabajo únicamente se centrará en el uso del modelo de Erdős-Rényi aplicado al sistema (1.1) para tener un primer acercamiento a la dinámica que produce, con intenciones de extender el estudio al caso de las redes libres de escala³.

Definición 4. Sea un conjunto de N nodos sin enlaces asociados. Se define la red aleatoria $\mathcal{G}_{\mathcal{E}}$ con su matriz de adyacencia asociada $\mathcal{E} \in M_n(\mathbb{R})$ si para cada par de nodos n_i y n_j de las $\binom{N}{2}$ posibles combinaciones se definen sus enlaces aleatorios dada una probabilidad p y un número aleatorio $r \in [0, 1]$ con base en la siguiente regla:

$$L_{ij} = \begin{cases} \exists, & \text{Si } r < p \\ \nexists, & \text{Si } r \geq p \end{cases}, \quad L_{ii} = 0$$

desde luego que entre mayor sea la p se tendrá mayor cantidad de enlaces. En este caso no se anuncia una dirección preferencial, por lo que la red aleatoria de Erdős-Rényi es *no dirigida*⁴. Ya que $\mathcal{G}_{\mathcal{E}}$ es no dirigida, su matriz de adyacencia \mathcal{E} es simétrica.

³Un modelo teórico que rescata todas las propiedades de las redes libres de escala es el de Albert-Barabasi [14].

⁴En esta referencia [14] el lector podrá conocer más sobre sus propiedades.

Sin embargo, es posible extender esta definición a redes aleatorias dirigidas suponiendo que la conexión tiene dirección preferencial, por lo tanto ahora existirán $N(N - 1)$ posibles combinaciones de nodos. Si solo se considerara uno de los dos casos, es decir, para $\binom{N}{2}$ combinaciones de nodos entonces se tendría la mitad de posibles conexiones, la matriz de adyacencia sería triangular superior por haber considerado únicamente la dirección de n_i a n_j . Para llenar la parte triangular inferior de esta matriz se deben considerar las conexiones de n_j a n_i , como resultado ahora se tiene una red aleatoria dirigida cuya matriz de adyacencia es no simétrica. En la sección (??) se encuentra la implementación computacional de ambas visiones de la red aleatoria.

En este punto solamente falta de considerar la magnitud de las interacciones entre especies para terminar de construir la matriz de incidencias. Para ello se va a tomar en cuenta una matriz de $\mathcal{M} \in M_n(\mathbb{R})$ que estará mapeada con valores que vienen de una distribución normal centrada en $\mu = 0$ y desviación estándar σ , es decir, $\mathcal{M}_{ij} \in \mathcal{N}(0, \sigma)$.

Definición 5. Sea una red aleatoria $\mathcal{G}_{\mathcal{E}}$ dirigida o no dirigida con matriz de adyacencia $\mathcal{E} \in M_n(\mathbb{R})$. Sea una matriz $\mathcal{M} \in M_n(\mathbb{R})$ de entradas aleatorias provenientes de una distribución normal $\mathcal{N}(0, \sigma)$. Se define a Λ la *matriz de incidencias* como el producto de Hadamard [7] de la matriz de adyacencia con la matriz de entradas aleatorias sumada con la matriz identidad:

$$\Lambda = (\mathcal{E} \odot \mathcal{M}) + I \quad (1.8)$$

El producto agrega pesos de la distribución normal a cada posible enlace de la red aleatoria y la suma con de la identidad es para poder agregar autoenlaces de peso 1 a cada nodo de la misma.

La matriz de incidencias Λ puede ser *estructuralmente simétrica*⁵ si se escoge una red $\mathcal{G}_{\mathcal{E}}$ no dirigida, o puramente aleatoria si se escoge la opción de red dirigida. Las implicaciones más importantes de esta distinción es que para Λ estructuralmente simétrica únicamente podrán existir 3 tipos de interacciones mientras que la puramente aleatoria considera hasta 5 de ellas posibles. Los elementos $\alpha_{ij} \in \Lambda$ serán los coeficientes de interacción que aparecen en las ecuaciones de (1.1) y en este punto se ha concluido un paso más de la construcción del modelo.

En la figura (1.5) se muestra una representación visual de las interacciones entre especies de los sistemas por resolver (1.1). En la sección (??) se muestra la implementación computacional de la red de incidencias. En la siguiente sección se hablará acerca de los tipos de interacciones posibles que se pueden tener, para cada caso descrito anteriormente.

⁵Es una matriz cuyas entradas cumplen $B_{ij} \neq B_{ji} \neq 0$ ó $B_{ij} = B_{ji} = 0$ para toda $B_{ij} \in B$, quiere decir que aunque B no sea simétrica, relativo a las posiciones de sus entradas si lo es.

1.3.2. Tipos de interacciones

La red de incidencias es de tipo dirigida independientemente del tipo de red aleatoria que se decida elegir para su construcción, a lo mucho podrá ser estructuralmente simétrica pero los pesos de cada enlace $i \rightarrow j$ y $j \rightarrow i$ son diferentes lo que implica que $\alpha_{ij} \neq \alpha_{ji}$ para toda $\alpha_{ij} \in \Lambda$. Puede considerarse como un efecto natural puesto que el nivel de interacción entre especies difícilmente va a ser igual. Existen más interacciones además de la competencia que generan dinámicas interesantes, en esta sección se explorarán dichas interacciones y su aplicación en la matriz de incidencias.

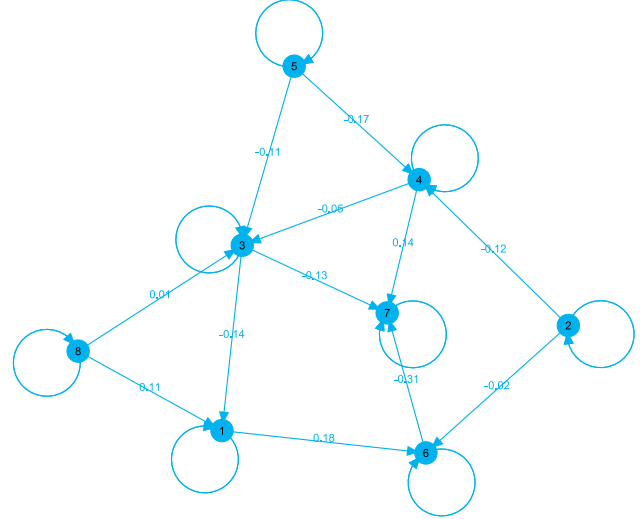


Figura 1.5: Red de incidencias de 8 nodos bajo la topología de una red aleatoria dirigida con $p = 0.15$ y una matriz aleatoria con $\mu = 0$ y $\sigma = 0.2$.

Hasta ahora únicamente se han discutido las ecuaciones de (1.1) bajo el escenario de la competencia, es decir para toda $\alpha_{ij} \in \Lambda$ positiva. El caso particular $N = 2$ ha develado que este sistema es incapaz de superar sus capacidades de carga, por lo que tienen un crecimiento controlado. Pero ¿qué pasa si se comienzan a considerar $\alpha_{ij} < 0$ provenientes de la distribución normal? ¿Cómo podría afectar en la dinámica resultante y qué pasaría con las capacidades de carga del sistema? Para comenzar a explorar las respuestas a estas preguntas hay que definir el tipo de interacciones posibles en Λ y May presenta un abanico de 5 de ellas [11].

Las interacciones a las que May refiere, únicamente se aplican a su *community matrix* que sería lo equivalente a las matrices Jacobianas de nuestro sistema evaluadas en algún punto fijo (1.6). Estas interacciones no necesariamente aplican a la matriz de incidencias Λ , sin embargo podrán aplicarse si se les voltean el signo tal y como se verá más adelante. Las posibles interacciones se reparten de la siguiente forma: para sistemas de May con matrices estructuralmente simétricas únicamente podrán acceder a tres tipos de interacción, las de competencia ($--$), las de cooperación⁶ ($++$) y las de presa-depredador ($+-$) ó ($-+$).

En sistemas de May puramente aleatorios se tienen 5 tipos de interacción, ya que su matriz de interacciones no necesariamente es estructuralmente simétrica. Las que se agregan son: comensalismo ($+0$) y amensalismo (-0).

⁶Conocidas también por mutualismo o simbiosis.

La relación de cooperación implica que ambas especies se verán beneficiadas de su interacción mutua, en contraste con la competencia en la que ambas se van a ver perjudicadas. Para el caso de la interacción presa-depredador, una de las especies se verá beneficiada mientras que la otra saldrá perjudicada de dicho beneficio. En el comensalismo una de las especies se beneficia mientras que la otra no presenta ningún impacto. Por el contrario, en el amensalismo una de las especies se perjudica mientras que la otra no presenta algún cambio.

Interacciones de May aplicadas a la red de incidencias

Las interacciones que se aplican a la matriz de incidencias son las mismas que May estipula para sus matrices de interacción solamente que con el signo contrario. Para el caso de la competencia se tendrán $(++)$, en cooperación serán $(--)$, presa-depredación $(-+)$ ó $(+-)$, comensalismo (-0) y por último amensalismo $(+0)$. Para poder ver de que forma afectan los coeficientes $\alpha_{ij} \in \Lambda$ a la dinámica del sistema, extendemos sus ecuaciones (1.1) de la siguiente manera:

$$r_i x_i \left(1 - \frac{\alpha_{ii} x_i + \alpha_{i1} x_1 + \cdots + \alpha_{iN} x_N}{K_i} \right) \iff r_i x_i \left(1 - \frac{\alpha_{ii} x_i}{K_i} \right) - r_i x_i \left(\frac{\sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) \quad (1.9)$$

El sistema se puede separar en una componente logística y en una suma de términos no lineales. Para que la componente logística mantenga regulado su crecimiento (omitiendo el resto de términos), es necesario que $\alpha_{ii} > 0$, por simplicidad y convenciencia se ha definido en la matriz de incidencias que todos estos elementos sean $\alpha_{ii} = 1$, pero en esencia es suficiente con que sean mayor a cero. Observe que si $\alpha_{ii} \leq 0$, entonces el crecimiento será exponencial y sin límites.

Los términos de la suma de (1.9) van a aportar valor al término logístico y va a depender del resto de coeficientes α_{ij} junto con su signo. Tomando alguna α_{ij} arbitraria, si su signo es negativo entonces se vuelve positivo con el signo menos de la izquierda y aportará crecimiento a la dinámica de x_i , este escenario puede suceder en interacciones de cooperación, en la interacción depredador únicamente y en el comensalismo. Por el contrario si $\alpha_{ij} > 0$ entonces va a restar crecimiento a la dinámica de x_i (tal y como se aprecia en el ejemplo 1). En contraparte, este escenario se va a dar en la competencia, en la presa únicamente y en el amensalismo. Nótese que cuando $\alpha_{ij} = 0$ no impacta en la evolución de x_i .

Las interacciones negativas que agregan valor al crecimiento de cada especie, generan la oportunidad de que dicho incremento logre sobrepasar la(s) capacidad(es) de carga del sistema, lo que puede generar que el punto de estabilidad de las especies quede por arriba de dichas K_i , algo que no se permite en el sistema puramente de competencia. Explorar el balance de las interacciones (positivas y negativas) puede ser un elemento importante que defina el tipo de estabilidad del sistema.

Dependiendo de la p que forma la matriz de incidencias, cada especie podrá tener a lo mucho N interacciones posibles con diversas magnitudes en función de σ , lo que implica que cada especie puede tener interacciones de cooperación, competencia, etc, de forma aleatoria (dependiendo si la matriz es estructuralmente simétrica o no). La dinámica resultante se acompleja conforme N es mayor debido a todas las posibles interacciones que afectan significativamente al desarrollo de cada especie. Partiendo de la estructura aleatoria de la red y el peso de las interacciones provenientes de $\mathcal{N}(0, \sigma)$, es complejo de idear tan si quiera un bosquejo de la dinámica resultante del sistema (1.1).

Interacciones de Λ para $N = 2$.

Ejemplo 4. Se explorará un caso particular de un sistema (1.1) para $N = 2$ con interacciones de cooperación. Se corroborará si efectivamente su dinámica es capaz de sobrepasar sus capacidades de carga. A través del espacio fase y las series de tiempo se observará dicho fenómeno. El sistema en concreto es

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= 2x \left(1 - \frac{x}{2}\right) + \frac{1}{2}xy \\ \frac{dy}{dt} &= 3y \left(1 - \frac{y}{3}\right) + xy\end{aligned}\tag{1.10}$$

La matriz de incidencias asociada a este caso sería

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

A diferencia del sistema del Ejemplo 1 (Ec. 1.3) su anti-diagonal es negativa lo que indica que son coeficientes de interacción $(--)$ que propician la cooperación entre ambas especies y fomentan sus crecimientos. Los puntos fijos para este sistema ahora son: $(0, 0)$, $(2, 0)$, $(0, 3)$ y $(7, 10)$; las matrices jacobianas asociadas son:

$$\mathbb{J}_{(0,0)} = \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}, \quad \mathbb{J}_{(2,0)} = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 0 & 5 \end{pmatrix}, \quad \mathbb{J}_{(0,3)} = \begin{pmatrix} 3.5 & 0 \\ 3 & -3 \end{pmatrix}, \quad \mathbb{J}_{(7,10)} = \begin{pmatrix} -7 & 3.5 \\ 10 & -10 \end{pmatrix}$$

Realizando el cálculo de los valores propios de cada una de las matrices de interacción se encuentra que para el primer punto fijo se tiene el conocido y trivial repulsor. En el caso de los puntos fijos de los ejes ahora su estabilidad ha cambiado con respecto del sistema (1.3), se tienen puntos sillas que resultan ser inestables, ya que para $t \rightarrow \infty$ las soluciones terminan divergiendo. Por último se encuentra que los valores propios del punto fijo restante son negativos, lo que implica que todas las soluciones del sistema irán a converger a este punto.

Esto es cuanto menos interesante, ya que se puede observar que efectivamente la cooperación entre las especies x y y es capaz de superar sus propias capacidades de carga que fungían como límites.

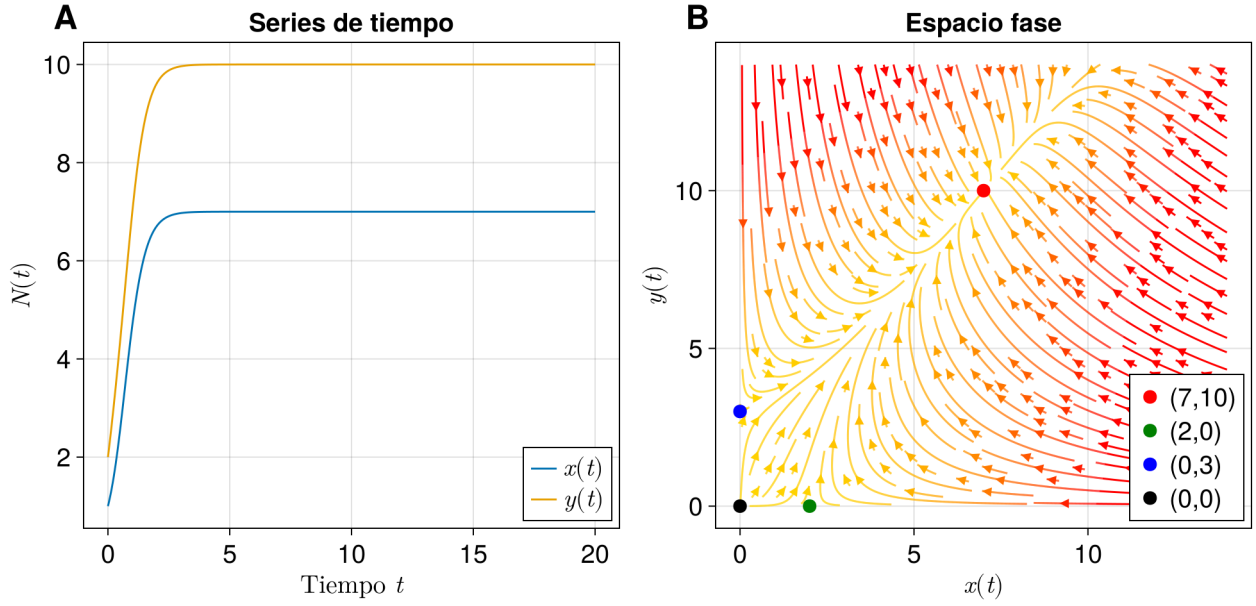


Figura 1.6: Sistema de Lotka-Volterra con interacciones de cooperación dados por las ecuaciones (1.10). Tasas de crecimiento y capacidades de carga: $r_x = K_x = 2$ y $r_y = K_y = 3$. **A)** Series de tiempo del sistema para las especies $x(t)$ y $y(t)$ bajo la condición inicial $(1, 2)$. **(B)** Espacio fase del sistema con sus puntos fijos asociados, se muestra solamente un único punto fijo estable.

Bajo este escenario el concepto de la capacidad de carga podría tomar otro significado: ahora será un parámetro que regule el crecimiento de las especies, cuanto mayor sea la capacidad de carga será más difícil el crecimiento de las x_i ; en caso contrario podrá haber una fácil apertura para el crecimiento desmedido debido a que las K_i no serán capaces de contener las interacciones $\alpha_{ij} < 0$, aunque por su puesto también dependerá de la magnitud de las $\alpha_{ij} \in \Lambda$.

La cooperación entre especies fomenta su crecimiento y ahora su estabilidad se posiciona en puntos que quedan por arriba de sus capacidades de carga. Cuando se tienen las interacciones comensalismo (-0) y amensalismo $(+0)$, solo una de las especies seguirá su comportamiento logístico mientras que la otra encontrará su estabilidad arriba o debajo de su capacidad de carga. La interacción de depredación $(-+)$ la especie depredadora se estabiliza arriba de su K_i y la presa por debajo de la misma.

Modificando el sistema (1.10) de tal modo que se considere cada una de estas interacciones. En este caso se elige que $\alpha_{21} = 0$ de la ecuación \dot{y} y $\alpha_{12} = \pm \frac{1}{2}$ de la ecuación \dot{x} para cubrir los casos de comensalismo y amensalismo. La ecuación \dot{y} queda reducida a una ecuación logística, la cual no se verá afectada por la dinámica de \dot{x} y se mantendrá estable en su capacidad de carga. Para el caso de depredación se utiliza $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$ y $\alpha_{21} = -1$ y es como una combinación de los anteriores, una de las especies logra estabilizarse en un punto superior a su capacidad de carga mientras que la otra se establece en algún punto menor a su capacidad de carga pero sin llegar a extinguirse. En estos casos

particulares los coeficientes $\alpha_{ij} < 0$ fueron soportados sus capacidades de carga, pero dependiendo de su magnitud es que pudo desenvolver en sistemas estables. Hasta el momento, la estabilidad va a depender de: la magnitud de las capacidades de carga y los coeficientes de interacción en relación a las anteriores.

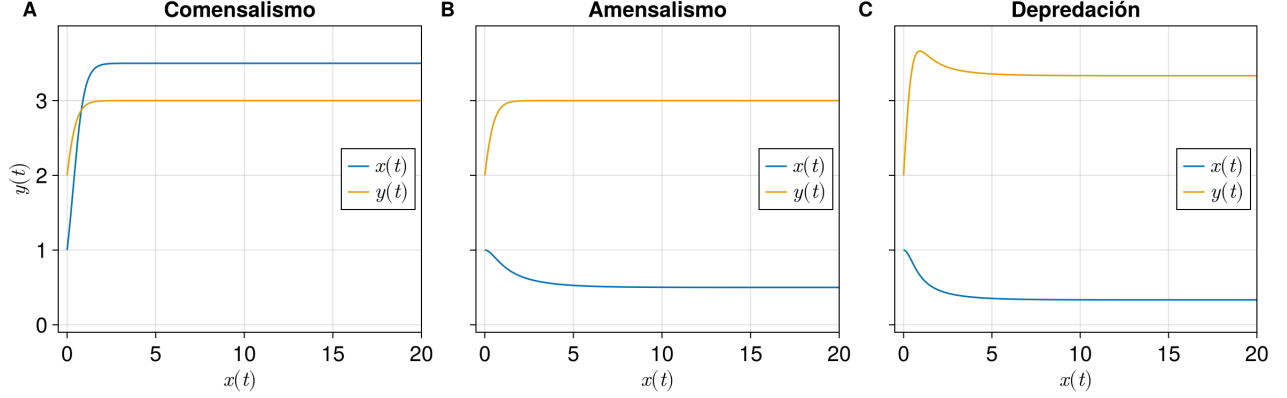


Figura 1.7: Series de tiempo para las interacciones comensalismo, amensalismo y depredación. **(A)** Para el comensalismo se definió $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = -\frac{1}{2}$. **(B)** Para el amensalismo se consideró $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$ **(C)** Para la depredación se consideró $\alpha_{21} = -1$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$.

En esta sección se ha construido la matriz de incidencias Λ necesaria para definir las interacciones del sistema (1.1). Se hizo con base en una red de Erdős–Rényi dirigida o no dirigida, contemplando que el peso de los enlaces provienen de una distribución normal centrada en cero y desviación estándar σ , y agregando autoenlaces con peso 1. Posteriormente se revisaron las posibles interacciones que se pueden obtener de Λ siendo 3 o hasta 5 dependiendo del tipo de red aleatoria escogida. Se ha analizado que los coeficientes α_{ii} deben ser positivos para que respeten el comportamiento logístico de cada especie, y que los coeficientes $\alpha_{ij} < 0$ son capaces de agregar valor al crecimiento de las especies.

Por último se ha explorado en un primer nivel que la estabilidad puede depender del balance entre coeficientes positivos y negativos, y que la capacidad de carga juega un papel importante en la contención de los crecimientos. Por lo tanto ya se tiene todo para comenzar a integrar numéricamente el sistema para cualquier N , el siguiente paso será determinar los puntos fijos y la matriz Jacobiana del sistema para analizar aspectos alrededor de ella. En la sección (??) se muestra la implementación computacional de este sistema.

1.4. Puntos fijos

En este punto conviene realizar un análisis sobre los puntos fijos del sistema, ya que es el puente entre Λ con la tupla (p, σ, N) y la matriz Jacobiana con su distribución espectral, misma que define la estabilidad del sistema. Las diferentes configuraciones de la tupla generarán a su vez diversas configuraciones de Λ que devengan en puntos fijos estables o inestables. Por lo tanto será indispensable hallar dichas configuraciones para obtener una noción del mapa de estabilidad del sistema. Para comenzar, es necesario hallar los puntos fijos que se obtienen al resolver el conjunto de ecuaciones que se encuentra entre paréntesis del sistema (1.1)

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

Es posible resolverlo bajo diversas restricciones, por ejemplo asumiendo que algunas especies no sobreviven y resolver para el subconjunto que no contempla dicha especie, es decir, asumiendo $x_k = 0$ para alguna $k \in \{1, \dots, N\}$. Pero el caso de interés es asumiendo que todas las poblaciones sobreviven; de ese modo las ecuaciones se pueden reescribir de la siguiente manera

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

entonces hallar el punto fijo es resolver el sistema $X^* = \Lambda^{-1}K$. Gracias a que la diagonal esta fijada al valor $d = 1$, mitiga la probabilidad de que sea singular y garantiza que sea invertible con alta probabilidad. Es de interés que el resultado del punto fijo sea positivo puesto que no tiene sentido físico considerar poblaciones negativas (que probablemente devengan en una dinámica inestable). El sistema hasta ahora no garantiza que $x_i^* > 0$ para toda $x_i^* \in X^*$, puesto que aunque $K > 0$, las entradas de Λ pueden ser positivas y negativas con una misma probabilidad. Si se considera a K con entradas constantes, es decir, $K = k\vec{1}$ con $k > 0$ entonces la distribución de X^* puede darse a su alrededor con base en (p, σ, N) .

Se proponen las siguientes suposiciones: Cuando $p \ll 1$ entonces $\Lambda \approx I$ y por lo tanto $\Lambda^{-1} \approx I$, en consecuencia $X^* \approx K$. Sin embargo cuando p llega a valores intermedios o grandes, existe mayor cantidad de interacciones que ensancha la distribución alrededor de K hacia valores negativos, haciendo que X^* contenga entradas negativas. Analizando a σ se tiene el caso trivial cuando $\sigma = 0$ entonces $\Lambda = I$ y por tanto $X^* = K$. Cuando $\sigma \ll 1$ se generan pequeñas fluctuaciones y la distribución comienza a ensancharse alrededor de K . Cuando σ toma valores intermedios $0.3 < \sigma < 0.5$ entonces la distribución se ensancha de tal forma que comienzan a emerger términos negativos en las entradas de X^* . Finalmente cuando $\sigma > 0.5$ la cantidad de entradas negativas se amplifica de modo que va disminuyendo la probabilidad de que existan puntos fijos con entradas positivas.

Finalmente el papel de N en la tupla que gobierna a Λ , será el de amplificar los efectos que produce la combinación de p y σ , ya que al tener mayor cantidad de entradas: se amplifica la posibilidad de que $\Lambda^{-1}K$ sea más dispersa. ¿Cuál será el efecto de Λ^{-1} en la distribución del punto fijo? Esta matriz como tal no será una combinación lineal de normales, sino que dependerá del determinante de Λ y sus valores propios⁷. Si por alguna razón $\det(\Lambda) = 0$ entonces la matriz es singular y todas las entradas de Λ^{-1} divergen a ∞ . Si $\det(\Lambda) < 1$ y además se sabe que

$$\text{Adj}(\Lambda) \cdot \Lambda = \det(\Lambda) \cdot I \quad (1.11)$$

se puede conjeturar que las entradas de $\text{Adj}(\Lambda)$ son comparables en magnitud con las entradas de Λ . Por lo tanto $\Lambda^{-1} = \frac{1}{\det(\Lambda)} \text{Adj}(\Lambda)$ tendrá entradas ligeramente amplificadas con respecto de Λ debido a $\frac{1}{\det(\Lambda)} > 1$. Cuando $\det(\Lambda) > 1$ y Λ mantiene las mismas condiciones que antes, entonces las entradas de su matriz adjunta deberán ser uno o varios ordenes de magnitud mayor que las entradas de Λ para poder satisfacer el producto (1.11). Dichas magnitudes irán en función de que tan grande es el el valor del determinante. En este caso la matriz inversa Λ^{-1} tendrá entradas amplificadas debido a $\text{Adj}(\Lambda)$ pero con un efecto amortiguador proveniente de $\frac{1}{\det(\Lambda)} < 1$.

Entonces en cualquiera de los dos casos mencionados, la matriz inversa Λ^{-1} presenta entradas amplificadas con respecto de Λ en función de la magnitud del determinante. Al realizar la multiplicación $\Lambda^{-1}K$ se obtiene una distribución alrededor de K considerablemente más dispersa que si se tomara el producto ΛK . Esta dispersión estará dada en función de p y σ haciendo que la distribución se quede en valores positivos, cuando estos parámetros son pequeños, o se disperse hacia valores negativos cuando dichos parámetros aumenten.

Viendo como el determinante de Λ afecta en Λ^{-1} y en la distribución de X^* , queda preguntarse qué sucede cuando existe un número impar de valores propios que propicie $\det(\Lambda) < 0$, ¿devendrán en puntos fijos con entradas negativas? Más aún, ¿existirá una relación entre el espectro de valores propios de Λ con la determinación de los puntos fijos? de modo que el signo de la parte real de los valores propios de Λ sea determinante del carácter de las entradas del punto fijo. Estas son conjeturas que llegan al límite de esta tesis.

⁷Considerando que el producto de sus valores propios es igual a su determinante ya que si $\lambda = 0$ en el polinomio característico se tiene $p(0) = \det(A - 0I) = \det(A) = \lambda_1 \cdots \lambda_n$.

1.5. Jacobiana del sistema

¿Existirán puntos fijos con entradas positivas que devengan en una dinámica inestable? En esta sección se explorará sobre la estabilidad en términos de la matriz Jacobiana. Anteriormente se ha comentado sobre la *linealización* del sistema para conocer la estabilidad alrededor de un punto fijo. A estas alturas ya se cuenta con lo necesario para calcular la matriz Jacobiana explícita del sistema (1.5) para cualquier número de especies. El resultado deberá coincidir con una forma semejante a las interacciones que May definió en [11]. Una vez hallado el punto fijo de interés, se podrá determinar si el sistema es estable o no con base en los valores propios de esta matriz Jacobiana, considerando diversas configuraciones de la tupla (p, σ, N) que gobiernan a Λ .

Con base en la definición 1 se define el sistema de Lotka-Volterra generalizado como $\dot{X} = \mathbf{F}(X)$, siendo \mathbf{F} la función vectorial no lineal del sistema. Para determinar su matriz Jacobiana se tiene que aplicar las derivadas parciales a cada $f_i(X) \in \mathbf{F}(X)$ y para ello separamos en dos casos: considerando elementos de la diagonal $\frac{\partial f_i(X)}{\partial x_i}$ y elementos fuera de la diagonal: $\frac{\partial f_i(X)}{\partial x_k}$. Para comenzar el cálculo considere las ecuaciones del sistema (1.1)

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

las derivadas parciales para los términos de la diagonal son

$$\frac{\partial f_i(X)}{\partial x_i} = r_i \left(1 - \frac{2\alpha_{ii}x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij}x_j}{K_i} \right) \quad (1.12)$$

Sin embargo, hay que tener en cuenta que se evalúa sobre un punto fijo X^* el cual se genera de la siguiente ecuación

$$\alpha_{ii}x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij}x_j = K_i$$

Sustituyendo $\sum_{j \neq i} \alpha_{ij}x_j = K_i - \alpha_{ii}x_i$ en (1.12) finalmente se tiene

$$\frac{\partial f_i(X^*)}{\partial x_i} = -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ii}$$

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

$$\frac{\partial f_i(X^*)}{\partial x_k} = -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ik}$$

Definición 6. Sea $\mathcal{J} \in M_N(\mathbb{R})$ donde N es el número de especies del sistema de Lotka-Volterra generalizado. Se define la matriz *Jacobiana* asociada al sistema (1.4) evaluado en un punto fijo X^* de la siguiente forma

$$\mathcal{J}_{ij} = \begin{cases} -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ii}, & \text{para } i = j \\ -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ij}, & \text{para } i \neq j \end{cases} \quad (1.13)$$

considerando que $\alpha_{ii} > 0$ y particularmente se ha fijado en $\alpha_{ii} = 1$ para todo $i \in \{1, \dots, N\}$. 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

$$\mathcal{J} = -\text{diag}\left(\frac{r_i x_i^*}{K_i}\right) \Lambda \quad (1.14)$$

De la matriz Jacobiana se puede observar como todas sus entradas voltean el signo con respecto de Λ , lo que parece ajustarse con las interacciones que May define en su *community matrix* [11], incluso obedece el signo negativo en la diagonal que será sumamente importante para determinar la estabilidad del sistema. La ec. (1.14) deja ver que la matriz Jacobiana ¡es un reescalamiento de la matriz de Incidencias! indicando que la estabilidad únicamente depende de Λ ⁸. ¿Como se podría verificar la estabilidad del sistema con base en el punto fijo y los valores propios de \mathcal{J} ?

Proposición 1. *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* [6]. Para ello se asume que la matriz Jacobiana tendrá valores propios complejos. Se define el radio de Gershgorin como

$$R_i = \sum_{j \neq i} |\mathcal{J}_{ij}| \quad (1.15)$$

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. 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 (1.1) 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 $i \in \{1, \dots, N\}$, es decir:

$$\begin{aligned} \left| -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ii} \right| &> \sum_{j \neq i} \left| -\frac{r_i x_i^*}{K_i} \alpha_{ij} \right| \\ 1 &> \sum_{j \neq i} |\alpha_{ij}| \end{aligned} \quad (1.16)$$

⁸Ya que son las interacciones de Λ las que inducen la naturaleza del punto fijo.

De la ec. (1.13) 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 semiplano 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

$$W = \begin{cases} 0, & \text{Si } 1 - p \\ Y, & \text{Si } p > 0 \end{cases} \quad (1.17)$$

donde $Y \sim N(0, \sigma^2)$ es una variable aleatoria normal. Ya que R_i considera suma de valores absolutos, es de interés saber el valor esperado de $|W|$

$$\mathbb{E}[|W|] = (1 - p) \cdot 0 + p \cdot \mathbb{E}[|Y|] = p \cdot \mathbb{E}[|Y|] = p\sigma\sqrt{\frac{2}{\pi}} \quad (1.18)$$

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 de es

$$\mathbb{E}[|Z|] = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{\infty} |z|e^{-z^2/2} dz = \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \int_0^{\infty} ze^{-z^2/2} dz = \sqrt{\frac{2}{\pi}}$$

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 $\mathcal{J}_{ii} > R_i$? 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 (1.18) es

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

Finalmente la varianza de $|W|$ es

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

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

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

y mientras sea menor a 1 se puede garantizar que los discos de Gershgorin van a cumplir (1.16) y en consecuencia los valores propios de \mathcal{J} estarán contenidos en el semiplano negativo de \mathbb{C} . Sin embargo esta prueba tiene algunas limitantes; los discos de Gershgorin únicamente garantizan que contienen valores propios, forzar la condición (1.16) es suficiente para garantizar estabilidad pero no es determinante, ya que este método no menciona nada acerca de la posición de los valores propios. Si dicha desigualdad no se cumple pueden ocurrir dos escenarios: que $\max(|\lambda_{\mathcal{J}}|) < 0$ y el sistema siga siendo estable a pesar de algún $R_i > \mathcal{J}_{ii}$ ó $\max(|\lambda_{\mathcal{J}}|) > 0$ en cuyo caso el sistema será inestable, y eso dependerá de Λ y la tupla (p, σ, N) . En conclusión, esta prueba funciona en un primer nivel para mostrar que los elementos de la diagonal de \mathcal{J} y por consiguiente las entradas de X^* juegan un papel importante en la estabilidad del sistema. \square

Es importante recordar que las interacciones de auto-regulación se mantienen en la diagonal de Λ (Ver ec. (1.9)); cuando la matriz de incidencias se transforma en la Jacobiana, el punto fijo debe de contener entradas positivas para poder respetar las interacciones de auto-regulación que May define en [12]. Si el punto fijo contiene entradas negativas es casi un hecho que el sistema será inestable porque existirá al menos un disco de Gershgorin con centro en el semiplano positivo de \mathbb{C} que independientemente de como sea su radio, es altamente probable que contenga valores propios positivos.

Para poder determinar un parámetro crítico de transición en la estabilidad de los sistemas, es imprescindible conocer donde se ubica $\max(\lambda_{\mathcal{J}})$ y encontrar la forma de controlar su posición para poder saber las condiciones que lo llevan a ser negativo, cero o positivo. Aunque existe una forma dada para resolver esta conjetura, la cual se abordará en la siguiente sección, tiene un gran inconveniente: la Jacobiana tiene en su diagonal toda una distribución de valores que dificulta la definición de un radio espectral que determine la posición de $\text{Re}(\lambda_{\max}(\mathcal{J}))$. Esta conjetura ligada con la correspondiente de la sección anterior también llega al límite de esta tesis y más adelante se presentará un análisis detallando sus razones.

1.6. Estabilidad

Hasta el momento ya se tiene todo definido para poder resolver el sistema (1.1) conviene comenzar a preguntarse si la estabilidad de los sistemas de May esta relacionada con la estabilidad de sistemas LV generalizado; si el parámetro (??) se ajusta o no a la estabilidad del sistema (1.1). Por esta razón es conveniente entender qué denota dicho parámetro para ajustarlo o en todo caso establecer uno nuevo con base en la experiencia obtenida.

Robert May [11] y Stefano Allesina [1] respectivamente han estudiado la estabilidad en sistemas complejos desde dos perspectivas diferentes. En los antecedentes se ha mencionado que May comenzó la discusión al expandir en series de Taylor un sistema no lineal y encontrar la forma de linealizarlo en el siguiente sistema de ecuaciones

$$\frac{dX(t)}{dt} = AX(t), \quad A \in M_n(\mathbb{R}) \quad (1.19)$$

donde A es su *community matriz* la cual ya se considera evaluada sobre puntos fijos estables o inestables. Ambos autores se centran únicamente en el estudio de las matrices aleatorias que conforman el sistema linealizado, para poder hallar las condiciones de estabilidad y su distribución de valores propios en el plano complejo. Allesina extiende el trabajo de May al definir una *Ley Elíptica* donde se alojaran los valores propios de los sistemas resultantes y un nuevo parámetro crítico que define el umbral de estabilidad.

Como recordatorio del primer capítulo, las matrices de May fijan su diagonal a un valor $-d$ mientras que el resto de sus entradas se extraen de una distribución normal, donde la desviación estándar σ es conocida como “fuerza promedio”. Estas entradas tendrán una probabilidad de conexión C , en cuyo caso existe $a_{ij} \sim \mathcal{N}(0, \sigma)$ y para el caso contrario $1 - C$ será $a_{ij} = 0$. Con esta información May presenta el resultado de la *Ley Circular* que establece que todos los valores propios de la matriz A están contenidos en un círculo de centro y radio $-d$, y que el umbral de estabilidad se da por medio de la relación (??) considerando el valor de la diagonal.

$$\sigma < \frac{d}{\sqrt{NC}}$$

Si el tamaño del sistema es $N \gg 1$ entonces la transición entre el régimen estable e inestable es muy “abrupta” además de tener un ancho de tamaño $N^{-2/3}$ [12]. Para que se cumpla esta desigualdad, C debe ser chica en relación a σ o viceversa, lo que se interpreta como que: *El sistema podrá ser estable para una red ecológica con una gran conectancia C pero con interacciones débiles σ , también podrá ser estable cuando se tengan interacciones fuertes σ con pocas especies interactuando, es decir, para una conectancia baja.* ¿Por qué tiene que ser de esta forma?

Proposición 2. Sea $A \in M_n(\mathbb{R})$ matriz de May asociada a sistemas linealizados cuya diagonal es $-d$. El parámetro $\sigma\sqrt{nC} < d$ denota el umbral de estabilidad en estos sistemas.

Demostración. Otro modo de entender el enunciado de la proposición 2 es que el parámetro descrito define la posición del $\max(\lambda_A)$, que puede ser negativo, cero o positivo. Por lo tanto, éste será el elemento central de esta demostración. Ahora se utilizará el *Teorema Circular de Girko* [8] el cual muestra la forma de obtener el radio espectral de matrices aleatorias como las de May. El teorema establece que para cualquier matriz $B \in M_n(\mathbb{R})$ con entradas independientes e idénticamente distribuidas de media cero y varianza finita, y al considerar la siguiente matriz reescalada

$$\hat{B} = \frac{1}{\sqrt{n}}B$$

los valores propios quedan distribuidos en un disco centrado en el origen con radio σ : $D(0, \sigma)$. Dicho de otro modo el resultado dice que el radio espectral de la matriz \hat{B} es

$$\rho(\hat{B}) = \max |\lambda_{\hat{B}}| = \sigma$$

El hecho de realizar el reescalamiento es para asegurar que este radio tenga un tamaño finito para cuando $n \rightarrow \infty$. Para llegar a este resultado se utilizan argumentos probabilísticos; primero se considera un renglón arbitrario de la matriz \hat{B} : $r = \frac{1}{\sqrt{n}}(b_{i1}, \dots, b_{in})$ y se determina su norma cuadrada

$$\|r\|^2 = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^N b_{ij}^2$$

cada elemento b_{ij}^2 tiene valor esperado σ^2 implicando que la esperanza de la norma cuadrada es $\mathbb{E}[\|r\|^2] = \frac{n\sigma^2}{n} = \sigma^2$ y su varianza es $\text{Var}(\|r\|^2) = \frac{n}{n^2}(3\sigma^4 - \sigma^4) = \frac{2\sigma^4}{n}$ teniendo en cuenta el cuarto momento la distribución normal⁹. De aquí sigue utilizar el *Teorema Central del Límite* para mostrar que existe una variable estandarizada que esta en función de $\|r\|^2$, $\mathbb{E}[\|r\|^2]$ y $\sqrt{\text{Var}(\|r\|^2)}$, y converge a una distribución normal estándar $\mathcal{N}(0, 1)$ cuando $n \rightarrow \infty$, la cual es equivalente a la siguiente aproximación

$$\|r\|^2 \approx \sigma^2 + \frac{\eta}{\sqrt{n}}$$

donde $\eta \sim \mathcal{N}(0, 2\sigma^4)$. Por tanto $\|r\|^2$ converge a una distribución normal con valor esperado σ^2 y fluctuaciones de orden $1/\sqrt{n}$. En este punto resta determinar la norma euclidiana del renglón arbitrario

$$\|r\| = \sqrt{\sigma^2 + \frac{\eta}{\sqrt{n}}} = \sigma \sqrt{1 + \frac{\eta}{\sigma^2 \sqrt{n}}}$$

⁹Utilizando la siguiente fórmula para los momentos de orden n de $\mathcal{N}(0, \sigma^2)$:

$$\mathbb{E}[X^n] = \begin{cases} 0, & \text{si } n \text{ es impar} \\ \sigma^n (n-1)!!, & \text{si } n \text{ es par} \end{cases}$$

realizando la expansión en Series de Taylor alrededor del cero de $\sqrt{1+\varepsilon} = 1 + \frac{\varepsilon}{2} - \frac{\varepsilon^2}{8} + \dots$ se tiene

$$\|r\| \approx \sigma + \frac{\eta}{2\sigma\sqrt{n}}$$

Por lo tanto se logra observar que el valor esperado de $\|r\|$ es σ y sus fluctuaciones son de orden $1/\sqrt{n}$ lo que implica que para cuando $n \rightarrow \infty$, la norma euclidiana será $\|r\| = \sigma$. Sin embargo, cuando se considera la matriz B sin reescalar, entonces las fluctuaciones van con respecto de \sqrt{n} y por lo tanto la norma euclidiana ahora será

$$\|r\| = \sigma\sqrt{n}$$

y el radio del disco crecerá conforme $n \rightarrow \infty$. Si además de lo anterior se considera que las entradas de la matriz B siguen a una probabilidad de existencia C tal y como la variable aleatoria (1.17) de la proposición 1 entonces al aplicar el mismo procedimiento de antes se llega al siguiente resultado

$$\|r\| = \sigma\sqrt{nC} \quad (1.20)$$

¿Por qué se utiliza la norma euclidiana como referente para el radio espectral de las matrices aleatorias? Si se considera un vector unitario arbitrario \mathbf{u} , es de interés saber cual es el efecto que ejerce la matriz \hat{B} sobre dicho vector. Para ello extendemos los procedimientos anteriores pero ahora enfocados a como será el vector $\hat{B}\mathbf{u}$ en términos de su tamaño, entonces hay que encontrar nuevamente el valor esperado de $\|\hat{B}\mathbf{u}\|$ y sus fluctuaciones. Se define el producto escalar del renglón arbitrario de \hat{B} por \mathbf{u}

$$S_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n b_{ij}u_j$$

Nuevamente se utiliza el *Teorema Central del Límite* para conocer cual es el valor esperado de $\|\hat{B}\mathbf{u}\|^2$ con sus fluctuaciones, para posteriormente conocer los de $\|\hat{B}\mathbf{u}\|$

$$\mathbb{E}[\|\hat{B}\mathbf{u}\|^2] = \sum_{j=1}^n \mathbb{E}[|S_j|^2] = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |b_{ij}u_j|^2 = \frac{n\sigma^2}{n} \cdot \|\mathbf{u}\|^2 = \sigma^2$$

resultado equivalente al valor esperado del renglón arbitrario. Ahora se calcula el segundo momento de $\|\hat{B}\mathbf{u}\|^2$ para poder determinar la varianza

$$\mathbb{E} \left[\left(\|\hat{B}\mathbf{u}\|^2 \right)^2 \right] = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \mathbb{E} [|S_j|^4] = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \mathbb{E} [b_{ij}u_j]^4 = \frac{n(\|\mathbf{u}\|^2)^2}{n} \cdot 3\sigma^4 = 3\sigma^4$$

resultado que también es equivalente al cuarto momento del renglón arbitrario. Por lo tanto la varianza y desviación estándar de la norma cuadrada son

$$\text{Var} \left(\|\hat{B}\mathbf{u}\|^2 \right) = 2\sigma^2, \quad \text{std} \left(\|\hat{B}\mathbf{u}\|^2 \right) = \sigma\sqrt{2}$$

Con estos elementos se pueden conocer las características de $\|\hat{B}\mathbf{u}\|$ y haciendo los procedimientos mostrados anteriormente se concluye que su valor esperado es σ y sus fluctuaciones son de orden $1/\sqrt{n}$. Por lo tanto el efecto que ejerce la matriz \hat{B} sobre cualquier vector unitario es la de estirarlos en función de σ , ya sea que $\sigma > 1$, $\sigma < 1$ ó dejarlos invariantes en magnitud con $\sigma = 1$.

Considerando en particular la ecuación de valores propios $\hat{B}\vec{v} = \lambda\vec{v}$, si normalizamos al vector propio asociado entonces la norma euclidiana será

$$\|\hat{B}\mathbf{v}\| = |\hat{\lambda}| \leq \sigma + \mathcal{O}(1/\sqrt{n})$$

donde $|\hat{\lambda}| = \frac{|\lambda|}{\|\mathbf{v}\|^2}$ y nótese que es un vector propio arbitrario, esto implica que todos los vectores propios son estirados o contraídos en diversas direcciones pero restringidos al valor del radio espectral σ , es decir, que el máximo valor/vector propio solo podrá tener magnitud σ . Al considerar la matriz B sin reescalar y tomando el resultado (1.20), se concluye finalmente que el radio espectral de esta matriz es

$$\rho(B) = \sigma\sqrt{nC}$$

y es más grande conforme $n \rightarrow \infty$. Ahora como último paso de esta prueba hay que considerar a las matrices de May, que son idénticas a la matriz B solo que con el valor $-d$ en la diagonal. Eso significa que A tendrá una distribución uniforme de valores propios alrededor de $-d$, entonces el radio espectral en este caso será

$$\rho(A) = -d + \sigma\sqrt{nC}$$

y de aquí se podrá definir la relación de May para delimitar la estabilidad de sus sistemas

$$\sigma\sqrt{nC} < d \tag{1.21}$$

mientras el radio espectral sea menor al valor absoluto de la diagonal, se podrá garantizar que el sistema es estable, y cuando $n \rightarrow \infty$ las fluctuaciones tienden a cero lo cual hace cada vez más abrupta la caída de estabilidad. \square

¿Cuál es el sentido de esta prueba? Mostrar al lector como es la distribución de valores propios en matrices de May y que se puede restringir su posición con base en la relación (1.21), lo cual indica que los valores propios dependen directamente de como son las entradas de A . Análogamente con las matrices Jacobianas (1.14) del sistema LV generalizado, es de interés conocer ahora el $\max(\lambda_{\mathcal{J}})$ y en concreto la $\text{Re}(\lambda_{\max}(\mathcal{J}))$ que no es el valor propio de mayor magnitud sino el más cercano a cero. La diagonal en estas matrices es *heterogénea* lo cual indica que la distribución de valores propios estará dispersa en función de estos coeficientes, ya no será una distribución uniforme. Para este caso se tendrán que abordar otras estrategias para delimitar la estabilidad de los sistemas.

Aunque tener la diagonal fijada a un valor constante $-d$ resulta conveniente para poder definir un radio espectral de una distribución uniforme, las implicaciones ecológicas son cuanto menos extrañas. La matriz Jacobiana (1.13) nos ha mostrado que en la diagonal se evalúan los elementos del punto fijo y se multiplican por el factor r_i/K_i . La diagonal constante da a entender que todas las especies del sistema llegan a estabilizarse en un solo valor y es muy poco probable que pase. En conclusión, fijar la diagonal es conveniente pero poco realista.

1.6.1. Distribución de valores propios

Los elementos de las matrices de May son variables independientes e idénticamente distribuidas, además las conexiones entre nodos son puramente aleatorias, no existe una estructura subyacente sobre la forma de las interacciones: entonces las especies interactúan sin restricciones ni patrones claros, sino más bien de forma desordenada y/o caótica. En consecuencia, el efecto que ejercen estas matrices sobre sus vectores propios asociados: no tiene una dirección preferencial y por tal razón los valores propios quedan distribuidos de forma isotrópica en el disco de Girko. ¿Qué pasará con la Ley Circular cuando se consideran matrices estructuralmente simétricas? Aunque se sigan considerando variables i.i.d. en este caso ya existe una estructura subyacente de las interacciones: la posibilidad de que para cualquier $a_{ij} \in A$, existirá su elemento transpuesto a_{ji} (no necesariamente igual) ó $a_{ij} = a_{ji} = 0$.

La simetría estructural esta más relacionado con el trabajo y resultados de Allesina [1] donde define un criterio de estabilidad cuando las interacciones tienen correlaciones diferentes de cero¹⁰. Las consecuencias de esta estructura es que obliga a los valores propios a concentrarse en alguno de los ejes de \mathbb{C} , rompiendo con la isotropía observada en sistemas de May; por lo tanto las matrices estructuralmente simétricas si ejercen orientaciones privilegiadas en sus vectores propios asociados.

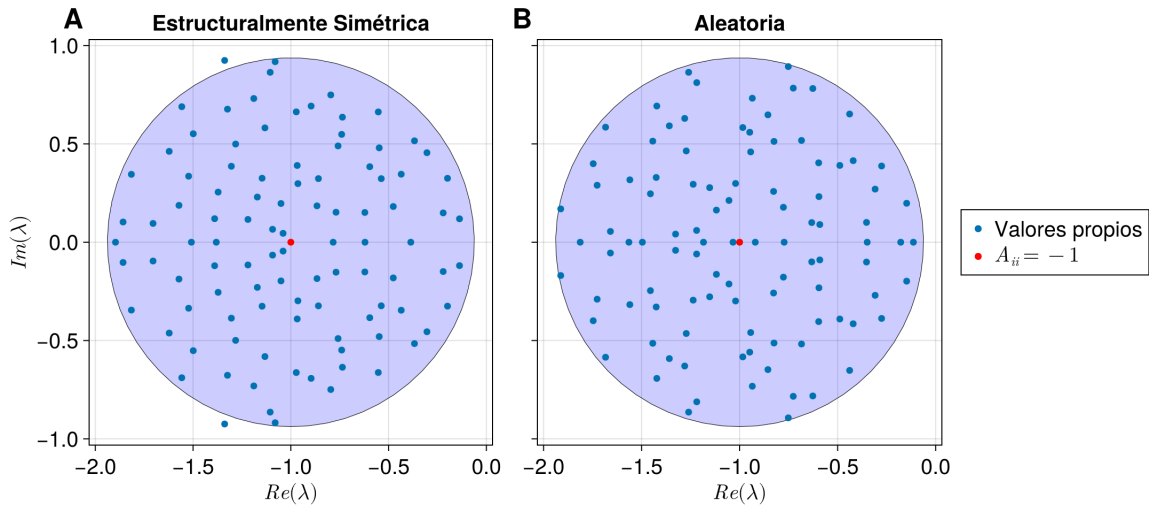


Figura 1.8: Distribución de valores propios en sistemas estructuralmente simétricos y puramente aleatorios. En ambos casos se consideró $N = 100$, una distribución normal centrada en $\mu = 0$ y con $\sigma = 0.2$, para una conectancia $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$.

La atenuación de la isotropía de los valores propios será más visible cuando la magnitud de las interacciones sea mayor, ya que da más apertura a que las correlaciones aumenten haciendo que la distribución se concentre sobre los ejes. En la Fig. (1.8) se alcanza a percibir que la distribución de valores propios no es uniforme en el sistema estructuralmente simétrico en comparación con el puramente aleatorio.

¹⁰Criterio que no se contempla en sistemas de May.

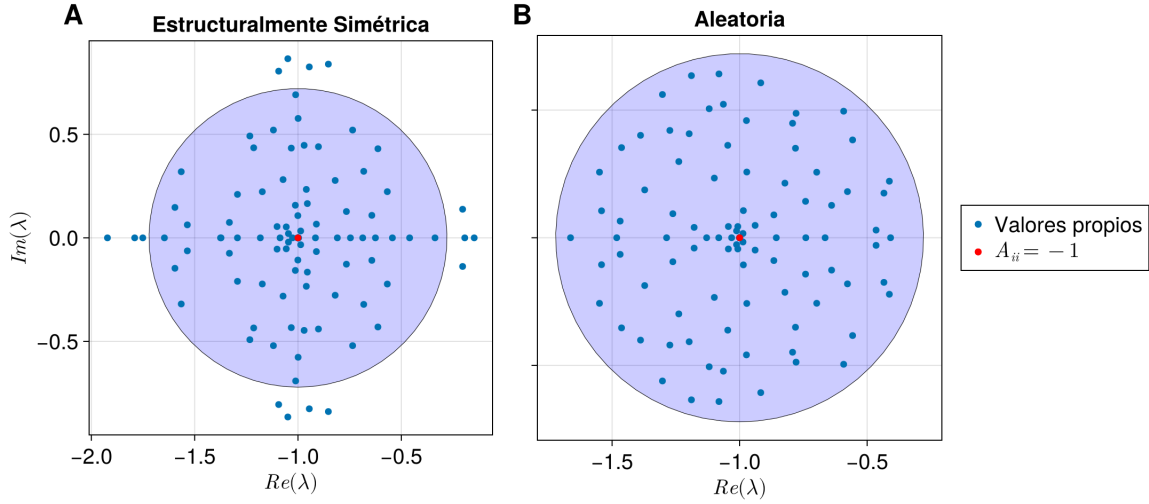


Figura 1.9: Distribución de valores propios en sistemas estructuralmente simétricos y puramente aleatorios. En ambos casos se consideró $N = 100$, una distribución normal centrada en $\mu = 0$ y con $\sigma = 0.4$, para una conectancia $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$.

Este efecto se verá cada vez más marcado conforme σ vaya aumentando. En la Fig. (1.9) ambos sistemas tienen valores propios con parte real negativa indicando que son estables, el estructuralmente simétrico los concentra cada vez más en sus ejes y el círculo ya no es adecuado para representar su distribución. Ambos círculos tienen mismo radio solo que los valores propios del caso de la izquierda se encuentran más dispersos, y se irá haciendo más evidente en función del aumento de σ .

Entrando en la descripción de los sistemas de Allesina, son semejantes a los de May salvo por una gran diferencia: las interacciones ahora vienen de una distribución bivalente. Para ello es imprescindible que las matrices de Allesina sean estructuralmente simétricas, de este modo se permite realizar un cálculo de correlación ρ entre la parte triangular superior y la inferior para todo elemento diferente de cero. Este coeficiente de correlación define los semi ejes $a = 1 + \rho$ y $b = 1 - \rho$ de una elipse que será la nueva forma de distribución de los valores propios. Dependiendo del signo de ρ se podrán observar elipses horizontales o verticales. Otro aspecto de esta matriz es que Allesina también considerara a la diagonal fijada a un valor $-d$ lo que implica que los valores propios estarán en la vecindad elíptica alrededor de este valor.

La forma de la elipse, que podrá ser vertical u horizontal vendrá dada por el valor de la correlación, si se tienen interacciones “presa-depredador” $(+ -)$ o $(- +)$ entonces la distribución elíptica resultante será vertical, en este caso habría que escoger una distribución normal con $\mu_1 < 0$ y otra con $\mu_2 > 0$. Por otro lado si las interacciones son de cooperación $(++)$ y/o competencia $(--)$ entonces la distribución elíptica será horizontal.

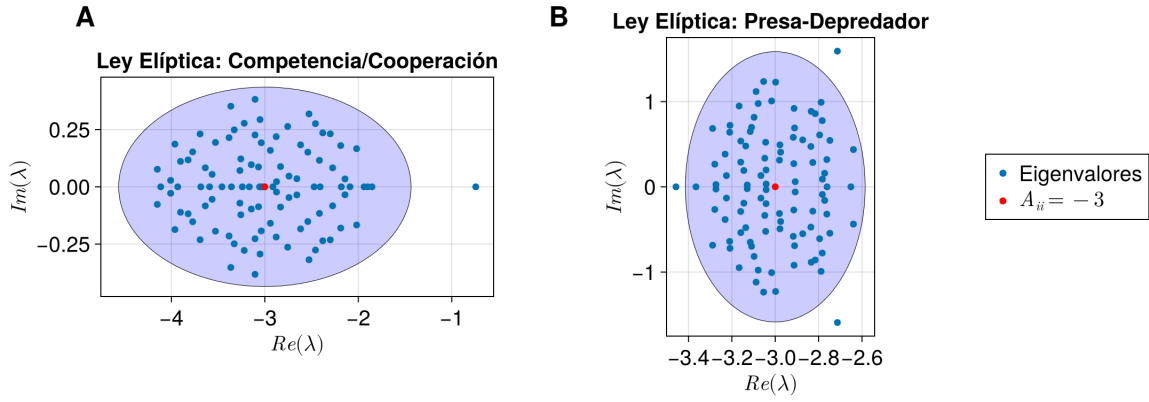


Figura 1.10: Ley Elíptica de Allesina. Ambos sistemas son de tamaño $N = 100$. Se consideró una conectancia $C = 0.12$ con matrices estructuralmente simétricas. **(A)** Considera una distribución normal con $\mu_1 = 0.1$ y $\sigma_1 = 0.1$ para la parte triangular superior y otra distribución normal 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.

En la figura (1.10) se han considerado dos matrices de interacción, una con interacciones de competencia/cooperación y otra con interacciones presa depredador. Para que la distribución de valores propios pueda ajustarse a la elipse se deben de considerar matrices estructuralmente simétricas, ya que si fueran puramente aleatorias la correlación ρ sería igual a cero y por lo tanto $a = b$ lo que daría lugar al resultado de May. El resultado de Allesina es interesante porque las interacciones ya poseen un sentido y estructura, no son independientes como en el caso de May. Si por ejemplo se tuviera $\rho > 0$ implicaría que las especies tienden a cooperar o competir de forma similar. En contra parte, cuando $\rho < 0$ entonces las especies tienden a un comportamiento presa-depredador. Por lo tanto los ejes capturan la forma de las interacciones dominantes del sistema.

El fin de presentar estos resultados es para mostrar al lector las variantes que pueden existir en la estabilidad asumiendo diversas hipótesis en la construcción del sistema. Cada uno tiene su parámetro de transición de estabilidad y la misión de este trabajo es proponer una forma de acercarse al parámetro de transición del sistema de Lotka-Volterra generalizado, primordialmente cuando se consideran sistemas estructuralmente simétricos.

1.6.2. Transición de May

Una vez vista la distribución de valores propios de las matrices de May y Allesina, resta observar (únicamente para el caso de May) cómo cambia la estabilidad en función de la conectancia C y la fuerza de interacción promedio σ . Se van a considerar matrices de May puramente aleatorias y se compararán con las que son estructuralmente simétricas, para observar si existen va-

riaciones entre ambos casos. Se comenzará viendo la estabilidad en función de la conectancia C , considerando una familia distribuciones normales centradas en $\mu = 0$ y con desviaciones estándar $\Sigma = \{0.1, 0.2, \dots, 1.0\}$. Todos los sistemas considerados en esta sección se harán para $N = 100$.

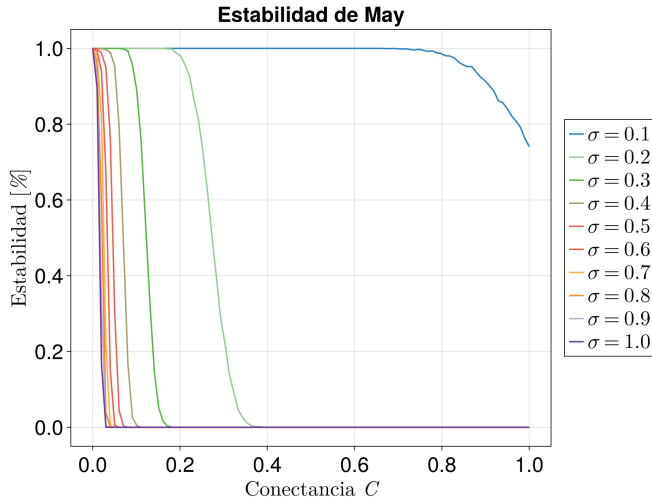


Figura 1.11: Estabilidad de sistemas de May integrando para una partición equiespaciada de 100 conectancias en el intervalo $[0, 1]$ y para una familia de distribuciones normales. Para cada valor de la conectancia se consideraron 3000 simulaciones de las cuales se contabilizaron únicamente las estables con base en el signo de la parte real de sus valores propios.

En cada uno de los diagramas de transición se van a contemplar 3000 simulaciones por cada valor de C o σ (para σ se verá más adelante) considerando para cada caso una partición equiespaciada de 100 valores entre 0 y 1. Se contabilizará el número de sistemas que resultaron ser estables con base en la parte real de sus valores propios. La figura (1.11) muestra el cambio de estabilidad en función de la conectancia y para la familia de distribuciones normales con sus respectivas desviaciones estándar provenientes de Σ . Se aprecia que a medida que la fuerza de las interacciones aumenta es cada vez menos probable que sea estable, obedeciendo como tal al parámetro (1.21). Convendría realizar un acercamiento para observar la transición para los valores $\sigma > 0.3$, misma que se puede hacer considerando valores de escala \log_{10} .

Al aplicar el re-escalamiento se podrán apreciar mejor las transiciones para valores $\sigma \geq 3$ de la fuerza promedio. En este caso se verá como dichas transiciones ocurren para valores de la conectancia entre 10^{-2} hasta 10^{-1} ajustándose a lo que dicta el parámetro (1.21). La ventaja de que los sistemas de May consideren las diagonales fijas en $A_{ii} = -1$ para toda $A_{ii} \in A$ es que la transición se percibe muy marcada, pues justamente en $CN\sigma^2 = 1$ se tiene el disco de Gershgorin más grande en el semiplano negativo de \mathbb{C} que coincide con la Ley Circular de May, y a partir de ahí, para $CN\sigma^2 > 1$ los discos comienzan a ser más grandes pudiendo alojar valores propios con parte real positiva. Desde ahora es válido preguntarse como sería la transición cuando la diagonal de la matriz no es homogénea, se irá abordando en el siguiente capítulo. Actualmente se han considerado únicamente matrices de May puramente aleatorias; al compararlas con

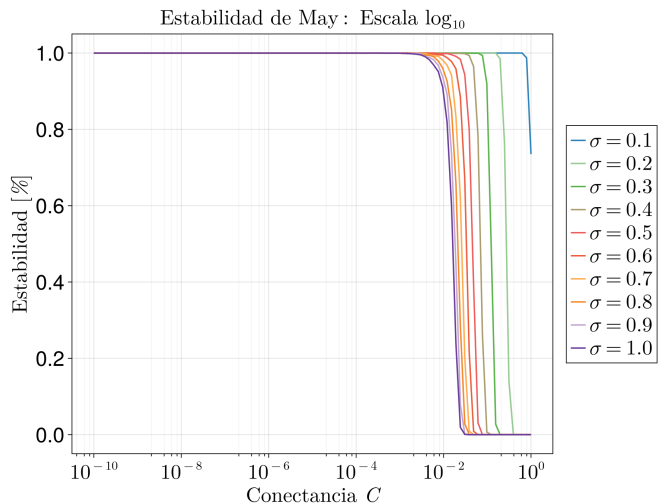


Figura 1.12: Estabilidad de May de la figura (1.11)

en función de C con escala \log_{10} .

sistemas de May estructuralmente simétricos la estabilidad cambia y es lo que se verá a continuación. Los cambios son notorios para cada valor de

Σ pero es más pronunciado cuanto mayor es σ . Se visualizarán las diferencias para los casos $\sigma = 0.2$ y $\sigma = 0.6$ en la figura (1.13) y percibiendo que el parámetro de transición (1.21) se ajusta correctamente

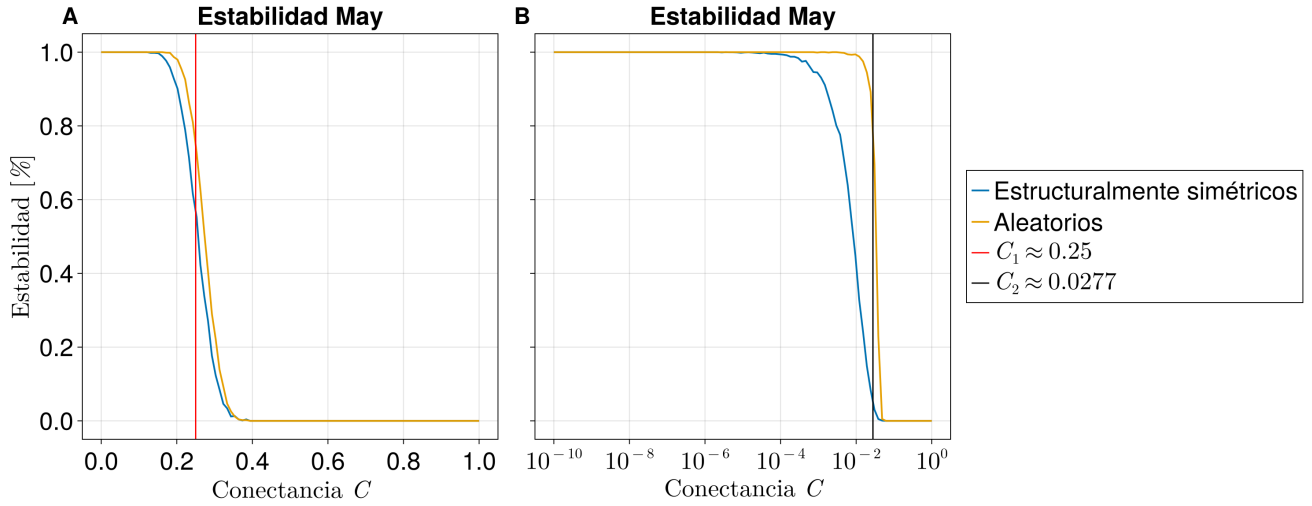


Figura 1.13: Transición de May puramente aleatoria vs estructuralmente simétrica. (A) Se considera para $\sigma = 0.2$ (B) Se considera para $\sigma = 0.6$.

a las matrices de May puramente aleatorias pero no hace lo mismo para los sistemas estructuralmente simétricos, lo que sugiere que debe de existir algún otro elemento determinante en la estabilidad que tiene que ver con la simetría de las interacciones y con el valor de σ .

Para el caso de la transición en función de σ se tiene un resultado similar. Ahora se consideró la familia de conectancias $\tilde{C} = \{0.1, 0.2, \dots, 1.0\}$ y la partición equiespaciada de σ con 100 valores entre 0 y 1. La tendencia de la estabilidad igual obedece al parámetro de May (1.21) aunque de forma distinta pues, el valor crítico σ^* es proporcional a $\frac{1}{\sqrt{N}}$ y $C^* \propto \frac{1}{N}$, entonces $\sigma^* > C^*$, y por lo tanto las transiciones en función de σ ocurren más hacia la derecha. Algo importante a notar es que aún con el valor de la conectancia $C = 0.1$, a medida que σ aumenta los sistemas son cada vez menos estables, a diferencia de la transición en función de C que para $\sigma = 0.1$ no se observaba un cambio abrupto en la estabilidad (Fig. (1.11)). Esto podría implicar que la fuerza de las interacciones tiene mayor peso que la misma conectividad de la red, lo cual tiene sentido si se considera que en (1.21) se encuentra el cuadrado de σ , que impone más peso sobre C . Lo importante de estos diagramas de transición es observar como cambia la estabilidad cuando una de las cantidades (σ ó C) se mantiene fija y la otra variable. Los diagramas nos brindan información que será útil para tomar de referencia en las transiciones de estabilidad del sistema de Lokta-Volterra generalizado.

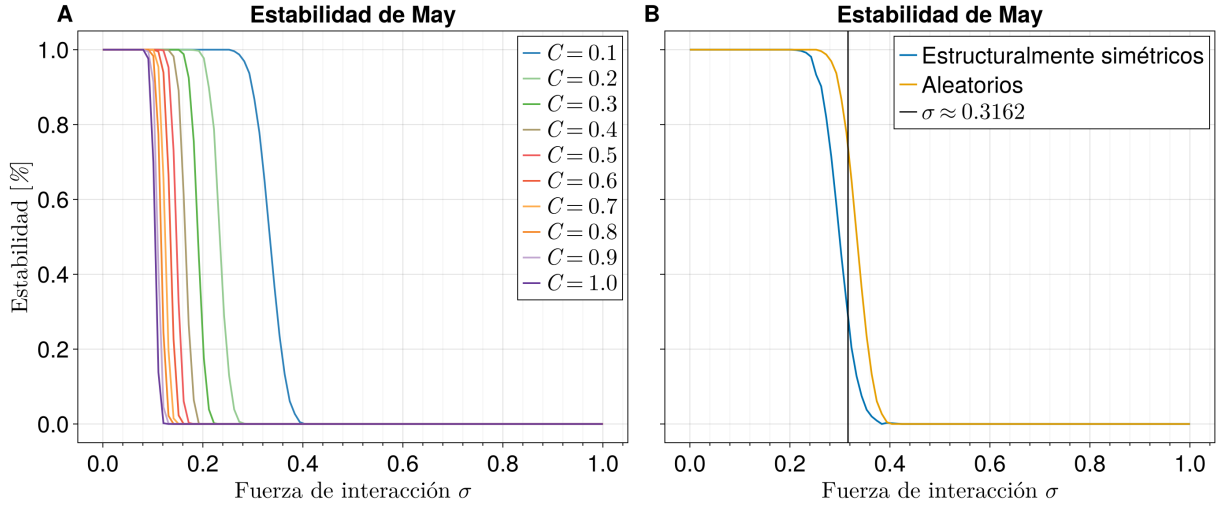


Figura 1.14: Transición de estabilidad en función de σ **(A)** Se considera para una familia de conectancias \tilde{C} y una partición equiespaciada de 100 valores de σ entre 0 y 1. Se consideran 3000 simulaciones por cada valor de σ y se contabilizan los sistemas estables con base en la parte real de los valores propios de cada simulación. **(B)** Caso particular para $C = 0.1$; se consideran las diferencias entre la matriz de May estructuralmente simétrica y la matriz puramente aleatoria.

En la Figura (1.14 B) se observa la diferencia de estabilidad entre sistemas de May puramente aleatorios y estructuralmente simétricos para $C = 0.1$. La desviación que presenta para este caso particular es considerablemente mayor si se compara con los sistemas que tienen conectancia $C = 0.6$ tal y como se observa en la Figura (1.15).

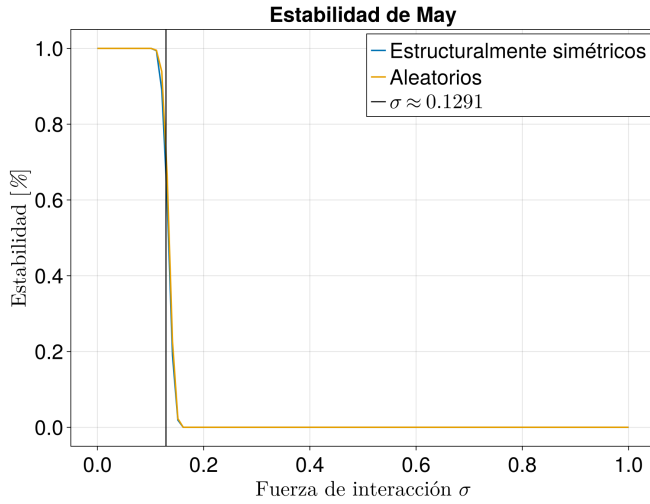


Figura 1.15: Variaciones en la transición de estabilidad para la matriz de May estructuralmente simétrica y para matriz puramente aleatoria. Se consideró el valor de la conectancia $C = 0.6$.

A diferencia de las transiciones en función de la conectancia, cuanto mayor sea la C se observa que las variaciones son prácticamente nulas entre los sistemas aleatorios y estructuralmente simétricos y son más notorias para valores de C cercanos a cero. Esto induce a nuevas pistas sobre la naturaleza de transición de los sistemas estructuralmente simétricos, en términos de como es su relación con C y σ . Lo que se puede asegurar con base en este breve esbozo es que la estabilidad depende de otros elementos que se podrían agregar al parámetro de May o que bien podrían ser completamente distintos de lo que se tiene concebido hasta ahora.

Para cerrar con esta sección y capítulo, se va a mostrar una comparativa entre diagramas de transición de May en función de σ y de C con parámetros similares. Para ello se realizará un re-escalamiento del eje x para ponerlo en función de $\sigma\sqrt{NC}$ con C o σ variando según sea el caso. Al realizar esto se verá que el parámetro de transición se ajusta a 1, valor correspondiente a la diagonal de las matrices de los sistemas (y al radio máximo de discos de Gershgorin para alojar valores propios con parte real negativa). A continuación se muestran un par de escenarios para visualizar dicha comparativa.

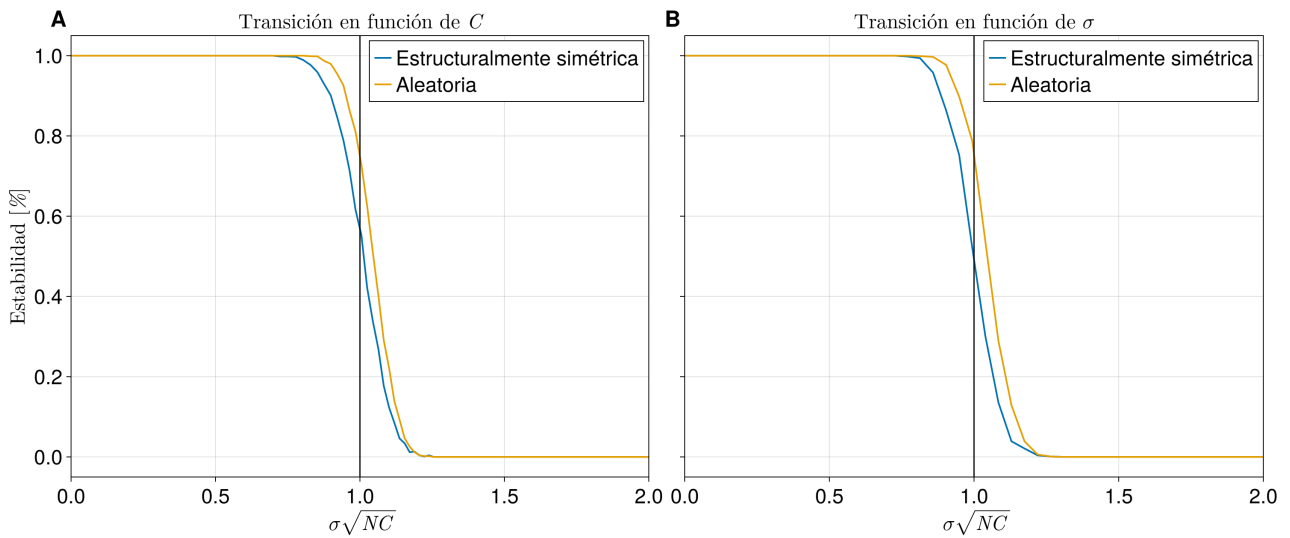


Figura 1.16: Re-escalamiento del eje x para visualizar las transiciones de la conectancia C y la fuerza promedio de las interacciones σ . Para este caso particular se escogió $\sigma = C = 0.2$. Se consideran sistemas de May aleatorios y estructuralmente simétricos.

En la Figura (1.16) se puede notar una gran compatibilidad para los valores $C_1 = \sigma_1 = 0.2$, ya que σ es lo suficientemente chico en (A) para generar poca desviación, y por el contrario para (B) la C es suficientemente chica para generar gran desviación. Esto contrasta completamente con el segundo caso de la Figura (1.17) para $C_2 = \sigma_2 = 0.6$ en donde se percibe una gran desviación en (A) debido a que σ ha aumentado su valor mientras que en su caso homólogo (B) se ajusta cada vez más a las matrices de May puramente aleatorias a medida que C va aumentando. De la Figura (1.17 A) se puede notar el gran peso que ejerce la fuerza promedio de las interacciones, pues independientemente de la C que le toque ya existe un gran porcentaje de sistemas inestables que emergen mucho antes del parámetro de transición de May.

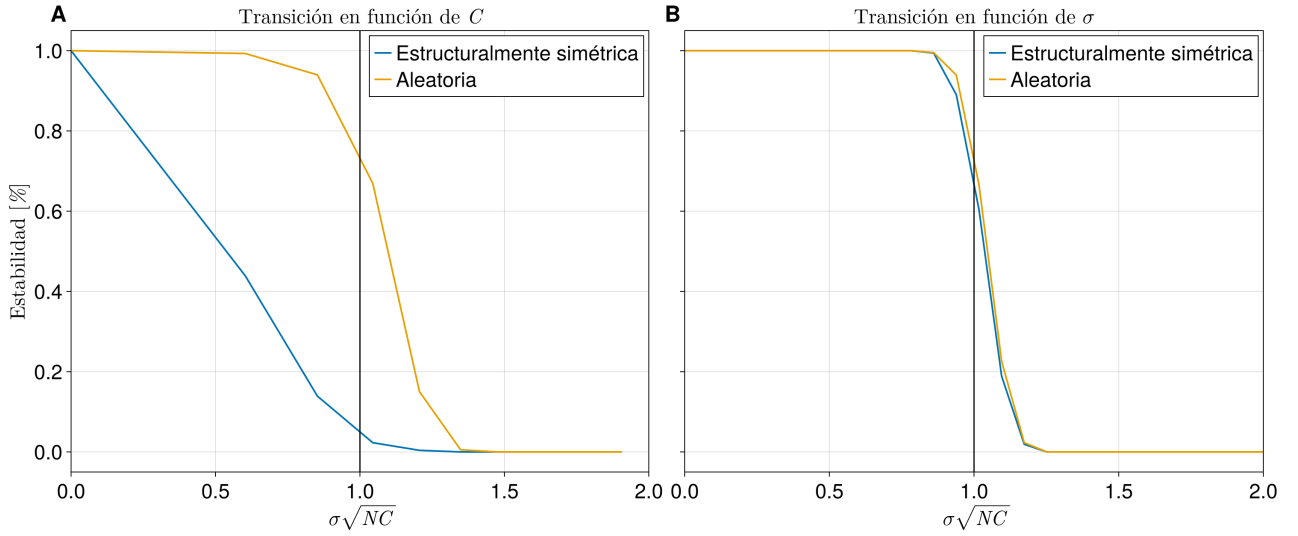


Figura 1.17: Re-escalamiento del eje x para visualizar las transiciones de la conectancia C y la fuerza promedio de las interacciones σ . Para este caso particular se escogió $\sigma = C = 0.6$. A diferencia del caso anterior, se logra apreciar la desviación que ocurre en (A) cuando σ se va acercando a 1.0.

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] Vyacheslav L Girko. “Circular law”. En: *Theory of Probability & Its Applications* 29.4 (1985), págs. 694-706.
- [9] Morris W Hirsch, Stephen Smale y Robert L Devaney. *Differential equations, dynamical systems, and an introduction to chaos*. Academic press, 2013.
- [10] Robert May y Angela R McLean. *Theoretical ecology: principles and applications*. OUP Oxford, 2007.
- [11] Robert M May. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton university press, 2019.
- [12] Robert M May. “Will a large complex system be stable?” En: *Nature* 238.5364 (1972), págs. 413-414.
- [13] Mark Newman. *Networks*. Oxford university press, 2018.
- [14] Márton Pósfai y Albert-László Barabási. *Network science*. Vol. 3. Citeseer, 2016.
- [15] Benjamin A Stickler y Ewald Schachinger. *Basic concepts in computational physics*. Springer, 2016.