



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

CONDICIONES DE ESTABILIDAD EN LOS SISTEMAS 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

<b>Agradecimientos</b>	<b>III</b>
<b>Resumen</b>	<b>V</b>
<b>Introducción</b>	<b>XVII</b>
<b>1. ¿Será estable un gran sistema complejo?</b>	<b>1</b>
1.1. Antecedentes . . . . .	1
1.2. Planteamiento del problema . . . . .	5
<b>2. Generalizando al sistema de Lotka-Volterra</b>	<b>7</b>
2.1. Sistema de especies en competencia. . . . .	7
2.2. Caso particular para $N = 2$ . . . . .	8
2.3. Generalizando a $N \gg 1$ especies. . . . .	11
2.3.1. Red de incidencias . . . . .	14
2.3.2. Tipos de interacciones . . . . .	16
2.4. Jacobiana del sistema . . . . .	21
2.5. Estabilidad . . . . .	24
2.5.1. Distribución de valores propios . . . . .	26
2.5.2. Transición de May . . . . .	29
<b>3. Estabilidad del sistema de Lotka-Volterra generalizado</b>	<b>35</b>
3.1. Series de tiempo . . . . .	36
3.1.1. Puntos fijos . . . . .	38
3.2. Matriz Jacobiana . . . . .	39
3.3. Leyes Circulares . . . . .	42
3.3.1. Análisis para $N = 50$ . . . . .	44
3.4. Transiciones de estabilidad . . . . .	48
3.4.1. Para $N = 100$ . . . . .	50
3.4.2. Para $N = 50$ . . . . .	56

3.4.3. Para $N = 25$	57
3.5. Un acercamiento al parámetro crítico	59
3.5.1. Discusión	62
3.6. Conclusiones	66
<b>4. Apéndices</b>	<b>67</b>
4.1. Solución de la ecuación logística	67
4.2. Solución del sistema presa-depredador	68
4.3. Algoritmos y códigos	70
4.3.1. Códigos para generar imágenes	70
4.3.1.1. Espacios fase	70
4.3.1.2. Visualización de redes	70
4.3.2. Integradores	74
4.3.2.1. Método de Euler	74
4.3.2.2. Método de Runge-Kutta 4	75
4.3.3. Redes aleatorias	76
4.3.3.1. Red de incidencias	78
4.3.4. Integración del sistema	78
4.3.5. Jacobiano del sistema	81

# Índice de figuras

1.	Espacios fase con valores propios reales. . . . .	XVIII
2.	Espacios fase con valores propios complejos. . . . .	XVIII
3.	Ecuación logística con una tasa de crecimiento $r = 2$ y una capacidad de carga $K = 10$ . <b>A)</b> Se muestra su linea fase con sus puntos de equilibrio y sus respectivas estabilidades, donde el 0 es repulsor y el 10 es atractor. <b>(B)</b> Solución de la ecuación logística para las condiciones iniciales: $N_1 = 0.01$ , $N_2 = 15$ , y $N_3 = -0.1$ ; se aprecia otra perspectiva de la estabilidad de los puntos fijos. . . . .	XX
4.	(A) Serie de tiempo del sistema presa-depredador con $\alpha = 1$ , $\beta = 2$ , $\gamma = 2$ y $\delta = 1$ . Bajo esta configuración la población de las presas se mantiene predominante sobre la población de depredadores. (B) Serie de tiempo del sistema presa-depredador con $\alpha = 2$ , $\beta = 1$ , $\gamma = 1$ y $\delta = 2$ . En este escenario la población de depredadores se mantiene predominante frente a la población de presas. . . . .	XXII
5.	(A) Curvas de nivel utilizando la solución analítica (4.2). (B) Espacio fase generado a partir de las ecuaciones de (3). . . . .	XXII
1.1.	Transiciones de estabilidad con sistemas de May. (A) Para la conectancia variable y fijando $\sigma = 0.3$ . (B) Para la fuerza de interacción promedio variable y fijando $C = 0.3$ . . . . .	4
2.1.	Campo vectorial de las soluciones del sistema (2.3) de dos especies. . . . .	9
2.2.	Red de Karate de Zachary . . . . .	11
2.3.	Red no dirigida de 10 nodos. . . . .	12
2.4.	Red dirigida de 10 nodos. . . . .	13
2.5.	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 $\sigma = 0.2$ . . . . .	16
2.6.	Sistema de Lotka-Volterra con interacciones de cooperación dados por las ecuaciones (2.10). Tasas de crecimiento y capacidades de carga: $r_x = K_x = 2$ y $r_y = K_y = 3$ . <b>A)</b> Series de tiempo del sistema para las especies $x(t)$ y $y(t)$ bajo la condición inicial (1, 2). <b>(B)</b> Espacio fase del sistema con sus puntos fijos asociados, se muestra solamente un único punto fijo estable. . . . .	19

2.7. Series de tiempo para las interacciones comensalismo, amensalismo y depredación. <b>(A)</b> Para el comensalismo se definió $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = -\frac{1}{2}$ . <b>(B)</b> Para el amensalismo se consideró $\alpha_{21} = 0$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$ <b>(C)</b> Para la depredación se consideró $\alpha_{21} = -1$ y $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$	20
2.8. Distribución de valores propios que cumplen la Ley Circular de May. Para ambos sistemas se consideró $N = 100$ , una distribución normal centrada en $\mu = 0$ y con $\sigma = 0.2$ para una conectancia $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$ . <b>(A)</b> Considerando una matriz de interacciones estructuralmente simétrica. <b>(B)</b> Considerando una matriz de interacciones puramente aleatoria.	27
2.9. Ley Elíptica de Allesina. Ambos sistemas son de tamaño $N = 100$ . Se consideró una conectancia $C = 0.12$ con matrices estructuralmente simétricas. <b>(A)</b> 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>(B)</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.	28
2.10. 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.	29
2.11. Estabilidad de May de la figura (2.10) en función de $C$ con escala $\log_{10}$ .	30
2.12. Transición de May puramente aleatoria vs estructuralmente simétrica. <b>(A)</b> Se considera para $\sigma = 0.2$ <b>(B)</b> Se considera para $\sigma = 0.6$ .	30
2.13. Transición de estabilidad en función de $\sigma$ <b>(A)</b> Se considera para una familia de conectancias $\tilde{C}$ y una partición equiespaciada de 100 valores de $\sigma$ entre 0 y 1. Se consideran 3000 simulaciones por cada valor de $\sigma$ y se contabilizan los sistemas estables con base en la parte real de los valores propios de cada simulación. <b>(B)</b> Caso particular para $C = 0.1$ ; se consideran las diferencias entre la matriz de May estructuralmente simétrica y la matriz puramente aleatoria.	31
2.14. 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 $C = 0.6$ .	32
2.15. Re-escalamiento del eje $x$ para visualizar las transiciones de la conectancia $C$ y la fuerza promedio de las interacciones $\sigma$ . Para este caso particular se escogió $\sigma = C = 0.2$ . Se consideran sistemas de May aleatorios y estructuralmente simétricos.	32

2.16. Re-escalamiento del eje $x$ para visualizar las transiciones de la conectancia $C$ y la fuerza promedio de las interacciones $\sigma$ . 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 $\sigma$ se va acercando a 1.0. . . . .	33
3.1. Series de tiempo para el sistema de competencia de especies. Se emplea una matriz de incidencias para $N = 100$ cuyas entradas vienen de una distribución uniforme del intervalo $[0, 1]$ . Se considera a la red completa con $p = 1.0$ , es decir, con el número máximo de enlaces posibles. En este caso la dinámica no sobrepasa la capacidad de carga puesto que las 100 especies se encuentran compitiendo y obedeciendo el comportamiento logístico que se muestra en (2.9). . . . .	36
3.2. (A) Series de tiempo del sistema de Lotka-Volterra generalizado asociada a una matriz de incidencias de $N = 100$ , con $\sigma = 0.2$ y $p = 0.35$ . (B) Series de tiempo para el sistema de Lotka-Volterra generalizado asociada a una matriz de incidencias de $N = 100$ nodos con $\sigma = 0.2$ y $p = 0.5$ . . . . .	37
3.3. Distribuciones de diagonales de cada matriz Jacobiana antes considerada considerando para $N = 100$ , $\sigma = 0.2$ y $p \in \{0.3, 0.4, 0.5, 0.6\}$ . . . . .	41
3.4. Distribución de valores propios para el conjunto de Jacobianas antes consideradas con los parámetros $N = 100$ , $\sigma = 0.2$ y $p \in \{0.3, 0.4, 0.5, 0.6\}$ . . . . .	42
3.5. Distribución de valores propios del sistema generalizado para $N = 100$ , $\sigma = 0.2$ y $p = 0.6$ . Se consideran $N$ Leyes Circulares cuyo centro y radio es cada valor de la diagonal de la matriz Jacobiana asociada. . . . .	43
3.6. Caso particular de la Figura (3.5) para el valor de la diagonal $\alpha_{ii} = 32.46 \in \mathcal{J}$ . . . . .	43
3.7. (A) Distribución de valores propios de 100 jacobianos para el caso $\sigma = 0.5$ , $p = 0.5$ . Se agrega una ley circular correspondiente al valor medio de la distribución de diagonales. (B) Relación entre la parte real de los valores propios con las diagonales de los Jacobianos considerados. . . . .	45
3.8. (A) Ajuste lineal de la relación entre las medias de las $Re(\bar{\lambda})$ con las medias de las $d(\sigma_i, p_j)$ de las Jacobianas del sistema. (B) Ajuste lineal de la relación entre las medianas $Re(\bar{\lambda})$ con las medianas de las $d(\sigma_i, p_j)$ de las Jacobianas del sistema. (C) Ajuste lineal de la relación entre las modas de $Re(\bar{\lambda})$ con las modas de las $d(\sigma_i, p_j)$ de los Jacobianas del sistema. . . . .	46
3.9. Coeficientes de correlación en función de $\sigma$ y $p$ . Cada uno de los 78 coeficientes corresponde para un conjunto $\sigma_i$ y $p_j$ de simulaciones según la Tabla (3.1). . . . .	47
3.10. Relación entre cantidades de la simulación 11, caso con $\sigma = 0.2$ y $p = 0.1$ . . . . .	47

3.11. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado en función de la probabilidad de conectividad para $N = 100$ . . . . .	50
3.12. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado en función de la probabilidad con escala logarítmica para $N = 100$ . . . . .	51
3.13. Sistema inestable que no cumple con la relación (3.6) . . . . .	51
3.14. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra generalizados con $\Lambda$ aleatoria y estructuralmente simétrica. . . . .	52
3.15. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de $p$ con matrices aleatorias. . . . .	53
3.16. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de $p$ con matrices estructuralmente simétricas. . . . .	53
3.17. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la fuerza de interacción promedio para $N = 100$ . . . . .	54
3.18. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra generalizados en función de $\sigma$ con $\Lambda$ aleatoria y estructuralmente simétrica. . . . .	55
3.19. Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de $\sigma$ con matrices aleatorias y estructuralmente simétricas. . . . .	55
3.20. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la probabilidad de conectividad para $N = 50$ . . . . .	56
3.21. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la fuerza de interacción para $N = 50$ . . . . .	57
3.22. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la probabilidad de conectividad para $N = 25$ . . . . .	57
3.23. Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado en función de la fuerza de interacción para $N = 25$ . . . . .	58
 4.1. Ecuación logística con una tasa de crecimiento $r = 2$ y una capacidad de carga $K = 10$ , se grafica para las mismas condiciones iniciales; <b>(A)</b> Solución analítica. <b>(B)</b> Solución numérica. . . . .	68
4.2. <b>(A)</b> Curvas de nivel utilizando la solución analítica (4.2). <b>(B)</b> Espacio fase generado a partir de las ecuaciones de (3). . . . .	69
4.3. En ambos ejemplos se integró para $t \in [0, 20]$ con un paso de integración de $h = 0.01$ . <b>(A)</b> Integración del sistema (3) con RK4. <b>(B)</b> Integración del sistema (3) con Euler. .	69

# Índice de tablas

3.1. Cantidad de archivos generados para el banco de Diagonales y Jacobianos considerando $N = 50$ . A partir de $\sigma = 0.6$ en adelante, los tiempos de compilación fueron muy prolongados por lo que no se obtuvieron los 10 archivos respectivos a diferencia de los valores promedio anteriores. . . . .	44
3.2. Cantidad de simulaciones realizadas por cada $N$ y para cada elemento de la partición definida. . . . .	49



# List of Algorithms

1.	Generación de gráficas de espacios fase de $2 \times 2$ con eigenvalores reales usando CairoMakie.	71
2.	Redes y sus representaciones visuales . . . . .	72
3.	Método de Euler generalizado . . . . .	74
4.	Método de Runge-Kutta 4 . . . . .	75
5.	Parejas de números aleatorios. . . . .	76
6.	Red aleatoria dirigida y no dirigida . . . . .	77
7.	Red de incidencias . . . . .	78
8.	Integración del sistema Lotka-Volterra . . . . .	80
9.	Jacobiano del sistema de Lotka-Volterra generalizado: Matriz de interacciones. . . . .	82



# Introducción

## De lo simple a lo complejo

Durante la formación en Física, es fundamental el uso constante de ecuaciones diferenciales. Particularmente es obligado abordar el tema de los sistemas lineales de ecuaciones diferenciales ordinarias, con el objetivo de explorar en un primer nivel el comportamiento de diversos fenómenos que dependen del tiempo y de las cantidades que intervienen. Este constante ejercicio ayuda al individuo a modelar sistemas que van desde la resolución del oscilador armónico simple hasta cuestiones más complejas como las que se verán en esta tesis.

Un sistema lineal de ecuaciones diferenciales ordinarias consiste en una función vectorial  $\mathbf{G} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  lineal y diferenciable tal que cumple  $\dot{\mathbf{X}} = \mathbf{G}(X)$ <sup>1</sup>; al ser lineal es oportuno poder expresar el sistema en términos de una multiplicación de una matriz cuadrada  $A \in M_n(\mathbb{R})$  por un vector columna que contiene las funciones lineales de  $\mathbf{G}$  [9]

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \underbrace{a_{11}x_1(t) + \cdots + a_{1n}x_n(t)}_{g_1(X)} \\ &\vdots \quad \vdots \quad \vdots \quad \vdots \\ \dot{x}_n &= \underbrace{a_{n1}x_1(t) + \cdots + a_{nn}x_n(t)}_{g_n(X)} \end{aligned} \iff \begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \vdots \\ \dot{x}_n \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} a_{11} & \cdots & a_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix}}_A \underbrace{\begin{pmatrix} x_1(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{pmatrix}}_{X(t)}$$

Las constantes de la matriz  $a_{ij} \in A$  son coeficientes que describen las interacciones del sistema, mismas que serán responsables de su dinámica, es decir, de la manera en que evolucionará el sistema dependiendo del tiempo y de sus condiciones iniciales. Es conveniente poder contar con esta matriz ya que por si sola brinda información relacionada con la estabilidad del sistema sin la necesidad de llegar a su solución analítica. Para ahondar en el tema de la estabilidad es necesario conocer los *puntos fijos* del sistema.

También llamados *puntos de equilibrio* son aquellos en donde la función vectorial  $\mathbf{G}$  se hace cero, lo que indica que la dinámica del sistema se mantiene constante o simplemente no cambia. Aunque

---

<sup>1</sup>considerando que  $X(t) \in \mathbb{R}^n$

existe una clasificación, éstos se engloban en dos tipos importantes: puntos de equilibrio *estables* e *inestables*. Esto significa que de acuerdo con las condiciones iniciales del sistema, sus soluciones van a converger o diverger de estos *puntos críticos*. Para poder determinar la estabilidad de estos sistemas, únicamente bastará con saber el signo de los valores propios de la matriz  $A$  y se sabrá que mientras todos tengan parte real negativa el sistema será estable, de lo contrario será inestable [9].

Es bien conocido que para sistemas de dos y tres ecuaciones se encuentra disponible el espacio fase, el cual es útil como herramienta didáctica para visualizar como son los diferentes tipos de puntos de equilibrio, así como para visualizar cómo se comportan las soluciones del sistema. Para valores propios reales se tienen las siguientes opciones

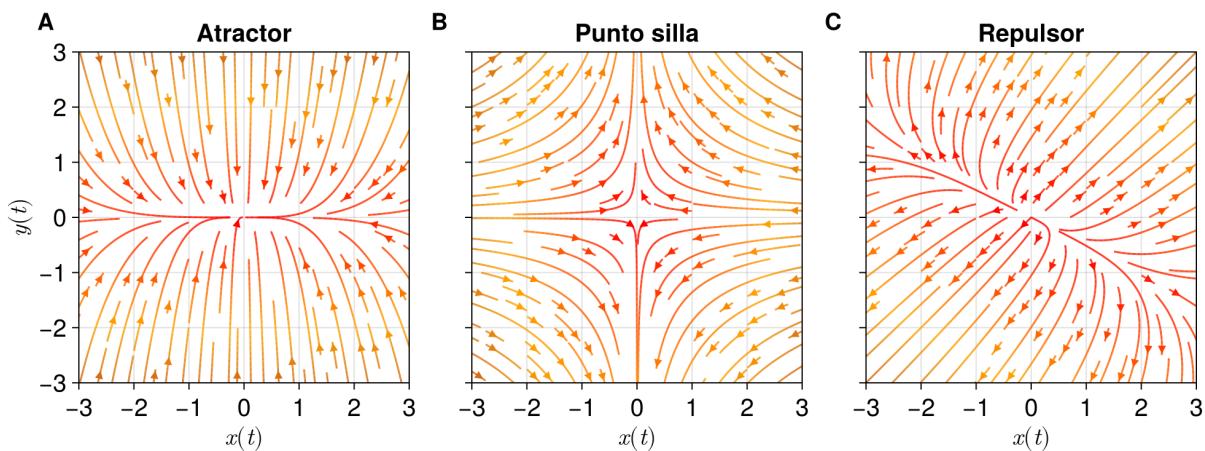


Figura 1: Espacios fase con valores propios reales.

Y para los valores propios complejos se tienen estas otras opciones.

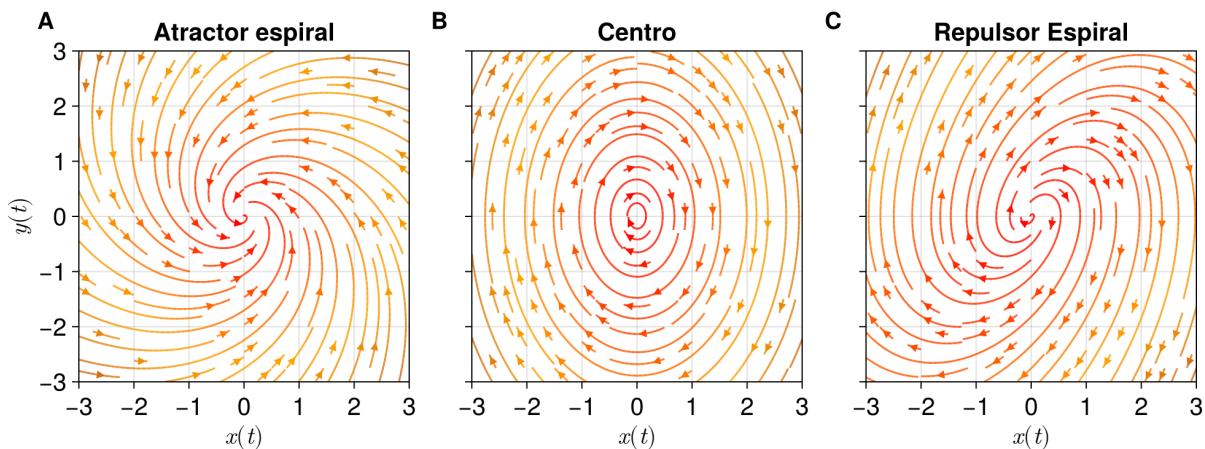


Figura 2: Espacios fase con valores propios complejos.

Por ahora es importante tener una concepción visual de la dinámica de los sistemas dinámicos lineales, ya que eventualmente se revisarán para  $N \gg 1$  en donde es imposible entender la estabilidad en

términos de su espacio fase debido a su dimensión. Únicamente atractores (puntos estables), repulsores y puntos silla (puntos intestables) son los que se tomarán en cuenta en esta tesis; los centros se descartarán por completo. Como se ha mencionado, el signo de los valores propios de la matriz a analizar determina la estabilidad del sistema, mientras tengan parte real negativa se puede asegurar que es estable; y si existe al menos un valor propio positivo eventualmente el sistema se hará inestable. Para más detalles de esta clasificación, ahondar en el tercer capítulo de [9].

Algo sumamente especial de los sistemas lineales es que cumplen el *principio de superposición* que dicta que una solución y la suma de soluciones del sistema también es solución. Esto implica que los sistemas lineales son simples de describir, pues basta con determinar una sola solución para conocer gran parte de su dinámica. Esto no ocurre del mismo modo con aquellos sistemas que no son lineales y que generalmente son los más interesantes. Como lo dice su nombre, éstos sistemas están constituidos por ecuaciones no lineales que en general no tienen solución única<sup>2</sup> o inclusive podrían no tener solución analítica, y aún más complejo si se considera el ensamble de ecuaciones.

Gran cantidad de fenómenos en la naturaleza se modelan a partir de sistemas no lineales, y todos ellos comparten la característica de que la suma de sus componentes es mucho más que por sí solas e individuales. La red de neuronas en un cerebro es capaz de generar procesos de donde emerge la conciencia, algo que no puede describir una neurona por sí sola. La gran cantidad de variables que intervienen en el desarrollo y evolución de un huracán es tal que lo hacen realidad, es debido al acoplamiento de éstas que hacen emerger tal fenómeno.

En esta ocasión y para esta tesis se estará hablando de poblaciones sin especificar su tipo, se deja al lector la libertad de pensar en los actores protagónicos de estas poblaciones<sup>3</sup>. Para hablar de dinámica poblacional conviene recordar un poco sus bases. Teóricamente se comienza a indagar este tema por medio de la siguiente ecuación diferencial

$$\frac{dP(t)}{dt} = rP(t) \quad (1)$$

Lo que representa es la velocidad de crecimiento de una cantidad  $P(t)$  que será proporcional a su tamaño actual. El factor de proporcionalidad viene dada por una tasa de crecimiento  $r \in \mathbb{R}^+$ . Bien se sabe que la solución a esta ecuación es

$$P(t) = ke^{rt}, \quad \text{con } k \in \mathbb{R}$$

---

<sup>2</sup>Y si las tienen es bajo ciertas condiciones. Ver Teorema de Picard-Lindelöf [5]

<sup>3</sup>Los trabajos en los que se sostiene esta tesis están enfocados en dinámica de poblaciones en el contexto ecológico.

Pero esta es solo una interpretación de varias que puedan existir.

Aunque se pueda asumir que para cierto periodo el crecimiento de una población puede darse de manera exponencial, la realidad es que ninguna cantidad observable crece de tal forma para cuando  $t \rightarrow \infty$ . Para ello existe una ecuación conocida como *Modelo Logístico* utilizado ampliamente en dinámica poblacional, propagación de enfermedades y sistemas que presenten un crecimiento limitado por recursos

$$\frac{dP}{dt} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) \quad (2)$$

este modelo es considerado no lineal por su término cuadrático y es tomado como base para la formación de modelos más elaborados. Tiene un término  $K$  que es conocido como la *capacidad de carga* del sistema, y representa el límite de crecimiento que soporta el mismo de modo que las soluciones (independientemente de la condición inicial que se tome) siempre tienden a esta  $K$ . Explorando los puntos críticos, el lector podrá comprobar que son para  $P_1 = 0$  y para  $P_2 = K$ , de modo que el primero es un repulsor y el segundo es un atractor. Por medio de líneas fase y series de tiempo es que se puede comprobar lo anterior<sup>4</sup>

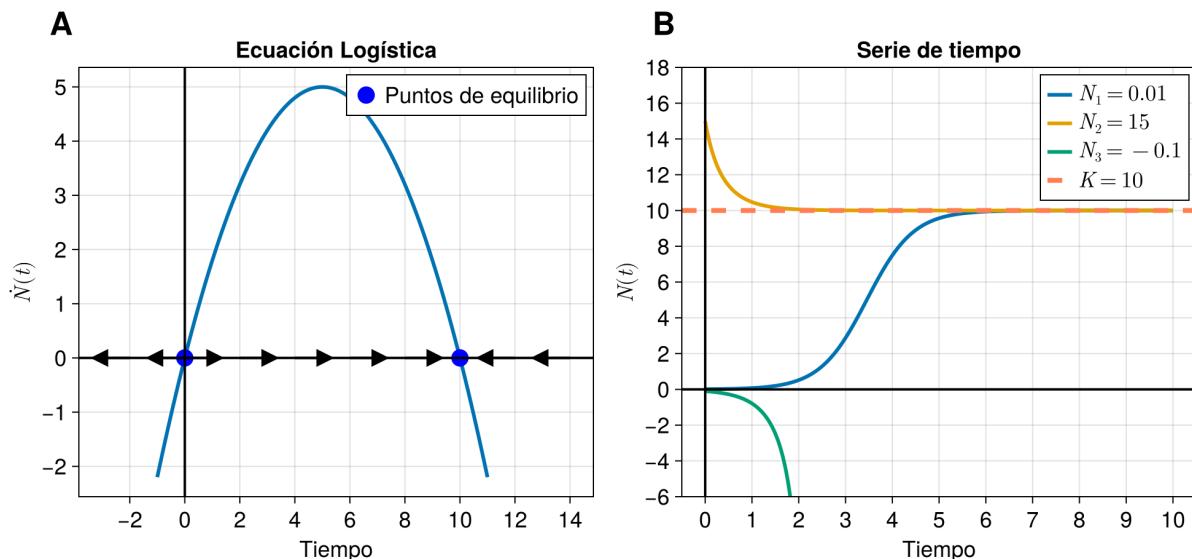


Figura 3: Ecuación logística con una tasa de crecimiento  $r = 2$  y una capacidad de carga  $K = 10$ . **A)** Se muestra su linea fase con sus puntos de equilibrio y sus respectivas estabilidades, donde el 0 es repulsor y el 10 es atractor. **(B)** Solución de la ecuación logística para las condiciones iniciales:  $N_1 = 0.01$ ,  $N_2 = 15$ , y  $N_3 = -0.1$ ; se aprecia otra perspectiva de la estabilidad de los puntos fijos.

<sup>4</sup>En la sección (4.1) se puede consultar la solución de la ecuación logística.

Sin embargo este modelo es para describir la dinámica de una sola población, para poder extender la relación a dos especies y de ahí hasta  $N$  se sugieren los modelos de presa-depredador definidos bajo el siguiente sistema

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xy \\ \frac{dy}{dt} &= \delta xy - \gamma y\end{aligned}\tag{3}$$

En este sistema  $x(t)$  corresponde con la especie de presas y  $y(t)$  es la especie depredadora;  $\alpha$  corresponde con la tasa de crecimiento de las presas en ausencia de depredadores,  $\beta$  es la tasa de depredación y corresponde con la cantidad de presas cazadas,  $\delta$  es la tasa de crecimiento de los depredadores a causa del consumo de las presas y  $\gamma$  es la tasa de mortalidad de los depredadores en ausencia de presas. La especie presa  $x(t)$  crece a diferentes ritmos en el tiempo aún con su tasa de crecimiento  $\alpha$  constante, esto debido a que se ve frenada en función de como crecen los depredadores  $y(t)$  que van disminuyendo su población. Al mismo tiempo, los depredadores  $y(t)$  irán creciendo conforme el número de presas disminuya, pero en algún punto el su cantidad disminuirá tanto que no satisfará la demanda de consumo de los depredadores y por lo tanto esta insuficiencia los hará disminuir<sup>5</sup>.

Los ritmos de crecimiento de ambas especies vendrá dictada por los coeficientes de interacción y ciertas combinaciones de éstos hace la predominancia de una de las dos especies. En concreto  $\beta$  y  $\gamma$  ayudan a que las presas predominen en cantidad mientras que  $\alpha$  y  $\delta$  hacen el mismo papel pero con los depredadores. Para el primer caso  $\beta > \alpha$  y  $\gamma > \delta$ , provoca que exista una alta tasa de depredación con respecto de la natalidad de las presas, significa que hay mucho consumo de presas aún cuando no existan tantas y aunado con el hecho de que se tiene una alta tasa de mortalidad por ausencia de presas hace que disminuya drásticamente el número de depredadores. Esto permite que mientras los depredadores se ven en crisis de población, las presas puedan reproducirse con libertad y sin estar en constante asecho. Finalmente cuando la población de presas se restablece permite que los depredadores también lo hagan y vuelvan a reiniciar el ciclo.

En cambio para que los depredadores puedan predominar en su población solo hay que invertir las desigualdades propuestas y observar que una alta natalidad de presas y un índice de depredación mayor a la mortalidad de los depredadores hace que se mantengan en mayor abundancia que las presas. En la Figura (4) se aprecian ambos comportamientos antes descritos: Para la gráfica (**A**) se cumple el primer caso en donde  $\alpha < \beta$  y  $\delta < \gamma$  y se observa como las presas predominan en población frente a los depredadores mientras que en la gráfica (**B**) se cumple el segundo caso  $\alpha > \beta$  y  $\delta > \gamma$  confirmando que los depredadores predominan sobre las presas en su población.

---

<sup>5</sup>En la sección (4.2) se puede consultar la solución implícita de este sistema.

Este puede ser uno de múltiples comportamientos, aún pueden existir más combinaciones de los coeficientes que den lugar a otros escenarios.

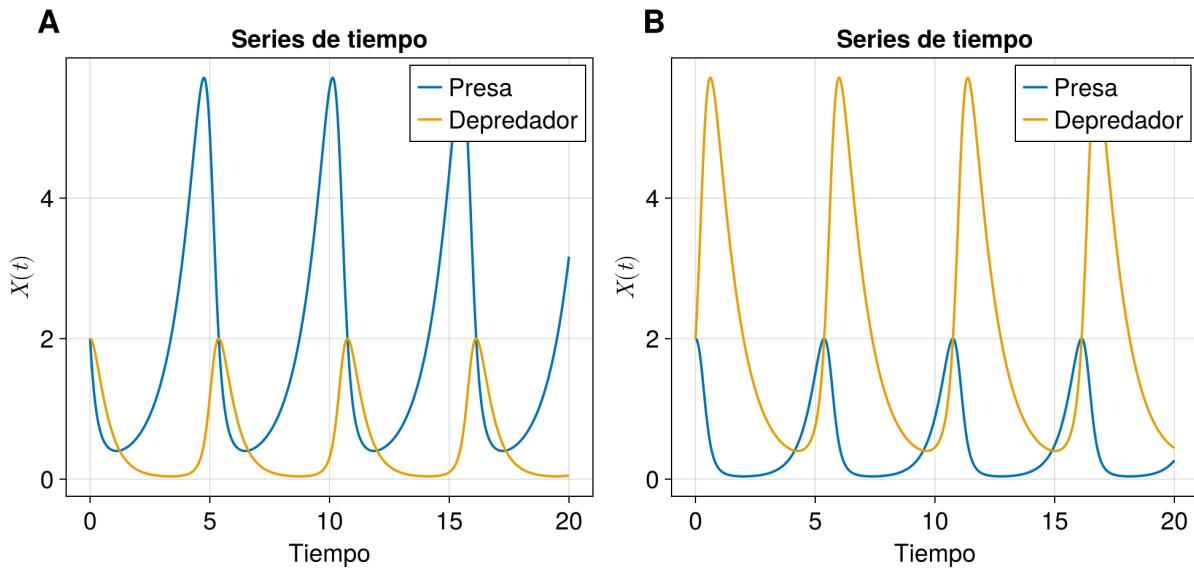


Figura 4: (A) Serie de tiempo del sistema presa-depredador con  $\alpha = 1$ ,  $\beta = 2$ ,  $\gamma = 2$  y  $\delta = 1$ . Bajo esta configuración la población de las presas se mantiene predominante sobre la población de depredadores. (B) Serie de tiempo del sistema presa-depredador con  $\alpha = 2$ ,  $\beta = 1$ ,  $\gamma = 1$  y  $\delta = 2$ . En este escenario la población de depredadores se mantiene predominante frente a la población de presas.

Para una revisión más extensa de este sistema se recomienda consultar el capítulo 8 de [9].

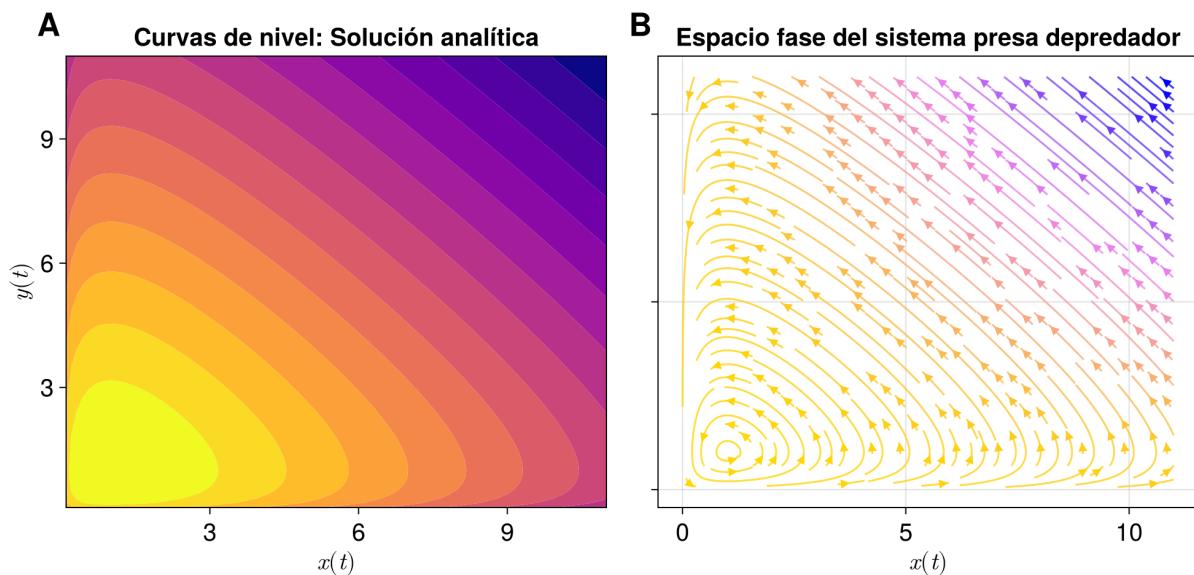


Figura 5: (A) Curvas de nivel utilizando la solución analítica (4.2). (B) Espacio fase generado a partir de las ecuaciones de (3).

Este breve análisis sobre los coeficientes del sistema ha servido para mostrar su importancia y que prácticamente son los elementos (junto con las condiciones iniciales) que gobiernan la dinámica de los sistemas, pues es la magnitud y configuración de los mismos lo que genera diferentes escenarios de crecimientos (ver Figura (5)).

## Introducción al modelo especies en competencia

El sistema de presa-depredador se puede extender al realizar una combinación sutil con la ecuación logística (2), es decir, es agregarle una capacidad de carga y la premisa de que ahora no hay especies que depredan y que son depredadas<sup>6</sup> sino que ahora las especies compiten por los recursos disponibles de un ambiente. Este es el conocido *sistema de competencia de especies* o de Lotka-Volterra de competencia

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x \left(1 - \frac{x}{k_1}\right) - \beta xy \\ \frac{dy}{dt} &= \gamma y \left(1 - \frac{y}{k_2}\right) - \delta xy\end{aligned}\tag{4}$$

Este sistema de ecuaciones aumenta el número de términos no lineales con respecto del presa depredador, teniendo  $x^2$  y  $xy$  (para el caso de  $\dot{x}$ ) por lo que también aumenta la complejidad al quererlo resolver de forma analítica<sup>7</sup>; la solución y análisis de este sistema también se puede hallar en [9]. A consideración de este autor, esta es la forma más simple de visualizar este sistema. La descripción de “competencia” es solamente una de las interacciones posibles del sistema, en el desarrollo de esta tesis se verá que hay otras interacciones posibles que enriquecen la dinámica del sistema y producen escenarios interesantes de analizar.

Como es de esperar, la forma de modelar los sistemas y resolverlos será por medio de integración numérica y muchas herramientas computacionales que se irán describiendo en los apéndices/anexos<sup>8</sup>. Como método de integración numérica se utilizará *Runge-Kutta* de orden 4 por su precisión; aunque es sabido que el coste computacional es mayor que con otros métodos como Euler, se prefiere asumirlo con tal de tener la mayor precisión posible, pues se sabe que en sistemas no lineales se encuentra muy presente la sensibilidad ante pequeñas perturbaciones, entonces se requiere tener el error mínimo posible.

En [15] se pueden consultar la deducción y aplicación de los métodos de Euler y RK4, particularmente las reglas de correspondencia que siguen son

$$y_{n+1} = y_n + h f(y_n, t_n) + O(h^2)\tag{5}$$

---

<sup>6</sup>Aunque más adelante se verá que si existe una configuración presa-depredador en este sistema.

<sup>7</sup>Si es que tiene solución.

<sup>8</sup>Checar esto bien.

para Euler mientras que RK4 obedece la siguiente correspondencia

$$\begin{aligned}
 Y_1 &= y_n \\
 Y_2 &= y_n + \frac{h}{2} f(Y_1, t_n) \\
 Y_3 &= y_n + \frac{h}{2} f\left(Y_2, t_n + \frac{h}{2}\right) \\
 Y_4 &= y_n + h f\left(Y_3, t_n + \frac{h}{2}\right) \\
 y_{n+1} &= y_n + \frac{h}{6} \left[ f(Y_1, t_n) + 2f\left(Y_2, t_n + \frac{h}{2}\right) + 2f\left(Y_3, t_n + \frac{h}{2}\right) + f(Y_4, t_n) \right] + O(h^5)
 \end{aligned} \tag{6}$$

Para mostrar la diferencia de precisión y la preferencia sobre RK4, se encomienda revisar la Figura (4.3) que es una comparación de integrar el sistema (3) con el mismo paso de integración. Para finalizar esta introducción, se ha de mencionar que el trabajo se ha realizado bajo las librerías y lenguaje de programación **julia**, por lo que se de invita al lector a emprender un viaje hacia el tratado y análisis de un gran sistema complejo mientras se aprende algo de código en este lenguaje de programación.

# Capítulo 1

## ¿Será estable un gran sistema complejo?

Dentro del marco de los sistemas complejos se manejan varias ramas muy interesantes que le dan su esencia, desde los sistemas dinámicos discretos, dinámica no lineal, teoría de redes complejas, termodinámica fuera de equilibrio, modelos basados en agentes, entre otras. Cada una de ellas aporta un valioso contenido al sistema complejo que se quiera estudiar y analizar dependiendo de sus componentes. Delimitar el área de los sistemas complejos aún resulta una labor complicada debido a su gran *diversidad*, sin embargo, se sabe de la existencia de ciertas características que todo sistema complejo comparte. Los sistemas complejos cuentan con entes: *conectados*, *interdependientes*, *dependientes del camino*, *emergentes* entre otros. El presente trabajo tiene como propósito mostrar al lector cada una de estas características a través del sistema que se va a proponer como piedra angular.

Antes que nada, será necesario delimitar las áreas que intervendrán en la discusión constante de este texto. Se ocupará un *sistema dinámico no-lineal* bajo el soporte de una *red compleja*. Como se ha mencionado anteriormente la dinámica no lineal es la rama de los sistemas dinámicos continuos en donde el comportamiento del sistema no se rige por la suma de los comportamientos de sus descriptores, sino que el ensamble mismo genera un comportamiento que va más allá de ello. Por otro lado las redes complejas es la extensión de la *teoría de grafos* aplicada a escenarios comunes de la naturaleza y de la vida cotidiana, tales como redes ecológicas, redes sociales, redes comerciales etc. Su importancia radica en las propiedades que se le pueden extraer para interpretar información sobre la estructura de la red y de la red misma.

### 1.1. Antecedentes

Por primera vez en 1978, Robert May realizó un trabajo trascendente para los sistemas complejos en el ámbito de la estabilidad [12], si se considera una red ecológica en la que participan  $N \gg 1$  especies,

la pregunta central es ¿de qué dependerá de que dicho sistema pueda ser estable o no? esta pregunta pretende indagar las condiciones que hacen que el sistema sea estable; en términos matemáticos se refiere a que exista una tendencia hacia un atractor global, donde convergen todas las soluciones. En otras palabras, cómo deben ser los parámetros que gobiernan al sistema y que hacen que las poblaciones que lo constituyen se estabilicen al cabo de cierto tiempo y que además sean resistentes ante perturbaciones externas. Para definir estas redes ecológicas, primero May define un sistema no lineal de carácter

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

Donde  $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  son las ecuaciones no lineales que constituyen la dinámica de cada población del sistema y  $X(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$  son las poblaciones en sí. Usando teoría de perturbaciones [11], se quiere explorar que sucede alrededor de un punto crítico:  $\mathbf{F}(X^*(t)) = \vec{0}$  y para ello se tiene la ecuación

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

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

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

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

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

donde  $A$  es una matriz cuadrada a la que May denomina como *community matrix*<sup>1</sup> y sus elementos son tal que  $a_{ij} = \left. \frac{\partial f_i(X)}{\partial X_j} \right|_{X^*}$  con  $f_i \in \mathbf{F}$ . Esta es una forma de ver al sistema de manera local alrededor del punto de equilibrio, realizar esta aproximación es definir un plano tangente en  $X^*$  y así tener la capacidad de poder investigar que sucede aquí, en términos de la dinámica y estabilidad. El gran beneficio de este ejercicio es que permite explorar el sistema que es no lineal de forma local alrededor de un punto crítico, bajo la dirección de un sistema que si es lineal y que es más fácil de manipular. Al resolver este sistema lineal con la matriz  $A$ , se determinan sus valores propios y la siguiente solución

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

Donde los  $\lambda_j$  son el conjunto de valores propios de  $A$  y los  $\vec{v}_j$  sus vectores propios asociados. De esta ecuación se puede percibir que el signo de los valores propios es sustancial para que el sistema sea estable o no. Si todos ellos tienen parte real negativa, entonces será estable de lo contrario (con al menos uno que no lo sea) será inestable para  $t \rightarrow \infty$ . Es por esta razón que es sumamente importante

---

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

la matriz del sistema linealizado, pues no será necesario determinar cada vector propio asociado para ver el tipo de estabilidad de  $X^*$ , únicamente basta con evaluar el signo de los valores propios y concluir. Por esta razón May ha decidido concentrarse en estas matrices de interacción para analizar sus cualidades y propiedades, dejando de lado todo ese procedimiento para llegar a ellas.

Para ello, May propone una forma de definir estas matrices de interacción. Primeramente establece que los valores de la diagonal de  $A$  tienen que estar fijados a un número real  $-d$  ya que considera que estos valores fungen el papel de auto-regulación de cada una de las especies; si el sistema resulta estable o no, es importante que considere esta característica. Posteriormente, el resto de las entradas de la matriz  $a_{ij} \in A$  con  $i \neq j$  están sampleadas a partir de una distribución normal, centrada en  $\mu = 0$  y con desviación estándar  $\sigma$ . La regla para samplear cada entrada de la matriz se va a dar con base en un parámetro  $C$  al que denomina *conectancia*, en donde cada entrada de la matriz con  $i \neq j$  tiene una probabilidad  $C$  de conectarse y por lo tanto  $a_{ij} = x \in \mathcal{N}(0, \sigma)$ , y consecuentemente  $1 - C$  de no hacerlo  $a_{ij} = 0$ .

Al parámetro  $\sigma$  también se le conoce como fuerza de interacción promedio, y los valores de la distribución son los pesos de los enlaces entre especies. Estos parámetros, en conjunto con el número de entes interactuantes  $N$ : define la complejidad del sistema en términos de la estabilidad; habrá condiciones de  $C$  y de  $\sigma$  para los que el sistema sea estable y otras donde no lo será. Estas condiciones están bien estudiadas y definidas, y las conclusiones se pueden consultar en [12]. En próximos capítulos se mencionarán estas condiciones con cierta precisión.

Un primer resultado que presenta es para cuando uno de estos sistemas es estable, se visualiza que la distribución de valores propios en el plano complejo se ajusta adecuadamente a un círculo con centro y radio  $-d$ , tal y como esta definida la diagonal de la matriz de interacciones  $A$ . A este hallazgo se le conoce como *Ley Circular*, y en el caso de que el sistema no fuera estable entonces los valores propios se salen de este confinamiento, visualizando algunos de ellos con parte real positiva.

Ya que la estabilidad de los sistemas dados por las matrices de interacción de May dependen exclusivamente de los parámetros que las construyen ( $\sigma$ ,  $C$  y  $N$ ); existe un parámetro que relaciona los anteriores en uno y es capaz de definir un umbral de estabilidad. El parámetro que May propone en [12] se encuentra definido por la siguiente desigualdad

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

del que se puede obtener  $\sigma\sqrt{NC} < 1$ , considerando el caso  $d = 1$ .

Si se fijara la  $N$  y se variaran los otros dos parámetros, podrían haber diversos escenarios de estabilidad en concreto uno que dependa de la  $C$  (fijando  $\sigma$ ) y otro que dependa de  $\sigma$  (fijando  $C$ ). Sin embargo se irá viendo más adelante que entre más grande sea el sistema ( $N \gg 1$ ) es menos probable que existan escenarios estables, pues al ir aumentando el número de interacciones posibles entonces el sistema es cada vez más complejo de describir. Partiendo de cualquiera de las desigualdades mencionadas, si  $N \rightarrow L < \infty$ , para hallar escenarios  $\sigma$  favorables a sistemas estables se debe ajustar por lo menos  $C \propto \frac{1}{N}$  lo que sugiere que  $C$  será muy chica. Para hallar el caso  $C$  favorable, se ajusta la desigualdad así:  $C < (N\sigma^2)^{-1}$  y por consiguiente  $\sigma \propto \frac{1}{\sqrt{N}}$ .

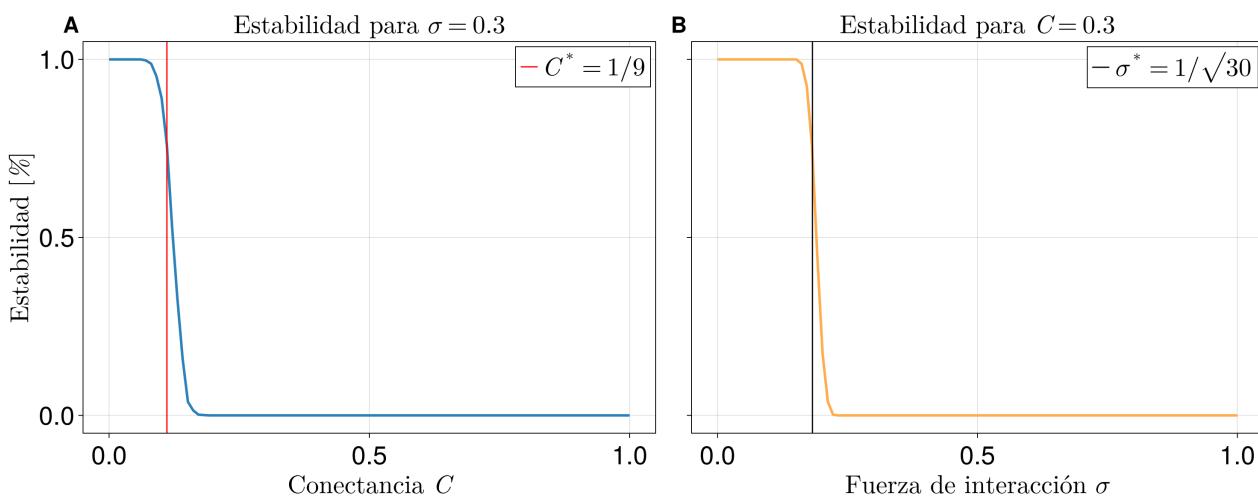


Figura 1.1: Transiciones de estabilidad con sistemas de May. (A) Para la conectancia variable y fijando  $\sigma = 0.3$ . (B) Para la fuerza de interacción promedio variable y fijando  $C = 0.3$ .

De aquí se puede observar que los puntos de transición toman el siguiente orden  $C^* < \sigma^*$ , es decir, que las transiciones en función  $C$  ocurren en general primero que las transiciones en función de  $\sigma$  lo cual comprueba el ejemplo dado por la Figura (1.1). En consecuencia, el régimen de estabilidad en función de  $C$  es más corto que en función de  $\sigma$ . Derivado de este breve análisis, May establece una última conclusión: un sistema será estable si existen pocas conexiones en la red y que las que existen tengan una fuerte interacción. En caso contrario, una red bien conectada podrá ser estable únicamente con interacciones débiles.

## 1.2. Planteamiento del problema

Partiendo del hecho de que May ha llegado a sus conclusiones considerando *a priori* sistemas lineales sin haber pasado necesariamente por el proceso de linealización, la misión de esta tesis es mostrar al lector una forma de construir estos sistemas no lineales, linealizarlos y llegar a un semejante de las matrices de May. Para ello se planea trabajar con el sistema de Lotka-Volterra generalizado [10]

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

mismo que describe la dinámica de las especies en términos de su población. Las  $r_i$  y  $K_i$  son las tasas de crecimiento y capacidades de carga provenientes de la ecuación logística (2), mientras que las  $\alpha_{ij}$  son las interacciones de las especies  $x_j$  con la especie  $x_i$ . Tal y como se mencionó en la introducción, este sistema puede ser más que de competencia, se le pueden agregar otras interacciones que enriquecen la dinámica resultante. Se considera construir para  $N \gg 1$ , por lo que es prácticamente imposible de resolver analíticamente, para ello se ocuparan algoritmos computacionales e integración numérica con intenciones de modelar y resolver.

Para ello se comenzará modelando las interacciones  $\alpha_{ij}$  del sistema; se va a construir una matriz a la que se denominará como *matriz de incidencias*, en ella se guardarán únicamente los coeficientes de interacción del sistema. Esta matriz es la representación matricial de una red [13], donde cada nodo representa una especie y los enlaces tienen asociado un peso, los  $\alpha_{ij}$  respectivamente. Una de las ventajas de esta matriz es que tiene la opción de tener diversas topologías de red, para este trabajo únicamente se ha considerado el modelo de *red aleatoria* de Erdős-Rényi [14]. En el siguiente capítulo se hablará con más detalle de su construcción, por ahora solo queda mencionar que esta matriz también es gobernada por 3 parámetros:  $p$ ,  $\sigma$  y  $N$ , el primero representando la probabilidad de relación entre especies, el segundo la magnitud de sus interacciones y el tercero el tamaño del sistema.

Habiendo introducido la propuesta para las interacciones de las ecuaciones de Lotka-Volterra generalizado y teniendo a disposición las herramientas computacionales para resolverlo, ¿cuál sería la conjetura a abordar? Para comenzar a hablar de estabilidad en primer lugar se debe de buscar un punto fijo de interés y evaluar si es estable o no. Mediante la integración numérica se pueden deducir las series de tiempo del sistema y explorar un poco su dinámica, visualizar si divergen o convergen a algo. La búsqueda de interés serán todos aquellos escenarios en donde las series de tiempo se estabilizan, dando a entender que el sistema asociado es estable en cierto punto fijo. En segundo lugar se buscará linealizar el sistema por medio de su matriz Jacobiana evaluada en el punto fijo (una vez que se haya determinado) y con ello confirmar su estabilidad en términos de sus valores propios.

En tercer lugar se explorarán las distribuciones de valores propios en el plano complejo de las matrices Jacobianas generadas y se realizará un análisis y comparación con respecto de la Ley Circular de May. El último lugar y más importante de todo este proceso, se buscará replicar los diagramas de estabilidad como los de la Figura (1.1) para observar las diferencias entre la estabilidad en los sistemas de May y el sistema de Lotka-Volterra generalizado; más importante de esto es ver cuales son las condiciones:  $p$ ,  $\sigma$  y  $N$  de la matriz de incidencias para los que se dan escenarios estables y si es que cumple con la desigualdad (1.1) o una modificación de esta misma.

Se resolverán las conjeturas para tres tamaños del sistema:  $N = 25, 50, 100$  variando condiciones en  $\sigma$  y  $p$  de las que ya se detallarán más adelante. Para cada parte de la conjetura se presentan las siguientes hipótesis:

1. La serie de tiempo de un sistema con cierta configuración  $\sigma$ ,  $p$  y  $N$  favorable en donde no divergen sus cantidades, presenta un punto fijo atractador y se le asocia al último valor  $N$ -dimensional de la serie.
2. Las matrices Jacobianas de los sistemas no-lineales presentan una diagonal heterogénea a diferencia de las matrices de May en donde se encuentran fijadas a  $-d$ .
3. Los elementos de las diagonales funguen el papel de centros y radios “locales” de Leyes Circulares que encierran valores propios en el plano complejo de matrices Jacobianas del sistema.
4. El parámetro crítico de transición de estabilidad en las simulaciones generadas se encuentra asociado a la desigualdad  $\sigma\sqrt{Np} < d$ , donde la  $d$  es un valor significativo de la distribución de valores de la diagonal.

## Capítulo 2

# Generalizando al sistema de Lotka-Volterra

### 2.1. 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* (2) 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:

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

Donde  $i, j \in \{1, \dots, N\}$ , 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  $\alpha_{ij}$  que representan la fuerza de las interacciones entre las especies  $x_j$  con la especie  $x_i$ . Por fuerza de interacción se refiere únicamente a la magnitud del coeficiente  $\alpha_{ij}$  y en función de ésta será el nivel de competencia que existe entre la especie  $x_j$  con la  $x_i$ . Si el coeficiente  $\alpha_{ij}$  es mayor que su transpuesto  $\alpha_{ji}$ , 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. Trabajar con un gran número de ecuaciones a mano sugiere ser una labor titánica que se puede evitar mediante el uso de computadoras; esta sección se concen-

trará en la construcción del modelo teórico para resolver el sistema con herramientas computacionales necesarias que se irán agregando en los apéndices.<sup>1</sup>.

## 2.2. 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 (2.1) se reducen al siguiente sistema:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = r_1 x_1 \left(1 - \frac{a_{11}x_1}{k_1} - \frac{a_{12}x_1x_2}{k_1}\right) \\ \dot{x}_2 = r_2 x_2 \left(1 - \frac{a_{21}x_1x_2}{k_2} - \frac{a_{22}x_2}{k_2}\right) \end{cases}$$

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  $\alpha_{ij}$  formarán parte de una *matriz de incidencias*<sup>2</sup> que define la interacción entre las especies  $x_j$  y  $x_i$

$$\Lambda = \begin{pmatrix} 1 & \alpha_{12} \\ \alpha_{21} & 1 \end{pmatrix} \quad (2.2)$$

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

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

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 (2.3) para determinar el resto de puntos fijos. Se recomienda 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 (2.3) 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

---

<sup>1</sup>Referencia a los apéndices necesarios de esta sección.

<sup>2</sup>Misma que se definirá más adelante.

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 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 (2.1) 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-

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 (1.1) 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  $X^*$ .

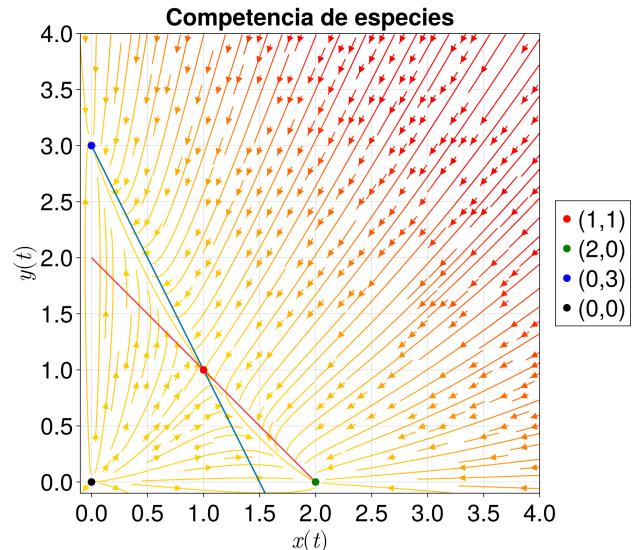


Figura 2.1: Campo vectorial de las soluciones del sistema (2.3) de dos especies.

**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

$$\mathbf{F}(X) = \begin{pmatrix} f_1(X) = r_1 x_1 \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^n \alpha_{1j} x_j}{K_1}\right) \\ \vdots \\ f_n(X) = r_n x_n \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^n \alpha_{nj} x_j}{K_n}\right) \end{pmatrix}, \quad \text{donde } X(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t)) \in \mathbb{R}^n. \quad (2.4)$$

Por lo tanto el sistema (2.1) puede ser re-escrito de una forma más compacta considerando

$$\dot{X}(t) = \mathbf{F}(X(t)) \quad (2.5)$$

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

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

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 (2.1). La matriz jacobiana para este sistema es:

$$\mathbb{J}_{\mathbf{F}}(X) = \begin{pmatrix} r_1 - \frac{2r_1\alpha_{11}x_1 + r_1\alpha_{12}x_2}{K_1} & -\frac{r_1\alpha_{12}x_1}{K_1} \\ -\frac{r_2\alpha_{21}x_2}{K_2} & r_2 - \frac{2r_2\alpha_{22}x_2 + r_2\alpha_{21}x_1}{K_2} \end{pmatrix} \quad (2.7)$$

considerando que las entradas  $\alpha_{ii} = 1$  debido a como se define la matriz de incidencias (2.2). 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

$$\mathbb{J}_{(2,0)} \implies \lambda_1 = -2, \quad \lambda_2 = -1$$

$$\mathbb{J}_{(0,3)} \implies \lambda_1 = -3, \quad \lambda_2 = -1$$

$$\mathbb{J}_{(1,1)} \implies \lambda_1 = -1 + \sqrt{2}, \quad \lambda_2 = -1 - \sqrt{2}$$

$$\mathbb{J}_{(0,0)} \implies \lambda_1 = 2, \quad \lambda_2 = 3$$

Se puede observar que las partes reales coinciden con la estabilidad de cada punto fijo de la Figura (2.1). 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.

### 2.3. 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 (2.1); en principio se requiere hallar puntos fijos que satisfagan  $\mathbf{F}(X^*) = \vec{0}$  para poder hallar la matriz Jacobiana del sistema (2.6) y así poder explorar su estabilidad. Todo este proceso se debe de implementar mediante algoritmos los cuales se irán revisando en la sección (apéndice tal<sup>3</sup>). 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 (2.1), 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 poder investigar las implicaciones de poder 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  $\alpha_{ij}$  que aparecen en las ecuaciones de (2.1), 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 (2.2) 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*.

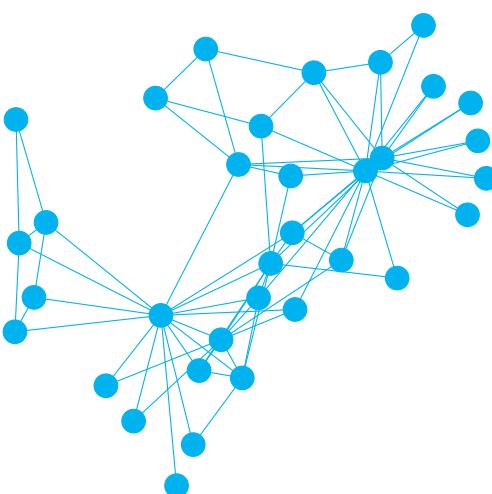


Figura 2.2: Red de Karate de Zachary

---

<sup>3</sup>agregar sección.

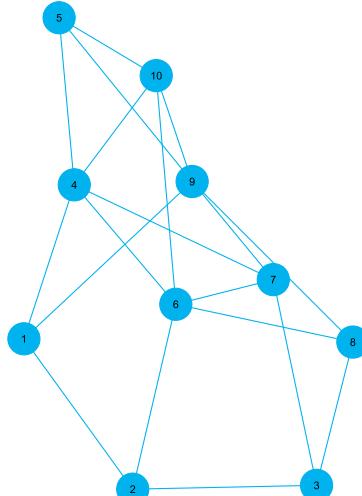
**Definición 2.** Sea  $\mathcal{A} \in M_n(\mathbb{R})$ . Se define la matriz de adyacencia tal que sus entradas son de la siguiente forma

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

De esta forma se puede acceder a la estructura de la red sin necesariamente dibujarla como en la Figura (2.2), 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  $\Lambda$ , 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) esta 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.

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



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 (2.3) es *no dirigida* puesto que no hay una dirección preferencial en el enlace. Para el segundo punto se puede deducir que los nodos

Figura 2.3: Red no dirigida de 10 nodos.

podrían relacionarse consigo mismo, en este caso particular no lo hacen pero si es posible la existencia de *autoenlaces*. Para el sistema (2.1) estos autoenlaces representan las auto-interacciones que dan el carácter logístico (2) de las ecuaciones. 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

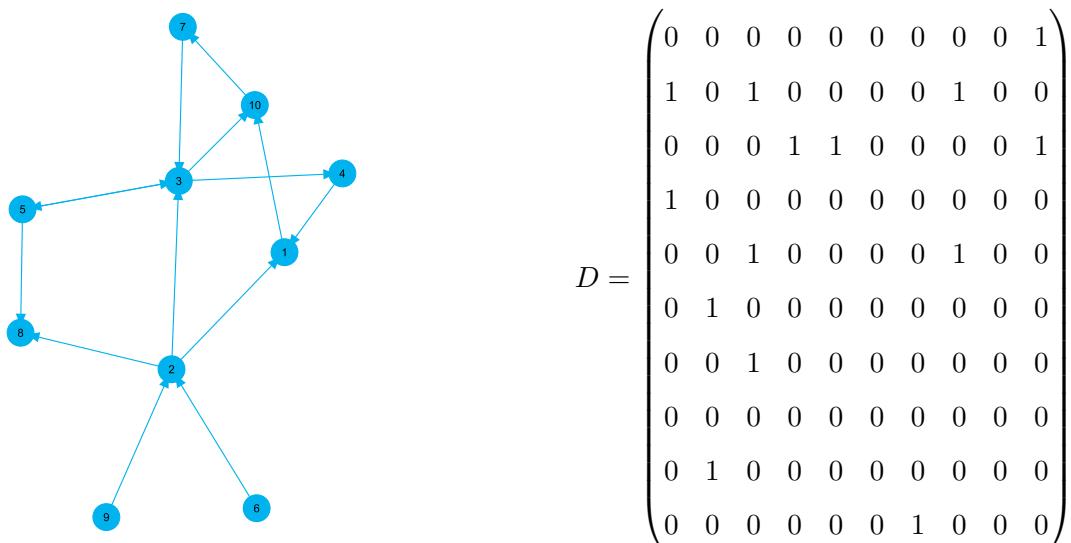


Figura 2.4: Red dirigida de 10 nodos.

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 (2.1) 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.

### 2.3.1. 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  $\sigma$ .

La red de Erdős–Rényi es ampliamente utilizada para aprender sobre la estructura y propiedades de las 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 (2.1) para tener un primer acercamiento a la dinámica que produce, con intenciones de extender el estudio al caso de las redes libres de escala<sup>4</sup>.

**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*<sup>5</sup>. Ya que  $\mathcal{G}_{\mathcal{E}}$  es no dirigida, su matriz de adyacencia  $\mathcal{E}$  es simétrica.

---

<sup>4</sup>Un modelo teórico que rescata todas las propiedades de las redes libres de escala es el de Albert-Barabasi [14].

<sup>5</sup>En 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 (4.3.3) 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  $\sigma$ , 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  $\Lambda$  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:

$$\Lambda = (\mathcal{E} \odot \mathcal{M}) + I \quad (2.8)$$

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  $\Lambda$  puede ser *estructuralmente simétrica*<sup>6</sup> 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  $\Lambda$  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 (2.1) y en este punto se ha concluido un paso más de la construcción del modelo.

En la figura (2.5) se muestra una representación visual de las interacciones entre especies de los sistemas por resolver (2.1). En la sección (4.3.3.1) 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.

---

<sup>6</sup>Es 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.

### 2.3.2. 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.

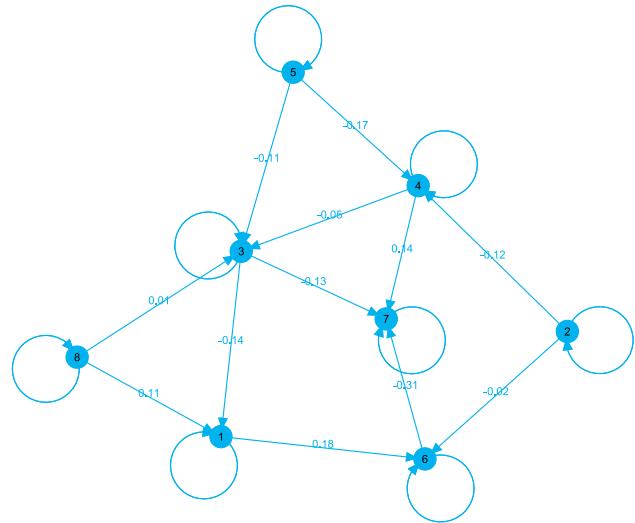


Figura 2.5: Red de incidencias de 8 nodos bajo la topología de una red aleatoria dirigida con  $p = 0.15$  y una matriz aleatoria con  $\mu = 0$  y  $\sigma = 0.2$ .

Hasta ahora únicamente se han discutido las ecuaciones de (2.1) 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  $\Lambda$  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 (2.6). Estas interacciones no necesariamente aplican a la matriz de incidencias  $\Lambda$ , 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 cooperación<sup>7</sup> (++) y las de presa-depredador (+-) ó (-+).

Cuando se tienen sistemas de May puramente aleatorios entonces pueden acceder a los 5 tipos de interacción, ya que su matriz de interacciones puede contener entradas estructuralmente simétricas aunque en general no lo sea. Las interacciones que faltan son: el comensalismo (+0), amensalismo (-0).

<sup>7</sup>Conocidas 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  $\alpha_{ij} \in \Lambda$  provenientes de la distribución normal  $\mathcal{N}(0, \sigma)$ , extendemos las ecuaciones del sistema (2.1) de modo que

$$r_i x_i \left( 1 - \frac{\alpha_{ii} x_i + \alpha_{i1} x_1 + \cdots + \alpha_{iN} x_N}{K_i} \right) \iff r_i x_i \left( 1 - \frac{\alpha_{ii} x_i}{K_i} \right) - r_i x_i \left( \frac{\sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) \quad (2.9)$$

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 convencencia 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 (2.9) van a aportar valor al término logístico y va a depender del resto de coeficientes  $\alpha_{ij}$  junto con su signo. Si el signo es negativo, con el signo menos de la izquierda se hará positivo y entonces agregará 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 incurre en algún cambio en  $x_i$ .

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. Sin embargo, debe de existir un balance entre las interacciones positivas y negativas, ya que si las segundas se sobreponen a las primeras, puede ocurrir un colapso del sistema traducido en crecimiento desmedido. Este escenario corresponderá a aquellos

sistemas (2.1) inestables resultantes de ciertas configuraciones en  $p$ ,  $\sigma$  y  $N$  de la matriz de incidencias y se irá revisando más adelante.

Dependiendo de la  $p$  que forma la matriz de incidencias, cada especie podrá tener a lo mucho  $N$  interacciones posibles con fuerza promedio  $\sigma$ , 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 todo el cúmulo de posibles interacciones en la que cada una de ellas afecta 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 (2.1).

### Interacciones de $\Lambda$ para $N = 2$ .

**Ejemplo 4.** Se explorará un caso particular de un sistema (2.1) 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

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= 2x\left(1 - \frac{x}{2}\right) + \frac{1}{2}xy \\ \frac{dy}{dt} &= 3y\left(1 - \frac{y}{3}\right) + xy\end{aligned}\tag{2.10}$$

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. 2.3) su anti-diagonal es negativa lo que indica que son coeficientes de interacción (--) que propician la cooperación entre 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 (2.3), 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.

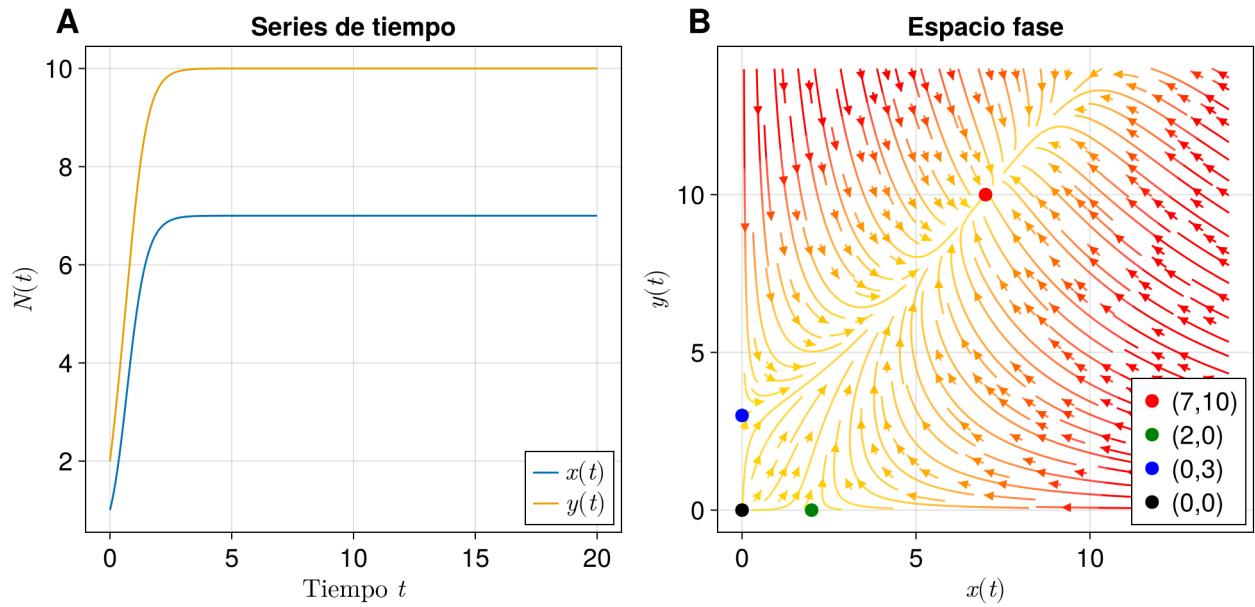


Figura 2.6: Sistema de Lotka-Volterra con interacciones de cooperación dados por las ecuaciones (2.10). Tasas de crecimiento y capacidades de carga:  $r_x = K_x = 2$  y  $r_y = K_y = 3$ . **A)** Series de tiempo del sistema para las especies  $x(t)$  y  $y(t)$  bajo la condición inicial  $(1, 2)$ . **(B)** Espacio fase del sistema con sus puntos fijos asociados, se muestra solamente un único punto fijo estable.

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. 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 va 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.

Se modifica el sistema (2.10) 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.

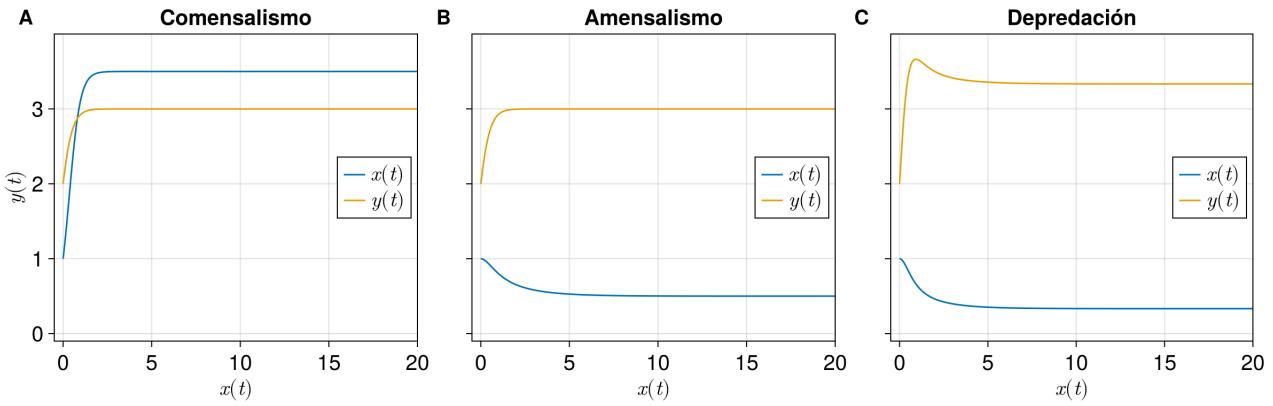


Figura 2.7: Series de tiempo para las interacciones comensalismo, amensalismo y depredación. **(A)** Para el comensalismo se definió  $\alpha_{21} = 0$  y  $\alpha_{12} = -\frac{1}{2}$ . **(B)** Para el amensalismo se consideró  $\alpha_{21} = 0$  y  $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$  **(C)** Para la depredación se consideró  $\alpha_{21} = -1$  y  $\alpha_{12} = \frac{1}{2}$ .

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.

En esta sección se ha construido la matriz de incidencias  $\Lambda$  necesaria para definir las interacciones del sistema (2.1). 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  $\sigma$ , y agregando autoenlaces con peso 1. Posteriormente se revisaron las posibles interacciones que se pueden obtener de  $\Lambda$  siendo 3 o hasta 5 dependiendo del tipo de red aleatoria escogida. Se ha analizado que los coeficientes  $\alpha_{ii}$  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 hasta sobrepasar sus capacidades de carga. Por último se ha explorado que la estabilidad va a depender del balance entre coeficientes positivos y negativos en conjunción con las capacidades de carga en términos de sus magnitudes.

Por lo tanto ya se tiene todo para comenzar a integrar numéricamente el sistema para cualquier  $N$ , el siguiente paso será determinar la matriz Jacobiana del sistema para analizar aspectos alrededor de ella. En la sección (4.3.4) se muestra la implementación computacional de este sistema.

## 2.4. Jacobiana del sistema

Anteriormente se ha comentado sobre la *linealización* del sistema para conocer la estabilidad alrededor de un punto fijo. Se ha definido la forma vectorial del sistema de Lotka-Volterra generalizado (2.5) y se definió su matriz *Jacobiana* (2.6) en su representación general. En esta sección se va a definir la forma explícita de esta matriz Jacobiana para cualquier número de especies, y se corroborará si las interacciones resultantes se ajustan con las May definió en [11]. Con esto se abrirá paso a hablar sobre la estabilidad de este sistema en términos de los parámetros que gobiernan a  $\Lambda$ .

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 tienen que aplicar las derivadas parciales a cada  $f_i(X) \in \mathbf{F}(X)$  y para ello sepáramos en dos casos: considerando elementos de la diagonal  $\frac{\partial f_i(X)}{\partial x_i}$ , y para aquellos que quedan fuera de la diagonal:  $\frac{\partial f_i(X)}{\partial x_k}$ ; tomamos las ecuaciones del sistema (2.1) para realizar el cálculo:

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

para los términos de la diagonal se tiene

$$\begin{aligned} f_i(X) &= r_i x_i - \frac{\sum_{j=1}^N r_i \alpha_{ij} x_i x_j}{K_i} \\ \frac{\partial f_i(X)}{\partial x_i} &= r_i - \frac{2r_i \alpha_{ii} x_i + \sum_{j \neq i} r_i \alpha_{ij} x_j}{K_i} \\ \frac{\partial f_i(X)}{\partial x_i} &= r_i \left( 1 - \frac{2\alpha_{ii} x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) \end{aligned} \quad (2.11)$$

y para los términos que quedan fuera de la diagonal tenemos

$$\frac{\partial f_i(\vec{x})}{\partial x_k} = -\frac{r_i \alpha_{ik} x_i}{K_i} \quad (2.12)$$

**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 (2.4) de la siguiente forma

$$\mathcal{J} = \begin{cases} \mathcal{J}_{ii} = r_i \left( 1 - \frac{2\alpha_{ii} x_i + \sum_{k \neq i} \alpha_{ik} x_k}{K_i} \right), & \text{para } i \in \{1, \dots, N\} \\ \mathcal{J}_{ij} = -\frac{r_i \alpha_{ij} x_i}{K_i}, & \text{para } i \neq j \end{cases} \quad (2.13)$$

Teniendo el punto fijo de interés del sistema y evaluándolo en  $\mathcal{J}$  se podrá conocer su estabilidad a través del cálculo de sus valores propios. Se puede notar que los elementos fuera de la diagonal de  $\mathcal{J}$  voltean el signo con respecto de  $\Lambda$ , lo que parece ajustarse con las interacciones que May define en su *community matrix* [11]. Además de voltear el signo, la operación sugiere un re-escalamiento del elemento  $\alpha_{ij}$  por lo que en esencia, ¡la matriz Jacobiana es un re-escalamiento de la matriz de incidencias! ¿Qué ocurre con los elementos de la diagonal?

**Proposición 1.** Los elementos de la diagonal de la matriz Jacobiana son negativos cuando se evalúa en un punto fijo estable.

$$r_i \left( 1 - \frac{2x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j}{K_i} \right) < 0$$

*Demostración.* Sea  $X^*$  un punto fijo estable. Se sabe que la tasa de crecimiento  $r_i$  siempre es positiva por lo que la descartamos del análisis. Por otro lado las entradas de  $X^*$  son positivas y existen algunas  $x_i \in X^*$  tal que son mayores a su capacidad de carga, es decir,  $x_i > K_i$  a causa a las  $\alpha_{ij} < 0$  de la matriz de incidencias. Teniendo en cuenta la siguiente suma

$$2x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j \quad (2.14)$$

no se puede asegurar que sea mayor a cero, pues existen tantas  $\alpha_{ij}$  negativas como positivas. Suponiendo que son mayores que cero implica que

$$K_i < 2x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j \iff 1 - \frac{2x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j}{K_i} < 0$$

Y por lo tanto el elemento  $\mathcal{J}_{ii}$  es menor que cero. ¿Qué pasaría si  $K_i > 2x_i + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j$ ? La suma (2.14) puede ser negativa o positiva pero estrictamente menor a  $K_i$  lo que implicaría que el elemento del paréntesis de  $\mathcal{J}_{ii}$  sería positivo. Si la matriz Jacobiana tiene elementos de la diagonal positivos entonces se puede asegurar que el sistema será inestable en su punto fijo asociado. Para demostrar esto se recurrirá al *Teorema de Gershgorin* [6]. Se asume que la matriz Jacobiana (2.13) tendrá valores propios complejos, se define el radio de Gershgorin como

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

Sea  $D(\mathcal{J}_{ii}, R_i) \subseteq \mathbb{C}$  el disco centrado en  $\mathcal{J}_{ii}$  con radio  $R_i$  denominado disco de Gershgorin. El teorema establece que cada valor propio de  $\mathcal{J}$  estará contenido en al menos uno de estos discos. Si se demuestra que los  $D(\mathcal{J}_{ii}, R_i)$  están contenidos en el semiplano negativo de  $\mathbb{C}$  entonces todos los valores propios de  $\mathcal{J}$  serán negativos y por lo tanto el sistema (2.1) será estable en  $X^*$ . El elemento más importante de esta demostración es considerar el centro del disco, si todos los  $\mathcal{J}_{ii}$  son negativos se podría asegurar casi en su totalidad que los valores propios también lo serán. Solamente habría que demostrar que  $R_i \leq |\mathcal{J}_{ii}|$ . Para ello comenzamos considerando que cualquier  $x_i \in X^*$  cumple

$$x_i > \frac{K_i}{2\alpha_{ii}}, \quad \alpha_{ii} \in \Lambda \quad (2.15)$$

eso implicaría que  $2r_i\alpha_{ii}x_i > r_iK_i$  y por lo tanto

$$\frac{2r_i\alpha_{ii}x_i}{K_i} - r_i > 0 \quad (2.16)$$

Por otro lado supongamos  $x_i < \sum_{k \neq i} x_k$  entonces

$$\sum_{j \neq i} \left| \frac{r_i\alpha_{ij}x_i}{K_i} \right| < \sum_{k \neq j} \left| \frac{r_i\alpha_{ik}x_k}{K_i} \right|, \quad \alpha_{ij} \in \Lambda \quad (2.17)$$

sumando (2.16) con (2.17) se tiene

$$\underbrace{\sum_{j \neq i} \left| \frac{r_i \alpha_{ij} x_i}{K_i} \right|}_a < \underbrace{\sum_{k \neq i} \left| \frac{r_i \alpha_{ik} x_k}{K_i} \right|}_b + \underbrace{\frac{2r_i \alpha_{ii} x_i}{K_i}}_c - r_i$$

al reacomodar finalmente se tiene

$$\begin{aligned} \sum_{j \neq i} \left| \frac{r_i \alpha_{ij} x_i}{K_i} \right| &< \left| r_i \left( 1 - \frac{2\alpha_{ii} x_i + \sum_{k \neq i} \alpha_{ik} x_k}{K_i} \right) \right| \\ \sum_{j \neq i} |\mathcal{J}_{ij}| &< |\mathcal{J}_{ii}| \end{aligned} \quad (2.18)$$

Que pasa si (2.15) es al revés, entonces (2.16) es negativa y hay que realizar algunos ajustes, ahora en la desigualdad (2.18) no siempre se va a cumplir por lo que hay que delimitar sus casos favorables. De entrada se sabe que el término  $\frac{2r_i \alpha_{ii} x_i}{K_i}$  es siempre positivo, entonces hay que ver las configuraciones posibles para que se cumpla la desigualdad deseada. Se tienen los siguientes casos

1. Si  $1 \leq \frac{(b-a)+c}{r_i}$  entonces  $R_i \leq |\mathcal{J}_{ii}|$
2. Si  $1 > \frac{(b-a)+c}{r_i}$  entonces  $R_i > |\mathcal{J}_{ii}|$

Se deja como ejercicio al lector averiguar que pasaría en el caso particular  $x_i > \sum_{k \neq i} x_k$ <sup>8</sup>. Cuanto mayor es el número de especies es menos probable que ocurra este incidente, pero es bueno tenerlo en cuenta. La región positiva que puedan tener estos discos será considerablemente menor con respecto de la región negativa. De este análisis se concluyen dos cosas: Si todos  $\mathcal{J}_{ii} < 0$  hay una alta probabilidad de que los valores propios sean negativos, teniendo incertidumbre en los casos especiales antes mencionados. En el caso contrario se sabrá que existe al menos un disco de Gershgorin en el semiplano positivo de  $\mathbb{C}$  en el que estará contenido un valor propio con parte real de mismo signo, lo que desenvolverá en un sistema que resulte ser inestable.  $\square$

Los valores de la diagonal de  $\Lambda$  son considerados como interacciones de competencia que representan más bien una auto-regulación (Ver ec. (2.9)); al pasar a la matriz Jacobiana mediante cierto punto fijo se tienen dos escenarios: Si el punto fijo es estable, entonces todos los valores de su diagonal serán negativos convirtiéndose en las interacciones de auto-regulación que May define en [12]. Si por el contrario el punto fijo es inestable, existirán elementos de la diagonal con entradas positivas lo que desenvuelve en un sistema inestable.

La pregunta más importante de esta tesis sería ¿Cómo determinar el punto fijo **estable** de un sistema  $N$ -dimensional a partir de  $\Lambda$ ? Este autor tiene dos respuestas para esta pregunta: la primera tiene que ver con las simulaciones realizadas. Al integrar numéricamente y observar que la serie de tiempo se

---

<sup>8</sup>Hint: A lo mucho podría darse para  $x_i = \max(X^*)$

estabiliza, lleva a interpretar como que ha llegado a su punto fijo *estable* por lo tanto se extrae la última iteración de la serie de tiempo y se guarda como un vector de  $N$  entradas al que se le considerará el punto fijo estable. Sin embargo, cuando la serie de tiempo muestra que es inestable, las soluciones divergen a infinito e imposibilita conocer el punto fijo inestable. Al tomar la última entrada real de la serie que diverge y escogerla como condición inicial de un Newton-Raphson multivariado se puede llegar a estimar dicho punto fijo, únicamente para validar que al evaluarlo en la matriz Jacobiana (2.13) tendrá elementos positivos en su diagonal. En la sección (4.3.5) se encuentra la implementación computacional del Jacobiano considerando al punto fijo estable.

La segunda respuesta es más teórica y es para llegar a estimar un parámetro de crítico que delimita el umbral de estabilidad, tal como el de May (1.1). Si se quiere determinar la estabilidad de los sistemas con base en  $\Lambda$  hay que centrarse en el estudio de su diagonal, ya que sus elementos guardan todas sus entradas en forma de suma (2.13). Más en concreto se requiere que dicha suma sea mayor a sus capacidades de carga  $K_i$  tal y como se vio en la Proposición 1. Entonces es cuestión de ver como deben ser los  $\alpha_{ij} \in \Lambda$  que dependen de  $\sigma$ ,  $p$  y  $N$  y las  $x_i \in X^*$  que dependen de las  $\alpha_{ij}$ , para que cumplan tal desigualdad. Esto se abordará una vez que se haya abordado el tema de la estabilidad en sistemas de May.

## 2.5. Estabilidad

Hasta el momento ya se tiene todo definido para poder resolver el sistema (2.1) conviene comenzar a preguntarse si la estabilidad de los sistemas de May esta relacionada con la estabilidad del sistema de Lotka-Volterra generalizado; si el parámetro (1.1) se ajusta o no a la estabilidad del sistema (2.1). Para ello 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. Se ha mencionado en los antecedentes 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

$$\frac{dX(t)}{dt} = AX(t), \quad A \in M_n(\mathbb{R}) \quad (2.19)$$

Considerando *a priori* que están evaluados sobre puntos fijos (estables o inestables). Ambos autores se centran únicamente en el estudio de las matrices del sistema linealizado para hallar las condiciones de estabilidad y la región del plano complejo en donde se alojan sus valores propios. Allesina extiende el trabajo de May al definir una *Ley Elíptica* donde se alojarán los valores propios de los sistemas resultantes y un nuevo parámetro crítico que define el umbral de estabilidad.

Las matrices de May asociadas a sistemas linealizados tienen su diagonal fijada a un valor  $-d$  mientras que el resto de sus entradas siguen la ley de dos parámetros: la conectancia  $C$  que es la forma en que las especies del sistema se relacionen, y la desviación estándar  $\sigma$  de una distribución normal  $\mathcal{N}(0, \sigma)$  considerada como “fuerza promedio”. De tal modo que la conexión entre nodos se da con una probabilidad  $C$  y  $a_{ij} = x \in \mathcal{N}(0, \sigma)$  y para el caso contrario  $1 - C$  dicta que no habrá conexión y entonces  $a_{ij} = 0$ . 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 (1.1) 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” y además establece que tiene un ancho de tamaño  $N^{-2/3}$ . Anteriormente se había comentado que para que se cumpla esta desigualdad,  $C$  debe ser chica en relación a  $\sigma$  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  $\sigma$ , también podrá ser estable cuando se tengan interacciones fuertes  $\sigma$  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.* Citando nuevamente al *Teorema de Gershgorin* [6] definimos el radio de Gershgorin como

$$R_i = \sum_{j \neq i} |a_{ij}|, \quad a_{ij} \in A \tag{2.20}$$

y consigo se definen los discos de Gershgorin  $D(a_{ii}, R_i) \in \mathbb{C}$ . En primera instancia, se sabe que el centro de todos los discos de Gershgorin esta situado en  $-d$ , entonces hay que ver como cambian los radios en función de  $\sigma$  y  $C$  para obtener los siguientes casos:

1.  $R_i < |-d|$
2.  $R_i = |-d|$
3.  $R_i > |-d|$

Cada  $R_i$  parte de una suma de valores de una distribución normal con varianza  $\sigma^2$ , y además cada  $a_{ij} \in A$  tiene una probabilidad  $C$  de ser distinta de cero, entonces por cada renglón de  $A$  se tiene una probabilidad  $(N - 1)C$  de que existan valores distintos de cero (excluyendo a los  $a_{ii}$ ). Si se aplica la

varianza a esta suma entonces se podrá “medir” la dispersión las interacciones por renglón misma que servirá para hallar el máximo radio de Gershgorin para sistemas estables

$$\text{Var} \left( \sum_{j \neq i} a_{ij} \right) = NC\sigma^2 \quad (2.21)$$

suponiendo que  $N \approx N - 1$  para  $N \gg 1$ . Sin embargo la dispersión no determina la posición de los valores propios, lo cual es importante considerando el signo de sus partes reales. No obstante, si se determina la desviación estándar de la suma (2.20) con base en la ecuación (2.21) se podrá definir el radiopectral dado por la Ley Circular de Girko<sup>9</sup> [8] que así mismo debe ser menor a  $| -d |$ , es decir

$$\sigma\sqrt{NC} < d \quad (2.22)$$

Eso implica que el radio de Gershgorin máximo para alojar valores propios en el semiplano negativo de  $\mathbb{C}$  es equivalente al radiopectral de Girko justificando el hallazgo de May (1.1). Por lo tanto existe una singularidad en  $R_i = d$  y para valores  $R_i > d$ , los discos de Gershgorin son lo suficientemente grandes para alojar valores propios con parte real positiva dando lugar a sistemas inestables.  $\square$

¿Cuál es el sentido de esta prueba? Mostrar al lector en un primer alcance que el parámetro de May por sí solo no se ajustará a la estabilidad de los sistemas de Lotka-Volterra generalizados. El equivalente de las matrices de May son las Jacobianas (2.13) las cuales tienen diagonales heterogéneas que bien pueden tener elementos positivos o negativos según la Proposición 1. Dichos elementos dependen completamente de los coeficientes de la matriz de incidencias y de las entradas del punto fijo asociado, por consiguiente la estabilidad de los sistemas de Lotka-Volterra generalizado dependerá completamente de las interacciones que se guardan en  $\Lambda^{10}$ . Más tarde, en el siguiente capítulo se retomará este punto.

El trabajo de Allesina se extiende al de May al considerar que la matriz de interacciones  $A$  esta construida con la diagonal  $a_{ii} = -d \in \mathbb{R}$  para toda  $a_{ii} \in A$  y con una distribución bivariante, es decir, que la parte triangular superior de  $A$  se mapea con una distribución normal centrada en  $\mu_1$  y con desviación estándar  $\sigma_1$  mientras que su parte inferior se mapea con otra distribución normal centrada en  $\mu_2$  y con desviación estándar  $\sigma_2$ . Esto genera cambios importantes en la estabilidad del sistema resultante, especialmente en su parámetro de transición [1, 12].

### 2.5.1. Distribución de valores propios

Debido a que todos los elementos de la diagonal de las matrices de May están fijadas en  $-d$  significa que todos sus valores propios estarán en una vecindad alrededor de este centro que irá variando su tamaño en función  $\sigma, p$  o  $N$  considerando el parámetro de May (2.22). El radio de la Ley Circular de

---

<sup>9</sup>Considerando que  $A$  es un caso particular que cumple la Ley Circular de Girko; tiene entradas i.i.d. con media cero, con varianza  $\sigma^2$  y con la diagonal fija a  $-d$ .

<sup>10</sup>Los coeficientes de esta matriz inducen al punto fijo que bien puede ser estable o inestable.

May es  $d$  y corresponde al radio más grande posible para considerar sistemas estables; sirve como un distintivo límite para visualizar los valores propios del sistema e identificar a simple vista si es estable o no. Las interacciones que se contemplan en esta matriz son aleatorias y por lo tanto “independientes”, pues no hay correlación entre ellos e implica que las especies interactúan sin restricciones ni patrones claros, sino más bien en un supuesto desorden o caos.

Si se consideran matrices de May que sean estructuralmente simétricas, también cumplen la Ley Circular tal y como las matrices completamente aleatorias (2.19). Sus distribuciones de valores propios se siguen ajustando al círculo de centro  $-d$  y radio  $d$ . Sin embargo, más adelante se revisará que para ciertos valores de  $\sigma$ , la estabilidad ya no cumple el parámetro (2.22) sugiriendo que hay otras condiciones que determinan la estabilidad del sistema. En la figura (2.8) se encuentra la distribución de valores propios para una matriz de interacciones estructuralmente simétrica y para otra completamente aleatoria.

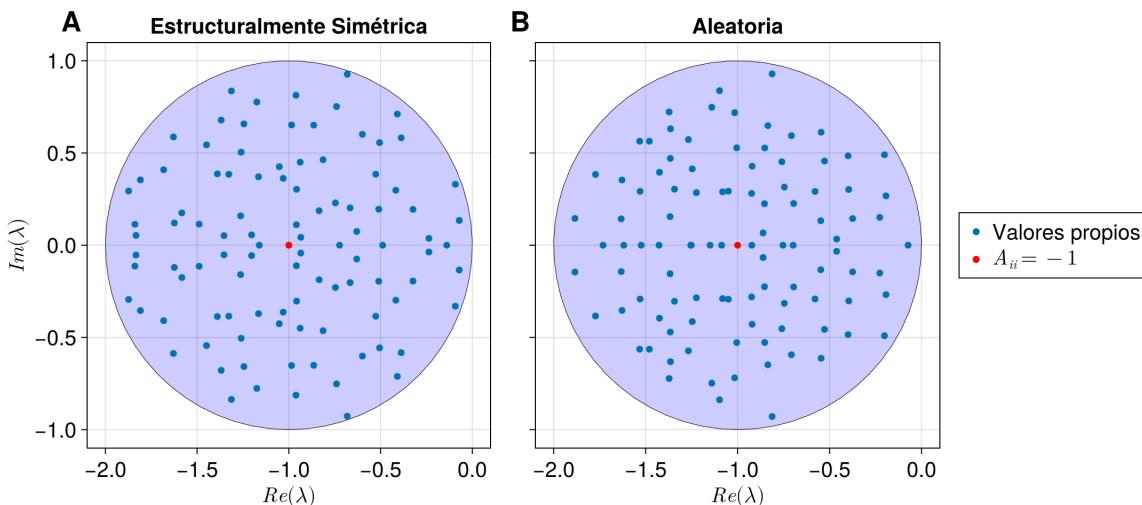


Figura 2.8: Distribución de valores propios que cumplen la Ley Circular de May. Para ambos sistemas se consideró  $N = 100$ , una distribución normal centrada en  $\mu = 0$  y con  $\sigma = 0.2$  para una conectancia  $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$ . (A) Considerando una matriz de interacciones estructuralmente simétrica. (B) Considerando una matriz de interacciones puramente aleatoria.

Cada sistema se ha considerado para  $N = 100$  especies ( $A \in M_{100}(\mathbb{R})$ ), considerando una distribución normal centrada en  $\mu = 0$  con  $\sigma = 0.2$  y para una conectancia de  $C = \frac{1}{\sigma^2 N} - 0.03$ . Si el sistema resultante no es estable entonces los valores propios se salen del confinamiento circular haciendo que algunos de ellos tengan parte real positiva. Para que esto ocurra se debe de considerar el contrario de la desigualdad (??).

Para el sistema de Allesina [1] se ha mencionado anteriormente que se consideran matrices de interacciones mapeadas a partir de una distribución bivariante. De esta forma nos permite realizar un cálculo de correlación  $\rho$  entre ambas matrices triangulares de la matriz de interacciones. Al calcular la correlación entre ambas partes de la matriz de interacciones se define  $a = 1 + \rho$  y  $b = 1 - \rho$  como semi ejes de la elipse y dependiendo de como se encuentren los signos del resto de la matriz de interacciones es que se verán dos diferentes formas de distribución elíptica. Otro aspecto de esta matriz es que Allesina también considera a la diagonal fijada a un valor  $A_{ii} = -d$  lo que implica que los valores propios estarán en la vecindad elíptica alrededor de  $-d$ .

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.

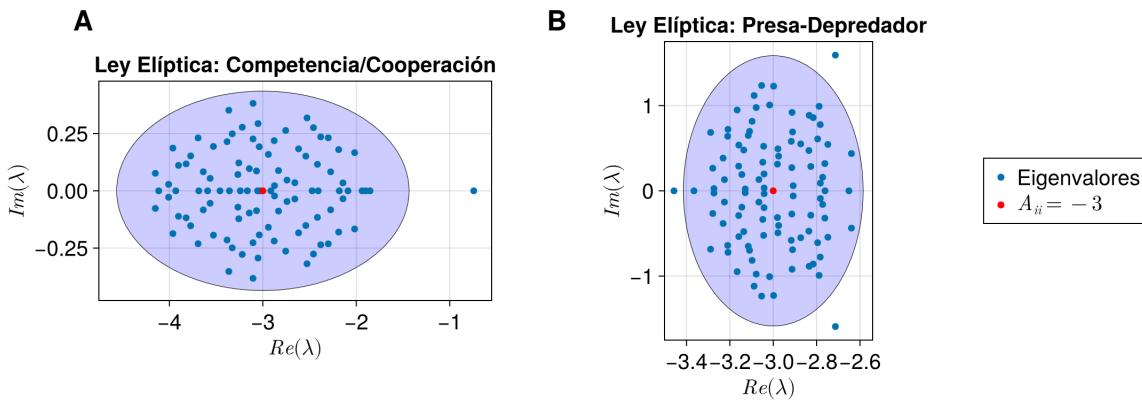


Figura 2.9: Ley Elíptica de Allesina. Ambos sistemas son de tamaño  $N = 100$ . Se consideró una conectancia  $C = 0.12$  con matrices estructuralmente simétricas. (A) Considera una distribución normal con  $\mu_1 = 0.1$  y  $\sigma_1 = 0.1$  para la parte triangular superior y otra distribución normal 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 (2.9) 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  $\rho$  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 porponer una forma de acercarse al parámetro de transición del sistema de Lotka-Volterra generalizado, primordialmente cuando se consideran sistemas estructuralmente simétricos.

### 2.5.2. 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  $\sigma$ . Se van a considerar matrices de May puramente aleatorias y se compararán con las que son estructuralmente simétricas, para observar si existen variaciones 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  $N = 100$ .

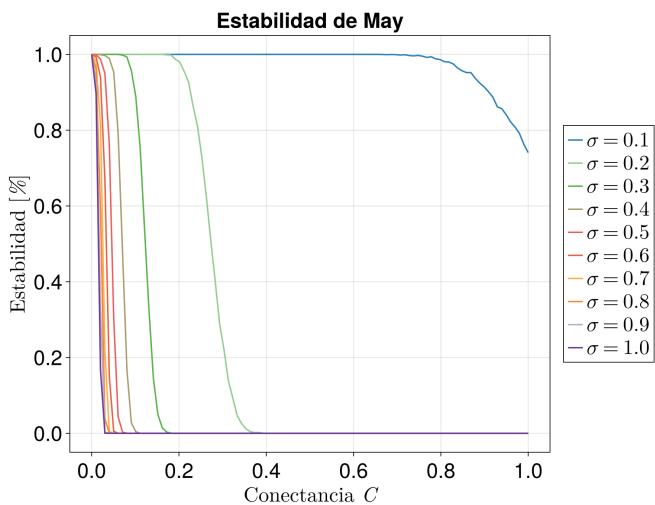


Figura 2.10: Estabilidad de sistemas de May integrando para una partición equiespaciada de 100 conectancias en el intervalo  $[0, 1]$  y para una familia de distribuciones normales. Para cada valor de la conectancia se consideraron 3000 simulaciones de las cuales se contabilizaron únicamente las estables 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  $\sigma$  (para  $\sigma$  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 (2.10) muestra el cambio de estabilidad en función de la conectancia y para la familia de distribuciones normales con sus respectivas desviaciones estándar provenientes de  $\Sigma$ . 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 (2.22). 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 (2.22). 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 sistemas de May estructuralmente simétricos la estabilidad cambia y es lo que se verá a continuación. Los cambios son notorios para cada valor de  $\Sigma$  pero es más pronunciado cuanto mayor es  $\sigma$ . Se visualizarán las diferencias para los casos  $\sigma = 0.2$  y  $\sigma = 0.6$  en la figura (2.12) y percibiendo que el parámetro de transición (2.22) se ajusta correctamente

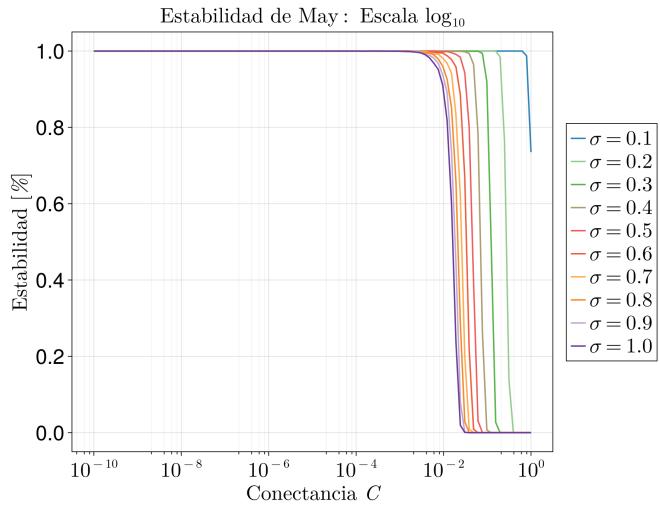


Figura 2.11: Estabilidad de May de la figura (2.10) en función de  $C$  con escala  $\log_{10}$ .

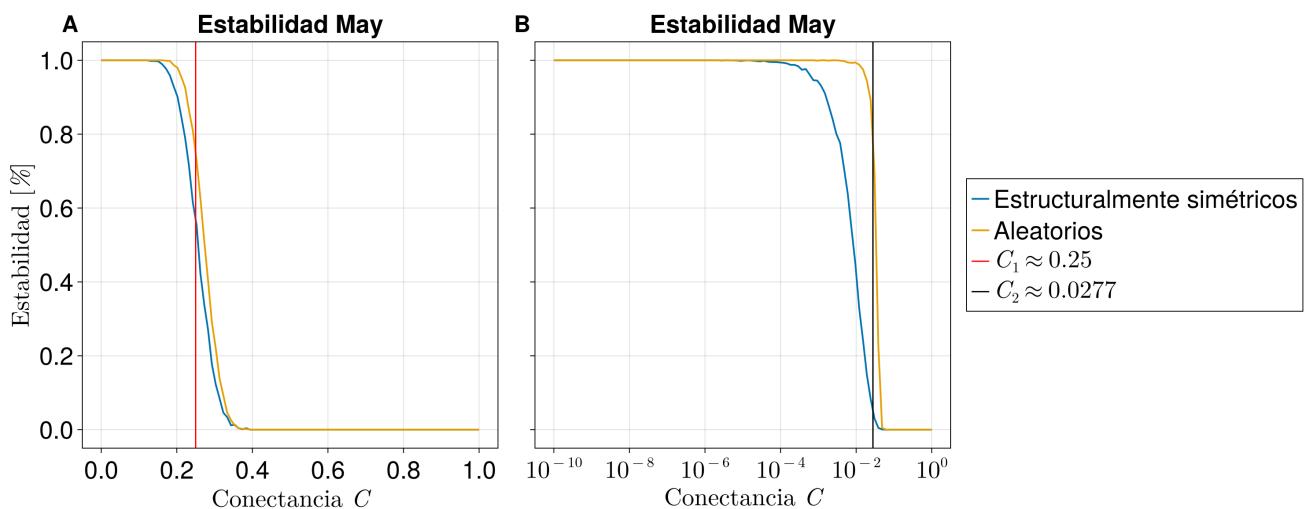


Figura 2.12: Transición de May puramente aleatoria vs estructuralmente simétrica. (A) Se considera para  $\sigma = 0.2$  (B) Se considera para  $\sigma = 0.6$ .

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  $\sigma$ .

Para el caso de la transición en función de  $\sigma$  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  $\sigma$  con 100 valores entre 0 y 1. La tendencia de la estabilidad igual obedece al parámetro de May (2.22) aunque de forma distinta pues, el valor crítico  $\sigma^*$  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  $\sigma$  ocurren más hacia la derecha. Algo importante a notar es que aún

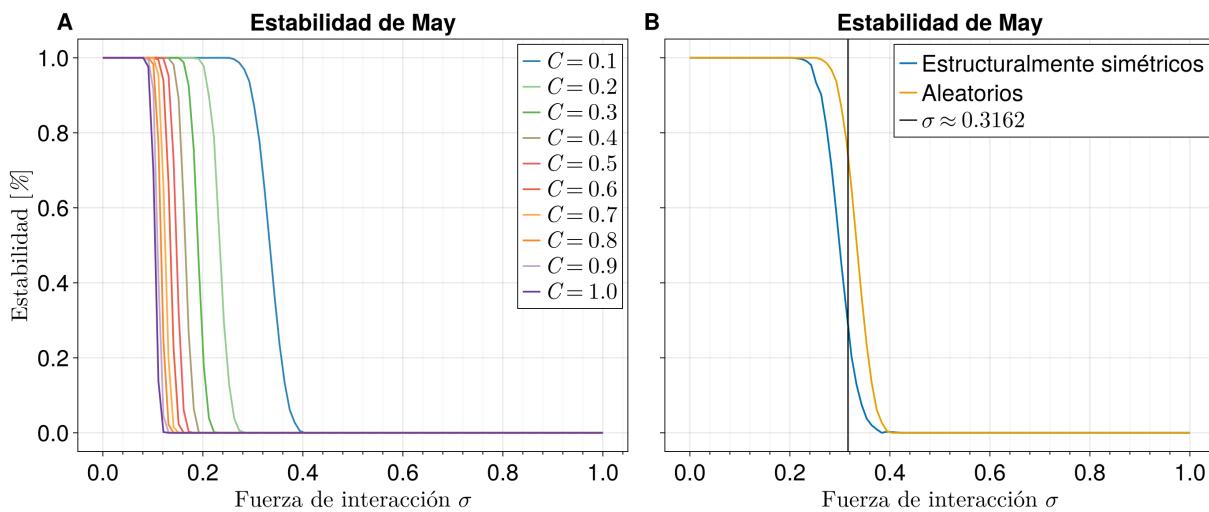


Figura 2.13: Transición de estabilidad en función de  $\sigma$  (A) Se considera para una familia de conectancias  $\tilde{C}$  y una partición equiespaciada de 100 valores de  $\sigma$  entre 0 y 1. Se consideran 3000 simulaciones por cada valor de  $\sigma$  y se contabilizan los sistemas estables 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.

con el valor de la conectancia  $C = 0.1$ , a medida que  $\sigma$  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. (2.10)). 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 (2.22) se encuentra el cuadrado de  $\sigma$ , que impone más peso sobre  $C$ . Lo importante de estos diagramas de transición es observar como cambia la estabilidad cuando una de las cantidades ( $\sigma$  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.

En la Figura (2.13 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 (2.14).

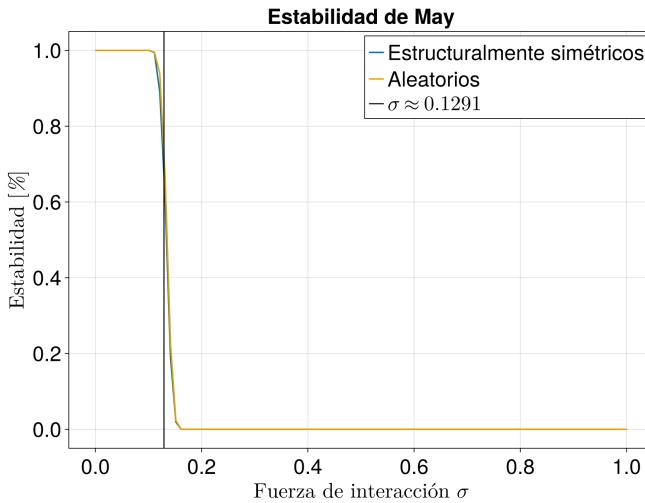


Figura 2.14: Variaciones en la transición de estabilidad para la matriz de May estructuralmente simétrica y para matriz puramente aleatoria. Se consideró el valor de la conectancia  $C = 0.6$ .

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  $\sigma$ . 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  $\sigma$  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  $\sigma$  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.

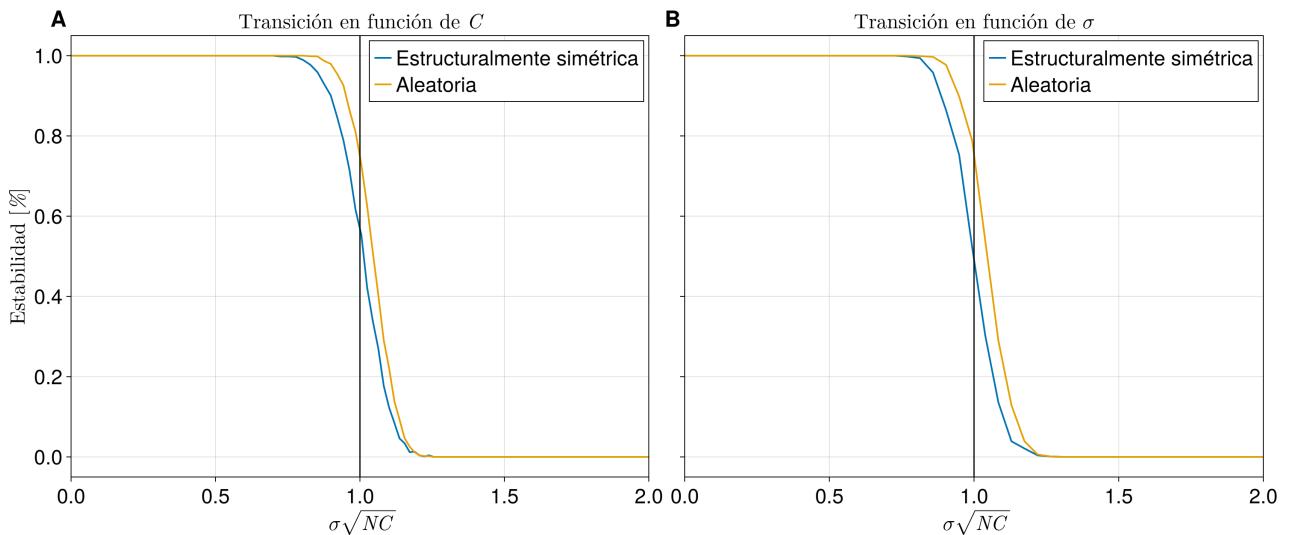


Figura 2.15: Re-escalamiento del eje  $x$  para visualizar las transiciones de la conectancia  $C$  y la fuerza promedio de las interacciones  $\sigma$ . Para este caso particular se escogió  $\sigma = C = 0.2$ . Se consideran sistemas de May aleatorios y estructuralmente simétricos.

En la Figura (2.15) se puede notar una gran compatibilidad para los valores  $C_1 = \sigma_1 = 0.2$ , ya que  $\sigma$  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 (2.16) para  $C_2 = \sigma_2 = 0.6$  en donde se percibe una gran desviación en (A) debido a que  $\sigma$  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 (2.16 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.

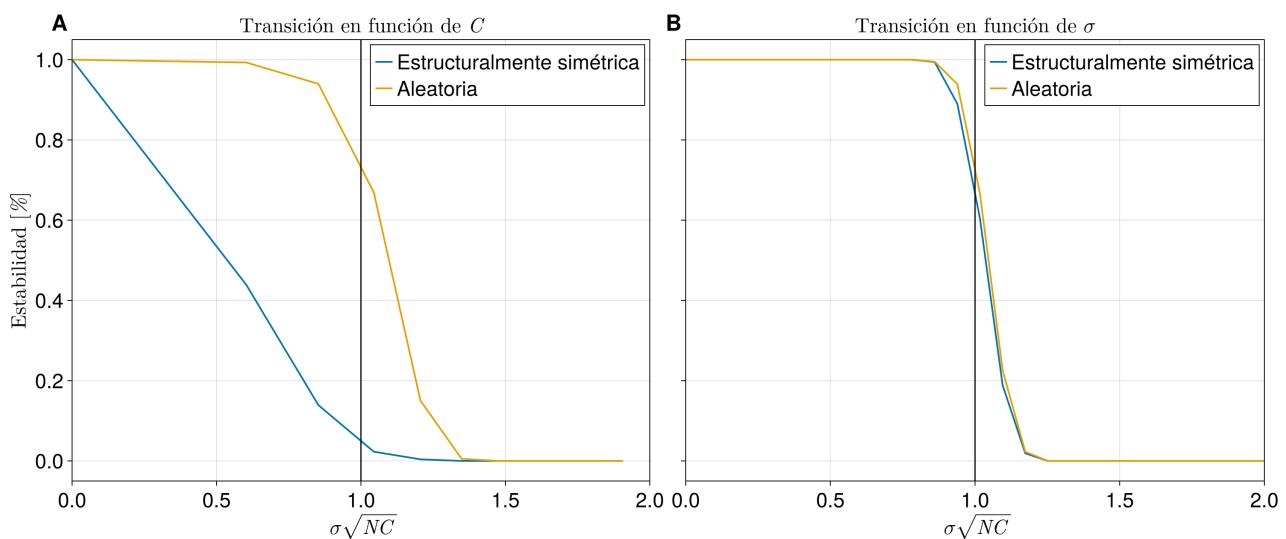


Figura 2.16: Re-escalamiento del eje  $x$  para visualizar las transiciones de la conectancia  $C$  y la fuerza promedio de las interacciones  $\sigma$ . Para este caso particular se escogió  $\sigma = C = 0.6$ . A diferencia del caso anterior, se logra apreciar la desviación que ocurre en (A) cuando  $\sigma$  se va acercando a 1.0.



## Capítulo 3

# Estabilidad del sistema de Lotka-Volterra generalizado

El capítulo anterior motiva al actual para presentar los resultados de la dinámica que produce el sistema de Lotka-Volterra generalizado (2.1) bajo los coeficientes de interacción de la matriz de incidencias (2.8) para posteriormente linearizarlo mediante la Matriz Jacobiana del sistema (2.13). En este capítulo se presentarán los resultados que produce cada etapa del proceso, así como sus características. El objetivo será dar respuesta a cada una de las hipótesis del planteamiento del problema, sobre todo indagar las condiciones de estabilidad del sistema en términos de  $\Lambda$  y reforzar la idea consecuente de la proposición 2 en la que se detallaba que el parámetro de May (2.22) no necesariamente se ajusta a la estabilidad del sistema de Lotka-Volterra.

Se consideraron 3 conjuntos diferentes de simulaciones: sistemas para 25, 50 y 100 especies. Para explorar los resultados se dejaron fijos la mayor cantidad de parámetros que hay en (2.1) con el fin de observar cambios significativos con la menor cantidad de fluctuaciones posibles; únicamente se han variado las matrices de incidencias  $\Lambda$  que dependen de  $p$  y  $\sigma$ , y al igual que en las transiciones de May se varió una de estas cantidades mientras que la otra permaneció fija. En todas las simulaciones la tasa de crecimiento se dejó fija en  $r = 2$  y la capacidad de carga en  $K = 5$  para toda especie del sistema. Al integrar numéricamente las ecuaciones con RK4 se escogió un intervalo de tiempo entre 0 y 50 con un paso de integración de  $h = 0.01$ .

Además de estos parámetros, siempre se inicializó cada simulación con la condición inicial  $\vec{x}_0 = \vec{1}$  (según el tamaño del sistema) y se consideraron dos escenarios<sup>1</sup>: Matrices de incidencias estructuralmente simétricas y puramente aleatorias, tal y como se visualizó al final del capítulo anterior. En el apéndice (4), el lector puede darse una idea de como se realizó el proceso de las simulaciones. En cada

---

<sup>1</sup>solo aplicca para  $N = 100$ , el resto de casos se consideraron  $\Lambda$  estructuralmente simétricas.

escenario se presentó cierta cantidad de ruido en las gráficas de estabilidad, por lo que el número de simulaciones fue establecido en función de la disminución de dicho ruido (haciendo uso de la ley de los grandes números).

### 3.1. Series de tiempo

Anteriormente se ha comentado que las interacciones de la matriz de incidencias  $\Lambda$  están volteadas con respecto de la matriz de Jacobiana del sistema  $\mathcal{J}$ ; por ejemplo, la cooperación en  $\mathcal{J}$  se da para las interacciones  $(++)$  mientras que para  $\Lambda$  es  $(--)$ . La propia definición de la Jacobiana garantiza este hecho. Si se tuviera un sistema puramente de competencia, es decir para toda  $\alpha_{ij} \in \Lambda$  mayor o igual que cero, entonces no hay forma de que ninguna de las poblaciones participantes sobrepasen la capacidad de carga establecida, tal y como se indica en la ecuación (2.9) y en el Ejemplo 1. Por lo tanto obtendríamos series de tiempo caóticas para cada una de las especies por debajo de  $K = 5$ .

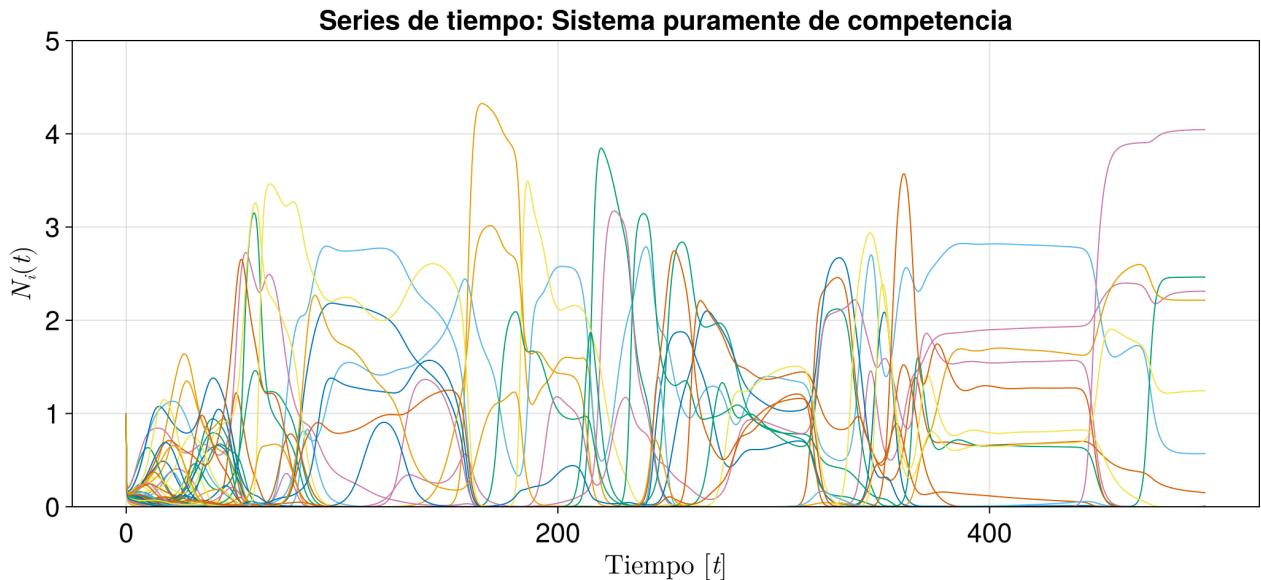


Figura 3.1: Series de tiempo para el sistema de competencia de especies. Se emplea una matriz de incidencias para  $N = 100$  cuyas entradas vienen de una distribución uniforme del intervalo  $[0, 1]$ . Se considera a la red completa con  $p = 1.0$ , es decir, con el número máximo de enlaces posibles. En este caso la dinámica no sobrepasa la capacidad de carga puesto que las 100 especies se encuentran compitiendo y obedeciendo el comportamiento logístico que se muestra en (2.9).

Una de las características que se encontró en esta clase de sistema en particular es que el tiempo en que tarda en estabilizarse es considerablemente mayor que en los sistemas donde se considerarán todas las interacciones antes mencionadas. Las poblaciones al estar confinadas por la capacidad de carga, tienen más oportunidad de interactuar entre sí, generando constantes fluctuaciones que prolongan el tiempo de estabilización.

Por el contrario, el sistema generalizado sí excede la capacidad de carga lo que se traduce en una disminución de la cantidad de fluctuaciones debido a las especies dominantes que regulan el sistema y hace que lleguen al atractor en un tiempo menor. Otro aspecto que se encontró en la red de competencias es que cuando es más conectada tarda más tiempo en estabilizarse. Si se generara una red de competencias con pocas conexiones ( $p \leq 0.5$ ) el número de especies que compiten es considerablemente menor, lo que implica que existe menor cantidad de fluctuaciones y por ende mayor facilidad para llegar a la estabilidad.

En el Ejemplo 4 del capítulo anterior, se observaba como las interacciones de cooperación (—) en la matriz de incidencias  $\Lambda$  genera la aparición de un atractor para ambas especies que se posiciona por arriba de la capacidad de carga (Figura (2.6)). En el caso extendido a  $N \gg 1$  especies ocurrirá algo semejante considerando un atractor  $N$ -dimensional. En este caso pueden haber especies que sobrepasen por mucho o poco la capacidad de carga, pero también cabe la posibilidad de que algunas no logren sobrepasársela y otras que lleguen a extinguirse. A continuación se muestran dos ejemplos diferentes

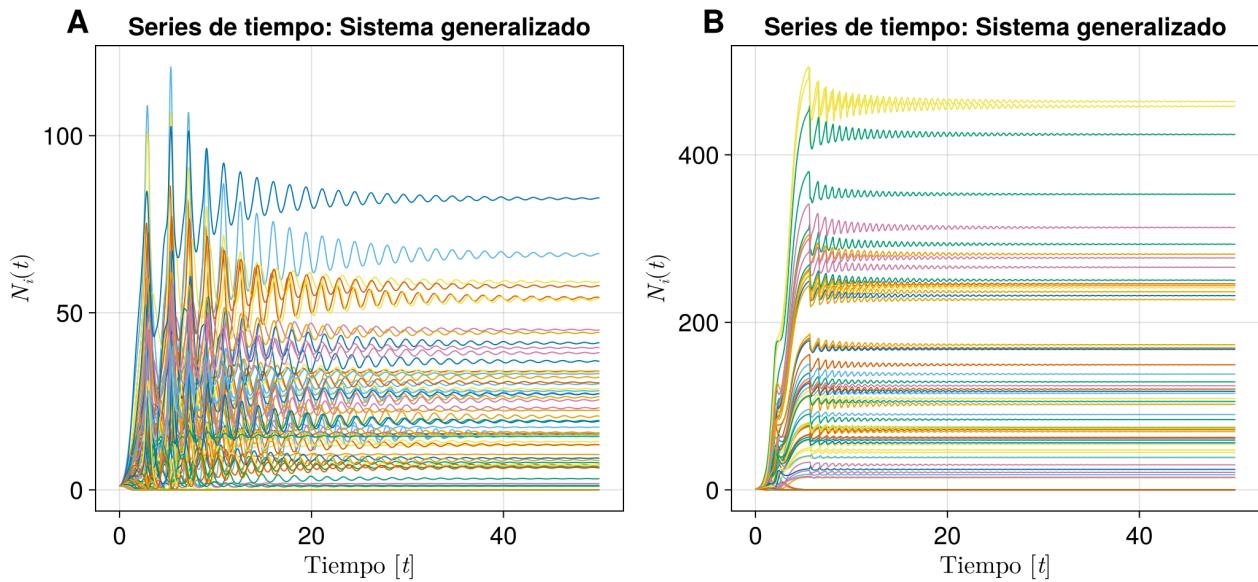


Figura 3.2: (A) Series de tiempo del sistema de Lotka-Volterra generalizado asociada a una matriz de incidencias de  $N = 100$ , con  $\sigma = 0.2$  y  $p = 0.35$ . (B) Series de tiempo para el sistema de Lotka-Volterra generalizado asociada a una matriz de incidencias de  $N = 100$  nodos con  $\sigma = 0.2$  y  $p = 0.5$

La diferencia evidente entre estas gráficas es debido a la matriz de incidencias, sus parámetros son  $\sigma = 0.2$  con  $p = 0.35$  y  $p = 0.5$  respectivamente. El segundo caso corresponde con una red más conectada que el primero y eso se traduce en la oportunidad de tener más interacciones con signo negativo que propicien un mayor crecimiento. El tiempo en que llegaron a estabilizarse fue menor a  $t = 50$ , y a su vez considerablemente menor que el sistema de competencia de especies de la Figura (3.1).

En un principio, los resultados de la Figura (3.2) se generaron sin tener un mapa de estabilidad únicamente teniendo como referencia el parámetro de May (2.22). Además de construir los mapas de estabilidad (que es lo que se hará más adelante), es de interés buscar un parámetro crítico de transición como el de May. Para ello será crucial conocer más sobre  $\Lambda$ , pues es quien realmente determina la estabilidad de los sistemas.

### 3.1.1. Puntos fijos

Como bien ya se sabe, los puntos fijos son aquellos en los que se refleja la estabilidad del sistema además de que son vitales para determinar la matriz Jacobiana del sistema de Lotka-Volterra generalizado. Sin embargo, serán los propios coeficientes de la matriz de incidencias los que definan si el sistema es estable o no. Esta conjetura podrá no ser trivial de abordar pero si es posible realizar un análisis exploratorio. Los puntos fijos del sistema se determinan de igualar a cero y resolver las ecuaciones (2.1) lo que sería equivalente tener el siguiente sistema

$$x_i = K_i - \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j, \quad \alpha_{ij} \in \Lambda \quad (3.1)$$

considerando que  $\alpha_{ii} = 1$ . Las soluciones que puede tener este sistema son múltiples, se pueden generar combinaciones de casos para poder resolverlo: por ejemplo igualar a cero un subconjunto de ecuaciones de este sistema ( $x_k = 0$ ) y resolver para dicha/s condición/es. Las soluciones favorables son para cuando todo elemento  $x_i \in X$  del punto fijo es mayor o igual que cero; el sistema no restringe soluciones  $x_k \in X$  negativas, pero no serán de interés puesto que no hay sentido físico en interpretar poblaciones negativas<sup>2</sup>. Por último, de las soluciones favorables es de interés saber que condiciones en  $\Lambda$  hace que el punto fijo sea estable o inestable.

Para un primer análisis exploratorio, se utilizará aproximación de campo medio para realizar una estimación general de las soluciones del sistema. Para ello se considerará que toda  $x_i \in \Lambda$  cumple  $x_i \approx \langle x \rangle$ , asumiendo esta hipótesis y aplicándola en (3.1) se tiene

$$\begin{aligned} \langle x \rangle + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} \langle x \rangle &= K_i \\ \langle x \rangle &= \frac{K_i}{1 + pN\sigma^2}, \end{aligned} \quad (3.2)$$

considerando que  $\sum_{j \neq i} \text{Var}(\alpha_{ij}) \approx pN\sigma^2$ . Este resultado indicaría como son las soluciones del punto fijo en gran o en menor medida, de aquí en adelante se tendría el camino directo para poder estimar el parámetro de transición que tanto se espera sino fuera por algunos aspectos a considerar: La suposición de campo medio excluye soluciones negativas, lo cual se sabe que existen pero para ningún valor de  $p$ ,

---

<sup>2</sup>Además de que los experimentos han arrojado sistemas inestables cuando el punto fijo  $X$  tiene entradas negativas.

$N$  y  $\sigma$  se generan tales escenarios; el segundo aspecto a considerar es que de acuerdo a los ejemplos de la Figura (3.2), el punto fijo no sigue una distribución de campo medio, sino más bien una tendencia de distribución de cola pesada con sesgo positivo.

El lector podrá comprobarlo una vez que haya seguido todos los pasos del apéndice para integrar el sistema. Además podrá comprobar que dicha distribución irá variando en función de los parámetros de  $\Lambda$  lo cual también se deja ver un poco en las series de tiempo mencionadas. Una alternativa para poder estimar una solución tal y como se hacía considerando aproximación de campo medio sería adecuar este proceso para la distribución de cola pesada. Suponer campo medio es considerar que las entradas del punto fijo siguen una distribución normal, la idea en este caso sería caracterizar estas distribuciones de cola pesada con alguna ya conocida y aplicar campo medio bajo la hipótesis de esta nueva distribución.

Teniendo contexto de la distribución de las entradas del punto fijo (mediante las series de tiempo generadas) y de los coeficientes de  $\Lambda$  que inducen a dicha distribución, se podrá acceder a la información necesaria para determinar que condiciones generan sistemas de Lotka-Votlerra generalizados estables. Pero por el momento el análisis quedará hasta aquí esperando que las ideas se retomen más adelante.

## 3.2. Matriz Jacobiana

Anteriormente se ha definido la matriz Jacobiana del sistema de Lotka-Volterra generalizado (2.13), para que surta efecto es necesario conocer el punto fijo de interés y se hará por medio de la serie de tiempo tal y como aparece en la Figura (3.2). Se recolecta la última entrada de la serie, asumiendo que es un punto fijo estable, y se guarda como vector  $N$ -dimensional para poderse evaluar en la matriz Jacobiana. Para validar el resultado solamente resta calcular sus valores propios y confirmar la estabilidad por medio de la parte real de los mismos. Por otro lado, si la serie de tiempo diverge entonces se asume que el sistema es inestable.

Un elemento importante de este proceso es que no es trivial determinar cuando se estabilizará el sistema por medio de la serie de tiempo, en general se ha observado que gran porcentaje de los sistemas se estabilizan en un tiempo menor o igual a  $t = 50$ , sin embargo, existen sistemas que se estabilizan en un tiempo superior a este lo que ha generado algunos detalles en los resultados obtenidos. En este sentido, se han observado casos en los que se extrae el punto fijo que aparece ser estable pero al determinar la estabilidad por medio de los valores propios de la matriz Jacobiana se encuentra que algunos de ellos tienen parte real positiva lo que induce a sistemas inestables. Para evitar que esto

ocurra es importante incluir una restricción sobre el tiempo de integración, recolectar sistemas que se estabilicen en un tiempo menor o igual a  $t = 50$ .

Comenzando con el análisis de los resultados obtenidos, se han generado cuatro ejemplos arbitrarios para ir observando las características de las matrices Jacobianas de los sistemas (2.1) que resultaron estables. En este [enlace<sup>3</sup>](#) el lector tendrá acceso a 4 de estas matrices para los parámetros  $N = 100$ ,  $\sigma = 0.2$  y  $p = \{0.3, 0.4, 0.5, 0.6\}$ . A continuación se presenta el código en **julia** para validar si las diagonales de cada matriz Jacobiana son negativas siguiendo la Póosición 1

Entrada

```
using CSV, DataFrames
jacobianos = []
for i in 0.3:0.1:0.6
    ruta = "Datos/Ejemplo Jacobianos/Jacobiano100_p$i.s0.2.csv"
    df = CSV.read(ruta, DataFrame, header=false)
    push!(jacobianos, df)
end
jacobianos
```

Salida

4-element VectorAny:  
100×100 DataFrame

Validando las diagonales de cada uno de las matrices consideradas se tiene

Entrada

```
using LinearAlgebra
print(all(x -> x<0, diag(Matrix(jacobianos[1]))), ", ")
print(all(x -> x<0, diag(Matrix(jacobianos[2]))), ", ")
print(all(x -> x<0, diag(Matrix(jacobianos[3]))), ", ")
print(all(x -> x<0, diag(Matrix(jacobianos[4]))))
```

Salida

true, true, true, true

<sup>3</sup>Consultar: <https://github.com/rogve98/Tesis/tree/master/Notebooks/Datos/Ejemplo%20Jacobianos>

El siguiente detalle a analizar siguiendo la definición de la matriz Jacobiana (2.13) es que sus diagonales en efecto no son homogéneas como en las matrices de May. Determinando un histograma de cada una de las diagonales de las matrices antes consideradas se puede saber como es su distribución y si cambia con respecto de la  $p$  elegida

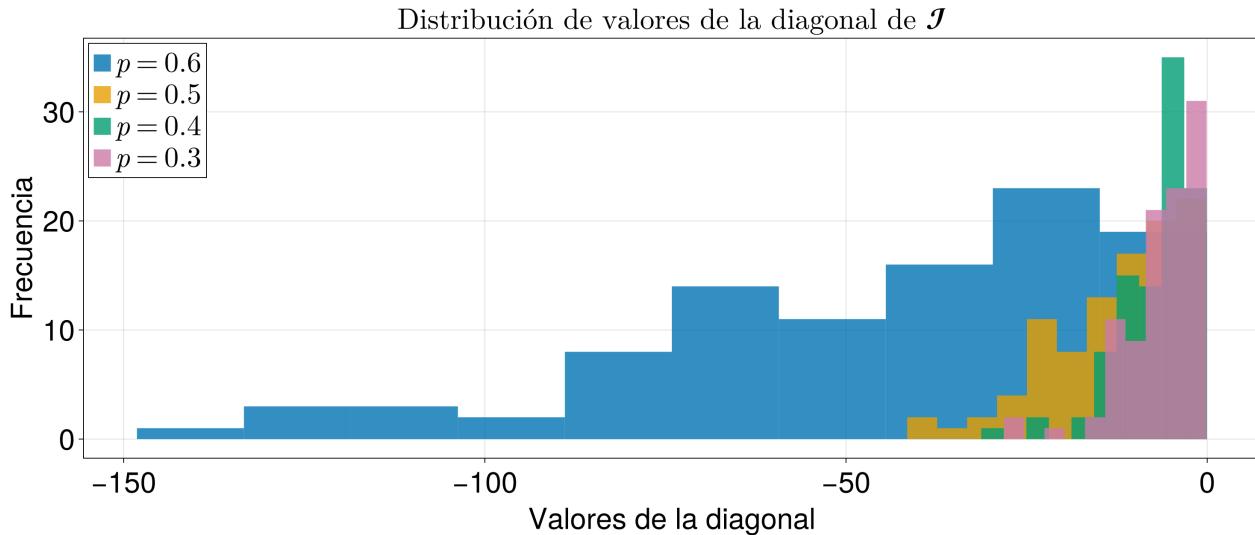


Figura 3.3: Distribuciones de diagonales de cada matriz Jacobiana antes considerada considerando para  $N = 100$ ,  $\sigma = 0.2$  y  $p \in \{0.3, 0.4, 0.5, 0.6\}$ .

No solo no es homogénea sino que cuanto la probabilidad es mayor, la distribución es más dispersa hacia los valores negativos haciéndola de cola pesada tal como se observa el contraste entre el caso  $p = 0.6$  y  $p = 0.3$ . Este comportamiento es natural considerando los coeficientes de  $\Lambda$  y las entradas del punto fijo que también vienen de una distribución de cola pesada. Más adelante se discutirá acerca de esta cualidad de las distribuciones resultantes.

En el capítulo pasado se vio que la importancia de la diagonal en las matrices de May radica en la forma de la distribución de los valores propios del sistema en el plano complejo, englobado bajo la Ley Circular. En la Proposición 2 se demostró que existen varios discos de Gershgorin centrados en este valor  $-d$  de la diagonal, que encierran a los valores propios del sistema en el semiplano negativo de  $\mathbb{C}$  y que el parámetro de May (2.22) determina el límite entre estabilidad e inestabilidad. En el caso de las matrices Jacobianas de los sistemas de Lotka-Volterra generalizado, al no tener un radio/centro definido debido a forma heterogénea de las diagonales ¿qué se puede esperar de la distribución de valores propios de  $\mathcal{J}$ ?

### 3.3. Leyes Circulares

Sabiendo que la distribución de la diagonal de las Jacobianas de los sistemas generalizados no es homogénea y que sigue una distribución de cola pesada con sesgo negativo, se debe analizar como es su distribución de valores propios en el plano complejo y si tiene alguna relación con la distribución de la diagonal. Para ello se comenzará por revisar la distribución de los valores propios de las matrices Jacobianas que se invocaron en la sección anterior

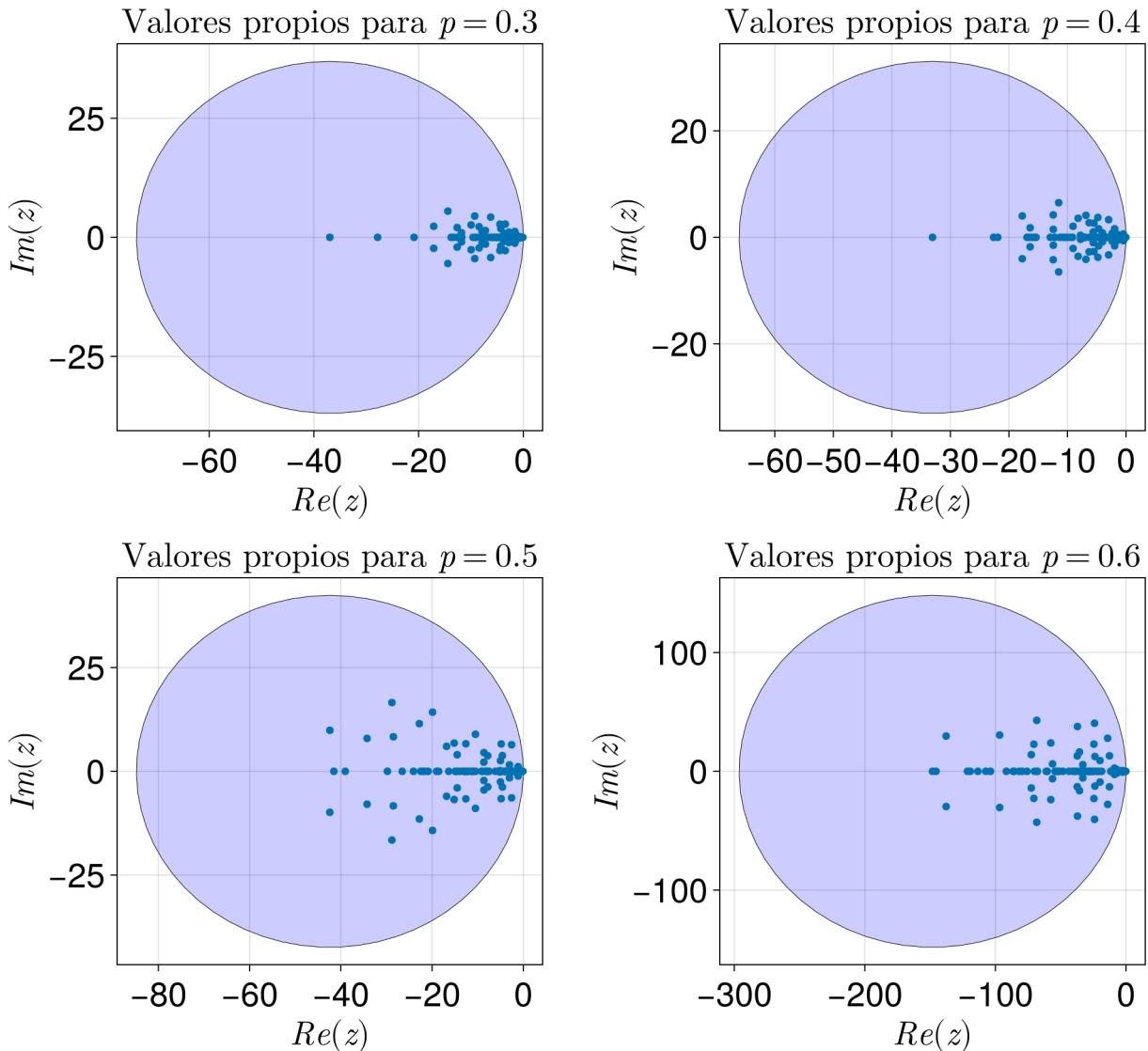


Figura 3.4: Distribución de valores propios para el conjunto de Jacobianas antes consideradas con los parámetros  $N = 100$ ,  $\sigma = 0.2$  y  $p \in \{0.3, 0.4, 0.5, 0.6\}$ .

Para comenzar se han propuesto como centro y radio la parte real más negativa del conjunto de valores propios de cada ejemplo<sup>4</sup>, y en primera instancia se puede observar que dichos círculos si encierran a cada una de las distribuciones pero no se ajustan al círculo en concreto. Además de que cada distribución se encuentra en el semiplano negativo de  $\mathbb{C}$ , se puede apreciar de cada distribución que cuando

<sup>4</sup>En consecuencia se genera el Círculo con el radio más grande posible de cada sistema.

la probabilidad de conexión es mayor entonces la distribución se ensancha desde el eje real de forma similar a como se observa en la Figura (3.3), lo que podría sugerir una relación entre la distribución de las diagonales de  $\mathcal{J}$  y de sus valores propios.

Es evidente que la distribución de la diagonal impacta directamente en la distribución de los valores propios, y si no hay una Ley Circular que se ajuste a dicha distribución entonces se puede proponer la posibilidad de que existan  $N$  de ellas. Para dar un acercamiento a esta propuesta, se ocupará la distribución más ancha para  $p = 0.6$  (de los ejemplos antes presentados) y se considerará cada valor de la diagonal de su matriz Jacobiana como centro y radio de una Ley Circular particular.

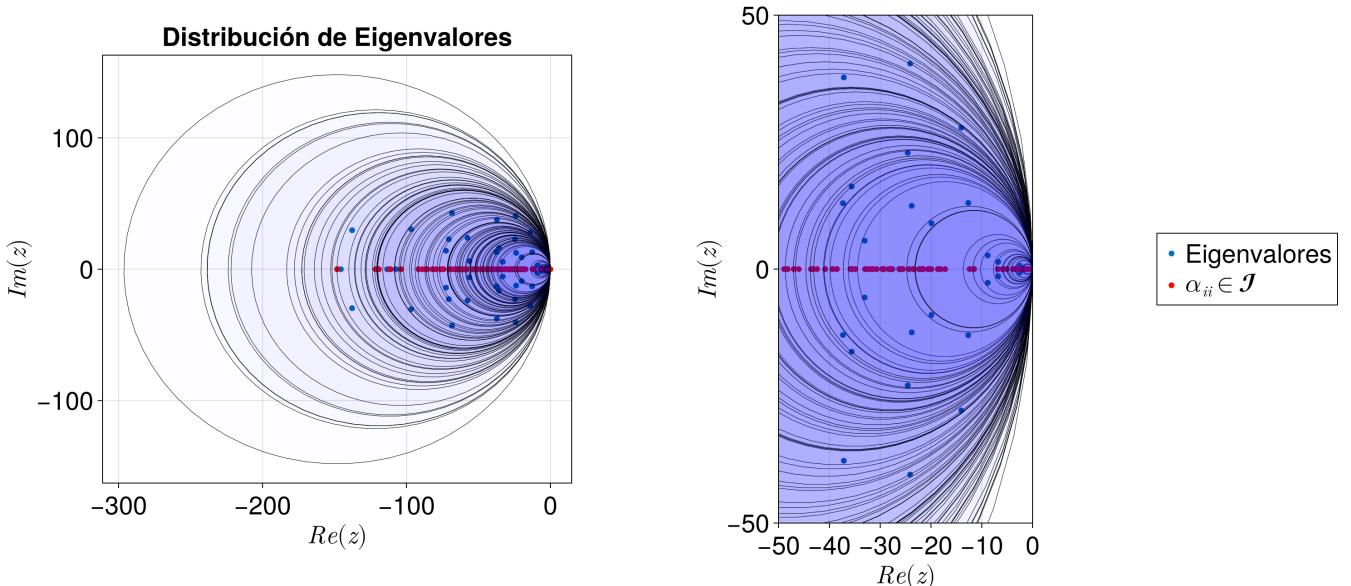


Figura 3.5: Distribución de valores propios del sistema generalizado para  $N = 100$ ,  $\sigma = 0.2$  y  $p = 0.6$ . Se consideran  $N$  Leyes Circulares cuyo centro y radio es cada valor de la diagonal de la matriz Jacobiana asociada.

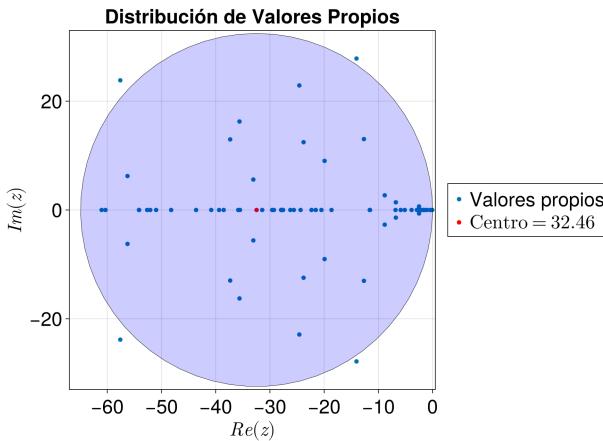


Figura 3.6: Caso particular de la Figura (3.5) para el valor de la diagonal  $\alpha_{ii} = 32.46 \in \mathcal{J}$ .

Esta propuesta se inspira de la Proposición 1, en donde se invocaron los discos de Gershgorin que se encuentran centrados en cada valor de la diagonal de  $\mathcal{J}$  y se demuestra que los radios pueden ser menores o iguales a cada uno de estos valores. Al ser menores o iguales, la actual propuesta toma el máximo caso posible (es decir la igualdad) y por lo tanto cada círculo encerrará un porcentaje de valores propios que se encuentren en la vecindad alrededor de  $\mathcal{J}_{ii}$  de mismo radio.

Un caso particular de la Figura (3.5) considerando  $\mathcal{J}_{ii} = 32.46$  se puede observar en la Figura (3.6), cierto porcentaje de valores propios se distribuye por el círculo varios concentrados en el eje real solamente, sin embargo existen algunos otros que se escapan del confinamiento particular y pasan al siguiente nivel o círculo. Para poder confirmar o refutar esta propuesta, se explorarán múltiples sistemas estables con sus respectivas distribuciones de diagonales y valores propios.

### 3.3.1. Análisis para $N = 50$

Se tienen a disposición dos conjuntos de datos, ambos son de simulaciones realizadas para diferentes valores de  $p$  y  $\sigma$ . Cada conjunto esta conformado por 78 archivos .csv y son simulaciones de matrices Jacobianas y de distribuciones de Diagonales<sup>5</sup>. Así mismo, en cada archivo se encuentran 100 simulaciones que resultaron estables y de los cuales se realizará el análisis correspondiente a la relación entre la distribución de las diagonales y de las partes reales de los valores propios de las matrices Jacobianas.

En la siguiente tabla se muestra el esquema de simulaciones para cada  $p$  y  $\sigma$

Fuerza promedio $[\sigma]$	Probabilidades $[p]$	Cantidad de archivos	Simulaciones realizadas
0.1 – 0.5	0.1 – 1.0	50	5000
0.6	0.1 – 0.9	9	900
0.7	0.1 – 0.7	7	700
0.8	0.1 – 0.5	5	500
0.9	0.1 – 0.4	4	400
1.0	0.1 – 0.3	3	300
<b>Total:</b>		78	7800

Tabla 3.1: Cantidad de archivos generados para el banco de Diagonales y Jacobianos considerando  $N = 50$ . A partir de  $\sigma = 0.6$  en adelante, los tiempos de compilación fueron muy prolongados por lo que no se obtuvieron los 10 archivos respectivos a diferencia de los valores promedio anteriores.

La razón principal de escoger los sistemas para  $N = 50$  es por el costo computacional. Ha resultado muy prolongado el tiempo de compilación de sistemas más grandes (como el de  $N = 100$ ) y aún así para valores altos de la fuerza promedio ( $\sigma \geq 0.6$ ) no se obtuvieron los 10 archivos por la misma razón. Habiendo introducido la información experimental, se procede a continuar con el análisis de las  $N$  Leyes Circulares. Para ello convendrá determinar la correlación entre estas cantidades así como apreciar una comparativa visual entre la parte real y los valores de la diagonal.

---

<sup>5</sup>Para los Jacobianos acceder a: <https://github.com/rogve98/Tesis/tree/master/Notebooks/Datos/Jacobianos>.

Para las Diagonales acceder a <https://github.com/rogve98/Tesis/tree/master/Notebooks/Datos/Diagonales>.

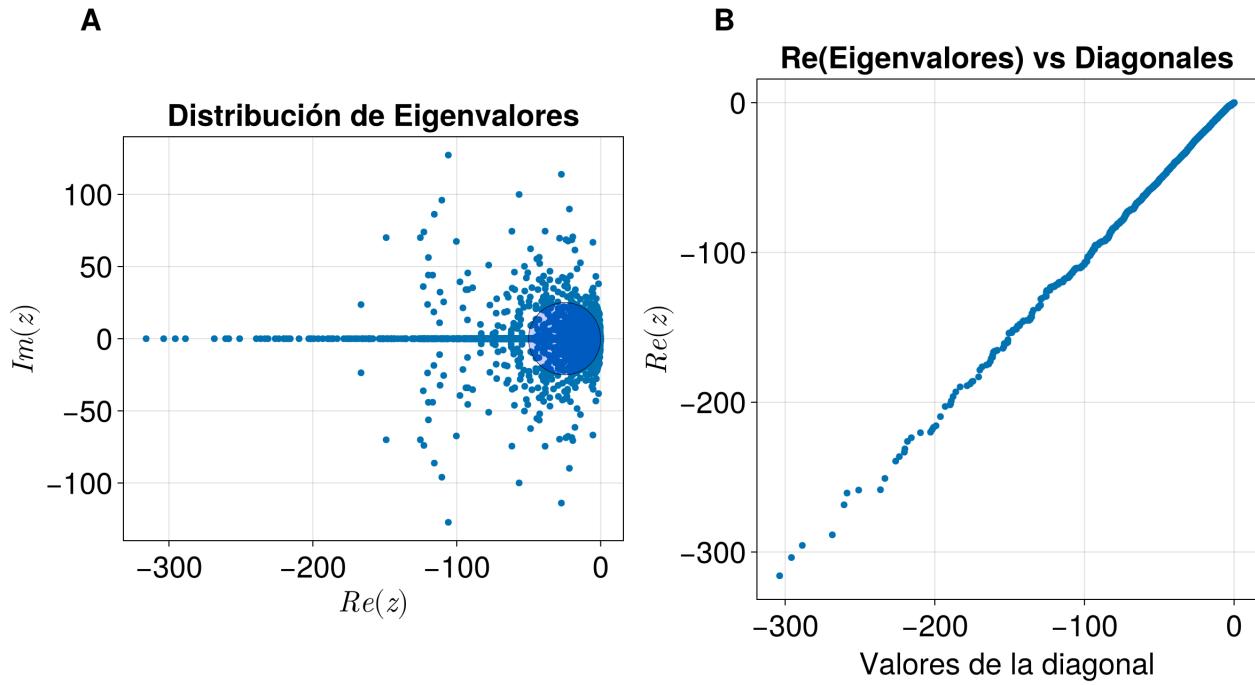


Figura 3.7: (A) Distribución de valores propios de 100 jacobianos para el caso  $\sigma = 0.5$ ,  $p = 0.5$ . Se agrega una ley circular correspondiente al valor medio de la distribución de diagonales. (B) Relación entre la parte real de los valores propios con las diagonales de los Jacobianos considerados.

A simple vista se puede observar una relación lineal, y puede ser casi perfecta en algunos casos pero será cuestión de coincidencia, pues los valores propios se encuentran en las vecindades de Gershgorin alrededor de cada entrada de la diagonal de  $\mathcal{J}$ . Lo que nos muestra la Figura (3.7 B) es que los  $|\mathcal{J}_{ii}|$  más grandes de la distribución tienen un rango amplio en el radio de Gershgorin para alojar valores propios, lo que implica que posiblemente la parte real de estos no se encuentre cerca de dicho valor  $\mathcal{J}_{ii}$  y que por lo tanto no exista una relación tan lineal en estos casos. A diferencia de los  $|\mathcal{J}_{ii}|$  de menor tamaño que parecen tener un radio de Gershgorin proporcional y que ello implique que los valores propios se alojen cerca de dicho centro  $\mathcal{J}_{ii}$  pudiendo marcar una mejor relación lineal. Más adelante se mostrará un ejemplo más evidente de este hecho.

En la Figura (3.7 A) se ha agregado una Ley Circular particular con centro y radio correspondiente al valor medio de la distribución, esto con el fin de observar que tan significativa es la media de la distribución en cuanto a ver cuantos valores propios es capaz de encerrar. Aunque encierra una gran cantidad de ellos, también un gran porcentaje queda fuera por lo que la media no es un valor representativo de la distribución en este caso. Para seguir explorando si la relación lineal existe también para el resto de las simulaciones de la Tabla (3.1) se tomará la media, mediana y moda de las distribuciones de diagonales  $d(\sigma_i, p_j)$  y partes reales de los conjuntos de valores propios  $\bar{\lambda}$  para compararlos viendo si existe una correspondencia lineal entre estas cantidades.

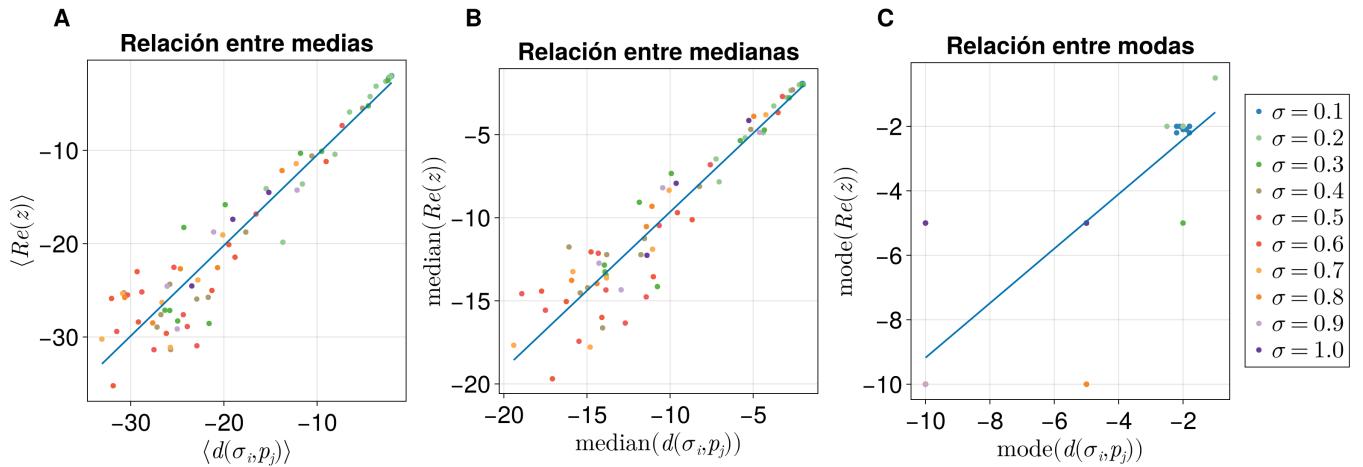


Figura 3.8: (A) Ajuste lineal de la relación entre las medias de las  $Re(\bar{\lambda})$  con las medias de las  $d(\sigma_i, p_j)$  de las Jacobianas del sistema. (B) Ajuste lineal de la relación entre las medianas  $Re(\bar{\lambda})$  con las medianas de las  $d(\sigma_i, p_j)$  de las Jacobianas del sistema. (C) Ajuste lineal de la relación entre las modas de  $Re(\bar{\lambda})$  con las modas de las  $d(\sigma_i, p_j)$  de los Jacobianas del sistema.

En la Figura (3.8) se distingue la media, mediana y moda de cada distribución; cada color se encuentra asociado a los valores de la fuerza promedio  $\sigma$  y la cantidad de puntos del mismo color corresponde a cada una de las probabilidades de conectividad del sistema. Se ha visto en la Figuras (3.3, 3.4) que cuando esta probabilidad es cada vez mayor entonces las colas de sus distribuciones son cada vez más anchas debido a la posibilidad de mayor cantidad de interacciones y la dependencia que hay con los valores del punto fijo del sistema. Por lo tanto hacia la izquierda estarán las probabilidades más grandes e irán decreciendo hacia la derecha.

En cada gráfica de esta figura se encuentran las 78 simulaciones realizadas y se nota claramente una correspondencia entre los valores de la diagonal con las partes reales de los valores propios, lo que refuerza la propuesta de las Leyes Circulares antes mencionada. Al igual que en la Figura (3.7), cada ajuste es mejor para valores cercanos al cero que para los máximos en valor absoluto, esto debido al argumento antes mencionado sobre la amplitud del radio de Gershgorin que implica que los valores propios tengan la posibilidad de alojarse lejos del correspondiente centro  $\mathcal{J}_{ii}$ .

Lo que se pudo observar de estas revisiones es que ambas distribuciones siguen una tendencia de distribución de cola pesada con sesgo negativo hacia la derecha. Una hipótesis por comprobar y que se escapa de los objetivos de esta tesis, sería investigar si la distribución de las entradas del punto fijo estable asociadas a las matrices Jacobianas de los sistemas impacta directamente en como son las distribuciones de las diagonales y a su vez las de las partes reales de los valores propios. Para tener mayor certeza de la relación lineal, se presentará la correlación que existen entre ambas distribuciones.

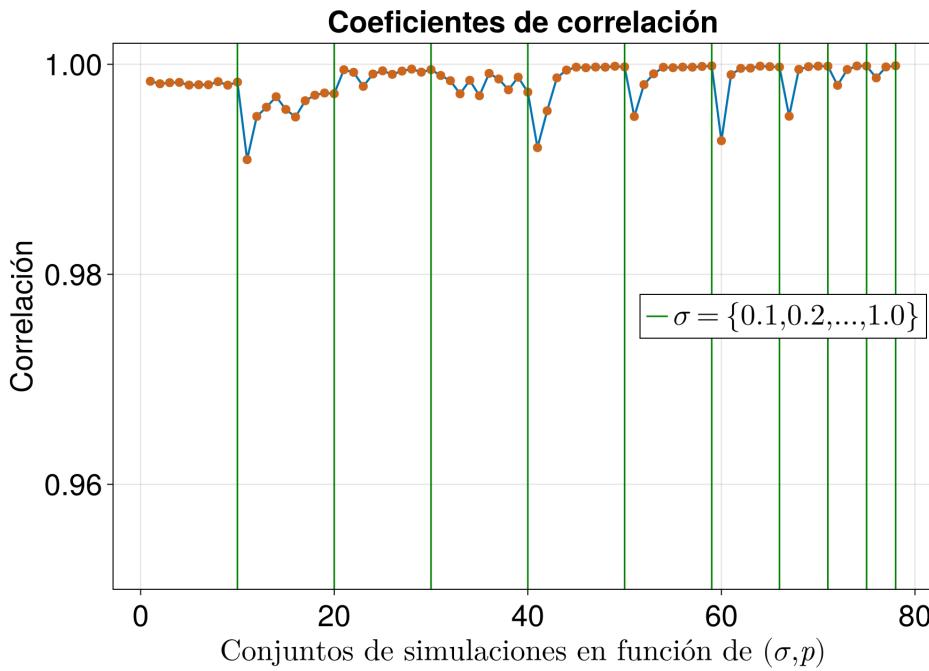


Figura 3.9: Coeficientes de correlación en función de  $\sigma$  y  $p$ . Cada uno de los 78 coeficientes corresponde para un conjunto  $\sigma_i$  y  $p_j$  de simulaciones según la Tabla (3.1).

Esta muestra contiene un coeficiente de correlación por cada simulación realizada. Para determinar cada uno de ellos se consideró cada distribución, tanto de diagonales como de partes reales de los valores propios. Cada línea verde delimita un conjunto de simulaciones por cada  $\sigma$  de acuerdo con la Tabla (3.1). En general se puede apreciar una correlación casi perfecta en entre las distribuciones consideradas, lo que implica que si existe una dependencia en la forma de la distribución de valores propios en función de las entradas de las diagonales. Así mismo, sustenta la propuesta de las Leyes Circulares, pues cada elemento de las diagonales está íntimamente relacionado con al menos un valor propio de su respectiva matriz Jacobiana. Este diagrama puede servir para tener un mapa general de como es la relación entre distribuciones, se puede observar un caso excepcional para los valores  $\sigma = 0.2$  y  $p = 0.1$ , en este caso aunque la correlación sigue siendo muy alta, es la menor de todo el conjunto de simulaciones. Viendo la Figura (3.10) se puede notar que son los máximos en valor absoluto los que tienen discrepancias a tal nivel que rompe con la linealidad.

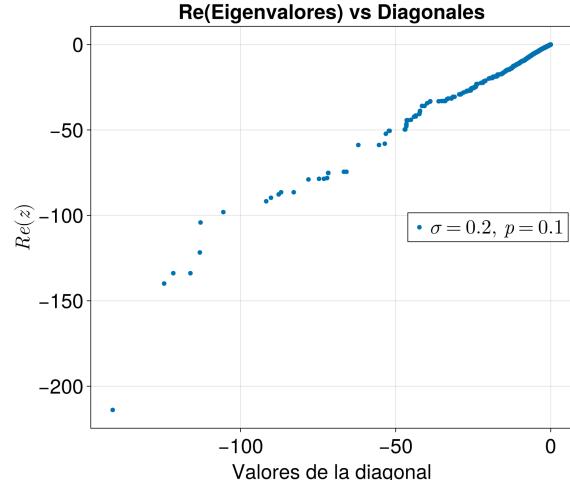


Figura 3.10: Relación entre cantidades de la simulación 11, caso con  $\sigma = 0.2$  y  $p = 0.1$ .

### 3.4. Transiciones de estabilidad

Para darle seguimiento a los resultados de esta tesis, esta sección se va a centrar en explorar de forma cualitativa las condiciones de estabilidad de los sistemas de Lotka-Volterra generalizado en función de  $\sigma$  y  $p$ . Posteriormente se presentará un análisis sobre las condiciones de la matriz de incidencias para que exista o no estabilidad en los sistemas relacionados, con miras en presentar un primer esbozo del parámetro crítico de transición que resulta no ser trivial de hallar. Para el caso más robusto ( $N = 100$ ) se va a presentar la diferencia entre usar matrices estructuralmente simétricas y puramente aleatorias (como el caso de May), reforzando el hecho de que la simetría entre interacciones presentan elementos adicionales que determinan la estabilidad, tal y como se vio al final del capítulo anterior.

Se van a considerar tres tipos de sistemas, para  $N = \{100, 50, 25\}$ . Se pretende ver como cambia la estabilidad con diferentes tamaños del sistema (2.1). El proceso para llevar a cabo la construcción de los diagramas de transición es semejante al que se presentó en la sección de las Transiciones de May, se va a integrar el sistema fijando la fuerza de interacción en los siguientes valores  $\Sigma = \{0.1, 0.2, \dots, 1.0\}$  mientras que para las probabilidades de conectividad se va a considerar la siguiente partición del intervalo  $[0, 1]$  para cada  $N$ :

$$p = \{x_i \mid x_i = i \cdot \Delta x, i = 0, 1, 2, \dots, 100\}, \quad \text{con } \Delta x = 0.01 \quad (3.3)$$

Con esta configuración de valores se permitirá generar diagramas de estabilidad para cada  $N$  en función de  $p$  considerando que es una partición equidistante. Hay otros dos diagramas de estabilidad que son de interés; siguiendo en función de la probabilidad de conectividad se define la siguiente partición sobre el intervalo  $[0, 1]$

$$p_{\log} = \left\{ x_i \mid x_i = 10^{-(10 - \frac{10i}{99})}, i = 0, 1, \dots, 99 \right\} \quad (3.4)$$

Se ha considerado particularmente este conjunto de probabilidades ya que para ciertas  $\sigma \in \Sigma$  y para  $N = 100$  primordialmente, la transición ocurre de manera abrupta de modo que no se aprecia con claridad cuando ocurre. Por este motivo se utiliza esta escala de valores para poder visualizar los cambios para probabilidades muy pequeñas. Por último pero no menos importante, se van a considerar diagramas en donde se deja fija la  $p$  para cada  $N$  y se define una partición equidistante en el intervalo  $[0, 1]$  en función de la fuerza de interacción, es decir:

$$\sigma = \{x_i \mid x_i = i \cdot \Delta x, i = 0, 1, 2, \dots, 100\}, \quad \text{con } \Delta x = 0.01 \quad (3.5)$$

Para esta configuración de valores se obtendrán los diagramas de transición en función de  $\sigma$  y se verá que tan contrastante es con respecto de los otros diagramas de transición; se verá que sigue la tendencia de las transiciones de May, pues estas también ocurren más hacia la derecha que las que van en función de  $p$ .

Teniendo las particiones y los ajustes de parámetros necesarios para generar los diagramas de transición, solamente falta ver cómo y de qué manera se van a generar estos diagramas. Se integrará el sistema cierto número de veces para cada  $N$ ,  $\sigma$  y  $p$  con sus correspondientes particiones y por cada elemento de dicha partición:

Tamaño del sistema $N$	Cantidad de simulaciones por cada elemento de la partición
100	3000
50	6000
25	12000

Tabla 3.2: Cantidad de simulaciones realizadas por cada  $N$  y para cada elemento de la partición definida.

De tal forma que se van a determinar cuantos sistemas resultaron estables del total de simulaciones realizadas para dicho elemento y se contabilizarán. Se podrá percibir como un porcentaje de estabilidad y se podrá observar que cuando los valores de cada partición aumentan, la estabilidad de los sistemas irá decreciendo. La elección de la cantidad de simulaciones realizadas para cada conjunto de sistemas en función de  $N$  responde a la intención de suavizar las curvas; entre más valores se consideren, la curva se hace cada vez más suave debido a la ley de los grandes números. Se ha observado que entre más chico sea el tamaño del sistema se requieren mas simulaciones para poder suavizar dicha curva.

Retomando la discusión generada en el capítulo anterior derivada de la Proposición 2, se había concluido que el parámetro de transición de May (2.22) no puede ajustarse directamente a las transiciones del sistema de Lotka-Volterra generalizado. La razón fundamental de ello se encuentra en la forma que tienen las matrices Jacobianas del Sistema de Lotka-Volterra generalizado. No cumplen la regla de tener entradas i.i.d. con media cero y varianza  $\sigma^2$ <sup>6</sup>, sino que la diagonal tiene una forma de distribución de cola pesada y con sesgo negativo, y el resto de las entradas de la matriz no viene necesariamente de una distribución normal (Ver ec. (2.13)).

Por lo tanto habrá que explorar otra alternativa para poder acercarse al parámetro de transición de éstos sistemas. Considerando adicionalmente el impacto de los puntos fijos y su distribución que induce a la forma de las matrices Jacobianas, no dejando atrás el papel que tiene la matriz de incidencias  $\Lambda$  para a su vez inducir a estos puntos fijos. Finalmente considerar que  $\Lambda$  es estructuralmente simétrica implicando más elementos que inciden en la estabilidad (Ver Fig. (2.12)).

---

<sup>6</sup>Condición necesaria para la Ley Circular de Girko que justifica el resultado del parámetro de May (2.22).

### 3.4.1. Para $N = 100$

#### En función de $p$

Este sistema es el más robusto analizado y del que se le podría extraer más información debido a las características de sus diagramas de transición. Como bien se mencionó anteriormente, se necesitó una cantidad de simulaciones considerablemente inferior en comparación con los sistemas  $N = 50, 25$  (Tabla (3.2)), lo que por sí mismo demuestra que la cantidad de interacciones esta relacionada con la ley de los grandes números, entre más grande sea el sistema: mayor será su capacidad de “promediar” el ruido estocástico interno y por lo tanto sus fluctuaciones irán disminuyendo permitiendo que el promedio converja cada vez mejor al valor esperado.

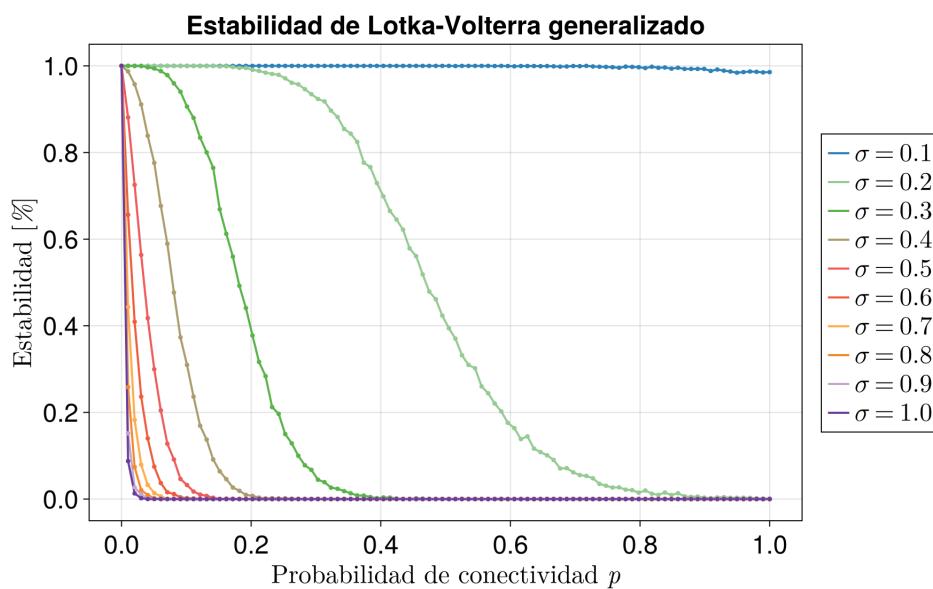


Figura 3.11: Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado en función de la probabilidad de conectividad para  $N = 100$ .

En este diagrama al igual que en el May (Fig. 2.10) también se observa un cambio abrupto para  $\sigma > 0.3$  ubicado en los primeros valores de la probabilidad, sin embargo, su diferencia radica en la suavidad con la que ocurren en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado. Una suavidad muy semejante a la que presentan los sistemas de May que son estructuralmente simétricos, sobre todo mucho más marcadas para los valores de  $\sigma$  cercanos a 1.

En este caso se abre el análisis con matrices de incidencias  $\Lambda$  estructuralmente simétricas que dan origen a Jacobianas de la misma naturaleza, más adelante se realizará una comparación (únicamente para el caso  $N = 100$ ) entre sistemas con interacciones aleatorias y estructuralmente simétricas.

Nuevamente se ajusta el eje  $x$  en escala logarítmica para lograr visualizar las transiciones con  $\sigma > 0.3$ . Se puede observar que aún para valores de  $\sigma$  cercanos a 1, sigue presentando una notoria suavidad con respecto de los sistemas de May (Fig. 2.11) que son sustancialmente similares a los sistemas de May estructuralmente simétricos.

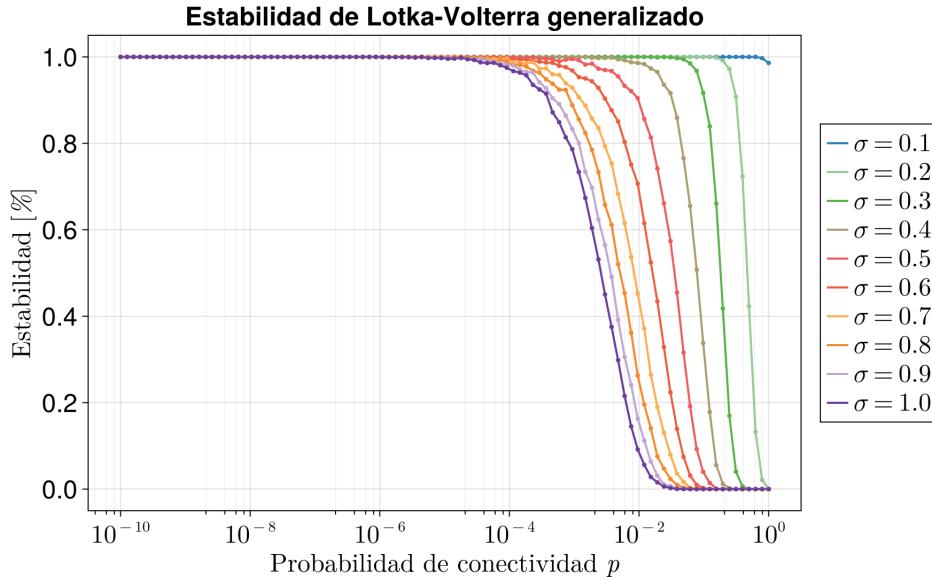


Figura 3.12: Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado en función de la probabilidad con escala logarítmica para  $N = 100$ .

A continuación se realizarán una serie de comparaciones entre sistemas de Lotka-Volterra generalizado con  $\Lambda$  estructuralmente simétrica y aleatoria, pero también se realizarán comparaciones con respecto de los sistemas de May antes mencionados. En el primer caso para notar cómo es la desviación entre la elección de  $\Lambda$  y en el segundo caso para notar la desviación con respecto de sistemas que consideran la diagonal fija.

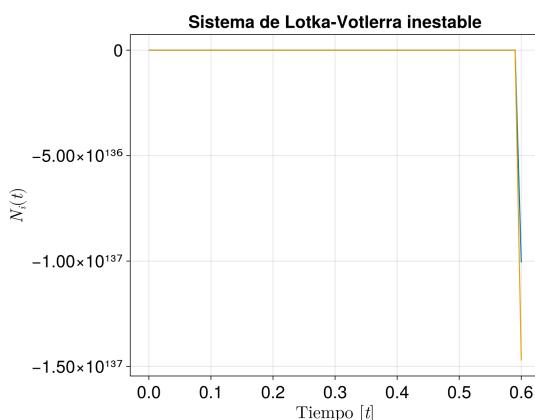


Figura 3.13: Sistema inestable que no cumple con la relación (3.6)

La suavidad de las transiciones de este caso aún es una pregunta abierta al igual que el parámetro de transición, tendrá que ver necesariamente la simetría estructural de las interacciones. Realizando una exploración heurística sobre esta simetría se ha hallado particularmente para el sistema de  $2 \times 2$  que las interacciones de cooperación (ambos coeficientes negativos) deben cumplir la relación:

$$\alpha_{ij} > \frac{1}{\alpha_{ji}}, \quad \text{con } i \neq j \quad (3.6)$$

para que el sistema (2.1) sea estable. Esto implica que  $\alpha_{ij}\alpha_{ji} < 1$  y si no se cumplen estas condiciones, el sistema deviene a inestable. En la Figura (3.13) se ha integrado un sistema que no cumple la desigualdad (3.6) para un intervalo de tiempo de 0 a 10, y en apenas unos instantes el sistema se disparó a  $-\infty$ . Esta puede ser una pista importante para hallar una relación de peso que conlleve a la inestabilidad de sistemas generalizados a  $N$  especies.

Al comparar las transiciones del sistema de Lotka-Volterra generalizado con  $\Lambda$  aleatoria y estructuralmente simétrica, se observa que las transiciones decaen primero y de forma suave en el segundo caso con respecto del primero. Esto puede deberse en parte por desigualdad (3.6), pues es una condición altamente probable conforme  $N$  sea más grande. Sin embargo, hace falta generalizar dicha desigualdad a matrices cuadradas con las características de  $\Lambda$  y demostrar que la realción esta inmiscuida en este tipo de escenarios, por lo que por ahora no es enteramente concluyente.

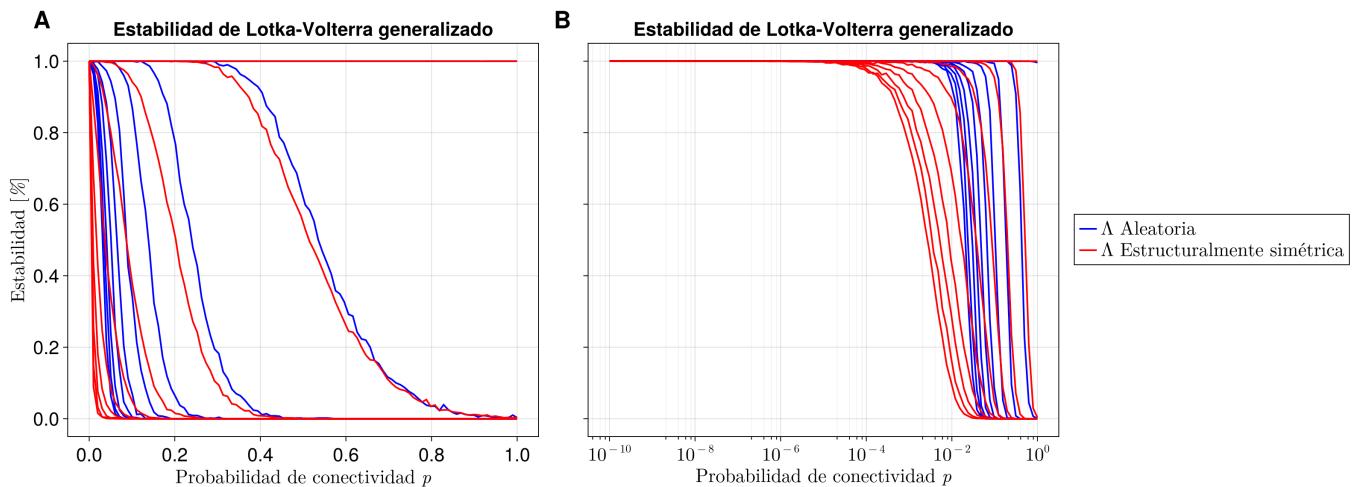


Figura 3.14: Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra generalizados con  $\Lambda$  aleatoria y estructuralmente simétrica.

Lo que llama la atención es que la desviación es cada vez mayor conforme  $\sigma$  aumenta, valores cercanos al cero son más probables que cumplan la desigualdad (3.6) que aquellos cercanos a 1. Para notar que distribuciones comienzan a no cumplir la desigualdad, se realiza una simulación que utiliza matrices cuadradas similares a  $\Lambda$  solo con la diferencia de que todas sus entradas se mapean de una distribución normal que toma valores discretos tal como en la partición (3.5), la simulación considera 3000 matrices por cada  $\sigma$  y evalúa cuantos de ellos no cumple la desigualdad.

El hallazgo es que a partir de  $\sigma = 0.27$  se observa la primer distribución normal que no cumple la desigualdad con menos de 10 casos, de ahí en adelante el número de casos no favorables va aumentando hasta  $\sigma = 1.0$  teniendo hasta una cantidad de 6 cifras de ellos. Y tal cual se nota en la Figura (3.14), a partir de  $\sigma = 0.3$  en adelante se va observando una desviación progresiva hasta  $\sigma = 1.0$ .

A partir de esta observación es que se ha relacionado la desigualdad con la estabilidad de los sistemas, tanto de May como el de Lotka-Volterra generalizado. Viendo las diferencias que tiene el sistema (2.1) considerando  $\mathbf{A}$  estructuralmente simétrica y aleatoria, ahora se mostrará que diferencias existen entre este par de sistemas con los respectivos de May.

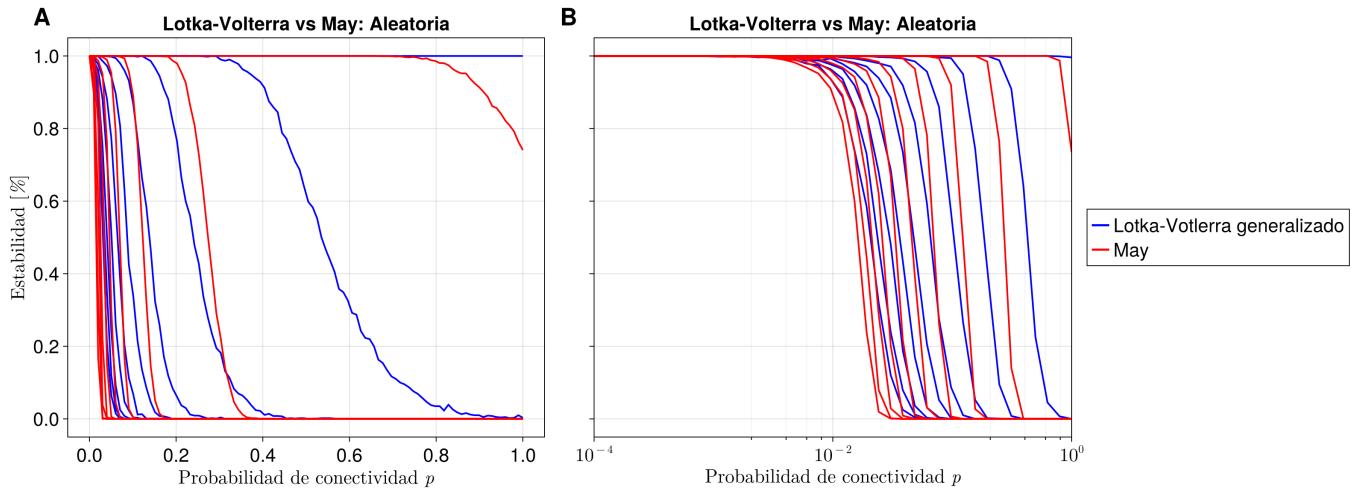


Figura 3.15: Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de  $p$  con matrices aleatorias.

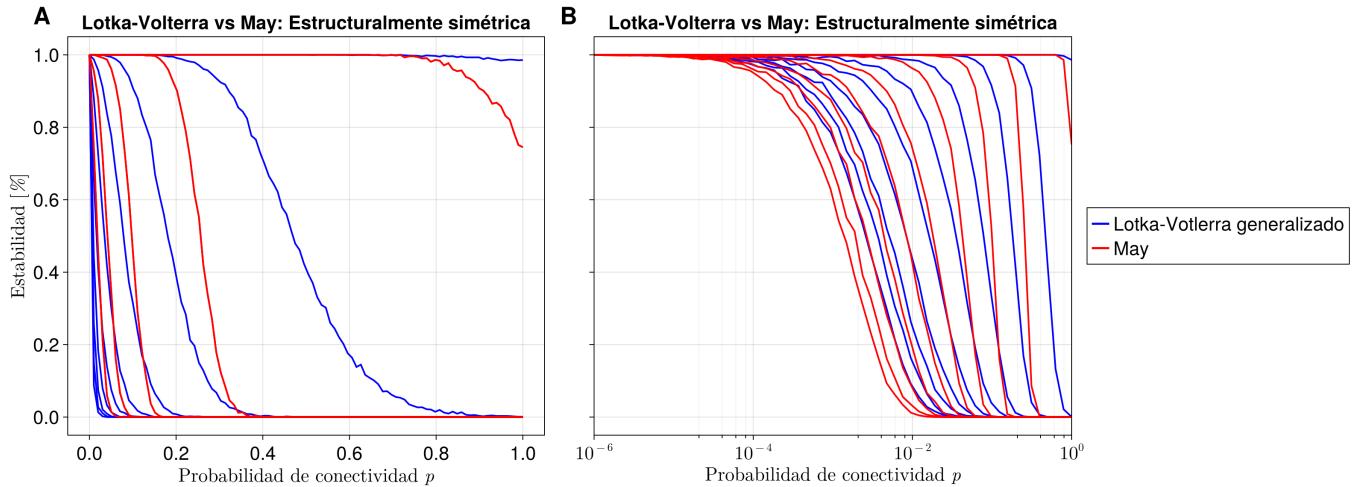


Figura 3.16: Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de  $p$  con matrices estructuralmente simétricas.

En esta ocasión se percibe que la estabilidad de los sistemas de May decaen primero que los de Lotka-Volterra generalizado, para ambos casos distinguiendo entre las matrices aleatorias y estructuralmente simétricas. Además de ello lo hacen de forma similar para  $\sigma \geq 0.2$ ; a pesar de ello la diferencia esta presente en la estructura de las matrices jacobianas y las de May, principalmente por el hecho de que están regidas por distribuciones completamente diferentes.

Una suposición válida que se puede derivar de la estructura de las matrices con respecto de la forma de transición de sus estabilidades, es que lo harán en función de la distribución estadística con las que estén formadas. Se podrían formar otro tipo de sistemas con otras distribuciones para poder observar de que forma decaen y si siguen las tendencias que se muestran en las formas aleatorias y estructuralmente simétricas.

### En función de $\sigma$

Otra perspectiva que se tiene de la estabilidad del sistema (2.1) es utilizando la partición (3.5) y ver de que manera cambia considerando varias probabilidades tal y como se mostró anteriormente con los diagramas de transición en función de  $p$ . Al igual que con las transiciones de May en función de  $\sigma$ , estas también ocurrirán hacia la derecha con respecto de las transiciones en función de  $p$ . En el caso de May se le atribuía al hecho de que su parámetro de transición  $\sigma^*$  es proporcional a  $\frac{1}{\sqrt{N}}$  mientras que  $C^* \propto \frac{1}{N}$ . Ya se sabe que el parámetro (2.22) no aplica enteramente a las transiciones de Lotka-Volterra generalizado, sin embargo, podría estar involucrado de alguna forma mediante esta pista.

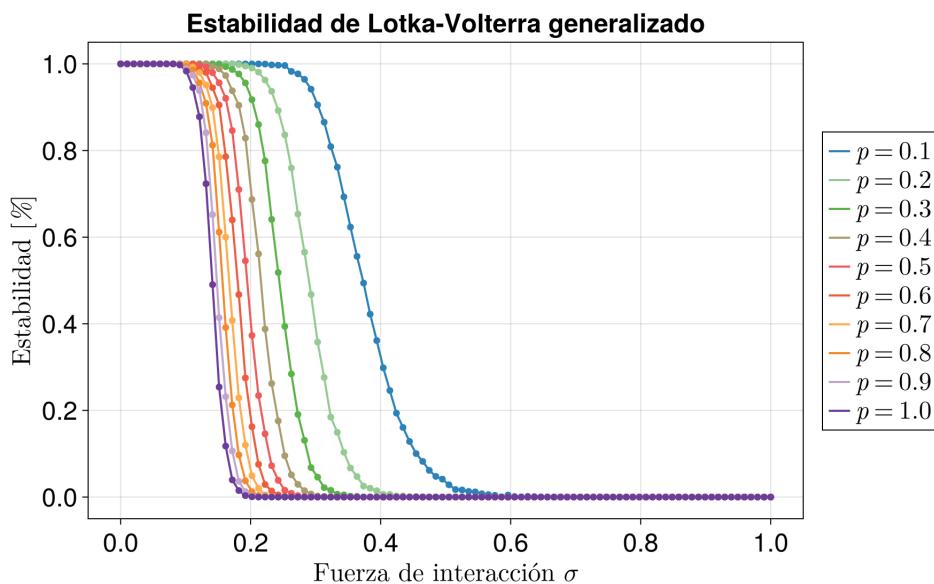


Figura 3.17: Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la fuerza de interacción promedio para  $N = 100$ .

Este escenario en particular puede ayudar a develar la relación entre la estabilidad y la simetría estructural de las interacciones. Al igual que en la Figura (3.14), se va a mostrar como cambia la estabilidad cuando se consideran matrices de incidencias  $\Lambda$  aleatorias y estructuralmente simétricas. En su caso análogo, se observaba que las transiciones de  $\Lambda$  aleatoria se muestra hacia la derecha con respecto de la estructuralmente simétrica.

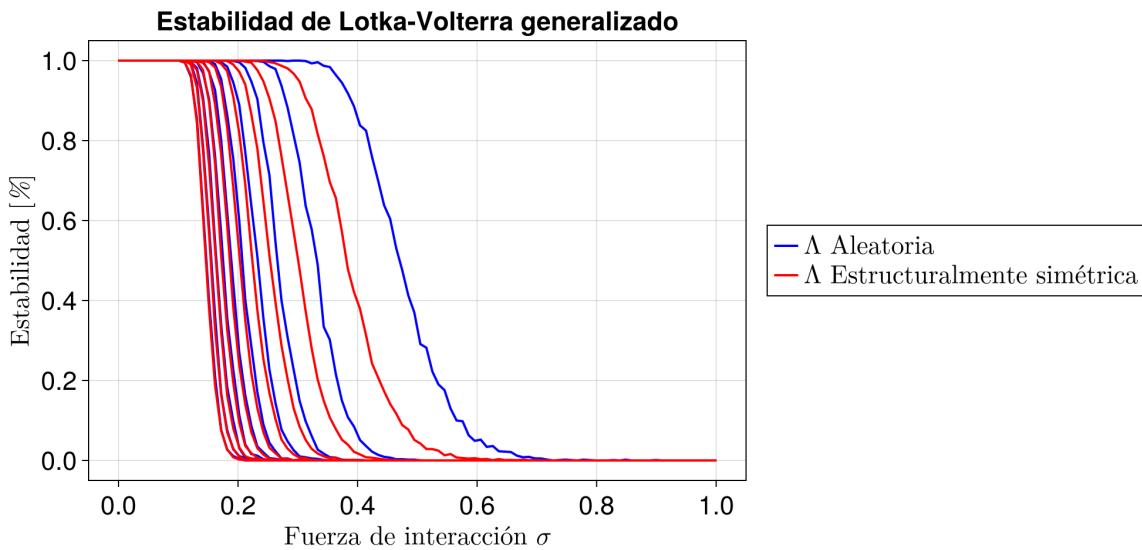


Figura 3.18: Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra generalizados en función de  $\sigma$  con  $\Lambda$  aleatoria y estructuralmente simétrica.

En este caso las transiciones con  $\Lambda$  aleatoria también ocurren hacia la derecha de las estructuralmente simétricas, pero a diferencia del caso de la Figura (3.14), las desviaciones van disminuyendo conforme la conectividad aumenta, tal y como se observó con el caso de May (Figuras (2.13 B, 2.14)). El las transiciones estructuralmente simétricas se logra observar como comienzan a ocurrir desde un rango alrededor del 0.2 al 0.4, lo que empata con la simulación realizada para observar el cumplimiento de la desigualdad (3.6).

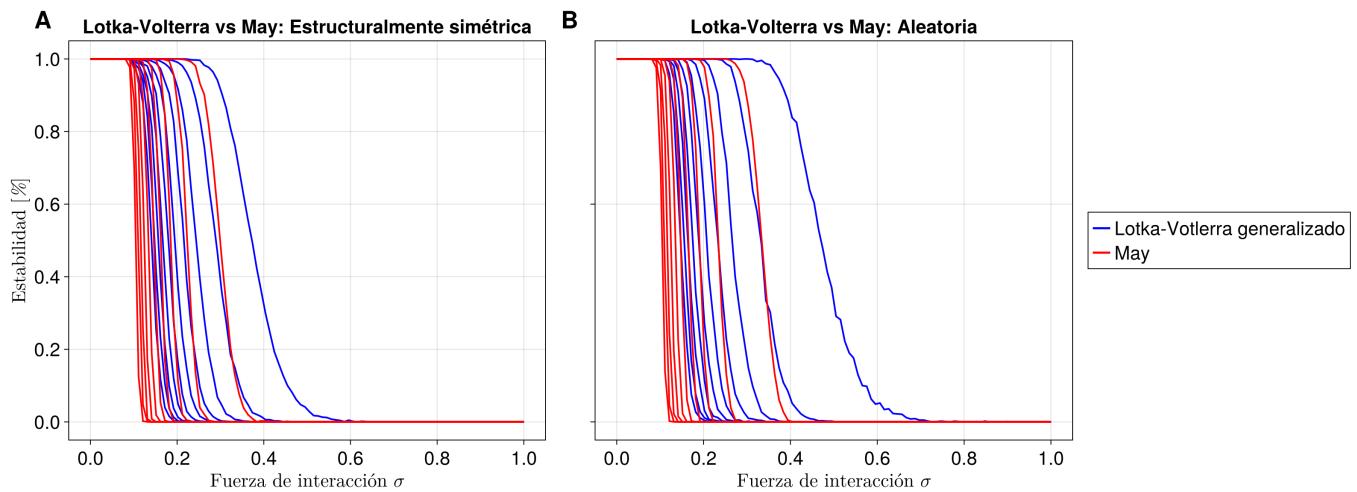


Figura 3.19: Comparación de la estabilidad entre sistemas de Lotka-Volterra y May en función de  $\sigma$  con matrices aleatorias y estructuralmente simétricas.

Para las comparaciones entre sistemas de May y de Lotka-Volterra generalizado, las diferencias son similares a las Figuras (3.15, 3.16) en el sentido de que las transiciones de May se notan hacia la izquierda con respecto de las transiciones de Lotka-Volterra. Las formas de transición dependen de la estructura de las matrices que los representan, específicamente hablando de la diagonal: en el caso de May el radio Gershgorin [6] y el radio espectral de Girko [8] define “fácilmente” el punto de transición que para los sistemas de Lokta-Volterra no es tan simple debido a su diagonal heterogénea.

### 3.4.2. Para $N = 50$

#### En función de $p$

Se ha utilizado la misma metodología para generar los diagramas de transición para este caso y para  $N = 25$ . Las particiones y los parámetros de (2.1) son los mismos. Lo único que ha cambiado es el número de simulaciones por punto (Tabla (3.2)), pues entre menos especies se contemplen se debe de compensar con el número de simulaciones para cumplir la ley de los grandes números. Algo que se podrá observar en estas transiciones es que son cada vez más suaves y tienen mayor rango de estabilidad, lo que sugiere que es más probable hallar sistemas estables cuando su tamaño es cada vez menor.

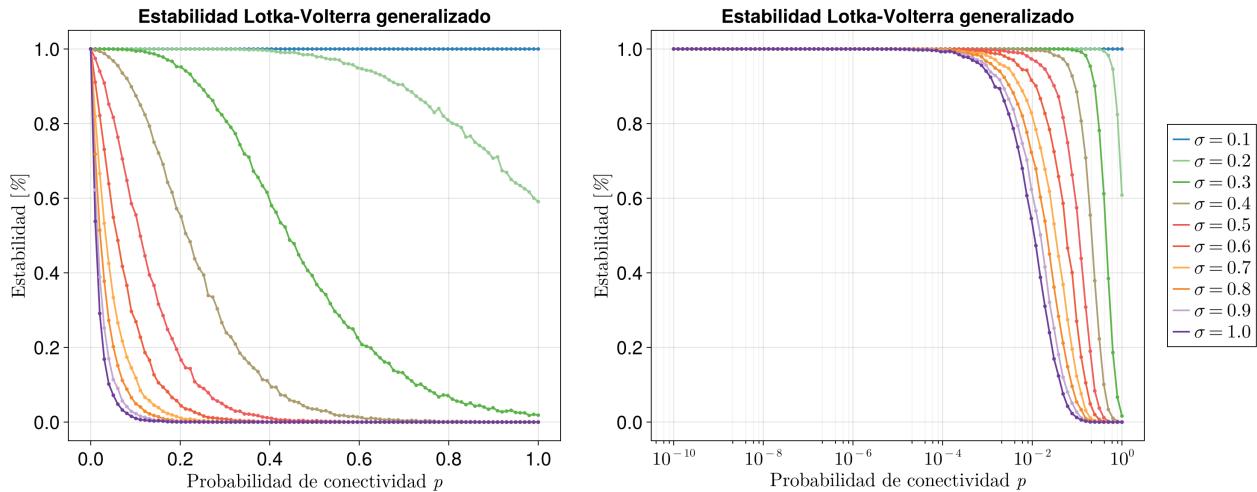


Figura 3.20: Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la probabilidad de conectividad para  $N = 50$ .

Se puede observar sutilmente como el caso  $\sigma = 0.2$  tiene hasta un 60 % de probabilidad de ser estable aún cuando la red es completamente conectada, hecho que contrasta con el caso  $N = 100$ . Sin embargo aún así se sigue observando que la estabilidad para  $\sigma$  cercana a 1 se da para valores  $p$  pequeños, del orden de  $10^{-4}$ . Si se realiza una simulación como la que se mencionó anteriormente para observar el cumplimiento de la desigualdad (3.6) los valores son similares al caso  $N = 100$ , lo que indica que a partir de  $\sigma = 0.27$  comienzan aemerger casos inestables que no cumplen dicha desigualdad.

### En función de $\sigma$

Se podrá observar mejor con el diagrama de transición en función de  $\sigma$ , únicamente cambiará la forma en que decrece con respecto del sistema  $N = 100$  siendo para este caso más suave en lugar de abrupto.

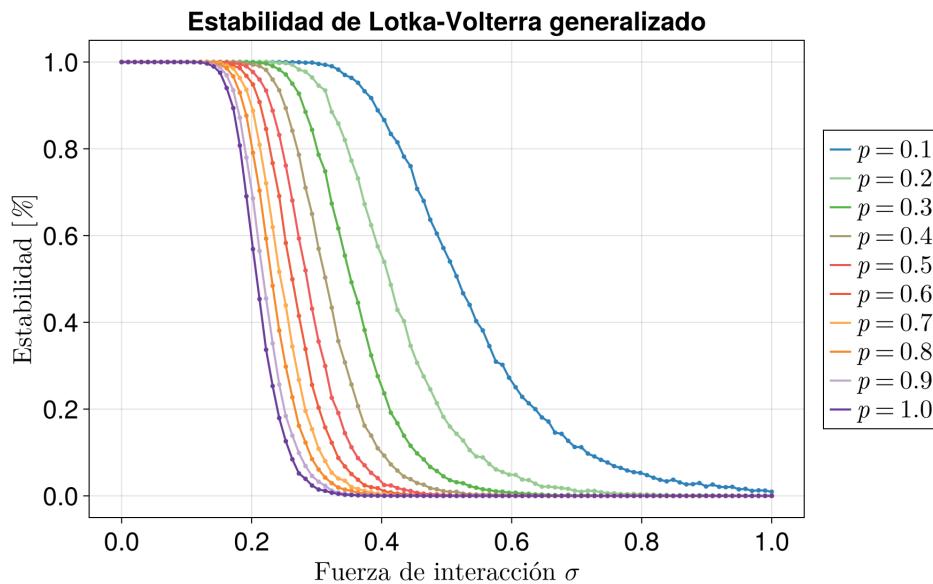


Figura 3.21: Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la fuerza de interacción para  $N = 50$ .

### 3.4.3. Para $N = 25$

#### En función de $p$

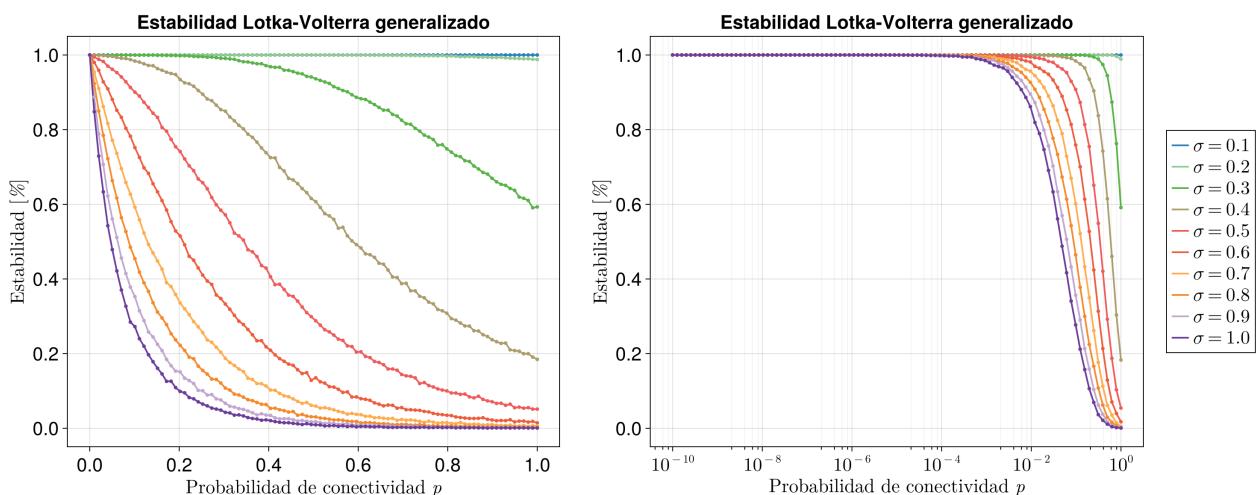


Figura 3.22: Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Volterra generalizado en función de la probabilidad de conectividad para  $N = 25$ .

Para este último caso se encuentran transiciones de estabilidad todavía más suaves, a su vez con un rango de estabilidad mayor con respecto de los sistemas anteriores. Sin embargo también se contempla un número mayor de simulaciones por punto (Tabla 3.2) para poder suavizar las curvas. En este caso se puede observar que el sistema con  $\sigma = 0.2$  es 99 % estable aún con la red totalmente conexa. En el caso de las transiciones en función de  $\sigma$  también se presentan más suaves con respecto de los sistemas anteriores incluso se logra observar para  $p = 0.1$  que el sistema es estable en un 30 % de probabilidad con  $\sigma = 1.0$ , hecho que no se logró observar en los casos anteriores.

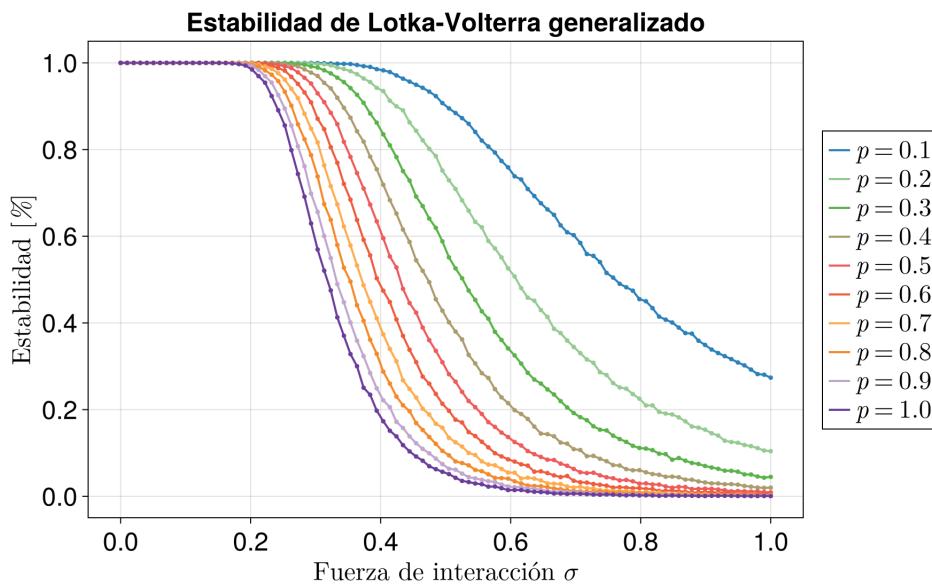


Figura 3.23: Transiciones de estabilidad en el Sistema de Lotka-Votlerra generalizado en función de la fuerza de interacción para  $N = 25$ .

Con esto se concluye la presentación de los resultados más importantes de esta tesis, en este punto se tiene un mapa general de como se comporta la estabilidad en sistemas de Lotka-Volterra generalizado para diversos conjuntos de  $p$ ,  $\sigma$  y  $N$ . Haría falta reconocer si puede existir o no un parámetro crítico de transición además de revisar si la relación (3.6) tiene alguna relevancia en dicho parámetro de transición. En la siguiente y última sección de este trabajo se estará discutiendo las posibles implicaciones de esto.

### 3.5. Un acercamiento al parámetro crítico

Existen antecedentes sobre transiciones de fase aplicando el modelo de Lotka-Volterra [4, 3, 2], específicamente dados en el enfoque de *spin glasees*. Cada uno de los trabajos construye de forma particular el sistema y lo conlleva a resultados interesantes, en esta última sección se explorará brevemente cada enfoque y se abrirá la discusión sobre nuestra transición de fase entre régimen estable de un solo punto de equilibrio al inestable, tal y como se mostró en los diagramas de transición antes presentados.

Para el trabajo aportado por Bunin en 2017 [4] se consideran las ecuaciones comunes del sistema de Lotka-Volterra (2.1) considerando que las interacciones se mapean de forma independiente cumpliendo  $\mu \equiv N\langle\alpha_{ij}\rangle$  y  $\sigma^2 \equiv N\text{Var}(\alpha_{ij})$ . Además de ello, se define un parámetro  $\gamma$  que muestra la correlación entre cada una de las interacciones intervintes, es decir:

$$\gamma = \text{corr}(\alpha_{ij}, \alpha_{ji}) \in [-1, 1]$$

donde para cada  $\gamma \neq 0$  se estará considerando el escenario de Allesina (valores propios distribuidos en una Ley Elíptica), mientras que en  $\gamma = 0$  se consideran los sistemas dados por May (valores propios distribuidos en una Ley Circular). Bunin propone una reparametrización de las ecuaciones considerando abundancias normalizadas para considerar tamaños relativos de las poblaciones consideradas, por tanto define

$$n_i = \frac{x_i}{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N x_j}, \quad \frac{1}{S} \sum_i n_i = 1$$

Además de definir convenientemente las interacciones de la siguiente manera

$$\alpha_{ij} = \frac{\mu}{S} + \sigma \alpha_{ij}$$

con  $\langle a_{ij} \rangle = 0$ ,  $\langle a_{ij}^2 \rangle = \frac{1}{S}$  y  $\langle a_{ij} a_{ji} \rangle = \frac{\gamma}{S}$  y los  $a_{ij}$  pueden venir de cualquier distribución estadística que cumpla con dichas media y varianza. Por otro lado se consideran las capacidades de carga  $K_i$  provenientes de una distribución normal (tal que  $\langle K_i \rangle = 1$  y  $\sigma_K \equiv \text{Var}(K_i)$ ) e independientes de las  $\alpha_{ij}$ , de modo que las  $x_i \rightarrow x_i/\langle K_i \rangle$ . Al explorar las condiciones de equilibrio  $\frac{dx_i}{dt} = 0$  con base en la reparametrización se obtiene

$$0 = n_i \left( \lambda_i - u n_i - \sum_{j \neq i} a_{ij} n_j + h \right)$$

considerando las siguientes cantidades:  $u = \frac{1-\mu/N}{\sigma}$ ,  $\lambda_i = \frac{K_i-1}{\sigma \langle x_i \rangle}$  y  $h = \frac{1}{\langle x_i \rangle} - \frac{\mu}{\sigma}$ , además se define  $\sigma_\lambda = \text{Var}(\lambda_i) = \frac{\sigma_K^2}{(\sigma \langle x_i \rangle)^2}$ . Con esta reparametrización, Bunin establece que el sistema es invariante ante ciertas transformaciones, y toda la información relevante se encuentra contenida en  $u$ ,  $\gamma$  y  $\sigma_\lambda^2$ . Posteriormente se encarga de implementar el *método de cavidad* para hallar la distribución de abundancias y la fracción de especies coexistentes hallando que es una gaussiana truncada

$$n = \max \left( 0, \frac{h + \sqrt{q + \sigma_\lambda z}}{u - \gamma v} \right), \quad z \sim \mathcal{N}(0, 1)$$

donde  $\phi$  corresponde con la fracción de especies con  $n_i > 0$ ,  $q = \langle n_i^2 \rangle$  y  $v = \langle \partial n_i / \partial \xi_i \rangle$  equivalente a la susceptibilidad. Ello conlleva a determinar la condición crítica de transición entre un único punto de equilibrio a múltiples de ellos, obedeciendo

$$\phi = (u - \gamma v)^2$$

Finalmente concluye que en la fase del único punto de equilibrio, los sistemas ecológicos son predecibles y convergen a dicho punto de equilibrio independientemente de su trayectoria. En la fase de los múltiples puntos fijos, emergen diferentes comunidades con distintas composiciones, dependiendo de condiciones iniciales y el orden de llegada de las especies. La transición se controla gracias a la heterogeneidad de las interacciones y la simetría de la matriz de interacción.

Este trabajo continúa y se extiende en 2018 [3] enfocándose en sistemas de Lotka-Volterra que se encuentran en el borde de la estabilidad, es decir, explorando las implicaciones de un equilibrio marginalmente estable<sup>7</sup>. Las consecuencias de este estado del sistema es que se vuelve extremadamente sensible a perturbaciones, implicando que cualquiera de ellas aleje al sistema de su estabilidad sin que diverga del mismo, sino que más bien lo orbite. Las fluctuaciones pueden ser incluso ambientales (aunque eso recae a interpretación) y amplifican las correlaciones de largo alcance entre especies (en analogía con puntos críticos de transiciones de fase). Esto permite mantener alta diversidad sin perder estructura y refleja un equilibrio entre orden y caos.

Más adelante, en 2021 surge una continuación sobre este trabajo pero con un ligero cambio de perspectiva. Altieri *et al.* [2] propone tomar el sistema de Lotka-Volterra generalizado añadiéndole ruido (demográfico) gaussiano<sup>8</sup>. El objetivo principal que buscan resolver es ver en qué escenarios el tamaño del sistema es susceptible al ruido y cómo se conecta esto con las fases de tipo *spin glasses*. Para ello definen el sistema de la siguiente manera

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( 1 - x_i - \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j \right) + \eta_i(t) \quad (3.7)$$

Se considera una matriz aleatoria y simétrica con elementos  $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$  i.i.d., y  $\eta_i(t)$  es el ruido gaussiano con media diferente de cero y con covarianza:  $\langle \eta_i(t) \eta'_i(t') \rangle = 2TN_i(t)\delta_{ij}\delta(t-t')$  con  $T = \frac{1}{N}$ ; éste término multiplicativo indica que mientras más grande sea la población, menor será el impacto del ruido demográfico sobre el sistema y viceversa; cuando es débil entonces converge a un único punto de equilibrio determinado por los coeficientes de la matriz aleatoria, mientras que cuando el ruido es fuerte las trayectorias generadas no convergen a un punto en especial, sino que se vuelven erráticas y/o atrapadas en zonas metaestables del espacio de estados, lo que conlleva a la fase vítreo.

---

<sup>7</sup>Cuando el mínimo valor propio de la matriz Jacobiana es cero

<sup>8</sup>Correspondiente a nacimientos y decesos que ocurren en las poblaciones.

En este contexto la fase vítreo corresponde con una dinámica ecológica lenta, con tiempos de relajación extremadamente largos, atrapada en una jerarquía de valles y subvalles que imposibilita la exploración de todo el espacio posible (ruptura de ergodicidad). Además es altamente dependiente de las condiciones iniciales y del historial de las trayectorias, generando que cualquier perturbación conlleve a otro valle/subvalle; por lo tanto existe una proliferación de estados marginales. Este comportamiento emergirá de la alta heterogeneidad de la matriz aleatoria ( $\sigma$ ) o de la alta intensidad del ruido demográfico reflejado en el tamaño efectivo del sistema.

El punto central de las fases consideradas en este trabajo emerge del hecho de poder definir un Hamiltoniano que a su vez define una función de partición. Pensando en ello el sistema sigue una dinámica tipo gradiente descendiente, es decir:

$$\frac{dx_i}{dt} = -\frac{\partial H}{\partial x_i} \quad (3.8)$$

Altieri *et al.* establecen que los mínimos locales de la energía del sistema corresponden con los puntos de equilibrio del mismo. Por lo tanto, serán los mínimos de la energía los que describan las fases del sistema de acuerdo con el impacto de  $\sigma$  y  $T$ : si es tal que solo genera un único mínimo, el sistema se organiza en torno al mismo. Al ir aumentando la intensidad de las condiciones mencionadas emergen múltiples puntos de equilibrio y hasta una cantidad exponencial de ellos (fase vítreo) con la cualidad de ser marginalmente estables.

Al haber definido un Hamiltoniano asociado al sistema, se puede generar una distribución de estados estacionarios de Boltzmann  $P(\{x_i\}) = e^{-\frac{H(\{x_i\})}{T}}$  el cual es posible generar gracias a que el sistema es conservativo<sup>9</sup>. Al dividir por  $x_i$  y aplicar la derivada parcial cruzada se llega al siguiente resultado

$$\frac{\partial}{\partial x_j} \left( \frac{F_i}{x_i} \right) = -\alpha_{ij}, \quad \frac{\partial}{\partial x_i} \left( \frac{F_j}{x_j} \right) = -\alpha_{ji} \quad (3.9)$$

el cual es verdadero desde que se consideró simétrica a la matriz aleatoria, es decir,  $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$  con sus respectivos valores de la distribución estadística considerada. Considerando estos elementos es posible definir una función de partición para explorar el promedio de cantidades observables, pero el espacio de integración se muestra muy complicado además de que se sale de los objetivos del trabajo de investigación. En resumen, los trabajos analizados brevemente hasta ahora tuvieron un enfoque compartido de analizar la dinámica ecológica del sistema (2.1) con puntos fijos estables desde una perspectiva estocástica (Altieri *et al.*) y determinista (Bunin *et al.*), y cada uno aportando conclusiones muy valiosas sobre el tema. Lo que seguirá a continuación será la argumentación de esta tesis al considerar el escenario que antecede a los mencionados: la transición del sistema (2.1) de puntos fijos estables a inestables.

---

<sup>9</sup>Cumpliendo  $\frac{\partial}{\partial x_j} \left( \frac{F_i}{x_i} \right) = \frac{\partial}{\partial x_i} \left( \frac{F_j}{x_j} \right)$  con  $F_i = -x_i \frac{\partial H}{\partial x_i}$  y al mismo tiempo las  $F_i$  son las ecuaciones del sistema (3.7).

### 3.5.1. Discusión

El gran acierto de Altieri *et al.* en su trabajo antes mencionado, ha sido el hecho de haber restringido las interacciones del sistema (2.1) de forma simétrica, es decir,  $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$  para toda entrada de su matriz aleatoria<sup>10</sup>. En (3.9) se ha observado como las derivadas cruzadas del sistema generan dichos coeficientes que al ser iguales implica que el rotacional del sistema es igual a cero y por lo tanto se puede definir un campo escalar que toma forma de gradiente descendiente (3.8). En su trabajo han definido el Hamiltoniano del sistema mismo que induce a una distribución de Boltzmann y a su respectiva función de partición (si es que se requiriera).

Lo más importante de estos elementos reunidos (a criterio de este autor) es la forma en que los mínimos del Hamiltoniano representan los puntos fijos (estables) del sistema. En el trabajo se describen distintas fases que no son sino la cantidad de mínimos de energía locales que puede haber en función de la heterogeneidad de las interacciones y el ruido demográfico. En este sentido se puede definir la *Hessiana* del sistema como

$$\mathcal{H}_{ij} = \frac{\partial H}{\partial x_i \partial x_j} \quad (3.10)$$

misma que guardará información de la curvatura del Hamiltoniano de tal modo que sus valores propios determinen “que tan profundos” son sus mínimos y que tan susceptibles son ante fluctuaciones. Si los valores propios de la matriz Hessiana son positivos, es decir,  $\text{Re}(\lambda_{\min}(\mathcal{H})) > 0$  implica que existe un único mínimo de energía al cual tiende el sistema. Sin embargo, cuando el mínimo valor propio de esta matriz alcanza el cero entonces la curvatura del Hamiltoniano se aplana y emergen modos blandos que representan una estabilidad marginal, de aquí emergen múltiples mínimos de energía y la fase Gardner. Si los valores propios de la Hessiana son negativos, entonces la curvatura del Hamiltoniano pasa a ser cóncava o máxima lo que desembuelve en un sistema inestable<sup>11</sup>.

Esto es crucial ya que en este contexto, la matriz Hessiana es el inverso aditivo de la Jacobiana, es decir,  $\mathcal{J} = -\mathcal{H}^{12}$  indicando que hay una conexión directa entre el soporte espectral de la matriz Jacobiana (que define si las perturbaciones crecen o se mitigan) y la forma de la curvatura del Hamiltoniano (definiendo si el sistema tiene un mínimo o varios mínimos marginales). En ese sentido el mínimo valor propio de la Hessiana equivale al máximo valor propio de la Jacobiana. En el segundo caso, se considera que mientras  $\text{Re}(\lambda_{\max}(\mathcal{J})) < 0$ , el sistema será estable; en cambio cuando es igual a cero se ingresa al terreno de la estabilidad marginal y cuando es positivo el sistema se vuelve inestable.

---

<sup>10</sup>Que en este trabajo se le ha bautizado como *Matriz de Incidencias*.

<sup>11</sup>Todos aquellos puntos fijos estables o inestables se dan para  $\nabla H = 0$ .

<sup>12</sup>Solo es posible gracias a que el sistema es conservativo.

Al intentar determinar las derivadas cruzadas del sistema (2.1) considerando que la matriz de incidencias  $\Lambda$  es únicamente estructuralmente simétrica se encuentra

$$\frac{\partial}{\partial x_j} \left( \frac{F_i}{x_i} \right) = -\frac{r_i \alpha_{ij}}{K_i}, \quad \frac{\partial}{\partial x_i} \left( \frac{F_j}{x_j} \right) = -\frac{r_j \alpha_{ji}}{K_j}$$

considerando que todas las capacidades de carga  $K_i$  y todas las tasas de crecimiento  $r_i$  son iguales (en esta tesis) aún así  $\alpha_{ij} \neq \alpha_{ji}$  y por lo tanto no se puede definir un campo escalar que represente a la energía del sistema: esta configuración es *no conservativa* y en este caso no puede definirse la Hessiana del sistema. Sin embargo, aún la matriz Jacobiana posee el borde espectral que define la estabilidad del sistema, donde  $\text{Re}(\lambda_{\max}(\mathcal{J})) = 0$  es su frontera.

Ya que el sistema de este trabajo es no conservativo, el tipo de transición que se estará por argumentar no sigue la clasificación de Ehrenfest puesto que no se encuentra definida la segunda derivada de la energía libre, únicamente queda el análisis espectral de la matriz Jacobiana del sistema. Esto implica que se estará hablando de una *transición de fase fuera de equilibrio* ya que las cantidades macroscópicas del sistema (principalmente la energía) no se mantienen constantes en el tiempo, sino que existe un flujo o intercambio de energía dentro del mismo.

Para esta y toda transición de fase, es necesario definir sus elementos: El parámetro de control será la probabilidad de conectividad  $p$  y/o la fuerza de las interacciones dada por  $\sigma$ . Se puede armar un parámetro de control conjunto como el de May (1.1) pero para ello se deberá definir el radio espectral de la distribución de valores propios el cual se discutirá más adelante. El parámetro crítico de transición será aquel punto mencionado  $\text{Re}(\lambda_{\max}(\mathcal{J}) = 0)$  y las condiciones del parámetro de control para obtener una estabilidad marginal. Por último el parámetro de orden: será el porcentaje de estabilidad del sistema que cambiará cualitativamente a medida que transite hacia el parámetro crítico, manteniendo una fase ordenada (estable) y otra desordenada (inestable).

Como se ha mencionado anteriormente, la diferencia entre un sistema conservativo y uno no conservativo es que en el primero las cantidades macroscópicas, especialmente la energía, se estabilizan y dejan de cambiar en el tiempo, a diferencia del no conservativo que puede llegar a estabilizarse a costa de constantes flujos o intercambios de energía que bien podrían venir desde el exterior del sistema. En esta tesis no se ha mencionado nada acerca de los integrantes del sistema, es decir, no se ha especificado de qué especies son y su contribución dentro de la cadena trófica, por ello no se hablarán de flujos externos de energía hacia el sistema, pero si se podrá hablar del flujo de energía a causa de la simetría de las interacciones.

El trasfondo conceptual de que las interacciones sean simétricas, es decir  $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$ , es el efecto que ejerce la especie  $x_i$  sobre  $x_j$  es la misma en sentido opuesto, eso implica la generación de una función de energía como se ha visto antes. Eso significa que no hay ciclos de flujos netos<sup>13</sup> que generen disipación de energía y se genera una tendencia hacia el equilibrio termodinámico. En contraste con el caso estructuralmente simétrico, las interacciones no necesariamente son iguales ( $\alpha_{ij} \neq \alpha_{ji}$ ), entonces de aquí si pueden generarse ciclos de flujos netos: En la depredación una de las especies pierde biomasa mientras que otra la gana, en la competencia desigual una de las especies puede tener ventaja sobre la otra, en el mutualismo una de las especies puede beneficiarse más sobre la otra; por lo tanto gracias a este flujo de energía en dirección preferencial el sistema de Lotka-Volterra no conservativo se concibe *fuera del equilibrio termodinámico*.

Durante la tesis se ha mencionado que el soporte espectral define estabilidad del sistema; pero además de ello ¡también definirá su transición de fase! Anteriormente se ha revisado que el sistema de May obedece una Ley Circular que esta sustentada por el trabajo espectral de Girko: el centro del disco esta fijado en el valor constante  $-d$  que tiene la diagonal de sus matrices aleatorias y el tamaño del radio espectral obedece (2.22). Sin embargo, las matrices Jacobianas resultantes de resolver el sistema (2.1) tienen una diagonal heterogénea dadas por una distribución de cola pesada con sesgo negativo. Aunque se quisiera determinar un ajuste de la Ley Circular de Girko contemplando las  $N$  Leyes Circulares propuestas en la Fig. (3.5), no sería adecuado ya que los parámetros  $\sigma$  y  $p$  no inciden directamente sobre la Jacobiana sino sobre la matriz de Incidencias  $\Lambda$ .

Anteriormente se ha observado que la distribución espectral de valores propios no sigue una forma simétrica, sino que es amorfa ajustándose a  $N$  círculos. Por esta razón es probable que el radio espectral que defina la transición de fase no sea fácil de determinar. En la sección (3.1.1) se han introducido las ideas para poder llegar al objetivo. Lo que se plantea es que las interacciones de la matriz de incidencias  $\Lambda$ : definen la estabilidad del punto fijo. Por lo tanto la misión es hallar las condiciones  $(p, \sigma, N)$  tal que la solución del sistema (3.1) induzca un punto fijo estable. Esta tarea no es trivial de resolver, pues el sistema tiene al menos  $N$  soluciones diferentes y no se sabe de su estabilidad hasta que se evalúe en la Jacobiana. La relación heurística comentada anteriormente (3.6) puede ser una pista dentro de esta búsqueda pero por ahora se dejará como un problema abierto que llega al límite de esta tesis.

---

<sup>13</sup>La energía fluye en una dirección preferencial sin que exista una compensación exacta en sentido inverso.

### Interpretación ecológica

Al considerar matrices estructuralmente simétricas se está restringiendo al sistema con la condición de que toda especie tenga una de tres interacciones posibles ( $++, --, +-, -+$ ). Esto implica que exista una dirección preferencial en el flujo de energía, pues las interacciones no son balanceadas. En este sentido, el sistema se estabilizará cuando el acoplamiento de todas las interacciones resulte en una configuración ordenada y el meollo del asunto es poder caracterizar dicha configuración con base en parámetro de control (acoplamiento de  $(p, \sigma, N)$ ) aplicado a  $\Lambda$ . En este aspecto, sería interesante poder explorar si el flujo de energía neta (dadas por las interacciones) está relacionado con la estabilidad del sistema.

Hasta ahora se puede interpretar de manera directa las diferentes fases de estabilidad (al menos matemáticamente) pero físicamente ¿qué es lo que representan? Para el caso de la estabilidad es un punto  $N$ -dimensional al que todas las especies del sistema llegan y perduran, estos puntos son resistentes ante perturbaciones, cualquiera de ellas las puede mitigar con el tiempo hasta volver a alcanzar su punto estable. En el caso del régimen marginalmente estable representa el punto crítico en que las especies comienzan a ser sensibles en presencia de fluctuaciones y no vuelven a su punto estable pero tampoco divergen, más bien presentan un comportamiento oscilatorio cerca del punto fijo.

En el caso de la inestabilidad, matemáticamente representa la sensibilidad que tiene el sistema a ser perturbado y diverger. Pero físicamente las poblaciones no crecen exponencialmente; este caso representa que la especie ya no tiene la capacidad de volver a su punto estable. Dependerá de que tan conectada se encuentre esta especie “inestable” para transmitir ese comportamiento al resto del sistema, y eso dependerá de su grado. El modelo de red aleatoria descrita por una distribución de grado binomial implica de alguna manera las especies están relacionadas íntimamente de forma directa o indirecta, por lo que si al menos una especie no logra regresar a su punto estable entonces eso desencadena en la inestabilidad del sistema completo.

Una de las observaciones de los diagramas de transición antes presentados, es que es más probable tener configuraciones ordenadas cuando el número de especies  $N$  es cada vez menor...

### 3.6. Conclusiones

En esta tesis se ha investigado sobre la estabilidad del sistema de Lotka-Volterra generalizado abarcando desde su construcción hasta su integración y sus implicaciones con el fin de entender los mecanismos que determinan la persistencia o colapso del sistema. Se ha encontrado que la distribución del punto fijo tiene cola pesada con sesgo positivo. Esto indica que existen pocas especies dominantes que prosperan más que el resto de especies del sistema. La distribución del punto fijo induce a la diagonal de las matrices Jacobianas con la diferencia que ahora tiene sesgo negativo. En este sentido, el soporte espectral de las Jacobianas estará controlado por cada una de los valores de su diagonal generando un conjunto de  $N$  Leyes Circulares. Finalmente la estabilidad estará dominada por la tupla  $(p, \sigma, N)$  que induce puntos fijos estables en la matriz de incidencias  $\Lambda$ .

# Capítulo 4

## Apéndices

### 4.1. Solución de la ecuación logística

La ecuación logística (2) es de las pocas ecuaciones no lineales de las que podemos hallar una solución analítica única; a continuación nos adentraremos a hallar dicha solución. Reescribimos la ecuación de la siguiente manera

$$\frac{dN}{dt} = \frac{rN(K - N)}{K}$$

se utiliza la separación de variables para poder resolver la ecuación, re acomodando nos queda como

$$\frac{KdN}{N(K - N)} = rdt \quad \iff \quad \int \frac{KdN}{N(K - N)} = \int rdt$$

El lado izquierdo lo resolvemos por fracciones parciales, se encomienda al lector comprobar que la siguiente igualdad es verdadera

$$\frac{K}{N(N - K)} = \frac{1}{N} + \frac{1}{K - N}$$

entonces las integrales ya resueltas nos quedan de la siguiente manera

$$\begin{aligned} \ln N - \ln(K - N) &= rt + c \\ \ln \left( \frac{N}{K - N} \right) &= rt + c \\ \frac{N}{K - N} &= e^{rt+c} \\ N &= (K - N)Ce^{rt} \\ N(1 + Ce^{rt}) &= KCe^{rt} \\ N(t) &= \frac{KCe^{rt}}{1 + Ce^{rt}} \end{aligned}$$

Resolviendo el problema de condición inicial se establece que para  $t = 0$  se tiene  $N(0) = N_0$ , por tanto la constante  $C$  nos queda como

$$C = \frac{N_0}{K - N_0}$$

Finalmente reajustando y acomodando términos, la solución de la ecuación logística es:

$$N(t) = \frac{KN_0e^{rt}}{(K - N_0) + N_0e^{rt}} \quad (4.1)$$

Comparado con la solución numérica se ve de la siguiente forma

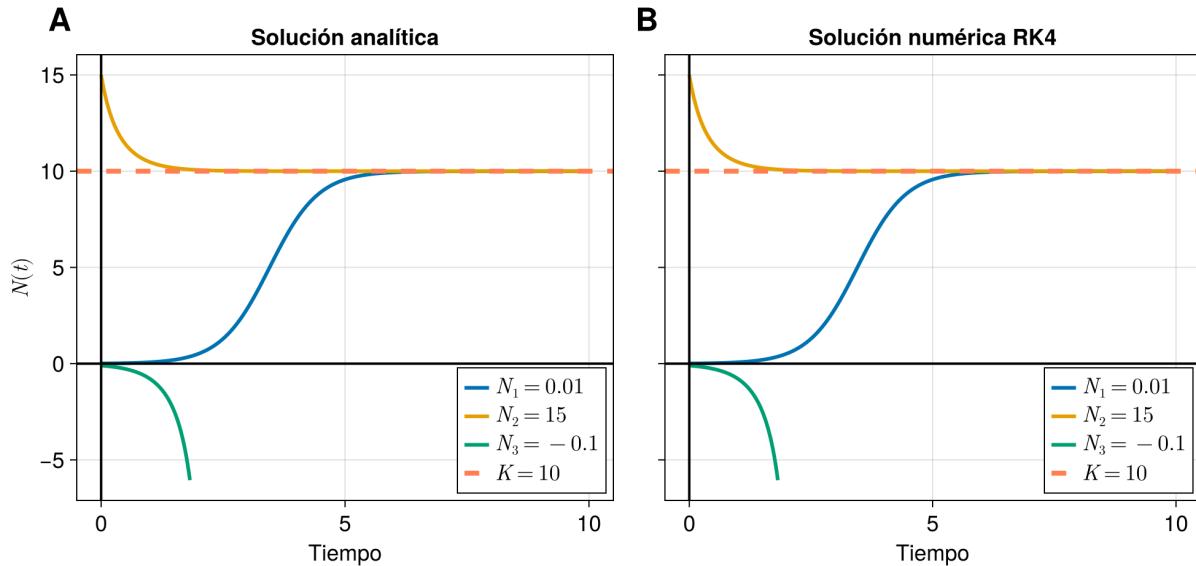


Figura 4.1: Ecuación logística con una tasa de crecimiento  $r = 2$  y una capacidad de carga  $K = 10$ , se grafica para las mismas condiciones iniciales; (A) Solución analítica. (B) Solución numérica.

## 4.2. Solución del sistema presa-depredador

El sistema (3) tiene la dicha de poderse resolver de forma analítica aunque a diferencia de la ecuación logística, solo se pueden llegar a conocer sus curvas de nivel; a continuación el procedimiento. Para ello definimos la siguiente regla de la cadena para  $y(t)$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{dy}{dx} \cdot \frac{dx}{dt} \quad \Leftrightarrow \quad \frac{dy}{dx} = \frac{\frac{dy}{dt}}{\frac{dx}{dt}}$$

sustituyendo las ecuaciones de (3) en  $\frac{dy}{dx}$  se tiene

$$\frac{dy}{dx} = \frac{\delta xy - \gamma y}{\alpha x - \beta xy}$$

Se factoriza lo necesario y se aplica separación de variables para poder integrar las ecuaciones y hallar las soluciones

$$\begin{aligned} x(\alpha - \beta y) dy &= y(\delta x - \gamma) dx \\ \int \frac{\alpha - \beta y}{y} dy &= \int \frac{\delta x - \gamma}{x} dx \end{aligned}$$

al integrar finalmente tenemos la solución implícita:

$$f(x, y) = \alpha \ln y + \gamma \ln x - \beta y - \delta x = c \quad (4.2)$$

Ahora veamos las curvas de nivel de la solución analítica en contraste con el espacio fase generado a través de las ecuaciones de (3):

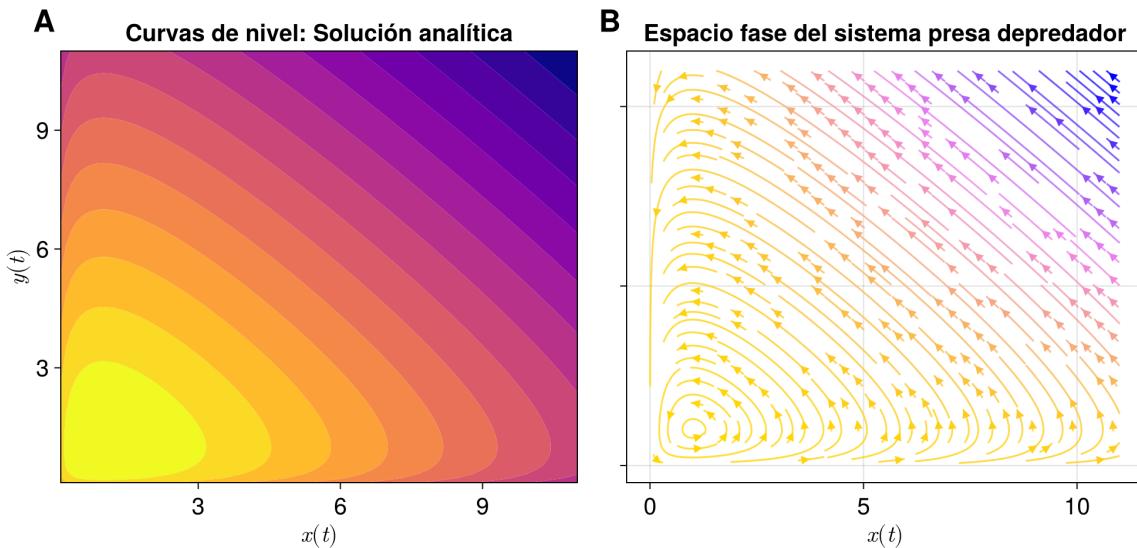


Figura 4.2: (A) Curvas de nivel utilizando la solución analítica (4.2). (B) Espacio fase generado a partir de las ecuaciones de (3).

Por último se realizará una comparación entre los métodos de integración de RK4 y Euler para poder visualizar la razón principal por la que se ha escogido RK4 como método de integración para los sistemas no lineales de esta tesis.

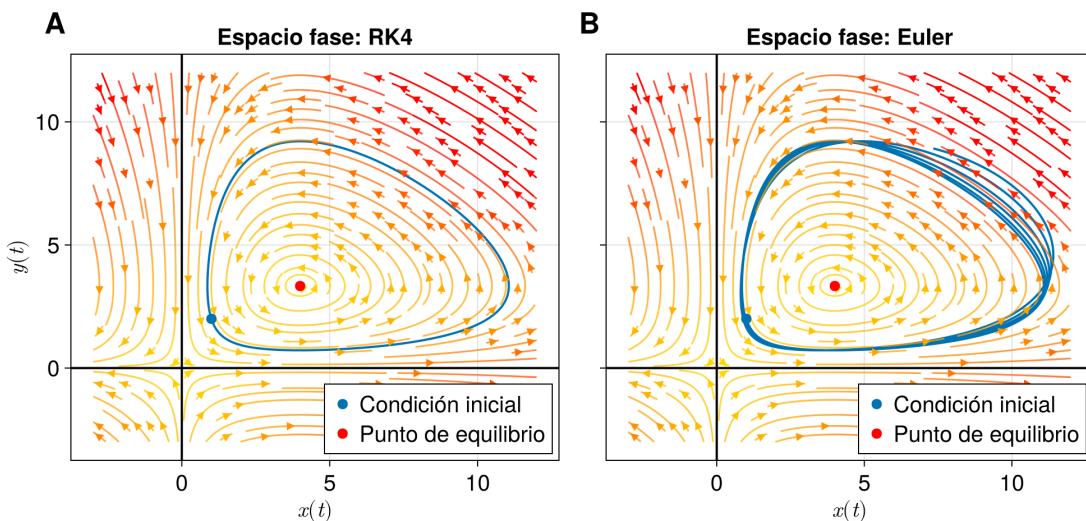


Figura 4.3: En ambos ejemplos se integró para  $t \in [0, 20]$  con un paso de integración de  $h = 0.01$ . (A) Integración del sistema (3) con RK4. (B) Integración del sistema (3) con Euler.

## 4.3. Algoritmos y códigos

### 4.3.1. Códigos para generar imágenes

El trabajo presente se ha realizado bajo algoritmos hecho en el lenguaje de programación **julia**. En esta sección como en otras se estará anexando código en referencia a elementos presentes en el cuerpo de la tesis. Se anexa código de las figuras de los espacios fase de la sección (??). Cabe mencionar que el motor de graficación utilizado es [CairoMakie.jl](#)<sup>1</sup> que es ampliamente utilizado para publicaciones científicas por su elegancia, estética y estilo. Se espera que con los bloques de códigos anexados se pueda dar una idea de su uso para su implementación propia del lector.

#### 4.3.1.1. Espacios fase

El bloque de código (1) funciona para generar la Figura (1); sin embargo se puede modificar convenientemente para poder generar todos los espacios fase que se presentan a lo de la tesis, únicamente hay que definir las respectivas funciones del sistema para que se pueda generar el campo de direcciones apropiado.

Este bloque de código aunque engorroso, permite reutilizarse para graficar cualquier tipo de espacio fase solamente haciendo algunos cambios precisos. La primera parte del bloque comienza con la definición de los límites de cada gráfica tanto en  $x$  como en  $y$ . Posteriormente se definen 3 funciones vectoriales que serán de interés para ver el campo vectorial que produce. Se engloban los titulos, funciones y esquemas de colores de las gráficas en listas. Posteriormente se siguen los siguientes pasos: (1.) Se define la figura en sus dimensiones y el tamaño de letra. (2.) Se definen los ejes y la información que llevará con ellos. (3.) Se definen las líneas de campo. (4.) Escondemos las acotaciones “ $y(t)$ ” para la figura de en medio y la de la derecha. (5.) Se establecen los límites de cada gráfico.

#### 4.3.1.2. Visualización de redes

Las redes que aparecen en el segundo capítulo de esta tesis han sido implementadas bajo tres librerías en **julia**: [Graphs.jl](#), [GraphPlot.jl](#), y [Karnak.jl](#)<sup>2</sup>, la primer librería es para poder definir y trabajar con grafos mientras que las otras dos son para visualizarlas. Los grafos de este texto están implementados con [Karnak.jl](#) sin embargo se mostrará la sintaxis de uso para ambas paquetes de visualización. Utilizaremos la función `redAleatoria()` (algoritmo 6) de la sección (4.3.3) para poder implementar algunas redes aleatorias y sus respectivas representaciones visuales.

Se puede utilizar `saveplot(gkarate, "KARATE.svg")` para poder guardar las imágenes generadas usando `GraphPlot` bajo los formatos de imagen: .png y .svg (hay que indicarlo en el nombre del archivo). Para guardar los resultados usando `Karnak` hay que realizar lo siguiente:

---

<sup>1</sup>citar

<sup>2</sup>citarlos

---

**Algorithm 1:** Generación de gráficas de espacios fase de  $2 \times 2$  con eigenvalores reales usando CairoMakie.

---

```

using CairoMakie

xlim = (-3,3)          #Se establecen los límites que abarcarán las gráficas
ylim = (-3,3)

fSilla(X) = Point2(-3X[1],2X[2])  #Se definen las matrices de coeficientes
fAtractor(X) = Point2(-X[1],-4X[2]) #de los sistemas lineales
fRepulsor(X) = Point2(2X[1]+2X[2],X[1]+3X[2])

titles = ["Atractor", "Punto silla", "Repulsor"] #Títulos para cada gráfica
#Arreglo de funciones para poder iterarlas
functions = [fAtractor,fSilla,fRepulsor]

n = length(functions) #más adelante

#Se definen los colores de las líneas de flujo del espacio fase
cmaps = [[:red,:orange,:brown],[:red,:orange,:brown],[:red,:orange,:brown]]
fig = Figure(size = (1000, 400), fontsize = 20) #1.

axs = [Axis(fig[i], xlabel = "x(t)", ylabel = "y(t)", title = titles[i],
aspect = 1, backgroundcolor = :white) for i in 1:n] #2.

[streamplot!(axs[i], functions[i], -4 .. 4, -4 .. 4, colormap = cmaps[i],
gridsize = (32, 32), arrow_size = 9) for i in 1:n, density = 0.1] #3.

[hideydecorations!(axs[i], grid = false, ticks = false) for i in 2:n] #4.

[limits!(axs[i], xlim..., ylim...) for i in 1:n] #5.

fig      #Se imprime la figura

```

---

**Algorithm 2:** Redes y sus representaciones visuales

---

```
using Graphs, GraphPlot, Karnak

#Ejemplo de la red de karate usando GraphPlot
gkarate = smallgraph(:karate)
gplot(gkarate,nodelabel=1:nv(gkarate)) #Grafica y agrega un label a cada nodo.

#Ejemplo de red aleatoria usando GraphPlot
g = redAleatoria(10,0.3,"no dirigida")
gplot(g,nodelabel=1:10)

#Ejemplo de la red de karate usando Karanak
@drawsvg begin
    background("white")
    sethue("deepskyblue2")
    drawgraph(gkarate, layout=spring,
              vertexlabels=1:nv(gkarate),
              vertexshapessizes = 10
    )
end
```

---

```
Drawing(500, 500, "KARATE2.svg")
origin() # Define el origen en el centro del lienzo

# Dibuja algo
background("white")
sethue("deepskyblue2")
drawgraph(gkarate, layout=spring,
vertexlabels=1:nv(gkarate),
vertexshapessizes = 10
)

# Finaliza y guarda el dibujo
finish()
```

Por último conviene mencionar que se puede guardar el archivo si se le ingresa una ruta absoluta o relativa, en ambos casos si se le introduce una cadena que va como: `ruta_relativa/Nombre_de_archivo.png` se guarda en el directorio al que se le esté apuntando.

### 4.3.2. Integradores

#### 4.3.2.1. Método de Euler

Aunque no ha sido utilizado este método para la generación de resultados, se cree que es importante agregarlo para aquel que quiera implementarlo por su cuenta y usarlo. Es un método que se generaliza  $N$  ecuaciones diferenciales

---

**Algorithm 3:** Método de Euler generalizado

---

```
""" Integrador de Euler generalizado.

f := Función N-dimensional del sistema a integrar
x0 := Condición inicial de
t0 := Tiempo inicial
tf := Tiempo final
dt := Paso de integración """

function eulerND(f::Function,x0::Vector,t0::Int64,tf::Int64,dt::Float64)
    tiempos = range(t0, stop = tf, step = dt)
    n = length(tiempos)
    dim = length(x0)
    xs = zeros(n,dim)
    xs[1,:] = x0
    for i in 2:n
        xs[i,:] = xs[i-1,:] + dt*f(xs[i-1,:])
    end
    return (tiempos,xs)
end
```

---

`range()` es una función que genera una partición para una cota inferior, otra superior y un paso de partición. Se obtiene el tamaño de ese conjunto mediante el efecto de `length()`. Se define la dimensión del sistema aplicando esta misma función pero a la condición inicial `x0`, esto es importante porque a partir de aquí se va a definir el conjunto solución `xs` que es una matriz de ceros con `n` filas y `dim` columnas: cada columna va a ser la solución numérica de cada ecuación del sistema. Pero antes de comenzar a integrar `xs[1,:] = x0` posiciona la condición inicial. Posteriormente se realiza un ciclo `for` de 2 a `n` donde se aplica la regla de Euler (5). Finalmente se regresa el conjunto de `tiempos` y la solución N-dimensional `xs`.

Es importante resaltar el uso de *pre-locación* del arreglo solución, esto agiliza tiempos de ejecución al definir cada uno de los espacios donde irá cada término de la solución, a diferencia de si se ocupa

el método `push!()` (análogo con el `append()` de python) para ir agregando cada término al arreglo. Esta misma filosofía servirá para la implementación de RK4, lo único que cambiará es la definición de lo que se pone dentro del ciclo `for`.

#### 4.3.2.2. Método de Runge-Kutta 4

---

##### Algorithm 4: Método de Runge-Kutta 4

---

```
""" Integrador de Euler generalizado.

f := Función N-dimensional del sistema a integrar
x0 := Condición inicial de
t0 := Tiempo inicial
tf := Tiempo final
dt := Paso de integración """
function RK4(f::Function,x0::Vector,t0::Int64,tf::Int64,h::Float64)

    t = range(t0, stop = tf, step = h)
    n = length(t)
    dim = length(x0)
    xs = zeros(n,dim)
    xs[1,:] = x0
    for i in 2:n
        k1 = f(xs[i-1,:])
        k2 = f(xs[i-1,:]+(h/2)*k1)
        k3 = f(xs[i-1,:]+(h/2)*k2)
        k4 = f(xs[i-1,:]+h*k3)
        xs[i,:] = xs[i-1,:] + (h/6)*(k1+2*k2+2*k3+k4)
    end
    return (t , xs)
end
```

---

La única diferencia con respecto al algoritmo (3) es la definición de las reglas dadas por (6). Al final la función regresa los tiempos de integración `t` y el arreglo solución N-dimensional `xs`. Una vez definidos ambos sistemas tenemos el poder de integrar cualquier sistema de ecuaciones diferenciales lineales y por su puesto: no-lineales. Todo esta en la forma de definir las funciones `f` N-dimensionales de cada método. Un ejemplo de uso sería el siguiente:

#Se define la función N-dimensional

```
presaDepredador(X::Vector) = [2X[1]-0.6X[1]X[2], 0.5X[1]X[2]-2X[2]]
x0 =[1,2]
t0 = 0
tf = 20
h = 0.01
t, xs = RK4(presaDepredador,x0,t0,tf,h)
tE,xsE = eulerND(presaDepredador,x0,t0,tf,h)
```

En este caso `presaDepredador(X::Vector)` (en referencia al sistema (??)) es la función N-dimensional que ocupará `eulerND` y `RK4`. Se define en función de un vector `X` y devuelve un arreglo de dos entradas donde cada entrada constituye una ecuación del sistema a integrar. Con dichos arreglos solución se pueden graficar las series de tiempo (en función de `(t, xs[:, i])` con `i={1,2}`) (figura 4) o los espacios fase (en función de `(xs[:, 1], x[:, 2])`) (figura ??).

#### 4.3.3. Redes aleatorias

En esta sección se revisará la implementación de las redes aleatorias dirigidas y no dirigidas con base en la definición 4. Para ello primero construyamos una función que nos genere combinaciones aleatorias de parejas de números.

---

**Algorithm 5:** Parejas de números aleatorios.

---

```
function enlacesAleatorios(N,p)
    Channel() do channel
        for i in 1:N
            for j in 1:i
                if rand() < p
                    if i == j
                        continue
                    else
                        put!(channel,(i,j))
                    end
                end
            end
        end
    end
end
```

---

Este código toma como argumento el número de enlaces  $N$  y la probabilidad  $p \in [0, 1]$ ; luego manda a llamar un `Channel()` que es un espacio en donde se va a realizar una tarea, en este caso la recolección de tuplas de dos números. Se definen dos ciclos `for` en donde el primero iterará sobre todos los nodos de 1 a  $N$  y el segundo iterará sobre un subconjunto de nodos topado a  $i$  para evitar la repetición de enlaces. Se define la condición `rand() < p` que definirá el enlace discriminado autoenlaces (la condición `i == j`) y si la condición se cumple, el par  $(i, j)$  se guardará en el `Channel()`, este proceso se repetirá hasta recorrer todos los índices posibles. El segundo `for` también podría iterarse sobre `i:N` y tendríamos un resultado equivalente. Esta función define solo los enlaces, ahora veamos como crear las redes aleatorias.

---

**Algorithm 6:** Red aleatoria dirigida y no dirigida
 

---

`using Graphs`

```

function redAleatoria(N,p,red::String)

  if red == "dirigida"

    g = DiGraph(N)

    enlaces_i = collect(enlacesAleatorios(N,p))
    enlaces_j = collect(enlacesAleatorios(N,p))

    while length(enlaces_j) != length(enlaces_i)

      enlaces_j = collect(enlacesAleatorios(N,p))

    end

    for i in 1:length(enlaces_i)

      add_edge!(g,enlaces_i[i][1],enlaces_i[i][2])
      add_edge!(g,enlaces_j[i][2],enlaces_j[i][1])

    end

    return g

  elseif red == "no dirigida"

    g = Graph(N)

    enlaces = collect(enlacesAleatorios(N,p))

    for i in 1:length(enlaces)

      add_edge!(g,enlaces[i][1],enlaces[i][2])

    end

    return g

  end

end

```

---

Esta función genera la red aleatoria dirigida y no dirigida, para ello se pasan los argumentos  $N$ ,  $p$  de antes y una cadena `red` para la elección del tipo de red aleatoria que queramos. Para el caso de

la dirigida definimos primero una red dirigida de  $N$  nodos con `DiGraph(N)`, recuperamos los enlaces para la dirección  $i$  a  $j$  (matriz triangular superior) y para la dirección  $j$  a  $i$  (matriz triangular inferior) utilizando la función `collect()` y buscamos que estos conjuntos tengan un mismo tamaño, lo cual se fuerza con el `while`. Cuando el conjunto de enlaces tenga el mismo tamaño ahora si podemos ir agregando los enlaces con `add_edge!()` tanto para la dirección  $i$  a  $j$  como para la dirección  $j$  a  $i$ . El caso de la no dirigida es mucho más simple porque el proceso anterior solo se aplica para un conjunto de enlaces, la diferencia es que en principio definiremos una red no dirigida de  $N$  nodos con `Graph(N)`.

La opción “dirigida” no esta completamente optimizada puesto que invierte tiempo de compilación tratando de hacer los conjuntos `enlaces_i` y `enlaces_j` del mismo tamaño y eso llega a duplicar e incluso triplicar el tiempo de ejecución en comparación de la opción “no dirigida”. Es por ello que mayormente el análisis se va a realizar bajo el mando de redes no dirigidas.

#### 4.3.3.1. Red de incidencias

Habiendo definido la red aleatoria dirigida y no dirigida, dar paso a la *matriz de incidencias* es casi directo, únicamente debemos invocar las funciones anteriores y realizar algunos ajustes:

---

##### **Algorithm 7:** Red de incidencias

---

```
using Distributions, Graphs

function randomMatrix(N,p,sigma,red::String)
    d = Normal(0,sigma)
    g = redAleatoria(N,p,red)
    M = adjacency_matrix(g)
    Id = 1* Matrix(I, N, N)
    M = M.*rand(d,N,N)+Id
    return (Matrix(M), g)
end
```

---

Definimos una distribución normal, para ello mandamos a llamar la función `Normal()` de `Distributions`. Posteriormente generamos una red aleatoria dirigida o no dirigida, determinamos su matriz de adyacencia con `adjacency_matrix()`, definimos una matriz identidad `Id` y finalmente aplicamos la ecuación (2.8). Devolvemos la matriz de incidencias junto con la red aleatoria asociada.

#### 4.3.4. Integración del sistema

Para poder implementar la integración del sistema de Lotka-Volterra generalizado (2.1) necesitamos primero organizar la información en `structs` (que son lo análogo a las clases de Python pero con algu-

nas diferencias). Con esto se pretende conseguir un código más limpio e incluso seguro de implementar, ahora veremos por qué. Definimos primero las siguientes dos **structs**:

```
mutable struct Parametros
    N::Int
    sigma::Float64
    p::Float64
    x0::Vector
    t0::Int
    tf::Int
    h::Float64
    r::Vector
    K::Vector
    Red::String
end

mutable struct Soluciones
    t::StepRangeLen{Float64},
    Base.TwicePrecision{Float64},
    Base.TwicePrecision{Float64},
    Int64}
    rk4::Matrix
    Euler::Matrix
    A::Matrix
    g::Union{SimpleGraph{Int64}, SimpleDiGraph{Int64}}
end
```

Con la instrucción **mutable struct** creamos una “clase” con una serie de atributos que serán capaces de cambiar sus valores tantas veces como se requiera una vez definido algún objeto asociado. Esto es útil si se requiere hacer varios experimentos con diferentes valores de  $p$  o  $\sigma$  por ejemplo; si los **struct** no son mutables entonces los atributos del objeto se quedarán fijos con sus valores iniciales sin tener chance cambiarlos de ninguna forma. El **mutable struct Parametros** se utilizará para guardar los parámetros necesarios y utilizados para integrar el sistema de Lotka-Volterra generalizado, mientras que el **mutable struct Soluciones** será utilizado para guardar la información resultante de la integración.

Los atributos de **Parametros** son el número de especies, la desviación estándar para la *matriz de incidencias*, la probabilidad para la *red aleatoria*, una condición inicial, el intervalo de tiempo, un paso

de integración, un vector para guardar la tasa de crecimiento, otro vector para guardar la capacidad de carga y la elección del tipo de red aleatoria (dirigida o no dirigida). Para los atributos de `Soluciones` tenemos un arreglo equidistante y discreto del tiempo, la solución integrada con RK4, la solución integrada con Euler, la *matriz de incidencias* y la *red aleatoria* asociada. Nótese que los atributos están tipados lo que significa que únicamente aceptarán el tipo de dato con el que fue definido el atributo, esto brinda cierto grado de seguridad en el código por si uno llegara a equivocarse la definición de alguno de los atributos de los objetos. Definido este punto, veamos como integrar el sistema.

---

**Algorithm 8:** Integración del sistema Lotka-Volterra

---

```

function poblacionesLK(params::Parametros)
    N = params.N
    p = params.p
    r = params.r
    K = params.K
    sigma = params.sigma
    red = params.Red
    A , g = randomMatrix(N,p,sigma,red)
    function sistema(X::Vector)
        sis = zeros(N)
        xs = zeros(N)
        for i in 1:N
            for j in 1:N
                xs[i] += A[i,j]*X[j]
            end
            sis[i] = r[i]*X[i]*(1-xs[i]/K[i])
        end
        return sis
    end
    return Soluciones(RK4(sistema,params.x0,params.t0,params.tf,params.h)[1],
    RK4(sistema,params.x0,params.t0,params.tf,params.h)[2],
    eulerND(sistema,params.x0,params.t0,params.tf,params.h)[2],A,g)
end

```

---

Se define la función `poblacionesLK` que lo que hace es integrar el sistema de  $N$  ecuaciones diferenciales y regresa un objeto en donde guarda las series de tiempo (el intervalo de tiempo discretizado y las soluciones con RK4 y Euler) para ello manda a llamar las funciones `eulerND` (al. 3) y `RK4` (al. 4); también regresa la matriz de incidencias `A` y la red de incidencias `g`. Para que funcione adecuadamente, recibe como argumento un objeto de tipo `Parametros`.

La función en primera instancia desempaquetá la información de `params` y la clasifica en los parámetros que se irán a utilizar para la construcción de la matriz de incidencias y de la integración del sistema. Luego de ello generamos una matriz de incidencias `A` junto con su red aleatoria asociada `g`. Posteriormente definimos la función `sistema()` que devolverá un vector de  $N$  entradas con cada una de las  $f_i(\vec{x})$  de (2.1); para ello definimos `xs` que será un vector donde se guarden los términos  $\sum_j \alpha_{ij}x_j$  y `sis` otro vector en donde se guarden las  $f_i(\vec{x})$  mencionadas. Finalmente se va a integrar el sistema con RK4 y Euler, y se va a empaquetar en un objeto `Soluciones` junto con el intervalo de tiempo, la matriz de incidencias y la red aleatoria asociada.

#### 4.3.5. Jacobiano del sistema

Para esta sección nuevamente debemos de definir un `struct` más; en él se van a considerar los parámetros antes definidos y además el conjunto solución así como un vector que representa al punto fijo estable. El fin de ello es poder definir una función que cree este objeto ya con el punto fijo armado; este objeto se utilizará para meterlo como argumento de la función `Jacobiano` que iremos a construir.

```
mutable struct estabilidad
    params::Parametros
    sol::Soluciones
    X::Vector
end

function Interacciones(params::Parametros,sol::Soluciones)
    X = sol.rk4[end,:]
    return estabilidad(params,sol,X)
end
```

La función `Interacciones` tener como argumentos los objetos que definimos anteriormente, para ello habremos de ejecutar previamente `poblacionesLK()` para poder obtener el objeto de tipo `Soluciones`. Una vez armado el objeto de tipo `estabilidad` se procede con la implementación del Jacobiano. Nuevamente comenzamos por desempaquetar los parámetros para utilizarlos dentro de los procesos, definimos a `X` como el punto fijo del sistema, `A` la matriz de incidencias y `J` Jacobiano evaluado resultante. Comenzamos las iteraciones y definimos las entradas de la diagonal, es decir, para `i==j`;

nuevamente definimos el vector  $\mathbf{xs}$  que guardará los términos  $\sum_j \alpha_{ij}x_j$ , luego aplicamos la ecuación (2.11) en la forma  $r_i \left(1 - \frac{\sum_j \alpha_{ij}x_j}{K_i}\right) - \frac{r_i x_i}{K_i}$ . Pasando a los términos  $i \neq j$  aplicamos la ecuación (2.12) y finalmente regresamos  $\mathbf{J}$ . Se debe notar que en cada una de las iteraciones se esta multiplicando por un elemento del punto fijo  $\mathbf{X}$  por lo que al final de cuentas el Jacobiano resultante ya se encuentra evaluado en él.

---

**Algorithm 9:** Jacobiano del sistema de Lotka-Volterra generalizado: Matriz de interacciones.

---

```

function Jacobiano(E::estabilidad)

    r = E.params.r
    K = E.params.K
    N = E.params.N
    A = E.sol.A
    X = E.X
    J = zeros(N,N)

    for i in 1:N
        for j in 1:N
            if i == j
                xs = zeros(N)
                for k in 1:N
                    xs[i] += A[i,k]*X[k]
                end
                J[i,i] = r[i]*(1-xs[i]/K[i])-r[i]*X[i]/K[i]
            else
                J[i,j] = -r[i]*X[i]*A[i,j]/K[i]
            end
        end
    end
    return J

```

---

# 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](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](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](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.