



FACULTAD DE MATEMÁTICAS
DEPARTAMENTO DE ECUACIONES DIFERENCIALES Y ANÁLISIS NUMÉRICO

TRABAJO DE FIN DE GRADO:
**INTRODUCCIÓN A LA MODELIZACIÓN
MATEMÁTICA ECOLÓGICA**

Pablo Manuel Márquez Rivero

Dirigido por:
José Antonio Langa Rosado

Abstract

This work deals with the study of the global stability of the system Lokta-Volterra. We focus on the analysis of the global stability of said system. To this aim, we will treat the linear complementarity problem, studying under what circumstances there is a solution and what is the number of solutions to that problem. This will help us to determine the conditions under which we have globally stable solutions. Finally, we will discuss the competing Lokta-Volterra system, for which we introduce some metrics for a global analysis of its structural stability.

Índice general

1. Introducción	4
2. Introducción a los Problemas de Complementariedad Lineal (PCL)	10
2.1. Introducción	10
2.2. Notaciones y Preliminares	11
2.3. Número Finito de Soluciones Factibles Complementarias	13
2.4. Unicidad de Soluciones Factibles Complementarias	14
3. Estabilidad global de los sistemas Lokta-Volterra	19
3.1. Introducción	19
3.2. Estabilidad global para los sistemas de Lokta-Volterra	21
3.2.1. Sistemas de Lokta-Volterra cooperativos	26
3.3. Sistemas Lokta-Volterra generalizados	29
4. Aplicación a la Ecología Teórica. Estabilidad Estructural	35
4.1. Introducción	35
4.2. Coexistencia de especies en modelos simples competitivos	36
4.3. Ajuste algebraico tradicional para la evaluación de la coexistencia de 2 especies	37
4.4. Ajuste estructural para la convivencia de especies	39
4.5. Condiciones para la coexistencia en sistemas de dos poblaciones	42
4.6. Extensión a la coexistencia de especies en el caso n -dimensional	43
4.7. Desenredando las fuentes de coexistencia	46
4.8. Coexistencia para un Ecosistema real (California)	50

Capítulo 1

Introducción

En nuestro mundo hay ecosistemas con un gran número de especies, y los comportamientos entre ellos pueden perjudicar o beneficiar al número de habitantes de las especies. Estas relaciones, que tan bien se pueden apreciar en la fauna y flora de nuestro planeta, pueden ser tanto directas como indirectas, ya que un par de especies pueden estar compitiendo entre ellas, pero a su vez beneficiando a una tercera especie.

Las especies de un ecosistema pueden competir entre ellas (por ejemplo, por un recurso alimentario), actuar de forma que una sea la presa y otra el depredador, ó formar relaciones mutualistas entre ellas, lo cual beneficia a las especies en las que se den estas relaciones.

Por tanto, un modelo poblacional que sea capaz de explicar la densidad de población de las diferentes especies ha de tener en cuenta todas estas dependencias e interacciones entre todas las especies del ecosistema. Gracias a las ecuaciones de Lotka-Volterra, somos capaces de plasmar todas estas dependencias en un sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias, el cual nos servirá para explicar la densidad de población de las especies en tiempos futuros.

Como veremos ahora, nuestra intensión en este trabajo es hacer un análisis de la estabilidad global de los sistemas Lokta-Volterra, ayudándonos de los diferentes resultados sobre los problemas de complementariedad lineal. Además, más adelante, nos centraremos en el estudio de la coexistencia de n especies competidoras, recurriendo a un tipo de ajuste distinto al ajuste algebraico.

Veamos el contenido de cada uno de los capítulos que contienen este trabajo.

Capítulo 2

En el Capítulo 2 abordaremos el problema de complementariedad lineal, el cual nos servirá para el estudio de los sistemas Lokta-Volterra, en particular de los puntos críticos y su estabilidad.

Dicho problema de complementariedad lineal ($PCL(M, q)$) no es más que hallar dos vectores $w \in \mathbb{R}^n$ y $z \in \mathbb{R}^n$ tales que:

$$\begin{aligned} w &= Mz + q \\ w \geq 0, z \geq 0, w^T z &= 0, \end{aligned}$$

donde $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$ y $q \in \mathbb{R}^n$.

Nos centraremos en la relación que hay entre el número de soluciones del PCL y las propiedades dadas por M y q . Para ello haremos uso de distintos tipos de matrices, como por ejemplo las P-matrices, Q-matrices o las matrices no degeneradas. Además, mencionaremos el concepto de cono convexo, viendo que el conjunto de todos los conos asociados a todos los conjuntos complementarios de vectores columna forma una partición del espacio en el cual estemos trabajando. Esto nos servirá de mucha ayuda en el Capítulo 4 a la hora de estudiar los conjuntos donde se tiene la coexistencia para todas las especies del ecosistema que estemos estudiando (en ese caso, estudiaremos un ecosistema de n especies competidoras).

Como ya veremos, el número de soluciones factibles complementarias es finito para todo $q \in \mathbb{R}^n$ si y solo si M es no degenerada. Además, PCL tendrá una única solución si y solo si M es una P-matriz, lo cual será crucial a la hora de analizar la estabilidad de los sistemas Lotka-Volterra.

Capítulo 3

En el capítulo 3 empezaremos estudiando la estabilidad global de los sistemas de Lotka-Volterra

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) \quad i = 1, \dots, n \quad (1.1)$$

en el espacio de fases

$$\mathbb{R}_+^n = \{x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n; x_i \geq 0 \forall i = 1, \dots, n\}$$

Para dicho estudio, introduciremos los conceptos de estabilidad, estabilidad asintótica, inestabilidad y cuenca de atracción.

Consideraremos el sistema lineal descrito por

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$$

y definamos $A = (a_{ij})$.

Veremos que A es una matriz estable si todos sus autovalores tienen parte real no negativa, y haremos mención del *Teorema de Liapunov para los sistemas lineales con coeficientes constantes*, que nos dice que $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ estable si y solo si existe una matriz $Q \in \mathbb{R}^{n \times n}$ tal que $QA + A^T Q$ es definida negativa.

Definición 1.0.1. *Se dice que una matriz $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ es una P-matriz ($A \in P$) si todos los menores principales son positivos.*

No obstante, aunque conozcamos las matrices estables, necesitaremos una clase de matriz más restrictiva para el estudio de la estabilidad del sistema (1.1), como por ejemplo, las matrices S_w (o *Liapunov estable*).

Para el estudio de la estabilidad de (1.1), veremos que hay una estrecha relación existente entre resolver el problema de complementariedad lineal y encontrar un punto de equilibrio no negativo del sistema de Lotka-Volterra. El resultado que nos refleja esto es el siguiente:

Lema 1.0.2. Resolver el PCL $(-A,-b)$ es equivalente a encontrar un punto de equilibrio no negativo x^* del sistema (1.1) verificando que

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j^* \leq 0 \text{ para } i = 1, \dots, n.$$

Una vez encontrado el punto de equilibrio que verifique la ecuación anterior, al cual llamaremos *saturado*, la estabilidad global quedará garantizada por el siguiente resultado.

Teorema 1.0.3. El sistema Lokta-Volterra (1.1) tiene un punto de equilibrio x^* no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si $A \in S_w$.

A continuación, nos restringiremos a la clase de matrices con elementos no diagonales no negativos, es decir, las conocidas como *matrices cooperativas*. Para el estudio de la estabilidad global del sistema, no necesitamos que la clase de matrices a la que pertenece nuestra matriz A sea tan restrictiva, como lo es la clase S_w , sino que únicamente necesitamos que dicha matriz sea estable y todas sus submatrices principales sean no singulares, como nos refleja el siguiente resultado.

Teorema 1.0.4. Supongamos que A y todas sus submatrices principales son no singulares. Si (1.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$, entonces $-A$ es una P -matriz.

Por último, consideraremos los sistemas de Lokta-Volterra generalizados

$$\dot{x}_i = x_i(q_i - f_i(x_1, \dots, x_n)) \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.2)$$

donde $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ y $q = (q_1, \dots, q_n)^T$ son vectores reales de dimensión n y $f(x) = (f_1(x), \dots, f_n(x))^T$ es un vector de funciones continuas de dimensión n .

Ahora trataremos el problema de complementariedad no lineal para el análisis de (1.2). Nos hará falta definir los siguientes conceptos sobre los tipos de funciones f :

Definición 1.0.5. Sea f una función de \mathbb{R}_+^n en \mathbb{R}^n .

- (i) Se dice que f es una **Z-función** si y solo si $\forall x \in \mathbb{R}_+^n$ y $i \neq j$ ($i, j = 1, \dots, n$) la función escalar $F_{ij} : \mathbb{R}_+^1 \rightarrow \mathbb{R}^1$ definida por $F_{ij}(t) = f_i(x + te^j)$ es no creciente. Aquí e^j es el vector unitario j -ésimo de \mathbb{R}^n .
- (ii) Se dice que f es una **M-función** si y solo si es una Z-función tal que para cualesquiera x e y en \mathbb{R}_+^n , si $f(x) \leq f(y)$, se tiene que $x \leq y$.
- (iii) Se dice que f una función **fuertemente monótona** en \mathbb{R}_+^n si y solo si $\exists K > 0$ escalar tal que para todo par (x, y) , con $x, y \in \mathbb{R}_+^n$, se tiene que

$$(x - y)^T |f(x) - f(y)| \geq K|x - y|^2$$

Realizaremos un estudio de dos tipos de sistemas, que depende de como sean sus funciones: sistemas con M-funciones y sistemas con funciones fuertemente monótonas.

Para los sistemas con M-funciones, supondremos que (1.2) verifica las siguientes condiciones:

(H₁) $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una M-función continua y diferenciable.

(H₂) $\mathbb{R}_+^n \subseteq f(\mathbb{R}_+^n)$.

Además, estudiaremos la estabilidad del sistema según en cual de los siguientes tres conjuntos se encuentre el vector q asociado al sistema (1.2): Q^+ , Q^- o \bar{Q} .

En cuanto a los sistemas con funciones fuertemente monótonas, la estabilidad global quedará garantizada por el siguiente resultado.

Teorema 1.0.6. *Supongamos que $f(x)$ es continua y fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n . Entonces, el sistema (1.2) y todo sistema reducido de él tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$.*

Capítulo 4

En este capítulo desarrollaremos una medida estructural análoga para la medida de la biodiversidad en un ecosistema. Las nuevas medidas que se proponen están basadas en un enfoque de estabilidad estructural, para la cual aplicaremos los conceptos y resultados vistos en los capítulos anteriores.

Antes de desarrollar estas medidas, estudiaremos las condiciones para la coexistencia en un sistema de Lotka-Volterra de dos poblaciones competidoras, el cual vendrá dado por

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2) \end{cases}$$

Para estudiar la coexistencia de especies analizaremos las condiciones necesarias para la permanencia de las especies (estabilidad) y las condiciones necesarias y suficientes (factibilidad y estabilidad global) para la persistencia de especies.

Tradicionalmente, para encontrar estas condiciones uno puede dibujar las dos isoclinas, $r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 = 0$ y $r_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 = 0$ y observar si estas se cruzan en un punto positivo de abundancia para ambas especies. Este punto será globalmente estable bajo la condición $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$ y su expresión vendrá dada por

$$N_1^* = \frac{a_{22}r_1 - a_{12}r_2}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}$$

$$N_2^* = \frac{-a_{21}r_1 + a_{11}r_2}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}$$

De aquí, imponiendo que el numerador debe ser mayor que cero, tendremos dos desigualdades, de las cuales, al combinarlas, obtendremos

$$\frac{a_{11}}{a_{21}} > \frac{r_1}{r_2} > \frac{a_{12}}{a_{22}}$$

Esto nos proporcionará los límites superior e inferior dentro de los cuales la tasa de crecimiento intrínseca debe caer para permitir la factibilidad del sistema. A continuación, veremos como

hallar las métricas de diferencia de nicho y eficacia ecológica (*fitness*) asociadas y obtendremos que la coexistencia de las 2 especies está garantizada si la diferencia de nicho no excede a su promedio de diferencia de fitness.

Observaremos que este estudio algebraico es impracticable para dimensiones superiores a dos. Ello conllevará pasar de un ajuste algebraico a uno estructural, el cual permite a los ecólogos evaluar la contribución de los efectos indirectos emergentes en los sistemas de multiespecies para el estudio de la coexistencia en diversas comunidades. Este ajuste estructural evalúa directamente el conjunto de tasas de crecimiento intrínsecas (r_i) que conduce a la factibilidad dada por las restricciones geométricas impuestas a través de los coeficientes de competición de la matriz.

Definiremos como *dominio de factibilidad*, $D_F(A)$, al conjunto de tasas de crecimiento que conducen a un punto de equilibrio factible, cuya expresión viene dada por

$$D_F(A) = \{r = N_1^* A_1 + \dots + N_n^* A_n ; N_1^*, N_2^*, \dots, N_n^* > 0\},$$

siendo A_1, \dots, A_n los vectores columnas que componen la matriz de competencia A . Como podemos observar este dominio de factibilidad no es más que un cono convexo.

A continuación, hallaremos el análogo estructural a la diferencia de nicho (Ω), el cual se corresponde con el *ángulo sólido normalizado* del cono que describe el dominio de factibilidad. También hallaremos el análogo estructural a la diferencia de fitness (θ), que se corresponde con la extensión a la cual el vector de tasas de crecimiento intrínsecas, $(r_1, \dots, r_n)^T$, se desvía del centro del dominio de factibilidad. Sus expresiones son

$$\Omega(A) = \frac{|\det(A)|}{\sqrt{\frac{\pi}{2}}^n} \int_{\mathbb{R}_{\geq 0}^n} e^{-x^T A^T A x} dx$$

$$\theta = \arccos \left(\frac{r \cdot r_c}{\|r\| \cdot \|r_c\|} \right).$$

Aquí r_c es el centro del dominio de factibilidad, cuya expresión viene dada por

$$r_c = \frac{1}{n} \left(\frac{A_1}{\|A_1\|} + \frac{A_2}{\|A_2\|} + \dots + \frac{A_n}{\|A_n\|} \right)$$

Por tanto, siguiendo un ajuste estructural, las condiciones de factibilidad de dos especies competidoras (o más) se cumplirán cuando el vector que define la tasa de crecimiento intrínseca de las especies caiga dentro del dominio de factibilidad o, lo que es lo mismo, cuando θ sea lo suficientemente pequeño en relación con Ω .

Como veremos, un desafío central para los ecólogos ha sido siempre diferenciar los efectos de las interacciones por pares de aquellos efectos indirectos generados por la dinámica de poblaciones de los sistemas de multiespecies. Para ello mostraremos un enfoque básico para evaluar la contribución de las interacciones a la coexistencia por pares. Este enfoque dependerá de dos sencillos pasos:

- (1) Calcular $D_F(A)$ de una comunidad de especies.

- (2) Utilizar el ajuste estructural para identificar la región de tasas de crecimiento intrínsecas compatibles con la coexistencia de cada par (D_{ij}) . A su vez, consideraremos la intersección de todos estos conjuntos (D_{all}) , que no tiene porqué ser lo mismo que $D_F(A)$.

Por último, daremos algunos ejemplos, entre ellos el de un ecosistema real de plantas en California, para desentrañar las diferentes conclusiones que se pueden sacar de estudiar como y en que grado se superponen los dos dominios anteriores, e incluso utilizaremos un par de métricas que cuantifican la contribución a la coexistencia de las interacciones indirectas que solo surgen con más de dos especies.

Capítulo 2

Introducción a los Problemas de Complementariedad Lineal (PCL)

En este capítulo recogeremos varias nociones sobre los problemas de complementariedad lineal, los cuales nos servirán más adelante para estudiar los sistemas de *Lokta-Volterra*, en particular de los puntos críticos y su estabilidad.

2.1. Introducción

Definición 2.1.1. *El Problema de Complementariedad lineal (PCL) consiste en hallar dos vectores $w \in \mathbb{R}^n$ y $z \in \mathbb{R}^n$ tales que:*

$$\begin{aligned} w &= Mz + q \\ w \geq 0, z \geq 0, w^T z &= 0, \end{aligned} \tag{2.1}$$

donde $M = (m_{ij})$ es una matriz cuadrada de orden n , $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$, y $q = (q_i) \in \mathbb{R}^n$. Denotamos por w^T a la traspuesta de w .

Nota 2.1.2. *Como w y z son no negativos y ha de verificarse que*

$$w^T z = \sum_{i=1}^n w_i z_i = 0 \implies w_i z_i = 0 \text{ para cada } i = 1 \dots n$$

Esto nos dice que si una de las variables del par $(w_i; z_i)$ es positiva la otra ha de ser cero. A la igualdad $w^T z = 0$ la llamaremos condición de complementariedad.

Nota 2.1.3. *Consideremos el problema de programación cuadrática*

$$\begin{cases} \min w^T z \\ \text{sujeto a: } w - Mz = q \\ w \geq 0, z \geq 0 \end{cases} \tag{2.2}$$

Entonces si el par $(w; z)$ es solución de (2.1), tenemos que es también solución de (2.2). Recíprocamente, si el mínimo valor de $w^T z$ en el problema (2.2) es 0 para cierto par $(w; z)$,

tendremos que $(w; z)$ es también solución de (2.1). Luego, resolver (2.1) es equivalente a encontrar un par $(w; z)$ tal que sea solución del problema de programación cuadrática y el mínimo valor de $w^T z$ sea cero.

Cottle y Dantzig [7], y Lemke [20, 21] han mostrado que los problemas de programación lineal, programación cuadrática convexa y, también, problemas en los cuales se desea encontrar un punto de equilibrio pueden ser expresados en la forma de (2.1). Otras aplicaciones de (2.1) se pueden ver en Scarf [32]. Lemke y Howson desarrollaron un algoritmo simple para resolver (2.1) basado en el pivoteo.

Lemke [20] y Cottle y Dantzig [7] probaron que (2.1) tiene solución si todos los determinantes principales de M son positivos o si M es una matriz no negativa con los elementos de la diagonal todos positivos. Lemke [20] también proporcionó una condición suficiente en M y q bajo la cual el número de soluciones de (2.1) era finito.

En este capítulo nos centraremos un poco en la relación que hay entre el número de soluciones de (2.1) y las propiedades dadas por M y q .

2.2. Notaciones y Preliminares

A continuación veremos una serie de definiciones y notaciones las cuales necesitaremos para abordar las diferentes pruebas que veremos más adelante.

Definición 2.2.1. Sea M una matriz cuadrada real de orden n . Entonces:

- Se dice que M es una P -matriz ($M \in P$) si todos los menores principales son positivos.
- Se dice que M es **no degenerada** si toda matriz A , obtenida tomando $A_{.j}$ como $M_{.j}$ (columnas de M) ó $I_{.j}$, para cada $j = 1 \dots n$, es no singular. Otra definición equivalente sería que M es una matriz no degenerada si y solo si todos los menores principales no son cero.
- Se dice que M es una Q -matriz ($M \in Q$) si el problema (2.1) tiene solución para todo $q \in \mathbb{R}^n$.

Definición 2.2.2. Sea A un conjunto finito de vectores columna en \mathbb{R}^n . El **cono convexo** generado por los vectores columnas de A se denota por $\text{pos}\{A\}$. Entonces, $x \in \text{pos}\{A\}$ si y solo si x puede expresarse como combinación lineal no negativa de los vectores columna de A , es decir, si $A = \{A_{.j} : j = 1, \dots, n\}$, entonces $x = \sum_{j=1}^n \lambda_j A_{.j}$ con $\lambda_j \geq 0 \forall j = 1, \dots, n$.

Definición 2.2.3. Supongamos que $L(q) \subset \mathbb{R}^{n \times n}$ es una variedad lineal determinada por las siguientes restricciones:

$$\begin{cases} w - Mz = q \\ w \in \mathbb{R}^n, z \in \mathbb{R}^n \end{cases} \quad (2.3)$$

El vector $(w, z)^T \in L(q)$ si y solo si $(w, z)^T$ satisface (2.3).

Aquí, el vector $(w, z)^T \in \mathbb{R}^{n \times n}$ es el par $(w; z)$.

Definición 2.2.4. El **poliedro convexo** $K(q) \subset L(q)$ es el conjunto de soluciones factibles, $(w; z)$, las cuales satisfacen que

$$\begin{aligned} w - Mz &= q \\ w \geq 0, z &\geq 0 \end{aligned} \quad (2.4)$$

Definición 2.2.5. Una **solución básica factible** es una solución factible $(w; z) \in K(q)$ tal que el vector columna en (2.4) es estrictamente positivo y linealmente independiente.

Nota 2.2.6. Todas las soluciones básicas factible son un punto extremo del poliedro convexo $K(q)$ y viceversa ([9, 12]).

Definición 2.2.7. Una **solución factible complementaria** es una solución factible $(w; z) \in K(q)$ la cual satisface la condición de complementariedad $w^T z = 0$.

Definición 2.2.8. Para cada $i = 1, \dots, n$, las variables w_i y z_i constituyen un par complementario, y cada una de las variables en los pares es el complementario de la otra.

En el sistema (2.1) el vector columna $I_{.j}$ está asociado con la variable w_j y $-M_{.j}$ con la variable z_j , luego el par $(I_{.j}, -M_{.j})$ es el j -ésimo par complementario de vectores columna de (2.1).

Definición 2.2.9. Un **conjunto complementario de vectores columna** es un conjunto de vectores columna $\{A_{.j}, j = 1, \dots, n\}$ tal que $A_{.j}$ es o bien $I_{.j}$ o bien $-M_{.j}$ para cada $j = 1, \dots, n$. Entonces, cualquier conjunto de vectores columna que contenga exactamente un vector de cada par complementario de vectores es un conjunto complementario de vectores. El correspondiente conjunto de variables se llama **conjunto complementario de variables**. Por tanto, hay 2^n conjuntos complementarios de vectores columna.

Nota 2.2.10. Cada solución de (2.1) representa a q como una combinación lineal no negativa de algún conjunto complementario de vectores columna. Recíprocamente, si $\{A_{.j}, j = 1, \dots, n\}$ es un conjunto complementario de vectores columnas y $q \in \text{pos}\{A_{.j}, j = 1, \dots, n\}$, es decir, $q = \sum_{j=1}^n \lambda_j A_{.j}$, donde $\lambda_j \geq 0 \forall j = 1, \dots, n$, entonces una solución de (2.1) se obtiene tomando las variables asociadas a la columna $A_{.j}$, λ_j , para cada $j = 1, \dots, n$, respectivamente y todas las variables de $(w; z)$ que no estén en este conjunto complementario son cero.

Nota 2.2.11. El cono positivo generado por un conjunto complementario de vectores columnas se conoce como **cono complementario**. Entonces hay 2^n conos complementarios y la unión de todos estos conos es el conjunto de todos los vectores de q tales que (2.1) tiene solución

Todos los resultados dichos sobre el número de distintas soluciones del problema de complementariedad pueden ser interpretados en términos de las propiedades de los conos complementarios y viceversa.

Definición 2.2.12. El conjunto de variables $\{y_1, \dots, y_{i-1}, y_{i+1}, \dots, y_n\}$, donde y_r es o bien w_r o bien z_r , es conocido como el **conjunto subcomplementario de variables**. El vector columna asociado a un conjunto subcomplementario de variables constituye un conjunto subcomplementario de vectores columna. El par complementario de variables (w_i, z_i) es el par complementario de variables en el conjunto subcomplementario de variables.

Definición 2.2.13. Una *solución factible casi complementaria* es una solución factible $(w; z) \in K(q)$ tal que $w^T z = w_i z_i$ para algún $i = 1, \dots, n$, i.e., $w_j z_j \neq 0 \forall j \neq i$ para algún $i = 1, \dots, n$.

Definición 2.2.14. El conjunto $C_i(q)$ es el conjunto casi complementario definido por

$$C_i(q) = \{(w; z) \in K(q); w^T z = w_i z_i, \text{ i.e., } w_j z_j \neq 0 \forall j \neq i\}$$

Nota 2.2.15. Si $x \in \mathbb{R}^n$, $x \neq 0$, entonces el **rayo generado por x** es

$$\text{pos}\{x\} = \{y : y = \lambda x \text{ para algún } \lambda \geq 0\}$$

2.3. Número Finito de Soluciones Factibles Complementarias

Lemke [20] probó que el número de soluciones factibles complementarias cuando q es no degenerado con respecto a M es finito. En este apartado determinaremos las condiciones necesarias y suficientes bajo las cuales el problema (2.1) tiene un número de soluciones finitas para cada $q \in \mathbb{R}^n$.

Teorema 2.3.1. El número de soluciones factibles complementarias es finito $\forall q \in \mathbb{R}^n$ si y solo si M es no degenerada.

Demostración. Probaremos ambas implicaciones por reducción al absurdo.

Para la implicación de derecha a izquierda supongamos que $\exists q \in \mathbb{R}^n$ tal que (2.1) tiene un número infinito de soluciones, las cuales son distintas. Cada solución de (2.1) representa a q como una combinación lineal no negativa de algún conjunto complementario de vectores columna. Solo hay 2^n conjuntos complementarios de vectores columna distintos. Entonces, si (2.1) tiene un número infinito de soluciones, debe existir un conjunto complementario de vectores columna $\{A_{.j}; j = 1, \dots, n\}$ tal que

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^n A_{.j} y_j &= q, \\ y_j &\geq 0 \text{ para cada } j = 1, \dots, n \end{aligned} \tag{2.5}$$

tiene un número infinito de distintas soluciones. La ecuación (2.5) es un sistema de n ecuaciones con n variables no negativas. Si (2.5) tuviese un número infinito de soluciones, entonces el conjunto “de vectores columna” $\{A_{.j}; j = 1, \dots, n\}$ debería ser linealmente dependiente. Luego, como $\{A_{.j}\}$ es un conjunto complementario de vectores columna, por la definición 2.2.1 M sería degenerada, lo cual es una contradicción.

Para la implicación contraria, supongamos que M es degenerada. Probaremos que esto nos da la existencia de un vector $q \neq 0$ para el cual el problema tiene un número infinito de soluciones.

■ **Caso 1:** Supongamos que una de las columnas de M , por ejemplo M_1 , tiene todas sus componentes nulas. Sea $q = (0, 1, 1, \dots, 1)^T$. Entonces, $(w; z) = (0, 1, \dots, 1; \alpha, 0, 0, \dots, 0)$ es una solución factible complementaria para cualquier $\alpha \geq 0$. Con lo cual hemos encontrado un vector $q = (0, 1, 1, \dots, 1)^T$ para el cual el problema tiene un número infinito de soluciones factibles complementarias distintas.

■ **Caso 2:** Supongamos que $M_j \neq 0 \forall j = 1, \dots, n$. Como M no es degenerada, existe un conjunto complementario de vectores columna, $\{A_j; j = 1, \dots, n\}$, el cual es linealmente independiente. Luego existirá $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_n)^T \neq 0$ tal que $\sum_{j=1}^n A_j \alpha_j = 0$.

Como $A_{.1}$ es o bien $I_{.1}$ o bien $-M_{.1}$, tenemos que $A_{.1} \neq 0$.

Si $\sum_{j=1}^n A_j = 0$, sea $q = A_{.1} \neq 0$. Entonces, cualquier $(w; z)$ obtenido tomando la variable asociada a $A_{.1}$ igual a $1 + \alpha$, la variable asociada a $A_{.j}$ igual a α , para $j \neq 1$, y todas las variables restantes de $(w; z)$ igual a cero, es una solución factible complementaria para cualquier $\alpha \geq 0$. Por tanto, hay un número infinito de soluciones factibles complementarias distintas cuando $q = A_{.1} \neq 0$ en este caso.

Si $\sum_{j=1}^n A_j \neq 0$, sea $q = \sum_{j=1}^n A_j$. Sea

$$\theta = \min_{j: \alpha_j < 0} \left\{ \frac{1}{-\alpha_j} \right\}.$$

Si no existe j tal que $\alpha_j < 0$ entonces $\theta = +\infty$. Tenemos que $\theta > 0$. Todos los pares de $(w; z)$ obtenidos tomando la variable asociada a $A_{.j}$ igual a $1 + \lambda \alpha_j$ para $j = 1, \dots, n$ y todas las demás variables de $(w; z)$ igual a cero es una solución factible complementaria para todo λ tal que $0 \geq \lambda \geq \theta$. Por lo cual hay un número infinito de soluciones factibles complementarias distintas cuando $q = \sum_{j=1}^n A_j$ en este caso.

Por lo tanto, si M es degenerada, existe $q \neq 0$ para el cual el problema (2.1) tiene un número infinito de distintas soluciones. Con lo cual llegaríamos a una contradicción, pues para cada $q \in \mathbb{R}^n$ (2.1) tenía un número finito de soluciones distintas. \square

Corolario 2.3.2. *Si M es degenerada, entonces existe $q \neq 0$ para el cual (2.1) tiene un número infinito de soluciones factibles complementarias distintas.*

Corolario 2.3.3. *Si M es degenerada, el conjunto de todos los q tal que (2.1) tiene un número infinito de soluciones es un subconjunto de la unión de todos los conos complementarios con interior no vacío.*

2.4. Unicidad de Soluciones Factibles Complementarias

Ahora vamos a examinar cuándo la ecuación (2.1) tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$, con M fijada.

Teorema 2.4.1. *El sistema (2.1) tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$ si y solo si M es una P-Matriz.*

Demostración. En [27] se prueba por inducción. Aquí veremos una prueba mucho más simple dada por Gale basada en la propiedad del cambio de signo de matrices, la cual es abordada en [13].

Empecemos probando la implicación de izquierda a derecha por reducción al absurdo. Supongamos que M no es una P-matriz. Entonces, por el *Teorema 2* de [13] $\exists x \in \mathbb{R}^n$, $x \neq 0$, tal que $y = Mx$, y , para cada $i \in \{1, \dots, n\}$, x_i e y_i tienen signos opuestos (i.e., $x_i y_i \leq 0$).

Sean

$$y_i^+ = \begin{cases} y_i & \text{si } y_i > 0 \\ 0 & \text{si } y_i \leq 0 \end{cases}$$

$$y_i^- = \begin{cases} 0 & \text{si } y_i \geq 0 \\ -y_i & \text{si } y_i < 0 \end{cases}$$

$$x_i^+ = \begin{cases} x_i & \text{si } x_i > 0 \\ 0 & \text{si } x_i \leq 0 \end{cases}$$

$$x_i^- = \begin{cases} 0 & \text{si } x_i \geq 0 \\ -x_i & \text{si } x_i < 0 \end{cases}$$

Entonces,

$$y_i = y_i^+ - y_i^-, \text{ con } y_i^+, y_i^- \geq 0 \text{ tal que } y_i^+ y_i^- = 0 \text{ para } i \in \{1, \dots, n\} \quad (2.6)$$

$$x_i = x_i^+ - x_i^-, \text{ con } x_i^+, x_i^- \geq 0 \text{ tal que } x_i^+ x_i^- = 0 \text{ para } i \in \{1, \dots, n\}. \quad (2.7)$$

Dado que $x_i y_i \leq 0$ para cada $i \in \{1, \dots, n\}$, se verifica que $x_i^+ y_i^+ = x_i^- y_i^- = 0$ para cada i desde 1 hasta n . Así que

$$(y^+)^T (x^+) = (y^-)^T (x^-) = 0 \quad (2.8)$$

Como $y = Mx$, tenemos

$$y^+ - Mx^+ = y^- - Mx^- = q^* \quad (2.9)$$

Ahora bien,

$$x \neq 0 \text{ y } x^+ \neq x^-, \quad (2.10)$$

con lo cual usando desde (2.6) hasta (2.10) concluimos que, tomando $q = q^*$, (2.1) tiene dos soluciones distintas, las cuales son $(w; z) = (y^+; x^+)$ y $(w; z) = (y^-; x^-)$. Por tanto, si M no es una P-matriz, $\exists q \in \mathbb{R}^n$ para el cual (2.1) tiene dos soluciones distintas y llegaríamos a una contradicción.

Veamos ahora la implicación contraria. Supongamos que M es una P-matriz. Entonces por el Teorema 6 de [7], el problema (2.1) tiene al menos una solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$. Supongamos que $\exists q \in \mathbb{R}^n$ tal que (2.1) tiene dos soluciones distintas, por ejemplo $(\bar{w}; \bar{z})$ y $(w^*; z^*)$. Entonces

$$(\bar{w} - w^*) = M(\bar{z} - z^*). \quad (2.11)$$

y, dado que estas dos soluciones son distintas, $\bar{z} - z^* \neq 0$. Gracias a la condición de complementariedad

$$(\bar{w})^T \bar{z} = (w^*)^T z^* = 0, \quad (2.12)$$

usando (2.11) y (2.12) verificamos que $(\bar{w}_i - w_i^*)(\bar{z}_i - z_i^*) \leq 0 \forall i = 1, \dots, n$, y ya que $\bar{z} - z^* \neq 0$, esto implica por el *Teorema 2* de [13] que M no es una P-matriz, con lo que llegaríamos a una contradicción. Así que la solución de (2.1) debe ser única para cada $q \in \mathbb{R}^n$. \square

Corolario 2.4.2. *Sea M fija. Si (2.1) tiene como mucho una solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$, entonces M es una P-matriz y (2.1) tiene exactamente una solución para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$.*

Demostración. Ya hemos probado en la primera parte de la demostración del Teorema 2.4.1 que, si M no es una P-matriz, entonces $\exists q^* \in \mathbb{R}^n$ tal que, cuando $q = q^*$, (2.1) tiene al menos dos soluciones distintas. Así que, bajo las hipótesis, M ha de ser una P-matriz y la demostración se sigue a partir del Teorema 2.4.1. \square

Corolario 2.4.3. *Si (2.1) tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$, entonces cualquier subproblema principal de (2.1) tiene una única solución para cualquiera de estos vectores.*

Demostración. Se sigue del Teorema 2.4.1 y del hecho de que todas las submatrices principales de una P-matriz son también P-matriz. \square

Corolario 2.4.4. *El conjunto de los conos complementarios obtenidos como en la definición 2.2.9 forman una partición de \mathbb{R}^n si y solo si M es una P-matriz.*

Demostración. Veamos primero la implicación de derecha a izquierda. Si M es una P-matriz por el Teorema 2.4.1, para cada $q \in \mathbb{R}^n$, (2.1) tiene una única solución. Así que la unión de todos los conos complementarios es \mathbb{R}^n . Como M es una P-matriz, M es no degenerada y entonces todos los conos complementarios tienen interior no vacío. También, dado que, por (3.8), el sistema (2.1) tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$, cualquier $q \in \mathbb{R}^n$ el cual se encuentre en el interior de un cono complementario no se encontrará en cualquier otro cono complementario. Entonces la intersección de los interiores de cualquier par de conos complementarios es vacía. Por lo tanto el conjunto de los conos complementarios forma una partición de \mathbb{R}^n .

Recíprocamente, si los conos complementarios forman una partición de \mathbb{R}^n , cada uno de ellos han de tener interior no vacío y, entonces, M debe ser no degenerada. Además, cualquier $q \in \mathbb{R}^n$ que se encuentre en el interior de un cono complementario no se encuentra en cualquier otro cono complementario, gracias a que forman una partición de \mathbb{R}^n , y entonces, (2.1) tiene una única solución para todo estos q . Como la unión de todos los conos complementarios recubre \mathbb{R}^n , por ser una partición, tenemos que (2.1) tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$. Con lo cual, aplicando el Teorema 2.4.1, M es una P-matriz. \square

Nota 2.4.5. *Como generalización del corolario 2.4.3, es interesante verificar si cualquier submatriz principal de una Q-matriz sigue siendo Q-matriz. Esto no es generalmente cierto, como lo muestra el siguiente ejemplo.*

Sea

$$M = \begin{pmatrix} -1 & 2 \\ 2 & -1 \end{pmatrix} \tag{2.13}$$

En la siguiente figura están dibujados los conos complementarios asociados a la matriz M .

En este caso, verificamos que la unión de todos los conos complementarios forma una partición de \mathbb{R}^2 . Así que por el corolario 2.4.4, la matriz M en (2.13) es una P -matriz. Ya que M es una P -matriz, por el Teorema 2.4.1, el problema de complementariedad lineal asociado a esta matriz, (2.1), tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$, por lo cual dicha M es una Q -matriz.

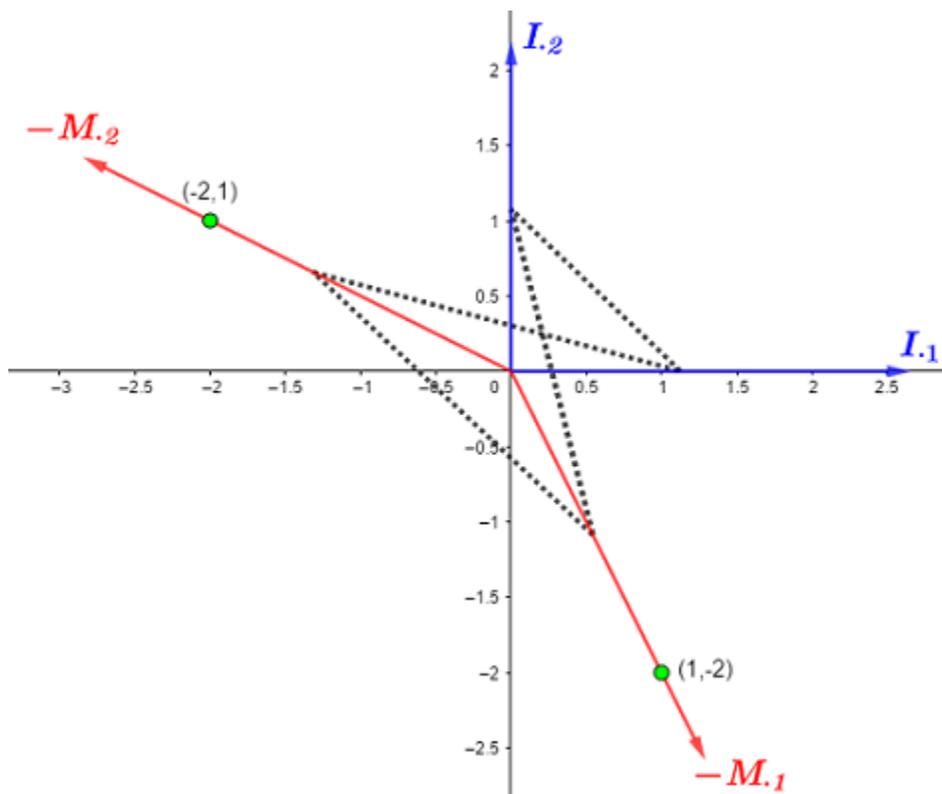


Figura 2.1: Representación gráfica de los conos complementarios asociados a la matriz M

Ahora bien, consideremos la submatriz principal

$$N = \begin{pmatrix} -1 \end{pmatrix}$$

obtenida a partir de M eliminando la primera fila y la primera columna. Esta matriz, N , no es una Q -matriz ya que el subproblema principal asociado

$$w_2 - (-1)z_2 = q_2$$

$$w_2 \geq 0, z_2 \geq 0, w_2 z_2 = 0$$

no tiene solución si $q_2 < 0$. Sin embargo, si M es una Q -matriz y $M \geq 0$, entonces todas las submatrices principales de M son también una Q -matriz [27].

Lema 2.4.6. *Si M es una Q -matriz y el (2.1) tiene una única solución cuando q es un elemento del conjunto $\{I_1, I_2, \dots, I_n; -M_1, \dots, -M_n\}$, entonces M es una P -matriz.*

Capítulo 3

Estabilidad global de los sistemas Lokta-Volterra

En este capítulo nos centraremos en estudiar la estabilidad global de los sistemas de Lokta-Volterra. Para ello, definiremos diferentes tipos de estabilidad, así como distintas clases de matrices las cuales serán muy significativas en el análisis de estabilidad. Además, veremos la estrecha relación que hay entre el análisis de estabilidad y los problemas de complementariedad lineal (ya estudiados en el capítulo anterior). Por último, haremos una breve instancia sobre los sistemas de Lokta-Volterra generalizados y el problema de complementariedad no lineal.

3.1. Introducción

Los sistemas de Lokta-Volterra compuestos por n poblaciones vienen dados por las ecuaciones diferenciales

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) \quad (3.1)$$

El espacio de estados asociado a (3.1) es el conjunto

$$\mathbb{R}_+^n = \{x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n; x_i \geq 0 \forall i = 1, \dots, n.\} \quad (3.2)$$

Observemos que \mathbb{R}_+^n es un espacio *invariante*, es decir, cualquier solución que comience en un punto de \mathbb{R}_+^n seguirá estando en \mathbb{R}_+^n para todo tiempo (positivo o negativo) para el cual la solución esté definida.

En general, consideremos el sistema diferencial ordinario $\dot{x} = f(x)$ y su **punto de equilibrio** x^* (también conocido como punto *estacionario*). Dicho punto verifica que $f(x^*) = 0$. Como $\dot{x} = 0$ en $x = x^*$, por ser este un punto de equilibrio, $x(t) = x^* \forall t > 0$ es una solución única si $x(0) = x^*$. Con lo cual, la órbita que comienza en el punto de equilibrio x^* permanece en x^* para siempre. Ahora, cojamos un punto inicial $x(0)$ en un entorno de x^* . En este marco, tendremos tres situaciones típicas:

1. La solución $x(t)$ cuyo punto de inicial es $x(0)$ permanece en el entorno de x^* .

II. Además del caso anterior, la solución converge a x^* .

III. La solución sale del entorno de x^* .

Definición 3.1.1. *Sea x^* un punto de equilibrio de nuestro sistema. Entonces:*

- *Diremos que x^* es **estable** si para cualquier U entorno de x^* existe otro entorno de x^* , $G \subset U$, tal que cualquier solución que empiece en G permanece en U para todo tiempo positivo.*
- *Se dice que x^* es **asintóticamente estable** si es estable y, además, la solución converge a x^* .*
- *Si x^* no es estable, diremos que es **inestable**. Hay que tener en cuenta que x^* no es estable si $x(t)$ no permanece en U , aún pudiendo suceder que $x(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$.*
- *Se define la **cuenca de atracción** de x^* como el conjunto de puntos iniciales $x(0)$ verificando que $x(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$.*
- *Cuando la cuenca de atracción de x^* es todo el espacio de estados, o al menos su interior, y x^* es estable, decimos que x^* es **globalmente estable**.*

Volvamos a la ecuación (3.1). Primero supongamos que un punto de equilibrio x^* de (3.1) es positivo. Dado que el espacio de estados es \mathbb{R}_+^n , es suficiente considerar su estabilidad solo con respecto al interior de \mathbb{R}_+^n . Cuando el punto de equilibrio es un cierto $x^* = (x_1, \dots, x_n)$, definimos los subconjuntos I y J de $N = \{1, \dots, n\}$ tales que $x_i^* = 0 \forall i \in I$ y con $J = N \setminus I$. También definimos

$$\mathbb{R}_I^n = \{x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}_+^n; x_i \geq 0 \forall i \in I \text{ y } x_j > 0 \forall j \in J\} \quad (3.3)$$

Observemos que $\mathbb{R}_I^n = \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$ si $x^* > 0$. Para el sistema (3.1), decimos que x^* es estable, asintóticamente estable o globalmente estable si así lo es con respecto a \mathbb{R}_I^n . Concretamente tomamos los entornos U y G de la definición de estabilidad como sus intersecciones con \mathbb{R}_I^n y consideramos únicamente las trayectorias restringidas a la parte no negativa de un entorno de x^* . Este tipo de estabilidad se conoce como *estabilidad del sector* [16]

Definición 3.1.2. *Se dice que el sistema (3.1) es **permanente** si hay un conjunto compacto en el interior del espacio de estados tal que todas las órbitas que se inician en puntos del interior terminan en el conjunto compacto.*

En el contexto ecológico, el espacio de estados \mathbb{R}_+^n y la permanencia implican la supervivencia de todas las especies que existen inicialmente. Equivalentemente, la permanencia significa que $\exists k > 0$ tal que cuando $x_i(0) > 0 \forall i = 1, \dots, n$, $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > k$ y $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) < \frac{1}{k}$. Nótese que la última condición implica que todas las órbitas están uniformemente acotadas. Aquí, la elección depende únicamente del valor inicial de $x(0)$. El concepto de permanencia fue introducido por Schuster, Sigmund y Wolf

3.2. Estabilidad global para los sistemas de Lokta-Volterra

Primero, consideremos el sistema lineal descrito por

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \text{ para } i = 1, \dots, n \quad (3.4)$$

y definamos $A = (a_{ij})$.

Definición 3.2.1. Diremos que A es estable si todos los autovalores de A tienen parte real negativa.

Observación 3.2.2. Notemos que el punto de equilibrio $x \equiv 0$ de (3.4) es asintóticamente estable si y solo si A es estable.

Definición 3.2.3. Diremos que una matriz B es definida positiva (definida negativa) si y solo si su forma cuadrática $u^T B u$ es mayor estrictamente que cero (respectivamente menor estrictamente que cero) para todo vector $u \in \mathbb{R}^n$.

Definición 3.2.4. Diremos que una matriz $B \in \mathbb{R}^{n \times n}$ es semidefinida negativa (semidefinida positiva), si se tiene que $u^T B u \leq 0$ (≥ 0) $\forall u \in \mathbb{R}^n$.

Teorema 3.2.5 (Teorema de Liapunov para los sistemas lineales con coeficientes constantes). Sea A una matriz de orden n con coeficientes reales. Entonces, A es estable si y solo si existe una matriz Q del mismo orden y con coeficientes reales tal que $QA + A^T Q$ es definida negativa.

Dado que el sistema de Lokta-Volterra (3.1) es no lineal, es natural esperar que necesitemos una clase de matrices más restrictiva que las matrices estables para asegurar la estabilidad global para un punto de equilibrio no negativo de (3.1). A continuación definimos algunas clases de matrices utilizadas en el análisis de estabilidad global.

Definición 3.2.6. Supongamos que $B \in \mathbb{R}^{n \times n}$.

- I. $B \in S_w$ (o $B \in \bar{S}_w$) si y solo si $\exists W \in \mathbb{R}^{n \times n}$ matriz diagonal definida positiva tal que $WB + B^T W$ es definida negativa (o semidefinida negativa).
- II. Se dice que B tiene una **diagonal dominante negativa** ($B \in NDD$) si y solo si existe un conjunto de n número positivos $\pi_i > 0$ ($i = 1, \dots, n$) tal que

$$-b_{ii}\pi_i > \sum_{j \neq i} |b_{ij}|\pi_j \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.5)$$

- III. Supongamos que $b_{ij} \geq 0 \forall i \neq j$. Entonces $-B$ es una M -matriz ($-B \in M$) si y solo si B es estable.
- IV. Se dice que B es una matriz D -estable ($B \in D$) si y solo si la matriz DB es estable para cualquier matriz D diagonal definida positiva.

Nota 3.2.7. También usaremos las clases de matrices del tipo P -matriz y Q -matriz definidas en el capítulo anterior.

La clase S_w es más restrictiva que la clase de las matrices estables. De hecho, tenemos la siguiente propiedad:

Lema 3.2.8. Si $A \in S_w$, entonces A es D -estable y $-A$ es una P -matriz.

Demostración. Si $A \in S_w$, entonces WA es semidefinida negativa y $-WA$ es una P -matriz ([28]). Los menores principales de $-WA$ son igual al producto de los correspondientes menores principales de $-A$ y W , ya que W es una matriz diagonal. Por lo tanto, todo menor principal de $-A$ es positivo, es decir, $-A$ es una P -matriz, ya que W es definida positiva.

Si $A \in S_w$, entonces $DA \in S_w$ para cualquier matriz diagonal D definida positiva, ya que $WA + A^T W = WD^{-1}(DA) + (DA)^T WD^{-1}$ es definida negativa. Hay que observar que WD^{-1} es también una matriz diagonal definida positiva. Por el Teorema de Liapunov para sistemas lineales, DA es estable y A es D -estable. Esto completa la prueba del lema. \square

A continuación mostraremos que el Problema de Complementariedad lineal (PCL) (abordado en el Capítulo 1) está estrictamente relacionado con el problema de encontrar los puntos de equilibrio de (3.1).

Si cada submatriz de A es no singular, el sistema (3.1) tiene como mucho 2^n puntos de equilibrio, los cuales satisfacen que

$$x_i(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j) = 0 \text{ para todo } i = 1, \dots, n.$$

Vamos a denotar por x^* un punto de equilibrio no negativo de (3.1). Entonces, x^* debe satisfacer lo siguiente:

$$\begin{aligned} x_i^* &\geq 0, \\ x_i^*(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j^*) &= 0 \quad \forall i = 1, \dots, n. \end{aligned} \tag{3.6}$$

Recordemos que el problema de complementariedad lineal asociado a $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$ y $q \in \mathbb{R}^n$ (PCL(M,q)) consistía en hallar $x \in \mathbb{R}^n$ e $y \in \mathbb{R}^n$ tal que

$$y = Mx + q \geq 0, \tag{3.7}$$

$$x \geq 0, \quad y^T x = 0.$$

Además, se verifica que $x_i y_i = 0 \quad \forall i = 1, \dots, n$, es decir,

$$x_i(q_i + \sum_{j=1}^n M_{ij}x_j) = 0 \quad \forall i = 1, \dots, n.$$

Gracias a este resultado obtenemos el siguiente lema:

Lema 3.2.9. *Consideremos el sistema (3.1). Resolver el PCL($-A, -r$) es equivalente a encontrar un punto de equilibrio no negativo x^* del sistema verificando que*

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j^* \leq 0 \text{ para } i = 1, \dots, n. \quad (3.8)$$

Observación 3.2.10. *La restricción (3.8) sobre x^* se obtiene a partir de (3.7), y veremos más adelante que esta es una condición necesaria para que x^* sea estable. A un punto de equilibrio que verifique (3.8) se lo conoce como saturado.*

Gracias a la existencia y unicidad de solución del PCL, el Teorema 2.4.1 prueba que los sistemas Lokta-Volterra (3.1) tienen un único punto de equilibrio saturado para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una P-matriz.

Vamos a dar ahora un resultado fundamental sobre la estabilidad global de los sistemas Lokta-Volterra, formulado y probado por Takeuchi y Adachi ([41]).

Teorema 3.2.11. *El sistema Lokta-Volterra (4.1) tiene un punto de equilibrio x^* no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$ si $A \in S_w$.*

Demostración. Por el Teorema 2.4.1 y el Lema 3.2.11, si $A \in S_w$, entonces $-A$ es una P-matriz y el PCL($-A, -r$) tiene una única solución para $r \in \mathbb{R}^n$, la cual es un punto de equilibrio no negativo de (3.1) que verifica (3.8).

Sean I un subconjunto de $N = \{1, \dots, n\}$ tal que $x_i^* = 0$ para cualquier $i \in I$ y $J = N \setminus I$. Ahora consideremos la siguiente función continua y diferenciable:

$$V(x) = \sum_{j \in J} w_j \left(x_j - x_j^* - x_j^* \log \left(\frac{x_j}{x_j^*} \right) \right) + \sum_{i \in I} w_i x_i, \quad (3.9)$$

donde w_i ($i = 1, \dots, n$) son constantes positivas las cuales no se han especificado todavía. Además, definimos el conjunto compacto $\Omega \subset \mathbb{R}_+^n$ tal que

$$\Omega(L) = \{x \in \mathbb{R}_+^n; V(x) \leq L(x(0))\} \quad (3.10)$$

Aquí, $L(x(0))$ es una constante positiva la cual depende del valor inicial $x(0)$ y satisface que $L(x(0)) \geq V(x(0))$. Entonces, las siguientes propiedades son triviales:

- (i) $V(x) \geq 0 \forall x \in \Omega$.
- (ii) $V(x)$ se anula en Ω únicamente en $x = x^*$.

La derivada de $V(x(t))$ respecto al tiempo a lo largo de una solución de (4.1) es

$$\begin{aligned} \dot{V}(x(t)) &= \sum_{j \in J} w_j \left(1 - \frac{x_j^*}{x_j} \right) \dot{x}_j + \sum_{i \in I} w_i \dot{x}_i \\ &= \sum_{j \in J} w_j (x_j - x_j^*) \sum_{k=1}^n a_{jk} (x_k - x_k^*) + \sum_{i \in I} w_i x_i \sum_{k=1}^n a_{ik} (x_k - x_k^*) \\ &\quad + \sum_{i \in I} w_i x_i \left(r_i + \sum_{k=1}^n a_{ik} x_k^* \right) \\ &= \frac{1}{2} (x - x^*)^T (WA + A^T W) (x - x^*) + \sum_{i \in I} w_i x_i \left(r_i + \sum_{k=1}^n a_{ik} x_k^* \right), \end{aligned}$$

donde $W = \text{diag}(w_1, \dots, w_n)$. El segundo término del lado derecho en $\dot{V}(x(t))$ es no positivo en Ω por (3.8) y el primer término es negativo por ser $A \in S_w$. Por lo tanto, $\dot{V}(x(t))$ es negativo en Ω cuando $x = x^*$ y se anula únicamente en $x = x^*$. Por la propiedad de no negatividad de la solución de (3.1), $x_i(t) \geq 0 \forall t \geq 0$ si $x_i(0) \geq 0$ para cualquier $i \in I$, y $x_j(t) > 0 \forall t \geq 0$ si $x_j(0) > 0$ para cualquier $j \in J$. Por tanto, toda solución de (3.1) permanecerá en Ω y se acercan a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$ gracias a la teoría de estabilidad extendida de LaSalle [19].

Además, es trivial que x^* es estable con respecto a Ω . De hecho, Ω es un conjunto positivamente invariante, lo cual es posible gracias a la elección de un $L(x(0))$ suficientemente pequeño.

La unión de todos los conjuntos $\Omega(L)$, con L desde 0 hasta $+\infty$ es, obviamente, igual a \mathbb{R}_I^n . En consecuencia, x^* es estable con respecto a \mathbb{R}_I^n y toda solución converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$ si $x(0) \in \mathbb{R}_I^n$. Esto completa la prueba del teorema. \square

Es trivial ver que si $A \in S_w$, entonces todas las submatrices principales pertenecen a S_w . Por lo tanto, del anterior teorema se deduce el siguiente corolario.

Corolario 3.2.12. *Si $A \in S_w$, entonces el sistema Lokta-Volterra (3.1) y todos sus sistemas reducidos tienen un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$.*

Ejemplo 3.2.13. *Consideremos el sistema (3.1) con*

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -1 & -0,1 \\ -1 & -2 & -1 \\ -2 & -1 & -4 \end{pmatrix} \quad y \quad b = \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \\ 3 \end{pmatrix}.$$

Dado que $-A$ es una P -matriz, $PCL(-A, -r)$ tiene una única solución por el Teorema (2.4.1). Además, $x = (2, 0, 0)$ e $y = (0, 1, 1)$ satisfacen las condiciones impuestas en el $PCL(-A, -r)$. El punto x^* es un punto de equilibrio no negativo el cual satisface (3.8). Además, $A + A^T$ es definida negativa y $A \in S_w$. Por lo tanto, por el Teorema (3.2.11), x^* es un punto de estabilidad global.

El siguiente teorema fue formulado por Goh [15].

Teorema 3.2.14. *Supongamos que existe un punto de equilibrio x^* de (3.1) verificando (3.8). Entonces, x^* es globalmente estable si $A \in S_w$ y la función*

$$\frac{1}{2}(x - x^*)^T(WA + A^TW)(x - x^*) + \sum_{i \in I} w_i x_i (r_i + \sum_{k=1}^n a_{ik} x_k^*) \quad (3.11)$$

no es idénticamente nula a lo largo de cualquier solución de (3.1) además de anularse en $x^* \in \mathbb{R}_I^n$.

La diferencia importante entre los dos teoremas anteriores es la siguiente: El Teorema 3.2.11 requiere tener que $A \in S_w$ mientras que el Teorema 3.2.14 supone una clase más débil, \bar{S}_w . Pero la clase S_w no solo asegura la existencia de x^* , sino también la negatividad de la función (3.11). Además, el Teorema 3.2.11 establece que si $A \in S_w$, entonces existe un punto

de equilibrio $x^* \geq 0$ globalmente estable no únicamente para un vector concreto $r \in \mathbb{R}^n$, sino para todo $r \in \mathbb{R}^n$.

En general, es bastante difícil comprobar si una determinada matriz A pertenece o no a la clase S_w . El siguiente Teorema da una serie de condiciones suficientes para que $A \in S_w$.

Teorema 3.2.15. *Supongamos que $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$. Entonces $A \in S_w$ si y solo si se verifica una de las siguientes condiciones:*

- (i) $A \in NDD$.
- (ii) A es semidefinida negativa.
- (iii) A es una M -matriz.

Demostración. (iii) viene probado en [3].

Supongamos que $A \in NDD$. Definimos la matriz $\bar{A} = (\bar{a}_{ij})$ verificando que $\bar{a}_{ii} = a_{ii}$ y $\bar{a}_{ij} = |a_{ij}|$ para $i, j = 1, \dots, n$, con $i \neq j$. Por (3.5), existe $\pi = (\pi_1, \dots, \pi_n) > 0$ tal que $\bar{A}\pi < 0$. Esto implica que $\bar{A} \in S_w$ [4]. Entonces, $0 > |u|^T(W\bar{A} + \bar{A}^T W)|u| \geq u^T(W\bar{A} + \bar{A}^T W)u$ para cualquier $u \in \mathbb{R}^n \setminus 0$, lo cual prueba que $A \in S_w$. Aquí $|u| = (|u_1|, \dots, |u_n|)$.

(ii) es trivial, ya que podemos tomar W como la matriz identidad de orden $n \times n$. Esto completa la prueba. □

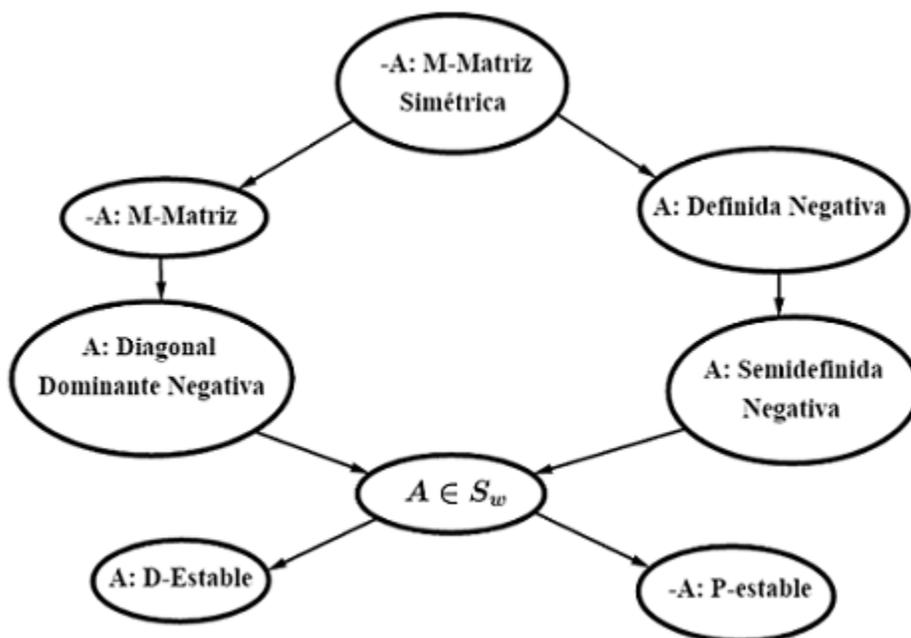


Figura 3.1: Relaciones entre las clases de matrices. “ $A \rightarrow B$ ” implica que la clase de A está incluida en la clase de B .

Los Teoremas 3.2.11 y 3.2.15 implican que el sistema (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$ si $-A$ es una M -matriz.

3.2.1. Sistemas de Lokta-Volterra cooperativos

En esta sección vamos a restringir la matriz de interacción a la clase de matrices con elementos no diagonales no negativos, es decir, $a_{ij} \geq 0 \forall i \neq j$. Esta clase de matrices se conoce como *matrices cooperativas*. Por tanto, los siguientes teoremas prueban que $-A$ debe ser una M-matriz si (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$.

Para la prueba del Teorema 3.2.17, necesitaremos usar el siguiente corolario cuya demostración es fácil de hallar usando los Teoremas 3.2.11, 3.2.15 y 3.2.17, ya que cuando $a_{ij} \geq 0 \forall i \neq j$, $-A$ es una M-matriz si y solo si $-A$ es una P-matriz.

Corolario 3.2.16. *Supongamos que A es una matriz cooperativa y no singular. Entonces el sistema (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una M-matriz.*

Este corolario prueba la equivalencia entre las tres clases de matrices de interacción, A , con elemento no diagonales no negativos:

- (i) $A \in S_w$.
- (ii) $-A$ es una P-matriz.
- (iii) La matriz que asegura la existencia de un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$.

Teorema 3.2.17. *Supongamos que A y todas sus submatrices principales son no singulares. Si (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$, entonces $-A$ es una P-matriz.*

Demostración. Lo probaremos por inducción.

Para el caso unidimensional ($n=1$) (3.1) viene dado por $\dot{x}_1 = x_1(r_1 + a_{11}x_1)$. Cuando $r_1 = 0$, $x^* = 0$ debe ser el único punto de equilibrio globalmente estable por las suposiciones anteriores. Por tanto, $a_{11} < 0$, es decir, $-A$ es una P-matriz.

Asumimos que el Teorema se cumple para los sistemas j dimensionales, con $j = 1, \dots, k-1$ ($k > 1$). Ahora, consideramos el sistema k -dimensional

$$(S_k) \quad \dot{x}^k = X^k(r^k + A^k x^k)$$

y el sistema reducido i -dimensional de (S_k) para $i = 1, \dots, k-1$ ($k > 1$)

$$(S_i) \quad \dot{x}^i = X^i(r^i + A^i x^i).$$

Aquí, $x^k = (x_1^k, \dots, x_k^k)$, $X^k = \text{diag}(x_1^k, \dots, x_k^k)$, $r^k = (r_1^k, \dots, r_k^k)$ y $A^k \in \mathbb{R}^{k \times k}$. Además, x^i es el vector i -dimensional obtenido a partir de x^k eliminando $(k-i)$ elementos y A^i es la submatriz principal de orden $i \times i$ de A^k obtenida eliminando las correspondientes $(k-i)$ filas y columnas. X^i y r^i están definidas de manera similar a A^i y x^i , respectivamente. Por lo asumido, (S_k) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $r \in \mathbb{R}^n$, lo cual

implica que $-A^k$ es una Q-matriz. Además, $-A^i$ es una P-matriz $\forall i = 1, \dots, k-1$ por lo asumido en el argumento de inductividad.

Para la prueba del Teorema, es necesario probar que $-A^k$ es una P-matriz, es decir, probar que $\text{PCL}(-A^k, -r^k)$ tiene una única solución cuando $-r^k$ es cualquier elemento del conjunto $\{I_1^k, \dots, I_k^k; A_1^k, \dots, A_k^k\}$, dado que $-A^k$ es una Q-matriz (ver Lema 2.4.6).

Caso 1: $-r^k = I_i^k$.

Por conveniencia de notación, consideramos el caso donde $i = 1$. Obviamente, $\text{PCL}(-A^k, I_1^k)$ tiene una solución x^{k*} . Supongamos que el PCL tiene otra solución $\bar{x}^k \neq 0$. Si \bar{x}^k es no positivo, es decir, $\exists j \in \{1, \dots, k\}$ tal que $\bar{x}_j^k = 0$, entonces $\text{PCL}(-A^{k-1}, I_1^{k-1})$ tiene dos soluciones, una es cero y la otra es \bar{x}^{k-1} , lo cual, por el Teorema 2.4.1, contradice que $-A^{k-1}$ es una P-matriz. Aquí, \bar{x}^{k-1} y I_1^{k-1} son vectores de dimensión $(k-1)$ obtenidos a partir de \bar{x}^k y I_1^k eliminando sus j -ésimos elementos, respectivamente. Por tanto, $\bar{x}^k > 0$.

Para un $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño, consideremos el sistema (S_k) con r^k de la forma

$$r^k = -I_1^k - \epsilon \sum_{i=2}^k I_i^k = (-1, -\epsilon, \dots, -\epsilon). \quad (3.12)$$

El $\text{PCL}(-A^k, -I_1^k - \epsilon \sum_{i=2}^k I_i^k)$ tiene una solución $x_\epsilon^{k*} = 0$. La matriz jacobiana del sistema (S_k) con (3.12) evaluada en x_ϵ^{k*} es $-\text{diag}(1, \epsilon, \dots, \epsilon)$, una matriz diagonal $k \times k$, con coeficientes reales, la cual es estable. Esto implica que $x_\epsilon^{k*} = 0$ es asintóticamente estable con respecto a \mathbb{R}_+^k y, por lo supuesto, este debe ser globalmente estable.

Por otro lado, el sistema (S_k) con (3.12) tiene un punto de equilibrio positivo \bar{x}_ϵ^k , para $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño. De hecho, $\bar{x}_\epsilon^k = \bar{x}^k + (A^k)^{-1}(0, \epsilon, \dots, \epsilon)^T$ para $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño. La existencia de este \bar{x}_ϵ^k entra en contradicción con la estabilidad global de \bar{x}_ϵ^{k*} , y por lo tanto no existe $\bar{x}^k > 0$.

Caso 2: $-r^k = A_i^k$.

Consideramos de nuevo el caso donde $i = 1$. Una solución de $\text{PCL}(-A^k, A_1^k)$ es $x^{k*} = (1, 0, \dots, 0)^T$ y satisface que

$$A^k x^{k*} - A_1^k = 0 \quad (3.13)$$

Supongamos que $\text{PCL}(-A^k, A_1^k)$ tiene otra solución \bar{x}^k . Por (3.13) y $\bar{x}^k \neq x^{k*}$, \bar{x}^k es no positivo. Si $\bar{x}_1^k > 0$ y $\bar{x}_j^k = 0$ para algún j tal que $2 \leq j \leq k$, podemos probar, de forma similar al caso 1, que $\text{PCL}(-A^{k-1}, A_1^{k-1})$ tiene dos soluciones y llegar a una contradicción con el hecho de que $-A^{k-1}$ es una P-matriz. Aquí, A_1^{k-1} es un vector de dimensión $k-1$ obtenido a partir de eliminar en A_1^k su elemento j -ésimo. Por tanto, $\bar{x}_1^k = 0$. De forma similar, es fácil probar que, si $\bar{x}_j^k = 0$ para algún $j \in \{2, \dots, k\}$, entonces, otra vez, el $\text{PCL}(-A^{k-1}, A_1^{k-1})$ tiene dos soluciones. Por tanto, $\bar{x}_j^k > 0 \forall j \in \{2, \dots, k\}$. Dado que \bar{x}^k es una solución de $\text{PCL}(-A^k, A_1^k)$, esta verifica que

$$\gamma_1 = a_1^T \bar{x}^k - a_{11}^k \leq 0 \quad (3.14)$$

$$\begin{pmatrix} a_{22}^k & \cdots & a_{2k}^k \\ \vdots & & \vdots \\ a_{k2}^k & \cdots & a_{kk}^k \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \bar{x}_2^k \\ \vdots \\ \bar{x}_k^k \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} a_{21}^k \\ \vdots \\ a_{k1}^k \end{pmatrix} = 0, \quad (3.15)$$

donde a_1^T es el primer vector fila de A^k y $A^k = (a_{ij}^k)$. Denotemos por \bar{A}^{k-1} a la matriz de (3.15). Si $\gamma_1 = 0$, entonces \bar{x}^k satisface que $A^k \bar{x}^k - A_1^k = 0$, lo cual implica que A^k es singular, gracias a (3.13) y que $x^{k*} \neq \bar{x}^k$. Por tanto, $\gamma_1 < 0$.

Para $\epsilon > 0$, consideremos (S_k) con r^k de la forma

$$r^k = -A_1^k - \epsilon \sum_{i=2}^k A_i^k \quad (3.16)$$

Una solución de $\text{PCL}(-A^k, A_1^k + \epsilon \sum_{i=2}^k A_i^k)$ es $x_\epsilon^{k*} = (1, \epsilon, \dots, \epsilon)^T$. Dado que $x_\epsilon^{k*} > 0$, este debe ser globalmente estable por lo asumido. Además, $\bar{x}_\epsilon^k = (0, \bar{x}_2^k + \epsilon, \dots, \bar{x}_k^k + \epsilon)^T$ es también una solución del PCL. De hecho, por (3.15),

$$\bar{A}^{k-1} \begin{pmatrix} \bar{x}_2^k + \epsilon \\ \vdots \\ \bar{x}_k^k + \epsilon \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} a_{21}^k \\ \vdots \\ a_{k1}^k \end{pmatrix} - \epsilon \sum_{i=1}^{k-1} \bar{A}_i^{k-1} = 0$$

y, además,

$$\begin{aligned} \gamma_{1\epsilon} &= a_1^T \bar{x}_\epsilon^k - \left(a_{11}^k + \epsilon \sum_{i=1}^k a_{1i}^k \right) \\ &= a_1^T \bar{x}^k - a_{11}^k \\ &= \gamma_1 < 0 \end{aligned}$$

Dado que $\gamma_{1\epsilon}$ es un autovalor de la matriz Jacobiana del sistema (S_k) con (3.16) evaluado en \bar{x}_ϵ^k , esto implica que hay una trayectoria la cual tiende a \bar{x}_ϵ^k cuando $t \rightarrow +\infty$ (ver [10]). Esto contradice la estabilidad global de x_ϵ^{k*} y prueba la unicidad de solución de $\text{PCL}(-A^k, A_1^k)$. Por el Lema 2.4.6, $-A^k$ es una P-matriz, como queríamos demostrar. \square

Ahora vamos a probar que la condición (3.8) para un punto de equilibrio no negativo x^* de (3.1) es necesaria para que x^* sea estable.

Teorema 3.2.18. *Consideremos el sistema*

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_1, \dots, x_n) \quad i = 1, \dots, n, \quad (3.17)$$

con cada f_i continua. Si un punto de equilibrio x^* no negativo de (3.17) es estable, entonces

$$f_i(x_1^*, \dots, x_n^*) \leq 0 \quad i = 1, \dots, n.$$

Demostración. Cuando $x^* > 0$, es trivial. Por tanto, supongamos que $I \neq \emptyset$, donde I está definido como en (3.3). Vamos a probarlo por reducción al absurdo. Supongamos que $\exists i \in I$ tal que $f_i(x^*) > 0$. Dado que $f_i(x)$ es continua, para algún $\epsilon > 0$, $f_i(x) > \delta > 0 \quad \forall x \in S_\epsilon = \{x \in \mathbb{R}_+^n; |x - x^*| \leq \epsilon\}$. Sea $\Omega = S_\epsilon \cap \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$. Entonces

$$x_i f_i(x) > 0 \quad \forall x \in \Omega \quad (3.18)$$

Definamos $V(x) = x_i$. La derivada de V con respecto al tiempo a lo largo de una solución de (3.17) es (3.18) para todo $x \in \Omega$. Además, $V(x) > 0 \forall x \in \Omega$.

Tomemos un valor inicial x^0 de (3.17) en el entorno de x^* , con $x^0 \in \Omega(x_i^0) \subset \Omega$, donde $\Omega(x_i^0) = \Omega \cap \{x \in \mathbb{R}_+^n; x_i \geq x_i^0\}$. Si la solución $x(t)$ con valor inicial $x(0) = x^0$ pertenece a $\Omega(x_i^0)$, entonces

$$\begin{aligned} V(x(t)) &= x_i(t) \\ &= x_i^0 + \int_0^t \frac{dV(x(t))}{dt} dt \\ &\geq x_i^0 + \alpha(x_i^0), \end{aligned} \tag{3.19}$$

donde

$$\alpha(x_i^0) = \min_{x \in \Omega(x_i^0)} \{x_i f_i(x)\} > 0 \tag{3.20}$$

Por (3.19), (3.20) y la acotación de $V(x)$ en $\Omega(x_i^0)$, $x(t)$ intersecta con la frontera de $\Omega(x_i^0)$ ($\partial\Omega(x_i^0)$) en tiempo finito, $t^* > 0$. De hecho, si $x(\tau) \in \partial\Omega(x_i^0)$, pero $x(\tau) \notin \partial\Omega \cap S_\epsilon$, entonces $V(x(\tau)) = x_i^0$, lo cual se contradice con (3.19) y (3.20). Entonces, x^* no es estable con respecto a \mathbb{R}_+^n , llegando así a una contradicción. \square

Nota 3.2.19. *Hasta ahora, tenemos varias clases de matrices, como S , P y D . $A \in S_w$ asegura la existencia de un punto de equilibrio no negativo globalmente estable de los sistemas Lokta-Volterra para cualquier $r \in \mathbb{R}^n$ (Teorema 3.2.11). Por otro lado, $-A \in P$ implica la existencia de un único punto de equilibrio no negativo de los sistemas Lokta-Volterra para cada $r \in \mathbb{R}^n$ verificando (3.8) (Teorema 2.4.1). Además, (3.8) es necesaria para que dicho punto de equilibrio sea estable (Teorema 3.2.18). Esto significa que podemos restringir la clase de las matrices de interacciones A a la clase P cuando consideramos los sistemas Lokta-Volterra con un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cualquier $r \in \mathbb{R}^n$. Observar que esto no quita la posibilidad de la existencia de un sistema Lokta-Volterra con $-A \in P$ el cual tenga algún punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para un $r \in \mathbb{R}^n$ particular.*

3.3. Sistemas Lokta-Volterra generalizados

En esta sección vamos a considerar los sistemas Lokta-Volterra con términos generales de crecimiento:

$$\dot{x}_i = x_i(q_i - f_i(x_1, \dots, x_n)) \quad i = 1, \dots, n, \tag{3.21}$$

donde $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ y $q = (q_1, \dots, q_n)^T$ son vectores reales de dimensión n y $f(x) = (f_1(x), \dots, f_n(x))^T$ es un vector de funciones continuas de dimensión n .

Si $q = r$ y $f(x) = -Ax$, entonces (3.21) pasa a ser el sistema Lokta-Volterra (3.1). Llamaremos a (3.21) por *sistema Lokta-Volterra generalizado*. En la sección (3.2) probamos que el sistema Lokta-Volterra (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si $A \in S_w$. Probaremos que esta misma propiedad se cumple para los sistemas Lokta-Volterra generalizados con una función concreta $f(x)$.

A continuación haremos uso de las siguientes notaciones y definiciones:

- (i) Para un vector q , notaremos por $Q^+ = \{q; q > 0\}$, $Q^- = \{q; q \leq 0\}$ y $\bar{Q} = \mathbb{R}^n \setminus (Q^+ \cup Q^-)$.
- (ii) Para q y $f(x)$ en (3.21), consideramos $X_{qI}^+ = \{x \in \mathbb{R}_I^n; f(x) - q \geq 0\}$ y $X_{qI}^- = \{x \in \mathbb{R}_I^n; f(x) - q \leq 0\}$. Aquí \mathbb{R}_I^n se define como en (3.3).
- (iii) Para un punto de equilibrio x^* de (3.21), definimos $X_I^+ = \{x \in \mathbb{R}_I^n; x \geq x^*\}$ y $X_I^- = \{x \in \mathbb{R}_I^n; x \leq x^*\}$

Definición 3.3.1. Sea f una función de \mathbb{R}_+^n en \mathbb{R}^n .

- (i) Se dice que f es una **Z-función** si y solo si $\forall x \in \mathbb{R}_+^n$ y $i \neq j$ ($i, j = 1, \dots, n$) la función escalar $F_{ij} : \mathbb{R}_+^1 \rightarrow \mathbb{R}^1$ definida por $F_{ij}(t) = f_i(x + te^j)$ es no creciente. Aquí e^j es el vector unitario j -ésimo de \mathbb{R}^n .
- (ii) Se dice que f es una **M-función** si y solo si es una Z-función tal que para cualesquiera x e y en \mathbb{R}_+^n , si $f(x) \leq f(y)$, se tiene que $x \leq y$.
- (iii) Se dice que f una función **fuertemente monótona** en \mathbb{R}_+^n si y solo si $\exists K > 0$ escalar tal que para todo par (x, y) , con $x, y \in \mathbb{R}_+^n$, se tiene que

$$(x - y)^T |f(x) - f(y)| \geq K|x - y|^2$$

Es fácil comprobar que la solución $x(t)$ de (3.21) es no negativa para cualquier valor inicial $x(0)$ no negativo y que $x_i(t) = 0$ si $x_i(0) = 0$. Por lo tanto, podemos definir un *sistema reducido* para el sistema Lokta-Volterra generalizado (3.21).

Al igual que el problema de complementariedad lineal ha jugado un importante papel en el análisis de estabilidad para el sistema Lokta-Volterra, usaremos el problema de complementariedad no lineal para el análisis de (3.21).

Definición 3.3.2. El **problema de complementariedad no lineal (PCN)** consiste en hallar un vector $x \in \mathbb{R}^n$ tal que

$$\begin{aligned} x &\geq 0, \\ f(x) + c &\geq 0, \quad y \\ x^T(f(x) + c) &= 0. \end{aligned}$$

Aquí, $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función dada y $c \in \mathbb{R}^n$ es un vector constante. Denotaremos el problema de complementariedad no lineal asociado a f y c como $\text{PCN}(f, c)$. También denotaremos por x^* a un punto de equilibrio de (3.21). Entonces, el problema de encontrar x^* verificando

$$q_i - f_i(x^*) \leq 0, \quad \text{para } i = 1, \dots, n \tag{3.22}$$

es equivalente a resolver $\text{PCN}(f, -q)$. La restricción (3.22) en un punto de equilibrio no negativo es una condición necesaria para que x^* sea estable (Teorema 3.2.18).

Los siguientes Lemas proporcionan condiciones para existencia y unicidad de soluciones de los problemas de complementariedad no lineal y serán usados, posteriormente, para el análisis de la estabilidad de (3.21).

Lema 3.3.3. *Sea $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ una Z-función y sea $c \in \mathbb{R}^n$. Denotemos por $X_c^+ = \{x \in \mathbb{R}_+^n; f(x) + c \geq 0\}$ al conjunto factible de $PCN(f, c)$. Entonces:*

- (i) *Si X_c^+ es no vacío, entonces $x \leq y \forall y \in X_c^+$, donde x es una solución de $PCN(f, c)$.*
- (ii) *$PCN(f, c)$ tiene solución para cualquier $c \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $\{x; x \geq f(0)\} \subseteq f(\mathbb{R}_+^n)$.*
- (iii) *Si f es una M-función, entonces $PCN(f, c)$ tiene a lo sumo una solución para cualquier $c \in \mathbb{R}^n$.*

Lema 3.3.4. *Si $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función continua y fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n , entonces existe una única solución \bar{x} de $PCN(f, 0)$, es decir, $\bar{x} \geq 0$, $f(\bar{x}) \geq 0$ y $\bar{x}^T f(\bar{x}) = 0$.*

Sistemas con M-funciones

Sin pérdida de generalidad, supongamos que $f(0) = 0$ para (3.21). Consideremos el sistema (3.21) verificando las siguientes condiciones:

(H_1) $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una M-función continua y diferenciable.

(H_2) $\mathbb{R}_+^n \subseteq f(\mathbb{R}_+^n)$.

Cuando f es una M-función, (H_2) es equivalente a la coercitividad, es decir, para cada sucesión creciente no acotada $\{x^k\}$ en \mathbb{R}_+^n , $\lim_{k \rightarrow +\infty} f_i(x^k) = +\infty$ para algún índice i [42]. En general, H_1 no implica H_2 . Por ejemplo, $f(x) = x/(x+1)$ verifica H_1 pero no H_2 , ya que $f(\mathbb{R}_+^1) = \{x; 0 \leq x \leq 1\} \subseteq \mathbb{R}_+^1$.

El siguiente teorema es fácil de probar y asegura la existencia de un único punto de equilibrio no negativo verificando (3.22).

Teorema 3.3.5. *Si se verifican H_1 y H_2 , el sistema (3.21) tiene un único punto de equilibrio no negativo x^* verificando (3.22) para cada $q \in \mathbb{R}^n$.*

Primero resumiremos varias propiedades con respecto al sistema (3.21), las cuales son válidas para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$.

Lema 3.3.6. *Denotemos la solución de (3.21) por $x^\alpha(t)$ y $x^\beta(t)$, cuyos valores iniciales son $\alpha \in \mathbb{R}_+^n$ y $\beta \in \mathbb{R}_+^n$, respectivamente. Entonces, si $f(x)$ es una Z-función continua y $\alpha > \beta$, se tiene que $x^\alpha(t) \geq x^\beta(t) \forall t \geq 0$.*

Lema 3.3.7. *Supongamos que se verifican H_1 y H_2 . Entonces se cumple lo siguiente:*

- (i) $\forall x \in \mathbb{R}_+^n \exists \eta \in \mathbb{X}_{qI}^+$ tal que $\eta > x$.
- (ii) *Existe un conjunto positivamente invariante $X_{qI}^+ \neq \emptyset$ tal que $X_{qI}^+ \subseteq X_I^+$ para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$ y para toda solución de (3.4), la cual empieza en \mathbb{R}_+^n y converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.*

(iii) Toda solución $x(t)$ de (3.21) que empiece en $X_{q_I}^+$ está acotada y verifica que

$$0 \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq x^* \quad (3.23)$$

(iv) Para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$, x^* es estable con respecto a $X_{q_I}^+$ y toda solución que empiece en X_I^+ converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.

Ahora vamos a considerar la estabilidad de x^* con respecto a \mathbb{R}_I^n , haciendo uso del Lema 3.3.7. El análisis de estabilidad de x^* para (3.21) consiste en tres casos clasificados por la clase de q en (3.21).

Caso 1: $q \in Q^+$.

Por H_2 , la única solución x^* de $\text{PCN}(f, -q)$, para $q \in Q^+$, verifica que $f(x^*) - q = 0$. Además, $f(x^*) = q > 0 = f(0)$ asegura que $x^* > 0$.

Lema 3.3.8. *Supongamos que H_1 y H_2 son ciertas. Entonces, $X_{q_I}^- \neq \emptyset$ es un conjunto positivamente invariante verificando que $X_{q_I}^- \subseteq X_I^-$ para cualquier $q \in Q^+$. Además, toda solución de (3.21) que empiece en $X_{q_I}^-$ converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.*

Los Lemas 3.3.7 (ii) y 3.3.8 prueban que x^* es estable con respecto a $X_{q_I}^+$ y $X_{q_I}^-$. El siguiente teorema extiende la región de estabilidad a \mathbb{R}^n .

Teorema 3.3.9. *Si se cumplen H_1 y H_2 , entonces (3.21) y sus sistemas reducidos tienen un punto de equilibrio positivo y globalmente estable para cada $q \in Q^+$.*

Caso 2: $q \in Q^-$.

Esta claro que la única solución de $\text{PCN}(f, -q)$ para $q \in Q^-$ es $x^* = 0 \in X_{q_I}^+$.

Teorema 3.3.10. *Si se verifican H_1 y H_2 , entonces $x^* = 0$ es un punto de equilibrio globalmente estable de (3.21) y, además, de sus sistemas reducidos, $\forall q \in Q^-$.*

Caso 3: $q \in \overline{Q}$.

Por conveniencia notacional, se supone que $q \in \overline{Q}$ es de la forma $q = (q_I, q_J)^T$, permutando adecuadamente los índices. Aquí, $q_I = (q_1, \dots, q_p)^T \in Q^-$ y $q_J = (q_{p+1}, \dots, q_n)^T \in Q^+$, con $p \neq 0$. El sistema (3.21) se expresa como

$$\begin{aligned} \dot{x}_I &= X_I(q_I - f_I(x_I, x_J)), \\ \dot{x}_J &= X_J(q_J - f_J(x_I, x_J)), \end{aligned} \quad (3.24)$$

donde x_I y $f_I(x_I, x_J)$ (ó x_J y $f_J(x_I, x_J)$) son de dimensión p (ó $(n-p)$) obtenidos a partir de x y $f(x)$ eliminando sus j -ésimas componentes para $j = p+1, \dots, n$ (ó $j = 1, \dots, p$), respectivamente, y X_I (ó X_J) es la matriz diagonal $p \times p$ (ó $(n-p) \times (n-p)$) obtenida a partir de la matriz cuya diagonal es el vector (x_1, \dots, x_n) .

Como $f(x)$ verifica H_2 y $q_J \in Q^+$, $f_J(0, x_J)$ verifica también que $\mathbb{R}_+^{n-p} \subseteq f_J(\mathbb{R}_+^{n-p})$, lo cual asegura la existencia de \bar{x}_J tal que

$$f_J(0, \bar{x}_J) = q_J \quad (3.25)$$

Además, $f_J(0, \bar{x}_J) = q_J > 0 = f_J(0, 0)$ implica que $\bar{x}_J > 0$.

Teorema 3.3.11. *Si se cumplen H_1 y H_2 , y además se verifica que*

$$f_I(0, \bar{x}_J) - q_I \geq 0, \quad (3.26)$$

entonces $(0, \bar{x}_J)$ es un punto de equilibrio globalmente estable de (3.21). Aquí \bar{x}_J viene dado por (3.25).

Para el Caso 1 (o 2), la única solución de $\text{PCN}(f, -q)$ es $x^* > 0$ (o $x^* = 0$). Pero $(0, \bar{x}_J)$ no es una solución necesaria de $\text{PCN}(f, -q)$ con $q \in \bar{Q}$, ya que, en general, no verifica (3.26). De hecho, $0 = f_I(0, 0) \geq f_I(0, \bar{x}_J)$ por H_1 y $q_I \leq 0$. Esto da un punto de dificultad al análisis de estabilidad para (3.21) con $q \in \bar{Q}$. Sin embargo, el siguiente teorema lo prueba para $n = 2$. La demostración de este teorema está en [40].

Teorema 3.3.12. *Cuando $n = 2$, existe un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable de (3.21) para cualquier $q \in \bar{Q}$, si H_1 y H_2 se verifican.*

Albrecht, Gatzke, Haddad y Wax ([1], [2]) probaron que toda trayectoria del sistema (3.21) con $q = 0$ en $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$ converge a un punto de equilibrio positivo cuando $t \rightarrow +\infty$, si se verifican:

(i) $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} < 0$ en $\text{int}(\mathbb{R}_+^2)$ para $i \neq j$.

(ii) Para cualquier $\alpha > 0$ y $\beta > 0$, existe $\gamma > 0$, para $\epsilon > 0$, tal que

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_1}(\alpha\epsilon, \beta\epsilon)\alpha + \frac{\partial f_i}{\partial x_2}(\alpha\epsilon, \beta\epsilon)\beta > \gamma \text{ para } i = 1, 2$$

(iii) Existen $x_{11} > 0$ y $x_{22} > 0$ tal que

$$(x_1 - x_{11})f_1(x_1, 0) > 0 \quad \forall x_1 \geq 0, \quad x_1 \neq x_{11},$$

$$(x_2 - x_{22})f_2(0, x_2) > 0 \quad \forall x_2 \geq 0, \quad x_2 \neq x_{22},$$

Vamos a comparar ahora las condiciones de estabilidad obtenidas aquí con las obtenidas en la sección 3.2. Cuando $f(x) = -Ax$, las condiciones de H_1 y H_2 son equivalentes a que A sea una M-matriz (ver [29]). Por tanto, H_1 y H_2 son generalizaciones no lineales de lo ya asumido en el Teorema 2.4.1. Esto implica que existe un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para el sistema Lokta-Volterra siendo $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si A es una M-Matriz. Pero en esta sección, el teorema asegura la existencia de x^* para los sistemas Lokta-Volterra generalizado con $q \in Q^+$ o $q \in Q^-$. Para $q \in \bar{Q}$, en general, las condiciones de existencia de un punto de equilibrio x^* globalmente estable no han sido aún obtenidas, excepto para un punto de equilibrio particular (Teorema 3.3.7) y para $n=2$ (Teorema 3.3.8).

Ahora vamos a considerar el sistema (3.21) con una función fuertemente monótona.

Teorema 3.3.13. *Supongamos que $f(x)$ es continua y fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n . Entonces, el sistema (3.21) y todo sistema reducido de él tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$.*

El siguiente lema prueba que la condición de estabilidad dada en el Teorema 3.3.13 es una generalización no lineal del Teorema 3.2.15 (ii).

Lema 3.3.14. *Sea $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ continuamente diferenciable en $D \subseteq \mathbb{R}^n$, con D abierto y convexo. Sea $J_f(x)$ la matriz Jacobiana de f en $x \in D$. Entonces, $f(x)$ es fuertemente monótona en D si $\exists K > 0$ escalar tal que $y^T J_f(x)y \geq K|y|^2 \forall x \in D$ y $\forall y \in \mathbb{R}^n$.*

Nota 3.3.15. *Por tanto, una función $f(x)$ fuertemente monótona es una generalización no lineal de $-Ax$ con A matriz definida negativa.*

Capítulo 4

Aplicación a la Ecología Teórica. Estabilidad Estructural

En este capítulo nos centraremos en el estudio de la coexistencia para sistemas competitivos utilizando un ajuste estructural. Veremos que a partir de estudiar las diferentes relaciones de dos pares de especies podemos sacar conclusiones sobre la coexistencia de todas las n especies del ecosistema.

4.1. Introducción

La impresionante diversidad de especies en las comunidades ecológicas ha estado motivando a los ecólogos a llegar a entender como dicha diversidad se mantiene. Dado que son más competitivas unas especies que otras, y que la constancia de la competición lidera a la exclusión de las especies inferiores, los factores que incapacitan la coexistencia de muchas especies crean un gran “puzle ecológico”. Aunque las observaciones de comunidades ricas en especies han servido como una primera motivación para estudiar la coexistencia entre las especies, la mayoría de conocimientos empíricos y teóricos vienen del estudio de mecanismos en parejas [5, 6, 17]. La razón de estos experimentos prácticos y teóricos es dedicada a entender la interacción entre dos especies, lo cual es mucho más simple y mucho más tratable que entender la dinámica de muchas especies [5]. No obstante, centrarse en la coexistencia en parejas pierde algunos procesos que solo suceden en diversos sistemas y que podrían mantener la coexistencia en diversos ecosistemas de la naturaleza.

Para entender como la estructura de cadenas de diversas especies influye en el mantenimiento de la diversidad de especies los ecólogos han requerido herramientas, las cuales caracterizan las oportunidades de que n especies coexistan y cuantifiquen cuánta de esta coexistencia depende de los mecanismos que requieren más de dos especies. La aproximación más común aplicada a entender la coexistencia en diversas comunidades es el estudio de la estabilidad local [5, 22]. Sin embargo, la estabilidad local tuvo algunas limitaciones, como el hecho de que podría considerar un sistema estable cuando no todas las especies que coexisten en la comunidad tienen una abundancia positiva que tienden a un punto de equilibrio. Esto significa que el sistema es estable pero no factible [30]. Otra limitación bastante significativa

es que el acuerdo de las especies coexistentes que dependen de mecanismos que requieren más de dos especies no puede ser realmente calculado desde las propiedades de estabilidad local de n especies. Fundamentalmente, en el análisis de las perturbaciones actúan variables estáticas, limitando el análisis a cambiar la abundancia de especies.

En este capítulo desarrollaremos una medida estructural análoga para diferentes nichos que cuantifica las oportunidades de coexistencia de n competidores. Las nuevas medidas están basadas en un enfoque de estabilidad estructural, para la cual aplicaremos los conceptos y resultados vistos en los capítulos anteriores. El desarrollo de estas métricas multidimensionales es importante ya que los ecólogos, al fin y al cabo, necesitan entender la coexistencia de muchas especies, no solo de pares de competidores. Más aún, las métricas estructurales que se desarrollan llevan a los ecólogos a cuantificar y visualizar la contribución para la coexistencia de las cadenas de interacciones las cuales únicamente se dan en sistemas con más de 2 especies. Aunque se reconoce que en sistemas ricos en especies cada especie puede generar un efecto en el número de habitantes de otra especie, el cual puede ser modificado por la presencia de una tercera, este papel será explorado en la coexistencia de sistemas competitivos con interacciones de especies que son fundamentalmente en pareja.

En la primera parte, proporcionaremos antecedentes sobre el concepto y las condiciones matemáticas para la coexistencia de especies, como se logra a través del enfoque tradicional, y comparando después con el enfoque estructural desarrollado aquí. En la segunda parte, utilizamos nuestras medidas estructurales para desarrollar un enfoque que cuantifique la contribución a la coexistencia de las interacciones indirectas que solo surgen con más de dos competidores.

4.2. Coexistencia de especies en modelos simples competitivos

Para estudiar la coexistencia, primero necesitaremos un sistema dinámico en el cual describir el cambio en la abundancia de especies a lo largo del tiempo. El sistema competitivo para el cual tenemos la mayoría de resultados es el modelo de Lotka-Volterra

$$\dot{N}_i = \frac{dN_i}{dt} = N_i(r_i - \sum_{j=1}^n a_{ij}N_j) \text{ para } i = 1, \dots, n$$

donde, como hemos visto, la variable N_i denota la abundancia de la especie i y los parámetros $r_i > 0$ y $a_{ij} \geq 0$ representan la tasa de crecimiento intrínseco de la especie i y el efecto competitivo de la especie j en la especie i , respectivamente.

Para el análisis del modelo dinámico de población de Lotka-Volterra hemos visto que una condición necesaria para la coexistencia de especies es la existencia de un punto de equilibrio factible, es decir, un punto de equilibrio (N_i^*) en el cual la abundancia de cada especie es positiva ($N_i^* > 0$). Si tal punto existe, entonces tiene que ser solución del siguiente conjunto de n ecuaciones lineales (con una ecuación para cada especie i):

$$r_i = \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}N_i \quad \forall i = 1, \dots, n$$

Estas ecuaciones hacen explícito que uno necesita una combinación particular de parámetros demográficos de especies (r_i) e interacciones interespecíficas para tener una solución positiva y proporcionar las condiciones necesarias para la coexistencia de especies.

Sin embargo, la coexistencia es necesaria pero no suficiente para garantizar la coexistencia de especies en sistemas de n especies. Mientras que la estabilidad de un punto de equilibrio factible no se necesita para la coexistencia en sistemas de grandes dimensiones, se ha demostrado que la estabilidad global de un punto de equilibrio factible es una condición suficiente para la coexistencia de especies [34].

Por lo tanto, la coexistencia de especies puede ser estudiada mirando las condiciones necesarias para la permanencia de las especies (factibilidad) y las condiciones necesarias y suficientes (factibilidad y estabilidad global) para la persistencia de las especies. Desgraciadamente, hemos visto que la estabilidad global en muchos casos será muy difícil de probar, y uno solo podrá confiar en las condiciones necesarias para la coexistencia.

4.3. Ajuste algebraico tradicional para la evaluación de la coexistencia de 2 especies

Para ilustrar cómo la teoría ha abordado tradicionalmente la coexistencia de especies, vamos a suponer que el modelo de Lokta-Volterra puede describir la dinámica de la población de dos especies competidoras, i.e.,

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(r_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2) \end{cases} \quad (4.1)$$

Entonces, si uno está interesado en las condiciones suficientes para la coexistencia debe encontrar un punto de equilibrio factible, si existe, y ver si es globalmente estable.

Tradicionalmente, para encontrar estas condiciones de factibilidad y estabilidad uno puede dibujar las dos líneas definidas por $r_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 = 0$ y $r_2 - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 = 0$ (isoclinas no triviales). Un punto de equilibrio factible existe si las dos isoclinas se cruzan en un punto positivo de abundancia para ambas especies, y este punto de equilibrio es globalmente estable bajo la condición $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$ [5]. La solución viene dada por

$$N_1^* = \frac{a_{22}r_1 - a_{12}r_2}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}$$

$$N_2^* = \frac{-a_{21}r_1 + a_{11}r_2}{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}.$$

Como se supone que el denominador de estas dos expresiones es positivo, las condiciones de factibilidad pueden ser escritas como

$$\begin{cases} a_{22}r_1 - a_{12}r_2 > 0 \\ -a_{21}r_1 + a_{11}r_2 > 0 \end{cases} \quad (4.2)$$

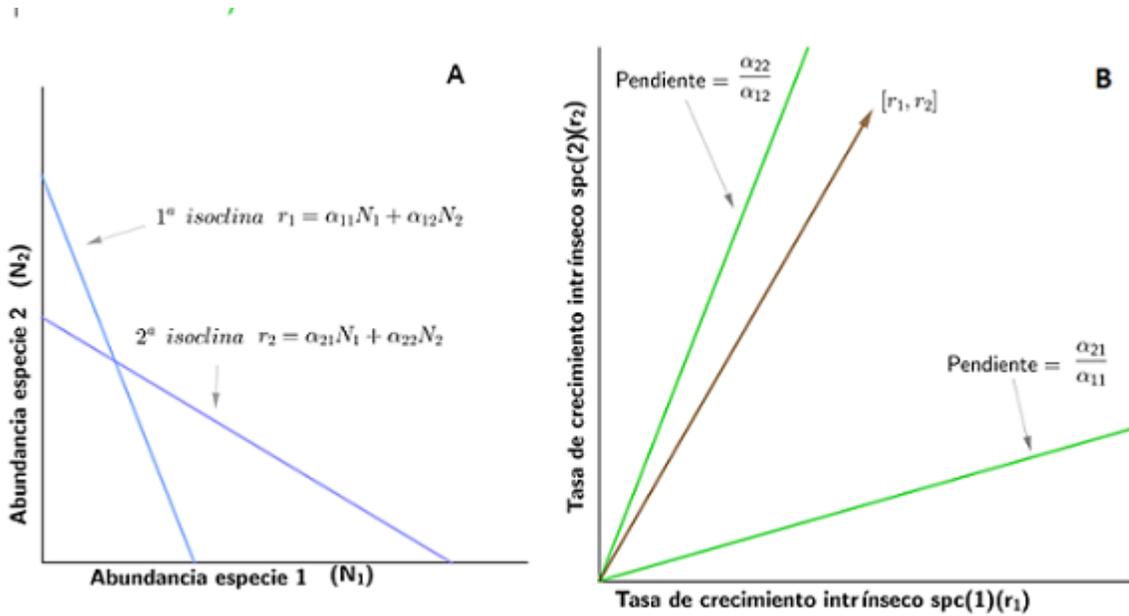


Figura 4.1: Representación algebraica y estructural de la coexistencia de dos especies. El panel A muestra el enfoque algebraico clásico de evaluar si dos especies competidoras coexisten mirando las isoclinas no triviales. El panel B muestra la estructura o el espacio de parámetros (dominio de factibilidad) que conduce a la coexistencia de especies, dada una matriz de coeficientes de competencia. El dominio de factibilidad es el área entre las dos líneas verdes, y se define por el rango de tasas de crecimiento intrínsecas bajo el cual las dos isoclinas se cruzan en abundancias positivas (en el Panel A). Para garantizar la coexistencia (siempre que se cumpla la condición de estabilidad), el crecimiento intrínseco (las tasas representadas por los vectores marrones) tienen que caer dentro de las dos líneas verdes.

Las dos desigualdades de (4.2) se pueden combinar en una ecuación (dado que todos los parámetros son estrictamente positivos)

$$\frac{a_{11}}{a_{21}} > \frac{r_1}{r_2} > \frac{a_{12}}{a_{22}} \quad (4.3)$$

la cual proporciona los límites superior e inferior dentro de los cuales la tasa de crecimiento intrínseco debe caer para permitir la factibilidad del sistema.

Las métricas de diferencia de nicho¹ y eficacia biológica (también conocido como *fitness*²) para el modelo de Lotka-Volterra se pueden conseguir multiplicando cada término de (4.2) por

$$\sqrt{\frac{a_{22}a_{21}}{a_{11}a_{12}}}$$

¹Se conoce como *Nicho* o *Nicho ecológico* al conjunto de estrategias de supervivencia de una especie o población frente a la distribución de las condiciones, recursos y competidores dentro de un ecosistema.

²Se conoce como *eficiencia biológica*, la cual mide la capacidad que tiene un individuo de sobrevivir y reproducirse en un ambiente determinado.

Esta constante describe el radio de sensibilidad de las especies a la competencia. Esto da como resultado las desigualdades entre la superposición de nicho y la diferencia de eficacia ecológica, dada por

$$\underbrace{\sqrt{\frac{a_{11}a_{22}}{a_{12}a_{21}}}}_{(\text{Superposición de Nicho})^{-1}} > \underbrace{\frac{r_1}{r_2} \sqrt{\frac{a_{22}a_{21}}{a_{11}a_{12}}}}_{\text{dif. eficacia ecológica}} > \underbrace{\sqrt{\frac{a_{12}a_{21}}{a_{11}a_{22}}}}_{\text{Superposición de Nicho}} \quad (4.4)$$

Al suponer que la superposición de nicho es menor que uno, es decir, $a_{12}a_{21} < a_{11}a_{22}$, la estabilidad global del punto de equilibrio en un modelo de competencia de Lotka-Volterra para 2 especies está garantizada [5].

En este marco, las dos especies competidoras coexistirán si el efecto estabilizador de su diferencia de *nicho* excede su promedio de diferencia de fitness (figura 4.2). Cuanto mayor sea este efecto estabilizador (o más pequeño sea la superposición de nicho), más oportunidades habrá para que coexistan. Las diferencias de nicho de estabilización surgen de las diferencias funcionales entre especies que hacen que la limitación intra-específica supere a la limitación inter-específica. El promedio de diferencia de fitness es una medida del promedio de capacidad de competición que refleja las diferencias de especies en su potencial demográfico y su sensibilidad a la competencia. En ausencia de este nicho estabilizador, las especies con mayor promedio de fitness excluyen a las que tienen una fitness inferior.

4.4. Ajuste estructural para la convivencia de especies

Como se muestra en la sección anterior, el ajuste algebraico clásico para encontrar las condiciones que garantizan la factibilidad y estabilidad global de un sistema de dos especies competidoras es directo. Sin embargo, este ajuste puede ser difícil, por no decir casi imposible, para n especies. Veamos a continuación como extendiendo este ajuste algebraico para estudiar las condiciones de factibilidad de más de dos especies entramos en un problema circular sin solución. Supongamos que tenemos un sistema con tres especies competidoras. El ajuste de la isoclina en 2 especies se podría extender para evaluar el punto de equilibrio factible en un sistema de tres especies (para n especies inclusive). Sin embargo, las desigualdades derivadas para dos especies no existen para tres o más especies. Es decir, primero habría que resolver las ecuaciones lineales que definen el punto de equilibrio factible

$$\begin{cases} N_1^* = \frac{1}{\det(A)} ((a_{22}a_{33} - a_{23}a_{32})r_1 + (a_{13}a_{32} - a_{33}a_{12})r_2 + (a_{12}a_{23} - a_{22}a_{13})r_3) \\ N_2^* = \frac{1}{\det(A)} ((a_{23}a_{31} - a_{33}a_{21})r_1 + (a_{11}a_{33} - a_{13}a_{31})r_2 + (a_{13}a_{21} - a_{23}a_{11})r_3) \\ N_3^* = \frac{1}{\det(A)} ((a_{21}a_{32} - a_{31}a_{22})r_1 + (a_{12}a_{31} - a_{32}a_{11})r_2 + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})r_3) \end{cases}$$

lo cual es, básicamente, la inversa de la matriz A multiplicada por el vector de tasas de crecimiento intrínseco, r . Entonces, las restricciones de factibilidad serían las tres siguientes:

$$\begin{cases} (a_{22}a_{33} - a_{23}a_{32})r_1 + (a_{13}a_{32} - a_{33}a_{12})r_2 + (a_{12}a_{23} - a_{22}a_{13})r_3 > 0 \\ (a_{23}a_{31} - a_{33}a_{21})r_1 + (a_{11}a_{33} - a_{13}a_{31})r_2 + (a_{13}a_{21} - a_{23}a_{11})r_3 > 0 \\ (a_{21}a_{32} - a_{31}a_{22})r_1 + (a_{12}a_{31} - a_{32}a_{11})r_2 + (a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21})r_3 > 0 \end{cases}$$

Para que dichas desigualdades sean ciertas tendríamos suponer que $\det(A) > 0$, lo cual es una condición necesaria de estabilidad global. En el punto en el que uno tratara de combinar estas desigualdades, entraríamos en un problema circular sin ninguna forma de resolverlo. Por ejemplo, tomando las dos primeras desigualdades, podemos hallar el límite superior e inferior entre el cual $\frac{r_1}{r_2}$ tiene que caer para proporcionar una solución positiva al sistema. Inevitablemente, estos límites vendrán dados en función de la tasa de crecimiento intrínseca de la tercera especie. Esto mismo se repite con las especies 2 y 3, y 3 y 1. Por lo tanto, no podemos hallar desigualdades muy simples que definan la factibilidad de 3 especies (al igual que para n especies), como las que se dan en sistemas de 2 especies.

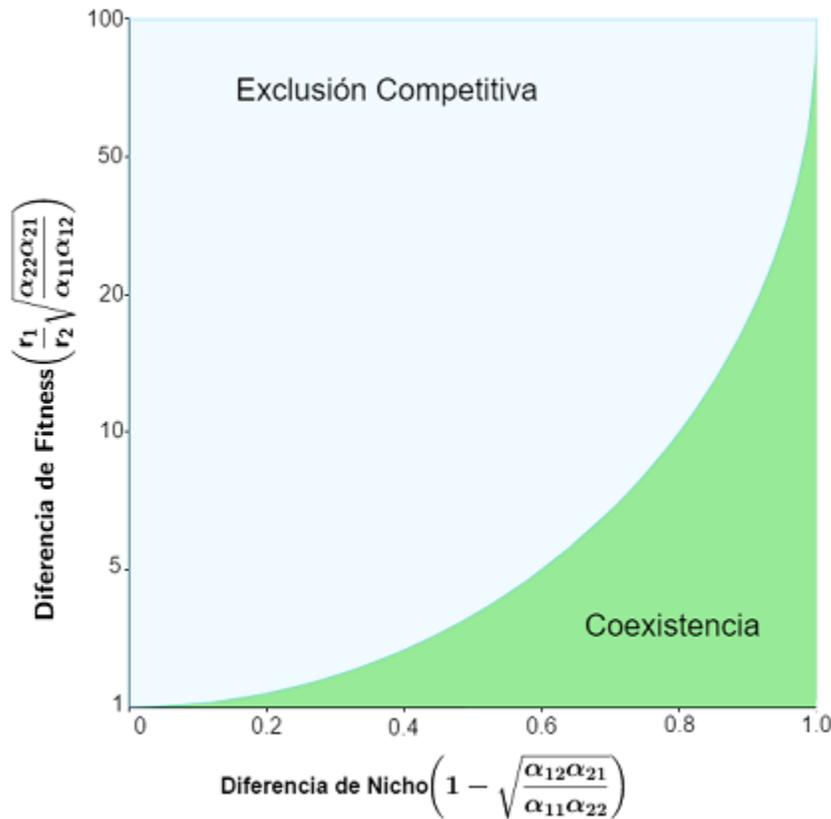


Figura 4.2: Teoría moderna de la convivencia para la coexistencia de dos especies. Esta figura ilustra cómo el nicho y la diferencia de fitness define el dominio de coexistencia de pares de especies. Se deriva de la ecuación (4.4) y suponiendo, sin pérdida de generalidad, que $r_1 > r_2$.

Como podemos observar, con los ajustes tradicionales, los ecólogos han limitado las herramientas para evaluar las condiciones de factibilidad y estabilidad en sistemas de n especies. Para observar este desafío, sugerimos pasar de un ajuste algebraico a uno estructural ([43], [38], [22]). Es importante destacar que este ajuste estructural permite a los ecólogos evaluar la contribución de los efectos indirectos emergentes en los sistemas de multiespecies a la coexistencia en diversas comunidades.

El ajuste estructural implica el estudio de como el comportamiento cualitativo de un sistema dinámico depende de los mismos parámetros del sistema. Además, el ajuste está conceptualmente alineado con como los ecólogos han estado enfocando el problema de la coexistencia de dos especies.

Al contrario que en el ajuste algebraico, donde es necesario resolver el sistema de ecuaciones lineales para derivar las desigualdades que conducen a la factibilidad ($N_1^* > 0, N_2^* > 0$), el ajuste estructural evalúa directamente el conjunto de tasas de crecimiento intrínsecas (r_1 y r_2) que conduce a la factibilidad dada por las restricciones geométricas impuestas a través de los coeficientes, a_{ij} , de la matriz de competencia. Los elementos de esta matriz corresponden al cambio en la tasa de crecimiento *per capita* de la especie i bajo un pequeño cambio en la densidad de la especie j . La matriz “ A ” define entonces las restricciones de estabilidad y el rango de condiciones (valores de los parámetros) compatibles con las soluciones factibles. Es decir, los cambios en la matriz de competición se corresponden a cambios en el rango de condiciones de estabilidad y factibilidad.

Dada una matriz fija A con coeficientes de competición a_{ij} , el conjunto de tasas de crecimiento que conducen a un punto de equilibrio factible se llama *dominio de factibilidad*, $D_F(A)$. Siguiendo un modelo de Lokta-Volterra, este dominio puede ser escrito matemáticamente como

$$D_F(A) = \left\{ r = \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \end{pmatrix} \in \mathbb{R}_2; A^{-1}r > 0 \right\} \quad (4.5)$$

Hay que tener en cuenta que la expresión $A^{-1}r > 0$ se corresponde con la condición de factibilidad para un punto de equilibrio. En efecto, los elementos de $D_F(A)$ pueden ser escritos como combinaciones lineales positivas de N_1^* y N_2^* , es decir,

$$D_F(A) = \left\{ \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \end{pmatrix} = N_1^* \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \end{pmatrix} + N_2^* \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \end{pmatrix}; \text{ con } N_1^* > 0, N_2^* > 0 \right\} \quad (4.6)$$

Geométricamente, $D_F(A)$ es descrito por el conjunto de elementos entre las líneas definidas por los vectores columna $(a_{11}, a_{21})^T$ y $(a_{12}, a_{22})^T$. Estas 2 líneas tienen una pendiente $\frac{a_{21}}{a_{11}}$ y $\frac{a_{22}}{a_{12}}$, respectivamente. La figura 4.1.B nos proporciona una vista de un dominio de factibilidad y nos muestra como este está descrito por un cono. Notar que las inecuaciones halladas bajo un ajuste algebraico definen exactamente el mismo dominio. En efecto, un vector de la tasa de crecimiento intrínseco caerá dentro de este dominio si y solo si la pendiente dada por $\frac{r_2}{r_1}$ es, respectivamente, más larga y pequeña que la pendiente de la línea que define el borde inferior del cono ($\frac{r_2}{r_1} > \frac{a_{12}}{a_{11}}$) y que la pendiente que define el borde superior del cono ($\frac{r_2}{r_1} < \frac{a_{22}}{a_{12}}$), lo cual es equivalente a las inecuaciones de (4.2).

Observación 4.4.1. *Si considerásemos todos los conos complementarios asociados a esta matriz A , que ya sabemos que forman una partición de todo el espacio (en este caso \mathbb{R}^2), obtendremos 4 zonas donde tenemos garantizada la estabilidad. Además, una de estas zonas será el dominio de factibilidad asociado a la matriz A , donde tendremos estabilidad global.*

En la siguiente sección, aplicaremos nuestro ajuste estructural con un modelo de Lokta-Volterra. Sin embargo, más adelante resumiremos modelos a los que se puede aplicar dicho marco estructural, explicando cómo se puede calcular el dominio de factibilidad y mostrando como se puede estudiar las restricciones de estabilidad de un punto de equilibrio factible.

4.5. Condiciones para la coexistencia en sistemas de dos poblaciones

Ahora plasmaremos cómo se pueden hallar las medidas estructurales que son paralelas a las métricas algebraicas de las diferencias de nicho y fitness para comprender la coexistencia por pareja. El análogo estructural a la diferencia de nicho, la cual llamamos Ω , se corresponde con el *ángulo sólido normalizado* del cono que describe el dominio de factibilidad. Esta normalización se realiza de tal manera que cuando el cono de factibilidad cubre por completo el conjunto de tasas de crecimiento positivas (Figura 4.3) dicho ángulo es igual a 1 ($\Omega = 1$). Tengamos en cuenta que la magnitud absoluta de las tasas de crecimiento no cambia el ángulo. Esto da una interpretación probabilística del análogo estructural a la diferencia de nicho, es decir, esto corresponde a la fracción de vectores de tasas de crecimiento intrínsecas positivas que conducen a soluciones factibles cuando se muestrea de manera uniforme con una norma fija, por ejemplo, el vector r de la figura 4.3. El análogo estructural a la diferencia de fitness, la cual llamaremos θ , se corresponde a la extensión a la cual el vector de tasas de crecimiento intrínseca, $(r_1, r_2)^T$, se desvía del centro del dominio de factibilidad. Esta desviación es calculada por el ángulo entre el centro del dominio de factibilidad, el cual llamaremos r_c , y el vector de tasas de crecimiento intrínseca. Por lo tanto, el centro del dominio de factibilidad corresponde, en promedio, al mejor conjunto de valores de la tasa de crecimiento intrínseca que pueden tolerar pequeños cambios aleatorios sin empujar a ninguna de las especies a la extinción

Matemáticamente, el ángulo sólido normalizado, Ω , es calculado como sigue

$$\Omega(A) = \frac{2}{\pi} \arcsin \left(\frac{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}{\sqrt{a_{11}^2 + a_{21}^2} \sqrt{a_{12}^2 + a_{22}^2}} \right) \quad (4.7)$$

y el centro del dominio de factibilidad está definido por el siguiente vector:

$$r_c = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{\sqrt{a_{11}^2 + a_{21}^2}} \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{21} \end{pmatrix} + \frac{1}{\sqrt{a_{12}^2 + a_{22}^2}} \begin{pmatrix} a_{12} \\ a_{22} \end{pmatrix} \right) \quad (4.8)$$

Del mismo modo, análogo para la diferencia de fitness, la desviación entre un vector dado de tasas de crecimiento intrínsecas r (i.e., la observada en la naturaleza) y aquella que maximiza la probabilidad de solución factible se calcula en función del producto escalar de los dos vectores

$$\theta = \arccos \left(\frac{r \cdot r_c}{\|r\| \cdot \|r_c\|} \right) \quad (4.9)$$

Por tanto, siguiendo un ajuste estructural, las condiciones de factibilidad de dos especies competidoras se cumplirán cuando el vector que define la tasa de crecimiento intrínseca de especies cae dentro del dominio de factibilidad, i.e., cuando θ es lo suficientemente pequeño en relación con Ω . Específicamente, estas condiciones de estabilidad estarán garantizadas siempre que $\theta < 45^\circ$. La figura 4.3, en general, muestra que cuanto mayor sea Ω , mayor será θ , llevando esta a soluciones factibles. Hay que tener en cuenta que en este caso (dos especies competidoras) las condiciones de estabilidad solo dependen de los coeficientes de competición de la matriz A y se cumplen estas condiciones cuando $a_{12}a_{21} < a_{11}a_{22}$.

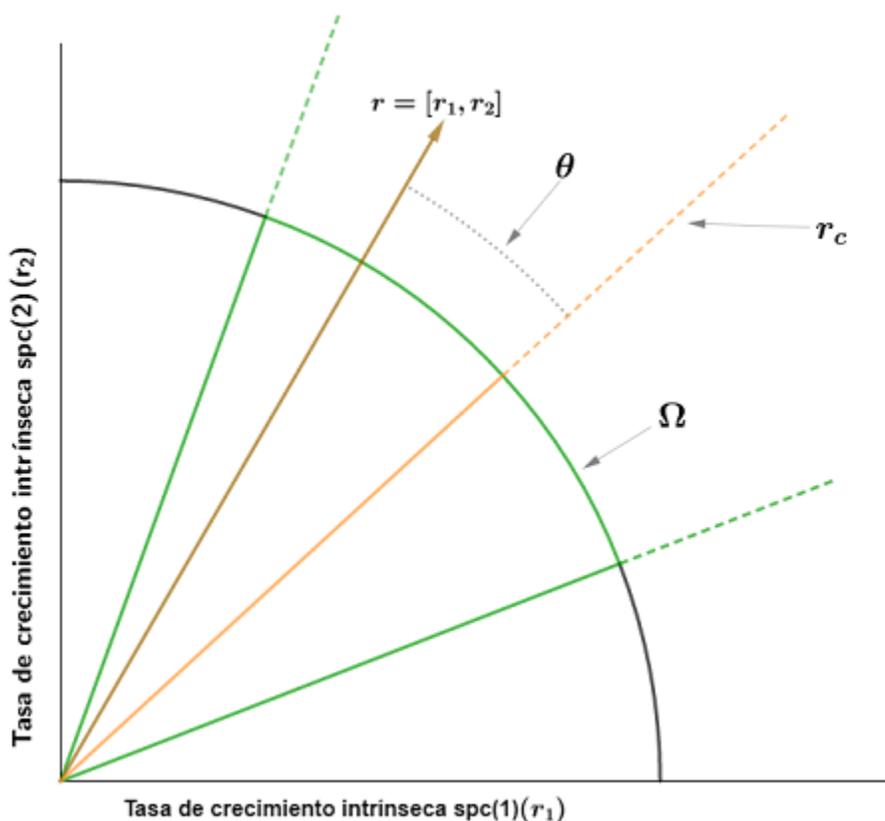


Figura 4.3: Representación gráfica del análogo estructural a las diferencias de nicho y fitness para 2 especies para una matriz arbitraria de coeficientes de competencia cumpliendo las condiciones de estabilidad global. Las líneas verdes definen el borde del dominio de factibilidad. El ángulo sólido normalizado entre estas dos líneas verdes corresponde al análogo estructural de la diferencia de nicho. El vector marrón (r) corresponde a un conjunto dado de tasas de crecimiento intrínsecas, la línea naranja discontinua corresponde al centroide del cono (r_c) y el ángulo (medido en grados) entre el centroide y el vector de tasas de crecimiento intrínsecas corresponde al análogo estructural de la diferencia de aptitud.

4.6. Extensión a la coexistencia de especies en el caso n -dimensional

La gran ventaja del ajuste estructural es que se extiende fácilmente a sistemas de n especies y, por lo tanto, incluye y cuantifica la contribución a la coexistencia de las distintas interacciones que surgen en los sistemas de n especies competidoras ($n \geq 3$). Otra de las grandes ventajas es que permite estudiar todos los escenarios posibles de coexistencia, incluso cuando haya especies que tienden a extinguirse. Para hacerlo, como en el caso de 2 especies, necesitamos estudiar el conjunto de tasas de crecimiento intrínsecas compatibles con la factibilidad de los puntos de equilibrio del sistema que viene dado por una matriz de competencia A . El dominio de factibilidad para dos especies (4.5) puede extenderse fa-

cilmente a n especies. Como en el caso de 2 especies, asumiremos que el punto de equilibrio factible del sistema dinámico es solución de un sistema lineal ($r = AN^*$) (Este marco se puede extender a otro tipo de modelos, como ya hemos visto en la sección 3.3). El dominio de factibilidad para una comunidad de n especies puede escribirse como

$$D_F(A) = \{r \in \mathbb{R}_{>0}^n ; A^{-1}r > 0\} \quad (4.10)$$

Escribamos ahora la matriz $A = (a_{ij})$ $i, j = 1, \dots, n$ en función de sus vectores columna,

$$A = [A_1 \mid \dots \mid A_n] \quad (4.11)$$

Teniendo en cuenta que los elementos de $D_F(A)$ están explícitamente dados por todas las combinaciones lineales positivas de estos vectores columna, podemos reescribir el dominio de factibilidad de la siguiente forma

$$D_F(A) = \{r = N_1^*A_1 + \dots + N_n^*A_n ; N_1^*, N_2^*, \dots, N_n^* > 0\} \quad (4.12)$$

Este dominio es el casco cónico formado por las combinaciones positivas de los vectores $A_1, \dots, A_n \in \mathbb{R}^n$, los cuales forman las columnas de la matriz de competición A . Este dominio es lo que hemos definido en la Capítulo 2 como *cono convexo*. En la figura 4.4 se representa por el volumen verde.

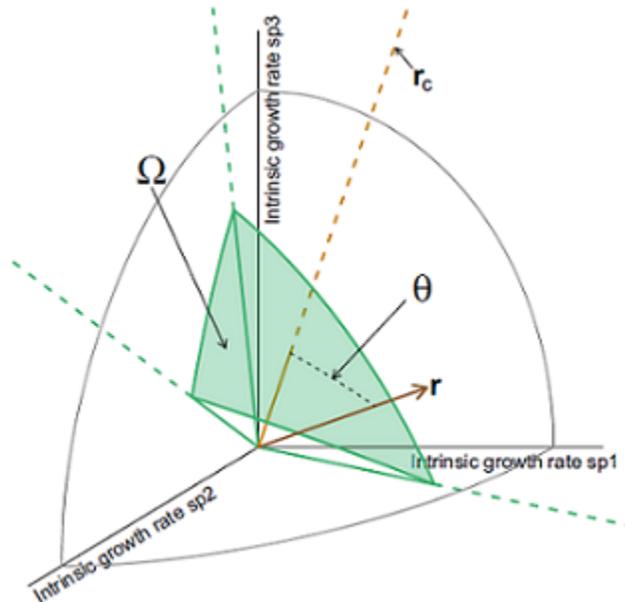


Figura 4.4: Representación del ajuste estructural para la coexistencia de múltiples especies. En particular, tres especies competidoras. (Ver [36]).

El análogo estructural para la diferencia de nicho en la figura 4.4 se corresponde con el ángulo sólido normalizado que describe $D_F(A)$, y se calcula de manera similar que para el caso

de 2 especies (al igual que el análogo estructural de la diferencia de fitness). Como para el caso de 2 especies, será igual a uno cuando no haya competencia entre especies ($a_{ij} = 0, \forall i \neq j$).

El análogo estructural de la diferencia de fitness (θ) se corresponde con el ángulo entre el vector de tasa de crecimiento intrínsecas, r , y el vector central del cono que define el dominio de factibilidad (r_c). Las soluciones factibles estarán garantizadas siempre y cuando el vector de tasas de crecimiento este dentro del dominio de factibilidad. Aquí, al igual que en el caso de 2 especies, Ω da lugar a la probabilidad de soluciones factibles.

Las expresiones matemáticas de estas cantidades son:

$$\Omega(A) = \frac{|\det(A)|}{\sqrt{\frac{\pi}{2}}} \int_{\mathbb{R}_{\geq 0}^n} e^{-x^T A^T A x} dx \quad (4.13)$$

$$r_c = \frac{1}{n} \left(\frac{A_1}{\|A_1\|} + \frac{A_2}{\|A_2\|} + \dots + \frac{A_n}{\|A_n\|} \right) \quad (4.14)$$

$$\theta = \arccos \left(\frac{r \cdot r_c}{\|r\| \cdot \|r_c\|} \right) \quad (4.15)$$

Vale la pena recordar que la condición de estabilidad es una condición necesaria pero no suficiente para la permanencia de ambas especies. Asumiendo que se cumplen las condiciones de estabilidad, la estabilidad global en los puntos de equilibrio es una condición suficiente para la coexistencia. En dimensión 2, la condición de estabilidad era trivial, pero, en dimensión n , llega a ser bastante dificultoso. Este tipo de condiciones han sido intensamente investigadas en modelos lineales y no lineales de Lokta-Volterra [22, 23, 38, 40], y por ello han constituido el desarrollo matemático de gran parte de este trabajo.

Como se mencionó anteriormente, el dominio de factibilidad está geoméricamente representado por un cono. Para simplificar esta representación, podemos dibujar una de sus secciones proyectándola en la unidad simplex. Por ejemplo, en los casos de 2 especies, esta proyección viene dada por una línea (figura 4.5, cuadrante A). La línea gris representa por completo el dominio del espacio de parámetros de las tasas de crecimiento intrínsecas, pero normalizada, de modo que su suma sea igual a 1 (proyección en la unidad simplex). Cada final de la línea gris representa el caso en el que solo una especie tiene tasa de crecimiento intrínseca igual a 1. A su vez, la línea verde representa la proyección del cono que define el dominio de factibilidad en la unidad simplex.

Esta proyección puede ser extendida de forma similar al caso de n especies. En la figura B y C (4.5) mostramos un ejemplo para poblaciones de 3 y 4 especies, respectivamente. En el caso de tres especies, la unidad simplex es representada por el triángulo gris y el dominio de factibilidad por el triángulo verde interno. Para 4 especies, la unidad simplex está representada por la pirámide triangular, en gris, y el dominio de factibilidad por la pirámide interna (en verde). En los 2 casos, al igual que en el caso de 2 especies, los puntos verdes representan los bordes del dominio de factibilidad y el punto naranja se corresponde con el centro.

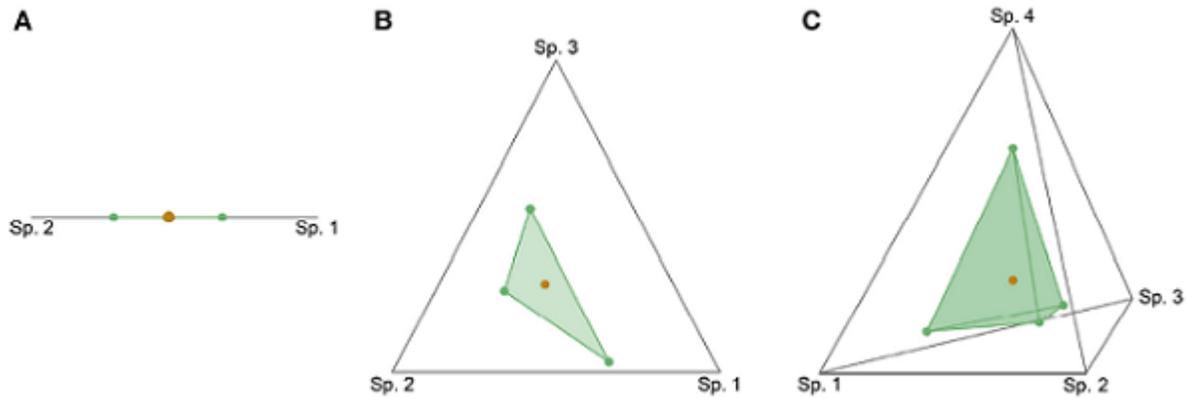


Figura 4.5: Proyección del cono que define el dominio de factibilidad para un matriz de coeficientes de competición (A) arbitraria (para cada sistema). Figura obtenida de [36].

4.7. Desenredando las fuentes de coexistencia

Un desafío central para los ecólogos ha sido siempre diferenciar los efectos de las interacciones por pares de aquellos efectos indirectos generados por la dinámica de poblaciones de los sistemas de multiespecies. Aunque el enfoque indirecto de los competidores se ha estudiado bajo un enfoque teórico y ha determinado, en parte, las propiedades de estabilidad de la matriz comunitaria, no ha quedado claro como integrar estas dinámicas de población en métricas que muestran su influencia en el potencial de coexistencia, así como la diferencia de nicho estabilizador.

Nuestro enfoque básico para evaluar la contribución de las interacciones a la coexistencia (cuánto es dedicado a los efectos competitivos indirectos ó a la diferencia de nicho por parejas) implica dos pasos. Primero, el ajuste estructural se usa para calcular el dominio de factibilidad (D_F) de una comunidad. Segundo, el ajuste estructural se usa para identificar la región de tasas de crecimiento intrínsecas compatible con la coexistencia de cada par de especies, lo cual denotamos por D_{ij} . A su vez, la intersección de todos los pares de dominios factibles corresponden a la región de tasas de crecimiento intrínsecas compatible con la coexistencia de todos los pares de especies, lo cual denotamos por $D_{all} = D_{12} \cap \dots \cap D_{1s} \cap \dots \cap D_{s-1,s}$. Pero esto no es necesariamente lo mismo que la coexistencia simultánea para todos los competidores D_F .

Ahora, mostraremos un ajuste para la coexistencia de tres especies basada en un sistema de competición arbitrario y globalmente estable de tres especies, dado por la matriz definida positiva

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0,4 & 0,3 \\ 0,5 & 1 & 0,6 \\ 0,05 & 0,5 & 1 \end{bmatrix}$$

El dominio de factibilidad para el par formado por las especies 1 y 2 (D_{12}) esta representado por el triángulo verde interno (figura 4.6.A). Este dominio de factibilidad se corresponde

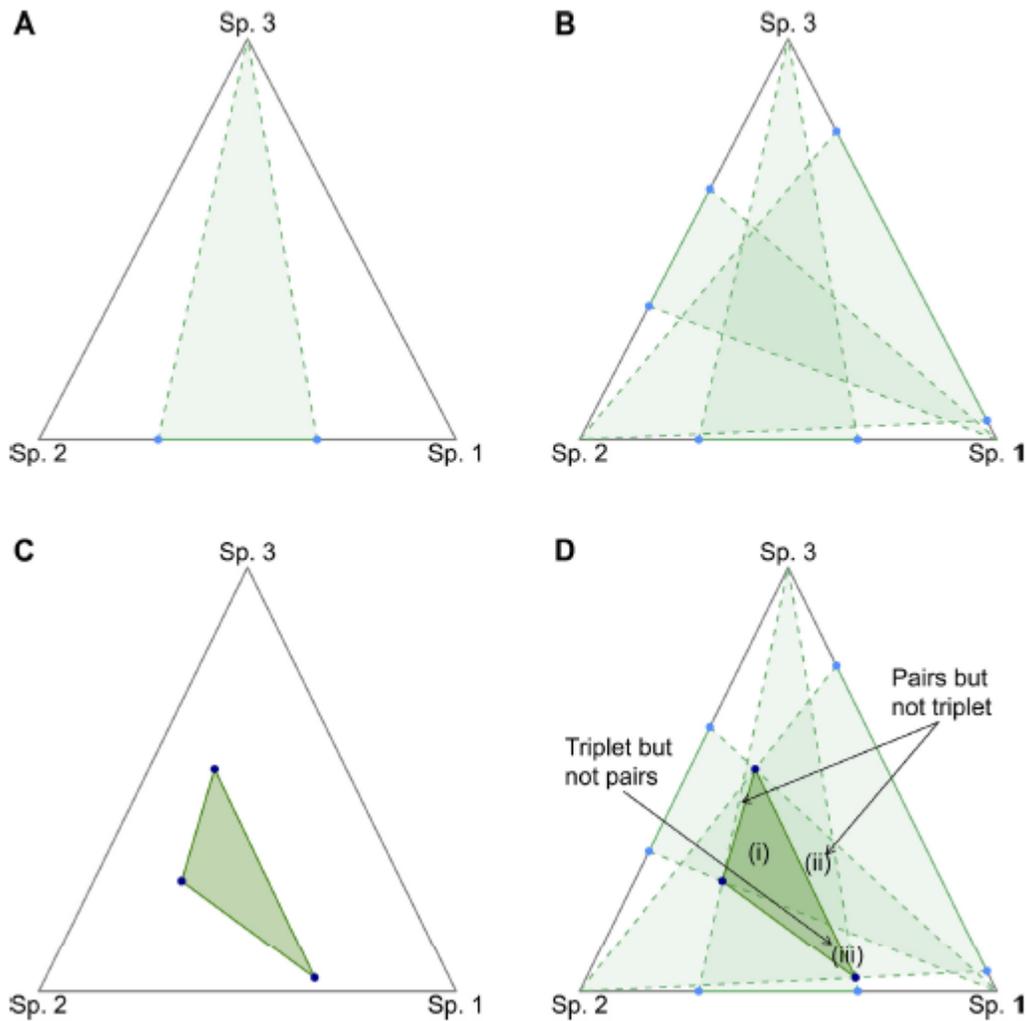


Figura 4.6: Efectos comunitarios frente a efectos en pareja en la convivencia. El panel A muestra el dominio de factibilidad del par formado por la especie 1 y 2 (D_{12}). Si uno elige un vector de tasas de crecimiento intrínseco dentro del triángulo verde, entonces en ausencia de la especie 3, las especies 1 y 2 coexistirán. El panel B muestra los tres dominios de viabilidad para cada par de especies (D_{ij}). El panel C muestra el dominio de factibilidad de las tres especies juntas (D_F). El panel D muestra la superposición entre el dominio de la factibilidad del triplete (D_F) con los dominios por pares (D_{all}). Esta figura está tomada de [36].

con el conjunto de vectores de tasas de crecimiento intrínsecas para las cuales las especies 1 y 2 coexistirán, asumiendo que la especie 3 está ausente. Lejos del eje inferior del simplex, la especie 3 tiene un crecimiento positivo y, por lo tanto está presente en el sistema. Sin embargo, la relación de las tasas de crecimiento de las especies 1 y 2 es independiente de los efectos de la especie 3. Por lo tanto, con un crecimiento cada vez mayor de la especie 3 (moviéndose hacia arriba en la figura 4.6.A), se dibuja un triángulo verde que retiene la

proporción de tasas de crecimiento de las especies 1 y 2 compatibles con la coexistencia. Este dominio de factibilidad por pares se puede mostrar para las 3 especies, como se hace en la figura 4.6.B. La intersección de los triángulos verdes interiores (área verde más oscura) da lugar al dominio para la coexistencia de todos los pares (D_{all}). Sin embargo, lo que es importante, y de acuerdo con las predicciones de los ajustes algebraicos, la intersección de los 3 dominios de factibilidad por pares no predice adecuadamente las condiciones para la coexistencia de las tres especies. Los diferentes conjuntos de tasas de crecimientos compatibles con la coexistencia de todos los pares (D_{all}) frente a la coexistencia total de los tres (D_F) se visualiza superponiendo los 2 dominios de factibilidad (ver figura 4.6.D).

En nuestro ejemplo, se identifican tres regiones donde la comunidad es dinámica, con una coincidencia diferente entre la coexistencia en parejas (D_{all}) y la coexistencia comunitaria total (D_F):

- (i) Todos los pares muestran coexistencia, al igual que las tres especies conjuntamente ($D_{all} \cap D_F \neq \emptyset$).
- (ii) Todos los pares muestran coexistencia pero las tres especies conjuntamente no (la región D_{all} no se superpone a D_F).
- (iii) No todos los pares muestran coexistencia pero las tres especies conjuntamente si (la región D_F no está superpuesta con D_{all}).

Es importante destacar que estos casos ilustran los diversos efectos que los efectos indirectos entre los competidores pueden tener sobre la coexistencia. Estos efectos indirectos pueden crear condiciones para la coexistencia, las cuales no ocurren con mecanismos puramente por pares (como en (iii)), restringiendo dicha coexistencia (ii) ó no tener efecto sobre el resultado cualitativo de la competencia (i).

El ejemplo de la figura 4.6, donde el dominio de factibilidad para la comunidad total (D_F) es parcialmente el mismo que el predicho por la intersección de la coexistencia por parejas (D_{all}), demuestra ser uno de los tres casos generales. El primer caso general es aquel en el que el dominio de factibilidad de las n especies puede estar completamente dentro del dominio de factibilidad predicho por la coexistencia de todos los pares (figura 4.7, panel A), como ocurre con la matriz globalmente estable de coeficientes de interacción

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0,4 & 0,5 \\ 0,5 & 1 & 0,6 \\ 0,4 & 0,5 & 1 \end{bmatrix}$$

En este caso, las interacciones indirectas que surgen en el sistema de tres especies contraen las condiciones de coexistencia en relación con la predicha por los mecanismos por pares. Por ejemplo, si el conjunto de tasas de crecimiento intrínsecas se encuentra en algún lugar dentro de la región oscura (por ejemplo, el punto naranja), las especies en los tres pares y en el triplete coexistirán.

El segundo caso general es el que se muestra en la figura 4.7 panel B (misma red que en la figura 4.6), donde hay una superposición parcial entre el dominio de factibilidad de toda la comunidad y el de la coexistencia por parejas. Es importante destacar que, aunque los

dominios de factibilidad son de área aproximadamente comparables, las interacciones indirectas hacen que la coexistencia de las tres especies requiera tasas de crecimiento diferentes a la de todos los pares. Por ejemplo, si el conjunto de tasas de crecimiento se encuentra en el punto naranja (dentro de la región superpuesta), las especies en todos los pares del triplete coexistirán. Sin embargo, si se encuentra en el punto rojo, entonces podemos observar la coexistencia del triplete pero no la coexistencia del par formado por las especies 2 y 3.

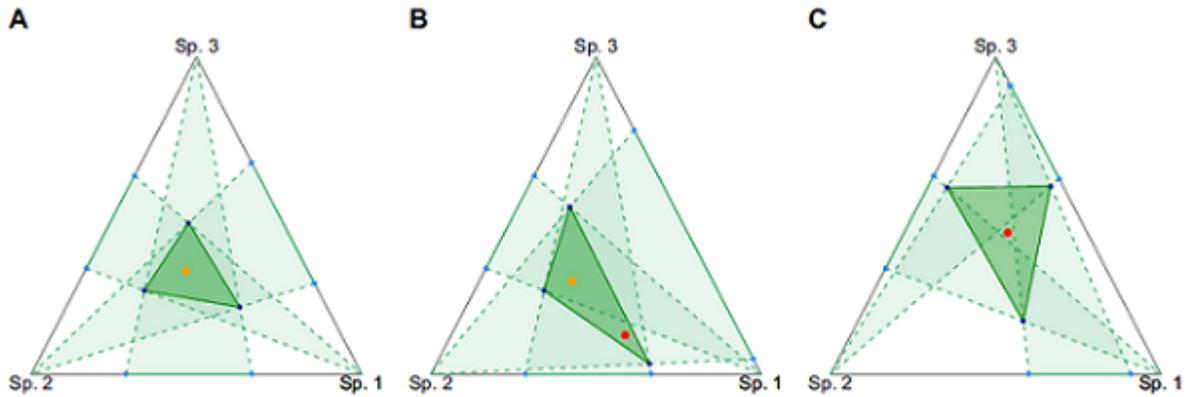


Figura 4.7: Tres casos generales de coexistencia comunitaria y por parejas. Esta figura aparece en [36].

El tercer caso general es aquel en el que no hay superposición entre el dominio de factibilidad de la comunidad total y el de la coexistencia por pareja. Esto se ejemplifica en la figura (4.7), panel C, donde la matriz de coeficientes de interacción es

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 1,5 & 0,1 \\ 0,1 & 1 & 0,6 \\ 1,6 & 0,5 & 1 \end{bmatrix}$$

En este ejemplo, el dominio de factibilidad para los 3 pares no se superpone y, entonces, no existe un conjunto de tasas de crecimiento que permita la coexistencia de todos los pares ($D_{all} = \emptyset$). Si uno elige un vector de tasas de crecimiento en el medio de la región oscura (punto rojo), la especie 3 supera a la especie 2 en ausencia de la especie 1 (el punto está fuera de la región en parejas descrita por el lado izquierdo del triángulo exterior, y está más cerca de la especie 3), la especie 1 supera a la especie 3 en ausencia de la especie 2 (el punto está fuera de la región en parejas descrita por el lado derecho del triángulo exterior, y está más cerca de la especie 1), y la especie 2 supera a la especie 1 en ausencia de la especie 3 (el punto queda fuera de la región en parejas descrita por el lado inferior del triángulo exterior, y está más cerca de la especie 2). No obstante, el dominio de factibilidad para los sistemas completos de tres especies no está vacío, lo que indica que las interacciones indirectas por la estructura competitiva de este ejemplo aumentan las oportunidades de coexistencia.

Para cuantificar la contribución a la coexistencia de las interacciones indirectas que solo surgen con más de dos competidores, se puede calcular un par de métricas relacionadas:

- (1) El *par comunitario diferencial* (Δ) cuantifica el grado en el que la coexistencia se obtiene, más o menos, fácilmente con la inclusión de los efectos indirectos que solo surgen con más de 2 especies. Matemáticamente, viene dada por la expresión $\Delta = \Omega - \Omega_{all}$, donde Ω es el análogo estructural a la diferencia de nicho y Ω_{all} es la fracción de la demografía intrínseca compatible con la coexistencia en la comunidad de todos los pares. Hay que tener en cuenta que esta métrica solo toma valores en $[-1, 1]$. Un valor positivo de Δ indica que las interacciones indirectas promueven más oportunidades de coexistencia como cabría esperar de las diferencias de nicho por pares, y viceversa para los valores negativos.
- (2) Esta segunda métrica, la cual llamaremos *superposición de pares de la comunidad* (ω), nos da el grado en el cual los mecanismos de los pares explican realmente la coexistencia de todas las n especies, es decir, el grado en el que los dominios de factibilidad se superponen. Por tanto, esta métrica implica calcular la proporción de D_F que se encuentra dentro del dominio de factibilidad bajo el cual todos los pares coexisten (D_{all}). Además, ω solo puede tomar valores en $[0, 1]$, por lo que cuanto menos sea el valor de ω , mayor será la importancia de los efectos indirectos para la coexistencia de las especies. Por ejemplo, un valor de uno indicaría una superposición completa como en el caso de la figura 4.7.A, mientras que un valor de cero indicaría que hay superposición como en el caso de la figura 4.7.C.

En suma, estas dos métricas evalúan si la coexistencia de todas las n especies se obtiene más fácilmente que la equivalente para todos los pares de las n especies (Δ), y el grado en que las condiciones para la coexistencia por pares son las mismas que las requeridas para la coexistencia de todas especies en la comunidad (ω). Estas mediciones son muy útiles en sistemas de más de tres poblaciones, ya que los dominios factibilidad no pueden examinarse visualmente. Notemos que este enfoque puede aplicarse a cualquier matriz de competencia, independientemente de sus propiedades de estabilidad. Tanto Δ como ω describen regiones del dominio de factibilidad que corresponden a las condiciones necesarias para la coexistencia de las especies.

4.8. Coexistencia para un Ecosistema real (California)

Para ilustrar cómo el ajuste estructural puede cuantificar la medida en que los efectos indirectos influyen en la coexistencia en la naturaleza, aplicamos nuestros métodos a un sistema de campo de plantas [36]. En trabajos anteriores [14, 17], Godoy y Kraft cuantificaron las interacciones por pares entre 18 especies de plantas anuales en jardines experimentales establecidos en California, EE.UU. Estos lo hicieron estableciendo un gradiente de densidad de cada competidor, y sembrando a todos los competidores como individuos focales. Entonces encajaron las relaciones entre la fecundidad de los individuos focales y la densidad de un competidor circundante para estimar cada coeficiente de interacción por pares. Además, cuantificaron todas las tasas demográficas clave para las 18 especies (germinación, la supervivencia de las semillas no germinadas, y la innata fecundación), que en combinación con

los coeficientes de interacción ajustada (A), pueden utilizarse para parametrizar un modelo estándar de plantas anuales competidoras con una semilla banco.

Utilizando las interacciones por pares ajustadas, formamos todas las posibles comunidades de 3 y 4 especies de las 18 especies que hay, y filtramos (dándose un 27% y 6% de todos los posibles tríos y cuartetos, respectivamente) las que generaron matrices D -estables. Estas matrices son aquellas en las que hay estabilidad local para cualquier punto de equilibrio factible. Recordemos que las condiciones para la estabilidad global con este modelo de planta en sistemas de n dimensiones no son conocidas [5]. Lo más importante es que los resultados fueron los mismos que sin filtrar. Se calcularon entonces Δ y ω para todos los tríos y cuartetos asociados a matrices D -estables. Así, los resultados corresponden a las condiciones necesarias para la coexistencia de las especies. Como muestra de estos casos empíricos la figura 4.8 revela los dominios de factibilidad (en una unidad simplex) de dos tríos y un cuarteto diferentes, formados con las intersecciones por pares medidas empíricamente. Estos dominios de factibilidad pueden situarse en cualquier lugar dentro del espacio unitario de los valores demográficos de las especies, y puede superponerse (figura 4.8.A) o no (figura 4.8.B) al dominio de factibilidad que permite la coexistencia de todos los pares dentro de los tríos. De hecho, se descubre que solo en 11 de los 138 tríos estables (7%) el dominio de factibilidad de la comunidad, D_F , se encuentra completamente dentro de la intersección de todos los dominios de factibilidad por pares, D_{all} . En el 80% de los casos, D_F se encuentra parcialmente dentro de D_{all} , y en el otro 13% de los casos es completamente diferente a D_{all} . Para los cuartetos encontramos que en 51 de 81 (63%) casos, D_F se encuentra parcialmente dentro de D_{all} , y en el 37% restante, D_F no se superpone con D_{all} . Por lo tanto, estos análisis cualitativos indican que los efectos indirectos entre los competidores cambian frecuentemente las tasas demográficas requeridas para la convivencia. Para proporcionar un análisis cuantitativo de estos efectos, podemos aplicar las medidas de superposición del par comunitario y la diferencia del par comunitario (ω y Δ) a todas estas comunidades.

Encontramos que el dominio de factibilidad para los tríos y cuartetos son en mayor frecuencia de tamaño comparable al dominio que permite la coexistencia de todos los pares ($\Delta \approx 0$; figura A (4.9)). En algunos casos la oportunidad de convivencia es menor que la de todos los pares de especies, y en casos modestamente mayores, la oportunidad de coexistencia es mayor. Esto sugiere que los efectos indirectos no tienen un efecto sistemático sobre las condiciones de coexistencia en tríos y cuartetos de las especies de plantas estudiadas anualmente. Una pregunta relacionada es qué cantidad de la oportunidad de coexistir en conjuntos de 3 o 4 especies se basa en efectos indirectos, es decir, diferentes tasas demográficas que permiten la coexistencia de todos los pares.

La figura 4.9 muestra que, aunque en mayoría de los casos los dominios de factibilidad de los tríos y cuartetos se superponen con los dominios que permiten que todos los pares coexistan ($\omega > 0$), solo en aproximadamente el 15% de los tríos y menos del 5% de los cuartetos esta superposición es superior al 0.9. De hecho, la superposición de pares comunitarios es, lo más probable, cercana a 0 ($\omega \approx 0$), lo que indica que las tasas demográficas que permiten la coexistencia de las tres especies en los tríos y las cuatro especie en los cuartetos son completamente diferentes a las que permiten la coexistencia de todos los pares dentro de las comunidades. En estos casos, la coexistencia, al menos en parte, depende de los efectos indirectos entre los competidores, ya que la reducción del sistema a una serie de pares aislados

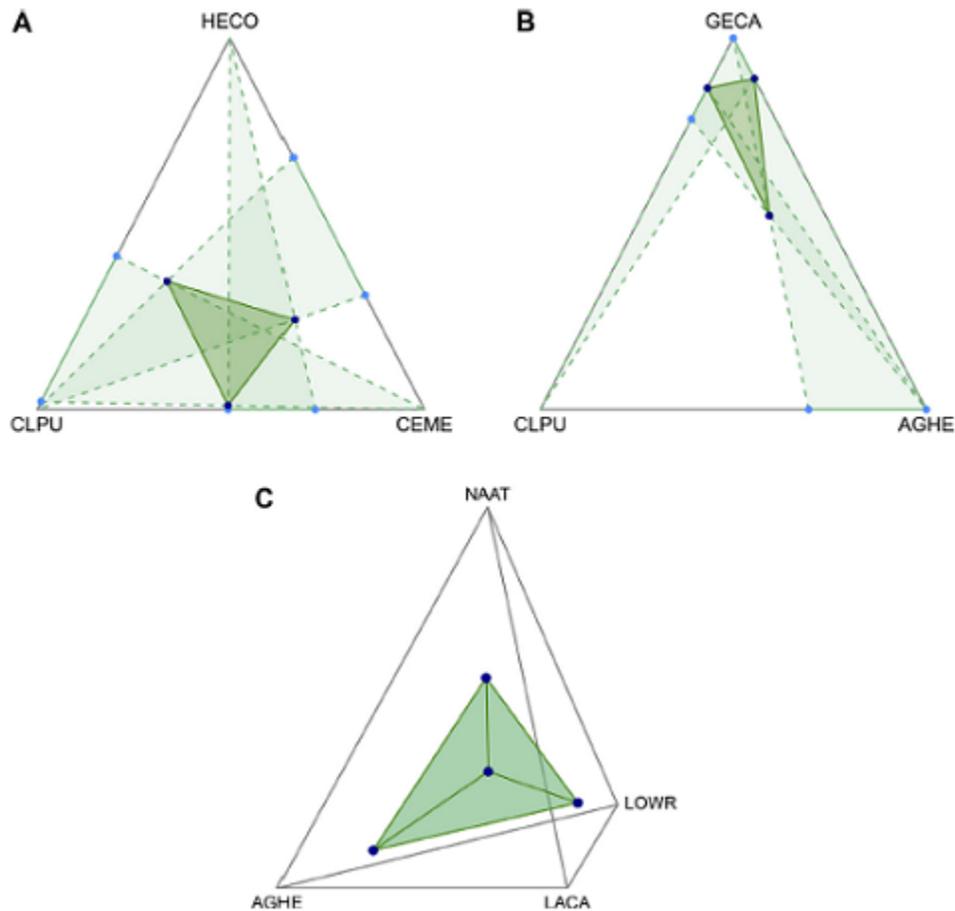


Figura 4.8: Ilustración de dominios de viabilidad para tríos y cuartetos de especies de plantas anuales en un sistema de campo de California. Paneles A y B muestran los dominios de viabilidad para dos tripletas, y el Panel C para un cuadruplete basado en la interacción medida empíricamente coeficientes ([14, 17]). Todos estos dominios de viabilidad se proyectan en una unidad simplex como se muestra artificialmente con las matrices de interacción construidas en las figuras 4.5, 4.6 y 4.7. Aquí, las tasas demográficas compatibles con la convivencia corresponden a las semillas producidas por semilla perdida del sistema como se explica en [36]. Los códigos de especies de cuatro letras corresponden a *Agoseris heterophylla* (AGHE), *Centaurea melitensis* (CEME), *Hemizonia congesta* (HECO), *Lasthenia californica* (LACA), *Lotus wrangeliensis* (LOWR), *Clarkia purpurea* (CLPU), *Navarretia atractyloides* (NAAT) y *Geranium carolinianum* (GECA). Figura obtenida de [36].

no daría lugar a la coexistencia de todas las especies.

En general, estos datos revelan que en esta comunidad anual de plantas, los efectos indirectos que surgen con más de 2 especies pueden ayudar a estabilizar la coexistencia, pero estos efectos tienen casi la misma probabilidad de dañar la coexistencia y, en la mayoría de los casos, tienen efectos modestos. Además, como se puede anticipar, las interacciones

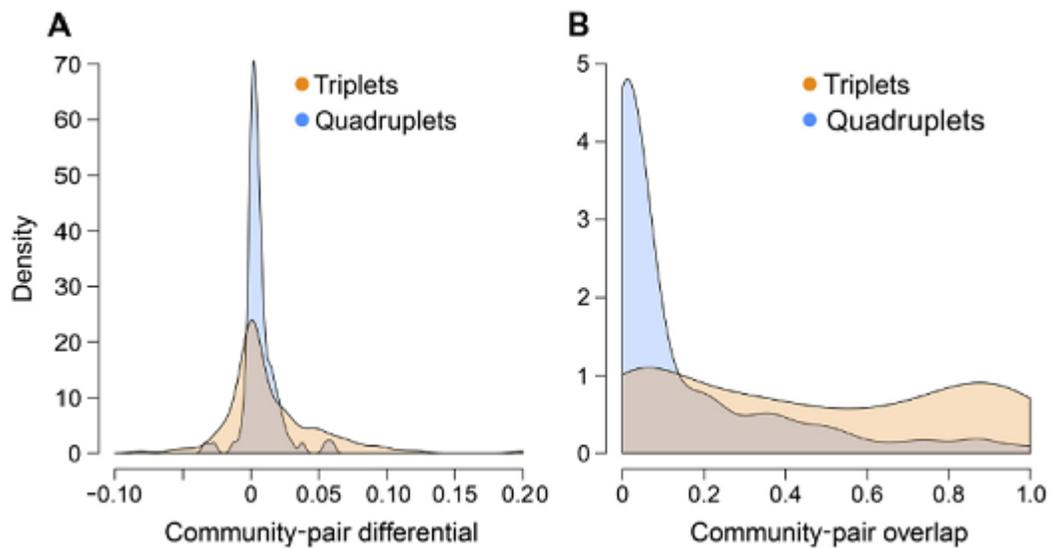


Figura 4.9: Cuantificación de las fuentes de coexistencia de multiespecies en ensamblajes anuales de plantas. Coeficientes de competencia ajustados obtenido en un sistema de planta anual ([14,17]), los paneles A y B muestran el diferencial de los pares comunitarios (Δ) y la superposición de los pares comunitarios (ω), respectivamente. Los valores positivos de Δ indican que el dominio de factibilidad para la comunidad (D_F) es mayor que el dominio de factibilidad de la coexistencia en parejas (D_{all}). La superposición de los pares comunitarios evalúa el grado en que las condiciones para la convivencia en parejas son las mismas que las requeridas para la convivencia de todas las especies en la comunidad. Cuanto más pequeño es el valor de ω , más difiere el dominio de factibilidad de la comunidad del dominio de factibilidad que permite la coexistencia por pares. Esta figura aparece en [36].

por parejas se convierten en indicadores menos fiables de la coexistencia de especies con el aumento de la riqueza de especies.

Bibliografía

- [1] F. Albrecht, H.Gatzke, A. Haddad and N.Wax. The dynamics of two interacting populations, *J. Math. Anal. Appl.* **46** (1974) 658-670.
- [2] F. Albrecht, H.Gatzke, A. Haddad and N.Wax. On the control of certain interacting populations, *J. Math. Anal. Appl.* **53** (1976) 578-603.
- [3] Araki and B. Kondo, Stability and transient behavior of composite nonlinear system , *IEEE Trans. Automatic Control* **AC-17** (1972) 537-541.
- [4] Berman and R. J. Plemmons, *Nonnegative Matrices in the Applied Mathematical Sciences* (Academic Press, New York, 1979).
- [5] Case, T. J. 2000. *An illustrate Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- [6] Chesson, P. 2000. MacArthur's consumer-resource model. *Theoretical Population Biology* 37:26-38.
- [7] R. W. Cottle and G. B. Dantzig, *Linear Algebra and Appl.* **1**(1968), 103-125
- [8] G. B. Dantzig y R. W. Cottle, en *Nonlinear Programming* (J. Abadie, ed.), Noth-Holland, Amsterdam, 1967, pp. 55-73.
- [9] G. B. Dantzig, *Linear Programming and Extensions*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1963.
- [10] W. Hahn, *Stability of Motion* (Springer, Berlin-Heidelberg-New York, 1967).
- [11] D. Gale, Private communication.
- [12] D. Gale, *The Theory of Linear Economic Models*, McGraw-Hill, New York, 1960.
- [13] D. Gale and H. Nikaido, *Math. Ann.* **159**(1965), 1657-1662.
- [14] Godoy, O., N. J. B. Kraft, and J. M. Levine. 2014. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. *Ecology Letters* 17:836-844.
- [15] B. S. Goh, Sector stability of complex ecosystem model, *Math. Biol.* **45** (1983) 295-309.

-
- [16] B. S. Goh. *Management and Analysis of Biological Populations* (Elsevier, Oxford-Amsterdam-New York, 1980).
- [17] Kraft, N. J. B., O. Godoy, and J. M. Levine. 2015. *Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:797-802.
- [18] H. W. Kuhn , *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, **47**(1961), 1657-1662.
- [19] J. P. LaSalle, Some extensions of Liapunov's second method, *IRE Trans. Circuit Theory* 7 (1960) 520-527.
- [20] C. E. Lemke, *Management Sci.* **11**(1965), 681-689.
- [21] C. E. Lemke, RPI *Math. Report* No. **76**, Rensselaer Polytechnic Institute, Troy, New York, 1967.
- [22] Logofet, D. O. 1993. *Matrices and Graphs: Stability Problems in Mathematical Ecology*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- [23] Logofet, D. O. 2005. Stronger-than-Lyapunov notions of matrix stability, or how flowers help solve problems in mathematical ecology. *Linear Algebra and its Applications* 398:75-100.
- [24] Lokta, A. J. 1932. The growth of mixed populations: two species competing for a common food. *Journal of Washington Academy of Sciences* 21:461-469.
- [25] O. L. Mangasarian, *SIAM J. Appl. Math.* **12**(1964), 778-780.
- [26] K. G. Murty, *On the Number of solutions to the complementarity and Spanning Properties of Complementary Cones*, *Linear Algebra and its applications* , The University of Michigan, Ann Arbor, Michigan. **5**, 65-108 (1972).
- [27] K. G. Murty, "On the Number of Solutions to the Complementary Quadratic Programming Problem, 68-17, *Operations Research Center*, University of California, Berkeley, California, June 1968.
- [28] H. Nikaido, *Convex Structure and Economic Theory* (Academic Press, New York-London, 1968).
- [29] W. C. Rheinboldt. On M-functions and their application nonlinear Gauss-Seidel iterations and net work flows, *J. Math. Anal. Appl.* **32** (1970) 274-307.
- [30] Rohr, R. P., S. Saavedra, and J. Bascompte. 2014. *On the structural stability of mutualistic systems*. *Science* 345:1253-1257.
- [31] Rohr, R. P., S. Saavedra, G. Peralta, C. M. Frost, L.-F. Bersier, J. Bascompte, and J. M. Tylianakis. 2016. Persist or produce a community trade-off tuned by species evenness. *American Naturalist* 188:411-422.

- [32] H. E. Scarf, "Equilibrium Points of Two Person Games and the Brouwer Fixed Point Theorem" (CF-51124), y "The Approximation of Fixed Points of a Continuous Map" (CF 216, Noviembre 1966), Cowles Foundation Discussion Papers. Also *SIAM J. Appl. Math.* **15**(1967), 1328-1343.
- [33] , S., R. P. Rohr, L. J. Gilarranz, and J. Bascompte 2014. How structurally stable are global socioeconomic systems? *Journal of the Royal Society, Interface* 11:20140693.
- [34] Saavedra, S., R. P. Rohr, M. A. Fortuna, N. Selva, and J. Bascompte. 2016a. Seasonal species interactions minimize the impact of species turnover on the likelihood of community persistence. *Ecology* 94:865-873.
- [35] Saavedra, S., R. P. Rohr, and J. Bascompte. 2016b. Nested species interactions promote feasibility over stability during the assembly of a pollinator community. *Ecology and Evolution* 97:865-887
- [36] S. Saavedra, R. P. Rohr, J. Bascompte, O. Godoy, N. J. B. Kraft, J. M. Levine. *A structural approach for understanding multispecies coexistence*. *Ecological Monographs*, 87(3), 2017, pp. 470-486.
- [37] P. Schuster, K. Sigmund y R. Wolf, Dynamical systems under constant organization. Part 3: Cooperative and competitive behavior of hypercycles, *J. Diff. Equations* **32** (1979a) 357-368.
- [38] Svirezhev, Y. M. and D. O. Logofet. 1983. *Stability of Biological Communities*. Mir Publishers, Moscow.
- [39] A. W. Singleton, *Proc. London Math. Soc.* **16**(1966), 519-536.
- [40] Takeuchi, Y. 1996. *Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems*. World Scientific, Singapore.
- [41] Y. Takeuchi and N. Adachi, The existence of globally stable equilibria of ecosystems of the generalized Volterra type, *J. Math. Biol.* **10** (1980) 401-415.
- [42] A. Tamir, Minimality and complementarity properties associated with Z-functions and M-functions, *Math. Program.* **7** (1974) 17-31.
- [43] Vandermeer, J. H. 1970. The community matrix and the number of species in a community. *American Naturalist* 104:73-83.
- [44] Volterra, V. 1931. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars, Paris, France.

Nota 4.8.1. Hemos usado principalmente [40], [36] y [26]. Además, se mencionan referencias que hemos incluido por completitud.