



Trabajo Fin de Máster

**Estabilidad estructural y efectos
indirectos en Ecología
Matemática**

José David Gutiérrez de Alba



Estabilidad estructural y efectos indirectos en Ecología Matemática

José David Gutiérrez de Alba

Memoria presentada como parte de los requisitos para la obtención del título de Máster Universitario en Matemáticas por la Universidad de Sevilla.

Tutorizada por
Prof. José Antonio Langa Rosado
Prof. Antonio Suárez Fernández

Junio 2022

*“Para ver un mundo en un grano de arena
y un paraíso en una flor silvestre,
Sostén el infinito en la palma de la mano
y la eternidad en una hora”.*

- William Blake.

Agradecimientos

Quisiera dedicar este trabajo a mis seres queridos por su apoyo incondicional durante todos mis años de estudio. En especial a mis tutores José Antonio Langa y Antonio Suárez por su paciencia y dedicación.

Gracias de corazón.

Este estudio ha sido respaldado por los proyectos US-1254251 y US-1381261 del Programa Operativo FEDER 2014-2020 y por la Consejería de Economía y Conocimiento de la Junta de Andalucía.

Abstract

In population dynamics, structural stability measures the ability of an ecosystem to maintain biodiversity under perturbations of the model. In this work, we prove new properties about this type of stability when the perturbations are given in the intrinsic growth rate of species, showing that it strongly depends on the coefficients of the community matrix. However, it is known that coefficients that only consider physical interactions between species do not provide an adequate description of the relationships between them. We propose a new Lotka-Volterra model that includes indirect interactions between species. After analyzing the existence of feasible stationary points, we perform a series of simulations to compare the structural stability of both models. The results show that our model with indirect effects is more structurally stable than the original one that only includes direct interactions, suggesting that cooperation and competition might play a different role in structural stability than expected.

Resumen

En dinámica de poblaciones, la estabilidad estructural mide la capacidad de un ecosistema para mantener la biodiversidad bajo perturbaciones en el modelo. En este trabajo probamos nuevas propiedades sobre este tipo de estabilidad cuando las perturbaciones se dan en el crecimiento intrínscico de las especies, demostrando que depende fuertemente de los coeficientes de la matriz de comunidad. Sin embargo, es sabido que los coeficientes que solo consideran interacciones físicas entre especies no proporcionan una descripción adecuada de las relaciones entre ellas. Por ello proponemos un nuevo modelo de Lotka-Volterra que incluye interacciones indirectas entre especies. Tras analizar la existencia de puntos estacionarios factibles, realizamos una serie de simulaciones para comparar la estabilidad estructural de ambos modelos. Los resultados muestran que nuestro modelo con efectos indirectos es estructuralmente más estable que el original que solo incluye interacciones directas, lo que sugiere que la cooperación y la competición podrían desempeñar un papel diferente al esperado en la estabilidad estructural.

Índice general

1. Introducción	9
2. Modelo de Lotka-Volterra	21
2.1. Descripción del modelo de Lotka-Volterra	21
2.2. Red de un ecosistema	24
2.3. Introducción al Problema de Complementariedad Lineal	26
2.4. Estabilidad global en el modelo L-V	30
3. Estabilidad estructural	35
3.1. Definiciones previas	36
3.2. Resultados Teóricos	37
3.2.1. Volumen del cono	37
3.2.2. Simetrías e invarianza	48
3.2.3. Aproximación por productos escalares	52
3.2.4. Dependencia de la suma de coeficientes	55
3.3. Resultados experimentales	61
4. Efectos indirectos	69
4.1. Efectos indirectos clásicos: matriz de efectos totales	69
4.2. Modelo de efectos indirectos	72
4.3. Comparación de la estabilidad estructural	77
5. Conclusiones y problemas abiertos	83
Bibliografía	85

Capítulo 1

Introducción

La dinámica de poblaciones es una de las áreas fundamentales de la Ecología, siendo el soporte para el análisis de ecosistemas complejos. Mediante modelos matemáticos sencillos, es posible estudiar la evolución temporal de las densidades de distintas especies en comunidades ecológicas. Así, utilizando conceptos de sistemas dinámicos podemos responder a cuestiones de gran importancia que conciernen a la ecología, como el estudio de la biodiversidad en comunidades o su resiliencia ante perturbaciones en el medio ambiente.

En este trabajo estudiaremos la dinámica de comunidades ecológicas a través del modelo de Lotka-Volterra. Propuesto inicialmente por Alfred J. Lotka a principios del siglo XX, este modelo consiste en un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales que ha sido ampliamente estudiado en la literatura. Un sistema Lotka-Volterra determinista con N especies viene dado por las ecuaciones

$$\frac{du_i}{dt} = u_i \left(b_i - u_i + \sum_{j=1, j \neq i}^N a_{ij} u_j \right) \quad i = 1, \dots, N \quad (1.1)$$

donde N es el número de especies en el ecosistema, $u_i(t)$ es el número de individuos de la especie i en el tiempo t , b_i es la tasa de crecimiento intrínseco y a_{ij} son parámetros que describen las interacciones de la especie i con el resto. También podemos expresar este sistema en forma matricial como

$$\begin{cases} u' = u (b + Au), \\ u(0) = u_0. \end{cases} \quad (1.2)$$

Al vector $b \in \mathbb{R}^N$ se le denomina vector de crecimiento intrínseco, y a la matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, matriz de comunidad.

Según las interacciones entre especies, consideraremos cuatro tipos de sistemas Lotka-Volterra:

- **Sistemas competitivos.** En estos ecosistemas las especies están compitiendo entre sí por distintos recursos del medio (comida, refugio, etc.). En el modelo de Lotka-Volterra competitivo todas las entradas de la matriz de comunidad son no-positvas, es decir,

$$\frac{du_i}{dt} = u_i \left(b_i - u_i - \sum_{j=1, j \neq i}^N \beta_{ij} u_j \right) \quad i = 1, \dots, N$$

siendo $\beta_{ij} \geq 0$ la tasa de competición entre especies.

- **Redes tróficas.** En las redes tróficas las especies están divididas en depredadores y presas, siendo las presas el alimento de los depredadores. De manera más general podemos decir que los depredadores se benefician de las presas mientras que las presas son perjudicadas por los depredadores. De esta forma, podemos incluir en las redes tróficas a los sistemas hospedador-parásito, en los cuales el hospedador juega el papel de presa y el parásito el papel de depredador. Un sistema de red trófica es de la forma

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(b_{p_i} - u_i - \sum_{j=1}^D \beta_{p_{ij}} v_j \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dv_i}{dt} = v_i \left(b_{d_i} - v_i - \sum_{j=1, j \neq i}^D \beta_{d_{ij}} v_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{d_{ik}} u_k \right) & i = 1, \dots, D \end{cases}$$

donde u_i y v_i son las poblaciones de presas y depredadores respectivamente, P es el número de presas, D es el número de depredadores, $\beta_{p_{ij}} \geq 0$ es la tasa a la que la especie i es cazada por la j , $\gamma_{d_{ij}} \geq 0$ es la tasa de caza del depredador i sobre la presa j y $\beta_{d_{ij}} \geq 0$ es la competición entre depredadores que comparten una presa en común.

- **Sistemas mixtos.** Llamamos comunidades mixtas a aquellas en las que las especies interactúan entre sí sin ningún patrón específico, es decir, una especie i puede cooperar, parasitar, competir, etc., arbitrariamente con una especie j . Esto se traduce en que los coeficientes de la matriz de comunidad pueden ser positivos, negativos o cero, y por tanto solo podemos asegurar que $a_{ij} \in \mathbb{R}$. Este modelo de Lotka-Volterra es el más general, englobando cualquier tipo de ecosistema.
- **Sistemas mutualistas.** En éstos las especies se dividen en dos grupos, generalmente plantas y animales, existiendo cooperación entre miembros de

distinto grupo. Como las especies de un mismo grupo están compitiendo por el beneficio aportado por las especies del otro grupo, tenemos que el sistema mutualista es de la forma

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(b_{p_i} - u_i - \sum_{j=1, j \neq i}^P \beta_{p_{ij}} u_j + \sum_{k=1}^Q \gamma_{p_{ik}} v_k \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dv_i}{dt} = v_i \left(b_{a_i} - v_i - \sum_{j=1, j \neq i}^Q \beta_{a_{ij}} v_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} u_k \right) & i = 1, \dots, Q \end{cases}$$

donde P y Q son el número de especies plantas y animales respectivamente, u_i es el número de individuos de cada planta, v_i es el número de individuos de cada animal, $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \geq 0$ las tasas de competencia de cada grupo; y $\gamma_{p_{ik}}, \gamma_{a_{ik}} \geq 0$ la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de cada grupo.

Este trabajo está dividido en cuatro capítulos, los cuales tratan respectivamente los siguientes aspectos:

1. Modelo de Lotka-Volterra.
2. Estabilidad estructural.
3. Efectos indirectos.
4. Conclusiones y problemas abiertos.

A continuación ofrecemos una recopilación de las definiciones y resultados más importantes de esta memoria.

Capítulo 2

En este capítulo explicamos las características fundamentales del modelo de Lotka-Volterra. Un concepto con el que trabajamos bastante en el transcurso de la memoria es el de red ecológica. Una red ecológica es una representación de las interacciones en ecosistemas, de manera que una especie se ve conectada a otra cuando existe una interacción entre éstas. Estas conexiones se representan mediante grafos:

Definición 1.1. Sea $N \in \mathbb{N}$. Un grafo no dirigido G es un par $G = (V, E)$, donde $V = \{1, \dots, N\}$ se denomina conjunto de vértices y $E \subseteq V \times V$ es el conjunto de aristas, cumpliendo que $(u, v) \in E$ si y solo si $(v, u) \in E$. Además, llamaremos grado del vértice i , denotado por δ_i , al número de aristas que inciden en i , es decir

$$\delta_i = |\{v \in V : (v, i) \in E\}|$$

Considerando que dos especies se relacionan cuando el coeficiente correspondiente en la matriz de interacciones es distinto de 0, podemos dar la siguiente definición de red de un ecosistema:

Definición 1.2. Sean $A = (a_{ij}) \in \mathbb{R}^{N \times N}$ y $b \in \mathbb{R}^N$ y consideramos el sistema de Lotka-Volterra dado por $u' = u(b + Au)$. Definimos la red del ecosistema como el grafo $G = (V, E)$ siendo:

1. $V = \{1 \dots N\}$,
2. $E = \{(i, j) \subseteq V \times V : a_{ij} \neq 0\}$.

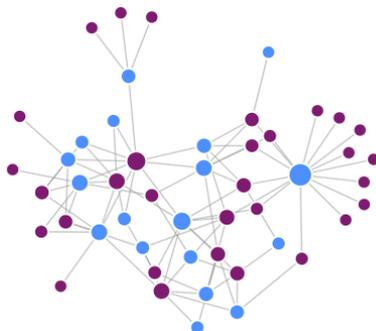


Figura 1.1: Grafo de un ecosistema. Los nodos representan las especies y las aristas las interacciones entre éstas.

En las redes reales podemos observar patrones en las interacciones entre especies que dotan al grafo de estructuras características, conocidas como anidamiento y modularidad:

Definición 1.3. Sea $G = (V, E)$ un grafo no dirigido con N vértices, y denotemos por n_{ij} al número de vecinos comunes entre los nodos i y j . Definimos el valor de anidamiento de G como:

$$\mathcal{N}(G) = \frac{\sum_{i < j} n_{ij}}{\sum_{i < j} \min(\delta_i, \delta_j)} \in [0, 1] \quad (1.3)$$

Definición 1.4. Sean $G = (V, E)$ un grafo no dirigido con vértices divididos en comunidades, y $A = (a_{ij})$ la matriz de adyacencia de G . Definimos el valor de modularidad de G como:

$$\mathcal{M}(G) = \frac{1}{2|E|} \sum_{i,j} \left(a_{ij} - \frac{\delta_i \delta_j}{2|E|} \right) \Delta_{ij} \in \left[-\frac{1}{2}, 1 \right] \quad (1.4)$$

siendo $\Delta_{ij} = 1$ si i y j pertenecen a la misma comunidad y $\Delta_{ij} = 0$ en caso contrario.

En esencia, el anidamiento mide la organización de los nodos de forma que los que tengan menor grado solo se conecten con los que tengan mayor grado, mientras que la modularidad mide la organización de nodos en comunidades aisladas.

También estudiaremos la estabilidad global del modelo Lotka-Volterra. La Teoría de Complementariedad Lineal nos permite encontrar puntos de equilibrio globalmente estables y no negativos del sistema [17].

Definición 1.5. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$. Decimos que A es Lyapunov-estable, $A \in S_w$, si existe una matriz diagonal positiva W tal que la matriz simétrica $WA + A^T W$ es definida negativa.

Teorema 1.6. Si $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, entonces A es de clase S_w si una de las siguientes condiciones se satisface:

1. A es una matriz diagonal dominante negativa.
2. A es definida negativa.

Definición 1.7. Dada una matriz $M \in \mathbb{R}^{N \times N}$, y denotando por $M_{.j}$ a la columna j -ésima de M , definimos el j -ésimo par complementario de vectores columna de M como el par $\{I_{.j}, -M_{.j}\}$, siendo I la identidad de tamaño $N \times N$.

Por otro lado, definimos el conjunto complementario de vectores como un conjunto ordenado de vectores columna $(\mathcal{M}_{.1}, \dots, \mathcal{M}_{.N})$, donde $\mathcal{M}_{.j}$ es una elección del j -ésimo par complementario de vectores columna de M .

Definición 1.8. Dada una matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, definimos el cono generado por A al conjunto

$$\text{pos}(A) = \{q \in \mathbb{R}^N : q = Av \text{ para algún } v \in \mathbb{R}_+^N\}.$$

Análogamente, si $M \in \mathbb{R}^{N \times N}$ y $(\mathcal{M}_{.1}, \dots, \mathcal{M}_{.N})$ un conjunto complementario de vectores, el cono

$$\text{pos}(\mathcal{M}_{.1}, \dots, \mathcal{M}_{.N}) = \{y : y = \alpha_1 \mathcal{M}_{.1} + \dots + \alpha_N \mathcal{M}_{.N}; \alpha_i \geq 0, i = 1, \dots, N\}$$

es conocido como un cono complementario de la clase de conos complementarios $\mathcal{C}(M)$ correspondientes a la matriz M .

El siguiente teorema puede encontrarse en [17], y nos indica la relación existente entre el LCP y el sistema de Lotka-Volterra

Teorema 1.9. Dado un sistema Lotka-Volterra $u' = u(b + Au)$, tenemos que si $b \in \text{pos}(-A)$ entonces existe un punto estacionario con todas las componentes estrictamente positivas. Por otro lado, si b pertenece a una elección de conos complementarios de A , $(\mathcal{M}_{.1}, \dots, \mathcal{M}_{.N})$, entonces existe un punto estacionario no negativo, cumpliendo que $u_i^* = 0$ si y solo si $\mathcal{M}_{.i} = I_{.i}$.

Corolario 1.10. *Si $A \in S_w$, entonces el sistema (L-V) y cada uno de sus subsistemas tienen un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^N$.*

Recordemos que, debido al carácter biológico del modelo, sólo nos interesan las soluciones estacionarias no negativas. Además, la estabilidad global junto con la positividad de los equilibrios adquiere un significado especial en el modelo de Lotka-Volterra, el cual recogemos en la siguiente definición.

Definición 1.11. *Sea $u^* = (u_1^*, \dots, u_N^*)$ un punto estacionario de (1.2). Diremos que u^* es factible si u^* es globalmente estable en \mathbb{R}_+^N y además $u_i^* \geq 0 \quad \forall i = 1, \dots, N$. Llamaremos biodiversidad del ecosistema al número de componentes positivas de u^* .*

Capítulo 3

En dinámica de poblaciones, la estabilidad de Lyapunov no es suficiente para estudiar el comportamiento del sistema ante perturbaciones. Cambios en las precipitaciones o en la temperatura pueden afectar a la tasa de crecimiento de las especies. Por tanto las perturbaciones no solo se dan en el equilibrio, también pueden darse en los parámetros de las ecuaciones [48]. La alternativa planteada en ecología es la estabilidad estructural, mide el conjunto de vectores de crecimiento intrínseco para los cuales el sistema es Lyapunov-estable.

Uno de los objetivos principales de esta memoria es profundizar en las propiedades de la estabilidad estructural. Dada la simetría del cono de A , la estabilidad estructural se define como la porción de bola unidad que ocupa $\text{pos}(-A)$, es decir,

Definición 1.12. *Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible, μ la medida de Lebesgue N -dimensional, y denotemos por $B(0, 1)$ a la bola de centro 0 y radio 1 en \mathbb{R}^N . Definimos el volumen del cono de A como*

$$\mathcal{V}(A) = \frac{\mu(\text{pos}(-A) \cap B(0, 1)^N)}{\mu(B(0, 1))}. \quad (1.5)$$

A veces nos referiremos al volumen del cono de A simplemente como el volumen de A .

También podemos calcular el volumen del cono de una matriz mediante las siguientes fórmulas, lo cual facilita el desarrollo de resultados teóricos.

Teorema 1.13. *Sea $f \in L^1(\mathbb{R}^N)$ radialmente simétrica sobre el origen, es decir, existe una función $\tilde{f} : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ tal que $f(x) = \tilde{f}(\|x\|)$ para todo $x \in \mathbb{R}^N$, y sea*

$A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible. Supongamos además que $f \geq 0$ y $f > 0$ en un conjunto de medida no nula. Entonces podemos definir el volumen de A como

$$\mathcal{V}(A) = \frac{\int_{\text{pos}(-A)} f(x) dx}{\int_{\mathbb{R}^N} f(x) dx}. \quad (1.6)$$

Proposición 1.14. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible. El volumen del cono de A viene dado por:

$$\mathcal{V}(A) = \frac{|\det(A)| (N-2)!!}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \int_0^{\pi/2} \dots \int_0^{\pi/2} \frac{\prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i)}{\|A \Phi\|^N} d\phi_1 \dots d\phi_{N-1}. \quad (1.7)$$

siendo $\Phi : \mathbb{R}^{N-1} \rightarrow \mathbb{R}^N$ tal que

$$\begin{aligned} \Phi_1 &= \cos \phi_1, \\ \Phi_i &= \left(\prod_{k=1}^{i-1} \sin \phi_k \right) \cos \phi_i \quad \forall i = 2, \dots, N-1, \\ \Phi_N &= \prod_{k=1}^{N-1} \sin \phi_k. \end{aligned}$$

A continuación presentamos algunos resultados nuevos sobre estabilidad estructural, los cuales han sido demostrados en este trabajo. El primero de ellos nos da cotas óptimas del volumen de una matriz

Corolario 1.15. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible con $A = P - I$, siendo P una matriz de diagonal nula. Si $\|P\|_2 < 1$ entonces

$$\frac{|\det(A)|}{(1 + \|P\|_2)^{N2^N}} \leq \mathcal{V}(A) \leq \frac{|\det(A)|}{(1 - \|P\|_2)^{N2^N}}.$$

Esto prueba que la estabilidad estructural es pequeña cuando el número de especies es grande. Por otro lado, hemos estudiado las transformaciones que dejan invariante a la estabilidad estructural.

Proposición 1.16. Sea $\mathcal{V} : \text{GL}_N(\mathbb{R}) \rightarrow \mathbb{R}$ la aplicación definida anteriormente. Se tiene:

1. Si P es una matriz de permutación, entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(PA)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante por permutaciones de filas.
2. Si Q es una matriz de permutación, entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(AQ)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante por permutaciones de columnas.

3. Si D es una matriz diagonal positiva, entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(AD)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante al multiplicar cada columna por un escalar positivo.
4. Si U es una matriz unitaria ($U^T = U^{-1}$), entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(UA)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante ante transformaciones ortogonales de sus columnas.

Por último, el siguiente resultado nos dice que la estabilidad estructural puede aproximarse por la suma de coeficientes de la matriz de comunidad.

Teorema 1.17. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ como en la diagonal dominante negativa con diagonal -1 , y supongamos que existe $r > 0$ tal que

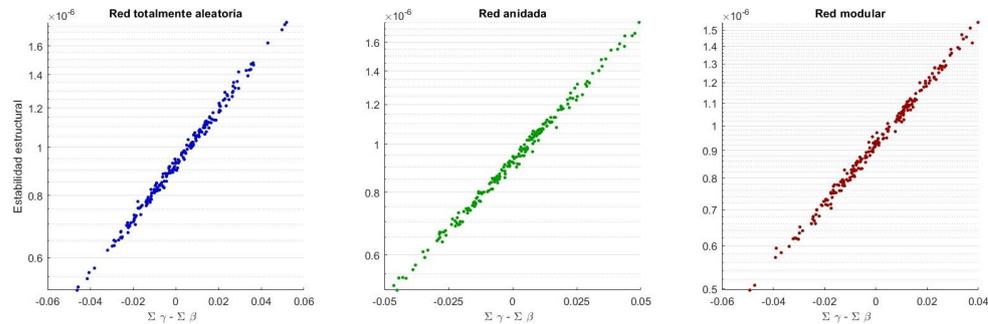
$$|p_{ij}| < \frac{r}{N-1}$$

para todo i, j . Entonces existe un entorno de la identidad, $\mathcal{E}(-I)$, y $N_0 \in \mathbb{N}$, tal que si $A \in \mathcal{E}(-I)$ y $N > N_0$ se tiene que existen constantes positivas $\xi, \kappa > 0$ tales que

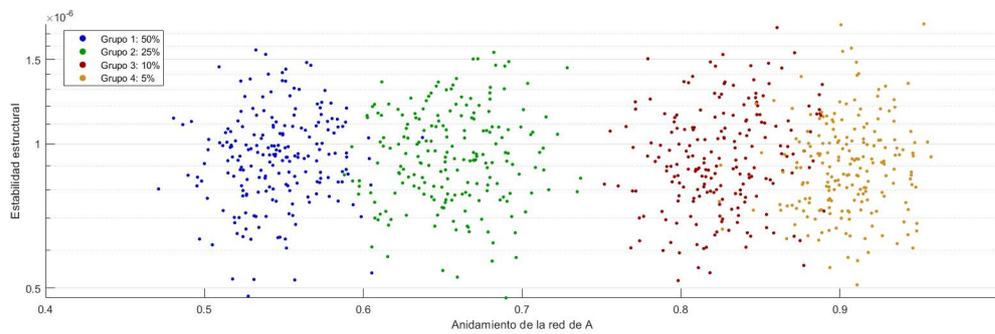
$$\mathcal{V}(A) \simeq \xi + \kappa \sum_{i \neq j} a_{ij}. \quad (1.8)$$

Es decir, el volumen de A está directamente correlado con la suma de sus coeficientes.

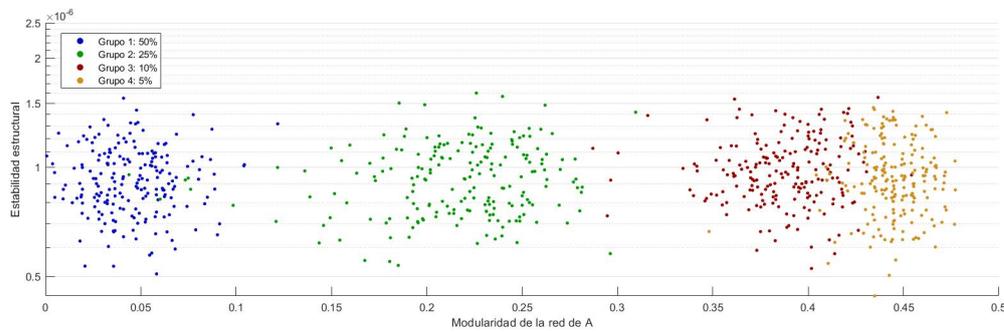
También hemos realizado una serie de experimentos mediante simulaciones con el objetivo de estudiar la dependencia de la estabilidad estructural de características de la matriz de comunidad. En un primer experimento, hemos generado matrices aleatoriamente con distintas configuraciones de red, y hemos representado su estabilidad estructural respecto a la suma de sus coeficientes (Fig. 1.2.a). Los resultados muestran que la correlación a nivel local que probamos anteriormente se extiende de manera global a todas las matrices de comunidad, indicando que la cooperación estabiliza a los sistemas, mientras que la competición los perjudica. Por otro lado, también hemos comparado la estabilidad estructural con los valores de anidamiento y modularidad de redes definidas por matrices de comunidad (Fig. 1.2.b y 1.2.c), obteniendo que estas medidas apenas influyen en la estabilidad.



(a) Comparación de la estabilidad estructural con la suma de coeficientes.



(b) Comparación de la estabilidad estructural con el valor de anidamiento.



(c) Comparación de la estabilidad estructural con el valor de modularidad.

Figura 1.2: Estudio de la dependencia de la estabilidad estructural respecto distintas medidas de la matriz de comunidad en sistemas mixtos.

Capítulo 4

Los efectos directos comprenden todas las interacciones que provienen de la interacción física entre las especies [58]. En contraste, los efectos indirectos pueden

definirse como el impacto de un organismo sobre otro, mediado o transmitido por un tercero (fig. 4.1). El objetivo de este capítulo es construir un modelo de Lotka-Volterra que incluya los efectos indirectos entre especies, el cual será obtenido a través de la modificación de coeficientes en la matriz de comunidad. Utilizando el producto de coeficientes que aparecen en los caminos que conectan las especies en la red, logramos el siguiente modelo de efectos indirectos:

Definición 1.18. Sea $\tau > 0$ y consideramos el sistema de Lotka-Volterra $u' = u(b + Au)$ siendo A una matriz de la forma

$$A = \begin{pmatrix} -1 & & a_{ij} \\ & \ddots & \\ a_{ij} & & -1 \end{pmatrix}. \quad (1.9)$$

Definimos el modelo de Lotka-Volterra con efectos indirectos, o simplemente modelo de efectos indirectos, como el s.d.o:

$$(LVI)_\tau \begin{cases} u' = u(b + \tilde{A}u), \\ \tilde{A} = A + \tau \sum_{n=2}^{\infty} (I + A)^n, \end{cases} \quad (1.10)$$

siempre que exista la serie. La matriz \tilde{A} modela los efectos totales entre especies. Por analogía, llamaremos modelo de efectos directos al modelo de Lotka-Volterra usual.

Además, los siguientes resultados garantizan la existencia de \tilde{A} , así como un punto estacionario globalmente estable y no negativo en el modelo de efectos indirectos.

Proposición 1.19. Si A es una matriz diagonal dominante como en (1.9), entonces

$$\tilde{A} = A + \tau \sum_{n=2}^{\infty} (I + A)^n$$

está bien definida para todo $\tau > 0$.

Proposición 1.20. Sea A una matriz diagonal dominante negativa. Entonces existe $\epsilon > 0$ tal que si $\tau < \epsilon$ entonces \tilde{A} también es diagonal dominante negativa.

Mediante un procedimiento similar al del Capítulo 3, hemos comparado experimentalmente la estabilidad estructural entre los modelos de efectos directos e indirectos (Fig. 1.3). Los resultados muestran que nuestro modelo de efectos

indirectos posee una mayor estabilidad estructural que el de efectos directos, siendo mayor esta diferencia cuanto mayor sean los niveles de cooperación y competición.

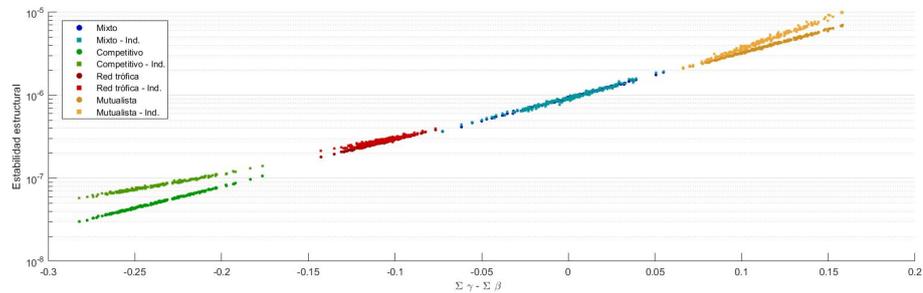


Figura 1.3: Comparación de la estabilidad estructural entre los modelos de efectos directos e indirectos en redes aleatorias con $\tau = 1$.

Capítulo 5

En este último capítulo hacemos un recorrido por toda la memoria, resumiendo los resultados y conclusiones más importantes de ésta. Además, exponemos los principales problemas abiertos que deja este trabajo.

En este trabajo se incluyen resultados completamente originales relacionados con la estabilidad estructural y los efectos indirectos, los cuales han sido motivados tanto desde la matemática como desde la ecología. Además, estos resultados han sido presentados en el congreso Young Researchers Workshop on Probability and PDEs en Granada (mayo, 2022), y han sido aceptados para la futura presentación en el XXVII Congreso de Ecuaciones Diferenciales y Aplicaciones - XVII Congreso de Matemática Aplicada en Zaragoza (julio, 2022).

Por otro lado, hemos desarrollado un laboratorio virtual de sistemas en Matlab para hacer las simulaciones de este trabajo. Este programa permite comparar la estabilidad estructural de sistemas Lotka-Volterra en distintos tipos de comunidades generando matrices aleatorias según los parámetros indicados.

Por último, tenemos como objetivo elaborar un trabajo científico para la publicación de estos resultados, así como continuar la investigación en los problemas abiertos que plantea esta memoria.

Capítulo 2

Modelo de Lotka-Volterra

En este capítulo se describen los resultados elementales de ecuaciones diferenciales necesarios para estudiar el modelo de Lotka-Volterra, sobre el cuál explicaremos en detalle sus características. Además estudiaremos la existencia de equilibrios positivos y globalmente estables en el modelo a través de la Teoría de Complementariedad Lineal.

2.1. Descripción del modelo de Lotka-Volterra

El modelo de Lotka-Volterra es un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales que se utiliza para describir la dinámica de ecosistemas [17]. La abundancia de cada especie cambia a lo largo del tiempo conforme al conjunto de ecuaciones:

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(b_i + \sum_{j=1}^N a_{ij} u_j \right) & i = 1 \dots N, \\ u_i(0) = u_{0i} \end{cases} \quad (2.1)$$

donde $u_i(t)$ es el número de individuos de la especie i en el tiempo t , N es el número de especies en el ecosistema y b_i, a_{ij} son parámetros que describen las interacciones entre las especies. Haciendo un cambio de variable, podemos tomar siempre $a_{ii} = -1$. También se puede expresar matricialmente este sistema como:

$$\begin{cases} u' = u (b + Au), \\ u(0) = u_0. \end{cases} \quad (2.2)$$

Al vector $b \in \mathbb{R}^N$ se le denomina vector de crecimiento intrínseco, y a la matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, matriz de comunidad o del ecosistema.

Los coeficientes de la matriz de comunidad se construyen a partir de las interacciones entre especies del ecosistema. Si la especie i se ve perjudicada por la presencia de la especie j , entonces el signo de a_{ij} es negativo. Por el contrario, si la especie i se beneficia de la especie j , el coeficiente a_{ij} es positivo. En general, en los ecosistemas las especies se dividen en grupos que comparten un mismo tipo de interacción. Por ejemplo, en los sistemas de plantas-dispersores de semilla las especies se dividen en plantas y animales, existiendo relaciones de cooperación entre ambos grupos. Esto hace que los sistemas de Lotka-Volterra se puedan clasificar en distintos tipos, según las interacciones de las especies que lo compongan. Además, la división en grupos de especies con el mismo tipo de interacción hace que, en general, podamos considerar la matriz de comunidad como una matriz por bloques, siendo representadas en cada bloque las interacciones entre grupos. En este trabajo vamos a considerar cuatro tipos de modelos de Lotka-Volterra, los cuales modelan la mayoría de ecosistemas reales: competitivos, redes tróficas, mixtos y mutualistas.

Sistemas competitivos

En estos ecosistemas las especies están compitiendo entre sí por distintos recursos del medio (comida, refugio, etc.). En el modelo de Lotka-Volterra competitivo todas las entradas de la matriz de comunidad son no-positvas, es decir,

$$a_{ij} \leq 0 \quad \forall i, j$$

Cuando $a_{ij} = 0$ entonces las especies i y j no están compitiendo por ningún recurso, mientras que si $a_{ij} < 0$ entonces existe al menos un recurso por el cual las especies i y j compiten. Ejemplos de estos sistemas son comunidades de plancton o comunidades de plantas que compiten por nutrientes en el medio.

Redes tróficas

En las redes tróficas las especies están divididas en depredadores y presas, siendo las presas el alimento de los depredadores. De manera más general podemos decir que los depredadores se benefician de las presas mientras que las presas son perjudicadas por los depredadores. De esta forma, podemos incluir en las redes tróficas a los sistemas hospedador-parásito, en los cuales el hospedador juega el papel de presa y el parásito el papel de depredador. La matriz del sistema de Lotka-Volterra queda dividida en cuatro bloques según las interacciones entre depredadores y presas:

$$A = \left(\begin{array}{cccc|cccc} -1 & 0 & \cdots & 0 & -\beta_{p11} & -\beta_{p12} & \cdots & -\beta_{p1D} \\ 0 & -1 & \cdots & 0 & -\beta_{p21} & -\beta_{p22} & \cdots & -\beta_{p2D} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & -1 & -\beta_{pP1} & -\beta_{pP2} & \cdots & -\beta_{pPD} \\ \hline \gamma_{d11} & \gamma_{d12} & \cdots & \gamma_{d1P} & -1 & -\beta_{d12} & \cdots & -\beta_{d1D} \\ \gamma_{d21} & \gamma_{d22} & \cdots & \gamma_{d2P} & -\beta_{d21} & -1 & \cdots & -\beta_{d2D} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{dD1} & \gamma_{dD2} & \cdots & \gamma_{dDP} & -\beta_{dD1} & -\beta_{dD2} & \cdots & -1 \end{array} \right)_{(P+D) \times (P+D)}$$

donde P es el número de presas, D es el número de depredadores, $\beta_{p_{ij}} \geq 0$ es la tasa a la que la especie i es cazada por la j , $\gamma_{d_{ij}} \geq 0$ es la tasa de caza del depredador i sobre la presa j y $\beta_{d_{ij}} \geq 0$ es la competición entre depredadores que comparten una presa en común. Además, asumiremos que:

- No existe canibalismo entre miembros de una misma especie.
- No existe competición entre las presas.

Sistemas mixtos

Llamamos comunidades mixtas a aquellas en las que las especies interactúan entre sí sin ningún patrón específico, es decir, una especie i puede cooperar, parasitar, competir, etc. arbitrariamente con una especie j . Esto se traduce en que los coeficientes de la matriz de comunidad pueden ser positivos, negativos o cero, y por tanto solo podemos asegurar que $a_{ij} \in \mathbb{R}$. Este modelo de Lotka-Volterra es el más general, englobando cualquier tipo de ecosistema. Sin embargo, en la practica se observa que las comunidades presentan una estructura de interacciones muy organizada entre los distintos niveles tróficos del sistema. Por ejemplo, en las redes tróficas no existen presas que se alimenten de depredadores, ni depredadores que cooperen directamente con otros depredadores, en otras palabras, las especies no interactúan arbitrariamente unas con otras. Por tanto, aunque los sistemas mixtos son muy generales, no representan comunidades reales.

Sistemas mutualistas

Por último tenemos las comunidades mutualistas. En éstas las especies se dividen en dos grupos, generalmente plantas y animales, existiendo cooperación entre miembros de distinto grupo. Ejemplos de estos sistemas son comunidades de plantas-polinizadores, plantas-dispersores de semillas, anémonas-peces o plantas-hormigas. Debido a que las especies de un mismo grupo están compitiendo por el

beneficio aportado por las especies del otro grupo, asumiremos que los coeficientes de interacción entre miembros de un grupo son negativas. En este caso la matriz de comunidad también queda dividida en cuatro bloques:

$$A = \left(\begin{array}{cccc|cccc} -1 & -\beta_{p12} & \cdots & -\beta_{p1P} & \gamma_{p11} & \gamma_{p12} & \cdots & \gamma_{p1Q} \\ -\beta_{p21} & -1 & \cdots & -\beta_{p2P} & \gamma_{p21} & \gamma_{p22} & \cdots & \gamma_{p2Q} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_{pP1} & -\beta_{pP2} & \cdots & -1 & \gamma_{pP1} & \gamma_{pP2} & \cdots & \gamma_{pPQ} \\ \hline \gamma_{a11} & \gamma_{a12} & \cdots & \gamma_{a1P} & -1 & -\beta_{a12} & \cdots & -\beta_{a1Q} \\ \gamma_{a21} & \gamma_{a22} & \cdots & \gamma_{a2P} & -\beta_{a21} & -1 & \cdots & -\beta_{a2Q} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{aQ1} & \gamma_{aQ2} & \cdots & \gamma_{aQP} & -\beta_{aQ1} & -\beta_{aQ1} & \cdots & -1 \end{array} \right)_{(P+Q) \times (P+Q)}$$

donde P y Q son el número de especies plantas y animales respectivamente; $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \geq 0$ las tasas de competencia de cada grupo; y $\gamma_{p_{ik}}, \gamma_{a_{ik}} \geq 0$ la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de cada grupo.

2.2. Red de un ecosistema

Una forma de estudiar cómo se relacionan las especies de un ecosistema es a través de las redes ecológicas. Una red ecológica es una representación de las interacciones en un ecosistema, de manera que una especie se ve conectada a otra cuando existe una interacción entre éstas. Una forma de representar estas conexiones es a través de grafos:

Definición 2.2.1. Sea $N \in \mathbb{N}$. Un grafo no dirigido G es un par $G = (V, E)$, donde $V = \{1, \dots, N\}$ se denomina conjunto de vértices y $E \subseteq V \times V$ es el conjunto de aristas, cumpliendo que $(u, v) \in E$ si y solo si $(v, u) \in E$. Además, llamaremos grado del vértice i , denotado por δ_i , al número de aristas que inciden en i , es decir

$$\delta_i = |\{v \in V : (v, i) \in E\}|$$

Considerando que dos especies se relacionan cuando el coeficiente correspondiente en la matriz de interacciones es distinto de 0, podemos dar la siguiente definición de red de un ecosistema:

Definición 2.2.2. Sean $A = (a_{ij}) \in \mathbb{R}^{N \times N}$ y $b \in \mathbb{R}^N$ y consideramos el sistema de Lotka-Volterra dado por $u' = u(b + Au)$. Definimos la red del ecosistema como el grafo $G = (V, E)$ siendo:

1. $V = \{1, \dots, N\}$,

$$2. E = \{(i, j) \subseteq V \times V : a_{ij} \neq 0\}.$$

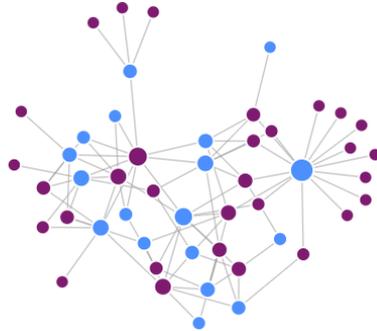


Figura 2.1: Grafo de un ecosistema. Los nodos representan las especies y las aristas las interacciones entre éstas.

En las redes reales podemos observar patrones en las interacciones entre especies que dotan al grafo de una estructura o topología. Las más importantes son el anidamiento y la modularidad. En las redes anidadas las interacciones se organizan de forma que los especialistas (especies con grado bajo) interactúan con subconjuntos de especies con quienes interactúan los generalistas (especies con grado alto). Por otro lado, la modularidad es la tendencia de una red a estar organizada en distintos grupos o módulos, donde las especies dentro de un mismo módulo interactúan con una frecuencia mucho mayor entre ellos que con especies de otros módulos (fig. 2.2).

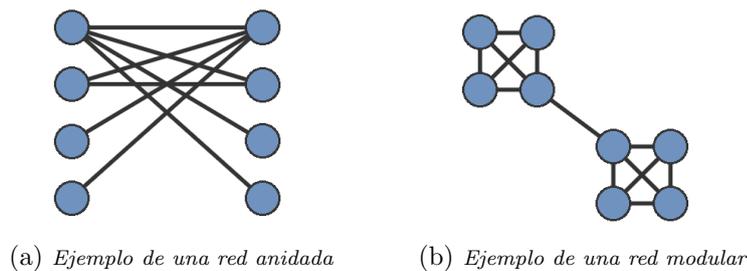


Figura 2.2

Podemos cuantificar el anidamiento y la modularidad en las redes asignando a cada grafo un coeficiente entre 0 y 1 que mida la presencia de estas topologías en la red [4]. Aunque existen diversas formas de medir el anidamiento y modularidad, en este trabajo vamos a utilizar las siguientes cantidades:

Definición 2.2.3. Sea $G = (V, E)$ un grafo no dirigido con N vértices, y denotemos por n_{ij} al número de vecinos comunes entre los nodos i y j . Definimos el valor de anidamiento de G como:

$$\mathcal{N}(G) = \frac{\sum_{i < j} n_{ij}}{\sum_{i < j} \min(\delta_i, \delta_j)} \in [0, 1] \quad (2.3)$$

Definición 2.2.4. Sean $G = (V, E)$ un grafo no dirigido con vértices divididos en comunidades, y $A = (a_{ij})$ la matriz de adyacencia de G . Definimos el valor de modularidad de G como:

$$\mathcal{M}(G) = \frac{1}{2|E|} \sum_{i,j} \left(a_{ij} - \frac{\delta_i \delta_j}{2|E|} \right) \Delta_{ij} \in \left[-\frac{1}{2}, 1 \right] \quad (2.4)$$

siendo $\Delta_{ij} = 1$ si i y j pertenecen a la misma comunidad y $\Delta_{ij} = 0$ en caso contrario. La división en comunidades debe ser tal que se maximice el valor de $\mathcal{M}(G)$.

2.3. Introducción al Problema de Complementariedad Lineal

En esta sección presentaremos algunos resultados de la teoría de complementariedad lineal que usaremos más adelante para probar la estabilidad global de los sistemas Lotka-Volterra. Estos resultados pueden encontrarse en [17, 53, 52]

Definición 2.3.1. Dado un vector $q \in \mathbb{R}^N$ y una matriz $M \in \mathbb{R}^{N \times N}$, el Problema de Complementariedad Lineal, $LCP(q, M)$, consiste en encontrar un par de vectores $(w, z) \in \mathbb{R}^{2N}$, $w = (w_1, \dots, w_N)^T$, $z = (z_1, \dots, z_N)^T$, tal que

$$(LCP) \begin{cases} w = q + Mz, \\ w \geq 0, z \geq 0 \text{ y } w_i z_i = 0 \quad \forall i = 1, \dots, N. \end{cases} \quad (2.5)$$

De esta forma, si una de las variables en el par (w_i, z_i) es positiva, la otra debe ser 0. Además, la solución z verifica $z(q + Mz) = 0$, luego z es un punto estacionario del sistema $u' = u(q + Mu)$.

Definición 2.3.2. Dada una matriz $M \in \mathbb{R}^{N \times N}$, y denotando por $M_{.j}$ a la columna j -ésima de M , definimos el j -ésimo par complementario de vectores columna de M como el par $\{I_{.j}, -M_{.j}\}$, siendo I la identidad de tamaño $N \times N$.

Por otro lado, definimos el conjunto complementario de vectores como un conjunto ordenado de vectores columna $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_N)$, donde $\mathcal{M}_{.j}$ es una elección del j -ésimo par complementario de vectores columna de M .

Definición 2.3.3. Sean $(w, z) \in \mathbb{R}^{2N}$ satisfaciendo (2.5). El par (w_j, z_j) se denomina j -ésimo par complementario de variables. La variable w_j es asociada con el vector columna $I_{.j}$ y la variable z_j es asociada con el vector columna $-M_{.j}$

Definición 2.3.4. Dada una matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, definimos el cono generado por A al conjunto

$$\text{pos}(A) = \{q \in \mathbb{R}^N : q = Av \text{ para algún } v \in \mathbb{R}_+^N\}.$$

Análogamente, si $M \in \mathbb{R}^{N \times N}$ y $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_N)$ un conjunto complementario de vectores, el cono

$$\text{pos}(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_N) = \{y : y = \alpha_1 \mathcal{M}_1 + \dots + \alpha_N \mathcal{M}_N; \alpha_i \geq 0, i = 1, \dots, N\}$$

es conocido como un cono complementario de la clase de conos complementarios $\mathcal{C}(M)$ correspondientes a la matriz M .

El siguiente teorema puede encontrarse en [17], y nos indica la relación existente entre el LCP y el sistema (2.2)

Teorema 2.3.5. Dado un sistema Lotka-Volterra $u' = u(b + Au)$, tenemos que si $b \in \text{pos}(-A)$ entonces existe un punto estacionario con todas las componentes estrictamente positivas. Por otro lado, si b pertenece a una elección de conos complementarios de A , $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_N)$, entonces existe un punto estacionario no negativo, cumpliendo que $u_i^* = 0$ si y solo si $\mathcal{M}_i = I_{.i}$.

A continuación definimos los tipos de matrices que nos serán útiles en el transcurso del trabajo.

Definición 2.3.6. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$. Decimos que A es:

- estable, si todos sus autovalores tienen parte real negativa.
- semi-definida positiva (negativa), si $u^T A u \geq (\leq) 0$ para todo $u \in \mathbb{R}^N$.
- definida positiva (negativa) si $u^T A u > (<) 0$ para todo $u \in \mathbb{R}^N \setminus \{0\}$.
- Lyapunov-estable, $A \in S_w$, si existe una matriz diagonal positiva W tal que la matriz simétrica $WA + A^T W$ es definida negativa.
- diagonal dominante negativa, $A \in NDD$, si $a_{ii} < 0$ para todo $i = 1, \dots, N$, y existen N números positivos $r_i > 0$ tal que

$$-r_i a_{ii} > \sum_{i \neq j}^N |a_{ij}| r_j, \quad i = 1, \dots, N$$

- una M -matriz, $A \in M$, si $a_{ij} \leq 0$ y $-A$ es estable.
- una P -matriz, $A \in P$, si todos los menores principales de A son positivos.
- una D -estable, $A \in D$, si para cualquier matriz diagonal definida positiva D , la matriz DA es estable.

Estas clases de matrices se relacionan entre sí a través de la inclusión. Los siguientes resultados nos aportan la jerarquía existente entre dichas clases [17].

Lema 2.3.7. Si $A \in S_w$, entonces A es D -estable y $-A$ es una P -matriz.

Teorema 2.3.8. Si A es una matriz cuadrada de tamaño $N \times N$, entonces A es de clase S_w si una de las siguientes condiciones se satisface:

1. A es una matriz diagonal dominante negativa.
2. A es definida negativa.

Lema 2.3.9. Si $A \in S_w$, entonces cada submatriz principal también pertenece a la clase S_w .

Demostración. Como $A \in S_w$, existe una matriz diagonal positiva $W = \text{diag}(w_i)$ tal que $WA + A^T W$ es definida negativa. Sea B una submatriz principal de A . Sin pérdida de generalidad podemos suponer que B está formada por las primeras $k \leq N$ filas y columnas. Sea V la matriz formada por las primeras k componentes de W . Veamos que $VB + B^T V$ es definida negativa. En efecto, sea $v \in \mathbb{R}^k, v \neq 0$. Definamos el vector w de \mathbb{R}^N como $w = (v, 0)$. Entonces,

$$v(VB + B^T V)v^T = w(WA + A^T W)w^T < 0$$

por lo que $VB + B^T V$ es definida negativa, y por tanto $B \in S_w$. □

Terminamos esta sección dando respuesta al Problema de Complementariedad Lineal.

Teorema 2.3.10. El Problema de Complementariedad Lineal $LCP(q, M)$ tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^N$ si y sólo si M es una P -matriz.

Antes de probar este teorema vamos a enunciar dos lemas que usaremos en la demostración.

Lema 2.3.11. Sean $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$, $x = (x_i)$ un vector columna e $y = (y_i) = Ax$. Entonces A es una P -matriz si y solo si para todo x verificando $x_i y_i \leq 0 \quad \forall i$ se tiene que $x = 0$

Lema 2.3.12. *Sea M una matriz con todos los menores principales positivos. Entonces existen (w, z) solución de $LCP(q, M)$ para todo $q \in \mathbb{R}^N$*

Las demostraciones de estos lemas pueden encontrarse en [14] y [12].

Demostración. (Teorema 2.3.10). Supongamos que M no es una P-matriz. Entonces por el Lema 2.3.11 existe $x = (x_i) \in \mathbb{R}^N$, $x \neq 0$, tal que $y = (y_i) = Mx$ y, para cada $i = 1, \dots, N$, x_i e y_i tienen signos contrarios (i.e. $x_i y_i \leq 0$). Sean $y_i^+ = \max\{y_i, 0\}$, $y_i^- = \min\{y_i, 0\}$, $x_i^+ = \max\{x_i, 0\}$ y $x_i^- = \min\{x_i, 0\}$. Entonces

$$y_i = y_i^+ - y_i^-, \quad y_i^+, y_i^- \geq 0, \quad y_i^+ y_i^- = 0 \quad \forall i = 1, \dots, N,$$

$$x_i = x_i^+ - x_i^-, \quad x_i^+, x_i^- \geq 0, \quad x_i^+ x_i^- = 0 \quad \forall i = 1, \dots, N.$$

Como $x_i y_i \leq 0$ para cada $i = 1, \dots, N$, se verifica que $x_i^+ y_i^+ = x_i^- y_i^- = 0$ para cada $i = 1, \dots, N$. Así que

$$(y^+)^T x^+ = (y^-)^T x^- = 0.$$

Como $y = Mx$, tenemos

$$y^+ - Mx^+ = y^- - Mx^- =: \hat{q}.$$

Y además

$$x \neq 0, \quad x^+ \neq x^-.$$

Concluimos que, cuando $q = \hat{q}$, el problema $LCP(q, M)$ tiene dos soluciones distintas:

$$(w, z) = (y^+, x^+)$$

y

$$(w, z) = (y^-, x^-).$$

Así, si M no es una P-matriz, existe $q \in \mathbb{R}^N$ para el cual el problema $LCP(q, M)$ tiene dos soluciones distintas.

Ahora supongamos que M es una P-matriz. Entonces por el Lema 2.3.12, el problema $LCP(q, M)$ tiene al menos una solución para cada $q \in \mathbb{R}^N$. Supongamos que existe un $q \in \mathbb{R}^N$ para el cual $LCP(q, M)$ tiene dos soluciones distintas, llamadas (\bar{w}, \bar{z}) y (\hat{x}, \hat{z}) . Entonces

$$(\bar{w} - \hat{w}) = M(\bar{z} - \hat{z})$$

y, como estas dos soluciones son distintas, $\bar{z} - \hat{z} \neq 0$. Por la condición de complementariedad

$$(\bar{w})^T \bar{z} = (\hat{w})^T \hat{z} = 0$$

se verifica que $(\bar{w}_i - \hat{w}_i)(\bar{z}_i - \hat{z}_i) \leq 0$ para todo $i = 1, \dots, N$ y, como $\bar{z} - \hat{z} \neq 0$, esto implica por el Lema 2.3.11 que M no es una P-matriz, lo cual es una contradicción. Así que la solución de $LCP(q, M)$ debe ser única para cada $q \in \mathbb{R}^N$ \square

Definición 2.3.13. Una clase de conos convexos en \mathbb{R}^N se dice que es una partición si:

1. Cada cono tiene interior no vacío.
2. La unión de los conos es \mathbb{R}^N .
3. Los interiores de cada par de conos son disjuntos.

Teorema 2.3.14. Sea $M \in \mathbb{R}^{N \times N}$. La clase de conos complementarios $\mathcal{C}(M)$ es una partición de \mathbb{R}^N si y solo si M es una P-matriz.

2.4. Estabilidad global en el modelo L-V

Antes de comenzar con la estabilidad global, veamos un resultado sobre estabilidad local en el modelo de Lotka-Volterra. Para ello, asumimos que existe solución global del sistema.

Teorema 2.4.1. Consideramos el sistema de ecuaciones diferenciales (2.2) y sea u^* un punto de equilibrio. La matriz Jacobiana de este sistema tiene la siguiente expresión:

$$J(u^*) = \begin{pmatrix} A_{11}^* & u_1^* a_{12} & \cdots & u_1^* a_{1N} \\ u_2^* a_{21} & A_{22}^* & \cdots & u_2^* a_{2N} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ u_N^* a_{N1} & u_N^* a_{N2} & \cdots & A_{NN}^* \end{pmatrix}$$

donde

$$A_{ii}^* = b_i + 2a_{ii}u_i^* + \sum_{j \neq i} a_{ij}u_j^* = b_i + a_{ii}u_i^* + \sum_{j=1}^N a_{ij}u_j^*.$$

Cuando $u^* = 0$, se tiene que

$$J(u^*) = \text{diag}(b_i).$$

Corolario 2.4.2. *El origen es inestable cuando al menos uno de los b_i es positivo, y estable cuando todos los b_i son negativos. Además, cuando u^* es un equilibrio interior (es decir, tiene todas sus componentes positivas), se obtiene*

$$J(u^*) = \text{diag}(u_i^*)A.$$

El siguiente lema es clave para probar la equivalencia entre resolver el LCP y hallar un punto estacionario no negativo de $(L - V)$.

Lema 2.4.3. *Consideremos el sistema (2.2). El problema $\text{LCP}(-b, -A)$ es equivalente al problema de encontrar un punto de equilibrio no negativo u^* del sistema $(L - V)$ que satisfaga*

$$b_i + \sum_{j=1}^N a_{ij}u_j^* \leq 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, N. \quad (2.6)$$

Demostración. Basta tomar

$$z = u^* \quad \text{y} \quad w = -b - Au^*$$

por lo que tomando $M = -A$ y $q = -b$ se tiene que $w = Mz + q$, $w \geq 0$, $z \geq 0$ y $w_i z_i = 0$ \square

Definición 2.4.4. *Sean $u^* = (u_1^*, \dots, u_N^*)$ un punto estacionario no negativo de $(L - V)$, $I \subseteq \{1, \dots, N\}$ tal que $u_i^* = 0 \forall i \in I$ y $J = \{1, \dots, N\} \setminus I$. Definimos el conjunto:*

$$\mathbb{R}_I^N = \{u = (u_1, u_2, \dots, u_N) \in \mathbb{R}_+^N \mid u_i \geq 0 \text{ para } i \in I \text{ y } u_j > 0 \text{ para } j \in J\}.$$

En adelante consideraremos que un sistema es globalmente estable si lo es en \mathbb{R}_I^N , es decir, si existe un punto estacionario asintóticamente estable cuya cuenca de atracción sea \mathbb{R}_I^N .

Teorema 2.4.5. *Supongamos que $A \in S_w$. Entonces el sistema $(L - V)$ (2.2) tiene un único punto de equilibrio u^* satisfaciendo (2.6) para cada $b \in \mathbb{R}^N$ que, además, es globalmente estable en \mathbb{R}_I^N .*

Demostración. Por el Lema 2.3.7 como $A \in S_w$, se sigue que $-A$ es una P matriz. Ahora, por el Teorema 2.3.10 y el Lema 2.4.3 se tiene la existencia y unicidad de un punto saturado u^* , esto es, existe I un subconjunto de $\{1, \dots, N\}$ satisfaciendo que $u_i^* = 0$ para cualquier $i \in I$ y

$$b_i + \sum_{j=1}^N a_{ij}u_j^* \leq 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, N.$$

Denotemos por $J = \{1, \dots, N\} \setminus I$. Se considera la función

$$V(u) = \sum_{j \in J} w_j \left[u_j - u_j^* - u_j^* \log \left(\frac{u_j}{u_j^*} \right) \right] + \sum_{i \in I} w_i u_i$$

donde $W = \text{diag}(w_i)$, $w_i > 0$, es la matriz diagonal tal que $WA + A^T W$ es definida negativa, y se define el conjunto

$$\Omega = \Omega(L) := \{u \in \mathbb{R}_I^N : V(u) \leq L_{u(0)}\}$$

donde $L_{u(0)}$ es una constante positiva que depende del dato inicial $u(0)$, tal que $L_{u(0)} \geq V(u(0))$. Se observa en primer lugar que:

1. $V(u) \geq 0$ en Ω .
2. $V(u) = 0$ sólo en $u = u^*$.

Calculamos su derivada a lo largo de las soluciones de (2.1)

$$\begin{aligned} \dot{V}(u(t)) &= \sum_{j \in J} w_j (1 - u_j^*/u_j) u_j' + \sum_{i \in I} w_i u_i' \\ &= \sum_{j \in J} w_j (u_j - u_j^*) \sum_{k=1}^N a_{jk} (u_k - u_k^*) + \sum_{i \in I} w_i u_i \sum_{k=1}^N a_{ik} (u_k - u_k^*) \\ &\quad + \sum_{i \in I} w_i u_i \left(b_i + \sum_{k=1}^N a_{ik} u_k^* \right) \\ &= \frac{1}{2} (u - u^*)^T (WA + A^T W) (u - u^*) + \sum_{i \in I} w_i u_i \left(b_i + \sum_{k=1}^N a_{ik} u_k^* \right). \end{aligned}$$

Ya que $A \in S_w$, el primer término es negativo, y puesto que u^* es un punto de equilibrio saturado, el segundo término también es negativo.

Así, cada solución permanece en Ω para todo $t \geq 0$ si $u(0) \in \Omega$, y todas las soluciones que comienzan en Ω cumplen que $u \rightarrow u^*$ cuando $t \rightarrow \infty$ por el Teorema de Estabilidad de Lyapunov.

Por otro lado, es trivial que u^* es estable en Ω . De hecho, Ω es positivamente invariante. La unión de los conjuntos $\Omega(L)$ cuando $L \rightarrow \infty$ converge a \mathbb{R}_I^N . Por lo tanto, u^* es estable en \mathbb{R}_I^N y cada solución converge a u^* cuando $t \rightarrow \infty$, si $u(0) \in \mathbb{R}_I^N$. Esto completa la prueba. \square

Corolario 2.4.6. *Si $A \in S_w$, entonces el sistema (L-V) y cada uno de sus subsistemas tienen un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^N$.*

Recordemos que, debido al carácter biológico del modelo, sólo nos interesan las soluciones estacionarias no negativas. Además, la estabilidad global junto con la positividad de los equilibrios adquiere un significado especial en el modelo de Lotka-Volterra, el cual recogemos en la siguiente definición.

Definición 2.4.7. *Sea $u^* = (u_1^*, \dots, u_N^*)$ un punto estacionario de (2.2). Diremos que u^* es factible si u^* es globalmente estable en \mathbb{R}_+^N y además $u_i^* \geq 0 \quad \forall i = 1, \dots, N$. Llamaremos biodiversidad del ecosistema al número de componentes positivas de u^* .*

Aquí, la interpretación biológica de la biodiversidad es el número de especies que sobreviven en el ecosistema cuando el tiempo tiende a infinito. Este concepto será estudiado en profundidad en el transcurso de la memoria.

Capítulo 3

Estabilidad estructural

Las perturbaciones en los ecosistemas no siempre son causadas por cambios en la abundancia de especies, también pueden ocurrir en el medio ambiente. Los cambios de temperatura o la concentración de nutrientes en el suelo son ejemplos de perturbaciones que pueden sufrir los ecosistemas pero que no se tienen en cuenta cuando estudiamos la estabilidad de Lyapunov. En un sistema Lotka-Volterra

$$u' = u(b + Au),$$

las perturbaciones en el medio se traducen en una modificación del vector b [48]. Por lo tanto, un cambio significativo en las condiciones ambientales puede conducir a la extinción de especies si cambia el cono complementario al que pertenece el vector de crecimiento intrínseco.

Para resolver este problema, vamos a utilizar el concepto de estabilidad estructural. En la Teoría de Sistemas Dinámicos la estabilidad estructural describe el comportamiento cualitativo de las órbitas de los sistemas cuando se perturba el modelo. De esta forma, un sistema es estructuralmente estable si para cualquier cambio pequeño en el campo vectorial el sistema obtenido es equivalente al sistema inicial. En este trabajo consideraremos una adaptación de esta definición que estudia la persistencia de biodiversidad ante cambios en el vector de crecimiento intrínseco. Intuitivamente, la estabilidad estructural en el modelo de Lotka-Volterra mide el tamaño del cono de la matriz A . Así, cuanto mayor sea el cono, mayor será el rango de valores de b para los cuales el sistema tiene un punto estacionario positivo y globalmente estable, y por tanto mayor será el rango de perturbaciones que admite b sin que se extinga ninguna especie.

3.1. Definiciones previas

Debido a la simetría que presenta el cono de A , podemos de estudiar la estabilidad estructural a través de la porción de bola unidad que ocupa este cono.

Definición 3.1.1. *Dada una matriz $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible, definimos el cono esférico generado por A como el conjunto de combinaciones lineales positivas de las columnas de $-A$ dentro de la bola unidad, es decir:*

$$C_A := \{x \in \mathbb{R}^N : \exists \lambda \in \mathbb{R}_+^N \text{ con } x = -A\lambda \text{ y } \|x\| < 1\}$$

siendo $\|\cdot\|$ la norma euclídea en \mathbb{R}^N .

Observemos que

$$C_A = \text{pos}(-A) \cap B(0, 1).$$

Si tomamos el hipervolumen del cono esférico de A y lo dividimos por el de la bola unidad, obtendremos una medida de la porción del espacio total que ocupa el cono de A . En la siguiente figura se ilustra un ejemplo con $N = 2$.

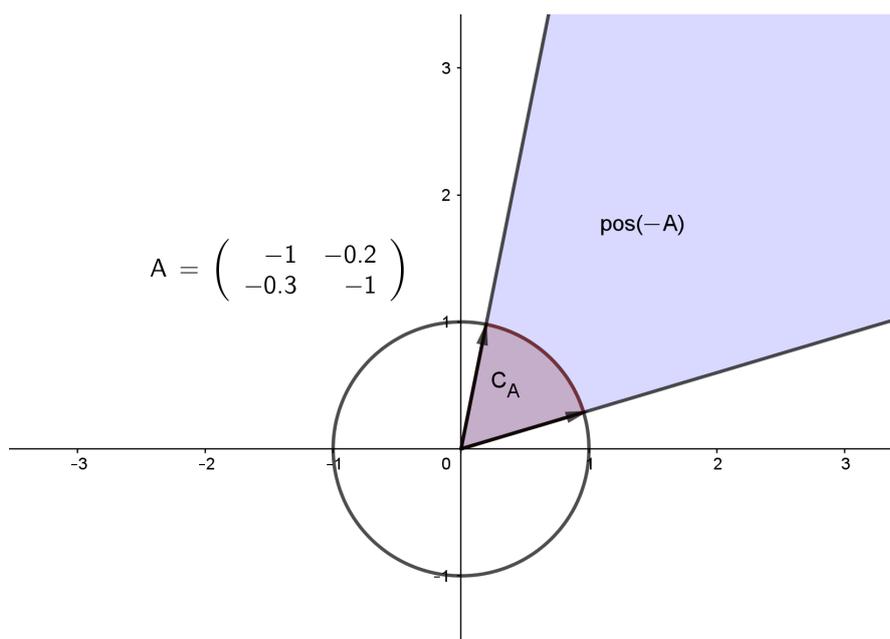


Figura 3.1: Representación del cono de A y del cono esférico de A . Observemos que la porción de la bola unidad que ocupa C_A es una representación de la porción del plano que ocupa $\text{pos}(-A)$

Como la medida de $\text{pos}(-A)$ es infinita, nos referiremos al volumen del cono de A como al volumen de $\text{pos}(-A) \cap B(0, 1)$.

Definición 3.1.2. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible, μ la medida de Lebesgue N -dimensional, y denotemos por $B(0, 1)$ a la bola de centro 0 y radio 1 en \mathbb{R}^N . Definimos el volumen del cono de A como

$$\mathcal{V}(A) = \frac{\mu(\text{pos}(-A) \cap B(0, 1)^N)}{\mu(B(0, 1))}. \quad (3.1)$$

A veces nos referiremos al volumen del cono de A simplemente como el volumen de A .

Por último, damos la definición formal de estabilidad estructural:

Definición 3.1.3. Sean $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ y $b \in \mathbb{R}^N$. Diremos que la estabilidad estructural de (2.2) es σ si:

1. $-A \in P$,
2. $\mathcal{V}(A) = \sigma$.

Al exigir que $-A \in P$, estamos garantizando la existencia de un punto estacionario globalmente estable no negativo. De esta forma, cuanto mayor sea σ , mayor será el conjunto de vectores de crecimiento intrínseco que producen un punto estacionario estable y positivo.

3.2. Resultados Teóricos

En esta sección profundizaremos en las propiedades de la estabilidad estructural desde el punto de vista teórico. Los resultados obtenidos nos permitirán explicar posteriormente el comportamiento de la estabilidad observado en las simulaciones numéricas.

3.2.1. Volumen del cono

Comenzamos viendo algunas expresiones para calcular el volumen del cono de una matriz. La más importante nos dice que existen infinitas formas de medir la estabilidad estructural, todas ellas equivalentes.

Proposición 3.2.1. Sea $f \in L^1(\mathbb{R}^N)$ radialmente simétrica sobre el origen, es decir, existe una función $\tilde{f} : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ tal que $f(x) = \tilde{f}(\|x\|)$ para todo $x \in \mathbb{R}^N$, y sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible. Supongamos además que $f \geq 0$ y $f > 0$ en un conjunto de medida no nula. Entonces el volumen de A viene dado por

$$\mathcal{V}(A) = \frac{\int_{\text{pos}(-A)} f(x) dx}{\int_{\mathbb{R}^N} f(x) dx}. \quad (3.2)$$

La idea detrás de esta proposición es ver que al ser f radialmente simétrica, calcular la porción de espacio que ocupa $\text{pos}(-A)$ es equivalente a calcular la porción de volumen de f que ocupa $\text{pos}(-A)$.

Demostración. Solo tenemos que comprobar que $\mathcal{V}(A)$ es independiente de f , ya que tomando $f = \mathbb{1}_{B(0,1)}$ vemos que (3.2) coincide con (3.1).

Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible. Podemos suponer, sin pérdida de generalidad, que $\int_{\mathbb{R}^N} f dx = 1$. Si no fuera este el caso, bastaría considerar la función

$$F(x) = \frac{1}{\int_{\mathbb{R}^N} f dx} f(x),$$

la cual tiene integral 1 y el volumen en (3.2) calculado con F es el mismo que el calculado con f . Ahora, sean $f, g \in L^1(\mathbb{R}^N)$ radialmente simétricas tales que $\int_{\mathbb{R}^N} f dx = \int_{\mathbb{R}^N} g dx = 1$. Hay que demostrar que

$$\int_{\text{pos}(-A)} f(x) dx = \int_{\text{pos}(-A)} g(x) dx. \quad (3.3)$$

Denotemos por \tilde{f} y \tilde{g} a las funciones tales que $f(x) = \tilde{f}(\|x\|)$ y $g(x) = \tilde{g}(\|x\|)$ para todo $x \in \mathbb{R}^N$. Como las integrales de f y g coinciden, debe verificarse que

$$\int_{\mathbb{R}_+} \tilde{f}(r) dr = \int_{\mathbb{R}_+} \tilde{g}(r) dr.$$

Observemos que el conjunto $\text{pos}(-A)$ puede descomponerse como un producto cartesiano de la forma

$$\text{pos}(-A) = \{rx : x \in S_{N-1} \cap \text{pos}(-A), r \geq 0\}$$

donde S_{N-1} es la esfera unidad en \mathbb{R}^N . Por tanto, usando el Teorema de Fubini, demostrar (3.3) es equivalente a probar

$$\int_{S_{N-1} \cap \text{pos}(-A)} \left(\int_0^{+\infty} \tilde{f}(\|rx\|) dr \right) dx = \int_{S_{N-1} \cap \text{pos}(-A)} \left(\int_0^{+\infty} \tilde{g}(\|rx\|) dr \right) dx.$$

Pero esto es evidente, ya que para cada $x \in S_{N-1}$ se tiene que

$$\int_0^{+\infty} \tilde{f}(\|rx\|) dr = \int_0^{+\infty} \tilde{f}(r) dr = \int_0^{+\infty} \tilde{g}(r) dr = \int_0^{+\infty} \tilde{g}(\|rx\|) dr,$$

y, consecuentemente,

$$\frac{\int_{\text{pos}(-A)} f(x) dx}{\int_{\mathbb{R}^N} f(x) dx} = \frac{\int_{\text{pos}(-A)} g(x) dx}{\int_{\mathbb{R}^N} g(x) dx}.$$

□

Tenemos la siguiente fórmula para calcular el volumen del cono:

Proposición 3.2.2. *Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible. El volumen del cono de A viene dado por:*

$$\mathcal{V}(A) = \frac{|det(A)| (N-2)!!}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \frac{\prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i)}{\|A \Phi\|^N} d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1}. \quad (3.4)$$

donde $\lfloor \cdot \rfloor$ es la parte entera, $N!! = N(N-2)(N-4) \cdots 1$ es el doble factorial y $\Phi : \mathbb{R}^{N-1} \rightarrow \mathbb{R}^N$ es tal que

$$\begin{aligned} \Phi_1 &= \cos \phi_1, \\ \Phi_i &= \left(\prod_{k=1}^{i-1} \sin \phi_k \right) \cos \phi_i \quad \forall i = 2, \dots, N-1, \\ \Phi_N &= \prod_{k=1}^{N-1} \sin \phi_k. \end{aligned}$$

Demostración. Recordemos que C_A es el conjunto

$$C_A = \text{pos}(-A) \cap B(0, 1) = \{x \in \mathbb{R}^N : \exists \lambda \in \mathbb{R}_+^N \text{ con } x = -A\lambda \text{ y } \|x\| < 1\}.$$

Observamos que la condición $\exists \lambda \in \mathbb{R}_+^N$ tal que $x = -A\lambda$ es equivalente a que $-A^{-1}x > 0$.

Primero, debemos encontrar una expresión para la medida de C_A . En coordenadas cartesianas tenemos que:

$$\mu(C_A) = \int_{C_A} dV = \int_{C_A} dx_1 \cdots dx_N.$$

Es difícil determinar los límites de C_A , así que vamos a realizar una serie de cambios de variable para obtener una expresión sencilla en los límites de integración.

El primer cambio que haremos será $\tilde{x} = Bx$ con $B \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible, que determinaremos más adelante. Haciendo este cambio la región C_A se convierte en:

$$\tilde{C}_A = \{\tilde{x} \in \mathbb{R}^N : -A^{-1}B^{-1}\tilde{x} > 0 \text{ y } \|B^{-1}\tilde{x}\| < 1\}.$$

Tomando $B^{-1} = -A$, el dominio de integración nos queda

$$\tilde{C}_A = \{\tilde{x} \in \mathbb{R}^N : \tilde{x} > 0 \text{ y } \|A\tilde{x}\| < 1\}$$

que es bastante más sencilla. Además,

$$dx_1 \cdots dx_N = |\det(B^{-1})| d\tilde{x}_1 \cdots d\tilde{x}_N$$

y por tanto la expresión del volumen es:

$$\mu(C_A) = |\det(A)| \int_{\tilde{C}_A} d\tilde{x}_1 \cdots d\tilde{x}_N. \quad (3.5)$$

El último cambio de variables será pasar \tilde{x} a coordenadas esféricas.

Lema 3.2.3. Sean $p = (\tilde{x}_1, \dots, \tilde{x}_N) \in \mathbb{R}^N$, $r = \|p\|$, $\{e_i\}_{i=1}^N$ la base estándar de \mathbb{R}^N y ϕ_i el ángulo entre e_i y $p - \sum_{k=1}^{i-1} \tilde{x}_k e_k$ (la proyección de p sobre el hiperplano generado por e_i, \dots, e_N). Se tiene que la aplicación de $\mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}^N$ tal que a $(r, \phi_1, \dots, \phi_{N-1})$ le asocia

$$\begin{aligned} \tilde{x}_1 &= r \cos \phi_1, \\ \tilde{x}_i &= r \left(\prod_{k=1}^{i-1} \sin \phi_k \right) \cos \phi_i \quad \forall i = 2, \dots, N-1, \\ \tilde{x}_N &= r \left(\prod_{k=1}^{N-1} \sin \phi_k \right) \end{aligned}$$

es biyectiva en $(0, +\infty) \times (0, \pi) \times \cdots \times (0, \pi) \times (0, 2\pi)$ y se corresponde con el cambio de variables de cartesianas a esféricas en \mathbb{R}^N .

La demostración de este lema puede encontrarse en [7].

Sacando factor común r , podemos expresar este cambio de variables como $\tilde{x} = r\Phi(\phi_1, \dots, \phi_{N-1})$, donde $\Phi : \mathbb{R}^{N-1} \rightarrow \mathbb{R}^N$ es una función tal que

$$\begin{aligned} \Phi_1 &= \cos \phi_1, \\ \Phi_i &= \left(\prod_{k=1}^{i-1} \sin \phi_k \right) \cos \phi_i \quad \forall i = 2, \dots, N-1, \\ \Phi_N &= \prod_{k=1}^{N-1} \sin \phi_k. \end{aligned}$$

Veamos cómo queda el dominio de integración al pasar a coordenadas esféricas. La condición $\tilde{x} > 0$ de \tilde{C}_A se traduce en que \tilde{x} pertenece al primer ortante. Como ϕ_i es el ángulo medido desde \tilde{x}_i y los ejes coordenados son perpendiculares entre sí, se tiene que

$$\phi_i \in (0, \pi/2) \quad \forall i = 1, \dots, N-1.$$

Por otro lado tenemos la condición $\|A\tilde{x}\| < 1$. Al sustituir \tilde{x}_i por $r\Phi(\phi_1, \dots, \phi_{N-1})$ nos queda que

$$r < \frac{1}{\|A\Phi(\phi_1, \dots, \phi_{N-1})\|}.$$

En adelante llamaremos Φ a $\Phi(\phi_1, \dots, \phi_{N-1})$ por comodidad. El nuevo dominio de integración quedaría:

$$S_A = \left\{ (r, \phi_1, \dots, \phi_{N-1}) \in \mathbb{R}^N : \phi_i \in \left(0, \frac{\pi}{2}\right) \quad \forall i = 1, \dots, N-1 \quad y \quad r < \frac{1}{\|A\Phi\|} \right\}.$$

Puede verse en [60] que el Jacobiano de esta transformación a coordenadas esféricas es

$$J = r^{N-1} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1} \phi_i \quad (3.6)$$

obteniendo el siguiente elemento de volumen:

$$d\tilde{x}_1 \cdots d\tilde{x}_N = r^{N-1} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1} \phi_i \, dr \, d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1}.$$

Sustituyendo (3.6) en (3.5) obtenemos:

$$\mu(C_A) = |\det(A)| \int_{S_A} r^{N-1} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1} \phi_i \, dr \, d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1}.$$

Integrando en r y aplicando el límite de integración sobre r , $0 < r < \frac{1}{\|A\Phi\|}$, llegamos a la fórmula:

$$\mu(C_A) = \frac{|\det(A)|}{N} \int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \frac{\prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i)}{\|A\Phi(\phi_1, \dots, \phi_{N-1})\|^N} d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1}$$

con

$$\Phi(\phi_1, \dots, \phi_{N-1}) = \begin{pmatrix} \cos \phi_1 \\ \sin \phi_1 \cos \phi_2 \\ \vdots \\ \sin \phi_1 \cdots \sin \phi_{N-1} \end{pmatrix}.$$

Usando que el volumen de la bola unidad en \mathbb{R}^N viene dado por [37]

$$\mu(B(0, 1)) = \frac{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}}{N!!} \quad (3.7)$$

podemos concluir que el volumen de A viene dado por:

$$\mathcal{V}(A) = \frac{|det(A)| (N-2)!!}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \frac{\prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i)}{\|A \Phi\|^N} d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1}.$$

□

En general, calcular de manera exacta el volumen del cono de una matriz cualquiera es imposible, salvo en casos muy particulares. Uno de esos casos es el del cono de la matriz identidad. Como en \mathbb{R}^N hay 2^N ortantes, y el cono de la identidad es precisamente el primer ortante, la porción que ocupa el cono en la bola unidad debería ser $\frac{1}{2^N}$. Vamos a probar rigurosamente este resultado, pero antes enunciaremos un lema que usaremos en la demostración.

Lema 3.2.4. *Sea $n \in \mathbb{N}$. Se tienen las siguientes identidades:*

1. $\int_0^{\pi/2} \sin^n(x) dx = \frac{(n-1)!!}{n!!} \times \begin{cases} 1 & \text{si } n \text{ es impar} \\ \frac{\pi}{2} & \text{si } n \text{ es par} \end{cases}$
2. $n = \lfloor \frac{n+1}{2} \rfloor + \lfloor \frac{n}{2} \rfloor$.

Omitiremos la demostración de este lema, ya que la primera identidad puede probarse fácilmente usando integración por partes, mientras que para la segunda solo hay que usar las propiedades de la función parte entera.

Proposición 3.2.5. *Sea I la matriz identidad $N \times N$. Entonces*

$$\mathcal{V}(I) = \frac{1}{2^N}. \quad (3.8)$$

Demostración. Primero, calcularemos la integral

$$\int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \frac{\prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i)}{\|I \Phi\|^N} d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1}.$$

Observemos que, como $\|\Phi(\phi_1, \dots, \phi_{N-1})\| = 1$ para todo $\phi_1, \dots, \phi_{N-1}$ en $[0, \frac{\pi}{2}]$, la integral nos queda

$$\int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i) d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1}.$$

Esta integral la podemos expresar como el producto de integrales:

$$\left(\prod_{i=1}^{N-2} \int_0^{\pi/2} \sin^{N-i-1}(\phi_i) d\phi_i \right) \cdot \int_0^{\pi/2} d\phi_{N-1}.$$

Usando el lema anterior nos queda que

$$\int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i) d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1} = \prod_{i=1}^{N-2} \frac{(N-i-2)!!}{(N-i-1)!!} \left(\frac{\pi}{2}\right)^\alpha \left(\frac{\pi}{2}\right)$$

siendo α la cantidad de números pares menores o iguales que $N-2$. Puede comprobarse que $\alpha = \lfloor \frac{N-2}{2} \rfloor$ y que $\alpha+1 = \lfloor \frac{N}{2} \rfloor$. Además, el producto del segundo miembro de la igualdad anterior es telescópico:

$$\prod_{i=1}^{N-2} \frac{(N-i-2)!!}{(N-i-1)!!} = \frac{(N-3)!!}{(N-2)!!} \frac{(N-4)!!}{(N-3)!!} \cdots \frac{1!!}{2!!} = \frac{1}{(N-2)!!}.$$

Por tanto

$$\int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i) d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1} = \frac{1}{(N-2)!!} \frac{\pi^{\lfloor N/2 \rfloor}}{2^{\lfloor N/2 \rfloor}}.$$

Sustituyendo en el volumen de la identidad nos queda:

$$\begin{aligned} \mathcal{V}(I) &= \frac{(N-2)!!}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i) d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1} \\ &= \frac{(N-2)!!}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \frac{1}{(N-2)!!} \frac{\pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}}{2^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \\ &= \frac{1}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} 2^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} = \frac{1}{2^N}. \end{aligned}$$

□

Es decir, el volumen del cono de la identidad tiende a 0 cuando la dimensión tiende a infinito. Cabe esperar que si una matriz A se parece a la identidad, entonces $\mathcal{V}(A)$ también tienda a 0:

Proposición 3.2.6. *Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible con $A = P - I$, siendo P de la forma*

$$P = \begin{pmatrix} 0 & p_{1,2} & \cdots & p_{1,N} \\ p_{2,1} & 0 & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & p_{N-1,N} \\ p_{N,1} & \cdots & p_{N,N-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Denotemos por $\|\cdot\|_2$ a la norma espectral, es decir, $\|A\|_2 = \sqrt{\lambda_{\max}(A^T A)}$, y supongamos que $\|P\|_2 \leq \frac{1}{N}$. Entonces

$$\mathcal{V}(A) \leq \frac{N+1}{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^N 2^N}. \quad (3.9)$$

Demostración. Tenemos que el volumen de A viene dado por (3.2.2). Para acotar superiormente esta expresión, vamos a:

1. Acotar superiormente $|\det(A)|$ por una constante,
2. Acotar inferiormente $\|A\Phi\|^N$ por otra constante,

ambas constantes dependientes de N .

Para acotar $\|A\Phi\|^N$ usaremos que $\|x - y\| \geq \left| \|x\| - \|y\| \right|$ para cualquier x, y en \mathbb{R}^N :

$$\|A\Phi\| = \|P\Phi - \Phi\| \geq \left| \|P\Phi\| - \|\Phi\| \right|. \quad (3.10)$$

Recordemos que $\|\Phi\| = 1$. Como la norma espectral es la norma subordinada de la norma euclídea, se tiene que

$$\|P\Phi\| \leq \|P\|_2 \|\Phi\| = \|P\|_2 \leq \frac{1}{N}.$$

De esta forma, usando (3.10)

$$\|A\Phi\| \geq \left| \|P\Phi\| - 1 \right| = 1 - \|P\Phi\| \geq 1 - \frac{1}{N}$$

y, consecuentemente,

$$\|A\Phi\|^N \geq \left(1 - \frac{1}{N}\right)^N.$$

Ahora probaremos que

$$|\det(A)| \leq N + 1.$$

Denotemos por

$$m = \max_{1 \leq i, j \leq N} |p_{i,j}|.$$

Puede verse en [23] (pág. 365) que $m \leq \|P\|_2$. Por otro lado, se tiene una fórmula cerrada para el determinante de una matriz, que viene dada por:

$$\det(A) = \sum_{\sigma \in S_N} \left(\text{sign}(\sigma) \prod_{i=1}^N a_{i, \sigma(i)} \right)$$

donde S_N es el conjunto de todas las permutaciones de N elementos, y se tiene que $|S_N| = N!$ Aplicando la desigualdad triangular, obtenemos que:

$$|\det(A)| \leq \sum_{\sigma \in S_N} \prod_{i=1}^N |a_{i,\sigma(i)}|.$$

Pero por la forma en la que hemos definido A , se tiene que para cualquier $\sigma \in S_N$ y para todo $i = 1, \dots, N$

- $|a_{i,\sigma(i)}| = 1$, si i es un punto fijo de σ (es decir, si $\sigma(i) = i$),
- $|a_{i,\sigma(i)}| \leq m$, si $\sigma(i) \neq i$.

Así que podemos acotar superiormente $\sum_{\sigma \in S_N} \prod_{i=1}^N |a_{i,\sigma(i)}|$ por la siguiente cantidad:

$$\begin{aligned} & 1 \cdot n^0 \text{ de permutaciones con } N \text{ puntos fijos} \\ & \quad + \\ & m \cdot n^0 \text{ de permutaciones con } N - 1 \text{ puntos fijos} \\ & \quad + \\ & m^2 \cdot n^0 \text{ de permutaciones con } N - 2 \text{ puntos fijos} \\ & \quad + \\ & \quad \vdots \\ & \quad + \\ & m^{N-1} \cdot n^0 \text{ de permutaciones con } 1 \text{ punto fijos} \\ & \quad + \\ & m^N \cdot n^0 \text{ de permutaciones con } 0 \text{ puntos fijos.} \end{aligned}$$

Las permutaciones que no contienen puntos fijos se denominan desarreglos. Un resultado conocido de la combinatoria es que el número de desarreglos de k elementos es

$$k! \sum_{r=0}^k \frac{(-1)^r}{r!}.$$

De esta forma, el número de permutaciones de S_N con $N - k$ puntos fijos viene dado por

$$\binom{N}{N-k} k! \sum_{r=0}^k \frac{(-1)^r}{r!}.$$

Como $\sum_{r=0}^k \frac{(-1)^r}{r!} \leq 1$ para todo k , y $m \leq \frac{1}{N}$, tenemos que

$$\begin{aligned}
 |\det(A)| &\leq \sum_{k=0}^N m^k \binom{N}{N-k} k! \sum_{r=0}^k \frac{(-1)^r}{r!} \\
 &\leq \sum_{k=0}^N \frac{1}{N^k} \frac{N!}{k!(N-k)!} k! \cdot 1 = \sum_{k=0}^N \frac{1}{N^k} \frac{N!}{(N-k)!} \\
 &= 1 + 1 + \frac{N(N-1)}{N^2} + \frac{N(N-1)(N-2)}{N^3} + \cdots + \frac{N(N-1)\cdots 3 \cdot 2}{N^{N-1}} + \frac{N!}{N^N} \\
 &\leq 1 + 1 + \frac{N \cdot N}{N^2} + \frac{N \cdot N \cdot N}{N^3} + \cdots + \frac{N^{N-1}}{N^{N-1}} + \frac{N^N}{N^N} \\
 &= N + 1.
 \end{aligned}$$

Uniendo las acotaciones de $|\det(A)|$ y $\|A\Phi\|^N$ obtenemos finalmente que

$$\begin{aligned}
 \mathcal{V}(C_A) &= \frac{|\det(A)| (N-2)!!}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \frac{\prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i)}{\|A\Phi\|^N} d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1} \\
 &\leq \frac{N+1}{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^N} \cdot \frac{(N-2)!!}{2^{\lfloor \frac{N+1}{2} \rfloor} \pi^{\lfloor \frac{N}{2} \rfloor}} \int_0^{\pi/2} \cdots \int_0^{\pi/2} \prod_{i=1}^{N-2} \sin^{N-i-1}(\phi_i) d\phi_1 \cdots d\phi_{N-1} \\
 &= \frac{N+1}{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^N} V^*(C_I) = \frac{N+1}{\left(1 - \frac{1}{N}\right)^N 2^N}.
 \end{aligned}$$

□

Observación 3.2.7. *La cota del volumen del cono en (3.9) tiende a 0 cuando $N \rightarrow \infty$. Una interpretación de este resultado es que los ecosistemas con un gran número de especies no son estructuralmente estables cuando las interacciones entre estas especies son débiles. Esto es porque el volumen del cono de la matriz es tan pequeño que cualquier perturbación del vector de crecimiento intrínseco hace que al menos una especie se extinga.*

Partiendo de esta demostración, si ignoramos la cota de $|\det(A)|$ y pedimos que $\|P\|_2 < 1$ obtenemos la siguiente cota óptima para el volumen de A .

$$\mathcal{V}(A) \leq \frac{|\det(A)|}{(1 - \|P\|_2)^N 2^N}. \quad (3.11)$$

Todas estas propiedades las hemos podido deducir al tomar $f = \mathbb{1}_{B(0,1)}$, y fueron probadas en [19]. Ahora veremos otras propiedades de la estabilidad estructural cuando consideramos $f = e^{-x^T x}$.

Proposición 3.2.8. *Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible. Entonces*

$$\mathcal{V}(A) = \frac{|\det(A)|}{\pi^{N/2}} \int_{\mathbb{R}_+^N} e^{-x^T A^T A x} dx \quad (3.12)$$

Demostración. Aplicamos (3.2) con $f(x) = e^{-x^T x}$ obteniendo:

$$\mathcal{V}(A) = \frac{\int_{\text{pos}(-A)} e^{-x^T x} dx}{\int_{\mathbb{R}^N} e^{-x^T x} dx}$$

Es un resultado conocido de la Teoría de Probabilidad que $\int_{\mathbb{R}^N} e^{-x^T x} dx = \pi^{N/2}$. Ahora bien, si $x \in \text{pos}(-A)$ entonces existe $y \geq 0$ tal que $x = Ay$. Por tanto haciendo el cambio de variable $x = Ay$ nos queda finalmente

$$\mathcal{V}(A) = \frac{|\det(A)|}{\pi^{N/2}} \int_{\mathbb{R}_+^N} e^{-y^T A^T A y} dy$$

□

Ahora podemos usar este resultado para probar la siguiente cota inferior.

Proposición 3.2.9. *Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible. Entonces*

$$\mathcal{V}(A) \geq \frac{|\det(A)|}{\|A\|_2^N 2^N} \quad (3.13)$$

Demostración. Observemos que si $0 \leq a \leq b$ entonces $e^{-a^2} \geq e^{-b^2}$. Por tanto se tiene que

$$\begin{aligned} \mathcal{V}(A) &= |\det(A)| \frac{\int_{\mathbb{R}_+^N} e^{-x^T A^T A x} dx}{\int_{\mathbb{R}^N} e^{-x^T x} dx} = |\det(A)| \frac{\int_{\mathbb{R}_+^N} e^{-\|Ax\|_2^2} dx}{\int_{\mathbb{R}^N} e^{-x^T x} dx} \\ &\geq |\det(A)| \frac{\int_{\mathbb{R}_+^N} e^{-\|A\|_2^2 x^T x} dx}{\int_{\mathbb{R}^N} e^{-x^T x} dx} = \frac{|\det(A)|}{\|A\|_2^N} \frac{\int_{\mathbb{R}_+^N} e^{-y^T y} dy}{\int_{\mathbb{R}^N} e^{-x^T x} dx} \\ &= \frac{|\det(A)|}{\|A\|_2^N} \mathcal{V}(I) = \frac{|\det(A)|}{\|A\|_2^N 2^N} \end{aligned}$$

donde hemos usado el cambio de variable $x = \left(\frac{1}{\|A\|_2} I\right) y$.

□

Observación 3.2.10. *Esta cota es óptima, ya que se da la igualdad para la matriz identidad. Además, dado que $|\det(A)| = \sigma_N \cdots \sigma_1$ siendo σ_i los valores singulares de A , se tiene*

$$\frac{|\det(A)|}{\|A\|_2^N 2^N} \leq \frac{\sigma_N^N}{\sigma_N^N 2^N} \leq \frac{1}{2^N}.$$

Así que la mayor de las cotas inferiores de $\mathcal{V}(A)$ es $1/2^N$.

Uniendo las desigualdades (3.11) y (3.13) se tiene el siguiente corolario.

Corolario 3.2.11. *Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible con $A = P - I$, siendo P una matriz de diagonal nula. Si $\|P\|_2 < 1$ entonces*

$$\frac{|\det(A)|}{(1 + \|P\|_2)^N 2^N} \leq \mathcal{V}(A) \leq \frac{|\det(A)|}{(1 - \|P\|_2)^N 2^N}.$$

3.2.2. Simetrías e invarianza

Podemos interpretar que cada matriz de un ecosistema A define un objeto N -dimensional C_A , cuyo volumen determina la estabilidad estructural del sistema. Consecuentemente, el volumen de una matriz no solo está definido en el conjunto de todas las matrices invertibles, sino que también lo está en un conjunto más abstracto, que es el de todos los conos esféricos en \mathbb{R}^N . Esto dota al volumen de ciertas propiedades, las cuales veremos a continuación.

Definición 3.2.12. *Dadas dos funciones $f : X \rightarrow Y$ y $T : X \rightarrow X$. Decimos que f es invariante por T , o que f respeta T si*

$$\forall x \in X \quad f(x) = f(T(x)) \tag{3.14}$$

Aunque esta definición es muy general y sirve para conjuntos cualesquiera X e Y , en la práctica tomaremos $X = GL_N(\mathbb{R})$ (conjunto de matrices invertibles de $\mathbb{R}^{N \times N}$) e $Y = \mathbb{R}$. Veamos ahora cuáles son las invarianzas del volumen de una matriz:

Proposición 3.2.13. *Sea $\mathcal{V} : GL_N(\mathbb{R}) \rightarrow \mathbb{R}$ la aplicación definida en (3.2.2). Se tiene:*

1. *Si P es una matriz de permutación, entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(PA)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante por permutaciones de filas.*
2. *Si Q es una matriz de permutación, entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(AQ)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante por permutaciones de columnas.*

3. Si D es una matriz diagonal positiva, entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(AD)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante al multiplicar cada columna por un escalar positivo.
4. Si U es una matriz unitaria ($U^T = U^{-1}$), entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(UA)$, es decir, el volumen de una matriz es invariante ante transformaciones ortogonales de sus columnas.

Demostración.

1. Sea P una matriz de permutación. Como permutar las filas de una matriz solo cambia el signo del determinante, tenemos que $|\det(A)| = |\det(PA)|$. Por otro lado, dado un vector $x \in \mathbb{R}^N$ y una permutación $\sigma \in S_N$, tenemos que

$$\|x\| = \sqrt{x_1^2 + x_2^2 + \cdots + x_N^2} = \sqrt{x_{\sigma(1)}^2 + x_{\sigma(2)}^2 + \cdots + x_{\sigma(N)}^2}$$

luego la norma de x no cambia si permutamos sus filas. Esto implica que

$$\|(PA)\Phi\| = \|P(A\Phi)\| = \|A\Phi\| \quad \forall \Phi \in \mathbb{R}^N$$

Aplicando esto en la fórmula del volumen en (3.2.2) obtenemos que $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(PA)$.

2. Observamos que si P es una matriz de permutación cualquiera, entonces

$$\lambda \in \mathbb{R}_+^N \Leftrightarrow P\lambda \in \mathbb{R}_+^N$$

Por tanto, si Q es una matriz de permutación su inversa también lo es, y se tiene que

$$\begin{aligned} C_A &= \{x \in \mathbb{R}^N : \exists \lambda \in \mathbb{R}_+^N \text{ con } x = -A\lambda \text{ y } \|x\| < 1\} \\ &= \{x \in \mathbb{R}^N : \exists \lambda \in \mathbb{R}_+^N \text{ con } x = -AQQ^{-1}\lambda \text{ y } \|x\| < 1\} \\ &= \{x \in \mathbb{R}^N : \exists \xi \in \mathbb{R}_+^N \text{ con } x = -AQ\xi \text{ y } \|x\| < 1\} \\ &= C_{AQ}. \end{aligned}$$

Como $C_A = C_{AQ}$, $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(AQ)$ usando la fórmula (3.2.2).

3. La demostración es análoga al caso anterior, ya que si D es una matriz diagonal positiva cualquiera entonces

$$\lambda \in \mathbb{R}_+^N \Leftrightarrow D\lambda \in \mathbb{R}_+^N.$$

Por tanto, también se tiene que $C_A = C_{AD}$ y, consecuentemente, $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(AD)$.

4. Si U es una matriz unitaria, entonces $|\det(A)| = |\det(UA)|$ y para todo $x \in \mathbb{R}^N$, $\|x\| = \|Ux\|$. Al igual que en el caso 1, sustituyendo en la fórmula del volumen de A obtenemos que $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(UA)$.

□

Observación 3.2.14. *La invarianza ante permutaciones de filas ya está incluida en la invarianza por multiplicación de matrices unitarias, ya que toda matriz de permutación es unitaria.*

Definición 3.2.15. *Dado un conjunto X , una relación binaria R en X es un subconjunto de $X \times X$. Decimos que x está relacionado con y , denotado por xRy , si $(x, y) \in R$.*

Definición 3.2.16. *Una relación de equivalencia \sim en X es una relación binaria en X , tal que para cualquier $a, b, c \in X$ se tiene*

- $a \sim a$
- $a \sim b \Leftrightarrow b \sim a$
- Si $a \sim b$ y $b \sim c$ entonces $a \sim c$.

Dado un elemento $a \in X$, se define la clase de equivalencia de a como el conjunto

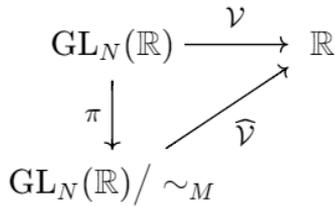
$$[a] = \{x \in X : x \sim a\}.$$

El conjunto de clases de equivalencia de X se denota por X / \sim . La proyección de \sim es la función $\pi : X \rightarrow X / \sim$ definida por $\pi(x) = [x]$ que lleva cada elemento de X en su respectiva clase de equivalencia por \sim .

Teorema 3.2.17. *(Teorema de la Proyección) Sea $f : X \rightarrow Y$ tal que si $x \sim y$ entonces $f(x) = f(y)$. Entonces existe una única función $g : X / \sim \rightarrow Y$ tal que $f = g \circ \pi$*

En $GL_N(\mathbb{R})$ podemos considerar la relación de equivalencia dada por

$$A \sim_M B \Leftrightarrow \begin{cases} \text{existen } U \text{ unitaria, } Q \text{ mat. perm. y } D \text{ diag. pos. tal que} \\ A = UBQD \end{cases}$$



Puede comprobarse que \sim_M es una relación de equivalencia. Además, se verifica que si $A \sim_M B$ entonces $\mathcal{V}(A) = \mathcal{V}(B)$. El siguiente resultado describe las clases de equivalencia de \sim_M .

Proposición 3.2.18. *Dada una matriz $A \in \mathrm{GL}_N(\mathbb{R})$, existe un único representante en la clase de equivalencia de A verificando que:*

1. *es triangular superior, y*
2. *los elementos de la diagonal son -1 .*

Demostración. Usamos el Teorema de la Factorización QR. Éste nos dice que dada una matriz invertible A , existe una única matriz unitaria Q y una única matriz R triangular superior con diagonal positiva tal que $A = QR$. Dada una matriz A , consideramos la matriz \hat{A} obtenida al aplicarle a A las siguientes transformaciones:

1. Multiplicamos A a la izquierda por Q^T , donde Q es la matriz de la factorización QR. Esto nos da la matriz R , que es triangular superior y diagonal positiva.
2. Dividimos cada columna de R por el elemento diagonal, haciendo que la matriz resultante tenga diagonal 1.
3. Multiplicamos a la izquierda por la matriz unitaria $U = -I$.

Claramente, \hat{A} construida de esta manera está en la clase de A y verifica que tiene diagonal -1 y es triangular superior. Tenemos que ver que cualquier otra matriz equivalente a \hat{A} por \sim_M no verifica las propiedades 1) o 2). Si Q es una matriz de permutación distinta de la identidad, entonces $\hat{A}Q$ no es triangular superior. Análogamente, si $D = \mathrm{diag}(d_1, \dots, d_N)$ es una matriz diagonal positiva, entonces el elemento diagonal de la columna i -ésima de $\hat{A}D$ es d_i . Luego la única forma de que $\hat{A}D$ tenga diagonal -1 es que D sea la identidad. Por último, sea V una matriz tal que $V\hat{A} = S$ con S triangular superior con diagonal -1 . Tenemos que probar que $V = I$. De la construcción de \hat{A} se sigue que $V(-I)Q^TAD = S$, así que $(VQ^T)A = -SD^{-1}$, que es una matriz triangular superior con diagonal positiva. Pero ya teníamos que Q^T es la única matriz verificando que $Q^T A = -SD^{-1}$, luego $V = I$. □

3.2.3. Aproximación por productos escalares

Hemos probado que el volumen del cono no depende de la magnitud de las columnas de la matriz. De hecho, como veremos en esta sección, el volumen sólo depende de los ángulos entre columnas. A continuación daremos una fórmula de Taylor para el volumen del cono en función de los productos escalares entre columnas.

Teorema 3.2.19. *Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ invertible, y denotemos por V a la matriz formada por las columnas normalizadas de A , es decir*

$$V = \left(\frac{A_{\cdot 1}}{\|A_{\cdot 1}\|} \mid \cdots \mid \frac{A_{\cdot N}}{\|A_{\cdot N}\|} \right).$$

Sea $\lambda_{ij} = V_i \cdot V_j$. La serie de Taylor multivariable de \mathcal{V} es:

$$T_\lambda = \frac{|\det V|}{(4\pi)^{N/2}} \sum_{l \in \mathbb{N}^{\binom{N}{2}}} \left[\frac{(-2)^{\sum_{i < j} l_{ij}}}{\prod_{i < j} l_{ij}!} \prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{m \neq i} l_{im}}{2} \right) \right] \lambda^l.$$

Teorema 3.2.20. *La serie T_λ converge a \mathcal{V} si y solo si la matriz $M(1, -|\lambda_{ij}|)$ dada por*

$$M(1, -|\lambda_{ij}|) = \begin{pmatrix} 1 & & -|\lambda_{1j}| \\ & \ddots & \\ -|\lambda_{ji}| & & 1 \end{pmatrix}$$

es definida positiva.

Las demostraciones de estos dos teoremas pueden encontrarse en [44].

Nota 3.2.21. *En adelante V denotará una matriz con columnas unitarias y $\Lambda = (\lambda_{ij}) = V^T V$ la matriz cuyas entradas son los productos escalares de las columnas de V .*

Trabajar con esta fórmula de Taylor es muy complicado, ya que el sumatorio se realiza en todos los multi-índices con la misma suma. El problema reside en que, al considerar un multi-índice λ tal que $|\lambda| = k$ con k grande, es imposible descomponer la suma $\sum_{i \neq m} l_{im}$ debido a la gran casuística que se produce en λ . Sin embargo, podemos calcular de manera exacta los primeros términos de la serie de Taylor para dar una aproximación del volumen de una matriz. Comenzamos viendo un lema que nos será útil en la demostración de la aproximación.

Lema 3.2.22. *Sea V una matriz con columnas unitarias. Entonces se tiene*

$$0 \leq |\det(V)| \leq 1,$$

siendo óptimas estas cotas.

Demostración. Tomamos $\Lambda = V^T V$, que es la matriz de Gram de las columnas $\{v_i\}$. Usando la desigualdad de Hadamard [15] obtenemos que

$$\det(\Lambda) \leq \prod_{i=1}^N \|v_i\|^2 = 1$$

porque las columnas de V son unitarias. Como $\det(\Lambda) = \det(V)^2$, obtenemos que $|\det(V)| \leq 1$. La optimalidad se deduce tomando V como la identidad. \square

Teorema 3.2.23. *Sea K un compacto de interior no vacío donde \mathcal{V} es analítico. Existe una constante $C > 0$ que solo depende de N tal que para todo $\lambda \in K$ se tiene que*

$$\left| T_\lambda - \frac{|\det(V)|}{2^N} \left[1 - \frac{2}{\pi} \sum_{i < j} \lambda_{ij} \right] \right| \leq C \sum_{|l|=2} \lambda^l. \quad (3.15)$$

Además, para cada $\varepsilon \ll 1$ existe $\delta > 0$ tal que si $|\lambda| < \delta$ entonces

$$C \leq \frac{N^4 + \varepsilon}{2^N}. \quad (3.16)$$

Demostración. Consideramos la serie

$$P(\lambda) = \frac{T_\lambda (4\pi)^{N/2}}{|\det(V)|} = \sum_{a \in \mathbb{N}^{\binom{N}{2}}} \left[\frac{(-2)^{\sum_{i < j} a_{ij}}}{a!} \prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{m \neq i} a_{im}}{2} \right) \right] \lambda^l.$$

Por el Teorema de Taylor multivariable tenemos que para cada $\lambda \in K$ existe ξ en el segmento $[0, \lambda]$ tal que

$$T_\lambda = \frac{|\det(V)|}{2^N \sqrt{\pi}^N} \left[\sum_{|l| \leq 1} \frac{(-2)^{|l|}}{l!} \prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{i \neq m} a_{im}}{2} \right) \lambda^l + \sum_{|l|=2} \frac{1}{l!} \frac{\partial^{|l|}}{\partial^l \lambda} P(\xi) \lambda^l \right].$$

Calculamos el término constante, T_{λ_0} , y los términos lineales, T_{λ_1} :

$$T_{\lambda_0} = \frac{|\det(V)|}{2^N \sqrt{\pi}^N} \left[\frac{1}{1} \prod_i \underbrace{\Gamma \left(\frac{1}{2} \right)}_{=\sqrt{\pi}} \right] = \frac{|\det(V)|}{2^N \sqrt{\pi}^N} \sqrt{\pi}^N = \frac{|\det(V)|}{2^N}.$$

$$\begin{aligned}
 T_{\lambda_1} &= \frac{|\det(V)|}{2^N \sqrt{\pi^N}} \left[\sum_{|l|=1} \frac{-2}{1} \prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{m \neq i} a_{im}}{2} \right) \right] \\
 &= \frac{|\det(V)|}{2^N \sqrt{\pi^N}} (-2) \sqrt{\pi^{N-2}} \sum_{i < j} \lambda_{ij} \\
 &= -\frac{|\det(V)|}{\pi 2^{N-1}} \sum_{i < j} \lambda_{ij}.
 \end{aligned}$$

Veamos ahora una cota del término cuadrático. Tenemos que

$$|T_{\lambda_2}| = \frac{|\det(V)|}{2^N \sqrt{\pi^N}} \left| \sum_{|l|=2} \frac{1}{l!} \frac{\partial^{|l|}}{\partial^l \lambda} P(\xi) \lambda^l \right|.$$

Por la analiticidad de P , sabemos que las derivadas parciales $\frac{\partial^{|l|}}{\partial^l \lambda} P$ están acotadas en K . Además, por el lema anterior tenemos que $|\det(V)| \leq 1$, luego tomando C como

$$C = \frac{1}{2^N \sqrt{\pi^N}} \max_{\lambda \in K} \sum_{|l|=2} \left| \frac{\partial^{|l|}}{\partial^l \lambda} P(\lambda) \right| \quad (3.17)$$

obtenemos (3.15).

Veamos ahora la desigualdad (3.16). Las derivadas segundas de P también tienen un desarrollo en serie de Taylor y viene dado por

$$\frac{\partial^2 P}{\partial \lambda_{ij} \partial \lambda_{kl}}(\xi) = \begin{cases} \sum_{|l| \geq 2} a_{ij} a_{kl} \frac{(-2)^{|l|}}{l!} \prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{m \neq i} a_{im}}{2} \right) \xi^{a-1_{ij}-1_{kl}} & \text{si } ij \neq kl, \\ \sum_{|l| \geq 2} a_{ij} (a_{ij} - 1) \frac{(-2)^{|l|}}{l!} \prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{m \neq i} a_{im}}{2} \right) \xi^{a-2_{ij}} & \text{if } ij = kl, \end{cases} \quad (3.18)$$

donde 1_{ij} es el vector con un 1 en la posición ij y 0 en el resto, y análogo para 2_{ij} . No conocemos una cota de (3.18), pero podemos acotar su valor en el origen:

$$\frac{\partial^2 P}{\partial \lambda_{ij} \partial \lambda_{kl}}(0) = 4 \prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{m \neq i} a_{im}}{2} \right)$$

Cuando $|l| = 2$ se tiene que $\prod_i \Gamma \left(\frac{1 + \sum_{m \neq i} a_{im}}{2} \right) \leq \frac{\sqrt{\pi^N}}{4}$, por lo tanto

$$\left| \frac{\partial^2 P}{\partial \lambda_{ij} \partial \lambda_{kl}}(0) \right| \leq \sqrt{\pi^N}.$$

El número de multi-índices l tales que $|l| = 2$ es

$$\left(\binom{N}{2} \right) = \frac{N^4}{8} - \frac{N^3}{4} + \frac{3N^2}{8} - \frac{N}{4} \leq N^4,$$

así que las sumas de las derivadas parciales segundas en el origen está acotada por

$$\sum_{|l|=2} \left| \frac{\partial^{|l|}}{\partial^l \lambda} P(0) \right| \leq N^4 \sqrt{\pi}^N.$$

Como $\partial^2 P$ es continua en el origen, tenemos que para cada $\varepsilon > 0$ suficientemente pequeño existe $\delta > 0$ tal que si $\lambda \in B(0, \delta)$ entonces

$$\sum_{|l|=2} \left| \frac{\partial^{|l|}}{\partial^l \lambda} P(\lambda) \right| \leq (N^4 + \varepsilon) \sqrt{\pi}^N.$$

Esto unido a (3.17) nos da que cuando $\lambda \in B(0, \delta)$ podemos tomar C como

$$C \leq \frac{N^4 + \varepsilon}{2^N}$$

□

3.2.4. Dependencia de la suma de coeficientes

Hemos visto que la estabilidad estructural depende esencialmente del producto escalar entre columnas de la matriz de comunidad. Sin embargo, este resultado carece de una interpretación biológica clara. En esta sección demostraremos que la suma de coeficientes de la matriz juega un papel importante en este tipo de estabilidad. Por tanto, podemos relacionar directamente las interacciones entre especies con la estabilidad estructural.

A continuación vamos a introducir la notación que usaremos en este capítulo, así como recordar la notación utilizada anteriormente.

Definición 3.2.24. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ una matriz diagonal dominante con diagonal -1 . Definimos:

- P , la matriz formada por los coeficientes de A pero con diagonal nula:

$$P = A + I$$

- η_{ij} , el producto escalar entre las columnas i y j de A :

$$\eta_{ij} = A_{\cdot i} \cdot A_{\cdot j}$$

- V , la matriz formada por las columnas normalizadas de A :

$$V_{\cdot i} = \frac{A_{\cdot i}}{\|A_{\cdot i}\|_2} \quad \forall i = 1, \dots, N$$

- λ_{ij} , el producto escalar entre las columnas i y j de V :

$$\lambda_{ij} = V_{\cdot i} \cdot V_{\cdot j}$$

- $\mathcal{V}(A)$, el volumen del cono generado por A ,

$$\mathcal{V}(A) = \frac{|\det(A)|}{\pi^{N/2}} \int_{\mathbb{R}_+^N} e^{-x^T A^T A x} dx$$

Teorema 3.2.25. Sea $A \in \mathbb{R}^{N \times N}$ como en la Definición 3.2.24, y supongamos que existe $r > 0$ tal que

$$|p_{ij}| < \frac{r}{N-1}$$

para todo i, j . Entonces existe un entorno de la identidad, $\mathcal{E}(-I)$, y $N_0 \in \mathbb{N}$, tal que si $A \in \mathcal{E}(-I)$ y $N > N_0$ se tiene que existen constantes positivas $\xi, \kappa > 0$ tales que

$$\mathcal{V}(A) \simeq \xi + \kappa \sum_{i \neq j} a_{ij}. \quad (3.19)$$

Es decir, el volumen de A está directamente correlado con la suma de sus coeficientes.

Demostración. Para demostrar la correlación de la estabilidad estructural con la suma vamos a ver que podemos aproximar el volumen del cono por la suma de los coeficientes de la matriz. Para ello partiremos de la siguiente aproximación, la cual se demostró en la sección anterior:

$$\mathcal{V}(A) \simeq \frac{|\det V|}{2^N} \left(1 - \frac{2}{\pi} \sum_{i < j} \lambda_{ij} \right) \quad (3.20)$$

cuando A está suficientemente próxima a $-I$, es decir, cuando los coeficientes extradiagonales de A son pequeños.

La prueba se dividirá en tres etapas:

- **Etapa 1.** Veremos que $\lambda_{ij} \rightarrow \eta_{ij}$ cuando $N \rightarrow \infty$, permitiéndonos aproximar $\sum_{i < j} \lambda_{ij}$ por $\sum_{i < j} \eta_{ij}$.

- **Etapa 2.** Veremos que $\det(V)$ es constante en un entorno de la identidad.
- **Etapa 3.** Veremos que $\sum_{i<j} \eta_{ij}$ se puede aproximar por la suma de los coeficientes de P .

La demostración de estas tres etapas implicaría que

$$\mathcal{V}(A) \propto \sum_{i,j=1}^N p_{ij}$$

Etapa 1

Para aproximar λ_{ij} por η_{ij} debemos exigir cierta uniformidad a la hora de generar los coeficientes de P . Esto se debe a que debemos acotar la norma de las columnas de A por una cantidad que tienda a 1, y esto solo puede conseguirse si el máximo de los coeficientes de P es del orden $1/N$. Por ello pedimos en las hipótesis que exista $r > 0$ tal que $|p_{ij}| < \frac{r}{N-1}$. Entonces el módulo de cada columna de A lo podemos acotar por

$$1 \leq \|A_{\cdot i}\|_2 \leq \sqrt{1 + (N-1) \frac{r^2}{(N-1)^2}} = \sqrt{1 + \frac{r^2}{N-1}}$$

Por otro lado se tiene que $\eta_{ij} = \|A_{\cdot i}\|_2 \|A_{\cdot j}\|_2 \lambda_{ij}$. Si $\lambda_{ij} = 0$ entonces $\eta_{ij} = 0$. Si $\lambda_{ij} \neq 0$ entonces también $\eta_{ij} \neq 0$, y además tienen el mismo signo. Luego se tiene

$$\frac{\eta_{ij}}{\lambda_{ij}} = \left| \frac{\eta_{ij}}{\lambda_{ij}} \right| = \|A_{\cdot i}\|_2 \|A_{\cdot j}\|_2$$

y acotando obtenemos

$$1 \leq \frac{\eta_{ij}}{\lambda_{ij}} \leq 1 + \frac{r^2}{N-1} \tag{3.21}$$

Por tanto podemos aproximar λ_{ij} por η_{ij} cuando N es suficientemente grande.

Etapa 2

Veamos que $\det(V)$ es constante en un entorno de $-I$. Para ello vamos a usar la derivada direccional en la identidad. Sea la función $F : \mathbb{R}^{N^2} \rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$F(A) = \det(V) = \frac{\det(A)}{\prod_k \|A_{\cdot k}\|_2},$$

y sea U una matriz unitaria en el sentido de $\|U\|_F = 1$ (norma euclídea de la matriz vista como vector). Se tiene entonces que

$$\begin{aligned} D_U F(-I) &= \frac{D_U(\det(-I)) \cdot \prod_k \|I_{\cdot k}\| - \det(-I) D_U(\prod_k \| - I_{\cdot k}\|)}{\prod_k \|I_{\cdot k}\|^2} \\ &= D_U(\det(-I)) - (-1)^N D_U\left(\prod_k \| - I_{\cdot k}\|\right). \end{aligned}$$

Por tanto solo tenemos que calcular $D_U(\det(-I))$ y $D_U(\prod_k \|I_{\cdot k}\|)$. Para el primero probaremos el siguiente lema:

Lema 3.2.26. Sean $\varepsilon < 1$ y $T \in \mathbb{R}^{N \times N}$. Entonces se tiene que

$$\det(-I + \varepsilon T) = (-1)^N + (-1)^{N-1} \operatorname{tr}(T)\varepsilon + \mathcal{O}(\varepsilon^2) \quad (3.22)$$

Demostración. Sea $X = -I + \varepsilon T$. Usando la definición del determinante por permutaciones se tiene que

$$\det(X) = \sum_{\sigma \in S_N} \left(\operatorname{sign}(\sigma) \prod_{k=1}^N x_{k\sigma(k)} \right)$$

donde S_N es el grupo de permutaciones de N elementos. Ahora bien, cuando σ es el elemento neutro, $\sigma = e$, puede comprobarse que

$$\prod_{k=1}^N (-1 + \varepsilon t_{kk}) = (-1)^N + \sum_k (-1)^{N-1} t_{kk} \varepsilon + \mathcal{O}(\varepsilon^2).$$

Por otro lado, cuando $\sigma \neq e$, se tiene que el menor exponente de ε en $\prod_{k=1}^N x_{k\sigma(k)}$ es $N - n^0$ de puntos fijos de σ . Esto se debe a que cuando k no es un punto fijo de σ aparece un término $\varepsilon t_{k\sigma(k)}$ en el producto, y cuando k es un punto fijo aparece un término constante -1 . Así que el menor grado de ε es $N - n^0$ de puntos fijos de σ . Como no existen permutaciones distintas del elemento neutro con $N - 1$ puntos fijos, se tiene que cuando $\sigma \neq e$

$$\prod_{k=1}^N x_{k\sigma(k)} = \mathcal{O}(\varepsilon^2).$$

Por tanto se tiene que

$$\det(-I + \varepsilon T) = (-1)^N + (-1)^{N-1} \operatorname{tr}(T)\varepsilon + \mathcal{O}(\varepsilon^2).$$

□

Ahora podemos usar este resultado junto con la definición de derivada direccional para calcular $D_U(\det(-I))$.

$$\begin{aligned} D_U(\det(-I)) &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\det(-I + hU) - \det(-I)}{h} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{(-1)^N + (-1)^{N-1} \operatorname{tr}(U)h + \mathcal{O}(h^2) - (-1)^N}{h} \\ &= (-1)^{N-1} \operatorname{tr}(U) \end{aligned}$$

Nos queda calcular la derivada del producto de los módulos. Tenemos el siguiente lema:

Lema 3.2.27. Sean $\varepsilon < 1$ y $T \in \mathbb{R}^{N \times N}$. Entonces se tiene que

$$D_T(\| -I_{\cdot k} \|_2) = -t_{kk} \tag{3.23}$$

Demostración. Aplicamos la definición de derivada:

$$\begin{aligned} D_T(\| -I_{\cdot k} \|_2) &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\| -I_{\cdot k} + hT_{\cdot k} \|_2 - \| -I_{\cdot k} \|_2}{h} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\sqrt{(-1 + ht_{kk})^2 + h^2 \sum_{i \neq k} t_{ik}^2} - 1}{h} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1 - 2ht_{kk} + h^2 \sum_i t_{ik}^2 - 1}{h \sqrt{(-1 + ht_{kk})^2 + h^2 \sum_{i \neq k} t_{ik}^2} + 1} \\ &= -t_{kk} \end{aligned}$$

□

Ahora podemos aplicar la regla del producto para las derivadas y obtenemos:

$$\begin{aligned} D_U \left(\prod_k \| -I_{\cdot k} \| \right) &= \sum_{k=1}^N D_U(\| -I_{\cdot k} \|) \prod_{i \neq k} \| I_{\cdot i} \| \\ &= \sum_{k=1}^N -u_{kk} \cdot 1 = -\operatorname{tr}(U) \end{aligned}$$

Finalmente calculamos la derivada de F y nos queda

$$\begin{aligned} D_U F(-I) &= D_U(\det(-I)) - (-1)^N D_U \left(\prod_k \| -I_{\cdot k} \| \right) \\ &= (-1)^{N-1} \operatorname{tr}(U) + (-1)^N \operatorname{tr}(U) \\ &= 0 \end{aligned}$$

Etapa 3

Por último, nos queda ver que la suma de los productos escalares depende de la suma de los coeficientes. Para ello, observamos primero que como la diagonal de A es -1 y la diagonal de P es 0 , puede escribirse

$$\eta_{ij} = \sum_{k=1}^N a_{ki}a_{kj} = -a_{ij} - a_{ji} + \sum_{k=1}^N p_{ki}p_{kj}$$

Si denotamos por e al vector $(1, 1, \dots, 1)^T$ entonces podemos expresar la suma de los coeficientes de una matriz X como $e^T X e$. Luego podemos escribir matricialmente la suma de η_{ij} de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \sum_{i < j} \eta_{ij} &= \sum_{i < j} (-a_{ij} - a_{ji}) + \sum_{i < j} \sum_{k=1}^N p_{ki}p_{kj} \\ &= -\sum_{i \neq j} p_{ij} + \frac{1}{2} \sum_{i \neq j} p_{\cdot i} p_{\cdot j} \\ &= -e^T P e + \frac{1}{2} (e^T P^T P e - \text{tr}(P^T P)) \\ &= -e^T P e + \frac{1}{2} (\|P e\|_2^2 - \text{tr}(P^T P)). \end{aligned}$$

De nuevo, sea U una matriz con norma vectorial 1 y F la función dada por

$$F(P) = -e^T P e + \frac{1}{2} (\|P e\|_2^2 - \text{tr}(P^T P)).$$

Calculamos la derivada direccional de F en el origen:

$$\begin{aligned} D_U F(0) &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{F(0 + hU) - F(0)}{h} \\ &= \lim_{h \rightarrow 0} \frac{-e^T h U e + \frac{1}{2} (h^2 \|U e\|_2^2 - h^2 \text{tr}(U^T U))}{h} \\ &= -e^T U e. \end{aligned}$$

Ahora bien, como $F \in \mathcal{C}^2(\mathbb{R}^{N^2})$, se tiene que para P suficientemente próxima al origen se verifica

$$F(P) \simeq F(0) + D_U F(0) \|P\|_F + \mathcal{O}(\|P\|_F^2)$$

con $U = \frac{P}{\|P\|_F}$. Por tanto, obtenemos la aproximación

$$\sum_{i < j} \eta_{ij} = F(P) \simeq -e^T P e = -\sum_{i,j=1}^N p_{ij}.$$

Esto termina la demostración de la etapa 3. En resumen tenemos:

- $\sum_{i<j} \lambda_{ij} \simeq \sum_{i<j} \eta_{ij}$,
- $\det(V) \simeq \text{constante}$,
- $\sum_{i<j} \eta_{ij} \simeq -e^T P e$.

Así que podemos concluir que, si se verifica la condición de uniformidad descrita en la etapa 1, entonces existen constantes ξ y κ tales que

$$\mathcal{V}(A) \simeq \xi + \kappa \sum_{i \neq j} a_{ij}$$

cuando los coeficientes de A son pequeños. □

Aunque solo hayamos sido capaces de probar este resultado de manera local, en la práctica puede observarse mediante simulaciones que la estabilidad estructural depende de la suma de manera global. Esto demuestra que la cooperación en los ecosistemas beneficia la estabilidad estructural, mientras que la competición la perjudica, ya que cuanto mayor sean los coeficientes de una matriz, mayor será su volumen, y por tanto mayor estabilidad estructural tendrá el sistema.

3.3. Resultados experimentales

A continuación desarrollaremos algunos experimentos para estudiar el comportamiento de la estabilidad estructural en ecosistemas. El objetivo será analizar la influencia la cooperación, competición, anidamiento y modularidad en este tipo de estabilidad. Para ello realizaremos simulaciones en las que generamos aleatoriamente matrices de comunidad y representamos su estabilidad estructural.

Experimento 1

En este primer experimento compararemos la estabilidad estructural de matrices respecto a la suma de sus coeficientes.

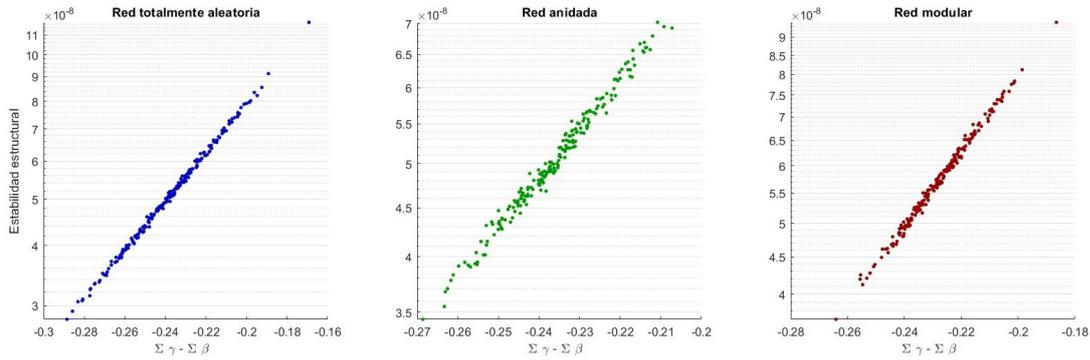
Para cada tipo de comunidad (competitiva, red trófica, mixta y mutualista) hemos generado 200 matrices aleatorias cuyos coeficientes siguen una distribución uniforme. El rango de esta distribución es elegido de tal manera que los signos sean los adecuados para el tipo de comunidad elegida y para que además la matriz sea diagonal dominante negativa. Por otro lado, consideramos tres formas de generar las redes de estos ecosistemas. La primera de ellas es totalmente aleatoria, en la cual se decide si cada entrada de la matriz es nula o no nula con probabilidad 1/2. En la segunda las redes se generan partiendo de una red muy anidada y perturbando

aleatoriamente las conexiones entre especies con una cierta probabilidad. En la última hacemos algo similar con redes modulares, es decir, partimos de una red con dos comunidades perfectamente aisladas y a partir de ésta generamos las demás perturbando la red original.

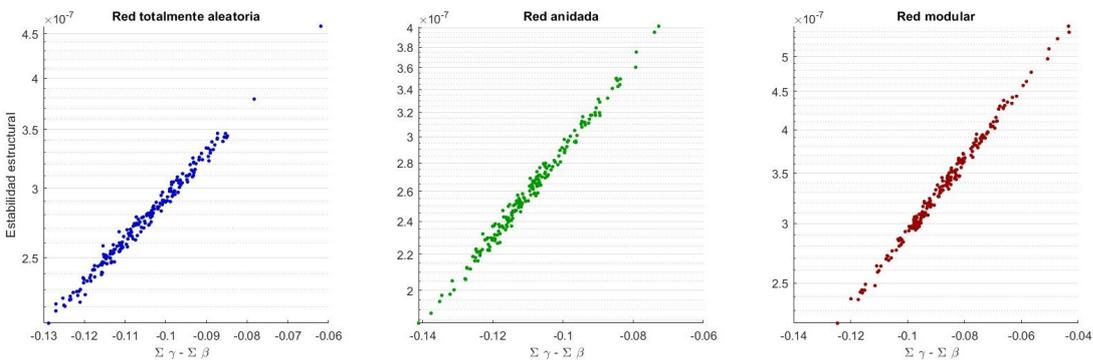
Cada una de estas matrices se representa mediante un punto en el plano, cuya abscisa es la suma de los coeficientes extradiagonales y la ordenada es el volumen del cono. Esto nos permite estudiar la estabilidad estructural respecto a la intensidad de las interacciones entre especies. Además, si denotamos por $\Sigma\gamma$ a la suma de los coeficientes positivos y por $\Sigma\beta$ a la de los coeficientes negativos (en valor absoluto), tenemos que la suma de todos los coeficientes es $\Sigma\gamma - \Sigma\beta$. Así, representando la estabilidad estructural respecto a la suma podemos estudiar la influencia de la cooperación y la competición (o términos beneficiosos y perjudiciales en general) en ésta.

En la figura 3.2 podemos ver la estabilidad estructural (en escala logarítmica) representada respecto a la suma de los coeficientes de la matriz, denotada por $\Sigma\gamma - \Sigma\beta$, para los distintos tipos de comunidades y de topologías de redes.

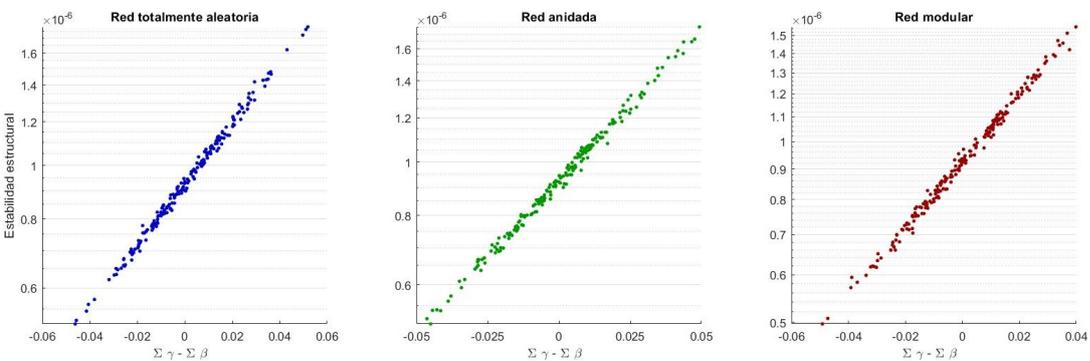
Los resultados obtenidos muestran un comportamiento de la estabilidad estructural muy similar en todos los casos. Tenemos que la suma de los coeficientes afecta positivamente a la estabilidad, indicando que cuanto mayores sean los coeficientes (considerando signo), mayor será ésta. Esto implica que la cooperación, o coeficientes positivos, juega el papel de estabilizar los ecosistemas, mientras que la competición, o coeficientes negativos, los desestabiliza. Este resultado ya lo probamos en la sección anterior al demostrar que el volumen del cono depende de la suma de coeficientes, aunque solo de manera local. Mediante estas simulaciones hemos visto que este comportamiento se extiende de manera global para las matrices que modelan comunidades ecológicas.



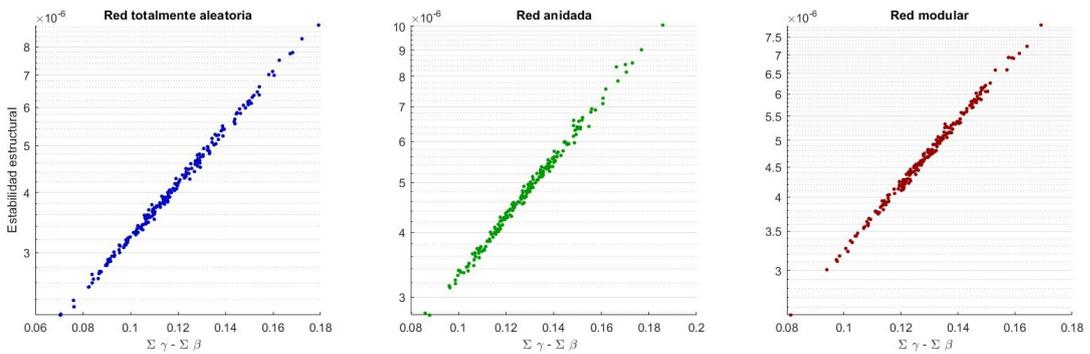
(a) Sistema competitivo con $N = 20$, $\beta_{ij} \in \mathcal{U}(0, 0,05)$.



(b) Red trófica con 10 depredadores y 10 presas ($N = 20$), $\beta_{p_{ij}}, \beta_{d_{ij}}, \gamma_{d_{ij}} \in \mathcal{U}(0, 0,05)$. Sólo las interacciones entre depredadores y presas son generadas aleatoriamente, mientras que consideramos en competición a aquellos depredadores que comparten una presa en común.



(c) Sistema mixto con $N = 20$, $a_{ij} \in \mathcal{U}(-0,05, 0,05)$.



(d) Sistema mutualista con 10 plantas y 10 animales ($N = 20$), $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \in \mathcal{U}(0, 0,02)$ y $\gamma_{p_{ij}}, \gamma_{a_{ij}} \in \mathcal{U}(0, 0,08)$. Sólo las interacciones entre plantas y animales son generadas aleatoriamente, mientras que consideramos en competición a aquellas plantas y animales que poseen un cooperador en común.

Figura 3.2: Estabilidad estructural resp. a la suma de coeficientes para comunidades de tipo competitiva, red trófica, mixta y mutualista.

Experimento 2

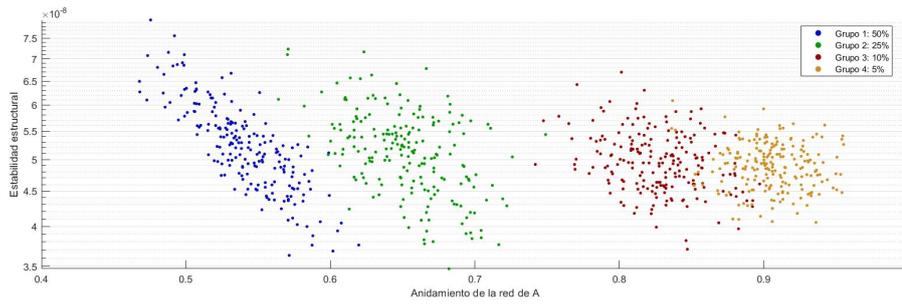
En este experimento compararemos la estabilidad estructural de matrices respecto al valor de anidamiento de la red que genera, el cual viene dado por la fórmula (2.3).

Al igual que en el experimento anterior, para cada tipo de comunidad generamos 200 matrices aleatorias. Los coeficientes los generamos siguiendo una distribución normal con desviación típica pequeña para evitar la variabilidad en los coeficientes, y así poder estudiar el efecto del anidamiento. La media y desviación típica de esta distribución es elegida de tal forma que los signos se correspondan con la comunidad elegida y para que la matriz sea diagonal dominante negativa.

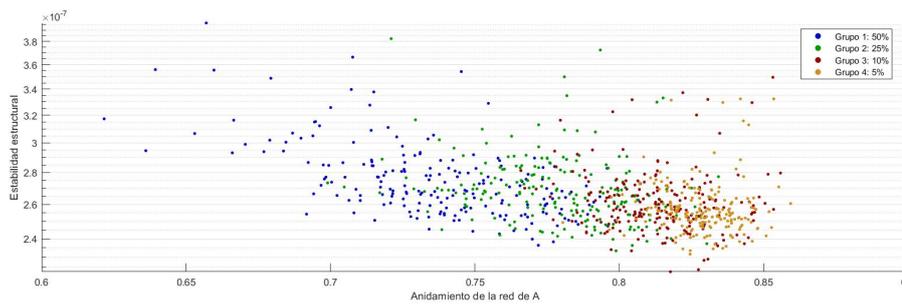
Las redes matrices se distribuyen en cuatro grupos según el grado de anidamiento con el que se generen sus redes. Para crear estas redes partimos de una red con un anidamiento alto, cuya matriz de adyacencia es de la forma.

Cada grupo de redes se caracteriza por estar generado a partir de una perturbación aleatoria de M . Para construir estas matrices simplemente tomamos cada coeficiente de M y con cierta probabilidad intercambiamos su valor, es decir, si $m_{ij} = 1$ entonces lo cambiamos a 0 y viceversa. En el grupo 1 cambiamos cada coeficiente con probabilidad $1/2$, luego este grupo se corresponde con redes generadas totalmente al azar. En los grupos 2, 3 y 4 la probabilidad de cambio es respectivamente 0,25, 0,10 y 0,05, siendo este último grupo el de mayor anidamiento. Además, en los sistemas de redes tróficas y mutualistas las redes se generan únicamente entre miembros de distinto grupo, considerando competición entre miembros de un mismo grupo cuando interactúan con una especie en común.

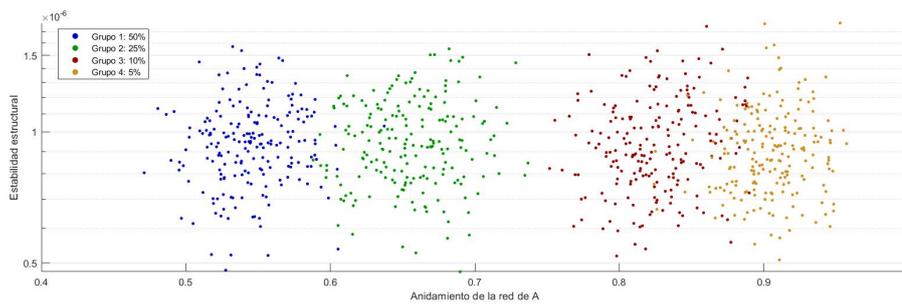
En la siguiente figura se representa la estabilidad estructural de estas matrices respecto a su anidamiento.



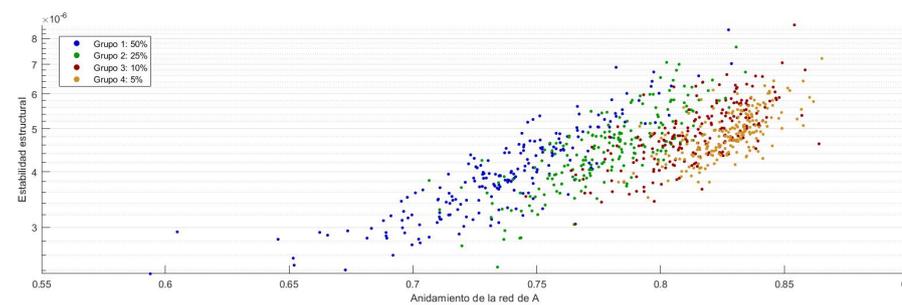
(a) Sistema competitivo con $N = 20$, $\beta_{ij} \in \mathcal{N}(0,025, 0,005)$.



(b) Red trófica con 10 depredadores y 10 presas ($N = 20$), $\beta_{p_{ij}}, \beta_{d_{ij}}, \gamma_{d_{ij}} \in \mathcal{N}(0,025, 0,005)$.



(c) Sistema mixto con $N = 20$, $a_{ij} \in \mathcal{N}(0,025, 0,005)$.



(d) Sistema mutualista con 10 plantas y 10 animales ($N = 20$), $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \in \mathcal{N}(0,01, 2 \cdot 10^{-4})$ y $\gamma_{p_{ij}}, \gamma_{a_{ij}} \in \mathcal{N}(0,04, 0,008)$.

Figura 3.3: Estabilidad estructural resp. al anidamiento de redes para comunidades de tipo competitiva, red trófica, mixta y mutualista.

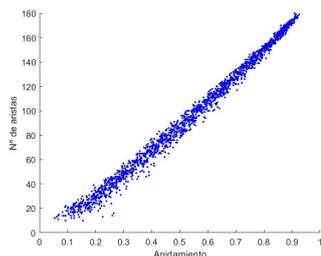


Figura 3.4: Comparación entre anidamiento y número de aristas en redes aleatorias.

Este análisis muestra que en las redes γ -partitas (red trófica y mutualista) la estabilidad estructural está correlada con el anidamiento, mientras que en los sistemas competitivos y mixtos esta medida apenas influye en su comportamiento. En las redes tróficas la estabilidad estructural decrece con el anidamiento, mientras que en los sistemas mutualistas, aumenta. Sin embargo, aunque pueda parecer que existe alguna correlación entre estas dos medidas no podemos afirmar que el anidamiento sea la causa de la estabilidad estructural. Esto se debe a que también existe una correlación muy alta entre el anidamiento y el número de aristas de un grafo. Si generamos redes aleatorias y comparamos el anidamiento el número de aristas, podemos ver que para un valor de anidamiento fijado la cantidad de aristas que tiene el grafo apenas varía (fig. 3.4). Como estamos tomando los coeficientes con una desviación típica pequeña, cada arista aporta aproximadamente la misma cantidad a la suma total de coeficientes. Por tanto, la correlación aparente entre el anidamiento y la estabilidad estructural se trata de una correlación causal, en el sentido de que el anidamiento en las redes provoque una mayor o menor estabilidad estructural.

Experimento 3

Por último, vamos a comparar la estabilidad estructural con el valor de modularidad de las redes. De nuevo, generamos matrices aleatorias con coeficientes normalmente distribuidos con desviación típica baja para aislar el efecto de la red en la estabilidad. Las matrices se distribuyen en cuatro grupos según el grado de modularidad de las redes.

Para generar redes con modularidad alta partimos de una matriz dividida en dos comunidades con conectividad máxima dentro de ellas. Es decir, la matriz M a partir de la cual generaremos las redes aleatorias es de la forma

$$M = \left(\begin{array}{ccc|ccc} 1 & \cdots & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 1 & \cdots & 1 & 0 & \cdots & 0 \\ \hline 0 & \cdots & 0 & 1 & \cdots & 1 \\ \vdots & & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & 1 & \cdots & 1 \end{array} \right)$$

En cada grupo las matrices se generan perturbando la red de M usando el mismo método que en experimento anterior. En el grupo 1 se intercambian el 50 %

de las entradas de M , correspondiéndose con una red totalmente aleatoria, mientras que en los grupos 2, 3 y 4 se intercambian el 25 %, 10 % y 5 % respectivamente.

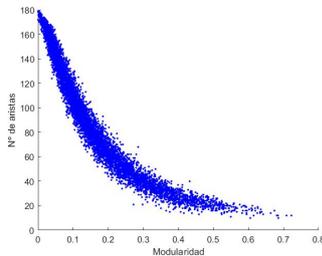
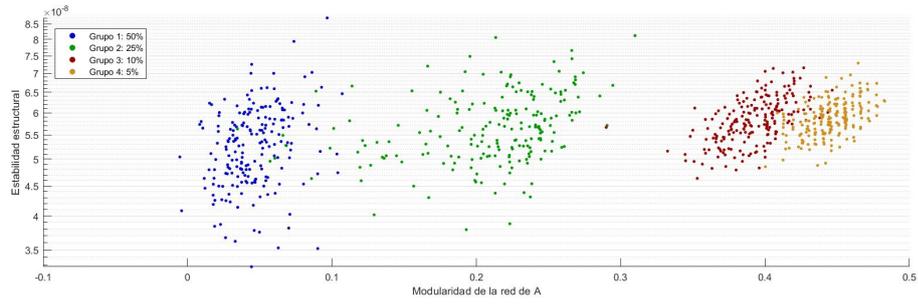


Figura 3.5: Comparación entre modularidad y número de aristas en redes aleatorias.

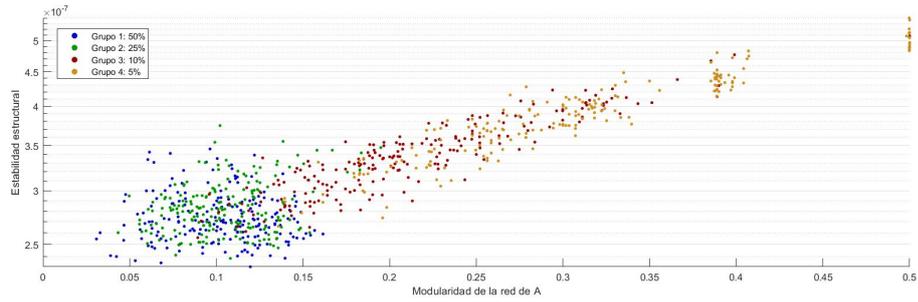
Los resultados obtenidos (fig. 3.6) son similares a los conseguidos con el anidamiento. En las redes competitivas y mixtas la estabilidad estructural apenas se ve afectada por la modularidad del grafo. Por contraparte existe una correlación aparente entre estas dos medidas en las redes tróficas y mutualistas. Sin embargo, debemos estudiar más en detalle estos casos.

La paradoja de Simpson es un fenómeno estadístico en el que aparece una tendencia en varios grupos aislados de datos, pero se observa otra tendencia cuando se combinan los grupos. Esto es particularmente problemático cuando los datos reciben interpretaciones causales indebidas. En nuestro caso tenemos que en las redes mutualistas, la correlación con la estabilidad estructural es negativa en los grupos aislados 1 y 2 mientras que en los grupos 3 y 4 es positiva. Pero en global se observa una tendencia positiva. Además, aunque en los dos últimos grupos la correlación es positiva la variación de la estabilidad estructural es muy pequeña. Por tanto no podemos concluir que la modularidad afecte a la estabilidad estructural en las redes mutualistas.

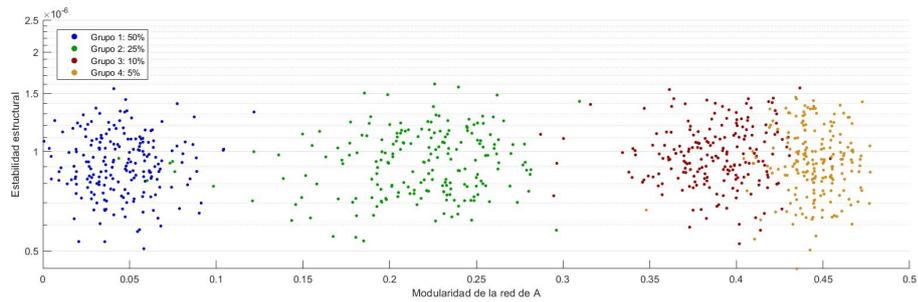
Por otro lado en las redes tróficas no se observa esta paradoja de Simpson. De hecho, se observa una clara dependencia positiva de la estabilidad estructural respecto de la modularidad en los grupos 3 y 4. Ahora bien, al igual que con el anidamiento se tiene una alta correlación de la modularidad con el número de aristas. En este caso la correlación es negativa, y al tratarse redes tróficas, menor número de aristas implica mayor suma de coeficientes.



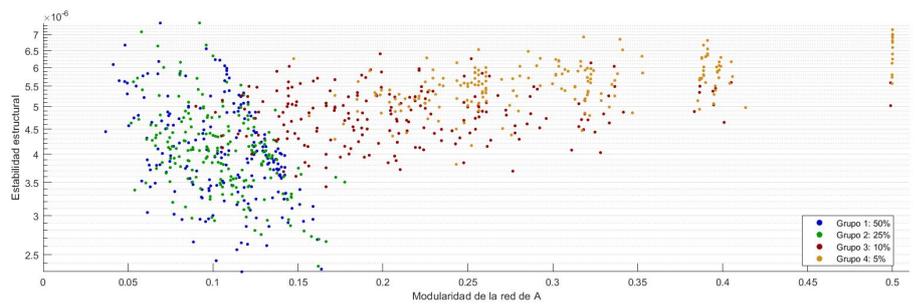
(a) Sistema competitivo con $N = 20$, $\beta_{ij} \in \mathcal{N}(0,025, 0,005)$.



(b) Red trófica con 10 depredadores y 10 presas ($N = 20$), $\beta_{p_{ij}}, \beta_{d_{ij}}, \gamma_{d_{ij}} \in \mathcal{N}(0,025, 0,005)$.



(c) Sistema mixto con $N = 20$, $a_{ij} \in \mathcal{N}(0,025, 0,005)$.



(d) Sistema mutualista con 10 plantas y 10 animales ($N = 20$), $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \in \mathcal{N}(0,01, 2 \cdot 10^{-4})$ y $\gamma_{p_{ij}}, \gamma_{a_{ij}} \in \mathcal{N}(0,04, 0,008)$.

Figura 3.6: Estabilidad estructural resp. a la modularidad de redes para comunidades de tipo competitiva, red trófica, mixta y mutualista.

Capítulo 4

Efectos indirectos

El propósito de este capítulo es analizar un modelo nuevo de Lotka-Volterra que incluye los efectos indirectos entre especies, obtenido a través de la modificación de coeficientes en la matriz de comunidad. Los efectos indirectos son aquellos efectos entre especies que están mediados por el resto de especies en la comunidad, y han sido ampliamente estudiados en ecología. En la primera sección estudiaremos los efectos indirectos clásicos además de su trayectoria histórica. Como veremos más adelante, la definición usual de efectos indirectos no permite modificar la matriz de comunidad para incluirlos. Por ello, dedicaremos la segunda sección a reformular esta definición para, posteriormente, construir el modelo. Por último, estudiaremos la estabilidad estructural del modelo de Lotka-Volterra original y el de efectos indirectos, haciendo una comparación entre ambos.

4.1. Efectos indirectos clásicos: matriz de efectos totales

Uno de los objetivos principales de la ecología es estudiar las interacciones entre especies en un ecosistema. Estas relaciones se pueden clasificar en dos tipos: efectos directos y efectos indirectos [38]. Los efectos directos comprenden todas las interacciones observables entre las especies, es decir, los efectos que resultan de la interacción física entre éstas [58]. En cambio, los efectos indirectos pueden definirse como el impacto de un organismo sobre otro, mediado o transmitido por un tercero (fig. 4.1). De esta forma, especies que aparentemente estén compitiendo podrían estar cooperando indirectamente si ambas compiten con una tercera. Esto hace que nos preguntemos cuál es el efecto total entre especies de un ecosistema. En otras palabras, si conocemos los efectos directos entre especies (i.e. la matriz de comunidad), ¿podemos calcular los efectos indirectos?

Esta cuestión ha sido extensamente trabajada en ecología desde la década de 1970. Basándose en la Teoría de Retroalimentación de circuitos electrónicos, Richard Levins (1974) publicó un artículo en el que discutía el uso de bucles de retroalimentación para estudiar el efecto de perturbaciones en ecosistemas. Esto sería la semilla de lo que ahora conocemos como matriz de efectos totales. Esta matriz contiene información sobre las interacciones netas entre especies. En concreto, en la entrada (i, j) de la matriz se encuentra el efecto total, o suma de efecto directo e indirecto, de la especie j sobre la i .

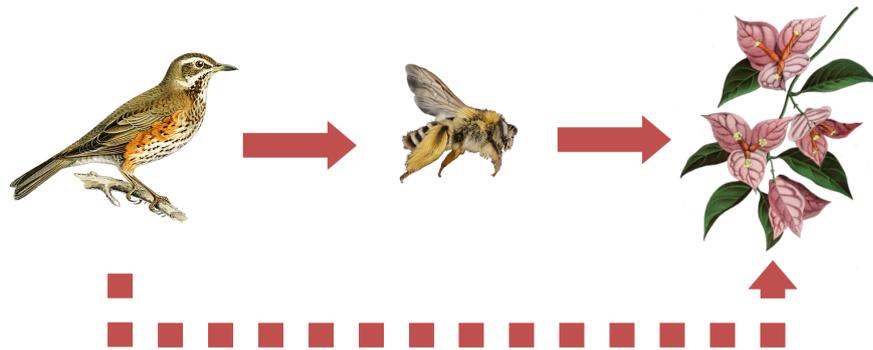


Figura 4.1: *Ejemplo de efectos directos e indirectos en un ecosistema. En este caso, como los pájaros se alimentan de abejas y las abejas polinizan las flores, existen interacciones directas pájaro-abeja y abeja-planta (flechas continuas). Por otra parte, existe un efecto indirecto entre los pájaros y las plantas a través de su interacción con las abejas (flecha discontinua). Un aumento en la población de aves provocaría una reducción en la abundancia de las abejas, lo que desfavorecería a las plantas.*

Una aplicación del uso de esta matriz es en el control de plagas en cultivos de plantas. En estos cultivos existe una enorme biodiversidad de especies, y en ocasiones alguna de éstas es considerada perjudicial para la especie cultivada. Paradójicamente, eliminar la plaga puede resultar en una catástrofe para el ecosistema, ya que es posible que otro parásito más fuerte y más perjudicial ocupe su lugar. También es posible eliminar una plaga introduciendo un depredador de ésta, y por tanto es necesario estudiar también el efecto total del depredador sobre cada especie del ecosistema. Veamos un ejemplo. Supongamos que tenemos un ecosistema con una planta y dos parásitos (A y B) que se alimentan de ésta. Además, pongamos que existe sobrecrecimiento del parásito A. Para controlar este sobrecrecimiento introducimos un depredador del parásito A, el cuál reduce su población a valores normales. Ahora bien, es posible que esta reducción del parásito A provoque un sobrecrecimiento del B, ya que tiene menos competencia para sobrevivir. Incluso, si el parásito B es más perjudicial que el A, podría llegar a reducir la población de plantas. Para solucionar esto recurrimos a la matriz de

efectos totales. Si el efecto total del depredador sobre la planta es positivo, entonces podemos introducirlo, y si es negativo, no.

Por tanto calcular la matriz de efectos totales se reduce a estimar el cambio una especie cuando aumenta la población de otra. Esta idea la formalizamos en la siguiente definición [22].

Definición 4.1.1. *Consideramos el sistema $u' = f(u)$ y el sistema perturbado $u' = f(u) + z$ con $z \in \mathbb{R}^N$, y supongamos que tiene un punto de equilibrio $u^* = u^*(z) \in \mathcal{C}^1(\mathbb{R}^N)$. La matriz de efectos totales del sistema se define como:*

$$S = \frac{\partial u^*}{\partial z}(0).$$

Es decir, la matriz de efectos totales se define como el cambio en el equilibrio ante una perturbación infinitesimalmente pequeña. De esta forma la entrada s_{ij} será positiva si al aumentar la especie j aumenta la población de la i en el equilibrio. Se tiene la siguiente expresión para la matriz de efectos totales.

Proposición 4.1.2. *Consideramos el sistema $u' = f(u)$ en las condiciones de la definición anterior, y denotemos por $u_0^* = u^*(0)$ el equilibrio del sistema original. Entonces*

$$S = - \left(\frac{\partial f}{\partial u}(u_0^*) \right)^{-1}$$

Demostración. Como u^* es un equilibrio del sistema perturbado, se tiene que

$$f(u^*(z)) + z = 0.$$

Derivando respecto a z en $z = 0$ tenemos

$$\left(\frac{\partial f}{\partial u} \Big|_{u=u^*(0)} \right) \cdot \left(\frac{\partial u^*}{\partial z} \Big|_{z=0} \right) + \frac{\partial z}{\partial z} \Big|_{z=0} = \left(\frac{\partial f}{\partial u} \Big|_{u=u_0^*} \right) S + I = 0.$$

Por tanto

$$S = - \left(\frac{\partial f}{\partial u}(u_0^*) \right)^{-1}.$$

□

En un sistema lineal $u' = Au$ la matriz de efectos totales es $-A^{-1}$, y es frecuentemente utilizada en la literatura para estudiar los efectos totales en ecosistemas [29, 18, 22]. Esta matriz solo se usa para describir las relaciones entre especies, sirviendo de ayuda para problemas como el control de plagas ejemplificado

anteriormente.

Sin embargo, en este trabajo estamos interesados en modelar la dinámica de ecosistemas a través de los efectos totales, modificando la matriz de comunidad para que se incluyan los efectos indirectos entre especies. Cabría esperar que si en el modelo de Lotka-Volterra añadimos los efectos indirectos a la matriz de comunidad obtengamos el sistema de ecuaciones $u' = u(b + Su)$. Observamos que en el sistema de Lotka-Volterra la matriz de efectos totales es

$$S = -(\text{diag}(u_i^*) A)^{-1}.$$

Esto hace la matriz S presente una serie de problemas al emplearse como matriz de interacciones. El primero es que no tenemos garantías de que el sistema resultante, $u' = u(b + Su)$, posea existencia de solución global, ni de punto de equilibrio globalmente estable y positivo. Esto se debe a que no sabemos si S es diagonal dominante negativa usando solo que la matriz A sí lo es. Suponiendo que salváramos este inconveniente, también tenemos que S depende del equilibrio del sistema original. Pero si suponemos que los efectos indirectos influyen en la dinámica, este equilibrio debería calcularse tomando la matriz S como matriz de interacciones, así que aparece una definición circular para S . Por último, estamos asumiendo que los efectos indirectos juegan un papel en la dinámica, pero no tenemos certeza de la intensidad con la que afectan. Por ello, lo ideal sería poder separar de S los efectos directos de los indirectos y ponderar estos últimos con un parámetro que regule la intensidad de los efectos indirectos. En conclusión, no es buena idea considerar el sistema $u' = u(b + Su)$.

4.2. Modelo de efectos indirectos

Si queremos incluir los efectos indirectos en el modelo de Lotka-Volterra debemos darle otro enfoque a la construcción de la matriz de efectos totales, uno que permita que la matriz resultante siga siendo diagonal dominante negativa. Para modelar los efectos indirectos entre dos especies cualesquiera, i y j , vamos a considerar el producto de todos los coeficientes de relaciones directas que interactúan tanto con i como con j . Por ejemplo, si una especie k interactúa con i y j (fig.4.2.a), cambiaremos el coeficiente a_{ij} por

$$\widetilde{a}_{ij} = a_{ij} + a_{ik}a_{kj}.$$

En este caso, \widetilde{a}_{ij} es el efecto total de la especie j en la i , y el efecto indirecto es $a_{ik}a_{kj}$. Si existiesen varias especies que interactúan en común con i y con j (fig.4.2.b), entonces sumaremos todos los productos de estos coeficientes:

$$\widetilde{a}_{ij} = a_{ij} + \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i,j}}^N a_{ik}a_{kj}.$$

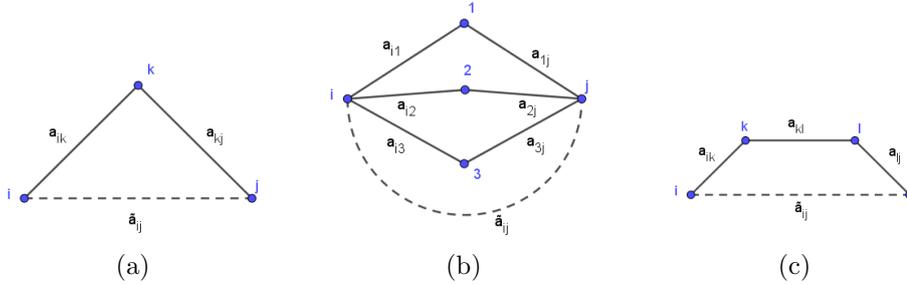


Figura 4.2: Ejemplo de efectos indirectos en redes. La línea continua indica la existencia de una conexión directa entre especies, mientras que la línea discontinua, una conexión indirecta.

También pueden existir caminos de longitud mayor entre las especies i y j , en cuyo caso añadiremos el producto de todos los coeficientes que aparezcan en dicho camino (fig. 4.2.c). Por ejemplo, cuando existe un camino de longitud 3 entre i y j tomaremos el nuevo coeficiente como

$$\widetilde{a}_{ij} = a_{ij} + a_{ik}a_{kl}a_{lj}.$$

Debe tenerse en cuenta que un mismo camino puede recorrerse varias veces. Es por ello que si entre dos especies existe un camino, entonces también existen infinitos caminos de longitud arbitrariamente grande entre éstas. Por tanto el coeficiente de interacción total entre las especies i y j que incluya las relaciones indirectas debe tener esta forma:

$$\widetilde{a}_{ij} = a_{ij} + \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i,j}}^N a_{ik}a_{kj} + \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i,j}}^N \sum_{\substack{l=1 \\ l \neq i,j,k}}^N a_{ik}a_{kl}a_{lj} + \sum_{\substack{k=1 \\ k \neq i,j}}^N \sum_{\substack{l=1 \\ l \neq i,j,k}}^N \sum_{\substack{m=1 \\ m \neq i,j,k,l}}^N a_{ik}a_{kl}a_{lm}a_{mj} + \dots \quad (4.1)$$

donde la suma continúa infinitamente. Esto plantea dos problemas:

- El coeficiente de interacción total puede no ser finito.
- Es posible que la matriz resultante con coeficientes \widetilde{a}_{ij} no sea Lyapunov-estable.

Más adelante veremos que para las matrices diagonal dominante negativa el coeficiente \widetilde{a}_{ij} siempre converge, y que la matriz de efectos totales también es NDD.

Proposición 4.2.1. *Sea $B \in \mathbb{R}^{N \times N}$ con $B = (b_{ij})$ y $N \geq 2$. Se tiene la siguiente expresión:*

$$B_{ij}^n = \sum_{k_1, \dots, k_{n-1}=1}^N b_{ik_1} \cdots b_{k_{n-1}j}. \quad (4.2)$$

Demostración. Lo demostraremos por inducción en n

▪ **Caso $n = 2$.**

$$B_{ij}^2 = B_i \cdot B_{.j} = \sum_{k_1=1}^N b_{ik_1} b_{k_1j}.$$

▪ **Caso $n \rightarrow n + 1$.** Supongamos que $B_{ij}^n = \sum_{k_1, \dots, k_{n-1}=1}^N b_{ik_1} \cdots b_{k_{n-1}j}$

$$\begin{aligned} B_{ij}^{n+1} &= B_i \cdot B_{.j}^n = \sum_{r=1}^N b_{ir} \sum_{k_1, \dots, k_{n-1}=1}^N b_{rk_1} b_{k_1k_2} \cdots b_{k_{n-1}j} \\ &= \sum_{r, k_1, \dots, k_{n-1}=1}^N b_{ir} b_{rk_1} b_{k_1k_2} \cdots b_{k_{n-1}j}. \end{aligned}$$

Como los índices en el sumatorio son mudos y todos varían entre 1 y N , podemos renombrarlos de forma que nos queda

$$B_{ij}^{n+1} = \sum_{k_1, \dots, k_n=1}^N b_{ik_1} \cdots b_{k_nj}.$$

□

Definición 4.2.2. *Sea $\tau > 0$ y consideramos el sistema de Lotka-Volterra $u' = u(b + Au)$ siendo A una matriz de la forma*

$$A = \begin{pmatrix} -1 & & a_{ij} \\ & \ddots & \\ a_{ij} & & -1 \end{pmatrix}.$$

Definimos el modelo de Lotka-Volterra con efectos indirectos, o simplemente modelo de efectos indirectos, como el s.d.o:

$$(LVI)_\tau \begin{cases} u' = u(b + \tilde{A}u), \\ \tilde{A} = A + \tau \sum_{n=2}^{\infty} (I + A)^n, \end{cases} \quad (4.3)$$

siempre que exista la serie. La matriz \tilde{A} modela los efectos totales entre especies. Por analogía, llamaremos modelo de efectos directos al modelo de Lotka-Volterra usual.

El parámetro τ nos permite controlar la intensidad de los efectos indirectos. Cuanto mayor sea τ , mayor será la diferencia entre A y \tilde{A} . Por la Proposición 4.2.1 tenemos que la entrada (i, j) de la matriz $\sum_{n=2}^{\infty} (I + A)^n$ contiene la suma de los productos de todos los coeficientes de los caminos que conectan a la especie i con la j (sin incluir el camino de una especie a sí misma), luego \tilde{A} es una matriz cuyas entradas son como en (4.1).

Ahora probaremos la convergencia de $\sum_{n=2}^{\infty} (I + A)^n$, pero antes enunciaremos un teorema que nos servirá en la demostración [13].

Teorema 4.2.3. (Lema de Neumann) Sea $P \in \mathbb{C}^{N \times N}$ y supongamos que $\lim_{k \rightarrow \infty} P^k = 0$. Entonces $I - P$ es regular y

$$(I - P)^{-1} = \sum_{k=0}^{\infty} P^k. \quad (4.4)$$

Una condición suficiente para que $P^k \rightarrow 0$ es que $\|P\| < 1$ para alguna norma consistente. En tal caso se tiene

$$\|(I + P + P^2 + \dots + P^k) - (I - P)^{-1}\| \leq \frac{\|P\|^{k+1}}{1 - \|P\|}. \quad (4.5)$$

Proposición 4.2.4. Si A es una matriz como en (4.2.2) y además es diagonal dominante negativa, entonces

$$\tilde{A} = A + \tau \sum_{n=2}^{\infty} (I + A)^n$$

está bien definida para todo $\tau > 0$.

Demostración. Solo hay que probar que $\sum_{n=0}^{\infty} (I + A)^n$ es convergente. Aplicando el Teorema 4.2.3 con $P = I + A$ y considerando la norma matricial $\|\cdot\|_F$ tenemos que

$$\|I + A\|_F = \left\| \begin{pmatrix} 0 & & a_{ij} \\ & \ddots & \\ a_{ij} & & 0 \end{pmatrix} \right\|_F = \max_{1 \leq i \leq N} \sum_{j=1}^N |a_{ij}| < 1$$

por ser A diagonal dominante. Luego $\lim_{n \rightarrow \infty} (I + A)^n = 0$ y en consecuencia $\sum_{n=0}^{\infty} (I + A)^n$ converge. Además se tiene

$$\sum_{n=0}^{\infty} (I + A)^n = -A^{-1}. \quad (4.6)$$

□

Esta proposición no solo prueba que el modelo de efectos indirectos está bien definido, también nos dice el valor de $\sum_{n=0}^{\infty} (I + A)^n$.

Corolario 4.2.5. *Si A es diagonal dominante negativa con diagonal -1 entonces*

$$\tilde{A} = (1 - \tau)A - 2\tau I - \tau A^{-1}. \quad (4.7)$$

Solo nos queda ver que la matriz \tilde{A} sigue siendo S_w . A diferencia de la convergencia, la estabilidad sí depende de τ . Sin embargo, para valores de τ suficientemente pequeños se cumple que \tilde{A} es una matriz NDD:

Proposición 4.2.6. *Sea A una matriz como en la Definición 4.2.2 con $A \in NDD$. Entonces existe $\epsilon > 0$ tal que si $\tau < \epsilon$ entonces $\tilde{A} \in NDD$.*

Demostración. Denotemos $A = (a_{ij})$, $\tilde{A} = (\tilde{a}_{ij})$ y $A^{-1} = (a'_{ij})$. Veamos las condiciones que debe cumplir τ para que \tilde{A} sea diagonal dominante negativa.

- **Diagonal negativa.** Sea $i \in \{1, \dots, N\}$. Tenemos que $\tilde{a}_{ii} = -(1 - \tau) - 2\tau - \tau a'_{ii} = -1 - (1 + a'_{ii})\tau$. Distinguimos tres casos:

1. Si $a'_{ii} = -1$, entonces $\tilde{a}_{ii} < 0$ para cualquier $\tau > 0$.
2. Si $a'_{ii} > -1$, entonces $1 + a'_{ii} > 0$ y por tanto $\tilde{a}_{ii} < 0$ para todo $\tau > 0$.
3. Si $a'_{ii} < -1$, entonces $-(1 + a'_{ii})\tau > 0$ y se tiene

$$\tilde{a}_{ii} < 0 \Leftrightarrow \tau < \frac{-1}{1 + a'_{ii}}.$$

Tomando $\eta > 0$ tal que $\eta < \min \left\{ \frac{-1}{1 + a'_{ii}} : a'_{ii} < -1 \right\}$ tenemos que si $\tau \in (0, \eta)$ entonces la diagonal de \tilde{A} es negativa.

- **Diagonal dominante.** Definimos la función $F : [0, +\infty) \rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$F(\tau) = \min_{1 \leq i \leq N} \left\{ |\tilde{a}_{ii}| - \sum_{j=1, j \neq i}^N |\tilde{a}_{ij}| \right\} \quad (4.8)$$

$$= \min_{1 \leq i \leq N} \left\{ |-1 - (1 + a'_{ii})\tau| - \left[(1 - \tau) \sum_{j \neq i}^N |a_{ij}| + \tau \sum_{j \neq i}^N |a'_{ij}| \right] \right\}. \quad (4.9)$$

F es continua por ser composición de funciones continuas. Además, $\tilde{A} \in NDD$ si y solo si $F(\tau) > 0$. Como $A \in NDD$, $F(0) > 0$, y por la continuidad de F sabemos que existe $\delta > 0$ tal que si $\tau \in (0, \delta)$ entonces \tilde{A} es diagonal dominante.

Por último, tomamos $\epsilon = \min\{\eta, \delta\}$ y obtenemos el resultado. \square

4.3. Comparación de la estabilidad estructural

En esta sección vamos a comparar la estabilidad estructural de los modelos de efectos directos e indirectos. Cómo ambos son modelos de tipo Lotka-Volterra podemos medir la estabilidad estructural en ambos usando el volumen del cono de máxima biodiversidad. Sin embargo, dada la expresión de la matriz de efectos totales resulta inviable deducir propiedades de su estabilidad estructural usando las fórmulas analíticas (3.2.2) y (3.12). Es por ello que compararemos la estabilidad estructural de ambos modelos a través de la suma de los coeficientes de las matrices, ya que como vimos en el capítulo anterior, la suma es una buena aproximación de la estabilidad estructural.

Lo primero que observamos es que si la suma de la parte que corresponde a los efectos indirectos es positiva entonces la matriz de efectos totales tendrá mayor estabilidad que la de efectos directos, mientras que si la suma de los efectos indirectos es negativa entonces tendrá menor estabilidad. Además, atendiendo a su función el parámetro τ intensifica la suma de los efectos indirectos. Luego si la suma de los efectos indirectos es positiva cuánto mayor sea τ mayor será la estabilidad estructural de la matriz de efectos totales y recíprocamente cuando la suma de los efectos indirectos es negativa.

Si tenemos una matriz A con coeficientes de signo arbitrario, no podemos asegurar nada sobre el signo de la suma de las potencias de A . Es por ello que, como veremos más adelante en los resultados experimentales, en los sistemas mixtos

apenas cambia la estabilidad estructural del modelo de efectos indirectos. Por otra parte, para los sistemas competitivos sí tenemos un resultado teórico que bajo ciertas condiciones nos garantiza que el modelo de efectos indirectos es más estable que el de efectos directos:

Proposición 4.3.1. *Sea $P \in \mathbb{R}^{N \times N}$ con diagonal nula tal que para cualquier $i, j, k = 1, \dots, N$ se tiene que*

1. $p_{ik}p_{kj} \geq 0$

2. $p_{ij} < a$

para cierto $0 < a < 1 - \frac{\sqrt{2}}{2}$. Entonces existe $b > 0$ verificando que

$$a^2 > b^2 > \frac{(2-a)a^3}{(1-a)^2}$$

tal que si $|p_{ij}| \geq b$ para todo i, j entonces

$$e^T P e \geq \left| e^T \sum_{n=3}^{\infty} P^n e \right|$$

Demostración. Sean $i, j \in \{1, \dots, N\}$. Por un lado tenemos que

$$\begin{aligned} \left| \sum_{n=3}^{\infty} (P^n)_{ij} \right| &= \left| \sum_{n=3}^{\infty} \left(\sum_{k_1, \dots, k_{n-1}=1}^N p_{ik_1} \cdots p_{k_{n-1}j} \right) \right| \\ &\leq \sum_{n=3}^{\infty} \left(\sum_{k_1, \dots, k_{n-1}=1}^N a^n \right) \\ &= \sum_{n=3}^{\infty} N(n-1)a^n = N \frac{(2-a)a^3}{(1-a)^2}. \end{aligned}$$

Sea ahora $b > 0$ tal que $|p_{ij}| \geq b$ para todo i, j . Entonces

$$(P^2)_{ij} = \sum_{k=1}^N p_{ik}p_{kj} \geq Nb^2,$$

luego para que se cumpla que $(P^2)_{ij} \geq \sum_{n=3}^{\infty} (P^n)_{ij}$ una condición suficiente es que

$$a^2 \geq b^2 \geq \frac{(2-a)a^3}{(1-a)^2}.$$

Por tanto, debe darse que

$$1 \geq \frac{(2-a)a}{(1-a)^2},$$

y resolviendo en a obtenemos que a debe ser menor que $1 - \sqrt{2}/2$. \square

Observación 4.3.2. *Dado que $\tilde{A} = A + \tau \sum_{n=2}^{\infty} P^n$, este resultado da condiciones para que aumente la estabilidad estructural del modelo de efectos indirectos en sistemas competitivos. Estas condiciones son bastante fuertes, ya que no las verifican matrices con algún coeficiente nulo. Sin embargo, nos da una idea intuitiva de lo que ocurre en sistemas competitivos.*

Respecto a los sistemas de redes tróficas y mutualistas no tenemos resultados teóricos que garanticen la diferencia en la estabilidad estructural entre ambos modelos. Sin embargo se ha demostrado en [5] que en los sistemas mutualistas el anidamiento de la red minimiza la competición indirecta entre especies.

Resultados experimentales

Ahora vamos a realizar una serie de simulaciones en las que compararemos la estabilidad estructural entre ambos modelos.

Del mismo modo que hicimos en el Capítulo 2, para cada tipo de comunidad generamos 200 matrices cuyos coeficientes siguen una distribución uniforme. El rango de esta distribución es elegido de tal manera que los signos sean los adecuados para el tipo de comunidad y para que la matriz sea diagonal dominante negativa. Asimismo, consideramos redes totalmente aleatorias, anidadas y modulares, según el mismo método descrito en el capítulo anterior.

Compararemos la diferencia de estabilidad estructural entre ambos modelos solo respecto a la suma de coeficientes de la matriz de efectos directos. De esta manera podemos interpretar el papel de la cooperación y la competición directa en la estabilidad estructural del modelo de efectos indirectos. Respecto a la topología de la red, en estos experimentos no vamos estudiar el cambio de estabilidad estructural respecto a las medidas de anidamiento y modularidad. Esto se debe a que, en primer lugar, las matrices de efectos totales siempre presentan un grafo completo (salvo casos patológicos con comunidades aisladas), luego no tiene sentido medir la topología de red de la matriz de efectos totales. Por otro lado, también podríamos estudiar la diferencia de estabilidad respecto al anidamiento y modularidad de la matriz original. Sin embargo, ya vimos en el Capítulo 2 que estas dos medidas no sirven para comparar la estabilidad estructural porque están muy correlacionados

con el número total de aristas.

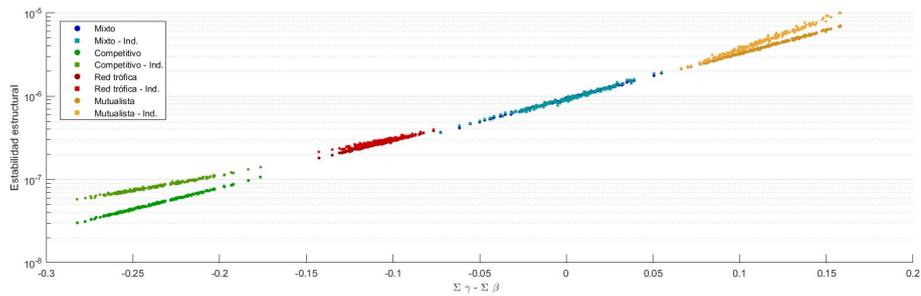
En un primer experimento vamos a comparar la estabilidad estructural entre ambos modelos cuando la red de la matriz de efectos totales se ha generado de forma totalmente aleatoria. Como la intensidad de los efectos indirectos, τ , afecta esencialmente a la magnitud de la diferencia en estabilidad y no al signo de ésta, vamos a fijar $\tau = 1$. Como vemos en la figura 4.3, el modelo de efectos indirectos presenta una estabilidad estructural mayor o igual que el de efectos directos. La diferencia en estabilidad aumenta cuanto mayor sea tanto la cooperación como la competición. En la siguiente tabla se recogen las diferencias promedio en cada tipo de comunidad.

Diferencia relativa promedio en redes totalmente aleatorias	
Sistema	Incremento de estabilidad
Mixto	00,01 %
Competitivo	62,06 %
Red trófica	05,30 %
Mutualista	19,24 %

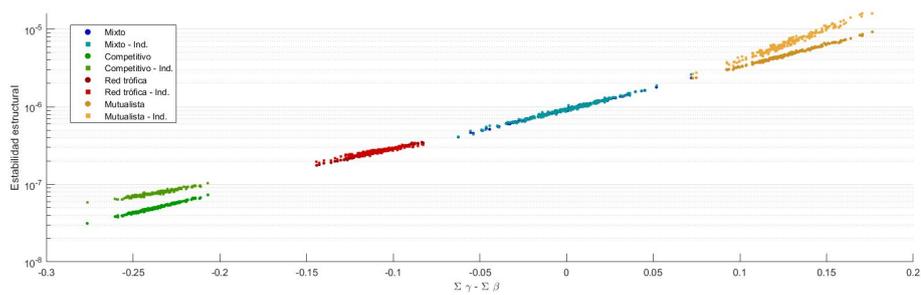
También comparamos la estabilidad estructural respecto a la suma de coeficientes cuando las redes son muy anidadas o muy modulares. Los resultados obtenidos (fig. 4.3.b y 4.3.c) muestran que el comportamiento de la estabilidad en el modelo de efectos indirectos no cambia respecto al de redes totalmente aleatorias. Seguimos observando un aumento de la estabilidad estructural en el modelo indirecto en función de la cooperación y la competición del sistema. Sin embargo, sí observamos un cambio en la diferencia de estabilidad en redes modulares y anidadas, como se muestra en las siguientes tablas.

Diferencia relativa promedio en redes anidadas	
Sistema	Incremento de estabilidad
Mixto	00,34 %
Competitivo	54,57 %
Red trófica	01,89 %
Mutualista	42,55 %

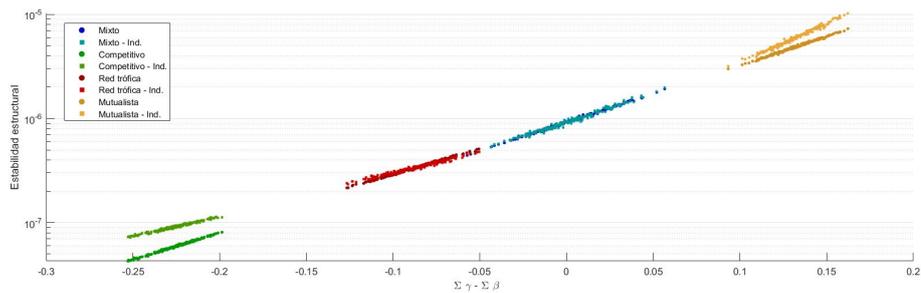
Diferencia relativa promedio en redes modulares	
Sistema	Incremento de estabilidad
Mixto	00,08 %
Competitivo	55,67 %
Red trófica	00,70 %
Mutualista	22,50 %



(a) Comparación para redes totalmente aleatorias.



(b) Comparación para redes con anidamiento alto.



(c) Comparación para redes con modularidad alta.

Figura 4.3: Comparación de la estabilidad estructural entre los modelos de efectos directos e indirectos respecto a la suma de coeficientes. La distribución de coeficientes se ha tomado según el primer experimento del Capítulo 2.

Recordemos que la matriz de efectos totales tiene mayor estabilidad estructural

porque tiene mayor suma de coeficientes. Es decir, no es una matriz que intrínsecamente tenga mayor estabilidad manteniendo la intensidad de interacciones, sino que tiene más estabilidad porque sus coeficientes tienden a ser más positivos. En la siguiente figura podemos ver un ejemplo de esto, donde hemos representado la estabilidad estructural respecto a la suma de cada matriz por separado. Observamos que sencillamente lo que ocurre es un desplazamiento hacia la derecha en la suma de la matriz de efectos totales.

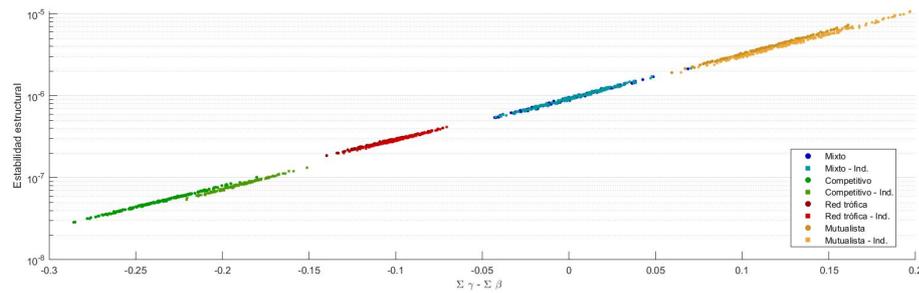


Figura 4.4: Comparación entre los modelos de efectos directos e indirectos pero representando por separado la suma de A y \tilde{A} .

Capítulo 5

Conclusiones y problemas abiertos

En esta memoria hemos estudiado algunas propiedades del modelo de Lotka-Volterra para distintos tipos de comunidades ecológicas. La Teoría de Complementariedad Lineal ha permitido dar condiciones suficientes que garantizan la existencia de puntos estacionarios globalmente estables y positivos. Además, esta teoría nos permite estudiar la biodiversidad de ecosistemas a través de la geometría de las regiones paramétricas causantes de factibilidad. La matriz A particiona \mathbb{R}^N en conos complementarios, y en función de a qué cono pertenezca b , el sistema tendrá mayor o menor biodiversidad. Esto nos proporciona una nueva definición de estabilidad, llamada estabilidad estructural, que estudia la resiliencia de la biodiversidad ante perturbaciones en el crecimiento intrínseco de las especies, las cuales son generalmente producidas por cambios en las condiciones ambientales.

En el Capítulo 3 hemos profundizado en el concepto de estabilidad estructural, la cual se estudia a través de la porción de espacio que ocupa el cono de máxima biodiversidad. El desarrollo en serie de Taylor del volumen de una matriz nos ha permitido demostrar que la estabilidad estructural depende de la suma de los coeficientes de la matriz, al menos localmente. Este resultado es uno de los más importantes de este trabajo, ya que demuestra analíticamente que las interacciones beneficiosas mejoran la estabilidad, mientras que las perjudiciales la empeoran. Es decir, cuanto más positivos sean los coeficientes de una matriz, mayor será su estabilidad estructural. Este resultado ya había sido probado experimentalmente para sistemas mutualistas en [43]. Sin embargo, en colaboración con los coautores de este artículo hemos conseguido probarlo rigurosamente para cualquier sistema de Lotka-Volterra.

Concluyendo el capítulo tenemos los resultados experimentales. Estos han mos-

trado que los resultados locales probados anteriormente se extienden de manera global a todas las matrices de comunidad. Además, un resultado importante ha sido mostrar que la estabilidad estructural no depende de la modularidad ni anidamiento de la red del ecosistema. Esto puede deberse a varios motivos. El primero de ellos es que la dependencia de la estabilidad estructural de la suma de coeficientes hace que al considerar medidas matriciales binarias se pierda información sobre la estabilidad estructural. Por otro lado, es probable que las medidas de anidamiento y modularidad estén mal diseñadas para comparar estos valores entre distintas redes, ya que para redes con el mismo número de aristas la variabilidad de estas medidas es muy limitada. Otro factor a tener en cuenta es que la estabilidad estructural es invariante ante ciertas transformaciones que no respetan la modularidad ni el anidamiento. Es decir, el volumen del cono mide objetos de $\text{GL}_N(\mathbb{R}) / \sim_M$, que están relacionados con la red del sistema.

Por otra parte hemos tratado los efectos indirectos entre especies. Aunque este tema ha sido muy estudiado en ecología en los últimos años, no se ha modelado desde la perspectiva de incluirlos en la dinámica de poblaciones. La teoría clásica de efectos indirectos en ecología resulta incompatible con su incorporación en la dinámica. Es por ello que, partiendo de una heurística biológicamente sensata, hemos construido una matriz de efectos totales apta para modelar la dinámica entre especies, definiendo así el modelo de efectos indirectos. Tras probar resultados de existencia de equilibrios factibles procedimos a comparar experimentalmente la estabilidad estructural de ambos modelos. Los resultados han mostrado que el modelo de efectos indirectos posee una mayor estabilidad estructural que el sistema original de Lotka-Volterra, siendo mayor esta diferencia cuanto mayor sean los niveles de cooperación y de competición. Esto implicaría que la competición juega un papel distinto en el modelo de efectos indirectos, estabilizando el sistema. Si nuestra matriz de efectos totales sirve para modelar la dinámica de comunidades, esto podría explicar por qué observamos tanta biodiversidad en ecosistemas reales con estabilidad estructural prácticamente nula. Tal como probamos en el Capítulo 3, la estabilidad estructural decrece exponencialmente conforme al número de especies del sistema. Esto esencialmente garantiza la imposibilidad de supervivencia de todas las especies del ecosistema. Sin embargo, si los efectos indirectos juegan un papel importante en la dinámica, la estabilidad estructural puede ser mayor de la esperada.

Otro resultado importante que hemos probado es que en los sistemas mixtos la estabilidad estructural apenas cambia entre ambos modelos. Aunque estos sistemas modelan comunidades ecológicas con interacciones genéricas, en la práctica rara vez aparecen. Esto se debe a que los signos de las interacciones en comunidades

no se dan de manera aleatoria, sino que están muy estructurados. Por ejemplo, las interacciones directas entre plantas y sus polinizadores son siempre positivas, lo cual hace que en los sistemas mutualistas aparezca un bloque de coeficientes positivos en su matriz de comunidad. Por tanto, solo observamos mejoría en la estabilidad del modelo de efectos indirectos cuando consideramos matrices con un ensamblaje realista de coeficientes. Esto puede deberse a que las interacciones entre especies ocurran de tal forma que minimicen los efectos indirectos negativos, como en el caso de los sistemas mutualistas.

Por último, el desarrollo de esta memoria plantea algunas cuestiones aún pendientes de resolver. Hemos visto cotas óptimas para la estabilidad estructural que muestran su decrecimiento exponencial conforme aumenta el número de especies. Sin embargo, por construcción geométrica sabemos que el volumen del cono es siempre menor que $1/2$ independientemente de la dimensión. Por tanto, cabe preguntarse si existen matrices Lyapunov estables cuya estabilidad estructural no decrezca conforme la dimensión, y en tal caso, qué condiciones deberían verificar éstas.

En el modelo de efectos indirectos construimos tales efectos a partir del producto de las interacciones entre especies. Sin embargo, creemos que un enfoque más realista de este modelo debería incluir también en los coeficientes indirectos las densidades de las poblaciones de especies que lo median. En otras palabras, el efecto indirecto entre las especies i y j a través de la k debería ser $a_{ik}u_k a_{kj}$, y no $a_{ik}a_{kj}$ como hemos considerado en este trabajo. El inconveniente de este enfoque es que convierte el modelo de Lotka-Volterra en uno en el que el crecimiento per cápita es modelado a través de un polinomio cualquiera. La literatura sobre este tipo de sistemas es muy escasa y apenas ofrecen resultados teóricos, lo cual dificulta su estudio.

Bibliografía

- [1] P. A. ABRAMS, M. H. CORTEZ, *The many potential indirect interactions between predators that share competing prey*, Ecological Monographs, Vol. 85, No. 4, (2015), 625–641.
- [2] P. A. ABRAMS, B. A. MENGE, G. G. MITTELBACH, D. A. SPILLER, P. YODZIS, *The role of indirect effects in food webs*, Food Webs, (1996), 371-395.
- [3] V. I. ARNOLD, *Geometrical Methods in the Theory of Ordinary Differential Equations*, Springer, Vol. 250, 2nd ed., (1988).
- [4] J. BASCOMPTE, P. JORDANO, *Mutualistic Networks*, Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Vol. 53, (2014).
- [5] U. BASTOLLA, M. A. FORTUNA, A. PASCUAL-GARCÍA, A. FERRERA, B. LUQUE, J. BASCOMPTE, *The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases Biodiversity*, Nature, Vol. 458, (2009), 1018-1021.
- [6] U. BASTOLLA, M. LÄSSIG, S. C. MANRUBIA, A. VALLERIANI, *Biodiversity in model ecosystems, I: Coexistence conditions for competing species*, Journal of Theoretical Biology, Vol. 235, (2005), 521–530.
- [7] L. E. BLUMENSON, *A derivation of n -dimensional spherical coordinates*, The American Mathematical Monthly, Vol. 67, No. 1, (1960), 63-66.
- [8] D. H. BOUCHER, S. JAMES, K. H. KEELER, *The ecology of mutualism*, Annual Review of Ecology and Systematics, Vol. 13, (1982), 315-347.
- [9] R. P. BRENT, J. H. OSBORN, W. D. SMITH, *Note on best possible bounds for determinants of matrices close to the identity matrix*, Linear Algebra and its Applications, Vol. 466, (2015), 21-26.
- [10] T. P. BURNS, K. A. ROSE, A. L. BRENKERT, *Quantifying direct and indirect effects of perturbations using model ecosystems*, Ecological Modelling, Vol. 293, No. 10, (2014), 69-80.

- [11] M. H. CORTEZ, M. A. DUFFY, *Comparing the indirect effects between exploiters in predator-prey and host-pathogen systems*, The American Naturalist, Vol. 196, No. 6, (2020).
- [12] R. W. COTTLE, R. B. DANTZIG, *Complementary pivot theory of mathematical programming*, Linear Algebra and Its Applications, Vol. 1, (1968), 103-125.
- [13] APUNTES DE CÁLCULO NUMÉRICO II, *Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico de la Universidad de Sevilla*, (2008).
- [14] D. GALE, H. NIKAIDO, *The jacobian matrix and global univalence of mappings*, Math. Annalen, Vol. 159, (1965), 81–93.
- [15] D. J. H. GARLING, *Inequalities: A Journey Into Linear Analysis*, Cambridge University Press, (2007).
- [16] J. GIPPLE, *The volume of n -balls*, Rose-Hulman Undergraduate Mathematics Journal, Vol. 15, (2014), 238-248.
- [17] G. F. GUERRERO SUÁREZ, *Dinámica de Redes Mutualistas en Ecosistemas Complejos*, Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, (2017).
- [18] P. R. GUIMARÃES JR, M. M. PIRES, P. JORDANO, J. BASCOMPTE, J. N, THOMPSON, *Indirect effects drive coevolution in mutualistic networks*, Nature, Vol. 550, (2017), 511-518.
- [19] J. D. GUTIÉRREZ DE ALBA, *Ecología Matemática: Dinámica Estructural en el Modelo de Lotka-Volterra*, Trabajo Fin de Grado, Universidad de Sevilla, (2021).
- [20] A. K. HARTMANN, M. WEIGT, *Phase Transitions in Combinatorial Optimization Problems: Basics, Algorithms and Statistical Mechanics*, WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, (2005).
- [21] J. HERMISSON, C. RUEFFLER, M. WITTMANN *Mathematical Ecology*, (2016), <https://www.mabs.at/teaching/files/Ecology%202015%20Skript.pdf>
- [22] M. HIGASHI, H. NAKAJIMA, *Indirect effects in ecological interaction networks I. The chain rule approach*, mathematical biosciences, Vol. 130, (1995), 99-128.
- [23] R. A. HORN, C. R. JOHNSON, *Matrix Analysis*, Cambridge University Press, (2013).

-
- [24] K. ISEKI, *On a generalization of Fubini's theorem and its application to Green's formula*, Journal of the Mathematical Society of Japan, Vol. 2, No. 1-2, (1950), 114-124.
- [25] J. JUSTUS, *Ecological and Lyapunov stability*, Philosophy of Science, Vol. 75, No. 4, (2006).
- [26] K. KAWASAKI, *Direct and indirect effects of invasions of predators on a multiple-species community*, Theoretical Population Biology, Vol. 36, (1989), 311-338.
- [27] L. R. LAWLOR, *Direct and indirect effects of n -species competition*, Oecologia, Vol. 43, No. 3, (1979), 355-364.
- [28] E. A. LEICHT, M. E. J. NEWMAN, *Community structure in directed networks*, Physical Review Letters, Vol. 100, No. 11, (2008), 1-4.
- [29] S. H. LEVINE, *Competitive interactions in ecosystems*, The American Naturalist, Vol. 110, No. 976, (1976), 903-910.
- [30] S. H. LEVINE, *Exploitation interactions and the structure of ecosystems*, Journal of Theoretical Biology, Vol. 69, (1977), 345-355.
- [31] J. M. LEVINE, J. BASCOMPTE, P. B. ADLER, S. ALLESINA, *Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities*, Nature, Vol. 546, (2017), 56-64.
- [32] R. LEVINS, *The qualitative analysis of partially specified systems*, Annals New York Academy of Sciences, Vol. 231, No. 1, (1974), 123-138.
- [33] P. MARÍN RUBIO, *Una Introducción a las Ecuaciones Diferenciales Ordinarias*, Universidad de Sevilla, (2006).
- [34] S.J. MASON, *Feedback theory - Further properties of signal flow graphs*, Proceedings of the IRE, Vol. 44, (1956), 920-926.
- [35] J. MAWHIN, *Alexandr Mikhailovich Liapunov, the general problem of the stability of motion (1892)*, (2005).
- [36] J. MAYBEE, J. QUIRKS, *Qualitative problems in matrix theory*, SIAM Review, Vol. 11, (1969), 30-51.
- [37] P. G. MEZEY, *Some dimension problems in molecular databases*, Journal of Mathematical Chemistry, Vol. 45, (2008), 1-6.

-
- [38] D. C. MOON, J. MOON, A. KEAGY, *Direct and indirect interactions*, Nature Education Knowledge, Vol 3(10), No. 50, (2010).
- [39] K. G. MURTY, *Linear Complementarity, Linear and Nonlinear Programming*, American Elsevier Publishing Company, (1997).
- [40] K. G. MURTY, *On the number of solutions to the complementarity problem and spanning properties of complementary cones*, Linear Algebra and its Applications, Vol. 5, (1972), 65-108.
- [41] M. E. J. NEWMAN, *Modularity and community structure in networks*, PNAS, Vol. 103, No. 23, (2006), 8577-8582.
- [42] Y. NAKAGAWA, M. YOKOZAWA, T. HARA, *Indirect facilitation induced by competition among plants*, Nonlinear Theory and Its Applications, IEICE, Vol. 7, No. 2, (2016), 126-145.
- [43] J. R. PORTILLO, F. SOLER-TOSCANO, J. A. LANGA, *Global structural stability and the role of cooperation in mutualistic systems*, PLoS ONE, Vol. 17, No. 4, (2022).
- [44] J. M. RIBANDO, *Measuring solid angles beyond dimension three*, Discrete Comput Geom, Vol. 36, (2006), 479–487.
- [45] R. P. ROHR, S. SAAVEDRA, J. BASCOMPTE, *On the structural stability of mutualistic systems*, Science, Vol. 345, (2014), 416-425.
- [46] 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, Vol 87, No 3, (2017), 361-532.
- [47] D. SANDERS, F. J. FRANK VAN VEEN, *Indirect commensalism promotes persistence of secondary consumer species*, Biol. Lett., Vol. 8, (2012), 960–963.
- [48] R. M. SIBLY, J. HONE, *Population growth rate and its determinants: an overview*, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., Vol. 357, (2002), 1153–1170.
- [49] G. W. STEWART, *Matrix Algorithms*, Society for Industrial and Applied Mathematics, (1998).
- [50] S. Y. STRAUSS, *Indirect effects in community ecology: Their definition, study and importance*, TREE, Vol. 6, No. 7, (1991), 206-210.
- [51] G. SUGIHARA, H. YE, *Cooperative network dynamics*, Nature, Vol. 458, (2009), 979-980.

-
- [52] Y. TAKEUCHI, *Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems*, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., (1996).
- [53] Y. TAKEUCHI, N. ADACHI, *The existence of globally stable equilibria of ecosystems of the generalized Volterra type*, J. Math. Biology, Vol. 10, (1980), 401-415.
- [54] Y. TAKEUCHI, N. ADACHI, H. TOKUMARU, *The stability of generalized Volterra equations*, Journal of Mathematical Analysis and Applications, Vol. 92, (1978), 453-473.
- [55] T. TERLAKY, *Interior Point Methods of Mathematical Programming*, Kluwer Academic Publishers, (1996).
- [56] J. VANDERMEER, *Indirect mutualism: Variations on a theme by Stephen Levine*, The American Naturalist, Vol. 116, No. 3, (1980), 441-448.
- [57] J. T. WOOTTON, *Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges*, Journal of Sea Research, Vol. 48, (2002), 157-172.
- [58] J. T. WOOTTON, *The nature and consequences of indirect effects in ecological communities*, Annual Review of Ecology and Systematics, Vol. 25, (1994), 443-466.
- [59] <https://commons.wikimedia.org>
- [60] <http://faculty.madisoncollege.edu/alehnen/sphere/Apendxa/Appendixa.htm>
- [61] <https://www.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/41485-a-pivoting-algorithm-solving-linear-complementarity-problems>
- [62] <https://mathworld.wolfram.com/BallPointPicking.html>
- [63] <http://www.web-of-life.es>