



Programa de Doctorado “Matemáticas”

PHD DISERTACIÓN

Dinámica de Redes Mutualistas
en Ecosistemas Complejos

Autor

Giovanny Fabián Guerrero Suárez

Supervisor 1

*Prof. Dr. José Antonio
Langa Rosado*

Supervisor 2

*Prof. Dr. Antonio
Suárez Fernández*

28 de abril de 2017

*Dedicatoria
A mis seres
queridos.*

Agradecimientos

A todos los profesores del Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico de la Universidad de Sevilla. De manera muy especial, a los Profesores José Antonio Langa y Antonio Suárez por su apoyo incondicional y su paciencia.

Índice

Introducción	ix
1 Modelo de redes mutualistas	1
1.1 Introducción	1
1.2 Modelo General de Lotka-Volterra	3
1.2.1 Existencia y unicidad de soluciones para sistemas de EDOs	3
1.2.2 El Sistema general Lotka-Volterra ($L - V$)	4
1.2.3 El modelo 2D de Lotka-Volterra	5
1.2.4 Método de sub-super solución	7
1.2.5 Puntos de equilibrio	8
1.2.6 Estabilidad de los puntos de equilibrio	9
1.2.7 Estabilidad local	10
1.3 El Problema de Complementariedad Lineal (LCP)	12
1.3.1 Aspectos teóricos	12
1.3.2 El sistema Lotka-Volterra y el Problema de Complementariedad Lineal	16
1.3.3 Estabilidad global	17
1.4 Sistema Mutualista ($L - V$)	19
1.4.1 Existencia y unicidad de soluciones	20
1.5 Estabilidad global del sistema mutualista (L-V)	23
1.5.1 Comparación de los tres tipos de matrices	31
1.6 Anexo Capítulo 1	34
2 Estructura del atractor global. Aplicación a sistemas mutualistas	41
2.1 Sistemas dinámicos y atractores globales	42
2.1.1 Definiciones y resultados previos	42

2.1.2	Conjuntos ω -límites	46
2.1.3	Existencia de atractores	47
2.2	Semigrupos Gradientes	48
2.2.1	Función de Lyapunov. Semigrupos gradiente	48
2.2.2	Estructura de los semigrupos gradientes	49
2.3	Semigrupos Dinámicamente Gradiente	52
2.3.1	Teoría de Morse-Conley	52
2.4	Estructura del atractor global en sistemas mutualistas	57
2.4.1	Caracterización del atractor global	58
2.4.2	Interpretación biológica del resultado	61
3	Caso particular de tres especies	65
3.1	Existencia y unicidad de soluciones	67
3.2	Análisis de la estabilidad	69
3.2.1	Puntos estacionarios y estabilidad para el modelo 2D	70
3.2.2	Puntos estacionarios y estabilidad para el modelo 3D	70
3.2.3	Caso $\gamma_1\gamma_2 < \beta$	73
3.2.4	Caso $\beta < \gamma_1\gamma_2$	73
3.3	Permanencia	75
3.4	El problema de complementariedad lineal. Caso 3D	79
3.4.1	Estabilidad global de los equilibrios positivos	79
3.4.2	Conos complementarios	84
3.5	Arquitectura del atractor	92
3.6	Interpretación biológica: Fenómenos 1 y 2	96
3.6.1	Fenómeno 1. Caso $\alpha_3 > 0$: incremento de la biodiversidad	96
3.6.2	Fenómenos 1 y 2. Caso $\alpha_3 < 0$: biodiversidad y vulnerabilidad de especies cooperantes	100
4	Laboratorio virtual de redes mutualistas	107
4.1	Descripción General	108
4.2	El modelo implementado	110
4.3	Características de la aplicación	113
4.3.1	Primera pantalla (principal.fig): Ingreso de datos	113
4.3.2	Opción: Detalles de la Matriz (matrices_detalle.fig)	115
4.3.3	Opción: Laboratorio de redes (ajuste.fig)	116
4.3.4	Opción: Experimentos (lab_exp.fig)	118
4.4	Experimentos. Resultados numéricos	130

4.4.1	Datos de prueba	130
4.4.2	Experimento 1. Importancia del valor del anidamiento en una red mutualista	133
4.4.3	Experimento 2. Importancia del grado de las especies en la dinámica de la red. Las especies generalistas	142
4.4.4	Experimento 3. Influencia de la arquitectura de la red en la dinámica mutualista.	151
4.4.5	Experimento 4. Variación de la compensación mutualista y la afectación a la competencia.	156
4.4.6	Experimento 5. Estructura del atractor de una red mutualista	167
5	Conclusiones y problemas abiertos	175
5.1	Conclusiones	175
5.2	Problemas abiertos	177
	Bibliografía	181

Introducción

Cualquier fenómeno natural en Ciencias de la Vida muestra unas características muy complejas en relación al conjunto de variables implicadas, sus relaciones, y la dinámica intrínseca de todas ellas. Por ello, estos fenómenos deben ser tratados desde algunas de las perspectivas desarrolladas por las denominadas Ciencias de la Complejidad ([77, 2, 17, 16, 42, 103]). Una de las aproximaciones más comunes es describir los fenómenos como *sistemas complejos*, normalmente representados como un conjunto de nodos (variables) y sus relaciones (conexiones entre variables), lo cual produce un grafo generalmente muy elaborado. Estos sistemas poseen, de manera natural, una dinámica. Por ello, cualquier sistema complejo puede ser descrito desde la red que tejen sus nodos y enlaces, así como en relación a la dinámica que se desarrolla entre los mismos.

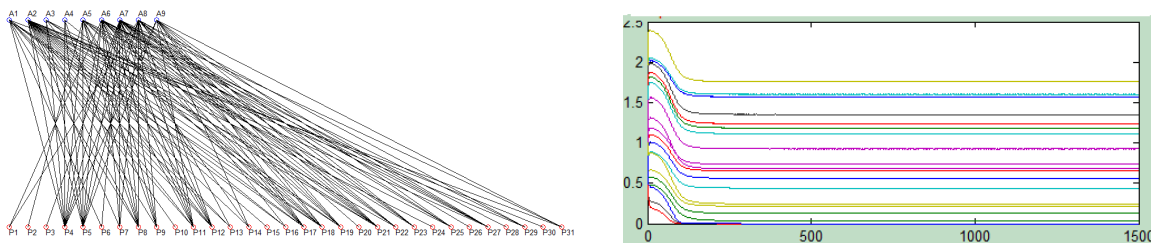


Fig. 1: Red compleja y su dinámica.

Por otra parte, la diversidad de la vida en la tierra en gran parte se explica por el hecho de que casi todas las especies deben interactuar con otras para sobrevivir y reproducirse. Las especies compiten, depredan y forman relaciones mutualistas con otras especies. La mayor parte de las plantas del planeta dependen de animales que polinizan sus flores o dispersan sus semillas. Por consiguiente, la red de interacciones entre plantas y animales de cualquier ecosistema involucra una combinación de relacio-

nes mutualistas y antagonistas que varía entre las especies y ecosistemas en un mundo en constante cambio ([75]).

Desde hace unas décadas ésta es precisamente la manera en la que se procede en Ecología cuando se pretenden analizar las interacciones en ecosistemas reales en distintas partes de la Tierra (ver, por ejemplo, [17, 16, 67]). Encontramos este tipo de aproximación en los estudios en Ecología Teórica de los equipos de los Profs. Bascompte (Bascompte Lab, <http://www.bascompte.net>) y Jordano (Pedro Jordano Lab, <http://ebd10.ebd.csic.es/>), los cuales, para decenas de ecosistemas reales distribuidos en distintas zonas del planeta (ver www.web-of-life.es o [87]), analizan con detalle la arquitectura (composición) en la que éstos aparecen dispuestos. Los sistemas estudiados son de tipo mutualista, es decir, determinados por relaciones de cooperación entre las distintas especies o nodos presentes. En particular, estos ecosistemas pueden ser descritos a partir de grafos bipartitos, en los que dominan relaciones de competición entre las especies de cada subgrafo, mientras que son las relaciones de cooperación las establecidas entre las especies de los dos grupos que constituyen el sistema completo.

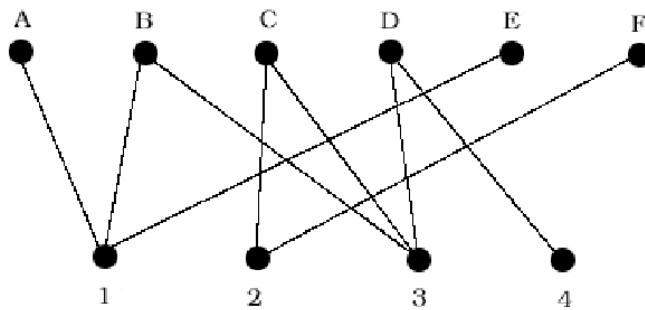


Fig. 2: Grafo bipartito.

Sus estudios (ver [14, 15, 19, 94, 89]) conducen a la importante conclusión de que, de forma generalizada, todos estos ecosistemas de tipo mutualista se organizan siguiendo un patrón común muy determinado, que presenta las siguientes características:

- a) Presencia de especies *generalistas*, aquellas que están relacionadas con muchas especies, poco comunes; y *especialistas*, las que están conectadas a un pequeño número de especies, las más frecuentes.
- b) Organizadas desde relaciones *anidadas*, encajadas; es decir, las especies especialistas interactúan con subconjuntos del conjunto de conexiones de un generalista, lo cual crea unas matrices de adyacencia como en la Figura 3:

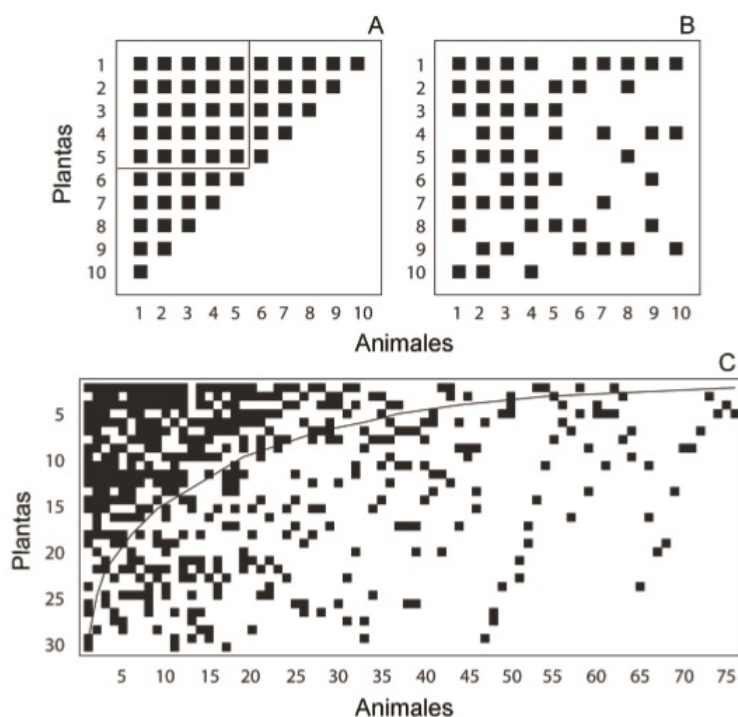


Fig. 3: Relación de anidamiento. (Modificada de Bascompte et al. 2003)

- c) Y donde las interacciones entre dos especies de cada grupo son asimétricas; es decir, las conexiones entre dos especies tienen pesos diferentes en función de la dirección de conexión. Los especialistas de cada grupo tienden a tener una fuerte interacción con los generalistas del otro grupo.

De esta manera, las redes complejas generadas poseen una estructura muy bien determinada, lo cual explica tanto lo robusto del sistema ante posibles perturbaciones de las relaciones entre las variables del mismo, como su tendencia a maximizar la biodiversidad en él (ver [14, 15, 19, 94, 89]).

Como podemos observar, estos grafos o redes complejas nos muestran una visión fija, estática, del conjunto de relaciones en los sistemas mutualistas. Denominaremos a este grafo la *red fenomenológica*, por proceder de manera natural de la observación directa del fenómeno estudiado. Sin embargo, es evidente que tanto nodos como conexiones gozan de una dinámica propia, de evolución, a medida que el tiempo transcurre. Por ello, en Bascompte et. al [19] se introduce un modelo dinámico que, preservando la red fenomenológica, incorpora una dinámica sobre cada uno de los nodos del sistema. Así, se introduce el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{cases} \frac{dS_{p_i}}{dt} = S_{p_i} \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} S_{p_j} + \sum_{k=1}^A \frac{\gamma_{p_{ik}} S_{a_k}}{1 + h_P \sum_{l=1}^A \gamma_{p_{il}} S_{a_l}} \right) \\ \frac{dS_{a_i}}{dt} = S_{a_i} \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} S_{a_j} + \sum_{k=1}^P \frac{\gamma_{a_{ik}} S_{p_k}}{1 + h_A \sum_{l=1}^P \gamma_{a_{il}} S_{p_l}} \right) \\ S_{p_i}(0) = S_{p_{i0}} \\ S_{a_i}(0) = S_{a_{i0}} \end{cases}, \quad (0.0.1)$$

donde P es el número total de plantas y A el número total de animales. En el citado estudio consideran que las plantas / animales están en competición entre sí, y plantas y animales cooperan entre ellos. S_{p_i} y S_{a_i} son las densidades de la población para la i -ésima especie de planta y animal, para cada p_i con $1 \leq i \leq P$ y a_i con $1 \leq i \leq A$, respectivamente. Los números reales α_{p_i} y α_{a_i} representan las tasas de crecimiento intrínseco, los parámetros $\beta_{p_{ij}} \geq 0$ y $\beta_{a_{ij}} \geq 0$ son las intensidades de las interacciones competitivas, $\gamma_{p_{ij}} \geq 0$ y $\gamma_{a_{ij}} \geq 0$ las intensidades de los enlaces mutualistas, y los parámetros h_P y h_A se pueden interpretar como tiempos de manipulación, es decir, el tiempo utilizado por el polinizador o dispersor de semillas en manipular o interactuar con la flor o la planta.

Observemos que el sistema mantiene la estructura bipartita del grafo inicial, con relaciones de competición en el interior de cada subgrafo, y de cooperación (mutualismo) entre subgrafos. Gracias a este conjunto de ecuaciones diferenciales se puede describir la evolución temporal de la densidad poblacional para cada una de las especies involucradas, pues cada una de ellas posee una ecuación que describe su dinámica en el tiempo.

En el presente trabajo consideramos el modelo dinámico (0.0.1) con $h_P = h_A = 0$. Es decir,

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} u_j + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} v_k \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dv_i}{dt} = v_i \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} v_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} u_k \right) & i = 1, \dots, A \\ u_i(0) = u_{i0} \geq 0 & i = 1, \dots, P, \\ v_i(0) = v_{i0} \geq 0 & i = 1, \dots, A, \end{cases} \quad (0.0.2)$$

donde u_i y v_i representan las biomásas de las plantas y los animales, respectivamente, $\alpha_{p_i}, \alpha_{a_i} \in \mathbb{R}$ son las tasas de crecimiento, $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \geq 0$ las tasas de competencia en cada subsistema, y $\gamma_{p_{ik}}, \gamma_{a_{ik}} \geq 0$ la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de los dos subsistemas.

Objetivos

En Bascompte y Jordano [17], tras una descripción de las ideas principales arriba indicadas, se enuncian dos importantes problemas en relación a la modelización de redes mutualistas:

- 1) El campo requiere de una exploración apropiada de cómo las redes mutualistas cambian a lo largo del tiempo y en el espacio (redes dinámicas).
- 2) Igualmente, es necesario el desarrollo de una teoría matemática de las redes mutualistas, de manera que haga de puente entre la interrelación entre estructura y dinámica en este tipo de redes complejas.

Así, el objetivo principal de este trabajo es el análisis matemático de sistemas de ecuaciones diferenciales que modelan redes complejas resultantes de ecosistemas reales de tipo mutualista. Por tanto, investigaremos básicamente el segundo tema indicado. En particular, el rango de condiciones necesarias para la coexistencia de todas las especies en un sistema mutualista (en línea a lo analizado también en [89]). Mostraremos cómo la arquitectura de redes observadas en la naturaleza maximiza, en cierto sentido, el rango de las condiciones para la coexistencia de las especies.

Estudiamos el conjunto de condiciones que conducen a la coexistencia estable de todas las especies dentro de una comunidad modelada por (0.0.2). Además, aportamos resultados sobre la existencia del punto de equilibrio factible para cualquier conjunto de valores de parámetros dado, así como el rango de los mismos en los cuales la coexistencia de todas las especies es estable.

Daremos evidencia analítica y numérica de que el punto de equilibrio factible, en el cual todas las especies tienen una abundancia positiva, depende en gran medida y de forma continua de los valores de las tasas de crecimiento consideradas.

Para ello, hemos separado el trabajo en cinco capítulos en el que se desarrollan los temas tratados y resultados alcanzados. En el capítulo final se exponen las conclusiones logradas, así como los problemas abiertos y posibles nuevas líneas de investigación.

Capítulo 1

En el primer capítulo, tras presentar algunos conceptos básicos y resultados importantes del modelo general Lotka-Volterra ($L-V$) y su adaptación asociada al problema de las redes mutualistas, damos una condición necesaria y suficiente en los parámetros

del modelo para la existencia de una única solución global del sistema (0.0.2), expresada en el siguiente resultado:

Teorema 0.0.1. 1. Supongamos $\beta_1 = \min\{\beta_{p_{ij}}\} < 1$, $\beta_2 = \min\{\beta_{a_{ij}}\} < 1$, $\gamma_1 = \max\{\gamma_{p_{ij}}\}$, $\gamma_2 = \max\{\gamma_{a_{ij}}\}$, y se tiene que

$$\gamma_1\gamma_2 < \frac{1 + \beta_1(P - 1)}{P} \frac{1 + \beta_2(A - 1)}{A}. \quad (0.0.3)$$

Entonces, existe una única solución positiva acotada de (0.0.2), para todo $t > 0$.

2. Supongamos $\beta = \beta_{p_{ij}} = \beta_{a_{ij}}$, $\gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}$, $\gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}$, $\alpha = \alpha_{p_i} = \alpha_{a_i} > 0$ para todo i, j , y se cumple que

$$\gamma_1\gamma_2 > \frac{1 + \beta(P - 1)}{P} \frac{1 + \beta(A - 1)}{A}. \quad (0.0.4)$$

Entonces, la solución de (0.0.2) explota en tiempo finito.

Para demostrarlo, recurrimos al método de sub y supersoluciones, aplicado a un sistema bidimensional de tipo Lotka-Volterra cooperativo (ver (1.2.10)).

El estudio de la estabilidad local del sistema (0.0.2) está relacionado con los puntos de equilibrio y la matriz Jacobiana asociada a los mismos. Así, si los autovalores de la matriz Jacobiana evaluada en un punto de equilibrio tienen la parte real negativa, entonces el equilibrio será localmente estable. En cualquiera de los casos, la obtención de los puntos estacionarios es fundamental; desafortunadamente en la práctica no es nada sencillo de realizar.

Definición 0.0.2. Para el modelo general $(L - V)$, escrito vectorialmente como,

$$\dot{u} = u(\alpha + Au) \quad (0.0.5)$$

donde $\alpha \in \mathbb{R}^n$ y $A = (a_{ij})$ es una matriz real, los puntos de equilibrio (llamados también puntos soporte, fijos o estacionarios) son soluciones n -dimensionales del sistema de ecuaciones

$$u_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}u_j \right) = 0, \quad i = 1, \dots, n. \quad (0.0.6)$$

En el caso del sistema (0.0.2), los puntos de equilibrio son las soluciones del sistema (0.0.6) para $P + A$ ecuaciones y $P + A$ incógnitas. El número de puntos de equilibrio

sería del orden de 2^{P+A} si la matriz es no singular que, como veremos, es nuestro caso. De éstos, los que tienen significado biológico son aquellos que no tienen alguna de sus componentes negativas, esto es, necesitamos las soluciones no negativas del sistema (0.0.6). Adicional a esto, puesto que el interés es obtener condiciones en los parámetros para que la mayor cantidad de especies permanezcan, significa que de entre todas estas soluciones debemos encontrar condiciones para asegurar la existencia de un punto que tenga sus $P + A$ componentes mayores a cero.

Para ello, desarrollaremos una forma equivalente de búsqueda de este punto estacionario describiendo nuestro modelo (0.0.2) como un Problema de Complementariedad Lineal (LCP, por sus siglas en inglés).

El problema de complementariedad lineal es un problema de la teoría de la programación matemática que consiste en: dado un vector $q \in \mathbb{R}^n$ y una matriz M de orden $n \times n$, encontrar un par de vectores $(w, z) \in \mathbb{R}^{2n}$, $w = (w_1, w_2, \dots, w_n)^T$, $z = (z_1, \dots, z_n)^T$, tales que

$$\begin{aligned} w &= q + Mz \\ w &\geq 0, \quad z \geq 0 \quad \text{y} \quad w_i z_i = 0 \quad \text{para todo } i = 1, \dots, n. \end{aligned}$$

Los únicos datos en el problema son el vector q y la matriz M . Además, en cualquier solución, al menos una de las variables en cada par (w_j, z_j) , tiene que ser igual a cero. Se denota $LCP(q, M)$, y se dice que LCP es de orden n .

Por tanto, como el sistema (0.0.2) puede ser escrito en la forma (0.0.5) donde α es el vector de las tasas de crecimiento intrínseco, y A es la matriz de adyacencia del sistema, podemos aplicar el siguiente resultado relacionado con los problemas LCP :

Lema 0.0.3. *El problema de complementariedad lineal $(-\alpha, -A)$, donde α y A son como en (0.0.5), es equivalente al problema de encontrar un punto de equilibrio no negativo u^* del sistema $(L - V)$ (0.0.6) que satisfaga*

$$\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j^* \leq 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, n. \quad (0.0.7)$$

A un punto estacionario que verifique (0.0.7) se le denomina *saturado*. La existencia y unicidad de una solución para el problema $LCP(-\alpha, -A)$ están asociadas a las características de la matriz A .

Definición 0.0.4. *Si A es una matriz real de orden n , se dice que es de clase S_w o Lyapunov-estable (ver [40]), si existe una matriz diagonal positiva W tal que la matriz simétrica $WA + A^T W$ es definida negativa.*

Definición 0.0.5. *Si A es una matriz real de orden n , A se dice que es una P -matriz, $A \in P$, si, y sólo si, todos los menores principales de A son positivos.*

Se tiene el siguiente resultado que relaciona las matrices de clase S_w y las P -matrices.

Lema 0.0.6. *Si $A \in S_w$, entonces $-A$ es una P -matriz.*

El siguiente teorema da una condición necesaria y suficiente sobre la matriz A para la existencia y unicidad de soluciones en los problemas LCP [81].

Lema 0.0.7. *El problema de complementariedad lineal $LCP(-\alpha, -A)$ tiene una única solución para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y sólo si $-A$ es una P -matriz.*

Determinar las condiciones para que una matriz sea una P -matriz es complicado, por lo que si podemos determinar las condiciones para que la matriz de adyacencia de (0.0.2) sea $A \in S_w$, $-A$ será una P -matriz.

Como el estudio del sistema (0.0.2) considera la matriz de conexiones de la red ecológica para la formación de la matriz de coeficientes, necesitamos asegurar que las distintas posibilidades de conexiones nos generen una matriz de clase S_w . El siguiente resultado (Teorema 1.5.4, ver también [52]) nos da condiciones suficientes para que la matriz de coeficientes de (0.0.2) sea de clase S_w :

Teorema 0.0.8. *Supongamos que la matriz A de (0.0.2) satisface*

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta_1(P - 1)}{P} \frac{1 + \beta_2(A - 1)}{A}, \quad (0.0.8)$$

donde $\beta_1 = \min\{\beta_{p_{ij}}\} < 1$, $\beta_2 = \min\{\beta_{a_{ij}}\} < 1$, $\gamma_1 = \max\{\gamma_{p_{ij}}\}$, $\gamma_2 = \max\{\gamma_{a_{ij}}\}$. Entonces la matriz A es de clase S_w .

Este resultado es muy importante, ya que la condición para que la matriz de adyacencia sea de clase S_w es la misma condición que se impone para la existencia y unicidad de soluciones para (0.0.2).

La estabilidad global del punto de equilibrio encontrado está garantizada por el siguiente resultado.

Teorema 0.0.9 (Takeuchi y Adachi [110]). *Supongamos que $A \in S_w$. Entonces el sistema $(L - V)$ (0.0.6) tiene un punto de equilibrio u^* saturado para cada $\alpha \in \mathbb{R}^n$ que, además, es globalmente estable en \mathbb{R}_+^n .*

Si bien el problema de complementariedad lineal no nos asegura explícitamente la existencia del punto de equilibrio factible positivo para el sistema (0.0.2), la existencia de este punto estacionario globalmente estable queda garantizada por la elección del vector α de las tasas de crecimiento intrínseco de las especies como combinación lineal positiva de las columnas de la matriz de coeficientes del sistema. Esto lo veremos en detalle en los Capítulos 3 y 4. Una matriz $A \in \mathbb{R}^{m \times p}$ genera un cono convexo (ver Definición 1.3.2) tomando las combinaciones lineales no negativas de las columnas de A . Este cono, denotado $\mathbf{pos}(\mathbf{A})$, está dado por

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

Describiremos con detalle la manera en la que se relaciona la estabilidad global de cada punto estacionario con el *cono* de valores del parámetro α , donde, además, la unión de conos asociados a los puntos estacionarios constituyen una partición de todo \mathbb{R}^n (Teorema 1.3.16). Se tiene además el siguiente resultado

Teorema 0.0.10. *Supongamos que $LCP(\alpha, M)$ tiene una única solución. Entonces la única solución de $LCP(\alpha, M)$ es una función lineal a trozos en $\alpha \in \mathbb{R}^n$.*

De esta manera, en el marco desarrollado, damos las condiciones para que las matrices de conexiones y sus matrices de coeficientes nos aseguren al menos una solución saturada globalmente estable. Ello nos permitirá, en las simulaciones numéricas del Capítulo 4, comparar los resultados en *campo medio* (todas las conexiones entre todas las especies están presentes), *competencia* (no hay relaciones de mutualismo) y *anidamiento* (matriz de adyacencia organizadas en pocos generalistas y abundantes especies especialistas), verificando que no necesariamente necesitamos una red completa (campo medio) para garantizar la persistencia del mayor número de especies, haciendo aparecer al concepto de anidamiento como crucial a la hora del estudio de la biodiversidad de un ecosistema.

Capítulo 2

La teoría de *Sistemas Dinámicos* realiza el análisis cualitativo de las soluciones de sistemas de ecuaciones diferenciales, tanto en dimensión finita como infinita. Es precisamente esta aproximación la que adoptaremos en esta Memoria a la hora de tratar de entender la evolución temporal de las especies involucradas en nuestros sistemas mutualistas. Por **sistema dinámico** $\{T(t) : t \geq 0\}$, $T(t) : X \rightarrow X$ con X espacio métrico, se entiende la representación funcional de la solución de un problema real o del modelo matemático que lo describe, en nuestro caso la solución del sistema de

ecuaciones (0.0.2). Geométricamente, un sistema dinámico describe el movimiento de puntos en un espacio métrico (X, d) (**espacio de fases**) a través de las curvas definidas por el sistema diferencial de ecuaciones considerado [86].

El concepto de *atractor global* ([12, 29, 56, 58, 68, 88, 97, 111, 117]) jugará un papel fundamental.

Definición 0.0.11. *Un conjunto $\mathcal{A} \subset X$ es el **atractor global** para un semigrupo $T(\cdot)$ si*

- (i) \mathcal{A} es compacto;
- (ii) \mathcal{A} es invariante; es decir, $T(t)\mathcal{A} = \mathcal{A}$ para todo $t \geq 0$,
- (iii) \mathcal{A} atrae a cada subconjunto acotado de X , es decir, dado $D \subset X$ acotado, se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \text{dist}(T(t)D, \mathcal{A}) = 0,$$

$$\text{donde } \text{dist}(A, B) = \sup_{a \in A} \inf_{b \in B} d(a, b).$$

En un espacio de fases (en nuestro caso, el ortante positivo de \mathbb{R}^{P+A}), el atractor global es el menor cerrado que existe con la propiedad de atraer las soluciones, uniformemente para conjuntos acotados de datos iniciales. Veremos que nuestro sistema posee atractor global (Teorema 2.4.1). Sin embargo, si solo pudiéramos llegar a esta afirmación (existencia del atractor global), la información obtenida para nuestro modelo sería aún deficitaria, y quizás de poca utilidad en Ecología.

Una de las propiedades más interesantes de los atractores, y también difícil de probar matemáticamente, es describir el atractor como la unión de nodos conectados por soluciones globales que marcan la manera en que el atractor se configura ([29, 56, 58]).

Definición 0.0.12. *Sean $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X y E un conjunto invariante para él. Se define:*

- (b) La **variedad inestable** de E como

$$W^u(E) := \{x \in X : \text{existe } \xi : \mathbb{R} \rightarrow X \text{ solución global con } \xi(0) = x$$

$$\text{tal que } \lim_{t \rightarrow -\infty} \text{dist}(\xi(t), E) = 0\}.$$

- (b) La **variedad estable** de E como

$$W^s(E) := \left\{ x \in X : \lim_{t \rightarrow \infty} \text{dist}(T(t)x, E) = 0 \right\}.$$

Definición 0.0.13. Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X y $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ una familia finita disjunta de conjuntos invariantes aislados. Diremos que $\{T(t) : t \geq 0\}$ es un **semigrupo gradiente generalizado** respecto de la familia \mathcal{S} , cuando existe una función $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ satisfaciendo las cuatro propiedades siguientes:

- (i) V es una función continua.
- (ii) V es no creciente a lo largo de soluciones, es decir, para todo $x \in X$ la función real $[0, \infty) \ni t \rightarrow V(T(t)x) \in \mathbb{R}$ es no creciente.
- (iii) Si para algún $x \in X$ se tiene que $V(T(t)x) = V(x)$ para todo $t \geq 0$, entonces $x \in E$ para algún $E \in \mathcal{S}$.
- (iv) V es constante sobre cada subconjunto invariante aislado perteneciente a \mathcal{S} , o sea, para cada $E \in \mathcal{S}$ existe un número real $L = L(E)$ tal que $V(x) = L$ cualquiera que sea $x \in E$.

Una función $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ que cumple estas cuatro propiedades se llama una **función de Lyapunov generalizada** para $T(\cdot)$ asociada a la familia \mathcal{S} .

En concreto, tenemos el siguiente resultado:

Corolario 0.0.14. Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo gradiente generalizado respecto de la familia disjunta de conjuntos invariantes aislados $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ acotados. Si $\{T(t) : t \geq 0\}$ posee atractor global \mathcal{A} , entonces \mathcal{A} se escribe como la unión de las variedades inestables de los conjuntos invariantes aislados pertenecientes a \mathcal{S} , es decir,

$$\mathcal{A} = \bigcup_{j=1}^n W^u(E_j). \quad (0.0.9)$$

Es lo que se denomina un *atractor de tipo gradiente*, consecuencia de ser el sistema dinámico asociado también gradiente. A la familia $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ la denominaremos **descomposición de Morse** del atractor global \mathcal{A} .

En nuestro caso, vamos a poder describir el atractor global como la unión de las variedades inestables asociadas a los puntos estacionarios en el cono positivo de soluciones. Es éste el cometido del Capítulo 2, en el que hemos de adentrarnos en la Teoría de los conjuntos de Morse y funciones de Lyapunov para poder llegar a nuestro resultado principal (ver [51, 52]).

Teorema 0.0.15. Supongamos que $A \in S_w$ y $E := \{u_1^*, \dots, u_m^*\}$ es el conjunto de puntos estacionarios para (0.0.6). Entonces E define una descomposición de Morse para

el atractor global \mathcal{A} de (1.2.8). Como consecuencia, (0.0.6) es un sistema gradiente. En particular, dado $z \in \mathcal{A} \setminus E$ existe $i < j \in \{1, \dots, m\}$ tal que

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} \|u(t; z) - u_j^*\| = 0 \text{ y } \lim_{t \rightarrow \infty} \|u(t; z) - u_i^*\| = 0.$$

Para la consecución de este resultado es fundamental el Teorema 0.0.9.

El Teorema 0.0.15 nos proporciona una información muy relevante en relación a los distintos escenarios futuros para nuestros sistemas mutualistas. La consecuencia fundamental radica en poder observar el atractor global como una *nueva red compleja*, muy distinta en general a la red fenomenológica, mucho más complicada, y que, de manera natural, y por propia definición, nos proporciona toda la información para la dinámica futura del sistema. Por ejemplo, desarrollaremos en el Capítulo 3 que a una misma red fenomenológica de tres nodos corresponden ocho redes (generadas por las ocho estructuras que puede adoptar su atractor global) de hasta 8 nodos.

Debemos observar que el aumento de complejidad entre redes fenomenológicas y *redes complejas atrayentes* es de tipo exponencial, de manera que a una red de N nodos le corresponde un red del orden de 2^N nodos y $N2^N$ conexiones [42, 43], lo cual implica, por ejemplo, que a una red de solo 12 plantas y 14 animales le corresponden decenas de millones de puntos estacionarios, de los cuales algunos millones pertenecen al cono positivo de soluciones y conforman la red compleja atrayente a la que nos estamos refiriendo, y que determina toda la dinámica del sistema.

Ésta constituye quizás la aproximación metodológica más importante que proponemos en la presente Memoria, a saber, *en el estudio de redes complejas asociadas a diversos fenómenos (en nuestro caso redes mutualistas), el principal objeto a estudiar para el análisis de su dinámica es la nueva red resultante expresada por el grafo que dibuja el atractor global asociado* (ver [51]).

Nuestro modelo de referencia (0.0.2) posee una dependencia determinante de los parámetros presentes en el mismo, en especial $\alpha, \beta_1, \beta_2, \gamma_1, \gamma_2$. El estudio de la dependencia de la estructura del atractor de los parámetros presentes en el sistema es siempre un problema de especial relevancia y dificultad. En el Capítulo 1 desarrollamos una perspectiva que nos permite, de una manera decisiva, entender la dependencia de los parámetros de crecimiento intrínsecos, denotados por α_i , de la estructura del atractor, y más concretamente del punto estacionario globalmente asintóticamente estable dado por el Teorema 0.0.9. Como ya se mencionó en el Capítulo 1, una manera equivalente de buscar este punto estacionario para nuestro modelo (0.0.5) son los problemas de

complementariedad lineal (LCP), donde el concepto de cono complementario es fundamental.

Los resultados del Capítulo 1 en relación al LCP y los conos asociados a los parámetros nos permiten entender con mucha precisión cómo se producen los cambios de la red compleja atrayente a medida que cambiamos el parámetro α , lo cual ha sido explotado en el Capítulo 3, y en especial en el Capítulo 4, en el que diversas simulaciones numéricas de distintos ecosistemas mutualistas han sido analizadas en profundidad.

Capítulo 3

En este capítulo se proporciona evidencia matemática de los resultados obtenidos en los capítulos anteriores para un modelo simplificado (ver [50]). Un sistema mutualista 3D en el que encontramos dos plantas (u_1 y u_2) en competencia y un polinizador (u_3) con relaciones de cooperación con ellos

$$\begin{cases} u_1' = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3) \\ u_2' = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3) \\ u_3' = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 u_1 + \gamma_2 u_2), \\ (u_1(0), u_2(0), u_3(0)) = (u_1^0, u_2^0, u_3^0), \end{cases} \quad (0.0.10)$$

donde $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 \in \mathbb{R}$, $0 < \beta < 1$, $\gamma_1, \gamma_2 > 0$ y suponemos condiciones iniciales positivas.

En ausencia del polinizador se obtiene un sistema competitivo Lotka-Volterra 2D para el que todo su comportamiento dinámico es muy conocido en la literatura (véanse, por ejemplo, [79, 109] y el Lema 1.2.6).

Primero demostramos resultados de existencia, unicidad y extinción para (0.0.10). Luego se estudian los puntos fijos y su estabilidad. La permanencia del modelo se muestra a continuación. La interpretación biológica de este modelo se discute mediante el análisis de las regiones de los parámetros y las simulaciones para los siguientes casos:

- (a) **Fenómeno 1**, en el que analizamos la manera en la que el mutualismo aumenta la biodiversidad del sistema. En efecto, estudiamos con precisión las zonas en las que especies que tienden a la extinción son recuperadas gracias a la presencia de conexiones de tipo cooperativo.
- (b) **Fenómeno 2**, en que damos razón matemática de un hecho sorprendente analizado en [94], a saber, que la presencia de especies mutualistas aumentan la diversidad, incluso en el caso en que éstas tiendan a la extinción. El estudio de

este caso nos permite concluir, en línea con [107], que el modelo presentado en [19] necesita incorporar acoplamiento entre parámetros, es decir, el considerar que los parámetros en la red compleja no se mueven cada uno como medidas independientes, lo cual abre un extenso campo de estudio, que abordamos básicamente en el Capítulo 4 (ver también [89]).

El problema de complementariedad lineal es tratado para este caso tridimensional, y gracias a poder ser interpretado gráficamente, se exponen claramente las ideas que son usadas para dimensiones mayores. En particular, observaremos claramente la estructura de los conos en \mathbb{R}^3 que generan los casos de campo medio, anidamiento y competición, describiendo con precisión la manera en que el estado de anidamiento puede crear biodiversidad máxima (en este caso, permanencia de las tres especies), incluso si campo medio o competición poseen especies que van a la extinción (ver Sección 3.4).

Capítulo 4

Una de las contribuciones más importantes de esta Memoria supone el desarrollo de un *Laboratorio Virtual de Redes Mutualistas*. Se trata de uno de los aspectos en el que más esfuerzo hemos depositado, tratando de elaborar un simulador para el análisis de la dinámica en redes mutualistas. El programa ha sido desarrollado en MATLAB R2013a, en su ambiente gráfico GUI, lo que nos permite un control sencillo y amigable de la aplicación sin necesidad de escribir comandos para su ejecución. La inclusión de botones, gráficos y controles deslizantes hacen que esto sea posible. En el programa podemos ingresar el número de plantas y animales con los que deseamos trabajar, así como la matriz de conexiones y los parámetros del modelo. Además, se dispone de un listado de redes reales que se pueden escoger. Las distintas opciones y pantallas nos permiten fijar a voluntad los valores de los parámetros y simular la red en distintas situaciones.

Los resultados numéricos de las simulaciones están relacionados principalmente en cómo influye la *arquitectura* de la red en la dinámica de un ecosistema mutualista. Por arquitectura hemos de entender dos aspectos, ambos fundamentales para poder describir cualquier sistema complejo:

- (i) La *estructura* del sistema, es decir, la descripción y características de los grafos existentes.
- (ii) La intensidad de las conexiones y nodos, expresadas a partir de los parámetros del sistema.

Es el comportamiento de estos dos aspectos en los que hemos centrado los experimentos principales que presentamos en esta Memoria, realizados a partir del simulador de redes propuesto. Para ello, hemos fijado catorce ecosistemas reales, que aparecen en Interaction Web Database, que contiene datos publicados sobre redes y es auspiciada por el Centro Nacional para el Análisis Ecológico y Síntesis de la Universidad de California, y que resumimos en la tabla siguiente:

Base Datos	Tipo	Nro. de especies	NODF	Ubicación
Beehler (1983)	DS	9 pájaros-31 plantas.	0.676601	Papua Nueva Guinea.
Sorensen (1981)	DS	12 plantas.-14 pájaros.	0.42707	Wytham woods, Oxford, South Britain.
Snow & Snow (1971)	DS	65 plantas.- 14 pájaros.	0.426231	Trinidad, 1960- 1961
Snow & Snow (1988)	DS	35 plan.- 20 pájaros	0.53137	Birds and Berries. Calton, England.
Arroyo et al. (1982)	PP	87 plantas -98 polinizadores	0.151139	Andes Chilenos.
Arroyo et al. (1982)	PP	43 plantas - 62 polinizadores	0.179862	Andes Chilenos.
Arroyo et al. (1982)	PP	41 plantas - 28 polinizadores	0.204815	Andes Chilenos.
Elberling & Olesen (1999)	PP	23 plantas - 118 polinizadores	0.152785	Latnjajaure, in northern Sweden.
Hocking (1968)	PP	29 plantas - 86 polinizadores	0.265095	Ellesmere Island, N.W.T., Canada.
Kevan (1970)	PP	32 plantas - 115 polinizadores	0.349383	Lake Hazen, Canadian Arctic Archipelago.
McCullen (1993)	PP	105 plantas-54 polinizadores	0.251323	Galápagos archipelago.
Mosquin & Martin (1967)	PP	18 plantas - 11 polinizadores	0.320673	Melville Island, N.W.T., Canada.
Schemske et al. (1978)	PP	7 plantas - 33 polinizadores	0.534002	Brownfield Woods, Illinois, U.S.A.
Kaiser-Bunbury et al. (2009)	PP	64 plantas - 100 polinizadores	0.32563	Mauritian.
PP= Polinizador-Planta		DS= Dispensor de semillas		NODF= Valor anidamiento.

El primer experimento ha consistido en verificar la **importancia del valor del anidamiento de una red mutualista**, en relación a la biodiversidad del ecosistema, esto es, el número de especies que están presentes.

Para ello, se generaron cientos e incluso miles de matrices con el mismo número de nodos que tiene cada una de las catorce redes de la tabla anterior, pero con valores de anidamiento entre 0 y 1. Realizamos un barrido sistemático de todas las matrices y para cada uno de los sistemas asociados, se resuelve el sistema y se registra el número de especies que permanecen. Esto mismo se realiza también para los modelos de campo medio (redes completas) y modelos de competencia (sin enlaces mutualistas). Los resultados indican la importancia del anidamiento en los ecosistemas de cara a la mejora de la biodiversidad en los mismos. El siguiente gráfico (Figura 4) presenta un ejemplo de los resultados obtenidos.

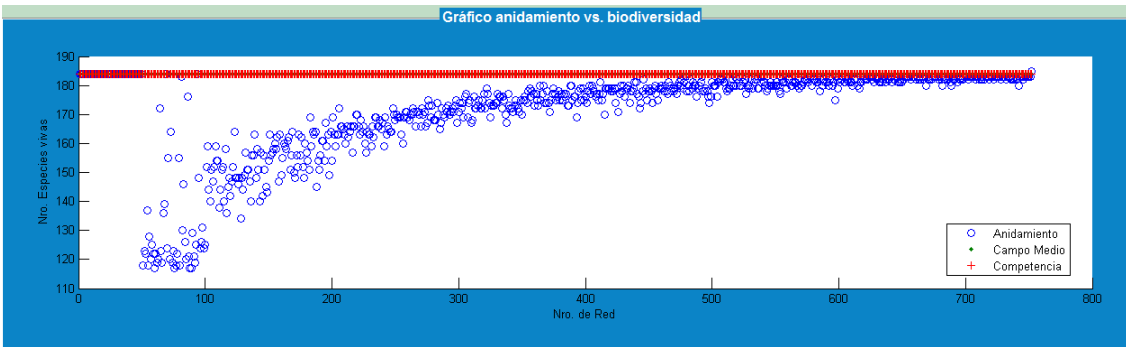


Fig. 4: Importancia del anidamiento en el ecosistema. Número de especies existentes para cada red generada con distinto valor de anidamiento (el eje OX muestra un valor creciente en el anidamiento de la red).

En la parte inferior está el número de red y en el eje de ordenadas el número de especies que sobreviven en el sistema asociado a la matriz. Mientras mayor sea el número de la red, también mayor será su anidamiento. Los valores de la biodiversidad para los modelos campo medio, anidamiento y competencia se presentan en tablas del tipo (ver Figura 5):

Redes - Anidamiento				
	VAL. ANIDA...	ANIDAMIENTO	CAMPO MED...	COMPETENCIA
500	0	32	38	38
501	0.0040	33	38	38
502	0.0040	32	38	38
503	0.0080	33	38	38
504	0.0090	32	38	38
505	0.0090	32	38	38
506	0.0100	32	38	38
507	0.0110	40	38	38
508	0.0120	33	38	38
509	0.0120	32	38	38
510	0.0126	33	38	38
511	0.0130	33	38	38

Fig. 5: Detalles de las redes generadas. Número de especies que permanecen en anidamiento, campo medio y competencia, para cada red generada que contiene el mismo número de especies o nodos.

La importancia del grado de las especies en la dinámica de la red es un segundo experimento, que intenta verificar la importancia de las especies generalistas en una red mutualista. El número de especies que sobreviven o permanecen luego de eliminar cada una de las especies (presencia - ausencia) que forman la red es registrado, teniendo inclusive la posibilidad de eliminar un grupo de especies de la red y comprobar

cómo afecta la presencia o ausencia de las especies en la dinámica de la red. Los resultados se presentan como en la Figura 6:

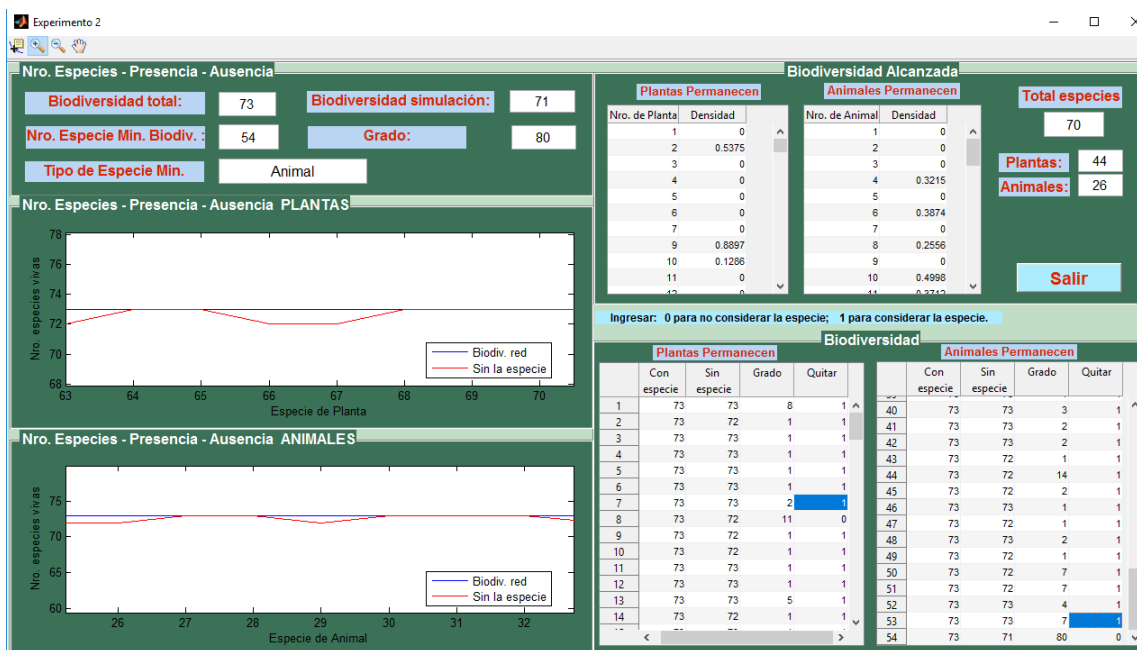


Fig. 6: Importancia del grado de las especies. La presencia y ausencia de las especies afecta al número de especies que permanecen en la red. Este valor es registrado además de la densidad poblacional alcanzada.

Por otro lado, hemos querido comprobar la importancia de los parámetros (apartado (ii) de la arquitectura de los sistemas) en el modelo, y en particular la manera en la que la cooperación (manifestada en los parámetros γ_i) es clave para la biodiversidad. Para ello, un tercer experimento consiste en estudiar la **influencia de la intensidad de las conexiones de la red en la dinámica mutualista**. Se analizan las distintas posibilidades que se pueden presentar en la elección de los parámetros, pero, sobre todo, lo importante de la elección de las tasas de crecimiento, que se constituye en una etapa clave en la dinámica de una red mutualista. El tipo de gráficos que se obtienen son como las de la Figura 7:

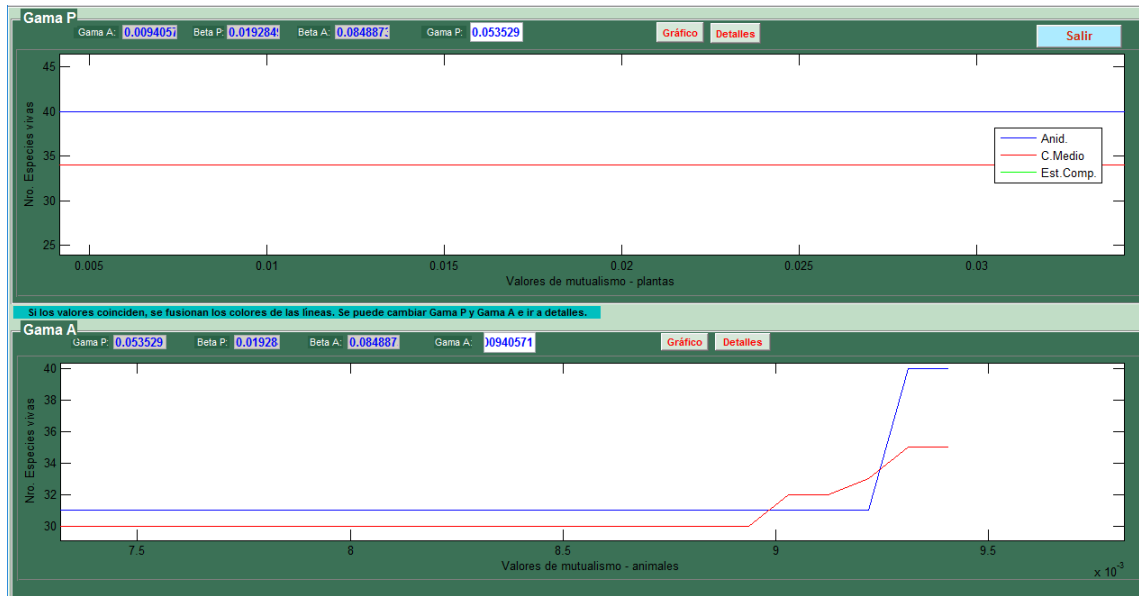


Fig. 7: Variación del parámetro γ . Número de especies que permanecen en el ecosistema para distintos valores del parámetro γ para plantas y animales.

El cuarto experimento es la **variación de la compensación mutualista δ_γ y la afectación a la competencia δ_β** (ver Capítulo 4), donde comprobamos cómo estos parámetros modulan el intercambio mutualista del sistema afectando a su dinámica. Los resultados obtenidos se presentan en gráficos como la siguiente Figura 8:

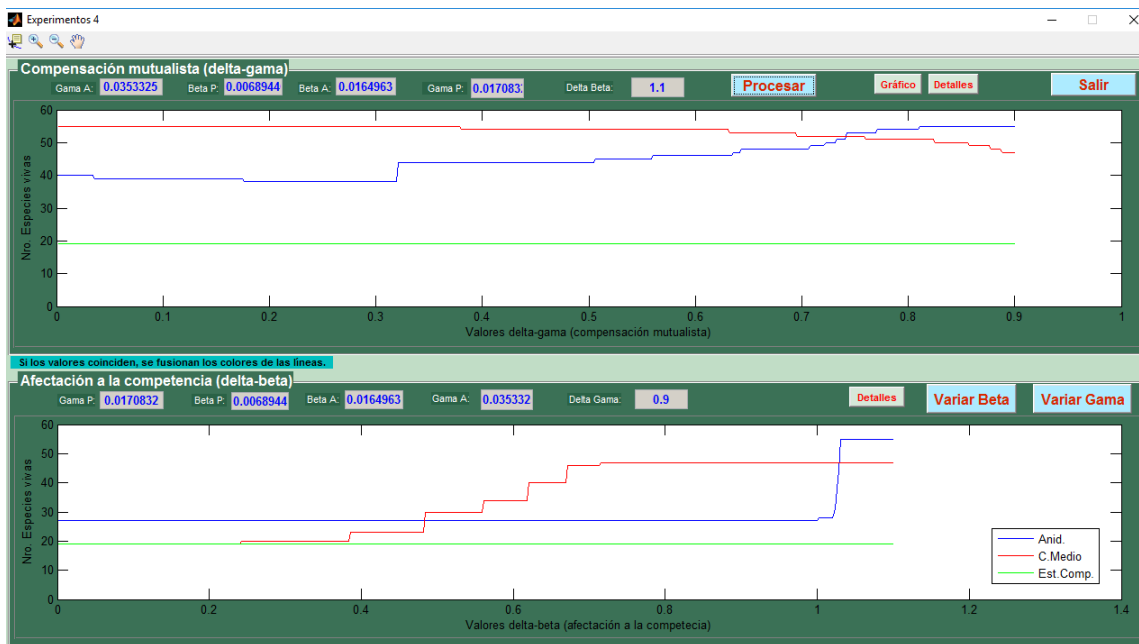


Fig. 8: variación de la compensación mutualista δ_γ y la afectación a la competencia δ_β . Modulación del intercambio mutualista entre las especies.

La estructura del atractor de una red mutualista es el objetivo del quinto experimento. Aquí intentamos dar una explicación gráfica de lo que la teoría señala sobre la estructura de un atractor. En particular, visualizaremos la aparición de las estructuras complejas dadas por el atractor global que gobiernan los posibles escenarios futuros de la red.

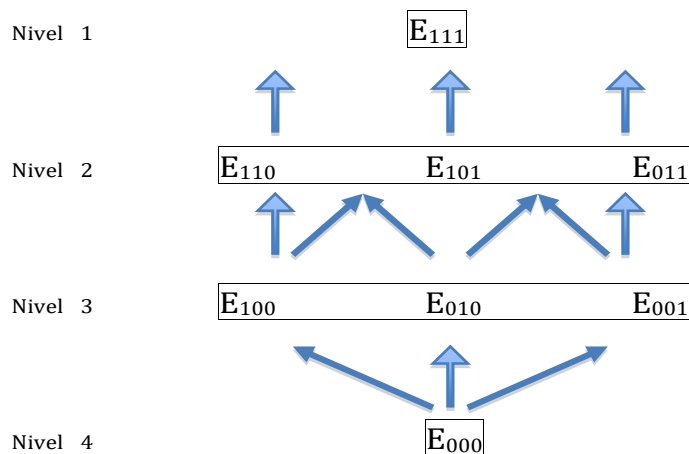


Fig. 9: Atractor global de una red mutualista, (ver Capítulo 3).

Finalmente, simulamos la dependencia en las tasas de crecimiento que tiene el punto de equilibrio saturado, tratado en el marco de los problemas de complementariedad lineal. Para ello se ha implementado en el simulador una opción que en tres dimensiones presenta la idea central de LCP (ver Capítulos 1 y 3).

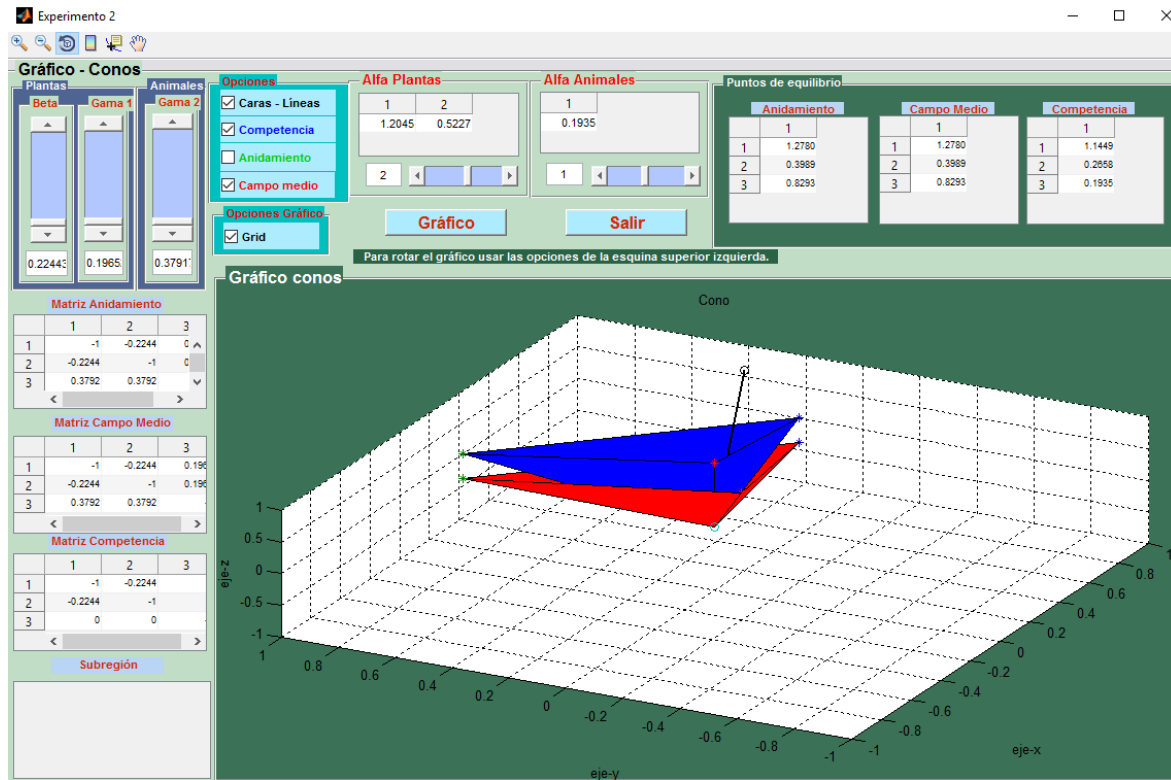


Fig. 10: Punto de equilibrio globalmente estable. Para dos plantas y un animal, se grafican los puntos de equilibrio y algunas trayectorias de las soluciones del sistema asociado.

Capítulo 5

En este capítulo final exponemos, de manera resumida, los principales resultados, conclusiones y, lo que es muy importante, los problemas abiertos a los que ha dado lugar este trabajo.

El Modelo de redes mutualistas: estudio teórico y análisis de estabilidad

1.1 Introducción

Para la modelización de la dinámica de redes mutualistas en Ecología, un sistema de ecuaciones diferenciales ha sido propuesto en [19], en el que se estudia cómo la estructura compleja de las interacciones de cooperación entre grupos de plantas y polinizadores o dispersores de semillas afecta a toda la red. En concreto, en [14, 15, 16, 89] se analizan los ecosistemas a partir de la modelización por medio de la red de conexiones que genera un grafo bipartito, el cual representa dos tipos de especies (plantas y animales) y sus interrelaciones mutualistas.

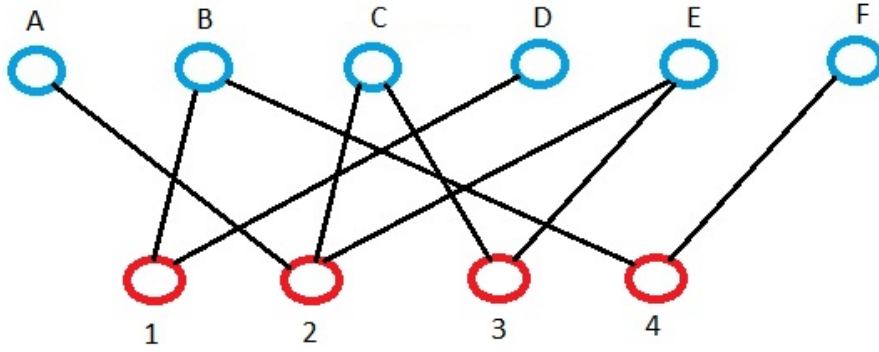


Fig. 1: Grafo bipartito para una red de tipo mutualista. Los dos conjuntos de nodos (A, B, C, D, E, F) y $(1, 2, 3, 4)$ en el grafo representan los grupos de plantas y animales, respectivamente. En cada uno de los grupos se presentan relaciones de competencia entre cada par de nodos que pertenecen a él. Los enlaces entre los nodos del grafo indican las relaciones de tipo mutualista entre las plantas y los animales de cada grupo.

Para el análisis de las propiedades dinámicas de la red, se propone el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales. Denotemos por P el número total de plantas y por A el número total de animales. Las plantas y los animales están en competencia entre sí, y plantas y animales cooperan entre ellos. Se puede escribir así un sistema de $P + A$ ecuaciones diferenciales, donde S_{p_i} y S_{a_i} son las densidades de la población para la i -ésima especie de planta y animal, respectivamente, como:

$$\begin{cases} \frac{dS_{p_i}}{dt} = S_{p_i} \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} S_{p_j} + \sum_{k=1}^A \frac{\gamma_{p_{ik}} S_{a_k}}{1 + h_P \sum_{l=1}^A \gamma_{p_{il}} S_{a_l}} \right) \\ \frac{dS_{a_i}}{dt} = S_{a_i} \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} S_{a_j} + \sum_{k=1}^P \frac{\gamma_{a_{ik}} S_{p_k}}{1 + h_A \sum_{l=1}^P \gamma_{a_{il}} S_{p_l}} \right) \\ S_{p_i}(0) = S_{p_{i0}}, \\ S_{a_i}(0) = S_{a_{i0}}, \end{cases} \quad (1.1.1)$$

para cada p_i con $1 \leq i \leq P$ y a_i con $1 \leq i \leq A$. Los números reales α_{p_i} y α_{a_i} representan las tasas de crecimiento intrínseco en ausencia de competencia y mutualismo para las plantas y animales, respectivamente, $\beta_{p_{ij}} \geq 0$ y $\beta_{a_{ij}} \geq 0$ denotan las intensidades de las interacciones competitivas, $\gamma_{p_{ij}} \geq 0$ y $\gamma_{a_{ij}} \geq 0$ las intensidades de las mutualistas, y los parámetros h_P y h_A se pueden interpretar como tiempos de manipulación, es decir, el tiempo utilizado en capturar, someter y consumir la presa, más los tiempos que necesita el depredador para recuperar su capacidad hacia las presas (ver [19, 22]). $S_{p_{i0}} \geq 0$ y $S_{a_{i0}} \geq 0$ representan los valores iniciales de la i -ésima especie de planta y animal, respectivamente.

En este trabajo vamos a considerar que los tiempos de manipulación $h_P = h_A = 0$, esto es, estudiaremos el sistema

$$\begin{cases} \frac{dS_{p_i}}{dt} = S_{p_i} \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} S_{p_j} + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} S_{a_k} \right) \\ \frac{dS_{a_i}}{dt} = S_{a_i} \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} S_{a_j} + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} S_{p_k} \right) \\ S_{p_i}(0) = S_{p_{i0}}, \\ S_{a_i}(0) = S_{a_{i0}}, \end{cases} \quad (1.1.2)$$

lo cual no supone una simplificación en la dinámica sino que, al contrario, permite la explosión en tiempo finito de las soluciones del sistema.

1.2 Modelo General de Lotka-Volterra

Ya que el sistema (1.1.2) se puede escribir como un modelo general para n especies Lotka-Volterra de tipo competitivo-cooperativo, presentamos algunos conceptos y resultados básicos sobre ecuaciones diferenciales ordinarias que serán empleados en el desarrollo del trabajo.

1.2.1 Existencia y unicidad de soluciones para sistemas de EDOs

Antes de presentar el Teorema fundamental de existencia y unicidad de soluciones para sistemas no lineales (ver, por ejemplo, [86, 55, 53, 57, 59]), debemos precisar lo que se entiende por solución de una ecuación diferencial no lineal dada por

$$\dot{u} = f(u), \quad (1.2.3)$$

donde $f : E \rightarrow \mathbb{R}^n$, y E es un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n .

Definición 1.2.1. *Sea f una función continua definida en un conjunto abierto $E \subset \mathbb{R}^n$. Entonces $u(t)$ es una **solución** de la ecuación diferencial (1.2.3) sobre un intervalo I , si $u(t)$ es diferenciable en I y para todo $t \in I$, $u(t) \in E$ y*

$$\dot{u}(t) = f(u(t)). \quad (1.2.4)$$

Si a (1.2.3) se añade una condición o valor inicial $u(0) = u_0 \in E$, la ecuación diferencial se conoce como **problema de valor inicial** y se escribe

$$\begin{cases} \dot{u}(t) = f(u(t)) \\ u(0) = u_0. \end{cases} \quad (1.2.5)$$

Definición 1.2.2. Dado $u_0 \in E$, $u(t)$ es una **solución del problema de valor inicial** (1.2.5) sobre el intervalo I , si para $t_0 \in I$, $u(0) = u_0$ y $u(t)$ es una solución de la ecuación diferencial (1.2.3) en I .

Teorema 1.2.3. (Teorema fundamental de existencia y unicidad de soluciones). Sea E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n , $u_0 \in E$ y $f \in C^1(E)$. Entonces, existe un $a > 0$ tal que el problema de valor inicial (1.2.5) tiene una única solución $u(t)$ sobre el intervalo $[-a, a]$.

Se establece entonces la dependencia de la solución del problema de valor inicial (1.2.5) para la condición inicial $u(0) = u_0$. Y si el sistema de ecuaciones diferenciales depende de un parámetro $\theta \in \mathbb{R}^n$, la solución $u(t, u_0, \theta)$ de (1.2.5) también dependerá del parámetro θ . En lo que sigue, denotaremos $N_\delta(p)$ un entorno \mathbb{R}^n en el punto p de tamaño δ .

Teorema 1.2.4. (Dependencia de las condiciones iniciales) Sean E un subconjunto abierto de \mathbb{R}^n , $u_0 \in E \subset \mathbb{R}^n$ y $f \in C^1(E)$. Entonces existen $a > 0$ y $\delta > 0$ tal que para todo $y \in N_\delta(u_0)$, el problema de valor inicial

$$\begin{cases} \frac{du(t)}{dt} = f(u(t)), \\ u(0) = y, \end{cases} \quad (1.2.6)$$

tiene una única solución $u(t, y)$ con $u \in C^1(G)$ donde $G = [-a, a] \times N_\delta(u_0) \subset \mathbb{R}^{n+1}$; además para cada $y \in N_\delta(u_0)$, $u(t, y)$ es una función dos veces continuamente diferenciable en t para todo $t \in [-a, a]$.

Teorema 1.2.5. (Dependencia de los parámetros) Sean F un subconjunto abierto de \mathbb{R}^{n+m} , (u_0, θ_0) donde $u_0 \in \mathbb{R}^n$ y $\theta_0 \in \mathbb{R}^m$, y $f \in C^1(F)$. Entonces existen $a > 0$ y $\delta > 0$ tal que para todo $y \in N_\delta(u_0)$ y $\theta \in N_\delta(\theta_0)$, el problema de valor inicial

$$\begin{cases} \frac{du(t)}{dt} = f(u(t), \theta), \\ u(0) = y, \end{cases} \quad (1.2.7)$$

tiene una única solución $u(t, y, \theta)$ con $u \in C^1(G)$ donde $G = [-a, a] \times N_\delta(u_0) \times N_\delta(\theta_0) \subset \mathbb{R}^{n+m+1}$.

1.2.2 El Sistema general Lotka-Volterra ($L - V$)

El primer modelo para especies interactuantes fue introducido en los trabajos de Lotka (1925) [69] y Volterra (1931) [116]. Estos modelos tienen la forma general dada por

$$\dot{u}_i = \frac{du_i}{dt} = \left(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}u_j \right) u_i, \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.2.8)$$

donde $u_i(t)$ denota la densidad de población, o biomasa, de la i -ésima especie en el tiempo t . Los coeficientes b_i son la diferencia entre las tasas de nacimiento y muerte de cada especie, esto es, b_i son las tasas de crecimiento (o decrecimiento) de la especie i . Las entradas de la matriz $A = (a_{ij})$ representan el efecto de la interacción interespecífica si $i \neq j$ o intraespecífica si $i = j$. La naturaleza de la interacción, competencia, mutualismo o depredador-presa, determina el signo de los coeficientes a_{ij} . Si las especies compiten entonces $a_{ij}, a_{ji} < 0$. Si las especies i y j están en mutualismo, entonces $a_{ij}, a_{ji} > 0$.

Usualmente los modelos Lotka-Volterra incluyen la suposición que $a_{ii} < 0$ para cada i , así la densidad de cada especie tiene un crecimiento logístico, en ausencia de otras especies [79].

A la matriz $A = (a_{ij})$ se la conoce como **matriz de interacción**, **matriz de adyacencia** o **de la comunidad** y, por lo general, es una matriz no simétrica. Es claro que la ecuación (1.2.8) tiene sentido biológico para densidades $u_i \geq 0$, con $1 \leq i \leq n$.

El espacio de estados para (1.2.8) es el ortante positivo (no negativo)

$$\mathbb{R}_+^n = \{u = (u_1, u_2, \dots, u_n) \in \mathbb{R}^n \mid u_i \geq 0 \text{ para } i = 1, \dots, n\}.$$

Los puntos frontera de \mathbb{R}_+^n están sobre los planos coordenados $u_i = 0$, que corresponden a estados donde la especie i no se encuentra, es decir, se ha extinguido.

Notemos que cero es solución, por lo que el espacio \mathbb{R}_+^n es invariante, lo que significa que cualquier solución que comienza en un punto de \mathbb{R}_+^n , permanece en \mathbb{R}_+^n para todo tiempo para el cual la solución está definida.

1.2.3 El modelo 2D de Lotka-Volterra

Recordamos algunos resultados importantes de sistemas de dos especies, que nos ayudarán en el estudio de la existencia y unicidad de soluciones para sistemas con más de dos especies (1.1.2).

Consideramos el modelo ($L - V$) para dos especies interactuantes:

$$\begin{cases} u' = u(\lambda - au - bv) \\ v' = v(\mu - dv - cu) \\ (u(0), v(0)) = (u_0, v_0), \end{cases} \quad (1.2.9)$$

con $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$, $a, d > 0$, $b, c \in \mathbb{R}$ y $u_0, v_0 \geq 0$. Para este modelo se cumple que (ver [79]):

Lema 1.2.6. 1. *Suponemos que $b, c > 0$ (caso competitivo) y $bc < ad$.*

(a) Si $\lambda, \mu < 0$, entonces

$$(u, v) \rightarrow (0, 0) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

(b) Si $\lambda > 0$ y $\mu < \lambda c/a$, entonces

$$(u, v) \rightarrow (\lambda/a, 0) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

(c) Si $\mu > 0$ y $\lambda < \mu b/d$, entonces

$$(u, v) \rightarrow (0, \mu/d) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

(d) Si $\mu > \lambda c/a$ y $\lambda > \mu b/d$, entonces

$$(u, v) \rightarrow \left(\frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc}, \frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} \right) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

2. Suponemos que $b, c < 0$ (**caso cooperativo**):

(a) Si $bc > ad$, entonces para $\lambda, \mu > 0$ existe una explosión en tiempo finito de ambas poblaciones, esto es, existen valores $0 < t_1^*, t_2^* < \infty$ tal que

$$\lim_{t \rightarrow t_1^*} u(t) = \infty, \quad \lim_{t \rightarrow t_2^*} v(t) = \infty.$$

(b) Supongamos que $bc < ad$.

(i) Si $\lambda, \mu < 0$, entonces

$$(u, v) \rightarrow (0, 0) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

(ii) Si $\lambda > 0$ y $\mu < \lambda c/a$, entonces

$$(u, v) \rightarrow (\lambda/a, 0) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

(iii) Si $\mu > 0$ y $\lambda < \mu b/d$, entonces

$$(u, v) \rightarrow (0, \mu/d) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

(iv) Si $\mu > \lambda c/a$ y $\lambda > \mu b/d$, entonces

$$(u, v) \rightarrow \left(\frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc}, \frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} \right) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

Como consecuencia del resultado anterior, se obtiene:

Corolario 1.2.7. *Suponemos que $b, c < 0$, $bc < ad$, $\mu > \lambda c/a$ y $\lambda > \mu b/d$. Entonces, para cualquier $\varepsilon > 0$ existe $t_0 > 0$ tal que, para $t \geq t_0$, se tiene*

$$u \leq \frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc} + \varepsilon, \quad v \leq \frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} + \varepsilon.$$

Demostración: Gracias al Lema 1.2.6, se tiene que

$$(u, v) \rightarrow \left(\frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc}, \frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} \right) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

Por tanto, para todo $\varepsilon > 0$ existe $t_0 > 0$ tal que para todo $t \geq t_0$ se tiene

$$\left| u - \frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc} \right| < \varepsilon \quad \text{y} \quad \left| v - \frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} \right| < \varepsilon,$$

y por tanto

$$u \leq \frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc} + \varepsilon, \quad v \leq \frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} + \varepsilon.$$

□

1.2.4 Método de sub-super solución

El método de sub-super solución nos permite en muchas ocasiones demostrar la existencia de una solución de una EDO u obtener cotas superiores e inferiores de las soluciones. A continuación, detallamos dicho método para el sistema (1.2.9) en los casos cooperativo, esto es $b, c < 0$, y competitivo $b, c > 0$.

Definición 1.2.8. *Supongamos $b, c < 0$. Una pareja de funciones $(\underline{u}, \underline{v}) \in (C^1(I))^2$ se llama una sub-solución para el sistema (1.2.9) si se verifican las siguientes condiciones:*

$$\begin{cases} \underline{u}' \leq \underline{u}(\lambda - a\underline{u} - b\underline{v}) \\ \underline{v}' \leq \underline{v}(\mu - d\underline{v} - c\underline{u}) \\ \underline{u}(0) \leq u_0, \underline{v}(0) \leq v_0. \end{cases} \quad (1.2.10)$$

Análogamente, se define una pareja super-solución de (1.2.9) con $b, c < 0$; esto es una pareja de funciones $(\bar{u}, \bar{v}) \in (C^1(I))^2$ que verifica

$$\begin{cases} \bar{u}' \geq \bar{u}(\lambda - a\bar{u} - b\bar{v}) \\ \bar{v}' \geq \bar{v}(\mu - d\bar{v} - c\bar{u}) \\ \bar{u}(0) \geq u_0, \bar{v}(0) \geq v_0. \end{cases} \quad (1.2.11)$$

Ahora consideramos el caso de competición:

Definición 1.2.9. *Supongamos $b, c > 0$. Un par de parejas de funciones $(\underline{u}, \underline{v}) \in (C^1(I))^2$, $(\bar{u}, \bar{v}) \in (C^1(I))^2$, se llaman sub y super-solución para el sistema (1.2.9) si*

se verifican las siguientes condiciones:

$$\begin{cases} \underline{u}' \leq \underline{u}(\lambda - a\underline{u} - b\bar{v}) \\ \underline{v}' \leq \underline{v}(\mu - d\underline{v} - c\bar{u}) \\ \bar{u}' \geq \bar{u}(\lambda - a\bar{u} - b\underline{v}) \\ \bar{v}' \geq \bar{v}(\mu - d\bar{v} - c\underline{u}) \\ \underline{u}(0) \leq u_0, \underline{v}(0) \leq v_0, \\ \bar{u}(0) \geq u_0, \bar{v}(0) \geq v_0. \end{cases} \quad (1.2.12)$$

Con esta definición, tenemos el siguiente resultado que puede ser deducido de [53]:

Teorema 1.2.10. *Consideremos el problema (1.2.9).*

1. Si existen $(\underline{u}, \underline{v})$, (\bar{u}, \bar{v}) , par de sub-super-solución de (1.2.9), entonces existe una única solución de (1.2.9) (u, v) tal que

$$\underline{u}(t) \leq u(t) \leq \bar{u}(t), \quad \underline{v}(t) \leq v(t) \leq \bar{v}(t).$$

2. Si existen $(\underline{u}, \underline{v})$, (\bar{u}, \bar{v}) , par de sub-super-solución de (1.2.9), entonces, si (u, v) es solución de (1.2.9) se tiene que

$$\underline{u}(t) \leq u(t), \quad \underline{v}(t) \leq v(t),$$

y

$$\bar{u}(t) \geq u(t), \quad \bar{v}(t) \geq v(t),$$

para todo t donde exista tal solución.

1.2.5 Puntos de equilibrio

Para el modelo general $(L - V)$ dado por (1.2.8), los puntos de equilibrio, a veces llamados puntos soporte, fijos o estacionarios, son puntos n -dimensionales soluciones del sistema de ecuaciones

$$u_i \left(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j \right) = 0, \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.2.13)$$

a los cuales se los notará como u^* . En estos puntos, que son soluciones del sistema, decimos que éste está en reposo.

Definición 1.2.11. *Los puntos de **equilibrio no triviales** son aquellas soluciones de (1.2.13), $u^* = (u_1^*, u_2^*, \dots, u_n^*)$ donde $u^* \neq 0$. Un punto de equilibrio no trivial se denomina **factible** (posible), o equilibrio interior, si está en el interior de \mathbb{R}_+^n , es decir,*

$$u_i^* > 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, n, \quad (1.2.14)$$

y *parcialmente factible* si,

$$u_i^* \geq 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, n. \quad (1.2.15)$$

Nota 1.2.12. En general (1.2.13) admitirá una solución en el interior de \mathbb{R}_+^n , o ninguna. Si la solución está en el interior, puesto que $u_i^* > 0$, se verifica que

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

Únicamente en el caso degenerado donde se tiene que $\det(A) = 0$, el problema (1.2.13) puede tener más de una solución estrictamente positiva, formando incluso un continuo de puntos de equilibrio, ver [61]. Además, si cada menor principal de A es no singular, existirán a lo más 2^n puntos de equilibrio, no necesariamente distintos (ver [49]).

1.2.6 Estabilidad de los puntos de equilibrio

Si tomamos un punto inicial u_0 en el entorno de un punto de equilibrio u^* , se tienen tres situaciones (ver [109]):

- (i) la solución del sistema (1.2.8) $u(t)$, que comienza en algún u_0 , permanece en el entorno de u^* ;
- (ii) la solución converge a u^* ;
- (iii) la solución deja el entorno de u^* .

Formalmente estas situaciones se definen como:

Definición 1.2.13. 1. El punto u^* se dice que es **estable** si para cualquier entorno U de u^* , existe un entorno W de u^* tal que cualquier solución de (1.2.8) que se inicia en W en el tiempo $t = 0$, permanece en U para todo $t \geq 0$ (es decir, $u_0 \in W$ implica que $u(t) \in U$ para todo $t \geq 0$).

2. Se dice que es **asintóticamente estable** si es estable y la solución converge a u^* (es decir, $u(t) \rightarrow u^*$ para todo $u_0 \in W$ cuando $t \rightarrow +\infty$). La respuesta a una pequeña perturbación tiende a cero cuando el tiempo tiende a infinito.

3. Si u^* no es estable, se dice que es **inestable**. Las condiciones iniciales cerca del punto de equilibrio generan soluciones que se alejan del punto de equilibrio cuando el tiempo tiende a infinito.

4. La **cuenca o dominio de atracción** de u^* está definida por el conjunto de puntos $u(0)$ que satisfacen $u(t) \rightarrow u^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
5. Cuando la cuenca de atracción de u^* es todo el espacio de estados o al menos su interior y u^* es estable, u^* se dice **globalmente estable**.

El siguiente resultado, conocido como el Teorema de LaSalle, nos permite conocer el comportamiento de las soluciones de un sistema de EDOs cuando existe una función de Lyapunov, ver por ejemplo [55].

Teorema 1.2.14. (*Estabilidad de Lyapunov*). Consideramos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\frac{du_i}{dt} = f_i(u_1, \dots, u_n), \quad i = 1, \dots, n \quad (1.2.16)$$

y suponemos que $u^* = (u_1^*, \dots, u_n^*)$ es un punto de equilibrio y que además existe una función diferenciable $V(u_1, \dots, u_n)$ que satisface las siguientes condiciones:

1. $V(u_1, \dots, u_n)$ tiene un mínimo estricto en (u_1^*, \dots, u_n^*) , es decir, $V > 0$ y $V = 0$ para $u_i = u_i^*$, $i = 1, \dots, n$.
2. La derivada de V a lo largo de las soluciones de (1.2.16) satisface

$$\frac{dV}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial u_i} \frac{du_i}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial u_i} f_i \leq 0,$$

y fuera de un entorno arbitrariamente pequeño de (u_1^*, \dots, u_n^*) se tiene que

$$\frac{dV}{dt} < 0.$$

Entonces el punto de equilibrio u^* es globalmente asintóticamente estable. La función $V(u_1, \dots, u_n)$ se conoce como función de Lyapunov asociada a (u_1^*, \dots, u_n^*) .

1.2.7 Estabilidad local

Es un resultado conocido que si tenemos un punto estacionario u^* , es localmente estable si la matriz Jacobiana procedente de la ecuación tiene sus autovalores con la parte real negativa; este es el conocido Teorema de Hartman-Grobman, ver [55], que lo enunciamos por completitud:

Teorema 1.2.15. Consideramos el sistema de ecuaciones diferenciales (1.2.16) y sea u^* un punto de equilibrio. Denotemos por λ_i , $i = 1, \dots, n$ los autovalores del Jacobiano de f en u^* . Se tiene:

1. Si todos los λ_i , $i = 1, \dots, n$ tienen su parte real negativa, entonces u^* es asintóticamente estable.
2. Si para algún $i = 1, \dots, n$, la parte real de λ_i es positivo, entonces u^* es inestable.

Observemos que la matriz Jacobiana de (1.2.8) 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

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

Así, por ejemplo, en el caso $u^* = 0$, se tiene que

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

y, por tanto, el origen es inestable cuando al menos uno de los b_i es positivo; y es estable cuando todos los b_i son negativos.

Por otro lado, en el caso del estado de equilibrio interior, esto es $u_i^* > 0$ para todo i , puesto que

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}u_j^* = 0 \quad i = 1, \dots, n,$$

de donde

$$A_{ii}^* = a_{ii}u_i^*,$$

y se obtiene

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

Cuando el punto de equilibrio $u^* = (u_1^*, u_2^*, \dots, u_n^*)$ es no negativo, se definen los subconjuntos I y J de $N = \{1, \dots, n\}$ tal que $u_i^* = 0$ para $i \in I$ y $J = N \setminus I$.

Se define también

$$\mathbb{R}_I^n = \{u = (u_1, u_2, \dots, u_n) \in \mathbb{R}_+^n \mid u_i \geq 0 \text{ para } i \in I \text{ y } u_j > 0 \text{ para } j \in J\}. \quad (1.2.17)$$

Se debe notar que $\mathbb{R}_I^n = \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$ si $u^* > 0$, es decir, si $I = \emptyset$ y por tanto $J = N$. Para el sistema (1.2.8), diremos que u^* es asintóticamente estable o globalmente estable, si u^* lo es con respecto a \mathbb{R}_I^n .

1.3 El Problema de Complementariedad Lineal (*LCP*)

Si se considera el punto de equilibrio no trivial $u^* = (u_1^*, u_2^*, \dots, u_n^*)$ del sistema (1.2.8), para el cual suponemos que existen $u_i^* > 0$ y $u_i^* = 0$ para distintos $1 \leq i \leq n$, donde además con una reordenación de los subíndices se puede escribir $u_i^* > 0$ para $i = 1, \dots, k$ y $u_i^* = 0$ para $i = k + 1, \dots, n$, con $1 \leq k \leq n$. Es decir, se obtiene que:

$$\begin{aligned} b_i + \sum_{j=1}^k a_{ij} u_j^* &= 0, & 1 \leq i \leq k, \\ u_i^* &= 0, & k + 1 \leq i \leq n. \end{aligned}$$

Entonces el punto u^* debe satisfacer:

$$\begin{cases} u_i^* \geq 0, \\ u_i^* \left(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j^* \right) = 0, \end{cases} \quad i = 1, \dots, n. \quad (1.3.18)$$

A continuación presentamos las condiciones para la demostración de la existencia, unicidad y estabilidad global de un punto de equilibrio no negativo, usando para ello resultados de la Teoría de Complementariedad Lineal que, conociendo las condiciones de estabilidad de la matriz $A = (a_{ij})$, asegura la existencia de tal equilibrio (ver [109]).

1.3.1 Aspectos teóricos

El problema de complementariedad lineal (*LCP*) (ver [36, 80]) es un problema de la teoría de la programación matemática que consiste en, dado un vector $q \in \mathbb{R}^n$ y una matriz M de orden $n \times n$, 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

$$\begin{aligned} w &= q + Mz \\ w &\geq 0, \quad z \geq 0 \quad \text{y} \quad w_i z_i = 0 \quad \text{para todo } i = 1, \dots, n. \end{aligned}$$

Los únicos datos en el problema son el vector q y la matriz M . En cualquier solución, al menos una de las variables en cada par (w_j, z_j) tiene que ser igual a cero. Se denota $LCP(q, M)$, y se dice que *LCP* es de orden n .

Definición 1.3.1. *Los vectores columna de la matriz cuadrada $M = (m_{ij})$ de orden n , notados $M_{.j}$, y los vectores columna de la matriz identidad I de orden n , $I_{.j}$, forman el par de vectores columna $\{I_{.j}, -M_{.j}\}$ conocido como el j -ésimo **par complementario de vectores columna**, con $j = 1, \dots, n$. Si se elige un vector del par $\{I_{.j}, -M_{.j}\}$ y lo notamos $\mathcal{M}_{.j}$, $j = 1, \dots, n$, el conjunto ordenado de vectores $(\mathcal{M}_{.1}, \dots, \mathcal{M}_{.n})$ es conocido como un **conjunto complementario de vectores**.*

Definición 1.3.2. Se dice que un conjunto no vacío X en \mathbb{R}^n es un **cono** si, para cualquier $x \in X$ y cualquier $t \geq 0$, se tiene $tx \in X$. Si un cono X es, además, un conjunto convexo, se dice que X es un **cono convexo**.

Una matriz $A \in \mathbb{R}^{m \times p}$ genera un cono convexo tomando las combinaciones lineales no negativas de las columnas de A . Este cono, denotado $\mathbf{pos}(\mathbf{A})$, está dado por

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

El conjunto $\mathbf{pos}(\mathbf{A})$ se denomina **cono finito**. Los sistemas de ecuaciones lineales $Av = q$, formados por los vectores q que se encuentran en $\mathbf{pos}(\mathbf{A})$, tienen la propiedad de admitir una solución no negativa v . Los vectores columna de la matriz A , A_i , con $i = 1, \dots, p$, son llamados **los generadores de $\mathbf{pos}(\mathbf{A})$** .

Definición 1.3.3. Sea M una matriz de orden $n \times n$ y sea $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$ un conjunto complementario de vectores. El cono

$$\mathit{pos}(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n) = \{y : y = \alpha_1 \mathcal{M}_1 + \dots + \alpha_n \mathcal{M}_n; \alpha_i \geq 0, i = 1, \dots, n\}$$

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

Para cada $j = 1, \dots, n$ existen dos posibles elecciones para \mathcal{M}_j . Entonces, dada una matriz M de orden n , existen 2^n posibles conjuntos complementarios de vectores columna. Por tanto, existen 2^n conos complementarios, no necesariamente todos distintos, en $\mathcal{C}(M)$. La unión de tales conos es nuevamente un cono y se escribe $\mathbf{K}(M)$.

Observemos que dados el vector columna $q \in \mathbb{R}^n$, y la matriz cuadrada M de orden n , el problema $LCP(q, M)$ es encontrar un cono en $\mathcal{C}(M)$ que contenga al punto q , es decir, encontrar un conjunto complementario de vectores $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$ tal que q pueda ser expresado como una combinación lineal no negativa de $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$. Esto es equivalente a encontrar un par $(w, z) \in \mathbb{R}^{2n}$ que satisfagan

$$\begin{aligned} Iw - Mz &= q \\ w, z &\geq 0 \\ w_j z_j &= 0, \text{ para } j = 1, \dots, n. \end{aligned} \tag{1.3.19}$$

Definición 1.3.4. El par (w_j, z_j) se denomina el j -ésimo **par complementario de variables** y cada una es el complemento de la otra. La variable w_j es asociada con el vector columna I_j y la variable z_j es asociada con el vector columna $-M_j$ (ver [37, 80]).

En cuanto al número de soluciones para un problema de complementariedad lineal, este puede ser finito o infinito. El caso de solución única es de especial interés y para él pueden existir dos tipos de unicidad: **global** y **local**. La unicidad global se tiene cuando un *LCP* tiene solamente una solución, mientras que la unicidad local proporciona las condiciones bajo las cuales una solución dada es la única solución en una de sus vecindades. A estas soluciones localmente únicas se dice que son **soluciones aisladas** (ver [36]).

Muchos de los resultados sobre la existencia y unicidad de una solución para el problema $LCP(q, M)$ están asociados a las características de la matriz M . Por tanto, es necesario dar algunas definiciones.

Definición 1.3.5. Una matriz A cuadrada de orden n se dice **estable**, si todos sus autovalores tienen la parte real negativa.

Definición 1.3.6. Una matriz A cuadrada de orden n se dice **semi-definida positiva**, si $u^T A u \geq 0$ para todo $u \in \mathbb{R}^n$. Es **definida positiva** si $u^T A u > 0$ para todo $u \in \mathbb{R}^n \setminus \{0\}$.

Definición 1.3.7. Una matriz A cuadrada de orden n se dice **semi-definida negativa**, si $u^T A u \leq 0$ para todo $u \in \mathbb{R}^n$. Es **definida negativa** si $u^T A u < 0$ para todo $u \in \mathbb{R}^n \setminus \{0\}$.

Definición 1.3.8. Suponemos que A es una matriz real de orden n :

1. A se dice que es de **clase S_w** o **Lyapunov-estable** (ver [40]), $A \in S_w$, si existe una matriz diagonal positiva W tal que, la matriz simétrica $WA + A^T W$ es definida negativa.
2. A se dice que es una matriz **diagonal dominante negativa**, $A \in NDD$, si y sólo si, existen n números positivos $r_i > 0$ tal que

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

3. Si $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$. Entonces $-A$ se dice que es una **M -matriz**, $A \in M$, si y sólo si, A es estable.
4. A se dice que es una **P -matriz**, $A \in P$, si y sólo si, todos los menores principales de A son positivos.
5. A se dice que es una **D -estable**, $A \in D$, si y sólo si, la matriz DA es estable para cualquier matriz diagonal definida positiva D .

Las matrices de clase S_w son muy importantes en el estudio de los sistemas $(L - V)$, y algunas de sus propiedades se recogen en los siguientes resultados (ver [109]).

Lema 1.3.9. Si $A \in S_w$, entonces A es D - estable y $-A$ es una P -matriz.

Las condiciones suficientes para que una matriz A sea de clase S_w son el contenido del teorema siguiente (ver [110]).

Teorema 1.3.10. Si A es una matriz cuadrada de orden 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.

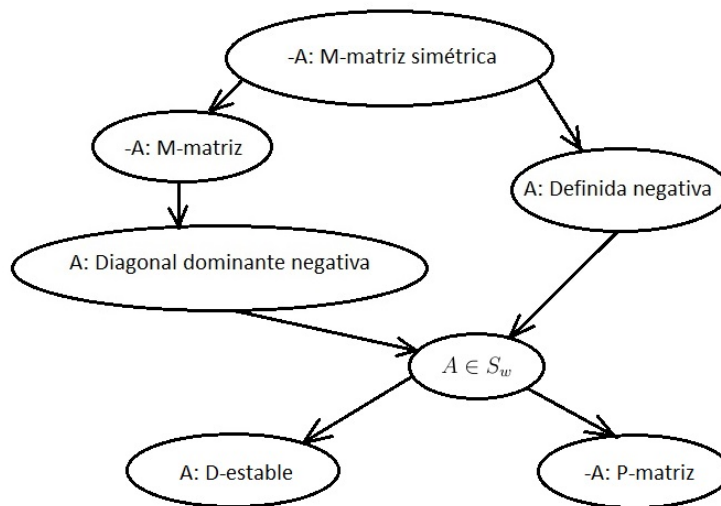


Fig. 2: Relación entre clases de matrices. $A \rightarrow B$ implica que la clase A está incluida en la clase B .

El siguiente resultado relaciona la matriz M con la existencia y unicidad de soluciones para los problemas *LCP* (ver [81]).

Teorema 1.3.11. 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.

El siguiente resultado será usado posteriormente.

Lema 1.3.12. 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 $B \in S_w$. \square

Concluimos esta sección con dos resultados que serán usados también a lo largo de la Memoria, ambos se encuentran en [36] y [81].

Definición 1.3.13. Una función $f : U \subset \mathbb{R}^n \mapsto \mathbb{R}^m$ es lineal a trozos si f es continua y el dominio U es igual a la unión de un número finito de poliedros convexos P_i , llamados trozos de f , y f es lineal en cada P_i .

Teorema 1.3.14. Supongamos que $LCP(q, M)$ tiene una única solución. Entonces la aplicación que asocia a cada $q \in \mathbb{R}^n$ la única solución de $LCP(q, M)$ es una función lineal a trozos en $q \in \mathbb{R}^n$.

El segundo teorema afirma que el conjunto de conos complementarios es una partición de \mathbb{R}^n .

Definición 1.3.15. Una clase de conos convexos en \mathbb{R}^n se dice que es una partición si:

- (i) Cada cono tiene interior no vacío.
- (ii) La unión de los conos es \mathbb{R}^n .
- (iii) Los interiores de cada par de conos son disjuntos.

Teorema 1.3.16. Sea M una matriz cuadrada de orden 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.

1.3.2 El sistema Lotka-Volterra y el Problema de Complementariedad Lineal

Vamos a interpretar la búsqueda de puntos de equilibrio para el sistema $(L - V)$ como resolver un Problema de Complementariedad Lineal (LCP). En efecto, el siguiente resultado será fundamental a lo largo de la Memoria:

Lema 1.3.17. *Consideremos el sistema (1.2.8). El problema de complementariedad lineal $(-b, -A)$ es equivalente al problema de encontrar un punto de equilibrio no negativo u^* del sistema $(L - V)$ (1.2.8) que satisfaga*

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}u_j^* \leq 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, n. \quad (1.3.20)$$

Demostración: Basta tomar (recordemos (1.3.18) y (1.3.19)) como

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

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

Nota 1.3.18. 1. *La restricción (1.3.20) sobre u^* es una condición necesaria para que u^* sea estable [110]. Este punto u^* es llamado **punto de equilibrio saturado** [61].*

2. *El Lema 1.3.17 junto al Teorema 1.3.11 muestra que el sistema $(L - V)$ (1.2.8) tiene un único punto de equilibrio saturado para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si sólo si, $-A$ es una P -matriz.*

1.3.3 Estabilidad global

El siguiente Teorema, que se prueba en Takeuchi y Adachi [110], es crucial para la estabilidad global de sistemas $(L - V)$ (1.2.8) y, para nuestro modelo, condicionará el tipo de matrices que se usarán en adelante.

Teorema 1.3.19. *Supongamos que $A \in S_w$. Entonces el sistema $(L - V)$ (1.2.8) tiene un punto de equilibrio u^* saturado para cada $b \in \mathbb{R}^n$ que, además, es globalmente estable en \mathbb{R}_+^n (ver (1.2.17)).*

Demostración: Por el Lema 1.3.9, como $A \in S_w$, se sigue que $-A$ es una P -matriz. Ahora, por el Teorema 1.3.11 y el Lema 1.3.17 se tiene la existencia y unicidad de un punto saturado u^* , esto es, existe I un subconjunto de $N = \{1, \dots, n\}$ 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 $J = N \setminus I$.

Se considera la función

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

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 (1.2.8):

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

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 1.2.14.

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 en \mathbb{R}_I^n . Por lo tanto, u^* es estable con respecto a \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

Por último, como consecuencia del Lema 1.3.12, se tiene el siguiente corolario:

Corolario 1.3.20. *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 $b \in \mathbb{R}^n$.*

1.4 Sistema Mutualista ($L - V$)

Una vez que se han dado varios resultados sobre la estabilidad para el modelo general Lotka-Volterra, consideramos ahora el sistema (1.1.1) en el caso donde los tiempos de manipulación $h_P = h_A = 0$, esto es el sistema (1.1.2) está compuesto de dos subsistemas, los cuales tienen interacciones mutualistas entre ellos. Cada subsistema tendrá una población de P plantas y de A animales, respectivamente.

Este sistema está descrito por las siguientes $(P + A)$ ecuaciones diferenciales ordinarias,

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} u_j + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} v_k \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dv_i}{dt} = v_i \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} v_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} u_k \right) & i = 1, \dots, A, \\ u_i(0) = u_{i0} & i = 1, \dots, P, \\ v_i(0) = v_{i0} & i = 1, \dots, A, \end{cases} \quad (1.4.21)$$

donde u_i y v_i representan las biomásas de las plantas y los animales. $\alpha_{p_i}, \alpha_{a_i} \in \mathbb{R}$ son las tasas de natalidad, $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \geq 0$ las tasas de competencia de cada subsistema, y $\gamma_{p_{ik}}, \gamma_{a_{ik}} \geq 0$ la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de los dos subsistemas. Además, tras un cambio de variable podemos suponer que

$$\beta_{p_{ii}} = \beta_{a_{jj}} = 1, \quad i = 1, \dots, P; \quad j = 1, \dots, A.$$

Finalmente, suponemos que $u_{i0}, v_{j0} > 0$, $i = 1, \dots, P; \quad j = 1, \dots, A$.

La matriz de coeficientes del sistema (1.4.21), que la denotaremos como \mathbb{M} , es una matriz de orden $n = P + A$ que, definida por bloques, la podemos escribir como:

$$\mathbb{M} = \begin{bmatrix} B_1 & \Gamma_1 \\ \Gamma_2 & B_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}, \quad (1.4.22)$$

y cada bloque se escribe

$$B_1 = \begin{bmatrix} -1 & -\beta_{p_{12}} & \cdots & -\beta_{p_{1P}} \\ -\beta_{p_{21}} & -1 & \cdots & -\beta_{p_{2P}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_{p_{P1}} & -\beta_{p_{P2}} & \cdots & -1 \end{bmatrix}_{P \times P},$$

$$B_2 = \begin{bmatrix} -1 & -\beta_{a_{12}} & \cdots & -\beta_{a_{1A}} \\ -\beta_{a_{21}} & -1 & \cdots & -\beta_{a_{2A}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_{a_{A1}} & -\beta_{a_{A2}} & \cdots & -1 \end{bmatrix}_{A \times A},$$

$$\Gamma_1 = \begin{bmatrix} \gamma_{p_{11}} & \gamma_{p_{12}} & \cdots & \gamma_{p_{1A}} \\ \gamma_{p_{21}} & \gamma_{p_{22}} & \cdots & \gamma_{p_{2A}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{p_{P1}} & \gamma_{p_{P2}} & \cdots & \gamma_{p_{PA}} \end{bmatrix}_{P \times A},$$

$$\Gamma_2 = \begin{bmatrix} \gamma_{a_{11}} & \gamma_{a_{12}} & \cdots & \gamma_{a_{1P}} \\ \gamma_{a_{21}} & \gamma_{a_{22}} & \cdots & \gamma_{a_{2P}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{a_{A1}} & \gamma_{a_{A2}} & \cdots & \gamma_{a_{AP}} \end{bmatrix}_{A \times P}.$$

1.4.1 Existencia y unicidad de soluciones

En primer lugar, damos las condiciones que aseguran la existencia y unicidad de una solución positiva del sistema (1.4.21). Para ello necesitamos previamente el siguiente resultado técnico.

Lema 1.4.1. *Supongamos que $\beta < 1$. Entonces,*

$$\sum_{i=1}^n u_i^2 + 2\beta \sum_{i<j}^n u_i u_j \geq \frac{1 + \beta(n-1)}{n} \left(\sum_{i=1}^n u_i \right)^2. \quad (1.4.23)$$

Demostración: Antes de probar (1.4.23), probemos que

$$\frac{2}{n-1} \sum_{i<j}^n u_i u_j \leq \sum_{i=1}^n u_i^2. \quad (1.4.24)$$

En efecto, es claro que

$$\sum_{i<j}^n (u_i - u_j)^2 \geq 0,$$

y, por tanto,

$$(u_1 - u_2)^2 + \cdots + (u_1 - u_n)^2 + (u_2 - u_3)^2 + \cdots + (u_2 - u_n)^2 + \cdots + (u_{n-1} - u_n)^2 \geq 0,$$

de donde sigue que

$$(n-1) (u_1^2 + \cdots + u_n^2) - 2(u_1 u_2 + \cdots + u_1 u_n + u_2 u_3 + \cdots + u_2 u_n + \cdots + u_{n-1} u_n) \geq 0,$$

y se verifica (1.4.24).

Probemos ahora (1.4.23). En primer lugar, (1.4.23) es equivalente a

$$\left(1 - \frac{1 + \beta(n-1)}{n} \right) \sum_{i=1}^n u_i^2 + 2 \left(\beta - \frac{1 + \beta(n-1)}{n} \right) \sum_{i<j}^n u_i u_j \geq 0 \Leftrightarrow$$

$$\frac{(1 - \beta)(n - 1)}{n} \sum_{i=1}^n u_i^2 + \frac{2}{n}(\beta - 1) \sum_{i < j}^n u_i u_j \geq 0,$$

que es equivalente a (1.4.24), ya que $\beta < 1$. \square

A continuación demostramos el resultado principal de existencia y unicidad de solución positiva para (1.4.21). Probaremos en primer lugar una condición suficiente para la existencia y unicidad de la solución global, y luego daremos una condición bajo la cual las soluciones explotan en tiempo finito.

Teorema 1.4.2. 1. Supongamos $\beta_1 = \min\{\beta_{p_{ij}}\} < 1$, $\beta_2 = \min\{\beta_{a_{ij}}\} < 1$, $\gamma_1 = \max\{\gamma_{p_{ij}}\}$, $\gamma_2 = \max\{\gamma_{a_{ij}}\}$, para todo i, j , y se tiene que

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta_1(P - 1)}{P} \frac{1 + \beta_2(A - 1)}{A}. \quad (1.4.25)$$

Entonces existe una única solución positiva acotada de (1.4.21), para todo $t > 0$.

2. Supongamos $\beta = \beta_{p_{ij}} = \beta_{a_{ij}}$, $\gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}$, $\gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}$, $\alpha_1 = \alpha_{p_i}$, $\alpha_2 = \alpha_{a_i} > 0$ para todo i, j , y se cumple que

$$\gamma_1 \gamma_2 > \frac{1 + \beta(P - 1)}{P} \frac{1 + \beta(A - 1)}{A}. \quad (1.4.26)$$

Entonces la solución de (1.4.21) explota en tiempo finito.

Demostración: 1. En primer lugar, observemos que si $u_{i0} > 0$ entonces $u_i(t) > 0$ para todo $t > 0$ en el que exista la solución.

Denotando por

$$w := \sum_{i=1}^P u_i, \quad z := \sum_{i=1}^A v_i,$$

se tiene que

$$\begin{aligned} w' &\leq \alpha_1 w - (u_1^2 + u_2^2 + \dots + u_P^2 + 2\beta_1(u_1 u_2 + u_1 u_3 + \dots + u_{P-1} u_P)) + \gamma_1 w z, \\ z' &\leq \alpha_2 z - (v_1^2 + v_2^2 + \dots + v_A^2 + 2\beta_2(v_1 v_2 + v_1 v_3 + \dots + v_{A-1} v_A)) + \gamma_2 w z, \end{aligned}$$

donde $\alpha_1 = \max\{\alpha_{p_i}\}$ y $\alpha_2 = \max\{\alpha_{a_i}\}$ o, equivalentemente,

$$\begin{aligned} w' &\leq \alpha_1 w - \left(\sum_{i=1}^P u_i^2 + 2\beta_1 \sum_{i < j}^P u_i u_j \right) + \gamma_1 w z, \\ z' &\leq \alpha_2 z - \left(\sum_{i=1}^A v_i^2 + 2\beta_2 \sum_{i < j}^A v_i v_j \right) + \gamma_2 w z, \end{aligned}$$

y usando (1.4.23), se tiene que

$$\begin{aligned} w' &\leq \alpha_1 w - \frac{1 + \beta_1(P-1)}{P} w^2 + \gamma_1 w z, \\ z' &\leq \alpha_2 z - \frac{1 + \beta_2(A-1)}{A} z^2 + \gamma_2 w z. \end{aligned}$$

Ahora basta considerar el sistema

$$\begin{cases} p' = p \left(\alpha_1 - \frac{1 + \beta_1(P-1)}{P} p + \gamma_1 q \right), \\ q' = q \left(\alpha_2 - \frac{1 + \beta_2(A-1)}{A} q + \gamma_2 p \right), \\ p(0) = p_0, q(0) = q_0, \end{cases} \quad (1.4.27)$$

con p_0, q_0 números positivos a elegir.

Es claro que, tomando

$$p_0 = \sum_{i=1}^P u_{i0}, \quad q_0 = \sum_{i=1}^A v_{i0}$$

se tiene que (w, z) es sub-solución de (1.4.27) en el sentido de la Definición 1.2.8 y, por tanto, por el Teorema 1.2.10 se sigue que

$$(w, z) \leq (p, q) \quad (1.4.28)$$

y (p, q) está acotado si se satisface (1.4.25) por el Lema 1.2.6.

2. Supongamos que se verifica (1.4.26) con $\alpha_1 = \alpha_{p_i} > 0$ y $\alpha_2 = \alpha_{a_i} > 0$. Llamamos (p, q) a la única solución positiva de (1.4.27). Es conocido (ver Lema 1.2.6) que, bajo la condición (1.4.26), (p, q) explota en tiempo finito.

A continuación, se verifica que

$$(u_1, \dots, u_P, v_1, \dots, v_A) = \left(\frac{p}{P}, \dots, \frac{p}{P}, \frac{q}{A}, \dots, \frac{q}{A} \right),$$

es solución del sistema (1.4.21) con $u_{i0} = p_0/P$ y $v_{i0} = q_0/A$, por lo que también explota en tiempo finito.

Veamos que

$$u'_i = u_i(\alpha_1 - u_i - \beta_1(u_2 + \dots + u_P) + \gamma_1(v_1 + \dots + v_A)).$$

En efecto,

$$\begin{aligned} \frac{p'}{P} &= \frac{p}{P} \left(\alpha_1 - \frac{p}{P} - \beta \left(\frac{p}{P} + \dots + \frac{p}{P} \right) + \gamma_1 \left(\frac{q}{A} + \dots + \frac{q}{A} \right) \right) \Leftrightarrow \\ p' &= p \left(\alpha_1 - p \left(\frac{1 + \beta(P-1)}{P} \right) + \gamma_1 q \right), \end{aligned}$$

lo que es cierto por (1.4.27). Lo mismo se cumple con q/A . Esto concluye la demostración. \square

1.5 Estabilidad global del sistema mutualista (L-V)

La estabilidad global de (1.4.21) está garantizada por el Teorema 1.3.19, que nos asegura la existencia de un punto saturado u^* globalmente estable siempre que la matriz de la comunidad sea de clase S_w . Por tanto, necesitamos dar condiciones para que la matriz de coeficientes del sistema (1.4.21) cumpla con esta condición. Presentamos tres posibles condiciones.

Condición Tipo I

Según el Teorema 1.3.10, una condición suficiente para que la matriz \mathbb{M} sea de clase S_w es que tenga una diagonal dominante negativa. Tomando $r_i = 1$ para todo i en la Definición 1.3.8 y recordando que $\beta_{p_{ii}} = \beta_{a_{ii}} = 1$ se tiene:

Proposición 1.5.1. *Supongamos que para \mathbb{M} , definida como en (1.4.22), se tiene que*

$$\begin{aligned} \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^P \beta_{p_{ij}} &< 1, \quad \forall i = 1, \dots, P, \\ \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^A \beta_{a_{ij}} &< 1, \quad \forall i = 1, \dots, A. \end{aligned}$$

Entonces la matriz $\mathbb{M} \in S_w$.

A la matriz \mathbb{M} que cumpla esta condición la llamaremos matriz de **Tipo I**. Como se puede observar, la restricción obliga a que los parámetros sean muy pequeños y mucho más en matrices de gran tamaño, por lo que intentaremos mejorar esta condición.

Condición Tipo II

Según la Definición 1.3.8, para que la matriz \mathbb{M} sea de clase S_w debe existir una matriz $W = \text{diag}(w_1, \dots, w_n)$ con $w_i > 0$ para $i = 1, \dots, n$, tal que $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W$ sea definida negativa. Obsérvese que esta matriz es simétrica, por lo que para que sea definida negativa necesitamos que los autovalores de la matriz sean negativos. Restringiremos el conjunto de sus autovalores, su espectro $\sigma(W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W)$, a la parte negativa de la recta real. Para ello, aplicaremos el Teorema de Gershgorin a la matriz $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W$ (ver [115]).

Teorema 1.5.2 (Teorema de Gershgorin). *Todo autovalor λ de una matriz A de orden n satisface la condición*

$$|\lambda - a_{ii}| \leq \sum_{j \neq i}^n |a_{ij}| \quad \text{para algún } i = 1, \dots, n.$$

Como consecuencia de este resultado, tenemos:

Teorema 1.5.3. *Si la matriz \mathbb{M} , definida como en (1.4.22), satisface las condiciones:*

$$2 - \sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) - \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} > 0, \quad \forall i = 1, \dots, P, \quad (1.5.29)$$

$$2 - \sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) - \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} > 0, \quad \forall i = 1, \dots, A, \quad (1.5.30)$$

$$\sup_{i=1, \dots, A} \frac{\sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}}}{2 - \sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) - \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}}} < \inf_{i=1, \dots, P} \frac{2 - \sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) - \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}}}{\sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}}}. \quad (1.5.31)$$

Entonces la matriz \mathbb{M} es de clase S_w .

Demostración: Para la matriz \mathbb{M} , escrita por bloques como en (1.4.22), se tiene que

$$\mathbb{M}^T = \begin{bmatrix} B_1^T & \Gamma_2^T \\ \Gamma_1^T & B_2^T \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}.$$

Escribimos la matriz W de la siguiente manera

$$W = \begin{bmatrix} W_1 & \emptyset \\ \emptyset & W_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)} \quad (1.5.32)$$

donde las matrices W_1 y W_2 se consideran como

$$W_1 = \begin{bmatrix} w_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & w_1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & w_1 \end{bmatrix}_{P \times P}, \quad W_2 = \begin{bmatrix} w_2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & w_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & w_2 \end{bmatrix}_{A \times A},$$

con $w_1 > 0, w_2 > 0$.

Se obtiene

$$\mathcal{C} = W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W = \begin{bmatrix} D_1 & C_1 \\ C_2 & D_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)},$$

con

$$D_1 = w_1 \begin{bmatrix} -2 & -(\beta_{p_{12}} + \beta_{p_{21}}) & \cdots & -(\beta_{p_{1P}} + \beta_{p_{P1}}) \\ -(\beta_{p_{12}} + \beta_{p_{21}}) & -2 & \cdots & -(\beta_{p_{2P}} + \beta_{p_{P2}}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -(\beta_{p_{1P}} + \beta_{p_{P1}}) & -(\beta_{p_{2P}} + \beta_{p_{P2}}) & \cdots & -2 \end{bmatrix},$$

$$D_2 = w_2 \begin{bmatrix} -2 & -(\beta_{a_{12}} + \beta_{a_{21}}) & \cdots & -(\beta_{a_{1A}} + \beta_{a_{A1}}) \\ -(\beta_{a_{12}} + \beta_{a_{21}}) & -2 & \cdots & -(\beta_{a_{2A}} + \beta_{a_{A2}}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -(\beta_{a_{1A}} + \beta_{a_{A1}}) & -(\beta_{a_{2A}} + \beta_{a_{A2}}) & \cdots & -2 \end{bmatrix},$$

$$C_1 = \begin{bmatrix} w_1\gamma_{p_{11}} + w_2\gamma_{a_{11}} & w_1\gamma_{p_{12}} + w_2\gamma_{a_{21}} & \cdots & w_1\gamma_{p_{1A}} + w_2\gamma_{a_{A1}} \\ w_1\gamma_{p_{21}} + w_2\gamma_{a_{12}} & w_1\gamma_{p_{22}} + w_2\gamma_{a_{22}} & \cdots & w_1\gamma_{p_{2A}} + w_2\gamma_{a_{A2}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ w_1\gamma_{p_{P1}} + w_2\gamma_{a_{1P}} & w_1\gamma_{p_{P2}} + w_2\gamma_{a_{2P}} & \cdots & w_1\gamma_{p_{PA}} + w_2\gamma_{a_{AP}} \end{bmatrix},$$

$$C_2 = \begin{bmatrix} w_1\gamma_{p_{11}} + w_2\gamma_{a_{11}} & w_1\gamma_{p_{21}} + w_2\gamma_{a_{12}} & \cdots & w_1\gamma_{p_{P1}} + w_2\gamma_{a_{1P}} \\ w_1\gamma_{p_{12}} + w_2\gamma_{a_{21}} & w_1\gamma_{p_{22}} + w_2\gamma_{a_{22}} & \cdots & w_1\gamma_{p_{P2}} + w_2\gamma_{a_{2P}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ w_1\gamma_{p_{1A}} + w_2\gamma_{a_{A1}} & w_1\gamma_{p_{2A}} + w_2\gamma_{a_{A2}} & \cdots & w_1\gamma_{p_{PA}} + w_2\gamma_{a_{AP}} \end{bmatrix}.$$

Luego, por el Teorema de Gershgorin 1.5.2, de la matriz \mathcal{C} se generan P desigualdades de la forma

$$|\lambda + 2w_1| \leq w_1 \sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) + w_1 \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} + w_2 \sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}}, \quad \text{con } i = 1, \dots, P$$

y A desigualdades

$$|\lambda + 2w_2| \leq w_2 \sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) + w_2 \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} + w_1 \sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}}, \quad \text{con } i = 1, \dots, A.$$

Como se desea que los autovalores λ sean negativos, reescribimos las P y A desigualdades anteriores como

$$\lambda \leq w_1 \left(\sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} - 2 \right) + w_2 \sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}} < 0, \quad \text{para toda } i = 1, \dots, P$$

$$\lambda \leq w_1 \sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}} + w_2 \left(\sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} - 2 \right) < 0, \quad \text{para toda } i = 1, \dots, A.$$

Obtenemos el siguiente sistema de $P + A$ desigualdades con variables w_1 y w_2

$$\left(\sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} - 2 \right) w_1 + \left(\sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}} \right) w_2 < 0, \quad \text{para toda } i = 1, \dots, P \quad (1.5.33)$$

$$\left(\sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}} \right) w_1 + \left(\sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} - 2 \right) w_2 < 0, \quad \text{para toda } i = 1, \dots, A. \quad (1.5.34)$$

Resolviendo las desigualdades en (1.5.33) para w_2 y considerando que $w_2 > 0$, se tiene

$$\frac{w_2}{w_1} < - \frac{\left(\sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} - 2 \right)}{\sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}}}, \quad \text{para toda } i = 1, \dots, P. \quad (1.5.35)$$

Ahora resolvemos (1.5.34) también para $w_2 > 0$,

$$\frac{w_2}{w_1} > - \frac{\sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}}}{\left(\sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} - 2 \right)}, \quad \text{para toda } i = 1, \dots, A. \quad (1.5.36)$$

Por tanto, podemos encontrar la matriz W si fijamos un valor para $w_1 > 0$ y w_2 que cumplan (1.5.35) y (1.5.36), si suponemos (1.5.31). \square

A las matrices \mathbb{M} que cumplen con esta condición, las llamaremos matrices de **Tipo II**.

Observemos que las condiciones (1.5.29) y (1.5.30) pueden escribirse de la forma

$$\sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} + \sum_{j \neq i}^P \beta_{p_{ij}} < 2 - \sum_{j \neq i}^P \beta_{p_{ji}}, \quad (1.5.37)$$

$$\sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} + \sum_{j \neq i}^A \beta_{a_{ij}} < 2 - \sum_{j \neq i}^A \beta_{a_{ji}}. \quad (1.5.38)$$

Si comparamos las condiciones del **Tipo I** y **Tipo II**, observamos que las de **Tipo II** son menos restrictivas para los parámetros de la matriz de la comunidad.

Condición Tipo III. Caso campo medio

Supongamos que todos los coeficientes de la matrix \mathbb{M} son no nulos, de forma que los coeficientes de competición entre las especies y las plantas y los coeficientes de mutualismos entre ellos son iguales. En este caso decimos que el sistema (1.4.21) es de **campo medio**, garantizando la conectividad total de las relaciones mutualistas entre plantas y animales.

Teorema 1.5.4. *Suponemos que la matriz \mathbb{M} , definida como en (1.4.22), con*

$$\beta_1 = \beta_{p_{ij}} < 1, \quad \beta_2 = \beta_{a_{ij}} < 1, \quad \gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}, \quad \gamma_2 = \gamma_{a_{ij}},$$

para todo $i = 1, \dots, P$ y todo $j = 1, \dots, A$, satisface la condición (1.4.25). Entonces la matriz \mathbb{M} es de clase S_w .

Demostración: Tomamos $\beta_1 = \beta_{p_{ij}} < 1$, $\beta_2 = \beta_{a_{ij}} < 1$, $\gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}$, $\gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}$, para todo $i = 1, \dots, P$ y todo $j = 1, \dots, A$. Nuevamente consideramos la matriz \mathbb{M} de orden $(P + A)$, escrita por bloques como en (1.4.22), donde ahora las matrices B_1, B_2, Γ_1 y Γ_2 están definidas por

$$B_1 = \begin{bmatrix} -1 & -\beta_1 & \cdots & -\beta_1 \\ -\beta_1 & -1 & \cdots & -\beta_1 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_1 & -\beta_1 & \cdots & -1 \end{bmatrix}_{P \times P}, \quad B_2 = \begin{bmatrix} -1 & -\beta_2 & \cdots & -\beta_2 \\ -\beta_2 & -1 & \cdots & -\beta_2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_2 & -\beta_2 & \cdots & -1 \end{bmatrix}_{A \times A}, \quad (1.5.39)$$

$$\Gamma_1 = \begin{bmatrix} \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \end{bmatrix}_{P \times A}, \quad \Gamma_2 = \begin{bmatrix} \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \end{bmatrix}_{A \times P}, \quad (1.5.40)$$

con $0 < \beta_1, \beta_2 < 1$, $\gamma_1, \gamma_2 > 0$.

La matriz W la definimos en bloques,

$$W = \begin{bmatrix} W_1 & \emptyset \\ \emptyset & W_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}$$

donde las matrices W_1 y W_2 son como en (1.5.32).

Como antes

$$\mathcal{C} = W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W = \begin{bmatrix} D_1 & C_1 \\ C_2 & D_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)},$$

donde (ver Sección 1.6 para la notación)

$$D_1 = D(-2w_1, -2w_1\beta_1; P), \quad D_2 = D(-2w_2, -2w_2\beta_2; A), \\ C_1 = (w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)\mathcal{I}_{P \times A}, \quad C_2 = (w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)\mathcal{I}_{A \times P}.$$

Nos planteamos encontrar la condición para que los autovalores de $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W$ sean negativos. Para eso, calculamos las soluciones del polinomio característico de \mathcal{C}

$$p(\lambda) = |\mathcal{C}(\lambda)| = |\mathcal{C} - \lambda I_{A \times P}| = |W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W - \lambda I_{A \times P}| = 0,$$

donde $I_{A \times P}$ denota la matriz identidad de orden $A \times P$. La matriz $\mathcal{C}(\lambda)$ se puede escribir de la siguiente forma

$$\mathcal{C}(\lambda) = \begin{bmatrix} F_1 & C_1 \\ C_2 & F_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)},$$

donde

$$F_1 = D(-2w_1 - \lambda, -2w_1\beta_1; P), \quad F_2 = D(-2w_2 - \lambda, -2w_2\beta_2; A).$$

Por tanto, aplicando la Proposición 1.6.3 (ver Sección 1.6), se tiene

$$p(\lambda) = (-2w_1 - \lambda + 2w_1\beta_1)^{P-1} (-2w_2 - \lambda + 2w_2\beta_2)^{A-1} \cdot q(\lambda)$$

donde

$$\begin{aligned} q(\lambda) &= ((-2w_1 - \lambda - 2w_1\beta_1(P-1))(-2w_2 - \lambda - 2w_2\beta_2(A-1)) - PA(w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)^2) \\ &= 4[(w_1 + \frac{\lambda}{2} + w_1\beta_1(P-1))(w_2 + \frac{\lambda}{2} + w_2\beta_2(A-1)) - \frac{PA}{4}(w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)^2]. \end{aligned}$$

Los autovalores de la matriz \mathcal{C} son:

$$\begin{cases} \lambda = 2w_1(\beta_1 - 1) & \text{con multiplicidad } P - 1, \\ \lambda = 2w_2(\beta_2 - 1) & \text{con multiplicidad } A - 1, \\ \text{las raíces de } q(\lambda). \end{cases}$$

Las raíces de $q(\lambda)$ son las raíces del siguiente polinomio de grado 2,

$$m(\lambda) = \frac{\lambda^2}{4} + R_1(w_1, w_2)\frac{\lambda}{2} + R_2(w_1, w_2)$$

donde

$$\begin{aligned} R_1(w_1, w_2) &= w_1(1 + \beta_1(P-1)) + w_2(1 + \beta_2(A-1)), \\ R_2(w_1, w_2) &= w_1w_2(1 + \beta_1(P-1))(1 + \beta_2(A-1)) - \frac{PA}{4}(w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)^2. \end{aligned}$$

Teniendo en cuenta que $R_1 > 0$, para que las raíces de $m(\lambda)$ sean negativas, se necesita que

$$R_2(w_1, w_2) > 0.$$

Esto es equivalente a

$$w_1w_2(1 + \beta_1(P-1))(1 + \beta_2(A-1)) > \frac{PA}{4}(w_1^2\gamma_1^2 + w_2^2\gamma_2^2 + 2w_1w_2\gamma_1\gamma_2),$$

de donde,

$$0 > w_1^2 \gamma_1^2 + w_2^2 \gamma_2^2 + 2w_1 w_2 (\gamma_1 \gamma_2 - \frac{2}{PA} (1 + \beta_1(P-1))(1 + \beta_2(A-1))).$$

Dividiendo por w_1^2 se tiene que

$$0 > \left(\frac{w_2}{w_1}\right)^2 \gamma_2^2 + 2 \left(\frac{w_2}{w_1}\right) \left(\gamma_1 \gamma_2 - \frac{2}{PA} (1 + \beta_1(P-1))(1 + \beta_2(A-1))\right) + \gamma_1^2.$$

Teniendo en cuenta (1.4.25), para que existan $w_1, w_2 > 0$ que verifiquen la desigualdad anterior, es suficiente que

$$\left(\gamma_1 \gamma_2 - \frac{2}{PA} (1 + \beta_1(P-1))(1 + \beta_2(A-1))\right)^2 > \gamma_1^2 \gamma_2^2,$$

y por tanto, se debe cumplir que

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{2}{PA} (1 + \beta_1(P-1))(1 + \beta_2(A-1)) - \gamma_1 \gamma_2$$

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{(1 + \beta_1(P-1))(1 + \beta_2(A-1))}{PA}$$

que es la condición (1.4.25). □

A estas matrices \mathbb{M} las llamaremos matrices de **Tipo III**.

De los resultados anteriores llegamos al siguiente teorema.

Teorema 1.5.5. *Supongamos que \mathbb{M} es la matriz de la comunidad del sistema (1.4.21) y es de **Tipo I, II, o III**. Entonces, el sistema (1.4.21) tiene un punto de equilibrio globalmente estable no negativo u^* .*

Demostración: Por el Teorema 1.3.19, si la matriz de la comunidad \mathbb{M} es de clase S_w , el sistema (1.4.21) tendrá un punto de equilibrio saturado u^* globalmente estable. Como \mathbb{M} al ser de **Tipo I, II o III** es de clase S_w , el sistema (1.4.21) tiene un punto de equilibrio globalmente estable no negativo u^* . □

Caso particular

No es difícil ver que el razonamiento aplicado a las matrices de **Tipo III** se puede repetir cuando una, o varias filas, son nulas (y sus correspondientes columnas). En este caso

$$\Gamma_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \end{bmatrix}_{P \times A}, \quad \Gamma_2 = \begin{bmatrix} 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \end{bmatrix}_{A \times P}, \quad (1.5.41)$$

y B_1 y B_2 están definidas en (1.5.39).

Teorema 1.5.6. *Supongamos que $\beta_1, \beta_2 < 1$ y consideremos la matriz \mathbb{M} de (1.4.22) con Γ_1 y Γ_2 como en (1.5.41) y B_1 y B_2 como en (1.5.39). Supongamos que se verifica la condición*

$$A(P-1)\gamma_1\gamma_2 < (1-\beta_1)(1+(P-1)\beta_1)(1+(A-1)\beta_2). \quad (1.5.42)$$

Entonces $\mathbb{M} \in S_w$

Demostración: Con la misma idea de la prueba del Teorema 1.5.5, tenemos claro que

$$W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W = \begin{bmatrix} D_1 & C_1^0 \\ C_2^0 & D_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)},$$

donde

$$D_1 = D(-2w_1, -2w_1\beta_1; P), \quad D_2 = D(-2w_2, -2w_2\beta_2; A), \\ C_1^0 = (w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)\mathcal{I}_{P \times A}^0, \quad C_2^0 = (w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)(\mathcal{I}_{P \times A}^0)^T$$

(ver en la Sección 1.6 la notación usada).

Calculamos los autovalores de la matriz $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W$ para encontrar la condición para sean negativos. Calculemos primero sus autovalores, esto es, calculemos las raíces del polinomio

$$p(\lambda) = |W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W - \lambda I|.$$

Observemos que esta nueva matriz C se puede escribir de la siguiente forma

$$W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W - \lambda I = \begin{bmatrix} F_1 & C_1^0 \\ C_2^0 & F_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)},$$

donde

$$F_1 = D(-2w_1 - \lambda, -2w_1\beta_1; P), \quad F_2 = D(-2w_2 - \lambda, -2w_2\beta_2; A).$$

Por tanto, el determinante de $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W - \lambda I$ es

$$p(\lambda) = (-2w_1 - \lambda + 2w_1\beta_1)^{P-2}(-2w_2 - \lambda + 2w_2\beta_2)^{A-1} \cdot q(\lambda)$$

donde

$$q(\lambda) = -(\lambda + 2w_1(1 + \beta_1(P-1)))(\lambda + 2w_2(1 + \beta_2(A-1)))(\lambda + 2w_1(1 - \beta_1)) \\ + (\lambda + 2w_1)(P-1)A(w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)^2.$$

Por lo tanto, las raíces de $p(\lambda)$, los autovalores de $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W$, son

$$\begin{cases} \lambda = 2w_1(\beta_1 - 1) & \text{con multiplicidad } P - 2, \\ \lambda = 2w_2(\beta_2 - 1) & \text{con multiplicidad } A - 1, \\ \text{las raíces de } q(\lambda). \end{cases}$$

Observemos que

$$\lim_{\lambda \rightarrow +\infty} q(\lambda) = -\infty, \quad \lim_{\lambda \rightarrow -\infty} q(\lambda) = +\infty,$$

y

$$q(-2w_1(1 - \beta_1)) > 0, \quad q(-2w_1(1 + \beta_1(P - 1))) < 0,$$

con

$$-2w_1(1 + \beta_1(P - 1)) < -2w_1(1 - \beta_1) < 0.$$

Por tanto, para que las raíces de q sean negativas es suficiente que $q(0) < 0$, esto es,

$$(P - 1)A(w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)^2 < 4w_1w_2(1 - \beta_1)(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1))$$

o, equivalentemente,

$$0 > \left(\frac{w_2}{w_1}\right)^2 \gamma_2^2 + 2 \left(\frac{w_2}{w_1}\right) \left(\gamma_1\gamma_2 - \frac{2}{(P - 1)A} (1 - \beta_1)(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1)) \right) + \gamma_1^2.$$

Razonando como en el Teorema 1.5.5, esto es cierto si

$$\gamma_1\gamma_2 < \frac{1}{(P - 1)A} (1 - \beta_1)(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1)).$$

□

Nota 1.5.7. Si se tienen p filas nulas, para $1 \leq p \leq P$, la condición es:

$$\gamma_1\gamma_2(P - p)A(1 + (p - 1)\beta_1) < (1 - \beta_1)(1 + (P - 1)\beta_1)(1 + (A - 1)\beta_2).$$

1.5.1 Comparación de los tres tipos de matrices

Como ya se mencionó, las matrices de campo medio están asociadas a la red completa de conexiones. A partir de esta red que contiene todos los enlaces mutualistas posibles entre las especies de plantas y animales, podemos generar otras en las cuales al menos un enlace o conexión se ha eliminado. A las matrices asociadas a estas redes las denominaremos **matrices de anidamiento** y las denotaremos como \mathbb{A} .

Una vez obtenidas las condiciones de **Tipo I**, **II** o **III** para que la matriz de campo medio \mathbb{M} sea de clase S_w , necesitamos que la matriz de anidamiento sea también de clase S_w . Es decir, que una matriz de campo medio de clase S_w , transmita esta característica a una matriz de anidamiento que se genera a partir de ella.

Para las matrices de **Tipo III**, la condición fue encontrada calculando los autovalores de la matriz $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W$, por lo que si se escoge este método para saber

si una matriz de anidamiento generada es de clase S_w , debido a la gran cantidad de posibilidades de generar matrices de anidamiento a partir de una de campo medio, es muy complicado determinar que los dos tipos de matrices simultáneamente sean de clase S_w . Por otro lado, si una matriz es de clase S_w no necesariamente posee una matriz diagonal dominante negativa, lo que significa que la matriz de anidamiento no necesariamente será de **Tipo I**.

Si la matriz de campo medio \mathbb{M} es de **Tipo II**, cualquier matriz de anidamiento \mathbb{A} generada a partir de \mathbb{M} también será de tipo **Tipo II**, ya que la ubicación de los autovalores en la parte izquierda del plano complejo está garantizada por el mayor número de conexiones en la red.

Por tanto, cuando se trabaje con las matrices de campo medio y de anidamiento, las dos serán de **Tipo II**.

En esta sección pretendemos comparar las tres condiciones consideradas anteriormente. Para ello, nos situamos en el caso de campo medio:

$$\beta_{p_{ii}} = \beta_{a_{ii}} = 1, \quad \beta_1 = \beta_{p_{ij}}, \quad \beta_2 = \beta_{a_{ij}}, \quad i \neq j, \quad \gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}, \quad \gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}.$$

Con esta notación, la condición de las matrices **Tipo I** se lee de la siguiente forma:

$$\gamma_1 A + \beta_1 (P - 1) < 1, \quad \gamma_2 P + \beta_2 (A - 1) < 1. \quad (1.5.43)$$

Las condiciones de las matrices **Tipo II** son:

$$\gamma_1 A + 2\beta_1 (P - 1) < 2, \quad \gamma_2 P + 2\beta_2 (A - 1) < 2, \quad (1.5.44)$$

y

$$AP\gamma_1\gamma_2 < (2(1 - \beta_1(P - 1)) - \gamma_1 A)(2(1 - \beta_2(A - 1)) - \gamma_2 P). \quad (1.5.45)$$

Por último, la condición para matrices **Tipo III**, esto es, (1.4.25) es equivalente a

$$\gamma_2 < \frac{1}{\gamma_1} \frac{(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1))}{PA}. \quad (1.5.46)$$

Comparemos estas condiciones, esto es veamos el conjunto de pares (γ_1, γ_2) que verifican las condiciones anteriores. Es fácil ver que (1.5.43) restringe los valores γ_1 y γ_2 de la forma

$$\gamma_1 < \frac{R_1}{A}, \quad \gamma_2 < \frac{R_2}{P}$$

donde $R_1 = 1 - (P - 1)\beta_1$ y $R_2 = 1 - (A - 1)\beta_2$ (ver Figura 3).

Por otro lado, (1.5.44) es equivalente a

$$\gamma_1 < \frac{2R_1}{A}, \quad \gamma_2 < \frac{2R_2}{P},$$

mientras que la condición (1.5.45) exige que los valores γ_1 y γ_2 estén por debajo de la recta

$$\gamma_2 = (2R_1 - A\gamma_1) \frac{R_2}{R_1 P}.$$

Además, el valor de esta recta en $\gamma_1 = R_1/A$ es exactamente $\gamma_2 = R_2/P$ (ver Figura 3) por lo que es claro que el conjunto de los pares (γ_1, γ_2) que verifican (1.5.43) está estrictamente incluido en el que verifican (1.5.44) y (1.5.45).

Para comparar las condiciones (1.5.44) y (1.5.45) con la condición (1.5.46), observemos que esta última define la hipérbola

$$\gamma_2 = \frac{1}{\gamma_1} \frac{(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1))}{PA} = \frac{2 - R_1}{P} \frac{2 - R_2}{A} \frac{1}{\gamma_1}.$$

Por otro lado, suponiendo (1.5.44), no es difícil probar que estas curvas no se cortan y, por tanto, la región definida por (1.5.46) es la mayor de todas, ver Figura 3,

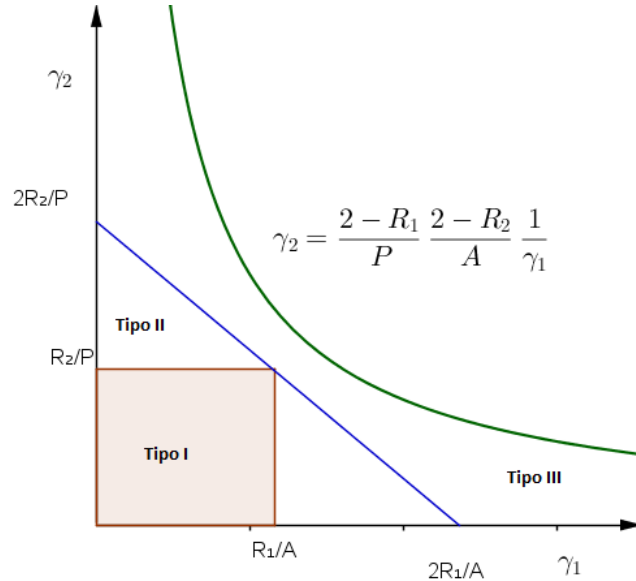


Fig. 3: Comparación de Tipos de matrices. La región por debajo de la hipérbola (Tipo III) definida por (1.4.25) es la más amplia. Le sigue la región bajo la recta (Tipo II). Por último, la región delimitada por el rectángulo es la definida por las matrices Tipo I.

Por tanto, podemos concluir que en el caso de campo medio, la condición (1.4.25) es la mejor de todas.

Nota 1.5.8. *Observemos, no obstante, que la condición de ser de Tipo III sólo puede aplicarse a las matrices de campo medio, mientras que las otras dos condiciones se pueden aplicar a cualquier tipo de matrices.*

1.6 Anexo Capítulo 1

En este Apéndice probamos los resultados auxiliares incluidos en la prueba de los Teoremas 1.5.5 y 1.5.6.

Definición 1.6.1. *Dados $M, N \in \mathbb{N}$, y $a, b \in \mathbb{R}$, denotamos por*

$$D(a, b; M) = \begin{bmatrix} a & b & b & \cdots & b \\ b & a & b & \cdots & b \\ b & b & a & \cdots & b \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b & b & b & \cdots & a \end{bmatrix}_{M \times M}$$

y

$$\mathcal{I}_{M \times N} = (a_{ij}), \quad a_{ij} = 1, \quad i = 1, \dots, M; \quad j = 1, \dots, N.$$

Con esta notación, la matriz C de (1.4.21) es una matriz de orden $P + A$ definida por

$$C = \begin{bmatrix} B_1 & \Gamma_1 \\ \Gamma_2 & B_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}, \quad (1.6.47)$$

donde

$$B_1 = D(-1, \beta_1; P), \quad B_2 = D(-1, \beta_2; A), \quad \Gamma_1 = \gamma_1 \mathcal{I}_{P \times A}, \quad \Gamma_2 = \gamma_2 \mathcal{I}_{A \times P},$$

esto es, las matrices definidas en (1.5.39).

En el siguiente resultado estudiamos la matriz $D(a, b; M)$.

Lema 1.6.2. *Consideramos $a, b \in \mathbb{R}$ y $M \in \mathbb{N}$.*

1. *Se tiene que:*

$$|D(a, b; M)| = (a + (M - 1)b)(a - b)^{M-1} \quad (1.6.48)$$

2. *Se cumple*

$$D(a, b; M)^{-1} = \frac{1}{(a - b)(a + (M - 1)b)} D(d, -b; M)$$

donde

$$d = a + (M - 2)b.$$

Demostración: 1. Restando la primera fila de las otras, tenemos

$$|D(a, b; M)| = \begin{vmatrix} a & b & b & b & \cdots & b \\ b-a & a-b & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ b-a & 0 & a-b & 0 & \cdots & 0 \\ b-a & 0 & 0 & a-b & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ b-a & 0 & 0 & 0 & \cdots & a-b \end{vmatrix}_{M \times M}.$$

Ahora, sumando todas las columnas a la primera, se obtiene

$$\begin{aligned} |D(a, b; M)| &= \begin{vmatrix} a + (M-1)b & b & b & b & \cdots & b \\ 0 & a-b & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & a-b & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & a-b & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & a-b \end{vmatrix}_{M \times M} = \\ &= (a + (M-1)b)(a-b)^{M-1}. \end{aligned}$$

2. Es fácil mostrar que $D(a, b; M) \cdot D(a, b; M)^{-1} = I_P$, donde I_P denota la matriz identidad de orden P . \square

En el siguiente resultado, calculamos los autovalores para matrices más generales que \mathcal{C} . Consideramos la matriz más general

$$\mathcal{C} = \begin{bmatrix} D_P & C_1 \\ C_2 & D_A \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)},$$

donde

$$D_P = D(a_1, d_1; P), \quad D_A = D(a_2, d_2; A), \quad C_1 = c_1 \mathcal{I}_{P \times A}, \quad C_2 = c_2 \mathcal{I}_{A \times P},$$

y $a_1, d_1, a_2, d_2, c_1, c_2 \in \mathbb{R}$. Tenemos el siguiente resultado:

Proposición 1.6.3. *Se cumple que,*

$$|\mathcal{C}| = (a_1 - d_1)^{P-1} (a_2 - d_2)^{A-1} ((a_1 + (P-1)d_1)(a_2 + (A-1)d_2) - c_1 c_2 AP).$$

Demostración:

Caso 1: Suponemos que D_P^{-1} existe, esto es $a_1 \neq d_1$ and $a_1 \neq d_1(1-P)$. En este caso, obtenemos que (ver [76])

$$|\mathcal{C}| = |D_P| |D_A - C_2 D_P^{-1} C_1|. \quad (1.6.49)$$

Primero, calculamos $C_2 D_P^{-1} C_1$. No es difícil demostrar que

$$C_2 D_P^{-1} C_1 = c_2 c_1 \mathcal{I}_{A \times P} D_P^{-1} \mathcal{I}_{P \times A}.$$

Usando ahora el Lema 1.6.2 para la expresión D_P^{-1} , obtenemos

$$D_P^{-1} \mathcal{I}_{P \times A} = \frac{1}{(a_1 + (P-1)d_1)} \mathcal{I}_{P \times A},$$

y entonces,

$$\begin{aligned} \mathcal{I}_{A \times P} D_P^{-1} \mathcal{I}_{P \times A} &= \frac{1}{(a_1 + (P-1)d_1)} \mathcal{I}_{A \times P} \mathcal{I}_{P \times A} \\ &= \frac{P}{(a_1 + (P-1)d_1)} \mathcal{I}_{A \times A}, \end{aligned}$$

de donde se puede deducir que

$$C_2 D_P^{-1} C_1 = \frac{c_1 c_2 P}{(a_1 + (P-1)d_1)} \mathcal{I}_{A \times A}.$$

Denotamos por

$$\mathcal{D} = D_A - C_2 D_P^{-1} C_1,$$

y obtenemos que

$$\mathcal{D} = D \left(a_2 - \frac{c_1 c_2 P}{(a_1 + (P-1)d_1)}, d_2 - \frac{c_1 c_2 P}{(a_1 + (P-1)d_1)}; A \right).$$

Usando nuevamente el Lema 1.6.2, obtenemos

$$|\mathcal{D}| = (a_2 - d_2)^{A-1} \left(a_2 - \frac{c_1 c_2 P}{(a_1 + (P-1)d_1)} + (A-1) \left(d_2 - \frac{c_1 c_2 P}{(a_1 + (P-1)d_1)} \right) \right).$$

Entonces, usando (1.6.49) tenemos que

$$\begin{aligned} |\mathcal{C}| &= (a_1 - d_1)^{P-1} (a_1 + (P-1)d_1) (a_2 - d_2)^{A-1} \\ &\quad \cdot \left(a_2 - \frac{c_1 c_2 P}{(a_1 + (P-1)d_1)} + (A-1) \left(d_2 - \frac{c_1 c_2 P}{(a_1 + (P-1)d_1)} \right) \right) \\ &= (a_1 - d_1)^{P-1} (a_2 - d_2)^{A-1} ((a_1 + (P-1)d_1)(a_2 + (A-1)d_2) - c_1 c_2 A P). \end{aligned}$$

Esto completa la prueba.

Caso 2: $a_1 = d_1$. En este caso, las P -primeras filas son similares, y por tanto $|\mathcal{C}| = 0$.

Case 3: $a_1 = d_1(1 - P)$. Restamos a la fila P -ésima las otras $P - 1$ filas,

$$|\mathcal{C}| = \begin{vmatrix} Pd_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & Pd_1 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & Pd_1 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ d_1 & d_1 & \cdots & d_1 & d_1 & d_1(1-P) & c_1 & c_1 & \cdots & c_1 \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & a_2 & d_2 & \cdots & d_2 \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & a_2 & \cdots & d_2 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & d_2 & \cdots & a_2 \end{vmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}$$

restamos la columna $(P + 1)$ -ésima, a las siguientes $A - 1$ columnas, y se tiene que:

$$|\mathcal{C}| = \begin{vmatrix} Pd_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & Pd_1 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & Pd_1 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ d_1 & d_1 & \cdots & d_1 & d_1 & d_1(1-P) & c_1 & 0 & \cdots & 0 \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & a_2 & d_2 - a_2 & \cdots & d_2 - a_2 \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & a_2 - d_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & 0 & \cdots & a_2 - d_2 \end{vmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}$$

y entonces,

$$|\mathcal{C}| = \begin{vmatrix} Pd_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & Pd_1 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & Pd_1 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ d_1 & d_1 & \cdots & d_1 & d_1 & d_1(1-P) & c_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 2c_2 & 2c_2 & \cdots & 2c_2 & 2c_2 & 2c_2 & a_2 + d_2 & d_2 - a_2 & \cdots & 0 \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & a_2 - d_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & 0 & \cdots & a_2 - d_2 \end{vmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}$$

Se desarrolla el determinante por la última columna, obteniendo

$$|\mathcal{C}| = (a_2 - d_2) \begin{vmatrix} Pd_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & Pd_1 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & Pd_1 & -Pd_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ d_1 & d_1 & \cdots & d_1 & d_1 & d_1(1-P) & c_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 2c_2 & 2c_2 & \cdots & 2c_2 & 2c_2 & 2c_2 & a_2 + d_2 & d_2 - a_2 & \cdots & 0 \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & a_2 - d_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ c_2 & c_2 & \cdots & c_2 & c_2 & c_2 & d_2 & 0 & \cdots & a_2 - d_2 \end{vmatrix}_{(P+A-1) \times (P+A-1)}$$

Repetiendo este proceso $A - 1$ veces, llegamos a

$$|\mathcal{C}| = (a_2 - d_2)^{A-1} \begin{vmatrix} Pd_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 \\ 0 & Pd_1 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & Pd_1 & -Pd_1 & 0 \\ d_1 & d_1 & \cdots & d_1 & d_1 & d_1(1-P) & c_1 \\ Ac_2 & Ac_2 & \cdots & Ac_2 & Ac_2 & Ac_2 & a_2 + (A-1)d_2 \end{vmatrix}_{(P+1) \times (P+1)}$$

Ahora, continuamos desarrollando el determinante, por la última columna y teniendo en cuenta que

$$\begin{vmatrix} Pd_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 \\ 0 & Pd_1 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & Pd_1 & -Pd_1 \\ d_1 & d_1 & \cdots & d_1 & d_1 & d_1(1-P) \end{vmatrix}_{(P+1) \times P} = 0,$$

se tiene

$$|\mathcal{C}| = -c_1(a_2 - d_2)^{A-1} \begin{vmatrix} Pd_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 \\ 0 & Pd_1 & \cdots & 0 & 0 & -Pd_1 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & Pd_1 & -Pd_1 \\ Ac_2 & Ac_2 & \cdots & Ac_2 & Ac_2 & Ac_2 \end{vmatrix}_{P \times P}$$

Restamos las columnas a la última columna,

$$|\mathcal{C}| = -c_1(a_2 - d_2)^{A-1} \begin{vmatrix} -2Pd_1 & -Pd_1 & \cdots & -Pd_1 & -Pd_1 & -Pd_1 \\ -Pd_1 & -2Pd_1 & \cdots & -Pd_1 & -Pd_1 & -Pd_1 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ -Pd_1 & -Pd_1 & \cdots & -Pd_1 & -2Pd_1 & -Pd_1 \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & Ac_2 \end{vmatrix}_{P \times P},$$

y desarrollamos el determinante por la última columna,

$$|\mathcal{C}| = -c_1 c_2 A (a_2 - d_2)^{A-1} \begin{vmatrix} -2Pd_1 & -Pd_1 & \cdots & -Pd_1 & -Pd_1 \\ -Pd_1 & -2Pd_1 & \cdots & -Pd_1 & -Pd_1 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots \\ -Pd_1 & -Pd_1 & \cdots & -Pd_1 & -2Pd_1 \end{vmatrix}_{(P-1) \times (P-1)},$$

y así,

$$|\mathcal{C}| = -c_1 c_2 A (-Pd_1)^{P-1} (a_2 - d_2)^{A-1} \begin{vmatrix} 2 & 1 & \cdots & 1 & 1 \\ 1 & 2 & \cdots & 1 & 1 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots \\ 1 & 1 & \cdots & 1 & 2 \end{vmatrix}_{(P-1) \times (P-1)}.$$

Finalmente, usando el Lema 1.6.2, obtenemos

$$|\mathcal{C}| = (-1)^P c_1 c_2 A (Pd_1)^{P-1} (a_2 - d_2)^{A-1} P = (-1)^P A d_1^{P-1} (a_2 - d_2)^{A-1} P^P c_1 c_2.$$

Esto concluye la prueba. \square

Probemos a continuación el resultado necesario para la prueba del Teorema 1.5.6.

Definamos

$$\mathcal{A}_0 = \begin{bmatrix} D_P & C_1^0 \\ C_2^0 & D_A \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}, \quad (1.6.50)$$

donde

$$D_P = D(a_1, d_1; P), \quad D_A = D(a_2, d_2; A), \quad C_1^0 = c_1 \mathcal{I}_{P \times A}^0, \quad C_2^0 = c_2 (\mathcal{I}_{P \times A}^0)^T,$$

$a_1, d_1, a_2, d_2, c_1, c_2 \in \mathbb{R}$ y hemos denotado $\mathcal{I}_{P \times A}^0 = a_{ij}$, $i = 1, \dots, P$, $j = 1, \dots, A$ y

$$a_{ij} = \begin{cases} 0 & i = 1, j = 1, \dots, A, \\ 1 & i = 2, \dots, P; j = 1, \dots, A, \end{cases}$$

Se tiene el siguiente resultado:

Proposición 1.6.4. *Para la matriz (1.6.50) se cumple que:*

$$|\mathcal{A}_0| = (a_1 - d_1)^{P-2} (a_2 - d_2)^{A-1} ((a_1 + (P-1)d_1)(a_2 + (A-1)d_2)(a_1 - d_1) - c_1 c_2 a_1 A (P-1)).$$

Demostración: Se sigue exactamente la Proposición 1.6.3. Veamos las principales diferencias.

Observemos que

$$C_2^0 D_P^{-1} C_1^0 = \frac{a_1 c_1 c_2 (P-1)}{(a_1 - d_1)(a_1 + (P-1)d_1)} \mathcal{I}_{A \times A}.$$

Denotando en este caso

$$\mathcal{D}_0 = D_A - C_2^0 D_P^{-1} C_1^0,$$

se obtiene que

$$\mathcal{D}_0 = D \left(a_2 - \frac{a_1 c_1 c_2 (P-1)}{(a_1 - d_1)(a_1 + (P-1)d_1)}, d_2 - \frac{a_1 c_1 c_2 (P-1)}{(a_1 - d_1)(a_1 + (P-1)d_1)}; A \right).$$

Usando el Lemma 1.6.2, se tiene que

$$\begin{aligned} |\mathcal{D}_0| &= (a_2 - d_2)^{A-1} \left(a_2 - \frac{a_1 c_1 c_2 (P-1)}{(a_1 - d_1)(a_1 + (P-1)d_1)} + \right. \\ &\quad \left. (A-1) \left(d_2 - \frac{a_1 c_1 c_2 (P-1)}{(a_1 - d_1)(a_1 + (P-1)d_1)} \right) \right) \\ &= (a_2 - d_2)^{A-1} \left(a_2 + d_2(A-1) - \frac{a_1 c_1 c_2 (P-1)A}{(a_1 - d_1)(a_1 + (P-1)d_1)} \right). \end{aligned}$$

Y, por tanto, usando que

$$|\mathcal{A}_0| = |D_P| |D_A - C_2^0 D_P^{-1} C_1^0|$$

se llega a que

$$|\mathcal{A}_0| = (a_1 - d_1)^{P-2} (a_2 - d_2)^{A-1} ((a_1 + (P-1)d_1)(a_2 + (A-1)d_2)(a_1 - d_1) - c_1 c_2 a_1 A (P-1)),$$

lo que completa la prueba. \square

Estructura del atractor global. Aplicación a sistemas mutualistas

La teoría de los sistemas dinámicos es una poderosa herramienta para comprender numerosos fenómenos reales en una gran variedad de áreas científicas. El estudio de conjuntos invariantes compactos atrayentes ha demostrado ser un área de investigación fructífera, que proporciona información esencial para un número creciente de modelos de fenómenos provenientes de la Física, la Biología, la Economía, la Ingeniería, entre otros. En particular, el análisis de las propiedades cualitativas de semigrupos en espacios de fase generales ha recibido mucha atención durante las últimas cuatro décadas (véase, por ejemplo, [12], [13], [56], [68], [88], [97], [111], [117], [86], [30] ó [106]).

Esta teoría se relaciona principalmente con las predicciones cualitativas acerca del comportamiento de sistemas que evolucionan en el tiempo. Su rasgo característico es el énfasis en el comportamiento asintótico, especialmente en la presencia de propiedades relacionadas con el comportamiento cuando el tiempo avanza al infinito.

Por **sistema dinámico** se entiende la representación funcional de la solución de un problema físico o del modelo matemático que lo describe. Geométricamente, un sistema dinámico describe el movimiento de puntos en un espacio (**espacio de fases**) a través de las curvas definidas por el sistema de ecuaciones diferenciales (o en derivadas parciales) considerado.

La dinámica del sistema a lo largo del tiempo es capturada en conjuntos límite, los cuales son un tipo especial de conjunto invariante. Su cuenca de atracción es el conjunto

de datos iniciales los cuales evolucionan hacia el conjunto límite dado. Puesto que los conjuntos límite capturan el comportamiento asintótico de un sistema, una descripción del comportamiento puede ser obtenida por la determinación de todos sus conjuntos límite, estudiando cómo estos conjuntos cambian con respecto a los parámetros de control en el sistema, cómo se conectan y determinando las cuencas de atracción de cada conjunto límite.

En lo que sigue, después de tener las condiciones suficientes para la existencia y unicidad de soluciones, que nos permitirán definir un sistema dinámico $\{T(t)\}_{t \geq 0}$ para (1.4.21), probaremos que el sistema posee un atractor global \mathcal{A} , es decir, un conjunto compacto invariante del espacio de fases que determina todo el comportamiento asintótico de las soluciones sobre conjuntos acotados (Definición 2.1.9). Estudiaremos la caracterización geométrica de este atractor global, el cual puede ser descrito por la unión de las variedades inestables asociadas a los puntos estacionarios para (1.2.8). Esto es consecuencia de que el sistema dinámico $T(t)$ sea gradiente (Teorema 2.4.2), lo cual es probado como resultado de poseer una única solución estacionaria que es globalmente asintóticamente estable en el cono positivo de soluciones (ver Teorema 1.5.5).

2.1 Sistemas dinámicos y atractores globales

Cuando se muestra que un sistema dinámico posee un atractor global, todo su comportamiento asintótico puede ser descrito por un análisis detallado de la dinámica interna de este conjunto compacto invariante, lo que conduce a una comprensión razonable del comportamiento asintótico de los modelos asociados, incluyendo algunos sobre la localización del atractor, el conocimiento de la velocidad a la que atrae a las soluciones en el espacio de estados, su descripción geométrica, su continuidad bajo perturbación, y la cuantificación de su complejidad a través de las estimaciones sobre su dimensión.

En esta sección presentamos los conceptos básicos y principales resultados de la teoría de los sistemas dinámicos autónomos que serán utilizados posteriormente (ver, [6], [13], [12], [29], [56], [58], [97], [88]).

2.1.1 Definiciones y resultados previos

Consideremos el sistema diferencial

$$\begin{cases} \frac{du(t)}{dt} = f(u(t)), \\ u(0) = u_0, \end{cases} \quad (2.1.1)$$

con $f \in C^1(X)$, y con una única solución $\phi(u_0, t)$, que pasa a través de $u_0 \in X$, espacio métrico completo, en el tiempo $t = 0$.

Definición 2.1.1. *Un **sistema dinámico** o **flujo** es una función $\phi(u, t)$ definida en $X \times \mathbb{R}$, que toma valores en el espacio métrico X que satisface:*

$$(i) \quad \phi(u, 0) = u \quad \text{para todo } u \in X.$$

$$(ii) \quad \phi(u, t + s) = \phi(\phi(u, t), s) \quad \text{para todo } t, s \in \mathbb{R}, \quad u \in X.$$

Si se reemplaza \mathbb{R} por $[0, \infty)$, ϕ se denomina **semiflujo**. Se escribe $\phi_t(u) = \phi(u, t)$. Si ϕ es un sistema dinámico y $u \in X$, entonces la solución $\phi_t(u)$ de (2.1.1), existe para todo t en algún intervalo abierto maximal $I(u_0)$, ver (1.2.3).

La manera general de tratar la evolución temporal de las soluciones de (2.1.1) la haremos desde el concepto de semigrupo, que es la expresión abstracta para la descripción de un sistema dinámico que se adapta tanto a sistemas de ecuaciones diferenciales como en derivadas parciales.

Definición 2.1.2. *Consideramos el espacio métrico (X, d) . Una familia $\{T(t) : t \geq 0\}$ de aplicaciones del espacio X en sí mismo es un semigrupo no lineal en X , o simplemente semigrupo, si*

$$(i) \quad T(0) = I_X, \quad \text{con } I_X \text{ la identidad en } X,$$

$$(ii) \quad T(t + s) = T(t)T(s), \quad \text{para todo } t, s \in \mathbb{R}^+ \text{ y}$$

$$(iii) \quad \text{la aplicación } [0, \infty) \times X \ni (t, x) \rightarrow T(t)x \in X \text{ es continua.}$$

En (iii), se considera el conjunto $[0, \infty) \times X$ dotado de la topología producto.

Por (ii), la familia de aplicaciones $\{T(t) : t \geq 0\}$ es conmutativa para la operación de composición de aplicaciones, ya que para cualesquiera $t, s \geq 0$ se tiene

$$T(s)T(t) = T(s + t) = T(t + s) = T(t)T(s).$$

Fijamos un semigrupo no lineal $\{T(t) : t \geq 0\}$ en un espacio métrico $X = (X, d)$, que denominaremos **espacio de fases** del semigrupo y lo notaremos por $T(\cdot)$. Ahora presentamos una serie de definiciones necesarias para precisar lo que se entiende por atractor global para un semigrupo:

Definición 2.1.3. *Se dice que un subconjunto $A \subset X$ es **invariante** respecto del semigrupo $\{T(t) : t \geq 0\}$, o simplemente invariante, cuando para todo $t \geq 0$ se tiene $T(t)A = A$.*

Sea $(A_i)_{i \in L}$ una familia de subconjuntos numerables de X invariantes por el semigrupo $T(\cdot)$, entonces su unión $A := \bigcup_{i \in L} A_i$ es también invariante por él.

Por otro lado, la intersección de conjuntos invariantes no es, en general, un conjunto invariante; sin embargo, si para cada $t > 0$ la aplicación $T(t) : X \rightarrow X$ es inyectiva, entonces se puede ver que la intersección de invariantes es invariante (ver [8]).

Definición 2.1.4. *Se dice que una aplicación $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ es una **solución global** del semigrupo $\{T(t) : t \geq 0\}$, cuando para todo $t \geq 0$ y todo $\tau \in \mathbb{R}$, se cumple que*

$$T(t)\xi(\tau) = \xi(t + \tau).$$

Definición 2.1.5. *Si $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ es una solución global, su imagen $\gamma(\xi)$ se denomina **órbita global**, o simplemente **órbita** de la solución ξ .*

Si $\xi(0) = x \in X$, se dice que ξ es una solución que pasa por el punto x .

Toda órbita global de un semigrupo es invariante para este semigrupo.

Además, toda solución global de un semigrupo $T(\cdot)$ es continua, ya que, para t y t_0 reales, se puede escoger cualquier real τ con $\tau < \min\{t_0, t\}$ y usando la definición de solución, se puede escribir

$$d(\xi(t), \xi(t_0)) = d(T(t - \tau)\xi(\tau), T(t_0 - \tau)\xi(\tau)),$$

y la conclusión se sigue de la propiedad (iii) de la definición de semigrupo.

El siguiente resultado explica la estructura geométrica que tienen los conjuntos invariantes en términos de órbitas globales del semigrupo (ver [32]).

Proposición 2.1.6. *Un subconjunto $A \subset X$ es invariante por $T(\cdot)$ si y sólo si, A es una unión de órbitas globales de $T(\cdot)$.*

Si un conjunto es invariante, cualquier solución que comienza en A permanece en A , es decir, $T(t)A \subseteq A$ para todo $t \geq 0$.

El significado de atracción está relacionado con el de distancia; para poder medir la cercanía o proximidad entre conjuntos necesitamos definirla.

Definición 2.1.7. *Dados A y B , subconjuntos no vacíos de X , se define la **semidistancia de Hausdorff** entre A y B como*

$$\text{dist}(A, B) := \sup_{a \in A} \inf_{b \in B} d(a, b) = \sup_{a \in A} d(a, B),$$

donde $d(a, B) := \inf_{b \in B} d(a, b)$ es la distancia usual entre un punto y un conjunto. La **distancia simétrica de Hausdorff** entre A y B viene definida por

$$\text{dist}_H(A, B) := \text{dist}(A, B) + \text{dist}(B, A).$$

Es claro que si $B \subset A$, entonces $\text{dist}(B, A) = 0$. Además, para cualesquier A y B subconjuntos de X se tiene que $\text{dist}(A, B) = 0$ si y sólo si, $A \subset \overline{B}$, porque, si $\text{dist}(A, B) = 0$ entonces, fijado $a \in A$ se tiene que $d(a, B) = 0$, luego para cada natural n existe un punto $a_n \in B$ tal que $d(a, a_n) < \frac{1}{n}$, luego $a_n \rightarrow a$, y esto significa que $a \in \overline{B}$.

Definición 2.1.8. Sean B y C subconjuntos de X . Se dice que B atrae a C (bajo $T(\cdot)$) si $\text{dist}(T(t)C, B) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow +\infty$.

Si se tiene $A \subset X$ y un número positivo $\varepsilon > 0$, su ε -entorno, denotado por $\mathcal{O}_\varepsilon(A)$, es la unión de todas las bolas abiertas centradas en sus puntos y con radio ε , es decir,

$$\mathcal{O}_\varepsilon(A) := \bigcup_{a \in A} B(a; \varepsilon) = \{x \in X : d(x, A) < \varepsilon\}.$$

De la definición anterior se deduce que un subconjunto B es atraído por un subconjunto A si y sólo si, para todo $\varepsilon > 0$ existe $\tau = \tau(\varepsilon, B) \geq 0$ tal que

$$T(t)B \subset \mathcal{O}_\varepsilon(A) \text{ para todo } t \geq \tau. \quad (2.1.2)$$

Definición 2.1.9. Un conjunto $\mathcal{A} \subset X$ es el **atractor global** para un semigrupo $T(\cdot)$ si

- (i) \mathcal{A} es compacto;
- (ii) \mathcal{A} es invariante; y
- (iii) \mathcal{A} atrae a cada subconjunto acotado de X .

Con esta definición se obtiene el conjunto compacto mínimo que atrae cada conjunto acotado de X y el máximo conjunto cerrado y acotado invariante (ver [68]). Los atractores globales para semigrupos son únicos y la existencia de un conjunto atrayente compacto es una condición necesaria y suficiente para su existencia (ver [88, 58]).

Proposición 2.1.10. Si existe un atractor global para el semigrupo $\{T(t) : t \geq 0\}$, entonces dicho atractor es único.

Como consecuencia de la Proposición 2.1.6 se tiene

Lema 2.1.11. Si un semigrupo $T(\cdot)$ tiene un atractor global \mathcal{A} , entonces

$$\mathcal{A} = \{y \in X : \text{existe una solución global acotada que pasa por } y\}.$$

Un primer resultado sobre cómo están formados los atractores es el siguiente:

Teorema 2.1.12. *Si un semigrupo $\{T(t) : t \geq 0\}$ en un espacio métrico X posee atractor global \mathcal{A} , entonces \mathcal{A} es la unión de todos los subconjuntos acotados invariantes de X .*

Si se consideran las soluciones del sistema, el siguiente corolario del teorema anterior caracteriza el atractor en términos de ellas.

Corolario 2.1.13. *Si un semigrupo $\{T(t) : t \geq 0\}$ en un espacio métrico X posee atractor global \mathcal{A} , entonces \mathcal{A} es la unión de todas las órbitas globales acotadas de $\{T(t) : t \geq 0\}$.*

Algunas definiciones adicionales.

Definición 2.1.14. *Dado un subconjunto B de X , denotamos por $\gamma^+(B)$ su **semiórbita positiva** respecto del semigrupo $T(\cdot)$, esto es,*

$$\gamma^+(B) := \{T(t)x : t \geq 0, x \in B\} = \bigcup_{x \in B} \gamma^+(x).$$

Definición 2.1.15. *Dados dos subconjuntos B y D de X , se dice que D absorbe al conjunto B por medio del semigrupo, si existe un $\tau = \tau(B) \geq 0$ de manera que $T(t)B \subset D$ siempre que $t \geq \tau$.*

Definición 2.1.16. *Se dice que un semigrupo $\{T(t) : t \geq 0\}$ es **disipativo** cuando existe un subconjunto acotado D de X que absorbe a todos los subconjuntos acotados de X por medio del semigrupo.*

Las nociones de atracción y absorción se relacionan en el sentido de que un semigrupo $T(\cdot)$ es disipativo si y sólo si existe un subconjunto acotado A que atrae a todos los subconjuntos acotados de X .

2.1.2 Conjuntos ω -límites

Definición 2.1.17. *Dado un subconjunto B de X , definimos su conjunto ω -límite, denotado por $\omega(B)$, como*

$$\omega(B) := \bigcap_{t \geq 0} \overline{\bigcup_{s \geq t} T(s)B} = \bigcap_{t \geq 0} \overline{\gamma_t^+(B)} = \bigcap_{t \geq 0} \overline{\{T(\tau)x : \tau \geq t, x \in B\}}.$$

El siguiente lema caracteriza los conjuntos ω -límite.

Lema 2.1.18. *El conjunto ω -límite de un subconjunto $B \subset X$ está caracterizado por*

$$\omega(B) = \{x \in X : \text{existen sucesiones } (t_n)_{n \in \mathbb{N}} \text{ en } \mathbb{R}_0^+ \text{ con } t_n \rightarrow \infty \text{ y } (x_n)_{n \in \mathbb{N}} \text{ en } B, \text{ tales que } x = \lim_{n \rightarrow \infty} T(t_n)x_n\}. \quad (2.1.3)$$

Si $B \subset C$ entonces $\omega(B) \subset \omega(C)$ y si $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ es una solución global de $T(\cdot)$ se tiene que $\omega(\xi(t)) = \omega(\xi(s))$, cualesquiera que sean los números reales s y t .

Las principales propiedades de los conjuntos ω -límites necesarias en el estudio de los atractores globales se verifican siempre para los semigrupos asintóticamente compactos.

Definición 2.1.19. *Se dice que un semigrupo no lineal $\{T(t) : t \geq 0\}$ en un espacio métrico X es **asintóticamente compacto** cuando para toda sucesión acotada de puntos de X , $(x_n)_{n \in \mathbb{N}}$, y toda sucesión de números reales no negativos, $(t_n)_{n \in \mathbb{N}}$, con $t_n \rightarrow \infty$, se tiene que la sucesión de puntos de X , $\{T(t_n)x_n\}_{n \in \mathbb{N}}$, posee una subsucesión convergente.*

Las principales propiedades de los conjuntos ω -límites para semigrupos asintóticamente compactos se resumen en el siguiente lema (ver [56, 68, 88, 97, 111]).

Lema 2.1.20. *Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo asintóticamente compacto en un espacio métrico X . Para todo subconjunto acotado no vacío $B \subset X$ se tiene que su conjunto ω -límite satisface las siguientes propiedades:*

- (i) $\omega(B)$ es no vacío, compacto, invariante y atrae a B por la acción de $T(\cdot)$.
- (ii) $\omega(B)$ es el menor conjunto cerrado de X que atrae a B .
- (iii) Si B es conexo o existe un conexo C que contiene a B y que es atraído por $\omega(B)$, entonces $\omega(B)$ es conexo.

Lema 2.1.21. *Sean $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X y $A \subset X$ cerrado e invariante por $T(\cdot)$. Entonces*

$$\omega(A) = A.$$

2.1.3 Existencia de atractores

El problema de establecer las condiciones suficientes que garanticen la existencia de atractor global para un semigrupo no lineal $\{T(t) : t \geq 0\}$ en un espacio métrico $X = (X, d)$ se recogen en el siguiente resultado.

Teorema 2.1.22. *Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X . Entonces, $\{T(t) : t \geq 0\}$ posee atractor global \mathcal{A} , si y sólo si es asintóticamente compacto y disipativo. Además, en ese caso, si \mathcal{B} denota la colección de todos los subconjuntos acotados no vacíos de X , entonces el atractor viene dado por*

$$\mathcal{A} = \bigcup_{B \in \mathcal{B}} \omega(B). \quad (2.1.4)$$

En el caso en que X sea de dimensión finita, la condición de disipatividad es condición suficiente para la aplicabilidad del Teorema 2.1.22, ya que la propiedad de ser asintóticamente compacto se obtiene trivialmente de que el semigrupo posea un conjunto absorbente cerrado y acotado, es decir, compacto.

2.2 Semigrupos Gradientes

La dinámica de los semigrupos gradiente está descrita por medio de una función auxiliar llamada función de Lyapunov, la cual describe un **paisaje de energía** en el espacio de fases ([56], [97], [7]) a partir de las cuencas de atracción de los distintos conjuntos invariantes del sistema.

2.2.1 Función de Lyapunov. Semigrupos gradiente

Para introducir el concepto de función de Lyapunov se necesitan algunos conceptos previos.

Definición 2.2.1. Sean $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X y E un conjunto invariante.

- (i) Se dice que E es un **conjunto invariante aislado** si existe $\delta > 0$ tal que E es el conjunto invariante maximal de $T(\cdot)$ contenido en $\mathcal{O}_\delta(E)$, es decir, si A es un conjunto invariante por $T(\cdot)$ contenido en $\mathcal{O}_\delta(E)$, entonces $A \subset E$.
- (ii) Sea $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ un conjunto finito de conjuntos invariantes por $T(\cdot)$. Se dice que \mathcal{S} es una **familia (finita) disjunta de conjuntos invariantes aislados** cuando cada uno de sus elementos es un conjunto invariante aislado según (i) y existe $\delta > 0$ de manera que $\mathcal{O}_\delta(E_i) \cap \mathcal{O}_\delta(E_j) = \emptyset$ siempre que $1 \leq i < j \leq n$.

Si $T(\cdot)$ posee atractor global, entonces la clausura de un subconjunto invariante acotado suyo es también invariante, de donde resulta que para estos semigrupos sus invariantes aislados acotados son conjuntos cerrados.

Un concepto fundamental relacionado con el anterior es el de punto de equilibrio. Los puntos de equilibrio y, más generalmente, los conjuntos invariantes aislados, son los nodos responsables de la organización de la dinámica del sistema.

Definición 2.2.2. Diremos que una solución global $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ es una **solución estacionaria o un punto de equilibrio** de $\{T(t) : t \geq 0\}$ cuando es una aplicación

constante, es decir, cuando es de la forma $\xi(t) = z^*$ para todo real t y un cierto punto $z^* \in X$.

Uno de los principales problemas en el estudio de los sistemas dinámicos es describir la estructura geométrica que tiene su atractor. Una clase importante de sistemas dinámicos para los cuales se conoce muy bien la estructura de sus atractores son los llamados semigrupos gradientes (ver [56, 58, 6, 27, 29, 97]).

Definición 2.2.3. Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X y $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ una familia finita disjunta de conjuntos invariantes aislados. Diremos que $\{T(t) : t \geq 0\}$ es un **semigrupo gradiente generalizado** respecto de la familia \mathcal{S} , cuando existe una función $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ satisfaciendo las cuatro propiedades siguientes:

- (i) V es una función continua.
- (ii) V es decreciente a lo largo de soluciones, es decir, para todo $x \in X$ la función real $[0, \infty) \ni t \rightarrow V(T(t)x) \in \mathbb{R}$ es decreciente.
- (iii) Si para algún $x \in X$ se tiene que $V(T(t)x) = V(x)$ para todo $t \geq 0$, entonces $x \in E$ para algún $E \in \mathcal{S}$.
- (iv) V es constante sobre cada subconjunto invariante aislado perteneciente a \mathcal{S} , o sea, para cada $E \in \mathcal{S}$ existe un número real $L = L(E)$ tal que $V(x) = L$ cualquiera que sea $x \in E$.

Una función $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ que cumple estas cuatro propiedades se llama una **función de Lyapunov generalizada** para $T(\cdot)$ asociada a la familia \mathcal{S} .

En el caso especial en que $\mathcal{S} = \mathcal{E} := \{z_1^*, z_2^*, \dots, z_n^*\}$, el conjunto de puntos estacionarios de $T(\cdot)$, se dice simplemente que $T(\cdot)$ es un **semigrupo gradiente** y la función $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ asociada, una **función de Lyapunov**.

Obsérvese que un semigrupo gradiente es una terna $(T(\cdot), \mathcal{S}, V)$, donde $T(\cdot)$ representa el semigrupo no lineal, \mathcal{S} la familia finita disjunta de conjuntos invariantes aislados y V la función de Lyapunov correspondiente.

2.2.2 Estructura de los semigrupos gradientes

Los sistemas dinámicos gradientes constituyen unos de los pocos ejemplos de sistemas en los que se puede describir de manera bastante precisa la dinámica que poseen.

Definición 2.2.4. Sean $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X y $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ una familia finita disjunta de conjuntos invariantes aislados.

Una **estructura homoclina** con respecto a \mathcal{S} consiste en un subconjunto

$$\{E_{l_1}, E_{l_2}, \dots, E_{l_k}\} \subset \mathcal{S}$$

junto con una familia de soluciones globales $\{\xi_j : \mathbb{R} \rightarrow X : 1 \leq j \leq k\}$ tales que, poniendo $E_{l_{(k+1)}} := E_{l_1}$ se cumple, para todo $j = 1, 2, \dots, k$, que:

(i) Para cada j existe $t_j \in \mathbb{R}$ con $\xi_j(t_j) \notin (E_{l_j} \cup E_{l_{(j+1)}})$ y

(ii) $\lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi_j(t), E_{l_j}) = 0$ y $\lim_{t \rightarrow \infty} d(\xi_j(t), E_{l_{(j+1)}}) = 0$.

Una estructura homoclina se puede entender como una especie de polígono contenido en \mathcal{A} , donde los vértices son conjuntos invariantes aislados y las aristas son soluciones globales, pero teniendo en cuenta la orientación en las aristas cuando pasamos de un vértice a otro.

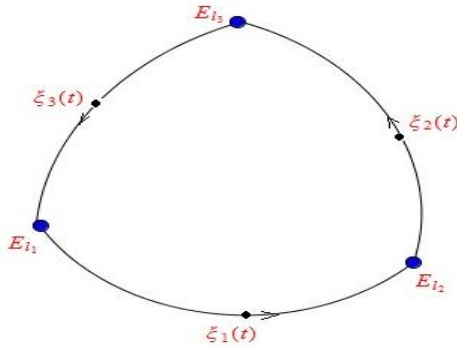


Fig. 1: Estructura homoclina dada por tres invariantes, en este caso tres puntos estacionarios.

Proposición 2.2.5. (ver [6, 8]) Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo gradiente generalizado respecto de la familia disjunta de conjuntos invariantes aislados acotados $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$, que posee atractor global \mathcal{A} y $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ su función de Lyapunov correspondiente. Entonces, se verifican las dos propiedades siguientes:

(i) Si $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ es una solución global acotada de $T(\cdot)$ entonces, existen $E_{l_1}, E_{l_2} \in \mathcal{S}$ tales que

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi(t), E_{l_1}) = 0 \text{ y } \lim_{t \rightarrow \infty} d(\xi(t), E_{l_2}) = 0.$$

(ii) No existen estructuras homoclinas asociadas a \mathcal{S} .

Basados en la proposición anterior y en el Corolario 2.1.13, podemos obtener alguna información más sobre la estructura geométrica de los atractores de los semigrupos gradientes. Para ello, debemos definir lo que se conoce como variedades estables e inestables asociados a un conjunto invariante.

Definición 2.2.6. Sean $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X y E un conjunto invariante para él. Se define:

(b) El **conjunto o variedad inestable** de E como

$$W^u(E) := \{x \in X : \text{existe } \xi : \mathbb{R} \rightarrow X \text{ solución global con } \xi(0) = x$$

$$\text{tal que } \lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi(t), E) = 0\}.$$

(b) El **conjunto o variedad estable** de E como

$$W^s(E) := \left\{ x \in X : \lim_{t \rightarrow \infty} d(T(t)x, E) = 0 \right\}.$$

Observemos que si $x \in W^u(E)$ y $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ es una solución global para $T(\cdot)$ con $\xi(0) = x$ y $\lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi(t), E) = 0$, entonces $\xi(s) \in W^u(E)$ para todo real s , puesto que, dado $s \in \mathbb{R}$, definiendo $\xi_s : \mathbb{R} \rightarrow X$ por $\xi_s(t) := \xi(t+s)$ para cada real t , es inmediato que $\xi_s : \mathbb{R} \rightarrow X$ es solución global para $T(\cdot)$, y además cumple $\lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi_s(t), E) = \lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi(t+s), E) = 0$.

Corolario 2.2.7. (ver [6, 8, 56, 28, 88]) Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo gradiente generalizado respecto de la familia disjunta de conjuntos invariantes aislados acotados $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$. Si $\{T(t) : t \geq 0\}$ posee atractor global \mathcal{A} , entonces \mathcal{A} se escribe como la unión de las variedades inestables de los conjuntos invariantes aislados pertenecientes a \mathcal{S} , es decir,

$$\mathcal{A} = \bigcup_{j=1}^n W^u(E_j). \quad (2.2.5)$$

Si un semigrupo no lineal $T(\cdot)$ posee atractor global \mathcal{A} y una familia finita disjunta de conjuntos invariantes aislados $\mathcal{S} = \{E_1, \dots, E_n\}$ de manera que el atractor admite la representación (2.2.5), se suele decir que $T(\cdot)$ posee **atractor de tipo gradiente**.

2.3 Semigrupos Dinámicamente Gradiente

Esta clase de semigrupos está definida con base en la dinámica de los semigrupos gradientes. La importancia de estudiar esta clase de semigrupos reside en el hecho de que se puede probar su estabilidad bajo perturbación sin hacer uso de la función de Lyapunov (ver [6, 8]). En otras palabras, vamos a ver que la dinámica de los semigrupos gradientes es autosuficiente en el sentido de que la existencia de la función de Lyapunov se convierte en una consecuencia de sus propiedades dinámicas.

Definición 2.3.1. Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X con atractor global \mathcal{A} y una familia disjunta de conjuntos invariantes aislados $\mathcal{S} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\} \subset \mathcal{A}$. Diremos que $\{T(t) : t \geq 0\}$ es un **semigrupo dinámicamente gradiente generalizado respecto de la familia \mathcal{S}** si se cumplen las propiedades siguientes:

(G1) Para toda solución global acotada $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ existen índices $i, j \in \{1, 2, \dots, n\}$ tales que

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi(t), E_i) = 0 \text{ y } \lim_{t \rightarrow \infty} d(\xi(t), E_j) = 0.$$

(G2) No existen estructuras homoclinas asociadas a \mathcal{S} .

Por abuso de notación, a veces se dirá que el par $(T(\cdot), \mathcal{S})$ es un **semigrupo dinámicamente gradiente**.

2.3.1 Teoría de Morse-Conley

La Teoría de Morse-Conley (ver [35, 97, 6, 29]) desarrolla una descripción del atractor en relación a parejas invariantes de atractores-repulsores.

En el marco de esta teoría se ha demostrado (ver [6, 8]) la equivalencia entre los conceptos de semigrupo gradiente y de semigrupo dinámicamente gradiente. Presentamos los resultados que demuestran esta equivalencia.

Parejas atractores-repulsores

Definición 2.3.2. Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X con atractor global \mathcal{A} . Decimos que un subconjunto $A \subset \mathcal{A}$ es un **atractor local** para $T(\cdot)$ cuando existe $\varepsilon > 0$ de manera que $\omega(\mathcal{O}_\varepsilon(A)) = A$.

Si $A \subset \mathcal{A}$ es un atractor local, se define su **repulsor complementario**, indicado por A^* , como

$$A^* := \{x \in \mathcal{A} : \omega(x) \cap A = \emptyset\}.$$

En estas condiciones, el par (A, A^*) se llama un **par atractor-repulsor**.

Evidentemente, si (A, A^*) es un par atractor-repulsor, entonces, como A es cerrado invariante, A y A^* son disjuntos.

Se tiene la siguiente Proposición (ver [6]):

Proposición 2.3.3. Sean $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X con atractor global \mathcal{A} y (A, A^*) un par atractor-repulsor para $T(\cdot)$. Entonces, $\mathcal{S} := \{A, A^*\}$ es una familia disjunta de conjuntos invariantes aislados de modo que $\{T(t) : t \geq 0\}$ es un semigrupo de tipo gradiente respecto a ella.

Construcción de una función de Lyapunov para un par atractor-repulsor (ver [6])

Se obtiene el siguiente resultado:

Proposición 2.3.4. Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico (X, d) con atractor global \mathcal{A} , y sea (A, A^*) una pareja atractor-repulsor en \mathcal{A} . Entonces, existe una función $f : X \rightarrow \mathbb{R}$ que satisface las cuatro propiedades siguientes:

- (i) f es una función continua (en todo el espacio X).
- (ii) f es no creciente a lo largo de soluciones de $T(\cdot)$.
- (iii) $f^{-1}(0) = A$ y $f^{-1}(1) \cap \mathcal{A} = A^*$.
- (iv) Dado $x \in X$, si $f(T(t)x) = f(x)$ para todo $t \geq 0$, entonces $x \in (A \cup A^*)$.

En estas condiciones, dicha función $f : X \rightarrow \mathbb{R}$ se denomina **función de Lyapunov asociada al par atractor-repulsor** (A, A^*) .

Descomposición de Morse

Definición 2.3.5. Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X poseyendo atractor global \mathcal{A} . Dada una cadena creciente formada por $n+1$ atractores locales de la forma

$$\emptyset =: A_0 \subset A_1 \subset \cdots \subset A_{n-1} \subset A_n := \mathcal{A},$$

y considerando la cadena decreciente de sus repulsores complementarios

$$\emptyset = A_n^* \subset A_{n-1}^* \subset \cdots \subset A_1^* \subset A_0^* = \mathcal{A},$$

poniendo, para cada $j = 1, 2, \dots, n$, $E_j := A_j \cap A_{j-1}^*$, la n -upla ordenada

$$\mathbf{E} := \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$$

se llama una **descomposición de Morse del atractor** \mathcal{A} y los conjuntos E_j 's los **conjuntos de Morse de esta descomposición**.

El siguiente resultado es fundamental para poder construir una descomposición de Morse de un semigrupo dinámicamente gradiente.

Teorema 2.3.6. ([6, 8]) *Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X poseyendo atractor global \mathcal{A} y que es dinámicamente gradiente respecto de la familia disjunta $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ de conjuntos invariantes aislados acotados. Entonces, alguno de los conjuntos invariantes aislados pertenecientes a \mathcal{S} es un atractor local para $T(\cdot)$.*

Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo de tipo gradiente generalizado respecto de la familia disjunta $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ de conjuntos invariantes aislados. Si, después de una posible reordenación, E_1 es, por el lema anterior, un atractor local para $T(\cdot)$ y $E_1^* = \{x \in \mathcal{A} : \omega(x) \cap E_1 = \emptyset\}$ es su repulsor complementario entonces, como los elementos de \mathcal{S} son cerrados invariantes y disjuntos entre sí, se sigue que para todo $j \geq 2$, $E_j \subset E_1^*$.

Considerando $\{T_1(t) : t \geq 0\}$ la restricción de $\{T(t) : t \geq 0\}$ a E_1^* , se sigue inmediatamente que $\{T_1(t) : t \geq 0\}$ hereda de $\{T(t) : t \geq 0\}$ las propiedades que definen los semigrupos de tipo gradiente, o sea, que $\{T_1(t) : t \geq 0\}$ es de tipo gradiente en el espacio métrico E_1^* respecto a la familia disjunta $\mathcal{S}_1 := \{E_2, E_3, \dots, E_n\}$ de invariantes aislados. Entonces, de nuevo por aplicación del lema anterior, podemos suponer, sin pérdida de generalidad, que E_2 es un atractor local para $\{T_1(t) : t \geq 0\}$ en E_1^* . Sea $E_{2,1}^*$ el repulsor complementario de E_2 en E_1^* . Al igual que antes, se tiene que $E_j \subset E_{2,1}^*$ siempre que $j \geq 3$ y se puede suponer que E_3 es un atractor local para la restricción $\{T_2(t) : t \geq 0\}$ de $\{T(t) : t \geq 0\}$ al conjunto $E_{2,1}^*$, que es dinámicamente gradiente en $E_{2,1}^*$ respecto de la familia $\mathcal{S}_2 := \{E_3, E_4, \dots, E_n\}$. Poniendo $E_{3,2}^*$ para indicar el repulsor de E_3 en $E_{2,1}^*$, podemos seguir con el razonamiento hasta que se acaben todos los elementos de \mathcal{S} , donde, al final, obtendremos que E_1 es un atractor local para $\{T(t) : t \geq 0\}$ en X y, poniendo $E_{1,0}^* := E_1^*$, para cada $j \geq 2$, E_j es un atractor local para la restricción de $\{T(t) : t \geq 0\}$ al repulsor $E_{j-1,j-2}^*$.

Observemos, por otro lado, que si la familia disjunta de conjuntos invariantes aislados $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ está ordenada por medio de la construcción que hemos descrito arriba, o sea, tal que, para todo $j = 2, \dots, n$, E_j es un atractor local para el semigrupo $\{T(t) : t \geq 0\}$ restringido a $E_{j-1,j-2}^*$, con $E_{1,0}^* := E_1$ (recordemos que con esta ordenación tenemos que $E_k \subset E_{j-1,j-2}^*$ siempre que $k \geq j$), entonces para toda solución global acotada $\xi : \mathbb{R} \rightarrow X$ con

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} d(\xi(t), E_i) = 0 \text{ y } \lim_{t \rightarrow \infty} d(\xi(t), E_j) = 0, \quad (2.3.6)$$

obligatoriamente se tiene $i \geq j$.

En efecto, en primer lugar, observemos que si E es un atractor en \mathcal{A} y E^* es su repulsor complementario, entonces para toda solución global $\zeta : \mathbb{R} \rightarrow X$ con $\zeta(0) \in E^*$, se cumple que $\zeta(t) \in E^*$ para todo t , simplemente porque para todo t se cumple que $\omega(\zeta(t)) = \omega(\zeta(0))$.

Ahora, notemos que si $j = 1$ no hay nada que demostrar.

Si $j = 2$, necesariamente $\xi(0) \in E_1^*$, porque, como $\xi(0) \in \mathcal{A}$, si $\xi(0) \notin E_1^*$ entonces $\omega(\xi(0)) \cap E_1 \neq \emptyset$ y por lo tanto $\omega(\xi(0)) \subset E_1$, lo que contradice $j = 2$. De esta forma, $\xi(0) \in E_1^*$ y por tanto, como hemos observado arriba, $\xi(t) \in E_1^*$ para todo $t \in \mathbb{R}$. Así, como $E_k \subset E_1^*$ para todo $k \geq 2$, obligatoriamente $i \geq 2 = j$.

Para probar el caso general, primero probemos que, si $j \geq 3$, $3 \leq k \leq j$, (2.3.6) se cumple y $\xi(0) \in E_{k-2, k-3}^*$, entonces $\xi(0) \in E_{k-1, k-2}^*$.

Obsérvese que, si $k = 3$ y $\xi(0) \in E_{1,0}^* = E_1^*$ pero $\xi(0) \notin E_{2,1}^*$ entonces, como $\xi(t) \in E_1^*$ para todo t y $E_{2,1}^*$ es el repulsor de E_2 , sigue que $\omega(\xi(0)) \subset E_2$, lo que contradice $j \geq 3$, ya que $\omega(\xi(0)) \subset E_j$ por (2.3.6).

Si $k > 3$, $\xi(0) \in E_{k-2, k-3}^*$, pero $\xi(0) \notin E_{k-1, k-2}^*$ como $\xi(t) \in E_{k-2, k-3}^*$ para todo t y $E_{k-1, k-2}^*$ es el repulsor de E_{k-1} , sigue que $\omega(\xi(0)) \subset E_{k-1}$, obligando a $E_{k-1} = E_j$, o sea, $k-1 = j$ lo que contradice que $k \leq j$.

De estos hechos, resulta que si (2.3.6) se cumple, se tiene que para todo k con $3 \leq k \leq j$ si $\xi(0) \in E_{k-2, k-3}^*$, entonces $\xi(0) \in E_{k-1, k-2}^*$, de donde, en particular, vemos que $\xi(0) \in E_{j-1, j-2}^*$ y por tanto $\xi(t) \in E_{j-1, j-2}^*$ y como $E_l \subset E_{j-1, j-2}^*$ siempre que $l \geq j$, obligatoriamente $i \geq j$, estableciendo el caso general.

Construcción de una descomposición de Morse del atractor para un semigrupo dinámicamente gradiente

A continuación probamos que la reordenación de los conjuntos de \mathcal{S} produce una descomposición de Morse para el atractor \mathcal{A} de un semigrupo dinámicamente gradiente respecto de \mathcal{S} . Primero vamos a fijar algunas notaciones.

Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X poseyendo atractor global \mathcal{A} que es de tipo gradiente respecto de la familia disjunta $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\}$ de conjuntos invariantes aislados que está, reordenada según explicamos arriba. Ponemos:

$$A_0 := \emptyset, A_1 := E_1 \text{ y para } j = 2, 3, \dots, n$$

$$A_j := A_{j-1} \cup W^u(E_j). \quad (2.3.7)$$

Obsérvese que, con estas definiciones, para $j = 1, 2, \dots, n$

$$A_j = \bigcup_{i=1}^j W^u(E_i),$$

de donde, en particular, se tiene que $A_n = \bigcup_{i=1}^n W^u(E_i) = \mathcal{A}$.

Ahora se tiene el siguiente resultado (ver [6, 8]).

Teorema 2.3.7. *Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X poseyendo atractor global \mathcal{A} siendo dinámicamente gradiente respecto a la familia disjunta $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\} \subset \mathcal{A}$ de conjuntos invariantes aislados que está reordenada de manera que E_1 es un atractor local para $T(\cdot)$ en X y, para $j \geq 2$ E_j , es un atractor local para $T(\cdot)$ restringido a $E_{j-1, j-2}^*$, con $E_{1,0}^* := E_1^*$, según hemos mostrado anteriormente. Entonces, para cada $j = 0, 1, \dots, n$, el conjunto A_j definido como $A_j = \bigcup_{i=1}^j W^u(E_i)$, es un atractor local para $T(\cdot)$ en X . Además, para todo $j = 1, 2, \dots, n$ se verifica que*

$$A_j \cap A_{j-1}^* = E_j.$$

Es decir, los conjuntos de Morse de la descomposición son precisamente los conjuntos invariantes aislados pertenecientes a \mathcal{S} .

Equivalencia entre semigrupos gradiente y dinámicamente gradiente

El siguiente resultado prueba la equivalencia entre los sistemas gradientes y los sistemas dinámicamente gradiente. La función de Lyapunov se puede obtener como consecuencia de la dinámica gradiente del sistema.

Teorema 2.3.8. *([6, 8]) Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico X con atractor global \mathcal{A} y familia disjunta $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\} \subset \mathcal{A}$ de conjuntos invariantes aislados. Entonces, $\{T(t) : t \geq 0\}$ es un semigrupo gradiente generalizado respecto a \mathcal{S} si y sólo si es dinámicamente gradiente generalizado respecto a \mathcal{S} . Además, la función de Lyapunov $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ puede ser escogida de modo que para cada $k = 1, 2, \dots, n$ se cumple $V(x) = k$ siempre que $x \in E_k$.*

Nota 2.3.9. *Dada la familia \mathcal{S} , y el conjunto de pares atractor-repulsor (A, A^*) del Teorema 2.3.7, se construye la función de Lyapunov $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ dada por la Proposición 2.3.4. Entonces, dada la familia disjunta $\mathcal{S} = \{E_1, E_2, \dots, E_n\} \subset \mathcal{A}$ de conjuntos invariantes aislados, la función de Lyapunov $V : X \rightarrow \mathbb{R}$ del resultado anterior viene*

dada por

$$V(x) := \sum_{j=0}^n f_j(x), \quad x \in X.$$

Por propia construcción, $V : X \rightarrow \mathbb{R}$, así definida, cumple todas las condiciones de la Definición 2.2.3.

El siguiente resultado da la posibilidad de obtener una función de Lyapunov para un par atractor-repulsor que es diferenciable a lo largo de soluciones de $T(\cdot)$, de donde se puede concluir la existencia de una función de Lyapunov para los semigrupos de tipo gradiente que es diferenciable a lo largo de soluciones.

Proposición 2.3.10. ([6, 8]) Sea $\{T(t) : t \geq 0\}$ un semigrupo no lineal en un espacio métrico (X, d) poseyendo atractor global \mathcal{A} , y (A, A^*) una pareja atractor-repulsor suya en X . Entonces, existe una función $g : X \rightarrow \mathbb{R}$ satisfaciendo todas las propiedades enunciadas en la Proposición 2.3.4, siendo además (estrictamente) decreciente a lo largo de soluciones por puntos de $X \setminus (A \cup A^*)$ y diferenciable a lo largo de soluciones.

2.4 Estructura del atractor global en sistemas mutualistas

Para estudiar el sistema (1.4.21) como un sistema dinámico, el concepto clave es el de atractor global, el cual determina el comportamiento de todas las soluciones para tiempos grandes.

Teorema 2.4.1. Consideremos el modelo (1.4.21), y supongamos que se verifica (1.4.25), es decir, $\beta_1 = \min\{\beta_{p_{ij}}\} < 1$, $\beta_2 = \min\{\beta_{a_{ij}}\} < 1$, $\gamma_1 = \max\{\gamma_{p_{ij}}\}$, $\gamma_2 = \max\{\gamma_{a_{ij}}\}$, para todo i, j , y se tiene que

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta_1(P - 1)}{P} \frac{1 + \beta_2(A - 1)}{A}. \quad (2.4.8)$$

Entonces, (1.4.21) tiene un atractor global $\mathcal{A} \subset \mathbb{R}^{P+A}$.

Demostración: El Teorema 1.4.2 provee en (1.4.28) la acotación de las soluciones globales por medio de un sistema Lotka-Volterra cooperativo 2D, ver (1.4.27). Como este último sistema tiene un conjunto compacto atrayente, según el Lema 2.1.20, lo mismo se cumple para el par (w, z) , de donde, por el Teorema 2.1.22, se obtiene el resultado.

2.4.1 Caracterización del atractor global

En esta sección aplicamos los resultados sobre la estructura geométrica del atractor global para semigrupos dinámicamente gradiente, los cuales permitirán una descripción total del atractor para nuestro sistema (1.4.21). En particular, mostraremos una descomposición de Morse del atractor dado por el conjunto de equilibrios E de (1.4.21), dibujando una red compleja de nodos y conexiones dentro del atractor. Por lo tanto, el atractor puede ser entendido como una nueva red dinámica compleja que contiene todo el posible comportamiento factible para tiempos grandes. En particular, el atractor global contiene toda la información abstracta relacionada con los escenarios futuros de la biodiversidad.

El principal resultado de esta sección prueba la existencia de una descomposición de Morse sobre el atractor \mathcal{A} de (1.2.8), asumiendo que la matriz $A \in S_w$, lo cual, por el Teorema 1.5.5, implica la existencia de una solución estacionaria globalmente asintóticamente estable para (1.2.8).

Al ser A de clase S_w , por el Corolario 1.3.20, el sistema (1.2.8) y todos sus subsistemas tienen un punto de equilibrio no negativo globalmente estable. Por otro lado, al existir a lo más 2^n puntos estacionarios no necesariamente distintos ni parcialmente factibles, consideraremos en lo que sigue el conjunto $E := \{u_1^*, \dots, u_m^*\} \subset \mathbb{R}_+^n$ de puntos estacionarios en el ortante positivo para (1.2.8), donde $m \leq 2^n$.

El siguiente resultado es el más importante del presente Capítulo. Nos describe el conjunto de puntos estacionarios E como una descomposición de Morse del atractor global, lo cual, gracias a la Nota 2.3.9, nos permite definir una función de Lyapunov para nuestro sistema. En particular, obtenemos que el atractor global es de tipo gradiente. La prueba, además, aunque algo complicada a la hora de ser escrita formalmente, nos describe la manera en que los puntos estacionarios quedan *estratificados* en el atractor, es decir, nos muestra la manera concreta en la que podemos ir construyendo *la nueva red compleja* constituida por el atractor global.

Teorema 2.4.2. *Supongamos que $A \in S_w$ y $E := \{u_1^*, \dots, u_m^*\} \subset \mathbb{R}_+^n$ es el conjunto de puntos estacionarios no negativos para (1.2.8). Entonces E define una descomposición de Morse para el atractor global \mathcal{A} de (1.2.8). Como consecuencia, (1.2.8) es un sistema dinámicamente gradiente y, por tanto, gradiente. En particular, dado $z \in \mathcal{A} \setminus E$ existen $i < j \in \{1, \dots, m\}$ tal que*

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} \|u(t; z) - u_j^*\| = 0 \quad \text{y} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \|u(t; z) - u_i^*\| = 0. \quad (2.4.9)$$

Demostración: Construiremos una sucesión creciente de atractores locales

$$A_1 \subset A_2 \subset \dots \subset A_m = \mathcal{A}.$$

Hay que señalar que una descomposición de Morse estará dada por

$$E_i = A_i \cap A_{i-1}^*.$$

La forma en la que se construiremos A_i , $i = 1, \dots, m$, implicará que $E_i \in E$, el conjunto de equilibrios no negativos de (1.2.8).

Paso 1:

Llamaremos u_1^* al punto estacionario dado por el Teorema 1.3.19 (o por el Teorema 1.5.5), es decir, el que es globalmente asintóticamente estable en \mathbb{R}_+^n , y lo denotaremos por $u_1^* = (u_1^*(1), \dots, u_1^*(n))$. Sea $N = \{1, \dots, n\}$, y

$$\begin{aligned} I_1 &= \{i \in L / u_1^*(i) = 0\}, \\ J_1 &= N \setminus I_1 = \{j \in N / u_1^*(j) > 0\}. \end{aligned}$$

Suponemos $J_1 \neq \emptyset$, en otro caso el resultado es trivial, pues entonces $\mathcal{A} = \{0\}$. Ordenamos los $m_1 \leq n$ elementos del conjunto J_1 como:

$$j_1 < j_2 < \dots < j_{m_1}.$$

Definimos los hiperplanos abiertos E_{j_k} , con $k \in \{1, \dots, m_1\}$, como

$$E_{j_k} = \{u \in \mathbb{R}_+^n / u(j_k) = 0 \text{ y todas las otras componentes } u(i) > 0\}.$$

También definimos $A_1 = \{u_1^*\}$. Entonces A_1 es un atractor local, el cual atrae cada solución que comienza en

$$\mathbb{R}_+^n \setminus \overline{\bigcup_{k=1}^{m_1} E_{j_k}}.$$

Entonces, su repulsor asociado en \mathbb{R}_+^n está dado por

$$A_1^* = \overline{\bigcup_{k=1}^{m_1} E_{j_k}}.$$

Paso 2:

Como cada E_{j_k} es un conjunto positivamente invariante, el Teorema 1.3.19 y el Corolario 1.3.20 pueden ser aplicados una vez más. Sea $u_{j_k}^*$ el punto globalmente asintóticamente estable en E_{j_k} , $k \in \{1, \dots, m_1\}$. En particular, $u_{j_1}^*$ es un atractor local en E_{j_1} .

Sea

$$A_2 = A_1 \cup W^u(u_{j_1}^*),$$

es decir, A_2 contiene A_1 , y todas las conexiones de $u_{j_1}^*$ a u_1^* , en el sentido de (2.4.9), es decir,

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} \|u(t; z) - u_{j_1}^*\| = 0 \text{ y } \lim_{t \rightarrow \infty} \|u(t; z) - u_{j_1}^*\| = 0.$$

Se construye el repulsor asociado a A_2 .

Para $u_{j_1}^*$, sea

$$\begin{aligned} I_{j_1} &= \{i \in L / u_{j_1}^*(i) = 0\}; \text{ en particular } j_1 \in I_{j_1}, \\ J_{j_1} &= L \setminus I_{j_1} = \{j \in L / u_{j_1}^*(j) > 0\}. \end{aligned}$$

Ordenamos, para $m_2 < n$, J_{j_1} como

$$j_{1,j_1} < j_{2,j_1} < \cdots < j_{m_2,j_1}$$

y consideramos

$$E_{j_1,j_1} = \{u \in E_{j_1} / u(j_{1,j_1}) = 0 \text{ y todas las otras componentes } u(i) > 0\}.$$

Entonces $u_{j_1}^*$ es un atractor local en E_{j_1} , el cual atrae cada solución que comienza en

$$\overline{E_{j_1}} \setminus \bigcup_{k=1}^{m_2} \overline{E_{j_k,j_1}}.$$

Entonces

$$A_2^* = \left(\bigcup_{k=1}^{m_2} \overline{E_{j_k,j_1}} \right) \bigcup \left(\bigcup_{k=2}^{m_1} \overline{E_{j_k}} \right).$$

Repetimos este mismo argumento en el Paso 2 para cada E_{j_k} , para $k \in \{2, \dots, m_1\}$.

Paso 3:

Nuevamente repetimos los argumentos del Paso 2 para los hiperplanos E_{j_1,j_1} , tal que, otra vez por el Teorema 1.3.19, encontramos un punto estacionario asintóticamente estable u_{j_1,j_1}^* en E_{j_1,j_1} , el cual es un atractor local en E_{j_1,j_1} , y desde el que podemos definir

$$A_3 = A_2 \cup W^u(u_{j_1,j_1}^*),$$

el cual posee un repulsor asociado A_3^* .

Una vez más, repetimos los argumentos del Paso 2 para el hiperplano E_{j_k,j_1} , para $k \in \{2, \dots, m_2\}$.

Paso m:

En general, construimos, para alguna solución estacionaria,

$$A_{m+1} = A_m \cup W^u(u_{j_1, \dots, j_1}^*)$$

y su repulsor asociado A_{m+1}^* .

Observemos que, por propia construcción, los A_m^* son

- i) Conjuntos cerrados invariantes,
- ii) No intersectan con $\bigcup_{k=1}^m A_k$.
- iii) Contienen el resto de puntos estacionarios que no están en $\bigcup_{k=1}^m A_k$.

En m pasos el proceso finaliza. □

Nota 2.4.3. *En el siguiente capítulo (ver Teorema 3.5.1) hacemos la construcción explícita del atractor gradiente en el caso de un sistema de tres ecuaciones, a partir del argumento seguido en este último resultado.*

2.4.2 Interpretación biológica del resultado

Respecto a las redes complejas

Fenómenos reales de diferentes áreas de las Ciencias de la Vida pueden ser descritos por redes complejas, cuya estructura está usualmente determinada por la red intrínseca de conexiones existentes. Por otro lado, la Teoría de los Sistemas Dinámicos es una poderosa herramienta para el estudio de procesos de evolución en situaciones reales. El concepto de atractor global es el central en esta teoría. En las últimas décadas se ha producido una intensa investigación en la caracterización geométrica de los atractores globales. Sin embargo, todavía existe una débil conexión entre la dinámica asintótica en una red compleja y la estructura de los atractores globales asociados. En este capítulo hemos mostrado que, con el fin de analizar el comportamiento a largo plazo de la dinámica en una red compleja, es la estructura geométrica del atractor global lo que se debe tener en cuenta. De hecho, dada una red compleja (red fenomenológica), un atractor global puede ser entendido como la nueva red compleja atrayente que realmente está describiendo y determinando la dinámica futura de los fenómenos. Es esto precisamente lo que observamos en los modelos de ecuaciones diferenciales relacionados con redes complejas mutualistas en Ecología del tipo (1.4.21).

En efecto, en este capítulo damos evidencia matemática sobre el hecho de que es la descripción de estas redes complejas atrayentes la que realmente determina los escenarios futuros de los fenómenos reales. Por lo tanto, el atractor global, y el análisis de su estructura como una red compleja que posee una dinámica muy bien determinada, surge como un concepto clave para explicar cómo la arquitectura de los fenómenos reales se transforma en una red atrayente abstracta que contiene el conjunto de todos los estados futuros del sistema.

Respecto a la Ecología y redes mutualistas

En la última década ha habido una intensa investigación interdisciplinaria sobre redes complejas mutualistas, basada principalmente en modelos Ecológicos (véase, por ejemplo, [3, 14, 15, 16, 19, 83, 104, 89, 94, 108, 112]). Los resultados también se han aplicado a redes complejas en Economía, en particular a la modelización de las interacciones cooperativistas entre los diseñadores y sus contratistas de la industria de la confección, en la ciudad de Nueva York. De hecho, esta industria se caracteriza por un entorno dinámico en el que los intercambios de recursos y la supervivencia depende de las conexiones mutualistas entre las empresas (ver [92, 93]). En general, una red mutualista implica docenas o incluso cientos de nodos que construyen una red compleja de interdependencias. En [92, 93], los nodos corresponden a un diseñador individual o empresa contratista, y los enlaces entre nodos indican que un diseñador intercambia dinero por los servicios de producción de los contratistas.

En [14, 15, 16, 19, 94], los nodos muestran densidad de población de las diferentes especies en un entorno particular. El mutualismo significa la interacción colaborativa entre los nodos (especies) con beneficios mutuos. Como ya se ha indicado, encontramos dos conjuntos diferentes de especies (dos modos de red que llevan a grafos bipartitos): plantas-polinizadores, o plantas-dispersores de semillas.

Uno de los principales descubrimientos en este contexto, es que, a pesar de su diferente naturaleza, la mayoría de estas redes mutualistas (redes fenomenológicas) presentan una estructura similar. Es más, una arquitectura común (formación de un patrón similar), que de hecho explica lo robusto de la red. La robustez se define como la fuerza de la red a perder sus componentes bajo perturbación. Esta es la razón por la cual estas redes complejas en Ecología se han definido como la **Arquitectura de la Biodiversidad** (ver [16]).

El atractor como red compleja, o red de redes

En este trabajo, y siguiendo las afirmaciones anteriores, mostramos que es la red compleja formada por el atractor global la que determina el futuro del sistema, y juega el papel clave en relación a la arquitectura que muestra el estado de biodiversidad del mismo. Como hemos probado, el atractor global viene descrito por

$$\mathcal{A} = \bigcup_{i=1}^m W^u(u_i^*). \quad (2.4.10)$$

Es importante observar que cada uno de los puntos de equilibrio u_i^* es un vector en \mathbb{R}^{P+A} y que sus $P + A$ componentes corresponden a los $P + A$ nodos de la red compleja fenomenológica. En este sentido, hay que destacar que cada uno de los puntos

estacionarios está poniendo de relieve una subred de la red compleja real. De hecho, las componentes estrictamente positivas de cada equilibrio señalan un subconjunto de nodos y conexiones de la red original. En particular, el primer atractor local en \mathbf{E} es de hecho la red compleja de los fenómenos que muestran el futuro de la biodiversidad del sistema ecológico, o el éxito conjunto (empresas que no desaparecen) en un marco económico.

Hay que considerar que (2.4.10) no sólo nos dice que todo el comportamiento asintótico del sistema se concentra alrededor del atractor \mathcal{A} , sino también describe la forma en que la atracción se lleva a cabo. En particular, no solamente se demuestra que existe un único equilibrio globalmente estable en el cono positivo \mathbb{R}_+^n , sino también cómo este punto estacionario está conectado (en el sentido de (2.4.9)) a cualquier otro, construyendo algunos niveles de energía que organizan las cuencas de atracción. En resumen, todos los puntos de equilibrio están ordenados y sus conexiones dirigidas, es decir, las conexiones son sólo en una dirección, determinada por la dinámica temporal del sistema.

En este sentido, *es la estructura de la atractor global la que nos está informando* está mostrando una red compleja con dinámicas intrínsecas. De hecho, ya que cada nodo de esta red atrayente es una subred de la red anterior, el atractor global en este caso se puede entender como una **red de subredes** de la original, la cual, además, se organiza dinámicamente para describir todos los posibles escenarios futuros de los fenómenos.

Niveles de energía

Cualquier descomposición de Morse $\mathbf{E} = \{E_1, \dots, E_n\}$ de un conjunto invariante compacto \mathcal{A} produce un orden parcial entre conjuntos invariantes aislados E_i ; esto es, podemos definir un orden parcial entre dos conjuntos invariantes aislados E_i y E_j si existe una cadena de soluciones globales

$$\{\xi_\ell, 1 \leq \ell \leq r\} \tag{2.4.11}$$

con

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} \xi_\ell(t) = E_\ell$$

y

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \xi_\ell(t) = E_{\ell+1}$$

$1 \leq \ell \leq r - 1$, con $E_1 = E_i$ y $E_r = E_j$.

Esto implica que, dado un semigrupo dinámicamente gradiente con respecto a una familia de conjuntos aislados invariantes $\mathbf{E} = \{E_1, \dots, E_n\}$, existe un orden parcial en \mathbf{E} . En Aragão-Costa et al. [7] se muestra que, dada \mathbf{E} , existe una descomposición de Morse dada por los llamados niveles de energía $\mathbf{N} = \{\mathcal{N}_1, \mathcal{N}_2, \dots, \mathcal{N}_p\}$, $p \leq n$. Cada uno de los niveles de energía \mathcal{N}_i , $1 \leq i \leq p$, está constituido por la unión finita de conjuntos aislados invariantes en \mathbf{E} y \mathbf{N} está totalmente ordenado por la dinámica definida en (2.4.11). La función de Lyapunov asociada tiene diferentes valores en cualquier par de conjuntos de nivel diferente de \mathbf{N} , y el mismo valor para cualquier par de elementos de \mathbf{E} contenido en el mismo elemento de \mathbf{N} (mismo nivel de energía).

En resumen, dado \mathbf{E} , la nueva descomposición de Morse \mathbf{N} junta en un mismo nivel a todos aquellos invariantes en \mathbf{E} con un mismo nivel de energía.

En (2.4.2) se muestra que el atractor global es de tipo gradiente. De hecho, como el semigrupo asociado a (1.4.21) es dinámicamente gradiente, los puntos estacionarios en el atractor global son los conjuntos de Morse de una descomposición Morse asociada a ella. En particular, podemos ordenar los equilibrios por niveles de energía (dada por la función de Lyapunov asociada), la cual describe la **jerarquía estricta** de cómo se desarrolla la dinámica a largo plazo de todas las soluciones.

En el siguiente Capítulo podremos ver, de manera muy visual, el desarrollo de todas estas ideas (estructura del atractor, niveles de energía, dependencia de los parámetros, construcción de conos para distintos contextos...) para un modelo simple de tres especies.

Caso particular de tres especies

En este capítulo queremos dar evidencia matemática de los resultados obtenidos hasta el momento para un modelo simplificado. De hecho, nos centraremos en el caso más simple, es decir, un sistema mutualista 3D en el que encontramos dos plantas (u_1 y u_2) en competencia y un polinizador (u_3) con relaciones de cooperación con ellas

$$\begin{cases} u_1' = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3) \\ u_2' = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3) \\ u_3' = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 u_1 + \gamma_2 u_2), \\ (u_1(0), u_2(0), u_3(0)) = (u_1^0, u_2^0, u_3^0), \end{cases} \quad (3.0.1)$$

donde $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 \in \mathbb{R}$, $0 < \beta < 1$, $\gamma_1, \gamma_2 > 0$ y suponemos condiciones iniciales positivas.

Observemos que en (3.0.1) se asume que la competencia es de tipo campo medio ($\beta_{a_{ij}} = \beta_{p_{ij}} = \beta$) y también las interacciones mutualistas son de campo medio ($\gamma_{p_{ij}} = \gamma_1$ y $\gamma_{a_{ij}} = \gamma_2$). Además, $h_A = h_P = 0$. Este último hecho ($h_A = h_P = 0$) nos hace concentrarnos en el régimen de cooperación débil (Teorema 3.1.1), el cual difiere altamente del régimen de cooperación fuerte (definido posteriormente), el cual cae fuera del objetivo de este trabajo.

En ausencia del polinizador, obtenemos un sistema competitivo Lotka-Volterra 2D, para el que todo su comportamiento dinámico es conocido (véase, por ejemplo [79, 109] y el Lema 1.2.6). Sin embargo, se sabe menos en el sistema 3D debido principalmente a la falta de orden o monotonía para las soluciones del problema en relación a sus datos. De hecho, cuando u_1 y u_2 cooperan y u_3 compite con ambos, el sistema genera flujos monótonos (véanse [100, 118]), pero ésta no es la situación en nuestro caso.

Después de dar resultados, que se deducen del Capítulo 1, de existencia y unicidad de solución para (3.0.1), estudiamos la estabilidad de los puntos estacionarios, que gracias a que pueden ser calculados explícitamente, nos permite dar condiciones en función de los parámetros del problema que aseguran su estabilidad.

Mostramos también que nuestro sistema, bajo condiciones en los parámetros, es permanente; lo que se deduce del hecho de que el punto estacionario con las tres componentes positivas sea globalmente estable. Debido a que la técnica es completamente diferente, hemos preferido incluir esta sección en el presente capítulo.

La arquitectura del atractor y de las redes que surgen de él, que han sido estudiadas con generalidad en el Capítulo 2, son detallados en este caso.

Por otro lado, gracias a la nueva aproximación al problema de la estabilidad a través del problema de complementariedad lineal, somos capaces de probar que, bajo las mismas condiciones de estabilidad local de los puntos estacionarios, éstos son globalmente estables, mostrando que la conjetura que planteó Bascompte en [89] es cierta para este modelo tridimensional. Estudiaremos resultados que comparan los conos complementarios en los casos de competición pura, anidamiento y campo medio, mostrando que el cono complementario de competición está incluido en el de campo medio, y que el de anidamiento está incluido en el de campo medio cuando $\gamma_1\gamma_2 \geq \beta$.

Por último, estudiaremos dos fenómenos biológicos estudiados en [19, 94]. Desde un punto de vista dinámico, y siguiendo [19, 94], el *Fenómeno 1* para (3.0.1) significa que la presencia de la especie cooperativista u_3 permite la coexistencia de las especies u_1 y u_2 las cuales, (una de las dos) son conducidas a la extinción en ausencia de u_3 . Vamos a estudiar en detalle las regiones en las que el Fenómeno 1 se cumple, concluyendo la alta generalidad de este comportamiento.

El *Fenómeno 2* es más sorprendente (ver [94]) y no se observó con tal generalidad. Se busca un incremento de la biodiversidad bajo la presencia de la especie u_3 , es decir, la coexistencia de u_1 y/o u_2 que se extinguen si u_3 no está presente. Pero también se quiere empujar u_3 a la extinción a medida que aumenta el tiempo. Vamos a demostrar que este fenómeno es imposible. En efecto, se muestra que el comportamiento dinámico asintótico de (3.0.1) con $u_3 \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$ es el mismo con el sistema competitivo asociado para (u_1, u_2) con $u_3 = 0$, tal que ningún incremento en la coexistencia de especies (y por tanto biodiversidad) puede ser observado.

Sin embargo, de [107, 19] se conoce que los vínculos de cooperación en una red reducen la competencia. En particular, se reduce la tasa de la competencia entre dos especies si tienen un enlace cooperativo común con otra especie. Este hecho es crucial, y da lugar a una modificación no trivial del modelo general (1.1.1) con el fin de tener en cuenta este comportamiento. Matemáticamente, la encontramos como una posible

explicación para que el *Fenómeno 2* se cumpla de forma genérica. De hecho, se da una razón matemática de este hecho para nuestro modelo tridimensional (3.0.1), por el aumento de la tasa de la competencia a $\beta_0 > \beta$ si $u_3 = 0$. Por tanto, se estudia y compara el comportamiento cualitativo del sistema (3.0.1), y

$$\begin{cases} u'_1 = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta_0 u_2) \\ u'_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta_0 u_1) \end{cases} \quad (3.0.2)$$

con $\beta_0 > \beta$.

En este marco, se analizan todas las regiones posibles en las que el *Fenómeno 2* también se cumple. Como consecuencia de ello, llegamos a la conclusión de que el modelo general (1.1.1) tiene que ser modificado para incluir el acoplamiento entre parámetros, en particular la dependencia de la tasa de competencia en los enlaces mutualistas entre especies.

Un resumen de este capítulo es el siguiente: demostramos resultados de existencia, unicidad y extinción para (3.0.1). A continuación se estudian los puntos fijos y su estabilidad. La permanencia del modelo se muestra seguidamente, así como los conos relacionados con el (LCP). La estructura del atractor y organización por niveles también se prueba. Finalmente se discuten las zonas y simulaciones para los *Fenómenos 1 y 2*.

3.1 Existencia y unicidad de soluciones

El siguiente resultado es consecuencia del Teorema 1.4.2, y proporciona la existencia y unicidad de una solución positiva para (3.0.1) bajo la condición

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta}{2}.$$

Teorema 3.1.1. *a) Supongamos que (régimen de cooperación débil)*

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta}{2}. \quad (H_1)$$

Entonces, existe una única solución positiva y acotada de (3.0.1) para todo $t > 0$.

b) Supongamos que (régimen de cooperación fuerte)

$$\gamma_1 \gamma_2 > \frac{1 + \beta}{2}. \quad (H_2)$$

Entonces, si $\alpha_1 = \alpha_2 > 0$ y $\alpha_3 > 0$, la única solución de (3.0.1) explota en tiempo finito.

Asumimos en adelante (H_1) . A continuación mostraremos las regiones donde algunas especies van a la extinción. Necesitamos para ello el siguiente resultado:

Lema 3.1.2. *Sea $w = u_1 + u_2$. Entonces, para todo $\varepsilon > 0$ existe $t_0 > 0$ tal que para todos los valores $t \geq t_0$,*

$$\begin{aligned} w &\leq \frac{2 \max\{\alpha_1, \alpha_2\} + 2\gamma_1\alpha_3}{1 + \beta - 2\gamma_1\gamma_2} + \varepsilon, \\ \alpha_3 - \varepsilon < u_3 &\leq \frac{\alpha_3(1 + \beta) + 2\gamma_2 \max\{\alpha_1, \alpha_2\}}{(1 + \beta) - 2\gamma_1\gamma_2} + \varepsilon. \end{aligned} \quad (3.1.3)$$

Demostración: Se asume, por ejemplo, que $\alpha_1 \leq \alpha_2$. Entonces

$$w' \leq \alpha_2 w - u_1^2 - u_2^2 - 2\beta u_1 u_2 + \gamma_1 w u_3.$$

Usando que

$$-u_1^2 - u_2^2 - 2\beta u_1 u_2 \leq -\frac{1 + \beta}{2} w^2$$

obtenemos que

$$\begin{cases} w' \leq w(\alpha_2 - \frac{1 + \beta}{2} w + \gamma_1 u_3) \\ u_3' = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 w). \end{cases}$$

esto es, (w, u_3) es una subsolución del sistema

$$\begin{cases} w' = w(\alpha_2 - \frac{1 + \beta}{2} w + \gamma_1 u_3) \\ u_3' = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 w), \\ w(0) = u_1^0 + u_2^0, \quad u_3(0) = u_3^0. \end{cases} \quad (3.1.4)$$

Por tanto, escribiendo este sistema con la notación de la Sección 1.2.3, tomamos

$$\lambda = \alpha_2, \quad a = \frac{1 + \beta}{2}, \quad b = -\gamma_1, \quad \mu = \alpha_3, \quad d = 1, \quad c = -\gamma_2, \quad (3.1.5)$$

se tiene que

$$\frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc} = \frac{\alpha_2 + \gamma_1\alpha_3}{\frac{1 + \beta}{2} - \gamma_1\gamma_2},$$

y

$$\frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} = \frac{\alpha_3(1 + \beta) + 2\gamma_2\alpha_2}{(1 + \beta) - 2\gamma_1\gamma_2}.$$

Las cotas superiores de (3.1.3) siguen del Corolario 1.2.7.

Por otro lado,

$$u_3' \geq u_3(\alpha_3 - u_3)$$

y así, $u_3 \geq \alpha_3 - \varepsilon$ para t grande. □

Lema 3.1.3. *Supongamos que $\alpha_1 \leq \alpha_2$.*

a) *Si $\alpha_2, \alpha_3 < 0$, entonces,*

$$(u_1, u_2, u_3) \rightarrow (0, 0, 0) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty .$$

b) Si $\alpha_2 > 0$ y $\alpha_3 < 0$ con

$$\alpha_3 < -\alpha_2 \frac{2\gamma_2}{1+\beta},$$

entonces

$$u_3 \rightarrow 0.$$

c) Si $\alpha_3 > 0$ y $\alpha_2 < 0$ con

$$\alpha_3 < -\frac{\alpha_2}{\gamma_1},$$

entonces

$$(u_1, u_2, u_3) \rightarrow (0, 0, \alpha_3) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty .$$

Demostración: El resultado se sigue usando nuevamente que (w, u_3) es una sub-solución de (3.1.4) y el Lema 1.2.6.

a) Como (w, u_3) es una sub-solución de (3.1.4) y $\alpha_2, \alpha_3 < 0$, puesto que $\lambda = \alpha_2 < 0$, $\mu = \alpha_3 < 0$, por el Lema 1.2.6, $(w, u_3) \rightarrow (0, 0)$ cuando $t \rightarrow \infty$. Luego

$$(u_1, u_2, u_3) \rightarrow (0, 0, 0) \quad \text{cuando } t \rightarrow \infty.$$

b) Tomando los parámetros como en (3.1.5) y teniendo en cuenta que $\lambda = \alpha_2 > 0$, $\mu = \alpha_3 < 0$, sigue que

$$\mu = \alpha_3 < \lambda \frac{c}{a} = -\alpha_2 \frac{2\gamma_2}{1+\beta} = \alpha_2 \frac{2(-\gamma_2)}{1+\beta},$$

entonces, por Lema 1.2.6, $u_3 \rightarrow 0$.

c) En este caso $\mu = \alpha_3 > 0$ y $\lambda = \alpha_2 < 0$ que con la elección (3.1.5) sigue que

$$\mu = \alpha_3 < \frac{\lambda}{b} = -\frac{\alpha_2}{\gamma_1} = \frac{\alpha_2}{(-\gamma_1)}.$$

□

Nota 3.1.4. En el caso en el que $u_3 \rightarrow 0$, el vector (u_1, u_2) se comporta como en el sistema competitivo (1.2.9), ver Lema 3.6.2.

3.2 Análisis de la estabilidad

En esta sección pretendemos estudiar la estabilidad de los puntos estacionarios de (3.0.1) y (3.0.2). Supondremos que cumple que

$$0 < \beta < \beta_0 < 1, \quad \gamma_1 \gamma_2 < \frac{1+\beta}{2} (< 1). \quad (H)$$

3.2.1 Puntos estacionarios y estabilidad para el modelo 2D

Observemos que el Lema 1.2.6 a) se reescribe para nuestro sistema Lotka-Volterra (3.0.2) como sigue:

Lema 3.2.1. *Supongamos que $0 < \beta_0 < 1$.*

- a) *Si $\alpha_1, \alpha_2 < 0$, entonces la solución $(0, 0)$ es globalmente estable.*
- b) *Si $\alpha_1 > 0$ y $\alpha_2 < \beta_0 \alpha_1$, entonces la solución $E_{10} = (\alpha_1, 0)$ es globalmente estable.*
- c) *Si $\alpha_2 > 0$ y $\alpha_1 < \beta_0 \alpha_2$, entonces la solución $E_{10} = (0, \alpha_2)$ es globalmente estable.*
- d) *Si $\alpha_1 > \beta_0 \alpha_2$ y $\alpha_2 > \beta_0 \alpha_1$, entonces la solución*

$$E_{11} = \left(\frac{\alpha_1 - \beta_0 \alpha_2}{1 - \beta_0^2}, \frac{\alpha_2 - \beta_0 \alpha_1}{1 - \beta_0^2} \right)$$

es globalmente estable.

3.2.2 Puntos estacionarios y estabilidad para el modelo 3D

Los puntos estacionarios de (3.0.1) pueden ser calculados explícitamente, obteniéndose:

$$\begin{aligned} E_0 &= (0, 0, 0), \quad E_{100} = (\alpha_1, 0, 0), \quad E_{010} = (0, \alpha_2, 0), \quad E_{001} = (0, 0, \alpha_3), \\ E_{011} &= \left(0, \frac{\alpha_2 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, \frac{\alpha_3 + \gamma_2 \alpha_2}{1 - \gamma_1 \gamma_2} \right), \\ E_{101} &= \left(\frac{\alpha_1 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, 0, \frac{\alpha_3 + \gamma_2 \alpha_1}{1 - \gamma_1 \gamma_2} \right), \\ E_{110} &= \left(\frac{\alpha_1 - \beta \alpha_2}{1 - \beta^2}, \frac{\alpha_2 - \beta \alpha_1}{1 - \beta^2}, 0 \right), \\ E_{111} &= \begin{pmatrix} \frac{\alpha_1(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta)}{(1 - \beta)(1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2)} \\ \frac{\alpha_1(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta)}{(1 - \beta)(1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2)} \\ \frac{(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta)}{1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2} \end{pmatrix}^T. \end{aligned}$$

Para analizar la estabilidad de estos puntos, calculamos los autovalores del Jacobiano. Denotamos por $J(u_1, u_2, u_3)$ la matriz Jacobiana en un punto estacionario (u_1, u_2, u_3) . Se tiene:

$$J(u_1, u_2, u_3) = \begin{pmatrix} \alpha_1 - 2u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3 & -\beta u_1 & \gamma_1 u_1 \\ -\beta u_2 & \alpha_2 - 2u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3 & \gamma_1 u_2 \\ \gamma_2 u_3 & \gamma_2 u_3 & \alpha_3 - 2u_3 + \gamma_2(u_1 + u_2) \end{pmatrix}.$$

Proposición 3.2.2. a) Los autovalores de $J(E_0)$ son $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$.

b) Los autovalores de $J(E_{100})$ son $-\alpha_1, \alpha_2 - \beta\alpha_1, \alpha_3 + \gamma_2\alpha_1$.

c) Los autovalores de $J(E_{010})$ son $\alpha_1 - \beta\alpha_2, -\alpha_2, \alpha_3 + \gamma_2\alpha_2$.

d) Los autovalores de $J(E_{001})$ son $\alpha_1 + \gamma_1\alpha_3, \alpha_2 + \gamma_1\alpha_3, -\alpha_3$.

e) $J(E_{011})$ tiene tres autovalores reales, dos de ellos son negativos y el otro es:

$$\lambda_{011} = \frac{\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1\gamma_2}.$$

f) $J(E_{101})$ tiene tres autovalores reales, dos de ellos son negativos y el otro es:

$$\lambda_{101} = \frac{\alpha_1(\gamma_2\gamma_1 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_2\gamma_1}.$$

g) $J(E_{110})$ tiene tres autovalores reales, dos de ellos son negativos y el otro es:

$$\lambda_{110} = \frac{(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta)}{1 + \beta}.$$

h) Supongamos que las tres componentes de E_{111} son positivas y (H_1) . Entonces E_{111} es localmente estable.

Demostración: Las partes a) - d) son bastante directas.

a) Observemos que

$$J(E_0) = J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} \alpha_1 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha_2 & 0 \\ 0 & 0 & \alpha_3 \end{pmatrix}.$$

Los autovalores son $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$.

b) En este caso,

$$J(E_{100}) = J(\alpha_1, 0, 0) = \begin{pmatrix} -\alpha_1 & -\beta\alpha_1 & \gamma_1\alpha_1 \\ 0 & \alpha_2 - \beta\alpha_1 & 0 \\ 0 & 0 & \alpha_3 + \gamma_2\alpha_1 \end{pmatrix},$$

de donde sigue el resultado.

c) Análogamente a b),

$$J(E_{010}) = J(0, \alpha_2, 0) = \begin{pmatrix} \alpha_1 - \beta\alpha_2 & 0 & 0 \\ -\beta\alpha_2 & -\alpha_2 & \gamma_1\alpha_2 \\ 0 & 0 & \alpha_3 + \gamma_2\alpha_2 \end{pmatrix}.$$

d) De nuevo, de forma análoga los apartados b) y c) sigue que

$$J(E_{001}) = J(0, 0, \alpha_3) = \begin{pmatrix} \alpha_1 + \gamma_1\alpha_3 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha_2 + \gamma_1\alpha_3 & 0 \\ \gamma_2\alpha_3 & \gamma_2\alpha_3 & -\alpha_3 \end{pmatrix}.$$

Vamos a probar e); f) y g) siguen de manera similar.

Recordando que

$$E_{011} = (0, u_2^*, u_3^*) := \left(0, \frac{\alpha_2 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, \frac{\alpha_3 + \gamma_2 \alpha_2}{1 - \gamma_1 \gamma_2} \right).$$

Entonces, denotando por I la matriz identidad de orden 3, tenemos

$$\det(\lambda I - J(E_{011})) = (\lambda - \alpha_1 + \beta u_2^* - \gamma_1 u_3^*)(\lambda^2 + \lambda(u_2^* + u_3^*) + (1 - \gamma_1 \gamma_2)u_2^* u_3^*).$$

Ahora, puesto que $\gamma_1 \gamma_2 < 1$, es claro que $\lambda^2 + \lambda(u_2^* + u_3^*) + (1 - \gamma_1 \gamma_2)u_2^* u_3^* = 0$ tiene dos raíces negativas. El otro autovalor está dado por

$$\lambda_{011} = \alpha_1 - \beta u_2^* + \gamma_1 u_3^* = \frac{\alpha_1(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1 \gamma_2}.$$

h) Denotado por $E_{111} = (u_1^*, u_2^*, u_3^*)$ y asumiendo que $u_i^* > 0$, $i = 1, 2, 3$. Tenemos que

$$J(E_{111}) = -\text{diag}(u_1^*, u_2^*, u_3^*)B$$

donde

$$B = \begin{pmatrix} 1 & \beta & -\gamma_1 \\ \beta & 1 & -\gamma_1 \\ -\gamma_2 & -\gamma_2 & 1 \end{pmatrix}.$$

Observando que $\beta < 1$, tenemos que $\gamma_1 \gamma_2 < 1$ y entonces B es cuasi diagonalmente dominante (ver [33]). Así, por el Teorema 3 en [33] se sigue que E_{111} es estable si $\det(B) = 1 + 2\gamma_1 \gamma_2(\beta - 1) - \beta^2 > 0$, o equivalentemente, si $\gamma_1 \gamma_2 < (1 + \beta)/2$. \square

De este último resultado es claro que la existencia y estabilidad de equilibrio para los sistemas (3.0.1) y (3.0.2) depende de las posiciones de las siguientes siete rectas en el plano- (α_1, α_2) :

$$\left\{ \begin{array}{l} r_1 \equiv \alpha_2 = \beta_0 \alpha_1, \\ r_2 \equiv \alpha_2 = \frac{1}{\beta_0} \alpha_1, \\ r_3 \equiv \alpha_2(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) = -\alpha_1(1 - \gamma_1 \gamma_2) - \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta), \\ r_4 \equiv \alpha_2(1 - \gamma_1 \gamma_2) = -\alpha_1(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) - \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta), \\ r_5 \equiv \alpha_2 = -\alpha_1 - \alpha_3 \frac{1 + \beta}{\gamma_2}, \\ r_6 \equiv \alpha_2 = \beta \alpha_1, \\ r_7 \equiv \alpha_2 = \frac{1}{\beta} \alpha_1, \end{array} \right.$$

En efecto, observemos que las rectas r_1 y r_2 determinan la dinámica de (3.0.2); igualmente las rectas r_6 y r_7 determinan la estabilidad de (3.0.2) con $\beta_0 = \beta$. Las rectas r_3 , r_4 y r_5 caracterizan la estabilidad de los puntos E_{011} , E_{101} y E_{110} , respectivamente; esto es, el signo de los autovalores λ_{011} , λ_{101} y λ_{110} , respectivamente.

Debemos señalar que, gracias a la Proposición 3.2.2, cuando las componentes de E_{111} son positivas, entonces los puntos semi-triviales E_{011} , E_{101} y E_{110} son inestables. En efecto, observamos que las componentes de E_{111} son positivas si:

$$\begin{aligned}\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) &> 0, \\ \alpha_1(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) &> 0, \\ (\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta) &> 0.\end{aligned}\tag{3.2.6}$$

Fijado α_3 analizamos a continuación (3.2.6) en el plano- (α_1, α_2) . La región definida por (3.2.6) depende del tamaño de $\gamma_1\gamma_2$ con respecto a β .

3.2.3 Caso $\gamma_1\gamma_2 < \beta$.

En este caso, las condiciones (3.2.6), que están relacionadas con las rectas r_3 , r_4 y r_5 , son equivalentes a

$$\begin{aligned}\alpha_2 &< \alpha_1 \left(\frac{1 - \gamma_1\gamma_2}{\beta - \gamma_1\gamma_2} \right) + \alpha_3\gamma_1 \left(\frac{1 - \beta}{\beta - \gamma_1\gamma_2} \right), \\ \alpha_2 &> \alpha_1 \left(\frac{\beta - \gamma_1\gamma_2}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right) - \alpha_3\gamma_1 \left(\frac{1 - \beta}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right), \\ \alpha_2 &> -\alpha_1 - \frac{\alpha_3}{\gamma_2} (1 + \beta).\end{aligned}\tag{3.2.7}$$

Obsérvese que

$$r_3 \cap r_4 = (-\alpha_3\gamma_1, -\alpha_3\gamma_1), \quad r_3 \cap r_5 = \left(-\frac{\beta\alpha_3}{\gamma_2}, -\frac{\alpha_3}{\gamma_2} \right), \quad r_4 \cap r_5 = \left(-\frac{\alpha_3}{\gamma_2}, -\frac{\beta\alpha_3}{\gamma_2} \right).\tag{3.2.8}$$

No es difícil mostrar que esta región no es vacía, ver la Figura 1. Obsérvese que en el caso $\alpha_3 > 0$, r_5 no impone ninguna restricción.

3.2.4 Caso $\beta < \gamma_1\gamma_2$.

En este caso, las condiciones (3.2.6) son equivalentes a

$$\begin{aligned}\alpha_2 &> -\alpha_1 \left(\frac{1 - \gamma_1\gamma_2}{\gamma_1\gamma_2 - \beta} \right) - \alpha_3\gamma_1 \left(\frac{1 - \beta}{\gamma_1\gamma_2 - \beta} \right), \\ \alpha_2 &> -\alpha_1 \left(\frac{\gamma_1\gamma_2 - \beta}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right) - \alpha_3\gamma_1 \left(\frac{1 - \beta}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right), \\ \alpha_2 &> -\alpha_1 - \frac{\alpha_3}{\gamma_2} (1 + \beta).\end{aligned}\tag{3.2.9}$$

En la Figura 2 se dibuja la región definida por (3.2.9).

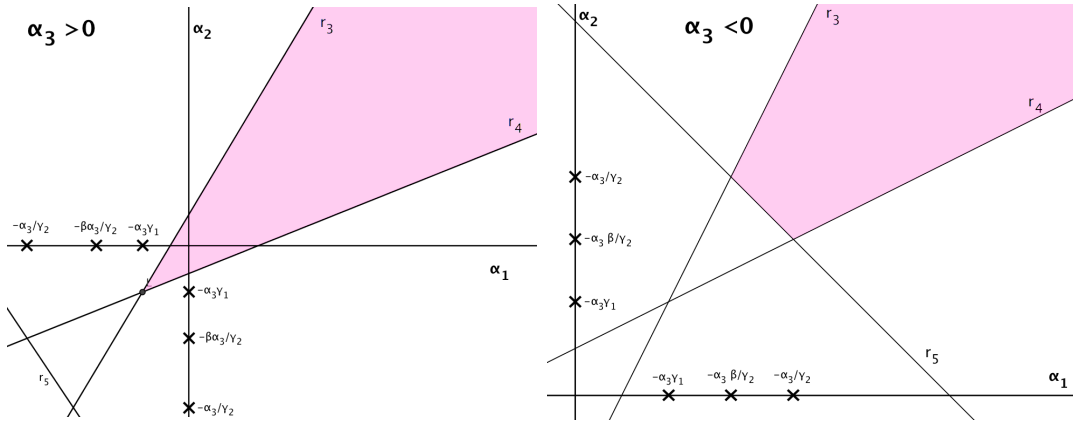


Fig. 1: Regiones definidas por (3.2.7) para $\gamma_1\gamma_2 < \beta$, $\alpha_3 > 0$ y $\alpha_3 < 0$ respectivamente, donde el equilibrio E_{111} existe.

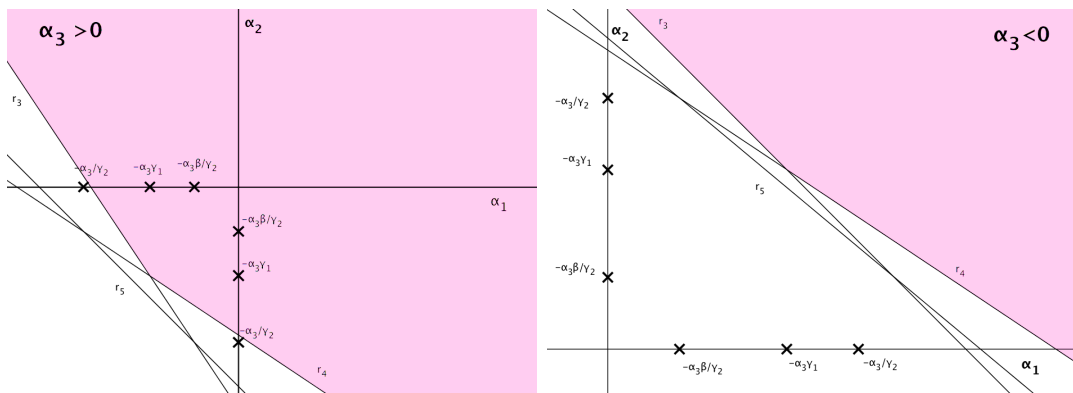


Fig. 2: Regiones definidas por (3.2.9) para $\gamma_1\gamma_2 > \beta$, $\alpha_3 > 0$ y $\alpha_3 < 0$ respectivamente, donde el equilibrio E_{111} existe.

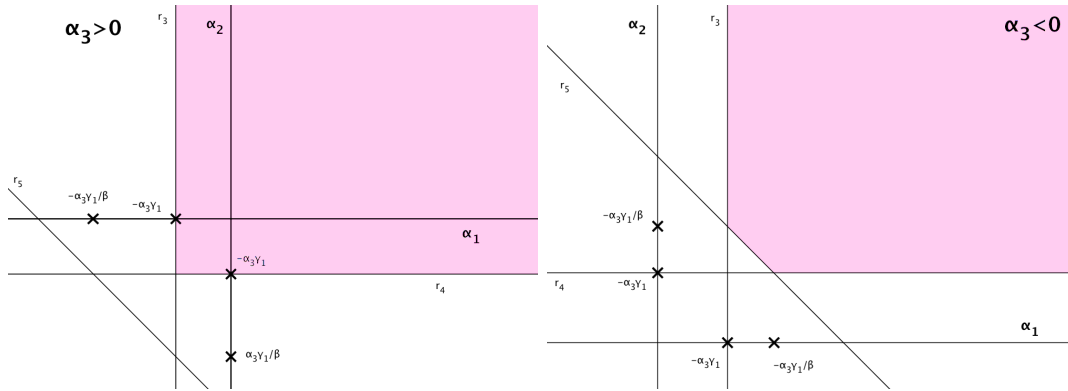


Fig. 3: Regiones definidas por (3.2.9) para $\gamma_1\gamma_2 = \beta$, $\alpha_3 > 0$ y $\alpha_3 < 0$ respectivamente, donde el equilibrio E_{111} existe.

Nota 3.2.3. En el caso particular $\beta = \gamma_1\gamma_2$, (3.2.6) es equivalente a (ver Figura 3)

$$\begin{aligned}
 \alpha_1 &> -\alpha_3\gamma_1, \\
 \alpha_2 &> -\alpha_3\gamma_1, \\
 \alpha_2 &> -\alpha_1 - \frac{\alpha_3}{\gamma_2}(1 + \beta).
 \end{aligned}
 \tag{3.2.10}$$

3.3 Permanencia

En esta sección damos un resultado global sobre el comportamiento asintótico de las soluciones para nuestro modelo (3.0.1). Obsérvese que el análisis de la sección anterior sólo da estabilidad local o propiedades de inestabilidad de los equilibrios. En esta sección se prueba en primer lugar la propiedad global de que (3.0.1) es permanente bajo ciertas condiciones sobre los datos del problema.

Por eso, vamos a usar la aproximación de la función promedio de Lyapunov, (ver [62] ó [26]).

Con el fin de formalizar un resultado global sobre permanencia para el modelo (3.0.1), necesitamos alguna notación. Definimos la función

$$\pi : \mathcal{K} \times [0, \infty) \mapsto \mathcal{K}, \pi((u_1^0, u_2^0, u_3^0), t) := (u_1, u_2, u_3)$$

donde (u_1, u_2, u_3) es la única solución de (3.0.1) en t inicialmente en (u_1^0, u_2^0, u_3^0) y $\mathcal{K} = \mathbb{R}_+^3$. Mostraremos algunas propiedades de π .

Definición 3.3.1. Decimos que (3.0.1) es **permanente** si existe un conjunto acotado $U \subset \mathcal{K}$ tal que

- a) $\inf_{u \in U} d(u, \partial\mathcal{K}) > 0$, donde $d(u, \partial\mathcal{K}) = \inf_{v \in \partial\mathcal{K}} d(u, v)$, y
b) $\lim_{t \rightarrow \infty} d(\pi((u_1^0, u_2^0, u_3^0), t), U) = 0$ para todo $(u_1^0, u_2^0, u_3^0) \in \text{int}(\mathcal{K})$.

El principal resultado es el siguiente:

Teorema 3.3.2. *Suponemos (3.2.6). Entonces el sistema (3.0.1) es permanente.*

Para esto, usamos el siguiente resultado (ver Corolario 2.3 de [62] o los Teoremas 4.1 y 4.2 en [26]).

Teorema 3.3.3. *Supongamos que π es disipativo y $\pi(\cdot, t)$ es compacto para $t \geq t_0$ para algún $t_0 > 0$. Sea \mathcal{A} el atractor global para π y*

$$X' := \overline{\pi(B(\mathcal{A}, \varepsilon), [t_0, \infty))} \quad \text{y} \quad X'' := \pi(X', t')$$

para algún t' grande, con $B(\mathcal{A}, \varepsilon)$ un ε -entorno de \mathcal{A} . Finalmente, sea

$$S := X'' \cap \partial\mathcal{K}.$$

Suponemos que existe una función continua $P : X'' \mapsto [0, +\infty)$ con

$$P(u_1, u_2, u_3) = 0 \quad \text{si y solo si} \quad (u_1, u_2, u_3) \in S,$$

y se define

$$a(t, (z_1, z_2, z_3)) = \liminf_{(U_1, U_2, U_3) \rightarrow (z_1, z_2, z_3)} \left(\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, t))}{P(U_1, U_2, U_3)} \right), \quad (3.3.11)$$

con $(U_1, U_2, U_3) \in X'' \setminus S$. Entonces, (3.0.1) es permanente si

$$\sup_{t > 0} a(t, (z_1, z_2, z_3)) > \begin{cases} 1 & \text{si } (z_1, z_2, z_3) \in \omega(S), \\ 0 & \text{si } (z_1, z_2, z_3) \in S, \end{cases}$$

donde $\omega(S) = \bigcup_{s \in S} \omega(s)$, con $\omega(s)$ el conjunto omega-limite de s , definido en el Capítulo 2.

Demostración: (**Teorema 3.3.2**). Ya que π surge de una ecuación diferencial ordinaria, por el Teorema 3.1.1 y el Lema 3.1.2, $\pi(\cdot, t)$ es una aplicación compacta desde \mathcal{K} a \mathcal{K} y también π es disipativa para $t > t_0$ para algún $t_0 \geq 0$, por lo que π tiene un atractor global \mathcal{A} (ver Capítulo 2). Necesitamos construir una función continua P que verifique las hipótesis del Teorema 3.3.3. Es claro que

$$S \subset \{(u_1, u_2, u_3) \in \mathcal{K} : u_1 = 0 \text{ o } u_2 = 0 \text{ o } u_3 = 0\},$$

por tanto

$$\omega(S) = \{E_0, E_{100}, E_{010}, E_{001}, E_{110}, E_{011}, E_{010}\}.$$

Se define

$$P(u_1, u_2, u_3) := u_1^{\beta_1} u_2^{\beta_2} u_3^{\beta_3}$$

o equivalentemente escrito como

$$P(u_1, u_2, u_3) = \exp(\beta_1 \log(u_1) + \beta_2 \log(u_2) + \beta_3 \log(u_3)), \quad (3.3.12)$$

con β_1, β_2 y β_3 constantes positivas a ser escogidas.

Denotando por $(u_1, u_2, u_3) = \pi(U_1, U_2, U_3, t)$, tenemos que

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, t))}{P(U_1, U_2, U_3)} = \exp(\beta_1(\log(u_1(t)) - \log(U_1)) + \beta_2(\log(u_2(t)) - \log(U_2)) + \beta_3(\log(u_3(t)) - \log(U_3))),$$

y usando el hecho de que

$$\log(f(t)) - \log(f(0)) = \int_0^t f'(s)/f(s) ds$$

para una función positiva y regular f , tenemos

$$\begin{aligned} \frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, t))}{P(U_1, U_2, U_3)} = & \exp \left(\beta_1 \int_0^t (\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3) ds + \right. \\ & \beta_2 \int_0^t (\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3) ds + \\ & \left. \beta_3 \int_0^t (\alpha_3 - u_3 + \gamma_2(u_1 + u_2)) ds \right). \end{aligned} \quad (3.3.13)$$

Ahora, puesto que u_1, u_2 y u_3 son acotadas, existen $d_1, d_2, d_3 \in \mathbb{R}$ tal que

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, t))}{P(U_1, U_2, U_3)} \geq \exp \{(\beta_1 d_1 + \beta_2 d_2 + \beta_3 d_3) t\},$$

y entonces $a(t, (z_1, z_2, z_3)) > 0$ para algún t .

Falta por demostrar que $a(t, (z_1, z_2, z_3)) > 1$ para algún $t > 0$ si $(z_1, z_2, z_3) \in \omega(S)$. Tomando $(z_1, z_2, z_3) \in \omega(S)$ y $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow (z_1, z_2, z_3)$.

Recordando que $\pi : \mathcal{K} \times [0, 1] \mapsto \mathcal{K}$ es uniformemente continua, entonces, si $(z_1, z_2, z_3) \in \omega(S)$ y $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow (z_1, z_2, z_3)$, entonces la solución $(u_1(t), u_2(t), u_3(t))$ está cerca de (z_1, z_2, z_3) para $t \in [0, 1]$ puesto que (z_1, z_2, z_3) es la solución de (3.0.1) con datos iniciales (z_1, z_2, z_3) .

Se distinguen diferentes casos:

Caso 1. $(z_1, z_2, z_3) = E_0$. Se observa que, usando (3.3.13), se concluye que para todo $s \in [0, 1]$

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, s))}{P(U_1, U_2, U_3)} \rightarrow \exp \{(\beta_1 \alpha_1 + \beta_2 \alpha_2 + \beta_3 \alpha_3) s\}, \text{ cuando } (U_1, U_2, U_3) \rightarrow E_0.$$

Caso 2. $(z_1, z_2, z_3) \in \{E_{100}, E_{010}, E_{001}\}$. Se argumenta con el caso $(z_1, z_2, z_3) = E_{100}$, justificación similar funciona para los otros casos. En este caso, se concluye que para todo $s \in [0, 1]$

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, s))}{P(U_1, U_2, U_3)} \rightarrow \exp((\beta_2(\alpha_2 - \beta\alpha_1) + \beta_3(\alpha_3 + \gamma_2\alpha_1))s),$$

cuando $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow E_{100}$.

De manera análoga se puede probar que

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, s))}{P(U_1, U_2, U_3)} \rightarrow \exp((\beta_1(\alpha_1 - \beta\alpha_2) + \beta_3(\alpha_3 + \gamma_2\alpha_2))s)$$

cuando $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow E_{010}$ y cuando $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow E_{001}$

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, s))}{P(U_1, U_2, U_3)} \rightarrow \exp((\beta_1(\alpha_1 + \gamma_1\alpha_3) + \beta_2(\alpha_2 + \gamma_1\alpha_3))s).$$

Caso 3. $(z_1, z_2, z_3) \in \{E_{110}, E_{011}, E_{101}\}$. Nuevamente, argumentaremos con el caso $(z_1, z_2, z_3) = E_{110}$, similar argumento trabaja para los otros casos. Se concluye que para todo $s \in [0, 1]$

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, s))}{P(U_1, U_2, U_3)} \rightarrow \exp\left(\beta_3\left(\frac{\alpha_3(1 + \beta) + \gamma_2(\alpha_1 + \alpha_2)}{1 + \beta}\right)s\right),$$

cuando $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow E_{110}$.

De manera similar,

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, s))}{P(U_1, U_2, U_3)} \rightarrow \exp\left(\beta_1\left(\frac{\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1\gamma_2}\right)s\right),$$

cuando $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow E_{011}$ y cuando $(U_1, U_2, U_3) \rightarrow E_{101}$

$$\frac{P(\pi(U_1, U_2, U_3, s))}{P(U_1, U_2, U_3)} \rightarrow \exp\left(\beta_2\left(\frac{\alpha_1(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1\gamma_2}\right)s\right).$$

Ahora, asumimos que $(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3)$ satisface (3.2.6). Entonces, tomando β_1, β_2 y β_3 positivos, tenemos que

$$a(1, E_{110}), a(1, E_{101}), a(1, E_{011}) > 1.$$

Por otro lado, puesto que $(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3)$ satisface (3.2.6), entonces $\alpha_2 - \beta\alpha_1 > 0$ y $\alpha_1 - \beta\alpha_2 > 0$. Además, o $\alpha_1 + \gamma_1\alpha_3 > 0$ o $\alpha_1 + \gamma_1\alpha_3 > 0$ (o las dos en el caso $\gamma_1\gamma_2 < \beta$). Finalmente, al menos un $\alpha_i > 0$. Se puede escoger $\beta_1 > 0, \beta_2 > 0$ y $\beta_3 > 0$ tal que

$$a(1, E_0), a(1, E_{100}), a(1, E_{001}), a(1, E_{010}) > 1.$$

Se completa la prueba. □

3.4 El problema de complementariedad lineal. Caso 3D

3.4.1 Estabilidad global de los equilibrios positivos

En nuestro caso del modelo (3.0.1), la matriz de la comunidad viene dada por

$$A = \begin{bmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & \gamma_1 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & -1 \end{bmatrix}. \quad (3.4.14)$$

Vamos a usar los resultados del problema de complementariedad lineal para probar que, bajo las condiciones de estabilidad local de un punto estacionario, en realidad obtenemos estabilidad global.

Recordemos por tanto previamente varios conceptos. Dado un vector q , para decidir si el problema de complementariedad lineal $LCP(q, M)$ tiene solución, es suficiente chequear si q pertenece a uno de los conos complementarios.

Recordemos que si M es una matriz cuadrada de orden n , consideramos el par complementario $(I, -M)$, donde I es la matriz identidad de orden n . En la solución del problema $LCP(q, M)$, se busca el par $(w, z) \in \mathbb{R}^{2n}$ tal que

$$\begin{aligned} Iw - Mz &= q \\ w, z &\geq 0 \\ w_i z_i &= 0, \text{ para } i = 1, \dots, n. \end{aligned}$$

Para el sistema (3.0.1), sabemos (Lema 1.3.17) que encontrar puntos estacionarios saturados es equivalente a resolver el $LCP(-\alpha, -A)$, donde A está definida en (3.4.14) y α es

$$\alpha = \begin{bmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \alpha_3 \end{bmatrix}$$

Supongamos (H_1) , es decir, que la matriz $A \in S_w$. Recordemos (Teorema 1.3.19) que, en este caso, el $LCP(-\alpha, -A)$ tiene una única solución, que corresponde al único punto estacionario saturado de (3.0.1) que, además, es globalmente estable.

Se tiene entonces que $Iw + Au = -\alpha$ se escribe como

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} w_1 \\ w_2 \\ w_3 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & \gamma_1 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & -1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{bmatrix} = - \begin{bmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \alpha_3 \end{bmatrix}$$

o, equivalentemente,

$$-w_1 I_{.1} - w_2 I_{.2} - w_3 I_{.3} + (u_1 M_{.1} + u_2 M_{.2} + u_3 M_{.3}) = \alpha, \quad (3.4.15)$$

donde

$$I_{.1} = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \quad I_{.2} = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{bmatrix}, \quad I_{.3} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$$

$$M_{.1} = \begin{bmatrix} 1 \\ \beta \\ -\gamma_2 \end{bmatrix}, \quad M_{.2} = \begin{bmatrix} \beta \\ 1 \\ -\gamma_2 \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad M_{.3} = \begin{bmatrix} -\gamma_1 \\ -\gamma_1 \\ 1 \end{bmatrix}.$$

Definición 3.4.1. *El soporte de un vector $u \in \mathbb{R}^n$, denotado $\text{sopp } u$, es el conjunto de índices $\{i : u_i \neq 0\}$.*

Por tanto, si todas las componentes de w son 0, $w_i = 0$, el soporte de w es $\text{sopp } w = \emptyset$ y, al ser un par complementario con u , el soporte de u es $\text{sopp } u = \{1, 2, 3\}$ y u tiene todas sus componentes positivas. Es decir, α es la combinación lineal positiva de $\{M_{.1}, M_{.2}, M_{.3}\}$. Se tiene el siguiente resultado:

Teorema 3.4.2. *1. Supongamos que α_1, α_2 y $\alpha_3 < 0$. Entonces E_0 es globalmente estable.*

2. Supongamos que $\alpha_1 > 0$, $\alpha_2 < \beta\alpha_1$ y $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_1$. Entonces E_{100} es globalmente estable.

3. Supongamos que $\alpha_2 > 0$, $\alpha_1 < \beta\alpha_2$ y $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_2$. Entonces E_{010} es globalmente estable.

4. Supongamos que $\alpha_3 > 0$, $\alpha_1 < -\gamma_1\alpha_3$ y $\alpha_2 < -\gamma_1\alpha_3$. Entonces E_{001} es globalmente estable.

5. Supongamos que

$$\begin{cases} \alpha_1 > \beta\alpha_2, \\ \alpha_2 > \beta\alpha_1, \\ (\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta) < 0. \end{cases} \quad (3.4.16)$$

Entonces E_{110} es globalmente estable.

6. Supongamos que

$$\begin{cases} \alpha_1 + \gamma_1\alpha_3 > 0, \\ \alpha_3 + \gamma_2\alpha_1 > 0, \\ \alpha_1(\gamma_2\gamma_1 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) < 0. \end{cases} \quad (3.4.17)$$

Entonces E_{101} es globalmente estable.

7. Supongamos que

$$\begin{cases} \alpha_2 + \gamma_1 \alpha_3 > 0, \\ \alpha_3 + \gamma_2 \alpha_2 > 0, \\ \alpha_1(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta) < 0. \end{cases} \quad (3.4.18)$$

Entonces E_{011} es globalmente estable.

8. Supongamos que existe E_{111} , esto es (3.2.6). Entonces E_{111} es globalmente estable.

Demostración: Veamos el primer apartado. Como queremos estudiar la estabilidad global de E_0 , tenemos que $\text{sopp } u = \emptyset$, por lo que debemos encontrar $w_i > 0$ tal que

$$-Iw = \alpha,$$

esto es, $-w_i = \alpha_i$ para $i = 1, 2, 3$, para lo que es suficiente que $\alpha_i < 0$ para $i = 1, 2, 3$.

Estudiemos ahora el caso E_{100} ; los apartados para E_{010} y E_{001} son similares. En este caso, $\text{sopp } u = \{1\}$, por lo que debemos buscar (ver (3.4.15)) $z_i > 0$ para $i = 1, 2, 3$ tal que

$$[M_{.1}, -I_{.2}, -I_{.3}]z = \alpha,$$

o equivalentemente,

$$z_1 = \alpha_1, \quad \beta z_1 - z_2 = \alpha_2, \quad \gamma_2 z_1 + z_3 = -\alpha_3.$$

Gracias a que $\alpha_1 > 0$, tenemos que $z_1 > 0$; por otro lado $z_2 = \beta \alpha_1 - \alpha_2 > 0$. Por último, $z_3 = -\gamma_2 \alpha_1 - \alpha_3 > 0$ por hipótesis

Estudiemos ahora el caso de E_{110} . De manera similar son los apartados para E_{101} y E_{011} . Supongamos (3.4.16). En este caso, debemos resolver (ver (3.4.15))

$$[M_{.1}, M_{.2}, -I_{.3}]z = \alpha,$$

o equivalentemente,

$$z_1 + \beta z_2 = \alpha_1, \quad \beta z_1 + z_2 = \alpha_2, \quad -\gamma_2(z_1 + z_2) - z_3 = \alpha_3.$$

No es difícil comprobar que

$$z_1 = \frac{\alpha_1 - \beta \alpha_2}{1 - \beta^2}, \quad z_2 = \frac{\alpha_2 - \beta \alpha_1}{1 - \beta^2}, \quad z_3 = -\frac{\alpha_3(1 + \beta) + \gamma_2(\alpha_1 + \alpha_2)}{1 - \beta}.$$

Obsérvese que $z_i > 0$ gracias a la condición (3.4.16).

Similarmente se pueden estudiar los puntos E_{011} y E_{101} .

En el caso de que exista $E_{111} = (u_1^*, u_2^*, u_3^*)$, suponemos por tanto que $u_i^* > 0$. En este caso, $\text{sopp } u = \{1, 2, 3\}$ y por tanto, debemos encontrar $z_i > 0$ tal que

$$Mz = \alpha.$$

Es claro que podemos coger $z_i = u_i^*$, pues $\alpha - Mu^* = 0$. □

Casos prácticos

En esta sección desarrollamos una explicación geométrica de las restricciones que se deben imponer al parámetro α para que el sistema (3.0.1) tenga un punto de equilibrio factible. En realidad, vamos a tratar de entender la manera en que el punto estacionario globalmente estable dependen del cono asociado en \mathbb{R}^3 en el que se mueve α . Recordemos que gracias al Teorema 1.3.14, la aplicación que a α le aplica el punto globalmente estable es lineal a trozos. De esta forma, proporcionamos una interpretación geométrica que relaciona para este caso los casos de campo medio, competencia y anidamiento.

1) Para los valores de $\beta = 0.356128$, $\gamma_1 = 0.413503$, $\gamma_2 = 0.242404$, la matriz A , matriz de campo medio, es

$$A = \begin{bmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0.413503 \\ 0.242404 & 0.242404 & -1 \end{bmatrix}, \quad (3.4.19)$$

y tomemos $M_i = -A_{-i}$. Consideramos el vector

$$\alpha = \begin{bmatrix} 0.53068 \\ 0.35786 \\ 0.5295 \end{bmatrix} \quad (3.4.20)$$

que se encuentra en el cono $\text{pos}(M_1, M_2, M_3)$,

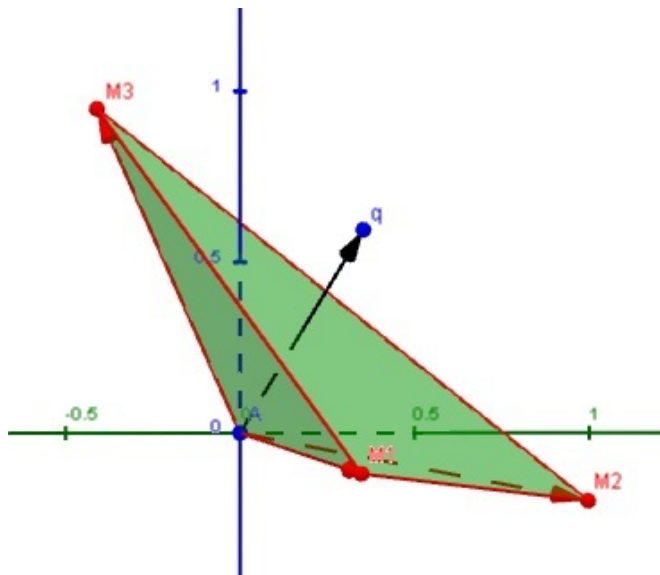


Fig. 4: Cono generado por la matriz (3.4.19) y vector α definido por (3.4.20).

y resolvemos el problema $LCP(-\alpha, -A)$. Su solución es

$$u = \begin{bmatrix} 0.70081 \\ 0.4397 \\ 0.8077 \end{bmatrix},$$

que corresponde al punto estacionario (saturado) globalmente estable. Ninguna especie se extingue. Este es el comportamiento que observaremos para cualquier $\alpha \in \text{pos}(M_1, M_2, M_3)$. En la Figura 4 el cono generado en este caso, y se aprecia que el vector α está incluido en él.

2) Si por el contrario, escogemos el vector

$$\alpha = \begin{bmatrix} 1.18803 \\ -0.30848 \\ 0.5295 \end{bmatrix}, \quad (3.4.21)$$

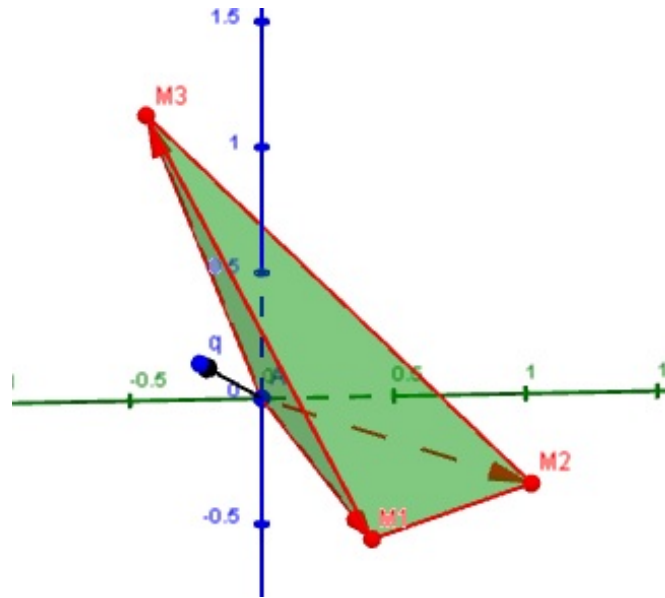


Fig. 5: Cono generado por la matriz (3.4.19) y vector α definido por (3.4.21).

donde ahora el vector α no se encuentra en el cono $\text{pos}(M_1, M_2, M_3)$, (ver Figura 5) la solución del problema $LCP(-\alpha, -A)$ es

$$u = \begin{bmatrix} 1.5637 \\ 0 \\ 0.9086 \end{bmatrix}.$$

Se extingue una especie. Notemos entonces que $\alpha \in \text{pos}(M_1, -I_2, M_3)$.

3) Si ahora

$$\alpha = \begin{bmatrix} -1.18803 \\ -0.30848 \\ -0.5295 \end{bmatrix}, \quad (3.4.22)$$

el vector $\alpha \in \text{pos}(-I_1, -I_2, -I_3)$; en la Figura 6 se aprecia que no pertenece al cono generado por la matriz M .

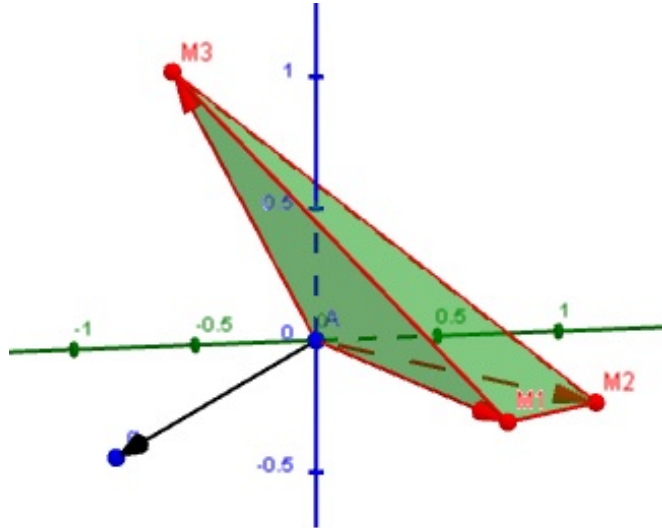


Fig. 6: Cono generado por la matriz (3.4.19) y vector α definido por (3.4.22).

La solución para el problema $LCP(-\alpha, -A)$ es

$$u = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Las tres especies se extinguen.

3.4.2 Conos complementarios

Como hemos visto, lo que realmente marca la coexistencia de especies son los conos complementarios. En esta sección comparamos los conos complementarios en los tres casos: competición, anidamiento y campo medio. Sus matrices vienen dadas, respectivamente, por

$$A_{co} = \begin{bmatrix} -1 & -\beta & 0 \\ -\beta & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{bmatrix}, \quad A_{an} = \begin{bmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & 0 \\ \gamma_2 & 0 & -1 \end{bmatrix}, \quad A_{cm} = \begin{bmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & \gamma_1 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & -1 \end{bmatrix}. \quad (3.4.23)$$

Oberveamos que la red de anidamiento en este caso posee una red fenomenológica dada por la Figura 7

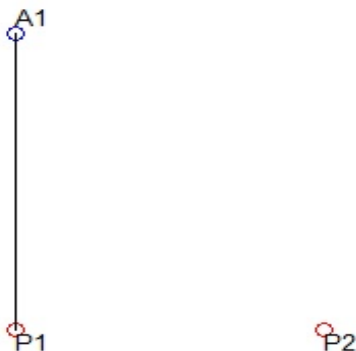


Fig. 7: Red en el caso de anidamiento.

para dos plantas y un animal, donde la planta 1 y el animal cooperan. Las matrices A_{cm} y A_{an} anteriores corresponden a campo medio y anidamiento, respectivamente.

Cuando se consideran las matrices de campo medio y de anidamiento asociadas a una red, por lo general, al ser la matriz de campo medio la representación de una red completa, se podría esperar que ésta debería ser la que asegure la menor extinción, es decir, máxima biodiversidad. Sin embargo, para el sistema (3.0.1), cuando la red mutualista no es completa, los conos complementarios asociados a las matrices de campo medio y anidamiento generan regiones en las que se pueden tomar vectores α para los cuales la solución del problema (LCP) tiene distinto soporte, es decir, la solución para (LCP) asociado a la matriz de campo medio tiene más componentes nulas que la solución (LCP) para la matriz de anidamiento.

En efecto, en el caso de una red no completa formada por dos plantas y un animal, se puede visualizar la aparición de zonas en las se puede conseguir que el número de especies que persisten en el régimen de anidamiento supere al de campo medio e inclusive competencia supere a anidamiento, si las tasas de crecimiento son tomadas en esta zona. La posibilidad de que especies en competencia superen a campo medio no es posible, pues el cono complementario de competencia está incluido en el cono complementario de campo medio.

El primer resultado que presentamos en esta sección compara los conos complementarios relativos a los punto de máxima biodiversidad, es decir, aquellos en los que las tres componentes son positivas. Para diferenciarlos de los demás conos, lo denotaremos por Pos . Mostraremos que el cono complementario en el caso de competencia está

incluido en el de campo medio, y que el de anidamiento está incluido en el de campo medio si $\beta \leq \gamma_1\gamma_2$.

Teorema 3.4.3. *Supongamos (H_1) y consideremos las matrices A_{co} , A_{an} y A_{cm} definidas en (3.4.23).*

1. Se tiene que

$$Pos(A_{co}) \subset Pos(A_{cm}).$$

2. Si $\beta \leq \gamma_1\gamma_2$, entonces

$$Pos(A_{an}) \subset Pos(A_{cm}).$$

Demostración: 1. Tenemos que ver si A_{co} se puede poner como combinación lineal positiva de A_{cm} . Es decir, existen $z, w, p \in \mathbb{R}_+^3$, con todas sus componentes mayores que cero, y tales que

$$A_{cm}z = (A_{co})_{.1}, \quad A_{cm}w = (A_{co})_{.2}, \quad A_{cm}p = (A_{co})_{.3}.$$

Resolviendo estos tres sistemas lineales, obtenemos que

$$z_1 = \frac{\beta + 1 - \gamma_1\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \quad z_2 = \frac{\gamma_1\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \quad z_3 = \gamma_2 \frac{\beta + 1}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0,$$

$$w_1 = z_2 > 0, \quad w_2 = z_1 > 0, \quad w_3 = \gamma_2,$$

$$p_1 = \frac{\gamma_1}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \quad p_2 = \frac{\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \quad p_3 = 1 + \gamma_2 \left(\frac{\gamma_1 + \gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} \right) > 0.$$

Esto completa la prueba del primer apartado.

2. En este caso, debemos encontrar vectores $z, w, p \in \mathbb{R}_+^3$, con todas sus componentes mayores que cero, tales que:

$$a) A_{cm}w = \begin{bmatrix} -1 \\ -\beta \\ \gamma_2 \end{bmatrix}, \quad b) A_{cm}z = \begin{bmatrix} -\beta \\ -1 \\ 0 \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad c) A_{cm}p = \begin{bmatrix} \gamma_1 \\ 0 \\ -1 \end{bmatrix}.$$

a) En el primer sistema, es evidente que

$$\begin{bmatrix} -1 \\ -\beta \\ \gamma_2 \end{bmatrix}$$

es una arista del cono, por lo que basta tomar $w_1 = 1$ y $w_2 = w_3 = 0$. Por tanto, siempre estará en el cono $Pos(A_{cm})$.

Resolviendo los otros dos sistemas, obtenemos sus soluciones

b)

$$z_1 = \frac{\gamma_1 \gamma_2}{\beta - 2\gamma_1 \gamma_2 + 1} > 0; \quad z_2 = \frac{\beta + 1 - \gamma_1 \gamma_2}{\beta - 2\gamma_1 \gamma_2 + 1} > 0 \quad z_3 = \frac{\gamma_2(\beta + 1)}{\beta - 2\gamma_1 \gamma_2 + 1} > 0.$$

Por tanto, la columna

$$\begin{bmatrix} -\beta \\ -1 \\ 0 \end{bmatrix}$$

está en el cono $Pos(A_{cm})$.

c)

$$p_1 = \frac{\gamma_1(\gamma_1 \gamma_2 - \beta)}{(1 - \beta)(\beta - 2\gamma_1 \gamma_2 + 1)}; \quad p_2 = \frac{\gamma_1(1 - \gamma_1 \gamma_2)}{(1 - \beta)(\beta - 2\gamma_1 \gamma_2 + 1)} > 0; \quad p_3 = \frac{(\beta + 1 - \gamma_1 \gamma_2)}{(\beta - 2\gamma_1 \gamma_2 + 1)} > 0.$$

□

Nota 3.4.4. *Observemos que en la demostración anterior no podemos asegurar que p_1 es positivo si $\beta > \gamma_1 \gamma_2$.*

En general, no existe relación entre los otros conos, como mostraremos con los ejemplos que siguen.

Para los valores de $\beta = 0.356128$, $\gamma_1 = 0.413503$, $\gamma_2 = 0.242404$, se tiene

$$A_{cm} = \begin{bmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0.413503 \\ 0.242404 & 0.242404 & -1 \end{bmatrix}$$

y

$$A_{an} = \begin{bmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0 \\ 0.242404 & 0 & -1 \end{bmatrix}.$$

Obsérvese que en este caso

$$\gamma_1 \gamma_2 < \beta.$$

Veamos que, en este caso,

$$Pos(A_{an}) \not\subset Pos(A_{cm}).$$

El gráfico correspondiente al cono complementario para campo medio se muestra en la Figura 8.

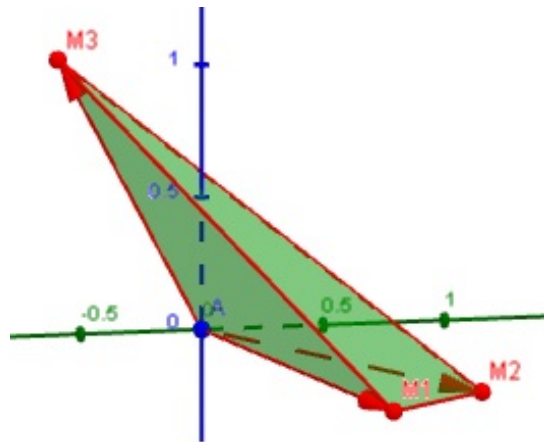


Fig. 8: Cono generado para campo medio

Para anidamiento, el cono complementario viene dado por la Figura 9

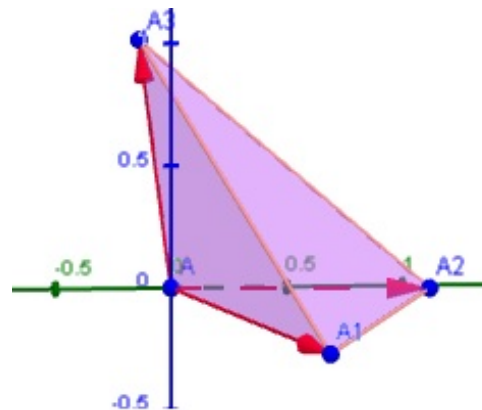


Fig. 9: Cono generado para anidamiento

En la Figura 10 hemos mostrado la combinación de ambos conos y se puede observar que existe una región del cono $Pos(A_{an})$, que no está contenida en el cono $Pos(A_{cm})$.

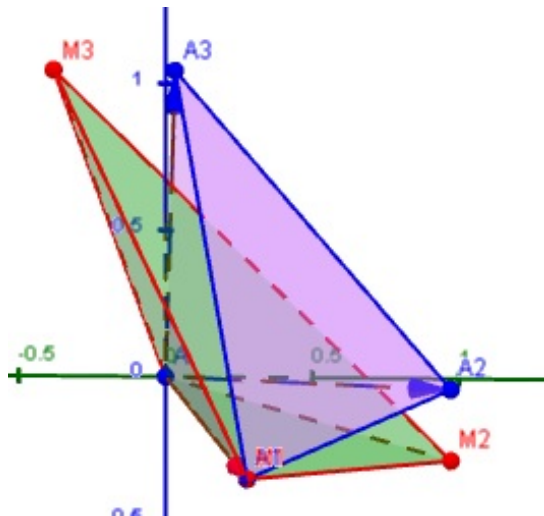


Fig. 10: Combinación de los dos conos: campo medio y anidamiento

Esto indica que existe una región en la que ningún vector que se encuentre en ella podrá ser escrito como combinación lineal positiva de las columnas de la matriz de campo medio. Pero sí lo podrá ser para las columnas de la matriz de anidamiento. Es decir, si tomamos valores de α en esta zona, el punto de equilibrio del sistema (3.0.1) será factible, es decir, tendrá todas sus componentes positivas para anidamiento, y al menos una de sus componentes nula para el caso de campo medio.

Esto se lo puede evidenciar en el siguiente ejemplo. Consideramos los problemas $LCP(-\alpha, -A_{cm})$ y $LCP(-\alpha, -A_{an})$, para las matrices A_{cm} y A_{an} dadas anteriormente y donde tomamos

$$\alpha = \begin{bmatrix} 0.53068 \\ 0.35786 \\ 0.5295 \end{bmatrix}$$

tomado en la parte común de sus conos complementarios (ver Figura 11).

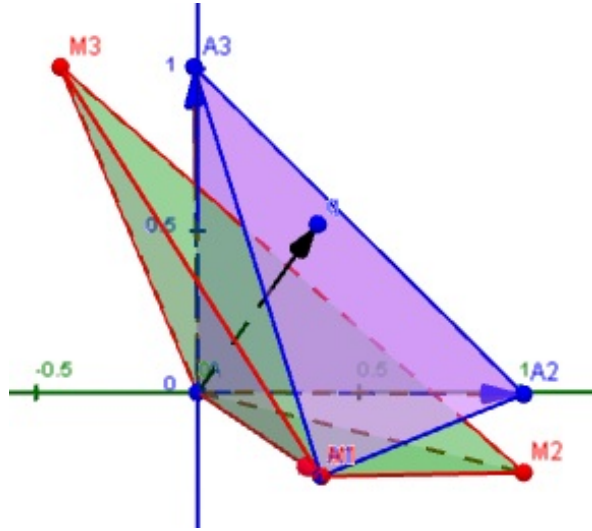


Fig. 11: Vector α en los dos conos

Las soluciones de los dos problemas complementarios tienen soluciones

$$u = \begin{bmatrix} 0.7081 \\ 0.4397 \\ 0.8077 \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad u = \begin{bmatrix} 0.8050 \\ 0.0712 \\ 0.7246 \end{bmatrix}$$

respectivamente. Los puntos son positivos, las 3 especies permanecen.

Si ahora escogemos el vector α en la región de $Pos(A_{an})$

$$\alpha = \begin{bmatrix} -0.33437 \\ 0.10176 \\ 1 \end{bmatrix},$$

se tiene que $\alpha \notin Pos\{(A_{cm}).1, (A_{cm}).2, (A_{cm}).3\}$.

Cualquier solución de $LCP(-\alpha, -(A_{cm}))$ debe tener algún $u_i = 0$, para algún i . Es decir, al menos una especie se extingue.

Puesto que $\alpha \in Pos\{(A_{an}).1, (A_{an}).2, (A_{an}).3\}$, la solución de $LCP(-\alpha, -A_{an})$ tendría $sopp\ u = \{1, 2, 3\}$, las tres especies permanecen.

Efectivamente, las soluciones de los problemas $LCP(-\alpha, -A_{cm})$ y $LCP(-\alpha, -A_{an})$ son

$$u = \begin{bmatrix} 0 \\ 0.5727 \\ 1.1388 \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad u = \begin{bmatrix} 0.0555 \\ 0.0820 \\ 1.0135 \end{bmatrix},$$

respectivamente.

Competencia supera a anidamiento

Al igual que existe una región en la cual para los valores de α anidamiento supera a campo medio, también puede generarse una región en la que competencia supera a

anidamiento. Si consideramos las matrices de competencia y anidamiento como antes, esto es

$$A_{co} = \begin{bmatrix} -1 & -0.356128 & 0 \\ -0.356128 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{bmatrix} \text{ y } A_{an} = \begin{bmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0 \\ 0.242404 & 0 & -1 \end{bmatrix},$$

se genera una región en el cono de competencia que no está en el cono de anidamiento, gráficamente la situación es representada en la Figura 12,

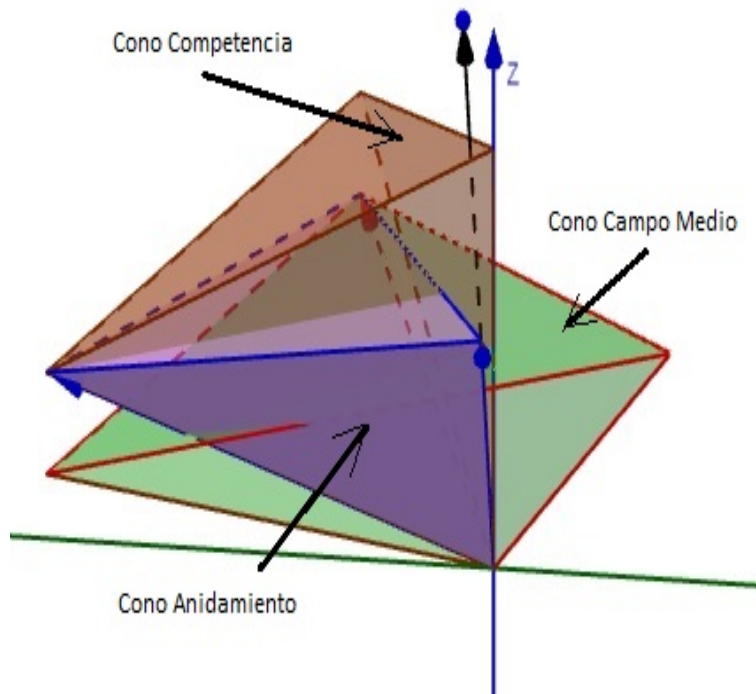


Fig. 12: Representación conjunta de los tres conos

en donde si escogemos

$$\alpha = \begin{bmatrix} 0.13 \\ 0.08 \\ 1.16 \end{bmatrix},$$

las soluciones de los problemas $LCP(-\alpha, -A_{co})$ y $LCP(-\alpha, -A_{an})$ son

$$u = \begin{bmatrix} 0.1163 \\ 0.0386 \\ 1.16 \end{bmatrix} \text{ y } u = \begin{bmatrix} 0.6776 \\ 0 \\ 1.3242 \end{bmatrix},$$

respectivamente.

Es muy importante señalar que esta zona está relacionada con los valores de los parámetros. Es decir, dependerá de los valores que asignemos a cada parámetro para que sea generada o no. Debemos señalar que una zona parecida se puede crear entre los conos de anidamiento y competencia.

Para el caso n -dimensional, las pruebas realizadas en el simulador, y que veremos en el Capítulo siguiente, demuestran que la situación es similar, es decir, depende de los valores de los parámetros para que se genere esta zona.

3.5 Arquitectura del atractor

En nuestro modelo (3.0.1) de tres dimensiones la red inicial está compuesta por tres nodos. Asumiendo (H_1) , existe una única solución para (3.0.1), y podemos así definir un semigrupo $S(t) : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}^3$, el cual, gracias al Teorema 2.4.1, posee un atractor global $\mathcal{A} \subset \mathbb{R}^3$.

Para (3.0.1), los ocho puntos estacionarios

$$\mathbf{E} := \{E_{ijk}\}, \quad i, j, k = 0, 1,$$

ya han sido calculados (para homogeneizar la notación, denotamos $E_0 = E_{000}$). Tenemos el siguiente resultado (ver [50]):

Teorema 3.5.1. *a) Cuando las componentes de E_{111} son estrictamente positivas, entonces E_{111} es localmente estable y los puntos semi-triviales E_{011} , E_{101} y E_{110} son inestables.*

b) Suponiendo que E_{111} existe, entonces éste es globalmente estable en el interior de \mathbb{R}_+^3 . Como consecuencia, el sistema (3.0.1) es permanente, es decir, asintóticamente se da la coexistencia de las tres especies.

c) El atractor global $\mathcal{A} \subset \mathbb{R}^3$ está dado por

$$\mathcal{A} = \bigcup_{i,j,k=0}^1 W^u(E_{ijk}).$$

Observemos que a) es consecuencia de la Proposición 3.2.2. El apartado b) se obtiene del Teorema 1.3.19 o el Teorema 3.4.2. Por último, el Teorema 3.5.1 c) muestra que el atractor global es de tipo gradiente.

Podemos ahora seguir en detalle los pasos descritos en el Teorema 2.4.2, con el semigrupo asociado para (3.0.1) dinámicamente gradiente, y los puntos estacionarios en el atractor global son los conjuntos de Morse, dados por $A_i \cap A_{i-1}^*$, los cuales describen

la jerarquía sobre cómo a lo largo del tiempo la dinámica se desarrolla con respecto a cualquier solución positiva. De hecho, en el caso de que todos los puntos estacionarios positivos E_{ijk} existan, el argumento en el Teorema 2.4.2 puede desarrollarse como sigue:

$A_1 = E_{111}$ es el primer atractor local. El repulsor asociado A_1^* está dado por la unión de los planos cerrados XY, XZ, YZ respectivamente.

Consideramos E_{110} , el cual es el atractor local en el plano abierto XY . Entonces,

$$A_2 = A_1 \cup W^u(E_{110})$$

y por tanto A_2^* es la unión de los planos cerrados XZ, YZ .

Ahora consideramos E_{101} , es decir, el atractor local en el plano abierto XZ . Entonces,

$$A_3 = A_2 \cup W^u(E_{101})$$

y A_3^* el plano cerrado YZ .

En el próximo paso tomamos E_{011} , el atractor local en el plano abierto YZ . Entonces,

$$A_4 = A_3 \cup W^u(E_{011})$$

y por tanto A_4^* es la unión de los semi ejes cerrados OX, OY y OZ .

Entonces, tomamos E_{100} , atractor local en el semi eje abierto OX .

$$A_5 = A_4 \cup W^u(E_{100})$$

y A_5^* la unión de los semi ejes cerrados OY y OZ .

Para E_{010} , atractor local en el semi eje abierto OY , se define

$$A_6 = A_5 \cup W^u(E_{010})$$

y A_6^* el semi eje cerrado OZ .

Y para E_{001} , atractor local en el semi eje abierto OZ , se define

$$A_7 = A_6 \cup W^u(E_{001})$$

y $A_7^* = E_{000}$.

Finalmente, $A_8 = \mathcal{A}$. Este modelo simplificado permite describir en detalle la dependencia de la asociación de las redes atrayentes sobre los parámetros, lo que demuestra que, en particular, para una red fenomenológica fija de tres especies, corresponde un conjunto más grande y más complejo de futuras configuraciones posibles dadas por

diferentes arquitecturas del atractor global, que se describe a partir de los equilibrios y sus conexiones orientadas, como se muestra en la Figura 13:

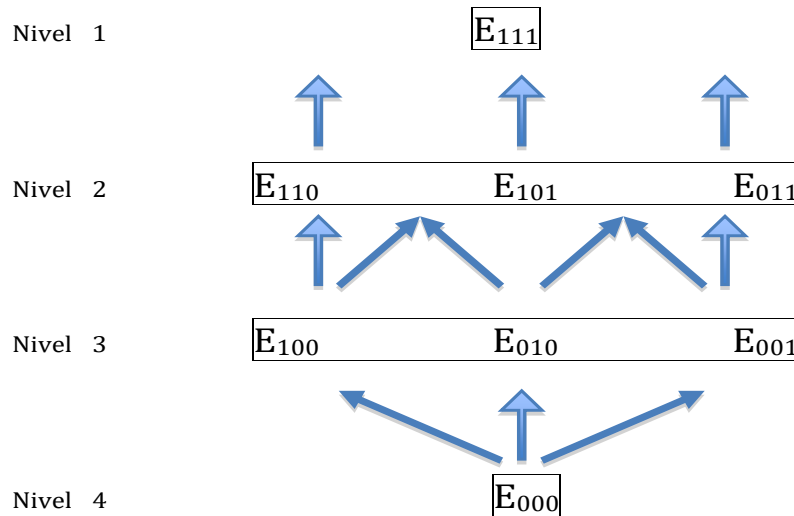


Fig. 13: Organización de los puntos estacionarios en el atractor global por niveles de Energía en el caso de máxima biodiversidad. El nivel superior muestra la mínima energía (dada por la función de Lyapunov), atrayendo a cada solución estrictamente positiva. Las flechas muestran la dirección hacia adelante de la dinámica. El segundo nivel es alcanzado si E_{111} no existe y si algún E_{110} , E_{101} o E_{011} existe. El tercer nivel sólo se alcanza si algún equilibrio de los niveles superiores no están presentes. $E_{000} = (0, 0, 0)$ es asintóticamente globalmente estable sólo si ningún punto estacionario de niveles superiores existen.

La siguiente figura muestra la arquitectura del atractor en relación al punto estacionario globalmente estable, lo que, a su vez, gracias al estudio del (LCP) y los conos asociados, sabemos depende de los valores de los parámetros en (3.0.1).

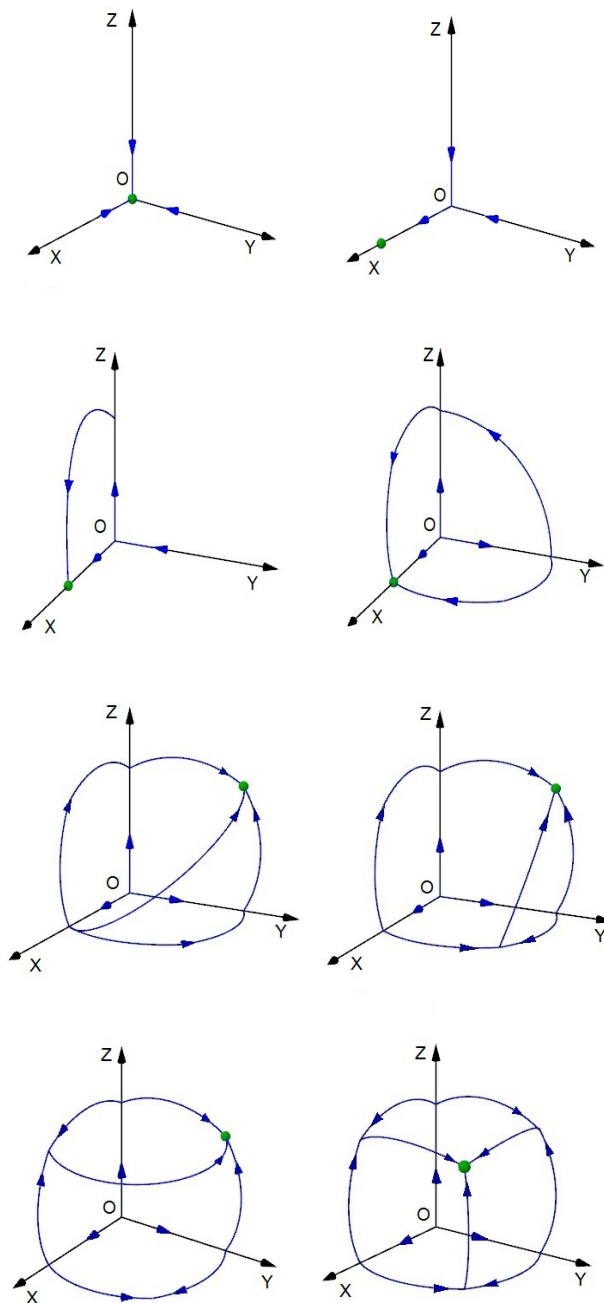


Fig. 14: Las ocho posible redes complejas atrayentes para (3.0.1). Cada red muestra un punto estacionario distinto que es globalmente estable, el cual determina la existencia y estabilidad de los demás puntos. Observemos que estas redes corresponden a una misma red fenomenológica formada por tres nodos.

3.6 Interpretación biológica: Fenómenos 1 y 2

En las siguientes secciones discutimos los Fenómenos 1 y 2 descritos en la introducción del Capítulo. En particular, queremos dar evidencia matemática a dos hechos importantes:

- a) Fenómeno 1: Aumento de la biodiversidad como fruto de la presencia de relaciones mutualistas.

- b) Fenómeno 2: Las especies generalistas aumentan la biodiversidad, incluso en el caso en que su dinámica les conduzca a la extinción.

Estudiamos las regiones en el plano (α_1, α_2) dependientes del parámetro α_3 . Algunas simulaciones complementarán nuestros resultados.

3.6.1 Fenómeno 1. Caso $\alpha_3 > 0$: incremento de la biodiversidad

Asumimos que $\gamma_1\gamma_2 < \beta$, pero quisiéramos señalar que resultados similares pueden ser obtenidos en el caso $\gamma_1\gamma_2 \geq \beta$. En el caso $\alpha_3 > 0$, la biodiversidad es enriquecida, en el sentido que existen regiones en (3.0.2) para las cuales una o ambas especies van a la extinción, pero la presencia de u_3 en (3.0.1) hace que las especies permanezcan (coexistan).

Nota 3.6.1. Si $\alpha_3 > 0$, y usando el Lema 3.1.2, concluimos que u_3 no puede extinguirse.

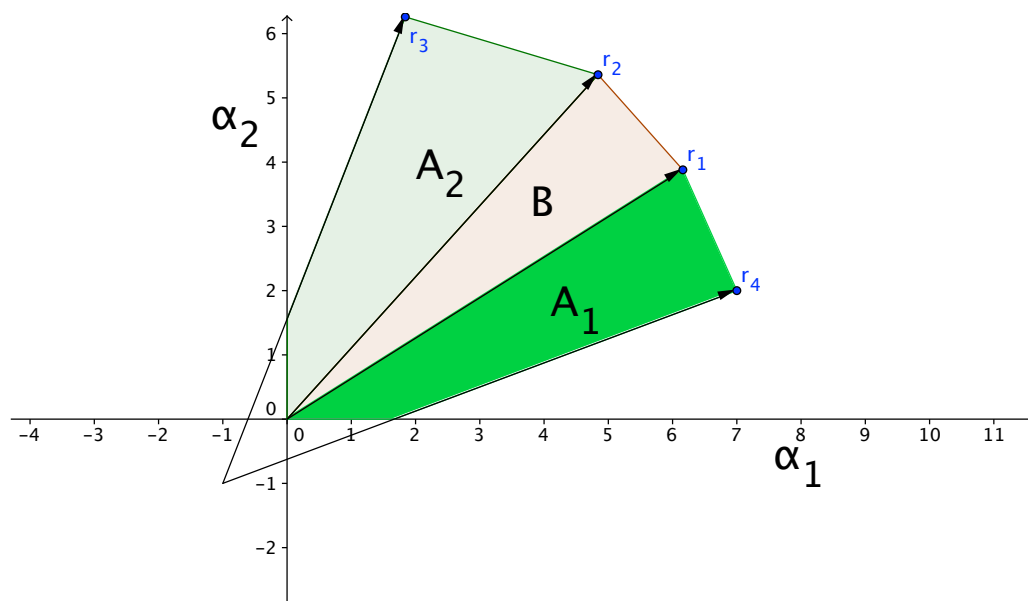


Fig. 15: Regiones en el primer cuadrante de coexistencia de las tres especies. El Fenómeno 1 se verifica en los pares (α_1, α_2) de las regiones A_1 y A_2 . En la región B la coexistencia de u_1, u_2 se mantiene después de aparecer u_3 .

En la Figura 15 se han dibujado las rectas r_1, r_2, r_3 y r_4 , para valores $\gamma_1, \gamma_2, \beta, \beta_0$ que satisfacen (H) y $\alpha_3 > 0$. Se observan los siguientes comportamientos para los sistemas (3.0.1) y (3.0.2):

1. $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_1$ implica que las soluciones de (3.0.2) van hacia E_{10} y las soluciones de (3.0.1) hacia E_{111} .
2. $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ implica que las soluciones de (3.0.2) van hacia E_{01} y las soluciones de (3.0.1) hacia E_{111} .
3. $(\alpha_1, \alpha_2) \in B$ implica que las soluciones de (3.0.2) van hacia E_{11} y las soluciones de (3.0.1) hacia E_{111} .

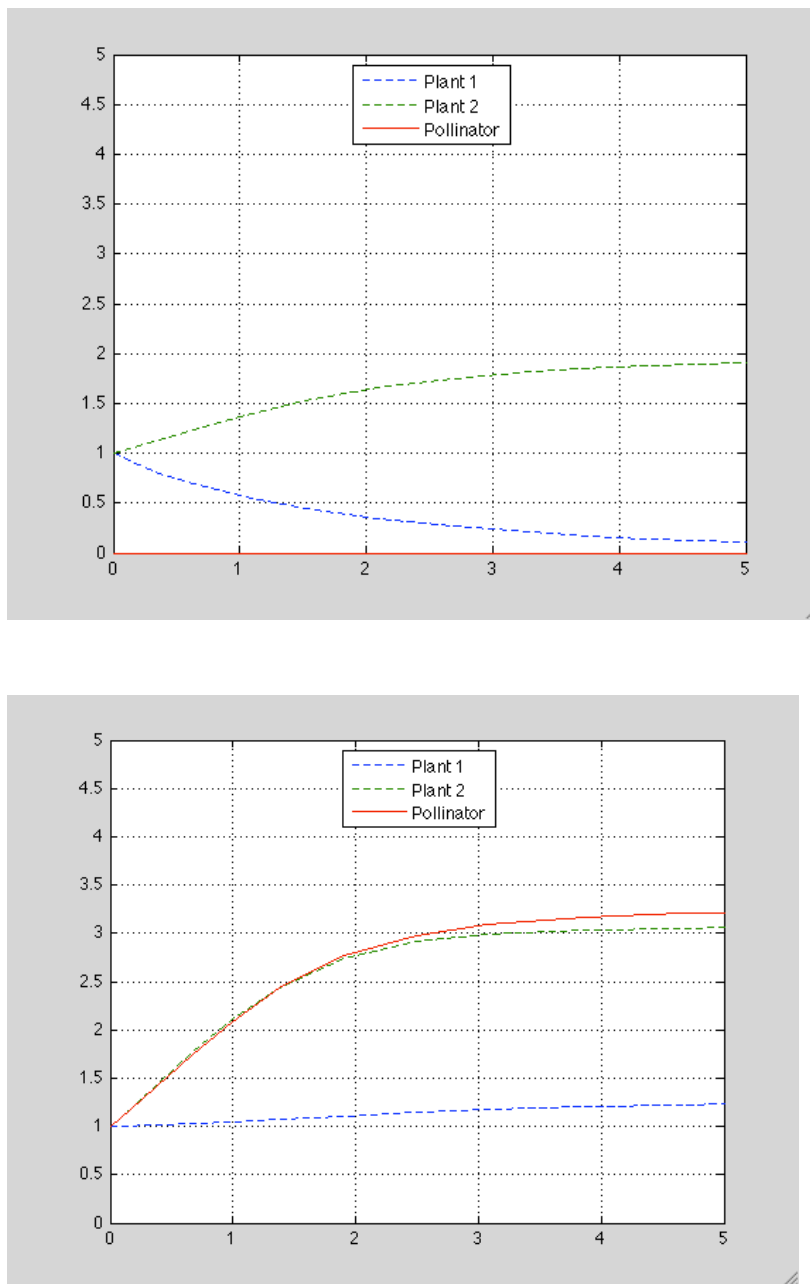


Fig. 16: Fenómeno 1 se verifica en los pares (α_1, α_2) de la región A_2 , $\alpha_3 > 0$. $\beta_0 = 2/3$, $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$, $\gamma_1 = \gamma_2 = 1/2$, $\alpha_3 = 1$, $\alpha_2 = 2$, $\alpha_1 = 1$; datos iniciales $(1, 1)$ y $(1, 1, 1)$, respectivamente. La presencia de la especie u_3 hace a u_1 sobrevivir.

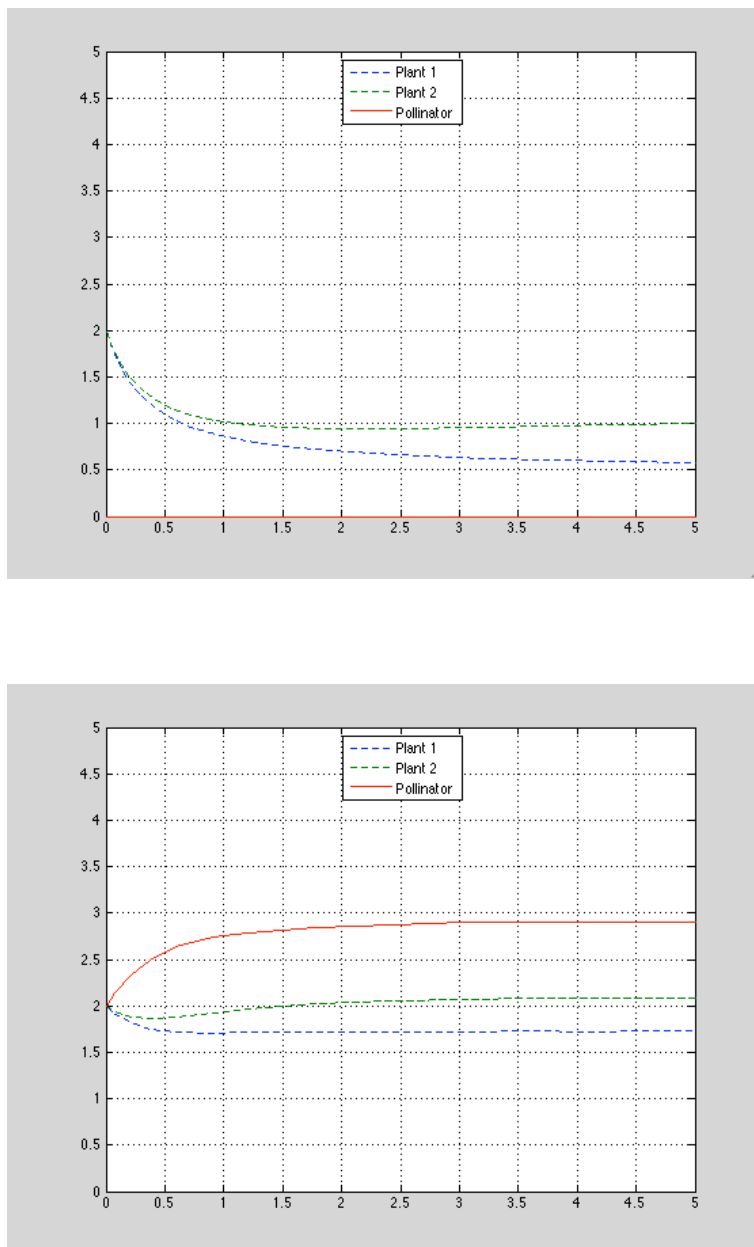


Fig. 17: Simulaciones numéricas para la región **B**, $\alpha_3 > 0$. $\beta_0 = 2/3, \beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9, \gamma_1 = \gamma_2 = 0.5, \alpha_3 = 1, \alpha_2 = 1.4, \alpha_1 = 1$; datos iniciales (2, 2) y (2, 2, 2), respectivamente. La coexistencia de u_1, u_2 se mantiene y crece después de que aparezca la especie u_3 .

En las Figuras 16 y 17 tenemos representado el comportamiento de las soluciones cuando $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ y $(\alpha_1, \alpha_2) \in B$, respectivamente. En ambas figuras, tenemos representadas las soluciones de (3.0.2) y de (3.0.1), respectivamente.

3.6.2 Fenómenos 1 y 2. Caso $\alpha_3 < 0$: biodiversidad y vulnerabilidad de especies cooperantes

En [107, 19] se muestra cómo los vínculos de cooperación en una red reducen la competencia. En particular, se reduce la tasa de la competencia entre dos especies si tienen un enlace cooperativo común con otra especie. Este hecho da lugar a una modificación del modelo general (1.1.1). Matemáticamente, es una posible explicación para que el *Fenómeno 2* se cumpla de forma genérica. A continuación damos una razón de este hecho para nuestro modelo tridimensional dado en (3.0.1). En efecto, comparemos el comportamiento cualitativo del sistema (3.0.1), y

$$\begin{cases} u'_1 = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta_0 u_2) \\ u'_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta_0 u_1) \end{cases} \quad (3.6.24)$$

con $\beta_0 > \beta$.

Primero, mostramos que en el sistema original (3.0.1) no se puede incrementar la biodiversidad si $u_3 \rightarrow 0$. Básicamente, probamos que cuando $u_3 \rightarrow 0$ el sistema con tres especies se comporta como el de dos especies, anulando la componente u_3 .

Lema 3.6.2. *Supongamos que $u_3 \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$.*

1. Si $\alpha_1, \alpha_2 < 0$, entonces la solución E_0 es globalmente estable.
2. Si $\alpha_1 > 0$ y $\alpha_2 < \beta\alpha_1$, entonces la solución E_{100} es globalmente estable.
3. Si $\alpha_2 > 0$ y $\alpha_1 < \beta\alpha_2$, entonces la solución E_{010} es globalmente estable.
4. Si $\alpha_1 > \beta\alpha_2$ y $\alpha_2 > \beta\alpha_1$, entonces la solución E_{110} es globalmente estable.

Demostración: Suponemos que $u_3 \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$, entonces

$$u_3 \leq \varepsilon, \quad \text{para } t \geq t_0.$$

Entonces,

$$u'_1 \leq u_1(\alpha_1 + \gamma_1\varepsilon - u_1 - \beta u_2), \quad u'_2 \geq u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1)$$

y entonces el par $(\underline{u}, \underline{v}) = (u_1, 0)$, $(\bar{u}, \bar{v}) = (M, u_2)$, para $M > 0$ grande, es un par de sub-super solución del sistema

$$\begin{cases} u'_1 = u_1(\alpha_1 + \gamma_1\varepsilon - u_1 - \beta u_2) \\ u'_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1), \end{cases}$$

En efecto, es claro que

$$\underline{u}' \leq \underline{u}(\alpha_1 + \gamma_1\varepsilon - \underline{u} - \beta\bar{v}),$$

y, como $\underline{v} = 0$, es evidente que

$$\underline{v}' \leq \underline{v}(\alpha_2 - \underline{v} - \beta \bar{u}).$$

Por otro lado,

$$\bar{v}' \geq \bar{v}(\alpha_2 - \bar{v} - \beta \underline{u}).$$

Finalmente, tomando M grande tal que

$$0 \geq \alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon - M - \beta \underline{v},$$

entonces

$$\bar{u}' \geq \bar{u}(\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon - \bar{u} - \beta \underline{v}).$$

Si notamos por $(U_{\lambda, \mu}, V_{\lambda, \mu})$ la solución de (3.6.24) con $\beta_0 = \beta$, usando el Teorema 1.2.10 hemos demostrado que

$$u_1 \leq U_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2}, \quad V_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2} \leq u_2 \quad \text{para } t \text{ grande.}$$

Por otro lado,

$$u_1' \geq u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2), \quad u_2' \leq u_2(\alpha_2 + \gamma_1 \varepsilon - u_2 - \beta u_1)$$

y entonces el par $(\underline{u}, \underline{v}) = (0, u_2)$, $(\bar{u}, \bar{v}) = (u_1, M)$, para $M > 0$ grande, es un par de sub-super solución del sistema

$$\begin{cases} u_1' = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2), \\ u_2' = u_2(\alpha_2 + \gamma_1 \varepsilon - u_2 - \beta u_1). \end{cases}$$

Concluimos entonces que

$$U_{\alpha_1, \alpha_2 + \gamma_1 \varepsilon} \leq u_1 \leq U_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2}, \quad V_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2} \leq u_2 \leq V_{\alpha_1, \alpha_2 + \gamma_1 \varepsilon}.$$

Aplicando el Lema 3.2.1 se concluye el resultado. \square

Ahora se muestra que en el caso $\alpha_3 < 0$ es también favorecida, en el sentido del Fenómeno 1. Primeramente, en la Figura 18 se muestra la zona A para la cual E_{111} existe (se recuerda que la existencia de E_{111} implica estabilidad global).

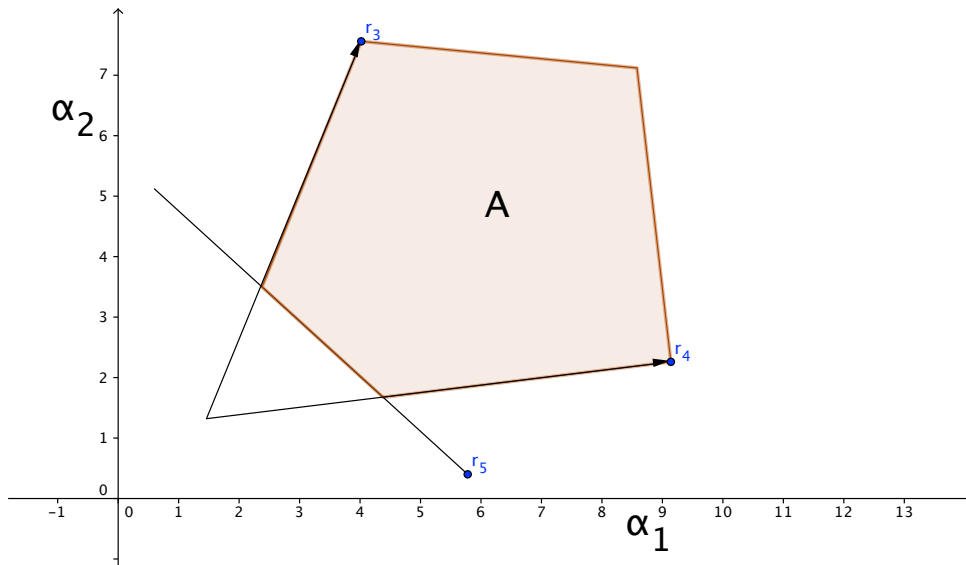


Fig. 18: Región A de existencia del equilibrio E_{111} . La existencia de E_{111} implica que el punto es localmente estable y el resto de equilibrios son inestables. Además, en la región A las tres especies coexisten.

Caso $\alpha_3 < 0$: el Fenómeno 1 generalmente se cumple

Si fijamos valores para $\gamma_1, \gamma_2, \beta, \beta_0$ que satisfagan (H), $\alpha_3 < 0$ se obtiene la siguiente simulación presentada en la Figura 19:

1. $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_1$ para el cual las soluciones de (3.6.24) van a E_{10} y las soluciones de (3.0.1) a E_{111} .
2. $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ para el cual las soluciones de (3.6.24) van a E_{01} y las soluciones de (3.0.1) a E_{111} .
3. $(\alpha_1, \alpha_2) \in B$ para el cual las soluciones de (3.6.24) van a E_{11} y las soluciones de (3.0.1) a E_{111} .

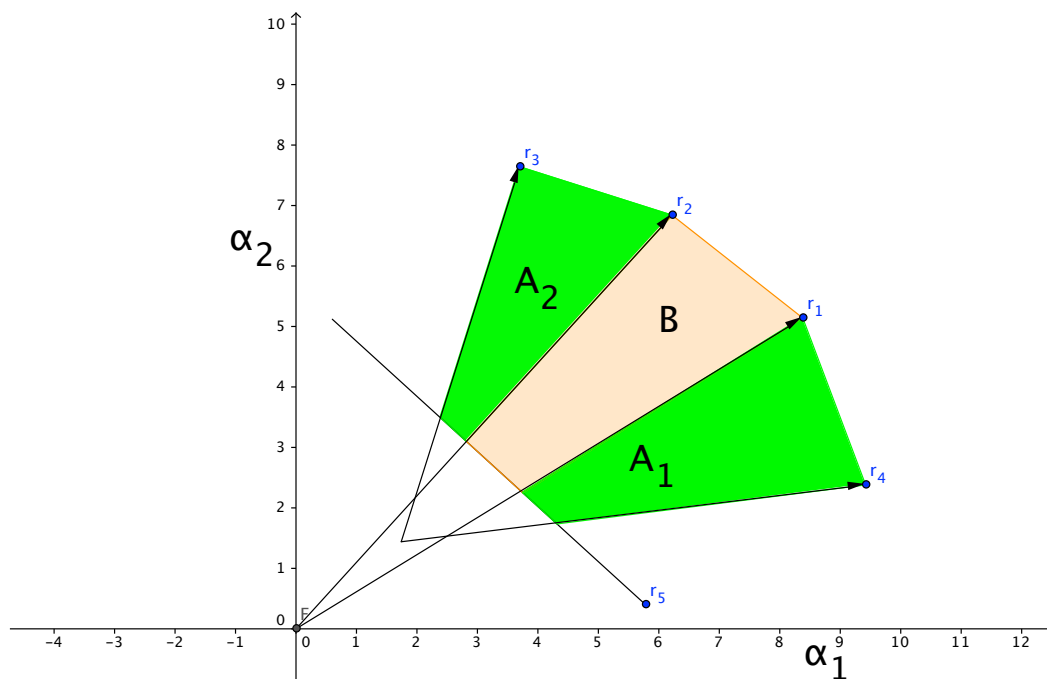


Fig. 19: Regiones A_1 y A_2 , por encima de r_5 , en las cuales se verifica el Fenómeno 1 para $\alpha_3 < 0$.

En la Figura 20 hemos representado las soluciones de (3.6.24) y (3.0.1), respectivamente, cuando $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ y $\alpha_3 < 0$.

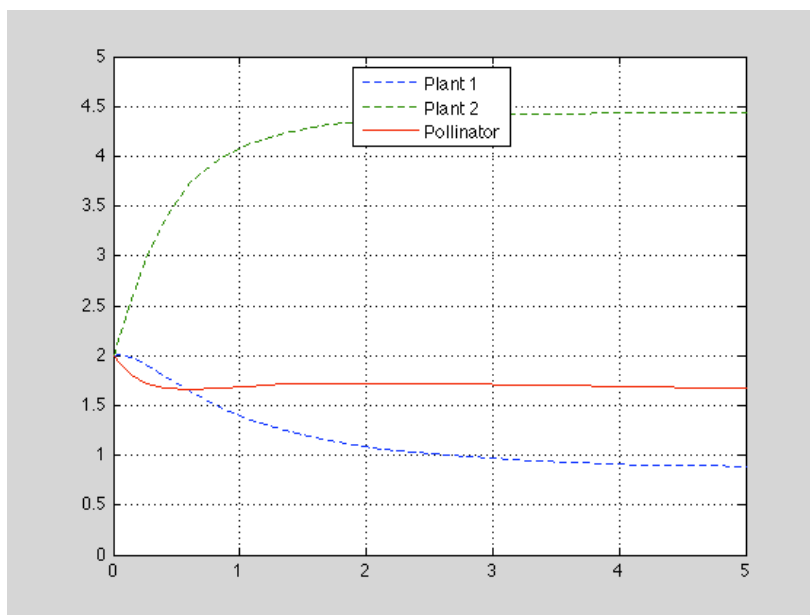
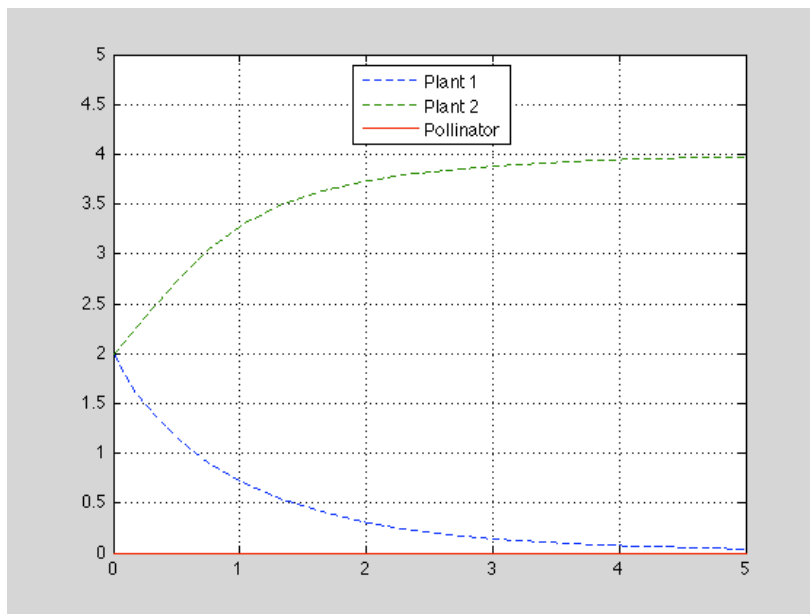


Fig. 20: Fenómeno 1 se verifica para los pares (α_1, α_2) de la región A_2 , $\alpha_3 < 0$. $\beta_0 = 2/3$, $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$, $\gamma_1 = \gamma_2 = 0.5$, $\alpha_3 = -1$, $\alpha_2 = 4$, $\alpha_1 = 2$; datos iniciales $(2, 2)$ y $(2, 2, 2)$, respectivamente. La presencia de u_3 hace a u_1 sobrevivir.

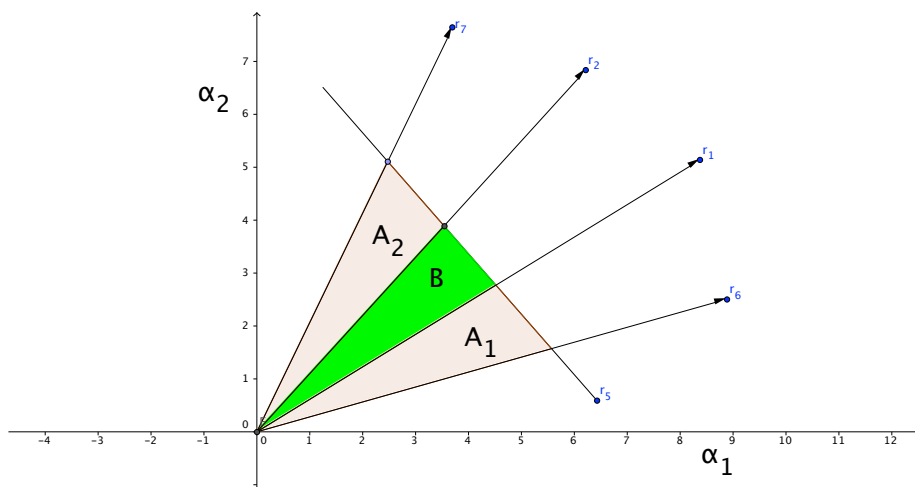


Fig. 21: Regiones A_1 y A_2 , por debajo de r_5 , en las cuales se verifica el Fenómeno 2 para $\alpha_3 < 0$. En la Región B las dos especies u_1 y u_2 se mantienen después de la aparición de u_3 , que se extingue.

Caso $\alpha_3 < 0$: el Fenómeno 2 también se cumple

En la Figura 21 mostramos las zonas para la vulnerabilidad de u_3 . Se muestran las zonas en las cuales algunas de las especies del sistema (3.6.24) van a la extinción, pero coexisten en el sistema (3.0.1) después de aparecer u_3 , incluso cuando u_3 es empujado a la extinción.

Simulaciones de las zonas presentadas en la Figura 21 producen los siguientes efectos (ver Figura 22):

1. $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_1$ para el cual las soluciones de (3.6.24) van a E_{10} y las soluciones de (3.0.1) a E_{110} .
2. $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ para el cual las soluciones de (3.6.24) van a E_{01} y las soluciones de (3.0.1) a E_{110} .
3. $(\alpha_1, \alpha_2) \in B$ para el cual las soluciones de (3.6.24) van a E_{11} y las soluciones de (3.0.1) a E_{110} .

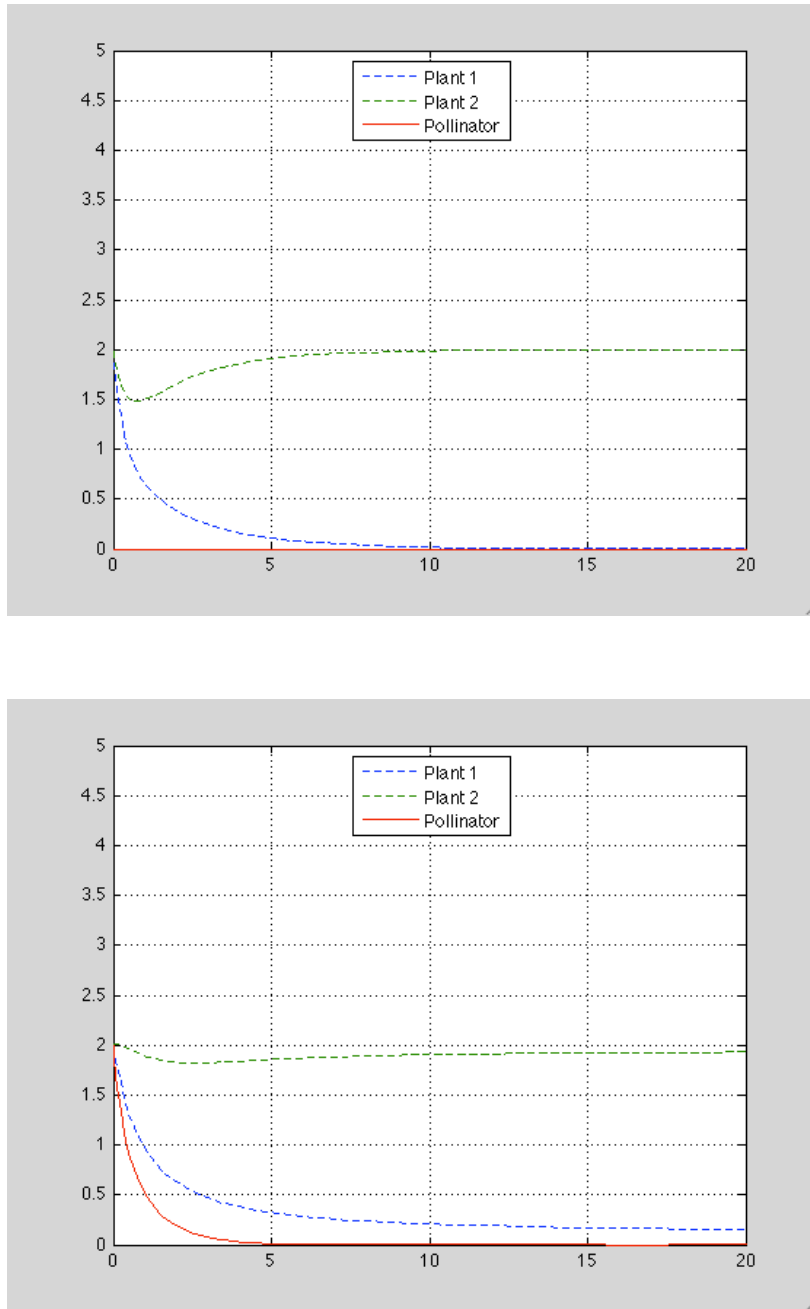


Fig. 22: El Fenómeno 2 se verifica para los pares (α_1, α_2) de la región A_2 , $\alpha_3 < 0$. $\beta_0 = 2/3$, $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$, $\gamma_1 = \gamma_2 = 0.5$, $\alpha_3 = -2$, $\alpha_2 = 2$, $\alpha_1 = 1$; datos iniciales $(2, 2)$ y $(2, 2, 2)$, respectivamente. La presencia de u_3 hace a u_1 sobrevivir, aunque u_3 se vaya a la extinción.

Laboratorio virtual de redes mutualistas

Uno de los objetivos planteados al inicio de este trabajo fue la elaboración de programas computacionales que, por un lado, muestren numéricamente los resultados obtenidos en la parte teórica, y, por otro, nos permitan aplicar esos resultados en redes reales, simulando grandes sistemas de ecuaciones diferenciales asociados al modelo de Lotka-Volterra. Se inició con la solución de pequeños sistemas de ecuaciones diferenciales y poco a poco fuimos elaborando e incluyendo una serie de opciones que nos ayudaron a entender mejor el problema y generar nuevas formas de plantearlo. Las bondades que en un principio brindó el programa MATLAB para la resolución de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, como es nuestro caso, se vio aún más evidente cuando se pudo implementar en un ambiente computacional amigable una aplicación con estas características.

Todo este proceso nos ha conducido a desarrollar un **Laboratorio Virtual de Redes Mutualistas**, el cual, de manera sencilla, nos permite crear distintos escenarios para redes mutualistas en los cuales podemos realizar **experimentos** para comprobar cómo los resultados teóricos son numéricamente verificables, además de permitirnos explorar nuevas formas de abordar y entender el problema.

4.1 Descripción General

El programa fue desarrollado en MATLAB R2013a, herramienta de software matemático que ofrece un entorno de desarrollo integrado con un lenguaje de programación propio. Su ambiente gráfico o GUIDE (Graphical User Interface Development Environment) permite realizar interfaces gráficos de usuario, GUI, las cuales posibilitan un control sencillo y amigable de las aplicaciones desarrolladas sin necesidad de escribir comandos para ejecutarlas. Por lo general, la GUI incluye controles tales como menús, barras de herramientas, botones y controles deslizantes, entre otros, algunos de los cuales hemos usado para desarrollar la aplicación (ver [119]).

Al usar GUIDE, se obtienen dos tipos de archivos:

- 1.- archivos .fig, que contienen la descripción de los componentes que contiene el interface, en el caso de MATLAB son las pantallas.
- 2.- archivos .m, que contienen los conjuntos de comandos o funciones a ejecutar.

En el desarrollo de esta aplicación se han generado casi treinta pantallas con sus correspondientes archivos .fig y .m, y más de 35 funciones con miles de líneas de código. En el siguiente cuadro se mencionan algunas de ellas.

Nombre	Descripción
principal.fig	Ingreso de parámetros
ajuste.fig	Ajuste de los parámetros δ , β , γ y α
lab_exp.fig	Experimentos - opciones, disponibles en el simulador.
simular.fig	Presenta la red o grafo final y las especies que sobreviven.
tetraedro_3D	Para 2 plantas y 1 animal se visualiza el cono generado.
punto_equilibrio.fig	Se calculan los puntos de equilibrio sin usar LCP.
atractor_medio.fig	Se visualizan el punto de equilibrio global y algunas trayectorias.
edo.fig	Solución del sistema usando ODE45 de MATLAB.
expe_1.fig	Barrido de las redes creadas para valores de parámetros fijos.

Librerías

Otra de las ventajas que presenta el uso de herramientas como MATLAB es que tenemos a disposición varias librerías o apps, que han sido desarrolladas por usuarios de MATLAB, grupos de investigación de universidades o centros de investigación, y que son puestas a disposición permitiendo que las aplicaciones se desarrollen en menor tiempo.

En el caso de nuestro laboratorio se utilizaron dos librerías. Para el cálculo del anidamiento o encajamiento de una red (nestedness) se utilizó la librería BiMat, para

el análisis del anidamiento en redes ecológicas bipartitas (ver [120]). Una característica de esta librería es que con la aplicación `NODF.m` se calcula el valor de anidamiento de una matriz de acuerdo a lo propuesto en [4], que es la medida de anidamiento también referenciada en otros trabajos (por ejemplo, [89]). La medida de anidamiento *NODF* (Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill) normalizada para el tamaño de la matriz, nos permite comparar matrices de diferentes tamaños. El rango de anidamiento está entre 0 y 1, $0 \leq NODF \leq 1$, donde 0 indica una matriz de bloques (es decir, perfectamente modular, identidad, o tipo tablero de ajedrez) y 1 corresponde a una estructura perfectamente anidada (ver Figura 1, modificada de [120]).



Fig. 1: Medida de anidamiento (NODF). En el eje vertical están las diferentes plantas y en el horizontal los animales. Cuando un animal y una planta cooperan se representa con un cuadrado azul, cuando no hay relación entre ellos, se deja en blanco.

NODF recorre las filas mediante la asignación de un valor M_{ij}^{filas} para cada par de filas i, j en la matriz de interacción:

$$M_{ij}^{filas} = \begin{cases} 0 & \text{si } k_i \leq k_j \\ \frac{n_{ij}}{\min(k_i, k_j)} & \text{si } k_i > k_j \end{cases},$$

donde k_i es el número de 1s en la fila i , k_j es el número de 1s en la fila j , y n_{ij} es el número de interacciones compartidas entre las filas i y j (parejas superpuestas). Un término similar, $M_{ij}^{colum.}$, se define para calcular la contribución de las columnas. El anidamiento total es la suma de las contribuciones de las filas y columnas:

$$N_{NODF} = \frac{\sum_{ij} M_{ij}^{filas} + \sum_{ij} M_{ij}^{colum.}}{m(m-1)/2 + n(n-1)/2},$$

donde m y n representan el número de filas y columnas, respectivamente.

Por otro lado, para el Problema de Complementariedad Lineal se usó la librería `LCPSolve.m` (Copyright (c) 2013 Andreas Almqvist, Andrew Spencer and Peter Wall),

que implementa el algoritmo de pivoteo para resolver el problema LCP (ver [36, 80]). Si bien en un inicio desarrollamos nuestra propia versión de estas librerías, decidimos usar las antes mencionadas por razones de aceptación y uso de los usuarios de MATLAB.

4.2 El modelo implementado

El modelo implementado en el programa está dado por el sistema mutualista (L-V) (1.4.21), donde hemos incluido dos nuevos parámetros: la *compensación mutualista* y la *afectación a la competencia*. La primera mide la modulación del intercambio mutualista entre generalistas y especialistas. Ello supone introducir un umbral en la intensidad de cooperación de cada especie, el cual viene modelado por el número de conexiones que posee. Por otro lado, la segunda considera que la competencia disminuye para cada par de especies que tengan cooperadores comunes.

Compensación mutualista

Consistente con las observaciones de campo, en Saavedra et al. [95] se introduce explícitamente la compensación entre la intensidad mutualista y el grado de las especies, o número de conexiones de la especie, el cual modula el intercambio mutualista entre generalistas y especialistas. Se considera entonces que:

$$\gamma_{p_{ij}} = \gamma_p \frac{y_{ij}}{k_{p_i}}, \quad \gamma_{a_{ij}} = \gamma_a \frac{y_{ij}}{k_{a_i}}, \quad (4.2.1)$$

donde γ_p y γ_a representan el nivel basal de la intensidad de mutualismo para las plantas y los animales, respectivamente, k_{p_i} y k_{a_i} es el grado de la especie i , planta o animal, y $y_{ij} = 1$ si las especies i y j interactúan y 0 si no lo hacen. El parámetro δ_γ modula el intercambio mutualista entre las especies. Cuanto mayor sea el intercambio, mayor será la fuerza percibida por los especialistas [95].

Afectación a la competencia

Otra de las consideraciones realizadas, sugeridas en [107], es la afectación que puede sufrir la tasa de competencia β en cada uno de los grupos. En concreto, se indica como efecto indirecto que la competencia disminuye para cada par de especies que tenga un cooperador común. Así, en el programa se implementó una opción con la relación

$$\beta_{p_{ij}} = \beta_p \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}}, \quad \beta_{a_{ij}} = \beta_a \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}}, \quad (4.2.2)$$

donde l_{ij} es el número de especies comunes con las que está asociada cada especie, por lo que $l_{ij} = l_{ji}$.

Si $\delta_\beta = 0$, se considera $\beta_{p_{ij}} = \beta_p$ y $\beta_{a_{ij}} = \beta_a$. A diferencia de la compensación mutualista, en la cual se divide el valor del mutualismo por el grado de cada especie con exponente δ_γ , para la afectación a la competencia, dividimos para 1 más el número de especies comunes con exponente δ_β . La razón de sumar 1 es que existen redes en las que algunas especies no tienen especies comunes con otras especies. Así evitamos la división por 0. De todas maneras, cualquier otra relación puede ser implementada con relativa facilidad en el sistema.

Los parámetros δ_γ y δ_β modulan el intercambio mutualista y la afectación a la competencia, respectivamente.

En resumen, el sistema con el que se trabaja en este laboratorio virtual está descrito por las siguientes $(P + A)$ ecuaciones diferenciales ordinarias,

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} u_j + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} v_k \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dv_i}{dt} = v_i \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} v_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} u_k \right) & i = 1, \dots, A \\ u_i(0) = u_{i0} & i = 1, \dots, P, \\ v_i(0) = v_{i0} & i = 1, \dots, A, \end{cases} \quad (4.2.3)$$

con $\alpha_{p_i}, \alpha_{a_i} \in \mathbb{R}$, $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} > 0$, $\gamma_{p_{ik}}, \gamma_{a_{ik}} \geq 0$, $\beta_{p_{ii}} = \beta_{a_{jj}} = 1$, para $i = 1, \dots, P$; $j = 1, \dots, A$,

$$\gamma_{p_{ij}} = \gamma_p \frac{y_{ij}}{k_{p_i}^{\delta_\gamma}}, \quad \gamma_{a_{ij}} = \gamma_a \frac{y_{ij}}{k_{a_i}^{\delta_\gamma}}, \quad \beta_{p_{ij}} = \beta_p \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}}, \quad \beta_{a_{ij}} = \beta_a \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}}. \quad (4.2.4)$$

Los parámetros γ_p y γ_a son positivos, k_{p_i} y k_{a_i} el grado de la especie i , es decir, el número de conexiones con la otra parte del grafo bipartito, l_{ij} es el número de especies comunes a las especies i y j con las que está asociada cada especie, $y_{ij} = 1$ si las especies i y j interactúan y 0 si no lo hacen. Finalmente, suponemos que $u_{i0}, v_{j0} > 0$, $i = 1, \dots, P$; $j = 1, \dots, A$.

Necesitamos ahora una condición suficiente que nos asegure que la matriz de adyacencia de este sistema sea de S_w , y, por tanto, podamos conocer con exactitud su comportamiento. Escribimos a continuación la condición para que el sistema sea de Tipo II, para lo que reescribimos el Teorema 1.5.30 en este caso:

Teorema 4.2.1. *Si la matriz \mathbb{M} , definida como en (1.4.22), con $\gamma_{p_{ij}}$ y $\gamma_{a_{ij}}$ como en (4.2.4), satisface las condiciones:*

$$2 - 2\beta_p \sum_{j \neq i}^P \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}} - \gamma_p \sum_{k=1}^A \frac{y_{ik}}{k_{p_i}^{\delta_\gamma}} > 0, \quad \forall i = 1, \dots, P, \quad (4.2.5)$$

$$2 - 2\beta_a \sum_{j \neq i}^A \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}} - \gamma_a \sum_{k=1}^P \frac{y_{ik}}{k_{a_i}^{\delta_\gamma}} > 0, \quad \forall i = 1, \dots, A, \quad (4.2.6)$$

$$\sup_{i=1, \dots, A} \frac{\gamma_p \sum_{k=1}^P \frac{y_{ki}}{k_{p_k}^{\delta_\gamma}}}{\left(2 - 2\beta_a \sum_{j \neq i}^A \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}} - \gamma_a \sum_{k=1}^P \frac{y_{ik}}{k_{a_i}^{\delta_\gamma}} \right)} < \inf_{i=1, \dots, P} \frac{\left(2 - 2\beta_p \sum_{j \neq i}^P \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}} - \gamma_p \sum_{k=1}^A \frac{y_{ik}}{k_{p_i}^{\delta_\gamma}} \right)}{\gamma_a \sum_{k=1}^A \frac{y_{ki}}{k_{a_k}^{\delta_\gamma}}}. \quad (4.2.7)$$

Entonces, la matriz \mathbb{M} es de clase S_w .

Si $\delta_\beta = 0$, se considera $\beta_{p_{ij}} = \beta_p$ y $\beta_{a_{ij}} = \beta_a$. Observemos que para que se satisfagan las condiciones (4.2.5) y (4.2.6) es necesario que

$$\beta_p < \frac{1}{\sum_{j \neq i}^P \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}}}, \quad \beta_a < \frac{1}{\sum_{j \neq i}^A \frac{1}{1 + l_{ij}^{\delta_\beta}}}. \quad (4.2.8)$$

En el caso $\delta_\beta = 0$, los parámetros β_p y β_a cumplen la condición

$$\beta_p < \frac{1}{P-1}, \quad \beta_a < \frac{1}{A-1}. \quad (4.2.9)$$

4.3 Características de la aplicación

El programa está compuesto por varias pantallas, las cuales, en forma de módulos, constan a su vez de varias opciones a las que se accede fácilmente por medio de botones, o activando alguna opción presente en la pantalla. Además, como ya se mencionó, el uso de deslizadores, tablas, textbox, etc., permite interactuar al usuario de manera sencilla.

4.3.1 Primera pantalla (principal.fig): Ingreso de datos

Fig. 2: Pantalla de Ingreso de Datos. Se ingresa o importa el número de plantas y animales y valor del anidamiento que se desea en la red. La matriz de conexión y el grafo correspondiente se visualizan. La población inicial y tasas de crecimiento se pueden fijar para ser usadas en los análisis posteriores.

En la primera pantalla se ingresan los datos generales del modelo. En la ventana **Ingreso de la red de conexiones** podemos introducir los datos de dos formas distintas. Una primera en la que se introducen a voluntad el número de plantas y animales (nodos) que forman la red. Una segunda forma, en la que se importan las matrices de redes reales desde archivos excel (más adelante explicaremos cuáles son estas redes reales que se muestran en un cajón de lista en la parte izquierda de la pantalla). En ambos casos, al escoger la red se muestra en la pantalla tanto el grafo (Red) como la matriz de adyacencia.

Si se ingresó el número de plantas y animales, se visualiza el máximo valor de anidamiento de la red que se puede generar con esos valores. Se puede escoger el valor de anidamiento de la red; por defecto, el valor que se muestra en pantalla es 0.5. Este valor lo podemos cambiar y **generar una red con el valor de anidamiento igual o más próximo al deseado**. Esto es debido a que los valores de anidamiento para una red no son continuos.

Se presenta la tabla de adyacencia que contiene 1 (1s), si existe enlace de la planta i con el animal j , y 0 (0s) si no. Estos valores pueden ser cambiados, actualizándose el grafo que representa la red y el valor de anidamiento de la nueva red también es recalculado, dándonos la visión completa de las conexiones en el grafo.

Se generan también las cotas de los parámetros que se usan en el modelo, los mismos que se ajustan a las condiciones para las matrices **Tipo II** (ver Capítulo 1). Los valores pueden ser cambiados, mostrándose el rango límite en el cual pueden ser generados en cada elección, de manera que garanticemos que las matrices generadas pertenezcan a la clase S_w .

En esta pantalla se pueden ingresar los valores de los parámetros δ_γ y δ_β (llamados Delta G y Delta B), la compensación mutualista y la afectación a la competencia, respectivamente, y los parámetros α , o tasas de crecimiento de las especies. Para estos últimos hay varias formas de ingresar o cambiar sus valores: una es de forma aleatoria, con valores uniformemente distribuidos entre -1 y 1; la segunda es escogiendo los valores de los límites de los valores aleatorios de α , y una tercera forma es ingresar un valor constante para α . Si no se ingresan o cambian los valores que se presenta por defecto el sistema permite cambiarlos en la pantalla siguiente, que es precisamente la pantalla que ajusta los parámetros a los valores que se deseen.

Los datos iniciales de las poblaciones por defecto son 1, aunque también pueden ser cambiados ubicándose en la posición del animal o planta e ingresando el valor que interese.

4.3.2 Opción: Detalles de la Matriz (matrices_detalle.fig)

El botón *Detalles Matriz*, ubicado en la primera pantalla, permite comprobar si la matriz con la que vamos a trabajar es de clase S_w . Para ello se visualiza la matriz de coeficientes (anidamiento) que es generada, así como la matriz W que existe para verificar que la matriz es de clase S_w . Los autovalores de la matriz $WA + A^T W$ se muestran permitiendo verificar que todos son negativos.

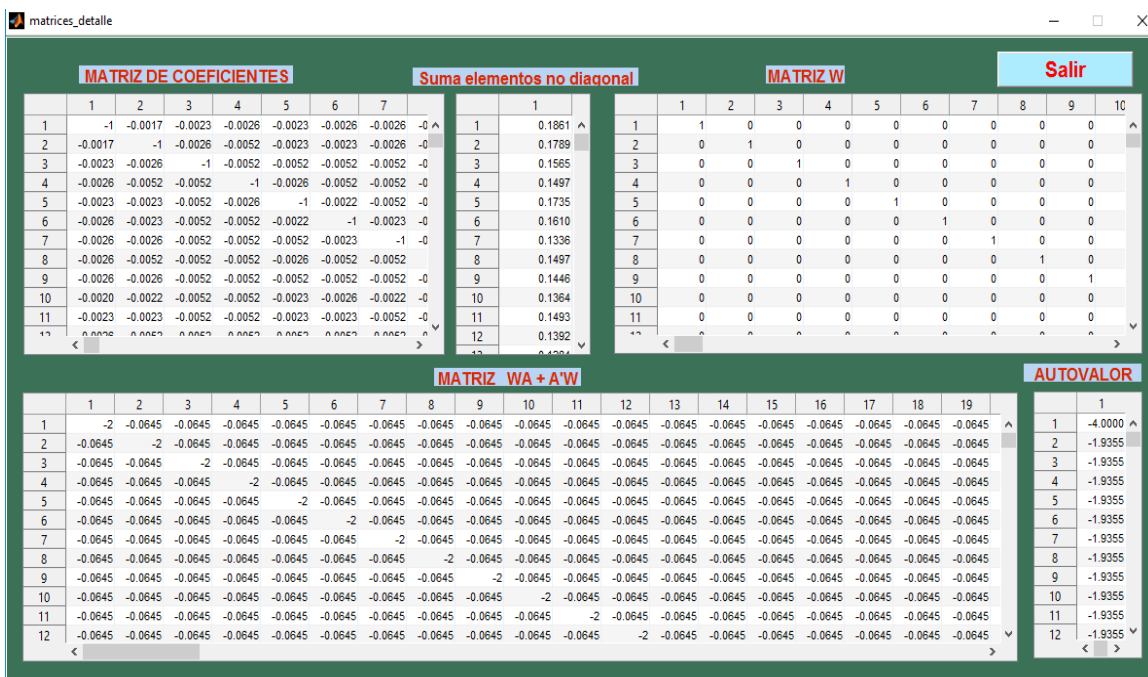


Fig. 3: Detalles de la matriz de coeficientes (clase S_w). Se visualiza la matriz de coeficientes de la red y el detalle de la pertenencia a la clase de matrices S_w . Se puede verificar si todos los autovalores o valores propios son negativos.

4.3.3 Opción: Laboratorio de redes (ajuste.fig)

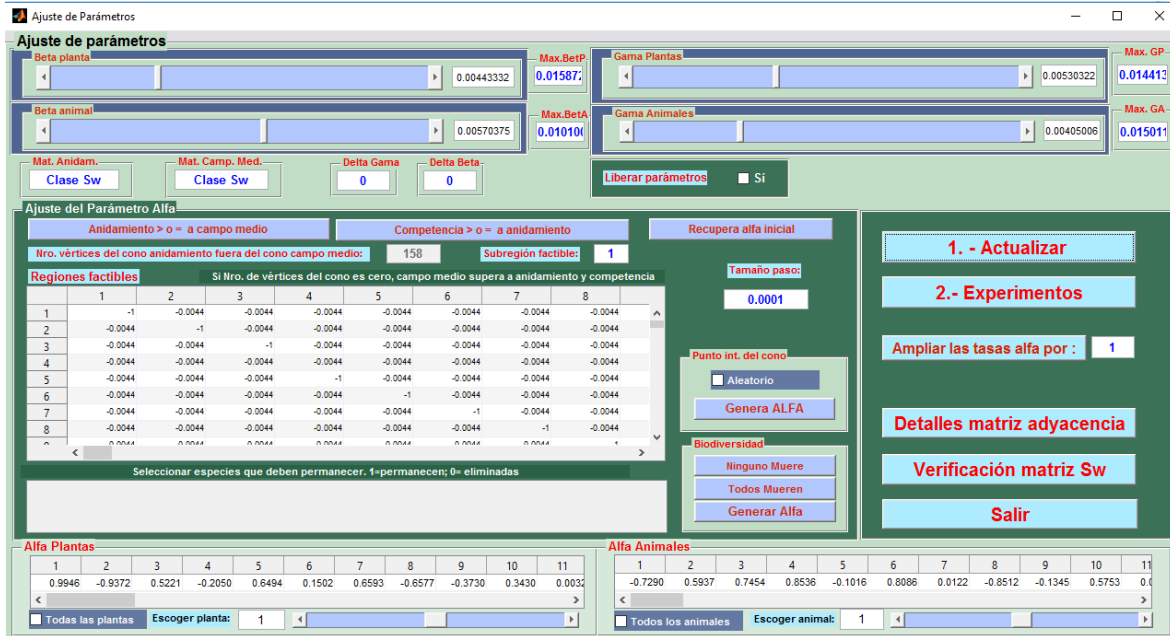


Fig. 4: Pantalla de Ajuste de Parámetros. Pantalla en la cual se ingresa el grupo de parámetros de la red. Se dispone de distintas opciones para la elección de las tasas de crecimiento de las especies, que permiten, por ejemplo, que anidamiento supere a campo medio.

Por medio del botón *Laboratorio Redes* accedemos a la opción: **Ajuste de Parámetros**. Se visualizan los parámetros escogidos que se utilizarán en todas las opciones del programa. Si los valores de los parámetros no generan una matriz de clase S_w se indica en el cuadro *Tipo de matriz*.

En esta pantalla, usando deslizadores, se cambian o ajustan los parámetros $\beta_p, \beta_a, \gamma_p$ y γ_a , dentro de los límites en que han sido generados. En un recuadro se puede activar la opción de liberar los parámetros permitiendo que los límites de los parámetros sean superados. Obviamente, cuando esta opción está activa, las matrices generadas por lo general no serán de clase S_w .

Además, gracias a nuestra aproximación por *LCP* de los puntos de equilibrio o puntos saturados, podemos cambiar el parámetro α , la tasa de crecimiento de las especies, para que ocurran distintas situaciones:

- 1.- Que la solución u del sistema pertenezca a una subregión factible donde la biodiversidad en el modelo de anidamiento supera al modelo de campo medio. En este

caso, la subregión factible (para el vector α) es la región que se forma cuando un vértice del cono de anidamiento no está en el interior del cono de campo medio.

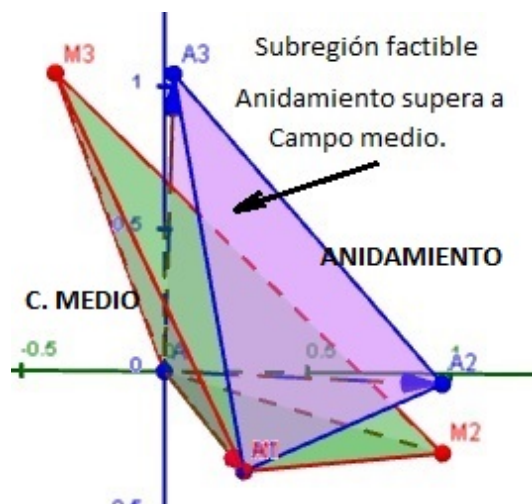


Fig. 5: Subregión factible. Si el vector de tasas de crecimiento de las especies pertenece a esta región, anidamiento supera a campo medio.

- 2.- Que la solución u del sistema pertenezca a una subregión factible donde la biodiversidad del modelo de competencia supere al modelo de anidamiento. La región factible en este caso, es la región formada por los vértices del cono de competencia que no están en el cono de anidamiento.
- 3.- Que la solución u del sistema contenga una biodiversidad deseada, es decir, que persistan las especies que deseamos que sobrevivan en el sistema. Así, se puede obtener el punto de equilibrio factible globalmente estable para una red con una arquitectura concreta. La región factible es considerada como uno de sus conos complementarios (ver Capítulo 1).

Esto se consigue mediante los procedimientos que se ejecutan en los botones **Anidamiento** \geq a campo medio o **Competencia** \geq a anidamiento.

Se pueden multiplicar los valores de α por una constante, verificando que el punto de equilibrio también es multiplicado por la constante ingresada. También se dispone de botones que permiten acceder a distintas opciones como visualizar la matriz de adyacencia o verificar los detalles para que la matriz sea de clase S_w .

La opción **Genera Alfa** en el recuadro **Punto int. del cono** lo que hace es escoger un valor de tasas de crecimiento que permita que los sistemas de anidamiento, competencia y campo medio tengan la máxima biodiversidad, diferenciándose únicamente en

los valores de la densidad poblacional alcanzada. Se entiende que la permanencia de todas las especies en la red mutualista es la máxima biodiversidad del sistema.

Con el botón **Actualizar** se recalcula la matriz de coeficientes y con el botón **Experimentos**, accedemos a la pantalla para la ejecución de los diferentes experimentos que se han diseñado.

4.3.4 Opción: Experimentos (lab_exp.fig)

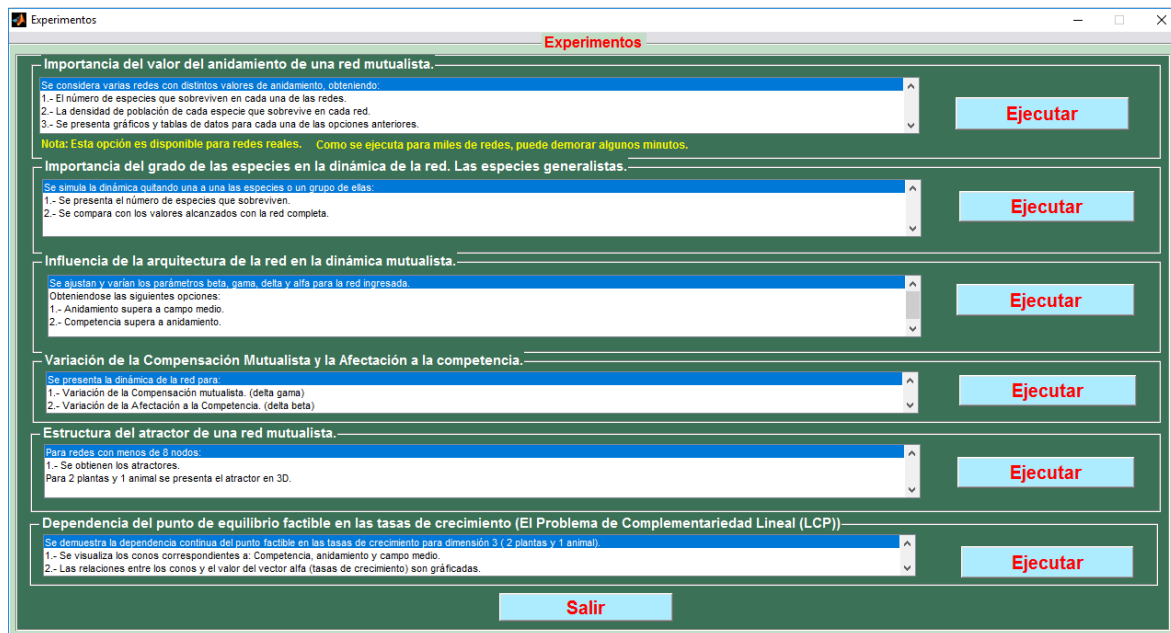


Fig. 6: Pantalla de Experimentos. En esta pantalla se escoge el experimento que se quiere ejecutar para el grupo de parámetros fijados. Cada experimento es escuetamente explicado.

Esta pantalla permite ejecutar los seis experimentos desarrollados, los mismos que son brevemente explicados.

Experimento 1. Importancia del valor del anidamiento de una red mutualista

Para cada una de las 14 redes reales que hemos incluido en el simulador, se han generado cientos e incluso miles de matrices con el mismo número de nodos pero con diferentes valores de anidamiento. Esto nos permite observar varias situaciones, por ejemplo, que para los parámetros que se escogieron en la pantalla anterior, **no es definitiva** la importancia del valor del anidamiento en la dinámica de las redes si es considerado de manera aislada.

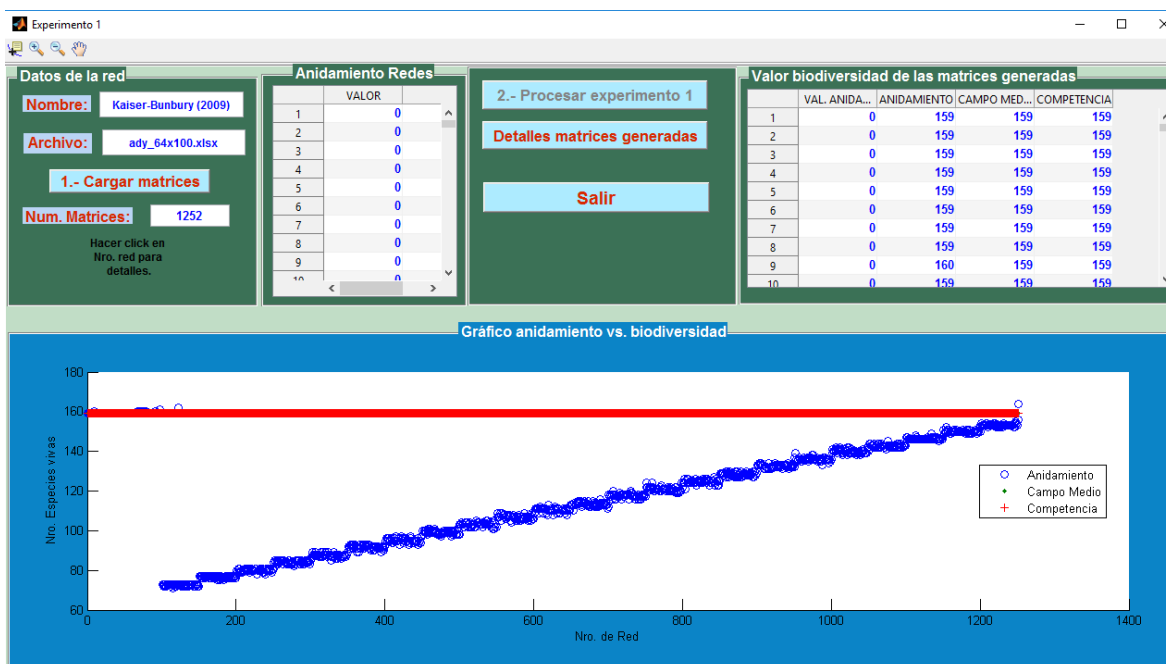


Fig. 7: Experimento 1. Importancia del valor del anidamiento de una red mutualista. Se visualizan el número de redes generadas y el valor de la biodiversidad para cada una de las redes en campo medio, anidamiento y competencia. Además, se presenta el gráfico que relaciona las redes, con distinto valor de anidamiento, y el número de especies que permanecen en la red.

En la pantalla principal de este experimento, se despliega lo siguiente:

- 1) el número de matrices que se han generado;
- 2) la tabla con los valores de anidamiento de cada una de ellas;
- 3) la tabla de los valores de biodiversidad, especies presentes, para cada uno de los modelos asociados a las matrices generadas;
- 4) un gráfico que permite visualizar los resultados.

El botón **Detalles matrices generadas** presenta la pantalla que contiene detalles de los resultados para cada uno de los sistemas asociados a cada una de las matrices generadas que, como ya se mencionó, en casi todos los casos suponen varios cientos de matrices.

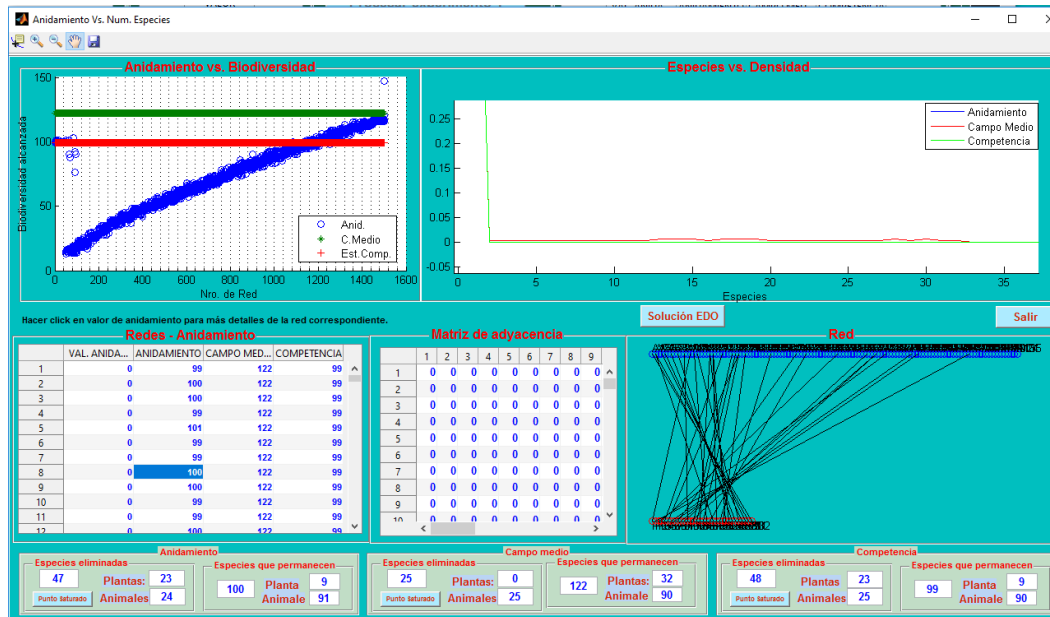


Fig. 8: Detalles Experimento 1. Cada una de las matrices que se generaron pueden ser vistas, además de su grafo, densidad poblacional, matriz de conexiones y el gráfico especie vs. densidad.

En esta pantalla también se puede escoger el botón **Solución EDO** para observar la solución del sistema vía ecuaciones diferenciales ordinarias usando la librería ODE45 de MATLAB.

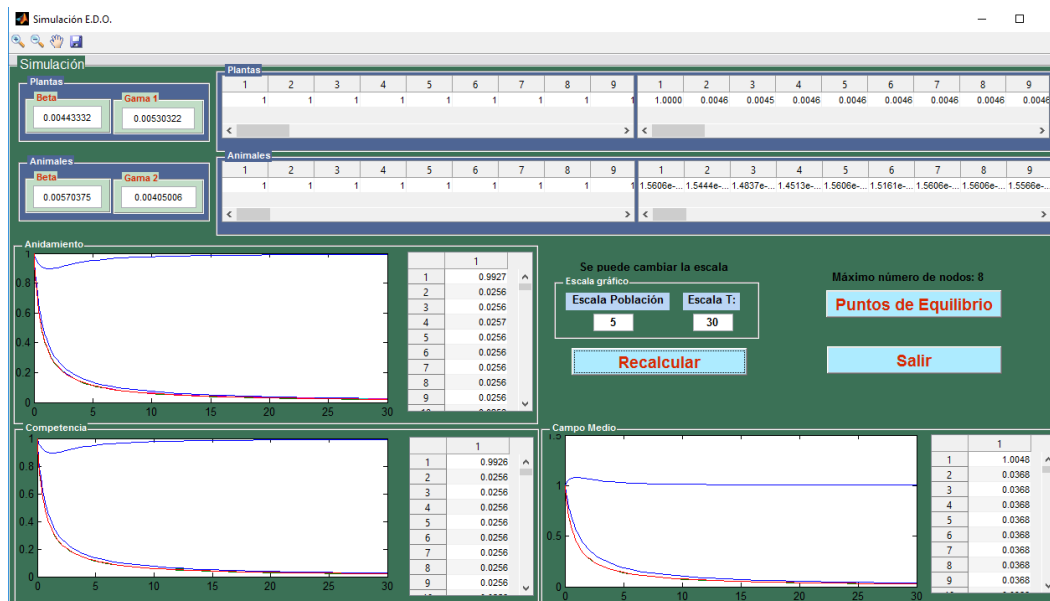


Fig. 9: Solución E.D.O. Se calcula las soluciones del sistema asociado a la red generada, usando los métodos clásicos de las ecuaciones diferenciales ordinarias, lo que permite comparar con aquellas soluciones que fueron obtenidas por LCP.

Se pueden ver los valores de la solución para los distintos modelos y sus gráficos correspondientes. La solución se la encuentra para sistemas de competencia, anidamiento y campo medio, permitiendo comparar las soluciones del sistema usando los métodos usuales o clásicos de las ecuaciones diferenciales ordinarias y las obtenidas usando la equivalencia con los Problemas de Complementariedad Lineal o *LCP*.

Para este experimento, la opción **Puntos de Equilibrio** no está activa, puesto que en MATLAB la posibilidad de encontrar los 2^n puntos de equilibrio, donde n es el número de nodos, requiere de mucho recurso computacional y ya que el objetivo del presente trabajo va más allá del cálculo de puntos de equilibrio factibles de redes mutualistas con n dimensionales, esta opción estará disponible para redes con un máximo de ocho nodos.

En cada uno de los gráficos presentados, la red real se encuentra al final de todas las redes generadas, de ésta manera es fácilmente identificada y es relativamente sencillo ubicarla incluso entre todas las matrices de la lista.

Experimento 2. Importancia del grado de las especies en la dinámica de la red. Las especies generalistas

En este experimento se trata de establecer la importancia de las especies más conectadas en la red ingresada o escogida de las redes reales disponibles. Para ello se procedió a eliminar una a una las especies de la red, registrando el número de especies supervivientes en el sistema correspondiente.

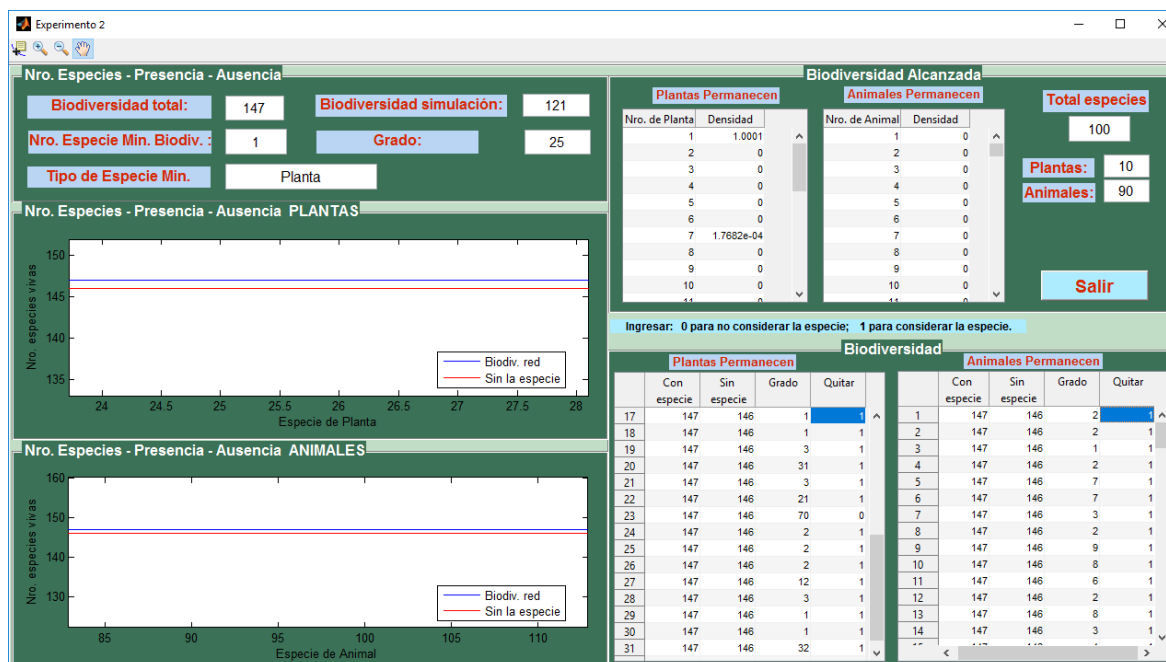


Fig. 10: Experimento 2. Presencia y ausencia de especies. Se calcula el número de especies que permanecen en el sistema, luego de eliminar una a una las especies o un grupo de ellas.

Además, se dispone de la opción que permite eliminar de la red un grupo de especies, plantas y/o animales que se desee, usando distintos criterios, por ejemplo, de las más o menos conectadas. Ello permite observar cuántas especies sobrevivirían si por alguna razón se eliminan simultáneamente varias especies de la red.

Experimento 3. Influencia de la arquitectura de la red en la dinámica mutualista

El experimento consiste en presentar la dinámica de la red mutualista con los parámetros prefijados anteriormente, ajustados a las condiciones teóricas impuestas. Lo que se pretende demostrar es la importancia e influencia del valor de los parámetros y la estructura de una red fija en la dinámica de un sistema mutualista. Para ello, se visualiza el gráfico del número de especies sobrevivientes para el sistema con diferentes valores de los parámetros de mutualismo γ_p y γ_a , menores o iguales a los valores ingresados (ver Figura 11).

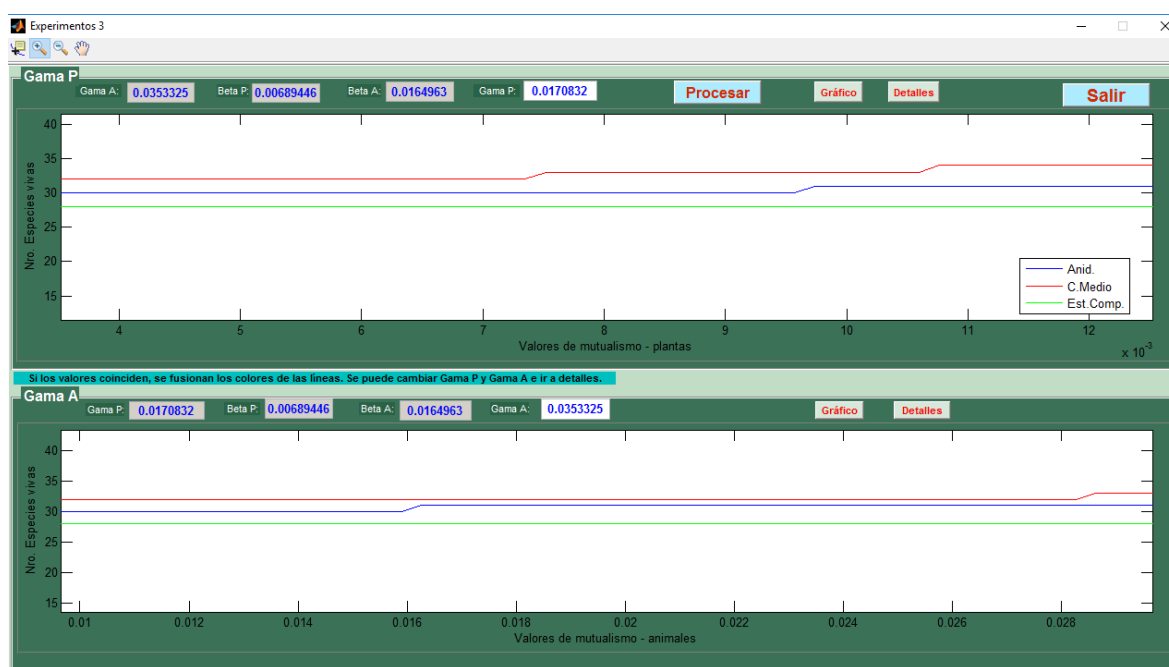


Fig. 11: Experimento 3. Dinámica de la red mutualista. Se genera la gráfica del número de especies que sobreviven para diferentes valores de las tasas de mutualismo de plantas (Gama P) y animales (Gama A).

La densidad poblacional alcanzada se puede observar por medio del botón **Detalles**. Se tienen además algunas opciones (ver Figura 12) como el grafo de la red inicial, la red de campo medio y la red de anidamiento, los valores de densidad poblacional, o biomasa, para cada una de las especies sobrevivientes y el número de conexiones de cada especie, así como el acceso a la simulación E.D.O. que se mencionó anteriormente.

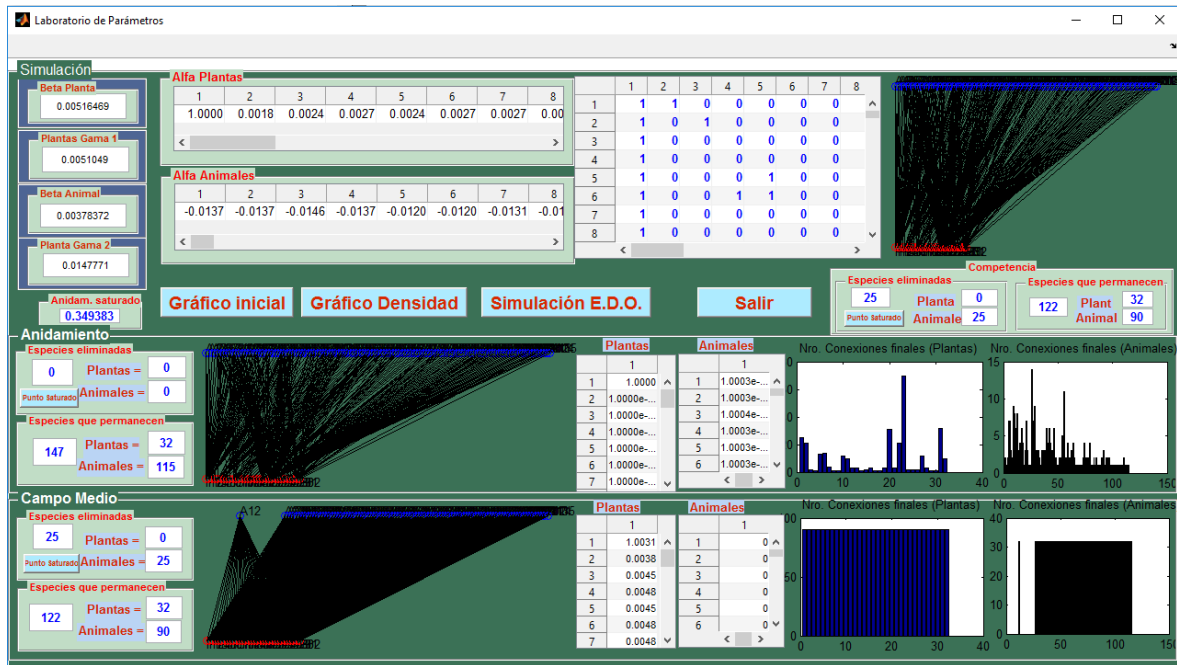


Fig. 12: Detalles de la dinámica de la red real. Se presenta el grafo de la red final, la densidad poblacional alcanzada por cada especie en la red, el número de conexiones o grado de las especies presentes y extinguidas, para los modelos de anidamiento, campo medio y competencia.

La pantalla nos proporciona los resultados de la simulación en relación al número de especies que permanecen y se extinguen en los modelos de campo medio, anidamiento y competencia, de manera que podemos compararlos.

Si bien los resultados de la dinámica de la red mutualista evidentemente dependen de los parámetros ingresados, las tasas de crecimiento de cada una de las especies juegan un papel fundamental en la permanencia o extinción de las especies y están fuertemente relacionadas con la estructura de la red. Debido a la formación de las subregiones factibles, los parámetros α_p y α_p escogidos en dichas subregiones hacen que se pueda controlar la presencia de las especies, incluso escogiendo a voluntad las especies que se desea que permanezcan.

Experimento 4. Variación de la compensación mutualista y la afectación a la competencia

En este experimento del Laboratorio Virtual, la dinámica de la red es presentada para distintos valores de **compensación mutualista** y valores de **afectación a la competencia**, observándose las variaciones del número de especies que sobreviven para cada valor de compensación y afectación.



Fig. 13: Experimento 4. Variación de la compensación mutualista y la afectación a la competencia. Se calcula el número de especies que permanecen en la red para distintos valores de compensación mutualista y afectación a la competencia.

Puesto que los valores de la **compensación mutualista** y **afectación a la competencia** están directamente relacionados con la estructura de la red, y ya que los parámetros se dividen por el grado y el número de especies que cooperan con la misma especie, se intenta registrar en qué medida esta relación afecta a la permanencia de las especies en una red mutualista.

Se dispone además, de las opciones **Variar Beta** y **Variar Gama**, en las cuales se puede ingresar valores de los parámetros **compensación mutualista** y **afectación a la competencia** y variar los parámetros β y γ para animales y plantas (γ_a y γ_p).

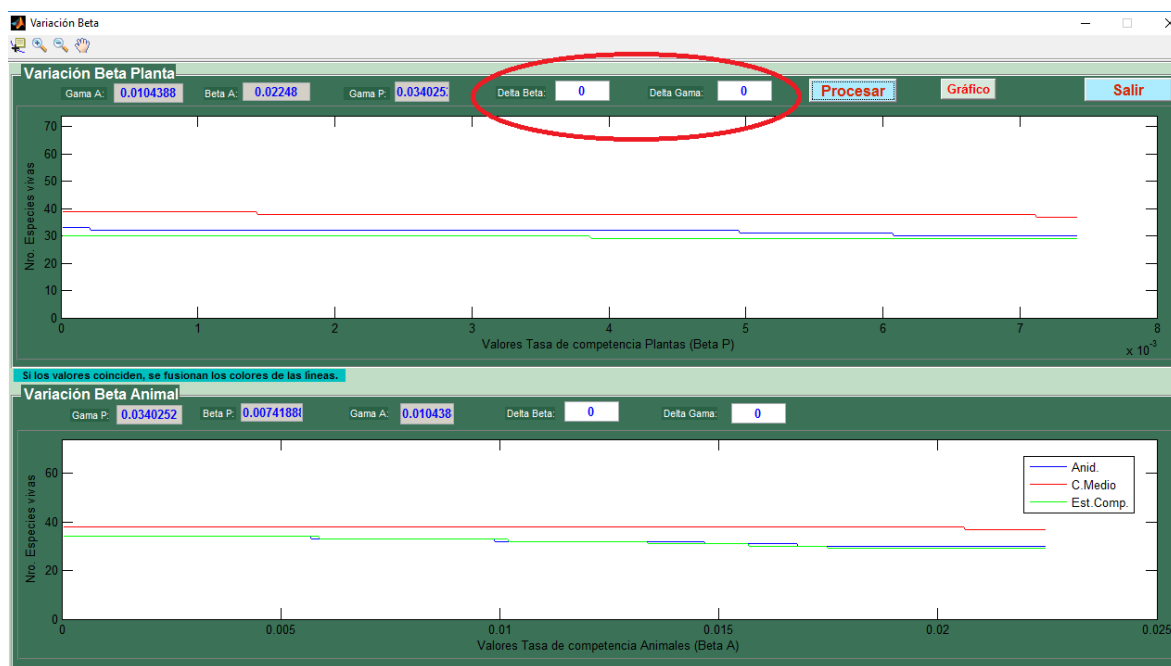


Fig. 14: Experimento 4. Variación de Beta y Gama. Se puede escoger los valores de **compensación mutualista** y **afectación a la competencia** y variar los parámetros beta y gama, calculando el número de especies que permanecen en la red.

Experimento 5. Estructura del atractor de una red mutualista

Este experimento trata de visualizar cómo es la red atrayente caracterizada por el atractor global. Recordemos que es éste el que determina el grado de biodiversidad de los sistemas y subsistemas presentes. Por la demanda de recursos computacionales que se requiere para este cálculo, en caso de tener una red con un total de especies menor a nueve, se calculan todos los puntos de equilibrio del sistema y son presentados en dos tablas (ver Figura 15). Una que contiene todos los puntos de equilibrio del sistema y una segunda tabla que contiene los puntos de equilibrio no negativos. Como se mencionó en el Capítulo 2, la estructura y características del atractor asociado a la red mutualista están relacionadas con los puntos de equilibrio que sean no negativos (componentes mayores o iguales a 0).

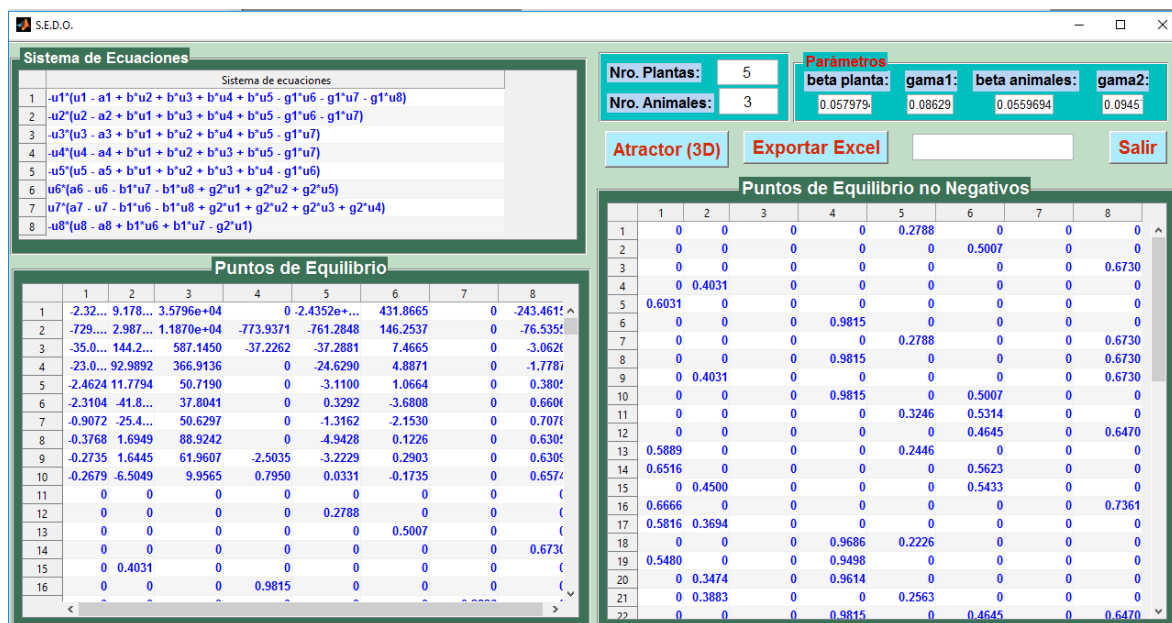


Fig. 15: Experimento 5. Estructura del atractor. Se calculan y presenta todos los puntos de equilibrio del sistema, diferenciando aquellos puntos de equilibrio que tienen todas sus componentes no negativas.

Si la red está formada por dos plantas y un animal, el botón **Atractor(3D)** permite graficar todos los puntos de equilibrio del sistema de forma tridimensional, así como también algunas trayectorias para condiciones iniciales distintas del sistema (ver Figura 16).

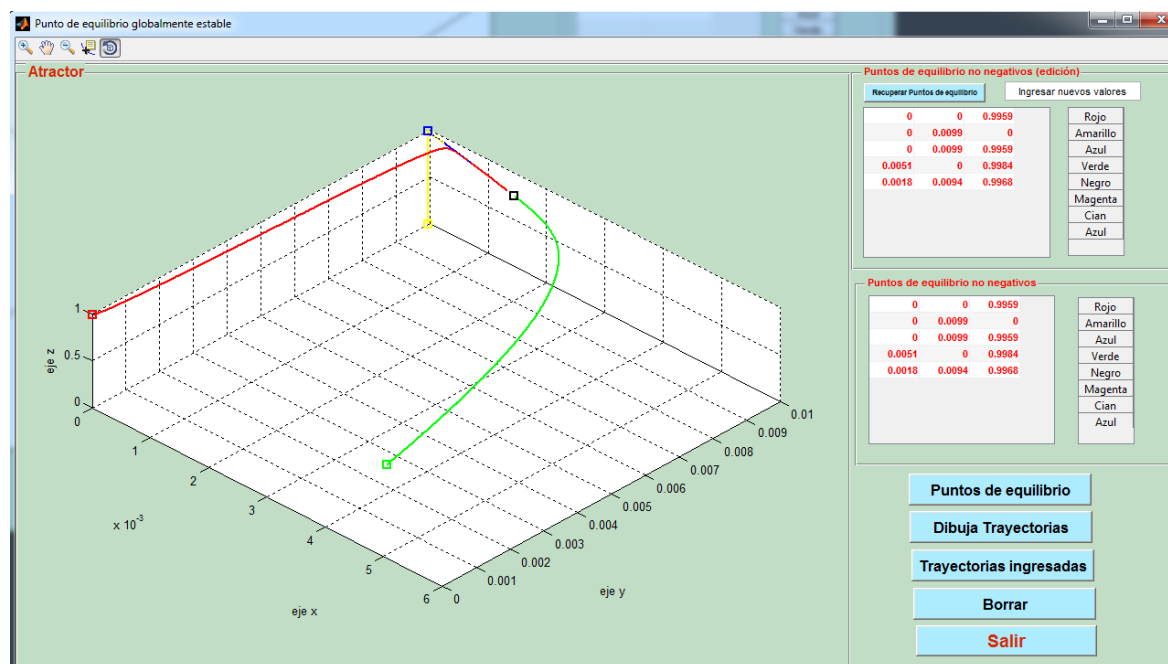


Fig. 16: Punto de equilibrio globalmente estable. Para dos plantas y un animal, se dibujan los puntos de equilibrio y algunas trayectorias de las soluciones del sistema asociado.

Experimento 6. Dependencia del punto de equilibrio factible con las tasas de crecimiento (El Problema de Complementariedad Lineal (LCP))

En una red formada por dos plantas y un animal, se pueden graficar los conos correspondientes a campo medio, competencia, anidamiento y el vector α . Por medio del uso de deslizadores podemos cambiar los valores de los parámetros visualizando las relaciones de los conos y cómo los puntos de equilibrio dependen del cono complementario al que pertenece el vector α . Esta opción ejemplifica la relación entre los conos complementarios y el parámetro α y cómo la existencia de las especies depende de a qué cono complementario pertenece el vector de tasas de crecimiento α .

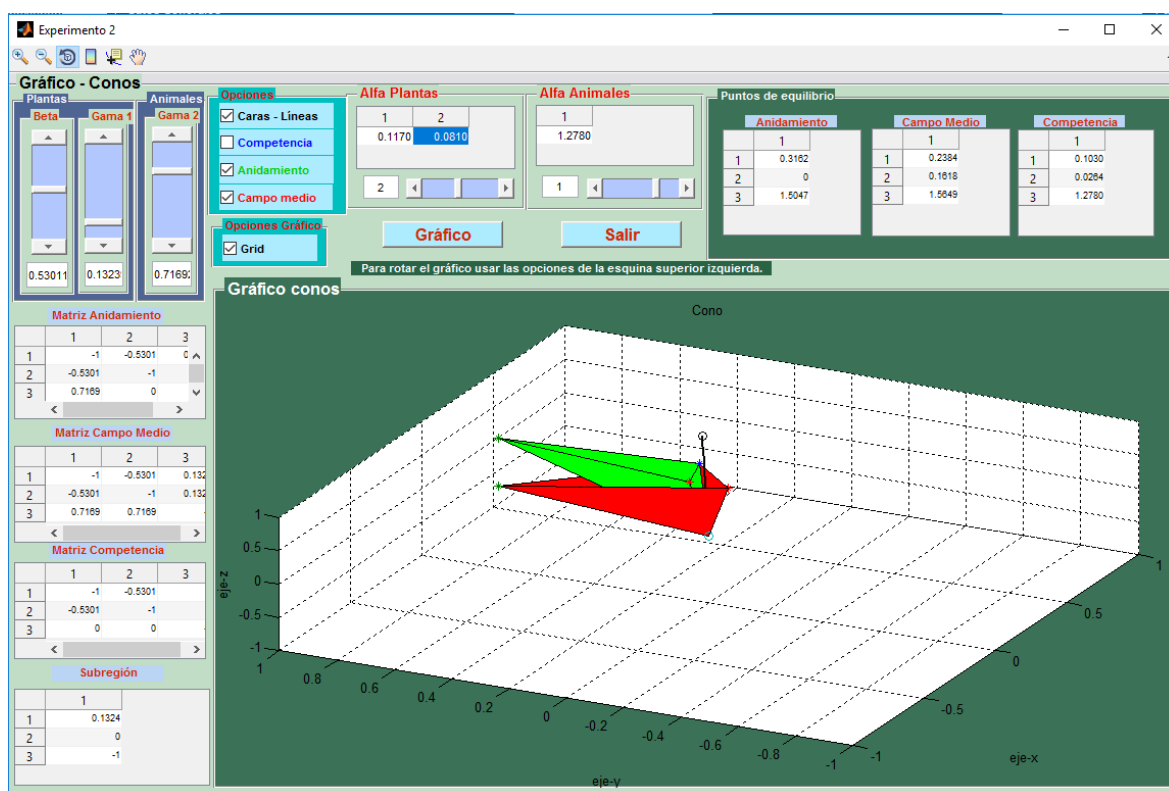


Fig. 17: Experimento 6. Conos 3D. Los conos que se forman para el caso de anidamiento, campo medio y competencia se grafican; además se visualiza su variación cuando el grupo de parámetros cambia.

En el caso en que el cono de anidamiento no esté totalmente contenido en el cono de campo medio, se forman subregiones factibles en las cuales, si el parámetro α pertenece a esta subregión, la solución del sistema de anidamiento tendrá más especies presentes que la solución del sistema de campo medio. Situación parecida sucede con los conos de competencia y anidamiento. Esta situación, en esencia, es la misma para el caso de sistemas con más de tres especies.

4.4 Experimentos. Resultados numéricos

Los experimentos realizados consisten básicamente en estudiar los efectos en la dinámica de redes mutualistas que producen los cambios en la arquitectura de la red mutualista, es decir de su estructura y conexiones, y del conjunto de parámetros asociados. Además, muestran la importancia que el vector α tiene sobre el sistema mutualista. Es decir, a partir de los parámetros del modelo, elegir el vector α para obtener la supervivencia de la o las especies que deseamos que sobrevivan. Esto lo conseguimos gracias nuevamente a nuestra aproximación desde el Problema de Complementariedad Lineal. También observamos los efectos de los cambios que la estructura produce en los parámetros del sistema.

4.4.1 Datos de prueba

Descripción de las redes de prueba

Se puede realizar estudios en 14 redes mutualistas reales, localizadas en distintas partes del mundo, que constan en la base de datos de interacción de redes (Interaction Web Database), la cual contiene datos publicados sobre redes y es auspiciada por el Centro Nacional para el Análisis Ecológico y Síntesis de la Universidad de California (NCEAS, <https://www.nceas.ucsb.edu/>). Es posible analizar la persistencia de las especies en diferentes estructuras de red y con distintos valores de los parámetros. Las redes disponibles son las siguientes:

- 1) Conjunto de datos: Arroyo et al. (1982) (**tres redes**).

Estudio realizado en tres niveles altitudinales diferentes en la zona de los Andes, Cordón del Crepo, en el centro de Chile. Se estudian los mecanismos de polinización en altas temperaturas en los Andes y se discute cómo los mecanismos de polinización varían con la altitud. Se registran en Excel las matrices de interacción para tres comunidades diferentes de especies planta-polinizador en distintas elevaciones. La **primera** comunidad compuesta por 41 especies de plantas y 28 especies de insectos, la **segunda** formada por 43 especies de plantas y 62 especies de polinizadores, y una **tercera** y última comunidad compuesta por 87 especies de plantas y 98 especies de insectos (ver [11]). Se han generado 9902, 2501 y 752 redes respectivamente.

2) Conjunto de datos: Schemske et al. (1978).

Se estudian hierbas de bosques perennes de floración temprana y crecimiento lento, situadas en Brownfield Woods, cerca de Urbana, Illinois, EE.UU. Se presentan los datos como una matriz de frecuencia de interacción entre las especies, donde los 0s indican que no existe interacción. 7 especies de plantas y las 33 especies de polinizadores forman la comunidad (ver [96]). Se generaron 9897 redes.

3) Conjunto de datos: Sorensen (1981).

Se examinan las preferencias de alimentación de aves frugívoras en relación con la estacionalidad, la abundancia, las formas de crecimiento, y el valor nutritivo/energético de la fruta consumida. Realizado en los bosques de Wytham, cerca de Oxford, Gran Bretaña del Sur. Se registra el número de visitas de 14 especies de aves a 12 especies vegetales (ver [105]). Generadas 9674 redes.

4) Conjunto de datos: Snow & Snow (1988). Los autores registraron sus datos mediante el recuento del número de visitas de cada especie de ave a cada especie vegetal. Los datos se presentan como una matriz de frecuencia de la interacción, en la que las celdas con números enteros positivos indican la frecuencia de la interacción entre un par de especies, y las celdas con 0s indican que no hay interacción. Se registran datos para 35 especies de plantas y 20 especies de pájaros (ver [101]). 9802 redes generadas.

5) Conjunto de datos: Snow & Snow (1971)

Este estudio se realizó en Trinidad. El objetivo de la investigación fue determinar en qué medida y de qué manera la alimentación difiere entre las distintas especies de aves de Trinidad. Se registraron las visitas de 14 especies de pájaros a 65 especies vegetales (ver [102]). Generadas 9702 redes.

6) Conjunto de datos: Mosquin & Martin (1967).

Este estudio se llevó a cabo en la isla de Melville, N.W.T., Canadá. Se hicieron algunas observaciones sobre la ocurrencia y el comportamiento de los insectos que visitan las flores. Los autores registraron 18 especies de visitantes florales, polinizadores, a 11 especies vegetales (ver [78]). Se generaron 9719 redes.

7) Conjunto de datos: McCullen (1993).

Se recopilaron interacciones de 54 especies de polinizadores a 105 tipos de flores en el archipiélago de Galápagos, Ecuador [74]. Generadas 1001 redes.

- 8) Conjunto de datos: Kevan (1970).

Este estudio trata de determinar el grado de dependencia en los insectos de algunas de las plantas árticas más comunes para su polinización y reproducción. La investigación se llevó a cabo en Hazen Camp, cerca del lago Hazen en la isla de Ellesmere del Norte, la isla más septentrional del archipiélago ártico canadiense. Se registraron 115 especies de insectos que visitan a 32 especies florales (ver [65]). Se generaron 1502 redes.

- 9) Conjunto de datos: Kaiser-Bunbury et al. (2009).

En este trabajo se describe la estructura de la comunidad de redes de polinización de los hábitats de brezales de Mauricio. La tasa de visitas y fuerza de interacción se comparan entre zonas fuertemente invadidas por especies introducidas de plantas (sitio de control) y zonas de las que las plantas no nativas fueron retiradas (sitio restaurado). Los autores registran 100 especies de polinizadores interactuando con 64 especies de flores (ver [63, 64]). 1252 redes generadas.

- 10) Conjunto de datos: Hocking (1968).

El estudio se llevó a cabo en la isla de Ellesmere, N.W.T., Canadá. El objetivo fue estudiar la composición del ensamble de visitantes florales y su relación con la producción de néctar. Se registran 86 especies de polinizadores visitantes de 29 especies de plantas (ver [60]). Redes generadas 2252.

- 11) Conjunto de datos: Elberling & Olesen (1999).

Este estudio se llevó a cabo en la zona alpina subártica de Latnjajaure, en el norte de Suecia. El objetivo fue describir la matriz de interacción del visitante de planta-flores de esta zona y compararla con las características de otros sistemas alpinos subárticos y con los sistemas de polinización de latitudes más bajas, especialmente en relación al papel de las moscas como visitantes florales en las latitudes altas. Se registran 118 especies de polinizadores y 23 especies de planta (ver [44]). Se han generado 1877 redes.

- 12) Conjunto de datos: Beehler (1983).

Este estudio se centró en un bosque en la ladera suroeste del monte Missim, al norte-noreste de Wau, Provincia de Morobe, Papúa Nueva Guinea. Se reunieron datos sobre el comportamiento alimentario de las especies de aves locales que comparten recursos de frutas. Se presentaron 9 especies de pájaros que interactuaban con 31 especies de plantas (ver [21]). 2902 redes han sido generadas.

A continuación presentamos los diferentes experimentos mencionados, aplicados a tres redes reales distintas. La elección de las dos primeras no tiene ninguna razón en particular. En el caso de la tercera red, se la escogió ya que tiene el mayor valor de anidamiento de las catorce redes reales. Las redes escogidas son:

Nro. Red	Plantas	Animales	Anidamiento	Nro. matrices generadas
1	41	28	0.204815	9902
2	87	98	0.151139	752
3	31	9	0.676601	2902

4.4.2 Experimento 1. Importancia del valor del anidamiento en una red mutualista

Metodología

Puesto que las redes mutualistas están formadas por las interacciones beneficiosas entre plantas con flores y sus polinizadores o dispersores de semillas, y dado que una característica de este tipo de relaciones es mostrar patrones de anidamiento en sus matrices de conexión (especies especialistas son subconjuntos propios de las interacciones de las especies más generalistas), lo primero que nos proponemos es evidenciar, usando algunas de las 14 redes como objeto de estudio, si, para redes con alto grado de anidamiento, la persistencia de las especies es mayor. Es decir, que la **biodiversidad es una función no decreciente respecto al anidamiento**.

Con este objetivo, para cada una de las 14 redes reales, como ya se indicó, hemos generado cientos e incluso miles de redes con el mismo número de especies (nodos) pero con distinto grado de anidamiento. La forma como fueron generadas las matrices consistió en aumentar paulatinamente el número de conexiones de la red y calcular el valor de su anidamiento. El número de conexiones inicial es el que asegura que todas los nodos estén conectados. Luego se incrementa este número de conexiones hasta llegar al máximo valor de anidamiento que se puede alcanzar con el número de plantas y animales de las redes reales.

Todas estas matrices se encuentran almacenadas en hojas excel (ady_43x62.xlsx) en forma de vectores fila en los que al final se encuentra el valor de anidamiento de cada matriz representada por el vector. Fijamos el conjunto de parámetros y hacemos un barrido de las mismas, encontrando la solución del sistema asociado, presentando como resultado el número de especies que sobreviven.

El siguiente cuadro contiene la cantidad de redes generadas para cada una de las catorce redes reales de prueba.

Nombre de Red	Número de nodos	Total redes
Arroyo 1	41 Plantas + 28 Insectos=69	9902
Arroyo 2	43 Plantas + 62 Poliniz.=105	2501
Arroyo 3	87 Plantas + 98 Insectos=185	752
Beehler(1983)	31 Plantas + 9 Pájaros=40	2902
Sorensen(1981)	12 Plantas + 14 Pájaros=26	9674
Snow-Snow(1971)	65 Plantas + 14 Pájaros=79	9702
Snow-Snow(1988)	35 Plantas + 20 Pájaros=55	9802
Elberling(1999)	23 Plantas + 118 Poliniz.=141	1877
Hocking(1968)	29 Plantas + 86 Poliniz.=115	2252
Kevan (1970)	32 Plantas + 115 Insectos=147	1502
McCullen(1993)	105 Plantas + 54 Poliniz.=159	1001
Mosquin (1967)	11 Plantas + 18 Poliniz.=29	9719
Schemske(1978)	7 Plantas + 33 Poliniz.=40	9897
Kaiser (2009)	64 Plantas + 100 Poliniz.=164	1252

Para este experimento el vector de tasas de crecimiento α inicialmente fue escogido aleatoriamente.

Resultados

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

Plantas	Animales	Anidamiento	Nro. redes generadas
41	28	0.2048	9902
Parámetro	Valor		
β_p	0.0129674		
β_a	0.0167678		
γ_p	0.0123437		
γ_a	0.0118022		
δ_γ	0		
δ_β	0		
α_p	aleatorio		
α_a	aleatorio		

Para el conjunto de parámetros escogidos, al realizar el barrido de las 9902 redes con distintos valores de anidamiento (entre 0 y 1), se observa lo siguiente (ver Figura 18):

- 1) El sistema completo, es decir, el sistema con la matriz de relaciones completa o campo medio, alcanza el número de 34 especies supervivientes.
- 2) Para el sistema de competencia la situación es similar, alcanzando un número de especies vivas de 28.

- 3) En el caso de la red real o sistema asociado a la matriz de anidamiento la situación es completamente distinta. Se puede observar que, por ejemplo, se alcanzan 27, 28, 29 y 30 especies que permanecen en la red para valores de anidamiento 0, 0.0873, 0.8824 y 0.8742 respectivamente. Aunque, como se puede observar, estas no son las únicas redes en las que se llega a estos valores de especies que permanecen. En este caso, también se tiene que ninguna red, de las 9902 generadas, alcanza el número de especies que permanecen en el sistema para los sistemas de campo medio, es decir 34 especies. Aunque hay matrices que llegan a 27 especies que es menor al alcanzado en competencia, esto es, 28 especies.

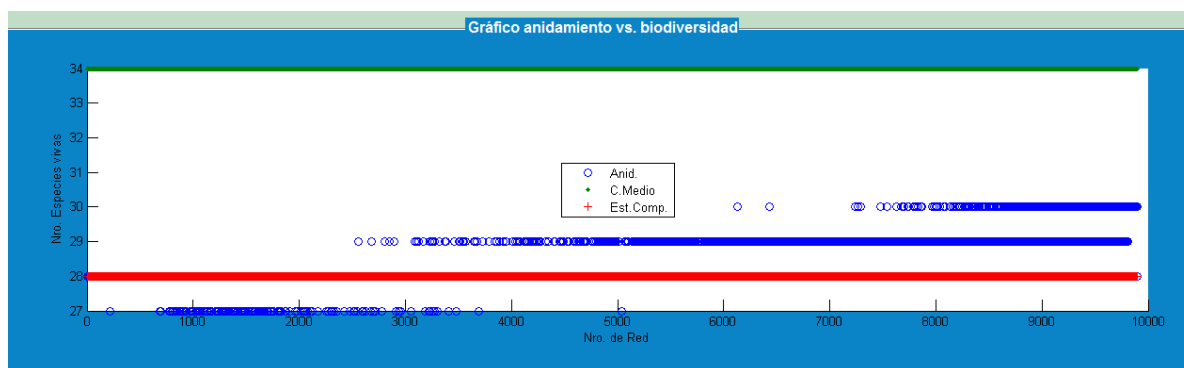


Fig. 18: Anidamiento - Nro. Especies sobreviven (Red 1). En el eje horizontal se tienen las 9902 redes generadas, ordenadas por su valor de anidamiento de menor a mayor. En el eje vertical se registra el número de especies vivas en la red. Anidamiento en ninguna red supera a campo medio. Incluso hay redes con valores de anidamiento bajo que están por debajo de competencia. Si bien no es definitivo, el incremento del valor de anidamiento de la red sí permite la recuperación de especies en el modelo de anidamiento.

Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

Plantas	Insectos	Anidamiento	Nro. redes generadas
87	98	0.151139	752

Parámetro	Valor
β_p	0.00420456
β_a	0.00928339
γ_p	0.0126664
γ_a	0.00161806
δ_γ	0
δ_β	0
α_p	aleatorio
α_a	aleatorio

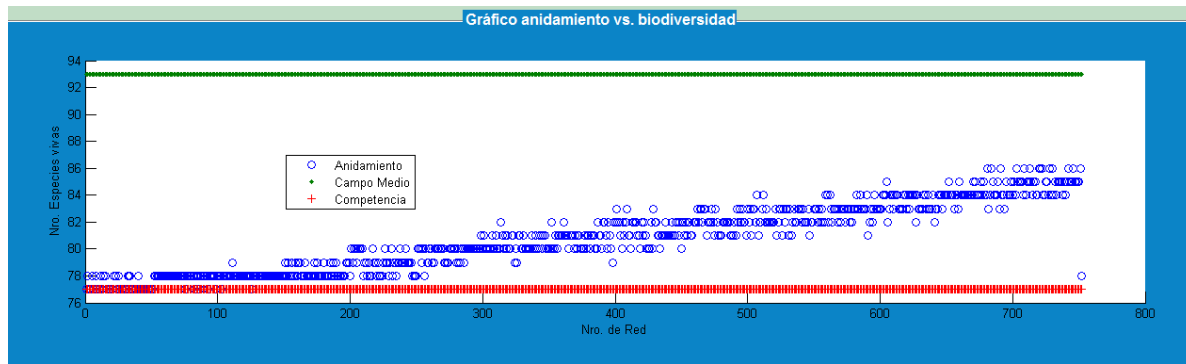


Fig. 19: Anidamiento - Nro. Especies sobreviven (Red 2). Para esta segunda red y este grupo de parámetros, anidamiento supera en casi todas las redes generadas (752 redes) a competencia, pero no supera a campo medio. Sigue siendo importante, también para esta red, el valor del anidamiento. Mientras aumenta el valor de anidamiento de la red, el número de especies que permanecen aumenta.

Para esta segunda red (Figura 19), la situación es muy parecida, el grupo de parámetros escogidos hacen que anidamiento no supere a campo medio, aunque en este caso competencia no supera a anidamiento, en algunas redes son iguales. Se puede observar, al igual que en la primera red, la tendencia de las redes con mayor anidamiento a alcanzar mayor número de especies presentes.

Para las dos redes anteriores, los valores de la tasa de crecimiento de las especies, α_p y α_a , son aleatorios. En este caso, ya que los valores de los parámetros δ_γ y δ_β son iguales a 0, la estructura de la red no afecta a la dinámica de la red más allá de las interconexiones existentes en la red. Lo mismo se puede observar para otro grupo de parámetros y otros valores de las tasas de crecimiento de las especies.

Ahora, cambiamos los valores de las tasas de crecimiento que garanticen que anidamiento supera a campo medio, particularmente en la red real que se escogió al inicio.

Anidamiento supera a campo medio. Cambiando el valor de α_p y α_a

Realizamos el proceso anterior pero para el valor de los parámetros α_p y α_a escogidos en la opción del botón **Anidamiento** \geq **a campo medio**, que como se mencionó, serán los parámetros que pertenecen a la subregión factible que se forma cuando algún vértice del cono de anidamiento no está incluido en el cono de campo medio.

Se tiene el siguiente resultado:

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

El número de especies que persisten en los sistemas de campo medio y competencia es el mismo pero, a diferencia del caso anterior, se alcanzan las **62 especies**, lo que hace que en el gráfico se fusionen los puntos y se presenten en la línea roja (ver Figura 20). Para varias redes, anidamiento supera a campo medio (y a competencia). Así, varias redes con valor de anidamiento 0 llegan a 63 especies superando las 62 especies de competencia y campo medio.

Incluso la red con valor de anidamiento 0.1121 llega a 66 especies presentes, lográndose el máximo número de especies presentes, 69 especies, en la red con anidamiento 0.2048 que es precisamente la red real. Como ya se mencionó, la última red en el gráfico es la que corresponde a la red real escogida.

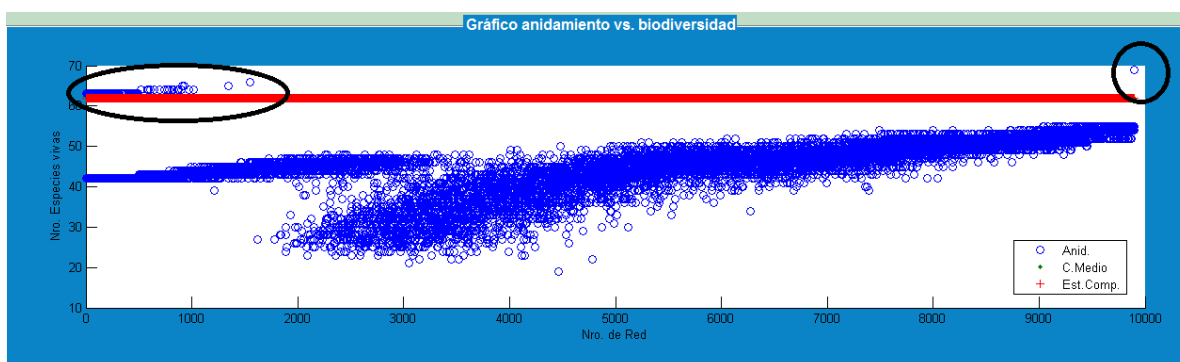


Fig. 20: Anidamiento supera a campo medio. Es claro que a mayor anidamiento aumenta el número de especies que permanecen. Sin embargo, existen redes con bajo valor de anidamiento que superan en el número de especies vivas a campo medio, la red con todas las conexiones de los nodos, y particularmente, la red real, en el círculo superior de la derecha, supera a campo medio.

Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

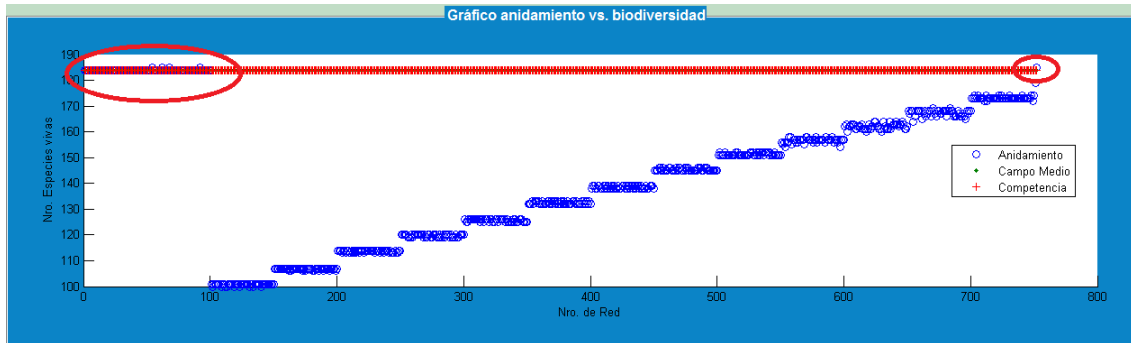


Fig. 21: Anidamiento supera a campo medio. En esta segunda red, es mucho más evidente la importancia del valor de anidamiento, aunque nuevamente existen redes, con bajo valor de anidamiento, que superan a campo medio. Para la red real considerada, en el círculo de la derecha, anidamiento supera a campo medio.

Los valores del número de especies que permanecen son iguales en competencia y campo medio, 184 especies (Figura 21). En los sectores marcados se puede apreciar cómo para estos valores de crecimiento seleccionado, muchas redes con muy bajo valor de anidamiento se iguala e incluso se supera el valor alcanzado por campo medio. Para una red con anidamiento 0.0524 o 0.0546, anidamiento supera a campo medio. Para valores de anidamiento superior a 0.1, anidamiento no supera a campo medio y competencia. Recordamos que la última red que se grafica, corresponde a la matriz real considerada, con anidamiento 0.1511 y que supera a campo medio pues alcanza un valor de 185. Curiosamente la representación gráfica se presenta de forma escalonada con un patrón muy interesante y, en cualquier caso, muestra la dependencia creciente respecto al valor de anidamiento de la red.

Puesto que la elección de las tasas de crecimiento depende de los conos complementarios que se forman con las columnas de la matriz de adyacencia, la estructura de la red afectó a la biodiversidad de las redes. Necesitamos evidenciar más claramente que, para redes con el mismo número de nodos pero con distinto valor de anidamiento, la estructura de la red afecta significativamente a la biodiversidad del ecosistema.

Por tanto, variamos los valores de la compensación mutualista y la afectación a la competencia.

Variando la compensación mutualista δ_γ y la afectación a la competencia δ_β

Variamos únicamente los valores de la compensación mutualista δ_γ y el valor δ_β de afectación a la competencia en el interior de cada uno de los grupos. Con los mismos parámetros anteriores, variamos los valores de δ_γ y δ_β de 0 a 0.3 y 0.8 respectivamente, la elección de estos valores no responde a ningún criterio o condición, salvo que la estructura de la red entre en juego. En este caso, la estructura de la red debe afectar directamente a la dinámica de las redes.

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

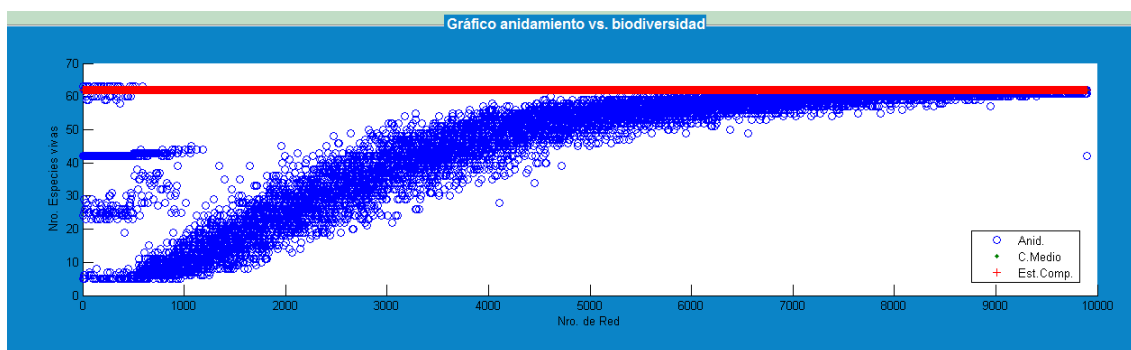


Fig. 22: Variación de la compensación mutualista δ_γ y la afectación a la competencia δ_β . Para los valores de δ_γ y δ_β distintos de 0 escogidos (0.3 y 0.8, respectivamente) y para el grupo de parámetros fijados, la importancia del anidamiento de las redes es visiblemente importante. Aunque, como antes, existen redes con bajo valor de anidamiento que superan a campo medio. En el caso de la red real, el número de especies que permanecen está muy por debajo del número de especies para campo medio.

Se observa que muchas más redes con distintos valores de anidamiento crecientes alcanzan biodiversidades más altas, incluso llegan al mismo número de especies que competencia y campo medio.

El número máximo de especies que permanecen es 63 y en el caso de la red real el número de especies presentes es de 42, pese a que se usan las mismas tasas de crecimiento con las cuales anidamiento superaba a campo medio en el sistema asociado a la red real. Es laro que anidamiento iguala o supera a campo medio en redes con valor de anidamiento, por ejemplo 0 y 0.7569.

Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

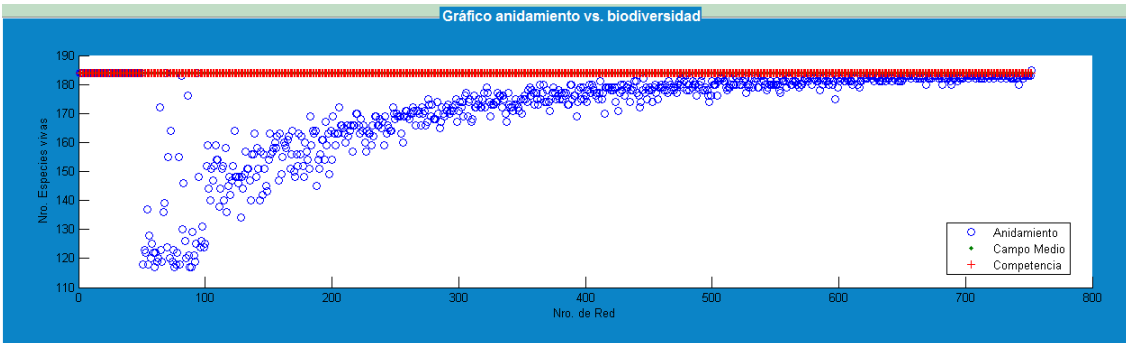


Fig. 23: Variación de la compensación mutualista δ_γ y la afectación a la competencia δ_β . La tendencia creciente del número de especies que permanecen para valores de anidamiento mayor se ratifica, aunque existen redes con bajo valor de anidamiento en las cuales se supera a campo medio.

Campo medio y competencia siguen con igual número de especies existentes, 184. Para redes con valores de anidamiento 0, se obtiene el valor de 184, es decir igualan a competencia y campo medio. Para la red real dos, el número de especies que permanecen supera a campo medio, alcanza el valor de 185, con un anidamiento de 0.1511. La tendencia creciente del número de especies que permanecen con relación al valor de anidamiento de las redes es evidente. Si ahora cambiamos los valores de δ_γ y δ_β a 0.8 y 0.3 respectivamente, el resultado es muy similar al caso anterior.

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

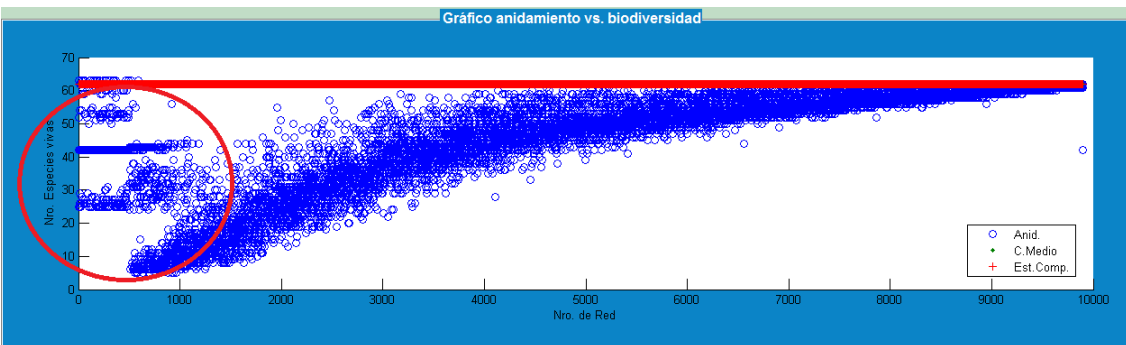


Fig. 24: Influencia de la estructura de la red (Red 1). Al cambiar los valores de δ_γ y δ_β , redes con bajos valores de anidamiento superan claramente a campo medio, aunque cuando aumenta los valores de anidamiento se recupera el número de especies que permanecen en la red.

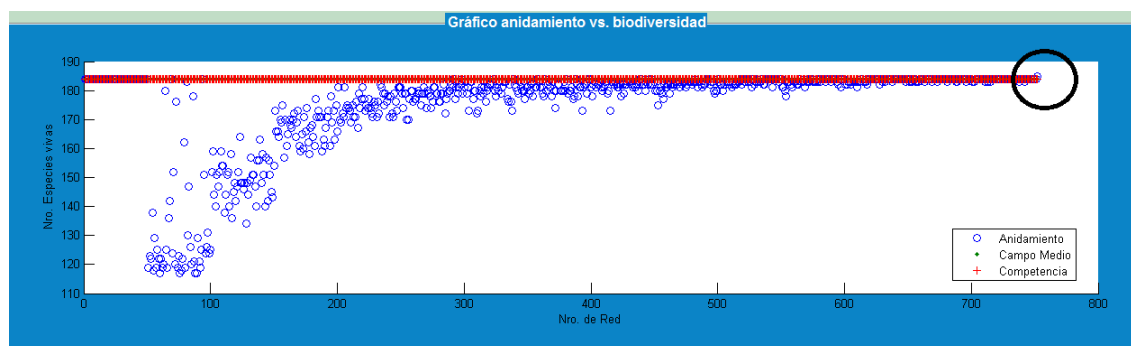
Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

Fig. 25: Influencia de la estructura de la red (Red 2). Situación similar a la anterior. Para los valores de δ_γ y δ_β dados, para las redes con valores de anidamiento mayor se tiene que el número de especies que permanecen igualan e incluso superan a campo medio.

Conclusión

La suposición de que la biodiversidad es una función no decreciente respecto al anidamiento no es verificada plenamente, pues siempre podremos observar la dependencia de la red mutualista y su dinámica del conjunto de parámetros del sistema. En realidad, el acople entre estructura de la red y sus parámetros es lo que se presenta como lo realmente significativo en relación al estudio de la biodiversidad. Como se pudo observar existen redes con bajos valores de anidamiento en los cuales el número de especies que permanecen es superior al número de especies presentes en redes con valor de anidamiento mucho mayor. Además, es claro que los valores de las tasas de crecimiento de las especies afectan al número de especies supervivientes. La estructura de la red afecta positivamente a la dinámica, *aumentando significativamente el número de especies que permanecen en la red para muchas de las redes consideradas, especialmente para aquellas que tienen anidamiento relativamente alto* (a partir del valor 0.6 para el anidamiento).

Se confirma de esta manera la importancia del valor del anidamiento de la red, pero asociado a los valores de los parámetros, específicamente, las tasas de crecimiento, la compensación mutualista y la afectación a la competencia.

4.4.3 Experimento 2. Importancia del grado de las especies en la dinámica de la red. Las especies generalistas

Metodología

En este experimento la suposición natural de la importancia de las especies generalistas o más conectadas es analizada en la red escogida, que no necesariamente debe ser una red real. Para ello se han quitado una a una las especies que forman la red, registrando el número de especies que permanecen en ella. Además, la posibilidad de escoger un grupo de especies que se desea eliminar de la red nos permite observar la variación del número de especies que sobreviven cuando se simula la eliminación de más de una especie en una red mutualista.

El valor del anidamiento de la red, unido a la elección de las tasas de crecimiento de las especies, evidencian de una forma diferente la importancia del grado o número de conexiones de las especies en la red mutualista.

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

Para este experimento se utiliza el mismo conjunto de parámetros del experimento 1. Con los valores de los parámetros ingresados se observa que el número de especies presentes en la red antes de quitar cada una de las especies es de 28 especies.

Al eliminar una a una las especies de plantas y animales se tiene que al quitar el animal 14, con grado 9, se alcanza una población estable de 27 especies. En la Figura 26 esto se resalta en las tablas de datos.

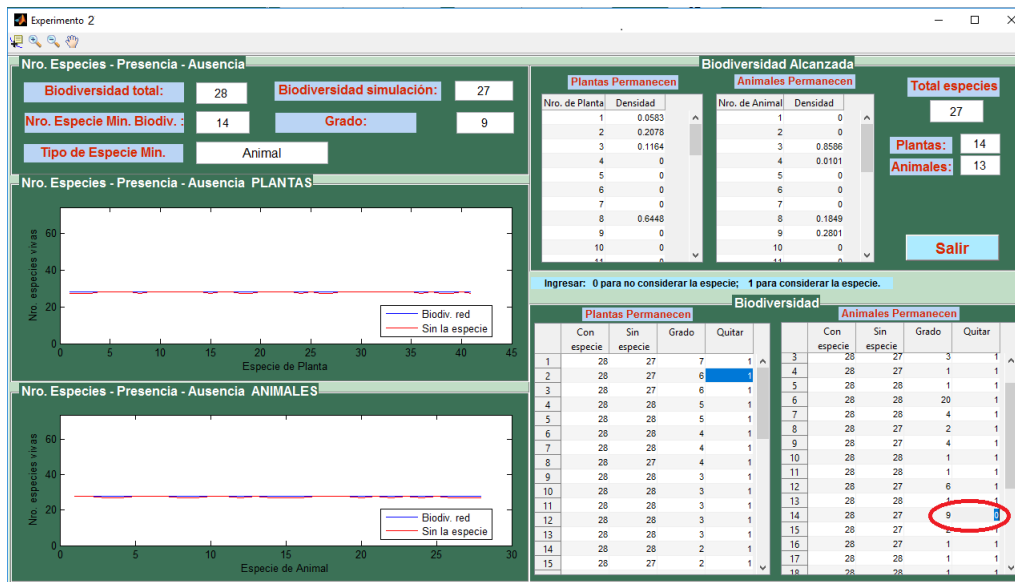


Fig. 26: Presencia - Ausencia de especies. Se identifica la especie con mayor grado, que al ser eliminada se obtiene la menor biodiversidad.

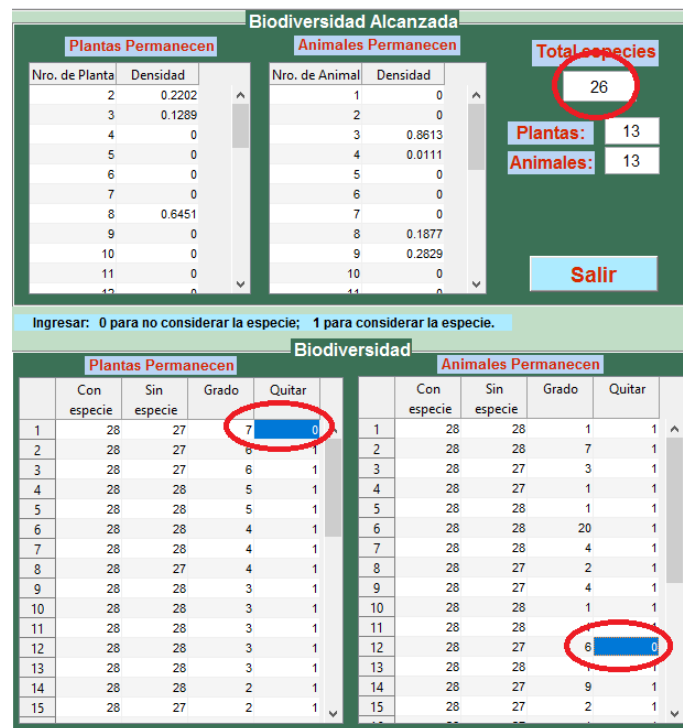


Fig. 27: Presencia - Ausencia de un grupo de especies. Se elimina un grupo de especies alcanzando una cierta biodiversidad, la misma biodiversidad que se alcanza si se elimina una parte de las especies del grupo. La importancia del grado de una especie no es totalmente verificada.

Ahora quitamos no una sino un grupo de especies, por ejemplo, si se elimina la planta 1, con un grado de 7, y el animal 12 con grado 6, se obtiene un total de especies presentes de 26. Esto está resaltado en la Figura 27.

Pero si se quitan las especies: planta 1 con grado 7; planta 10 con grado 3; planta 14 con grado 2; animal 2 con grado 7; animal 6 con grado 20; animal 10 con grado 1; animal 12 con grado 6, para el sistema mutualista asociado, se obtiene un total de especies presentes de 26. Se obtiene la misma biodiversidad que con la eliminación anterior.

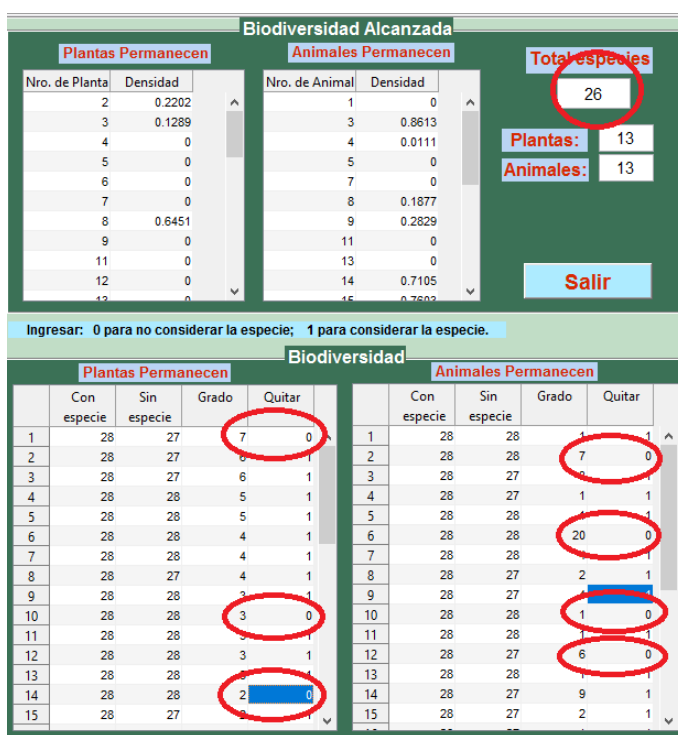


Fig. 28: Presencia - Ausencia de grupo de especies. Eliminando otro grupo de especies de la red, plantas y/o animales, se puede obtener la misma biodiversidad.

Si se realiza el mismo procedimiento para diferentes grupos de especies de plantas y/o animales se llega a resultados parecidos pero con distintos valores de biodiversidad.

Aplicando el mismo procedimiento descrito a la segunda red, la importancia del grado o número de conexiones tampoco se presenta de forma categórica como se observa en las siguientes figuras (Figuras 29-31).

Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

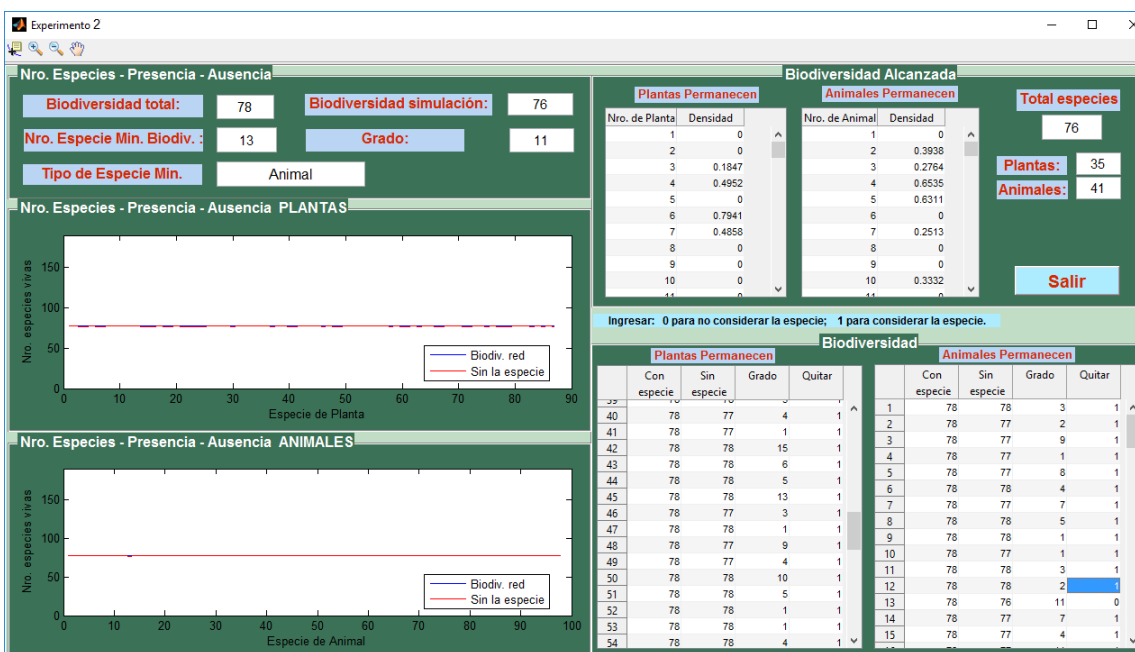


Fig. 29: Presencia - Ausencia de especies. Para esta segunda red real, se identifica la red con mayor anidamiento que produce el máximo anidamiento.

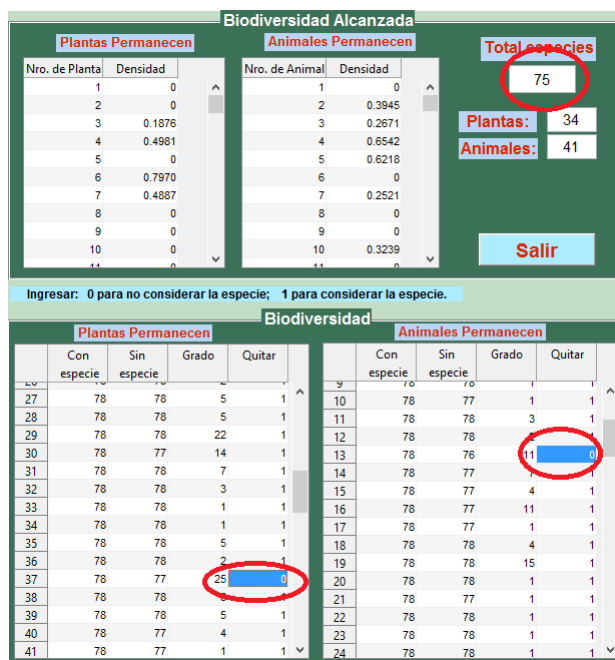


Fig. 30: Presencia - Ausencia de grupo de especies. Se eliminan especies de plantas y/o animales alcanzando un valor de biodiversidad.

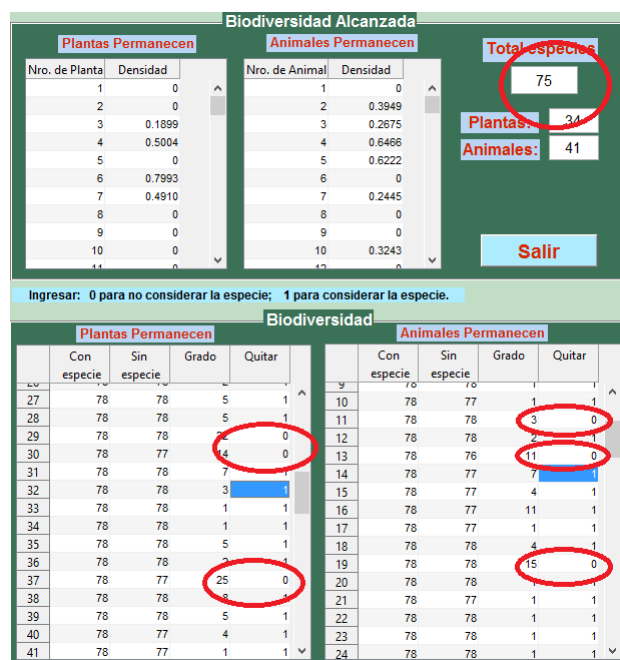


Fig. 31: Presencia - Ausencia de grupo de especies. El mismo valor de biodiversidad es alcanzado al eliminar otro grupo de especies.

Repetimos el experimento para una red real que tenga anidamiento alto (mayor a 0.6) y para una red, no real, que tiene anidamiento 1, con una tasa de crecimiento que garantice que anidamiento supera a campo medio. Se quiere observar cómo el valor de anidamiento de una red se relaciona con el grado o número de conexiones de una especie. La eliminación de cada especie significará únicamente la disminución en una especie en la biodiversidad total, sin importar si la especie eliminada era muy conectada o no.

Red 3: Beehler (1983)

Plantas	Pájaros	Anidamiento
31	9	0.676601
Parámetro	Valor	
β_p	0.0113881	
β_a	0.0298505	
γ_p	0.0299437	
γ_a	0.0158758	
δ_γ	0	
δ_β	0	
α_p	máxima biodiversidad	
α_a	máxima biodiversidad	

Aprovechando que esta red tiene un valor de anidamiento de 0.676601, escogemos las tasas de crecimiento que aseguren la permanencia de todas las especies, máxima biodiversidad. Una vez fijado el grupo de parámetros, un primer resultado se muestra en la siguiente pantalla (Figura 32).

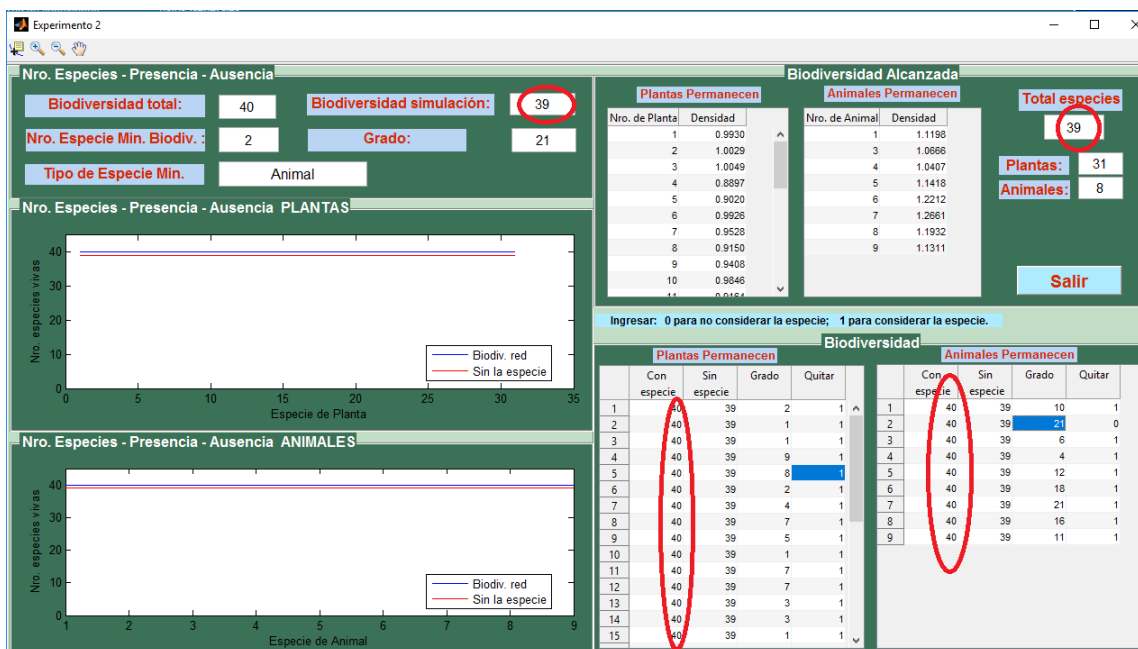


Fig. 32: Presencia - Ausencia de grupo de especies. Puesto que 40 especies es el máximo valor de biodiversidad, al eliminar cada una de las especies, siempre se alcanza el número de 39 especies. Es decir, al eliminar una a una las especies, se sigue alcanzando el máximo valor de biodiversidad posible.

Si se quita cualquier especie del sistema, se obtiene la misma biodiversidad, es decir, si la máxima biodiversidad es 40 especies, al quitar una el número de especies que permanecen únicamente disminuye en 1, las especies que permanecen son 39.

Lo que ahora haremos, es eliminar un grupo de especies y observaremos cómo es afectada la biodiversidad para esta red. Eliminamos las especies, plantas y animales, más conectadas o con mayor grado. Como se puede apreciar en la Figura 33, la biodiversidad del sistema disminuye en exactamente el mismo número de especies eliminadas. Para este caso se quitan seis especies y la biodiversidad disminuye de cuarenta a treinta y cuatro especies.

Es claro que el grado de las especies o nodos de la red, es una variable que se debe considerar en conjunto con los demás parámetros. En especial las tasas de crecimiento de las especies que aseguran la máxima biodiversidad del sistema.

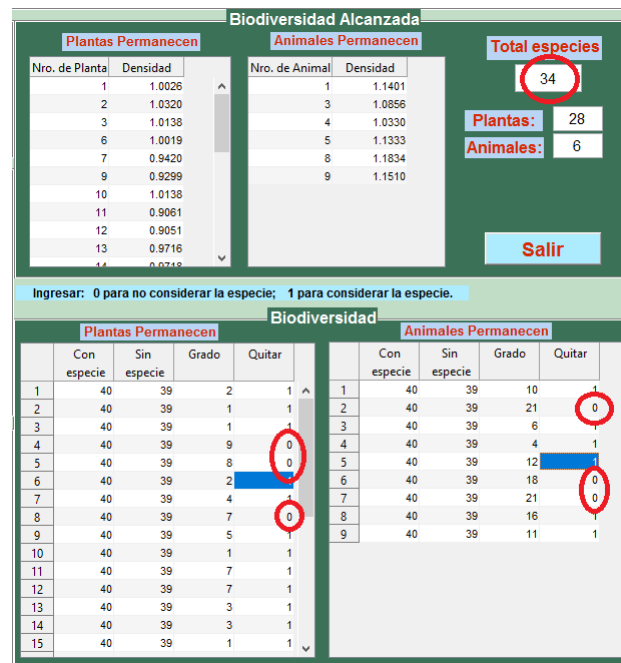


Fig. 33: Presencia - Ausencia de grupo de especies. Si se eliminan de la red las 6 especies con mayor número de conexiones, mayor grado, la biodiversidad disminuye exactamente en seis. La importancia del grado de las especies para esta red y este grupo de parámetros, no demuestra ser relevante.

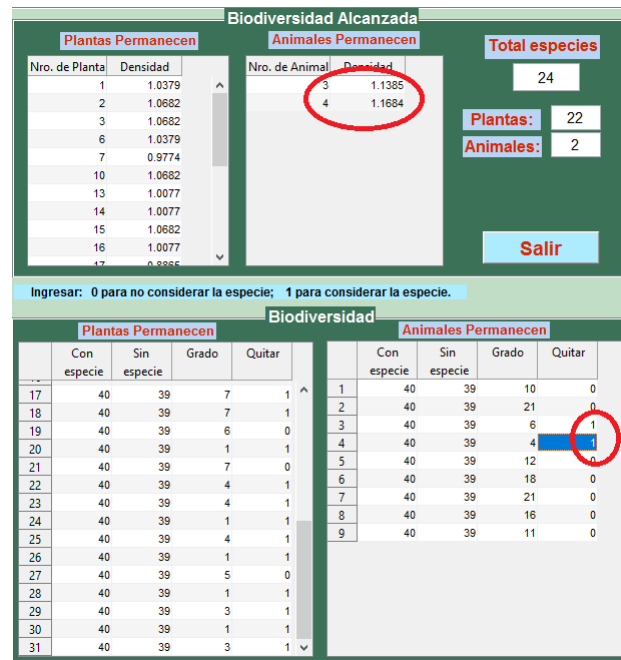


Fig. 34: Presencia - Ausencia de grupo de especies. La misma situación se encuentra si se elimina un grupo de 16 especies, la biodiversidad disminuye a 24 especies.

Para cualquier orden en el que sean eliminadas las especies, o cualquier criterio utilizado, el resultado es el mismo, es decir, al eliminar una especie, la biodiversidad disminuye en 1.

Puesto que el resultado obtenido está, aparentemente, relacionado con el valor de anidamiento de la red, repetimos el experimento ya no para una red real, sino para una red que tenga el máximo valor de anidamiento teórico, es decir anidamiento 1. Para esto, generamos una red de diez plantas y 10 animales con anidamiento 1 y máxima biodiversidad. Los resultados obtenidos son los siguientes.

Red 4: 10 plantas y 10 animales

Plantas	Animales	Anidamiento
10	10	1
Parámetro	Valor	
β_p	0.0587414	
β_a	0.0351019	
γ_p	0.053746	
γ_a	0.106749	
δ_γ	0	
δ_β	0	
α_p	máxima biodiversidad	
α_a	máxima biodiversidad	

Procedemos de la misma manera que con la red anterior. Eliminamos las especies o nodos uno a uno. Como la biodiversidad máxima del sistema es de 20 especies, esta biodiversidad se ve disminuida en una especie, lo que verifica el resultado obtenido con la red anterior.

Si ahora eliminamos las especies más conectadas, con mayor grado, se tiene exactamente el mismo resultado. La biodiversidad disminuye en 1 cada vez que quitamos una especie, sin importar el valor de su grado (ver Figuras 35 y 36).

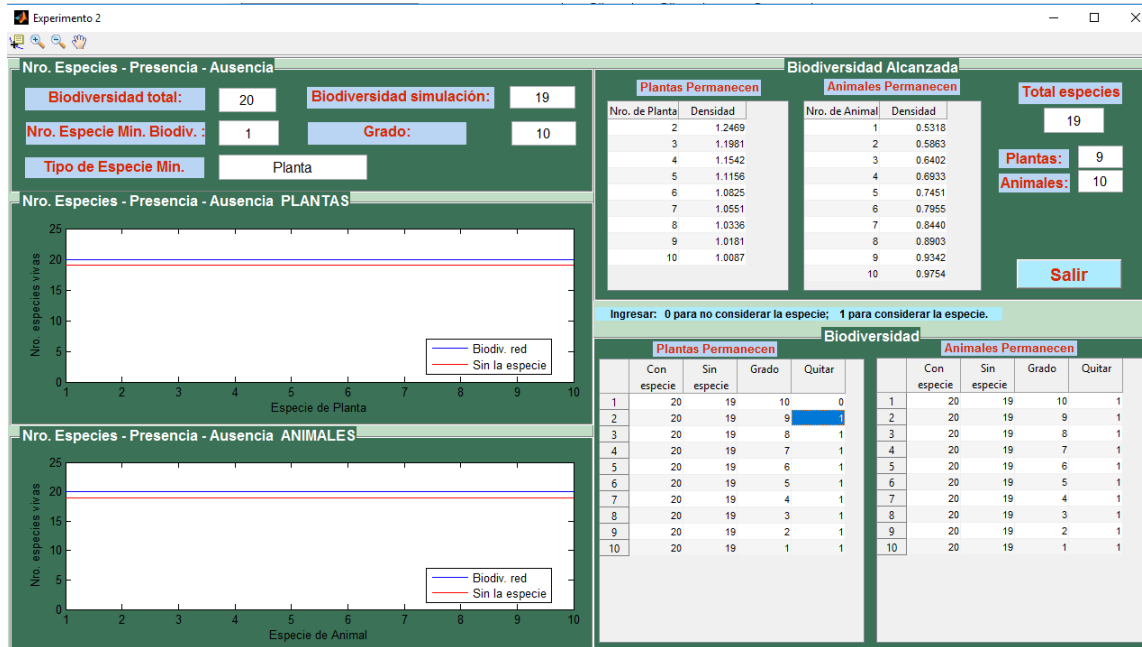


Fig. 35: Presencia - Ausencia de grupo de especies. Para una red de 10 plantas y 10 animales con el máximo anidamiento y máxima biodiversidad los resultados al quitar una especie a la vez, son muy similares al caso de la red anterior.

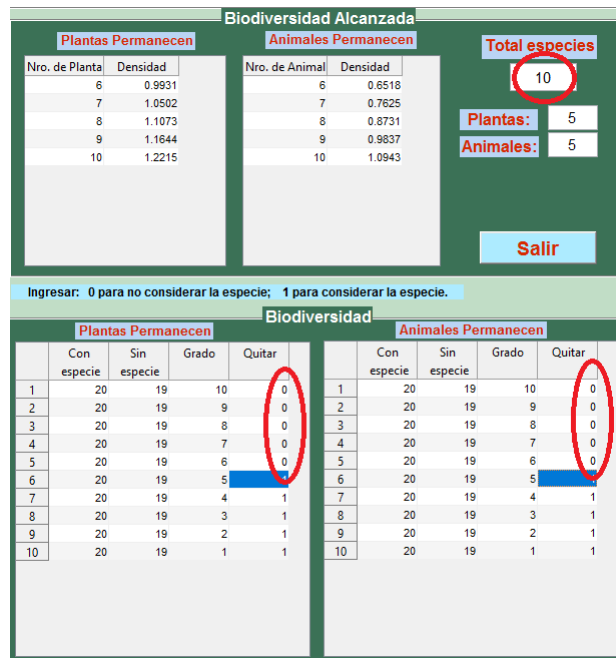


Fig. 36: Presencia - Ausencia de grupo de especies. Eliminando las especies más conectadas, plantas y animales, en un total de 10 especies, la biodiversidad disminuye en 10.

Conclusión

En los ejemplos anteriores se observa claramente que *el grado de cada una de las especies no necesariamente es un buen indicador de la importancia de la especie en la red*. Aunque se modifiquen los valores de los parámetros, para los nuevos equilibrios alcanzados, la situación no cambia, es decir, se puede mantener el mismo número de especies que permanecen en la red aún con la eliminación de una o varias especies que tienen un grado relativamente mayor a las demás. Para redes con valor de anidamiento alto o máximo, el grado de las especies parece no ser una variable a considerar en la determinación de la importancia de la especie en la red. Parece claro que la presencia de especies generalistas, como se ha indicado en el Capítulo 3 en relación a los parámetros de competencia, debe estar relacionada con un acoplamiento entre parámetros, que modele mejor la importancia fenomenológica de este tipo de especies.

4.4.4 Experimento 3. Influencia de la arquitectura de la red en la dinámica mutualista.

Metodología

Con la red ingresada, escogida o no del listado de redes reales, una vez fijados los valores de los parámetros que aseguren que la matriz de anidamiento y campo medio sean de clase S_w , resolvemos el sistema correspondiente para obtener el número de especies que permanecen en la red para distintos valores de los parámetros γ_p y γ_a .

Variamos el conjunto de valores de los parámetros para comparar el número de especies presentes en competencia, anidamiento y campo medio, y observar las diferentes relaciones que se pueden encontrar entre estos modelos.

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

Plantas	Animales	Anidamiento
41	28	0.2048

Parámetro	Valor
β_p	0.000249373
β_a	0.000148147
γ_p	0.0427314
γ_a	0.0194854
δ_β	0
δ_γ	0
α_p	aleatorio
α_a	aleatorio

Para esta red, con los parámetros de competencia fijos, las tasas α_p y α_a escogidas aleatoriamente, y para distintos valores de los parámetros mutualistas, se calcula el número de especies que permanecen en el sistema. Los resultados confirmarán la suposición de que a mayor tasa de mutualismo la biodiversidad del ecosistema se beneficia.

En este caso, con los valores dados en la tabla, para valores menores de 0.004871 para γ_a y γ_p igual a 0.0427314, campo medio supera claramente a competencia y anidamiento, mientras que para valores mayores de 0.004871 para γ_a y menores a 0.01539, anidamiento supera a competencia pero continua siendo menor a campo medio.

Para valores de γ_p menores a 0.0427314, anidamiento supera a competencia aunque sigue menor a campo medio.



Fig. 37: Importancia de las tasas de mutualismo en la dinámica del sistema. Si aumenta la tasa de mutualismo entre las especies, la biodiversidad del sistema se incrementa. Se confirma la suposición de que a mayor tasa de mutualismo la biodiversidad se beneficia.

Debido a las condiciones o acotamiento de los parámetros de competencia impuestas por (4.2.8) y (4.2.9), los valores posibles para estos parámetros son muy pequeños. Para este caso, son del orden de 0.02499 para β_p y 0.0370367 para β_a .

Si aumentamos los valores de competencia y elegimos los valores máximos de γ_a y γ_p que hacen que la matriz de coeficientes sea de clase S_w , se obtiene un resultado parecido.

Parámetro	Valor
β_p	0.00885279
β_a	0.00571213
γ_p	0.0360838
γ_a	0.03209
δ_β	0
δ_γ	0
α_p	aleatorio
α_a	aleatorio



Fig. 38: Importancia de las tasas de mutualismo en la dinámica del sistema. Si se cambia los valores de los parámetros en la red mutualista, el resultado confirma la importancia de las tasas de mutualismo o cooperación entre las especies.

Para valores de γ_a menores de 0.02471 y γ_p igual a 0.0360838, campo medio supera claramente a competencia y a modelo anidamiento. Mientras que para valores mayores de 0.02471 anidamiento supera a competencia pero continúa siendo menor a campo medio.

Para valores de γ_p menores a 0.0360838, el modelo de anidamiento supera a competencia aunque es menor a campo medio.

Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

Para esta red y el conjunto de parámetros fijados anteriormente, con la elección de las tasas de crecimiento aleatorias, anidamiento iguala a competencia y está por debajo de campo medio para valores menores a 0.00266 de γ_p y γ_a igual 0.00161806. Para valores de γ_p mayores de 0.00266, anidamiento supera a competencia y es menor a campo medio. En cambio, para valores de γ_p igual a 0.0126664 y valores de γ_a menores a 0.00161806, anidamiento supera a competencia aunque es menor a campo medio.

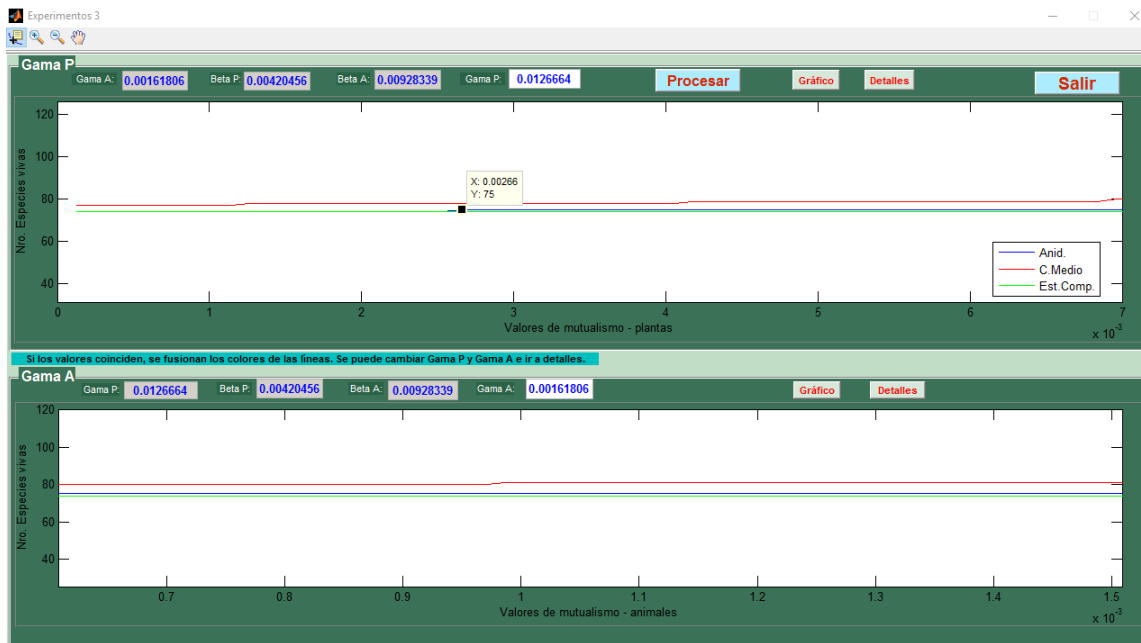


Fig. 39: Importancia de las tasas de mutualismo en la dinámica del sistema. Igual a lo obtenido en la red anterior, a partir de un valor de cooperación, anidamiento supera a competencia pero se mantiene menor que campo medio.

Al igual que para la red anterior, cambiamos el grupo de parámetros, manteniendo fijas las tasas de crecimiento y ajustamos los valores de los parámetros para que la matriz de coeficientes pertenezca a la clase S_w .

Parámetro	Valor
β_p	0.00678529
β_a	0.00469298
γ_p	0.00741383
γ_a	0.0114456
δ_β	0
δ_γ	0
α_p	aleatorio
α_a	aleatorio

El comportamiento no es muy diferente a los obtenidos con el grupo de parámetros anterior. Ahora el valor de γ_a en el que cambia la relación entre competencia y anidamiento es de 0.0095. Se evidencia que el conjunto de valores de los parámetros de la red se muestran determinantes en la dinámica del sistema.

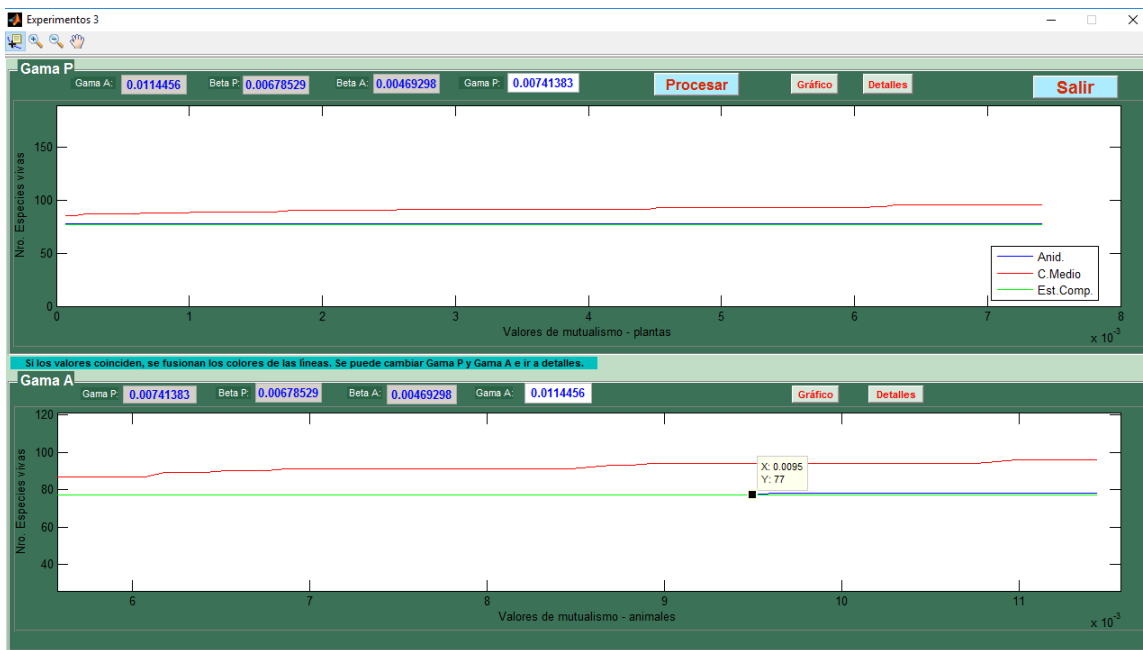


Fig. 40: Importancia de las tasas de mutualismo en la dinámica del sistema. Variando los parámetros del sistema, se puede llegar a determinar, como en el caso de la red anterior, la importancia de las tasas de mutualismo en la biodiversidad del sistema.

Conclusión

Sin duda en los ejemplos anteriores se evidencia la dependencia de la dinámica de la red mutualista en su estructura y en los valores de sus parámetros. Si bien, por las condiciones impuestas para que la matriz de coeficientes sea de clase S_w , los márgenes en los que los valores de los parámetros de competencia y por ende los de cooperación

o mutualismo pueden ser escogidos son muy estrechos, aún se puede constatar la importancia de la arquitectura de la red en la dinámica del sistema. *El aumento de las tasas de cooperación sin duda aumenta la biodiversidad de un sistema mutualista sin que éste deba estar completamente conectado.*

4.4.5 Experimento 4. Variación de la compensación mutualista y la afectación a la competencia.

Metodología

Lo que intentaremos observar es la variación del número de especies que sobreviven cuando se cambian los valores de la compensación mutualista y la afectación a la competencia, lo que verificaría la importancia de estos parámetros en la modulación del intercambio mutualista. Al igual que en el experimento anterior, en un primer análisis, mantenemos los parámetros fijos pero variamos la compensación mutualista δ_γ y la afectación a la competencia δ_β hasta el valor de dos. Luego, para valores fijos de δ_γ y δ_β , variamos los valores de las tasas de mutualismo y competencia usando las opciones incluidas en la pantalla **Experimentos 4**, que se acceden por medio de **Variar Beta** y **Variar Gama**.

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

Se aplica el mismo conjunto de valores de los parámetros que han sido utilizados en los experimentos anteriores, cambiando los valores de los parámetros δ_β y δ_γ a dos.

Parámetro	Valor
δ_β	2
δ_γ	2
α_p	aleatorio
α_a	aleatorio

Para esta red y el conjunto de parámetros fijado, la dinámica del sistema es afectada por su estructura. Así, para valores mayores de δ_γ , los beneficios del mutualismo son percibidos por las especies especialistas, es decir, las especies con pocas conexiones. Por otro lado, la competencia disminuye para cada par de especies que tengan al menos un cooperador común.

Se puede observar, en este caso, que campo medio supera a competencia y anidamiento. Para valores de la compensación mutualista mayores a 0.4762, anidamiento disminuye aunque sigue superando a competencia. Para valores de afectación a la competencia entre 0 y 2, campo medio se incrementa para valores muy pequeños ya que

cada par de plantas tienen 28 cooperadores comunes y para los animales 41 cooperadores, mientras que anidamiento se beneficia para valores cercanos a dos (Figura 41).

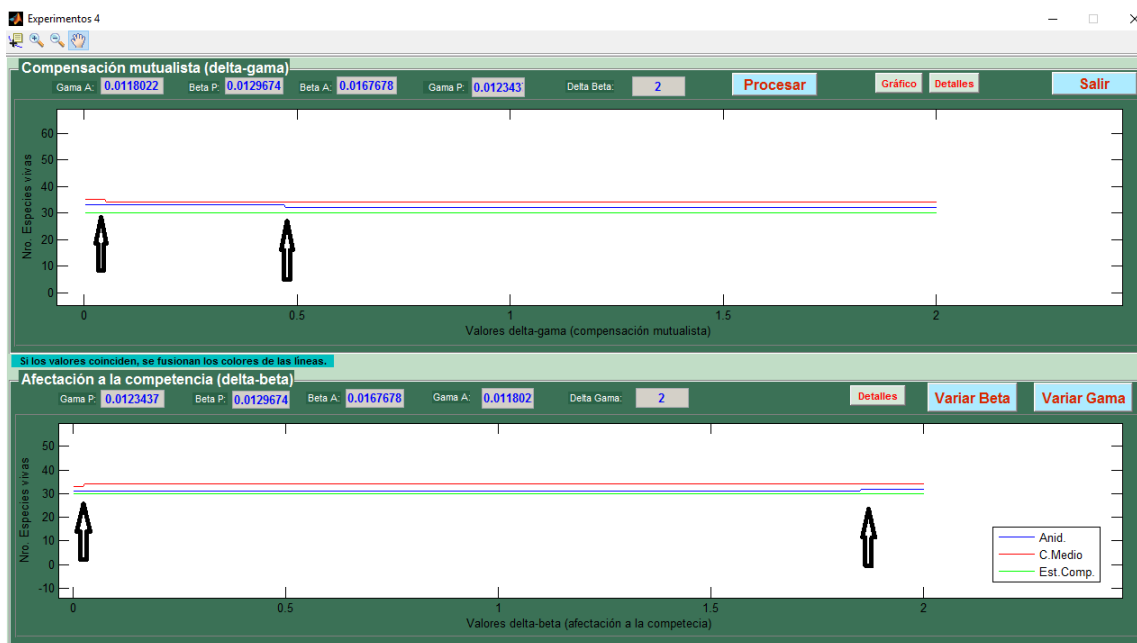


Fig. 41: Compensación mutualista y afectación a la competencia. La estructura de la red afecta a la dinámica del sistema.

Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

Parámetro	Valor
δ_g	2
δ_b	2
α_p	aleatorio
α_a	aleatorio

En esta red (Figura 42) se observa cómo para todos los valores de δ_γ menores que dos, anidamiento supera a competencia pero es menor a campo medio. Campo medio decrece estabilizándose en δ_γ igual a 0.56 aproximadamente. Esto se explica ya que en campo medio, cada planta estaría conectada con 98 insectos y cada insecto interacciona con 87 plantas, el beneficio mutualista no es percibido por las especies. Para la red en el modelo de anidamiento, el beneficio es percibido por muchas especies de la red puesto que, para las plantas, la gran mayoría de ellas tiene un número de conexiones o grado menor a 10, siendo una sola de ellas con grado igual a 25. En el caso de los insectos, muchos de ellos tienen un grado menor a 10 y una sola alcanza el grado igual a 32.

Para valores de δ_β distintos de 0, la competencia disminuye para cada par de especies que tenga un cooperador común, en este caso, en campo medio, cada planta e insecto tiene 98 y 87 especies cooperadoras, respectivamente.

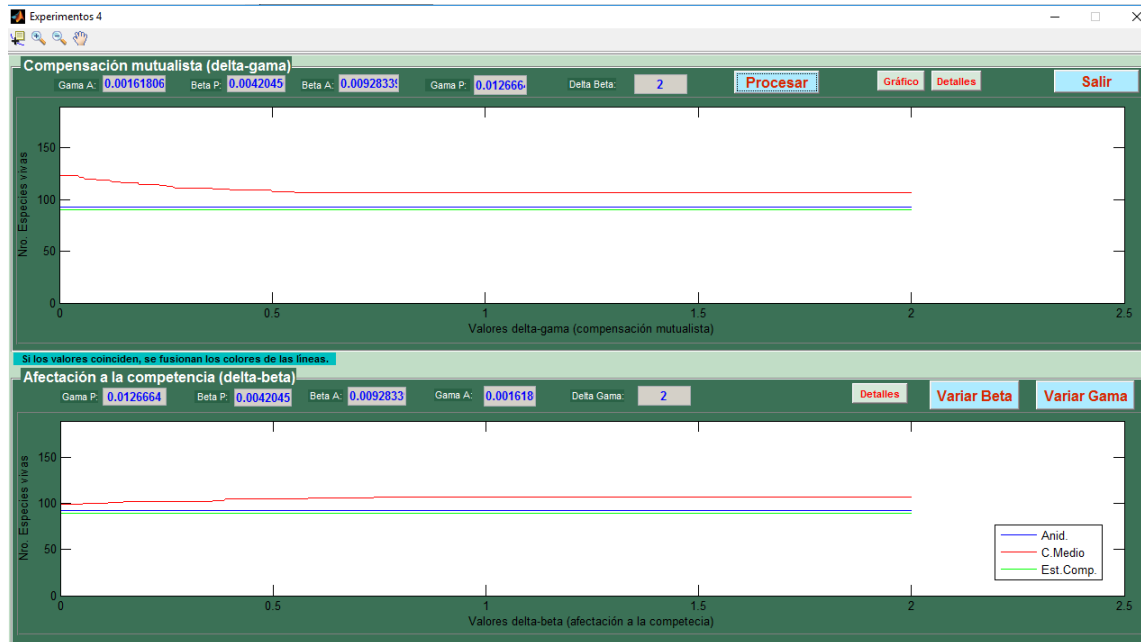


Fig. 42: Compensación mutualista y afectación a la competencia. Las tasas de mutualismo y competencia son afectadas por la estructura de la red.

Puesto que en los dos ejemplos anteriores, los parámetros δ_γ y δ_β se fijaron con el valor de dos, a continuación se obtendrán los resultados correspondientes cuando estos parámetros toman distintos valores. Cambiaremos también los valores de la tasa de crecimiento de todas las especies, para asegurar que anidamiento supere a campo medio, con el fin de visualizar de mejor forma la influencia de la estructura de la red en la dinámica del sistema.

Anidamiento supera a campo medio. Cambiando el valor de α_p y α_a

Para las dos redes analizadas, escogemos las tasas de crecimiento de plantas y animales, α_p y α_a , para que anidamiento supere a campo medio.

Red 1: Arroyo et al. (1982) (primera red)

En esta red, el máximo grado de las plantas es 7 y 21 plantas son especialistas con grado 1. El máximo grado de los animales es 20 y muchos de ellos son especialistas. Es de suponer que la compensación mutualista será percibida por la mayoría de las especies. Por otro lado, campo medio será beneficiado por la disminución de la competencia.

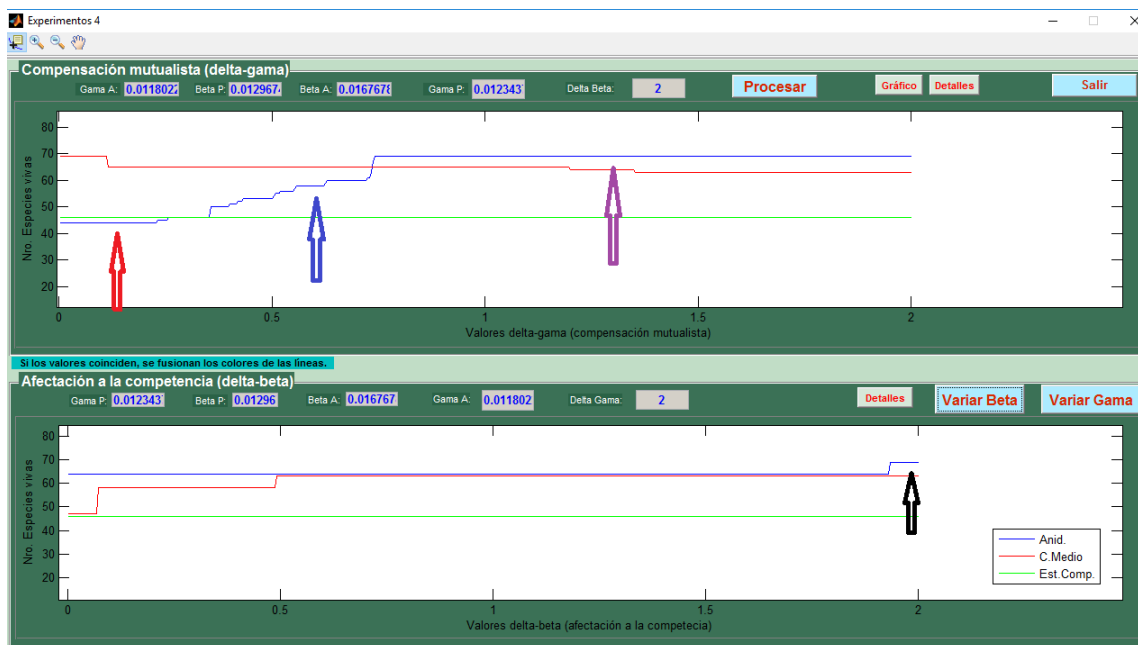


Fig. 43: Compensación mutualista y afectación a la competencia. Las especies se benefician por la disminución de la competencia y la percepción del mutualismo.

Efectivamente, la dinámica de la red ahora es diferente para distintos valores de la compensación mutualista y afectación a la competencia entre 0 y 2. La flecha roja indica el intervalo de valores de la compensación en el cual anidamiento es superado por competencia y campo medio, esta región es $[0, 0.2561]$. La flecha azul señala la región en la que anidamiento supera a competencia pero es superado por campo medio, la región es $[0.2561, 0.7364]$. La zona en la que anidamiento supera a campo medio y a competencia está señalada por la flecha morada y es $[0.7364, 2]$. Se verifica que valores pequeños del parámetro δ_γ representan grandes beneficios mutualistas, y valores mayores de δ_γ representan pequeños beneficios mutualistas, que son principalmente percibidos por las especies menos conectadas o especialistas.

En el caso de la afectación a la competencia, para todos los valores de δ_β , el modelo de anidamiento supera a competencia y a campo medio, incluso se señala con la flecha negra, la región en la que anidamiento aumenta las especies presentes en el sistema, [1.929, 2]. Se confirma cómo se modula el intercambio mutualista entre las especies del sistema mutualista por medio de δ_γ y δ_β .

Variación de las tasas de competencia β y mutualismo γ (Red 1)

Ahora escogemos valores para la compensación mutualista δ_γ y la afectación a la competencia δ_β distintos de dos y variamos los valores de las tasas de competencia y mutualismo. Se elige una tasa de crecimiento que asegure que anidamiento supera a campo medio. Se tienen los siguientes resultados (ver Figura 44).



Fig. 44: Variación de las tasas de competencia. La variación de las tasas de competencia entre las especies, para un valor de δ_γ bajo y un valor de δ_β alto, hace que el número de especies presentes en anidamiento disminuya incluso a niveles menores que en el modelo de competencia.

Si el valor de δ_γ es bajo y el valor de δ_β es alto, se pueden encontrar tasas de competencia en las cuales el modelo de competencia supere a anidamiento siendo menor a campo medio. Además, existen intervalos para valores de las tasas de competencia de los animales en los que anidamiento es mayor a competencia pero es menor a campo medio. Se generan otros en los que competencia supera a anidamiento.

Campo medio es claramente beneficiado por valores altos de δ_β tanto para las plantas y los animales. En general, para el modelo de anidamiento, cuando se incrementa la competencia entre plantas o entre animales, existen especies que van a la extinción.

Si se considera la variación de la tasa de mutualismo o cooperación, γ_p y γ_a , el número de especies presentes en competencia, anidamiento y campo medio se mantiene constante cuando crece γ_p , siendo anidamiento menor a competencia. Si γ_a crece, se observa que en general, campo medio se beneficia. Anidamiento disminuye llegando incluso a ser menor que competencia.

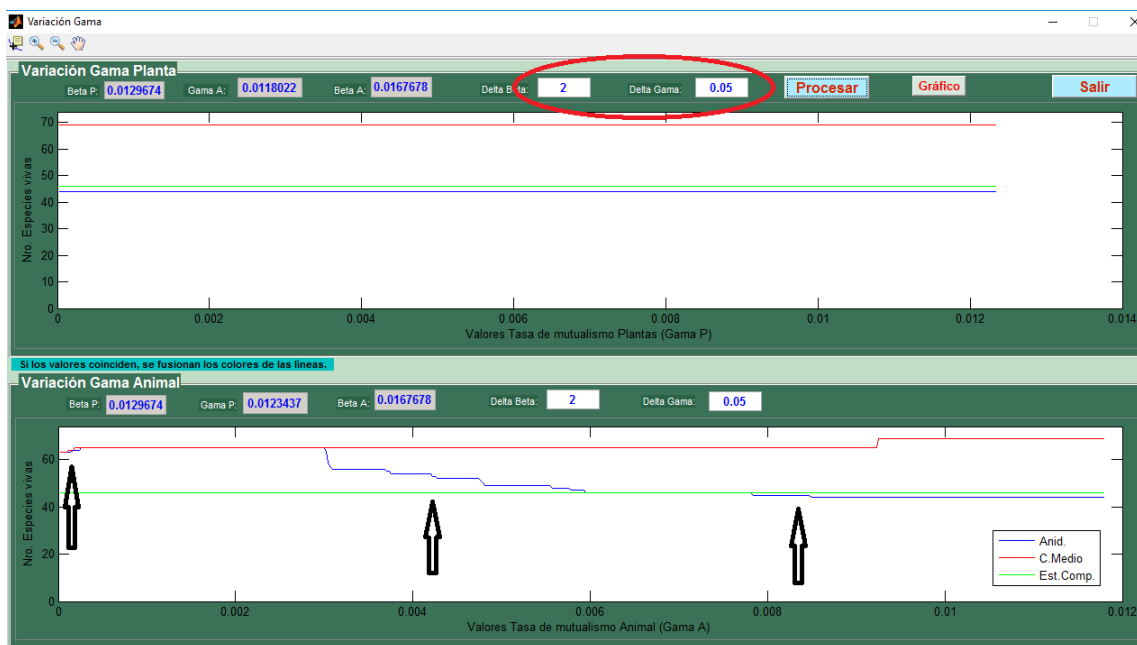


Fig. 45: Variación de las tasas de mutualismo. La variación de las tasas de cooperación de las plantas mantiene constantes a los tres modelos. Si crece la tasa de mutualismo animal, se beneficia a campo medio y anidamiento disminuye.

Si ahora se considera un valor de δ_γ alto y un δ_β bajo, los tres modelos disminuyen cuando la competencia entre plantas crece. Anidamiento es el modelo que alcanza el mayor número de especies presentes. Si la competencia entre animales crece, en general, los tres modelos se mantienen constantes, aunque nuevamente anidamiento supera a los otros modelos.

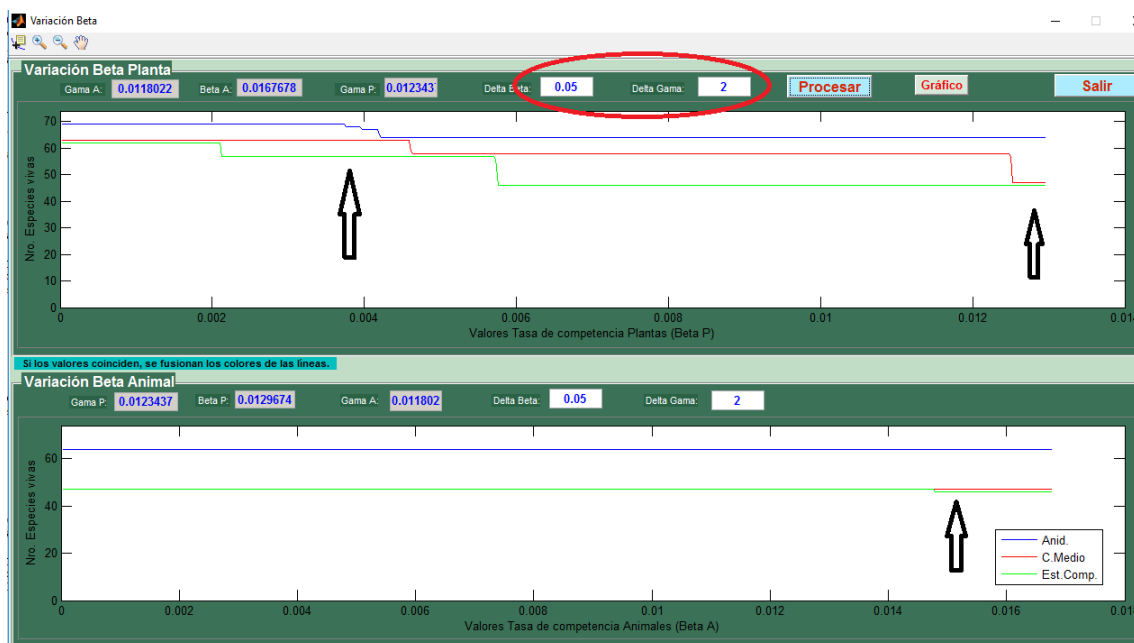


Fig. 46: Variación de las tasas de competencia. Los tres modelos disminuyen cuando crece la competencia entre plantas. Se mantiene constante si crece la competencia entre animales. En los dos casos, anidamiento supera a los otros dos modelos.

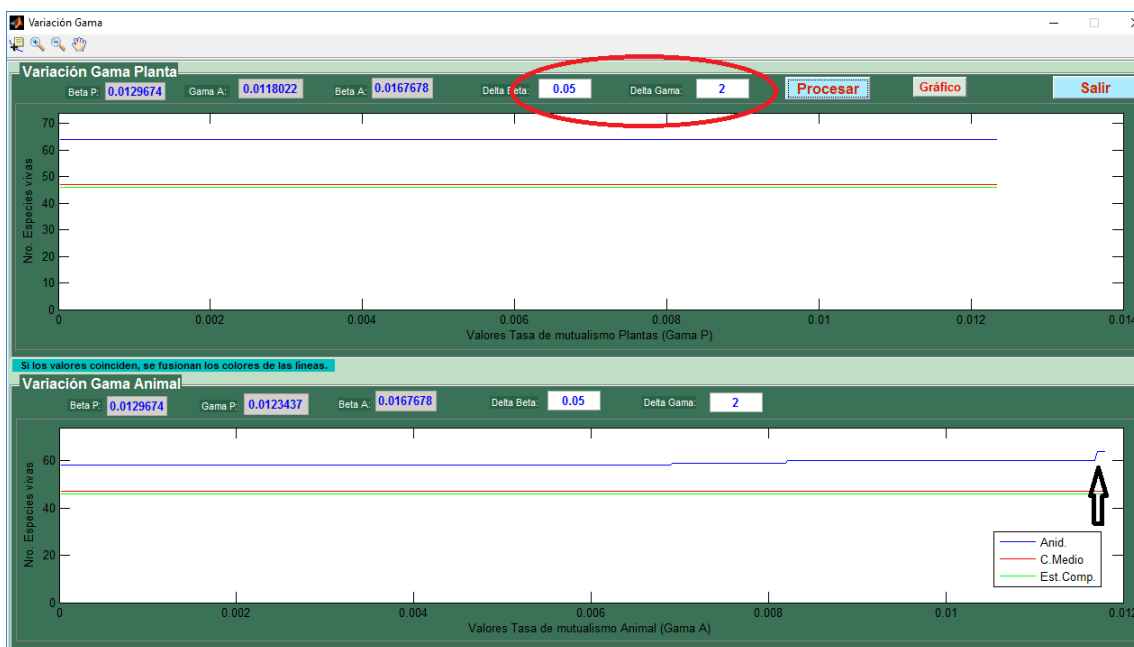


Fig. 47: Variación de las tasas de mutualismo. En el caso de crecimiento de la cooperación de las plantas, el número de especies presentes, para cada uno de los modelos, permanece constantes. Si la cooperación animal crece, anidamiento aumenta. En ambos casos, anidamiento supera a campo medio y a competencia.

En el caso de la variación de la cooperación entre plantas y animales, para valores de δ_γ altos y valores δ_β bajos, los modelos se mantienen constantes, aunque en el caso en el que crece la cooperación animal, anidamiento se beneficia. De igual manera, anidamiento supera a competencia y a campo medio.

Red 2: Arroyo et al. (1982) (segunda red)

En el caso de la segunda red, también se pueden encontrar valores de la compensación mutualista en la cual anidamiento supera a campo medio. Para cada una de las especies el grado o número de conexiones es 98 para las plantas y 87 para los animales, así, el beneficio mutualista es disminuido considerablemente para una red totalmente conectada. Campo medio alcanza el valor de 184 especies existentes, mientras el valor para anidamiento es de 185. La competencia es disminuida por una razón parecida, ya que los colaboradores comunes para las plantas es 98 y para los animales es 87, la competencia en campo medio disminuye mucho más que en anidamiento al ser una red totalmente conectada. Campo medio es beneficiado más que anidamiento y esto es precisamente lo que se observa en la Figura 48.



Fig. 48: Compensación mutualista y afectación a la competencia. Las tasas de mutualismo y competencia son afectadas por la compensación mutualista y la afectación a la competencia.

Variación de las tasas de competencia β y mutualismo γ

Consideramos $\delta_\gamma = 2$ y $\delta_\beta = 0.05$ y hacemos variar los valores de la tasa de competencia de plantas y animales. Para esta segunda red, la variación de los valores de competencia de las plantas genera regiones en las cuales anidamiento supera a campo medio y campo medio supera a anidamiento. El modelo de competencia también se ve afectado por esta variación. La aparición de estos valores umbral en los que la relación entre campo medio y anidamiento cambia puede ser explicado por la relación entre los conos asociados a cada uno de los modelos.

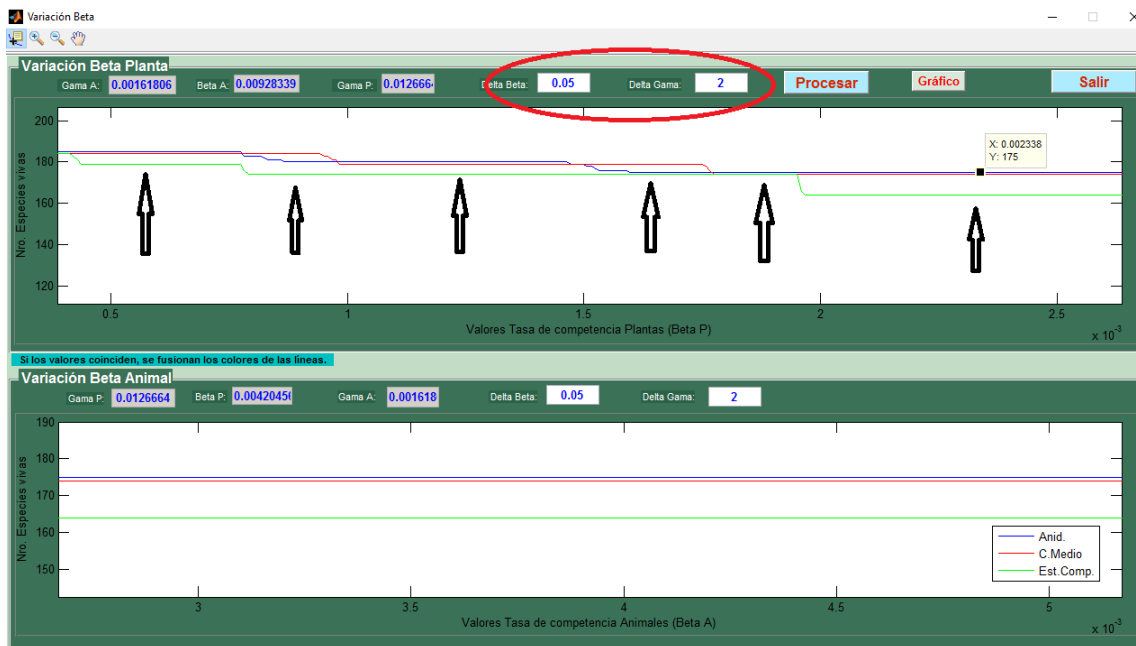


Fig. 49: Variación de las tasas de competencia. Aparición de valores umbral en los que la relación de los modelos de campo medio y anidamiento cambian.

Para estos valores de δ_γ y δ_β variamos las tasas de mutualismo del sistema. Encontramos que anidamiento supera a campo medio cuando la cooperación entre las plantas crece. En el caso de la cooperación entre animales, cuando crece anidamiento supera a campo medio, encontrándose una región de valores de las tasas de cooperación entre animales en las que anidamiento y campo medio son iguales.

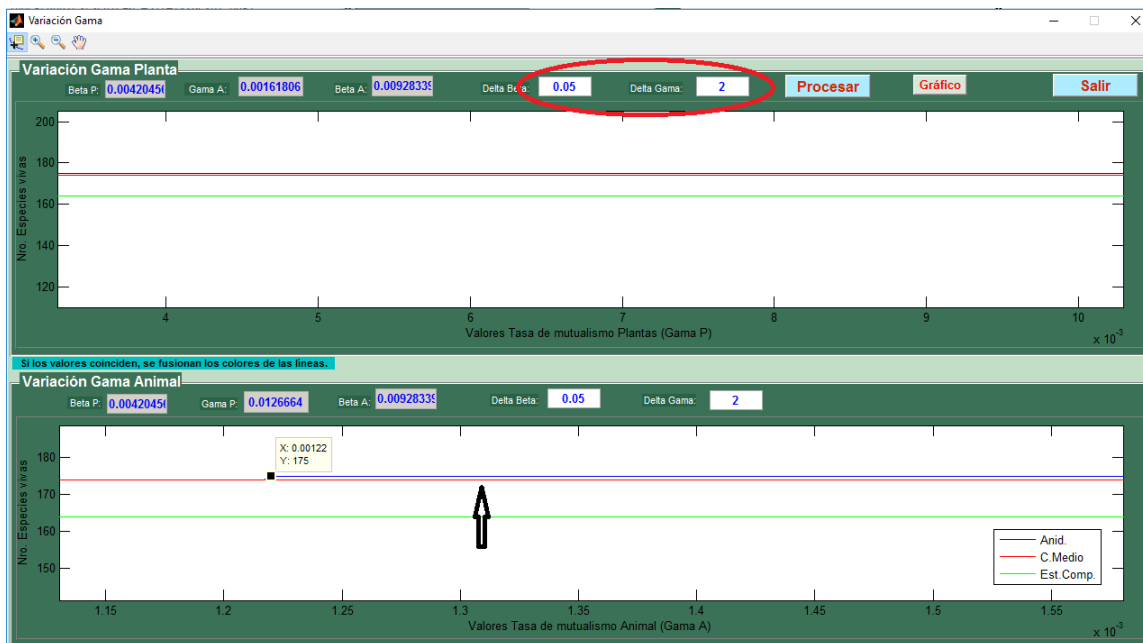


Fig. 50: Variación de las tasas de mutualismo. Para un valor de δ_γ alto y δ_β bajo, el modelo anidamiento recupera especies cuando la cooperación entre animales crece.

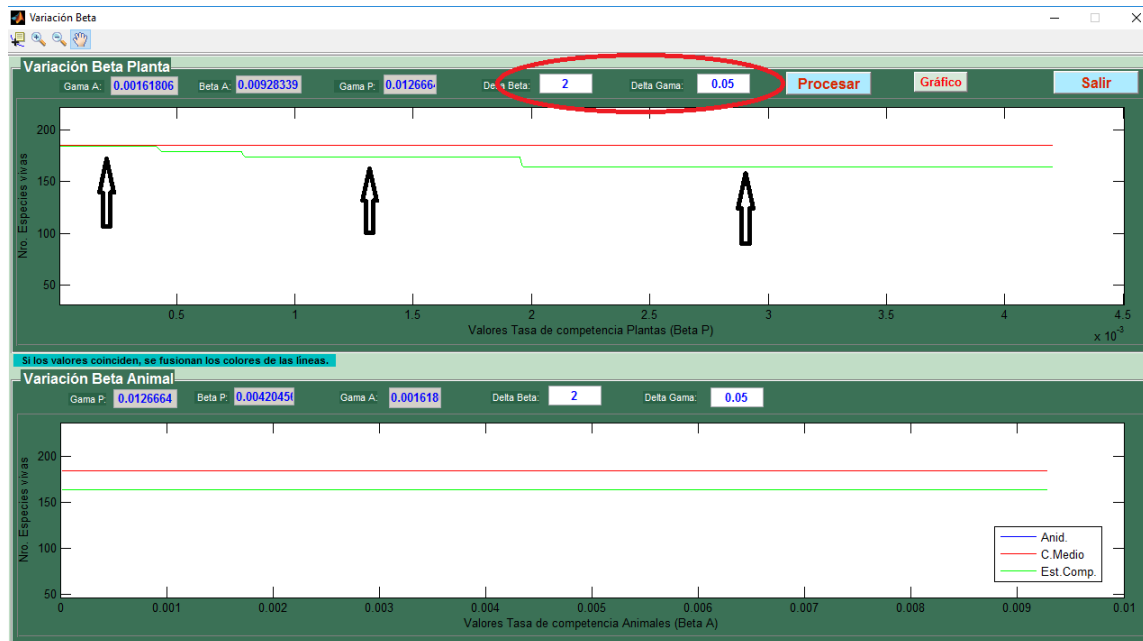


Fig. 51: Variación de las tasas de competencia. Si se asigna un valor a δ_γ bajo y a δ_β alto, competencia y anidamiento son afectados negativamente cuando crece la competencia entre plantas.

Ahora ingresamos los valores $\delta_\gamma = 0.05$ y $\delta_\beta = 2$. Debido al valor alto de la afectación a la competencia, el número de especies presentes en campo medio es constante. Campo medio y competencia disminuyen cuando la competencia entre plantas crece. Si crece la competencia entre animales, los modelos se mantienen constantes, siendo campo medio el que supera a los otros dos.

Si variamos las tasas de mutualismo de las especies, manteniendo estos valores de δ_γ y δ_β , los modelos de campo medio y anidamiento se benefician cuando la cooperación animal crece. Incluso campo medio crece antes que anidamiento.

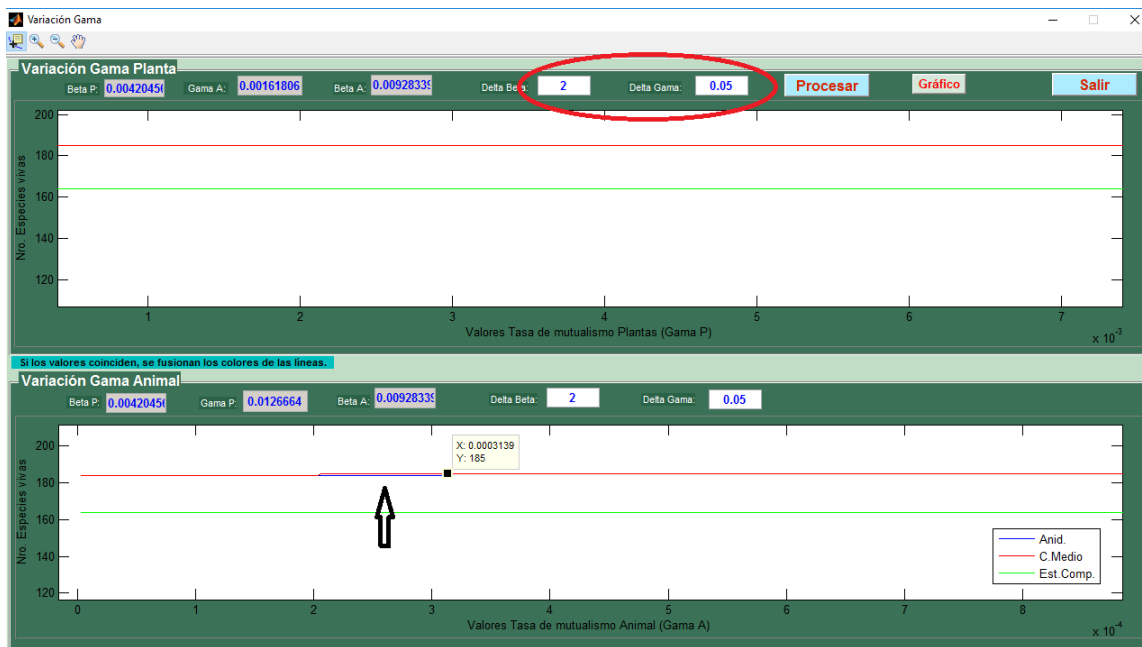


Fig. 52: Variación de las tasas de mutualismo. Si la cooperación animal crece, anidamiento y campo medio son beneficiados mínimamente.

Conclusión

Es claro que la compensación mutualista y la afectación a la competencia afectan o modulan el intercambio entre las especies. Se verifica que las especies menos conectadas, especialistas, son beneficiadas por la compensación mutualista, mientras que las especies más conectadas o que tienen especies cooperadoras comunes se benefician por la afectación a la competencia.

Existen valores umbrales que forman regiones para las tasas de competencia y mutualismo en las cuales anidamiento decrece, se mantiene o crece, dependiendo de los valores que se asignan a δ_γ y δ_β .

4.4.6 Experimento 5. Estructura del atractor de una red mutualista

Metodología

Este experimento pretende visualizar las redes atrayentes que fueron desarrolladas en el Capítulo 2. En efecto, se trata de poder escribir el atractor global como un conjunto jerarquizado de niveles de energía, ordenados según los puntos estacionarios, desde el globalmente estable hasta los que van perdiendo una dirección de estabilidad, hasta terminar en la solución nula. De esta manera, observamos la estructura del atractor global que determina todos los escenarios futuros en la dinámica de la red.

Como ya se mencionó, por las restricciones de cálculo en lo que tiene que ver con los recursos computacionales, se restringe la posibilidad de encontrar la estructura de una red con un número de especies (nodos) no mayor a ocho. Una vez ingresada la red y ajustado los parámetros procesamos la opción correspondiente en la pantalla de experimentos, obteniendo inicialmente todos los puntos de equilibrio del sistema.

Primera red

Plantas	Animales	Anidamiento
5	3	0.730769

Parámetro	Valor
β_p	0.0741888
β_a	0.165421
γ_p	0.0366442
γ_a	0.0608008
δ_γ	0
δ_β	0
α_p	aleatorio
α_a	aleatorio

Una vez fijados los parámetros ejecutamos la opción de estructura del atractor y el resultado que obtenemos son todos los puntos de equilibrio para el sistema asociado.

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	-1.0377e+03	865.8253	2.4200e+03	-31.6757	-34.0673	34.4662	99.7974	-138.6457
2	-1.0326e+03	861.5430	-54.1207	12.2910	16.4120	-0.5530	-64.7418	-0.3013
3	-601.4995	-502.1877	2.0149e+03	0	-66.9661	0	100.3435	-84.4043
4	-210.9361	-127.2956	-1.8320e+03	0	161.6453	0	-123.6345	-0.8133
5	-61.8916	-9.9826	-364.8389	0	33.0355	0	-25.3558	-0.8759
6	-30.4340	-25.5121	99.7536	0	-2.6137	0	5.4883	-5.0097
7	-26.2861	-22.0095	60.0349	-1.5121	-0.0676	1.4980	2.8784	-4.3606
8	-1.0002	0	0.0652	0	0.7057	0	0	-0.7611
9	-0.9957	0	0	0	0.7102	0	0	-0.7608
10	-0.9803	0	0.0901	0	0.7306	0.7722	0	-0.8876
11	-0.9742	0	0	0	0.7367	0.7673	0	-0.8864
12	-0.9720	0	0.0632	0	0.7037	0	0	0
13	-0.9696	0	0.1032	0	0.7267	0.7121	0.4313	-0.9484
14	-0.9677	0	0	0	0.7081	0	0	0
15	-0.9627	0	0	0	0.7336	0.7072	0.4259	-0.9462
16	-0.9585	0	0.0767	0	0.7017	0	0.3913	0
17	-0.9534	0	0	0	0.7070	0	0.3869	0
18	-0.9521	0	0.0832	0	0.7237	0.6263	0	0
19	-0.9514	0	0.1139	0	0	0	0	-0.7581
20	-0.9483	0	0.1169	-0.8010	0.7574	0	0	-0.7579
21	-0.9465	0	0	0	0.7293	0.6219	0	0
22	-0.9451	-0.8824	0.1223	0	0.7628	0	0	-0.8114
23	-0.9433	0	0.0919	0	0.7206	0.5779	0.2975	0
24	-0.9429	0	0	0	0	0	0	-0.7576
25	-0.9408	0	0	-0.7935	0.7650	0	0	-0.7575
26	-0.9373	0	0	0	0.7269	0.5738	0.2930	0
27	-0.9334	0	0	0	0.7387	0	0	-0.8104

Fig. 53: Puntos de equilibrio para el sistema asociado.

Se presentan todos los puntos de equilibrio para esta red, sean estos positivos o no. Con la opción **Detalles experimento** se visualizan los puntos de equilibrio positivos.

Sistema de Ecuaciones

Sistema de ecuaciones

- $u1'(u1 - a1 + b'u2 + b'u3 + b'u4 + b'u5 - g1'u6 - g1'u7 - g1'u8)$
- $u2'(u2 - a2 + b'u1 + b'u3 + b'u4 + b'u5 - g1'u6 - g1'u8)$
- $u3'(u3 - a3 + b'u1 + b'u2 + b'u4 + b'u5 - g1'u6 - g1'u7)$
- $u4'(u4 - a4 + b'u1 + b'u2 + b'u3 + b'u5 - g1'u6 - g1'u7)$
- $u5'(u5 - a5 + b'u1 + b'u2 + b'u3 + b'u4 - g1'u6)$
- $u6'(a6 - u6 - b1'u7 - b1'u8 + g2'u1 + g2'u2 + g2'u3 + g2'u4 + g2'u5)$
- $u7'(a7 - u7 - b1'u6 - b1'u8 + g2'u1 + g2'u3 + g2'u4)$
- $u8'(a8 - u8 - b1'u6 - b1'u7 + g2'u1 + g2'u2)$

Parámetros

Nro. Plantas: 5 beta planta: 0.074188 gama1: 0.03664 beta animales: 0.165421 gama2: 0.0608

Nro. Animales: 3

Atractor (3D) Exportar Excel Salir

Puntos de Equilibrio

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	-1.03...	865...	2.4200e+03	-31.6757	-34.0673	34.4662	99.7974	-138.6457
2	-1.03...	861.5...	-54.1207	12.2910	16.4120	-0.5530	-64.7418	-0.3013
3	-601...	-502...	2.0149e+03	0	-66.9661	0	100.3435	-84.4043
4	-210...	-127...	-1.8320e+...	0	161.6453	0	-123.6345	-0.8133
5	-61.8...	-9.9826	-364.8389	0	33.0355	0	-25.3558	-0.8759
6	-30.4...	-25.5...	99.7536	0	-2.6137	0	5.4883	-5.0097
7	-26.2...	-22.0...	60.0349	-1.5121	-0.0676	1.4980	2.8784	-4.3606
8	-1.0002	0	0.0652	0	0.7057	0	0	-0.7611
9	-0.9957	0	0	0	0.7102	0	0	-0.7608
10	-0.9803	0	0.0901	0	0.7306	0.7722	0	-0.8876
11	-0.9742	0	0	0	0.7367	0.7673	0	-0.8864
12	-0.9720	0	0.0632	0	0.7037	0	0	0
13	-0.9696	0	0.1032	0	0.7267	0.7121	0.4313	-0.9484
14	-0.9677	0	0	0	0.7081	0	0	0
15	-0.9627	0	0	0	0.7336	0.7072	0.4259	-0.9462
16	-0.9585	0	0.0767	0	0.7017	0	0.3913	0
17	-0.9534	0	0	0	0.7070	0	0.3869	0
18	-0.9521	0	0.0832	0	0.7237	0.6263	0	0
19	-0.9514	0	0.1139	0	0	0	0	-0.7581
20	-0.9483	0	0.1169	-0.8010	0.7574	0	0	-0.7579
21	-0.9465	0	0	0	0.7293	0.6219	0	0
22	-0.9451	-0.8824	0.1223	0	0.7628	0	0	-0.8114
23	-0.9433	0	0.0919	0	0.7206	0.5779	0.2975	0
24	-0.9429	0	0	0	0	0	0	-0.7576
25	-0.9408	0	0	-0.7935	0.7650	0	0	-0.7575
26	-0.9373	0	0	0	0.7269	0.5738	0.2930	0
27	-0.9334	0	0	0	0.7387	0	0	-0.8104

Fig. 54: Variación de la tasas de mutualismo

Estructura del atractor global

En la red anterior, el número de puntos de equilibrio es $2^8 = 256$ y los puntos no negativos son 14. Estos últimos son los puntos que permiten representar el atractor global del sistema. Por lo general, para redes con un número de nodos superior a ocho,

no es fácil representar la estructura del atractor del sistema. Para poder representarlo como se explicó en el Capítulo 3, escogemos una red que tiene dos plantas y dos animales, dando un máximo de $2^4 = 16$ puntos de equilibrio.

Segunda red

Plantas	Animales	Anidamiento
2	2	1

Escogemos el valor de las tasas de crecimiento que aseguren la máxima biodiversidad, es decir, que asegure la existencia del punto estacionario con todas sus componentes positivas.

Parámetro	Valor
β_p	0.431417
β_a	0.549746
γ_p	0.568578
γ_a	0.175104
δ_γ	0
δ_β	0
α_p	anidamiento supera a campo medio
α_a	anidamiento supera a campo medio

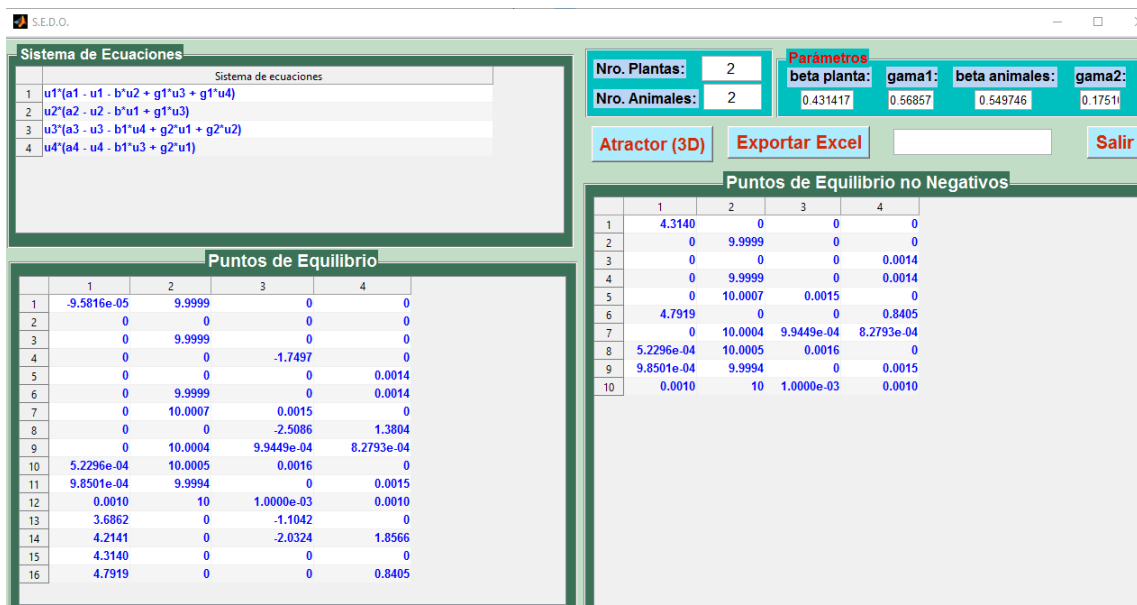


Fig. 55: Totalidad de puntos estacionarios para el sistema mutualista generado por el grupo de parámetros escogidos. En la parte derecha se presentan los puntos estacionarios no negativos. En este caso son diez puntos, siendo el último punto aquel que asegura la máxima biodiversidad, del cual conocemos que es globalmente estable.

Puesto que el número de nodos permite la representación de la estructura del atractor global, usamos el proceso descrito en la Figura 13.

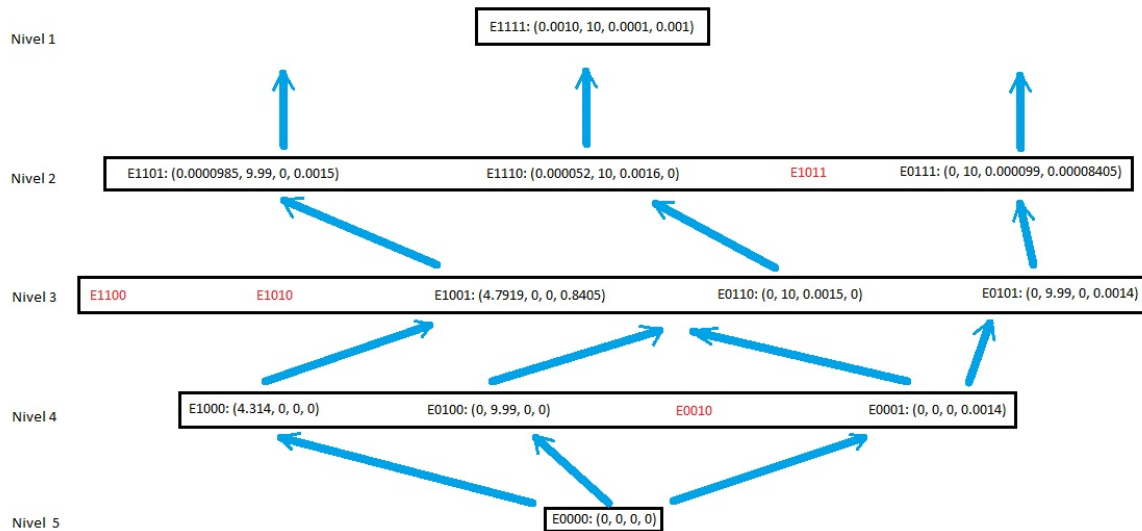


Fig. 56: Organización de los puntos estacionarios en el atractor global por niveles de Energía en el caso de máxima biodiversidad. El nivel superior muestra la mínima energía (dada por la función de Lyapunov), atrayendo a cada solución estrictamente positiva. Las flechas muestran la dirección hacia adelante de la dinámica. El segundo nivel es alcanzado si E_{1111} no existe y si algún E_{1101} , E_{1110} , E_{1011} o E_{0111} existe. El tercer y cuarto nivel sólo se alcanza si algún equilibrio de los niveles superiores no están presentes. El quinto nivel $E_{0000} = (0, 0, 0, 0)$ es asintóticamente globalmente estable sólo si ningún punto estacionario de niveles superiores existen.

Los puntos de equilibrio resaltados en color rojo son aquellos que tienen al menos una componente negativa. Para esta red, existen diez puntos saturados.

Es interesante observar que la caracterización del atractor global como atractor gradiente, con un solo punto globalmente estable en un extremo de la estructura, no obliga a que el resto de puntos estacionarios *inferiores* (es decir, con alguna o algunas componentes nulas adicionales) estén presentes. Es decir, existen muchas estructuras atrayentes con el mismo tipo de punto estacionario saturado (por tanto, globalmente estable). Este hecho es importante pues, como desarrollamos en el Capítulo 2, el atractor global puede entenderse como una nueva *red de redes* que determina el comportamiento futuro de todo el ecosistema, como un todo, así como de cada una de sus partes.

Usando diferentes parametrizaciones para el mismo modelo y red de interacciones, se puede observar que es posible conducir a las especies a la supervivencia total o a su extinción. Como ya se mencionó esto puede ser controlado con la elección adecuada

de las tasas de crecimiento intrínseco, sin querer decir con esto, en elegir tasas absurdamente altas. La mayor área de elección de este parámetro que nos conduce a un equilibrio factible y dinámicamente estable, dependerá de la elección del conjunto de parámetros del sistema y no al contrario. Esto significa que la estructura del atractor global depende enteramente del conjunto de parámetros del sistema. Es más, gracias al Teorema 1.3.14 sabemos la dependencia continua de la estructura del atractor en los valores del vector α . Ello nos lleva a un hecho importante, como es el poder observar los cambios (incluidas bifurcaciones) en la misma en función de la variación del valor de los parámetros.

Por último, en muchos estudios, un punto de equilibrio factible es siempre asumido sin estudiar rigurosamente el conjunto de condiciones que permiten su existencia. En este sentido, hemos encontrado que la condición para que tal equilibrio factible exista, sorprendentemente, depende de una condición muy sencilla: que sea combinación lineal positiva de las columnas de la matriz de adyacencia. Es más, debido a la formulación equivalente del sistema $(L - V)$ con un problema de complementariedad lineal, somos capaces de escoger a voluntad el número de componentes positivas del punto de equilibrio globalmente estable del sistema (1.4.21). Esto lo podemos observar en las 14 redes mutualistas de prueba.

Experimento 6. Dependencia del punto de equilibrio factible con las tasas de crecimiento (El Problema de Complementariedad Lineal (LCP)).

Esta opción, más que ejecutar un experimento, nos permite explicar gráficamente las distintas relaciones que se pueden tener en el contexto de los conos complementarios, formado por las columnas de la matriz de adyacencia y el vector de tasas de crecimiento.

Así, para una red formada por dos plantas y un animal, la sexta opción de la pantalla experimentos, nos permite interactuar con los distintos conos que se forman, competencia, anidamiento y campo medio, y el vector de las tasas de crecimiento α .

Si variamos los distintos valores de los parámetros utilizando los deslizadores, los distintos conos se modifican, permitiendo observar claramente las distintas relaciones que se pueden obtener entre ellos.

Cuando las tasas de crecimiento, vector α , pertenece a los tres conos, los puntos de equilibrio tienen todas sus componentes positivas, es decir las tres especies permanecen en la red.

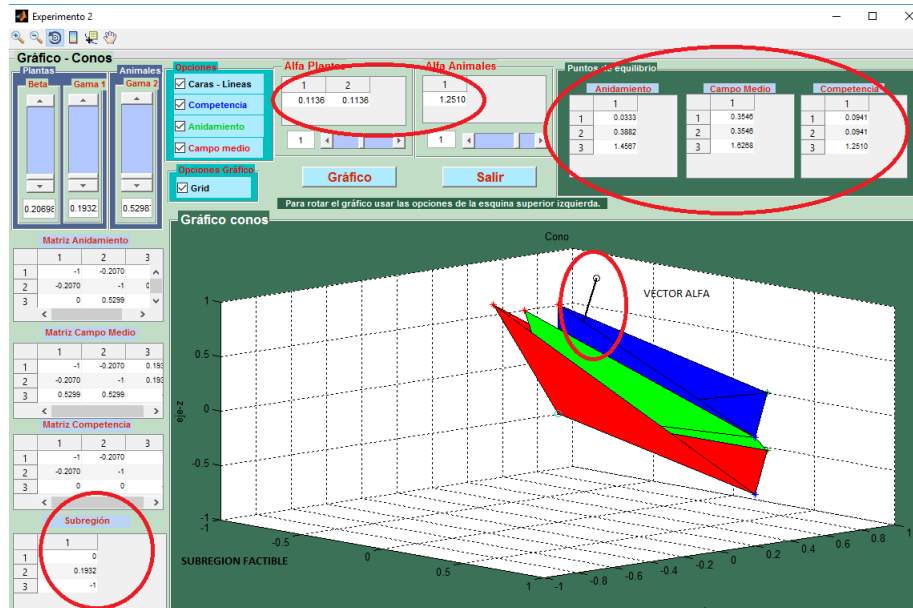


Fig. 57: Se visualizan los tres conos, campo medio (rojo), anidamiento (verde) y competencia (azul). Si la tasa de crecimiento está contenida o pertenece a los tres conos, los puntos de equilibrio son positivos.

Puesto que en la esquina inferior de la pantalla, en la tabla Subregión, se presentan valores, podemos mover la tasa de crecimiento α a esta región y anidamiento superará a campo medio.

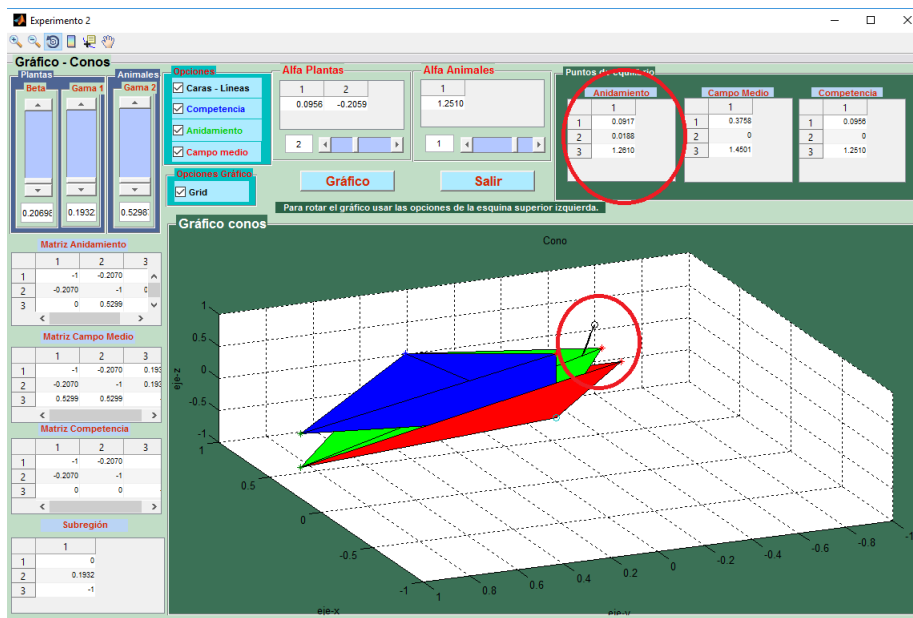


Fig. 58: Se puede observar como, si la tasa de crecimiento α está contenida en la Región factible, anidamiento supera a campo medio, como se puede verificar en los puntos de equilibrio de cada sistema (competencia, anidamiento y campo medio).

La subregión factible se la puede visualizar mejor en la Figura 59.

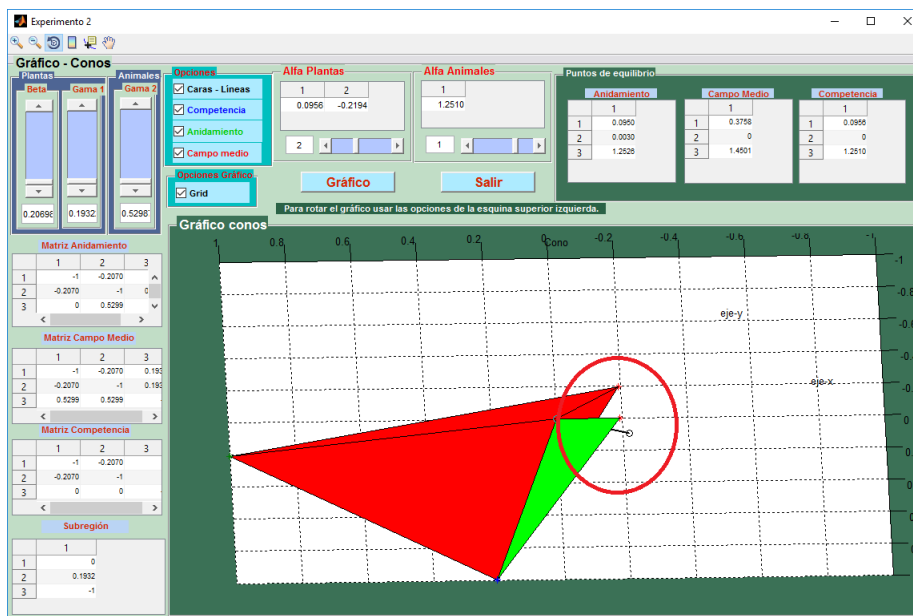


Fig. 59: Existencia de la subregión factible en la cuál, si la tasa de crecimiento α está contenida en ella, anidamiento supera a campo medio.

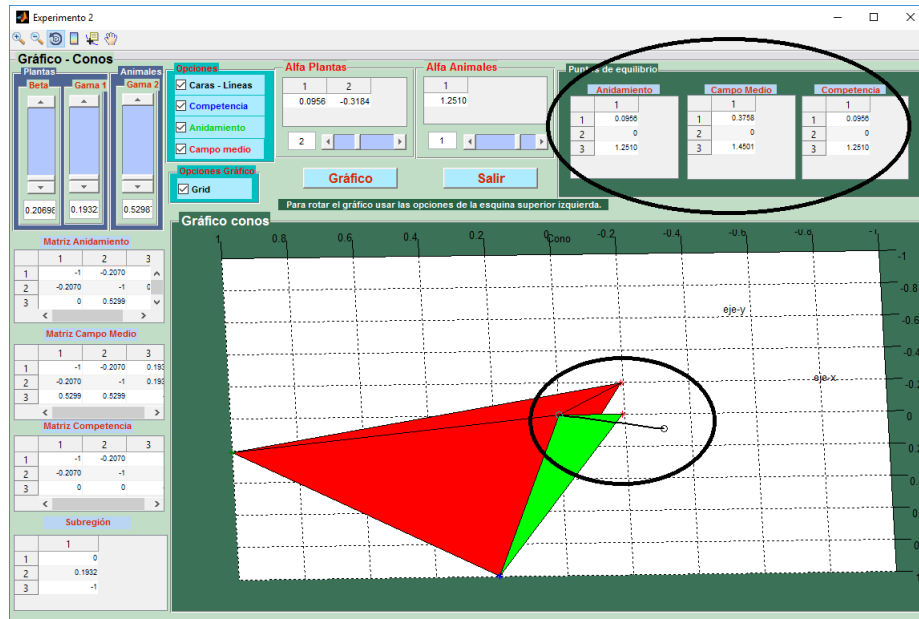


Fig. 60: Si α no está en ningún cono del sistema, los puntos de equilibrio dependerán del cono complementario al que pertenezcan.

El cambio de valores en el conjunto de los parámetros modifican los conos complementarios, formándose subregiones en las cuales si la tasa de crecimiento α está contenida en ellos, las opciones competencia supera a anidamiento o anidamiento supera a campo medio se presentan. Además, si α abandona los conos del sistema, los puntos de equilibrio dependerán de a qué cono complementario pertenecen.

Conclusiones y problemas abiertos

En este Capítulo final expresamos, de manera esquemática, las principales conclusiones que hemos podido obtener de nuestras investigaciones. Quizás sean más interesantes los problemas abiertos a los que éstas han dado lugar, y que también pasamos a enunciar brevemente.

5.1 Conclusiones

- 1) Hemos probado la existencia y unicidad de soluciones del sistema de ecuaciones diferenciales en redes mutualistas. Para ello mostramos condiciones suficientes en los parámetros que aseguran la existencia y unicidad de soluciones de nuestro sistema. Además, estas condiciones son óptimas, en el sentido de que si no se verifican las soluciones explotan en tiempo finito.
- 2) Las condiciones para que la matriz A de adyacencia, que marca las relaciones de competencia y cooperación entre especies, sea de clase S_w (Lyapunov-estable) son, sorprendentemente, las mismas que obtenemos para la existencia y unicidad de soluciones.
- 3) El apartado anterior nos permite garantizar la existencia de un único punto estacionario (factible o parcialmente factible) que es además globalmente asintóticamente estable en todo \mathbb{R}_+^n .
- 4) La Teoría LCP ha supuesto una de las perspectivas teóricas más importantes que hemos adaptado en esta Memoria. Incluso su aplicación sistemática a sistemas

de tipo Lotka-Volterra es novedosa en matemáticas. El colocar el análisis de los puntos estacionarios y su estabilidad en el marco LCP nos ha permitido:

- Calcular de manera efectiva, para cualquier conjunto de parámetros dado, el único punto estacionario en \mathbb{R}_+^n que es globalmente asintóticamente estable.
 - Generar una partición de \mathbb{R}^n de conos convexos asociados al conjunto de todos los puntos estacionarios en \mathbb{R}_+^n .
 - Observar, de manera muy precisa (como función afín), la dependencia de los puntos estacionarios del parámetro $\alpha \in \mathbb{R}^n$ del modelo.
- 5) Hemos probado que, en las hipótesis anteriores, todas las soluciones están acotadas en $[0, +\infty)$. Ello nos permite probar la existencia de un atractor global para nuestro modelo.
 - 6) Gracias al punto anterior, el segundo gran marco teórico adoptado ha sido la Teoría de Sistemas Dinámicos. En particular, hemos podido adaptar con éxito resultados teóricos y relativamente novedosos de esta teoría en relación a la estructura interna de los atractores. La Teoría de Morse-Conley ha jugado un papel fundamental, permitiendo concluir que nuestro sistema es gradiente, y que genera un atractor global de tipo gradiente. Ello permite una descripción jerarquizada de la red mediante un *paisaje de energía* descrito por la función de Lyapunov asociada.
 - 7) De cara a la interpretación del resultado en el apartado anterior desde el punto de vista de las redes complejas, observamos que es precisamente la red compleja dibujada por el atractor global la que determina el conjunto de estados posibles futuros del sistema. Esta red compleja atrayente muestra además su estrecha dependencia con el conjunto de parámetros presentes en el modelo.
 - 8) Hemos desarrollado la programación (en MATLAB) necesaria que nos ha permitido construir un Laboratorio de Redes Mutualistas. Además de sus múltiples funcionalidades, el Laboratorio está preparado para poder seguir incluyendo opciones de cara a posibles mejoras y nuevas experimentaciones. En particular, hemos querido llevar a las simulaciones los marcos LCP y de Sistemas Dinámicos que han conducido la parte más teórica de la Memoria.
 - 9) Los experimentos realizados, con redes virtuales con posibilidad de elegir anidamiento y valor de parámetros, o con 14 redes reales en Ecología estudiadas en la literatura previa, permiten introducir en la arquitectura de la red un acoplamiento

entre estructura (dada por la matriz de adyacencia) y valor de los parámetros, de manera que los resultados en relación a la biodiversidad del sistema se optimizan cuando la estructura produce un cambio automático en los parámetros de mutualismo y competencia del sistema. Para ello, hemos procedido de manera sistemática por un barrido en las formas posibles de anidamiento de las matrices. Ello nos induce a concluir que el modelo debe incorporar, de manera natural, este acoplamiento, para su estudio tanto teórico como numérico.

10) Además de lo anterior, hemos realizado los siguientes experimentos:

- Observamos que el aumento en el valor de los parámetros de cooperación aumenta la biodiversidad del sistema.
- Gracias al marco LCP, que muestra la relevancia crucial de los valores de α , estudiamos la influencia en el parámetro α de la estructura de los sistemas, así como de la estructura de las redes complejas atrayentes dadas por el atractor global.
- Analizamos el valor de cada una de las especies en los catorce ecosistemas reales de nuestro estudio, para detectar la influencia en el índice de biodiversidad del sistema tanto de las especies generalistas como especialistas. Nuestros resultados no son concluyentes, pero indican que el grado de conectividad de las especies (relacionado con su aportación al anidamiento de las redes), por sí mismo, no conduce a un aumento de la biodiversidad.

5.2 Problemas abiertos

- (a) Sería muy interesante mejorar las condiciones para que una matriz de anidamiento sea Lyapunov estable, tratando de optimizar el valor de los parámetros, tal y como obtenemos en las matrices Tipo III para modelos de campo medio.
- (b) Entender mejor la dependencia de la estructura de los atractores en relación a los parámetros de la matriz de adyacencia. Gracias a la aproximación mediante LCP, hemos entendido con profundidad la dependencia de las redes complejas atrayentes con el parámetro α . Sin embargo, a pesar de que la estructura del atractor global depende igualmente de los valores de β , γ_a y γ_p , aún no entendemos bien cómo afectan en concreto a la misma. El problema de aumento de diversidad desde LCP tiene estrecha relación con la contención de los conos asociados a diferentes matrices, lo cual, de manera natural, nos conduce a importantes problemas geométricos y de caracterización de matrices totalmente positivas ([1, 5]).

- (c) Expandir el modelo de grafos bipartitos a grafos más complejos, introduciendo, por ejemplo, distintos módulos distribuidos en niveles diferentes ([104, 17]). Incluso la interacción entre diversos ecosistemas con especies comunes podría ser abordado.
- (d) El marco LCP nos permite poder adentrarnos en los fenómenos de bifurcación de atractores, que, en realidad, es bifurcación de redes complejas. Ambos temas no han sido estudiados en la literatura, y abren perspectivas muy interesantes, prácticamente inexploradas en el campo de las redes complejas. Los problemas de bifurcación en sistemas de EDOs o EDPs han sido estudiados en relación a los cambios en un solo parámetro del sistema, buscando los puntos críticos donde acontecen cambios bruscos en la dinámica. Sin embargo, el acoplamiento de parámetros que, de manera natural, posee nuestro sistema, hace necesario el desarrollo de una teoría de bifurcación en relación a cambios múltiples de los parámetros que, inevitablemente, nos lleva a considerar el concepto de bifurcación de atractores (ver [70, 71, 72]).
- (d) Es muy natural, desde el punto de vista de la modelización, permitir que los parámetros posean una dinámica propia. Ello puede hacerse haciendo que cada parámetro sea una función de t , es decir, considerar $\alpha(t), \beta_i(t), \gamma_i(t)$. Introducir dependencia temporal a los parámetros nos lleva adoptar la novedosa perspectiva de los Sistemas Dinámicos no-autónomos, la cual ha recibido mucha atención en la última década, en especial en relación a la estructura de los atractores globales (ahora dependientes del tiempo) (ver [66, 29, 23, 24]).
- (e) Introducir aleatoriedad es otro de los aspectos básicos que deben ser considerados, por la imprecisión y la presencia de ruidos a la hora de determinar las funciones y parámetros presentes en el modelo. Ello nos conduce a adoptar la perspectiva de los Sistemas Dinámicos Aleatorios, que supone el marco abstracto para el análisis de sistemas de ecuaciones estocásticas, y para el cual el estudio de atractores aleatorios ha recibido mucha atención en las últimas dos décadas ([9, 10, 38, 39]).
- (f) Permitir la dinámica en el mismo grafo, es decir, desarrollar una Teoría de grafos dinámicos (ver, por ejemplo, [98]) en redes mutualistas en Ecología. Ello posibilitaría la evolución temporal de la matriz de adyacencia, incorporando o reduciendo el número de especies presentes en cada momento.
- (h) El concepto de estabilidad estructural está muy bien definido en matemáticas. Se refiere a la robustez de la estructura geométrica del atractor cuando sometemos

a perturbación el modelo. Es un problema abierto en nuestro modelo describir la estabilidad estructural de los sistemas desde la Teoría Morse-Smale (ver [54, 85, 84]), que nos proporciona la estabilidad bajo perturbación en la estructura de conexiones del atractor global.

- (i) La aproximación realizada en los trabajos de Bascompte desde la Teoría de redes complejas permite que el estudio realizado en esta Memoria pueda tener aplicaciones a otras áreas científicas, como Economía y Neurociencias. En efecto, por un lado los LCP han sido ampliamente aplicados a problemas de optimización en modelos económicos (ver, por ejemplo, [34, 45]). Sin embargo, en ningún caso este marco ha sido conjugado con la Teoría de Sistemas Dinámicos, como hemos propuesto a lo largo de toda esta Memoria. En relación a la neurociencia, el conjunto de redes complejas resultantes en la actividad cerebral es un tema intensamente estudiado en la actualidad (ver, por ejemplo, [25, 41]). Nuestra perspectiva del estudio de redes complejas atractivas, sin embargo, está aún por explorar. En particular, en la actualidad estamos tratando de realizar un desarrollo de algunos de los resultados en esta Memoria para el estudio matemático de la conciencia, en el marco de la Teoría de Información Integrada ([113, 114, 82]). En concreto, en relación a la generación de redes dinámicas atractivas en las que la dinámica aparece descrita por ecuaciones diferenciales tanto en los nodos como en las aristas de las redes complejas asociadas.

Bibliografía

- [1] M. F. Abad, *Algunos resultados sobre B-matrices y matrices con inversa positiva*, Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, (2012).
- [2] M. Aldana, *Redes Complejas: Estructura, Dinámica y Evolución*, Instituto de Ciencias Físicas, UNAM (2011), bajado de <http://www.fis.unam.mx/max/MyWebPage/notastwocolumn.pdf>.
- [3] S. Allesina, S. Tang, *Stability criteria for complex ecosystems*, Nature, 483 (2012), 205-208.
- [4] M. Almeida-Neto, P. R. Guimaraes, R. D. Loyola, W. Ulrich, *A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement*, Oikos 117 (2008), 1227-1239.
- [5] T. Ando, *Totally positive matrices*, Linear Algebra and Its Applications 90 (1987), 165-219.
- [6] E. R. Aragão-Costa, T. Caraballo, A. N. Carvalho, J. A. Langa, *Stability of gradient semigroups under perturbation*, Nonlinearity 24 (2011), 2099-2117.
- [7] E. R. Aragão-Costa, T. Caraballo, A. N. Carvalho, J. A. Langa, *Continuity of Lyapunov functions and of energy level for a generalized gradient system*, Topological Methods Nonl. Anal. 39 (2012), 57-82.
- [8] E. R. Aragão-Costa, *Descomposición de Morse para sistemas gradientes en dimensión infinita*, Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, (2012).
- [9] L. Arnold, *Random Dynamical Systems*, Springer Verlag, New York, (1998).
- [10] L. Arnold, I. Chueshov, *Order-preserving random dynamical systems: equilibria, attractors, applications*, Dyn. Stability of Systems 13 (1998), 265-280.

- [11] M. T. K. Arroyo, R. B. Primack, J. J. Armesto, *Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation*, American Journal of Botany 69 (1982), 82-97.
- [12] A. V. Babin, M. I. Vishik, *Attractors of Evolution Equations*, North Holland, Amsterdam, (1992).
- [13] A. V. Babin, M. I. Vishik, *Regular attractors of semigroups and evolution equations*, J. Math. Pures Appl. 62 (1983), 441-491.
- [14] J. Bascompte, P. Jordano, C. J. Melián, J. M. Olesen, *The nested assembly of plant-animal mutualistic networks*, Proc. Natl Acad. Sci. USA 100 (2003), 9383-9387.
- [15] J. Bascompte, P. Jordano, J. M. Olesen, *Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance*, Science 312 (2006), 431-433.
- [16] J. Bascompte, P. Jordano, *The structure of plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity*, Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38 (2007), 567-593.
- [17] J. Bascompte, P. Jordano, *Mutualistic Networks*, Monographs in Population Biology 53. Princeton University Press. Princeton and Oxford, (2014).
- [18] J. Bascompte, *Las matemáticas de la biodiversidad. Indicadores de alerta temprana y teoría de redes para entender el cambio global*, Ecología, Investigación y Ciencia, (2013).
- [19] 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 458 (2009), 1018-1020.
- [20] S. J. Beckett, C. A. Boulton, H. T. P. Williams, *FALCON: a software package for analysis of nestedness in bipartite networks*, F1000Research 3 (2014), 185.
- [21] B. Beehler, *Frugivory and polygamy in birds of paradise*, Auk 100 (1983), 1-12.
- [22] M. Begon, J. L. Harper, C. R. Townsend, *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, (1995).
- [23] M. C. Bortolan, A. N. Carvalho, J. A. Langa, G. Raugel, *Non-autonomous perturbations of Morse-Smale semigroups: stability of the phase diagram*, preprint (2016).
- [24] M. C. Bortolan, T. Caraballo, A. N. Carvalho, J. A. Langa, *Skew-product semiflows and Morse decomposition*, Journal of Differential Equations 255 (2013), 2436-2462.

- [25] J. Cabral, M. L. Kringelbach, G. Deco, *Exploring the network dynamics underlying brain activity during rest*, Progress in Neurobiology 114 (2014), 102-131.
- [26] R. S. Cantrell, C. Cosner, *Spatial Ecology Via Reaction-Diffusion Equations*, Wiley Series in Mathematical and Computational Biology, John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, (2003).
- [27] A. N. Carvalho, and J. A. Langa, *An extension of the concept of gradient semigroups which is stable under perturbation*, Journal of Differential Equations 246 (2009), 2646-2668.
- [28] A. N. Carvalho, J. A. Langa, J. C. Robinson, A. Suárez, *Characterization of non-autonomous attractors of a perturbed gradient system*, Journal of Differential Equations 236 (2007), 570-603.
- [29] A. N. Carvalho, J. A. Langa, J. C. Robinson, *Attractors for Infinite-Dimensional Non-autonomous Dynamical Systems*, Applied Mathematical Series 182, Springer, New York, (2013).
- [30] A. N. Carvalho, J. A. Langa, J. C. Robinson, *Non-autonomous dynamical systems*, Discrete and Cont. Dyn. Systems B 20 (2015), 703-747.
- [31] T. J. Case, R. G. Casten, *Global Stability and multiple domains of attraction in ecological systems*, The American Naturalist 113 (5) (1979), 705-714.
- [32] V. V. Chepyzhov, M. I. Vishik, *Attractors for Equations of Mathematical Physics*, American Mathematical Society, Colloquium Publications, 49, American Mathematical Society, Providence, RI, (2002).
- [33] C. E. Clark, T. G. Hallam, *The community matrix in the three species community model*, J. Math. Biology 16 (1982), 25-31.
- [34] A. J. Conejo, J. D. Fuller, B. F. Hobbs, C. Ruiz, *Complementary Modelling in Energy Markets*, Springer, New York, (2012).
- [35] C. Conley, *Isolated Invariant Sets and the Morse Index*, CBMS Regional Conference Series in Mathematics Vol. 38. American Mathematical Society, Providence R.I., (1978).
- [36] R. W. Cottle, J. Pang, R. E. Stone, *The Linear Complementarity Problem*, Academic Press, Inc. (1992).

- [37] R. W. Cottle, M. L. Balinski, *Complementarity and Fixed Point Problems*, The Mathematical Programming Society, Amsterdam, (1978).
- [38] H. Crauel, F. Flandoli, *Attractors for random dynamical systems*, Prob. Th. Rel. Fields 100 (1994), 365-393.
- [39] H. Crauel, A. Debussche, F. Flandoli, *Random attractors*, J. Dyn. Diff. Eq. 9 (1997), 307-341.
- [40] G. W. Cross, *Three types of matrix stability*, Linear Algebra and Its Applications 20 (1978), 253-263.
- [41] G. Deco, V. K. Jirsa, *Ongoing cortical activity at rest: criticality, multistability, and ghost attractors*, The Journal of Neuroscience 7, 32(10) (2012), 3366-3375.
- [42] S. N. Dorogovtsev, J. F. F. Mendes, *Evolution of Networks*, Oxford University Press. Oxford, (2003).
- [43] J. P. K. Doye, *The network topology of a potencial energy landscape: A static scale-free network*, Phys. Rev. Lett 88, 238701 (2002).
- [44] H. Elberling, J. M. Olesen, *The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies*, Ecography 22 (1999), 314-323.
- [45] M. C. Ferris, J. S. Pang, *Engineering and Economic applications of complementarity problems*, SIAM Rev., 39(4) (1997), 669-713.
- [46] J. L. Garrido, C. Herrera, C. Alonso, *Investigaciones sobre plantas y animales en las sierras de Cazorla, Segura y las Villas*, Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente, (2004).
- [47] B. S. Goh, *Global stability in many-species systems*, Chicago Journals, The American Naturalist 111 (1977), 135-143.
- [48] B. S. Goh, *Stability in models of mutualism*, Chicago Journals, The American Naturalist 113 (2) (1979), 261-275.
- [49] B. S. Goh, *Sector stability of a complex ecosystem model*, Mathematical Biosciences 40 (1978), 157-166.
- [50] G. Guerrero, J. A. Langa, A. Suárez, *Biodiversity and vulnerability in a 3D mutualistic system*, Discrete Contin. Dyn. Syst. 34 (2014), 4107-4126.

- [51] G. Guerrero, J. A. Langa, A. Suárez, *Attracting Complex Networks, in Complex Networks and Dynamics-Social and Economic Interactions*, Lecture Notes in Economics and Mathematical Systems, Springer, (2016).
- [52] G. Guerrero, J. A. Langa, A. Suárez, *Architecture of attractor determines dynamics on mutualistic complex networks*, *Nonlinear Anal. Real World Appl.* 34 (2017), 17-40.
- [53] M. de Guzmán, *Ecuaciones Diferenciales Ordinarias, Teoría de Estabilidad y Control*, Ed. Alhambra, Madrid, (1975).
- [54] J. K. Hale, L. T. Magalhães, W. M. Oliva, *An Introduction to Infinite-Dimensional Dynamical Systems - Geometric Theory*, Applied Mathematical Sciences Vol. 47. Springer-Verlag, (1984).
- [55] J. K. Hale, *Ordinary Differential Equations*, John Wiley & Sons, Nueva York, (1969).
- [56] J. K. Hale, *Asymptotic Behavior of Dissipative Systems*, Math. Surveys and Monographs, Amer. Math. Soc., Providence, (1988).
- [57] P. Hartman, *Ordinary Differential Equations*, John Willey & Sons, Inc., New York, (1964).
- [58] D. Henry, *Geometric Theory of Semilinear Parabolic Equations*, Lecture Notes in Mathematics Vol. 840, Springer-Verlag, (1981).
- [59] M. W. Hirsch, S. Smale, *Ecuaciones Diferenciales, Sistemas Dinámicos y Álgebra Lineal*, Alianza Universidad Textos, Madrid, (1983).
- [60] B. Hocking, *Insect-flower associations in the high Arctic with special reference to nectar*, *Oikos* 19 (1968), 359-388.
- [61] J. Hofbauer, K. Sigmund, *The Theory of Evolution and Dynamical Systems. Mathematical Aspects of Selection*, Cambridge University Press, Cambridge, (1988).
- [62] V. Hutson, *A theorem on average Lyapunov functions*, *Monatsch. Math.* 98 (1984), 267-275.
- [63] C. N. Kaiser-Bunbury, J. Müller, C. B. Caffish, *Estructura de la comunidad de redes de polinización de los hábitats de brezales de Mauricio*, *Perspectivas en ecología vegetal, Evolución y Sistemática* 11 (2009), 241-254.

- [64] C. N. Kaiser-Bunbury, J. Muller, C. B. Caffish, *La robustez de las redes de polinización a la pérdida de especies y las interacciones: Un enfoque cuantitativo que incorpora el comportamiento de los polinizadores*, Ecology Letters 13 (2010), 442-452.
- [65] P. G. Kevan, *High arctic insect-flower visitor relations: the inter-relationships of arthropods and flowers at Lake Hazen, Ellesmere Island, Northwest Territories, Canada*, Ph.D. Thesis, University of Alberta, (1970).
- [66] P. E. Kloeden, M. Rasmussen, *Nonautonomous Dynamical Systems*, AMS. Mathematical Surveys and Monographs, (2011).
- [67] A. Krishna, P. R. Jr. Guimaraes, P. Jordano, J. Bascompte, *A neutral-niche theory of mutualistic networks*, Oikos 117 (2008): 1609-1618.
- [68] O. A. Ladyzhenskaya, *Attractors for Semigroups and Evolution Equations*, Cambridge University Press, Cambridge, England, (1991).
- [69] J. Lotka, *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, Dover, New York, (1924).
- [70] T. Ma, S. Wang, *Dynamic bifurcation and stability in the Rayleigh-Benard convection*, Commun. Math. Sci. 2 (2) (2004), 159-183.
- [71] T. Ma, S. Wang, *Dynamic bifurcation of nonlinear evolution equations and applications*, Chinese Annals of Mathematics, 26 (2) (2005), 185-206.
- [72] T. Ma, S. Wang, *Bifurcation Theory and Applications*, World Scientific, (2005).
- [73] R. Margalef, *Information theory in ecology*, General Systematics 3 (1958): 36-71.
- [74] C. K. McCullen, *Flower-visiting insects of the Galapagos Islands*, Pan-Pacific Entomologist 69 (1993), 95-106.
- [75] R. Medel, M. Aizen, R. Zamora, *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal*, Editorial Universitaria, Santiago de Chile, (2009).
- [76] C. Meyer, *Matrix Analysis and Applied Linear Algebra*, Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), Philadelphia, PA, (2000).
- [77] R. Meyers (Ed.), *Encyclopedia of Complexity and Systems Science*, Springer Science+Business Media, LLC. New York, NY 10013, USA, (2009).
- [78] T. Mosquin, J. E. H. Martin, *Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, N.W.T., Canada*. Canadian Field Naturalist 81 (1967), 201-205.

- [79] J. D. Murray, *Mathematical Biology*, New York: Springer, (1993).
- [80] K. G. Murty, F. Yu, *Linear Complementarity, Linear and Nonlinear Programming*, Internet Edition, (1997).
- [81] K. G. Murty, *On the number of solutions to the complementary problem and spanning properties of complementary cones*, *Linear Algebra and Its Applications* 5 (1972), 65-108.
- [82] M. Oizumi, L. Albantakis, G. Tononi, *From the phenomenology to the mechanisms of consciousness: Integrated Information Theory 3.0*, *PLOS Comp. Biol* 10 (5), (2014).
- [83] T. Okuyama, J. N. Holland, *Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities*, *Ecol. Lett.* 11 (2008), 208-216.
- [84] W. M. Oliva, *Morse-Smale semiflows, openness and A-stability*, *Differential equations and dynamical systems*, *Fields Inst. Commun.*, 31, Amer. Math. Soc., Providence, RI (2002), 285-307.
- [85] J. Palis, W. de Melo, *Geometric Theory of Dynamical Systems. An Introduction*, Translated from the Portuguese by A. K. Manning. Springer-Verlag, New York-Berlin, (1982).
- [86] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*, Springer, New York, (2002).
- [87] E. L. Rezende, J. E. Lavabre, P. R. Guimarães, P. Jordano, J. Bascompte, *Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks*, *Nature* 448 (2007), 925-928.
- [88] J. C. Robinson, *Infinite-Dimensional Dynamical Systems*, Cambridge University Press, Cambridge, England, (2001).
- [89] R. P. Rohr, S. Saavedra, J. Bascompte, *On the structural stability of mutualistic systems*, *Science* 345 (2014), 416-425.
- [90] N. Rouche, P. Habets, M. Laloy, *Stability Theory by Liapunov's Direct Method*, *Applied Mathematical Sciences* 22. Springer-Verlag, New York, (1977).
- [91] K. P. Rybakowski, *The Homotopy Index and Partial Differential Equations*, Universitext, Springer-Verlag, (1987).

- [92] S. Saavedra, F. Reed-Tsochas, B. Uzzi, *A simple model of bipartite cooperation for ecological and organisational networks*, Nature 457 (2009), 463-466.
- [93] S. Saavedra, F. Reed-Tsochas, B. Uzzi, *Asymmetric disassembly and robustness in declining networks*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 10 (2009), 16466-16471.
- [94] S. Saavedra, D. B. Stouffer, B. Uzzi, J. Bascompte, *Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction*, Nature 478 (2011), 233-235.
- [95] S. Saavedra, R. Rohr, V. Dakos, J. Bascompte, *Estimating the tolerance of species to the effects of global environmental change*, Nature Communications, Macmillan Publishers Limited, (2013).
- [96] D. W. Schemske, M. F. Willson, M. N. Melampy, L. J. Miller, L. Verner, K. M. Schemske, L. B. Best, *Flowering Ecology of Some Spring Woodland Herbs*, Ecology 59 (1978), 351-366.
- [97] G. R. Sell, Y. You, *Dynamics of Evolutionary Equations*, Applied Mathematical Sciences Vol. 143. Springer-Verlag, New York, (2002).
- [98] D. D. Siljak, *Dynamic graphs*, Nonlinear Analysis: Hybrid Systems 2 (2008), 544-567.
- [99] D. D. Siljak, *When is a complex ecosystem stable?*, Mathematical Biosciences 25 (1975), 25-50.
- [100] H. L. Smith, *Competing subcommunities of mutualists and a generalized Kamke theorem*, SIAM J. Appl. Math., 46 (1986), 856-874.
- [101] B. K. Snow, D. W. Snow, *Birds and Berries*, Calton, England, (1988).
- [102] B. K. Snow, D. W. Snow, *The feeding ecology of Tanagers and honeycreepers in Trinidad*, Auk 88 (1971), 291-322.
- [103] R. V. Solé, *Redes Complejas, Del genoma a internet*, Tusquets Editores, Barcelona, (2009).
- [104] R. V. Solé, J. Bascompte, *Self-Organization in Complex Ecosystems*, Monographs in Population Biology 12, Princeton UP, Oxfordshire, USA, (2006).
- [105] A. E. Sorensen, *Interactions between birds and fruit in a temperate woodland*, Oecologia 50 (1981), 242-249.

- [106] A. M. Stuart, A. R. Humphries, *Dynamical Systems and Numerical Analysis*, Cambridge University Press, Cambridge, (1996).
- [107] G. Sugihara, H. Ye, *Cooperative network dynamics*, Nature (News and View), 458 (2009), 979-980.
- [108] S. Suweis, F. Simini, J. R. Banavar, A. Maritan, *Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks*, Nature 500 (2013), 449-452.
- [109] Y. Takeuchi, *Global Dynamical Properties of Lotka-Volterra Systems*, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapore, (1996).
- [110] Y. Takeuchi, N. Adachi, *The existence of globally stable equilibria of ecosystems of a generalized Volterra type*, J. Math. Biol. 10 (1980), 401-415.
- [111] R. Temam, *Infinite-Dimensional Dynamical Systems in Mechanics and Physics*, Springer-Verlag, Berlin, (1988).
- [112] E. Thébault, C. Fontaine, *Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks*, Science 329 (2010), 853-856.
- [113] G. Tononi, G. M. Edelman, *Consciousness and complexity*, Science 282 (1998), 1846-1851.
- [114] G. Tononi, *Integrated information theory of consciousness: an updated account*, Arch. Italiennes de Biologie 150 (2012), 290-326.
- [115] R. S. Varga, *Gersgorin and His Circles*, Springer-Verlag, Berlin, (2004).
- [116] V. Volterra, *Lecons sur It theorie mathematique de la lutte pour la vie*, Gauthiers-Villars, Paris, (1931).
- [117] M. I. Vishik, *Asymptotic Behaviour of Solutions of Evolutionary Equations*, Cambridge University Press, Cambridge, England, (1992).
- [118] Y. Wang, H. Wu, *Dynamics of a cooperation-competition model for the WWW market*, Physica A, 339 (2004), 609-620.
- [119] <http://es.mathworks.com/products/matlab/>
- [120] <http://bimat.github.io/alg/nestedness.html>.