



UNIVERSIDAD DE SEVILLA

MÁSTER UNIVERSITARIO EN MATEMÁTICAS (MUM)

DEPARTAMENTO DE ECUACIONES DIFERENCIALES Y  
ANÁLISIS NUMÉRICO

TRABAJO DE FIN DE MÁSTER

---

**Dinámica de Redes Mutualistas  
en Redes Complejas:  
Una Aproximación desde las EDOS**

---

*Presentado por*

*Manuel Miranda Calixto*

*Dirigido por*

Prof.  
*José Antonio  
Langa Rosado*

Prof.  
*Antonio  
Suárez Fernández*

Junio de 2019



---

# Índice general

---

Capítulos	Página
<b>Introducción</b>	<b>7</b>
<b>1. Modelo de Redes Mutualistas. Sistemas de Lotka-Volterra</b>	<b>21</b>
1.1. Introducción . . . . .	21
1.2. Modelo general. Definiciones . . . . .	22
1.3. Existencia y unicidad de solución . . . . .	23
1.4. Puntos estacionarios del sistema Lotka-Volterra . . . . .	25
1.5. Estabilidad local de los puntos críticos . . . . .	26
<b>2. El Problema de Complementariedad Lineal. Estabilidad global del Sistema de Lotka-Volterra</b>	<b>29</b>
2.1. El Problema de Complementariedad Lineal. Definiciones . . . . .	29
2.2. Resultados teóricos del Problema de Complementariedad Lineal . . . . .	31
2.3. Estabilidad global del Sistema de Lotka-Volterra . . . . .	36
<b>3. Sistemas Mutualistas de Lotka-Volterra</b>	<b>41</b>
3.1. Introducción . . . . .	41
3.2. Existencia y unicidad de solución . . . . .	45
3.3. Estabilidad global del Sistema Mutualista de Lotka-Volterra . . . . .	51
3.3.1. Condición de Tipo I . . . . .	51
3.3.2. Condición de Tipo II . . . . .	52
3.3.3. Condición de Tipo III . . . . .	56
3.3.4. Estudio de los tres tipos de matrices . . . . .	60
<b>4. Sistema Mutualista para tres especies</b>	<b>65</b>
4.1. Introducción . . . . .	65
4.2. Existencia y unicidad de solución . . . . .	66

4.3.	Equilibrios y estabilidad local del sistema . . . . .	71
4.3.1.	Puntos de equilibrio . . . . .	71
4.3.2.	Estabilidad local . . . . .	71
4.3.3.	Caso $\gamma_1\gamma_2 < \beta$ . . . . .	77
4.3.4.	Caso $\gamma_1\gamma_2 > \beta$ . . . . .	79
4.3.5.	Caso $\gamma_1\gamma_2 = \beta$ . . . . .	80
4.4.	El Problema de Complementariedad Lineal . . . . .	82
4.4.1.	Estabilidad global de los equilibrios . . . . .	82
4.4.2.	Simulaciones numéricas . . . . .	87
4.5.	Análisis de los conos complementarios . . . . .	91
4.5.1.	Simulaciones numéricas . . . . .	94
4.5.2.	Competencia sobre anidamiento . . . . .	98
4.6.	Interpretación biológica de algunos resultados . . . . .	100
4.6.1.	Caso $\alpha_3 > 0$ . Fenómeno 1 . . . . .	100
4.6.2.	Caso $\alpha_3 < 0$ . Fenómenos 1 y 2 . . . . .	104
4.6.3.	Caso $\alpha_3 < 0$ . Fenómeno 1 . . . . .	107
4.6.4.	Caso $\alpha_3 < 0$ . Fenómeno 2 . . . . .	110
<b>5.</b>	<b>El Sistema de Lotka-Volterra generalizado. El Problema de</b>	
	<b>Complementariedad no Lineal</b>	<b>113</b>
5.1.	Introducción . . . . .	113
5.2.	El Problema de Complementariedad no Lineal . . . . .	115
5.3.	Sistemas de Lotka-Volterra con M-funciones . . . . .	116
5.3.1.	Caso $q \in Q^+$ . . . . .	119
5.3.2.	Caso $q \in Q^{-0}$ . . . . .	120
5.3.3.	Caso $q \in \overline{Q}$ . . . . .	121
5.4.	Sistemas de Lotka-Volterra con funciones fuertemente monótonas . . .	124
<b>A.</b>	<b>Resultados Auxiliares</b>	<b>127</b>
	<b>Bibliografía</b>	<b>131</b>

---

## Abstract

---

The aim of this project is to study generalized *Lotka-Volterra* systems applied in ecology. This work is divided in five parts: The first one is related to study of steady states in *Lotka-Volterra* model and their local stability; An introduction to the Linear Complementarity Problem and their main theoretical results are analyzed in the second part. This problem is applied to find the equilibria of *Lotka-Volterra* system and their global stability. This will be our third part of the project. The fourth part is about to use all the results in 3D *Lotka-Volterra* system and the research of regions where solutions converges to stable equilibria. The last chapter is devoted to generalize the *Lotka-Volterra* system using a generalized function in the right hand side of model. We will study the main results that appear if the right hand side is changed by a nonlinear function.



---

## Introducción

---

Es evidente que en el mundo existen ecosistemas donde conviven especies que interactúan entre sí. Puede observarse por ejemplo la interacción que hay entre osos y salmones, lobos y conejos, plantas y polinizadores, etc. En estos casos y en muchos ejemplos más se pueden observar cómo hay especies que depredan a otras. Por ejemplo, en un caso donde tenemos un grupo de lobos y un grupo de conejos se observa que los lobos pueden competir o cooperar entre ellos, necesitan de los conejos para sobrevivir, mientras que los conejos, aunque también puedan competir entre ellos, están en desventaja frente a los lobos, y sirven a su vez de presa para ellos. En definitiva, las especies en ecosistemas compiten por recursos comunes o cooperan entre sí para conseguirlos. Este conjunto de relaciones da lugar a una red de relaciones entre las especies. Dichas relaciones pueden resumirse en tres tipos: competición, simbiosis y presa-depredador.

Durante bastantes décadas se ha intentado modelar problemas de este ámbito en el campo de las matemáticas. Hoy en día a este estudio se le conoce como Dinámica de Poblaciones. El tema que nos lleva a esta memoria es estudiar un problema de Dinámica de Poblaciones que modele las relaciones mutualistas entre un número de especies situadas en un ecosistema, organizadas como un grafo bipartito (ver [2, 3, 4, 5, 6, 7]).

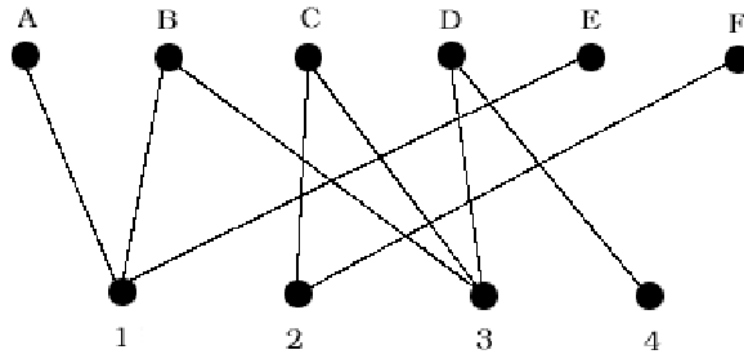


Figura 1: Ejemplo de estructura de un grafo bipartito.

*Alfred J. Lotka* y *Vito Volterra* propusieron de manera independiente en 1925 y 1926, respectivamente, un modelo de Ecuaciones Diferenciales que pretendía explicar los distintos comportamientos que las distintas especies tenían entre sí. Inicialmente el modelo se presentó como un sistema de dos ecuaciones diferenciales que estudiaban el comportamiento entre dos especies, y presentaba la siguiente forma

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a + by) \\ \frac{dy}{dt} = y(c + dx) \end{cases}$$

donde los parámetros  $a, b, c, d \in \mathbb{R}$  y  $t \in [0, +\infty)$ .  $x(t)$  e  $y(t)$  describen el comportamiento de las dos especies.

Con el paso del tiempo se han ido descubriendo muchas propiedades de este modelo. Una de estas propiedades es que puede generalizarse a uno que modele el mismo comportamiento pero para un número  $n$  de especies en un ecosistema. Este es el tema principal de esta memoria, dar una visión más general al estudio del modelo de *Lotka-Volterra*.

El estudio de este Trabajo de Fin de Máster lo dividiremos en cinco capítulos, en los que tratamos de comprender mejor el modelo *Lotka-Volterra* en Dinámica de Poblaciones.



## Capítulo 1

En el Capítulo 1 introduciremos el modelo  $n$ -dimensional de *Lotka-Volterra*. Este modelo constará de  $n$  ecuaciones diferenciales no lineales de primer orden que dan un aspecto general al primer sistema presentado en 1925 y 1926. Dicho modelo tiene la forma siguiente

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad a_{ij}, b_j \in \mathbb{R}, \quad i = 1, \dots, n, \quad (1)$$

donde  $b_i$  es la tasa de crecimiento intrínseca que tiene la especie  $i$ -ésima, y  $a_{ij}$  es el efecto que tiene la especie  $j$ -ésima sobre la especie  $i$ -ésima.

Definidos el sistema y todos los parámetros y conceptos previos, procederemos a dar resultados de existencia y unicidad de solución, probando además que las soluciones son positivas bajo datos iniciales positivos. A continuación calcularemos los puntos de equilibrios de éste y posteriormente estudiaremos la estabilidad local de ellos, dando lugar así a equilibrios que serán útiles a la hora de aplicar este modelo al comportamiento de especies en un ecosistema dado. Observaremos además que, mientras aparecen en el modelo equilibrios triviales, habrá a su vez otros equilibrios que no son tan fáciles de calcular.

## Capítulo 2

En este capítulo daremos a conocer el Problema de Complementariedad Lineal. Dicho problema es el siguiente: Dados  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$  y  $q \in \mathbb{R}^n$ ,

$$\begin{cases} \text{Hallar } w = (w_i), z = (z_i) \in \mathbb{R}^n \text{ tales que} \\ w = Mz + q \\ \text{Sujeto a } w \geq 0, z \geq 0, w'z = 0 \end{cases} \quad (2)$$

El problema lo denotaremos por  $PCL(q, M)$ .

Veremos a lo largo del capítulo cómo este problema está íntimamente ligado al estudio de los puntos de equilibrio que aparecen en el modelo de *Lotka-Volterra*  $n$ -dimensional. En efecto, probaremos el siguiente resultado

**Lema 1.** *Consideramos el sistema de Lotka-Volterra (1), con  $A$  y  $b$  la matriz y vector que compone el sistema. Se tiene entonces que el Problema de Complementariedad*

Lineal  $PCL(-b, -A)$  considerado como en (2) es equivalente al problema de encontrar un punto crítico no negativo  $x^*$  de (1) que verifique

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

Viendo la utilidad del problema nos centraremos en dar resultados teóricos de éste y los aplicaremos al sistema principal. En concreto nos centraremos en probar el siguiente resultado

**Teorema 1.** *Dados  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$  y  $q \in \mathbb{R}^n$ , el problema  $PCL(q, M)$  tiene una única solución si y sólo si  $M$  es una  $P$ -matriz (ver Definición 2.1.2).*

Esto lo enlazaremos con el siguiente resultado, que nos sirve para garantizar la estabilidad global del modelo  $n$ -dimensional, y está relacionada con el siguiente concepto de matriz.

**Definición 1.** *Sea  $A$  una matriz cuadrada de orden  $n$ . Se dice que  $A$  es de clase  $S_w$  o Lyapunov-estable si existe una matriz diagonal positiva  $W$  tal que la matriz simétrica  $WA + A'W$  es definida negativa.*

**Teorema 2.** *En las condiciones del sistema de Lotka-Volterra (1), supongamos que  $A \in S_w$ . Entonces el sistema tiene un único punto de equilibrio saturado  $x^*$  para cada  $b \in \mathbb{R}^n$  que además es globalmente estable en  $\mathbb{R}_+^n$ .*

Esto es un salto entre lo estudiado en el Capítulo 1 y este, pues pasaremos de la estabilidad local, a dar equilibrios no triviales (que en ocasiones son los que dan más información en las aplicaciones) y estudiar su estabilidad global.

### Capítulo 3

En este capítulo vamos a considerar redes mutualistas de *Lotka-Volterra*. Estas redes son muy importantes en Ecología, y han recibido mucha atención en los últimos 15 años. Por ejemplo, si estamos en el caso del estudio de una red de interacciones entre plantas y animales observamos que las plantas necesitan de animales para la supervivencia de éstas, ya sean polinizando o dispersando las semillas de las plantas. Las plantas y los animales en un ecosistema por tanto forman una red de interacciones que involucra una combinación de relaciones mutualistas. Dentro del grupo de las plantas se tiene que éstas compiten entre ellas. Análogamente, dentro del grupo de los animales, éstos compiten entre sí. Pero entre plantas y animales

existen relaciones de cooperación entre ellos.

Si queremos establecer un sistema de tipo *Lotka-Volterra*, dispondremos de dos subsistemas, donde en cada uno surgen interacciones mutualistas entre ellos. Cada subsistema corresponderá a plantas y animales, la cual forman un grafo bipartito.

En [2, 3, 7, 18, 19] puede verse que estos ecosistemas mutualistas siguen unos patrones concretos a la hora de organizarse. Estos patrones son de la siguiente forma:

1. La existencia de especies generalistas y especialistas en el ecosistema. Las generalistas son aquellas especies que interactúan con muchas especies; las especialistas por su parte son aquellas que interactúan con un número reducido de especies.
2. Organización a través de relaciones anidadas, esto es, las especies especialistas interactúan con algún subconjunto de enlaces de alguna especie generalista. Esto hace que se creen matrices de adyacencia propias de los enlaces, como se muestra en la Figura 2.
3. La existencia de asimetría entre las interacciones de dos especies de cada grupo, es decir, las conexiones entre ellas en ambas direcciones de conexión no tienen porqué tener los mismos pesos. Las especies especialistas de cada grupo tienden a una conexión fuerte con las especies generalistas del otro grupo.

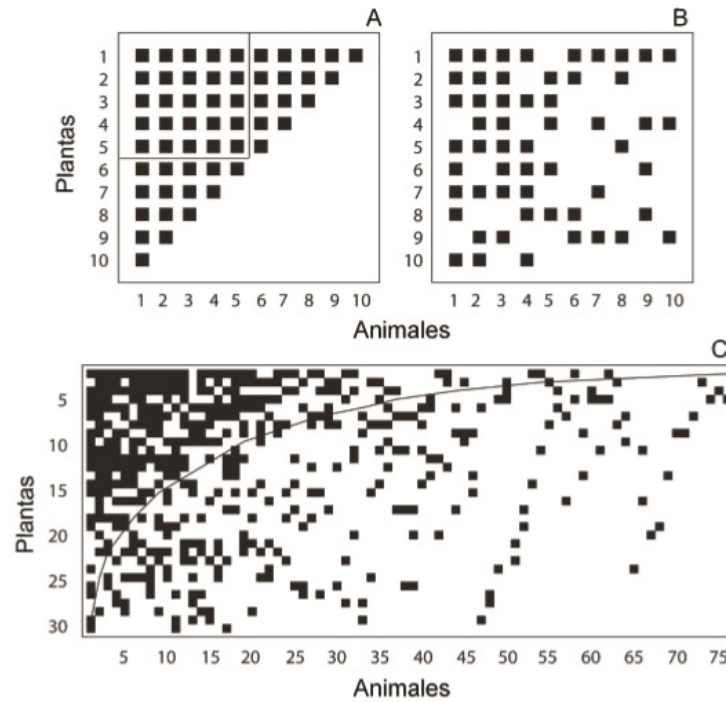


Figura 2: Relaciones de anidamiento.

Estas redes complejas muestra por tanto una visión fija de todas las relaciones en los sistemas mutualistas.

Sin embargo, podemos observar además la evidencia de la dinámica intrínseca que posee cada nodo de la red, así como sus conexiones entre ellas a lo largo del tiempo. Es por eso que en [7] se introduce un modelo que sea capaz de conservar la red compleja observada y a su vez introducir una dinámica propia en cada uno de los nodos de ésta. Este sistema se le conoce como el sistema mutualista de *Lotka-Volterra*. Dicho sistema se escribe de la siguiente forma: Supongamos que tenemos un número  $P$  concreto de plantas y un número  $A$  de animales. El sistema mutualista de *Lotka-Volterra* consistirá en estudiar el sistema

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left( \alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} u_j + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} v_k \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dv_i}{dt} = v_i \left( \alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} v_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} u_k \right) & i = 1, \dots, A, \\ u_i(0) = u_{i0} & i = 1, \dots, P, \\ v_i(0) = v_{i0} & i = 1, \dots, A, \end{cases} \quad (3)$$

donde  $u_i$  representaría el comportamiento de la planta  $i$ , y  $v_i$  el comportamiento del animal  $i$ .

Los parámetros  $\alpha_{p_i}, \alpha_{a_i} \in \mathbb{R} \forall i, j = 1, \dots, A, P$  determinan las tasas de natalidad.  $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \geq 0 \forall i, j = 1, \dots, A, P$  son las tasas de competencia de cada subsistema.  $\gamma_{p_{ik}}, \gamma_{a_{ik}} \geq 0 \forall i, j = 1, \dots, A, P$  representa la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de los dos sistemas.

Lo primero que haremos con este modelo es estudiar las condiciones para las que exista una única solución y. En concreto tenemos el siguiente resultado.

**Teorema 3.** *Consideremos el sistema (3):*

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

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

Entonces existe una única solución positiva acotada de (3) para todo  $t > 0$ .

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

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

Entonces la solución de (3) explota en tiempo finito.

Una vez obtenida, emplearemos resultados del Problema de Complementariedad Lineal que estudiamos en el Capítulo 2 para dar condiciones que nos garanticen cuándo podemos hallar puntos de equilibrios globalmente estables en el sistema. Observaremos que la matriz que está asociada al sistema se clasificará en tres tipos diferentes:

1. **Tipo I:** La matriz será de Tipo I cuando verifique

$$\sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} + \sum_{j \neq i}^P \beta_{p_{ij}} < 1, \quad \forall i = 1, \dots, P,$$

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

2. **Tipo II:** Las matrices de Tipo II son las que cumplen que

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

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

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

3. **Tipo III:** Son las matrices que verifican

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

donde

$$\beta_1 = \beta_{p_{ij}}, \quad \beta_2 = \beta_{a_{ij}}, \quad \gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}, \quad \gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}, \quad \forall i, j$$

Veremos que los distintos tipos de matrices llevan a un propósito común: la propiedad de ser la matriz de clase  $S_w$ , y así poder aplicarla al Teorema 2. Cada tipo de matriz nos dará una condición para que el sistema presenten algún equilibrio globalmente estable. Estudiaremos también que tipo de matriz de los tres estudiados es el mejor, a lo que llegaremos que las mejores matrices son las de tipo III.

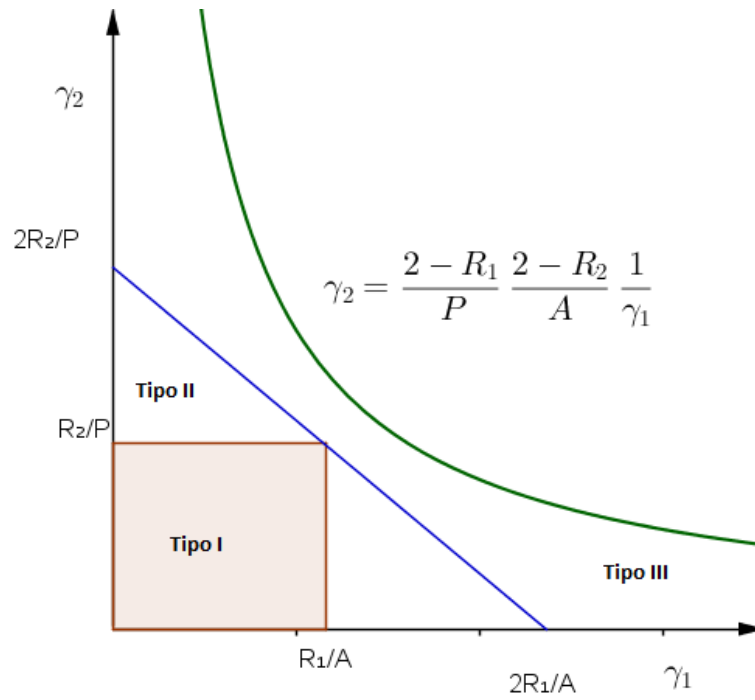


Figura 3: Comparación de los tres tipos de matrices.

## Capítulo 4

En el Capítulo 4 presentaremos un caso particular del modelo de *Lotka-Volterra*: El modelo 3-dimensional, formado por ejemplo por dos plantas y un polinizador

$$\begin{cases} u_1' = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3) \\ u_2' = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3) \\ u_3' = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 u_1 + \gamma_2 u_2) \\ (u_1(0), u_2(0), u_3(0)) = (u_1^0, u_2^0, u_3^0), u_i^0 \geq 0. \end{cases} \quad (4)$$

Para este modelo nos dedicaremos a estudiar todo lo analizado en capítulos anteriores. Estudiaremos la existencia y unicidad de solución y la existencia de equilibrios. Dichos

equilibrios podemos calcularlos explícitamente, siendo de la forma siguiente

$$\begin{aligned}
 E_0 &= (0, 0, 0), E_{100} = (\alpha_1, 0, 0), E_{010} = (0, \alpha_2, 0), E_{001} = (0, 0, \alpha_3), \\
 E_{011} &= \left( 0, \frac{\alpha_2 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, \frac{\alpha_3 + \gamma_2 \alpha_2}{1 - \gamma_1 \gamma_2} \right), \\
 E_{101} &= \left( \frac{\alpha_1 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, 0, \frac{\alpha_3 + \gamma_2 \alpha_1}{1 - \gamma_1 \gamma_2} \right), \\
 E_{110} &= \left( \frac{\alpha_1 - \beta \alpha_2}{1 - \beta^2}, \frac{\alpha_2 - \beta \alpha_1}{1 - \beta^2}, 0 \right), \\
 E_{111} &= \left( \frac{\alpha_1(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta)}{(1 - \beta)(1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2)}, \right. \\
 &\quad \left. \frac{\alpha_1(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta)}{(1 - \beta)(1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2)}, \right. \\
 &\quad \left. \frac{(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta)}{1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2} \right).
 \end{aligned}$$

Estudiaremos la estabilidad local de estos equilibrios analizando el signo de los autovalores de la matriz jacobiana asociada a cada equilibrio. A continuación, usaremos el Problema de Complementariedad Lineal para ver cuándo la estabilidad local de algún equilibrio pasa a ser global. Veremos que las condiciones de estabilidad local y global son en realidad las mismas para dicho punto. En efecto, tendremos el siguiente resultado

**Teorema 4.** *En las condiciones del sistema (4), y considerando los equilibrios  $E_0, E_{100}, E_{010}, E_{001}, E_{110}, E_{101}, E_{011}, E_{111}$  anteriormente calculados:*

1. Si  $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 < 0$ , entonces  $E_0$  es globalmente estable.
2. Si  $\alpha_1 > 0$ ,  $\alpha_2 < \beta \alpha_1$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2 \alpha_1$ , entonces  $E_{100}$  es globalmente estable.
3. Si  $\alpha_1 < \beta \alpha_2$ ,  $\alpha_2 > 0$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2 \alpha_2$ , entonces  $E_{010}$  es globalmente estable.
4. Si  $\alpha_1 < -\gamma_1 \alpha_3$ ,  $\alpha_2 < -\gamma_1 \alpha_3$ ,  $\alpha_3 > 0$ , entonces  $E_{001}$  es globalmente estable.
5. Si  $\alpha_1 > \beta \alpha_2$ ,  $\alpha_2 > \beta \alpha_1$  y

$$(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta) < 0.$$

Entonces  $E_{110}$  es globalmente estable.



6. Si  $\alpha_1 + \gamma_1\alpha_3 > 0$ ,  $\alpha_3 + \gamma_2\alpha_1 > 0$  y

$$\alpha_1(\gamma_2\gamma_1 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) < 0.$$

Entonces  $E_{101}$  es globalmente estable.

7. Si  $\alpha_2 + \gamma_1\alpha_3 > 0$ ,  $\alpha_3 + \gamma_2\alpha_2 > 0$  y

$$\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) < 0.$$

Entonces  $E_{011}$  es globalmente estable.

8. Supongamos que  $E_{111}$  existe, en el sentido de que las componentes de  $E_{111}$  son positivas. Entonces dicho punto es globalmente estable.

Finalmente, definiremos el concepto de cono convexo de una matriz de la siguiente forma.

**Definición 2.** Dada una matriz  $A \in \mathbb{R}^{m \times p}$ , definimos el cono convexo en  $A$  como

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

Este concepto de cono lo usaremos a la hora de realizar simulaciones numéricas. En efecto, estudiaremos cómo afectan los enlaces en las redes a sus matrices correspondientes y en consecuencia a los conos que se forman en  $\mathbb{R}^3$ . Compararemos y veremos la importancia de los tres tipos de conos que se presentan en el trabajo: competencia, campo medio y anidamiento. Las últimas simulaciones se centrarán en la observación de dos fenómenos que se dan cuando variamos los parámetros del sistema:

Fenómeno 1. Consiste en un aumento de la biodiversidad tras aparecer enlaces mutualistas en el sistema. Estudiaremos las regiones donde las especies que tienden a extinguirse no lo llegan a hacer debido a la existencia de enlaces cooperativos.

Fenómeno 2. Consiste en un aumento de la biodiversidad, aunque la dinámica propia del sistema los lleve a la extinción, es decir, un aumento de la biodiversidad debido a la interacción de ciertas especies, aunque éstas tiendan a la extinción.

## Capítulo 5

Este último capítulo pretende generalizar el modelo de *Lotka-Volterra*  $n$ -dimensional, dando el salto del modelo que estudiamos antes a uno de la forma

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i[q_i - f_i(x_1, \dots, x_n)], \quad i = 1, \dots, n \quad (5)$$

donde  $q \in \mathbb{R}^n$  y  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ .

Para estudiar este sistema, el Problema de Complementariedad Lineal no sirve, por lo que presentaremos el llamado Problema de Complementariedad no Lineal

$$\begin{cases} \text{Hallar } x \in \mathbb{R}^n \text{ tales que} \\ f(x) + c \geq 0 \\ \text{Sujeto a } x \geq 0, \quad x'[f(x) + c] = 0 \end{cases}$$

con  $c \in \mathbb{R}^n$  y  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ .

Este problema tiene la misma función que su análogo lineal, es decir, veremos que resolver dicho problema es equivalente a calcular un equilibrio del sistema de *Lotka-Volterra* generalizado, así como resultados que nos garanticen la existencia de equilibrios en el sistema que sean globalmente estables. En concreto estudiaremos un nuevo concepto de función: las M-funciones. Este tipo de funciones nos permiten probar el resultado de existencia y unicidad de equilibrio para (5).

**Teorema 5.** *Supongamos que se verifican las siguientes hipótesis:*

(H-1)  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  es una M-función continua y diferenciable.

(H-2)  $\mathbb{R}_+^n \subseteq f(\mathbb{R}_+^n)$  (Propiedad de sobreyectividad).

Entonces el sistema (5.1) tiene un único equilibrio no negativo  $x^*$  verificando

$$q_i - f_i(x^*) \leq 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Este resultado podemos a su vez enlazarlo con el siguiente, que nos da la estabilidad del equilibrio

**Teorema 6.** *Sea el sistema (5). Supongamos (H-1) y (H-2). Entonces para cualquier  $q \in \mathbb{R}^n$ , el equilibrio  $x^*$  es estable con respecto de  $X_I^+$  y toda solución de (5) que empiece en  $X_I^+$  converge a  $x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ .*

A lo largo del capítulo veremos también cómo el carácter de  $q$  influye en las técnicas empleadas para estudiar la estabilidad de los equilibrios, por lo que desglosaremos  $q$  en tres conjuntos diferentes

$$Q^+ = \{q : q > 0\}, \quad Q^{-0} = \{q : q \leq 0\}, \\ \bar{Q} = \mathbb{R}^n \setminus (Q^+ \cup Q^{-0}).$$

Parte del capítulo se basará en ver los distintos métodos para probar que, independientemente de donde se encuentre  $q$ , el equilibrio  $x^*$  será globalmente estable.

Al final de la memoria se incluirá un **Anexo** en el que se detallarán algunos de los resultados teóricos adicionales que se han ido usando a lo largo de esta memoria.



# Capítulo 1

---

## Modelo de Redes Mutualistas. Sistemas de Lotka-Volterra

---

### 1.1. Introducción

Estudiaremos en este primer capítulo el modelo de Ecuaciones Diferenciales propuesto independientemente por *Alfred J. Lotka* y *Vito Volterra* en 1925 y 1926, respectivamente. Este modelo aplicado en Dinámica de Poblaciones pretende explicar la relación entre dos especies que denotaremos por A y B. En una primera instancia consideraremos tres tipos de relaciones entre dichas especies.

1. **Competición.** En esta relación las especies A y B compiten por un recurso que tienen en común, como puede ser la comida, el hábitat, etc. Es claro entonces que la existencia de una especie tiene efectos negativos en la otra especie.
2. **Simbiosis.** En la relación de simbiosis, también llamada relación de cooperación, ambas especie cooperan entre ellas por un recurso común. Esta situación es la contraria a la competición, pues la presencia de una especie trae consecuencias positivas en la otra especie.
3. **Depredador-Presa.** Esta situación es la contraria a los otros dos modelos de relaciones. En este caso la existencia de A tiene consecuencias positivas para el desarrollo de B, mientras que B repercute negativamente en A. Diremos en estos casos que A es una presa y B un depredador.

Observamos que las dos primeras relaciones comparten cierta simetría, pues la existencia de una especie puede ser mejor o peor para la otra especie, y viceversa, mientras que la última relación tiene un carácter asimétrico, puesto que la existencia de una especie trae consecuencias positivas para la otra, y no ocurre al revés.

## 1.2. Modelo general. Definiciones

Si pretendemos plantear un modelo de ecuaciones diferenciales que explique dichas relaciones llegamos al *Modelo de Lotka-Volterra*. Inicialmente el modelo queda descrito mediante el siguiente sistema

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a + by) \\ \frac{dy}{dt} = y(c + dx), \end{cases} \quad (1.1)$$

donde los parámetros  $a, b, c, d \in \mathbb{R}$  y  $t \in [0, +\infty)$ .

Este modelo consta de un sistema de ecuaciones con dos incógnitas  $x(t), y(t)$ . Es considerado *Modelo 2D de Lotka-Volterra*. Dependiendo del signo de los parámetros,  $x(t)$  e  $y(t)$  tendrán una diferente interpretación:

1. Si  $b, d < 0$  el modelo es de competición, pues al decrecer una especie decrece la otra.
2. Si  $b, d > 0$  el modelo es simbiótico, pues el crecimiento de  $x(t)$  hace que  $y(t)$  crezca, y viceversa.
3. Si  $b < 0$  y  $d > 0$  en el modelo habría una presa y un depredador. En concreto  $x(t)$  sería la presa e  $y(t)$  sería el depredador.

En vista del carácter del modelo podemos dar una versión generalizada de éste.

**Definición 1.2.1.** *Se define el modelo general para  $n$  especies de Lotka-Volterra como el sistema de  $n$  ecuaciones*

$$\frac{x'_i}{x_i} = b_i + a_{ii}x_i + \sum_{j \neq i} a_{ij}x_j, \quad i = 1, \dots, n \quad (1.2)$$

que puede ser reescrito de la forma

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \right), \quad i = 1, \dots, n. \quad (1.3)$$

Bajo esta definición denotamos por  $b_i$  por la tasa de crecimiento intrínseca que tiene la especie  $i$ -ésima.  $a_{ij}$  denota el efecto que tiene la especie  $j$ -ésima sobre la  $i$ -ésima.

Si nos fijamos en la ecuación (1.2), el término  $b_i + a_{ii}x_i$  denota el crecimiento que tiene la especie  $i$  en ausencia de otras, mientras que el término  $a_{ij}x_j$  representa el crecimiento de la especie  $i$  bajo el efecto de la especie  $j$ .

Si el modelo es de competición, el signo de  $a_{ij}$  y  $a_{ji}$  son negativos dos a dos. Análogamente si el modelo es de simbiosis, el signo de ambos será positivo dos a dos. Si el modelo es presa-depredador,  $a_{ij}$  y  $a_{ji}$  tendrán signo contrario dependiendo de quién sea presa y quién depredador.

Estableceremos  $a_{ii} < 0$ , pues describen la relación entre la misma especie y reflejan la limitación de recursos.

**Definición 1.2.2.** En las condiciones de las ecuaciones (1.2) y (1.3), definimos la matriz de interacción o matriz de comunidad a la matriz  $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ .

### 1.3. Existencia y unicidad de solución

Para estudiar la existencia y unicidad de solución del problema (1.3) consideramos la región

$$\Omega = [0, +\infty)^{n+1}$$

En esa región definimos la función que denota al segundo miembro de nuestro sistema

$$\begin{aligned} f(x) &= (f_1(x), \dots, f_n(x))', \quad x = (x_1, \dots, x_n) \\ f_i(x) &= x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \right), \quad i = 1, \dots, n. \end{aligned}$$

$f(x)$  verifica que es clase  $\mathcal{C}^\infty(\Omega)$ , por tanto es evidentemente continua y localmente Lipschitziana respecto de la variable  $x$ . Por tanto aplicando el *Teorema de Picard-Lindelöf* (Ver Anexo) tenemos que existe un  $\delta > 0$  tal que el problema (1.3) con condición inicial  $x_i(0) = x_0^i$ ,  $i = 1, \dots, n$

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j \right), & i = 1, \dots, n \\ x_i(0) = x_0^i \end{cases} \quad (1.4)$$

tiene una única solución local en el intervalo  $I_\delta = [0, \delta)$ , denotada por

$$(I_\delta; \varphi(t, 0, x_0)) \equiv (I_\delta; (x_1(t), \dots, x_n(t))).$$

La elección del conjunto  $\Omega$  viene justificada por el siguiente lema, donde se demuestra que las soluciones son positivas bajo condiciones iniciales positivas.

**Lema 1.3.1.** *En las condiciones de  $\Omega = [0, +\infty)^{n+1}$  definido anteriormente, para cada  $(0, x_0) \in \Omega$  las componentes de  $\varphi(t, 0, x_0)$  solución del problema (1.4) son positivas para todo  $t > 0$ .*

**Demostración:** Para cada  $i = 1, \dots, n$  tenemos que

$$x'_i = x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right)$$

donde esta ecuación tiene como solución

$$x_i(t) = x_0^i \exp \left( \int_0^t (b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j(s)) ds \right) \geq 0$$

con  $x_0^i$  las componentes de  $x_0$ . □

**Nota 1.3.1.** *El lema anterior nos dice que las soluciones del sistema (1.4) son no negativas, pero en general aparte de la cota inferior, no podemos decir nada de dichas soluciones para todo  $t > 0$ .*

**Nota 1.3.2.** *El lema anterior también nos dice otra cosa. En el caso en que  $x_i(0) = 0$  para algún  $i$  se tiene que  $x_i(t) = 0 \forall t \geq 0$ . Es decir, que una especie que se extingue no puede reaparecer en el medio.*

*Luego si existe un subconjunto  $K \subseteq N = \{1, \dots, n\}$  con  $\text{card}(K) = k$  y  $x_k(0) = 0 \forall k \in K$  se tiene que la solución  $\varphi(t, 0, x_0)$  viene determinada por  $x_k(t) = 0 \forall k \in K$  y*

$$x'_i = x_i \left( b_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^n a_{ij} x_j \right), \quad k \in K.$$



**Definición 1.3.1.** *En las condiciones precedentes, se define sistema reducido  $(n - k)$ -dimensional del sistema (1.3) al sistema determinado por  $x_k(t) = 0 \forall k \in K$  con  $K \subseteq N$ ,  $\text{card}(K) = k$  y*

$$x'_i = x_i \left( b_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq k}}^n a_{ij} x_j \right), \quad k \in K.$$

**Nota 1.3.3.** *Cabe destacar que en realidad no son conocidos resultados de existencia y unicidad de solución global del sistema (1.4). Más adelante se estudiará en casos concretos.*

## 1.4. Puntos estacionarios del sistema Lotka-Volterra

Procedemos en esta sección a estudiar los puntos críticos del sistema (1.3), es decir, los puntos  $x_i$  tales que

$$x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) = 0.$$

El estudio de los puntos estacionarios es de suma importancia a la hora de dar un análisis cualitativo del sistema, pues en casos de equilibrios estables podemos asegurar una convergencia adecuada de las soluciones del sistema.

Es claro que un punto crítico es el equilibrio trivial, esto es,  $x^* = (x_1, \dots, x_n) = (0, \dots, 0)$ . Otro punto es el resultante de resolver el sistema

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j = 0. \tag{1.5}$$

Y el resto de puntos críticos son combinaciones de  $x_i = 0$  para  $i \in I$  con  $I$  un subconjunto de  $N$ , con  $N$  definido anteriormente y  $x_j$  verificando el sistema (1.5), es decir, todos los  $x_j$  para  $j \in J = N \setminus I$ .

Observemos que los puntos con índice en  $J$  verifican trivialmente que  $x_j > 0$ .

Teóricamente por tanto sólo conoceremos explícitamente el punto crítico  $x^* = 0$ . El resto dependen de la matriz de interacción  $A$  y de los parámetros  $b_i$ . A los puntos críticos que nos han salido los denotaremos como

1. Equilibrio nulo. Denotamos evidentemente por equilibrio nulo al  $x^* = 0$
2. Equilibrio interior. El equilibrio interior será aquel equilibrio que verifica el sistema (1.5) para todo  $i$ .
3. Equilibrio no interior. Denotamos por equilibrio no interior a aquel que es combinación de  $x_i$  y  $x_j$  con  $i$  y  $j$  en  $I$  y  $J$  respectivamente.

## 1.5. Estabilidad local de los puntos críticos

Para estudiar la estabilidad local de los puntos críticos del sistema (1.4) procederemos a aplicar el *Teorema de Hartman-Grobman* (Ver Anexo). Este teorema da condiciones de estabilidad para los puntos críticos de un sistema en función de su matriz Jacobiana.

En primer lugar calculamos las componentes de la matriz Jacobiana. Para ello, dado un  $i = 1, \dots, n$  tenemos que

$$\begin{aligned}\frac{\partial f_i}{\partial x_i} &= b_i + x_i a_{ii} + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j = A_{ii} \\ \frac{\partial f_i}{\partial x_j} &= a_{ij} x_i, \quad i \neq j\end{aligned}$$

Luego la matriz Jacobiana tendrá la siguiente forma

$$\mathcal{J}(x) = \begin{pmatrix} A_{11} & a_{12}x_1 & \dots & a_{1n}x_1 \\ a_{21}x_2 & A_{22} & \dots & a_{2n}x_2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1}x_n & a_{n2}x_n & \dots & A_{nn} \end{pmatrix} \quad (1.6)$$

Calculada la matriz podemos aplicar el *Teorema de Hartman-Grobman*. Tenemos lo siguiente:

1. Si  $x^*$  es el equilibrio interior, como

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

tendremos que la matriz Jacobiana será

$$\mathcal{J}(x^*) = \begin{pmatrix} a_{11}x_1^* & a_{12}x_1^* & \dots & a_{1n}x_1^* \\ a_{21}x_2^* & a_{22}x_2^* & \dots & a_{2n}x_2^* \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1}x_n^* & a_{n2}x_n^* & \dots & a_{nn}x_n^* \end{pmatrix} = \text{diag}(x^*)A.$$

2. Si  $x$  es un equilibrio no interior se define el conjunto

$$\mathbb{R}_I^n = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_i \geq 0 \forall i \in I, x_j > 0 \forall j \in J\}.$$

Se observa fácilmente que si  $I = \emptyset$  entonces  $\mathbb{R}_I^n = \text{int}(\mathbb{R}_+^n)$ ; diremos pues que  $x$  es asintóticamente estable cuando lo sea con respecto a  $\mathbb{R}_I^n$ .

Para el equilibrio  $x^* = 0$  además tenemos el siguiente resultado:

**Teorema 1.5.1.** *Si  $x^* = 0$  es claro que*

$$\mathcal{J}(0) = \begin{pmatrix} b_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & b_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & b_n \end{pmatrix}$$

*Luego el equilibrio nulo es asintóticamente estable cuando los  $b_i < 0$  para todo  $i$ . El equilibrio será inestable cuando exista algún  $i$  tal que  $b_i > 0$ .*



# Capítulo 2

---

## El Problema de Complementariedad Lineal. Estabilidad global del Sistema de Lotka-Volterra

---

### 2.1. El Problema de Complementariedad Lineal. Definiciones

En este capítulo vamos a estudiar lo que se conoce como el problema de complementariedad lineal (*PCL*) (ver [17]). Dicho problema veremos que está ligado a los sistemas de *Lotka-Volterra*, en concreto al estudio de sus puntos críticos y su estabilidad.

**Definición 2.1.1.** *Se define el Problema de Complementariedad Lineal (PCL) al problema lineal*

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Dados } M = (m_{ij}) \in \mathbb{R}^{n \times n}, q = (q_i) \in \mathbb{R}^n \\ \text{hallar } w = (w_i), z = (z_i) \in \mathbb{R}^n \text{ tales que} \\ w = Mz + q \\ \text{sujeito a } w \geq 0, z \geq 0, w'z = 0. \end{array} \right. \quad (2.1)$$

El problema anterior lo denotaremos como  $PCL(q, M)$ . Notemos que como  $w, z \geq 0$  tendremos que la condición

$$w'z = \sum_{i=1}^n w_i z_i = 0$$

implica que  $w_i z_i = 0$  para todo  $i = 1, \dots, n$ .

**Nota 2.1.1.** Consideramos el problema de mínimos

$$\begin{cases} \text{Minimizar } w'z \\ \text{Sujeto a } w - Mz = q, \quad w \geq 0, \quad z \geq 0. \end{cases} \quad (2.2)$$

Es claro observar que encontrar una solución del (PCL) es equivalente a encontrar una solución del problema (2.2).

**Definición 2.1.2.** Sea  $M$  una matriz cuadrada. Diremos que

1.  $M$  es una  $P$ -matriz, lo que denotaremos por  $M \in P$ , si los menores principales de  $M$  son todos positivos.
2.  $M$  es una matriz no degenerada si cada matriz  $A$  del mismo orden construida tal que cada columna  $A_j$  es una columna  $M_j$  de  $M$  o una columna  $I_j$  de  $I$  matriz identidad, es no singular. Otra definición equivalente de matriz no degenerada es que los menores principales de  $M$  sean distintos de cero. Análogamente, diremos que  $M$  es degenerada si no es no degenerada.
3.  $M$  es una  $Q$ -matriz,  $M \in Q$  si el PCL( $q, M$ ) tiene solución para todo  $q \in \mathbb{R}^n$ .

**Definición 2.1.3.** Sea  $x \in \mathbb{R}^n$ ,  $x \neq 0$ . Se define el rayo generado por  $x$  como

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

Dada ahora una matriz  $A \in \mathbb{R}^{m \times p}$ , definimos el cono convexo en  $A$  como

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

Denominaremos por generadores de  $\text{pos}(A)$  a los vectores columna de  $A$ .

**Definición 2.1.4.** Un conjunto de conos de  $\mathbb{R}^n$  cuya unión es  $\mathbb{R}^n$  se dice que es una partición de  $\mathbb{R}^n$  si cada cono tiene interior no vacío y los interiores de cada cono son dos a dos disjuntos.

**Definición 2.1.5.** Sea  $M$  una matriz cuadrada de orden  $n$ . Los vectores columna de  $M$  y de  $I$  matriz identidad de orden  $n$ ,  $M_j$  y  $I_j$  respectivamente constituyen lo que denotaremos por el  $j$ -ésimo par complementario de vectores columna  $\{I_j, -M_j\}$ . Si denotamos por  $\mathcal{M}_j$  a un vector del par  $\{I_j, -M_j\}$ , entonces el conjunto ordenado  $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$  lo definiremos como un conjunto complementario de vectores.

**Definición 2.1.6.** Sea  $M$  una matriz cuadrada de orden  $n$  y sea  $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$  un conjunto complementario de vectores. Definimos el cono complementario de la clase de conos complementarios  $\mathcal{C}(M)$  correspondiente a la matriz  $M$  como

$$\text{pos}(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n) = \{y : y = \sum_{i=1}^n \alpha_i \mathcal{M}_i, \alpha_i \geq 0\}. \quad (2.3)$$

Observamos que para cada  $i$  podemos hacer dos elecciones de  $\mathcal{M}_i$ , luego en  $\mathcal{C}(M)$  existen a los más  $2^n$  conos en  $\mathcal{C}(M)$ . La unión de todos esos conos es también un cono que lo denotaremos por  $K(M)$ .

Observamos también que dados  $q \in \mathbb{R}^n$  y  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$ , el  $PCL(q, M)$  se reduce en encontrar en  $\mathcal{C}(M)$  un cono que contenga a  $q$ , es decir, encontrar un conjunto complementario de vectores  $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$  tal que  $q$  puede ponerse como una combinación lineal no negativa de  $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$ . Pero esto es equivalente a encontrar un par  $(w; z) \in \mathbb{R}^{2n}$  verificando

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

**Definición 2.1.7.** Definimos el  $j$ -ésimo par complementario de variables al par  $(w_j, z_j)$ , donde cada variable es complemento de la otra. Las variables  $w_j, z_j$  están asociadas a los vectores  $I_j$  y  $-M_j$  respectivamente.

**Nota 2.1.2.** Sea  $M$  una matriz cuadrada de orden  $n$  y sea  $N$  una submatriz principal de  $M$  de orden  $s$ . Sea  $q \in \mathbb{R}^n$  y consideremos  $p$  un subvector de  $q$  de tamaño  $s$ . Entonces el denotaremos como  $PCL(p, N)$  al subproblema principal de  $PCL(q, M)$ .

## 2.2. Resultados teóricos del Problema de Complementariedad Lineal

En esta sección estudiaremos los aspectos fundamentales a la hora de estudiar un problema de tipo  $PCL$ , que son la existencia y unicidad de solución. Nos centraremos en dar condiciones para  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$  y  $q \in \mathbb{R}^n$  para que  $PCL(q, M)$  tenga solución única.

Comencemos dando condiciones de existencia de solución.

**Teorema 2.2.1.** Dados  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$  y  $q \in \mathbb{R}^n$  se tiene que el problema  $PCL(q, M)$  tiene solución si y sólo si  $M$  es no degenerada. El número de soluciones es además finito.

**Demostración:** Supongamos que existe algún  $q \in \mathbb{R}^n$  tal que  $PCL(q, M)$  tiene infinitas soluciones. El caso en que exista un  $q \neq 0$  tal que  $PCL(q, M)$  no tenga soluciones se descarta, pues

$$(w; z) = (q; 0)$$

es siempre solución de  $PCL(q, M)$ . Tenemos que cada solución de  $PCL(q, M)$  representa a  $q$  como una combinación lineal no negativa de algún conjunto complementario de vectores, donde sabemos que como máximo existen  $2^n$  conjuntos complementarios de vectores. Como  $PCL(q, M)$  tiene infinitas soluciones, existe un conjunto complementario de vectores  $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$  tal que

$$\sum_{j=1}^n \mathcal{M}_j y_j = q, \quad y_j \geq 0 \text{ para cada } j = 1, \dots, n$$

tiene infinitas soluciones.

La ecuación anterior no es más que un sistema de  $n$  ecuaciones con  $n$  incógnitas, que si tiene infinitas soluciones, entonces los vectores del conjunto complementario de vectores necesariamente tienen que ser linealmente dependientes. Pero esto es lo mismo que afirmar que  $M$  es degenerada. Luego se concluye que si  $M$  es no degenerada se tiene que  $PCL(q, M)$  tiene un número finito de soluciones para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ .

Recíprocamente, supongamos que  $M$  es degenerada. Veamos que existe un  $q \neq 0$  tal que  $PCL(q, M)$  tiene infinitas soluciones. Se distinguen dos casos.

1. **Caso 1.** Supongamos que existe alguna columna de  $M$  igual a cero. Podemos suponer sin pérdida de generalidad que  $M_1 = (0, \dots, 0)'$ . Sea entonces  $q = (0, 1, \dots, 1)'$ . Esta elección de  $q$  hace que el par  $(w; z) = (0, 1, \dots, 1; \alpha, 0, \dots, 0)$  sea solución de  $PCL(q, M)$ . Como  $\alpha \geq 0$  es arbitrario, se tiene que para ese  $q$  existen infinitas soluciones de  $PCL(q, M)$ .
2. **Caso 2.** Supongamos que  $M_1 \neq (0, \dots, 0)'$ . Como  $M$  es degenerada, entonces existe un conjunto complementario de vectores  $(\mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_n)$  que son linealmente dependientes. Luego existe un  $\alpha = (\alpha_1, \dots, \alpha_n) \neq 0$  tal que

$$\sum_{j=1}^n \mathcal{M}_j \alpha_j = 0$$



Por otro lado como  $\mathcal{M}_{.j}$  es  $M_{.j}$  o  $I_{.j}$  se tiene que  $\mathcal{M}_{.j} \neq 0$ .

Si  $\sum_{j=0}^n \mathcal{M}_{.j} = 0$ , sea  $q = \mathcal{M}_{.1} \neq 0$  entonces construimos el par  $(w; z)$  de forma que la coordenada asociada a  $\mathcal{M}_{.1}$  sea  $1 + \alpha$ , la coordenada asociada a  $\mathcal{M}_{.j}$  para  $j \neq 1$  sea  $\alpha$ , y el resto de coordenadas sea 0. Se tiene pues que el par  $(w; z)$  es solución de  $PCL(q, M)$  para todo  $\alpha \geq 0$ . Luego  $PCL(q, M)$  tiene infinitas soluciones para el  $q$  dado.

Si  $\sum_{j=0}^n \mathcal{M}_{.j} \neq 0$ , sea  $q = \sum_{j=0}^n \mathcal{M}_{.j} \neq 0$ . Sea

$$\theta = \begin{cases} \min_{\alpha_j < 0} \left[ \frac{-1}{\alpha_j} \right] \\ +\infty, & \text{si no existe ningún } \alpha_j < 0. \end{cases}$$

Tenemos entonces que  $\theta > 0$ . Construimos  $(w; z)$  de forma que la coordenada asociada a  $\mathcal{M}_{.j}$  sea  $1 + \lambda \alpha_j$  para  $j = 1, \dots, n$ . El resto de coordenadas se definen como cero. Se tiene pues que si  $\lambda \in [0, \theta]$  entonces  $(w; z)$  es solución de  $PCL(q, M)$ .

Luego en ambos casos hemos construido un  $q$  que hace que  $PCL(q, M)$  tenga infinitas soluciones siendo  $M$  degenerada. Luego si  $PCL(q, M)$  tiene un número finito de soluciones, se tiene que  $M$  es no degenerada.  $\square$

Del teorema anterior podemos obtener el siguiente corolario.

**Corolario 2.2.1.** *Si  $M$  es degenerada, el conjunto de todos los  $q$  que hacen que  $PCL(q, M)$  tengan infinitas soluciones es un subconjunto de la unión de todos los conos complementarios con interior vacío.*

Veamos a continuación un resultado que garantiza la unicidad de solución del  $(PCL)$ .

**Teorema 2.2.2.** *Dados  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$  y  $q \in \mathbb{R}^n$ , el problema  $PCL(q, M)$  tiene una única solución si y sólo si  $M$  es una  $P$ -matriz.*

**Demostración:** Supongamos que  $M$  no es una  $P$ -matriz; entonces existe un  $x \in \mathbb{R}^n$ ,  $x \neq 0$  tal que si  $y = Mx$  entonces  $x_i$  e  $y_i$  tienen signos opuestos para cada  $i$ , es decir,

$x_i y_i \leq 0$ . Esto puede verse en [11]. Para cada  $i$  definimos

$$y_i^+ = \begin{cases} y_i, & \text{si } y_i > 0 \\ 0 & \text{si } y_i \leq 0 \end{cases} \quad y_i^- = \begin{cases} 0, & \text{si } y_i \geq 0 \\ -y_i & \text{si } y_i < 0 \end{cases}$$

$$x_i^+ = \begin{cases} x_i, & \text{si } x_i > 0 \\ 0 & \text{si } x_i \leq 0 \end{cases} \quad x_i^- = \begin{cases} 0, & \text{si } x_i \geq 0 \\ -x_i & \text{si } x_i < 0. \end{cases}$$

Tenemos entonces que  $y_i = y_i^+ - y_i^-$ ,  $y_i^+, y_i^- \geq 0$  e  $y_i^+ y_i^- = 0$  para cada  $i$ . Análogamente  $x_i = x_i^+ - x_i^-$ ,  $x_i^+, x_i^- \geq 0$  e  $x_i^+ x_i^- = 0$ .

Como  $x_i y_i \leq 0$  para cada  $i$  se tiene que  $x_i^+ y_i^+ = x_i^- y_i^- = 0$ , luego

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

Como  $y = Mx$  se tiene que

$$y^+ - Mx^+ = y^- - Mx^-$$

Llamamos  $q = y^+ - Mx^+ = y^- - Mx^-$ . Se tiene entonces que los pares  $(y^+; x^+)$  y  $(y^-; x^-)$  son soluciones de  $PCL(q, M)$ , es decir, el problema posee dos soluciones. Como en todo momento estamos suponiendo que  $M$  no es una  $P$ -matriz, se tendrá que si  $PCL(q, M)$  tiene una única solución, entonces  $M$  es una  $P$ -matriz.

Recíprocamente, supongamos que  $M$  es una  $P$ -matriz, entonces posee al menos una solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$  (ver [10]). Supongamos que existe algún  $q \in \mathbb{R}^n$  tal que  $PCL(q, M)$  tiene dos soluciones  $(w; z)$  y  $((w^*)'; z^*)$ . Es claro entonces que

$$(w - w^*) = M(z - z^*)$$

Como las soluciones son distintas,  $z - z^* \neq 0$ . Por otro lado, la condición de complementariedad asegura que

$$w'z = (w^*)'z^* = 0$$

Pero como  $z - z^* \neq 0$  se tiene que

$$(w_i - w_i^*)(z_i - z_i^*) \leq 0$$

para cada  $i = 1, \dots, n$ . Pero esto sumado a que

$$(w - w^*) = M(z - z^*)$$

hace que  $M$  no sea una  $P$ -matriz [11], luego llegamos a una contradicción. Por lo tanto, si  $M$  es una  $P$ -matriz, se tiene que  $PCL(q, M)$  posee una única solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ .  $\square$

En vista de este resultado obtenemos dos consecuencias.

**Corolario 2.2.2.** *Si  $PCL(q, M)$  tiene una única solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$  entonces todo subproblema principal tendrá una única solución.*

Esto es debido a que si  $M$  es  $P$ -matriz, entonces cualquier submatriz principal también lo es.

El siguiente resultado tiene bastante relevancia.

**Corolario 2.2.3.** *El conjunto de conos complementarios asociados a una matriz  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$  constituyen una partición del espacio  $\mathbb{R}^n$  si y sólo si  $M$  es  $P$ -matriz.*

**Demostración:** Sea  $M$  una  $P$ -matriz. Tenemos que para  $q \in \mathbb{R}^n$  el problema  $PCL(q, M)$  tiene una única solución. Consideramos la unión de todos los conos complementarios asociados a  $M$ . Como  $M$  es  $P$ -matriz, es no degenerada y cada cono complementario tiene interior no vacío. Pero ya hemos visto que si  $q$  estaba en el interior de uno de los conos complementarios, entonces no podía estar en el interior de cualquier otro cono complementario. Luego los interiores de los conos complementarios son dos a dos disjuntos. Como  $q$  es arbitrario, se concluye que la unión de todos esos conos forman una partición de  $\mathbb{R}^n$ .

Recíprocamente, si el conjunto de conos complementarios forman una partición de  $\mathbb{R}^n$  se tiene que cada cono tiene interior no vacío, lo cual implica que  $M$  es no degenerada. Por otro lado, si  $q \in \mathbb{R}^n$  está en el interior de un cono, entonces no puede estar en el interior de otro por la condición de partición de  $\mathbb{R}^n$ . Esto por tanto se cumple también para los  $q$  que hacen que  $PCL(q, M)$  tenga una única solución. Cada conjunto complementario de vectores son linealmente independientes y como el conjunto de conos parten  $\mathbb{R}^n$ , se tiene que  $PCL(q, M)$  tiene una única solución correspondiente para cada  $q \in \mathbb{R}^n$  en la cara de algún cono complementario. Luego  $PCL(q, M)$  tiene una única solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ , que por el teorema anterior, implica que  $M$  sea  $P$ -matriz.  $\square$

## 2.3. Estabilidad global del Sistema de Lotka-Volterra

Una vez estudiado el problema de Complementariedad Lineal veamos que este problema puede aplicarse para estudiar el análisis de los puntos de equilibrio de los sistemas de *Lotka-Volterra* (1.3).

Empecemos con algunas definiciones previas.

**Definición 2.3.1.** *Sea el problema de Valor Inicial*

$$\begin{cases} y' = f(y) \\ y(0) = y_0 \end{cases}$$

con  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  un sistema y consideremos  $y^*$  un equilibrio del sistema, es decir,  $f(y^*) = 0$ . Se define la cuenca o dominio de atracción de  $y^*$  al conjunto de puntos

$$\{y_0 : y(t) \rightarrow y^*, t \rightarrow +\infty\}.$$

Si  $y^*$  es un punto estable y la cuenca de atracción es todo el espacio de fases o al menos su interior, diremos que  $y^*$  es un punto globalmente estable.

**Definición 2.3.2.** *Sea  $A$  una matriz cuadrada de orden  $n$ . Diremos que*

1.  $A$  es estable si todos sus autovalores tienen parte real negativa.
2.  $A$  es de clase  $S_w$  o Lyapunov-estable si existe una matriz diagonal positiva  $W$  tal que la matriz simétrica  $WA + A'W$  es definida negativa.
3.  $A$  es una matriz diagonal dominante negativa ( $A \in DDN$ ) si y sólo si existen  $r_i > 0$  tales que

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

4. Si suponemos  $a_{ij} \geq 0$  para todo  $i \neq j$ , entonces se dice que  $-A$  es una  $M$ -matriz,  $A \in M$ , si y sólo si  $A$  es estable.
5.  $A$  es  $D$ -estable,  $A \in D$  si y sólo si  $DA$  es estable para cualquier matriz  $D$  diagonal definida positiva.

**Lema 2.3.1.** Si  $A \in S_w$ , entonces cada submatriz principal también pertenece a  $S_w$ .

**Demostración:** Como  $A \in S_w$ , existe una matriz diagonal positiva  $W$  tal que  $WA + A'W$  es definida negativa. Sea  $B$  una submatriz principal de  $A$ . Podemos suponer sin perder generalidad que  $B$  está formada por las primeras  $k \leq n$  filas y columnas de  $A$ , con  $n$  el orden de  $A$ . Sea por tanto  $V$  la submatriz principal de  $W$  formada por las  $k$  primeras filas y columnas. Veamos que  $VB + B'V$  es definida negativa. En efecto, sea  $v \in \mathbb{R}^k$ ,  $v \neq 0$ . Definimos el vector  $w \in \mathbb{R}^n$  como  $w = (v, 0)$ . Tenemos que

$$v(VB + B'V)v' = w(WA + A'W)w < 0.$$

Luego  $VB + B'V$  es definida negativa. Esto hace que  $B \in S_w$ .  $\square$

Veamos ahora el resultado que liga el Problema de Complementariedad Lineal con el estudio de los puntos estacionarios del sistema (1.3).

**Lema 2.3.2.** Consideramos el sistema de Lotka-Volterra (1.3). Se tiene entonces que el Problema de Complementariedad Lineal  $PCL(-b, -A)$  es equivalente al problema de encontrar un punto crítico no negativo  $x^*$  que verifique

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

**Demostración:** Basta considerar el problema  $PCL(q, M)$

$$\begin{cases} \text{Hallar } w = (w_i), z = (z_i) \in \mathbb{R}^n \text{ tales que} \\ w = Mz + q \\ \text{Sujeto a } w \geq 0, z \geq 0, w'z = 0 \end{cases} \quad (2.4)$$

tomando  $z = x^*$ ,  $w = -b - Ax^*$ ,  $M = -A$  y  $q = -b$ .

La condición  $w'z = 0$  es equivalente a la condición de punto de equilibrio.  $z \geq 0$  es equivalente a que el punto  $x^*$  sea no negativo. Por último, la condición  $w \geq 0$  es equivalente a que se dé la condición

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

Luego resolver  $PCL(-b, -A)$  es equivalente a resolver el problema de encontrar un punto de equilibrio que satisfaga las condiciones del enunciado.  $\square$

Del lema anterior podemos observar lo siguiente.

**Nota 2.3.1.** *La restricción*

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j^* \leq 0, \quad i = 1, \dots, n \quad (2.5)$$

sobre  $x^*$  es una condición necesaria para que sea un equilibrio estable. Dicha condición puede verse en [23]. Diremos que cuando  $x^*$  verifica (2.5) se denomina equilibrio saturado.

**Corolario 2.3.1.** *En las condiciones precedentes, se tiene que el sistema (1.3) tiene un único punto saturado si y sólo si  $-A$  es una  $P$ -matriz.*

Veamos ahora qué condiciones tienen que cumplirse para que el equilibrio saturado sea globalmente estable. El siguiente resultado puede encontrarse en [21].

**Lema 2.3.3.** *Si  $A \in S_w$ , entonces  $A$  es  $D$ -estable y  $-A$  es  $P$ -matriz.*

**Teorema 2.3.1.** *Sea  $A$  una matriz cuadrada de orden  $n$ . Entonces  $A \in S_w$  si se verifica alguna de las siguientes condiciones:*

1.  $A \in DDN$ ,
2.  $A$  es definida negativa,
3.  $-A$  es  $M$ -matriz.

**Demostración:** Para demostrar 1., supongamos que  $A$  es diagonal dominante negativa. Definimos  $\bar{A} = (\bar{a}_{ij})$  con  $\bar{a}_{ii} = a_{ii}$  y  $\bar{a}_{ij} = |a_{ij}|$  para  $i \neq j$ . Como  $A \in DDN$ , existe  $x > 0$  tal que  $\bar{A}x < 0$ . Esto implica que  $\bar{A} \in S_w$  (Ver [8]). Por lo tanto

$$0 > |u|'(W\bar{A} + \bar{A}'W)|u| \geq u'(WA + A'W)u$$

para  $u \neq 0$  y  $|u| = (|u_1|, \dots, |u_n|)$ . Esto hace que  $A \in S_w$ .

Probar 2. es inmediato, pues podemos escoger como matriz  $W$  la matriz identidad. La condición 3. se muestra en [1].  $\square$

**Teorema 2.3.2.** *En las condiciones del sistema de Lotka-Volterra (1.3), supongamos que  $A \in S_w$ . Entonces el sistema tiene un único punto de equilibrio saturado  $x^*$  para cada  $b \in \mathbb{R}^n$  que además es globalmente estable en  $\mathbb{R}_+^n$ .*

**Demostración:** Ver que existe un único punto de equilibrio es inmediato pues si  $A \in S_w$  entonces  $-A$  es  $P$ -matriz, luego por el corolario anterior, existe un único punto saturado de (1.3), es decir, existe  $I$  subconjunto de  $N = \{1, \dots, n\}$  tal que  $x_i^* = 0 \forall i \in I$  y

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j^* \leq 0 \quad j = 1, \dots, n.$$

Sea  $J = N \setminus I$ . Veamos ahora que dicho punto  $x^*$  es globalmente estable. Se considera la función

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

donde  $W = \text{diag}(w_i)$ ,  $w_i > 0$ , es la matriz diagonal que cumple que  $WA + A'W$  es definida negativa, que es posible por ser  $A \in S_w$ . Definimos el conjunto

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

donde  $L_{x(0)}$  es una constante positiva que depende del dato inicial  $x(0)$  cumpliendo que

$$L_{x(0)} \geq V(x(0)).$$

Podemos sacar las siguientes observaciones de  $V$ :

1.  $V(x) \geq 0$  en  $\Omega$ , pues  $w_i > 0$ ,

$$\sum_{i \in I} w_i x_i \geq 0$$

en  $\Omega$ , y la función

$$f(x) = x - a - a \log \left( \frac{x}{a} \right) \geq 0, \quad x > 0$$

para  $a > 0$ . En efecto, se tiene

$$\lim_{x \rightarrow 0} f(x) = +\infty, \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} f(x) = +\infty,$$

y alcanza su mínimo en  $x = a > 0$ , con  $f(a) \geq 0$ . Luego  $f(x) \geq 0$  para todo  $x > 0$ .

2.  $V(x) = 0$  cuando  $x = x^*$ . En efecto,

$$\sum_{i \in I} w_i x_i^* = 0$$

pues  $x_i^* = 0$  para todo  $i \in I$ . Por otro lado, que la otra suma sea 0 se desprende del hecho de  $f(a) = 0$  con  $f(x)$  definida anteriormente.

Veamos cuánto vale la derivada de  $V$ . Tenemos

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

Como  $A \in S_w$ , el primer término de la derivada es negativo. Por otro lado  $x^*$  es un equilibrio saturado, luego el segundo término es negativo. Se tiene por tanto que  $V$  es una función de *Lyapunov* asociada al sistema (1.3). Aplicando ahora el Teorema de estabilidad de *Lyapunov* se tiene que cada solución permanece en  $\Omega$  para todo  $t \geq 0$  si  $x(0) \in \Omega$ , y todas las soluciones que comienzan en  $\Omega$  cumplen que  $x \rightarrow x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ .

Por otro lado,  $x^*$  es estable en  $\Omega$ , pues es positivamente invariante y es posible elegir el  $L_{x(0)}$  suficientemente pequeño. La unión de los conjuntos  $\Omega(L)$  cuando  $L \rightarrow +\infty$  es  $\mathbb{R}_I^n$ . Luego  $x^*$  es estable con respecto a  $\mathbb{R}_I^n$  y cada solución converge a  $x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$  si  $x(0) \in \mathbb{R}_I^n$ , es decir,  $x^*$  es globalmente estable.  $\square$

Este resultado tiene como consecuencia inmediata lo siguiente.

**Corolario 2.3.2.** *En las condiciones del sistema (1.3), si  $A \in S_w$ , entonces cada uno de los problemas reducidos de (1.3) contiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada  $b \in \mathbb{R}^n$ .*



# Capítulo 3

---

## Sistemas Mutualistas de Lotka-Volterra

---

### 3.1. Introducción

En este capítulo vamos a considerar redes mutualistas de *Lotka-Volterra*. Estas redes son muy importantes en Ecología, y han recibido mucha atención en los últimos 15 años. Por ejemplo, si estamos en el caso del estudio de una red de interacciones entre plantas y animales observamos que las plantas necesitan de animales para la supervivencia de éstas, ya sean polinizando o dispersando las semillas de las plantas. Las plantas y los animales en un ecosistema por tanto forman una red de interacciones que involucra una combinación de relaciones mutualistas. Dentro del grupo de las plantas se tiene que éstas compiten entre ellas. Análogamente, dentro del grupo de los animales, éstos compiten entre sí. Pero entre plantas y animales existen relaciones de cooperación entre ellos.

Si queremos establecer un sistema de tipo *Lotka-Volterra*, dispondremos de dos subsistemas, donde en cada uno surgen interacciones mutualistas entre ellos. Cada subsistema corresponderá a plantas y animales, la cual forman un grafo bipartito.

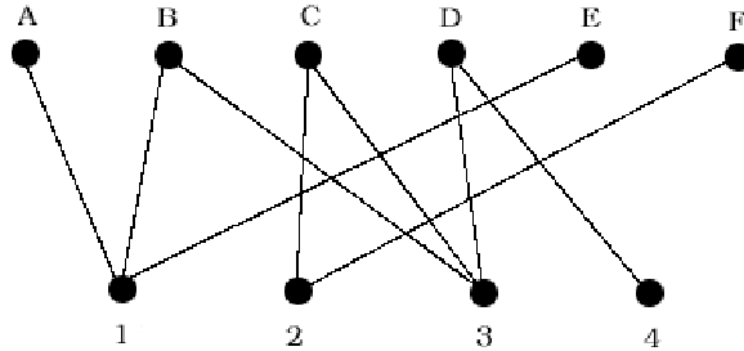


Figura 3.1: Estructura de un grafo bipartito donde se muestra las interacciones entre plantas y animales.

Varios estudios (ver [2, 3, 7, 18, 19]) llegan a la conclusión de que estos ecosistemas mutualistas siguen unos patrones concretos a la hora de organizarse. Estos patrones son de la siguiente forma:

1. La existencia de especies generalistas y especialistas en el ecosistema. Las generalistas son aquellas especies que interactúan con muchas especies; las especialistas por su parte son aquellas que interactúan con un número reducido de especies.
2. Organización a través de relaciones anidadas, esto es, las especies especialistas interactúan con algún subconjunto de enlaces de alguna especie generalista. Esto hace que se creen matrices de adyacencia.
3. La existencia de asimetría entre las interacciones de dos especies de cada grupo, es decir, las conexiones entre ellas en ambas direcciones de conexión no tienen por qué tener los mismos pesos. Las especies especialistas de cada grupo tienden a una conexión fuerte con las especies generalistas del otro grupo.

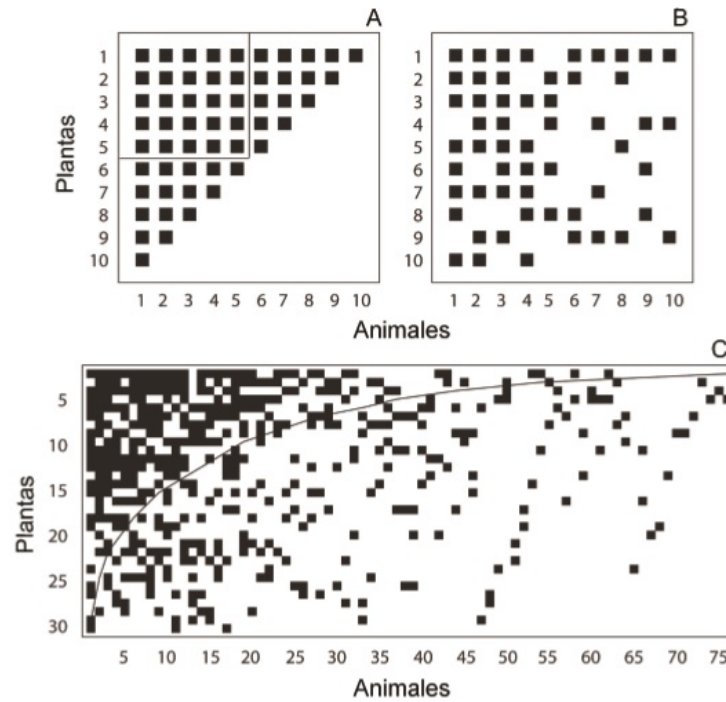


Figura 3.2: Relaciones de anidamiento.

Esto hace que las redes complejas que se forman posean una estructura bien determinada. Como puede verse en [2, 3, 7, 18, 19], esto explica que el sistema permanece determinado a pesar de las posibles apariciones de perturbaciones en las relaciones entre las especies. También puede verse cómo la estructura de las redes complejas tienden a maximizar la biodiversidad.

Estas redes complejas muestran por tanto una visión fija de todas las relaciones en los sistemas mutualistas.

Sin embargo, podemos observar además la evidencia de la dinámica intrínseca que posee cada nodo de la red, así como sus conexiones entre ellas a lo largo del tiempo. Es por eso que en [7] se introduce un modelo que sea capaz de conservar la red compleja observada y a su vez introducir una dinámica propia en cada uno de los nodos de ésta. Este sistema se le conoce como el sistema mutualista de *Lotka-Volterra*.

Supongamos que disponemos de  $P$  plantas y  $A$  animales para su estudio. El sistema de tipo *Lotka-Volterra* estará compuesto de  $(P+A)$  ecuaciones diferenciales ordinarias

tal que

$$\begin{cases} \frac{du_i}{dt} = u_i \left( \alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} u_j + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} v_k \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dv_i}{dt} = v_i \left( \alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} v_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} u_k \right) & i = 1, \dots, A, \\ u_i(0) = u_{i0} & i = 1, \dots, P, \\ v_i(0) = v_{i0} & i = 1, \dots, A, \end{cases} \quad (3.1)$$

donde  $u_i, v_i$  representan las biomásas de plantas y animales respectivamente. Los parámetros  $\alpha_{p_i}, \alpha_{a_i} \in \mathbb{R} \forall i = 1, \dots, A, \forall j = 1, \dots, P$  determinan las tasas de natalidad.  $\beta_{p_{ij}}, \beta_{a_{ij}} \geq 0 \forall i = 1, \dots, A, \forall j = 1, \dots, P$  son las tasas de competencia de cada subsistema.  $\gamma_{p_{ik}}, \gamma_{a_{ik}} \geq 0 \forall i = 1, \dots, A, \forall j = 1, \dots, P$  representa la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de los dos sistemas.

Observemos que es posible suponer sin pérdida de generalidad que

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

Esto es posible haciendo el cambio de variable  $w_i = \beta_{p_{ii}} u_i$  y  $z_j = \beta_{a_{jj}} v_j \forall i, j$ . Por último, supondremos que  $u_{i0}, v_{i0} \geq 0 \forall i, j$ .

La matriz de coeficientes del sistema (3.1) es una matriz de orden  $P + A$  que presenta la forma

$$\mathbb{M} = \begin{bmatrix} B_1 & \Gamma_1 \\ \Gamma_2 & B_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)} \quad (3.2)$$

donde

$$\begin{aligned}
 B_1 &= \begin{bmatrix} -1 & -\beta_{p_{12}} & \cdots & -\beta_{p_{1P}} \\ -\beta_{p_{21}} & -1 & \cdots & -\beta_{p_{2P}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_{p_{P1}} & -\beta_{p_{P2}} & \cdots & -1 \end{bmatrix}_{P \times P}, \\
 B_2 &= \begin{bmatrix} -1 & -\beta_{a_{12}} & \cdots & -\beta_{a_{1A}} \\ -\beta_{a_{21}} & -1 & \cdots & -\beta_{a_{2A}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_{a_{A1}} & -\beta_{a_{A2}} & \cdots & -1 \end{bmatrix}_{A \times A}, \\
 \Gamma_1 &= \begin{bmatrix} \gamma_{p_{11}} & \gamma_{p_{12}} & \cdots & \gamma_{p_{1A}} \\ \gamma_{p_{21}} & \gamma_{p_{22}} & \cdots & \gamma_{p_{2A}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{p_{P1}} & \gamma_{p_{P2}} & \cdots & \gamma_{p_{PA}} \end{bmatrix}_{P \times A}, \\
 \Gamma_2 &= \begin{bmatrix} \gamma_{a_{11}} & \gamma_{a_{12}} & \cdots & \gamma_{a_{1P}} \\ \gamma_{a_{21}} & \gamma_{a_{22}} & \cdots & \gamma_{a_{2P}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_{a_{A1}} & \gamma_{a_{A2}} & \cdots & \gamma_{a_{AP}} \end{bmatrix}_{A \times P}.
 \end{aligned}$$

### 3.2. Existencia y unicidad de solución

Estudiaremos en esta sección la existencia y unicidad de solución del sistema (3.1). Es bien sabido por el *Teorema de Picard-Lindelöf* que el sistema (3.1) posee una única solución local en un intervalo  $I_\delta = [0, \delta]$  para algún  $\delta > 0$ . El objetivo aquí es estudiar su existencia y unicidad global. Veamos antes un lema previo.

**Lema 3.2.1.** *Para  $\beta < 1$ , se verifica la siguiente desigualdad para  $u_i \in \mathbb{R}$ ,  $\forall i = 1, \dots, n$*

$$\sum_{i=1}^n u_i^2 + 2\beta \sum_{i<j}^n u_i u_j \geq \frac{1 + \beta(n-1)}{n} \left( \sum_{i=1}^n u_i \right)^2. \quad (3.3)$$

**Demostración:** En primer lugar, es claro que

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

esto es,

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

Esto hace que

$$\begin{aligned} (n-1)(u_1^2 + \cdots + u_n^2) - 2(u_1u_2 + \cdots + u_1u_n + u_2u_3 + \cdots + u_2u_n \\ + \cdots + u_{n-1}u_n) \geq 0. \end{aligned}$$

Por lo tanto, se va a verificar que

$$\frac{2}{n-1} \sum_{i<j}^n u_i u_j \leq \sum_{i=1}^n u_i^2. \quad (3.4)$$

Probemos ahora (3.3). Tenemos que la desigualdad es equivalente por definición de

$$\left( \sum_{i=1}^n u_i \right)^2 \text{ a}$$

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

que a su vez es equivalente a

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

Y esto último es equivalente a la desigualdad (3.4) pues  $\beta < 1$ .  $\square$

Este lema previo nos servirá para probar el resultado principal de existencia y unicidad de solución al sistema (3.1). Usaremos para ello un razonamiento empleando el método de sub y super soluciones, cuyo concepto y resultado principal explicaremos a continuación.

**Definición 3.2.1.** *Sea el sistema de Lotka-Volterra 2 dimensional*

$$\begin{cases} u' = u(\lambda - au - bv) \\ v' = v(\mu - dv - cu) \\ (u(0), v(0)) = (u_0, v_0) \end{cases} \quad (3.5)$$

con  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$ ,  $a, d > 0$ ,  $b, c \in \mathbb{R}$  y  $u_0, v_0 \geq 0$ .

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 (3.5) si se verifica

$$\begin{cases} \underline{u}' \leq \underline{u}(\lambda - a\underline{u} - b\underline{v}) \\ \underline{v}' \leq \underline{v}(\mu - d\underline{v} - c\underline{u}) \\ \underline{u}(0) \leq u_0, \underline{v}(0) \leq v_0. \end{cases} \quad (3.6)$$

Análogamente, se define una pareja super-solución de (3.5) con  $b, c < 0$ ,  $(\bar{u}, \bar{v}) \in (C^1(I))^2$  verificando

$$\begin{cases} \bar{u}' \geq \bar{u}(\lambda - a\bar{u} - b\bar{v}) \\ \bar{v}' \geq \bar{v}(\mu - d\bar{v} - c\bar{u}) \\ \bar{u}(0) \geq u_0, \bar{v}(0) \geq v_0. \end{cases} \quad (3.7)$$

Presentamos ahora el resultado principal del método de sub y super-soluciones que usaremos en la prueba de la existencia y unicidad de solución de (3.1). Este resultado puede verse por ejemplo en [13].

**Teorema 3.2.1.** *En las condiciones del sistema (3.5)*

1. *Si existen un par de sub y super-soluciones  $(\underline{u}, \underline{v}), (\bar{u}, \bar{v})$  de (3.5), entonces existe una única solución de (3.5)  $(u, v)$  tal que*

$$\begin{aligned} \underline{u}(t) &\leq u(t) \leq \bar{u}(t), \\ \underline{v}(t) &\leq v(t) \leq \bar{v}(t). \end{aligned}$$

2. *Si existen un par sub y super-soluciones  $(\underline{u}, \underline{v}), (\bar{u}, \bar{v})$  de (3.5), entonces si  $(u, v)$  es solución de (3.5) se tiene que*

$$\begin{aligned} \underline{u}(t) &\leq u(t), \quad \underline{v}(t) \leq v(t), \\ \bar{u}(t) &\geq u(t), \quad \bar{v}(t) \geq v(t), \end{aligned}$$

*para todo  $t$  donde exista la solución.*

A continuación, presentamos otro resultado previo que nos servirá para la prueba principal de esta sección.

**Lema 3.2.2.** *Sea el sistema*

$$\begin{cases} u' = u(\lambda - au - bv) \\ v' = v(\mu - dv - cu) \\ (u(0), v(0)) = (u_0, v_0), \end{cases} \quad (3.8)$$

con  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$ ,  $a, d > 0$ ,  $b, c \in \mathbb{R}$  y  $u_0, v_0 \geq 0$ .

1. Supongamos que  $b, c > 0$  y  $bc < ad$  (caso competitivo):

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

$$(u, v) \longrightarrow (0, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

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

$$(u, v) \longrightarrow (\lambda/a, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

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

$$(u, v) \longrightarrow (0, \mu/d), \quad t \rightarrow +\infty.$$

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

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

2. Supongamos 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  $0 < t_1^*, t_2^* < +\infty$  tales 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

$$(u, v) \longrightarrow (0, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

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

$$(u, v) \longrightarrow (\lambda/a, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

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

$$(u, v) \longrightarrow (0, \mu/d), \quad t \rightarrow +\infty.$$

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

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



La demostración del Lema puede verse en [16].

Ya estamos listos para probar el resultado principal de existencia y unicidad de solución de (3.1).

**Teorema 3.2.2.** *Consideremos el sistema (3.1):*

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

$$\gamma_1\gamma_2 < \frac{1 + \beta_1(P-1)}{P} \frac{1 + \beta_2(A-1)}{A}. \quad (3.9)$$

Entonces existe una única solución positiva acotada de (3.1) para todo  $t > 0$ .

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

$$\gamma_1\gamma_2 > \frac{1 + \beta(P-1)}{P} \frac{1 + \beta(A-1)}{A}. \quad (3.10)$$

Entonces la solución de (3.1) explota en tiempo finito.

**Demostración:**

1. En primer lugar, recordando el Lema 1.3.1 visto en el Capítulo 1, es claro ver que  $u_i(t) > 0$  si  $u_{i0} > 0$  para todo  $t$  donde exista solución.

Definimos

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

Se tiene que

$$\begin{aligned} w' &= \sum_{i=1}^P \alpha_{p_i} u_i - \sum_{i,j=1}^P \beta_{p_{ij}} u_i u_j + \sum_{i=1}^P \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} u_i v_k \\ &\leq \alpha_1 w - \left( \sum_{i=1}^P u_i^2 + 2\beta_1 \sum_{i<j}^P u_i u_j \right) + \gamma_1 w z, \\ z' &= \sum_{i=1}^A \alpha_{a_i} v_i - \sum_{i,j=1}^A \beta_{a_{ij}} v_i v_j + \sum_{i=1}^A \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} v_i u_k \\ &\leq \alpha_2 z - \left( \sum_{i=1}^A v_i^2 + 2\beta_2 \sum_{i<j}^A v_i v_j \right) + \gamma_2 w z \end{aligned}$$

pues  $\beta_{p_{ii}} = \beta_{a_{ii}} = 1$ , con  $\alpha_1 = \max\{\alpha_{p_i}\}$  y  $\alpha_2 = \max\{\alpha_{a_i}\}$ .  
Por la desigualdad (3.3) se tiene que

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

Consideramos ahora el sistema

$$\begin{cases} p' = p \left( \alpha_1 - \frac{1 + \beta_1(P-1)}{P} p + \gamma_1 q \right), \\ q' = q \left( \alpha_2 - \frac{1 + \beta_2(A-1)}{A} q + \gamma_2 p \right), \\ p(0) = p_0, \quad q(0) = q_0 \end{cases} \quad (3.11)$$

donde  $p_0, q_0$  los definimos como

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

Esto hace que  $(w, z)$  sea una sub-solución de (3.11), luego se va a tener que

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

Por último, si se verifica la condición (3.9) entonces  $(p, q)$  está acotado. Esto es debido al Lema 3.2.2.

2. Supongamos que  $\alpha_1, \alpha_2 > 0$ . Sea  $(p, q)$  la única solución positiva de (3.11). Bajo la condición (3.10) se tiene que  $(p, q)$  explota en tiempo finito. Por otro lado, se verifica fácilmente 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 de (3.1) si  $u_{i0} = p_0/P$  y  $v_{i0} = q_0/A$ , y por tanto se tendría finalmente que explotaría en tiempo finito. En efecto, como  $\beta = \beta_{p_{ij}} = \beta_{a_{ij}}, \gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}, \gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}, \alpha_1 = \alpha_{p_i}, \alpha_2 = \alpha_{a_i} > 0$

$$u_i = u_i \left( \alpha_1 - u_i - \beta \sum_{j=2}^P u_j + \gamma_1 \sum_{j=1}^A v_j \right)$$

es equivalente a que

$$\frac{p'}{P} = \frac{p}{P} \left( \alpha_1 - \frac{p}{P} - \beta \sum_{j=1}^P \frac{p}{P} + \gamma_1 \sum_{j=1}^A v_j \right),$$

que es equivalente a

$$p' = p \left( \alpha_1 - \frac{1 + \beta(P-1)}{P} p + \gamma_1 q \right),$$

que se cumple gracias a (3.5). Análogamente

$$v_i = v_i \left( \alpha_2 - v_i - \beta \sum_{j=2}^A v_j + \gamma_1 \sum_{j=1}^P u_j \right).$$

□

### 3.3. Estabilidad global del Sistema Mutualista de Lotka-Volterra

El sistema (3.1) puede interpretarse como una reescritura del sistema de *Lotka-Volterra* (1.3), por lo que la estabilidad global de ese sistema lo hereda nuestro sistema mutualista. Esto hace que tengamos la existencia de un punto de equilibrio saturado  $x^*$  globalmente estable cuando la matriz de comunidad sea *Lyapunov*-estable, es decir, de clase  $S_w$ . En esta sección nos centraremos por tanto en dar condiciones para que la matriz de comunidad  $\mathbb{M}$  asociada a (3.1) sea de clase  $S_w$ .

#### 3.3.1. Condición de Tipo I

En el capítulo anterior hemos visto que para que una matriz sea  $S_w$  es suficiente que sea diagonal dominante negativa, es decir, existen  $r_i > 0$  tales que

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

con  $A = (a_{ij})_{i,j=1}^n$ . Tomando  $r_i = 1$  para todo  $i$  y teniendo en cuenta que  $\beta_{p_{ii}} = \beta_{a_{ii}} = 1$  podemos establecer nuestra primera condición suficiente.

**Proposición 3.3.1.** *Sea  $\mathbb{M}$  dada en (3.1). Si se verifica que*

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

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

Las matrices que verifiquen la proposición anterior se llamarán matrices de **Tipo I**.

### 3.3.2. Condición de Tipo II

Para las matrices que denominaremos de **Tipo II** nos fijaremos en la propia definición de matriz  $\mathbb{M} \in S_w$ . En efecto, tendremos que  $\mathbb{M} \in S_w$  cuando existe una matriz diagonal  $W$  tal que  $W\mathbb{M} + \mathbb{M}'W$  es definida negativa. Esta matriz es simétrica, por lo que los autovalores tienen que ser reales. Para que sea definida negativa, los autovalores además tienen que ser negativos, por lo que si conseguimos que los autovalores sean negativos tendremos que  $\mathbb{M} \in S_w$ . Tenemos así el siguiente resultado.

**Proposición 3.3.2.** *Si la matriz de comunidad  $\mathbb{M}$  asociada a (3.1) verifica que*

$$\begin{aligned} 2 - \sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) - \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} &> 0, \quad \forall i = 1, \dots, P, \\ 2 - \sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) - \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} &> 0, \quad \forall i = 1, \dots, A, \\ \sup_{i=1, \dots, A} \frac{\sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}}}{2 - \sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) - \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}}} &< \inf_{i=1, \dots, P} \frac{2 - \sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) - \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}}}{\sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}}} \end{aligned}$$

entonces  $\mathbb{M} \in S_w$ . Toda matriz  $\mathbb{M}$  que verifique estas condiciones las llamaremos de **Tipo II**.

**Demostración:** Sea  $\mathbb{M}$  la matriz de comunidad asociada a (3.1)

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

Se va a tener entonces que

$$\mathbb{M}' = \begin{bmatrix} B'_1 & \Gamma'_2 \\ \Gamma'_1 & B'_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}.$$

Sea  $W$  matriz diagonal definida de la forma

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

con

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

con  $w_1, w_2 > 0$ .

La matriz  $W\mathbb{M} + \mathbb{M}'W$  tendrá la forma

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

donde las entradas de esa matriz son

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

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

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

y  $C_2 = C'_1$  por ser  $C$  simétrica.

Aplicando el *Teorema de los círculos de Gershgorin* (Ver Anexo I) la matriz  $C$  genera  $P + A$  desigualdades de la forma

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

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

con  $\lambda$  autovalor de  $C$ .

Buscamos ahora que los autovalores sean negativos. Esto es equivalente a

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

$$i = 1, \dots, P$$

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

$$i = 1, \dots, A.$$

Tenemos así un sistema de  $P + A$  inecuaciones en las variables  $w_1, w_2$

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

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

Resolviendo las desigualdades tenemos que

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

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

Luego si suponemos que

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

entonces es posible encontrar  $w_2 > 0$  verificando lo anterior si fijamos  $w_1 > 0$ . Esto hace que podamos construir la matriz  $W$  que haga que  $C$  tenga autovalores negativos y por tanto que  $\mathbb{M} \in S_w$ .  $\square$

**Nota 3.3.1.** Las condiciones del Teorema anterior se pueden reescribir como

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

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

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

Observamos así que las condiciones para que una matriz sea de **Tipo II** son menos restrictivas que las condiciones para que sea de **Tipo I**.

### 3.3.3. Condición de Tipo III

En este caso vamos a suponer que todos los coeficientes de la matriz  $\mathbb{M}$  del sistema (3.1) son no nulos y los coeficientes de competición entre plantas y animales y los coeficientes de mutualismo entre ellos son iguales. Cuando esto ocurre, diremos que el sistema (3.1) es de **campo medio**. Para estos casos también vamos a tener que la matriz de comunidad es de clase  $S_w$ .

**Teorema 3.3.1.** *Suponemos que el sistema (3.1) es de campo medio, esto es,*

$$\beta_1 = \beta_{p_{ij}}, \beta_2 = \beta_{a_{ij}}, \gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}, \gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}, \forall i, j.$$

*Supongamos que  $\beta_1, \beta_2 < 1$ , y los parámetros verifican la condición (3.9). Entonces la matriz de comunidad asociada  $\mathbb{M}$  es de clase  $S_w$ . Este tipo de matrices las denominaremos de **Tipo III**.*

**Demostración:** Si definimos  $\mathbb{M}$  como en (3.2), observamos que la submatriz  $B_k$  está formada por  $-\beta_k$  en toda la matriz salvo la diagonal que está compuesta por  $-1$ , para  $k = 1, 2$ . Las submatrices  $\Gamma_k$  son de la forma

$$\Gamma_k = (\gamma_k)_{P \times A}, \quad k = 1, 2.$$

Sea  $W$  definido como

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

con

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

con  $w_1, w_2 > 0$ . De esta forma la matriz

$$C = WM + M'W = \begin{bmatrix} D_1 & C_1 \\ C_2 & D_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}$$



tiene como entradas

$$D_1 = w_1 \begin{bmatrix} -2 & -2\beta_1 & \cdots & -2\beta_1 \\ -2\beta_1 & -2 & \cdots & -2\beta_1 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -2\beta_1 & -2\beta_1 & \cdots & -2 \end{bmatrix}_{P \times P},$$

$$D_2 = w_2 \begin{bmatrix} -2 & -2\beta_2 & \cdots & -2\beta_2 \\ -2\beta_2 & -2 & \cdots & -2\beta_2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -2\beta_2 & -2\beta_2 & \cdots & -2 \end{bmatrix}_{A \times A}$$

y  $C_1 = (w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)_{P \times A}$ ,  $C_2 = (w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)_{A \times P}$ .

El objetivo ahora es ver cuando los autovalores son negativos. Para ello basta calcular las soluciones del polinomio característico y estudiarlas.

El polinomio característico de  $C$  es

$$p(\lambda) = |C(\lambda)| = |WM + M'W - \lambda I_{A \times P}| = 0.$$

Puede verse en [12] que

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

con

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

Luego los autovalores de  $C$  son

- $\lambda = 2w_1(\beta_1 - 1)$  con multiplicidad  $P - 1$ ,
- $\lambda = 2w_2(\beta_2 - 1)$  con multiplicidad  $A - 1$ ,
- Las raíces del polinomio  $q(\lambda)$ .

Fácilmente podemos reescribir el polinomio  $q(\lambda)$  como

$$q(\lambda) = \lambda^2 + 2q_1\lambda + 4q_2$$

con

$$q_1 = w_1(1 + \beta_1(P - 1)) + w_2(1 + \beta_2(A - 1)),$$

$$q_2 = w_1w_2(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1)) - \frac{PA}{4}(w_1\gamma_1 + w_2\gamma_2)^2.$$

Como  $\beta_1, \beta_2 < 1$ , solo habría que ver cuando las raíces de  $q(\lambda)$  son negativas. En primer lugar observamos que  $q_1 > 0$ . Por otro lado, un polinomio de la forma  $\lambda^2 + a\lambda + b$  con  $a > 0$  tiene raíces negativas cuando  $b > 0$ . Luego habrá que estudiar cuando  $q_2$  es positivo. Tenemos que

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

si y sólo si

$$w_1^2\gamma_1^2 + w_2^2\gamma_2^2 + 2w_1w_2\left(\gamma_1\gamma_2 - \frac{2}{PA}(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1))\right) < 0$$

que es equivalente a

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

Esto es un polinomio de segundo grado en  $w_2/w_1$ , que hace que la desigualdad anterior tenga solución cuando el discriminante es positivo, es decir,

$$\left(2\left(\gamma_1\gamma_2 - \frac{2}{PA}(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1))\right)\right)^2 - 4\gamma_1^2\gamma_2^2 > 0$$

si y sólo si

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

que es equivalente a

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

es decir,

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

Pero esto se cumple, pues en la condición (3.9) de existencia y unicidad de solución del sistema (3.1).

Luego llegamos a la conclusión de que las raíces de  $q(\lambda)$  son siempre negativas. Esto hace que finalmente  $C$  tenga autovalores negativos, luego  $\mathbb{M}$  es de clase  $S_w$ .  $\square$

Estos tres tipos de matrices se aplicarán al sistema (3.1) dándonos rápidamente el siguiente corolario.

**Corolario 3.3.1.** *En las condiciones del sistema (3.1), si la matriz de comunidad  $\mathbb{M}$  es de **Tipo I, II o III**, entonces el sistema posee un único punto crítico no negativo saturado globalmente estable.*

El resultado anterior puede generalizarse cuando la matriz de comunidad pertenece a un sistema campo medio donde una, o varias filas (y sus correspondientes columnas) son nulas. Se tiene así el siguiente resultado, cuya prueba es totalmente análoga al teorema anterior.

**Proposición 3.3.3.** *Sea  $\mathbb{M}$  matriz de comunidad del sistema (3.1), con*

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

donde

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

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

Supongamos que  $\beta_1, \beta_2 < 1$  y

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

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

**Nota 3.3.2.** Si hubieran  $p$  filas nulas, con  $1 \leq p \leq P$ , la condición (3.12) sería

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

### 3.3.4. Estudio de los tres tipos de matrices

Supongamos que nuestro sistema (3.1) tiene asociada una matriz de campo medio, pues es el único caso donde puede aplicarse la condición de **Tipo III**. Esta matriz tiene todos sus elementos no nulos. Esto hace que exista conexiones totales entre todas las especies de plantas y animales. Definimos a continuación el siguiente concepto.

Supongamos por tanto que tenemos una matriz  $M$  de campo medio. Vamos a comparar como funcionan los tres tipos de condiciones.

La condición de **Tipo I** para el caso de matriz de campo medio es equivalente a que

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

La condición de **Tipo II** es equivalente a

$$\begin{aligned} \gamma_1 A + 2\beta_1 (P - 1) < 2, \quad \gamma_2 P + 2\beta_2 (A - 1) < 2, \\ AP\gamma_1\gamma_2 < (2(1 - \beta_1(P - 1)) - \gamma_1 A)(2(1 - \beta_2(A - 1)) - \gamma_2 P). \end{aligned}$$

Y por último, la condición de **Tipo III** sería equivalente a

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

que habría que suponerse para que se tuviese la condición de existencia y unicidad de solución del sistema (3.1).

Sea  $R_1 = 1 - \beta_1(P - 1)$ ,  $R_2 = 1 - \beta_2(A - 1)$ . Esto hace que la condición de **Tipo I** sea lo mismo que

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

y que la condición de **Tipo II** sea de la forma

$$\begin{aligned} \gamma_1 < \frac{2R_1}{A}, \quad \gamma_2 < \frac{2R_2}{P}, \\ \gamma_2 < \frac{R_2}{PR_1}(2R_1 - \gamma_1 A) \end{aligned}$$

En efecto, como

$$AP\gamma_1\gamma_2 < (2(1 - \beta_1(P - 1)) - \gamma_1A)(2(1 - \beta_2(A - 1)) - \gamma_2P)$$

entonces

$$\begin{aligned} AP\gamma_1\gamma_2 &< (2R_1 - \gamma_1A)(2R_2 - \gamma_2P) \\ &= 4R_1R_2 - 2R_1\gamma_2P - 2R_2\gamma_1A + AP\gamma_1\gamma_2. \end{aligned}$$

Luego

$$2R_1\gamma_2P < 4R_1R_2 - 2R_2\gamma_1A.$$

Es decir

$$\gamma_2 < \frac{4R_1R_2}{2R_1P} - \frac{2\gamma_1R_2A}{2R_1P} = \frac{2R_2}{P} - \frac{AR_2\gamma_1}{R_1P} = \frac{R_2}{PR_1}(2R_1 - \gamma_1A).$$

Luego esta condición exige que  $\gamma_1$  y  $\gamma_2$  estén por debajo de la recta

$$\gamma_2 = \frac{R_2}{PR_1}(2R_1 - \gamma_1A).$$

Se observa también que en esta recta, cuando  $\gamma_1 = R_1/A$ , entonces  $\gamma_2 = R_2/P$ . Por lo tanto los puntos  $(\gamma_1, \gamma_2)$  que verifican la condición de **Tipo I** se van a encontrar estrictamente por debajo de los que verifican la condición de **Tipo II**.

Estudiamos por último el caso de la condición de **Tipo III**. La condición de **Tipo III** es equivalente a que los puntos  $(\gamma_1, \gamma_2)$  estén por debajo de la hipérbola

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

Es fácil ver que la hipérbola no se corta con la recta

$$\gamma_2 = \frac{R_2}{PR_1}(2R_1 - \gamma_1A).$$

En efecto, si se cortaran, entonces

$$\frac{R_2}{PR_1}(2R_1 - \gamma_1A) = \frac{2 - R_1}{P} \frac{2 - R_2}{A} \frac{1}{\gamma_1}.$$

Luego

$$2R_1 - \gamma_1 A = \frac{(2 - R_1)(2 - R_2)R_1 P}{PAR_2 \gamma_1}.$$

Nos queda por tanto la ecuación en  $\gamma_1$

$$2R_1 \gamma_1 - A \gamma_1^2 = \frac{(2 - R_1)(2 - R_2)R_1 P}{PAR_2},$$

que tiene como solución

$$\gamma_1 = \frac{-2R_1 \pm \sqrt{4R_1^2 - \frac{4A(2 - R_1)(2 - R_2)R_1 P}{PAR_2}}}{-2A}.$$

Pero el discriminante es negativo. En efecto

$$\begin{aligned} 4R_1^2 - \frac{4(2 - R_1)(2 - R_2)R_1 P}{PAR_2} < 0 &\iff 4R_2 R_1^2 P < 4R_1 P(2 - R_1)(2 - R_2) \\ &\iff R_2 R_1 < (2 - R_1)(2 - R_2) = 4 - 2R_1 - 2R_2 + R_1 R_2 \\ &\iff 0 < 2 - R_1 - R_2 \iff 2 - (1 - \beta_2(A - 1)) - (1 - \beta_1(P - 1)) > 0 \\ &\iff \beta_2(A - 1) + \beta_1(P - 1) > 0. \end{aligned}$$

Y esto último se verifica siempre. Por lo tanto la recta y la hipérbola no se cortan. Esto tiene como consecuencia que la condición de **Tipo III** sea la óptima.

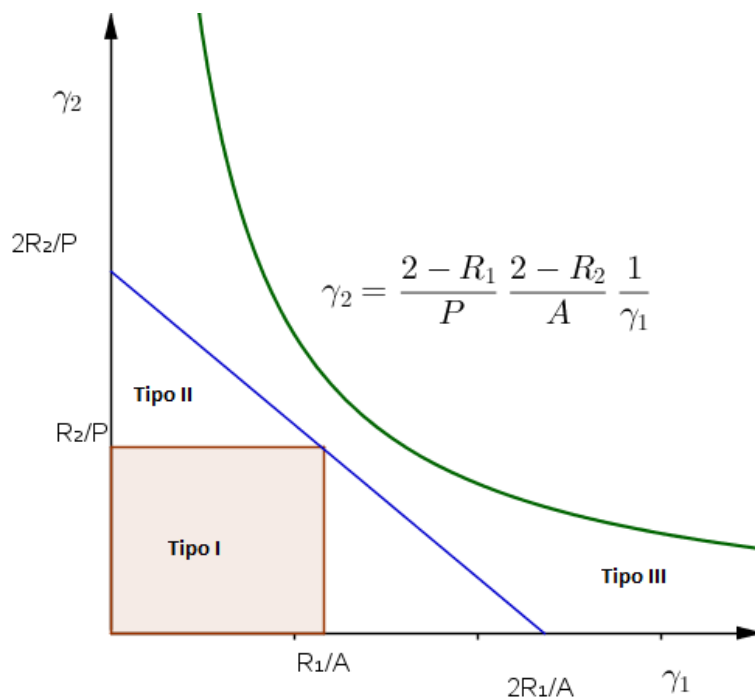


Figura 3.3: Comparación de los tres tipos de matrices. Se observa que la condición de **Tipo III** es la mejor de todas, pues la región dada por la hipérbola es la más amplia de las tres regiones.





# Capítulo 4

---

## Sistema Mutualista para tres especies

---

### 4.1. Introducción

En este capítulo vamos a dar una aplicación de los sistemas mutualistas estudiados en el Capítulo 3. Para ello tomaremos como aplicación un sistema mutualista 3-dimensional en el que se encuentran dos plantas  $(u_1, u_2)$  y un polinizador, que lo denotaremos por  $u_3$ . El sistema representado como modelo mutualista tendrá la forma

$$\begin{cases} u_1' = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3) \\ u_2' = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3) \\ u_3' = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 u_1 + \gamma_2 u_2) \\ (u_1(0), u_2(0), u_3(0)) = (u_1^0, u_2^0, u_3^0) \end{cases} \quad (4.1)$$

donde  $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 \in \mathbb{R}$ ,  $0 < \beta < 1$  y  $\gamma_1, \gamma_2 > 0$ . Supondremos, como es natural, que  $u_i^0 > 0$  para  $i = 1, 2, 3$ .

Observamos que la matriz que genera el sistema es

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & \gamma_1 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & -1 \end{pmatrix}.$$

Esto hace que la matriz de comunidad  $A$  sea de tipo campo medio. A lo largo del capítulo estudiaremos la existencia y unicidad de solución para el sistema (4.1), así como la estabilidad de los equilibrios. Al final del capítulo estudiaremos dos fenómenos

que se observan cuando hacemos el análisis cualitativo del sistema. Para uno de los dos fenómenos compararemos nuestro sistema (4.1) con el sistema

$$\begin{cases} u_1' = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta_0 u_2) \\ u_2' = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta_0 u_1) \end{cases} \quad (4.2)$$

donde  $\beta_0 > \beta$ . Para este sistema tendremos el siguiente resultado como consecuencia del Lema 3.2.2.

**Lema 4.1.1.** *El sistema (4.2) posee los siguientes puntos críticos*

$$E_{00} = (0, 0), \quad E_{01} = (\alpha_1, 0), \quad E_{10} = (0, \alpha_2), \\ E_{11} = \left( \frac{\alpha_1 - \beta_0 \alpha_2}{1 - \beta_0^2}, \frac{\alpha_2 - \beta_0 \alpha_1}{1 - \beta_0^2} \right).$$

Además los equilibrios verifican lo siguiente:

1. Si  $\alpha_1, \alpha_2 < 0$ , entonces  $E_{00}$  es globalmente estable.
2. Si  $\alpha_1 > 0$  y  $\alpha_2 < \beta_0 \alpha_1$ , entonces  $E_{01}$  es globalmente estable.
3. Si  $\alpha_2 > 0$  y  $\alpha_1 < \beta_0 \alpha_2$ , entonces  $E_{10}$  es globalmente estable.
4. Si  $\alpha_1 > \beta_0 \alpha_2$  y  $\alpha_2 > \beta_0 \alpha_1$ , entonces  $E_{11}$  es globalmente estable.

## 4.2. Existencia y unicidad de solución

El siguiente resultado no es más que un caso particular del Teorema 3.2.2. Éste nos da directamente condiciones para la existencia y unicidad de solución.

**Teorema 4.2.1.** *En las condiciones del sistema (4.1):*

1. Supongamos que

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta}{2}. \quad (4.3)$$

Entonces existe una única solución positiva y acotada del sistema (4.1) para todo  $t > 0$ .

2. Supongamos que

$$\gamma_1\gamma_2 > \frac{1 + \beta}{2}. \quad (4.4)$$

Entonces si  $\alpha_1 = \alpha_2 > 0$  y  $\alpha_3 > 0$ , la única solución de (4.1) explota en tiempo finito.

A lo largo del capítulo supondremos que estamos bajo la condición (4.3), que lo definiremos como régimen de cooperación débil.

Estaremos interesados en caracterizar ahora las regiones donde las especies tienden a extinguirse. Es importante tener controlada dichas regiones para evitar la extinción de éstas. Para ello vamos a definir varios lemas previos.

**Lema 4.2.1.** *En las condiciones del Lema 3.2.2 se tiene que para cualquier  $\varepsilon > 0$  existe un  $t_0 > 0$  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:** Por el Lema 3.2.2 se tiene que

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

Luego para un  $\varepsilon > 0$  fijo, existe un  $t_0 > 0$  tal que para todo  $t \geq t_0$  se tiene

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

Esto hace que

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

□

**Lema 4.2.2.** *En las condiciones del sistema (4.1), sea  $w = u_1 + u_2$ . Entonces, para todo  $\varepsilon > 0$  existe un  $t_0 > 0$  tal que para todo  $t \geq t_0$  se tiene*

$$w \leq \frac{2 \max\{\alpha_1, \alpha_2\} + 2\gamma_1\alpha_3}{1 + \beta - 2\gamma_1\gamma_2} + \varepsilon,$$

$$\alpha_3 - \varepsilon < u_3 < \frac{\alpha_3(1 + \beta) + 2\gamma_2 \max\{\alpha_1, \alpha_2\}}{(1 + \beta) - 2\gamma_1\gamma_2} + \varepsilon.$$

**Demostración:** Podemos suponer sin pérdida de generalidad que  $\alpha_1 \leq \alpha_2$ . Tenemos que

$$\begin{aligned} w' &= \alpha_1 u_1 + \alpha_2 u_2 - u_1^2 - u_2^2 - 2\beta u_1 u_2 + \gamma_1 u_3 w \\ &\leq \alpha_2 w - u_1^2 - u_2^2 - 2\beta u_1 u_2 + \gamma_1 u_3 w. \end{aligned}$$

Por otro lado se tiene que, como  $\beta \in (0, 1)$

$$\begin{aligned} -w^2 &= -(u_1 + u_2)^2 = -u_1^2 - u_2^2 - 2u_1 u_2 \\ &\leq -u_1^2 - u_2^2 - 2\beta u_1 u_2 \leq -\frac{1 + \beta}{2} w^2 \end{aligned}$$

pues  $w^2 \geq \frac{1 + \beta}{2} w^2$ . Esto hace que se tenga

$$\begin{cases} w' \leq w \left( \alpha_2 - \frac{1 + \beta}{2} w + \gamma_1 u_3 \right) \\ u_3' = u_3 (\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 w). \end{cases}$$

Por lo tanto tenemos que  $(w, u_3)$  es una subsolución del sistema

$$\begin{cases} w' = w \left( \alpha_2 - \frac{1 + \beta}{2} w + \gamma_1 u_3 \right) \\ u_3' = u_3 (\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 w) \\ w(0) = (u_1^0 + u_2^0), u_3(0) = u_3^0. \end{cases} \quad (4.5)$$

Si denotamos por

$$\lambda = \alpha_2, \quad a = \frac{1 + \beta}{2}, \quad b = -\gamma_1, \quad \mu = \alpha_3, \quad d = 1, \quad c = -\gamma_2,$$

se tiene que

$$\begin{aligned} \frac{\lambda d - b\mu}{ad - bc} &= \frac{\alpha_2 + \gamma_1 \alpha_3}{\frac{1 + \beta}{2} - \gamma_1 \gamma_2}, \\ \frac{\mu a - c\lambda}{ad - bc} &= \frac{\alpha_3(1 + \beta) + 2\gamma_1 \alpha_2}{(1 + \beta) - 2\gamma_1 \gamma_2}. \end{aligned}$$

Aplicando el Lema 4.2.1 se tienen las cotas superiores de  $w, u_3$ . Por otro lado tenemos que

$$u_3' \geq u_3 (\alpha_3 - u_3).$$

Esto hace que inmediatamente,  $u_3 \geq \alpha_3 - \varepsilon$  para  $t$  grande y  $\varepsilon > 0$  fijado.  $\square$

Como consecuencia de los lemas previos tenemos el resultado principal que caracteriza las regiones donde las especies se extinguen.

**Proposición 4.2.1.** *En las condiciones del sistema (4.1), supongamos  $\alpha_1 \leq \alpha_2$ .*

1. Si  $\alpha_2, \alpha_3 < 0$ , entonces

$$(u_1, u_2, u_3) \longrightarrow (0, 0, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

2. Si  $\alpha_2 > 0$  y  $\alpha_3 < 0$  verifican que

$$\alpha_3 < -\alpha_2 \frac{2\gamma_2}{1 + \beta},$$

entonces

$$u_3 \longrightarrow 0, \quad t \rightarrow +\infty.$$

3. Si  $\alpha_3 > 0$  y  $\alpha_2 < 0$  verifican que

$$\alpha_3 < -\frac{\alpha_2}{\gamma_1},$$

entonces

$$(u_1, u_2, u_3) \longrightarrow (0, 0, \alpha_3), \quad t \rightarrow +\infty.$$

### **Demostración:**

1. Usando la misma notación y el mismo razonamiento que en el lema anterior, se tiene que  $(w, u_3)$  es una subsolución del sistema (4.5). Ahora tenemos que  $\alpha_2, \alpha_3 < 0$ . Usando la misma notación que en el Lema 3.2.2 se tiene que  $\lambda = \alpha_2 < 0$  y  $\mu = \alpha_3 < 0$ . Luego aplicando el Lema 3.2.2, se tiene que

$$(w, u_3) \longrightarrow (0, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

Es decir,

$$(u_1, u_2, u_3) \longrightarrow (0, 0, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

2. Denotamos a los parámetros

$$\lambda = \alpha_2, \quad a = \frac{1 + \beta}{2}, \quad b = -\gamma_1, \quad \mu = \alpha_3, \quad d = 1, \quad c = -\gamma_2,$$

Tenemos ahora que  $\lambda > 0$ ,  $\mu < 0$ . Además como

$$\alpha_3 < -\alpha_2 \frac{2\gamma_2}{1 + \beta},$$

se tiene que  $\mu < \lambda c/a$ , pues

$$\lambda \frac{c}{a} = \alpha_2 (-\gamma_2) \frac{2}{1 + \beta} = -\alpha_2 \frac{2\gamma_2}{1 + \beta}.$$

Luego por el Lema 3.2.2, se tiene que

$$u_3 \longrightarrow 0, \quad t \rightarrow +\infty.$$

3. Usando la misma notación que en 2. tenemos que  $\mu > 0$ ,  $\lambda < 0$  y  $\lambda < \mu b/d$ , pues

$$\mu \frac{b}{d} = -\alpha_3 \gamma_1.$$

Luego

$$\alpha_2 < -\alpha_3 \gamma_1,$$

es decir,

$$\alpha_3 < -\frac{\alpha_2}{\gamma_1}.$$

Por tanto por el Lema 3.2.2, se tiene que

$$w \longrightarrow 0, \quad t \rightarrow +\infty.$$

Esto hace que

$$(u_1, u_2) \longrightarrow (0, 0), \quad t \rightarrow +\infty.$$

Además,

$$u_3 \longrightarrow \mu/d = \alpha_3, \quad t \rightarrow +\infty.$$

□

### 4.3. Equilibrios y estabilidad local del sistema

En esta sección nos dedicaremos a estudiar los equilibrios y su estabilidad local del sistema (4.1). Recordemos que estamos usando las condiciones  $0 < \beta < \beta_0 < 1$  y el régimen de cooperación débil, es decir,

$$\gamma_1\gamma_2 < \frac{1 + \beta}{2} < 1.$$

#### 4.3.1. Puntos de equilibrio

El sistema (4.1) recordemos que tenía la forma

$$\begin{cases} u'_1 = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3) \\ u'_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3) \\ u'_3 = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 u_1 + \gamma_2 u_2) \\ (u_1(0), u_2(0), u_3(0)) = (u_1^0, u_2^0, u_3^0). \end{cases}$$

Empezamos calculando los puntos de equilibrio del sistema, esto es, las soluciones de  $u'_i = 0$ . Resolviendo el sistema (4.1), los puntos críticos son de la forma

$$\begin{aligned} E_0 &= (0, 0, 0), E_{100} = (\alpha_1, 0, 0), E_{010} = (0, \alpha_2, 0), E_{001} = (0, 0, \alpha_3), \\ E_{011} &= \left( 0, \frac{\alpha_2 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, \frac{\alpha_3 + \gamma_2 \alpha_2}{1 - \gamma_1 \gamma_2} \right), \\ E_{101} &= \left( \frac{\alpha_1 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, 0, \frac{\alpha_3 + \gamma_2 \alpha_1}{1 - \gamma_1 \gamma_2} \right), \\ E_{110} &= \left( \frac{\alpha_1 - \beta \alpha_2}{1 - \beta^2}, \frac{\alpha_2 - \beta \alpha_1}{1 - \beta^2}, 0 \right), \\ E_{111} &= \left( \frac{\alpha_1(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta)}{(1 - \beta)(1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2)}, \right. \\ &\quad \left. \frac{\alpha_1(\gamma_1 \gamma_2 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \alpha_3 \gamma_1(1 - \beta)}{(1 - \beta)(1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2)}, \right. \\ &\quad \left. \frac{(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta)}{1 + \beta - 2\gamma_1 \gamma_2} \right). \end{aligned}$$

#### 4.3.2. Estabilidad local

Calculamos la estabilidad local de los puntos de equilibrio hallados anteriormente. Para ello nos ayudaremos del *Teorema de Hartman-Grobman* (Ver Anexo).

Necesitamos por tanto calcular la matriz Jacobiana del sistema (4.1). Sean

$$\begin{aligned} f_1(u_1, u_2, u_3) &= u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3), \\ f_2(u_1, u_2, u_3) &= u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3), \\ f_3(u_1, u_2, u_3) &= u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 u_1 + \gamma_2 u_2). \end{aligned}$$

Dicha matriz tiene la forma

$$\begin{aligned} &= \mathcal{J}(u_1, u_2, u_3) = \frac{\partial(f_1, f_2, f_3)}{\partial(u_1, u_2, u_3)} \\ &= \begin{pmatrix} \alpha_1 - 2u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3 & -\beta u_1 & \gamma_1 u_1 \\ -\beta u_2 & \alpha_2 - 2u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3 & \gamma_1 u_2 \\ \gamma_2 u_3 & \gamma_2 u_3 & \alpha_3 - 2u_3 + \gamma_2(u_1 + u_2) \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Estudiando los autovalores de la matriz  $\mathcal{J}$  obtenemos la estabilidad local de los equilibrios. En concreto tendremos el siguiente resultado.

**Proposición 4.3.1.** *En las condiciones de los equilibrios y matriz Jacobiana calculados anteriormente, se tiene:*

1. Si  $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 < 0$ , entonces  $E_0$  es localmente estable.
2. Si  $\alpha_1 > 0$ ,  $\alpha_2 < \beta\alpha_1$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_1$ , entonces  $E_{100}$  es localmente estable.
3. Si  $\alpha_1 < \beta\alpha_2$ ,  $\alpha_2 > 0$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_2$ , entonces  $E_{010}$  es localmente estable.
4. Si  $\alpha_1 < -\gamma_1\alpha_3$ ,  $\alpha_2 < -\gamma_1\alpha_3$ ,  $\alpha_3 > 0$ , entonces  $E_{001}$  es localmente estable.
5. Si

$$\lambda_{011} = \frac{\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1\gamma_2} < 0$$

entonces  $E_{011}$  es localmente estable.

6. Si

$$\lambda_{101} = \frac{\alpha_1(\gamma_2\gamma_1 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1\gamma_2} < 0$$

entonces  $E_{101}$  es localmente estable.



7. Si

$$\lambda_{110} = \frac{(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta)}{1 + \beta} < 0$$

entonces  $E_{110}$  es localmente estable.

8. Si  $E_{111} > 0$  en el sentido en que cada componente del vector es positivo, y suponemos régimen de cooperación débil, entonces  $E_{111}$  es localmente estable.

### Demostración:

1. Trivialmente se tiene que

$$\mathcal{J}(E_0) = \begin{pmatrix} \alpha_1 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha_2 & 0 \\ 0 & 0 & \alpha_3 \end{pmatrix}.$$

Luego si  $\alpha_i < 0$  para  $i = 1, 2, 3$ , entonces  $E_0$  es localmente estable.

2. Calculamos  $\mathcal{J}(E_{100})$ .

$$\mathcal{J}(E_{100}) = \begin{pmatrix} -\alpha_1 & -\beta\alpha_1 & \gamma_1\alpha_1 \\ 0 & \alpha_2 - \beta\alpha_1 & 0 \\ 0 & 0 & \alpha_3 + \gamma_2\alpha_1 \end{pmatrix}.$$

Observamos que  $\mathcal{J}(E_{100})$  es triangular superior, luego los autovalores son los elementos de la diagonal. Por tanto si  $\alpha_1 > 0$ ,  $\alpha_2 < \beta\alpha_1$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_1$ , el punto  $E_{100}$  es localmente estable.

3. Tenemos que

$$\mathcal{J}(E_{010}) = \begin{pmatrix} \alpha_1 - \beta\alpha_2 & 0 & 0 \\ -\beta\alpha_2 & -\alpha_2 & \gamma_1\alpha_2 \\ 0 & 0 & \alpha_3 + \gamma_2\alpha_2 \end{pmatrix}.$$

Esta matriz no es triangular, pero se puede observar que el determinante sigue siendo el producto de los elementos de la diagonal. Por tanto dichos elementos forman los autovalores. Luego si  $\alpha_1 < \beta\alpha_2$ ,  $\alpha_2 > 0$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_2$ , entonces  $E_{010}$  es localmente estable.

## 4. Análogamente

$$\mathcal{J}(E_{001}) = \begin{pmatrix} \alpha_1 + \gamma_1\alpha_3 & 0 & 0 \\ 0 & \alpha_2 + \gamma_1\alpha_3 & 0 \\ \gamma_2\alpha_3 & \gamma_2\alpha_3 & -\alpha_3 \end{pmatrix}.$$

La matriz es triangular inferior, por tanto los elementos de la diagonal forman los autovalores. Luego si tenemos que  $\alpha_1, \alpha_2 < -\gamma_1\alpha_3$  y  $\alpha_3 > 0$ , entonces  $E_{001}$  es localmente estable.

## 5. Tenemos que

$$E_{011} = (0, x_2^*, x_3^*) = \left(0, \frac{\alpha_2 + \gamma_1\alpha_3}{1 - \gamma_1\gamma_2}, \frac{\alpha_3 + \gamma_2\alpha_2}{1 - \gamma_1\gamma_2}\right).$$

El cálculo de los autovalores se resuelve por tanto haciendo

$$\begin{aligned} \det(\lambda I - \mathcal{J}(E_{011})) \\ = (\lambda - \alpha_1 + \beta x_2^* - \gamma_1 x_3^*)(\lambda^2 + \lambda(x_2^* + x_3^*) + (1 - \gamma_1\gamma_2)x_2^*x_3^*) = 0. \end{aligned}$$

Ahora bien, estamos suponiendo régimen de cooperación débil y  $\beta < 1$ , luego  $\gamma_1\gamma_2 < 1$ . Esto hace que  $(1 - \gamma_1\gamma_2)x_2^*x_3^* > 0$ , luego el polinomio

$$\lambda^2 + \lambda(x_2^* + x_3^*) + (1 - \gamma_1\gamma_2)x_2^*x_3^*$$

tendrá dos raíces negativas. Esto nos garantiza la existencia de dos autovalores negativos. Para que  $E_{011}$  sea localmente estable, hay que añadir además que el otro autovalor

$$\begin{aligned} \lambda_{011} &= \alpha_1 - \beta x_2^* + \gamma_1 x_3^* \\ &= \frac{\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1\gamma_2} < 0. \end{aligned}$$

Luego admitiendo que  $\lambda_{011}$ , se tiene que  $E_{011}$  es localmente estable.

## 6. Tenemos

$$E_{101} = (x_1^*, 0, x_3^*) = \left(\frac{\alpha_1 + \gamma_1\alpha_3}{1 - \gamma_1\gamma_2}, 0, \frac{\alpha_3 + \gamma_2\alpha_1}{1 - \gamma_1\gamma_2}\right).$$

Calculamos los autovalores

$$\begin{aligned} \det(\lambda I - \mathcal{J}(E_{101})) \\ = (\lambda - \alpha_2 + \beta x_1^* - \gamma_1 x_3^*)(\lambda^2 + \lambda(x_1^* + x_3^*) + (1 - \gamma_1\gamma_2)x_1^*x_3^*) = 0. \end{aligned}$$

Aplicando el mismo razonamiento, se tiene que el polinomio

$$\lambda^2 + \lambda(x_1^* + x_3^*) + x_1^*x_3^*(1 - \gamma_1\gamma_2)$$

tiene dos raíces negativas. El otro autovalor viene dado por

$$\begin{aligned} \lambda_{101} &= \alpha_2 - \beta x_1^* + \gamma_1 x_3^* \\ &= \frac{\alpha_1(\gamma_2\gamma_1 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta)}{1 - \gamma_1\gamma_2}, \end{aligned}$$

que si es negativo, se tiene que  $E_{101}$  es localmente estable.

7. Este apartado es análogo a los dos anteriores. Se tiene

$$E_{110} = (x_1^*, x_2^*, 0) = \left( \frac{\alpha_1 - \beta\alpha_2}{1 - \beta^2}, \frac{\alpha_2 - \beta\alpha_1}{1 - \beta^2}, 0 \right).$$

El cálculo de los autovalores es

$$\begin{aligned} \det(\lambda I - \mathcal{J}(E_{110})) \\ = (\lambda - \alpha_3 - \gamma_2(x_1^* + x_2^*))(\lambda^2 + \lambda(x_1^* + x_2^*) + (1 - \beta^2)x_1^*x_2^*) = 0. \end{aligned}$$

De la misma forma que los dos apartados anteriores, el polinomio

$$\lambda^2 + \lambda(x_1^* + x_2^*) + (1 - \beta^2)x_1^*x_2^*$$

tiene dos raíces negativas, lo que garantiza la existencia de dos autovalores negativos. Basta imponer que el otro autovalor

$$\begin{aligned} \lambda_{110} &= \alpha_3 + \gamma_2(x_1^* + x_2^*) \\ &= \frac{(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta)}{1 + \beta} \end{aligned}$$

sea negativo para que el punto  $E_{110}$  sea localmente estable.

8. Denotamos

$$E_{111} = (x_1^*, x_2^*, x_3^*).$$

Si suponemos que  $x_i^* > 0$ ,  $i = 1, 2, 3$ , se observa que

$$\mathcal{J}(E_{111}) = -diag(x_1^*, x_2^*, x_3^*)B,$$

donde

$$B = \begin{pmatrix} 1 & \beta & -\gamma_1 \\ \beta & 1 & -\gamma_1 \\ -\gamma_2 & -\gamma_2 & 1 \end{pmatrix}$$

Se tiene que  $\beta, \gamma_1\gamma_2 < 1$ , luego por [9],  $B$  es cuasi diagonal dominante. Esto hace que  $E_{111}$  sea localmente estable si

$$\det(B) = 1 + 2\gamma_1\gamma_2(\beta - 1) - \beta^2 > 0,$$

es decir,

$$\gamma_1\gamma_2 < \frac{1 + \beta}{2}$$

régimen de cooperación débil. Esto último puede verse también en [9].  $\square$

Observemos que la existencia y estabilidad de los equilibrios de los sistemas (4.1) y (4.2) dependen de las siguientes rectas en el plano  $(\alpha_1, \alpha_2)$ :

$$\left\{ \begin{array}{l} r_1 \equiv \alpha_2 = \beta_0\alpha_1, \\ r_2 \equiv \alpha_2 = \frac{1}{\beta_0}\alpha_1, \\ r_3 \equiv \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) = -\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) - \alpha_3\gamma_1(1 - \beta), \\ r_4 \equiv \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) = -\alpha_1(\gamma_1\gamma_2 - \beta) - \alpha_3\gamma_1(1 - \beta), \\ r_5 \equiv \alpha_2 = -\alpha_1 - \alpha_3\frac{1 + \beta}{\gamma_2}, \\ r_6 \equiv \alpha_2 = \beta\alpha_1, \\ r_7 \equiv \alpha_2 = \frac{1}{\beta}\alpha_1. \end{array} \right.$$

En efecto,  $r_1$  y  $r_2$  determinan la dinámica de (4.2);  $r_6$  y  $r_7$  determinan la estabilidad de (4.2) con  $\beta = \beta_0$ . Las rectas  $r_3, r_4$  y  $r_5$  determinan la estabilidad de los puntos  $E_{011}, E_{101}$  y  $E_{110}$  respectivamente, es decir, los signos de los autovalores  $\lambda_{011}, \lambda_{101}$  y  $\lambda_{110}$  respectivamente.

Hay que resaltar que, por la proposición anterior, cuando  $E_{111}$  es localmente estable, entonces los puntos  $E_{011}, E_{101}$  y  $E_{110}$  son inestables. En efecto, una de las

condiciones para que  $E_{111}$  sea estable, es que las componentes de  $E_{111}$  sean positivas. Esto es:

$$\begin{aligned} \alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) &> 0, \\ \alpha_1(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) &> 0, \\ (\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta) &> 0. \end{aligned} \tag{4.6}$$

Observemos que, fijado un  $\alpha_3$ , la región definida por las condiciones (4.6) dependen de  $\gamma_1\gamma_2$  respecto de  $\beta$ .

### 4.3.3. Caso $\gamma_1\gamma_2 < \beta$

Supongamos que  $\gamma_1\gamma_2 < \beta$ . Esto hace que las condiciones (4.6) sean equivalentes a

$$\begin{aligned} \alpha_2 &< \alpha_1 \left( \frac{1 - \gamma_1\gamma_2}{\beta - \gamma_1\gamma_2} \right) + \alpha_3\gamma_1 \left( \frac{1 - \beta}{\beta - \gamma_1\gamma_2} \right), \\ \alpha_2 &< \alpha_1 \left( \frac{\beta - \gamma_1\gamma_2}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right) - \alpha_3\gamma_1 \left( \frac{1 - \beta}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right), \\ \alpha_2 &> -\alpha_1 - \frac{\alpha_3}{\gamma_2}(1 + \beta). \end{aligned}$$

Intersecando las rectas se tiene que

$$\begin{aligned} r_3 \cap r_4 &= (-\alpha_3\gamma_1, -\alpha_3\gamma_1), \quad r_3 \cap r_5 = \left( -\frac{\beta\alpha_3}{\gamma_2}, -\frac{\alpha_3}{\gamma_2} \right), \\ r_4 \cap r_5 &= \left( -\frac{\alpha_3}{\gamma_2}, -\frac{\beta\alpha_3}{\gamma_2} \right). \end{aligned}$$

Observemos que cuando  $\alpha_3 > 0$ ,  $r_5$  no impone ninguna restricción, pues cada coordenada  $\alpha_i$  de  $r_j \cap r_5$  es menor que la coordenada de  $r_3 \cap r_4$ , para  $i = 3, 4, j = 1, 2$ . Dando algunos valores a nuestros parámetros podemos observar un ejemplo en el que se ve que la región dada por (4.6) es no vacía.

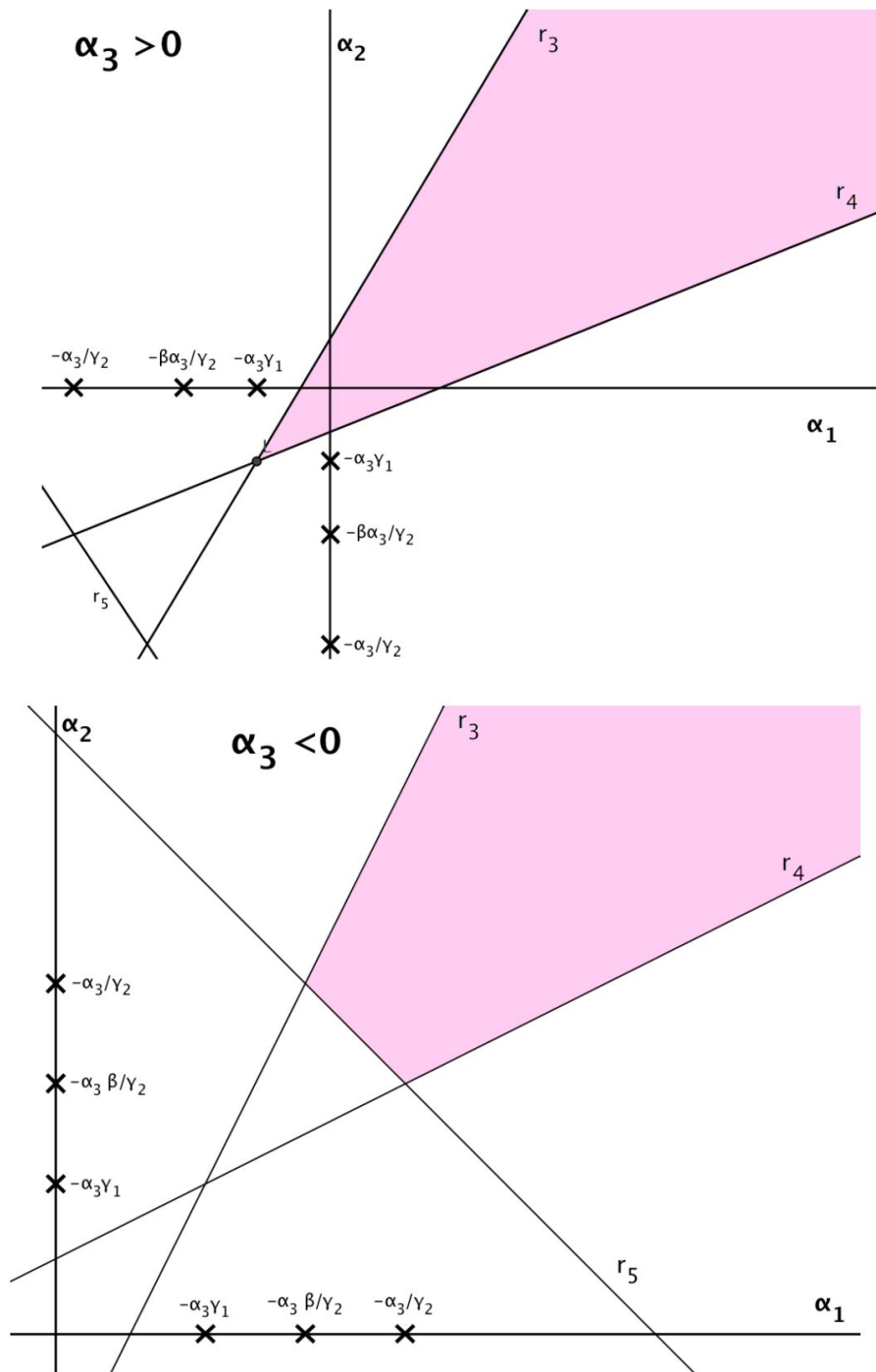


Figura 4.1: Representación de las regiones dadas por (4.6) para  $\alpha_3 > 0$  y  $\alpha_3 < 0$  respectivamente, donde  $E_{111}$  existe y es localmente estable.

En efecto se observa que cuando  $\alpha_3 > 0$  la recta  $r_5$  no aporta ninguna restricción.

#### 4.3.4. Caso $\gamma_1\gamma_2 > \beta$

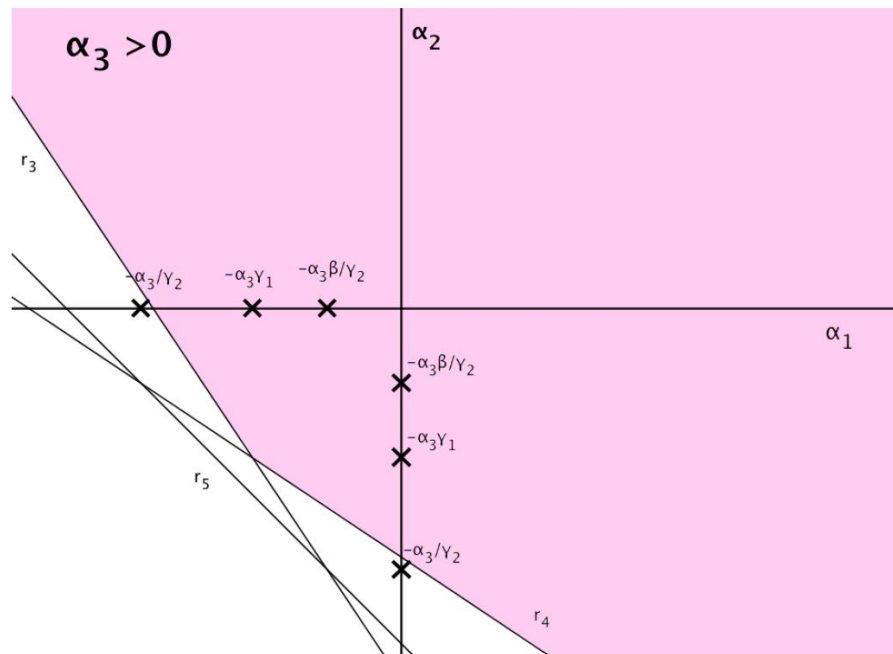
En el caso en que  $\gamma_1\gamma_2 - \beta > 0$ , se tiene que las condiciones dadas por (4.6) sean equivalentes a

$$\alpha_2 > -\alpha_1 \left( \frac{1 - \gamma_1\gamma_2}{\gamma_1\gamma_2 - \beta} \right) - \alpha_3\gamma_1 \left( \frac{1 - \beta}{\gamma_1\gamma_2 - \beta} \right),$$

$$\alpha_2 > -\alpha_1 \left( \frac{\gamma_1\gamma_2 - \beta}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right) - \alpha_3\gamma_1 \left( \frac{1 - \beta}{1 - \gamma_1\gamma_2} \right),$$

$$\alpha_2 > -\alpha_1 - \frac{\alpha_3}{\gamma_2}(1 + \beta).$$

Las regiones que resultan son de la siguiente forma



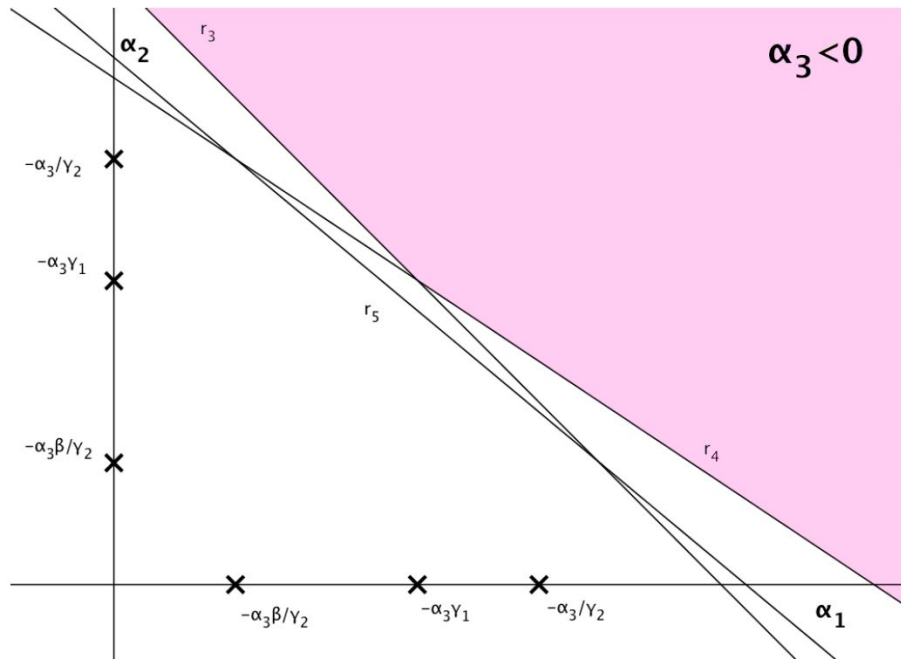


Figura 4.2: Representación de las regiones dadas por (4.6) para  $\alpha_3 > 0$  y  $\alpha_3 < 0$  respectivamente, donde  $E_{111}$  existe y es localmente estable.

#### 4.3.5. Caso $\gamma_1\gamma_2 = \beta$

Para este caso, las condiciones (4.6) son equivalentes a

$$\begin{aligned}\alpha_1 &> -\alpha_3\gamma_1, \\ \alpha_2 &> -\alpha_3\gamma_1, \\ \alpha_2 &> -\alpha_1 - \frac{\alpha_3}{\gamma_2}(1 + \beta).\end{aligned}$$

La representación de las regiones para  $\alpha_3 > 0$  y  $\alpha_3 < 0$  vienen dadas en la siguiente figura.



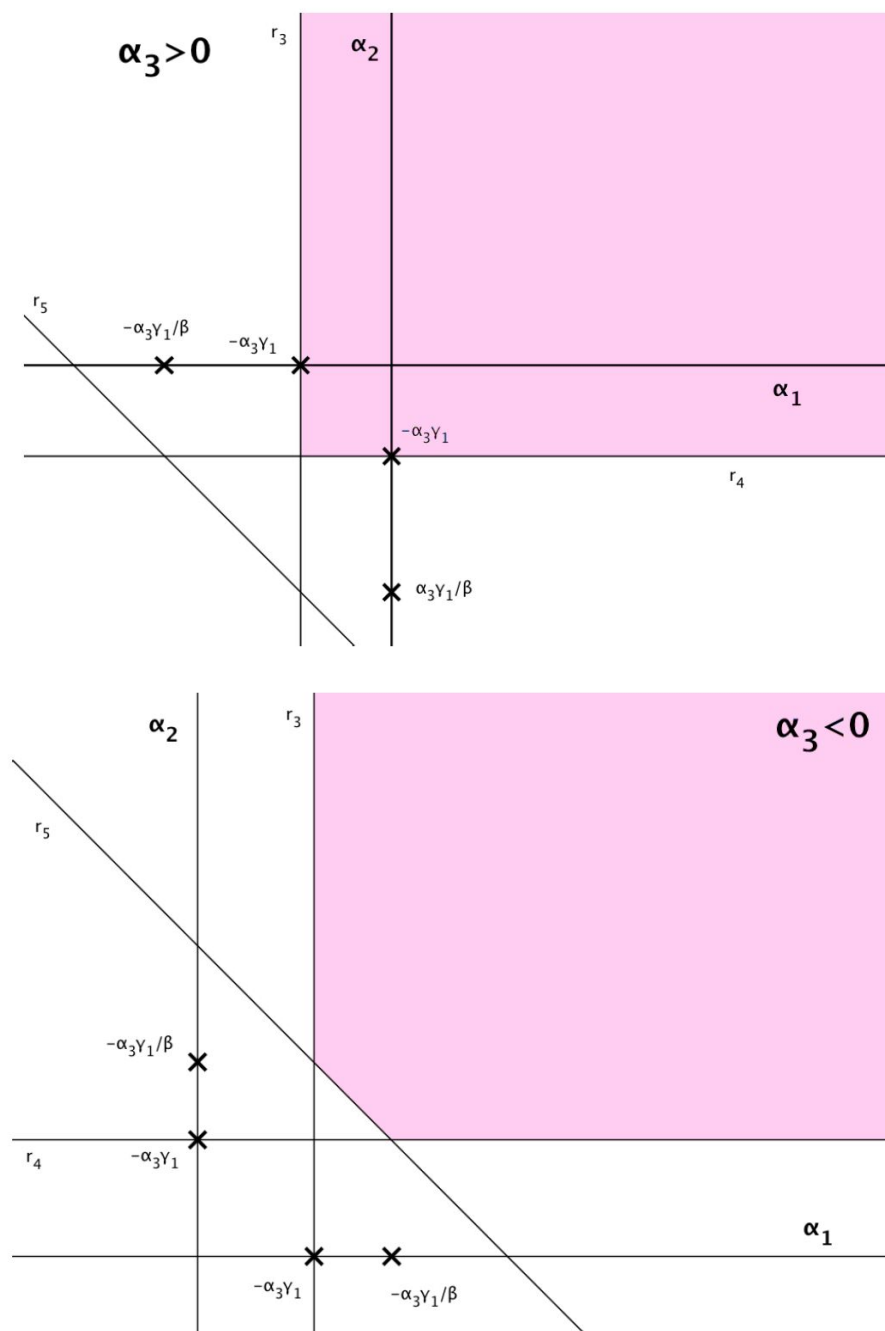


Figura 4.3: Representación de las regiones dadas por (4.6) para  $\alpha_3 > 0$  y  $\alpha_3 < 0$  respectivamente, donde  $E_{111}$  existe y es localmente estable.

## 4.4. El Problema de Complementariedad Lineal

### 4.4.1. Estabilidad global de los equilibrios

En esta sección estudiaremos la estabilidad global de los equilibrios del sistema (4.1) aplicando los resultados que ya conocemos del Problema de Complementariedad Lineal.

En el caso del sistema (4.1), la matriz de comunidad es de la forma

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & \gamma_1 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & -1 \end{pmatrix}.$$

Antes de enunciar el resultado principal de la sección, no está de más recordar algunos conceptos relacionados con el (*PCL*) dados en el Capítulo 2:

1. Recordemos que dado un vector  $q \in \mathbb{R}^n$ , para ver si el Problema de Complementariedad Lineal  $PCL(q, M)$ , con  $M \in \mathbb{R}^{n \times n}$  tiene solución, basta ver si  $q$  pertenece a algún cono complementario.
2. Si  $M$  es una matriz cuadrada de orden  $n$ , consideramos el par complementario  $(I, -M)$ , con  $I$  la matriz identidad de orden  $n$ . Entonces para hallar la solución de  $PCL(q, M)$ , se tiene que buscar un par  $(w, z) \in \mathbb{R}^{2n}$  tal que

$$\begin{aligned} Iw - Mz &= q \\ w, z &\geq 0 \\ w_i z_i &= 0, \quad i = 1, \dots, n. \end{aligned}$$

3. Dado un sistema como en (4.1), encontrar los equilibrios saturados es equivalente a resolver el problema  $PCL(-\alpha, -A)$ , con  $A$  nuestra matriz de comunidad para (4.1) y  $\alpha$  es un vector

$$\alpha = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \alpha_3 \end{pmatrix}.$$

4. Observemos que la matriz  $A$  de comunidad dada por el sistema (4.1) es de tipo campo medio. Como además se tienen las condiciones

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta}{2}, \quad \beta < 1$$

entonces por el Teorema 3.3.1, la matriz  $A$  es de clase  $S_w$ . Entonces por el Teorema 2.3.2 se tiene que el problema  $PCL(-\alpha, -A)$  tiene una única solución, que se corresponde con un equilibrio saturado del sistema (4.1), que además es globalmente estable.

De esta forma el equilibrio  $u$  verifica  $Iw + Au = -\alpha$ , es decir,

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} w_1 \\ w_2 \\ w_3 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & \gamma_1 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{pmatrix} = - \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \alpha_3 \end{pmatrix},$$

o en forma vectorial

$$-\sum_{i=1}^3 w_i I_i + \sum_{i=1}^3 u_i M_i = \alpha$$

con

$$I_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, I_2 = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}, I_3 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix},$$

$$M_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ \beta \\ -\gamma_2 \end{pmatrix}, M_2 = \begin{pmatrix} \beta \\ 1 \\ -\gamma_2 \end{pmatrix}, M_3 = \begin{pmatrix} -\gamma_1 \\ -\gamma_1 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

**Definición 4.4.1.** Dado un vector  $u \in \mathbb{R}^n$ , se define su soporte como el conjunto de índices

$$\text{sopp}(u) = \{i : u_i \neq 0\}.$$

Observemos que si  $w = 0$ , entonces  $\text{sopp}(w) = \emptyset$ . Luego si  $w$  es un par complementario a  $u$ , entonces  $\text{sopp}(u) = \{1, 2, 3\}$  y  $u$  tendría todas sus componentes positivas. Es decir,  $\alpha$  se pondría como una combinación lineal positiva de  $\{M_1, M_2, M_3\}$ . Dicho esto podemos presentar el siguiente resultado:

**Teorema 4.4.1.** En las condiciones del sistema (4.1), y considerando los equilibrios  $E_0, E_{100}, E_{010}, E_{001}, E_{110}, E_{101}, E_{011}, E_{111}$  anteriormente calculados:

1. Si  $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 < 0$ , entonces  $E_0$  es globalmente estable.
2. Si  $\alpha_1 > 0$ ,  $\alpha_2 < \beta\alpha_1$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_1$ , entonces  $E_{100}$  es globalmente estable.
3. Si  $\alpha_1 < \beta\alpha_2$ ,  $\alpha_2 > 0$ ,  $\alpha_3 < -\gamma_2\alpha_2$ , entonces  $E_{010}$  es globalmente estable.

4. Si  $\alpha_1 < -\gamma_1\alpha_3$ ,  $\alpha_2 < -\gamma_1\alpha_3$ ,  $\alpha_3 > 0$ , entonces  $E_{001}$  es globalmente estable.

5. Si  $\alpha_1 > \beta\alpha_2$ ,  $\alpha_2 > \beta\alpha_1$  y

$$(\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta) < 0.$$

Entonces  $E_{110}$  es globalmente estable.

6. Si  $\alpha_1 + \gamma_1\alpha_3 > 0$ ,  $\alpha_3 + \gamma_2\alpha_1 > 0$  y

$$\alpha_1(\gamma_2\gamma_1 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) < 0.$$

Entonces  $E_{101}$  es globalmente estable.

7. Si  $\alpha_2 + \gamma_1\alpha_3 > 0$ ,  $\alpha_3 + \gamma_2\alpha_2 > 0$  y

$$\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) < 0.$$

Entonces  $E_{011}$  es globalmente estable.

8. Supongamos que se dan las condiciones dadas por (4.6), es decir, admitir que  $E_{111}$  existe. Entonces dicho punto es globalmente estable.

**Demostración:** En primer lugar hay que conseguir que los equilibrios verifiquen

$$-\sum_{i=1}^3 w_i I_i + \sum_{i=1}^3 u_i M_i = \alpha$$

con  $I_i, M_i$ ,  $i = 1, 2, 3$ , definidas anteriormente.

1. Veamos que  $E_0$  es globalmente estable. Como  $E_0 = (0, 0, 0)$ , se tiene que su soporte es  $\text{sopp}(E_0) = \emptyset$ . Luego hay que encontrar un  $w$ , con  $w_i > 0$  y

$$-Iw = \alpha$$

es decir, encontrar  $w_i > 0$  tal que  $-w_i = \alpha_i$ . Luego si  $\alpha_i < 0$  para cada  $i = 1, 2, 3$ , se tiene que  $E_0$  es globalmente estable.

2. Veamos que  $E_{100}$  es globalmente estable. Por definición de  $E_{100}$ , su soporte es  $\text{sopp}(E_{100}) = \{1\}$ . Luego debemos encontrar un  $z$  con  $z_i > 0$  y

$$[M_{.1}, -I_{.2}, -I_{.3}]z = \alpha.$$

Luego  $z$  tiene que verificar que

$$z_1 = \alpha_1, \beta z_1 - z_2 = \alpha_2, \gamma_2 z_1 + z_3 = -\alpha_3.$$

Luego para que  $z_i$  sea positivo se tiene que verificar que

$$\alpha_1 > 0, \alpha_2 < \beta\alpha_1, \alpha_3 < -\gamma_2\alpha_1.$$

Por tanto bajo esas condiciones,  $E_{100}$  es globalmente estable.

3. Análogamente, el soporte de  $E_{010}$  es  $sopp(E_{010}) = \{2\}$ , luego hay que buscar un  $z$  tal que  $z_i > 0$  y además

$$[-I_{.1}, M_{.2}, -I_{.3}]z = \alpha.$$

Es decir,

$$-z_1 + \beta z_2 = \alpha_1, z_2 = \alpha_2, -\gamma_2 z_2 - z_3 = \alpha_3.$$

Por tanto para que  $E_{010}$  sea globalmente estable debe ocurrir que

$$\alpha_2 > 0, \alpha_1 < \beta\alpha_2, \alpha_3 < -\gamma_2\alpha_2.$$

4. El caso  $E_{001}$  es similar. Su soporte es  $sopp(E_{001}) = \{3\}$ , luego debemos encontrar un  $z$  con  $z_i > 0$  y

$$[-I_{.1}, -I_{.2}, M_{.3}]z = \alpha.$$

Es decir,

$$-z_1 - \gamma_1 z_3 = \alpha_1, -z_2 - \gamma_1 z_3 = \alpha_2, z_3 = \alpha_3.$$

Luego  $E_{001}$  será globalmente estable cuando

$$\alpha_3 > 0, \alpha_1 < -\gamma_1\alpha_3, \alpha_2 < -\gamma_1\alpha_3.$$

5. Para el caso  $E_{110}$  se tiene que ahora su soporte es  $sopp(E_{110}) = \{1, 2\}$ , luego el  $z$  que hay que encontrar tiene que cumplir que  $z_i > 0$  y

$$[M_{.1}, M_{.2}, -I_{.3}]z = \alpha.$$

Luego

$$z_1 + \beta z_2 = \alpha_1, \quad \beta z_1 + z_2 = \alpha_2, \quad -\gamma_2 z_1 - \gamma_2 z_2 - z_3 = \alpha_3.$$

Resolviendo el sistema en  $z_i$  obtenemos que

$$z_1 = \frac{\alpha_1 - \beta \alpha_2}{1 - \beta^2}, \quad z_2 = \frac{\alpha_2 - \beta \alpha_1}{1 - \beta^2}, \quad z_3 = -\frac{\alpha_3(1 + \beta) + \gamma_2(\alpha_1 + \alpha_2)}{1 - \beta}.$$

Por tanto, para que  $E_{110}$  sea globalmente estable, debe cumplirse que

$$\alpha_1 > \beta \alpha_2, \quad \alpha_2 > \beta \alpha_1, \quad \alpha_3(1 + \beta) + \gamma_2(\alpha_1 + \alpha_2) < 0.$$

6. Para ver la estabilidad de  $E_{101}$  se observa que  $\text{sopp}(E_{101}) = \{1, 3\}$ . Luego nos queda el sistema a resolver

$$[M_{.1}, -I_{.2}, M_{.3}]z = \alpha, \quad z_i > 0.$$

Resolviendo el sistema nos queda

$$z_1 - \gamma_1 z_3 = \alpha_1, \quad \beta z_1 - z_2 - \gamma_1 z_3 = \alpha_2, \quad -\gamma_2 z_1 + z_3 = \alpha_3.$$

Es decir,

$$z_1 = \frac{\alpha_1 + \gamma_1 \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}, \quad z_2 = \frac{\alpha_1(\beta - \gamma_1 \gamma_2) - \alpha_2(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \gamma_1 \alpha_3(\beta - 1)}{1 - \gamma_1 \gamma_2},$$

$$z_3 = \frac{\gamma_2 \alpha_1 + \alpha_3}{1 - \gamma_1 \gamma_2}.$$

Luego  $E_{101}$  será globalmente estable cuando

$$\alpha_1 \gamma_1 \alpha_3 > 0, \quad \gamma_2 \alpha_1 + \alpha_3 > 0,$$

$$\alpha_1(\beta - \gamma_1 \gamma_2) - \alpha_2(1 - \gamma_1 \gamma_2) + \gamma_1 \alpha_3(\beta - 1) > 0.$$

7. Para el equilibrio  $E_{011}$ , su soporte es  $\text{sopp}(E_{011}) = \{2, 3\}$ . Luego tenemos que resolver el sistema

$$[-I_{.1}, M_{.2}, M_{.3}]z = \alpha, \quad z_i > 0.$$

Es decir,

$$-z_1 + \beta z_2 - \gamma_1 z_3 = \alpha_1, \quad z_2 - \gamma_1 z_3 = \alpha_2, \quad -\gamma_2 z_2 + z_3 = \alpha_3.$$

Resolviendo tenemos que

$$z_1 = \frac{-\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\beta - \gamma_1\gamma_2) + \gamma_1\alpha_3(\beta - 1)}{1 - \gamma_1\gamma_2},$$

$$z_2 = \frac{\alpha_2 + \gamma_1\alpha_3}{1 - \gamma_1\gamma_2}, \quad z_3 = \frac{\alpha_3 + \gamma_2\alpha_2}{1 - \gamma_1\gamma_2}.$$

Para que  $E_{011}$  sea globalmente estable, tiene que cumplirse que

$$-\alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\beta - \gamma_1\gamma_2) + \gamma_1\alpha_3(\beta - 1) > 0,$$

$$\alpha_2 + \gamma_1\alpha_3 > 0, \quad \alpha_3 + \gamma_2\alpha_2 > 0.$$

8. Por último, para el caso  $E_{111}$ , su soporte es  $\text{sopp}(E_{111}) = \{1, 2, 3\}$ . Por lo tanto si dicho punto existe, es decir, que se verifiquen las condiciones dadas por (4.6)

$$\begin{aligned} \alpha_1(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_2(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) &> 0, \\ \alpha_1(\gamma_1\gamma_2 - \beta) + \alpha_2(1 - \gamma_1\gamma_2) + \alpha_3\gamma_1(1 - \beta) &> 0, \\ (\alpha_1 + \alpha_2)\gamma_2 + \alpha_3(1 + \beta) &> 0, \end{aligned} \tag{4.7}$$

entonces el sistema que hay que resolver es de la forma

$$Mz = \alpha.$$

Basta tomar  $z$  como  $z = E_{111}$ , pues obviamente se tiene que  $\alpha - ME_{111} = 0$ . Luego basta con que exista  $E_{111}$  para que sea globalmente estable.

□

#### 4.4.2. Simulaciones numéricas

En esta sección haremos varias simulaciones numéricas a nuestro sistema (4.1) para comprobar las condiciones para que dicho sistema tenga un equilibrio globalmente estable. Visualizaremos así cómo el equilibrio globalmente estable depende del cono asociado en  $\mathbb{R}^3$  en el que recorremos  $\alpha$ .

Consideramos el conjunto de parámetros

$$\beta = 0.356128, \quad \gamma_1 = 0.413503, \quad \gamma_2 = 0.242404.$$

La matriz de comunidad asociada al sistema (4.1) será

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0.413503 \\ 0.242404 & 0.242404 & -1 \end{pmatrix}.$$

Tomemos como  $M_i = A_i$ . Sea el vector

$$\alpha^1 = \begin{pmatrix} 0.53068 \\ 0.35786 \\ 0.5295 \end{pmatrix}.$$

Observemos que  $\alpha^1 \in \text{pos}(M_1, M_2, M_3)$ . Resolviendo el problema  $PCL(-\alpha^1, -A)$  se tiene que su solución es

$$u_1 = \begin{pmatrix} 0.70081 \\ 0.4397 \\ 0.8077 \end{pmatrix}$$

que se corresponde con el equilibrio globalmente estable. Podemos observar que ninguna especie se extingue, pues la solución al sistema (4.1) converge a  $u_1$ , con coordenadas distintas de cero.

Esta característica se va a tener para cualquier

$$\alpha^1 \in \text{pos}(M_1, M_2, M_3).$$



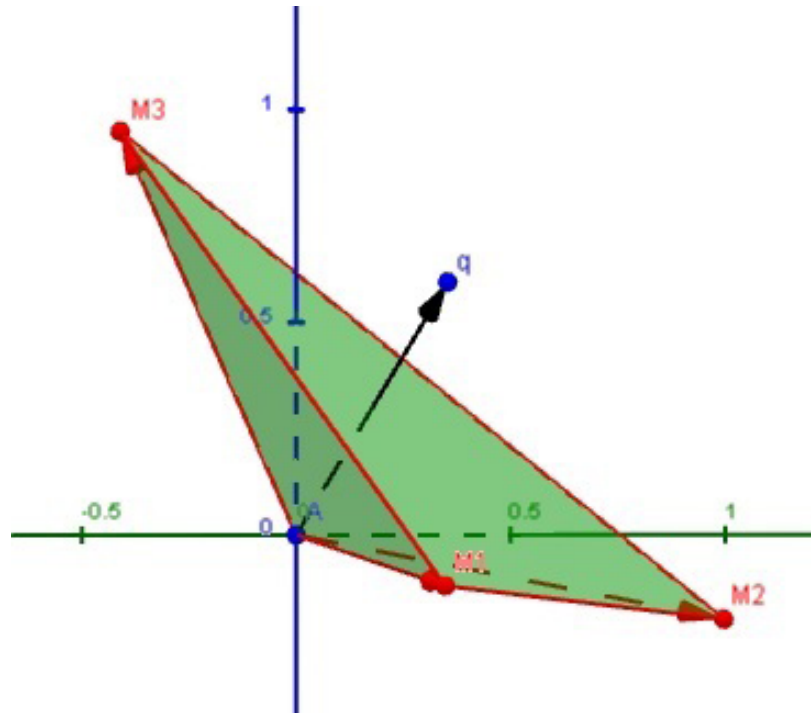


Figura 4.4: Representación del cono generado por  $A$  y vector  $\alpha^1$ . Observamos que  $\alpha^1$  se encuentra en el cono.

Consideramos ahora un  $\alpha^2$  de la forma

$$\alpha^2 = \begin{pmatrix} 1.18803 \\ -0.30848 \\ 0.5295 \end{pmatrix}.$$

Ahora,  $\alpha^2 \notin \text{pos}(M_1, M_2, M_3)$ . Resolviendo el problema  $PCL(-\alpha^2, -A)$  se tiene como solución

$$u_2 = \begin{pmatrix} 1.5637 \\ 0 \\ 0.9086 \end{pmatrix}.$$

Esto hace que se extinga una especie. Observemos que

$$\alpha^2 \in \text{pos}(M_1, -I_2, M_3).$$

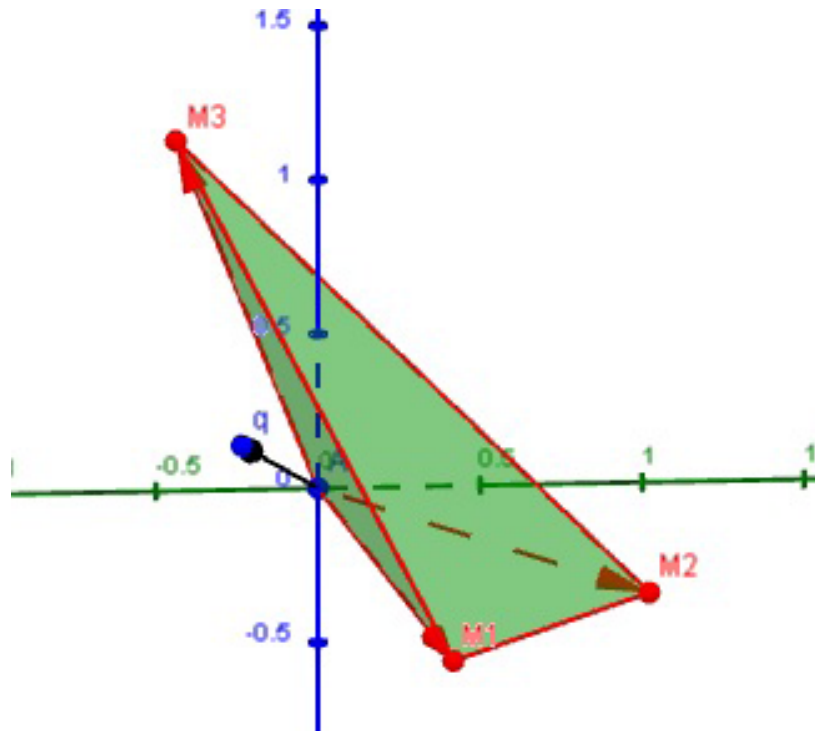


Figura 4.5: Representación del cono generado por  $A$  y el vector  $\alpha^2$ . Se puede observar que  $\alpha^2 \notin \text{pos}(M_1, M_2, M_3)$ .

Por último, consideremos un vector  $\alpha^3$  definido como

$$\alpha^3 = \begin{pmatrix} -1.18803 \\ -0.30848 \\ -0.5295 \end{pmatrix}.$$

Se observa que  $\alpha^3 \notin \text{pos}(M_1, M_2, M_3)$ . De hecho se tiene

$$\alpha^3 \in \text{pos}(-I_1, -I_2, -I_3).$$

La solución al problema  $PCL(-\alpha^3, -A)$  es

$$u_3 = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Se observa así que las tres especies se extinguen.

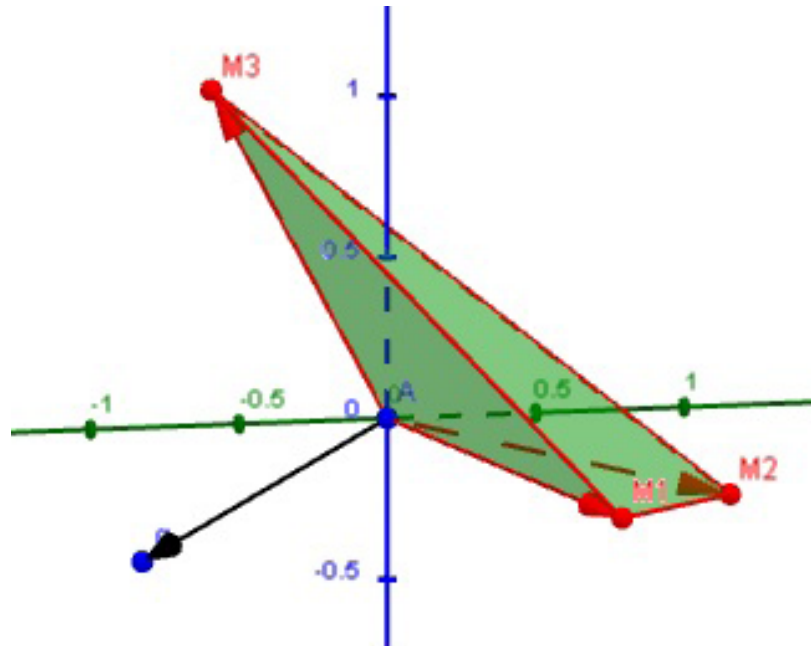


Figura 4.6: Representación del cono generado por  $A$  y el vector  $\alpha^3$ . Se puede observar que  $\alpha^3 \notin \text{pos}(M_1, M_2, M_3)$ .

## 4.5. Análisis de los conos complementarios

En las simulaciones anteriores observamos que para que exista un equilibrio del sistema (4.1) que sea globalmente estable se tienen que ir variando los conos complementarios, pues es el cono el que hace que determinados vectores  $\alpha$  que permanezcan en el puedan tener asociados un equilibrio globalmente estable que garantice la supervivencia de las especies. Antes de comenzar daremos una definición previa.

**Definición 4.5.1.** Consideremos el sistema general (3.1), con  $\mathbb{M}$  su matriz de campo medio. Se define una matriz de anidamiento  $\mathbb{A}$  asociada a  $\mathbb{M}$  como una matriz generada a partir de  $\mathbb{M}$  tal que al menos una conexión entre especies se ha eliminado. Es decir, se define  $\mathbb{A}$  como una matriz obtenida a partir de  $\mathbb{M}$  donde tiene al menos una entrada nula.

En esta sección vamos a hacer una comparativa de los conos generados por tres tipos de matrices: Matrices de competición, anidamiento y campo medio. Dichas

matrices, asociadas al sistema (4.1) vienen dadas por

$$\begin{aligned} A_{co} &= \begin{pmatrix} -1 & -\beta & 0 \\ -\beta & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}, \\ A_{an} &= \begin{pmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & 0 \\ \gamma_2 & 0 & -1 \end{pmatrix}, \\ A_{cm} &= \begin{pmatrix} -1 & -\beta & \gamma_1 \\ -\beta & -1 & \gamma_1 \\ \gamma_2 & \gamma_2 & -1 \end{pmatrix}. \end{aligned} \tag{4.8}$$

Las matrices  $A_{co}$ ,  $A_{an}$ ,  $A_{cm}$  representan las matrices de competición, anidamiento y campo medio, respectivamente.

Cuando consideramos matrices de campo medio y anidamiento asociadas a una red, es normal pensar que la matriz de campo medio, que es la que representa una red completa, asegura la menor extinción de especies posible, y, por tanto, se produzca mayor biodiversidad. Sin embargo, observamos que para el sistema (4.1), cuando disponemos de una red mutualista no completa, los conos complementarios asociados a las matrices de campo medio y anidamiento generan regiones donde podemos escoger vectores  $\alpha$  para los cuales la solución del problema (*PCL*) tiene distinto soporte, es decir, la solución del problema  $PCL(-\alpha, -A_{cm})$  tiene más componentes nulas que la solución del problema  $PCL(-\alpha, -A_{an})$ .

Cuando estamos frente a una red no completa formada por dos plantas y un animal, aparecen regiones donde se puede conseguir que las especies que permanecen en el anidamiento superen a las de campo medio e inclusive que la competencia supere al anidamiento si las tasas de crecimiento se toman en esas regiones.

En el siguiente resultado veremos que las especies en competencia no pueden superar a campo medio, pues el cono complementario asociado a competencia se va a encontrar contenido en el cono complementario asociado a campo medio.

**Teorema 4.5.1.** *En las condiciones del sistema (4.1), supongamos que tenemos un régimen de cooperación débil, es decir,*

$$\gamma_1 \gamma_2 \leq \frac{1 + \beta}{2}.$$

*Consideremos las matrices de competencia, anidamiento y campo medio,  $A_{co}$ ,  $A_{an}$  y  $A_{cm}$  respectivamente, definidas como en (4.8). Entonces*

1. Se tiene que

$$\text{pos}(A_{co}) \subset \text{pos}(A_{cm}).$$

2. Si además  $\beta < \gamma_1\gamma_2$ , entonces

$$\text{pos}(A_{an}) \subset \text{pos}(A_{cm}).$$

**Demostración:**

1. Para ver que  $\text{pos}(A_{co}) \subset \text{pos}(A_{cm})$  veamos que  $A_{co}$  se puede poner como una combinación lineal positiva de  $A_{cm}$ . Para ello, debemos encontrar  $z, w, p \in \mathbb{R}_+^3$  tales que

$$A_{cm}z = (A_{co})_{.1}, \quad A_{cm}w = (A_{co})_{.2}, \quad A_{cm}p = (A_{co})_{.3}.$$

Si resolvemos los sistemas se tiene que las componentes de cada vector son

$$z_1 = \frac{\beta + 1 - \gamma_1\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \quad z_2 = \frac{\gamma_1\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0,$$

$$z_3 = \gamma_2 \frac{\beta + 1}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0,$$

$$w_1 = z_2 > 0, \quad w_2 = z_1 > 0, \quad w_3 = \gamma_2 > 0,$$

$$p_1 = \frac{\gamma_1}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \quad p_2 = \frac{\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0,$$

$$p_3 = 1 + \gamma_2 \left( \frac{\gamma_1 + \gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} \right) > 0,$$

pues al tener un régimen de cooperación débil,

$$\gamma_1\gamma_2 \leq \frac{1 + \beta}{2}$$

es decir,  $\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2 \geq 0$ , y en consecuencia  $\beta + 1 - \gamma_1\gamma_2 \geq 0$ . Luego

$$\text{pos}(A_{co}) \subset \text{pos}(A_{cm}).$$

2. Para este caso, los vectores  $z, w, p \in \mathbb{R}_+^3$  deben verificar que

$$A_{cm}z = (A_{an})_{.1}, \quad A_{cm}w = (A_{an})_{.2}, \quad A_{cm}p = (A_{an})_{.3}.$$

Resolviendo los sistemas nos damos cuenta que

$$(A_{an})_{\cdot 1} = \begin{pmatrix} -1 \\ -\beta \\ \gamma_2 \end{pmatrix}$$

es una arista del cono  $pos(A_{cm})$ , luego  $w = (1, 0, 0)'$ .

En los otros dos sistemas no tenemos esto, pero igualmente pueden resolverse, teniendo así que

$$\begin{aligned} z_1 &= \frac{\gamma_1\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \quad z_2 = \frac{\beta + 1 - \gamma_1\gamma_2}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \\ z_3 &= \frac{\gamma_2(\beta + 1)}{\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2} > 0, \\ p_1 &= \frac{\gamma_1(\gamma_1\gamma_2 - \beta)}{(1 - \beta)(\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2)} > 0, \quad p_2 = \frac{\gamma_1(1 - \gamma_1\gamma_2)}{(1 - \beta)(\beta + 1 - 2\gamma_1\gamma_2)} > 0, \\ p_3 &= z_2 > 0. \end{aligned}$$

El signo positivo de  $z_i$ ,  $i = 1, 2, 3$  se tiene gracias al régimen de cooperación débil. Esta condición es también la que nos garantiza el signo positivo de  $p_2$  y  $p_3$ . Para que se cumpla en cambio que  $p_1 > 0$ , tiene que darse que

$$\gamma_1(\gamma_1\gamma_2 - \beta) > 0.$$

Luego si suponemos  $\beta < \gamma_1\gamma_2$ , se tiene que  $p_1 > 0$ , y por tanto  $pos(A_{an}) \subset pos(A_{cm})$ .

□

#### 4.5.1. Simulaciones numéricas

Realizaremos una pequeña simulación numérica para comprobar el resultado anterior.

Consideraremos el mismo conjunto de parámetros dados por la simulación anterior, es decir,

$$\beta = 0.356128, \quad \gamma_1 = 0.413503, \quad \gamma_2 = 0.242404.$$

Nuestras matrices de campo medio y anidamiento son de la forma

$$A_{cm} = \begin{pmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0.413503 \\ 0.242404 & 0.242404 & -1 \end{pmatrix},$$

$$A_{an} = \begin{pmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0 \\ 0.242404 & 0 & -1 \end{pmatrix}.$$

Observemos que en este caso se tiene que

$$\gamma_1 \gamma_2 < \beta.$$

Se puede comprobar entonces que  $\text{pos}(A_{an}) \not\subset \text{pos}(A_{cm})$ .

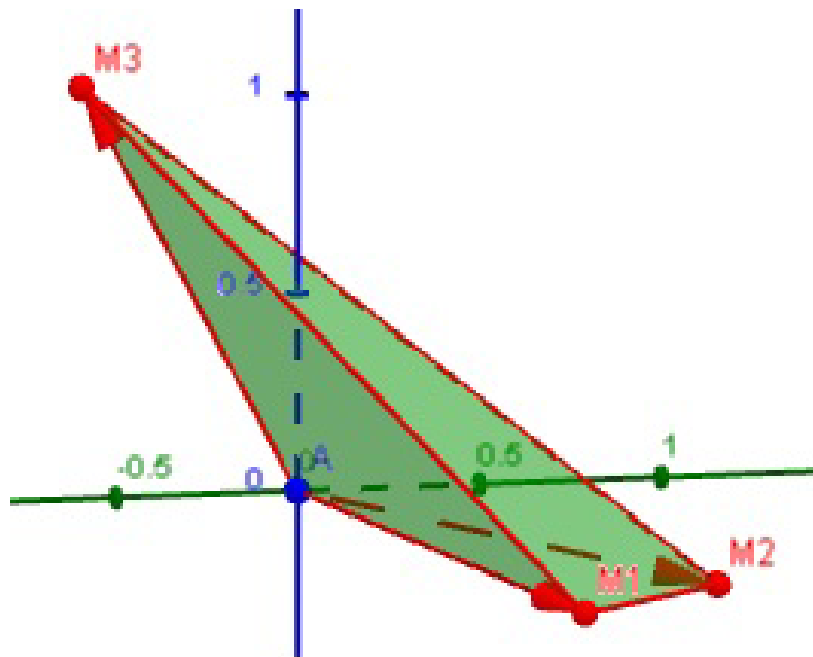


Figura 4.7: Representación del cono generado por  $A_{cm}$ .

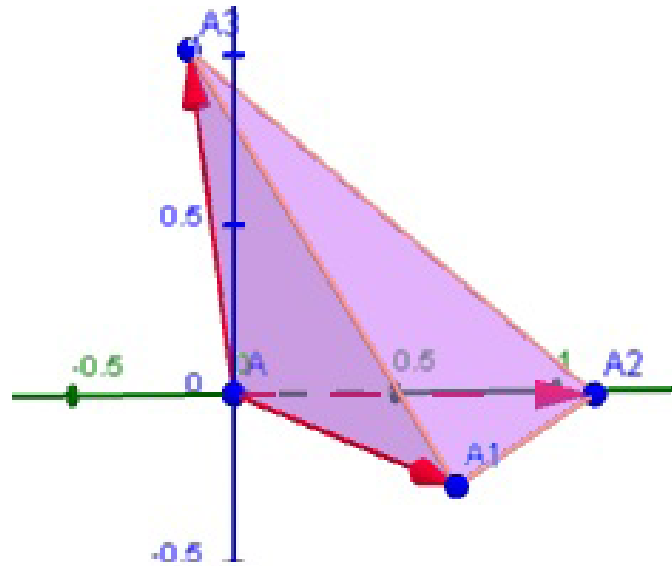


Figura 4.8: Representación del cono generado por  $A_{an}$ .

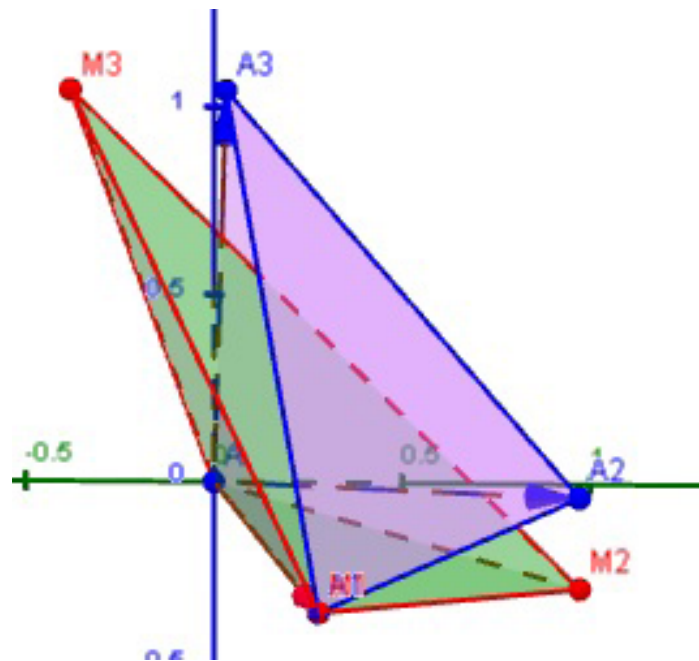


Figura 4.9: Representación de ambos conos anteriores. Se observa que  $pos(A_{an}) \not\subset pos(A_{cm})$ .



En la figura 4.9 observamos que hay una región dentro de  $pos(A_{an})$  que no se encuentra dentro de  $pos(A_{cm})$ .

En esa región, cualquier vector  $\alpha$  que tomemos no puede ser descrito como una combinación lineal positiva de las columnas de la matriz de campo medio, aunque sí se puede describir como una combinación lineal positiva de las columnas de la matriz de anidamiento. Esto hace que si tomamos un  $\alpha$  que se encuentre en esa región, el punto de equilibrio del sistema (4.1) tendrá todas sus componentes positivas para el caso de anidamiento y sin embargo alguna componente nula para el caso del campo medio. Esto hace que para esos  $\alpha$ , las especies en caso de anidamiento garantizan la máxima biodiversidad, mientras que en el caso de campo medio alguna especie se extinga.

Veamos un ejemplo para poder visualizar lo anterior. Consideramos los conos de anidamiento y campo medio definidos anteriormente. Sea un  $\alpha^1$  definido como

$$\alpha^1 = \begin{pmatrix} 0.53068 \\ 0.35786 \\ 0.5295 \end{pmatrix}.$$

Observamos que  $\alpha^1$  se encuentra en ambos conos complementarios.

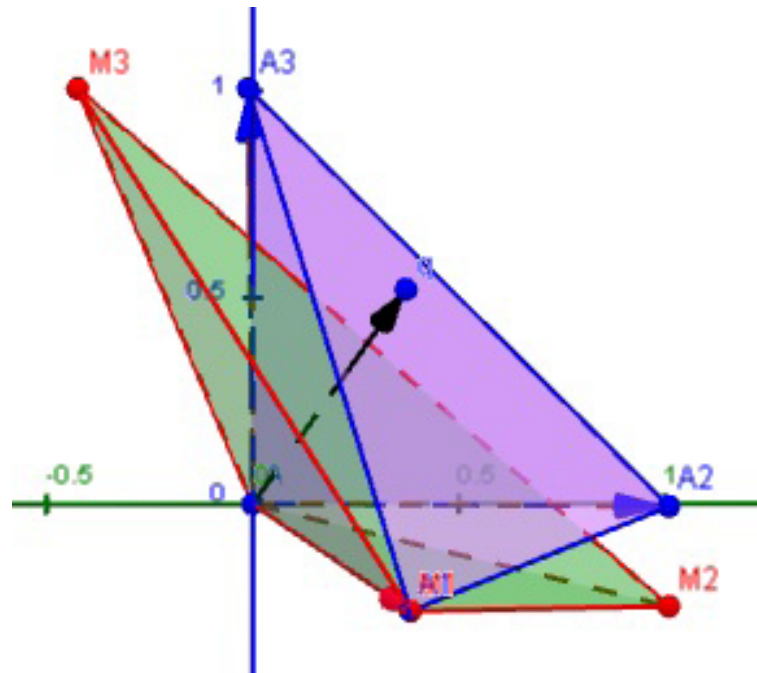


Figura 4.10: Representación de los dos conos complementarios anteriores y el vector  $\alpha^1$  escogido. Se observa que  $\alpha^1$  se encuentra dentro de los dos conos.

Si resolvemos los problemas  $PCL(-\alpha^1, -A_{cm})$  y  $PCL(-\alpha^1, -A_{an})$  obtenemos las soluciones

$$u_{cm} = \begin{pmatrix} 0.7081 \\ 0.4397 \\ 0.8077 \end{pmatrix}, \quad u_{an} = \begin{pmatrix} 0.8050 \\ 0.0712 \\ 0.7246 \end{pmatrix}.$$

Observamos que los puntos son positivos y que todas las especies permanecen, pues ninguna componente de la solución es nula.

Escojamos ahora un  $\alpha^2$  definido de la forma

$$\alpha^2 = \begin{pmatrix} -0.33437 \\ 0.10176 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Este  $\alpha^2$  no pertenece a  $pos(A_{cm})$ , pero si a  $pos(A_{an})$ .

La primera componente de  $\alpha^2$  es negativa. Esto hará que la solución de  $PCL(-\alpha^2, -A_{cm})$  tenga la primera componente nula, lo cual hace que la primera especie se extinga. Si embargo, como  $\alpha^2 \in pos(A_{an})$ , el soporte de  $u_{an}$  solución de  $PCL(-\alpha^2, -A_{an})$  es  $sopp(u_{an}) = \{1, 2, 3\}$ , luego las tres especies permanecerían. En efecto calculando las soluciones de  $PCL(-\alpha^2, -A_{cm})$  y  $PCL(-\alpha^2, -A_{an})$  se tiene que

$$u_{cm} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0.5727 \\ 1.1388 \end{pmatrix}, \quad u_{an} = \begin{pmatrix} 0.0555 \\ 0.0820 \\ 1.0135 \end{pmatrix}.$$

#### 4.5.2. Competencia sobre anidamiento

En este caso veremos cómo es posible construir regiones donde los  $\alpha$  que se muevan por dichas regiones la competencia supere al anidamiento. Si consideramos el mismo conjunto de parámetros, las matrices de competencia y anidamiento son de la forma

$$A_{co} = \begin{pmatrix} -1 & -0.356128 & 0 \\ -0.356128 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix},$$

$$A_{an} = \begin{pmatrix} -1 & -0.356128 & 0.413503 \\ -0.356128 & -1 & 0 \\ 0.242404 & 0 & -1 \end{pmatrix}.$$

Consideramos un  $\alpha$  de la forma

$$\alpha = \begin{pmatrix} 0.13 \\ 0.08 \\ 1.16 \end{pmatrix}.$$

Los conos complementarios y el vector  $\alpha$  quedan representados de la siguiente forma

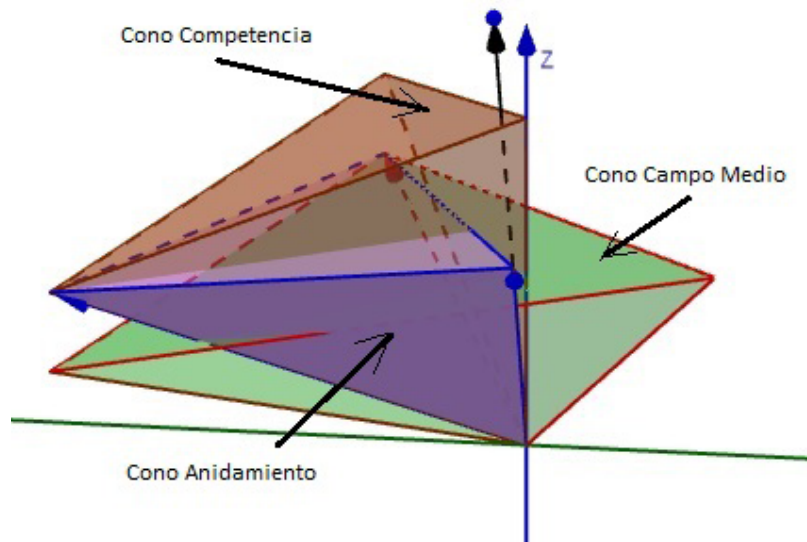


Figura 4.11: Representación de los conos de campo medio, anidamiento y competencia, así como el vector  $\alpha$  escogido.

Si resolvemos los problemas  $PCL(-\alpha, -A_{co})$  y  $PCL(-\alpha, -A_{an})$ , las soluciones son

$$u_{co} = \begin{pmatrix} 0.1163 \\ 0.0386 \\ 1.16 \end{pmatrix}, \quad u_{an} = \begin{pmatrix} 0.6776 \\ 0 \\ 1.3242 \end{pmatrix}.$$

Observamos que en el caso de anidamiento se extingue una especie, mientras que en el caso de competencia, ambas especies permanecen.

## 4.6. Interpretación biológica de algunos resultados

En esta sección nos dedicaremos a estudiar dos fenómenos que se pueden observar en el sistema (4.1). Dichos fenómenos son los siguientes: El Fenómeno 1 consiste en un aumento de la biodiversidad al haber relaciones mutualistas en el sistema, mientras que el Fenómeno 2 consiste en un aumento de la biodiversidad a pesar de que la dinámica que presenten especies tienda a la extinción.

El estudio lo haremos en el plano  $(\alpha_1, \alpha_2)$  y nos dedicaremos a mover el parámetro  $\alpha_3$  relacionado con la tasa de crecimiento intrínseca del animal  $u_3$ .

### 4.6.1. Caso $\alpha_3 > 0$ . Fenómeno 1

Para este caso supondremos  $\gamma_1\gamma_2 < \beta$ . Para el caso de  $\alpha_3 > 0$ , existen regiones en el sistema (4.2) que hacen que una o varias especies se extingan, pero en el sistema (4.1) la presencia de  $u_3$  hace que la o las especies que se extinguen en (4.2) permanezca en (4.1).

Observemos que para  $\alpha_3 > 0$ , si usamos el Lema 4.2.2, tenemos que la especie  $u_3$  no puede extinguirse. En vista a esto, podemos tener en cuenta las regiones mencionadas anteriormente y representarlas para sacar conclusiones.

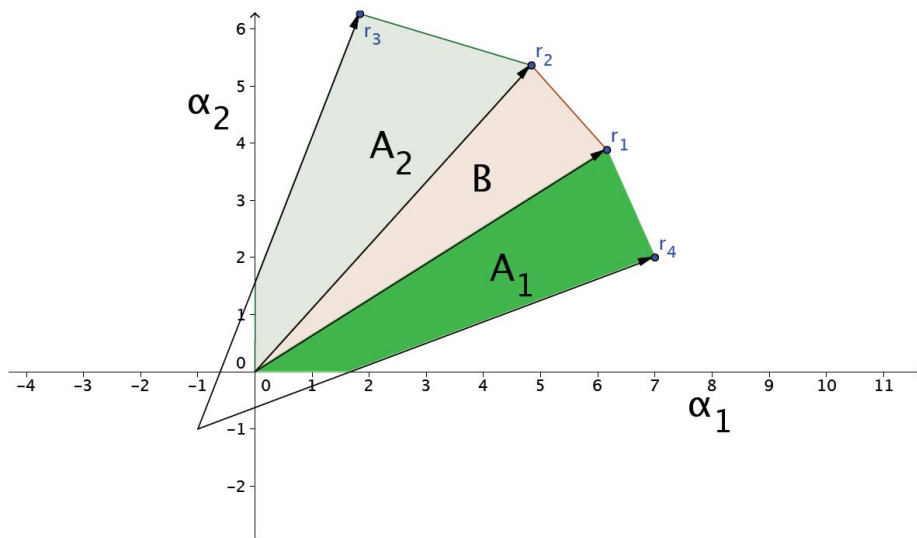


Figura 4.12: Regiones en el plano  $(\alpha_1, \alpha_2)$  dadas por las rectas  $r_1, r_2, r_3, r_4$ .

En la Figura 4.12 se representan tres regiones:  $A_1$ ,  $A_2$  y  $B$ . Dichas regiones se han pintado para parámetros  $\gamma_1, \gamma_2, \beta, \beta_0$  cumpliendo que  $\alpha_3 > 0$  y además

$$0 < \beta < \beta_0 < 1, \quad \gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta}{2} < 1. \quad (4.9)$$

Cada región representa un comportamiento en las soluciones de los sistemas (4.2) y (4.1):

1. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_1$ , las soluciones del sistema (4.2) convergen a  $E_{10}$ , es decir, una especie se extingue, mientras que las soluciones de (4.1) convergen a  $E_{111}$ , es decir, todas las especies permanecen.
2. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{01}$  y las de (4.1) convergen a  $E_{111}$ . La dinámica es la misma que en  $A_1$ : en el sistema (4.2) una especie se extingue, mientras que en (4.1) todas las especies permanecen.
3. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in B$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{11}$  y las de (4.1) lo hacen a  $E_{111}$ . En este caso ocurre que tanto en el sistema (4.2) como en el (4.1), todas las especies permanece.

Observamos así que se produce lo que llamaremos como Fenómeno 1, es decir, un aumento de la diversidad en presencia de relaciones mutualistas.

El Fenómeno 1 se verifica para todos los  $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_1 \cup A_2$ , pues en esas regiones, el sistema (4.2) nos indica que una especie se extingue, pero al incluir al polinizador  $u_3$ , la especie que se extingue tiende a sobrevivir.

En la región  $B$ , ambas especies sobreviven incluso sin la presencia de  $u_3$ .

Veamos cómo funciona la dinámica en las regiones con una simulación:

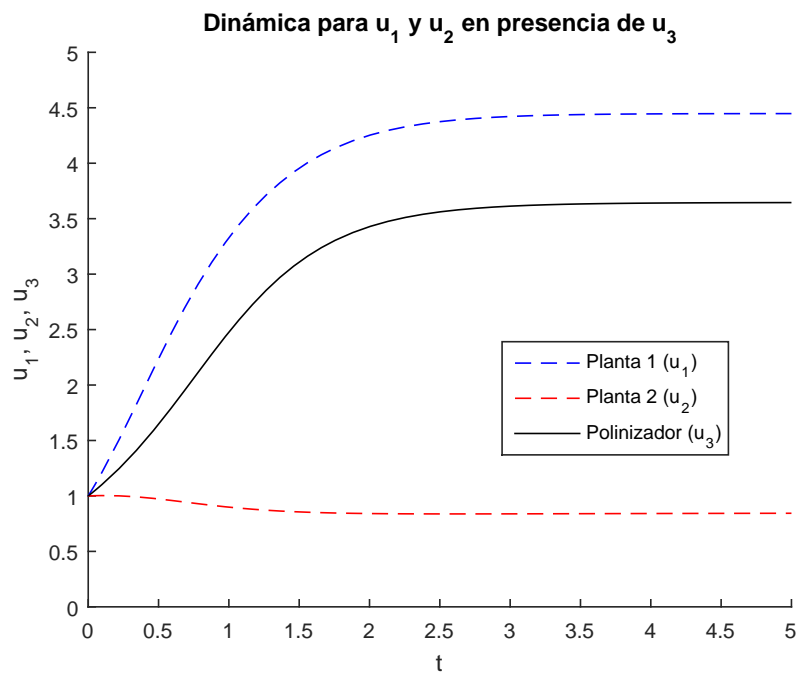
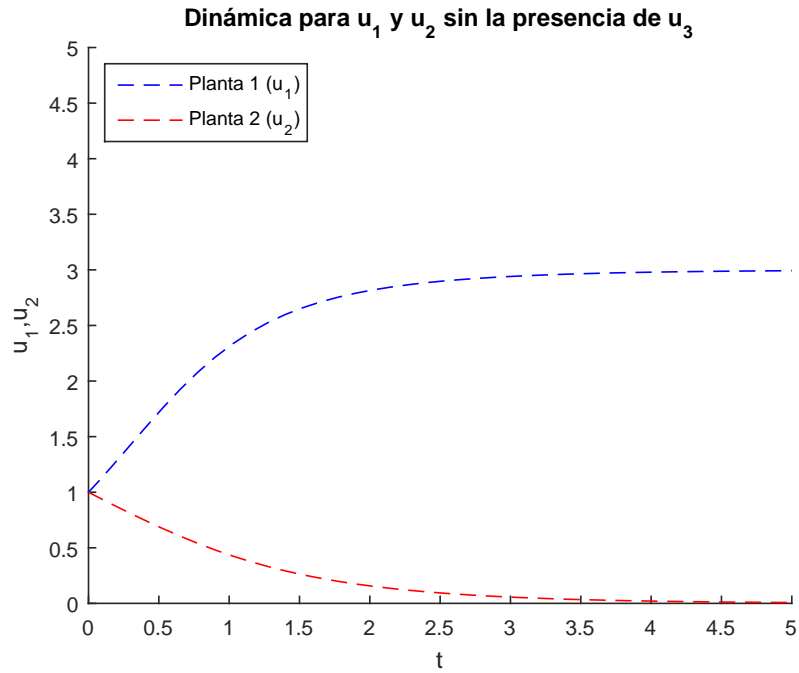


Figura 4.13: Soluciones de los sistemas (4.2) y (4.1) para parámetros  $\beta_0 = 2/3$ ,  $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$ ,  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1/2$ ,  $\alpha_1 = 3$ ,  $\alpha_2 = 1$ ,  $\alpha_3 = 1$  (región  $A_1$ ), y datos iniciales  $(1, 1)$  y  $(1, 1, 1)$  respectivamente. Se observa que la presencia de  $u_3$  hace que  $u_2$  sobreviva.

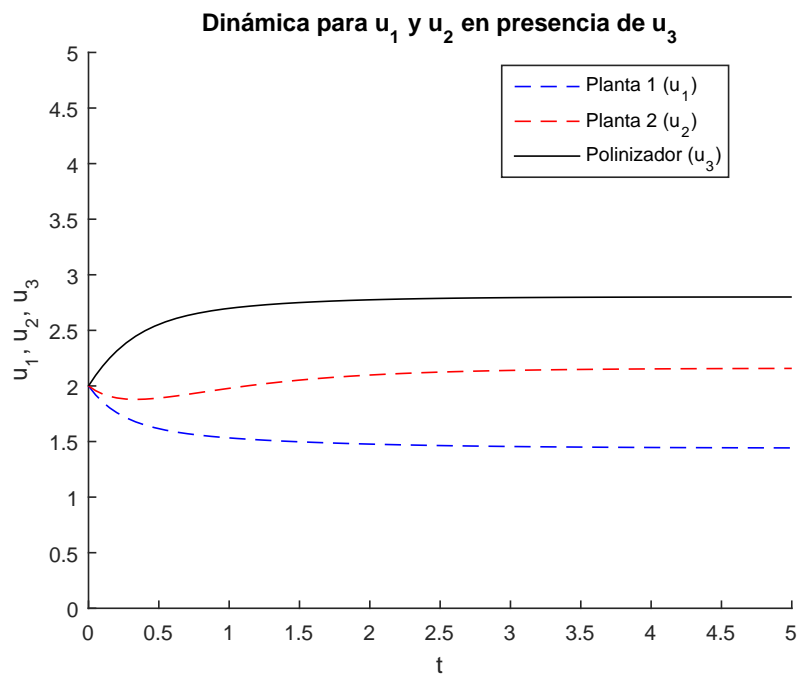
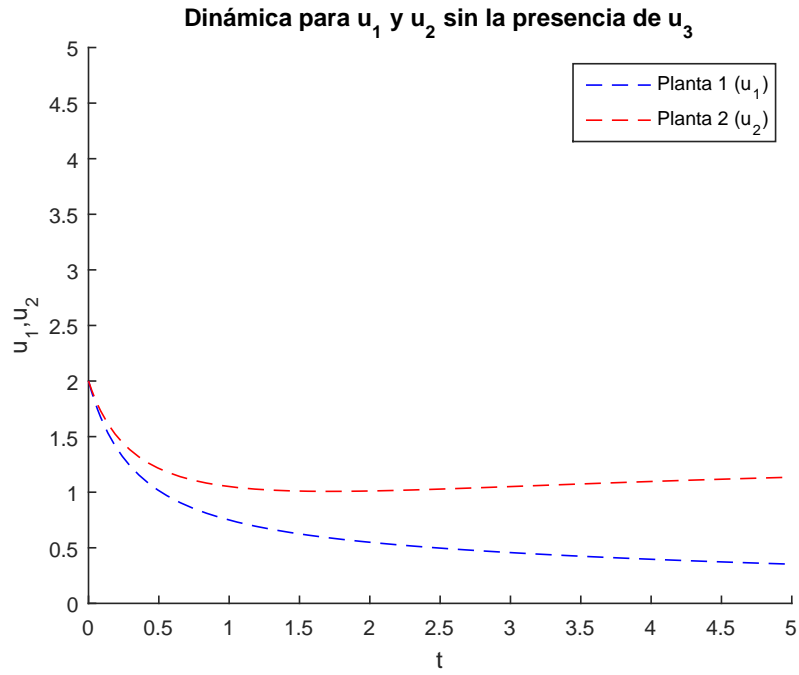


Figura 4.14: Soluciones de los sistemas (4.2) y (4.1) para parámetros  $\beta_0 = 2/3$ ,  $\beta = \beta_0/(1+\gamma_1) = 4/9$ ,  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1/2$ ,  $\alpha_1 = 1$ ,  $\alpha_2 = 7/5$ ,  $\alpha_3 = 1$  (región  $B$ ), y datos iniciales  $(2, 2)$  y  $(2, 2, 2)$  respectivamente. Se observa que las especies  $u_1$  y  $u_2$  coexisten y se mantienen. Cuando se incluye a  $u_3$ , las especies crecen.

### 4.6.2. Caso $\alpha_3 < 0$ . Fenómenos 1 y 2

En [7, 20], puede verse que los enlaces de cooperación en una red reducen la competencia. En concreto, cuando dos especies tienen un enlace cooperativo común con otra especie, su tasa de competencia se ve reducida. Esto hace que su biodiversidad aumente a pesar de volverse las especies más vulnerables. Esto da lugar al llamado Fenómeno 2, es decir, un aumento de la biodiversidad a pesar de que esta dinámica lleve a las especies a la extinción debido a la vulnerabilidad que obtienen. Veamos este hecho para nuestro modelo (4.1). En concreto, veremos cómo el sistema no puede incrementar su biodiversidad si la componente  $u_3 \rightarrow 0$ . Que  $u_3$  tienda a cero hace que desaparezcan los enlaces cooperativos entre  $u_1$  y  $u_2$  con  $u_3$ . En concreto, probaremos que la dinámica del sistema (4.1) se aproxima a la dinámica del sistema (4.2) cuando la especie  $u_3$  tiende a cero. Con esto veremos como al desaparecer los enlaces cooperativos entre las especies  $u_1, u_2$  con  $u_3$ , aparecerá competencia y una de las especies se extinguirá.

**Lema 4.6.1.** *En las condiciones del sistema (4.1), supongamos que  $u_3 \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ . Entonces*

1. *Si  $\alpha_1, \alpha_2 < 0$ , entonces  $E_0$  es globalmente estable.*
2. *Si  $\alpha_1 > 0$  y  $\alpha_2 < \beta\alpha_1$ , entonces  $E_{100}$  es globalmente estable.*
3. *Si  $\alpha_2 > 0$  y  $\alpha_1 < \beta\alpha_2$ , entonces  $E_{010}$  es globalmente estable.*
4. *Si  $\alpha_1 > \beta\alpha_2$  y  $\alpha_2 > \beta\alpha_1$ , entonces  $E_{110}$  es globalmente estable.*

**Demostración:** Si  $u_3 \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ , entonces dado un  $\varepsilon > 0$ , existe un  $t_0$  tal que para todo  $t \geq t_0$

$$u_3 \leq \varepsilon.$$

Si nos fijamos en nuestro sistema 3-dimensional

$$\begin{cases} u'_1 = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 u_3) \\ u'_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 u_3) \\ u'_3 = u_3(\alpha_3 - u_3 + \gamma_2 u_1 + \gamma_2 u_2). \end{cases}$$

$u_1$  y  $u_2$  verificarán que

$$\begin{aligned} u'_1 &\leq u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 \varepsilon), \\ u'_2 &\geq u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1). \end{aligned}$$



Luego el par  $(\underline{u}, \underline{v}) = (u_1, 0)$ ,  $(\bar{u}, \bar{v}) = (M, u_2)$ , con  $M > 0$  lo suficientemente grande, es un par de sub-super soluciones del sistema

$$\begin{cases} u'_1 = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 \varepsilon) \\ u'_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1). \end{cases}$$

En efecto, se tiene que

$$\underline{u}' \leq \underline{u}(\alpha_1 - \underline{u} - \beta \bar{v} + \gamma_1 \varepsilon).$$

Por otro lado, como  $\underline{v} = 0$ , se tiene

$$\underline{v}' \leq \underline{v}(\alpha_2 - \underline{v} - \beta \bar{u}).$$

Para el caso de las super soluciones, tenemos

$$\bar{v}' \geq \bar{v}(\alpha_2 - \bar{v} - \beta \underline{u}).$$

Por último,  $M$  deberá verificar que

$$0 \geq \alpha_1 - M - \beta \underline{v} + \gamma_1 \varepsilon.$$

Luego si cogemos  $M$  lo suficientemente grande tal que verifique lo anterior, se tiene que

$$\bar{u}' \geq \bar{u}(\alpha_1 - \bar{u} - \beta \underline{v} + \gamma_1 \varepsilon).$$

Denotamos por  $(U_{\lambda, \mu}, V_{\lambda, \mu})$  la solución del sistema

$$\begin{cases} U' = U(\lambda - U - \beta V) \\ V' = V(\mu - V - \beta U). \end{cases}$$

Usando entonces el Teorema 3.2.1 de existencia de sub-super soluciones, se tiene que

$$u_1 \leq U_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2}, \quad V_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2} \leq u_2,$$

para  $t$  grande.

Por otro lado se tiene que

$$u'_1 \geq u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2), \quad u'_2 \leq u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1 + \gamma_1 \varepsilon).$$

Luego el par  $(\underline{u}, \underline{v}) = (u_1, 0)$ ,  $(\bar{u}, \bar{v}) = (M, u_2)$  es efectivamente un par de sub-super soluciones del sistema

$$\begin{cases} u'_1 = u_1(\alpha_1 - u_1 - \beta u_2 + \gamma_1 \varepsilon) \\ u'_2 = u_2(\alpha_2 - u_2 - \beta u_1). \end{cases}$$

Esto hace que finalmente se tenga que

$$U_{\alpha_1, \alpha_2 + \gamma_1 \varepsilon} \leq u_1 \leq U_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2}, \quad V_{\alpha_1 + \gamma_1 \varepsilon, \alpha_2} \leq u_2 \leq V_{\alpha_1, \alpha_2 + \gamma_1 \varepsilon}.$$

Tenemos ahora un sistema en el que se puede aplicar el Teorema 4.1.1. Esto último termina la prueba.  $\square$

Viendo una simulación, nos damos cuenta que para  $\alpha_3 < 0$  el Fenómeno 1 se cumple. En efecto, tenemos lo siguiente.

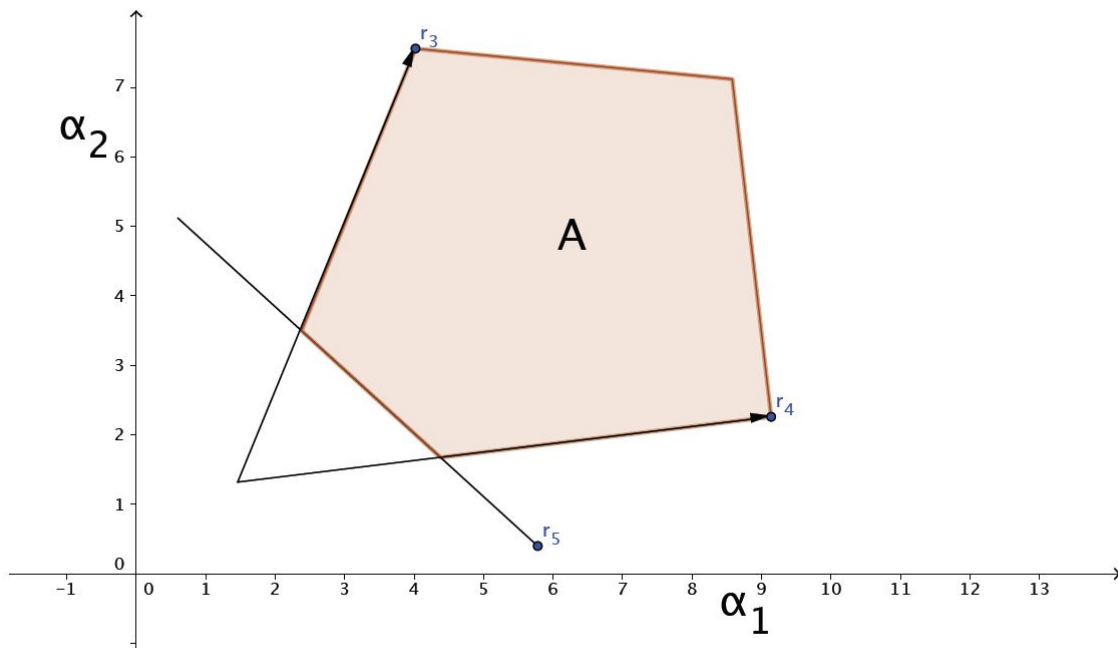


Figura 4.15: Región  $A$  donde existe el equilibrio  $E_{111}$  para  $\alpha_3 < 0$ .

La Figura 4.15 representa la región donde el punto de equilibrio  $E_{111}$  existe. El hecho de que exista ya implica que sea globalmente estable y el resto de equilibrios sean inestables. En esta región por tanto, las tres especies van a coexistir. Veamos cómo se verifica el Fenómeno 1.

### 4.6.3. Caso $\alpha_3 < 0$ . Fenómeno 1

Escogemos los parámetros  $\gamma_1, \gamma_2, \beta, \beta_0$  verificando la condición (4.9), y sea  $\alpha_3 < 0$ . Podemos ver en la siguiente simulación como se divide la región dada en la figura 4.15 en subregiones donde podemos estudiar el Fenómeno 1.

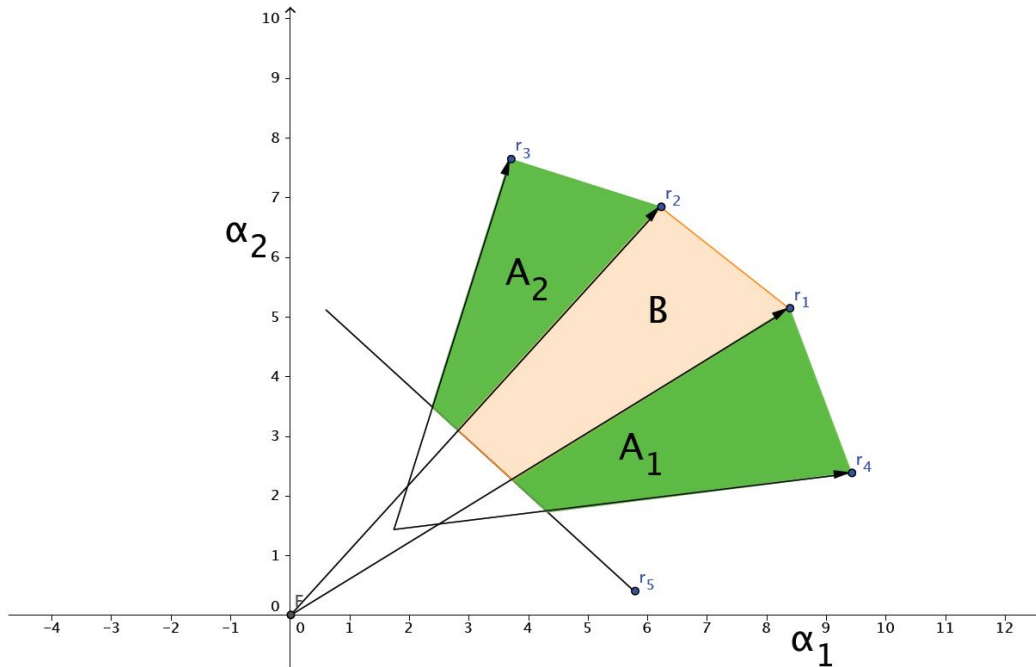


Figura 4.16: Regiones del plano  $(\alpha_1, \alpha_2)$  dadas por las rectas  $r_1, r_2, r_3, r_4$  y  $r_5$ .

Se observa de nuevo por tanto la siguiente casuística acerca de la dinámica de (4.2) y (4.1):

1. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_1$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{10}$  (una especie se extingue), y las soluciones de (4.1) convergen a  $E_{111}$  (las especies permanecen).
2. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{01}$  (una especie se extingue), y las de (4.1) convergen a  $E_{111}$  (ambas especies permanecen).
3. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in B$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{11}$  (las especies permanecen sin la presencia de  $u_3$ ) y las de (4.1) lo hacen a  $E_{111}$  (con la presencia de  $u_3$  las especies siguen permaneciendo).

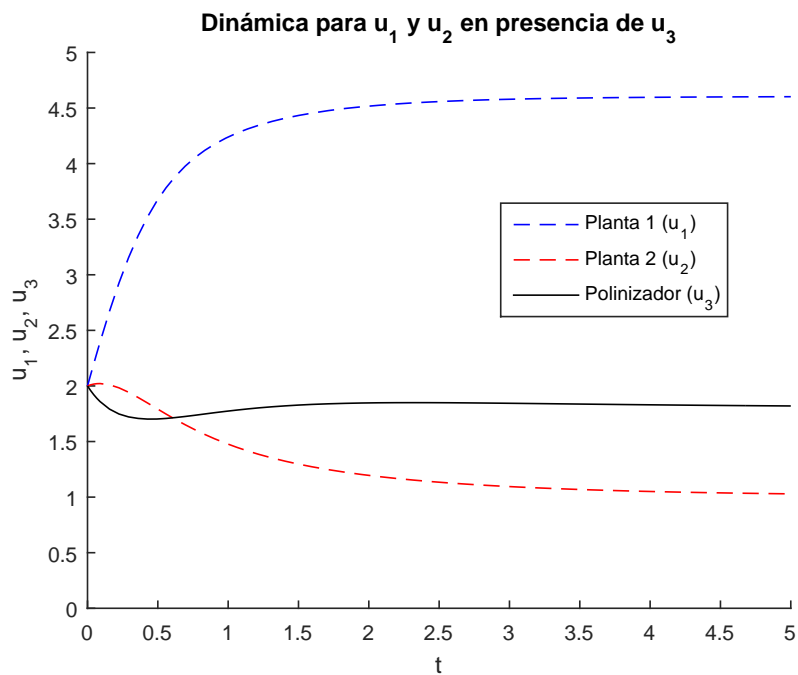
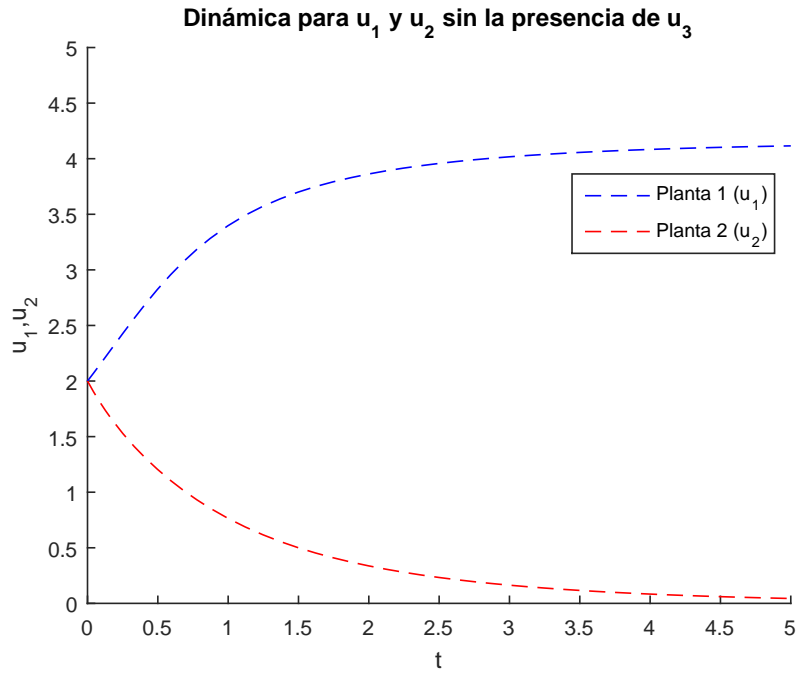


Figura 4.17: Soluciones de los sistemas (4.2) y (4.1) para parámetros  $\beta_0 = 2/3$ ,  $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$ ,  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1/2$ ,  $\alpha_1 = 4.15$ ,  $\alpha_2 = 2.15$ ,  $\alpha_3 = -1$  (región  $A_1$ ), y datos iniciales  $(2, 2)$  y  $(2, 2, 2)$  respectivamente. Se observa que la presencia de  $u_3$  hace que  $u_2$  sobreviva.

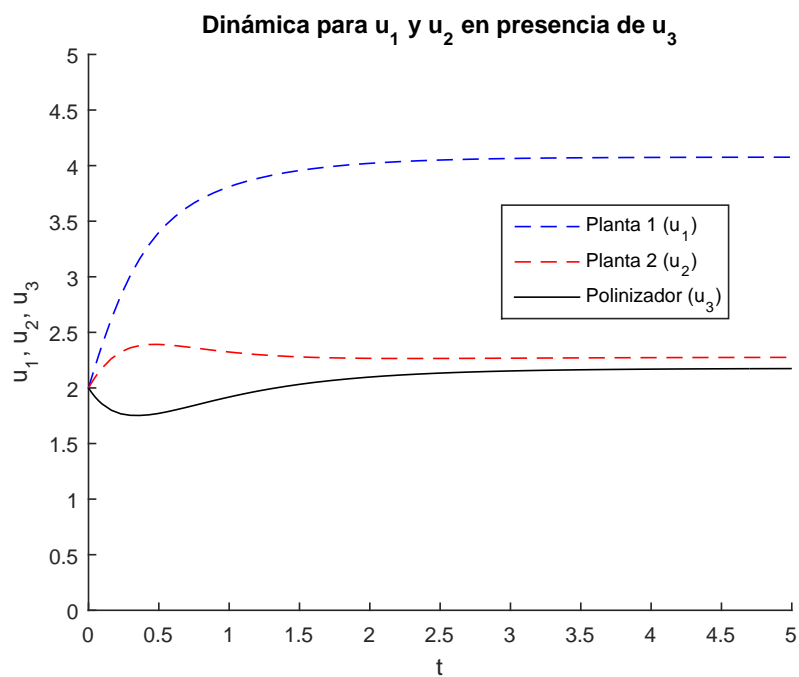
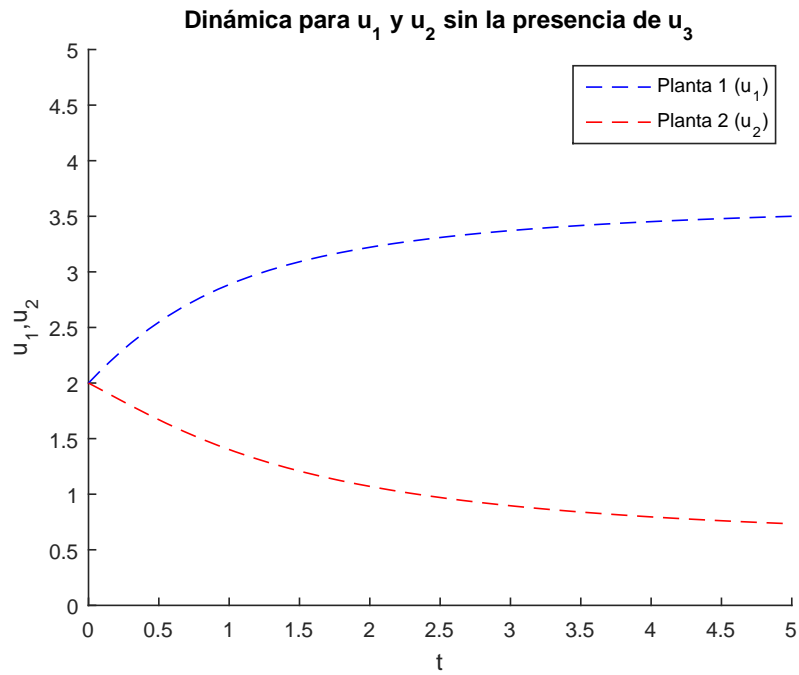


Figura 4.18: Soluciones de los sistemas (4.2) y (4.1) para parámetros  $\beta_0 = 2/3$ ,  $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$ ,  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1/2$ ,  $\alpha_1 = 4$ ,  $\alpha_2 = 3$ ,  $\alpha_3 = -1$  (región  $B$ ), y datos iniciales  $(2, 2)$  y  $(2, 2, 2)$  respectivamente. Se observa que las especies  $u_1$  y  $u_2$  coexisten y se mantienen. Cuando se incluye a  $u_3$ , las especies crecen.

#### 4.6.4. Caso $\alpha_3 < 0$ . Fenómeno 2

En las siguientes simulaciones se observa que para  $\alpha_3 < 0$  el Fenómeno 2 también se cumple. En efecto tenemos lo siguiente.

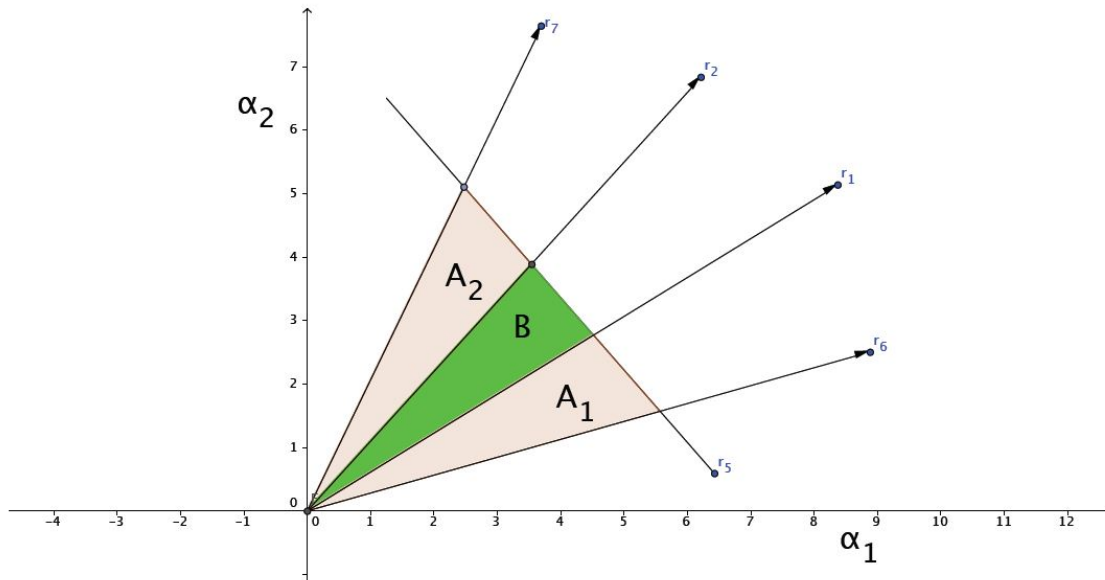


Figura 4.19: Región generada por las rectas  $r_1, r_2, r_3, r_4$  y  $r_5$  para  $\alpha_3 < 0$ .

Nuevamente se desglosan los siguientes casos:

1. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_1$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{10}$  y las soluciones de (4.1) convergen a  $E_{110}$ .
2. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in A_2$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{01}$  y las de (4.1) convergen a  $E_{110}$ .
3. Si  $(\alpha_1, \alpha_2) \in B$ , las soluciones de (4.2) convergen a  $E_{11}$  y las de (4.1) lo hacen a  $E_{110}$ .

Es decir, algunas especies en (4.2) se extinguen, mientras que en presencia de  $u_3$  las especies permanecen. Incluso cuando  $u_3$  es forzado a extinguirse, las especies siguen coexistiendo.

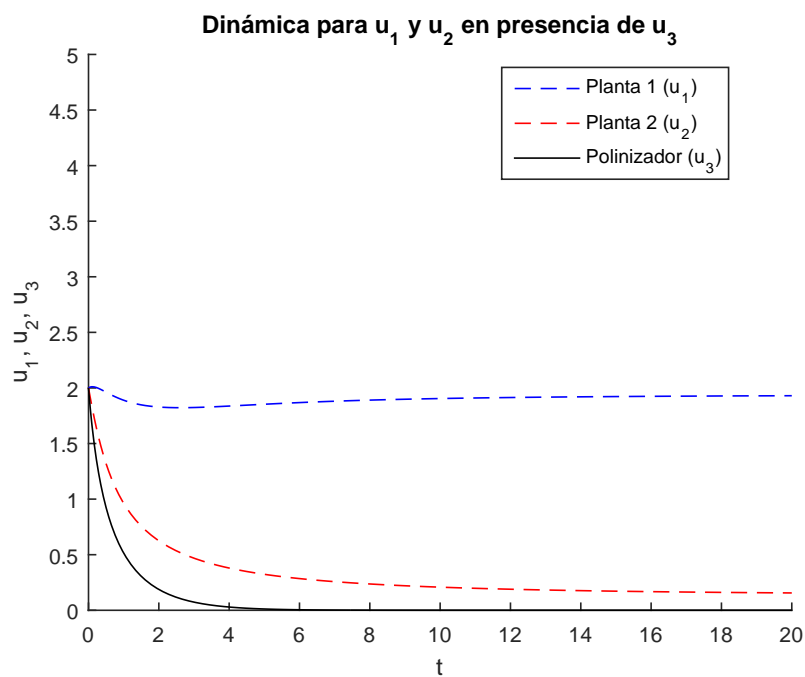
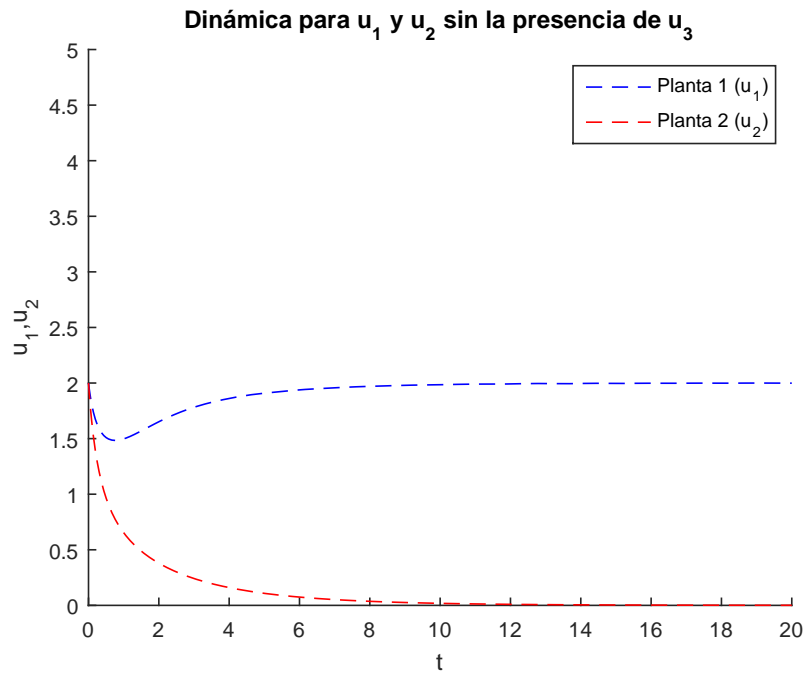


Figura 4.20: Soluciones de los sistemas (4.2) y (4.1) para parámetros  $\beta_0 = 2/3$ ,  $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$ ,  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1/2$ ,  $\alpha_1 = 2$ ,  $\alpha_2 = 1$ ,  $\alpha_3 = -2$  (región  $A_1$ ), y datos iniciales  $(2, 2)$  y  $(2, 2, 2)$  respectivamente. Se observa que la presencia de  $u_3$  hace que  $u_2$  sobreviva, aunque  $u_3$  sea llevado a la extinción.

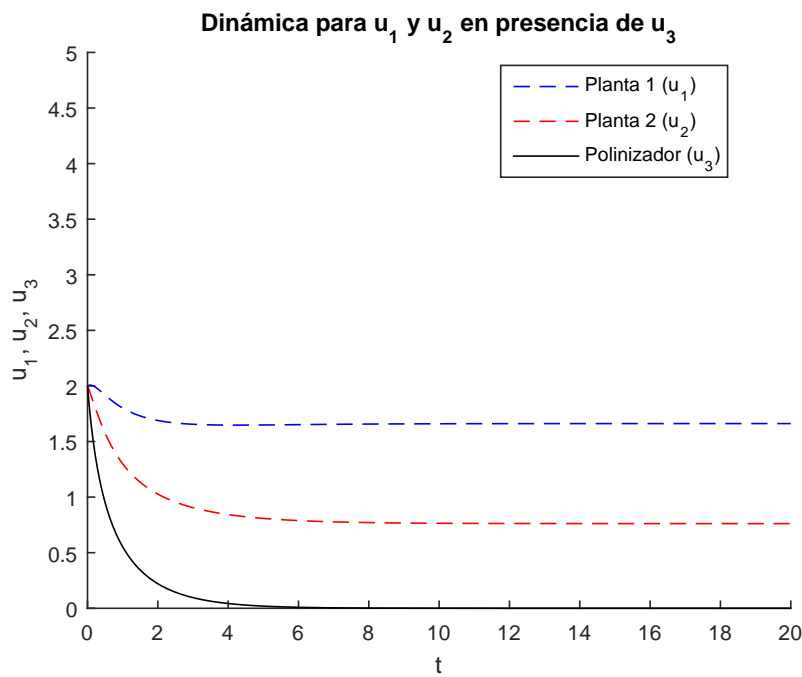
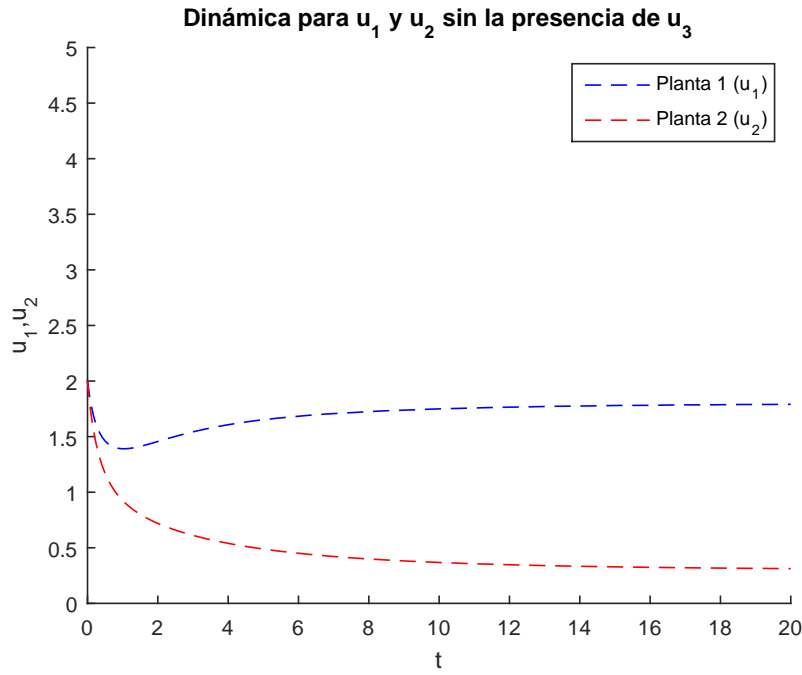


Figura 4.21: Soluciones de los sistemas (4.2) y (4.1) para parámetros  $\beta_0 = 2/3$ ,  $\beta = \beta_0/(1 + \gamma_1) = 4/9$ ,  $\gamma_1 = \gamma_2 = 1/2$ ,  $\alpha_1 = 2$ ,  $\alpha_2 = 3/2$ ,  $\alpha_3 = -2$  (región  $B$ ), y datos iniciales  $(2, 2)$  y  $(2, 2, 2)$  respectivamente. Se observa que las especies  $u_1$  y  $u_2$  coexisten y se mantienen. Cuando se incluye a  $u_3$ , las especies crecen aunque  $u_3$  sea llevado a la extinción.



# Capítulo 5

---

## El Sistema de Lotka-Volterra generalizado. El Problema de Complementariedad no Lineal

---

### 5.1. Introducción

En este capítulo vamos a dar una generalización a los modelos de *Lotka-Volterra* estudiados de los capítulos anteriores. En dicho capítulo estudiábamos un sistema de *Lotka-Volterra* (1.3) de la forma

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left( b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, \dots, n.$$

Este sistema posee una matriz de comunidad  $A$  que representaba las interacciones entre las especies que el modelo analizaba. En este capítulo vamos a suponer entonces que tenemos términos generales de crecimiento.

El sistema generalizado de *Lotka-Volterra* tendrá la siguiente forma

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i [q_i - f_i(x_1, \dots, x_n)], \quad i = 1, \dots, n \quad (5.1)$$

donde  $x = (x_1, \dots, x_n)'$ ,  $q = (q_1, \dots, q_n)'$  y  $f(x) = (f_1, \dots, f_n)'$  es una función de  $\mathbb{R}^n$  a  $\mathbb{R}^n$ . Veremos a lo largo del capítulo que podemos extraer de este sistema generalizado. A lo largo del capítulo vamos a emplear las siguientes notaciones, empleadas en [22].

1. Dado  $q \in \mathbb{R}^n$ , denotamos

$$Q^+ = \{q : q > 0\}, \quad Q^{-0} = \{q : q \leq 0\}, \quad \bar{Q} = \mathbb{R}^n \setminus (Q^+ \cup Q^{-0}).$$

2. Dado  $q \in \mathbb{R}^n$  y  $f(x)$  función de  $\mathbb{R}^n$ , denotamos

$$X_{qI}^+ = \{x \in \mathbb{R}_+^n : f(x) - q \geq 0\}, \quad X_{qI}^- = \{x \in \mathbb{R}_+^n : f(x) - q \leq 0\},$$

donde recordemos que

$$\mathbb{R}_+^n = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_i \geq 0 \forall i \in I, x_j > 0 \forall j \in J = \{1, \dots, n\} \setminus I\}.$$

3. Dado  $x^*$  equilibrio no negativo, denotamos

$$X_I^+ = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x \geq x^*\}, \quad X_I^- = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x \leq x^*\}.$$

Con las notaciones anteriores vamos a definir algunos conceptos que nos servirán a lo largo del capítulo.

**Definición 5.1.1.** Sea  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  una función.

1. Diremos que  $f$  es una *Z-función* si y sólo si para todo  $x \in \mathbb{R}_+^n$  se verifica que la función escalar  $F_{ij} : \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$  dada por

$$F_{ij}(t) = f_i(x + te^j)$$

es no decreciente, donde  $e^j$  es el  $j$ -ésimo vector unidad en  $\mathbb{R}^n$  y  $i \neq j$ ,  $i, j = 1, \dots, n$ . Esto es equivalente a que cada componente  $f_i$  es no decreciente en la variable  $x_j$  para  $i \neq j$ .

2. Diremos que  $f$  es una *M-función* si y sólo si es una *Z-función* y monótona inversa, es decir, para  $x, y \in \mathbb{R}_+^n$  dados tales que  $f(x) \leq f(y)$  se tiene que  $x \leq y$ .

3. Diremos que  $f$  es fuertemente monótona en  $\mathbb{R}_+^n$  si y sólo si existe un escalar  $K > 0$  tal que

$$(x - y)'[f(x) - f(y)] \geq K \|x - y\|^2.$$

Por ejemplo, cualquier función cuyas componentes son estrictamente crecientes en todas sus variables es monótona inversa, mientras que cualquier función donde las componentes presentan un comportamiento exponencial son fuertemente monótonas.

No es muy difícil comprobar que para valores iniciales positivos, el sistema (5.1) tiene solución positiva, y si  $x_i(0) = 0$  entonces  $x_i(t) = 0$  para todo tiempo positivo. La prueba es análoga al Lema 1.2.1. Esto, al igual que con el sistema de *Lotka-Volterra* del Capítulo 1, permite definir problemas reducidos de nuestro sistema (5.1).

## 5.2. El Problema de Complementariedad no Lineal

En el Capítulo 2 vimos cómo el Problema de Complementariedad Lineal (*PCL*) era crucial en el desarrollo del análisis de la estabilidad global de los equilibrios de (1.3). En este capítulo veremos cómo el sistema (5.1) tiene su análogo al (*PCL*). Dicho análogo es el denominado Problema de Complementariedad no Lineal, que lo denotaremos (*PCN*). Dicho problema es el siguiente:

$$\begin{cases} \text{Hallar } x \in \mathbb{R}^n \text{ tales que} \\ f(x) + c \geq 0 \\ \text{Sujeto a } x \geq 0, \quad x'[f(x) + c] = 0 \end{cases} \quad (5.2)$$

con  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  y  $c \in \mathbb{R}^n$ . Denotaremos a este problema como  $PCN(f, c)$ .

Es claro entonces que si  $x^*$  es un equilibrio de (5.1), entonces el problema de encontrar  $x^*$  tal que

$$q_i - f_i(x^*) \leq 0, \quad i = 1, \dots, n$$

es equivalente a resolver el problema  $PCN(f, -q)$ . Puede verse en [24] que la condición

$$q_i - f_i(x^*) \leq 0, \quad i = 1, \dots, n$$

es condición necesaria para que el punto  $x^*$  sea estable. La idea de la prueba es suponer por reducción al absurdo que existe un  $i$  tal que  $q_i - f_i(x^*) > 0$ . Entonces se construye la función  $V(x) = x_i$  y se comprueba que  $V$  es una función de *Tchetaev*. En efecto, se tiene que la derivada de  $V(x)$  es

$$\dot{V}(x) = x'_i = x_i[q_i - f_i(x)] > 0$$

Esto hace que  $V$  es función de *Tchetaev*, luego el equilibrio  $x^*$  sería inestable por el *Teorema de Tchetaev* (Ver Anexo), lo cual es una contradicción. Visto la definición del (*PCN*) nos preguntamos cuándo puede tener el problema (5.2) solución. Veamos algunos resultados.

**Lema 5.2.1.** 1. Sea  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  una *Z-función continua* y sea  $c \in \mathbb{R}^n$ . Sea  $X_c^+ = \{x \in \mathbb{R}_+^n : f(x) + c \geq 0\}$  el conjunto factible de  $PCN(f, c)$ . Si  $X_c^+$  es distinto de vacío, entonces para todo  $y \in X_c^+$  se tiene que  $x \leq y$ , con  $x$  solución de  $PCN(f, c)$ .

2. Sea  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  una Z-función continua y  $c \in \mathbb{R}^n$ . Entonces  $PCN(f, c)$  tiene una solución para cada  $c$  si y sólo si

$$\{x : x \geq f(0)\} \subseteq f(\mathbb{R}_+^n).$$

3. Sea  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  una M-función continua. Entonces  $PCN(f, c)$  tiene al menos una solución para cada  $c \in \mathbb{R}^n$ .

El lema anterior puede encontrarse en [25]. El siguiente lema puede encontrarse en [14].

**Lema 5.2.2.** Sea  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  una función continua y fuertemente monótona en  $\mathbb{R}_+^n$ . Entonces existe una única solución  $\bar{x}$  de  $PCN(f, 0)$ .

### 5.3. Sistemas de Lotka-Volterra con M-funciones

Dado el sistema (5.1), podemos suponer sin perder generalidad que  $f(0) = 0$ . A lo largo de la sección vamos a considerar el sistema (5.1) tal que

(H-1)  $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  es una M-función continua y diferenciable.

(H-2)  $\mathbb{R}_+^n \subseteq f(\mathbb{R}_+^n)$  (Propiedad de sobreyectividad).

Observemos que la propiedad de sobreyectividad es equivalente a imponer coercividad, es decir, para cada sucesión creciente no acotada  $(x^k)$  en  $\mathbb{R}_+^n$ , se tiene que  $\lim_{k \rightarrow +\infty} f_i(x^k) = +\infty$  para algún  $i$ .

Veamos qué consecuencias tiene suponer estas dos hipótesis en el Problema de Complementariedad no Lineal.

**Teorema 5.3.1.** Supongamos que se verifican las hipótesis (H-1) y (H-2). Entonces el sistema (5.1) tiene un único equilibrio no negativo  $x^*$  verificando

$$q_i - f_i(x^*) \leq 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

**Demostración:** Al tener que  $f$  es una Z-función continua, se tiene que la hipótesis (H-2) es equivalente a que  $PCN(f, -q)$  tenga solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ . Esto es debido al Lema 5.2.1 2., pues estamos suponiendo que  $f(0) = 0$ . Además, como  $f$  es M-función, el problema  $PCN(f, -q)$  tiene al menos una solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ , por el Lema 5.2.1 3. Por tanto,  $PCN(f, -q)$  tiene una única solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ . Pero esto es equivalente a encontrar un único punto crítico de (5.1).  $\square$

**Lema 5.3.1.** *Consideramos el sistema (5.1). Entonces se verifica que  $X_{qI}^+ \neq \emptyset$  es positivamente invariante, con*

$$X_{qI}^+ \subseteq X_I^+$$

para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ , y cada solución del sistema (5.1) empezando en  $X_{qI}^+$  converge a  $x^*$  equilibrio cuando  $t \rightarrow +\infty$ .

**Demostración:** Por el Teorema 5.3.1 se tiene que  $X_{qI}^+$  es no vacío para cualquier  $q \in \mathbb{R}^n$ . Por otro lado, si  $x^*$  es una solución de  $PCN(f, -q)$ , entonces tenemos que por el Lema 5.2.1 1., para todo  $x \in X_{qI}^+$ ,  $x^* \leq x$ . Luego  $x \in X_I^+$ . Por tanto

$$X_{qI}^+ \subseteq X_I^+.$$

Veamos ahora que  $X_{qI}^+$  es positivamente invariante. En primer lugar, es claro que  $\mathbb{R}_I^n$  es positivamente invariante. Luego veamos que  $\mathbb{R}_I^n \cap X_q^+$  lo es también. Esto hará que  $X_{qI}^+$  lo sea. Tenemos que

$$\mathbb{R}_I^+ \cap X_q^+ = \{x : f(x) - q \geq 0\}.$$

Consideramos la transformación  $y = f(x) - q$ . Esto hace que  $X_q^+$  se transforme en  $Y_q^+ = \{y : y \geq 0\}$ . Más aún, se tiene que nuestro sistema (5.1) es equivalente a

$$\frac{dy}{dt} = - \sum_{j=1}^n \frac{\partial f_i}{\partial x_j} x_j y_j, \quad i = 1, \dots, n.$$

Ahora bien,  $x \in \mathbb{R}_I^n$  y  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \leq 0$  para  $i \neq j$  por (H-1), ya que  $f$  es Z-función. Por lo

tanto dado  $i$ , se tiene que  $\frac{dy_i}{dt} \geq 0$  si  $y_i = 0$  e  $y_j \geq 0$  para  $j \neq i$ . Luego  $\mathbb{R}_I^+ \cap Y_I^+$  es positivamente invariante. Luego  $X_{qI}^+$  también lo es.

Por último, sea  $V$  una función continuamente diferenciable definida como

$$V(x) = \sum_{i=1}^n (x_i - x_i^*).$$

Se tendrá entonces que  $V(x) \geq 0$  para  $x \in X_{qI}^+$  y  $V(x) = 0$  cuando  $x = x^* \in X_{qI}^+$ , pues  $X_{qI}^+ \subseteq X_I^+$ . Estudiando la derivada tenemos que

$$\dot{V}(x(t)) = \sum_{i=1}^n x_i [q_i - f_i(x)] \leq 0$$

en  $X_{qI}^+$ .

Como  $PCN(f, -q)$  tiene una única solución, entonces  $\dot{V}(x(t)) = 0$  cuando  $x = x^*$ . Luego se tiene finalmente que  $V$  es función de *Lyapunov*, haciendo así que  $x^*$  sea estable con respecto a  $X_{qI}^+$ , y toda solución en  $X_{qI}^+$  converja a  $x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ .  $\square$

El siguiente Lema puede encontrarse en [15].

**Lema 5.3.2.** *Consideremos el sistema (5.1). Denotamos por  $x^\alpha(t)$  a la solución de (5.1) con valor inicial  $\alpha \in \mathbb{R}_+^n$ . Si  $f$  es una  $Z$ -función y  $\alpha > \beta$ , entonces  $x^\alpha(t) \geq x^\beta(t)$  para todo  $t \geq 0$ .*

**Lema 5.3.3.** *Considerando el sistema (5.1), si (H-1) y (H-2) se cumplen, entonces para todo  $x \in \mathbb{R}_I^+$  existe un  $\eta$  tal que*

$$\eta > x, \quad \eta \in X_{qI}^+.$$

**Demostración:** Para cualquier  $x \in \mathbb{R}_I^+$  y  $q \in \mathbb{R}^n$  existe un  $y$  tal que

$$y > f(x) - q, \quad y + q > 0, \quad y > 0.$$

Por (H-2) tenemos también que existe un  $\eta$  tal que

$$f(\eta) = y + q > f(x).$$

Pero  $f$  es estrictamente monótona inversa al ser continua y monótona inversa, luego esto hace que  $\eta > x$ .  $\square$

**Teorema 5.3.2.** *Consideramos el sistema (5.1). Si se verifican las hipótesis (H-1) y (H-2), entonces toda solución  $x(t)$  que empieza en  $\mathbb{R}_I^+$  está acotada y satisface*

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

**Demostración:** Tenemos que para cualquier  $x \in \mathbb{R}_I^+$  existe un  $\eta$  tal que

$$\eta > x \geq 0, \quad \eta \in X_{qI}^+.$$

Por el Lema 5.3.2, se tendrá que

$$x^\eta \geq x(t) \geq 0$$

para todo  $t \geq 0$ . Como  $x^\eta(t)$  es estable con respecto a  $X_{qI}^+$ , y se verifica que  $x^\eta \rightarrow x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ , esto implica que  $x(t)$  esté acotado y verifique que

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

$\square$

**Teorema 5.3.3.** *Sea el sistema (5.1). Supongamos (H-1) y (H-2). Entonces para cualquier  $q \in \mathbb{R}^n$ , el equilibrio  $x^*$  es estable con respecto de  $X_I^+$  y toda solución de (5.1) que empiece en  $X_I^+$  converge a  $x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ .*

**Demostración:** Tenemos que para cualquier  $x \in X_I^n$  existe un  $\eta$  tal que

$$\eta > x \geq x^*, \quad \eta \in X_{qI}^+.$$

por definición de  $X_I^+$  y por el Lema 5.3.3. Usando un razonamiento análogo al Teorema anterior tenemos que

$$x(t) \longrightarrow x^*, \quad t \rightarrow +\infty.$$

La estabilidad de  $x^*$  con respecto de  $X_I^+$  es ahora obvia.  $\square$

Veamos ahora qué pasa con la estabilidad de un punto de equilibrio  $x^*$  del sistema (5.1) cuando  $f$  es una M-función.

### 5.3.1. Caso $q \in Q^+$

Supongamos que  $q \in Q^+$ . La hipótesis (H-2) hace que la única solución de  $PCN(f, -q)$  cumpla que

$$f(x^*) - q = 0$$

con  $x^*$  equilibrio de (5.1). Dicho de otra forma,  $x^* \in X_{qI}^+ \cup X_{qI}^-$ . Además se tiene trivialmente que

$$f(x^*) = q > 0 = f(0).$$

Luego como  $f$  es estrictamente monótona inversa, se tiene que  $x^* > 0$ . Podemos establecer el siguiente resultado.

**Lema 5.3.4.** *Si las hipótesis (H-1) y (H-2) se cumplen, entonces existe un conjunto positivamente invariante  $X_{qI}^- \neq \emptyset$  cumpliendo que  $X_{qI}^- \subseteq X_I^-$  para cualquier  $q \in Q^+$ . Además, toda solución del sistema (5.1) empezando en  $X_{qI}^-$  converge a  $x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ .*

**Demostración:** Como  $f$  es continua y  $f(0) - q = -q < 0$ , existe un conjunto  $X_{qI}^-$  para cualquier  $q \in Q^+$ . Por otro lado, dado  $x \in X_{qI}^-$  se tiene que

$$f(x) - q \leq 0 = f(x^*) - q.$$

Esto hace que  $f(x) \leq f(x^*)$ . Pero como  $f$  es monótona inversa,  $x \leq x^*$ , es decir,  $x \in X_I^-$ , luego

$$X_{qI}^- \subseteq X_I^-.$$

Aplicando el mismo razonamiento que en el Lema 5.3.1 se obtiene el resto de éste.  $\square$

Veamos el resultado principal para el caso  $q \in Q^+$ .

**Teorema 5.3.4.** *Supongamos que (H-1) y (H-2) se cumplen para el sistema (5.1), y  $q \in Q^+$ . Entonces tanto (5.1) como sus sistemas reducidos tienen un equilibrio positivo y globalmente estable.*

**Demostración:** Para cada  $x \in \mathbb{R}_I^n$  existe un  $\eta, \sigma$  tal que

$$\eta > x > \sigma, \quad \eta \in X_{qI}^+, \quad \sigma \in X_{qI}^-$$

por Lema 5.3.3 y por  $f(0) - q < 0$ . Por el Lema 5.3.2 se tiene que

$$x^\eta(t) \geq x(t) \geq x^\sigma(t)$$

para todo  $t \geq 0$ . Pero se va a tener también por los Lemas 5.3.1 y 5.3.4 que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x^\eta(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} x^\sigma(t) = x^*.$$

Por lo tanto

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*.$$

Los Lemas 5.3.1 y 5.3.4 nos dicen también que el punto  $x^*$  es estable respecto de  $X_{qI}^+$  y  $X_{qI}^-$ . Por tanto,  $x^*$  es estable respecto de  $\mathbb{R}_I^n$ . Esto hace que  $x^*$  sea estable.

Para el caso de los sistemas reducidos es trivial, pues si  $f$  verifica (H-1) y (H-2), entonces si  $\tilde{f}$  es la función asociada a un sistema reducido de (5.1) entonces  $\tilde{f}$  también verificará (H-1) y (H-2).  $\square$

### 5.3.2. Caso $q \in Q^{-0}$

Dado  $q \in Q^{-0}$ , la única solución de  $PCN(f, -q)$  es  $x^* = 0 \in X_{qI}^+$ .

**Teorema 5.3.5.** *Supongamos que el sistema (5.1) cumple las hipótesis (H-1) y (H-2). Sea  $q \in Q^{-0}$ . Entonces  $x^* = 0$  es un equilibrio globalmente estable tanto para el sistema (5.1) como para sus sistemas reducidos.*



**Demostración:** Por el Teorema 5.3.3,  $x^*$  es estable respecto de  $X_I^+$ , y toda solución empezando en  $X_I^+$  converge a  $x^*$ . Además, como  $x^* = 0$  es la única solución de  $PCN(f, -q)$ , se tiene que  $X_I^+ = \mathbb{R}_I^n = \mathbb{R}_+^n$ . Por lo tanto,  $x^* = 0$  es estable. De la misma forma, todos los sistemas reducidos de (5.1) tienen el  $x^* = 0$  como equilibrio globalmente estable.  $\square$

### 5.3.3. Caso $q \in \overline{Q}$

Realizando las permutaciones convenientes en los índices, podemos suponer sin pérdida de generalidad que  $q \in \overline{Q}$  es de la forma  $q = (q_I, q_J)'$ , donde  $q_I = (q_1, \dots, q_p)'$   $\in Q^{-0}$ , con  $p \neq 0$ , y  $q_J = (q_{p+1}, \dots, q_n) \in Q^+$ . Se desprenden así dos sistemas reducidos

$$\begin{aligned}\frac{dx_I}{dt} &= X_I[q_I - f_I(x_I, x_J)], \\ \frac{dx_J}{dt} &= X_J[q_J - f_J(x_I, x_J)],\end{aligned}$$

donde  $x_I, x_J$  son vectores de  $x$  con las componentes correspondientes con los índices  $I$  y  $J$ . Análogamente se define  $f_I, f_J$  asociado a  $f$ . Por último, se define  $X_I$  y  $X_J$  como submatrices principales de orden  $p$  y  $n-p$  obtenidas de la matriz  $diag(x_1 \dots, x_n)$ .

Observar que como  $f$  cumple la hipótesis (H-2) y  $q_J \in Q^+$ , entonces  $f_J(0, x_J)$  también satisface (H-2) pero en la forma de  $f_J$ , es decir

$$\mathbb{R}_+^{n-p} \subseteq f_J(\mathbb{R}_+^{n-p}).$$

Esto hace que exista un  $\tilde{x}_J$  tal que

$$f_J(0, \tilde{x}_J) = q_J.$$

Por otro lado tenemos que

$$f_J(0, \tilde{x}_J) = q_J > 0 = f(0, 0),$$

luego se tiene que  $\tilde{x}_J > 0$ .

Establecemos así nuestro primer resultado.

**Teorema 5.3.6.** *En las condiciones precedentes, supongamos que (H-1) y (H-2) se cumplen, y que, además,*

$$f_I(0, \tilde{x}_J) - q_I \geq 0.$$

*Entonces el punto  $(0, \tilde{x}_J)$  es un equilibrio globalmente estable para el sistema (5.1).*

**Demostración:** Tenemos en primer lugar que por el Teorema 5.3.5,  $\tilde{x}_J > 0$  es un equilibrio globalmente estable para el sistema reducido

$$\frac{dx_J}{dt} = X_J[q_J - f_J(0, x_J)].$$

Definimos

$$\tilde{\mathbb{R}}_I^n = \{x \in \mathbb{R}_+^n : x_I = 0, x_J > 0\}$$

y denotaremos por comodidad  $x^* = (0, x_J)$ . Para cada  $x \in \mathbb{R}_I^n$ , por el Lema 5.3.3, existen  $\eta \in X_{q_I}^+$ ,  $\sigma \in \tilde{\mathbb{R}}_I^n$  verificando

$$\eta > x > \sigma.$$

Por el Lema 5.3.2,

$$x^\eta(t) \geq x(t) \geq x^\sigma(t)$$

con  $t \geq 0$ . Además usando el Lema 5.3.1 y el Teorema 5.3.5 se tiene que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x^\eta(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} x^\sigma(t) = (x^*)'.$$

Pero se observa también que  $(x^*)'$  es la única solución de  $PCN(f, -q)$ , pues se tiene que

$$\begin{aligned} f_J(0, \tilde{x}_J) &= q_J, \\ f_I(0, \tilde{x}_J) - q_I &\geq 0. \end{aligned}$$

Luego

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = (x^*)'.$$

Análogamente a la demostración del Lema 5.3.1 se obtiene que  $x^*$  es un equilibrio globalmente estable.  $\square$

Observemos que la condición

$$f_I(0, \tilde{x}_J) - q_I \geq 0$$

es esencial, pues si no se cumpliera  $(0, \tilde{x}_J)$  no necesariamente es una solución de  $PCN(f, -q)$ , con  $q \in \bar{Q}$ .

Concluimos entonces que la estabilidad para el caso  $q \in \bar{Q}$  es algo difícil de analizar. El siguiente resultado muestra el análisis de la estabilidad pero para  $n = 2$ .

**Teorema 5.3.7.** *Sea  $n = 2$ . Entonces si se verifican (H-1) y (H-2), el sistema (5.1) posee un equilibrio no negativo globalmente estable para cualquier  $q \in \overline{Q}$ .*

**Demostración:** Supongamos que  $q_1 < 0$  y  $q_2 > 0$ . Por el teorema anterior, se tiene que  $(0, \tilde{x}_2) \geq 0$  cumpliendo

$$f_2(0, \tilde{x}_2) = q_2$$

es globalmente estable si se verifica

$$f_1(0, \tilde{x}_2) \geq q_1.$$

Supongamos entonces que

$$f_1(0, \tilde{x}_2) < q_1.$$

Tenemos que  $f_1(0, 0) = 0$  y  $q_1 < 0$ . Por tanto existe un  $\bar{x}_2 > 0$  tal que

$$f_1(0, \bar{x}_2) = q_1, \quad \tilde{x}_2 > \bar{x}_2 > 0.$$

(H-1) implica que  $f$  sea estrictamente diagonalmente monótona, esto es, estrictamente creciente en  $x_i$ . Por otro lado claramente tenemos que

$$f_2(0, \bar{x}_2) < q_2.$$

Además,

$$f_1(x_1, 0) > q_1$$

para cualquier  $x_1 \geq 0$ , pues  $f(0) = 0$  y  $q_1 < 0$ .

Como  $f_1(0, \tilde{x}_2) < q_1$  y  $q_2 > 0$ , entonces  $(0, 0)$  y  $(0, \tilde{x}_2)$  no son soluciones de  $PCN(f, -q)$ . Además la condición  $f_1(x_1, 0) > q_1$  implica que no existan equilibrios en el eje  $x_1$ . Por lo tanto por el Teorema 5.3.1 existe un equilibrio positivo  $x^*$  verificando

$$f_i(x_1^*, x_2^*) = q_i, \quad i = 1, 2.$$

Veamos que  $x^*$  es globalmente estable respecto de  $int(\mathbb{R}_+^2)$ . Para cualquier  $x \in int(\mathbb{R}_+^2)$  existen  $\eta \in X_{qI}^+$  y  $\sigma \in \tilde{\mathbb{R}}_I^2 = \{x : x_1 = 0, x_2 > 0\}$  tales que

$$\eta > x > \sigma.$$

Esto hace que

$$x^\eta(t) \geq x(t) \geq x^\sigma(t)$$

para  $t \geq 0$ . Pero también tenemos que

$$\begin{aligned}\lim_{t \rightarrow +\infty} x^\sigma(t) &= (0, \tilde{x}_2)', \\ \lim_{t \rightarrow +\infty} x^\eta(t) &= x^*.\end{aligned}$$

Por lo tanto dado un  $\varepsilon > 0$ , existe un  $t_\varepsilon > 0$  tal que

$$(0, \tilde{x}_2 - \varepsilon)' \leq x(t_\varepsilon) \leq (x_1^* + \varepsilon, x_2^* + \varepsilon)'.$$

Consideramos ahora la solución del sistema (5.1) con el valor inicial  $x(0) = x(t_\varepsilon)$  y verificando (5.3). Se tiene entonces que existen  $\gamma \in X_{qI}^+$ ,  $\delta \in X_{qI}^-$  tal que

$$x(0) \in (\gamma, \delta).$$

Luego se tiene finalmente que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = x^*.$$

Con  $x$  la solución del sistema (5.1) generada anteriormente, aplicando un razonamiento análogo al Teorema 5.3.5. □

## 5.4. Sistemas de Lotka-Volterra con funciones fuertemente monótonas

Consideramos el sistema de *Lotka-Volterra* (5.1) donde la función asociada  $f$  es fuertemente monótona. Veamos el resultado principal que se obtiene suponiendo monotonía fuerte en  $f$ .

**Teorema 5.4.1.** *Sea el sistema de Lotka-Volterra (5.1). Supongamos que su función asociada  $f$  es fuertemente monótona y continua en  $\mathbb{R}_+^n$ . Entonces tanto (5.1) como sus sistemas reducidos tienen un equilibrio no negativo y globalmente estable para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ .*

**Demostración:** Sea  $f$  fuertemente monótona y  $q \in \mathbb{R}^n$ . Se tendrá que  $f - q$  es fuertemente monótona, además de continua. Por el Lema 5.2.2 tenemos que el problema  $PCN(f - q, 0)$  tiene una única solución para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ . Por tanto el sistema (5.1) tiene un único equilibrio no negativo cumpliendo que

$$q_i - f_i(x^*) \leq 0, \quad i = 1, \dots, n.$$

Definimos la siguiente función continua y diferenciable

$$V(x) = \sum_{j \in J} \left[ x_j - x_j^* - x_j^* \log \left( \frac{x_j}{x_j^*} \right) \right] + \sum_{i \in I} x_i.$$

donde  $I = \{i \in N : x_i^* = 0\}$  y  $J = N \setminus I$ ,  $N = \{1, \dots, n\}$ .

La derivada de  $V$  será

$$\begin{aligned} \dot{V}(x(t)) &= - \sum_{i=1}^n (x_i - x_i^*) [f_i(x) - q_i] \\ &= -(x - x^*)' [f(x) - f(x^*)] - (x - x^*)' [f(x^*) - q] \\ &\leq -K \|x - x^*\|^2 - \sum_{i \in I} x_i [f_i(x^*) - q_i] \end{aligned}$$

que es negativo en el conjunto  $\Omega$  definido como

$$\Omega = \{x : x_i \geq 0 \forall i \in I, x_j > 0 \forall j \in J, V(x) \leq L(x(0))\},$$

con  $L(x(0))$  una constante positiva que cumple

$$L(x(0)) \geq V(x(0)).$$

Observemos que la igualdad se mantiene cuando  $x = x^*$  en  $\mathbb{R}_+^n$ . Además, si el dato inicial se encuentra en  $\Omega$ , entonces la solución del sistema permanece en  $\Omega$  para  $t \geq 0$ . Por tanto toda solución en  $\Omega$  converge a  $x^*$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ . Por último observar que el conjunto  $\Omega$  converge a  $\mathbb{R}_+^n$  cuando  $L(x(0))$  tiende a  $+\infty$ . Esto hace que  $x^*$  sea globalmente estable.

Para el caso de los sistemas reducidos el razonamiento es análogo. Basta tener en cuenta que si  $f$  es continua y fuertemente monótona, entonces toda  $\tilde{f}$  asociada a un sistema reducido de (5.1) también va a ser continua y fuertemente monótona.  $\square$

Buscamos por último la relación que existe entre la estabilidad cuando estudiábamos el Problema de Complementariedad Lineal en capítulos anteriores con la estabilidad dada en los sistemas que emplean el Problema de Complementariedad no Lineal.

Cuando tenemos sistemas de la forma (1.3), necesitábamos que la matriz de comunidad fuese de clase  $S_w$ . Uno de los resultados que vimos es que si  $A$  es una matriz real de orden  $n$ , entonces si  $A$  es definida negativa, entonces  $A \in S_w$ . Veremos en el siguiente Lema que la condición anterior se puede generalizar cuando tratamos con sistemas de *Lotka-Volterra* generalizados. La prueba puede encontrarse en [14].

**Lema 5.4.1.** *Sea  $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$  una función de clase  $C^1(D)$ , con  $D$  un abierto convexo contenido en  $\mathbb{R}^n$ . Entonces  $f(x)$  es fuertemente monótona en  $D$  si existe un  $k > 0$  tal que*

$$y' \mathcal{J}(x) y \geq k \|y\|^2$$

para todo  $x \in D$  y todo  $y \in \mathbb{R}^n$ , donde  $\mathcal{J}(x)$  es la matriz Jacobiana de  $f$  en  $x$ .

Por lo tanto, comprobar que una función  $f$  es fuertemente monótona es equivalente a comprobar en el caso lineal, que si

$$f(x) = -Ax$$

entonces  $-A$  es definida negativa. Presentamos por último el siguiente Corolario.

**Corolario 5.4.1.** *Sea  $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$  una función de clase  $C^1(D)$ , con  $D$  un abierto convexo contenido en  $\mathbb{R}_+^n$ , asociada a un sistema de Lotka-Volterra generalizado como en (5.1). Sea  $\mathcal{J}_s(x)$  la parte simétrica de la matriz Jacobiana de  $f$ ,  $\mathcal{J}(x)$ , esto es*

$$\mathcal{J}_s(x) = \frac{1}{2}[\mathcal{J}(x) + \mathcal{J}(x)'].$$

Si todos los autovalores de  $\mathcal{J}_s(x)$  están acotados por una constante positiva para todo  $x \in \mathbb{R}_+^n$ , entonces existe un equilibrio no negativo globalmente estable para el sistema, para cada  $q \in \mathbb{R}^n$ .

---

## Anexo. Resultados auxiliares

---

### Teorema de Picard-Lindelöf

Sea  $f \in \mathcal{C}^0(\Omega; \mathbb{R}^n) \cap \text{Lip}_{loc}(y, \Omega)$ , con  $\Omega$  un abierto no vacío de  $\mathbb{R}^{n+1}$ . Entonces existe un  $\delta_0$  y una única función  $\phi : (t_0 - \delta_0, t_0 + \delta_0) \rightarrow \mathbb{R}^n$  que es solución del problema de *Cauchy*

$$\begin{cases} y' = f(t, y) \\ y(t_0) = y_0. \end{cases}$$

Además  $\delta_0 = \min\{a, \frac{b}{M}, \frac{1}{L_k}\}$ , donde  $a, b > 0$  son constantes tales que

1.  $K = [t_0 - a, t_0 + a] \times \overline{B}(y_0, b) \subset \Omega$ ,
2.  $M = \max_K |f|$ ,
3.  $L_k$  es la constante de *Lipschitz* de  $f$  en  $K$ .

### Teorema de Hartman-Grobman

Sea  $y' = f(y)$ ,  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  un sistema autónomo y  $\mathcal{J}$  la matriz Jacobiana de  $f(y)$ . Sea  $y_0$  un punto crítico del sistema y consideremos  $\mathcal{J}(y_0)$  la matriz Jacobiana evaluada en  $y_0$ . Denotemos por  $\{\lambda_i\}_{1 \leq i \leq n} \subset \mathbb{C}$  al conjunto de autovalores de  $\mathcal{J}(y_0)$ . Se tiene entonces que

1.  $y_0$  es uniformemente asintóticamente estable si y sólo si  $\Re(\lambda_i) < 0$  para todo  $1 \leq i \leq n$ ,
2.  $y_0$  es inestable si y sólo si existe algún  $1 \leq i \leq n$  tal que  $\Re(\lambda_i) > 0$ .

## Teorema de estabilidad de Lyapunov

Consideramos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n), \quad i = 1, \dots, n$$

y suponemos que  $x^* = (x_1^*, \dots, x_n^*)$  es un punto de equilibrio y que además existe una función diferenciable  $V(x_1, \dots, x_n)$  que satisface las siguientes condiciones:

1.  $V(x_1, \dots, x_n)$  tiene un mínimo estricto en  $(x_1^*, \dots, x_n^*)$ , es decir,  $V > 0$  y  $V = 0$  para  $x_i = x_i^*$ ,  $i = 1, \dots, n$ ,
2. La derivada de  $V$  a lo largo de las soluciones del sistema satisface

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

y fuera de un entorno arbitrariamente pequeño de  $(x_1^*, \dots, x_n^*)$  se tiene que

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

Entonces el punto de equilibrio  $x^*$  es asintóticamente estable. La función  $V(x_1, \dots, x_n)$  se conoce como *función de Lyapunov asociada a  $(x_1^*, \dots, x_n^*)$* .

## Teorema de los círculos de Gershgorin

Todo autovalor de una matriz  $A$  de orden  $n$  satisface la condición

$$|\lambda - a_{ii}| \leq \sum_{j \neq i}^n |a_{ij}|$$

para algún  $i = 1, \dots, n$ . Es decir, si  $\lambda \in \sigma(A)$  espectro de  $A$ , entonces existe un  $i = 1, \dots, n$  tal que  $\lambda$  se encuentra en la bola cerrada de centro  $a_{ii}$  y radio  $\sum_{j \neq i}^n |a_{ij}|$ ,

$$\lambda \in \overline{B} \left( a_{ii}, \sum_{j \neq i}^n |a_{ij}| \right)$$



## Teorema de inestabilidad de Tchetayev

Consideramos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n), \quad i = 1, \dots, n$$

y suponemos que  $x^* = (x_1^*, \dots, x_n^*)$  es un punto de equilibrio y que además existe un  $\rho > 0$  y una función  $V(x_1, \dots, x_n)$  de clase  $C^1(\overline{B_\rho})$  con  $B_\rho$  contenida en el dominio de  $f$ , que satisface las siguientes condiciones:

1.  $V(0) = 0$ .
2.  $\dot{V}$  es definida positiva en  $B_\rho$ ,
3. Para cualquier  $\sigma \in (0, \rho)$  existe un  $x_\sigma \in B_\sigma$  tal que  $V(x_\sigma) > 0$ .

Entonces el equilibrio  $x^*$  es inestable.



---

## Bibliografía

---

- [1] ARAKI, M., KONDO, B. *Stability and transient behavior of composite nonlinear systems*, IEEE Trans. Automatic Control. AC-17 (1972) 537-541.
- [2] BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C. J., OLESEN, J. M., *The nested assembly of plant-animal mutualistic networks*, Proc. Natl Acad. Sci. USA 100 (2003), 9383-9387.
- [3] BASCOMPTE, J., JORDANO, P., OLESEN, J. M., *Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance*, Science 312 (2006), 431-433.
- [4] BASCOMPTE, J., JORDANO, P., *The structure of plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity*, Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38 (2007), 567-593.
- [5] BASCOMPTE, J., JORDANO, P., *Mutualistic Networks*, Monographs in Population Biology 53. Princeton University Press. Princeton and Oxford, (2014).
- [6] BASCOMPTE, J., *Las matemáticas de la biodiversidad. Indicadores de alerta temprana y teoría de redes para entender el cambio global*, Ecología, Investigación y Ciencia, (2013).
- [7] BASTOLLA, U., FORTUNA, M. A., PASCUAL-GARCÍA, A., FERRERA, A., LUQUE, B., BASCOMPTE, J. *The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increaes biodiversity*, Nature 458 (2009), 1018-1020.
- [8] BERMAN, A., PLEMMONS, R. J. *Nonnegative Matrice in the Applied Mathematical Sciences* (Academic Press, New York, 1979).
- [9] CLARK, C. E., HALLAM, T. G. *The community matrix in the three species community model*, J. Math. Biology 16 (1982), 25-31.

- [10] COTTLE, R. W., DANTZIG, G. B. *Complementary pivot theory of mathematical programming*, Linear Algebra and Appl. 1 (1968), 103-125.
- [11] GALE, D., NIKAIDO, H. *The Jacobian matrix and global univalence of mappings*, Math. Ann. 159 (1965), 81-93.
- [12] GUERRERO, G. *Dinámica de redes mutualistas en ecosistemas complejos*, Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, 2017.
- [13] DE GUZMÁN, M. *Ecuaciones Diferenciales Ordinarias, Teoría de Estabilidad y Control*, Ed. Alhambra, Madrid, (1975).
- [14] KARAMARDIAN, S. *The nonlinear complementarity problem with applications, Part 1*, J. Optimization Theory Appl. 4, No. 2 (1969), 87-98.
- [15] LAKSHMIKANTHAM, V., LEELA, S. *Differential and Integral Inequalities, Vol. 1*, Academic Press, New York, 1969.
- [16] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*, New York: Springer, (1993).
- [17] MURTY, K. G. *On the number of solutions to the complementary problem and spanning properties of complementary cones*, Linear Algebra Appl. 5 (1972), 65-108.
- [18] ROHR, R. P., SAAVEDRA, S., BASCOMPTE, J., *On the structural stability of mutualistic systems*, Science 345 (2014), 416-425.
- [19] SAAVEDRA, S., STOUFFER, D. B., UZZI, B., BASCOMPTE, J., *Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction*, Nature 478 (2011), 233-235.
- [20] SUGIHARA, G., YE, H. *Cooperative network dynamics*, Nature 500 (2013), 449-452.
- [21] TAKEUCHI, Y. *Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems*, (World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapore, 1996).
- [22] TAKEUCHI, Y., ADACHI, N. *Existence of stable equilibrium point of dynamical systems of Volterra type*, J. Math. Appl. 79 (1981), 141-162.
- [23] TAKEUCHI, Y., ADACHI, N. *The existence of globally stable equilibria of ecosystems of a generalized Volterra type*, J. Math. Biol. 10 (1980), 401-415.

- [24] TAKEUCHI, Y., ADACHI, N. *Stable equilibrium of systems of generalized Volterra type*, J. Math. Appl. 88 (1982) 157-169.
- [25] TAMIR, A. *Minimality and complementarity properties associated with Z-functions and M-functions*, Math. Program. 7 (1974), 17-31.