



FACULTAD DE MATEMÁTICAS

ECUACIONES DIFERENCIALES Y ANÁLISIS NUMÉRICO

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

**ANÁLISIS CUALITATIVO DE SISTEMAS DE
ECUACIONES DIFERENCIALES.
APLICACIONES A MODELOS DE
LOTKA-VOLTERRA N-DIMENSIONALES**

Rocío Núñez Santiago

Dirigido por José Antonio Langa Rosado

Junio 2018

Agradecimientos

En primer lugar, agradecerle a mi tutor José Antonio Langa su apoyo y dedicación durante estos meses. Gracias por hacer que el trabajo sea mucho más llevadero.

A mi madre y mi hermana, por creer en mí y ayudarme a cumplir todos mis sueños. Sin ellas, nada de esto habría sido posible. A mi padre, por inculcarme las ganas de aprender cada día.

A María, Irene, Marina y May por las horas de apoyo y consuelo durante todos estos años.

Y por último, agradecerle a mi pareja, Álvaro, por su ayuda incondicional para que consiga todo lo que me propongo.

Abstract

This work shows The Lotka-Volterra systems like a continuation of the differential equations studies we have seen in the subjects “AED” and “EDP”.

We concentrate on the analysis of the global stability of Lotka-Volterra systems. Once the existence and uniqueness of solutions for these systems is proved, we develop sufficient condition for the associated adjacency matrix to assure the existence of a unique global stable stationary solutions. Finally, we study Lotka-Volterra mutualism models associated to complex networks in Ecology, for which our previous results hold.

Índice general

Capítulos	Página
1. Introducción	7
2. Sistemas de Lotka-Volterra	16
2.1. Crecimiento de una sola especie	16
2.1.1. Crecimiento logístico	17
2.1.2. Crecimiento general	18
2.2. Crecimiento de múltiples especies	20
2.2.1. Sistemas de Lotka-Volterra	23
3. Estabilidad global de los sistema de Lotka-Volterra	26
3.1. Primeras definiciones	26
3.2. Estabilidad global de los sistemas de Lotka-Volterra	28
3.2.1. Definiciones y resultados preliminares	28
3.2.2. El problema de la complementariedad lineal	29
3.2.3. Estabilidad global para los sistemas de Lotka-Volterra	31
3.2.4. Matrices cooperativas	33
3.3. Estabilidad global y estructura de los sistemas	38
3.3.1. Sistemas solo con ciclos de longitud uno	40
3.3.2. Sistemas solo con ciclos de longitud ≤ 2	41
3.3.3. Sistemas con ciclos de longitud > 2	44
3.4. Extensión de las condiciones de estabilidad global	46
3.5. Sistemas de Lotka-Volterra generalizados	54
3.5.1. Problema de complementariedad no lineal	55
4. Sistemas mutualistas de Lotka-Volterra	63
4.1. El modelo para redes mutualistas	63
4.2. Existencia y unicidad de soluciones	65
4.3. Estabilidad global del sistema mutualista	67
4.3.1. Condición de Tipo I	68
4.3.2. Condición de Tipo II	68

4.3.3.	Condición de Tipo III. Caso campo medio	70
4.3.4.	Estabilidad global. Matriz de anidamiento	74
4.3.5.	Comparación de los tres tipos de matrices	75

Bibliografía		77
---------------------	--	-----------

Capítulo 1

Introducción

En la vida real existen ecosistemas en los que un gran número de especies conviven e interactúan entre ellas. Muchas condiciones afectan al crecimiento de estas especies, como, por ejemplo, la variación estacional, el hábitat, la comida, la proporción de sexos, etc. Las distintas especies compiten por unos recursos necesariamente limitados, con un objetivo común a todas ellas que es evitar la extinción. Esto hace que individuos de la misma especie interactúen entre ellos, y que cada especie interactúe con todas las demás. Esta interacción puede tener distintos grados de intensidad, y puede ser beneficiosa para unas especies y perjudicial para otras.

Por tanto, un modelo poblacional general debe tener en cuenta todas estas dependencias, lo cual conduce a una formulación compleja. Un modelo poblacional es un sistema dinámico, compuesto por una o varias ecuaciones diferenciales, que pretende describir la variación de las densidades de población a través del tiempo para un conjunto de especies. Para ello partimos de unas determinadas condiciones iniciales, y asumimos unas reglas que representan la interacción de las especies entre sí y su relación con el ecosistema o medio en que habitan, en términos de los recursos necesarios para la supervivencia.

Las especies compiten, depredan y forman relaciones mutualistas con otras especies. La mayor parte de las plantas del planeta dependen de animales que polinizan sus flores o dispersan sus semillas. Por consiguiente, la red de interacciones entre plantas y animales de cualquier ecosistema involucra una combinación de relaciones mutualistas y antagonistas que varía entre las especies y ecosistemas en un mundo en constante cambio.

Dichas redes muestran las interacciones de beneficio mutuo entre especies. En este tipo de redes hay dos conjuntos de especies y las relaciones solo ocurren entre

especies pertenecientes a conjuntos distintos. Existen especies, llamadas *especialistas*, que interactúan con pocas especies del otro conjunto de nodos. Pero dichos especialistas siempre interactúan con las especies que llamamos *generalistas*, que se relacionan con un gran número de especies. A esta propiedad se la denomina *anidamiento*, y es propia de los sistemas denominados mutualistas.

Esta memoria tiene como objetivo hacer un análisis cualitativo de los sistemas de Lotka-Volterra n -dimensionales, que son sistemas de ecuaciones diferenciales de primer orden no lineales usados para describir las dinámicas de los sistemas biológicos en los que n especies interactúan.

Vamos a descubrir el contenido de cada uno de los capítulos que componen esta memoria.

Capítulo 2

En el Capítulo 2, vamos a dar una introducción sobre los sistemas de Lotka-Volterra. En primer lugar, veremos los modelos poblacionales con una única especie, es decir, aquellos en los que la especie estudiada no presenta interacciones fuertes con ninguna otra especie en particular del ecosistema. En otras palabras, nuestra especie no experimenta una depredación significativa por parte de otras especies, ni su supervivencia está vinculada a la existencia de una o varias presas en particular, sino más bien a la abundancia o escasez, en términos globales, de los recursos del ecosistema. Conoceremos el crecimiento exponencial, logístico y general de este modelo poblacional.

En segundo lugar, abordaremos el modelado del crecimiento de múltiples especies (n) que interactúan entre ellas en un ecosistema común. Estos modelos se aproximan mejor que los de una sola especie a las situaciones reales encontradas en Biología y Ecología. Hay tres relaciones básicas entre las distintas poblaciones. Para ello, consideramos dos especies A y B:

1. *Competición*: En esta relación ambas especies son rivales en la explotación de un recurso común, como la comida, el lugar donde vivir, etc. La presencia de B repercute negativamente en el crecimiento de A, y viceversa.
2. *Simbiosis, cooperación o mutualismo*: Es la situación inversa a la competición. La presencia de B tiene efectos positivos sobre el crecimiento de A, y viceversa.
3. *Depredador-presa o huésped-parásito*: Si la presencia de A tiene efectos positivos en el crecimiento de B y B repercute negativamente en A, A es huésped de B y B es un parásito de A.

Así, introduciremos los sistemas de Lotka-Volterra, los más importantes para la ecología matemática. Consideraremos el espacio de fases dado por

$$\mathbb{R}_+^n = \{x = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^n \mid x_i \geq 0 \text{ para } i = 1, \dots, n\}, \quad (1.1)$$

y el crecimiento de n poblaciones, denotando por x_i la densidad de la i -ésima especie ($i = 1, \dots, n$). De esta forma, la tasa de crecimiento de la i -ésima especie puede ser determinada por los efectos totales de la i -ésima y otras especies, que viene dado por el sistema

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

lo que es llamado *sistema de Lotka-Volterra* para n poblaciones. Aquí b_i es la tasa de crecimiento intrínseca para la i -ésima especie y a_{ij} representa el efecto de la j -ésima especie sobre la i -ésima.

Capítulo 3

En el capítulo 3 empezaremos estudiando la estabilidad global de los sistemas de Lotka-Volterra (1.2) en el espacio de fases (1.1). Para ello, será necesario ver los siguientes conceptos sobre estabilidad:

- Definición 1.0.1.**
1. *El punto x^* se dice que es estable si para cualquier entorno U de x^* , existe un entorno W de x^* tal que cualquier solución que se inicia en W en $t = 0$, permanece en U para todo $t \geq 0$.*
 2. *Se dice que x^* es asintóticamente estable si es estable y la solución converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.*
 3. *Si x^* no es estable, se dice que es inestable. Notamos que no es estable si $x(t)$ no permanece en U , incluso si $x(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$.*
 4. *La cuenca de atracción de x^* está definida por el conjunto de puntos $x(0)$ que satisfacen $x(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$.*
 5. *Cuando la cuenca de atracción de x^* es al menos el interior del espacio de estados y x^* es estable, se dice que x^* es globalmente estable.*

Consideraremos el sistema lineal descrito por

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (1.3)$$

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

Definición 1.0.2. Una matriz $A = (a_{ij})$ se dice que es estable si todos sus autovalores tienen parte real negativa.

Teorema 1.0.1. El punto de equilibrio $x^* = 0$ de (1.3) es asintóticamente estable si y solo si la matriz A es estable.

Para el estudio de la estabilidad de (1.2), abordaremos el problema de complementariedad lineal (B, c) , denotado por $PCL(B, c)$, que trata de encontrar dos vectores $x \in \mathbb{R}^n$ e $y \in \mathbb{R}^n$ tales que

$$\begin{aligned} y &= Bx + c \geq 0, \\ x &\geq 0, \\ y^T x &= 0 \end{aligned}$$

donde $B = (b_{ij})$ es una matriz de orden n dada, $c = (c_1, \dots, c_n)^T \in \mathbb{R}^n$ es un vector constante dado e y^T denota la trasposición de y .

Podemos aplicar el siguiente resultado relacionado con los problemas PCL:

Lema 1.0.1. Consideremos el sistema (1.2). El problema de complementariedad lineal $(-A, -b)$ es equivalente al problema de encontrar un punto de equilibrio no negativo x^* del sistema de Lotka-Volterra (1.2) que satisfaga

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j^* \leq 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, n. \quad (1.4)$$

A un punto estacionario que verifique (1.4) se le denomina *saturado*. La existencia y unicidad de una solución para el problema $PCL(-A, -b)$ están asociadas a las características de la matriz A .

Definición 1.0.3. Decimos que B es de clase S_w o Lyapunov-estable, $B \in S_w$ (o $B \in \bar{S}_w$), si existe una matriz W diagonal definida positiva de orden n tal que $WB + B^T W$ es definida negativa (o semidefinida negativa).

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

Teorema 1.0.2. Sea $A \in S_w$. Entonces los sistemas de Lotka-Volterra tienen un punto de equilibrio no negativo globalmente estable x^* para cada $b \in \mathbb{R}^n$.

Para el siguiente lema debemos definir antes el espacio

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

para el que definimos también los subespacios I y J de $N = \{1, \dots, n\}$ tal que $x_i^* = 0$ para $i \in I$ y $J = N - I$.

Lema 1.0.2. *Si $A \in S_w$, entonces el sistema de Lotka-Volterra (1.2) y todos sus sistemas reducidos tienen un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}_+^n$.*

A continuación, trataremos el siguiente problema: ¿qué estructuras de los sistemas de Lotka-Volterra garantizan la existencia de un punto de equilibrio no negativo globalmente estable para todo $b \in \mathbb{R}^n$ cuando $-A \in P$ o $A \in D$? Es decir, queremos encontrar una estructura de sistemas para el sistema de Lotka-Volterra que satisfaga $A \in S_w$ bajo las condiciones $-A \in P$ o $A \in D$.

Consideraremos las relaciones entre las condiciones de estabilidad obtenidas anteriormente y las estructuras de los sistemas de Lotka-Volterra. Veamos un ejemplo de representación gráfica de una comunidad biológica de tipo (1.2) para visualizar el ecosistema.

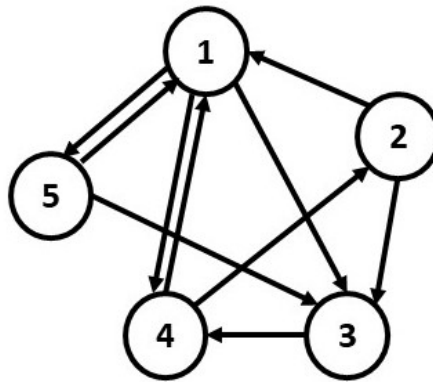


Figura 1.1: Grafo dirigido de un sistema de Lotka-Volterra.

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & 0 & a_{14} & a_{15} \\ 0 & a_{22} & 0 & a_{24} & 0 \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & 0 & a_{35} \\ a_{41} & 0 & a_{43} & a_{44} & 0 \\ a_{51} & 0 & 0 & 0 & a_{55} \end{pmatrix}$$

Esta figura muestra esquemáticamente la correspondencia entre las cinco especies mostradas y su matriz de interacción. En el grafo, cada vértice representa una especie y las flechas representan las relaciones entre ellas. Clasificaremos las estructuras según la longitud de los ciclos (ver Sección 3.3).

En tercer lugar, trataremos la estabilidad global de un punto de equilibrio positivo x^* del sistema de Lotka-Volterra bajo la suposición de que $A \in \overline{S}_w$. Para

ello, introduciremos el concepto de test de color (ver Sección 3.4).

Por último, consideraremos los sistemas de Lotka-Volterra generalizados

$$\dot{x}_i = x_i[q_i - f_i(x_1, \dots, x_n)] \quad \text{para } i = 1, \dots, n, \quad (1.5)$$

donde $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ y $q = (q_1, \dots, q_n)^T$ son vectores reales n -dimensionales y $f(x) = (f_1, \dots, f_n)^T$ es una función continua n -dimensional.

Trataremos ahora el problema de complementariedad no lineal para el análisis de (1.5). Nos hará falta definir los siguientes conceptos:

Definición 1.0.4. 1. Se dice que f es una función fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n si y solo si existe un escalar $K > 0$ tal que para todo x e y en \mathbb{R}_+^n , $(x - y)^T[f(x) - f(y)] \geq K|x - y|^2$.

2. Se dice que f es una Z -función si y solo si para todo $x \in \mathbb{R}_+^n$ e $i \neq j$ ($i, j = 1, \dots, n$), la función escalar $F_{ij} : \mathbb{R}_+^1 \rightarrow \mathbb{R}^1$ definida por $F_{ij}(t) = f_i(x + te^j)$ es no creciente. Aquí e^j es el j -ésimo vector unidad en \mathbb{R}^n .

3. Se dice que f es una M -función si y solo si es una Z -función así como isotona inversa en \mathbb{R}_+^n , es decir, para cualesquiera x e y en \mathbb{R}_+^n , $f(x) \leq f(y)$ implica que $x \leq y$.

Haremos una clasificación de los sistemas, según como sean sus funciones: sistemas con M -funciones y sistemas con funciones fuertemente monótonas. En este último caso, la estabilidad global viene garantizada por el siguiente resultado.

Teorema 1.0.3. Supongamos que $f(x)$ es continua y fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n . Entonces el sistema (1.5) y todo sistema reducido tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $q \in \mathbb{R}^n$.

Capítulo 4

En este capítulo analizaremos las propiedades dinámicas de redes mutualistas. Para ello, vamos a estudiar la existencia y unicidad de soluciones y la estabilidad global del sistema mutualista.

Para el análisis de las propiedades dinámicas de la red, vamos a considerar el

siguiente sistema

$$\begin{cases} \frac{dx_i}{dt} = x_i \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} x_j + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} y_k \right) & i = 1, \dots, P, \\ \frac{dy_i}{dt} = y_i \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} y_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} x_k \right) & i = 1, \dots, A, \\ x_i(0) = x_{i0} & i = 1, \dots, P, \\ y_i(0) = y_{i0} & i = 1, \dots, A, \end{cases} \quad (1.6)$$

siendo P el número total de plantas y A el número total de animales. α_{p_i} y α_{a_i} representan las tasas de natalidad, $\beta_{p_{ij}} \geq 0$ y $\beta_{a_{ij}} \geq 0$ denotan las densidades de las interacciones competitivas, y por último, $\gamma_{p_{ij}} \geq 0$ y $\gamma_{a_{ij}} \geq 0$ es la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de los dos subsistemas.

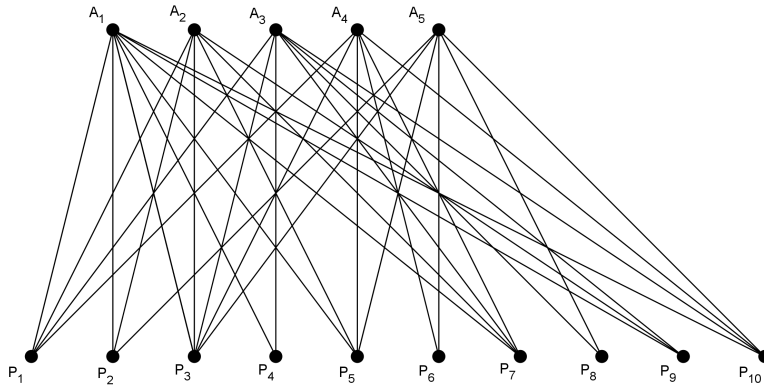


Figura 1.2: Esquema de una red mutualista. En él, cada vértice P_i muestra una especie de planta y cada vértice A_i una especie animal, mientras que las aristas muestran las relaciones entre las especies.

La matriz de coeficientes del sistema (1.6), definida por bloques queda de la siguiente manera

$$\mathbb{M} = \begin{bmatrix} B_1 & \Gamma_1 \\ \Gamma_2 & B_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}, \quad (1.7)$$

con $\Gamma_1 = (\gamma_{p_{ij}})$, $\Gamma_2 = (\gamma_{a_{ji}})$, $B_1 = (-\beta_{p_{ij}})$ y $B_2 = (-\beta_{a_{ji}})$, con $1 \leq i \leq P$, $1 \leq j \leq A$.

Analizaremos un resultado que asegura la existencia y unicidad de solución del sistema (1.6).

Teorema 1.0.4. 1. Supongamos que $\beta_1 = \min \beta_{p_{ij}}$, $\beta_2 = \min \beta_{a_{ij}} < 1$, $\gamma_1 = \max \gamma_{p_{ij}}$, $\gamma_2 = \max \gamma_{a_{ij}}$ para todo i, j , y se tiene lo siguiente

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta_1(P-1)}{P} \frac{1 + \beta_2(A-1)}{A}. \quad (1.8)$$

Entonces existe una única solución positiva acotada de (1.5), para todo $t > 0$.

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

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

Entonces la solución de (1.6) explota en tiempo finito.

Por último, trataremos la estabilidad global del sistema mutualista. Para ello, daremos condiciones para que la matriz de coeficientes de (1.6) sea de clase S_w . La primera condición viene dada por:

Teorema 1.0.5. Supongamos que para \mathbb{M} , definida como en (1.7), se tiene que

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

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

La matriz que cumpla esta condición será considerada matriz de Tipo I.

La segunda condición será:

Teorema 1.0.6. Si la matriz \mathbb{M} de (1.7) satisface las siguientes condiciones:

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

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

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

Llamamos matrices de Tipo II a las matrices \mathbb{M} que cumplen esta condición.

Por último, la condición de Tipo III es la siguiente:

Teorema 1.0.7. *Sea \mathbb{M} la matriz definida como en (1.7), con $\beta_1 = \beta_{p_{ij}}$, $\beta_2 = \beta_{a_{ij}} < 1$, $\gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}$ y $\gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}$, para todo $i = 1, \dots, P$ y todo $j = 1, \dots, A$, satisfaciendo la condición (1.8). Entonces la matriz \mathbb{M} es de clase S_w .*

Las matrices \mathbb{M} son de Tipo III si cumplen la condición anterior.

Analizaremos finalmente las relaciones entre estos tres tipos de matrices observando que, en caso de que sean comparables, las más generales son las matrices Tipo III.

Con esto, concluiremos dicha memoria.

Capítulo 2

Sistemas de Lotka-Volterra

RESUMEN

En este capítulo vamos a estudiar, en primer lugar, el crecimiento de una sola especie, es decir, aquellos modelos en los que la especie estudiada no presenta interacciones fuertes con ninguna otra especie en particular del ecosistema. Dicho crecimiento puede ser *exponencial*, *logístico* o *general*. También estudiaremos el crecimiento de múltiples especies, que interactúan entre ellas en un ecosistema común. De este modo, introducimos los sistemas de *Lotka-Volterra* n -dimensionales.

2.1. Crecimiento de una sola especie

Sea $x(t)$ el número de componentes de una población o su densidad en un tiempo t . La cantidad $\dot{x}(t)/x(t)$ puede ser considerada como la contribución media de un individuo al crecimiento total de la población y es llamada *tasa de crecimiento* de una población. Aquí, $\dot{x}(t)$ es la derivada con respecto al tiempo de $x(t)$, es decir,

$$\dot{x}(t) = \frac{dx(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{x(t + \Delta t) - x(t)}{\Delta t}.$$

El caso más simple es cuando la tasa de crecimiento es constante. La ecuación del crecimiento es en este caso

$$\dot{x} = rx, \tag{2.1}$$

que es equivalente a

$$\frac{d}{dt}(\log x) = r \tag{2.2}$$

y, por lo tanto, integrando de $t = 0$ hasta t

$$\log x(t) - \log x(0) = rt$$

o lo que es lo mismo

$$x(t) = x(0)e^{rt}. \quad (2.3)$$

Aquí, notamos que $\dot{x}/x = d(\log x)/dt$ y obtenemos (2.2) de (2.1).

La ecuación (2.3) describe el *crecimiento exponencial* de la población. Tenemos un crecimiento explosivo hasta el infinito para $r > 0$, decaimiento exponencial a cero para $r < 0$ y población constante para $r = 0$.

Este tipo de crecimiento de la población puede ser realista solo para un periodo corto de tiempo. Especialmente la explosión demográfica se controla por el hecho de que los recursos son limitados.

La Eq. (2.1) es modificada en la siguiente sección.

2.1.1. Crecimiento logístico

Una gran población implica menos recursos para cada individuo. De nuevo, consideramos el caso más simple, donde la tasa de crecimiento de la población decrece linealmente como una función de x . La tasa es de la forma $r(1 - x/K)$, donde r y K son constantes positivas, quedando

$$\dot{x} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad (2.4)$$

la cual se define como *ecuación logística*. El factor exponencial rx es reducido por el factor rx^2/K . La ecuación (2.4) representa las siguientes dos situaciones: para un x pequeño, la dinámica de la población es de crecimiento exponencial; para un x grande, los miembros de las especies compiten entre sí por los pocos recursos.

El comportamiento dinámico de (2.4) se puede comprender fácilmente. Si $x = 0$ o $x = K$, entonces $\dot{x} = 0$ y la densidad no cambia. Para $0 < x < K$, $\dot{x} > 0$ e incrementa y para $x > K$ decrece.

La solución de (2.4) con un valor inicial $x(0)$ se obtiene de la siguiente manera: escribimos (2.4) como

$$\left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K-x}\right)dx = rdt$$

e integrando lo anterior entre $t = 0$ y t ,

$$\log\left(\frac{x}{x(0)} \frac{K-x(0)}{K-x}\right) = rt$$

de donde tenemos:

$$x(t) = \frac{Kx(0)e^{rt}}{K + x(0)(e^{rt} - 1)}. \quad (2.5)$$

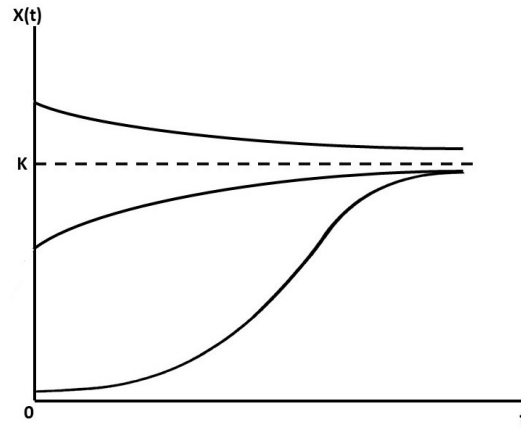


Figura 2.1: Crecimiento logístico.

La dinámica de la población se esboza en la Figura 2.1. Para $x(0) < K$, $x(t)$ aumenta y se aproxima a K asintóticamente cuanto $t \rightarrow \infty$. El comportamiento de la solución con $0 < x(0) < K$ se llama *crecimiento logístico*. Notamos que para x pequeño, la población aumenta casi exponencialmente y disminuye el ritmo y se estabiliza asintóticamente a K . Para $x(0) > K$, la población decrece, aproximándose a K asintóticamente cuando $t \rightarrow \infty$. Cuando $x(0) = K$, la población permanece en K .

Por (2.5), para cualquier $x(0) > 0$, $x(t) \rightarrow K$ cuando $t \rightarrow \infty$. K es un factor limitante en el crecimiento de la población y se llama *capacidad de carga* del medio ambiente.

2.1.2. Crecimiento general

Ya que el modelo logístico (2.4) para poblaciones de una sola especie asume que la tasa de crecimiento de la población es una función lineal para la densidad de la población, algunos ecólogos critican que es poco práctico. Por lo tanto, consideraremos el crecimiento general descrito por

$$\dot{x} = xg(x), \quad (2.6)$$

donde $g(x)$ es la tasa de crecimiento de la población y satisface las siguientes suposiciones:

- (a) $g(x) \in C^1([0, \infty))$,
- (b) $g(0) > 0$, $dg(x)/dx < 0$ para $x \in [0, \infty)$,
- (c) existe $K > 0$ tal que $g(K) = 0$.

(a) es simplemente una condición matemática. La primera parte de (b) asegura el crecimiento exponencial de la población para pequeña densidad. La segunda afirmación de (b) nos dice que los recursos son limitados y K dado en (c) nos indica la capacidad de carga del medio ambiente. Notamos que $g(x) = r(1 - x/K)$ para el crecimiento logístico y que satisface todas las suposiciones anteriores.

Consideramos (2.6) y la función

$$V(x) = x - K - K \log\left(\frac{x}{K}\right). \quad (2.7)$$

Las siguientes propiedades para (2.7) son fáciles de comprobar:

- (i) $V(K) = 0$,
- (ii) Para $x \in (0, \infty)$, $V(x)$ tiene un mínimo global igual a cero en $x = K$,
- (iii) Para $x \in (0, \infty)$, la línea de nivel, $V(x) = v$ para cada v positivo, define dos puntos positivos.

Además, asumiendo (b) y (c), obtenemos

- (iv) la derivada de (2.7) a lo largo de la solución de (2.6) satisface

$$\dot{V}(x) = \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} = (x - K)g(x) < 0 \quad \text{para } x \neq K. \quad (2.8)$$

Ahora, tomamos el grafo $V(x)$ frente a x , e interpretamos $V(x)$ como la altura en el punto x . Por (i) e (ii), $x = K$ es la única parte inferior del grafo. Por (iv) la órbita de (2.6) tiene que descender y aproximarse a K cuando $t \rightarrow \infty$. Por lo tanto, para cualquier $x(0) > 0$, la solución de (2.6) converge a K cuando $t \rightarrow \infty$. Esto es igual que para la ecuación logística (2.4). (2.7) se denomina *función de Liapunov* para (2.6). Se muestra (ver [10]) que la propiedad (iv) se satisface bajo una condición más débil que (b), es decir, bajo

- (b)' $(x - K)g(x) < 0$ para $x \in [0, \infty)$ con $x \neq K$.

El modelo de crecimiento general (2.6) es usado por muchos ecólogos. Por ejemplo,

$$\dot{x} = rx(1 - (\frac{x}{K})^\theta) \quad (\text{Gilpin y Ayala [8]}),$$

$$\dot{x} = -ax \log(\frac{x}{K}) \quad (\text{Modelo de Gompertz : Swann y Vincent [37]}),$$

$$\dot{x} = rx(\frac{I}{x} - C - bx) \quad (\text{Schoener [35]}),$$

$$\dot{x} = x(b + \frac{a-x}{1+cx}) \quad (\text{Pianka [31]}),$$

donde r, K, θ, a, I, C, b y c son constantes positivas.

El modelo de Pianka expone un *efecto Alee* [28], el cual sucede en una población con dificultades para reproducirse a bajas densidades. Es decir, la tasa de crecimiento de los miembros de esta población mejora hasta cierta densidad por agregación y, cuando la supera, la tasa disminuye a medida que la densidad aumenta por los recursos limitados.

2.2. Crecimiento de múltiples especies

Incluso si el área considerada en los campos ecológicos reales es muy pequeña, en general está compuesta de muchas especies que interactúan entre ellas. Vamos a modelar el crecimiento de múltiples especies en este capítulo, y vamos a introducir los sistemas más importantes para la ecología matemática, los *sistemas de Lotka-Volterra*.

El papel más importante en la ecología matemática y el punto de inicio de nuestro análisis del crecimiento de múltiples especies es dado por Volterra [44]. En 1924, un biólogo Italiano, D'Ancona (futuro yerno de Volterra), presentó a Volterra ciertos problemas ecológicos: en los años posteriores a la primera Guerra Mundial, la proporción de peces depredadores capturados en el Alto Adriático era considerablemente más alta que en los años anteriores a la guerra, mientras que la proporción de las presas descendía. Por supuesto, la guerra entre Austria e Italia hizo la pesca en el Adriático imposible, pero ¿por qué esto benefició más a los depredadores que a las presas?

Volterra denotó por x la densidad de los peces presa y por y a la de los depredadores, y propuso una ecuación diferencial para el crecimiento de presas y depredadores. Supuso que la tasa de crecimiento de las presas es una constante positiva a si no existen depredadores (ver ecuación (2.1)). Además, supuso que la

tasa decreció linealmente como una función de la densidad del depredador. Esto lleva a la ecuación de presa:

$$\dot{x}/x = a - by, \quad a, b > 0.$$

Para los peces depredadores, suponemos que decaerán a cero exponencialmente en ausencia de la presa y la tasa de crecimiento se incrementará con la densidad x . Esto nos lleva a la ecuación del depredador:

$$\dot{y}/y = -c + dx, \quad c, d > 0.$$

Para estas dos ecuaciones, tenemos un sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a - by), \\ \dot{y} = y(-c + dx). \end{cases} \quad (2.9)$$

Este modelo también fue estudiado por Lotka [22] en el contexto de la cinética química. Por lo tanto (2.9) se denota por modelo *Lotka-Volterra* para las interacciones depredador-presa.

Tenemos tres soluciones de (2.9) inmediatas. Si $x(0) = y(0) = 0$, entonces $x(t) = y(t) = 0$ para todo $t > 0$. Si $x(0) = 0$ e $y(0) > 0$, entonces $x(t) = 0$ e $y(t) = y(0)e^{-ct}$, mientras que $x(t) = x(0)e^{at}$ e $y(t) = 0$ si $x(0) > 0$ e $y(0) = 0$.

Esto implica que la densidad de depredadores o presas es cero para todo tiempo futuro si es cero inicialmente. Si los depredadores no tienen comida (en ausencia de presas), llegarán a extinguirse, es decir, $y(t) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$. En ausencia de depredadores, la población de presas ascenderá hasta infinito.

Ahora vamos a tomar $x(0) > 0$ e $y(0) > 0$. Primero notamos que para $x(0) = c/d = x^*$ e $y(0) = a/b = y^*$, la densidad de depredadores y presas no cambia, es decir, $x(t) = x^*$ e $y(t) = y^*$ para todo $t > 0$. Estamos ante un punto de equilibrio. Esto es debido a que $\dot{x}(0) = 0$ e $\dot{y}(0) = 0$ por (2.9). Usando x^* e y^* , (2.9) puede ser escrito como

$$\begin{cases} \dot{x} = bx(y^* - y) \\ \dot{y} = -dy(x^* - x). \end{cases} \quad (2.10)$$

Por lo tanto, los signos de \dot{x} e \dot{y} dependen de si x e y son más grandes o pequeños que x^* e y^* respectivamente y el cuadrante positivo $\mathbb{R}_+^2 = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 | x \geq 0, y \geq 0\}$ queda dividido en cuatro regiones como vemos en la Fig. 2.2. El patrón de signos de (\dot{x}, \dot{y}) en cada región se obtiene de (2.10) e indica que las órbitas de (2.9) se mueven en sentido antihorario alrededor del punto (x^*, y^*) . De hecho, este movimiento rotacional es *periódico*.

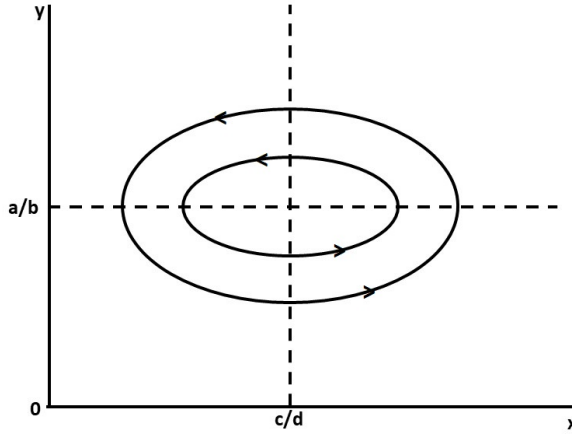


Figura 2.2: Soluciones periódicas del sistema (2.9).

En efecto, si la primera ecuación de (2.10) se multiplica por $d(x^* - x)/x$, la segunda por $b(y^* - y)/y$ y las sumamos, obtenemos

$$d\left(1 - \frac{x^*}{x}\right)\dot{x} + b\left(1 - \frac{y^*}{y}\right)\dot{y} = 0$$

o bien

$$\frac{d}{dt}[d(x - x^* \log x) + b(y - y^* \log y)] = 0. \quad (2.11)$$

Definimos

$$V(x(t), y(t)) = d(x - x^* \log x) + b(y - y^* \log y) \quad (2.12)$$

que mediante (2.11) tenemos que equivale a

$$V(x(t), y(t)) = \text{const}, \quad \text{para todo } t > 0. \quad (2.13)$$

Es decir, la función V definida en (2.12) se mantiene constante a lo largo de las órbitas de (2.9).

El conjunto de niveles constantes definido en (2.13) son curvas cerradas alrededor de (x^*, y^*) . Si interpretamos $V(x, y)$ como la altura del punto (x, y) , entonces (x^*, y^*) es el único punto inferior de nuestra gráfica. La Ec. (2.13) implica que las soluciones deben permanecer en los conjuntos de niveles constantes y vuelven a sus puntos iniciales. Es decir, las órbitas son periódicas. Denotamos el periodo

de la solución por T . Es fácil ver que el promedio de tiempo de $x(t)$ e $y(t)$ es constante y satisface

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = x^* = \frac{c}{d}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = y^* = \frac{a}{b}. \quad (2.14)$$

Finalmente, estamos preparados para responder al problema de Volterra propuesto por D'Ancona. Se puede suponer que la pesca reduce la tasa de reproducción constante de las presas de a a $a - e$ e incrementa la tasa de muerte de los depredadores de c a $c + f$. Aquí, e y f son constantes positivas. Es decir, un sistema depredador-presa con pesca puede ser descrito por el sistema (2.9), cambiando a y c por $a - e$ y $c + f$, respectivamente. Si $a > e$, entonces antes de la guerra, debido a la pesca, el tiempo promedio de las densidades son $x^{**} = (c + f)/d$ para las presas e $y^{**} = (a - e)/b$ para los depredadores. Naturalmente, $x^* < x^{**}$ e $y^* > y^{**}$. La pausa de pesca durante la guerra implicó un incremento de los depredadores (de y^{**} a y^*) y un descenso de presas (de x^{**} a x^*).

2.2.1. Sistemas de Lotka-Volterra

El sistema (2.9) describe la interacción entre dos especies conjuntas con la relación depredador-presa. Además de esta relación, otras muchas condiciones afectan al crecimiento de las especies, como, por ejemplo, la variación estacional, la estructura por edades, la proporción de sexos, etc, y deberían ser incluidas en el modelo. Sin embargo, para una primera aproximación, concentraremos nuestra atención en tres relaciones básicas entre las distintas poblaciones.

1. *Competición*: Consideramos dos especies A y B. En esta relación ambas especies son rivales en la explotación de un recurso común, como la comida, el lugar donde vivir, etc. La presencia de B repercute negativamente en el crecimiento de A, y viceversa.
2. *Simbiosis, cooperación o mutualismo*: Es la situación inversa a la competición. La presencia de B tiene efectos positivos sobre el crecimiento de A, y viceversa.
3. *Depredador-presa o huésped-parásito*: Si la presencia de A tiene efectos positivos en el crecimiento de B y B repercute negativamente en A, A es huésped de B y B es un parásito de A.

Las dos primeras relaciones son simétricas en el sentido de que cuantos más individuos hay de alguna de las especies, peor (para la competición) o mejor (en el caso del mutualismo) para la otra especie. Sin embargo, para la última relación

la situación es asimétrica.

Ahora consideramos el crecimiento de n poblaciones y denotamos por x_i la densidad de la i -ésima especie ($i = 1, \dots, n$). Entonces, la tasa de crecimiento de la i -ésima especie puede ser determinada por los efectos totales de la i -ésima y otras especies. Es decir,

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = b_i + a_{ii}x_i + \sum_{j \neq i} a_{ij}x_j \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.15)$$

o bien

$$\dot{x}_i = x_i(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j) \quad i = 1, \dots, n, \quad (2.16)$$

lo que es llamado *sistema de Lotka-Volterra* para n poblaciones. Aquí b_i es la tasa de crecimiento intrínseca para la i -ésima especie y a_{ij} representa el efecto de la j -ésima especie sobre la i . Los primeros dos términos del lado derecho en (2.16) describen el crecimiento de la especie i -ésima en ausencia de otras poblaciones, mientras que el segundo representa los efectos del crecimiento de la especie i -ésima teniendo en cuenta la j -ésima especie ($j \neq i$).

La matriz $A = (a_{ij})$ se llama *matriz de interacción*. Si la relación entre las especies i y j ($j \neq i$) es competición o cooperación, entonces el patrón de signos de (a_{ij}, a_{ji}) es $(-, -)$ o $(+, +)$ respectivamente. Para el caso depredador-presa, $(+, -)$ o $(-, +)$. Los elementos diagonales a_{ii} de A son generalmente no positivos para $i = 1, \dots, n$, ya que describen la relación entre la misma especie y reflejan la limitación de recursos.

Ahora vamos a resumir algunas de las propiedades fundamentales del sistema de Lotka-Volterra (2.16) con un valor inicial no negativo $x(0) = (x_1(0), \dots, x_n(0))$. Notamos que consideramos el sistema (2.16) solo para valores no negativos $x_i(0)$ ya que esto representa la densidad de la i -ésima especie. Denotamos la solución de este sistema satisfaciendo la condición inicial de $x(t)$. La existencia y unicidad de solución son triviales, por el siguiente teorema.

Teorema 2.2.1 (Teorema de Picard). *Sea $\Omega \subset \mathbb{R}^{N+1}$ un conjunto abierto no vacío, y $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^N$ tal que*

$$f \in C(\Omega; \mathbb{R}^N) \cap Lip_{loc}(y, \Omega).$$

Con estas condiciones, para cada $(x_0, y_0) \in \Omega$, existe un $\delta > 0$, tal que si denotamos

$$I_\delta = [x_0 - \delta, x_0 + \delta],$$

existe una y solo una solución del problema (PC) en I_δ , donde (PC) es

$$(PC) \begin{cases} y' = f(x, y), \\ y(x_0) = y_0. \end{cases}$$

También la dependencia continua de soluciones en los valores iniciales es trivial. Como $x_i(t)$ denota la densidad de la i -ésima especie, debe ser no negativa para todo $t > 0$. Por (2.16), $x_i(t) = 0$ para todo $t > 0$ si $x_i(0) = 0$ (esto implica que una especie desaparecida no puede de nuevo aparecer). Por lo tanto, por la unicidad de solución, $x_i(t) > 0$ para todo $t > 0$ si $x_i(0) > 0$. Notamos, sin embargo, que $x_i(t)$ puede aproximarse a 0, lo que significa la extinción de la i -ésima especie.

Además, la solución $x(t)$ de la ecuación (2.16) con un estado inicial satisfaciendo $x_i(0) = 0$ para algún i , es determinada por $x_i(t) = 0$ y

$$\dot{x}_j = x_j(b_j + \sum_{k \neq i} a_{jk}x_k), \quad j \neq i, \quad (2.17)$$

el cual es denominado *sistema reducido* $(n - 1)$ -dimensional del sistema (2.16).

Capítulo 3

Estabilidad global de los sistemas de Lotka-Volterra

RESUMEN

En este capítulo estudiaremos la estabilidad global de los sistemas de Lotka-Volterra. Para ello, vamos a definir el concepto y los tipos de estabilidad, y también varias clases de matrices que serán muy importantes en el análisis que nos ocupa. Trataremos el problema de la complementariedad lineal, que nos caracterizará completamente la estabilidad global del denominado punto estacionario saturado. Consideraremos las relaciones entre los resultados obtenidos y las estructuras de nuestros sistemas. Por último, veremos los sistemas de Lotka-Volterra generalizados y consideraremos el problema de la complementariedad no lineal.

3.1. Primeras definiciones

Los sistemas vienen dados por

$$\dot{x}_i = x_i(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j), \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.1)$$

El espacio de fases para (3.1) viene dado por

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

Como este espacio es invariante, toda solución que empiece en \mathbb{R}_+^n permanece allí para todo tiempo en el que esté definida la solución.

Ahora, en general, vamos a considerar una ecuación diferencial ordinaria $\dot{x} = f(x)$ y un *punto de equilibrio* x^* . Como $\dot{x} = 0$ en $x = x^*$ debido a $f(x^*) = 0$, $x(t) = x^*$ para todo $t > 0$ es una única solución si $x(0) = x^*$. De esta manera, la órbita empieza en el punto de equilibrio x^* y se mantiene ahí siempre. Ahora tomamos un punto inicial $x(0)$ en las cercanías del punto estacionario. Tenemos tres posibles situaciones:

- (i) la solución $x(t)$ que se inicia en $x(0)$ se mantiene en las cercanías de x^* ,
- (ii) la solución converge a x^* ,
- (iii) la solución se aleja de x^* .

Definición 3.1.1. 1. El punto x^* se dice que es estable si para cualquier entorno U de x^* , existe un entorno W de x^* tal que cualquier solución que se inicia en W en $t = 0$, permanece en U para todo $t \geq 0$.

- 2. Se dice que x^* es asintóticamente estable si es estable y la solución converge a x^* .
- 3. Si x^* no es estable, se dice que es inestable. Notamos que no es estable si $x(t)$ no permanece en U , incluso si $x(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
- 4. La cuenca de atracción de x^* está definida por el conjunto de puntos $x(0)$ que satisfacen $x(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$.
- 5. Cuando la cuenca de atracción de x^* es al menos el interior del espacio de estados y x^* es estable, se dice que x^* es globalmente estable.

Volvamos ahora a la ecuación (3.1). Supongamos para empezar que el punto de equilibrio es positivo. Como el espacio de estados es \mathbb{R}_+^n es suficiente considerar su estabilidad solo en el interior de \mathbb{R}_+^n . Cuando el punto de equilibrio es no negativo, definimos los subespacios I y J de $N = \{1, \dots, n\}$ tal que $x_i^* = 0$ para $i \in I$ y $J = N - I$. También definimos

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

Notamos que \mathbb{R}_I^n es el interior de \mathbb{R}_+^n si $x^* > 0$. En los sistemas (3.1) decimos que x^* es estable, asintóticamente estable o globalmente estable si lo es con respecto a \mathbb{R}_I^n . Es decir, tomamos los abiertos U y W de la definición de estabilidad como sus intersecciones con \mathbb{R}_I^n y consideramos solo las trayectorias restringidas a la parte no negativa del abierto vecino de x^* . Este tipo de estabilidad es llamado *estabilidad del sector* [10].

Definición 3.1.2. *Se dice que el sistema es permanente si hay un conjunto compacto en el interior del espacio de estados, de modo que todas las órbitas que se inician en los puntos del interior de \mathbb{R}_+^n terminan en el conjunto compacto.*

En el contexto ecológico, el espacio de estado es \mathbb{R}_+^n y la permanencia implica la supervivencia de todas las especies que existen inicialmente. Equivalentemente, la permanencia significa que existe un $k > 0$ de forma que siempre que $x_i(0) > 0$ para todo i , $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > k$ y $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) < 1/k$. Esto implica que todas las órbitas son uniformemente acotadas. Aquí k es uniforme en el sentido de que es independiente del valor inicial. El concepto de permanencia fue introducido por Schuster, Sigmund y Wolf [36].

Definición 3.1.3. *La persistencia fuerte y la persistencia son conceptos más débiles que el de permanencia. La persistencia fuerte requiere $\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > 0$, mientras que la persistencia precisa $\limsup_{t \rightarrow +\infty} x_i(t) > 0$ para todo i .*

La persistencia fue introducida por Freedman y Waltman [6].

3.2. Estabilidad global de los sistemas de Lotka-Volterra

3.2.1. Definiciones y resultados preliminares

Primero, consideramos el sistema lineal descrito por

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

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

Definición 3.2.1. *Una matriz A se dice que es estable si todos sus autovalores tienen parte real negativa.*

Definición 3.2.2. *Sea u un vector n -dimensional real y B una matriz real de orden n . Entonces B se dice que es una matriz definida negativa (definida positiva) si y solo si la forma cuadrática $u^T B u$ es negativa (positiva) para cada $u \neq 0$.*

Teorema 3.2.1 (Teorema de Liapunov para sistemas lineales con coeficientes constantes). *A es estable si y solo si existe una matriz Q definida positiva tal que $QA + A^T Q$ es definida negativa.*

Teorema 3.2.2. *El punto de equilibrio $x^* = 0$ de (3.4) es asintóticamente estable si y solo si la matriz A es estable.*

Como los sistemas de Lotka-Volterra (3.1) son no lineales, es natural esperar que necesitemos una matriz de clase más restrictiva que la matriz de clase estable para garantizar la estabilidad global de un punto de equilibrio no negativo de (3.1). Vamos a definir varias clases de matrices usadas en el análisis de la estabilidad global de nuestros sistemas.

Definición 3.2.3. *Supongamos que B es una matriz real de orden n .*

- (i) *Decimos que B es de clase S_w o Lyapunov-estable, $B \in S_w$ (o $B \in \overline{S_w}$) si existe una matriz W diagonal definida positiva de orden n tal que $WB + B^T W$ es definida negativa (o semidefinida negativa).*
- (ii) *Se dice que B tiene una diagonal dominante negativa, $B \in DDN$ si y solo si existe un conjunto de n números positivos $\pi_i > 0$, ($i = 1, \dots, n$) tal que*

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

- (iii) *Supongamos que $b_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$. Entonces $-B$ se dice que es una M -matriz, $B \in M$ si y solo si B es estable.*
- (iv) *Se dice que B es una P -matriz, $B \in P$ si y solo si los menores principales de B son todos positivos.*
- (v) *Se dice que B es D -estable, $B \in D$ si y solo si la matriz DB es estable para toda matriz diagonal definida positiva D .*

La clase S_w es más restrictiva que la clase de matriz estable, como se muestra en el siguiente resultado.

Lema 3.2.1. *Si $A \in S_w$, entonces A es D -estable y $-A$ es una P -matriz.*

3.2.2. El problema de la complementariedad lineal

En esta sección mostraremos que el problema de complementariedad lineal en la teoría de programación matemática está estrechamente conectado con el problema de descubrir los puntos de equilibrio no negativos del sistema (3.1) (Takeuchi y Adachi [39]).

Si toda submatriz de A es no singular, la ecuación (3.1) tiene 2^n puntos de equilibrios no negativos x^* como máximo, que satisfacen

$$x_i^* \geq 0, \quad x_i^*(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j^*) = 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, n. \quad (3.6)$$

El problema de complementariedad lineal (B, c) se denota por $PCL(B, c)$ y trata de encontrar dos vectores $x \in \mathbb{R}^n$ e $y \in \mathbb{R}^n$ tales que:

$$y = Bx + c \geq 0, \quad (3.7)$$

$$x \geq 0, \quad (3.8)$$

$$y^T x = 0, \quad (3.9)$$

donde $B = (b_{ij})$ es una matriz de orden n dada, $c = (c_1, \dots, c_n)^T \in \mathbb{R}^n$ es un vector constante dado e y^T denota la trasposición de y .

Por (3.7) y (3.8) sabemos que la restricción (3.9), $y^T x = \sum_{i=1}^n x_i y_i = 0$, implica que $x_i y_i = 0$ para cada $i = 1, \dots, n$. Por lo tanto, una solución x del $PCL(B, c)$ satisface $x_i(c_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} x_j) = 0$ para todo $i = 1, \dots, n$.

Lema 3.2.2. *Consideremos el sistema (3.1). El problema de complementariedad lineal $(-A, -b)$ es equivalente al problema de encontrar un punto de equilibrio no negativo x^* del sistema de Lotka-Volterra (3.1) que satisfaga*

$$b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j^* \leq 0 \quad \text{para } i = 1, \dots, n. \quad (3.10)$$

Demostración. Basta tomar como $x = x^*$ e $y = -b - Ax^*$, por lo que tomando $B = -A$ y $c = -b$ se tiene que

$$y = Bx + c, \quad y \geq 0, \quad x \geq 0 \quad \text{y} \quad y_i x_i = 0. \quad \square$$

La restricción (3.10) de x^* es obtenida de (3.7) y mostraremos que es una condición necesaria para que sea estable. Este x^* es llamado *punto de equilibrio saturado* [15].

Con respecto a la existencia y unicidad de solución del problema de complementariedad lineal, conocemos el siguiente lema:

Lema 3.2.3. *El $PCL(B, c)$ tiene una única solución para cada $c \in \mathbb{R}^n$ si y solo si B es una P -matriz.*

Este lema muestra que los sistemas de Lotka-Volterra tienen un único punto de equilibrio saturado para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una P -matriz.

Definición 3.2.4. *Se dice que B es una Q -matriz, $B \in Q$ si y solo si $PCL(B, c)$ tiene una solución para todo $c \in \mathbb{R}^n$.*

Lema 3.2.4. *Sean I_i y B_i la i -ésima columna de la matriz Identidad y B , respectivamente. Si B es una Q -matriz y el $PCL(B, c)$ tiene una única solución cuando c es cualquier elemento del conjunto $\{I_1, \dots, I_n; -B_1, \dots, -B_n\}$, entonces B es una P -matriz.*

3.2.3. Estabilidad global para los sistemas de Lotka-Volterra

Ahora vamos a ver el resultado más importante sobre la estabilidad global de los sistemas de Lotka-Volterra.

Teorema 3.2.3. *Sea $A \in S_w$. Entonces los sistemas de Lotka-Volterra tienen un punto de equilibrio no negativo globalmente estable x^* para cada $b \in \mathbb{R}^n$.*

Demostración. Por los Lemas 3.1.1 y 3.1.2, si $A \in S_w$, entonces $-A \in P$ y $PCL(-A, -b)$ tiene una única solución x^* para cada $b \in \mathbb{R}^n$ que es un punto de equilibrio no negativo de (3.1), satisfaciendo (3.10).

Sea I un subconjunto de $N = \{1, \dots, n\}$ satisfaciendo $x_i^* = 0$ para cualquier $i \in I$ y $J = N - I$. El conjunto \mathbb{R}_I^n se define como en (3.3). Ahora, consideramos la siguiente función diferenciable continua:

$$V(x) = \sum_{j \in J} w_j [x_j - x_j^* - x_j^* \log(\frac{x_j}{x_j^*})] + \sum_{i \in I} w_i x_i, \quad (3.11)$$

donde w_i ($i = 1, \dots, n$) son constantes positivas las cuales aún no hemos especificado. Además, definimos un subconjunto acotado Ω de \mathbb{R}_I^n tal que

$$\Omega(L) = \{x \in \mathbb{R}_I^n | V(x) \leq L(x(0))\}. \quad (3.12)$$

Aquí, $L(x(0))$ es un número constante positivo que depende de un valor inicial $x(0)$ y satisface $L(x(0)) \geq V(x(0))$. Entonces, lo siguiente es trivial:

- (i) $V(x) \geq 0$ en Ω ,
- (ii) $V(x) = 0$ solo si $x = x^*$ en Ω .

La derivada con respecto al tiempo de $V(x(t))$ a lo largo de una solución de (3.1) es

$$\begin{aligned} \dot{V}(x(t)) &= \sum_{j \in J} w_j (1 - x_j^*/x_j) \dot{x}_j + \sum_{i \in I} w_i \dot{x}_i \\ &= \sum_{j \in J} w_j (x_j - x_j^*) \sum_{k=1}^n a_{jk} (x_k - x_k^*) + \\ &\quad + \sum_{i \in I} w_i x_i \sum_{k=1}^n a_{ik} (x_k - x_k^*) + \sum_{i \in I} w_i x_i (b_i + \sum_{k=1}^n a_{ik} x_k^*) \\ &= \frac{1}{2} (x - x^*)^T (WA + A^T W) (x - x^*) + \\ &\quad + \sum_{i \in I} w_i x_i (b_i + \sum_{k=1}^n a_{ik} x_k^*), \end{aligned} \quad (3.13)$$

donde $W = \text{diag}(w_1, \dots, w_n)$. El segundo término de la derecha es no positivo en Ω por (3.10) y el primero es definido negativo ya que $A \in S_w$. Por lo tanto, $\dot{V}(x(t))$ es negativo en Ω cuando $x = x^*$ y sólo desaparece en $x = x^*$. Por la propiedad de no negatividad de la solución de (3.1), $x_i(t) \geq 0$ para todo $t \geq 0$ si $x_i(0) \geq 0$ para cualquier $i \in I$, y $x_j(t) > 0$ para todo $t \geq 0$ si $x_j(0) > 0$ para cualquier $j \in J$. De este modo, toda solución de (3.1) permanece en Ω para todo $t \geq 0$ si $x(0) \in \Omega$ y todas las soluciones que empiezan en Ω se aproximan a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.

Además, es trivial que x^* es estable con respecto a Ω . En efecto, Ω es positivamente invariante y es posible elegir $L(x(0))$ suficientemente pequeño.

La unión de todos los conjuntos $\Omega(L)$ con $L \rightarrow +\infty$ es obviamente igual a \mathbb{R}_I^n . Consecuentemente, x^* es estable con respecto a \mathbb{R}_I^n y toda solución converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$ si $x(0) \in \mathbb{R}_I^n$. \square

Lema 3.2.5. *Sea $A \in S_w$. Entonces cada submatriz principal también pertenece a la clase S_w .*

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

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

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

El siguiente corolario se obtiene del teorema anterior:

Corolario 3.2.1. *Si $A \in S_w$, entonces el sistema de Lotka-Volterra (3.1) y todos sus sistemas reducidos tienen un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}_I^n$.*

Teorema 3.2.4. *Supongamos que existe un punto estacionario x^* no negativo satisfaciendo (3.10) para (3.1). Entonces x^* es globalmente estable si $A \in \bar{S}_w$ y la función*

$$\frac{1}{2}(x - x^*)^T(WA + A^T W)(x - x^*) + \sum_{i \in I} w_i x_i (b_i + \sum_{k=1}^n a_{ik} x_k^*) \quad (3.14)$$

no se anula idénticamente a lo largo de cualquier solución de (3.1) con $x = x^*$ en \mathbb{R}_I^n .

El Teorema 3.2.3 requiere que $A \in S_w$, mientras que el Teorema 3.2.4 asume una clase más débil \bar{S}_w . Pero la clase S_w asegura no solo la existencia de x^* satisfaciendo (3.10), sino también la definición negativa de la función (3.14). Además, el Teorema 3.2.3 afirma que $A \in S_w$ implica la existencia de $x^* \geq 0$ globalmente estable, no solo para un vector particular b , sino para cualquier $b \in \mathbb{R}^n$. La estabilidad global del sistema (3.1) con $A \in \bar{S}_w$ deberá ser considerada de nuevo más adelante.

En general, es más bien difícil comprobar si una matriz dada A pertenece a la clase S_w o no. El siguiente teorema da condiciones suficientes para que $A \in S_w$.

Teorema 3.2.5. *Supongamos que A es una matriz real de orden n . Entonces $A \in S_w$ si se satisface alguna de las siguientes condiciones:*

- (i) $A \in DDN$;
- (ii) A es definida negativa;
- (iii) $A \in M$.

Demostración. (iii) se muestra en [3]. (i) Supongamos que A es diagonal dominante negativa. Definimos $\bar{A} = (\bar{a}_{ij})$ satisfaciendo $\bar{a}_{ii} = a_{ii}$ y $\bar{a}_{ij} = |a_{ij}|$ para $i, j = 1, \dots, n$, $i \neq j$. Por (3.5), existe $\pi = (\pi_1, \dots, \pi_n) > 0$ tal que $\bar{A}\pi < 0$. Esto implica que $\bar{A} \in S_w$ [4]. Por lo tanto, $0 > |u|^T(W\bar{A} + \bar{A}^T W)|u| \geq u^T(WA + A^T W)u$ para cualquier $u \neq 0$, el cual muestra que $A \in S_w$. Aquí, $|u| = (|u_1|, \dots, |u_n|)$. (ii) es trivial ya que podemos elegir W como la matriz identidad. \square

3.2.4. Matrices cooperativas

Los Teoremas 3.2.3 y 3.2.4 implican que el sistema (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si $-A$ es una M -matriz. Ahora, restringimos la clase de matrices de interacción a la clase de matrices con elementos no diagonales no negativos, que es $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$. Esta clase de matrices es llamada *cooperativa*. Entonces el siguiente teorema muestra que $-A$ debe ser una M -matriz si (3.1) tiene un punto de equilibrio globalmente estable y no negativo para cada $b \in \mathbb{R}^n$.

Teorema 3.2.6. *Supongamos que A y todas las submatrices principales son no singulares. Si (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$, entonces $-A$ es un P -matriz.*

Cuando $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$, $-A$ es una M -matriz si y solo si $-A$ es una P -matriz [4]. Por lo tanto, podemos ver el siguiente corolario fácilmente por los Teoremas 3.2.3, 3.2.5 y 3.2.6.

Corolario 3.2.2. *Supongamos que A es no singular y que satisface $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$. Entonces, el sistema (3.1) tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una M -matriz.*

Este corolario muestra la equivalencia entre tres clases de matrices de interacción A con elementos no diagonales no negativos:

- (i) $A \in S_w$;
- (ii) $-A \in P$;
- (iii) $-A$ es una M -matriz.

Ahora vamos a probar el Teorema 3.2.6.

Demostración del Teorema 3.2.6. Por inducción:

Si (3.1) es 1-dimensional, entonces viene dado por $\dot{x}_1 = x_1(b_1 + a_{11}x_1)$. Cuando $b_1 = 0$, el único $x^* = 0$ debe ser globalmente estable por los supuestos anteriores. Por lo tanto, $a_{11} < 0$, es decir, $-A$ es una P -matriz.

Asumimos que el teorema es cierto para los sistemas j -dimensionales, donde $j = 1, \dots, k-1$ ($k > 1$).

Ahora consideramos el sistema k -dimensional

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

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

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

Con $x^k = (x_1^k, \dots, x_k^k)$, $X^k = \text{diag}(x_1^k, \dots, x_k^k)$, $b^k = (b_1^k, \dots, b_k^k)$ y A^k es una matriz real de orden k . Además, x^i es el vector real i -dimensional obtenido de x^k eliminando las correspondientes $(k-i)$ filas y columnas, b^i y X^i se definen de forma similar a x^i y A^i , respectivamente. Por las suposiciones, (S_k) tiene un punto estacionario no negativo y globalmente estable para cada $b^k \in \mathbb{R}^k$, lo cual implica que $-A^k \in Q$ (ver Teorema 3.2.7). Además, todo $-A^i \in P$ para $i = 1, \dots, k-1$ por la suposición del argumento inductivo.

Para la prueba del teorema es necesario mostrar que $-A^k$ es una P -matriz, es decir, que por el Lema 3.2.4, $\text{PCL}(-A^k, -b^k)$ tiene una única solución cuando $-b^k$ es cualquier elemento del conjunto

$$\{I_{.1}^k, \dots, I_{.k}^k; A_{.1}^k, \dots, A_{.k}^k\},$$

ya que $-A^k$ es una Q -matriz.

Caso 1: $-b^k = I_{.i}^k$.

Consideramos el caso donde $i = 1$ por el bien de conveniencia de la notación. Obviamente, $\text{PCL}(-A^k, I_{\cdot 1}^k)$ tiene una solución $x^{k*} = 0$. Suponemos que el PCL tiene otra solución $\tilde{x}^k (\neq 0)$. Si \tilde{x}^k es no positiva, es decir, existe un índice j tal que $\tilde{x}_j^k = 0$, entonces el $\text{PCL}(-A^{k-1}, I_{\cdot 1}^{k-1})$ tiene dos soluciones, una es cero y la otra es \tilde{x}^{k-1} , el cual contradice que $-A^{k-1}$ es una P -matriz por el Lema 3.2.3. Aquí \tilde{x}^{k-1} y $I_{\cdot 1}^{k-1}$ son vectores $(k-1)$ -dimensionales obtenidos de x^k y $I_{\cdot 1}^k$ eliminando sus j -ésimos elementos, respectivamente. Por lo tanto, $\tilde{x}^k > 0$.

Para un $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño, consideramos el sistema (S_k) con b^k satisfaciendo

$$b^k = -I_{\cdot 1}^k - \epsilon \sum_{i=2}^k I_{\cdot i}^k = (-1, -\epsilon, \dots, -\epsilon) \quad (3.15)$$

El $\text{PCL}(-A^k, I_{\cdot 1}^k + \epsilon \sum_{i=2}^k I_{\cdot i}^k)$ tiene una solución $x_\epsilon^{k*} = 0$. La matriz Jacobiana del sistema (S_k) con (3.15) evaluada en x_ϵ^{k*} es $-\text{diag}(1, \epsilon, \dots, \epsilon)$, una matriz diagonal real de orden k que es estable.

Esto implica que $x_\epsilon^{k*} = 0$ es asintóticamente estable con respecto a \mathbb{R}_+^k y debe ser globalmente estable por la suposición.

Por otro lado, el sistema (S_k) con (3.15) tiene un punto de equilibrio positivo \tilde{x}_ϵ^k para un $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño. En efecto, $\tilde{x}_\epsilon^k = \tilde{x}^k + (A^k)^{-1}(0, \epsilon, \dots, \epsilon)^T > 0$ para $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño, ya que $\tilde{x}^k > 0$. La existencia de \tilde{x}_ϵ^k positivo contradice la estabilidad global de $\tilde{x}_\epsilon^{k*} = 0$ y por lo tanto no hay $\tilde{x}^k > 0$. Esto demuestra la unicidad de solución del $\text{PCL}(-A^k, I_{\cdot 1}^k)$.

Caso 2: $-b^k = A_{\cdot i}^k$.

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

$$A^k x^{k*} - A_{\cdot 1}^k = 0. \quad (3.16)$$

Supongamos que $\text{PCL}(-A^k, A_{\cdot 1}^k)$ tiene otra solución \tilde{x}^k . Por (3.16) y $\tilde{x}^k \neq x^{k*}$, \tilde{x}^k no es positivo. Si $\tilde{x}_1^k > 0$ y $\tilde{x}_j^k = 0$ para algún j tal que $2 \leq j \leq k$, podemos mostrar, de manera similar al Caso 1, que $\text{PCL}(-A^{k-1}, A_{\cdot 1}^{k-1})$ tiene dos soluciones y llegamos a una contradicción con $-A^{k-1} \in P$. Aquí, $-A_{\cdot 1}^{k-1}$ es un vector $(k-1)$ -dimensional obtenido de $A_{\cdot 1}^k$ quitando su j -ésimo elemento. Por lo tanto, $\tilde{x}_1^k = 0$. De forma similar es fácil mostrar que si $\tilde{x}_j^k = 0$ para algún j , $2 \leq j \leq k$, entonces de nuevo el $\text{PCL}(-A^{k-1}, A_{\cdot 1}^{k-1})$ tiene dos soluciones. Por lo tanto, $\tilde{x}_j^k > 0$ para $2 \leq j \leq k$. Ya que \tilde{x}^k es una solución de $\text{PCL}(-A^k, A_{\cdot 1}^k)$, satisface

$$\gamma_1 = a_{11}^T \tilde{x}^k - a_{11}^k \leq 0, \quad (3.17)$$

$$\begin{pmatrix} a_{22}^k & \cdots & a_{2k}^k \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{k2}^k & \cdots & a_{kk}^k \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{x}_2^k \\ \cdots \\ \tilde{x}_k^k \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} a_{21}^k \\ \cdots \\ a_{k1}^k \end{pmatrix} = 0, \quad (3.18)$$

donde a_1^T es el primer vector fila de A^k y $A^k = (a_{ik}^k)$. Denotamos la matriz (3.18) por \tilde{A}^{k-1} . Si $\gamma_1 = 0$, entonces \tilde{x}^k satisface $A^k \tilde{x}^k - A_{\cdot 1}^k = 0$, lo que implica que A^k es singular, por (3.16) y $x^{k*} \neq \tilde{x}^k$. Por lo tanto, $\gamma_1 < 0$.

Para $\epsilon > 0$, consideramos (S_k) con b^k cumpliendo

$$b^k = -A_{\cdot 1}^k - \epsilon \sum_{i=2}^k A_{\cdot i}^k. \quad (3.19)$$

Una solución del PCL($-A^k, A_{\cdot 1}^k + \epsilon \sum_{i=2}^k A_{\cdot i}^k$) es $x_\epsilon^{k*} = (1, \epsilon, \dots, \epsilon)^T$. Como $x_\epsilon^{k*} > 0$, debe ser globalmente estable por la suposición. Además, $\tilde{x}_\epsilon^k = (0, \tilde{x}_2^k + \epsilon, \dots, \tilde{x}_k^k + \epsilon)^T$ es también una solución del PCL. En efecto, por (3.18),

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

y además

$$\begin{aligned} \gamma_{1\epsilon} &= a_1^T \tilde{x}_\epsilon^k - (a_{11}^k + \epsilon \sum_{i=2}^k a_{1i}^k) \\ &= a_1^T \tilde{x}^k - a_{11}^k \\ &= \gamma_1 < 0. \end{aligned}$$

Como $\gamma_{1\epsilon}$ es un autovalor de la matriz Jacobiana del sistema (S_k) con (3.19) evaluado en \tilde{x}_ϵ^k , sabemos que hay una trayectoria que se aproxima a \tilde{x}_ϵ^k cuando $t \rightarrow \infty$ (ver [13]). Esto contradice la estabilidad global de x_ϵ^{k*} y muestra la unicidad de solución del PCL($-A^k, A_{\cdot 1}^k$). Por el Lema 3.2.4, $-A^k$ es una P -matriz. \square

Vamos a ver que la condición (3.10) es necesaria para que un punto de equilibrio no negativo x^* de (3.1) sea estable.

Teorema 3.2.7. *Consideramos el sistema*

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x_1, \dots, x_n) \quad i = 1, \dots, n, \quad (3.20)$$

con todos los f_i continuos. Si un punto de equilibrio no negativo x^* de (3.20) es estable, entonces

$$f_i(x_1^*, \dots, x_n^*) \leq 0 \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.21)$$

Demostración. Cuando $x^* > 0$, el teorema es trivial. Por lo tanto, vamos a suponer que $I \neq \emptyset$, donde I es definida como en (3.3).

Si el teorema no es cierto, entonces existe $i \in I$ tal que $f_i(x^*) > 0$, y como es continua, para algún $\epsilon > 0$, $f_i(x) > \delta > 0$ para $x \in S_\epsilon = \{x \in \mathbb{R}_+^n \mid |x - x^*| \leq \epsilon\}$. Sea $\Omega = S_\epsilon \cap \text{int}\mathbb{R}_+^n$. Entonces

$$x_i f_i(x) > 0 \quad \text{para } x \in \Omega. \quad (3.22)$$

Definimos $V(x) = x_i$ y su derivada en el tiempo a lo largo de una solución de (3.20) es positiva por (3.22) para $x \in \Omega$. Además, $V(x) > 0$ para $x \in \Omega$.

Tomamos un valor inicial x^0 de (3.20) cercano a x^* satisfaciendo $x^0 \in \Omega(x_i^0) \subset \Omega$, donde $\Omega(x_i^0) = \Omega \cap \{x \in \mathbb{R}_+^n \mid x_i \geq x_i^0\}$. Si la solución $x(t)$ con el valor inicial x^0 pertenece a $\Omega(x_i^0)$, entonces

$$\begin{aligned} V(x(t)) &= x_i(t) \\ &= x_i^0 + \int_0^t \frac{dV(x(t))}{dt} dt \\ &\geq x_i^0 + \alpha(x_i^0)t. \end{aligned} \quad (3.23)$$

Aquí

$$\alpha(x_i^0) = \min_{x \in \Omega(x_i^0)} \{x_i f_i(x)\} > 0. \quad (3.24)$$

Debido a (3.23), (3.24) y la acotación de $V(x)$ en $\Omega(x_i^0)$, $x(t)$ interseca con $\partial\Omega(x_i^0)$ (la frontera de $\Omega(x_i^0)$) en un tiempo finito $\tau > 0$. Claramente, $x(\tau) \in \partial S_\epsilon$. En efecto, si $x(\tau) \in \partial\Omega(x_i^0)$ pero $x(\tau) \notin \partial S_\epsilon$, entonces $V(x(\tau)) = x_i^0$, lo cual contradice (3.23) y (3.24). Por lo tanto, x^* no es estable respecto de \mathbb{R}_+^n . \square

Hasta el momento, tenemos varias clases de matrices como S_w , P y D . Que $A \in S_w$ implica la existencia de un punto de equilibrio no negativo globalmente estable de los sistemas de Lotka-Volterra para todo $b \in \mathbb{R}^n$. Por otro lado, $-A \in P$ implica la existencia de un único punto de equilibrio satisfaciendo (3.10) para cada $b \in \mathbb{R}^n$. Además (3.10) es necesario para que el punto sea estable (Teorema 3.2.7). Esto significa que podemos restringir la clase de interacción de la matriz A a la clase P cuando consideramos los sistemas de Lotka-Volterra con un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para algún $b \in \mathbb{R}^n$. Observemos que esto no excluye la posibilidad de la existencia de los sistemas de Lotka-Volterra con $-A \notin P$, los cuales tienen puntos de equilibrio no negativos globalmente estables para un particular $b \in \mathbb{R}^n$.

Finalmente, vamos a considerar el significado biológico de $-A \in P$, a partir del siguiente resultado:

Teorema 3.2.8. *$-A$ es un P -matriz si y solo si existe algún índice i tal que*

$$x_i \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j < 0$$

para algún vector $x \in \mathbb{R}^n$ distinto de cero.

El lado izquierdo describe el efecto sobre el crecimiento de la i -ésima especie en sí misma, y de las otras especies. De esta forma, $-A \in P$ significa que siempre existen algunas especies cuyo crecimiento se ve deprimido por las interacciones de las especies en cualquier estado $x \in \mathbb{R}_+^n$.

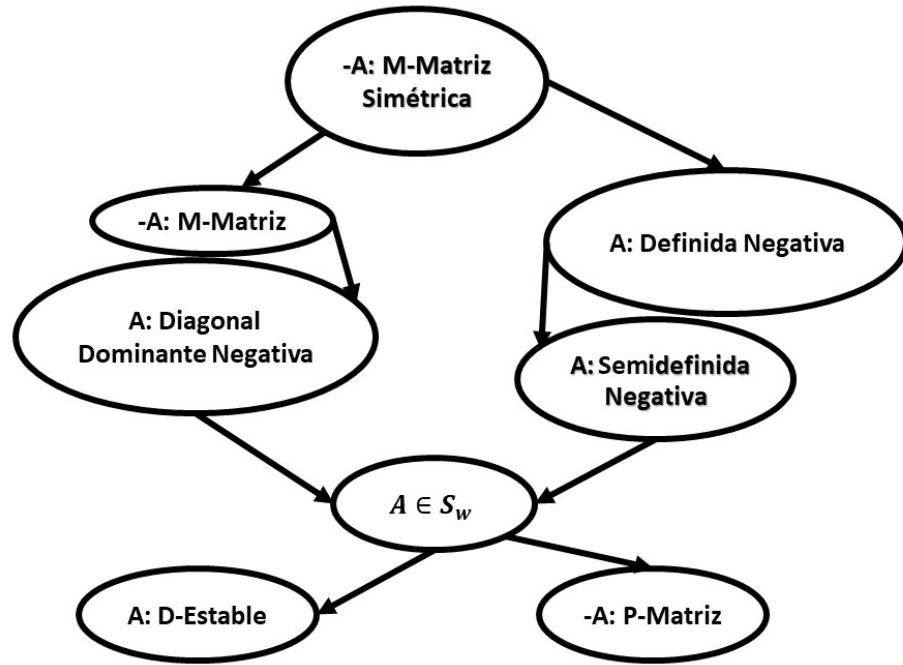


Figura 3.1: Relaciones entre las clases de matrices. “ $A \rightarrow B$ ” implica que la clase de A está incluida en la clase de B.

3.3. Estabilidad global y estructura de los sistemas

Vamos a considerar las relaciones entre las condiciones de estabilidad global obtenidas en la sección anterior y las estructuras de los sistemas de Lotka-Volterra. La matriz de interacción A y todas sus submatrices se asumen no singulares.

En esta sección vamos a tratar el siguiente problema: ¿qué estructuras de los sistemas de Lotka-Volterra garantizan la existencia de un punto de equilibrio no

negativo globalmente estable para todo $b \in \mathbb{R}^n$ cuando $-A \in P$ o $A \in D$? Es decir, queremos encontrar una estructura de sistemas para el sistema de Lotka-Volterra que satisfaga $A \in S_w$ bajo las condiciones $-A \in P$ o $A \in D$.

Las relaciones entre las especies de nuestros sistemas solo son determinadas por los signos de los elementos a_{ij} en la matriz de interacción A , a pesar de que la estabilidad de los sistemas puede depender de las magnitudes reales de los elementos. El problema que trataremos es el siguiente: ¿qué estructuras de los sistemas de Lotka-Volterra pueden asegurar su estabilidad global, dependiendo solo de la estructura de estos? Este problema está estrechamente conectado con la *estabilidad de signos* de las matrices.

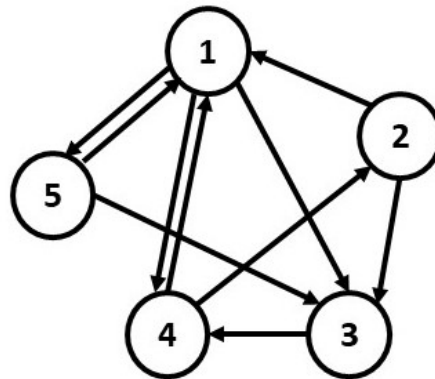


Figura 3.2: Grafo dirigido de un sistema de Lotka-Volterra.

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & 0 & a_{14} & a_{15} \\ 0 & a_{22} & 0 & a_{24} & 0 \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & 0 & a_{35} \\ a_{41} & 0 & a_{43} & a_{44} & 0 \\ a_{51} & 0 & 0 & 0 & a_{55} \end{pmatrix}$$

Vamos a dar una representación gráfica de una comunidad biológica (3.1) a fin de visualizar el ecosistema. La Figura 3.2 muestra esquemáticamente la correspondencia entre las cinco especies mostradas y su matriz de interacción. En el grafo, cada vértice representa una especie y las flechas representan las relaciones entre ellas. Los conceptos más importantes asociados a estos grafos son los ciclos y las cadenas.

Definición 3.3.1. Sea $B = (b_{ij})$ una matriz real de orden n . Un ciclo es un producto no nulo de la forma

$$b_{h_1 h_2} b_{h_2 h_3} \dots b_{h_{r-1} h_r} b_{h_r h_1},$$

donde h_1, \dots, h_r son diferentes y están contenidos en $N = \{1, \dots, n\}$. La longitud de este ciclo es r . Un ciclo de longitud 1 es un elemento $b_{ii} \neq 0$. Un producto de la forma $b_{h_1 h_2} b_{h_2 h_3} \dots b_{h_{r-1} h_r}$ se denota por una cadena en B de h_r a h_1 .

La longitud de un ciclo es usada para la clasificación de las estructuras. Consideraremos el primer problema para los sistemas de Lotka-Volterra.

3.3.1. Sistemas solo con ciclos de longitud uno

Si la matriz A de (3.1) solo tiene de ciclos de longitud uno, entonces es fácil comprobar que A puede ser permutado por una operación idéntica de fila y columna en una matriz triangular.

La Figura 3.3 muestra, de nuevo, esquemáticamente las relaciones entre las especies cuando la matriz de interacción A no contiene ciclos de longitud > 1 y su grafo dirigido correspondiente:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & \cdots & a_{1n} \\ 0 & a_{22} & a_{23} & \cdots & a_{2n} \\ 0 & 0 & a_{33} & \cdots & a_{3n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix}$$

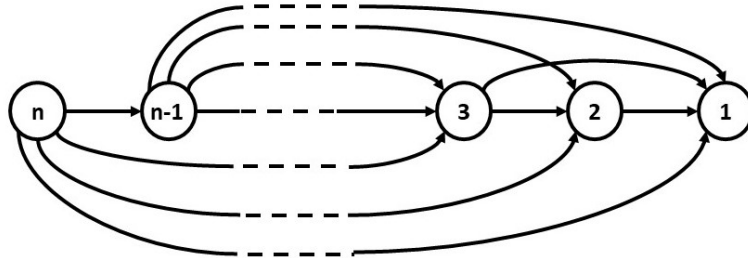


Figura 3.3: Grafo dirigido del sistema de Lotka-Volterra sin ciclos de longitud > 1 .

Teorema 3.3.1. *Supongamos que A solo tiene ciclos de longitud uno. Entonces el sistema (3.1) y todo sistema reducido tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una P -matriz.*

Demostración. La condición necesaria es probada por el Teorema 3.2.6.

Supongamos que $-A \in P$. Es suficiente mostrar que $-A \in P$ implica que $A \in S_w$. Ya que una matriz triangular $-A$ es una P -matriz si y solo si $a_{ii} < 0$ para todo i , es suficiente ver que $A \in S_w$ si $a_{ii} < 0$ para todo i .

Vamos a usar un argumento inductivo para A en n . Para $n = 1$, el teorema es trivial. Asumimos que el teorema es cierto para $n = r$, es decir, que existe una matriz diagonal definida positiva W_r tal que $-(W_r A_r + A_r^T W_r)$ es definida positiva. Aquí A_r es una matriz real triangular de orden n con $a_{ii} < 0$ para $i = 1, \dots, r$, y $W_r = \text{diag}(w_1, \dots, w_r)$ con $w_i > 0$ para $i = 1, \dots, r$.

Para el caso $n = r + 1$, vamos a probar que $A_{r+1} \in S_w$. Cuando A es una matriz triangular superior

$$\begin{aligned} & \det[-(W_{r+1} A_{r+1} + A_{r+1}^T W_{r+1})] \\ &= \det[-(W_r A_r + A_r^T W_r)] x [-2a_{r+1,r+1} w_{r+1} + c^T (W_r A_r + A_r^T W_r)^{-1} c], \end{aligned} \quad (3.25)$$

donde $c = (a_{1,r+1} w_1, a_{2,r+1} w_2, \dots, a_{r,r+1} w_r)^T$. Ya que c y $W_r A_r + A_r^T W_r$ son independientes de w_{r+1} (3.25) es positivo si elegimos $w_{r+1} > 0$ satisfaciendo

$$w_{r+1} > \frac{c^T (W_r A_r + A_r^T W_r)^{-1} c}{2a_{r+1,r+1}} > 0.$$

En efecto, la última inecuación es cierta, ya que $a_{r+1,r+1} < 0$ y $c^T (W_r A_r + A_r^T W_r)^{-1} c < 0$ para cualquier $c \neq 0$. Notamos que $W_r A_r + A_r^T W_r$ es definida negativa. Si $c = 0$, (3.25) es positiva para cualquier $w_{r+1} > 0$. Cuando A es triangular inferior, se puede probar de manera similar. \square

Notamos que para una matriz triangular A , $A \in S_w$, $-A \in P$ y $A \in D$ son equivalentes.

3.3.2. Sistemas solo con ciclos de longitud ≤ 2

Si A es una matriz reducible, esto es, si es permutada mediante una operación idéntica de fila y columna en

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & 0 \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix}, \quad (3.26)$$

entonces $A \in S_w$ si y solo si $A_{ii} \in S_w$ ($i = 1, 2$). Aquí, A_{ii} son matrices cuadradas distintas de cero y el A_{21} es una matriz rectangular distinta de cero.

Esto muestra que los problemas de estabilidad para los sistemas de Lotka-Volterra con A definida por (3.26) pueden ser reducidos a los problemas de Lotka-Volterra con A_{ii} ($i = 1, 2$). Por lo tanto, supongamos ahora que A es irreducible. Bajo esta suposición, si nuestros sistemas tienen solo ciclos de longitud ≤ 2 , entonces A es una matriz combinatoriamente simétrica (que significa: si $a_{ij} \neq 0$, entonces $a_{ji} \neq 0$ para todo $i \neq j$) (ver [25]). Los sistemas de Lotka-Volterra con esta matriz tienen una estructura como la siguiente:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & 0 & 0 & 0 \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} & 0 \\ 0 & a_{32} & a_{33} & 0 & 0 \\ 0 & a_{42} & 0 & a_{44} & a_{45} \\ 0 & 0 & 0 & a_{54} & a_{55} \end{pmatrix}$$

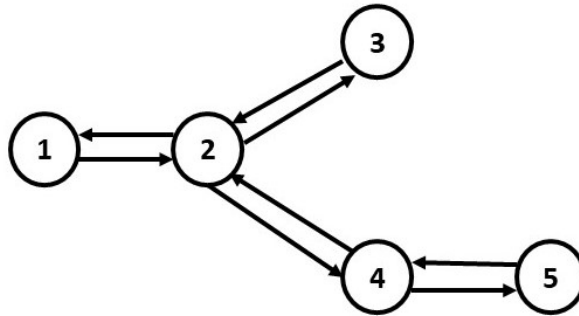


Figura 3.4: Ejemplo de un grafo dirigido de un sistema de Lotka-Volterra sin ciclos de longitud mayor que dos.

Teorema 3.3.2. *Supongamos que A es irreducible y solo tiene ciclos de longitud ≤ 2 . Entonces el sistema (3.1) y todos los sistemas reducidos tienen un punto de equilibrio no negativo globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una P -matriz.*

Lema 3.3.1. *Una matriz A combinatoriamente simétrica pertenece a S_w si $-A \in P$ y $a_{ij}a_{ji} \geq 0$ para cualquier $i \neq j$.*

Vamos a probar ahora el Teorema 3.3.2:

Demostración del Teorema 3.3.2: De forma similar al Teorema 3.3.1, es suficiente ver que $-A \in P$ implica que $A \in S_w$. De nuevo, usaremos inducción en el número de especies n .

Veamos el caso $n = 2$. Vamos a probar que si $a_{ii} < 0$ y $\det(A) > 0$, entonces $A \in S_w$. Como $\det(A) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} > 0$ por lo tanto tenemos que $a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}$. Veamos entonces que la matriz

$$\tilde{A} = DA + A^T D = \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} a_{11} & a_{21} \\ a_{12} & a_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} d_1 & 0 \\ 0 & d_2 \end{pmatrix}$$

donde $d_1, d_2 > 0$, es definida negativa. Tomamos $d = d_1 = d_2$. Para ello, los autovalores de la matriz \tilde{A} deben ser negativos:

$$\begin{aligned} |\tilde{A} - \lambda I| &= \begin{vmatrix} 2da_{11} - \lambda & d(a_{12} + a_{21}) \\ d(a_{12} + a_{21}) & 2da_{22} - \lambda \end{vmatrix} = (2da_{11} - \lambda)(2da_{22} - \lambda) - d^2(a_{12} + a_{21})^2 \\ &= \lambda^2 - 2\lambda d(a_{11} + a_{22}) + (4d^2 a_{11} a_{22} - d^2(a_{12} + a_{21})^2) = 0. \end{aligned}$$

Por lo tanto,

$$\lambda = \frac{2d(a_{11} + a_{22}) \pm \sqrt{4d^2(a_{11} + a_{22})^2 - 4d^2(4a_{11}a_{22} - (a_{12} + a_{21})^2)}}{2} < 0,$$

y sacando de la raíz $2d$ y simplificando, tenemos

$$d(a_{11} + a_{22}) \pm d\sqrt{(a_{11} + a_{22})^2 - 4a_{11}a_{22} + (a_{12} + a_{21})^2} < 0.$$

Sabemos que $d(a_{11} + a_{22}) < 0$, por la suposición inicial. Entonces, ya sabemos que al menos uno de los autovalores es negativo. Ahora tenemos que ver que el otro también lo es, es decir, queremos demostrar que

$$\sqrt{(a_{11} + a_{22})^2 - 4a_{11}a_{22} + (a_{12} + a_{21})^2} < -(a_{11} + a_{22}),$$

que elevándolo todo al cuadrado queda

$$\begin{aligned} (a_{11} + a_{22})^2 - 4a_{11}a_{22} + (a_{12} + a_{21})^2 &< (a_{11} + a_{22})^2 \iff \\ (a_{12} + a_{21})^2 &< 4a_{11}a_{22}. \end{aligned}$$

Pero esto es cierto, ya que se cumple la otra condición inicial:

$$4a_{12}a_{21} < (a_{12} + a_{21})^2 < 4a_{11}a_{22}.$$

Asumimos que es cierto para matrices de orden i con $(i = 1, \dots, r)$.

Para el caso $n = r + 1$, si $a_{ij}a_{ji} \geq 0$ para todo $i \neq j$, el teorema es trivial por el Lema 3.2.1. Supongamos ahora que para algún $k \neq j$

$$a_{kj}a_{jk} < 0. \tag{3.27}$$

La matriz A satisfaciendo la ecuación anterior (3.27), muestra que tiene la siguiente forma, mediante la permutación adecuada de filas y columnas idénticas:

$$A = \begin{pmatrix} A_1 & B_1 \\ B_2 & A_2 \end{pmatrix}$$

donde A_i son matrices de orden q para $i = 1$ y $(r + 1 - q)$ para $i = 2$, y cada matriz en los bloques de fuera de la diagonal tiene un solo elemento distinto de cero a_{kj} o a_{jk} como su elemento $(q, 1)$ o $(1, q)$, respectivamente. En efecto, si el ciclo (3.27) se quita del grafo dirigido, estaría partiéndolo en dos subgrafos independientes, ya que A es irreducible y solo tiene ciclos de longitud ≤ 2 . Por la suposición del argumento inductivo, existe una matriz diagonal definida positiva W_i tal que $W_i A_i + (A_i)^T W_i$ es definida negativa para $i = 1, 2$. Denotamos $W_1 = \text{diag}(w_1, \dots, w_q)$ y $W_2 = \text{diag}(w_{q+1}, \dots, w_{r+1})$. Definimos $W = \text{diag}(w_1, \dots, w_q, \alpha w_{q+1}, \dots, \alpha w_{r+1})$, donde α es un escalar positivo satisfaciendo $w_q a_{kj} + \alpha w_{q+1} a_{jk} = 0$. Notamos que $\alpha > 0$ por (3.27). Es fácil ver que

$$WA + A^T W = \begin{pmatrix} W_1 A_1 + (A_1)^T W_1 & 0 \\ 0 & \alpha [W_2 A_2 + (A_2)^T W_2] \end{pmatrix},$$

la cual es definida negativa, y, esto es, $A \in S_w$. □

3.3.3. Sistemas con ciclos de longitud > 2

Ahora vamos a considerar los sistemas de Lotka-Volterra que tienen ciclos de longitud mayor de que dos. Vamos a considerar dos tipos de sistemas.

Ciclos positivos

Todos los ciclos de longitud mayor que uno para los sistemas con A son positivos si y solo si A puede ser permutado por operaciones idénticas de fila y columna en

$$A = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix}, \quad (3.28)$$

donde A_{ii} ($i = 1, 2$) son matrices cuadradas con los elementos de fuera de la diagonal no negativos y A_{ij} ($i, j = 1, 2; i \neq j$) son matrices (generalmente rectangulares) no positivas [5]. Un grafo dirigido con solo ciclos positivos está compuesto de dos subgrafos mutuamente exclusivos tales que cada subgrafo tiene solo ciclos positivos y las cadenas entre los subgrafos son todas no positivas. Esto es referido como el *Teorema de Estructura*. El sistema se denota como *sistema balanceado* en psicología [5], y *Matriz Morishima* en economía [25]. El sistema ecológico con solo ciclos positivos consta de dos subsistemas simbióticos conectados con interacción competitiva.

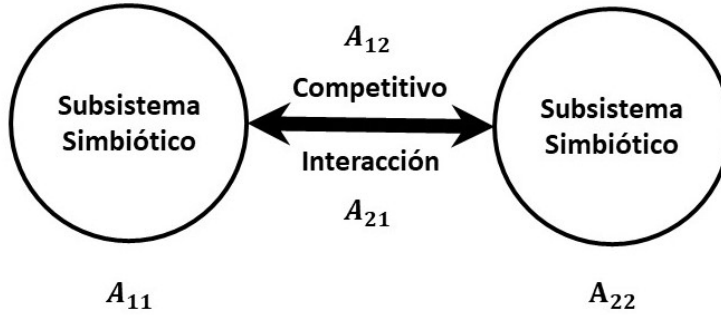


Figura 3.5: Sistema solo con ciclos positivos.

Teorema 3.3.3. *Supongamos que A solo tiene ciclos positivos. Entonces el sistema (3.1) y todo sistema reducido tiene un punto de equilibrio no negativo globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una P -matriz.*

Demostración. Es suficiente ver que $-A \in P$ implica que $A \in S_w$. Definimos la matriz $\tilde{A} = (\tilde{a}_{ij})$ satisfaciendo $\tilde{a}_{ii} = a_{ii}$ para todo i y $\tilde{a}_{ij} = |a_{ij}|$ para $i \neq j$. Es fácil comprobar que cada menor principal de \tilde{A} equivale al correspondiente menor de A , ya que A satisface (3.28). Por lo tanto, $-A \in P$ si y solo si $-\tilde{A} \in P$. Como todo $\tilde{a}_{ij} \geq 0$ ($i \neq j$), $-\tilde{A} \in P$ es equivalente a $\tilde{A} \in DDN$. Esto implica que $A \in DDN$, lo que muestra que $A \in S_w$ por el Teorema 3.2.5. \square

Notamos que un tipo particular de estos sistemas es justo un sistema simbiótico, es decir, el sistema con A satisfaciendo $a_{ij} \geq 0$ para todo $i \neq j$. Por lo tanto, el Corolario 3.2.1 es una versión especial del Teorema 3.2.8.

Ciclos simétricos

El sistema de Lotka-Volterra con A se llama *sistema simétrico* si y solo si $\text{sgn}a_{ij} = \text{sgn}a_{ji}$ para todo i, j y todo ciclo en A es equivalente a un ciclo cerrado, es decir,

$$a_{ij}a_{jk}\dots a_{lm}a_{mi} = a_{im}a_{ml}\dots a_{kj}a_{ji} \tag{3.29}$$

para todos los diferentes índices i, j, k, \dots, l, m . La condición (3.29) se denota por *Condición de Wegcheider* en química [30]. El sistema con una matriz simétrica es trivialmente un sistema simétrico. Está demostrado que existe una matriz diagonal no singular W tal que $W^{-1}AW$ es simétrica si y solo si A satisface (3.29).

Teorema 3.3.4. *El sistema simétrico (3.1) y todo sistema reducido tiene un punto de equilibrio no negativo globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $-A$ es una P -matriz.*

De manera similar a la matriz de Morishima, para el sistema simétrico, $A \in S_w$, $-A \in P$ y $A \in D$ son todas equivalentes.

Para una matriz circulante, $A \in D$ y $A \in S_w$ son equivalentes, pero $-A \in P$ no implica $A \in S_w$ en general.

Consideraremos ahora el segundo problema de los sistemas de Lotka-Volterra. Hasta el momento, para todas las estructuras consideradas en esta sección, sus condiciones de estabilidad son $-A \in P$ o $A \in D$, es decir, la estabilidad de los sistemas depende de las magnitudes actuales de los elementos de la matriz de interacción A . Ahora vamos a dar una condición de estabilidad que depende solo del patrón de signos de los elementos.

Definición 3.3.2. 1. *Una matriz real de orden n , B , se dice que es de signo similar a A si el patrón de signos $(-, +, 0)$ de B es el mismo que el patrón de signos $(-, +, 0)$ de A , independientemente de las magnitudes de las entradas de A o B . El conjunto de dichas matrices se denota por Q_A .*

2. *Se dice que A es de signo estable o cualitativamente estable si y solo si $B \in Q_A$ implica que B es estable.*

Teorema 3.3.5. *Asumimos que A es irreducible y $a_{ii} < 0$ para todo i . Entonces A es de signo estable si y solo si*

- (i) $a_{ij}a_{ji} \leq 0$ para todo $i \neq j$,
- (ii) A solo tiene ciclos de longitud ≤ 2 .

Además, $B \in S_w$ para cualquier $B \in Q_A$ si y solo si A es de signo estable.

El Teorema 3.3.5 implica que el sistema de la cadena alimentaria tiene siempre un punto de equilibrio no negativo globalmente estable independientemente de las magnitudes reales de la relación interespecífica o intraespecífica, si todas las especies tienen efecto de autoacompañamiento ($a_{ii} < 0$ para todo i).

3.4. Extensión de las condiciones de estabilidad global

En esta sección consideraremos la estabilidad global de un punto de equilibrio positivo x^* del sistema de Lotka-Volterra bajo la suposición de que $A \in \bar{S}_w$.

Notemos que la clase \overline{S}_w no garantiza la existencia de x^* en general, ya que $A \in \overline{S}_w$ no implica $-A \in P$. Simplemente vamos a asumir que existe un x^* positivo. Entonces, el sistema de Lotka-Volterra puede ser escrito como

$$\dot{x}_i = x_i \sum_{j=1}^n a_{ij}(x_j - x_j^*), \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.30)$$

Para asegurar la estabilidad global de un punto de equilibrio, asumiremos dos tipos de sistemas de Lotka-Volterra satisfaciendo, además, dos condiciones: la condición de que $\text{diag}(x^*)A$ es estable o que A es de signo estable.

Vamos a considerar el primer sistema. Para ellos, vamos a tener tres condiciones: (a) $A \in \overline{S}_w$; (b) existe un punto de equilibrio x^* ; (c) $\text{diag}(x^*)A$ es estable.

Hsu [16] probó que x^* es globalmente estable para $n = 2$ bajo esas condiciones. También x^* es globalmente estable para el modelo de cadena alimentaria con $n \leq 7$.

Aplicando la función de Liapunov

$$V(x) = \sum_{i=1}^n w_i [x_i - x_i^* - x_i^* \log(\frac{x_i}{x_i^*})] \quad (3.31)$$

se demostró ([16], [14], [19]) que toda solución de (3.30) tiende al conjunto invariante máximo M contenido en el conjunto

$$E = \{x \in \text{int}\mathbb{R}_+^n \mid (x - x^*)^T (WA + A^T W)(x - x^*) = 0\}. \quad (3.32)$$

Aquí, M es llamado *Conjunto invariante de LaSalle* del sistema. Para probar la estabilidad global de x^* es suficiente mostrar que $M = \{x^*\}$.

Por el teorema de estabilidad de Liapunov, cada solución $x(t)$ en M está acotada. Ya que M es invariante, y $\dot{V}(x(t)) = 0$, existe una constante $c \geq 0$ satisfaciendo $V(x(t)) = c$ para todo $t \geq 0$. Además, como el Hessiano de V es definido positivo, $x(t) = x^*$ o $x(t)$ es una solución acotada que no tiende a x^* . Por lo tanto, tenemos el siguiente lema.

Lema 3.4.1. *Supongamos que $x(t)$ es una solución en M . Entonces o bien $x(t) = x^*$ o bien $x(t)$ es una solución acotada y estrictamente positiva que no tiende a x^* .*

Por el Lema 3.4.1, el resultado de Hsu [16] puede ser extendido a $n = 3$.

Teorema 3.4.1. *Consideremos el sistema (3.30) con $n = 3$. Si $A \in \overline{S}_w$ y $\text{diag}(x^*)A$ es estable, entonces x^* es globalmente estable.*

Para la demostración del Teorema 3.4.1, necesitamos el Teorema de Poincaré-Bendixon y la siguiente definición, que vamos a recordar:

Definición 3.4.1. *Dado un espacio X , un aplicación $\Phi : \mathbb{R}_+X \rightarrow X$ y un punto $x \in X$, se define el conjunto w -límite del punto x como*

$$w(x) = \{y \in X \mid \exists (t_n)_{n \in \mathbb{N}} \rightarrow +\infty \text{ tal que } (\Phi(t_n, x))_{n \in \mathbb{N}} \rightarrow y\}.$$

Teorema 3.4.2 (Teorema de Poincaré-Bendixson). *Sea $w(x)$ un conjunto w -límite compacto no vacío. Entonces si $w(x)$ no contiene puntos de equilibrio, debe ser una órbita periódica.*

Demostración del Teorema 3.4.1. Como $A \in \overline{S}_w$, existe una matriz definida positiva de orden 3, W , tal que $WA + A^TW$ es semidefinida negativa. Por lo tanto, la derivada con respecto al tiempo de (3.31) a lo largo de la solución de (3.30) satisface

$$\begin{aligned} \dot{V}(x(t)) &= \frac{1}{2}(x - x^*)^T(WA + A^TW)(x - x^*) \\ &= - \sum_{i=1}^3 \left\{ \sum_{j=1}^3 b_{ij}(x_j - x_j^*) \right\}^2 \leq 0. \end{aligned} \tag{3.33}$$

Para probar el teorema, debemos mostrar que $\dot{V}(x(t)) = 0$ implica que $x(t) = x^*$, es decir, $M = \{x^*\}$.

Cuando el $\text{rang}(B) = 3$, es trivial, donde $B = (b_{ij})$.

Consideramos cuando $\text{rang}(B) = 2$. Supongamos que hay una solución no constante $x \in M$ tal que $\dot{V}(x) = 0$. Entonces, por (3.33), x satisface

$$\sum_{j=1}^3 b_{ij}(x_j - x_j^*) = 0, \quad \text{para } i = 1, 2, 3. \tag{3.34}$$

Como $\text{rang}(B) = 2$, tenemos dos casos: (i) $b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21} \neq 0$ y $b_{13}^2 + b_{23}^2 \neq 0$ o (ii) $b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21} \neq 0$ y $b_{13}^2 + b_{23}^2 = 0$. Consideremos el primer caso. En (3.34) para $i = 1, 2$, obtenemos

$$x_i - x_i^* = c_i(x_3 - x_3^*) \quad \text{para } i = 1, 2, \tag{3.35}$$

donde c_i son constantes. Sustituyendo dos ecuaciones en la ecuación de (3.30) con $i = 3$, tenemos que $\dot{x}_3 = cx_3(x_3 - x_3^*)$ donde $c = a_{31}c_1 + a_{32}c_2 + a_{33}$. Si $c = 0$, entonces x_3 es una constante y también lo es x por (3.35), lo que implica

que $x(t) = x^*$, una contradicción. Notamos que A es no singular y que x^* es única ya que $\text{diag}(x^*)A$ es estable. Si $c \neq 0$, entonces $x_3 \rightarrow x_3^*$ o 0 o $+\infty$ cuando $t \rightarrow +\infty$. Todas estas posibilidades nos llevan a contradicción con el Lema 3.4.1. Por lo tanto, $M = \{x^*\}$. Ahora consideremos el segundo caso (ii). Por (3.34) para $i = 1, 2$, obtenemos $x_i = x_i^*$ para $i = 1, 2$ y $\dot{x}_3 = a_{33}x_3(x_3 - x_3^*)$. De nuevo, tenemos una contradicción similar al primer caso. Por lo tanto, $M = \{x^*\}$.

Ahora vamos a suponer que el $\text{rang}(B) = 1$, donde M está contenido en $E = \{x \in \text{int}\mathbb{R}_+^3 \mid -[\sum_{j=1}^3 b_{1j}(x_j - x_j^*)]^2 = 0\}$. Tenemos ahora tres posibilidades: (iii) $b_{11} \neq 0$ y $b_{12}^2 + b_{13}^2 = 0$ ó (iv) $b_{11}b_{12} \neq 0$, $b_{13} = 0$ o bien (v) $b_{11}b_{12}b_{13} \neq 0$. Para el primer caso, obtenemos $x_1 = x_1^*$. Sustituyendo en (3.30), tenemos $a_{12}(x_2 - x_2^*) + a_{13}(x_3 - x_3^*) = 0$, $\dot{x}_i = x_i \sum_{j=2}^3 a_{ij}(x_j - x_j^*)$ para $i = 2, 3$. Por lo tanto, la misma consideración que para el caso (i) nos muestra que $M = \{x^*\}$. Consideremos ahora el segundo caso (iv), donde

$$b_{11}(x_1 - x_1^*) + b_{12}(x_2 - x_2^*) = 0. \quad (3.36)$$

Sustituyendo (3.36) en (3.30) para $i = 2, 3$, tenemos

$$\begin{aligned} \dot{x}_2 &= x_2[(a_{22} - a_{21}b_{12}/b_{11})(x_2 - x_2^*) + a_{23}(x_3 - x_3^*)], \\ \dot{x}_3 &= x_3[(a_{32} - a_{31}b_{12}/b_{11})(x_2 - x_2^*) + a_{33}(x_3 - x_3^*)]. \end{aligned}$$

Por el Lema 3.4.1, (x_2, x_3) son soluciones no constantes estrictamente positivas si $x(t) \neq x^*$. Además, el teorema de Poincaré-Bendixson implica que (x_2, x_3) es periódico. Como el sistema de Lotka-Volterra para $n = 2$ no ha aislado órbitas periódicas, la traza del Jacobiano de (x_2^*, x_3^*) para el sistema anterior es cero, es decir

$$(a_{22} - a_{21}b_{12}/b_{11})x_2^* + a_{33}x_3^* = 0. \quad (3.37)$$

De manera similar, sustituyendo (3.36) en (3.30) para $i = 1, 3$, tenemos

$$(a_{11} - a_{12}b_{11}/b_{12})x_1^* + a_{33}x_3^* = 0. \quad (3.38)$$

Por (3.37) y (3.38), $b_{11}b_{12} \neq 0$ llegamos a

$$\det \begin{pmatrix} a_{22}x_2^* + a_{33}x_3^* & -a_{21}x_2^* \\ -a_{12}x_1^* & a_{11}x_1^* + a_{33}x_3^* \end{pmatrix} = 0,$$

lo cual muestra que la matriz

$$A_2 = \begin{pmatrix} a_{11}x_1^* & a_{12}x_1^* \\ a_{21}x_2^* & a_{22}x_2^* \end{pmatrix}$$

tiene dos autovalores $a_{11}x_1^* + a_{22}x_2^* + a_{33}x_3^*$ y $-a_{33}x_3^*$. Por lo tanto, $\det A_2 = (a_{11}x_1^* + a_{22}x_2^* + a_{33}x_3^*)(-a_{33}x_3^*)$ que debe ser no negativa ya que $A \in \bar{S}_w$. Notamos

que $A \in \overline{S}_w$ implica que $a_{ii} \leq 0$ para $i = 1, 2, 3$. Si $a_{33} < 0$, entonces $\det A_2 < 0$, lo que nos lleva a una contradicción, por lo que $a_{33} = 0$. Por (3.37) y (3.38), tenemos que $b_{11}a_{22} = b_{12}a_{21}$ y $b_{11}a_{12} = b_{12}a_{11}$. Por (3.36) tenemos

$$a_{21}(x_1 - x_1^*) + a_{22}(x_2 - x_2^*) = 0, \quad (3.39)$$

$$a_{11}(x_1 - x_1^*) + a_{12}(x_2 - x_2^*) = 0. \quad (3.40)$$

Como A es no singular, y $a_{33} = 0$, $a_{11}^2 + a_{12}^2 + a_{21}^2 + a_{22}^2 \neq 0$. Además, $b_{11}b_{12} \neq 0$, y $b_{11}a_{22} = b_{12}a_{21}$ y $b_{11}a_{12} = b_{12}a_{11}$ implican que $a_{11}a_{12} \neq 0$ o $a_{21}a_{22} \neq 0$. Sin pérdida de generalidad, asumimos que $a_{11}a_{12} \neq 0$. Las ecuaciones (3.39), (3.40) y (3.30) para $i = 1, 2$ nos llevan a

$$\dot{x}_1 = x_1 a_{13}(x_3 - x_3^*), \quad \dot{x}_2 = x_2 a_{23}(x_3 - x_3^*).$$

Diferenciando (3.40) una y dos veces y sustituyendo lo anterior en ello, tenemos

$$a_{11}x_1 a_{13} + a_{12}x_2 a_{23} = 0, \quad a_{11}x_1 a_{13}^2 + a_{12}x_2 a_{23}^2 = 0, \quad (3.41)$$

que nos lleva a $a_{13} = a_{23}$. Si $a_{13} = 0$, entonces $a_{23} = 0$. Como $a_{33} = 0$, esto nos da una contradicción con que A es no singular. Por lo tanto, $a_{13} = a_{23} \neq 0$. La primera ecuación en (3.41) y (3.40) muestra que $a_{11}x_1 + a_{12}x_2 = 0$, $a_{11}x_1^* + a_{12}x_2^* = 0$. Por la transformación definida como $x_1/a_{12} = x_2/(-a_{11}) = x_{12}$, el sistema (3.30) con $n = 3$ se convierte en

$$\begin{aligned} \dot{x}_{12} &= x_{12} a_{13}(x_3 - x_3^*), \\ \dot{x}_3 &= x_3 a(x_{12} - x_{12}^*), \end{aligned} \quad (3.42)$$

donde, $a = a_{12}a_{31} - a_{11}a_{32}$ y $x_{12}^* = x_1^*/a_{12}$. Notamos que $x_{12} > 0$ ya que $a_{11} < 0$. Tenemos de nuevo una solución periódica (x_{12}, x_3) . En este caso, x^* está rodeado por una familia de soluciones periódicas x con $x_1 = a_{12}x_{12}$, $x_2 = -a_{11}x_{12}$ y x_3 , donde x_{12} y x_3 satisfacen (3.42). Es decir, x^* no es localmente asintóticamente estable lo que contradice que $\text{diag}(x^*)A$ es estable. Por lo tanto, $M = \{x^*\}$. Finalmente, vamos a considerar el caso (v) $b_{11}b_{12}b_{13} \neq 0$. Por $\sum_{j=1}^3 b_{1j}(x_j - x_j^*) = 0$ y (3.30) para $i = 1, 2$, tenemos

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1[(a_{11} - a_{13}b_{11}/b_{13})(x_1 - x_1^*) + (a_{12} - a_{13}b_{12}/b_{13})(x_2 - x_2^*)], \\ \dot{x}_2 &= x_2[(a_{21} - a_{23}b_{11}/b_{13})(x_1 - x_1^*) + (a_{22} - a_{23}b_{12}/b_{13})(x_2 - x_2^*)]. \end{aligned}$$

Si $x(t) \neq x^*$, (x_1, x_2) es una solución estrictamente positiva por el Lema 3.4.1. De nuevo, es una solución periódica por el teorema de Poincaré-Bendixson y la traza del Jacobiano es cero. Por lo tanto, obtenemos $a_{13}x_1^*b_{11} + a_{23}x_2^*b_{12} - (a_{11}x_1^* +$

$a_{22}x_2^*b_{13} = 0$. De forma similar, al considerar otros dos pares de ecuaciones en (3.30) junto con $\sum_{j=1}^3 b_{1j}(x_j - x_j^*) = 0$, obtenemos

$$\begin{aligned} -(a_{22}x_2^* + a_{33}x_3^*)b_{11} + a_{21}x_2^*b_{12} + a_{31}x_3^*b_{13} &= 0, \\ a_{12}x_1^*b_{11} - (a_{11}x_1^* + a_{33}x_3^*)b_{12} + a_{32}x_2^*b_{13} &= 0. \end{aligned}$$

El determinante de la matriz de coeficientes del sistema de las tres ecuaciones anteriores debe ser cero ya que $b_{11}b_{12}b_{13} \neq 0$. Esto muestra que $\text{diag}(x^*)A$ tiene tres autovalores satisfaciendo $\lambda_1 = \sum_{i=1}^3 a_{ii}x_i^*$, $\text{Re}\lambda_2 = \text{Re}\lambda_3 = 0$, lo cual es una contradicción y de nuevo tenemos $M = \{x^*\}$. \square

La prueba anterior depende del hecho de que podamos reducir el sistema de Lotka-Volterra (3.30) con $n = 3$ a sistemas 1- o 2-dimensional en el conjunto invariante de LaSalle M . El sistema 1-dimensional es solo una ecuación logística. En el caso 2-dimensional, podemos aplicar el teorema de Poincarè-Bendixon. Por lo tanto, nuestro enfoque adoptado aquí parece ser difícil de aplicar a los sistemas de Lotka-Volterra con $n \geq 4$.

Ahora vamos a considerar el segundo tipo de sistema, es decir, el sistema de Lotka-Volterra con matriz A de signo estable. La estabilidad de signo es también llamada *estabilidad cualitativa* y fue discutida en economía para el estudio de estabilidad local de los sistemas dinámicos no lineales (ver [34], [20], [21] y [11]). Quirk y Ruppert [32] dieron condiciones necesarias y suficientes para que A fuese de signo estable bajo las restricciones $a_{ii} < 0$ para todo i . Para esta restringida clase de matrices, $A \in S_w$ si A es de signo estable. Para la clase general sin la restricción necesitamos introducir el concepto de *test de color*.

- Definición 3.4.2.**
1. Se dice que el digrafo $G(A)$ de una matriz A de orden n es el grafo consistente en n vértices junto con las aristas. Si $a_{ii} < 0$ (o $a_{ii} = 0$), un punto negro \bullet (o un punto blanco \circ) es puesto en cada vértice.
 2. Una arista entre i y j se llama arista fuerte cuando $a_{ij} \neq 0$ y $a_{ji} \neq 0$ para $i \neq j$.
 3. El conjunto máximo de todos los vértices conectados mediante aristas fuertes al primer vértice se llama comunidad fuerte que contiene el primer vértice.

Usando el concepto de comunidad fuerte, el test de color se define de la siguiente manera:

Definición 3.4.3. Una comunidad fuerte $G(A)$ puede pasar el test de color si cada vértice en $G(A)$ puede ser coloreado en blanco y negro con el siguiente resultado

- (a) cada vértice con $a_{ii} < 0$ es negro;

- (b) hay al menos un punto blanco;
- (c) cada punto blanco está conectado mediante una arista fuerte a al menos otro punto blanco;
- (d) cada punto negro está conectado mediante una arista fuerte a un punto blanco, que está conectado mediante una arista fuerte a al menos otro punto blanco.

Teorema 3.4.3. Una matriz cuadrada A es de signo estable si y solo si satisface:

- (i) $a_{ii} \leq 0$ para $i = 1, \dots, n$;
- (ii) $a_{ij}a_{ji} \leq 0$ para $i \neq j$;
- (iii) $G(A)$ no tiene ciclos de longitud ≥ 3 ;
- (iv) cada comunidad fuerte en $G(A)$ puede no pasar el test de color;
- (v) $\det(A) \neq 0$.

Teorema 3.4.4. Si A es de signo estable, entonces cualquier punto de equilibrio positivo x^* en (3.30) es globalmente estable.

Demostración. Primero supongamos que $G(A)$ es en sí misma una comunidad fuerte. Entonces n vértices son conectados mediante $(n - 1)$ aristas fuertes. En efecto, por (iii) del Teorema 3.4.3, existen solo $n - 1$ pares (a_{ij}, a_{ji}) ($i \neq j$) tal que $a_{ij}a_{ji} \neq 0$. Además, estos pares satisfacen $a_{ij}a_{ji} \leq 0$ ($i \neq j$) por (ii) y existe una matriz diagonal positiva W tal que $WA + A^T W = 2\text{diag}(a_{11}w_1, \dots, a_{nn}w_n)$. Notamos que es posible elegir $w_i > 0$ ($i = 1, \dots, n$) satisfaciendo $w_i a_{ij} + w_j a_{ji} = 0$. Entonces, la derivada con respecto al tiempo de (3.31) a lo largo de las soluciones del sistema (3.30) es

$$\dot{V}(x) = \sum_{i=1}^n a_{ii} w_i (x_i - x_i^*)^2. \quad (3.43)$$

Es suficiente para probar el teorema que el conjunto invariante M de LaSalle contenido en $\{x \in \text{int}\mathbb{R}_+^n \mid \dot{V} = 0\}$ es simplemente idéntico a $\{x^*\}$. Veremos que esto es cierto, ya que $G(A)$ no puede pasar el test de color.

Ya que A es de signo estable, $G(A)$ no pasa el test de color por el Teorema 3.4.3 y al menos una de las condiciones (b), (c), (d) del test de color deber ser falsa por la Definición 3.3.2. Si (b) es falsa, entonces todos los vértices son negros en $G(A)$ y $a_{ii} < 0$ para $i = 1, \dots, n$. Por lo tanto, $\dot{V} = 0$ si y solo si $x_i = x_i^*$ para $i = 1, \dots, n$, lo que muestra que $M = \{x^*\}$.

Para los otros dos casos, asumimos que el vértice i es blanco ($a_{ii} = 0$). Si (c) es falso, el vértice i está conectado solo a puntos negros. Denotamos un subconjunto de vértices conectados a el vértice i mediante K . Ya que $\dot{V} = 0$ en M y $a_{kk} < 0$

para $k \in K$, tenemos $x_k = x_k^*$ en M para $k \in K$ por (3.44). Esto implica que $\dot{x}_i = 0$ por (3.30). Por otro lado, si (d) es falso, entonces, sin pérdida de generalidad, podemos suponer que el vértice blanco i está conectado al vértice negro j que está conectado solo a vértices negros excepto i . Denotamos de nuevo un conjunto de vértices conectados a j mediante K . Entonces, $x_j = x_j^*$ y $x_k = x_k^*$ en M , ya que $a_{jj} < 0$ y $a_{kk} < 0$ para $k \in K$. Además, la j -ésima ecuación en (3.30)

$$\dot{x}_j = x_j[a_{ji}(x_i - x_i^*) + a_{jj}(x_j - x_j^*) + a_{jk}(x_k - x_k^*) + \dots]$$

implica que $x_i = x_i^*$ en M , ya que $\dot{x}_j = 0$ en M (por $x_j = x_j^*$). De nuevo, esto muestra que $\dot{x}_i = 0$ en M . Por lo tanto, tenemos $\dot{x}_i = 0$ para $i = 1, \dots, n$ en M . Ya que $\det(A) \neq 0$ por la estabilidad de signo (condición (v) del Teorema 3.4.3), tenemos que $x = x^*$ en M . Esto muestra que para una comunidad fuerte con una matriz de signo estable, x^* es globalmente estable.

Para el caso general donde $G(A)$ está compuesto de varias comunidades fuertes, usamos el siguiente lema:

Lema 3.4.2. *Consideramos el sistema (3.30). Si A satisface*

- (I) $A_i \in \overline{S}_w$ ($i = 2, \dots, k$),
- (II) $\text{diag}(x_i^*)A_i$ es estable ($i = 1, \dots, k$),
- (III) x_i^* es globalmente estable para cada sistema reducido $\dot{x}_i = \text{diag}(x_i)A_i(x_i - x_i^*)$ ($i = 1, \dots, k$),

entonces x^* es globalmente estable. Aquí

$$A = \begin{pmatrix} A_1 & 0 & \cdots & 0 \\ \star & A_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \star & \star & \cdots & A_k \end{pmatrix}, \quad (3.44)$$

donde el A_j es una matriz irreducible de orden i_j para $j = 1, \dots, k$, todos los elementos en los bloques superiores derechos son cero y todas las matrices especificadas con \star en la parte inferior izquierda tienen cualquier elemento. Además, $x = (x_1; \dots; x_k)^T = (x_{11}, \dots, x_{1i_1}; \dots; x_{k1}, \dots, x_{ki_k})^T$ y $i_1 + \dots + i_k = n$. $x^* = (x_1^*, \dots, x_k^*)^T$ está definida de forma similar.

La condición (iii) del Teorema 3.4.3 implica que la matriz A debe tener la forma de (3.44) mediante una reorganización adecuada de los índices $i = 1, \dots, n$ y cada grafo $G(A_i)$ es una comunidad fuerte. Es fácil ver que cada A_i satisface toda condición (I), (II) y (III) del Lema 3.4.2 si A es de signo estable. \square

Ya que la matriz A tiene el mismo patrón de signos que $\text{diag}(x^*)A$ para algún $x^* > 0$, A es D -estable si A es de signo estable. Por lo tanto, los Teoremas 3.4.1 y 3.4.4 nos dan dos estructuras de los sistemas de Lotka-Volterra para los que la D -estabilidad de las matrices de interacción asegura la estabilidad global de $x^* > 0$ bajo la restricción de que $A \in \overline{S}_w$; uno de ellos es cualquier sistema de tres especies y el otro es una comunidad fuerte sin ciclos de longitud ≥ 3 para los cuales falla el test de color. Estos resultados dan respuesta afirmativa a la *conjetura de Hofbauer-Sigmund* [15]: *Si $A \in D$, entonces un punto de equilibrio positivo del sistema de Lotka-Volterra es globalmente estable.*

3.5. Sistemas de Lotka-Volterra generalizados

En esta sección consideraremos los sistemas de Lotka-Volterra con términos generales de crecimiento:

$$\dot{x}_i = x_i[q_i - f_i(x_1, \dots, x_n)] \quad \text{para } i = 1, \dots, n, \quad (3.45)$$

donde $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ y $q = (q_1, \dots, q_n)^T$ son vectores reales n -dimensionales y $f(x) = (f_1, \dots, f_n)^T$ es una función continua n -dimensional.

Si $q = b$ y $f(x) = -Ax$, entonces (3.45) se convierte en el sistema de Lotka-Volterra (3.1). Llamamos a (3.45) *sistema de Lotka-Volterra generalizado*. En esta sección vamos a ver que dichos sistemas mantienen fuertemente la siguiente propiedad con una función específica $f(x)$: tienen un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $b \in \mathbb{R}^n$.

Vamos a usar las siguientes notaciones y definiciones:

- (i) Para un vector q , $Q^+ = \{q | q > 0\}$, $Q^- = \{q | q \leq 0\}$ y $\overline{Q} = \mathbb{R}^n - (Q^+ \cup Q^-)$.
- (ii) Para q y $f(x)$ en (3.45), $X_{qI}^+ = \{x \in \mathbb{R}_I^n | f(x) - q \geq 0\}$ y $X_{qI}^- = \{x \in \mathbb{R}_I^n | f(x) - q \leq 0\}$. Aquí, \mathbb{R}_I^n está definida como en (3.3).
- (iii) Para un punto de equilibrio no negativo x^* de (3.45), $X_I^+ = \{x \in \mathbb{R}_I^n | x \geq x^*\}$ y $X_I^- = \{x \in \mathbb{R}_I^n | x \leq x^*\}$.

Definición 3.5.1. *Sea f una función de \mathbb{R}_+^n a \mathbb{R}^n .*

- (i) *Se dice que f es una Z -función si y solo si para todo $x \in \mathbb{R}_+^n$ e $i \neq j$ ($i, j = 1, \dots, n$), la función escalar $F_{ij} : \mathbb{R}_+^1 \rightarrow \mathbb{R}^1$ definida por $F_{ij}(t) = f_i(x + te^j)$ es no creciente. Aquí e^j es el j -ésimo vector unidad en \mathbb{R}^n .*

- (ii) Se dice que f es una M -función si y solo si es una Z -función así como isotona inversa en \mathbb{R}_+^n , es decir, para cualesquiera x e y en \mathbb{R}_+^n , $f(x) \leq f(y)$ implica que $x \leq y$.
- (iii) Se dice que f es una función fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n si y solo si existe un escalar $K > 0$ tal que para todo x e y en \mathbb{R}_+^n , $(x - y)^T[f(x) - f(y)] \geq K|x - y|^2$.

Es fácil comprobar que la solución $x(t)$ de (3.45) es no negativa para cualquier valor inicial no negativo $x(0)$ y $x_i(t) = 0$ si $x_i(0) = 0$. Por lo tanto, podemos definir un sistema reducido para (3.45) para el sistema de Lotka-Volterra.

3.5.1. Problema de complementariedad no lineal

Al igual que el problema de la complementariedad lineal ha jugado un papel importante en el análisis de estabilidad para los sistemas de Lotka-Volterra, usamos el *problema de complementariedad no lineal* para el análisis de (3.45). El problema es encontrar un vector $x \in \mathbb{R}^n$ tal que $x \geq 0$, $f(x) + c \geq 0$ y $x^T[f(x) + c] = 0$. Aquí, $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función dada y $c \in \mathbb{R}^n$ es un vector constante. El problema de complementariedad no lineal (f, c) es denotado por $PCN(f, c)$. Vamos a denotar un punto de equilibrio no negativo de (3.45) por x^* . Entonces, el problema de encontrar x^* satisfaciendo

$$q_i - f_i(x^*) \leq 0, \quad \text{para } i = 1, \dots, n \tag{3.46}$$

es equivalente al $PCN(f, -q)$. La restricción (3.46) en un punto de equilibrio negativo x^* es una condición necesaria para que x^* sea estable.

Los siguientes lemas dan las condiciones para la existencia y unicidad de solución de los problemas de complementariedad no lineal y son usados más tarde para el análisis de estabilidad de (3.45).

Lema 3.5.1. Sea $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ una Z -función continua y sea $c \in \mathbb{R}^n$. Denotamos el conjunto factible de $PCN(f, c)$ por $X_c^+ = \{x \in \mathbb{R}_+^n | f(x) + c \geq 0\}$.

- (i) Si X_c^+ es no vacío, entonces para todo $y \in X_c^+$, $x \leq y$. Aquí x es una solución de $PCN(f, c)$.
- (ii) El $PCN(f, c)$ tiene una solución para cada $c \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $\{x | x \geq f(0)\} \subseteq f(\mathbb{R}_+^n)$.
- (iii) Si f es una M -función, entonces el $PCN(f, c)$ tiene al menos una solución para cada $c \in \mathbb{R}_+^n$.

Lema 3.5.2. Si $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función continua y fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n , entonces existe una única solución \bar{x} de $PCN(f, 0)$, es decir, $\bar{x} \geq 0$, $f(\bar{x}) \geq 0$ y $\bar{x}^T f(\bar{x}) = 0$.

Sistemas con M-funciones

Sin pérdida de generalidad, suponemos que $f(0) = 0$ para (3.45). Vamos a considerar el sistema (3.45) satisfaciendo dos condiciones:

- (H-1) $f : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una M-función continua y diferenciable.
- (H-2) $\mathbb{R}_+^n \subseteq f(\mathbb{R}_+^n)$.

La última condición se llama *propiedad de sobreyectividad*.

Cuando f es una M-función, la propiedad de sobreyectividad es equivalente a imponer coercitividad, es decir, para cada secuencia creciente no acotada $\{x^k\}$ en \mathbb{R}_+^n , $\lim_{k \rightarrow +\infty} f_i(x^k) = +\infty$ para algún índice i [43]. En general, (H-1) no implica (H-2). Por ejemplo, $f(x) = x/(x+1)$ satisface (H-1) pero no (H-2), ya que $f(\mathbb{R}_+^1) = \{x | 0 \leq x \leq 1\} \subset \mathbb{R}_+^1$.

El siguiente teorema es fácil de ver y asegura la existencia del único punto de equilibrio no negativo satisfaciendo (3.46).

Teorema 3.5.1. Si (H-1) y (H-2) son satisfechas, el sistema (3.45) tiene un único punto de equilibrio no negativo x^* satisfaciendo (3.46) para cada $q \in \mathbb{R}^n$.

Primero resumimos varias propiedades con respecto al sistema (3.45) que son válidas para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$.

Lema 3.5.3. Denotamos la solución de (3.45) por $x^\alpha(t)$ y $x^\beta(t)$, de la cual los valores iniciales son $\alpha \in \mathbb{R}_+^n$ y $\beta \in \mathbb{R}_+^n$, respectivamente. Si $f(x)$ es una Z-función y $\alpha > \beta$, entonces $x^\alpha(t) \geq x^\beta(t)$ para todo $t \geq 0$.

Lema 3.5.4. Supongamos que (H-1) y (H-2) son satisfechas. Entonces se tiene lo siguiente

- (i) Para todo $x \in \mathbb{R}_+^n$, existe un η tal que $\eta > x$ y $\eta \in X_{qI}^+$.
- (ii) Existe un conjunto positivamente invariante $X_{qI}^+ \neq 0$ satisfaciendo $X_{qI}^+ \subseteq X_I^+$ para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$ y toda solución de (3.45) empezando en X_{qI}^+ converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.
- (iii) Toda solución $x(t)$ de (3.45) que empieza en \mathbb{R}_+^n está acotada y satisface

$$0 \leq \limsup_{t \rightarrow +\infty} x(t) \leq x^*. \quad (3.47)$$

(iv) Para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$, x^* es estable con respecto a X_I^+ y toda solución de (3.45) que empieza en X_I^+ converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.

Demostración. (i) Es trivial que para cualquier $x \in \mathbb{R}_I^n$ y $q \in \mathbb{R}^n$, existe un y tal que $y > f(x) - q$, $y + q > 0$ e $y > 0$. Por (H-2), existe un η satisfaciendo $f(\eta) = y + q > f(x)$, lo que implica que $\eta > x$, ya que una función continua isotona inversa es estrictamente isotona inversa [29].

(ii) Por el Teorema 3.5.1, un conjunto X_{qI}^+ es no vacío para cualquier $q \in \mathbb{R}^n$. Como x^* es una solución del PCN($f, -q$), $x^* \leq x$ para todo $x \in X_{qI}^+$ por el Lema 3.5.1(i). Esto muestra que $X_{qI}^+ \subseteq X_I^+$.

Ahora vamos a probar que X_{qI}^+ es positivamente invariante. Como \mathbb{R}_I^n es positivamente invariante, es suficiente ver que la intersección de \mathbb{R}_I^n y $X_q^+ = \{x | f(x) - q \geq 0\}$ también lo es. Mediante la transformación $y = f(x) - q$, X_q^+ se transforma en $Y_q^+ = \{y | y \geq 0\}$ y (3.45) en

$$\dot{y} = - \sum_{j=1}^n \frac{\partial f_i}{\partial x_j} x_j y_j, \quad i = 1, \dots, n.$$

Para cualquier i , $\dot{y}_i \geq 0$ si $y_i = 0$ e $y_j \geq 0$ ($j \neq i$). En efecto, $x \in \mathbb{R}_I^n$ y $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \leq 0$ para cualquier $i \neq j$ por (H-1). Esto muestra que la intersección de \mathbb{R}_I^n y Y_q^+ es positivamente invariante y, por tanto, también lo es X_{qI}^+ .

Definimos una función continuamente diferenciable $V(x)$ tal que

$$V(x) = \sum_{i=1}^n (x_i - x_i^*).$$

Entonces, $V(x) \geq 0$ para $x \in X_{qI}^+$ y $V(x) = 0$ solo en $x = x^* \in X_{qI}^+$, ya que $X_{qI}^+ \subseteq X_I^+$. La derivada con respecto al tiempo de $V(x(t))$ a lo largo de una solución de (3.45) es $\dot{V}(x(t)) = \sum_{i=1}^n x_i [q_i - f_i(x)] \leq 0$ en X_{qI}^+ . Ya que PCN($f, -q$) tiene una única solución, $\dot{V}(x(t)) = 0$ solo para $x = x^*$. Esto muestra que x^* es estable con respecto a X_{qI}^+ y toda solución en X_{qI}^+ converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.

(iii) Para cualquier $x \in \mathbb{R}_I^n$, existe un η tal que $\eta > x \geq 0$ y $\eta \in X_{qI}^+$ por (i). Por el Lema 3.5.3, $x^\eta(t) \geq x(t) \geq 0$ para todo $t \geq 0$. Aquí $x^\eta(t)$ (o $x(t)$) es una solución de (3.45) cuyo valor inicial es η (o x). Como $x^\eta(t)$ es estable con respecto a X_{qI}^+ y $x^\eta(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$, $x(t)$ está acotado y satisface (3.47).

(iv) Para cualquier $x \in X_I^+$, existe un $\eta > x \geq x^*$ y $\eta \in X_{qI}^+$ por (i) y por la definición de X_I^+ . De manera similar a (iii), tenemos $x(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$. La estabilidad de x^* con respecto a X_I^+ es trivial. \square

Ahora vamos a considerar la estabilidad de x^* con respecto a \mathbb{R}_I^n usando el Lema 3.5.4. El análisis de estabilidad de x^* para (3.45) consta de tres casos clasificados por la clase de q en (3.45).

Caso 1: $q \in Q^+$

Por (H-2), la única solución x^* de $\text{PCN}(f, -q)$ para $q \in Q^+$ satisface $f(x^*) - q = 0$. Además, $f(x^*) = q > 0 = f(0)$ asegura que $x^* > 0$. En efecto, $f(x)$ es estrictamente inversa isotona por (H-1).

Lema 3.5.5. *Supongamos que (H-1) y (H-2) son ciertas. Entonces existe un conjunto positivo invariante $X_{qI}^- \neq 0$ satisfaciendo $X_{qI}^- \subseteq X_I^-$ para cualquier $q \in Q^+$. Además, toda solución de (3.45) empezando en X_{qI}^- converge a x^* cuando $t \rightarrow +\infty$.*

Demostración. Ya que $f(x)$ es continua y $f(0) - q = -q < 0$, existe un conjunto $X_{qI}^- \neq 0$ para cualquier $q \in Q^+$. Para cualquier $x \in X_{qI}^-$, $f(x) - q \leq 0 = f(x^*) - q$. Por lo tanto, tenemos que $f(x) \leq f(x^*)$, lo que implica que $x \leq x^*$ para cualquier $x \in X_{qI}^-$. Esto muestra que $X_{qI}^- \subseteq X_I^-$. El resto del lema se puede probar de manera similar al Lema 3.5.4(ii). \square

Los Lemas 3.5.4(ii) y 3.5.5 muestran que x^* es estable respecto a X_{qI}^+ y X_{qI}^- . El siguiente teorema extiende la estabilidad a la región \mathbb{R}_I^n .

Teorema 3.5.2. *Si (H-1) y (H-2) se satisfacen, entonces (3.45) y sus sistemas reducidos tienen un punto de equilibrio positivo y globalmente estable para cada $q \in Q^+$.*

Caso 2: $q \in Q^-$

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

Teorema 3.5.3. *Si (H-1) y (H-2) se satisfacen, entonces $x^* = 0$ es un punto de equilibrio globalmente estable de (3.45) y sus sistemas reducidos para todo $q \in Q^-$.*

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

Por conveniencia de notación, mediante las permutaciones adecuadas de índices, $q \in \overline{Q}$ se asume que tiene la forma $q = (q_I, q_J)^T$. Aquí, $q_I = (q_1, \dots, q_p)^T \in Q^-$ y $q_J = (q_{p+1}, \dots, q_n)^T \in Q^+$, donde $p \neq 0$. El sistema (3.45) se expresa como

$$\begin{aligned}\dot{x}_I &= X_I[q_I - f_I(x_I, x_J)], \\ \dot{x}_J &= X_J[q_J - f_J(x_I, x_J)],\end{aligned}\tag{3.48}$$

donde x_I y $f_I(x_I, x_J)$ (o x_J y $f_J(x_I, x_J)$) son vectores p -dimensionales (o $(n-p)$ -dimensionales) obtenidos de x y $f(x)$ eliminando sus j -ésimas componentes para $j = p+1, \dots, n$ (o $j = 1, \dots, p$), respectivamente, y X_I (o X_J) es una matriz diagonal de orden p (u orden $n-p$) obtenida de $\text{diag}(x_1, \dots, x_n)$.

Ya que $f(x)$ satisface (H-2) y $q_J \in Q^+$, $f_J(0, x_J)$ satisface también $\mathbb{R}_+^{n-p} \subseteq f_J(\mathbb{R}_+^{n-p})$, lo que asegura la existencia de \tilde{x}_J tal que

$$f_J(0, \tilde{x}_J) = q_J. \quad (3.49)$$

Además, $f_J(0, \tilde{x}_J) = q_J > 0 = f_J(0, 0)$ implica que $\tilde{x}_J > 0$. En efecto, por (H-1), $f_J(0, x_J)$ es estrictamente isotona inversa con respecto a x_J .

Teorema 3.5.4. *Si (H-1) y (H-2) se mantienen, y además*

$$f_I(0, \tilde{x}_J) - q_I \geq 0 \quad (3.50)$$

se satisface, entonces $(0, \tilde{x}_J)$ es un punto de equilibrio globalmente estable de (3.45). Aquí $\tilde{x}_J > 0$ viene dado por (3.49).

Demostración. Por el Teorema 3.5.2, $\tilde{x}_J > 0$ es un punto de equilibrio globalmente estable del segundo sistema de (3.48) con $x_I = 0$.

Vamos a definir un subconjunto de \mathbb{R}_I^n tal que $\tilde{\mathbb{R}}_I^n = \{x \in \mathbb{R}_+^n | x_I = 0, x_J > 0\}$ y denotamos $x^* = (0, \tilde{x}_J)$. Entonces, para cada $x \in \mathbb{R}_I^n$, existen η y ξ satisfaciendo $\eta > x > \xi$, $\eta \in X_{q_I}^+$ y $\xi \in \tilde{\mathbb{R}}_I^n$, por el Lema 3.5.4(i). Por el Lema 3.5.3, $x^\eta(t) \geq x(t) \geq x^\xi(t)$ para todo $t \geq 0$. Además, $x^\eta(t) \rightarrow (0, \tilde{x}_J)^T$ y $x^\xi(t) \rightarrow (0, \tilde{x}_J)^T$ cuando $t \rightarrow +\infty$, por el Lema 3.5.4(ii) y el Teorema 3.5.2. Notamos que $(0, \tilde{x}_J)^T$ es una solución única del PCN($f, -q$) debido a (3.49) y (3.50). Por lo tanto, $x(t) \rightarrow (0, \tilde{x}_J)^T$ cuando $t \rightarrow +\infty$. El resto de la demostración es similar a la del Lema 3.5.4(ii). \square

Para el Caso 1 (o 2), la única solución del PCN($f, -q$) es $x^* > 0$ (o $x^* = 0$). Pero el punto $(0, \tilde{x}_J)$ no es necesariamente una solución del PCN($f, -q$) con $q \in \overline{Q}$, ya que no satisface (3.50), en general. En efecto, $0 = f_I(0, 0) \geq f_I(0, \tilde{x}_J)$ por (H-1) y $q_I \leq 0$. Este es un punto difícil para el análisis de estabilidad para (3.45) con $q \in \overline{Q}$. Sin embargo, lo siguiente lo prueba para $n = 2$.

Teorema 3.5.5. *Cuando $n = 2$, existe un punto de equilibrio no negativo globalmente estable de (3.45) para cualquier $q \in \overline{Q}$, si (H-1) y (H-2) se satisfacen.*

Demostración. Supongamos que $q_1 < 0$ y $q_2 > 0$. Por el Teorema 3.5.4, $(0, \tilde{x}_2) \geq 0$ satisfaciendo

$$f_2(0, \tilde{x}_2) = q_2, \quad (3.51)$$

es globalmente estable si $f_1(0, \tilde{x}_2) \geq q_1$. Por lo tanto, podemos suponer que

$$f_1(0, \tilde{x}_2) - q_1 < 0. \quad (3.52)$$

Como $f_1(0, 0) = 0$ y $q_1 < 0$, (3.52) implica la existencia de $\bar{x}_2 > 0$ tal que

$$f_1(0, \bar{x}_2) - q_1 = 0, \quad \tilde{x}_2 > \bar{x}_2 > 0. \quad (3.53)$$

Por (H-1), $f(x)$ es una función estrictamente diagonalmente isotona [26] y $f_2(0, \bar{x}_2) - q_2 < 0$ por (3.51) y (3.53). Como $f(0) = 0$ y $q_1 < 0$, tenemos

$$f_1(x_1, 0) - q_1 > 0 \quad \text{para cualquier } x_1 \geq 0. \quad (3.54)$$

Por $q_2 > 0$ y (3.52), $(0, 0)$ y $(0, \tilde{x}_2)$ no son soluciones del PCN($f, -q$). Además, (3.54) implica que no existe un punto de equilibrio en el eje x_1 . Por lo tanto, existe un punto de equilibrio positivo x^* satisfaciendo $f_i(x_1^*, x_2^*) - q_i = 0$ para $i = 1, 2$ por el Teorema 3.5.1.

Debemos mostrar que x^* es un punto de equilibrio globalmente estable con respecto a $\text{int}\mathbb{R}_+^2$. Para cualquier $x \in \text{int}\mathbb{R}_+^2$, existen η y ξ satisfaciendo $\eta > x > \xi$, $\eta \in X_{qI}^+$ y $\xi \in \tilde{\mathbb{R}}_I^2 = \{x | x_1 = 0, x_2 > 0\}$. Además, $x^\eta(t) \geq x(t) \geq x^\xi(t)$ para todo $t \geq 0$. Por el Teorema 3.5.2 y $q_2 > 0$, $x^\xi(t) \rightarrow (0, \tilde{x}_2)^T$ cuando $t \rightarrow +\infty$. También, por el Lema 3.5.4(ii), $x^\eta(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$. Por lo tanto, existe un tiempo $\tau > 0$ para un $\epsilon > 0$ suficientemente pequeño tal que

$$(0, \tilde{x}_2 - \epsilon)^T \leq x(\tau) \leq (x_1^* + \epsilon, x_2^* + \epsilon)^T. \quad (3.55)$$

Vamos a considerar la solución de (3.45) con un valor inicial $x^0 = x(\tau)$ satisfaciendo (3.55). Por el Lema 3.5.4(i) y (3.52), existe γ y δ tal que $\gamma > x^0 > \delta$, $\gamma \in X_{qI}^+$ y $\delta \in X_{qI}^-$. Por lo tanto, podemos mostrar que $x^0(t) \rightarrow x^*$ cuando $t \rightarrow +\infty$ de forma similar a la demostración del Teorema 3.5.2. \square

Albrecht, Gatzke, Haddad y Wax ([1], [2]) probaron que toda trayectoria del sistema (3.45) con $q = 0$ en $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ converge a un punto de equilibrio positivo cuando $t \rightarrow +\infty$, si

- (i) $\partial f_i / \partial x_j < 0$ en $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ para $i \neq j$,
- (ii) para cualquier $\alpha > 0$ y $\beta > 0$, existe un $\gamma > 0$ para $\xi > 0$ tal que

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

- (iii) existen $x_{11} > 0$ y $x_{22} > 0$ tales que

$$\begin{aligned} (x_1 - x_{11})f_1(x_1, 0) &> 0 && \text{para todo } x_1 \geq 0, x_1 \neq x_{11}, \\ (x_2 - x_{22})f_1(0, x_2) &> 0 && \text{para todo } x_2 \geq 0, x_2 \neq x_{22}. \end{aligned}$$

Vamos a comparar las condiciones de estabilidad obtenidas aquí con las dadas en la Sección 3.2. Cuando $f(x) = -Ax$, las condiciones (H-1) y (H-2) son equivalentes a $A \in M$ (ver [33]). Por lo tanto, (H-1) y (H-2) son generalizaciones no lineales de las suposiciones en el Corolario 3.2.1. Esto implica que existe

un punto de equilibrio no negativo globalmente estable x^* para los sistemas de Lotka-Volterra con $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si $A \in M$. Pero los teoremas en esta sección aseguran la existencia de x^* para los sistemas de Lotka-Volterra generalizados con las restricciones $q \in Q^+$ y $q \in Q^-$. Para $q \in \bar{Q}$ general, las condiciones de existencia de x^* globalmente estable no se han obtenido aún excepto para un punto de equilibrio particular (Teorema 3.5.4) y para $n = 2$ (Teorema 3.5.5).

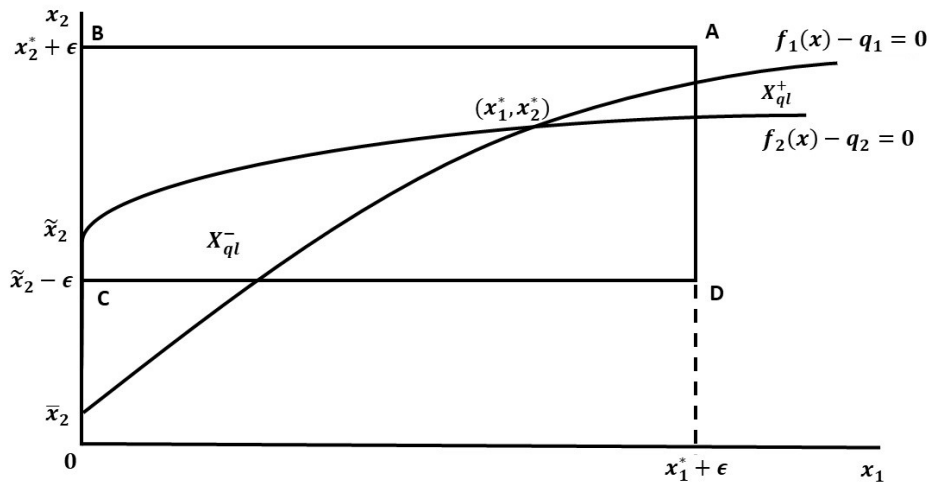


Figura 3.6: Toda solución de (3.45) con $q \in \bar{Q}$ empezando en $\text{int}\mathbb{R}_+^2$ está en un rectángulo ABCD en un tiempo finito τ .

B. Sistemas con Funciones Fuertemente Monótonas

Ahora vamos a considerar (3.45) con un función fuertemente monótona.

Teorema 3.5.6. *Supongamos que $f(x)$ es continua y fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n . Entonces el sistema (3.45) y todo sistema reducido tiene un punto de equilibrio no negativo y globalmente estable para cada $q \in \mathbb{R}^n$.*

Demostración. Por el Lema 3.5.2, el PCN($f - q, 0$) tiene una única solución para cada $q \in \mathbb{R}^n$, ya que $f(x) - q$ es continua y fuertemente monótona en \mathbb{R}_+^n para cada $q \in \mathbb{R}^n$. Por lo tanto, (3.45) tiene un único punto de equilibrio no negativo satisfaciendo (3.46).

Consideramos la función (3.11) con $w_i = 1$ para $i = 1, \dots, n$. Entonces su derivada con respecto al tiempo es

$$\begin{aligned} \dot{V}(x(t)) &= - \sum_{i=1}^n (x_i - x_i^*) [f_i(x) - q_i] \\ &= -(x - x^*)^T [f(x) - f(x^*)] - (x - x^*)^T [f(x^*) - q] \\ &\leq -K|x - x^*|^2 - \sum_{i \in I} x_i [f_i(x^*) - q_i], \end{aligned} \quad (3.56)$$

con K un escalar positivo dado por la Definición 3.5.1(iii). Por lo tanto, $\dot{V}(x(t)) \leq 0$ en \mathbb{R}_I^n por (3.46) y la igualdad se mantiene solo cuando $x = x^*$ en \mathbb{R}_I^n . \square

El siguiente lema muestra que la condición de estabilidad dada en el Teorema 3.5.6 es una generalización del Teorema 3.2.5(ii).

Lema 3.5.6. *Sea $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ una función continuamente diferenciable en un conjunto abierto convexo $D \subseteq \mathbb{R}^n$. Sea $J_f(x)$ su matriz Jacobiana con $x \in D$. Entonces $f(x)$ es fuertemente monótona en D , si existe un escalar $k > 0$ tal que $y^T J_f(x)y \geq k|y|^2$ para todo $x \in D$ y todo $y \in \mathbb{R}^n$.*

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

Capítulo 4

Sistemas mutualistas de Lotka-Volterra

RESUMEN

En este capítulo estudiaremos la existencia y unicidad de soluciones para redes mutualistas y su estabilidad global. Para ello, consideraremos varios tipos de matrices y los compararemos.

4.1. El modelo para redes mutualistas

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

Las redes mutualistas en Ecología muestran las interacciones de beneficio mutuo entre especies. En este tipo de redes hay dos conjuntos de especies y las relaciones solo ocurren entre especies pertenecientes a conjuntos distintos. Este tipo de redes se denominan *bipartitas*. El estudio de estas redes mutualistas ha revelado una estructura en la matriz de interacciones. Existen especies, llamadas *especialistas*, que interactúan con pocas especies del otro conjunto de nodos. Pero dichos especialistas siempre interactúan con las especies que llamamos *generalistas*, que se relacionan con un gran número de especies. A esta propiedad se la

denomina *anidamiento*.

En este capítulo analizaremos las propiedades dinámicas de esta red. Para ello, vamos a estudiar la existencia y unicidad de soluciones y la estabilidad global del sistema mutualista.

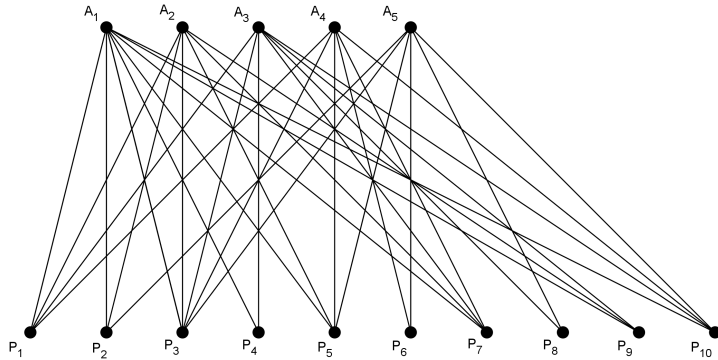


Figura 4.1: Esquema de una red mutualista.

Para el análisis de las propiedades dinámicas de la red, vamos a considerar el siguiente sistema

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx_i}{dt} = x_i \left(\alpha_{p_i} - \sum_{j=1}^P \beta_{p_{ij}} x_j + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} y_k \right) \quad i = 1, \dots, P, \\ \frac{dy_i}{dt} = y_i \left(\alpha_{a_i} - \sum_{j=1}^A \beta_{a_{ij}} y_j + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} x_k \right) \quad i = 1, \dots, A, \\ x_i(0) = x_{i0} \quad i = 1, \dots, P, \\ y_i(0) = y_{i0} \quad i = 1, \dots, A, \end{array} \right. \quad (4.1)$$

siendo P el número total de plantas y A el número total de animales. Las plantas y los animales están en competición entre sí, y a la vez cooperan entre ellos. Así, escribimos el sistema (4.1) de $P + A$ ecuaciones. x_i e y_i son las densidades de la población para la i -ésima especie de plantas ($1 \leq i \leq P$) y animales ($1 \leq i \leq A$), respectivamente. α_{p_i} y α_{a_i} representan las tasas de natalidad, $\beta_{p_{ij}} \geq 0$ y $\beta_{a_{ij}} \geq 0$ denotan las densidades de las interacciones competitivas, y por último, $\gamma_{p_{ij}} \geq 0$ y $\gamma_{a_{ij}} \geq 0$ es la intensidad de la interacción mutualista entre las especies de los dos subsistemas.

Haciendo un cambio de variable, podemos suponer lo siguiente:

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

La matriz de coeficientes del sistema (4.1), definida por bloques queda de la siguiente manera

$$\mathbb{M} = \begin{bmatrix} B_1 & \Gamma_1 \\ \Gamma_2 & B_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)}, \quad (4.2)$$

con $\Gamma_1 = (\gamma_{p_{ij}})$, $\Gamma_2 = (\gamma_{a_{ji}})$, $B_1 = (-\beta_{p_{ij}})$ y $B_2 = (-\beta_{a_{ji}})$, con $1 \leq i \leq P$, $1 \leq j \leq A$.

4.2. Existencia y unicidad de soluciones

Vamos a dar las condiciones que aseguran que el sistema (4.1) tiene solución única positiva. Para ello, previamente necesitaremos el siguiente lema.

Lema 4.2.1. *Sea $\beta < 1$. Entonces,*

$$\sum_{i=1}^n x_i^2 + 2\beta \sum_{i<j}^n x_i x_j \geq \frac{1 + \beta(n-1)}{n} \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2. \quad (4.3)$$

Demostración. Para probar el lema, antes debemos probar que

$$\frac{2}{n-1} \sum_{i<j}^n x_i x_j \leq \sum_{i=1}^n x_i^2. \quad (4.4)$$

Es claro que

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

y, por tanto

$$(n-1)(x_1^2 + \dots + x_n^2) - 2(x_1 x_2 + \dots + x_1 x_n + x_2 x_3 + \dots + x_{n-1} x_n) \geq 0,$$

por lo que se verifica (4.4). Ahora sí, vamos a probar (4.3). En primer lugar, es equivalente a

$$\begin{aligned} \left(1 - \frac{1 + \beta(n-1)}{n}\right) \sum_{i=1}^n x_i^2 + 2 \left(\beta - \frac{1 + \beta(n-1)}{n}\right) \sum_{i<j}^n x_i x_j \geq 0 &\iff \\ \frac{(1-\beta)(n-1)}{n} \sum_{i=1}^n x_i^2 + \frac{2}{n}(\beta-1) \sum_{i<j}^n x_i x_j \geq 0, \end{aligned}$$

que es equivalente a (4.3) ya que $\beta < 1$. □

Veamos ahora una condición suficiente para la existencia y unicidad de la solución global de (4.1)

Teorema 4.2.1. 1. Supongamos que $\beta_1 = \min \beta_{p_{ij}}$, $\beta_2 = \min \beta_{a_{ij}} < 1$, $\gamma_1 = \max \gamma_{p_{ij}}$, $\gamma_2 = \max \gamma_{a_{ij}}$ para todo i, j , y se tiene lo siguiente

$$\gamma_1 \gamma_2 < \frac{1 + \beta_1(P-1)}{P} \frac{1 + \beta_2(A-1)}{A}. \quad (4.5)$$

Entonces existe una única solución positiva acotada de (4.1), para todo $t > 0$.

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

$$\gamma_1 \gamma_2 > \frac{1 + \beta(P-1)}{P} \frac{1 + \beta(A-1)}{A}. \quad (4.6)$$

Entonces la solución de (4.1) explota en tiempo finito.

Demostración. 1. Si $x_{i0} > 0$ entonces $x_i(t) > 0$ para todo $t > 0$. Denotando por

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

se tiene que

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

donde $\alpha_1 = \max \alpha_{p_i}$ y $\alpha_2 = \max \alpha_{a_i}$, y usando (4.3), tenemos

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

Ahora tenemos que considerar el sistema

$$\begin{cases} p' = p \left(\alpha_1 - \frac{1 + \beta(P-1)}{P} p + \gamma_1 q \right), \\ q' = q \left(\alpha_2 - \frac{1 + \beta(A-1)}{A} q + \gamma_2 p \right), \\ p(0) = p_0, \quad q(0) = q_0, \end{cases} \quad (4.7)$$

con $p_0, q_0 > 0$.

Si tomamos $p_0 = \sum_{i=1}^P x_{i0}$ y $q_0 = \sum_{i=1}^A y_{i0}$, se tiene que (w, z) es sub-solución de (4.7) y, por lo tanto, $(w, z) \leq (p, q)$. Además, (p, q) está acotado si se satisface (4.5).

2. Suponiendo que se verifica (4.6) con $\alpha_1 = \alpha_{p_i} > 0$ y $\alpha_2 = \alpha_{a_i} > 0$. Llamamos (p, q) a la única solución positiva de (4.7). Bajo la condición (4.6), (p, q) explota en tiempo finito.

A continuación se verifica que

$$(x_1, \dots, x_P, y_1, \dots, y_A) = \left(\frac{p}{P}, \dots, \frac{p}{P}, \frac{q}{A}, \dots, \frac{q}{A} \right),$$

es solución del sistema (4.1) con $x_{i0} = p_0$ e $y_{i0} = q_0$, por lo que también explota en tiempo finito.

Veamos que $x'_i = x_i(\alpha_1 - x_i - \beta_1(x_2 + \dots + x_P) + \gamma_1(y_1 + \dots + y_A))$.

En efecto,

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

lo que es cierto por (4.7). Análogo con q/A .

□

4.3. Estabilidad global del sistema mutualista

Necesitamos dar condiciones para que la matriz de coeficientes del sistema (4.1) sea de clase S_w , para que, así, su estabilidad global esté garantizada como hemos visto en el capítulo anterior. Para ello, vamos a ver tres condiciones.

Antes, vamos a definir la notación que vamos a utilizar.

Definición 4.3.1. *Dados $M, N \in \mathbb{N}$, y $a, b \in \mathbb{R}$, denotamos por*

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

y

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

4.3.1. Condición de Tipo I

Una condición suficiente para que la matriz \mathbb{M} sea de clase S_w es que tenga una diagonal dominante negativa. Tenemos la siguiente proposición:

Proposición 4.3.1. *Supongamos que para \mathbb{M} , definida como en (4.2), se tiene 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 $\mathbb{M} \in S_w$.

Denotaremos por matriz de *Tipo I* a la matriz \mathbb{M} que cumpla esta condición. Esta restricción obliga a que los parámetros sean muy pequeños, en especial cuando las matrices son grandes, por lo que vamos a intentar mejorar esta condición.

4.3.2. Condición de Tipo II

Por la Definición 3.2.3, para que la matriz \mathbb{M} sea de clase S_w debe existir una matriz $W = \text{diag}(w_1, \dots, w_n)$ con $w_i > 0$ para $i = 1, \dots, n$, tal que $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W$ sea definida negativa. Como esta matriz es simétrica, para que sea definida negativa necesitamos que los autovalores de la matriz sean negativos. Por lo tanto, vamos a restringir el conjunto de sus autovalores, su espectro $\sigma(W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W)$, a la parte real negativa. Pero antes, necesitamos recordar el Teorema de los círculos de Gershgorin.

Teorema 4.3.1 (Teorema de los círculos de Gershgorin). *Todo autovalor λ de una matriz A de orden n satisface*

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

En relación a nuestro sistema mutualista, tenemos el siguiente teorema.

Teorema 4.3.2. *Si la matriz \mathbb{M} de (4.2) satisface las siguientes condiciones:*

$$2 - \sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) - \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} > 0, \quad \forall i = 1, \dots, P, \quad (4.8)$$

$$2 - \sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) - \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} > 0, \quad \forall i = 1, \dots, A, \quad (4.9)$$

$$\sup_{i=1, \dots, A} \frac{\sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ik}}}{2 - \sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) - \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}}} < \inf_{i=1, \dots, P} \frac{2 - \sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) - \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}}}{\sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}}}. \quad (4.10)$$

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

Demostración. Escribimos la matriz W de la siguiente manera

$$W = \begin{bmatrix} W_1 & \emptyset \\ \emptyset & W_2 \end{bmatrix}_{(P+A) \times (P+A)} \quad (4.11)$$

con $W_i = \text{diag}(w_i, \dots, w_i)$ con $i = 1, 2$, de órdenes P y A , respectivamente, y $w_i > 0$.

Se obtiene así

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

con

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

$$D_2 = w_2 \begin{bmatrix} -2 & -(\beta_{a_{12}} + \beta_{a_{21}}) & \cdots & -(\beta_{a_{1P}} + \beta_{a_{P1}}) \\ -(\beta_{a_{12}} + \beta_{a_{21}}) & -2 & \cdots & -(\beta_{a_{2P}} + \beta_{a_{P2}}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -(\beta_{a_{1P}} + \beta_{a_{P1}}) & -(\beta_{a_{2P}} + \beta_{a_{P2}}) & \cdots & -2 \end{bmatrix},$$

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

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

Luego por el Teorema 4.3.1, de la matriz \mathcal{C} se generan P desigualdades de la forma

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

y A desigualdades del tipo

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

Como queremos que los autovalores sean negativos, reescribimos las desigualdades anteriores de la siguiente manera

$$\lambda \leq \left(\sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} - 2 \right) w_1 + \left(\sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}} \right) w_2 < 0, \quad \forall i = 1, \dots, P \quad (4.12)$$

$$\lambda \leq \left(\sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} - 2 \right) w_2 + \left(\sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}} \right) w_1 < 0, \quad \forall i = 1, \dots, A \quad (4.13)$$

Resolviendo las desigualdades en (4.12) y (4.13) para $w_2 > 0$, obtenemos

$$\frac{w_2}{w_1} < - \frac{\left(\sum_{j \neq i}^P (\beta_{p_{ij}} + \beta_{p_{ji}}) + \sum_{k=1}^A \gamma_{p_{ik}} - 2 \right)}{\sum_{k=1}^A \gamma_{a_{ki}}}, \quad \forall i = 1, \dots, P, \quad (4.14)$$

$$\frac{w_2}{w_1} > - \frac{\sum_{k=1}^P \gamma_{p_{ki}}}{\left(\sum_{j \neq i}^A (\beta_{a_{ij}} + \beta_{a_{ji}}) + \sum_{k=1}^P \gamma_{a_{ik}} - 2 \right)}, \quad \forall i = 1, \dots, A. \quad (4.15)$$

Por tanto podemos encontrar la matriz W buscada si fijamos los valores de $w_1 > 0$ y w_2 , tales que cumplan (4.14) y (4.15) si suponemos (4.10). \square

Llamamos matrices de *Tipo II* a las matrices \mathbb{M} que cumplen esta condición.

Comparando las matrices de Tipo I y de Tipo II, vemos que la segunda es menos restrictiva para los parámetros de la matriz de la comunidad.

4.3.3. Condición de Tipo III. Caso campo medio

Supongamos que los coeficientes de la matriz \mathbb{M} son distintos de 0, y que los coeficientes de competición y los de mutualismo entre las especies y plantas son iguales. En este caso, decimos que el sistema es de *campo medio*, y se garantiza la conectividad total de las relaciones mutualistas.

Teorema 4.3.3. *Sea \mathbb{M} la matriz definida como en (4.2), con $\beta_1 = \beta_{p_{ij}}$, $\beta_2 = \beta_{a_{ij}} < 1$, $\gamma_1 = \gamma_{p_{ij}}$ y $\gamma_2 = \gamma_{a_{ij}}$, para todo $i = 1, \dots, P$ y todo $j = 1, \dots, A$, satisfaciendo la condición (4.5). Entonces la matriz \mathbb{M} es de clase S_w .*

Para la demostración del teorema anterior, es necesario enunciar la siguiente proposición.

Proposición 4.3.2. *Se cumple que,*

$$|\mathcal{C}| = (a_1 - d_1)^{P-1}(a_2 - d_2)^{A-1}((a_1 + (P-1)d_1)(a_2 + (A-1)d_2) - c_1c_2AP).$$

La demostración de la Proposición 4.3.2 podemos encontrarla en [12].

Demostración del Teorema 4.3.3. Tomamos la matriz \mathbb{M} de orden $(P+A)$, escrita por bloques como en (4.2), donde ahora las matrices B_1, B_2, Γ_1 y Γ_2 vienen dadas de la siguiente manera

$$B_i = \begin{bmatrix} -1 & -\beta_i & \cdots & -\beta_i \\ -\beta_i & -1 & \cdots & -\beta_i \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -\beta_i & -\beta_i & \cdots & -1 \end{bmatrix}, \quad (4.16)$$

$$\Gamma_i = \begin{bmatrix} \gamma_i & \gamma_i & \cdots & \gamma_i \\ \gamma_i & \gamma_i & \cdots & \gamma_i \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_i & \gamma_i & \cdots & \gamma_i \end{bmatrix}, \quad (4.17)$$

para $i = 1, 2$, con $0 < \beta_1, \beta_2 < 1$ y $\gamma_1, \gamma_2 > 0$.

Tomamos también la matriz W definida como en (4.11), y de nuevo obtenemos la matriz

$$\mathcal{C} = W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W = \begin{bmatrix} D_1 & C_1 \\ C_2 & D_2 \end{bmatrix}$$

donde

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

Queremos encontrar la condición para que sus autovalores sean negativos. Para ello, calculamos las soluciones del polinomio característico de \mathcal{C}

$$p(\lambda) = |\mathcal{C}(\lambda)| = |\mathcal{C} - \lambda I_{AxP}| = 0,$$

donde I_{AxP} denota la matriz identidad de orden AxP . La matriz \mathcal{C} se puede escribir de la siguiente forma

$$\mathcal{C} = \begin{bmatrix} F_1 & C_1 \\ C_2 & F_2 \end{bmatrix},$$

donde

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

Por tanto, aplicando la Proposición 4.3.2, se tiene 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

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

Así, los autovalores de la matriz \mathcal{C} son:

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

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

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

donde

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

Como $R_1 > 0$, para que las raíces de $m(\lambda)$ sean negativas, entonces $R_2(w_1, w_2) > 0$. Esto es equivalente a

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

y pasándolo todo al miembro derecho y dividiendo por w_1^2 , obtenemos

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

Por (4.5), para que existan $w_1, w_2 > 0$ que verifiquen la desigualdad anterior, es suficiente que

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

por lo tanto, se debe cumplir la condición (4.5). \square

Denotamos por matrices de *Tipo III* a este tipo de matrices \mathbb{M} .

Teorema 4.3.4. *Supongamos que \mathbb{M} es la matriz de la comunidad del sistema (4.1), y es de Tipo I, II o III. Entonces, el sistema (4.1) tiene un punto de equilibrio globalmente estable no negativo x^* .*

Demostración. Ya que \mathbb{M} es Tipo I, II o III, $\mathbb{M} \in S_w$, y por el Teorema 3.1.3, (4.1) tendrá un punto de equilibrio no negativo globalmente estable x^* . \square

Veamos ahora el caso particular de las matrices de Tipo III, en el que una, o varias filas, son nulas (y respectivamente columnas) Las matrices Γ_i serían

$$\Gamma_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \gamma_1 & \gamma_1 & \gamma_1 & \cdots & \gamma_1 \end{bmatrix}, \quad \Gamma_2 = \begin{bmatrix} 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \gamma_2 & \gamma_2 & \cdots & \gamma_2 \end{bmatrix}, \quad (4.18)$$

y las B_i estarán definidas como en (4.16).

Teorema 4.3.5. Sean $\beta_1, \beta_2 < 1$ y sea la matriz \mathbb{M} de (4.2) con Γ_1 y Γ_2 como en (4.18) y B_1 y B_2 como en (4.16). Supongamos que se verifica lo siguiente

$$A(P-1)\gamma_1\gamma_2 < (1-\beta_1)(1+(P-1)\beta_1)(1+(A-1)\beta_2). \quad (4.19)$$

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

Demostración. Vamos a tomar la misma idea de la prueba del Teorema 4.3.4. Para ello calculamos los autovalores de la matriz

$$W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W = \begin{bmatrix} D_1 & C_1^0 \\ C_2^0 & D_2 \end{bmatrix},$$

donde

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

para encontrar la condición para que sean negativos. Para ello, calculamos las raíces del polinomio característico

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

El determinante de esta nueva matriz $W\mathbb{M} + \mathbb{M}^T W - \lambda I$ es

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

donde

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

Por lo tanto, los autovalores de $WM + M^T W$, son

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

Observemos que

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

y

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

con

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

Entonces, para que las raíces de q sean negativas, es suficiente que $q(0) < 0$, es decir

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

Y por el mismo razonamiento seguido en el Teorema 4.3.4, esto es cierto si

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

□

Para $1 \leq p \leq P$ filas nulas, se tiene que la condición es la siguiente

$$\gamma_1 \gamma_2 (P - p) A (1 + (p - 1) \beta_1) < (1 - \beta_1) (1 + (P - 1) \beta_1) (1 + (A - 1) \beta_2). \quad (4.20)$$

4.3.4. Estabilidad global. Matriz de anidamiento

A partir de la red completa de conexiones, que contiene todos los enlaces mutualistas entre plantas y animales, podemos generar otras redes en las cuales al menos un enlace o conexión se ha eliminado. Sea A una matriz asociada a una de éstas, A será denominada *matriz de anidamiento* y la denotaremos por \mathbb{A} .

Necesitamos que \mathbb{A} también sea de clase S_w , una vez encontradas las condiciones de Tipo I, II o III de \mathbb{M} . Es decir, una matriz de campo medio transmitirá esta propiedad a una de anidamiento, generada a partir de ella.

La condición para las matrices de Tipo III fue encontrada calculando los autovalores de la matriz $WM + M^T W$, por lo que escogiendo este método para saber

si una matriz \mathbb{A} es de clase S_w es muy complicado determinar que los dos tipos de matrices sean a la vez de clase S_w , debido a la gran cantidad de posibilidades que hay de generar matrices de anidamiento a partir de un campo medio.

Por otra parte, que una matriz sea de clase S_w no implica necesariamente que contenga una matriz diagonal dominante negativa, por lo que \mathbb{A} no será necesariamente de Tipo I.

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

Por lo tanto, cuando trabajemos con matrices de campo medio y anidamiento, ambas serán de Tipo II.

4.3.5. Comparación de los tres tipos de matrices

Vamos a comprar las tres condiciones dadas anteriormente. Para ello, nos situamos en el caso de campo medio:

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

De esta forma, la condición de las matrices de Tipo I se lee de la siguiente forma

$$\gamma_1 A + \beta_1(P - 1) < 1, \quad \gamma_2 P + \beta_2(A - 1) < 1. \quad (4.21)$$

Las de tipo II son

$$\gamma_1 A + 2\beta_1(P - 1) < 2, \quad \gamma_2 P + 2\beta_2(A - 1) < 2, \quad (4.22)$$

$$AP\gamma_1\gamma_2 < (2(1 - \beta_1(P - 1)) - \gamma_1 A)(2(1 - \beta_2(A - 1)) - \gamma_2 P). \quad (4.23)$$

Por último, la condición de tipo III es

$$\gamma_2 < \frac{1}{\gamma_1} \frac{(1 + \beta_1(P - 1))(1 + \beta_2(A - 1))}{PA}. \quad (4.24)$$

Es fácil ver que (4.21) restringe γ_1 y γ_2 de la forma

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

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

Por otro lado, (4.22) equivale a

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

mientras que (4.23) exige que γ_1 y γ_2 estén por debajo de

$$\gamma_2 = (2(1 - \beta_1(P - 1)) - \gamma_1 A) \frac{1 - \beta_2(A - 1)}{(1 - \beta_1(P - 1))P}. \quad (4.25)$$

Además, el valor de la recta (4.25) en $\gamma_1 = R_1/A$ es $\gamma_2 = R_2/P$, por lo que los pares que verifican (4.21) también verifican (4.22) y (4.23).

Por último, suponiendo (4.22), es fácil ver que las curvas no se cortan, y que por tanto, la región definida por (4.24) es la mayor de todas.

Por lo tanto, en el caso del campo medio, la condición (4.5) es la mejor de todas.

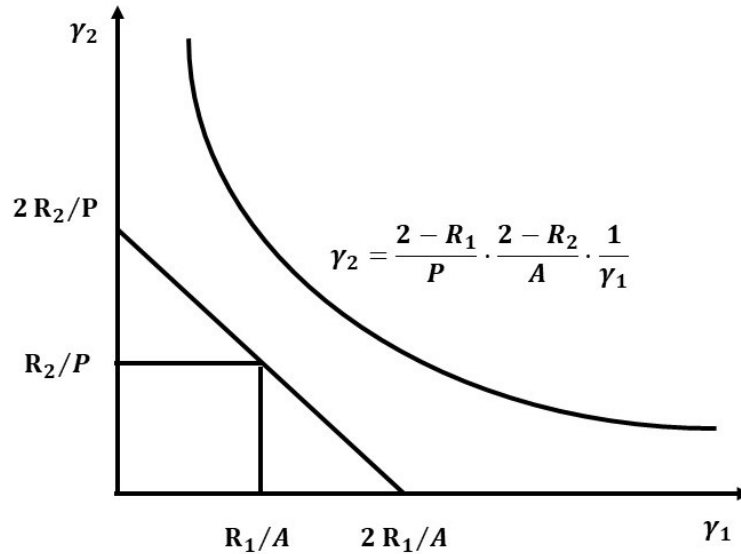


Figura 4.2: Comparación de los Tipos de matrices. La región más amplia está por debajo de la hipérbola (Tipo III). Le sigue la región bajo la recta (Tipo II).

Bibliografía

- [1] F. ALBRECHT, H. GATZKE, A. HADDAD AND N. WAX. The dynamics of two interacting populations, *J. Math. Anal. Appl.* **46** (1974) 658-670.
- [2] F. ALBRECHT, H. GATZKE, A. HADDAD AND N. WAX. On the control of certain interacting populations, *J. Math. Anal. Appl.* **53** (1976) 578-603.
- [3] M. ARAKI AND B. KONDO. Stability and transient behavior of composite nonlinear systems, *IEEE Trans. Automatic Control* **AC-17** (1972) 537-541.
- [4] A. BERMAN AND R. J. PLEMMONS. *Nonnegative Matrices in the Applied Mathematical Sciences* (Academic Press, New York, 1979).
- [5] D. CARTWRIGHT AND F. HARARY. Structural balance; a generalization of Heider's theory, *The Psychological Rev.* **63** (1956) 277-293.
- [6] H. I. FREEDMAN AND P. WALTMAN. Mathematical analysis of some three species food chain models, *Math. Biosci.* **33** (1977a) 257-273.
- [7] H. I. FREEDMAN AND P. WALTMAN. Mathematical models of population interaction with dispersal I, Stability of two habitats with and without a predator, *SIAM J. Appl. Math.* **32** (1977b) 631-648.
- [8] M.E. GILPIN, AND F.J. AYALA. Global models of growth and competition, *Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.A.)* **70** (1973) 3590-3593.
- [9] B.S. GOH. Sector globality of a complex ecosystem model, *Math. Biosci.* **40** (1978) 729-737.
- [10] B.S. GOH. *Management and Analysis of Biological Populations* (Elsevier, Oxford-Amsterdam-New York, 1980).
- [11] T. GORMAN. More scope for qualitative economics, *Rev. Econom. Stud.* **31** (1964) 65-68.

-
- [12] G. GUERRERO SUÁREZ. *Dinámica de redes mutualistas en ecosistemas complejos*, Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, 2017.
- [13] W. HAHN. *Stability of Motion* (Springer, Berlin-Heidelberg-New Yor, 1967).
- [14] G.W. HARRISON. Global stability of food chain, *Amer. Nat.* **114** (1979) 455-457.
- [15] J. HOFBAUER AND K. SIGMUND. *The Theory of Evolution and Dynamical Systems* (Cambridge U. Press, New York, 1988).
- [16] S.B. HSU. The application of the Poincaré-transform to the Lotka-Volterra model, *J. Math. Biol.* **6** (1978) 67-73.
- [17] C. JEFFRIES. Qualitative stability and digraphs in model ecosystems, *Ecology* **55** (1974) 1415-1419.
- [18] S. KARAMARDIAN. The nonlinear complementarity problem with applications, Part 1, *Optimization Theory Appl.* **4** (1969) 87-98.
- [19] N. KRİKORIAN. The Volterra model for three-species predator-prey systems: Boundedness and stability, *J. Math. Biol.* **7** (1979) 117-132.
- [20] K. LANCASTER. The scope of qualitative economics, *Rev. Econom. Stud.* **29** (1962) 99-132.
- [21] K. LANCASTER. Partitionable systems and qualitative economics, *Rev. Econom. Stud.* **31** (1964) 69-72.
- [22] A. J. LOTKA. Undamped oscillations derived from the law of mass action, *J. Amer. Chem. Soc.* **42** (1920) 1595-1598.
- [23] Z. Y. LU AND Y. TAKEUCHI. Global stability conditions for three-species Lotka-Volterra systems, *Applied Math. Letters* **7** (1994a) 67-73.
- [24] Z. Y. LU AND Y. TAKEUCHI. Qualitative stability and global stability for Lotka-Volterra systems, *J. Math. Appl.* **182** (1994b) 260-268.
- [25] J. MAYBEE AND J. QUIRK. Qualitative problems in matrix theory, *SIAM Rev.* **11** (1969) 30-51.
- [26] J. MORÉ AND W. RHEINBOLDT. On P- and S- functions and related classes of n-dimensional nonlinear mappings, *Linear Algebra Appl.* **6** (1973) 45-68. 658-670.

-
- [27] J. D. MURTY. On the number of solutions to the complementary problem and spanning properties of complementary cones, *Linear Algebra Appl.* **5** (1972) 73-85.
- [28] E.P. ODUM. *Fundamentals of Ecology* (W.B. Saunders, Philadelphia, Pa. 3rd edn, 1971).
- [29] J.M. ORTEGA AND W.C. RHEINBOLDT. *Iterative Solution of Nonlinear Equations in Several Variables* (Academic Press, New York, 1970).
- [30] S. V. PARTER AND J. W. T. YOUNGS. The symmetrization of matrices by diagonal matrices, *J. Math. Anal. Appl.* **4** (1962) 102-110.
- [31] E.R. PIANKA. r and K selection or b and d selection?, *Amer. Nat.* **106** (1972) 581-588.
- [32] J.P. QUIRK AND R. RUPPERT. Qualitative economics and the stability of equilibrium, *Rev. Econom. Stud.* **32** (1965) 311-326.
- [33] W. C. RHEINBOLDT. On M-functions and their application to nonlinear Gauss-Seidel iterations and net work flows, *J. Math. Anal. Appl.* **32** (1970) 274-307.
- [34] P. SAMUELSON. *The Foundations of Economic Analysis* (Harvard Univ. Press, Cambridge, 1955).
- [35] T.W. SCHOENER. Population growth regulated by intraspecific competition for energy or time: some simple representation, *Theor. Popul. Biol.* **6** (1973) 56-84.
- [36] P. SCHUSTER, K. SIGMUND AND R. WOLFF. Dynamical systems under constant organization. Part 3: Cooperative and competitive behavior of hypercycles, *J. Diff. Equations* **32** (1979a) 357-368.
- [37] G. SWANN AND T.L. VINCENT. Optimal control analysis in the chemotherapy of IgG multiple myeloma, *Bull. Math. Biol.* **39** (1977) 317-338.
- [38] Y. TAKEUCHI. *Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems*, (World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapore, 1996).
- [39] Y. TAKEUCHI AND N. ADACHI. The existence of globally stable equilibria of ecosystems of the generalized Volterra type, *J. Math. Biol.* **10** (1980) 401-415.
- [40] Y. TAKEUCHI AND N. ADACHI. Stable equilibrium of systems of generalized Volterra type, *J. Math. Appl.* **88** (1982) 157-169.

- [41] Y. TAKEUCHI, N. ADACHI AND H. TOKUMARU. The stability of generalized Volterra equations, *J. Math. Anal. Appl.* **62** (1978a) 453-473.
- [42] Y. TAKEUCHI, N. ADACHI AND H. TOKUMARU. Global stability of ecosystems of generalized Volterra type, *Math. Biosci.* **42** (1978b) 119-136.
- [43] A. TAMIR. Minimality and complementarity properties associated with Z-functions and M-functions, *Math. Program.* **7** (1974) 17-31.
- [44] V. VOLTERRA. *Lecons sur le theorie mathematique de la lutte pour la vie* (Gauthiers-Villars Paris, 1931).

Nota 1. Hemos usado principalmente [38] y [12]. En estos textos se mencionan las referencias que, por completitud de la memoria, hemos incluido en el anterior apartado.