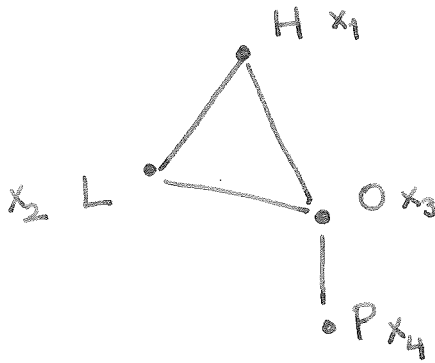


Estabilidad y complejidad en modelos con muchas especies

En el estudio de ecosistemas aparece la noción de red trófica o cadena alimentaria. Se trata de un grafo cuyas vértices representan las distintas especies y las aristas la interacción entre especies.

Ejemplo Imaginemos un habitat donde conviven humanos H, lobos L, ovejas C y pastos P



$$\dot{x}_1 = x_1 f_1(x_1, x_3), \quad \dot{x}_2 = x_2 f_2(x_1, x_2, x_3), \quad \dot{x}_3 = x_3 f_3(x_1, x_2, x_3, x_4)$$

$$\dot{x}_4 = x_4 f_4(x_3, x_4),$$

$$\frac{\partial f_1}{\partial x_3} > 0, \quad \frac{\partial f_2}{\partial x_1} < 0 < \frac{\partial f_2}{\partial x_3}, \quad \frac{\partial f_3}{\partial x_1} < 0, \quad \frac{\partial f_3}{\partial x_2} < 0 < \frac{\partial f_3}{\partial x_4}, \quad \frac{\partial f_4}{\partial x_3} < 0$$

En situaciones reales el grafo tiene un gran número de vértices y aristas. Es interesante observar la Figura 7 en el artículo de M. Gatto, *Italian J. Zoology* 76 (2009) 3-15, ahí aparece una complicada red que se corresponde al estuario de Ythan en Escocia.

Se ha formulado el siguiente principio general: a más complejidad de la red trófica, más estabilidad del ecosistema. Este atractivo principio ha generado una gran controversia tanto desde el punto de vista experimental como teórico. Más información se puede encontrar en el libro de Robert May, *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton Univ Press 2001 y en el reciente artículo de Gatto referido antes.

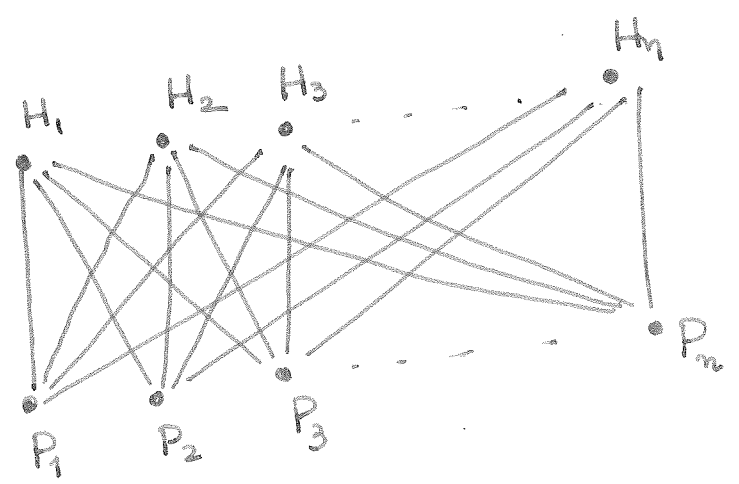
Desde un punto de vista matemático ~~este~~ este principio admite muchas interpretaciones, según el sentido que se de a los términos "complejidad" y "estabilidad". Vamos a analizar un ejemplo extraído del libro de May que va contra este principio, una mayor complejidad llevará a la inestabilidad.

Presas y Depredadores (R. May)

Suponemos n tipos de presas H_1, \dots, H_n y n tipos de depredadores P_1, \dots, P_n . Los depredadores comen todo tipo de presas pero no compiten directamente entre ellas, tampoco lo hacen las presas.

En ausencia de las otras especies, H_i : Malthus \uparrow ,
 P_i : Malthus \downarrow

$2n$ vértices
 n^2 aristas



$$A = DX(H^*, P^*) = \left(\begin{array}{c|c} O_n & \begin{matrix} -H_1^* \alpha_{11} & \dots & -H_1^* \alpha_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ -H_n^* \alpha_{n1} & \dots & -H_n^* \alpha_{nn} \end{matrix} \\ \hline \begin{matrix} P_1^* \beta_{11} & \dots & P_1^* \beta_{1m} \\ \dots & \dots & \dots \\ P_n^* \beta_{n1} & \dots & P_n^* \beta_{nm} \end{matrix} & O_n \end{array} \right)$$

Observamos que la matriz A tiene una estructura por bloques

$$A = \left(\begin{array}{c|c} O & -M \\ \hline N & O \end{array} \right) \text{ con } M \gg O, N \gg O$$

Vamos a hacer un estudio espectral de este tipo de matrices.

Lema Sea $A = \left(\begin{array}{c|c} O_n & -M \\ \hline N & O_n \end{array} \right)$ con M y N matrices $n \times n$. Entonces

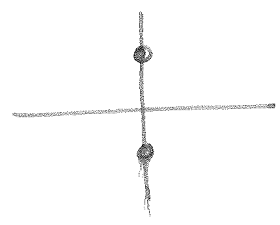
$$\sigma(A) = \{ \mu \in \mathbb{C} : -\mu^2 \in \sigma(MN) \}$$

Véase la prueba en el apéndice.

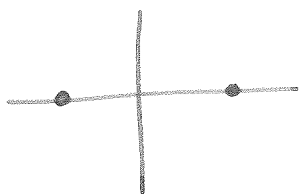
Supongamos ahora que $\lambda \in \sigma(MN)$ y veamos qué valores propios produce en A

- Si $\lambda \geq 0$ se producen dos v.p en el eje imaginario

$$\mu = \pm \sqrt{-\lambda}$$



- Si $\lambda < 0$, $\mu_- = -\sqrt{-\lambda} < 0 < \mu_+ = +\sqrt{-\lambda}$



- Si $\lambda = \rho e^{i\theta}$, $\rho > 0$, $\theta \in]0, 2\pi[$, $\theta \neq \pi$

$$\mu_{\pm} = \pm \sqrt{-\rho e^{i\theta}} = \pm \sqrt{\rho e^{i(\theta+\pi)}} = \pm \rho^{1/2} e^{i\left(\frac{\theta+\pi}{2}\right)}$$

Observamos que μ_{\pm} no están en los ejes



y al menos uno de ellos tiene parte real positiva.

Es fácil construir matrices positivas con valores propios no positivos si $n \geq 0$; por ejemplo,

$$A = \begin{pmatrix} \frac{1}{4} & \frac{3}{4} \\ \frac{3}{4} & \frac{1}{4} \end{pmatrix}, \quad \sigma(A) = \left\{ 1, -\frac{1}{2} \right\}$$

Ahora, como tendremos libertad para escoger los vectores a, b y las matrices α, β (siempre positivas) tenemos margen para desandar el camino y construir un sistema de presa depredador con $n=2$ que tenga un equilibrio de coexistencia inevitable.

$$\begin{cases} \dot{H}_i = \lambda_i (P_1, \dots, P_n) H_i \\ \dot{P}_i = \mu_i (H_1, \dots, H_n) P_i \end{cases} \quad i=1, \dots, n$$

λ_i decreciente en cada variable
 μ_i creciente en cada variable

Hacemos la eleccion más simple de estas funciones

$$\lambda_i (P_1, \dots, P_n) = a_i - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} P_j$$

$$\mu_i (H_1, \dots, H_n) = -b_i + \sum_{j=1}^n \beta_{ij} H_j$$

donde todos los parámetros que aparecen son positivos.

Para $n=1$ recuperamos el modelo de Lotka-Volterra

$$\begin{cases} \dot{H} = (a - \alpha P) H \\ \dot{P} = (-b + \beta H) P \end{cases}$$

A medida que aumenta n podemos decir que aumenta la complejidad del grafo pero ¿qué entenderemos por estabilidad?

Estabilidad del equilibrio

Dado el sistema $\dot{x} = X(x), x \in \Omega \subset \mathbb{R}^d$
 con $X \in C^1$ y un punto de equilibrio $p \in \Omega,$

$$X(p) = 0,$$

decimos que p es estable (en sentido de Lyapunov)

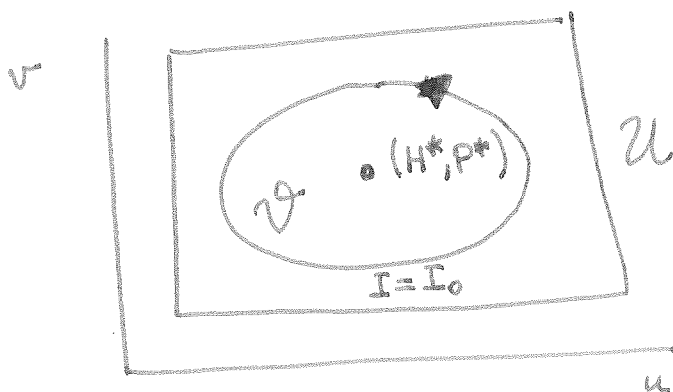
si dado un entorno $\mathcal{U}(p)$ existe otro entorno más pequeño $\mathcal{V}(p)$ de manera que si $q \in \mathcal{V}$ entonces la solución $\phi_t(q)$ está definida en $[0, \infty[$ y permanece en \mathcal{U}

$$[q \in \mathcal{V} \Rightarrow \omega(q) = +\infty, \phi_t(q) \in \mathcal{U} \quad \forall t \geq 0]$$



("lo que empieza en \mathcal{V} no sale de \mathcal{U} ")

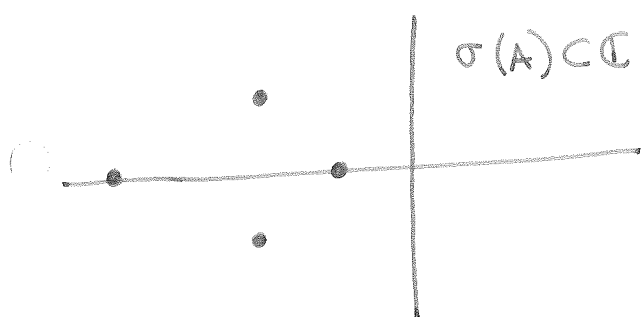
Observamos que en el modelo de Lotka-Volterra el equilibrio de coexistencia (H^*, P^*) , $H^* = \frac{b}{\beta}$, $P^* = \frac{a}{\alpha}$ es estable. Dado un entorno \mathcal{U} de (H^*, P^*) podemos encontrar una órbita cerrada $I = I_0$ de manera que el conjunto de nivel $I \leq I_0$ quede dentro de \mathcal{U} . La región $\mathcal{V}: I < I_0$ es abierta e invariante; por tanto lo que empieza en \mathcal{V} no sale de \mathcal{V} (y en consecuencia no sale de \mathcal{U})



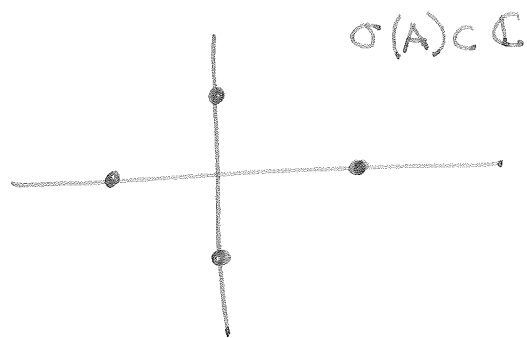
Hay un criterio simple para decidir si un punto de equilibrio es estable/inestable. Sea $A = DX(p)$ la matriz derivada del campo en el equilibrio p ,

1) Si $\operatorname{Re} \lambda < 0 \quad \forall \lambda \in \sigma(A) \Rightarrow p$ estable

2) Si $\operatorname{Re} \lambda > 0$ para algún $\lambda \in \sigma(A) \Rightarrow p$ inestable

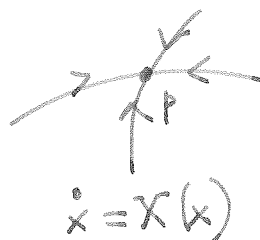
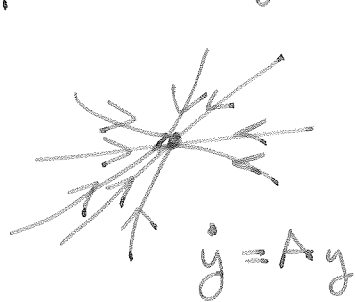


Caso 1)



Caso 2)

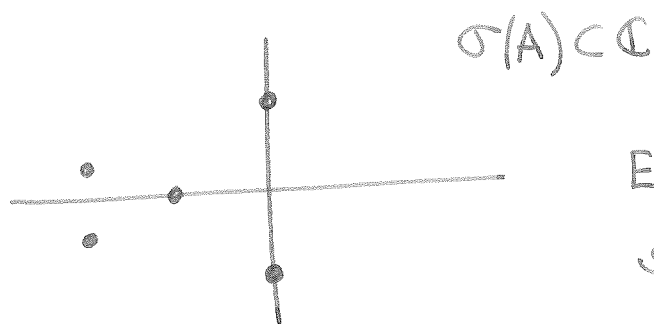
Observamos que 1) se sigue de Hartman-Grobman pues el origen es un atractor para $\dot{y} = Ay$.



En el caso 2) puede que p no sea hiperbólico y H-G no se aplica.

Hay un caso en el que la aproximación lineal no decide y hay que tener en cuenta los términos no lineales para decidir la estabilidad; es el caso

$\operatorname{Re} \lambda \leq 0 \quad \forall \lambda \in \sigma(A)$ con igualdad para algún λ



$\sigma(A) \subset \mathbb{C}$
Estabilidad / Inestabilidad
son ambas posibles

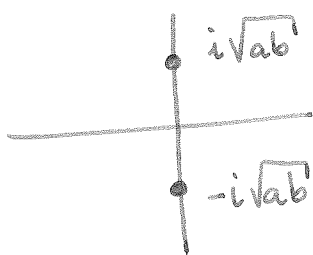
Esta es precisamente la situación en el caso de Lotka-Volterra

$$p = (H^*, P^*) = \left(\frac{b}{\beta}, \frac{a}{\alpha} \right)$$

$$DX(H^*, P^*) = \begin{pmatrix} a - \alpha P^* & -\alpha H^* \\ \beta P^* & -b + \beta H^* \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} 0 & -\alpha H^* \\ \beta P^* & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda^2 + \alpha\beta H^*P^* = 0, \quad \lambda^2 + ab = 0, \quad \sigma(A) = \{ \pm i\sqrt{ab} \}$$



En este caso sabemos que p es estable gracias a la integral primera I .

Vamos a analizar el caso $n \geq 2$. La primera diferencia que encontramos es que no siempre es posible asegurar la existencia de un equilibrio de coexistencia.

Usaremos la notación $v \gg 0$, $A \gg 0$ para indicar que todas las coordenadas v_i , a_{ij} de un vector o matriz son estrictamente positivas. Los vectores

$$a = \begin{pmatrix} a_1 \\ \vdots \\ a_n \end{pmatrix}, b = \begin{pmatrix} b_1 \\ \vdots \\ b_n \end{pmatrix} \text{ y las matrices } \alpha = \begin{pmatrix} \alpha_{11} & \dots & \alpha_{1n} \\ \vdots & & \vdots \\ \alpha_{n1} & \dots & \alpha_{nn} \end{pmatrix},$$

$$\beta = \begin{pmatrix} \beta_{11} & \dots & \beta_{1n} \\ \vdots & & \vdots \\ \beta_{n1} & \dots & \beta_{nn} \end{pmatrix} \text{ cumplen } a, b \gg 0, \alpha, \beta \gg 0.$$

Reescribimos el sistema como

$$\begin{cases} \dot{H}_i = (a - \alpha P) H_i \\ \dot{P}_i = (-b + \beta H) P_i \end{cases} \quad i=1, \dots, n$$

$$\text{con } P = \begin{pmatrix} P_1 \\ \vdots \\ P_n \end{pmatrix}, H = \begin{pmatrix} H_1 \\ \vdots \\ H_n \end{pmatrix}.$$

Buscamos un equilibrio (H^*, P^*) con $H^* \gg 0$, $P^* \gg 0$ y esto nos lleva a los sistemas lineales

$$\alpha P^* = a, \quad \beta H^* = b.$$

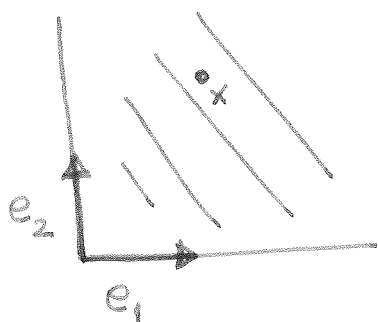
Incluso si suponemos $\det \alpha \neq 0$, $\det \beta \neq 0$, no podemos asegurar que la solución sea positiva si $n \geq 2$. Esto quedará claro con el siguiente ejemplo elemental de un sistema

$$Ax = b, \quad x \in \mathbb{R}^d, \quad d \geq 2$$

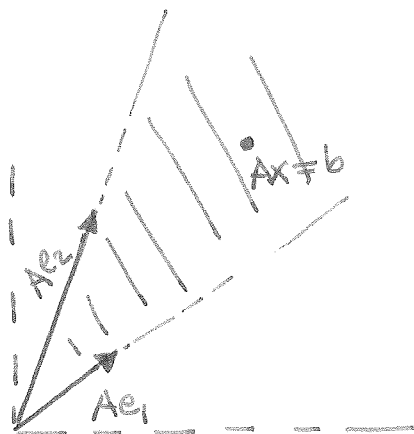
con $A \gg 0$, $b \gg 0$, $\det A \neq 0$ y tal que la solución no cumple $x \gg 0$.

Ejemplo

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 2 \end{pmatrix}$$



A



La solución de $Ax=b$ cumple $x \gg 0$ si y sólo si b está en la zona rayada dentro del primer cuadrante.

A partir de ahora suponemos

Hipótesis $\det \alpha \neq 0$, $\det \beta \neq 0$ y la solución de $\alpha P^* = a$, $\beta H^* = b$ cumple $P^* \gg 0$, $H^* \gg 0$.

Disponemos así del equilibrio (H^*, P^*) y vamos a tratar de linealizar.

$$DX(H, P) = \begin{pmatrix} \lambda_1(P) & 0 & \dots & 0 & H_1 \frac{\partial \lambda_1}{\partial P_1} & \dots & H_1 \frac{\partial \lambda_1}{\partial P_n} \\ 0 & \lambda_2(P) & \dots & 0 & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_n(P) & H_n \frac{\partial \lambda_n}{\partial P_1} & \dots & H_n \frac{\partial \lambda_n}{\partial P_n} \\ \hline P_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial H_1} & \dots & P_1 \frac{\partial \mu_1}{\partial H_n} & \dots & \mu_1(H) & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & \mu_2(H) & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ P_n \frac{\partial \mu_n}{\partial H_1} & \dots & P_n \frac{\partial \mu_n}{\partial H_n} & \dots & 0 & 0 & \dots & \mu_n(H) \end{pmatrix}$$

Comenzamos observando que la matriz $A = DX(H^*, P^*)$

se puede expresar como

$$A = \left(\begin{array}{c|c} 0 & -\gamma\alpha \\ \hline \beta & 0 \end{array} \right)$$

donde $\gamma = \begin{pmatrix} H_1^* & 0 \\ 0 & \ddots & H_n^* \end{pmatrix}$, $P = \begin{pmatrix} P_1^* & 0 \\ 0 & \ddots & P_n^* \end{pmatrix}$.

De esta manera, si $P^* = H^* = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$ entonces $\gamma = P = I_n$
y $A = \begin{pmatrix} 0 & -\alpha \\ \beta & 0 \end{pmatrix}$.

Suponemos $n=2$ y buscamos matrices $\alpha \gg 0, \beta \gg 0$
de manera que $\alpha\beta = \begin{pmatrix} \frac{1}{4} & \frac{3}{4} \\ \frac{3}{4} & \frac{1}{4} \end{pmatrix}$. Por ejemplo

$$\alpha = \begin{pmatrix} 1 & \varepsilon \\ \varepsilon & 1 \end{pmatrix}, \quad \beta = \frac{1}{4(1-\varepsilon^2)} \begin{pmatrix} 1-3\varepsilon & 3-\varepsilon \\ 3-\varepsilon & 1-3\varepsilon \end{pmatrix}$$

si $0 < \varepsilon < \frac{1}{3}$. Finalmente

$$a = \alpha P^* = \begin{pmatrix} 1+\varepsilon \\ 1+\varepsilon \end{pmatrix}, \quad b = \beta H^* = \frac{1}{4(1-\varepsilon^2)} \begin{pmatrix} 4-4\varepsilon \\ 4-4\varepsilon \end{pmatrix}$$

$$a \gg 0, b \gg 0.$$

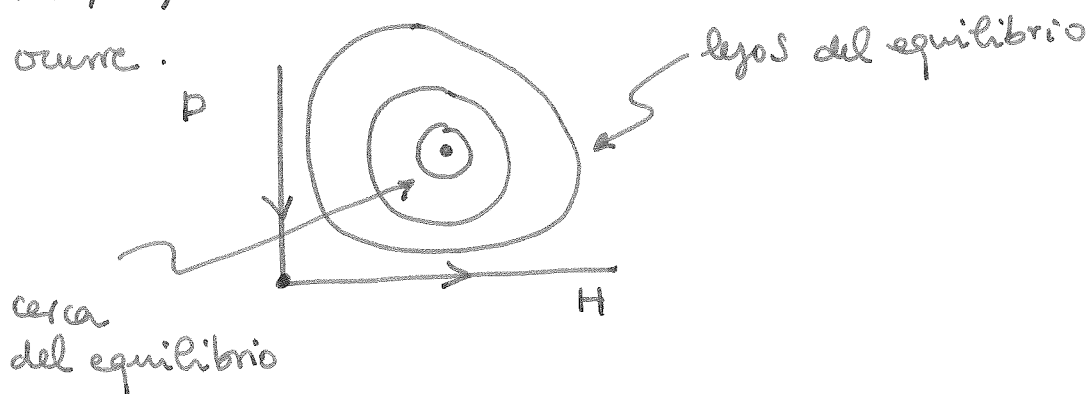
En este caso

$$\begin{aligned} \sigma(A) &= \left\{ \mu \in \mathbb{C} : -\mu^2 \in \sigma(\alpha\beta) \right\} = \\ &= \left\{ i, -i, \frac{1}{\sqrt{2}}, -\frac{1}{\sqrt{2}} \right\} \end{aligned}$$

Como $\frac{1}{\sqrt{2}} > 0$ el equilibrio (H^*, P^*) es inestable.

Algunas críticas:

- 1) Los modelos realistas son logísticos; esta crítica ya se formuló con el modelo de Volterra
- 2) La noción de estabilidad empleada. Tiene mucho sentido si la condición inicial está cerca del equilibrio (H^*, P^*) , pero no hay razones para pensar que esto ocurre.



- 3) La elección del modelo para $n=1$. Se trata de un modelo no estructuralmente estable y pequeñas perturbaciones pueden variar el sentido de la estabilidad incluso sin aumentar el número de especies.

Ejemplo: $\dot{H} = H(a - \alpha P - \epsilon H)$, $\dot{P} = P(b + \beta H)$

Equilibrio: $H^* = \frac{b}{\beta}$, $P^* = \frac{1}{\alpha} \left(a + \epsilon \frac{b}{\beta} \right)$.

Se cumple $H^* \gg 0$, $P^* \gg 0$ cuando $|\epsilon|$ es pequeño

$$DX(H^*, P^*) = \begin{pmatrix} -\epsilon H^* & -\alpha H^* \\ \beta P^* & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda^2 + \epsilon H^* \lambda + \alpha \beta H^* P^* = 0 \Rightarrow$$

$$\lambda = \frac{-\varepsilon H^* \pm \sqrt{\varepsilon^2 H^{*2} - 4\alpha\beta H^* P^*}}{2}$$

Si $|\varepsilon|$ pequeño, $\lambda = -\frac{\varepsilon}{2} H^* \pm \gamma i$, $\gamma \neq 0$

(H^*, P^*) estable si $\varepsilon > 0$
 inestable si $\varepsilon < 0$

Apéndice: demostración del lema sobre matrices

Observamos en primer lugar que

$$(*) \quad \sigma(MN) = \sigma(NM)$$

De $\det(MN) = \det(NM)$ se deduce que

$$0 \in \sigma(MN) \Leftrightarrow 0 \in \sigma(NM)$$

Supongamos ahora que $\lambda \in \sigma(MN) \setminus \{0\}$,

entonces existe un vector propio $v \in \mathbb{C}^n \setminus \{0\}$:

$MNv = \lambda v$. Definimos $w = Nv \in \mathbb{C}^n$ y

observamos que $NMw = \lambda Nv = \lambda w$. Además

$w \neq 0$ pues $Mw = \lambda v \neq 0$. Así $\lambda \in \sigma(NM)$.

Como el argumento es simétrico en M y N hemos probado (*).

Probamos ahora la inclusión

$$(\square) \quad \sigma(A) \subset \{ \mu \in \mathbb{C} : -\mu^2 \in \sigma(MN) \}$$

Un cálculo por bloques lleva a

$$A^2 = \left(\begin{array}{c|c} 0 & -M \\ \hline N & 0 \end{array} \right) \left(\begin{array}{c|c} 0 & -M \\ \hline N & 0 \end{array} \right) = \left(\begin{array}{c|c} -MN & 0 \\ \hline 0 & -NM \end{array} \right)$$

Al ver A^2 diagonal por bloques,

$$\sigma(A^2) = \sigma(-MN^T) \cup \sigma(NM) \stackrel{(*)}{=} -\sigma(MN^T)$$

Por el Teorema espectral,

$$\sigma(A^2) = \sigma(A)^2.$$

Así, si $\mu \in \sigma(A)$, $\mu^2 \in \sigma(A^2) = -\sigma(MN^T)$.

Finalmente

$$(\square) \quad \{\mu \in \mathbb{C} : -\mu^2 \in \sigma(MN^T)\} \subset \sigma(A)$$

Si $\mu = 0$, $0 = \det(MN^T) = \det M \cdot \det N = \det A$

$$\Rightarrow 0 \in \sigma(A)$$

Si $\mu \neq 0$ existe $v \in \mathbb{C}^n \setminus \{0\}$: $MN^T v = -\mu^2 v$

Definimos $\hat{v} \in \mathbb{C}^{2n}$,

$$\hat{v} = \begin{pmatrix} v \\ \frac{1}{\mu} N^T v \end{pmatrix}, \quad \hat{v} \neq 0$$

$$A \hat{v} = \begin{pmatrix} 0 & -N^T \\ N & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v \\ \frac{1}{\mu} N^T v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{1}{\mu} MN^T v \\ N v \end{pmatrix}$$

$$= \begin{pmatrix} \mu N^T v \\ N v \end{pmatrix} = \mu \hat{v}$$

$$\Rightarrow \mu \in \sigma(A).$$