



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Modelos estocásticos de depredador-presa con múltiples especies: existencia y positividad de soluciones

Carlos Andrés Osorio Alcalde

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de ciencias, Escuela de matemáticas
Medellín, Colombia
2022

Modelos estocásticos de depredador-presa con múltiples especies: existencia y positividad de soluciones

Carlos Andrés Osorio Alcalde

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magíster en Ciencias - Matemáticas

Director:
Jorge Mario Ramírez Osorio, PhD

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Escuela de matemáticas
Medellín, Colombia
2022

Agradecimientos

No hay logro o avance en mi vida que no esté profundamente permeado por mi familia. Este no es la excepción.

Agradezco al profesor Jorge Mario por su paciencia y por su ayuda inagotable en este proyecto y en todo lo que lo precedió.

Resumen

Los modelos de Lotka Volterra son ecuaciones diferenciales no lineales que estudian la dinámica de poblaciones de individuos sometidos a interacciones de depredación, mutualismo, cooperación o mezclas de estas. En el caso determinista existe una amplia literatura al respecto, pero en la contraparte estocástica aún hay muchos interrogantes y preguntas abiertas. En este trabajo se hace un estudio de la existencia de la solución y de la distribución invariante de algunas ecuaciones diferenciales estocásticas de tipo Lotka Volterra siguiendo la línea del trabajo desarrollado por Mao. Finalmente, se establece una conexión entre las ecuaciones y los grafos y a partir de ahí se hace una extensión para un caso particular en el que el grafo de ecosistemas involucrados induce una forma de árbol.

Palabras clave: ecuaciones diferenciales estocásticas, Lotka Volterra, Existencia y unicidad, funciones de Lyapunov, Distribución invariante, Grafos.

Abstract

Stochastic Predator-Prey models with multiple species: existence and uniqueness of solutions

Lotka Volterra models are nonlinear differential equations which main objective is to study the dynamics between populations of individuals subjected to interactions as predation, mutualism, cooperation or some kind of mix between them. In deterministic case there exists a large literature about, but in the stochastic counterpart some questions and problems remains open. In this work a study is made about the existence of the solution and invariant distribution of some Lotka Volterra stochastic differential equations following the work of Mao. Finally, a connection between graphs and these equations is established and from there an extension to a particular case of tree graphs ecosystems is made.

Keywords: stochastic differential equations, Lotka Volterra, Existence and uniqueness, Lyapunov Functions, Invariant distribution, Graphs.

Contenido

1	Introducción	1
2	Modelos de Lotka Volterra deterministas	5
2.1	Ecosistemas, especies e interacciones	6
2.2	Descripción del modelo	9
2.3	Modelos de redes tróficas	14
2.4	Análisis de los sistemas de Lotka-Volterra	17
2.4.1	Modelo de 2 especies	17
2.4.2	Estabilidad de Lyapunov y M -matrices	20
3	Modelos de Lotka Volterra estocásticos	28
3.1	Ecuación con ruido cuadrático	31
3.1.1	Existencia y unicidad de la solución	32
3.1.2	Acotamiento de la solución	37
3.2	Ecuación con ruido lineal	41
3.2.1	Existencia y unicidad de la solución	42
3.2.2	Acotamiento de la solución	45
3.2.3	Distribución invariante límite	48
3.2.3.1	Mutualismo	48
3.2.3.2	Depredador - presa en árboles	61
4	Discusión y trabajo futuro	72
5	Apéndice	75
5.1	Grafos	75
5.2	Puntos de equilibrio y estabilidad	76
5.2.1	Funciones de Lyapunov	77
5.3	Teoría de probabilidad	80
5.3.1	Procesos estocásticos	80
5.3.2	Integrales estocásticas y cálculo de Itô	82
5.3.3	Fórmula de Itô	85
5.3.4	Ecuaciones diferenciales estocásticas	86
5.3.5	Distribución estacionaria de un proceso estocástico	88

Bibliografía

92

1 Introducción

A mediados de la década de los 20, un químico y estadístico estadounidense llamado Alfred Lotka propuso, inspirado en modelos de cinética química, unas ecuaciones para modelar la dinámica de las especies dentro de un ecosistema en el que habían depredadores y presas. Solo un año después, un matemático italiano llamado Vito Volterra, basándose en observaciones de la dinámica de peces en el mar Adriático, llegó de forma independiente a ecuaciones parecidas que modelaban dinámicas similares a las descritas por Lotka. Ninguno de los dos era un ecólogo de profesión, pero aún así habían aportado una de las herramientas más valiosas de la ecología para modelar dinámica de especies: las famosas ecuaciones de Lotka-Volterra [8]. En su versión moderna para el caso de n especies, dichas ecuaciones pueden escribirse como

$$dX_i(t) = X_i(t) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j(t) \right) dt \quad \text{para todo } i = 1, 2, \dots, n \quad (1-1)$$

Donde X_i es la biomasa de cada una de las especies en un instante de tiempo t . En esta ecuación, los términos $a_{ij} X_i(t) X_j(t)$ representan el intercambio de biomasa que hay entre las especies i y j producto de su interacción. Así, si la interacción es beneficiosa para i , entonces $a_{ij} X_i(t) X_j(t)$ tiene signo positivo, y si es perjudicial entonces el signo es negativo. Una de las dificultades principales de este modelo radica en su no linealidad, por lo que el estudio del sistema ha sido objeto de investigación de múltiples matemáticos y ecólogos a lo largo de los años [12], [38], [39].

Este sistema de ecuaciones además hace surgir de manera natural el concepto de red trófica [31], que es uno de los modelos básicos de la biología para entender los ecosistemas y las interacciones entre los individuos. En efecto, cada uno de los coeficientes $(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$ se puede acomodar en una matriz A que se llama matriz de comunidad. Dicha matriz de comunidad codifica la forma de la red trófica y las relaciones que ocurren entre las especies del ecosistema. Esta matriz es uno de los elementos principales para determinar propiedades sobre la forma en que se comporta la solución de la ecuación (1). Es gracias a esta matriz A que se pueden

introducir en los modelos interacciones entre los individuos diferentes a las de depredación y presa como mutualismo y competición.

Ahora bien, tal como ocurre en todos los sistemas físicos, un modelo determinista no logra captar la incertidumbre inherente de la naturaleza. En el caso de las ecuaciones de Lotka-Volterra, hay múltiples puntos en donde podría incluirse la incertidumbre. Por ejemplo, en los coeficientes de A o en los α_i . Es con estas consideraciones que se proponen modelos estocásticos basados en para incluir esta incertidumbre. Concretamente, en esta tesis se introducen dos ecuaciones, debidas respectivamente, a [26] y [41]:

$$dX_i(t) = X_i(t) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j(t) \right) dt + X_i(t) \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j(t) dB \quad (1-2)$$

$$dX_i(t) = X_i(t) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j(t) \right) dt + X_i(t) \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} dB_i \quad (1-3)$$

Donde B, B_i son movimiento Brownianos unidimensionales. La ecuación (1-2) es el resultado de perturbar los coeficientes $(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$ y (1-3) es el resultado de perturbar los elementos $(\alpha_i)_{i=1, 2, \dots, n}$. Ambas ecuaciones utilizan el movimiento Browniano estándar como modelo de perturbación. No obstante, tienen diferencias fundamentales: la ecuación (1-2) tiene un ruido que depende de forma cuadrática de las variables X_i (es decir, del tamaño o biomasa de las especies), y además tiene un único movimiento Browniano para todas las especies. Esto hace que dicho modelo sea débil biológicamente hablando, pues no es una suposición realista el hecho de que las perturbaciones correspondientes a todas las especies se comporten de la misma manera. No obstante a esto, el tratamiento de esta ecuaciones es de mucho interés en esta tesis, pues gracias a ella se introduce una técnica estándar en esta clase de ecuaciones diferenciales estocásticas para demostrar la existencia y unicidad de estas ecuaciones, que es uno de los objetivos de este trabajo.

La ecuación (1-3) tiene un sentido biológico más interesante y por ello nos dedicamos gran parte del trabajo a discutir este modelo. En este caso, el ruido depende de forma lineal de X_i , y cada especie tiene asociado un movimiento Browniano independiente, por lo que la perturbación de hecho se hace mediante un movimiento Browniano n -dimensional. Este modelo tiene además consideraciones muy interesantes para las condiciones de existencia y unicidad. En efecto, deben considerarse algunas condiciones sobre la matriz A para que la ecuación tenga una única solución. Esto no ocurre con (1-2), pues para cualquier matriz A y cualquier vector $\alpha = (\alpha_i)_{i=1, 2, \dots, n}$ veremos que el modelo admite una única solución.

Sobre el modelo (1-3) se aborda además una cuestión fundamental: ¿qué ocurre en el largo plazo con las especies que se están estudiando? En otras palabras, nos preguntamos por la distribución invariante de dicho modelo. Se muestran dos resultados fundamentales: para el caso en el que los individuos tienen interacciones de mutualismo en un ecosistema (y que esta condición se traduce en que los coeficientes de A tienen la particularidad de $a_{ij} > 0$ para $i \neq j$), se prueba siguiendo a [41] la existencia de una distribución invariante o límite y se muestra que la media de dicha distribución está dada por:

$$\mu = (-A)^{-1}\zeta \quad (1-4)$$

con $\zeta = (\zeta_1, \zeta_2, \dots, \zeta_i)$ dado por

$$\zeta_i = \alpha_i - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2$$

La segunda situación es un aporte propio y demuestra que en el caso en el que la red trófica tenga una forma particular y que las interacciones de las especies sean de depredador presa, entonces también existe una distribución invariante. Este caso está inspirado en los artículos [43], [33], [34]. En el transcurso de la tesis no logramos encontrar una expresión cerrada para la media invariante, pero dados unos resultados numéricos concluimos que podrían haber algunas condiciones en las cuales dicha media estacionaria coincida con la expresión (3-23).

Así pues, la tesis está organizada como sigue: en el capítulo 2 presentamos el problema a estudiar desde una visión biológica e introducimos la ecuación 1. Probamos en el teorema 5.1 la condiciones suficiente sobre A para la existencia de un punto de equilibrio estable del sistema. Mencionamos además el teorema 2.4, que dice además que en un caso de matrices muy particulares existe una condición suficiente para la existencia de dichos puntos de equilibrio.

Posteriormente, en el capítulo 3, vamos a estudiar la teoría de los modelos estocásticos partiendo de algunos conceptos previos de ecuaciones diferenciales estocásticas y procesos de Itô, que son la maquinaria fundamental de la teoría (y que se presentan en el apéndice). Se hace un tratamiento de (1-2) en la sección 3.1 en el que se prueba el teorema 3.1, que muestra la condición suficiente para la existencia y unicidad de la solución. Se muestra además el lema 3.2 que es relativo al acotamiento de la solución.

Después, la sección 3.2 aborda la ecuación (1-3) y prueba el teorema 3.3, que es el resultado

de existencia y unicidad para este caso. En la subsección 3.2.3 se habla de la distribución invariante y se muestran dos teoremas fundamentales: el teorema 3.5 que es el original del paper [41] y el teorema 3.8 que es nuestro aporte y que prueba el otro caso que mencionamos.

El capítulo 4 de la tesis contiene una discusión de los limitantes del trabajo y un compendio de todos los posibles caminos que se podrían abordar para darle continuidad a todo este estudio.

Finalmente, en el último capítulo se incluye un apéndice con todos los preliminares que son necesarios para seguir el hilo de todo lo tratado en la tesis. En dicho apéndice incluimos la definición básica de grafos que se necesita para modelar las redes tróficas, la teoría de estabilidad en sistemas dinámicos deterministas que se utiliza en el capítulo 2 y la teoría de procesos estocásticos y ecuaciones diferenciales estocásticas que se utilizan en el capítulo 3.

2 Modelos de Lotka Volterra deterministas

En la inmensidad de la cuenca Amazónica se puede encontrar una de las especies más pintorescas que hay Colombia: el delfín rosado. Entre muchas de las cosas que hacen imponente este animal, resulta ser que se alimenta de aproximadamente de 53 especies de peces diferentes, yendo desde corvinas hasta pirañas pasando por tortugas de ríos y cangrejos. Este, que es solamente uno de miles de ejemplos posibles en la naturaleza, es un caso particular de una especie (depredadora) que se alimenta de otra (presa). Y a su vez, esta última relación entre las especies es solo una de las múltiples formas que los individuos se pueden relacionar entre ellos cuando coexisten en un mismo sitio. En efecto, cuando existen especies coexistiendo, la forma en que ellas interactúan hace que la cantidad de individuos de cada especie varíen con el tiempo de acuerdo con ciertas características de las interacciones. Los biólogos han tenido el interés de entender dichas dinámicas entre las especies para lograr resolver cuestiones relativas a los ecosistemas como las extinciones, la coexistencia entre especies, etc. A lo largo del tiempo se han desarrollado múltiples herramientas matemáticas para poder entender dichas dinámicas. Una de las herramientas más famosas son las ecuaciones de Lotka-Volterra.

En este capítulo vamos a introducir las ecuaciones de Lotka-Volterra deterministas partiendo del problema biológico preciso que queremos estudiar. En particular, partiremos de la construcción del modelo de Lotka-Volterra para dos especies siguiendo la construcción original de Lotka y Volterra cuya exposición se puede encontrar en [12], [27] y [24]. Veremos que de esta forma de modelar el fenómeno se deriva naturalmente la representación de las interacciones entre las múltiples especies o redes tróficas mediante las matrices de adyacencias de ciertos grafos (sección 5.1).

Después, se hará un análisis de la ecuación de dos dimensiones utilizando funciones de Lyapunov (ver sección 5.2.1) para extenderlo en el caso general de n especies, siguiendo aquí las ideas de Takeuchi [39], [37], [38]. Introduciremos un concepto de estabilidad particular

sobre matrices llamado Lyapunov-estabilidad que será fundamental en el decurso del capítulo y de toda la tesis para terminar estudiando cierto tipos de matrices (que corresponden a una interacción biológica particular) en el que es posible obtener resultados teóricos interesantes acerca de la estabilidad de los puntos equilibrios de la ecuación.

2.1. Ecosistemas, especies e interacciones

Los **ecosistemas** están compuestos por individuos o especies de seres vivos que interactúan (de manera directa o indirecta) entre ellas y esta interacción termina modificando el total de individuos de cada especie y la configuración misma del ecosistema. Ahora bien, lo cierto es que los ecosistemas como concepto no solo incluyen las especies vivas sino también todo el medio (elementos físicos como el agua, las corrientes de viento, etc) que las rodea. A decir verdad, el término más adecuado técnicamente hablando al que deberíamos referirnos a lo largo de toda la tesis es el de **comunidad ecológica o biocenosis** [2], pues dicho concepto sí incluye únicamente las entidad vivas que coexisten en el **biotopo**, que son las condiciones ambientales de un ecosistema. En otras palabras, los ecosistemas están formados por la biocenosis y el biotopo. No obstante a esto, utilizaremos el término de ecosistema como sinónimo únicamente del conjunto de especies de aquí en adelante.

Diremos que una **interacción** entre dos especies es simplemente el efecto que tienen sobre sus poblaciones por la coexistencia en un mismo ecosistema. Las interacciones pueden ser entre diferentes especies, en cuyo caso diremos que es una interacción interespecífica; o también puede ser entre las mismas especies, y será interacción intraespecífica. Un problema clásico en la ecología es el de la dinámica poblacional, es decir, el de poder predecir en un periodo de tiempo cuál va a ser la abundancia de cierta especie en un área determinada y en un periodo de tiempo establecido basándose en las interacciones que puedan tener entre ellas.

Vamos ahora a referirnos a un concepto central en todo nuestro estudio: las **redes tróficas**. Ya mencionamos anteriormente que las especies que componen los ecosistemas tienen relaciones entre ellas y que estas relaciones permiten que crezca o disminuya su biomasa. Esencialmente, el concepto de red trófica busca modelar dichas relaciones entre los individuos de un ecosistema. En otras palabras, las redes tróficas son todas las conexiones que modifican la biomasa entre las especies que se dan dentro de un ecosistema. Estas redes tróficas se pueden ver como grafos donde los nodos son las especies y cada interacción entre



Figura 2-1: Los arrecifes de coral son un ejemplo clásico de ecosistemas. Alrededor del 25 % de las especies marinas de todo el mundo viven alrededor de un arrecife de coral. Múltiples individuos se relacionan entre ellos generando efectos muy variados. Por ejemplo, los erizos de mar se alimentan de las algas y eso ayuda a prevenir la sobrepoblación de las mismas y así aportar en la estabilidad del ecosistema [35].

las especies es una arista. Más adelante en la sección ahondaremos en este tema. Las redes tróficas se pueden llamar también como **relaciones de consumidor-recurso** [20].

La forma en que tienen la ecología para describir la dinámica de un ecosistema se basa principalmente en la cantidad de especies que se encuentran dentro del ecosistema y el aspecto funcional del mismo, es decir, las interacciones entre los individuos [24]. Es por eso por lo que las redes tróficas, que incluyen ambos factores, son tan útiles para describir la complejidad que tiene un ecosistema.

En su forma más estándar, las redes tróficas se basan principalmente en la interacción de las especies según una relación de depredación. La depredación entre especies ocurre cuando un individuo consume al otro para poder subsistir. En dicha interacción, claramente, el individuo depredador se ve beneficiado de la presa, mientras que la especie ve disminuida su biomasa a causa del depredador. Un ejemplo sencillo de una red trófica de este tipo es la presentada en la figura (2-2). Nótese cómo en ese caso una flecha saliendo de una especie y apuntando al otro significa que existe una relación de depredación y de presa; si la flecha apunta a una especie significa que él se ve beneficiado de la interacción, y la otra especie se ve perjudicada. Nótese además que existen individuos (como la serpiente cascabel y el halcón) que no tienen una relación entre ellos.

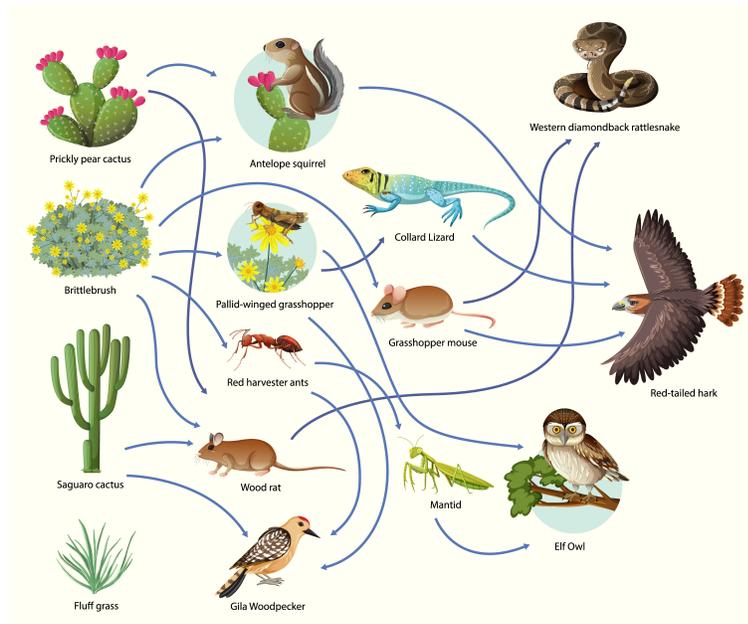


Figura 2-2: Ejemplo de red trófica simple. Aquí se ve claramente cómo la serpiente y el ratón están conectados pues la serpiente se alimenta del ratón. Los niveles que se ven la red trófica reciben el nombre de niveles tróficos. Imagen tomada de Freepik.com

Notemos que hemos mencionado hasta ahora solamente las interacciones de depredador-presa, que son las interacciones tradicionales en los modelos de Lotka-Volterra. No obstante, existen en los ecosistemas otros tipos de relaciones entre las especies que modifican de una forma u otro la biomasa de las mismas de formas diferentes que en el caso de depredación-presa. Vamos a remarcar dos interacciones importantes y que mencionaremos más adelante:

- **Competencia:** La competencia puede ser interespecífica o intraespecífica. Normalmente, la competencia entre especies tiene que ver con el aprovechamiento de los recursos disponibles en el mismo ecosistema. En esta interacción, la existencia de una especie es perjudicial para la otra y viceversa. Es decir, ninguna se beneficia de la existencia de la otra y por el contrario se ven perjudicadas.
- **Mutualismo:** El mutualismo ha recibido relativamente poco interés de parte de los ecólogos en comparación con las demás interacciones. En esencia, en el mutualismo ambas especies se ven beneficiadas por la existencia de la otra, por lo que ambas crecen potencialmente de forma indefinida. Esta interacción se puede dar, por ejemplo, en el caso en el que una especie consuma el recurso producido por la otra y viceversa. Un ejemplo bellísimo en la naturaleza es el de las abejas y la flor.

Otro tipo de interacciones pueden ser el comensalismo, amensalismo o la alelopatía [20]. En

esas relaciones, no necesariamente hay un intercambio mutuo de biomasa entre ambas especies como en las tres relaciones anteriores, pero nosotros nos centraremos en las interacciones en las cuales existe intercambio de biomasa entre ambas especies.



Figura 2-3: Mutualismo



Figura 2-4: Competencia



Figura 2-5: Depredación-Presa

2.2. Descripción del modelo

Nuestro objetivo en esta sección es modelar las relaciones y conceptos mencionados en el capítulo anterior desde el punto de vista matemático. Asumiremos que una especie i va a tener una biomasa (entendida como toda la materia debida a los individuos vivos en un área de espacio en un determinado periodo de tiempo) en un tiempo $t \geq 0$ dada por $X_i(t)$. Esta será nuestra variable de estudio más importante a lo largo de toda la tesis.

Los primeros modelos de depredador presa fueron propuestos por Lotka y Volterra de manera independiente entre los años 1920 y 1930. En las observaciones de Volterra, se veía que en ciertos momentos de la temporada la cantidad de individuos de una especie 2 de peces aumentaba y los peces de la especie 1 disminuían, mientras que en otro momento de la temporada ocurría lo contrario. Se conjeturó que conforme los peces de la especie 2 se comían a los peces de tipo 1, la población de estos últimos disminuía a niveles tales que no quedaba suficiente comida para los de la especie 2, por lo que dicha población disminuía mientras los peces de tipo 1 aumentaban. Esta dinámica parecía ocurrir de manera constante durante todo el año. Así pues, para ejemplificar el modelo de estudio, vamos a asumir los siguientes supuestos acerca de la forma en que evoluciona $X_i(t)$ de acuerdo con la interacción de las diferentes especies y de la tasa de crecimiento y decrecimiento de la población, partiendo primero de un ecosistema sencillo que tiene únicamente dos especies, una de las cuales es un depredador y la otra que es una presa [12]:

- La especie 2 tiene una fuente inagotable de alimento y por lo tanto en ausencia de la especie 1 crecería de forma proporcional a su tamaño de acuerdo con la ecuación diferencial

$$\frac{dX_2}{dt} = \alpha_2 X_2$$

- La especie 1 se alimenta únicamente de la especie 2, por lo que en ausencia de esta la biomasa de 1 disminuiría proporcionalmente a su tamaño cumpliendo la ecuación diferencial

$$\frac{dX_1}{dt} = -\alpha_1 X_1$$

- Si interactúan la especie 1 y la especie 2, entonces el cambio en la biomasa de cada depende de qué tan frecuente es el encuentro entre ambas especies. Una forma simple de modelar esta situación es hacer que ese cambio en la biomasa sea proporcional a $X_1 X_2$. En el caso de la especie 1, su biomasa cambia de forma $a_{12} X_1 X_2$, mientras que la especie 2 tiene un cambio negativo de $-a_{21} X_2 X_1$.

Juntando estas piezas y asumiendo que esta es la única dinámica posible de estas especies, las ecuaciones diferenciales que modelan esta situación están dadas por:

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{dt} &= -\alpha X_1 + a_{12} X_1 X_2 \\ \frac{dX_2}{dt} &= \alpha_2 X_2 - a_{21} X_1 X_2 \end{aligned} \tag{2-1}$$

Este es la construcción estándar de las ecuaciones de Lotka y Volterra para dos especies. Una modificación adicional que se le puede hacer al sistema 2-1 viene de asumir que el cambio en la biomasa de cada especie también depende de una competencia por los recursos dentro de la misma especie. Esta competencia es más intensa conforme la biomasa de la especie sea mayor, por lo que las nuevas ecuaciones se pueden escribir de la forma:

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{dt} &= -\alpha X_1 + a_{12} X_1 X_2 - a_{11} X_1^2 \\ \frac{dX_2}{dt} &= \alpha_2 X_2 - a_{21} X_1 X_2 - a_{22} X_2^2 \end{aligned} \tag{2-2}$$

Así pues, el modelo tiene tres tipos de parámetros:

- **Tasa de crecimiento o decrecimiento intrínseco de la población:** es el parámetro

α_i de cada especie. Puede ser positivo o negativo, dependiendo de la forma en que se comporte la especie en ausencia de cualquier otra especie en el ecosistema. Las unidades de este parámetro son $[T]^{-1}$.

- **Parámetro de interacción entre las especies:** es el parámetro a_{12}, a_{21} y representa qué tan fuerte es la pérdida o ganancia de biomasa de cada especie de acuerdo a los encuentros entre ambas. Las unidades de este parámetro son $[B]^{-1}[T]^{-1}$ donde $[B]$ es una unidad de biomasa.
- **Parámetro de autorregulación o competencia intraespecífica:** es el parámetro a_{11}, a_{22} y nos habla de qué tan fuerte es la competencia al interior de la especie por los recursos disponibles.

Desde luego las especies pueden ver cambios en el total de biomasa por múltiples razones exógenas que no necesariamente se deben a las consideraciones anteriores. Por ejemplo, la biomasa puede aumentar por migración de individuos o por algún tipo de adición de individuos no natural en el ecosistema. A pesar de esto, dichas situaciones no se consideraron en este modelo.

Con estas ideas en mente, podemos fácilmente extender este modelo en el caso en el que tenemos un ecosistema de n especies interactuando entre ellas. De forma general, la especie i ve modificada su biomasa de acuerdo con la ecuación

$$\frac{dX_i}{dt} = \alpha_i X_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j X_i = \alpha_i \left(X_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) \quad (2-3)$$

Si existe una interacción entre i y j , $a_{ij} \neq 0$ y el signo de a_{ij} depende de si i es un depredador o una presa; y si no existe dicha interacción entonces $a_{ij} = 0$. Fijémonos que si tomamos $\alpha = (\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n)^T$ y $X = (X_1, X_2, \dots, X_n)^T$, $A = (a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n}$ entonces podemos escribir matricialmente este sistema como

$$dX = \text{diag}(X)(\alpha + AX) \quad (2-4)$$

donde

$$\text{diag}(X) = \begin{bmatrix} X_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & X_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & X_n \end{bmatrix}$$

De esta definición surge la matriz A que está compuesta por todos los coeficientes de interacción entre las especies. Esta matriz es de vital importancia en el estudio de todo nuestro trabajo y se llamará **matriz de comunidad**. Esta matriz de comunidad captura de manera natural la forma en que está estructurada la red trófica en cuestión. En efecto, nótese que si

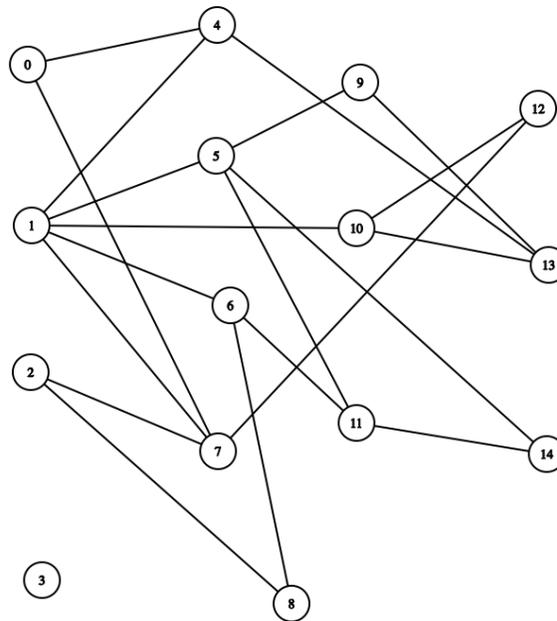


Figura 2-6: Grafo no dirigido correspondiente a la red trófica de la imagen (2-2)

tomamos una red trófica y formamos el grafo G en el cual un nodo es una especie y una arista se forma si existe una interacción entre ambas especies, entonces la matriz de comunidad no es más que la matriz de adyacencia con pesos (donde los pesos son los coeficientes a_{ij}) de G . Esto quiere decir que la estructura propia de la red trófica está incluida en la matriz A . A pesar de que en sentido estricto una red trófica tiene conexiones dirigidas, nótese que si $a_{ij} \neq 0$ entonces $a_{ji} \neq 0$ (lo que quiere decir que los efectos de la alimentación van en ambos sentidos) y por lo tanto necesariamente si existe una arista de i a j es porque debe existir

otra arista de j a i , por lo que el grafo puede considerarse como un grafo no dirigido y al que cada arista se le asignan dos pesos diferentes: a_{ij} y a_{ji} .

Las interacciones mencionadas en el capítulo anterior las podemos representar en función de los signos de la matriz de comunidad A como:

Interacción	Signos de la interacción
Competición	$a_{ij} < 0, a_{ji} < 0$
Depredación - Presa (siendo i el depredador y j la presa)	$a_{ij} > 0, a_{ji} < 0$
Mutualismo	$a_{ij} > 0, a_{ji} > 0$

Ahora bien, a lo largo de toda la tesis vamos asumir en la matriz de comunidad A que todo el ecosistema presenta competencia intraespecífica y además un único tipo de interacción interespecífica. Esto, desde luego, está alejado de la realidad pues como vimos en el modelo de cascada las grandes redes tróficas tienden a ser unión de muchas relaciones. No obstante, esta simplificación es necesaria para llegar a resultados teóricos como los que mostraremos en los capítulos siguientes.

Para facilitar las simulaciones de los capítulos siguientes vamos a introducir una normalización en estos coeficientes para llevar (2-3) a una forma en la que $|a_{ij}|, |\alpha_i| \leq 1$ para todo i, j . Definamos para todo i, j los nuevos parámetros del sistema como:

$$\begin{aligned}\tau &= \alpha t \\ a'_{ij} &= \frac{a_{ij}}{a} \\ \alpha'_i &= \frac{\alpha_i}{\alpha}\end{aligned}$$

donde $\alpha = \max_{1 \leq i \leq n} |\alpha_i|$ y $a = \max_{i,j} |a_{i,j}|$. Hacemos además $P_i(\tau) = \frac{a}{\alpha} X_i(t)$ para todo i . Con estas transformaciones tenemos que (2-3) es equivalente al sistema

$$\frac{dP_i}{d\tau} = P_i \left(\alpha'_i + \sum_{j=1}^n a'_{ij} P_j \right) \quad (2-5)$$

Por lo tanto, podemos asumir de ahora en adelante que el modelo inicial (2-3) es tal que $|\alpha_i| \leq 1$ y $|a_{ij}| \leq 1$ para todo i, j y además es adimensional. En efecto, (2-5) es adimensional pues a'_{ij}, α'_i, τ son claramente adimensionales y además tenemos que

$$[P_i] = \left[\frac{a}{\alpha} X_i \right] = [a][\alpha]^{-1}[X_i] = ([B]^{-1}[T]^{-1})[T][B] = \text{adim}$$

En adelante, consideraremos que los sistemas tratados tendrán esta normalización pero utilizaremos la variable t y las variables X_i de manera indistintiva.

2.3. Modelos de redes tróficas

Dediquémonos ahora a hablar de la forma y estructura que podrían llegar a tener las redes tróficas reales y la manera en que se pueden simular o describir matemáticamente. Lo cierto es que a pesar de ser conceptualmente simples, las redes tróficas reales son extraordinariamente complicadas de modelar y describir dada la gran cantidad de individuos que normalmente se ven involucrados en un ecosistema y del sinfín de relaciones que existen. Idealmente, estas redes deben tener estructuras no aleatorias que sean consistentes con patrones empíricos [31]. Uno de los avances más grandes en las propuesta de modelos de redes tróficas fue hecho por Cohen y otros autores en una serie de artículos de mediados de los años 80 que tenían el nombre común de *A Stochastic Theory of Community Food Webs* [18], [3], [4], [5], [6]. En dichos artículos, Cohen y los autores introducen, entre otras cosas, **el modelo de cascada**. Esencialmente, este es un modelo similar a la teoría de grafos aleatorios de Erdős–Rényi [11] en el que a partir de un conjunto de n nodos no conectados, cada par se va conectando mediante una arista de forma aleatoria.

El modelo de cascada tiene la siguiente descripción [19]: partamos de n especies según el modelo (2-3) y consideremos parámetros r, s, t que son constantes positivas tales que $r + s + t \leq n$. Vamos a asignar aleatoriamente los coeficientes de A considerando que $a_{ii} < 0$ para todo i con probabilidad 1 (esta elección significa que existe una competencia intraespecífica para todas las especies) y que las parejas a_{ij}, a_{ji} con $i < j$ se escogen independientemente (esto es, se tiene que la distribución de $|a_{ij}|$ dado que $a_{ij} \neq 0$ es uniforme en $(0, 1)$) cumpliendo que

$$(1) \mathbb{P}(a_{ij} < 0, a_{ji} = 0) = r/n$$

$$(2) \mathbb{P}(a_{ij} = 0, a_{ji} > 0) = s/n$$

$$(3) \mathbb{P}(a_{ij} < 0, a_{ji} > 0) = t/n$$

$$(4) \mathbb{P}(a_{ij} = 0, a_{ji} = 0) = 1 - \frac{r + s + t}{n}$$

En esencia, lo que esto dice es que dos especies pueden tener una u otra interacción con cierta probabilidad dependiendo de los parámetros. Nótese que la interacción (1) y (2) significa que

una de las dos especies se ve beneficiada o perjudicada con la interacción pero para la otra es irrelevante. En el caso (3) tenemos la probabilidad de que se presente una relación de depredación-presa y en el caso (4) tenemos la probabilidad de que no haya interacción entre dos especies. Esa construcción tiene múltiples variaciones en las que se incluyen casos en donde $a_{ij}, a_{ji} < 0$ o $a_{ij}, a_{ji} > 0$. Es decir, las redes tróficas reales se modelan de manera más adecuada con combinaciones de interacciones entre especies, no únicamente de depredador presa.

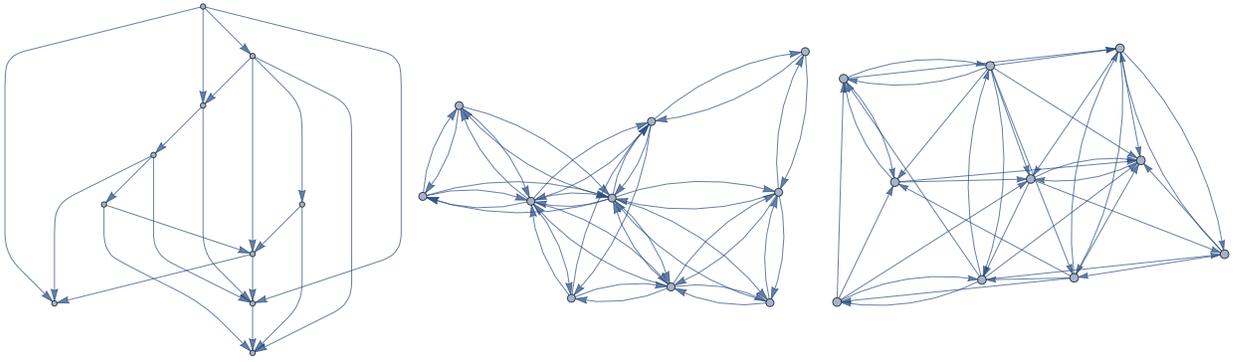


Figura 2-7: Tres redes tróficas con $n = 10$ generadas según el modelo de cascada presentado. En lado izquierdo, los parámetros son $(0, 5, 0)$, $(0, 0, 5)$ en el centro y $(3, 3, 3)$ en la derecha. Nótese que la forma y las propiedades que tiene cada red cambian gracias a la configuración de los parámetros. A la izquierda y en el centro encontramos redes tróficas con una única interacción según la forma de las flechas. En el lado derecho, en cambio, tenemos relaciones bidireccionales (que en nuestro caso es la interacción de depredador-presa) y relaciones unidireccionales que ya se explicaron.

En efecto, los parámetros (r, s, t) son una medida de la proporción en la que se dan distintas relaciones y sus consecuencias en el ecosistema. Por ejemplo, se tiene entonces que existe una relación de depredador presa entre la especie i y la especie j con una probabilidad de t/n . Si el parámetro t es pequeño, entonces necesariamente se presentarán en la red menos relaciones de depredación presa. A pesar de que esta es la presentación original del modelo de cascada, a nosotros nos interesará particularmente la condición (3) en ausencia de los demás casos. Es decir, nos interesa el caso en el que $r = s = 0$, que es simplemente la interacción de depredador-presa pura.

Normalmente, los estudios alrededor de estos modelos se enfocan en estudiar la estabilidad ecológica de los ecosistemas (la estabilidad ecológica se puede entender como la capacidad que tiene un ecosistema de no tener grandes cambios en sus características a lo largo del tiempo [20]) en función de diferentes combinaciones de los parámetros. Para estudiar dicha

estabilidad, un método tradicional es el de utilizar justamente sucesiones de modelos de Lotka-Volterra con las redes tróficas generadas según $(r_n, s_n, t_n)_{n \geq 1}$ y estudiar la estabilidad (según la sección 5.2) de dichos modelos con el objetivo de establecer resultados cualitativos a partir de esos experimentos.

Adicionalmente, vamos a considerar en esta tesis un tipo particular de red trófica llamados árboles. Un árbol de tamaño n es una red no dirigida conexa con n vértices que no cuenta con ciclos. Además de esta definición sencilla, todo árbol satisface que las siguientes propiedades son equivalentes entre sí:

- Es una red conexa que no tiene ciclos
- Es una red conexa con $n - 1$ aristas
- Al remover una sola arista la red se vuelve desconexa.
- Cualquier par de nodos está conectado por exactamente una única arista.
- La adición de una sola arista genera un ciclo.

Biológicamente hablando tiene sentido pensar en una red trófica que pueda tener una estructura de grafo, dado que los ciclos implicarían una relación poco usual entre las especies de un ecosistema. En la figura (3-6) hay un ejemplo de árbol con 100 vértices generado de manera aleatoria.

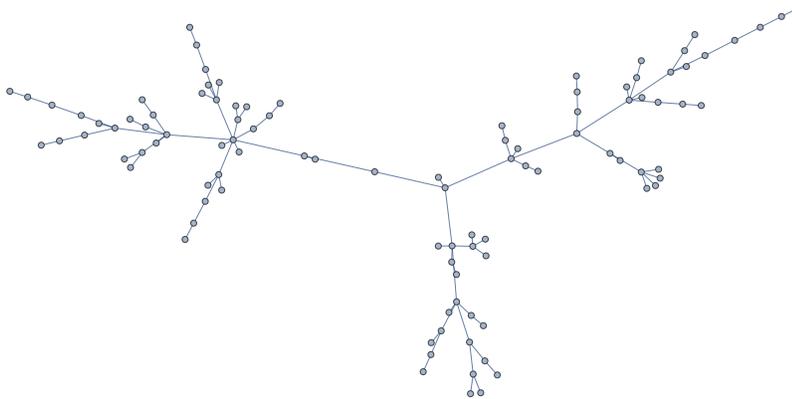


Figura 2-8: Ejemplo de un árbol con 100 vértices

Detalles de este modelo de red trófica junto a sus principales propiedades y estudios acerca de la estabilidad de las redes se pueden encontrar en [32], [8], [1].

2.4. Análisis de los sistemas de Lotka-Volterra

El objetivo de esta sección es discutir sobre la ecuación (2-3) a la luz de la teoría presentada en el apéndice 5.2.1. En otras palabras, se probará que la estabilidad de un punto de equilibrio X^* depende de la forma de la matriz de comunidad A definida en la sección 2.2. Vamos a comenzar analizando el caso particular para dos especies para después hacer la generalización natural en el caso de n especies.

2.4.1. Modelo de 2 especies

El sistema (2-1) se puede resolver por separación de variables notando que

$$\left(\frac{-\alpha_2 + \lambda_2 X_1}{X_1} \right) \frac{dX_1}{dt} - \left(\frac{\alpha_1 - \lambda_1 X_2}{X_2} \right) \frac{dX_2}{dt} = 0 \quad (2-6)$$

Y por lo tanto

$$\frac{d}{dt} (\alpha_2 \log(X_1) - \lambda_2 X_1 + \alpha_1 \log(X_2) - \lambda_1 X_2) = 0$$

Así, tenemos que la función H definida en el primer cuadrante dada por

$$H(X_1, X_2) = \alpha_2 \log(X_1) - \lambda_2 X_1 + \alpha_1 \log(X_2) - \lambda_1 X_2$$

es la primera integral del sistema, es decir, permanece constante a lo largo de cualquier solución del sistema. En particular, lo que esto implica es que dada una condición inicial $(X_1(0), X_2(0))$ con $X_1(0), X_2(0) > 0$ se tiene que para cada $t \geq 0$,

$$H(X_1(t), X_2(t)) = H(X_1(0), X_2(0)) = \text{constante} \quad (2-7)$$

Además, puede verse que esta función es estrictamente cóncava y que alcanza un único máximo cuando

$$\nabla H = \begin{bmatrix} \frac{\partial H}{\partial X_1} \\ \frac{\partial H}{\partial X_2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\alpha_2}{X_1} - \lambda_2 \\ \frac{\alpha_1}{X_2} - \lambda_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Es decir, en el punto $(X_1^*, X_2^*) = \left(\frac{\alpha_2}{\lambda_2}, \frac{\alpha_1}{\lambda_1} \right)$, que justamente coincide con el punto de equilibrio no nulo de la ecuación (2-1). Dado que H es una función estrictamente cóncava, la gráfica de (2-7) es una curva cerrada que se encuentra completamente contenida en el pri-

mer cuadrante. Esto muestra que las órbitas $(X_1(t), X_2(t))$ para $t \geq 0$ son curvas cerradas contenidas en el primer cuadrante si $X_1(0), X_2(0) > 0$.

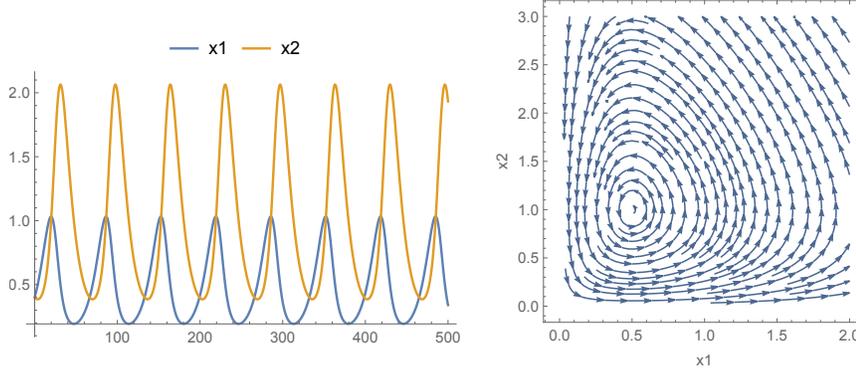


Figura 2-9: Simulación del sistema (2-1) con $(\alpha_1, \alpha_2, \lambda_1, \lambda_2) = (0, 1, 0, 1, 0, 1, 0, 4)$ y $X_1(0) = X_2(0) = 0,4$. A la izquierda, las soluciones $X_1(t), X_2(t)$ para $t \geq 0$ y la derecha el diagrama de fase correspondiente. La gráfica de la izquierda explica el comportamiento oscilatorio que describió Volterra en los peces.

Este modelo tiene un comportamiento que ecológicamente puede quedarse corto a la hora de modelar la realidad: tal como se planteó, no existe una condición que permita la extinción de alguna de las especies involucradas, a pesar de que pueden llegar a valores arbitrariamente pequeños. Una manera de permitir la extinción de las especies es incluir la competencia interespecífica. Con esta competencia, no solo se habilita la posibilidad de extinción sino también la de alcanzar estabilidad en las soluciones.

Es así que utilizando este nuevo supuesto el modelo se transforma en

$$\frac{dX_1}{dt} = X_1(\alpha_1 - \gamma_1 X_1 - \lambda_1 X_2) \quad (2-8)$$

$$\frac{dX_2}{dt} = X_2(-\alpha_2 - \gamma_2 X_2 + \lambda_2 X_1)$$

donde $\gamma_1, \gamma_2 > 0$. En este caso no es posible utilizar el método de separación de variables utilizado en (2-6) para hallar las órbitas del sistema, por lo que el análisis no resulta tan directo. Puede verse que los puntos de equilibrios de (2-8) son en total 4: $(X_1^*, X_2^*) = (0, 0)$, $(X_1^*, X_2^*) = (0, -\frac{\alpha_2}{\gamma_2})$, $(X_1^*, X_2^*) = (\frac{\alpha_1}{\gamma_1}, 0)$ y el punto

$$(X_1^*, X_2^*) = \left(\frac{\alpha_1 \gamma_2 + \alpha_2 \lambda_1}{\gamma_1^2 + \lambda_1 \lambda_2}, \frac{\alpha_1 \lambda_2 - \alpha_2 \gamma_1}{\gamma_1^2 + \lambda_1 \lambda_2} \right) \quad (2-9)$$

La estabilidad de los puntos de equilibrio (ver sección 5.2) $(X_1^*, X_2^*) = (\frac{\alpha_1}{\gamma_1}, 0)$, $(X_1^*, X_2^*) = (0, 0)$ pueden verse por medio del Jacobiano del sistema dado por

$$J(X_1, X_2) = \begin{bmatrix} \alpha_1 - 2X_1\gamma_1 - \lambda_1 X_2 & -\lambda_1 X_1 \\ \lambda_2 X_2 & -\alpha_2 - 2\gamma_2 X_2 + \lambda_2 X_1 \end{bmatrix}$$

En el caso del equilibrio nulo, puede verse que los valores propios son $\{\alpha_1, -\alpha_2\}$, por lo que es un punto de silla inestable. Para el punto $(X_1^*, X_2^*) = (\frac{\alpha_1}{\gamma_1}, 0)$ (que corresponde a la extinción del depredador), los valores propios del jacobiano están dados por $\{-\alpha_1, \frac{\alpha_1\lambda_2 - \alpha_2\gamma_1}{\gamma_1}\}$ por lo que este es un punto estable si se cumple que $\alpha_1\lambda_2 - \alpha_2\gamma_1 < 0$.

Por otro lado, vemos que una condición necesaria para que el punto de equilibrio (2-9) sea factible (es decir, que cumpla $X_1^*, X_2^* > 0$) es que $\alpha_1\lambda_2 - \alpha_2\gamma_1 > 0$, o lo que es equivalente

$$\gamma_1 < \frac{\alpha_1}{\alpha_2}\lambda_2$$

Debe notarse que esta condición es la contraria obtenida para la estabilidad del punto de equilibrio discutido anteriormente. Esto es razonable, pues si $\alpha_1\lambda_2 - \alpha_2\gamma_1 < 0$ tenemos la extinción del depredador, pero si $\alpha_1\lambda_2 - \alpha_2\gamma_1 > 0$ tenemos la coexistencia de ambas especies.

Para analizar el punto de equilibrio (2-9) utilizamos el teorema 5.1. Más específicamente, definimos la función $V : \mathbb{R}_{\geq 0}^2 \rightarrow \mathbb{R}_{\geq 0}$ dada por

$$V(X_1, X_2) = c_1 \left(X_1 - X_1^* - X_1^* \log \left(\frac{X_1}{X_1^*} \right) \right) + c_2 \left(X_2 - X_2^* - X_2^* \log \left(\frac{X_2}{X_2^*} \right) \right)$$

donde c_1, c_2 son unas constantes positivas que se elegirán más adelante. Puede verse que V satisface que $V(X_1^*, X_2^*) = 0$ y además se ve que $V(X_1, X_2) > 0$ para $(X_1, X_2) \neq (X_1^*, X_2^*)$. Por otro lado tenemos que

$$\dot{V}(X_1, X_2) = c_1 \left(1 - \frac{X_1^*}{X_1} \right) X_1 (\alpha_1 - \gamma_1 X_1 - \lambda_1 X_2) + c_2 \left(1 - \frac{X_2^*}{X_2} \right) X_2 (-\alpha_2 - \gamma_2 X_2 + \lambda_2 X_1)$$

operando y utilizando que $X_1^*(\alpha_1 - \gamma_1 X_1^* - \lambda_1 X_2^*) = 0$, $X_2^*(-\alpha_2 - \gamma_2 X_2^* + \lambda_2 X_1^*) = 0$ se tiene

$$\dot{V}(X_1, X_2) = c_1 (X_1 - X_1^*) [-\gamma_1 (X_1 - X_1^*) - \lambda_1 (X_2 - X_2^*)] + c_2 (X_2 - X_2^*) [-\gamma_2 (X_2 - X_2^*) + \lambda_2 (X_1 - X_1^*)]$$

Y esto es equivalente a

$$\dot{V}(X_1, X_2) = -c_1\gamma_1(X_1 - X_1^*)^2 - (c_1\lambda_1 - c_2\lambda_2)(X_1 - X_1^*)(X_2 - X_2^*) - c_2\gamma_2(X_2 - X_2^*)^2$$

De manera matricial, si tomamos

$$(X - X^*)^T = \begin{bmatrix} X_1 - X_1^* & X_2 - X_2^* \end{bmatrix}, \quad A = \begin{bmatrix} -\gamma_1 & -\gamma_2 \\ -\lambda_1 & \lambda_2 \end{bmatrix}, \quad C = \begin{bmatrix} c_1 & 0 \\ 0 & c_2 \end{bmatrix}$$

entonces puede comprobarse que

$$\dot{V}(X_1, X_2) = (X - X^*)^T A^T C (X - X^*) = \frac{1}{2} (X - X^*)^T (A^T C + C A) (X - X^*)$$

Si hallamos $c_1, c_2 > 0$ tales que la matriz $A^T C + C A$ sea definida negativa, entonces se cumpliría que $\dot{V} < 0$ y por lo tanto el punto (2-9) es asintóticamente estable. Notemos que

$$A^T C + C A = \begin{bmatrix} -2c_1\gamma_1 & c_1\lambda_2 - c_2\lambda_1 \\ c_1\lambda_2 - c_2\lambda_1 & -2c_2\gamma_2 \end{bmatrix}$$

por lo que basta tomar $c_1, c_2 > 0$ tales que

$$\frac{c_1}{c_2} < \frac{\lambda_1}{\lambda_2}$$

para que $A^T C + C A$ sea definida negativa (pues tendría todas las entradas negativas). Esto muestra entonces que el punto de equilibrio es asintóticamente estable.

2.4.2. Estabilidad de Lyapunov y M -matrices

En el caso de $n = 2$ vimos que la matriz $A^T C + C A$ surgía de manera natural en el estudio de la estabilidad del punto de equilibrio que pertenecía al interior de $\mathbb{R}_{\geq 0}^2$. Esta es una condición que nos encontraremos a lo largo de toda esta tesis y que ha sido estudiada de manera extensiva, particularmente en [39], [37], [38] y por lo tanto introducimos la siguiente definición:

Definición 2.1 Diremos que una matriz A es **Lyapunov estable** si existe una matriz diagonal positiva C tal que la matriz $A^T C + C A$ es definida negativa.

Supongamos que la ecuación (2-4) tiene un punto de equilibrio X^* que es factible (ver

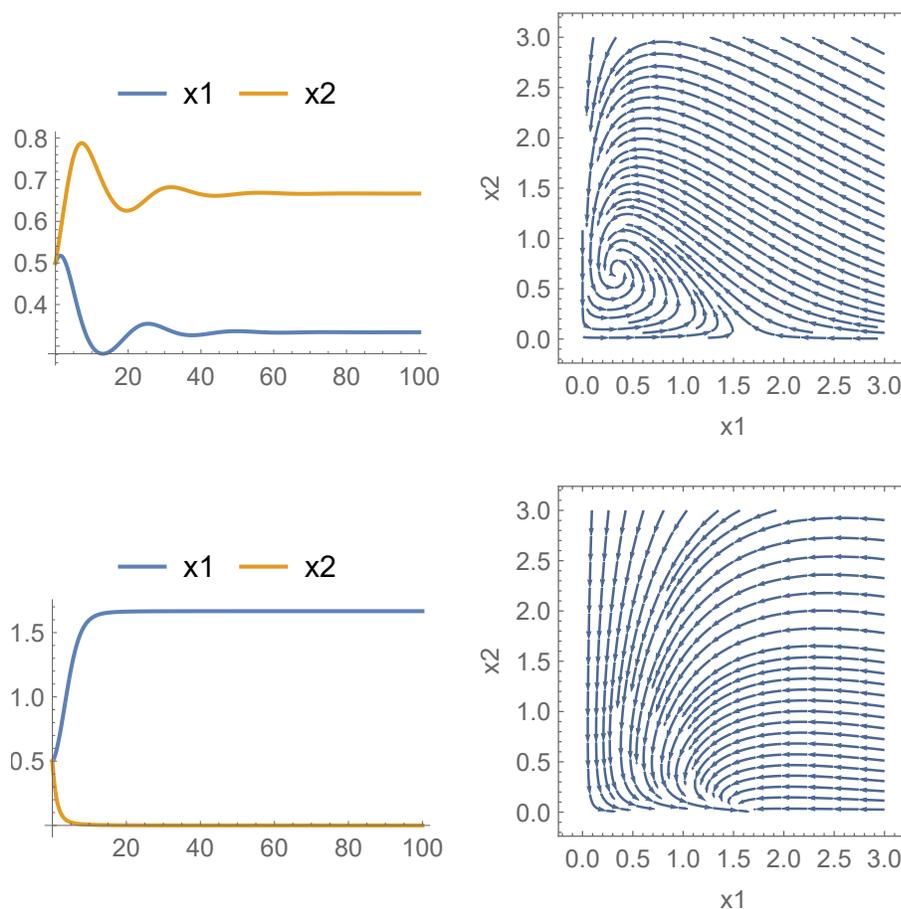


Figura 2-10: En la primera fila se encuentra la simulación del sistema (2-8) con los parámetros dados por $(\alpha_1, \alpha_2, \lambda_1, \lambda_2, \gamma_1, \gamma_2) = (0,5, 0,1, 0,6, 0,5, 0,3, 0,1)$ y $X_1(0) = X_2(0) = 0,5$. En la segunda fila, también una simulación del sistema 2-8 con los parámetros $(\alpha_1, \alpha_2, \lambda_1, \lambda_2, \gamma_1, \gamma_2) = (0,5, 1, 0,6, 0,5, 0,3, 0,1)$ y $X_1(0) = X_2(0) = 0,5$. La diferencia en el comportamiento radica en el signo de $\alpha_1\lambda_2 - \alpha_2\gamma_1$.

apéndice 5.2). Vamos a ver que la condición necesaria para que dicho punto de equilibrio sea estable es justamente que A sea una matriz Lyapunov estable:

Teorema 2.1 *Supongamos que la ecuación (2-4) tiene un punto de equilibrio X^* que es factible. Si A es una matriz Lyapunov estable, entonces $X^* = (X_1^*, X_2^*, \dots, X_n^*)$ es un punto de equilibrio asintóticamente estable.*

Prueba. Esta prueba es esencialmente la generalización y formalización de lo que hicimos en la sección anterior para la ecuación (2-8). Definamos la función $V : \mathbb{R}_{\geq 0}^n \rightarrow \mathbb{R}_{\geq 0}$ como

$$V(X_1, X_2, \dots, X_n) = \sum_{i=1}^n c_i \left(X_i - X_i^* - X_i^* \log \left(\frac{X_i}{X_i^*} \right) \right)$$

Es claro que $V(X^*) = 0$ y además $V(X) > 0$ para todo X . La derivada de V a lo largo de una trayectoria de la solución X está dada por

$$\begin{aligned} \dot{V}(X_1, X_2, \dots, X_n) &= \sum_{i=1}^n c_i \left(1 - \frac{X_i^*}{X_i} \right) \left\{ X_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) \right\} \\ &= \sum_{i=1}^n c_i (X_i - X_i^*) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) \\ &= \sum_{i=1}^n c_i \alpha_i (X_i - X_i^*) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} c_i (X_i - X_i^*) X_j \\ &= \sum_{i=1}^n c_i \alpha_i (X_i - X_i^*) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} c_i (X_i - X_i^*) (X_j - X_j^*) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} c_i (X_i - X_i^*) X_j^* \\ &= \sum_{i=1}^n c_i \alpha_i (X_i - X_i^*) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} c_i (X_i - X_i^*) X_j^* + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} c_i (X_i - X_i^*) (X_j - X_j^*) \\ &= \sum_{i=1}^n c_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j^* \right) (X_i - X_i^*) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} c_i (X_i - X_i^*) (X_j - X_j^*) \end{aligned}$$

Pero $\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j^* = 0$ para todo $i = 1, \dots, n$ por ser X^* un punto de equilibrio. Por lo tanto,

$$\begin{aligned} \dot{V}(X_1, X_2, \dots, X_n) &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} c_i (X_i - X_i^*) (X_j - X_j^*) \\ &= (X - X^*)^T A^T C (X - X^*) \end{aligned}$$

Ahora bien, para toda matriz A se tiene que $x^T A x = x^T A^T x$, por lo que

$$x^T A x = \frac{1}{2} x^T (A^T + A) x$$

Así, tenemos que

$$\dot{V}(X) = \frac{1}{2}(X - X^*)^T(A^T C + CA)(X - X^*)$$

Como $A^T C + CA$ es una matriz que es definida negativa, entonces necesariamente la forma cuadrática es también definida negativa y esto implica que $\dot{V} < 0$ entonces, según el teorema 5.1, X^* es un punto asintóticamente estable. \square

A pesar de que el teorema anterior es bastante útil porque da condiciones para la estabilidad del punto de equilibrio factible X^* , tiene una dificultad: presupone su existencia. En general, determinar las soluciones del sistema no lineal

$$X_i^* \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j^* \right) = 0 \quad (2-10)$$

no es una labor sencilla. Vamos entonces a estudiar condiciones suficientes, no solo para la estabilidad, sino para la existencia misma de dicho punto de equilibrio. Para ello definamos primero el problema del complemento lineal:

Definición 2.2 Sea B una matriz $n \times n$ y c un vector de \mathbb{R}^n . Diremos que el problema de encontrar dos vectores $x, y \in \mathbb{R}^n$ de tal manera que $y = Bx + c$ dadas las restricciones $y, x \geq 0$ y $x^T y = 0$ se llama el problema de complementariedad lineal y se representa como (B, c) .

Observemos que hallar una solución del problema de complementariedad lineal $(-A, -\alpha)$ es una solución también de (2-10). En efecto, si x, y son soluciones de $(-A, -\alpha)$ entonces se cumple que $y = -Ax - \alpha$ y por lo tanto, para todo $i = 1, 2, \dots, n$ se tiene

$$y_i = \alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$$

y esto es equivalente a

$$x_i y_i = x_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right)$$

como $x^T y = 0$ y $x, y \geq 0$ entonces necesariamente $x_i y_i = 0$ para todo $i = 1, 2, \dots, n$ y por lo tanto tenemos que

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

lo que significa que x es una solución de (2-10). Acerca de la solución del problema (B, c) tenemos el siguiente resultado [28]:

Teorema 2.2 *El problema (M, b) tiene una solución para todo vector $b \in \mathbb{R}^n$ si y solo si cada menor principal de la matriz M es positiva.*

Diremos que una matriz M que satisfaga que cada menor principal es positivo es una P -matriz. El teorema 2.2 en particular nos dice entonces que si la matriz de comunidad A es una P -matriz entonces el sistema (2-3) tiene un punto de equilibrio X^* que es factible. Finalmente, si pudiéramos relacionar una P -matriz con ser Lyapunov estable, entonces podríamos concluir algo acerca de la existencia de un punto de equilibrio factible y de su estabilidad en un mismo enunciado. El siguiente resultado de hecho demuestra que hay una relación entre la estabilidad de tipo Lyapunov de $-A$ y el hecho de que A sea P -matriz.

Lema 2.1 *Sea A una matriz $n \times n$. Luego, si A es una matriz Lyapunov estable, entonces $-A$ es una P -matriz.*

Prueba. Como A es una matriz Lyapunov estable entonces necesariamente tenemos que $(-A)^T C + C(-A)$ es una matriz definida positiva. Esto en particular demuestra que la matriz CA es una matriz definida positiva (puesto que $x^T Ax$ es una forma cuadrática definida positiva si y solo si $x^T(A^T + A)x$ es definida positiva). Así, CA tiene todas las menores positivas por el criterio de Sylvester (ver [16]) y por lo tanto es una P -matriz. Notemos que como C es diagonal, entonces todos los menores principales de CA son iguales a los menores principales de A multiplicado por algunos elementos de C , que son positivos. Esto implica necesariamente que los menores principales de A son positivos, y por lo tanto es una P -matriz.

□

Finalmente, una forma de consolidar todos los resultados anteriores y como consecuencia del lema 2.1 podemos entonces expresar una condición suficiente para la existencia de un punto de equilibrio X^* de la ecuación (2-3), que además no depende del vector α :

Teorema 2.3 *Sea A una matriz de comunidad del sistema (2-3). Si A es Lyapunov estable, entonces existe un punto de equilibrio factible X^* que es asintóticamente estable para cualquier vector $\alpha \in \mathbb{R}^n$.*

Prueba. Dado que A es Lyapunov estable, entonces $-A$ es una P -matriz por el lema 2.1. Pero entonces, por el teorema 2.2 tenemos necesariamente que (A, α) tiene una solución, y en consecuencia, existe una solución X^* de (2-3). Además, por el teorema 5.1, debe ser necesariamente que X^* es asintóticamente estable.

□

Según el teorema 2.3, entender las interacciones de las n especies del ecosistema codificadas en la matriz A es suficiente para entender la dinámica de un punto de equilibrio factible. No obstante, dichas condiciones no otorgan necesidad. Es decir, que exista un punto de equilibrio factible y estable X^* no significa necesariamente que $-A$ deba ser una P -matriz.

Sin embargo, podemos encontrarnos una clase de matrices muy particulares para las cuales sí es posible establecer unas condiciones de suficiencia y necesidad. Dichas matrices reciben el nombre de M -matrices:

Definición 2.3 *Sea A una matriz $n \times n$ que satisface que $a_{ij} \leq 0$ para $i \neq j$, es decir, que sus entradas por fuera de la diagonal son no positivas. Si adicionalmente $-A$ es Lyapunov estable entonces A recibe el nombre de **M -matriz**.*

Desde un punto de vista biológico, la dinámica que se modela con una matriz de esas características es bastante particular. En efecto, si A es una M -matriz, entonces las dinámicas de los ecosistema que modela son exactamente las del **mutualismo**. Como ya se ha mencionado, en dichos ecosistemas todas las especies se benefician de la existencia de las otras, pero su subsistencia también depende de ellas. Ejemplos de dichos ecosistemas se pueden encontrar, por ejemplo, en algunas comunidades de algas coralinas, pues la existencia de varias algas alrededor de otras atenúan la hidrodinámica y permiten atrapar sedimentos [9]. En la matriz A , la diagonal representa la competencia interespecífica de la especie (la tasa de muerte intrínseca de cada una), por lo que una aproximación a la interpretación biológica del resultado, viéndolo desde la óptica del inciso (b) de las equivalencias de las M -matrices, es que en una comunidad de mutualismo facultativo, el equilibrio del sistema se alcanza si la tasa de autorregulación de cada especie es más grande (en algún sentido) que la intensidad del mutualismo entre las especies. Una simulación del sistema en el caso de que $-A$ sea una M -matriz se presenta en la figura (2-11).

No obstante a esto, las M -matrices tienen una serie de equivalencias que las convierten en una clase de matrices con propiedades bastante deseables. En particular, tenemos las siguientes equivalencias: (el detalle puede verse en [40]):

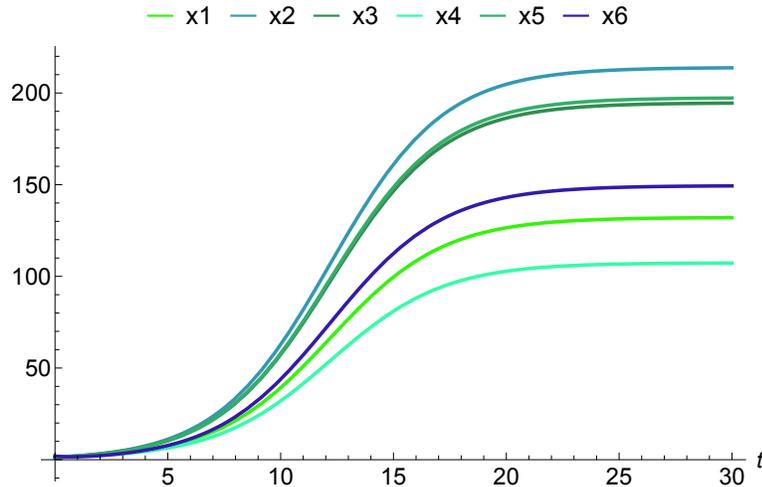


Figura 2-11: Simulación del sistema (2-3) para $n = 6$. La matriz de comunidad se generó mediante la equivalencia (b) de las M -matrices. Es decir, se utilizó un grafo aleatorio para las interacciones entre las especies y las entradas no nulas a_{ij} de A se generaron con $a_{ij} \sim U(0, 1)$. En esta simulación $\alpha = \text{diag}(0,5, 0,5, 0,5, 0,5, 0,5, 0,5, 0,5)$

Lema 2.2 *Los siguientes enunciados son equivalentes:*

- (a) A es M -matriz
- (b) A puede escribirse como $A = D - B$ donde B es una matriz positiva y $D = \text{diag}(d_1, d_2, \dots, d_n)$ es una matriz diagonal positiva tal que $\max_{1 \leq i \leq n} d_i \geq \rho(B)$, siendo $\rho(B)$ el diámetro espectral de B .
- (c) Existe un vector $x > 0$ tal que $A^T x > 0$.
- (d) A tiene todos sus elementos diagonales positivos y además existe una matriz positiva diagonal D tal que AD es de diagonal estrictamente dominante. Es decir,

$$a_{ii}d_i > \sum_{i \neq j} |a_{ij}|d_j \quad \text{para } i = 1, \dots, n$$

- (e) No existe ningún vector $x \geq 0$ tal que $Ax \leq 0$

Hasta ahora hemos estudiado una condición suficiente para que el punto de equilibrio X^* de (2-3) sea asintóticamente estable. Una pregunta natural que surge es si esta condición es también necesaria, o si se puede derivar una condición necesaria igualmente sencilla. La respuesta a esta pregunta en general sigue sin conocerse. No obstante, puede probarse que si

la matriz de comunidad A de (2-3) tiene todas sus entradas fuera de la diagonal no positivas y existe un punto de equilibrio X^* , entonces este punto de equilibrio es estable si y solo si A es una M -matriz. En efecto, el siguiente teorema nos muestra que en el caso de las matrices con las entradas por fuera de la diagonal no negativas, tener punto de equilibrios estables y ser Lyapunov estables es equivalente [37]:

Teorema 2.4 *Sea A una matriz $n \times n$ con todas sus entradas por fuera de la diagonal no negativas. Entonces el sistema (2-3) tiene un punto de equilibrio X^* no negativo estable si y solo si $-A$ es una M -matriz.*

La prueba de este teorema es bastante técnica [37] y utiliza un argumento de contrarrecíproco. Los autores suponen primero que existe un vector x tal que $Ax \leq 0$ (y por lo tanto A no es una M -matrix) y utilizando el lema 5.2 se llega a que X^* es inestable construyendo un conjunto explícito Γ que satisfaga esas condiciones.

Finalmente, debemos insistir en que que biológicamente el mutualismo no es una interacción suficientemente interesante, pues prácticamente presupone una colaboración continua y perpetua entre las especies, lo cual, salvo muy contados casos, no se ve en la naturaleza. Sin embargo, esta teoría desarrollada es el punto de partida para la extensión a escenarios biológicos más complejos que exploraremos a lo largo del siguiente capítulo.

3 Modelos de Lotka Volterra estocásticos

La realidad es extraordinariamente compleja. Por una imposibilidad física, técnica o epistémica es prácticamente imposible modelar eventos naturales con total exactitud. Es por esta razón por lo que la incertidumbre intrínseca que tienen los eventos de la naturaleza deben incluirse dentro de los modelos que intenten explicar la realidad. A pesar de que los eventos probabilísticos se han estudiado desde el siglo XVIII, la teoría de probabilidad moderna nació en la década de los 30 con la formalización de los axiomas de la probabilidad hechos por Kolmogorov [45]. En las ecuaciones de Lotka-Volterra, los primeros artículos de contrapartes estocásticas surgieron apenas a comienzos de los 2000 con los trabajos de Mao [26], [25] y en los últimos años ha avanzado de manera importante este estudio. En cualquier caso, este sigue siendo un tema de investigación con múltiples preguntas y retos por resolver.

En este capítulo vamos a partir de la ecuación (2-3) y estudiaremos dos formas de incluir perturbaciones en el modelo. La primera forma nos llevará al modelo estudiado por Mao en [26] y la segunda forma a un paper también de Mao del año 2011 [41], que son las ecuaciones (3-1) y (3-2) respectivamente. El primer modelo, que llamaremos ecuación con ruido cuadrático, nos va a servir de apoyo teórico para ver la forma en que la técnica de Lyapunov se extiende para el caso estocástico y de qué forma se llegan a los resultados de existencia y unicidad de la solución el acotamiento de la misma. Lo cierto es que este modelo no va a tener un sentido biológico muy importante, pero es paso técnico importante.

La ecuación de ruido lineal tendrá una importancia biológica un poco más amplia. Estudiaremos los mismos resultados de existencia y unicidad de la ecuación junto al acotamiento de la solución pero iremos más allá y probaremos la existencia de una distribución invariante en dos casos particulares: en el caso del mutualismo (que es asumiendo que $-A$ es una M -matriz), que es el caso original tratado en [41], y en un caso de depredación presa con una forma particular de la red trófica. Este último resultado es un aporte propio de esta tesis

pero inspirado en [43], [33], [34]. Vamos entonces a mencionar solamente dos formas en que la incertidumbre puede entrar en el modelo, siguiendo el esquema de [26] y [41]:

(Ruido cuadrático)

A pesar de que es relativamente simple determinar $\text{signo}(a_{ij})$ y $\text{signo}(a_{ji})$ gracias a la observación y conocimiento que tienen los ecólogos de un determinado ecosistema, encontrar un valor de $|a_{ij}|$ y $|a_{ji}|$ de manera exacta puede ser realmente complejo debido a que, muy seguramente, la intensidad en la que una especie i actúa sobre una especie j no se mantiene constante en un periodo de tiempo y depende de variables exógenas a las que se consideran en nuestro modelo de Lotka Volterra. Por lo tanto, en vez de considerar un término determinista a_{ij} , consideraremos entonces la transformación

$$a_{ij} \rightarrow a_{ij} + \sigma_{ij}\epsilon,$$

donde $\sigma_{ij} \geq 0$ para $i \neq j$ y $\sigma_{ij} > 0$ para $i = j$ y ϵ es un pequeño término de error¹. Si incluimos este cambio en la ecuación (2-3) entonces tenemos lo siguiente:

$$\begin{aligned} dX_i &= X_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n (a_{ij} + \epsilon) X_j \right) dt \\ &= X_i \left[\left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) dt + \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \epsilon dt \right]. \end{aligned}$$

Es razonable pensar que el término de error ϵdt puede satisfacer que $\epsilon dt \sim \mathcal{N}(0, dt)$ (gracias al teorema del límite central). Así, podemos entonces considerar que

$$\sigma_{ij}\epsilon dt = \sigma_{ij}(B(t + dt) - B(t)) = \sigma_{ij}dB,$$

donde B es un movimiento Browniano tal como se describió en 5.3.1. Por lo tanto, si tomamos $\alpha = (\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n)^T$, $X = (X_1, X_2, \dots, X_n)^T$, $\sigma = (\sigma_{ij})_{i,j}$ y $dB = B(t + dt) - B(t)$ entonces podemos escribir matricialmente esa ecuación como:

$$dX = \text{diag}(X_1, X_2, \dots, X_n)[(\alpha + AX)dt + \sigma X dB]. \quad (3-1)$$

¹Más específicamente, ϵ_{ij} se podría ver como un proceso estocástico llamado ruido blanco. Este es un proceso cuya construcción formal requiere de teoría de distribuciones, por lo que es bastante sofisticada y por eso omitimos incluirlo en esta tesis. Un tratamiento adecuado puede encontrarse en [17].

Nótese que en este caso el ruido ϵ que utilizamos y el subsecuente movimiento Browniano es el mismo para todos los coeficientes ij y el cambio en esa intensidad viene dada por los coeficientes de la matriz σ . Fijémonos que el término σX es un vector que tiene la forma

$$\sigma X = \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^n \sigma_{1j} X_j \\ \sum_{j=1}^n \sigma_{2j} X_j \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^n \sigma_{nj} X_j \end{bmatrix}$$

Por lo tanto, podemos pensar que en esta ecuación el ruido realmente depende de las biomasa de las especies y las intensidades que se relacionan con cada especie.

(Ruido lineal)

El crecimiento o decrecimiento intrínseco de la especie i , α_i , es un valor bastante difícil de medir. En efecto, dada la cantidad de interacciones de una especie con el entorno y con las demás especies que están en el ecosistema, aislar la forma en que los individuos podrían aumentar o disminuir en ausencia de las demás interacciones es un reto bastante complejo. Ahora bien, consideremos entonces la perturbación sobre el elemento de crecimiento intrínseco de cada especie α_i . Para ello, vamos a generar un nuevo término como sigue

$$\alpha_i \rightarrow \alpha_i + \zeta_i \epsilon_i,$$

donde $\zeta_i > 0$ y nuevamente ϵ_i es una perturbación independiente para cada i , y que trataremos igual que en el caso anterior, pero esta vez cada ϵ_i es independiente para cada i . Este nuevo término en la ecuación (2-3) nos da como resultado lo siguiente:

$$\begin{aligned} dX_i &= X_i \left((\alpha_i + \zeta_i \epsilon_i) + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) dt \\ &= X_i \left[\left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) dt + \zeta_i \epsilon_i dt \right]. \end{aligned}$$

En este caso, tenemos que $\zeta_i \epsilon_i dt = \zeta_i dB_i$. Fijémonos que en este caso sí tendremos un movimiento Browniano para cada una de las especies, a diferencia del caso anterior.

Vamos a considerar que cada ζ_i se puede escribir además como una combinación de las intensidades, es decir,

$$\zeta_i dB_i = \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} dB_j.$$

Por tanto, tenemos que $\zeta = (\zeta_1, \zeta_2, \dots, \zeta_n)$ se puede escribir como σdB donde $\sigma = (\sigma_{ij})_{i,j}$ y $dB = (dB_1, dB_2, \dots, dB_n)^T$ tenemos lo siguiente:

$$dX = \text{diag}(X_1, X_2, \dots, X_n)[(\alpha + AX)dt + \sigma dB]. \quad (3-2)$$

En este caso en concreto, el ruido es un término lineal pues no depende de una combinación de la biomasa de las diferentes especies.

Es importante resaltar que dos consideraciones biológicas diferentes nos llevaron a ecuaciones diferenciales estocásticas similares pero con una diferencia fundamental. Nótese que la ecuación (3-1) tenemos un solo movimiento Browniano y además los términos que acompañan lo acompañan para cada especie son de la forma,

$$X_i \left(\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right) B_i,$$

es decir, cuadráticos. En contraposición, en (3-2) cada ruido de la especie está acompañado de forma lineal por el término poblacional X_i . Este sutil cambio va a dar lugar a diferencias muy relevante a la hora de analizar ambas ecuaciones, como veremos más adelante. A partir de ahora, la ecuación obtenida en (3-2) la llamaremos informalmente ecuación con ruido cuadrático, y la ecuación (3-1) le diremos ruido lineal.

En las siguientes secciones vamos a estudiar ambos casos, pero haciendo énfasis especial, particularmente sobre la cuestión de la existencia de una distribución invariante, en la ecuación con ruido lineal.

3.1. Ecuación con ruido cuadrático

Vamos a comenzar estudiando en esta sección la ecuación (3-1). Como dijimos anteriormente, el fenómeno que modela esta ecuación está ligeramente limitada por el hecho de que cada coeficiente de la matriz de comunidad A se perturba con un único movimiento Browniano. No obstante a eso, estudiar esta ecuación nos va a permitir introducir el método estándar para

probar la existencia y unicidad de la ecuación. Una de las consecuencias interesantes de la inclusión del ruido en este caso es que la explosión de la población en tiempo finito que podría darse en el modelo determinista se evita inmediatamente para cualquier matriz de interacción A y cualquier vector α . Esto no es un resultado trivial, pues como vimos en el teorema 5.4, para que una solución global no explote en tiempo finito, es necesaria la propiedad de crecimiento lineal y que sea localmente Lipschitz, y en (3-1) no se cumple la propiedad de crecimiento lineal. La teoría desarrollada a continuación sigue el esquema desarrollado por Mao en [26], pero lo cierto es que es un método estándar para probar la existencia y unicidad de soluciones de ecuaciones diferenciales estocásticas que no necesariamente satisfacen el teorema 5.4 [15], [33], [42].

3.1.1. Existencia y unicidad de la solución

A pesar de que la existencia de una solución que no explote en tiempo finito (ver apéndice 5.3.4) no es un hecho directo pues la ecuación (3-1) no cumple las condiciones del teorema 5.4, veremos a continuación en el teorema 3.1 que las condiciones necesarias sobre los parámetros de (3-1) para que exista una única solución $X(t)$ que permanezca en \mathbb{R}_+^n (es decir, que no explote en tiempo finito) para todo $t \geq 0$ son bastante débiles. De hecho, lo único que se va a necesitar es que la matriz σ tenga una diagonal estrictamente positiva, y sin importar la forma de A y α , siempre se tendrá una solución válida para el problema ecológico.

Si el tiempo de explosión de un proceso estocástico (ver apéndice sección 5.3.4) es infinito con probabilidad 1 entonces diremos que la solución no explota en tiempo finito. Para probar que (3-1) no explota en tiempo finito, se definen unos tiempos de parada τ_k (ver apéndice 5.3.1) que esencialmente son el primer momento t en el cual alguna componente de la solución $X(t)$ sale del intervalo (k^{-1}, k) . Por construcción, estos tiempos de parada son crecientes y deben converger al tiempo de explosión. La prueba entonces sigue por contradicción: si fuese que el tiempo de explosión no es infinito, entonces debe existir una constante que lo acote con probabilidad positiva, y que, en consecuencia, acote a todos los tiempos de parada a partir de cierto k también con probabilidad positiva. Con esto de premisa, se utilizará una función de Lyapunov (ver apéndice 5.2.1) V y la fórmula de Itô (ver apéndice 5.3.3) aplicada sobre ella, además de una cadena de varias desigualdades, para llegar a una contradicción sobre la función V evaluada en $X(\tau_k)$.

Teorema 3.1 *Supongamos que $\sigma_{ii} > 0$ para $1 \leq i \leq n$ y $\sigma_{ij} \geq 0$ para $i \neq j$. Entonces para toda matriz de comunidad A de orden n , todo vector $\alpha \in \mathbb{R}^n$ y todo $X_0 \in \mathbb{R}_+^n$ se tiene que el sistema (3-1) tiene una única solución que permanece en \mathbb{R}_+^n con probabilidad 1 para todo $t \geq 0$.*

Prueba. Los coeficientes del sistema son localmente Lipschitz y por lo tanto tenemos que existe una única solución local $X(t)$ definida en el intervalo $[0, \tau_e)$, donde τ_e es el tiempo de explosión. Si se puede demostrar que $\tau_e = \infty$ c.p.1, entonces se estaría viendo que $X(t)$ es de hecho una solución global de (3-1). La técnica mostrada a continuación es relativamente estándar para mostrar resultado de este tipo. Sea $k_0 > 0$ tal que toda componente de X_0 esté dentro del intervalo $[\frac{1}{k_0}, k_0]$. Vamos a definir ahora para todo $k \geq k_0$ la siguiente variable aleatoria:

$$\tau_k = \inf \left\{ t \in [0, \tau_e) : X_i(t) \notin \left(\frac{1}{k}, k \right) \text{ para algún } i = 1, \dots, n \right\}. \quad (3-3)$$

Cada τ_k esencialmente es el valor del tiempo para el cual alguna trayectoria componente X_i se sale del intervalo $[\frac{1}{k}, k]$. Es directo ver que cada τ_k es un tiempo de parada (ver apéndice 5.3.1) y que la sucesión $\{\tau_k\}$ es creciente. Tomemos entonces

$$\tau_\infty = \lim_{k \rightarrow \infty} \tau_k.$$

Es claro que $\tau_\infty \leq \tau_e$ con probabilidad 1. Por lo tanto, si $\tau_\infty = \infty$ c.p.1 entonces necesariamente debe darse que $\tau_e = \infty$ y tendríamos nuestro resultado. Supongamos, por el contrario, que esto no es cierto. Por lo tanto, debería ser que existan $T > 0$ y $0 < \epsilon < 1$ tales que $\mathbb{P}(\tau_\infty \leq T) > \epsilon$. Esto implica por construcción que existe una constante k_1 con $k_1 \geq k_0$ tal que

$$\mathbb{P}(\tau_k \leq T) \geq \epsilon \quad \text{para todo } k \geq k_1. \quad (3-4)$$

Definamos la función $V : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}_+$ dada por

$$V(X) = \sum_{i=1}^n \left(X_i^{1/2} - 1 - \frac{1}{2} \log(X_i) \right).$$

Tomemos los eventos $\Omega_k = \{\tau_k \leq T\}$ para $k \geq k_1$ (siendo k_1 la constante mencionada al principio de la prueba) entonces debe ser $\mathbb{P}(\Omega_k) \geq \epsilon$ por (3-4). Ahora bien, notemos que si $\omega \in \Omega_k$ entonces necesariamente debe ser que existe un $i = 1, 2, \dots, n$ tal que $X_i(\tau_k, \omega)$ está en la frontera de $(1/k, k)$. Por lo tanto, tenemos que $V(X(\tau_k, \omega))$ satisface necesariamente que

$$V(X(\tau_k, \omega)) \geq \min \left\{ \sqrt{k} - 1 - \frac{1}{2} \log(k), \sqrt{\frac{1}{k}} - 1 + \frac{1}{2} \log(k) \right\}, \quad \omega \in \Omega_k. \quad (3-5)$$

Este hecho va a ser fundamental más adelante en la prueba. En efecto, si logramos acotar la expresión $\mathbb{E}V(X(\tau_k \wedge T))$ por una constante fija c.p.1, entonces notando que $V(x) \rightarrow \infty$ cuando $X_i = k^{-1}$ o $X_i = k$ y $k \rightarrow \infty$ por (3-5), tendríamos una contradicción. Para llegar a este objetivo vamos a aplicar la fórmula de Itô (ver apéndice, ecuación 5-5) a V para obtener lo siguiente:

$$dV = \mathcal{L}V dt + \sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{2} X_i^{1/2} - \frac{1}{2} \right) \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j dB_t.$$

Donde \mathcal{L} es el operador de Lyapunov (ver apéndice ecuación (5-6)) que en este caso está dado por:

$$\mathcal{L}V = \sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{2} X_i^{1/2} - \frac{1}{2} \right) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left(-\frac{1}{4} X_i^{1/2} + \frac{1}{2} \right) \left[\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right]^2. \quad (3-6)$$

Es necesario observar varias cosas de la ecuación (3-6). En primer lugar, notemos que:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left(X_i^{1/2} - \frac{1}{2} \right) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \alpha_i (X_i^{1/2} - 1) + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n X_i^{1/2} a_{ij} X_j - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \\ &\leq \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |\alpha_i| (X_i^{1/2} + 1) + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |a_{ij}| X_i^{1/2} X_j + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |a_{ij}| X_j \\ &\leq \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |\alpha_i| (X_i^{1/2} + 1) + \frac{1}{4} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |a_{ij}| (X_i + X_j^2) + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |a_{ij}| X_j \\ &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left\{ |\alpha_i| (X_i^{1/2} + 1) + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n |a_{ij}| (X_i + X_j^2) + \sum_{j=1}^n |a_{ji}| X_i \right\} \\ &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left\{ |\alpha_i| (X_i^{1/2} + 1) + \sum_{j=1}^n \left(\frac{1}{2} |a_{ij}| + |a_{ji}| \right) X_i + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n |a_{ji}| X_j^2 \right\}. \end{aligned}$$

En esta secuencia utilizamos el hecho de $X_i^{1/2} X_j \leq \frac{1}{2}(X_i + X_j^2)$ y también se hicieron cambios en los índices de manera adecuada. Ahora bien, utilizando la desigualdad de Cauchy Schwarz tenemos que:

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n \left[\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right]^2 &\leq \sum_{i=1}^n \left[\left(\sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2 \right) \left(\sum_{j=1}^n X_j^2 \right) \right] \\ &= \left(\sum_{i=1}^n X_i^2 \right) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2 \\ &= \left(\sum_{i=1}^n X_i^2 \right) \text{traza}(\sigma^T \sigma). \end{aligned}$$

Escribiremos $|\sigma|^2 = \text{traza}(\sigma^T \sigma)$. Por otro lado, dado que $\sigma_{ij} \geq 0$ y $\sigma_{ii} > 0$ entonces

$$\sum_{i=1}^n X_i^{1/2} \left[\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right]^2 \geq \sum_{i=1}^n \sigma_{ii}^2 X_i^{5/2}.$$

Y por lo tanto

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left(-\frac{1}{4} X_i^{1/2} + \frac{1}{2} \right) \left[\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right]^2 &= -\frac{1}{8} \sum_{i=1}^n X_i^{1/2} \left[\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right]^2 + \frac{1}{4} \sum_{i=1}^n \left[\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right]^2 \\ &\leq -\frac{1}{8} \sum_{i=1}^n X_i^{1/2} \left[\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j \right]^2 + \frac{1}{4} |\sigma|^2 \left(\sum_{i=1}^n X_i^2 \right) \\ &\leq -\frac{1}{8} \sum_{i=1}^n \sigma_{ii}^2 X_i^{5/2} + \frac{1}{4} |\sigma|^2 \left(\sum_{i=1}^n X_i^2 \right) \\ &= \sum_{i=1}^n \left[\frac{1}{4} |\sigma|^2 X_i^2 - \frac{1}{8} \sigma_{ii}^2 X_i^{5/2} \right]. \end{aligned}$$

Juntando ahora todas las piezas en (3-6) tenemos:

$$\begin{aligned}
\mathcal{L}V &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left(X_i^{1/2} - \frac{1}{2} \right) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) \\
&\leq \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left\{ |\alpha_i| (X_i^{1/2} + 1) + \sum_{j=1}^n \left(\frac{1}{2} |a_{ij}| + |a_{ji}| \right) X_i + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n |a_{ji}| X_i^2 + \frac{1}{4} |\sigma|^2 X_i^2 - \frac{1}{8} \sigma_{ii}^2 X_i^{5/2} \right\} \\
&= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \left\{ |\alpha_i| (X_i^{1/2} + 1) + \sum_{j=1}^n \left(\frac{1}{2} |a_{ij}| + |a_{ji}| \right) X_i + \frac{1}{2} \left[\sum_{j=1}^n |a_{ji}| + \frac{1}{2} |\sigma|^2 \right] X_i^2 - \frac{1}{8} \sigma_{ii}^2 X_i^{5/2} \right\}.
\end{aligned} \tag{3-7}$$

Lo que se encuentra dentro de la suma más externa de (3-7) tiene siempre un máximo global como función de cada X_i , por lo que podemos encontrar una constante $K > 0$ tal que $\mathcal{L}V \leq K$. Así pues, tenemos que

$$dV \leq K dt + \sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{2} X_i^{1/2} - \frac{1}{2} \right) \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j dB_t.$$

Para $\tau_k \wedge T = \min\{\tau_k, T\}$ tenemos entonces que la desigualdad anterior en su forma integral se puede escribir como:

$$V(X(\tau_k \wedge T)) \leq V(X_0) + K(\tau_k \wedge T) + \int_0^{\tau_k \wedge T} \sum_{i=1}^n \left(\frac{1}{2} X_i^{1/2} - \frac{1}{2} \right) \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} X_j dB_t.$$

Si tomamos valor esperado se tiene entonces

$$\mathbb{E}V(X(\tau_k \wedge T)) \leq V(X_0) + K\mathbb{E}(\tau_k \wedge T) \leq V(X_0) + KT. \tag{3-8}$$

Y por lo tanto, por (3-8) y (3-5) esto implica

$$\begin{aligned}
V(X_0) + KT &\geq \mathbb{E} \left\{ \chi_{\Omega_k}(w) V(X(\tau_k, w)) \right\} \\
&\geq \mathbb{E}(\chi_{\Omega_k}(w)) \min \left\{ \sqrt{k} - 1 - \frac{1}{2} \log(k), \sqrt{\frac{1}{k}} - 1 + \frac{1}{2} \log(k) \right\} \\
&\geq \epsilon \min \left\{ \sqrt{k} - 1 - \frac{1}{2} \log(k), \sqrt{\frac{1}{k}} - 1 + \frac{1}{2} \log(k) \right\}.
\end{aligned}$$

Si $k \rightarrow \infty$ entonces esto implica que $V(X_0) + KT = \infty$, lo que es una contradicción pues

$V(X_0)$ y KT son finitas. Esto implica necesariamente que tenga que ser $\tau_\infty = \infty$ c.p.1 lo que finaliza la prueba. \square

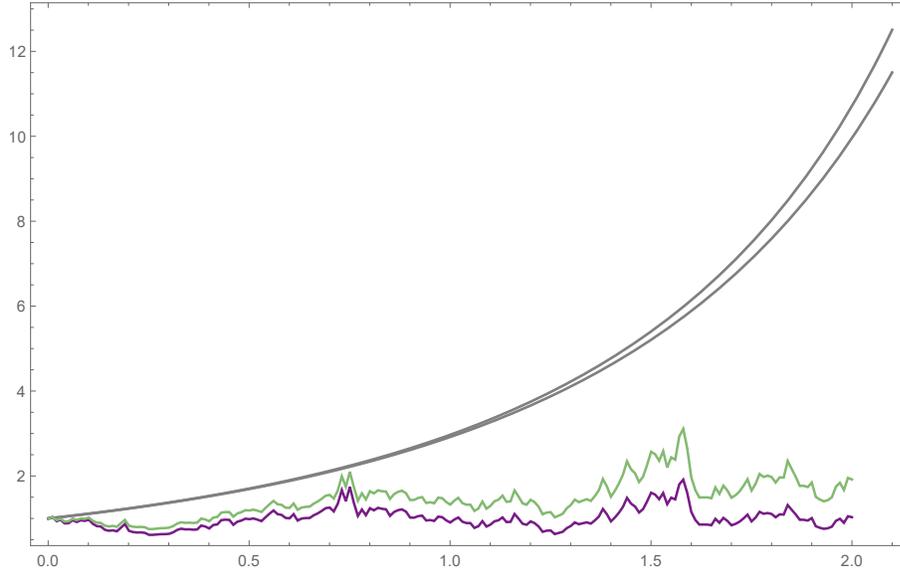


Figura 3-1: Simulación del sistema (3-1) para $n = 2$ junto al sistema determinista. Se puede observar como el sistema determinista crece rápidamente y el sistema estocástico tiene un comportamiento diferente. En este caso en concreto, las soluciones deterministas explotan aproximadamente en $t \approx 2,2123$ y $t \approx 2,1827$.

En esencia, tal como se había comentado antes, lo que quiere decir el teorema (3.1) es que sin importar la forma de la interacción de las especies y sin importar el módulo de la perturbación, la ecuación (3-1) siempre tendrá una solución $X(t)$ que permanezca en \mathbb{R}_+^n para todo $t \geq 0$.

La figura 3-1 muestra una conclusión fundamental del teorema 3.1: la inclusión del ruido en el modelo evita que la solución explote, incluso si la solución determinista tiene este comportamiento. Este es un hecho a destacar fundamental, pues implica que el ruido, incluso si tiene la forma elemental con la que se incluyó, puede cambiar radicalmente el comportamiento cualitativo de la solución. Esto se discutirá con un poco más de detalle en el ejemplo 3.1

3.1.2. Acotamiento de la solución

Aún con lo probado anteriormente, sigue siendo posible que las soluciones de (3-1) tiendan a infinito para $t \rightarrow \infty$, por lo que una propiedad que vale la pena explorar es el acotamiento

de las soluciones en el largo plazo. El siguiente resultado probado en [25] muestra que de hecho en el caso de la ecuación (3-1) con las mismas condiciones del teorema 3.1 no ocurre que las soluciones tienden a infinito en el largo plazo:

Teorema 3.2 *Supongamos que $\sigma_{ii} > 0$ para $1 \leq i \leq n$, $\sigma_{ij} \geq 0$ para $i \neq j$ y sea $\theta \in (0, 1)$ arbitraria. Luego existe una constante K que depende de θ tal que para todo valor inicial $X(0)$ se cumple que la solución de (3-1) satisface*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}|X(t)|^\theta \leq K.$$

En particular, se tiene que el proceso $X(t)$ permanece acotado en probabilidad para todo $t \geq 0$. Es decir, para todo $\epsilon \in (0, 1)$ existe una constante $K > 0$ tal que la solución $X(t)$ de (3-1) satisface que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{P}(|X(t)| \leq K) \geq 1 - \epsilon.$$

Prueba. Ya vimos en la técnica utilizada en la prueba del teorema 3-1 que aplicar la fórmula de Itô sobre ciertas funciones de Lyapunov permite encontrar desigualdades deseables sobre $V(X(t))$, lo que a su vez sugiere que por este camino es posible encontrar propiedades interesantes sobre $X(t)$. Es por eso que en esta prueba también seguiremos un esquema parecido al interior. Primero, definamos la función $V : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}$ dada por

$$V(X) = \sum_{i=1}^n x_i^\theta.$$

Aplicando la fórmula de Itô a V tenemos lo siguiente:

$$dV = \mathcal{L}V dt + \left(\sum_{i=1}^n \theta x_i^\theta \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} x_j \right) dB_t.$$

donde

$$\mathcal{L}V = \sum_{i=1}^n \theta \alpha_i x_i^\theta + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \theta x_i^\theta a_{ij} x_j - \frac{\theta(1-\theta)}{2} \sum_{i=1}^n x_i^\theta \left(\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} x_j \right)^2.$$

Ahora bien, considerando que $x_i^\theta \left(\sum_{j=1}^n \alpha_{ij} x_j \right)^2 \geq \alpha_{ii}^2 x_i^{2+\theta}$ y

$$2 \left(\frac{\sqrt{n}}{2} \theta a_{ij} x_i^\theta \right) \left(\frac{1}{\sqrt{n}} x_j \right) \leq \frac{n}{4} \theta^2 a_{ij}^2 x_i^{2\theta} + \frac{1}{n} x_j^2.$$

por lo tanto

$$\mathcal{L}V \leq \sum_{i=1}^n \theta \alpha_i x_i^\theta + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \left(\frac{n}{4} \theta^2 a_{ij}^2 x_i^{2\theta} + \frac{1}{n} x_j^2 \right) - \frac{\theta(1-\theta)}{2} \sum_{i=1}^n \alpha_{ii}^2 x_i^{2+\theta}.$$

Ahora bien, si escribimos

$$F(x) = \sum_{i=1}^n (1+\theta) \alpha_i x_i^\theta + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{n}{4} \theta^2 a_{ij}^2 x_i^{2\theta} + |x|^2 - \frac{\theta(1-\theta)}{2} \sum_{i=1}^n \alpha_{ii}^2 x_i^{2+\theta},$$

entonces

$$\mathcal{L}V \leq F(x) - V(x).$$

Notemos que la potencia de mayor grado de F es negativa, por lo que necesariamente debe ser que $F(x)$ sea acotada, es decir, $\sup_{x \in \mathbb{R}_+^n} F(x) < K < \infty$ para alguna constante positiva K , por lo tanto

$$\mathcal{L}V \leq K - V(x).$$

Ahora bien, si aplicamos la fórmula de Itô a $Y(t) = e^t V(X(t))$ tenemos entonces

$$d[Y(t)] = e^t [V(X(t)) + dV(X(t))] \leq e^t K + \left(\sum_{i=1}^n \theta x_i^\theta \sum_{i=1}^n \sigma_{ij} x_j \right) dB_t.$$

Y escribiéndolo en forma integral y tomando valor esperado a ambos lados tenemos

$$e^t \mathbb{E}(V(X(t))) \leq V(X(0)) + e^t K.$$

Por lo tanto,

$$\mathbb{E}(V(X(t))) \leq e^{-t} V(X(0)) + K.$$

Esto implica necesariamente que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}(V(X(t))) \leq K.$$

Dado que $|x|^2 \leq n \max_{1 \leq i \leq n} x_i^2$ entonces se tiene que

$$|x|^\theta \leq n^{\theta/2} \max_{1 \leq i \leq n} x_i^\theta \leq n^{\theta/2} V(X(t)),$$

y esto finalmente implica que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}|X(t)|^\theta \leq n^{\theta/2} K,$$

por lo que se tiene el resultado.

Para probar la segunda parte del teorema, notemos que si $\epsilon \in (0, 1)$ entonces existe un $K = K(\epsilon)$ como en el lema 3.2. Si definimos $H = \left(\frac{K}{\epsilon}\right)^{1/\epsilon}$ entonces por la desigualdad de Chebyshev se tiene

$$\mathbb{P}(|X(t)| \geq H) \leq \frac{1}{H^\epsilon} \mathbb{E}|X(t)|^\epsilon \leq \frac{\epsilon K}{K} = \epsilon,$$

y por lo tanto

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{P}(|X(t)| \leq H) \geq 1 - \epsilon.$$

□

Ejemplo 3.1 *Vamos a considerar el siguiente ejemplo de la ecuación (3-1) para el caso de $n = 2$. Consideremos la matriz A dada por*

$$A = \begin{bmatrix} 0,236449 & 0,466161 \\ 0,188572 & 0,103889 \end{bmatrix}$$

El vector $b = [1, 1]^T$ y σ dada por

$$\sigma = \begin{bmatrix} 0,003531 & 0,001083 \\ 0,007389 & 0,007287 \end{bmatrix}$$

Una realización numérica de la solución $X(t)$ con un valor inicial $X(0) = [1, 1]^T$ se muestra en la figura 3-2 junto al sistema determinista.

Si vemos este ejemplo como si estuviera modelando el comportamiento de un ecosistema de dos especies, básicamente la matriz de comunidad A estaría indicando que no existe competencia intraespecífica y que además las dos especies se benefician mutuamente. En otras palabras, lo que esto diría es que potencialmente ambas poblaciones deberían crecer sin límites. No obstante a eso, la simulación muestra que a pesar de ciertos picos esporádicos, no parece haber una tendencia de las soluciones de explotar o crecer rápidamente, tal como se probó anteriormente.

Esto es bastante sorprendente desde el punto de vista matemático y también biológico. En

efecto, recordemos que (3-1) se obtuvo al perturbar los coeficientes de la matriz de comunidad A , por lo que el hecho de que el ruido elimine la explosión que debería darse en este caso, de alguna manera está diciendo que las variaciones en las interacciones entre las especies mitiga el crecimiento sin límite del caso determinista. Además, es de resaltar una vez más

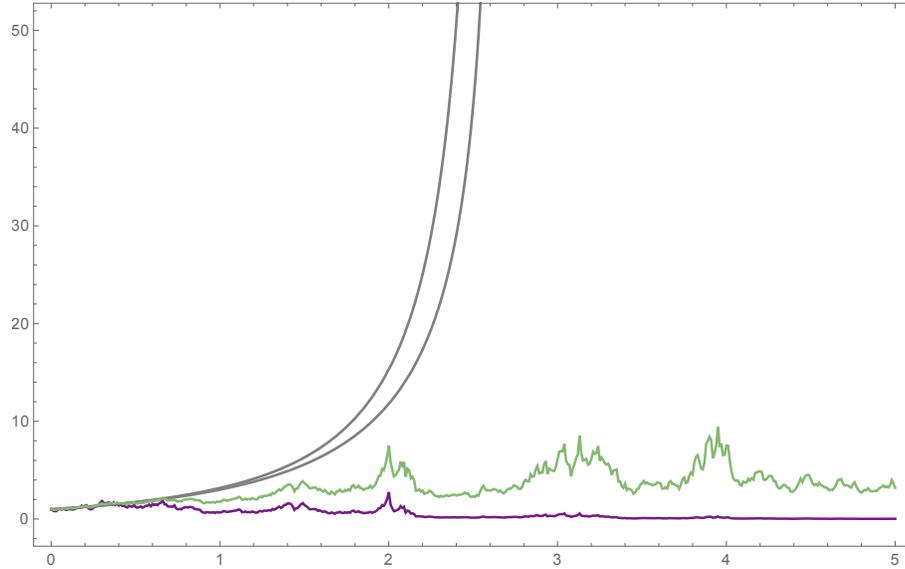


Figura 3-2: Simulación del sistema (3-1) para el caso de 2 especies.

que la magnitud del ruido no influye en que este resultado aparezca. En particular, en este ejemplo los coeficientes de σ están dos órdenes de magnitud por debajo de los coeficientes de A y aún así el ejemplo es claramente apreciable.

3.2. Ecuación con ruido lineal

En esta sección nos centraremos en estudiar las generalidades de (3-2). Esta ecuación tiene la particularidad de que el ruido, tal como lo habíamos mencionado, depende de forma lineal del tamaño de la población. Nuevamente, la primera pregunta que debe hacerse es acerca de la existencia de una que permanezca en \mathbb{R}_+^n y que no explote en tiempo finito. En este caso las condiciones no serán tan débiles como las condiciones encontradas para la ecuación (3-1), pero tendrán una conexión bastante interesante con la teoría desarrollada en el capítulo 2 para el caso de la ecuación determinista. En este caso, la referencia a seguir será el trabajo de Mao en [41].

Para la ecuación con ruido cuadrático prácticamente no importaba la matriz de comunidad A , por lo que pensar en las diferencias que se podrían encontrar en cada uno de los casos de las interacciones en los ecosistemas no daba mayores beneficios. En este caso, en cambio, veremos que vamos a tener que dar condiciones sobre A para poder probar resultados de las ecuaciones.

A lo largo de esta sección, vamos a encontrarnos múltiples veces con funciones de la forma $x^T Ax$ donde A es una matriz y $x \in \mathbb{R}_{\geq 0}^n$. Por lo tanto, vamos a tener en mente que el valor propio más grande de una matriz simétrica A se puede calcular como

$$\lambda_{\max}(A) = \sup_{x \in \mathbb{R}^n, |x|=1} x^T Ax. \quad (3-9)$$

3.2.1. Existencia y unicidad de la solución

El siguiente teorema nos brinda una condición suficiente para la existencia de una solución que permanezca positiva y que no explote en tiempo finito:

Teorema 3.3 *Supongamos que la matriz A es Lyapunov estable. Luego para todo valor inicial $X_0 \in \mathbb{R}_+^n$ existe una única solución $X(t)$ de (3-2) tal que permanece en \mathbb{R}_+^n con probabilidad 1.*

Prueba. La prueba comienza con una técnica similar a la que se utilizó para la prueba del teorema 3.1. En efecto, se define una sucesión de tiempos de para $\{\tau_k\}$ y se quiere probar que el tiempo de explosión τ_e , que es el límite de dicha sucesión de tiempos de parada, es infinito. Para ello se define una función de Lyapunov V y se intenta probar que $\mathbb{E}V(X(\tau_k \wedge T))$ donde $T > 0$ es una constante positiva está acotada. Para lograr acotar esa expresión utilizaremos la desigualdad de Gronwall (apéndice 5.2).

Como los coeficientes son localmente Lipschitz, existe una única solución definida en $(0, \tau_e)$ donde τ_e es el tiempo de explosión. Tomamos un k_0 tal que $X(0)$ esté en $[k_0^{-1}, k_0]$. Nuevamente, la idea de la prueba está en garantizar que $\tau_e = \infty$ razonando por contradicción.

Definimos los tiempos de parada τ_k para $k \geq k_0$ de la misma forma que en (3-3) y por lo tanto se tiene $\tau_\infty = \lim_{t \rightarrow \infty} \tau_k$. Ahora bien, por la definición 2.1, podemos tomar unos números positivos c_1, c_2, \dots, c_n con $C = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_n)$ tales que $\lambda_{\max}(CA + A^T C) < 0$.

Definimos la función de Lyapunov V como

$$V(x) = \sum_{i=1}^n c_i (X_i - 1 - \log(X_i)). \quad (3-10)$$

Esta función es positiva pues $x - 1 - \log(x) \geq 0$ para todo $x > 0$. Por la fórmula de Itô tenemos que

$$dV = \left[(X^T C - C)(\alpha + AX) + \frac{1}{2} \beta^T C \beta \right] dt + (X^T C - C) \sigma dB(t),$$

donde β es el vector con $\beta_i = \sum_{j=1}^n \sigma_{ij}$ para todo i . Ahora bien, se tiene que

$$X^T C A X \leq \lambda_{\max}(CA) |X|^2 = -\frac{1}{2} \lambda |X|^2,$$

y denotamos $-\lambda = \lambda_{\max}(CA + A^T C) < 0$ y por lo tanto

$$\begin{aligned} \mathcal{L}V &= (x^T C - C)(\alpha + Ax) + \frac{1}{2} \beta^T C \beta \\ &\leq X^T C(\alpha + AX) + \frac{1}{2} \beta^T C \beta \\ &= X^T C \alpha + X^T C A X + \frac{1}{2} \beta^T C \beta \\ &\leq X^T C \alpha + \frac{1}{2} \beta^T C \beta - \frac{1}{2} \lambda |X|^2 \\ &\leq K_1 |X| + K_2 - \frac{1}{2} \lambda |X|^2 \\ &\leq \max\{K_1, K_2\} (1 + |X|) - \frac{1}{2} \lambda |X|^2 \\ &= K(1 + |X|) - \frac{1}{2} \lambda |X|^2, \end{aligned} \quad (3-11)$$

siendo $K > 0$ una constante. Puede verse que $f(x) = 2(x - 1 - \log(x)) + 2 - x > 0$ para todo $x > 0$, de donde se puede deducir que

$$|X| \leq L + \frac{2}{\min_{1 \leq i \leq n} c_i} V(X). \quad (3-12)$$

Donde $L = \frac{2}{\min_{1 \leq i \leq n} c_i} \sum_{i=1}^n c_i$. En efecto, $f(X_i) > 0$ para todo i , lo que implica además que

$c_i f(X_i) > 0$ y por lo tanto

$$2c_i(X_i - 1 - \log(X_i)) + 2c_i > X_i.$$

Y de aquí se sigue sumando todos los términos

$$2 \sum_{i=1}^n c_i(X_i - 1 - \log(X_i)) + 2 \sum_{i=1}^n c_i > \sum_{i=1}^n c_i X_i \geq \min_{1 \leq i \leq n} c_i \cdot \sum_{i=1}^n X_i \geq \min_{1 \leq i \leq n} c_i |X|.$$

A partir de (3-12) se tiene que:

$$\begin{aligned} K(1 + |X|) &\leq K \left[L + \frac{2}{\min_{1 \leq i \leq n} c_i} V(X) \right] \\ &\leq KL + \frac{2K}{\min_{1 \leq i \leq n} c_i} V(X) \\ &\leq K_1(1 + V(X)), \end{aligned} \tag{3-13}$$

donde $K_1 = \max \left\{ KL, \frac{2K}{\min_{1 \leq i \leq n} c_i} \right\}$. Por (3-11) y (3-13) se llega entonces a

$$dV \leq \left[K_1(1 + V(X)) - \frac{1}{2} \lambda |X|^2 \right] dt + (X^T C - C) \sigma dB(t). \tag{3-14}$$

Tomemos ahora un $T > 0$ arbitrario. Integrando ambos lados de (3-14) desde 0 hasta $\tau_k \wedge T = \min\{\tau_k, T\}$ para $k \geq k_0$ y después tomando esperanza tenemos que:

$$\begin{aligned} \mathbb{E}V(X(\tau_k \wedge T)) &\leq V(X_0) + K_1(\tau_k \wedge T) + K_1 \mathbb{E} \int_0^{\tau_k \wedge T} V(X(t)) dt - \frac{1}{2} \lambda \mathbb{E} \int_0^{\tau_k \wedge T} |X(t)|^2 dt \\ &\leq V(X_0) + K_1(\tau_k \wedge T) + K_1 \mathbb{E} \int_0^{\tau_k \wedge T} V(X(t)) dt \\ &\leq K_2 + K_1 \int_0^T \mathbb{E}V(X(\tau_k \wedge t)) dt, \end{aligned} \tag{3-15}$$

siendo K_2 tal que $V(X_0) + K_1(\tau_k \wedge T) \leq K_2$. En la primera desigualdad utilizamos el hecho de que $-\lambda < 0$ y el integrando es positivo. Es justamente en este lugar en donde utilizamos que A es una matriz Lyapunov estable. Ahora, utilizando la desigualdad de Gronwall (ver apéndice 5.2) en (3-15) tenemos que

$$\mathbb{E}V(X(\tau_k \wedge T)) \leq K_2 \exp(K_1 T). \tag{3-16}$$

Si ω pertenece a $\Omega_k = \{\tau_k \leq T\}$ entonces necesariamente debe ser que existe un $i = 1, 2, \dots, n$ tal que $X_i(\tau_k, \omega)$ está en la frontera de $(1/k, k)$. Por lo tanto, tenemos que $V(X(\tau_k, \omega))$ satisface necesariamente que

$$V(X(\tau_k, \omega)) \geq \min_{1 \leq i \leq n} \left\{ c_i \left(k - 1 - \log(k), \frac{1}{k} - 1 - \log\left(\frac{1}{k}\right) \right) \right\}.$$

Y por lo tanto esto implica que

$$\begin{aligned} K_2 \exp(K_1 T) &\geq \mathbb{E} \left\{ \chi_{\Omega_k}(\omega) V(X(\tau_k, \omega)) \right\} \\ &\geq \mathbb{E}(\chi_{\Omega_k}(\omega)) \min_{1 \leq i \leq n} \left\{ c_i \left(k - 1 - \log(k), \frac{1}{k} - 1 - \log\left(\frac{1}{k}\right) \right) \right\} \\ &\geq \mathbb{P}(\Omega_k) \min_{1 \leq i \leq n} \left\{ c_i \left(k - 1 - \log(k), \frac{1}{k} - 1 - \log\left(\frac{1}{k}\right) \right) \right\}, \end{aligned}$$

donde $\chi_{\Omega_k}(\omega)$ es la función indicador del evento Ω_k . Ahora, si $k \rightarrow \infty$ entonces necesariamente debe ser que $\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbb{P}(\Omega_k) = 0$ y por lo tanto se da que $\mathbb{P}(\tau_\infty \leq T) = 0$. Como T es arbitrario esto implica que $\mathbb{P}(\tau_\infty < \infty) = 0$ y así $\mathbb{P}(\tau_\infty = \infty) = 1$. \square

3.2.2. Acotamiento de la solución

Tal como en la teoría que ya se expuso para la ecuación (3-1), el teorema 3.3 nos dice que la solución no explota en tiempo finito, pero aún queda la posibilidad de que explote en tiempo infinito. En el teorema 3.4 vamos a establecer también un resultado que nos permita concluir que la solución de 3-2 cuando satisface las condiciones del teorema 3.3 tampoco explota cuando $t \rightarrow \infty$. El siguiente teorema es también un trabajo de Mao y se puede encontrar en [30].

Teorema 3.4 *Si A es una matriz Lyapunov estable y $C = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_n)$ es la matriz tal que $-\lambda = \lambda_{\max}(CA + A^T C) < 0$ entonces para todo valor inicial $X_0 \in \mathbb{R}_{\geq 0}^n$ se tiene que la solución $X(t)$ de (3-2) satisface*

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}|X(t)| \leq \frac{2|\widehat{C}||C\alpha|}{\lambda \min_{1 \leq i \leq n} c_i},$$

donde $\widehat{C} = (c_1, c_2, \dots, c_n)$.

Prueba. Consideremos la función V dada por

$$V(X) = \sum_{i=1}^n c_i x_i = \widehat{C}X.$$

Utilizando la fórmula de Itô tenemos

$$dV(X) = X^T C(\alpha + AX)dt + X^T C\sigma dB.$$

Se tiene además por (3-9) que

$$X^T CAX = \frac{1}{2}X^T(CA + A^T)X \leq -\frac{1}{2}\lambda|X|^2.$$

Entonces, como $X^T C\alpha \leq |C\alpha||X|$ se sigue que

$$dV \leq \left(|C\alpha||X| - \frac{1}{2}\lambda|X|^2 \right) dt + X^T C\sigma dB.$$

Tomemos ahora un $\gamma > 0$ arbitrario y definamos $Y(t) = e^{\gamma t}V(X(t))$. Entonces, por la fórmula de Itô,

$$\begin{aligned} d(Y(t)) &= e^{\gamma t}[\gamma V(X)dt + dV] \\ &\leq e^{\gamma t} \left[(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)|X(t)| - \frac{1}{2}\lambda|X|^2 \right] dt + e^{\gamma t} X^T C\sigma dB. \end{aligned}$$

Notemos que

$$(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)|X| - \frac{1}{2}\lambda|X|^2 = \frac{(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)^2}{\lambda} - \frac{\lambda}{4} \left(|X| - 2\frac{(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)}{\lambda} \right)^2 \leq \frac{(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)^2}{2\lambda}.$$

Por lo tanto

$$d(Y(t)) = d(e^{\gamma t}V(X(t))) \leq \frac{e^{\gamma t}(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)^2}{2\lambda} dt + e^{\gamma t} X^T C\sigma dB. \quad (3-17)$$

Y escribiendo en su forma integral y tomando valor esperado,

$$e^{\gamma t} \mathbb{E}V(X(t)) \leq V(X(0)) + \frac{(e^{\gamma t} - 1)(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)^2}{2\lambda\gamma}.$$

Entonces se sigue

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}V(X(t)) \leq \frac{(\gamma|\widehat{C}| + |C\alpha|)^2}{2\lambda\gamma}.$$

Si hacemos que $\gamma = \frac{|C\alpha|}{|\widehat{C}|}$ entonces

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}V(X(t)) \leq \frac{2|\widehat{C}||C\alpha|}{\lambda}. \quad (3-18)$$

Finalmente, por la forma de V es fácil ver que

$$|X(t)| \leq \sum_{i=1}^n X_i(t) \leq \frac{V(X(t))}{\min_{1 \leq i \leq n} c_i}$$

Y finalmente esto en (3-18) implica que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}|X(t)| \leq \frac{2|\widehat{C}||C\alpha|}{\lambda \min_{1 \leq i \leq n} c_i}.$$

□

El teorema 3.3 y el teorema 3.4 nos muestran conjuntamente que, bajo las condiciones de ser A una matriz Lyapunov estable, la solución de (3-2) permanece en $\mathbb{R}_{\geq 0}^n$ para todo $t \geq 0$ y que no existen trayectorias que tiendan a infinito si $t \rightarrow \infty$.

Ahora bien, como comentario final, debemos resaltar que hasta ahora no hemos hecho ninguna consideración particular hasta ahora sobre el significado biológico de que una matriz de comunidad de un ecosistema sea Lyapunov estable. Esta omisión ha sido deliberada: lo cierto es que, al menos hasta lo que muestra la literatura, ser Lyapunov estable no parece implicar ningún tipo particular de interacción en los ecosistemas (al menos no de forma tan general. Mencionamos ya en el final del capítulo 2, por ejemplo, que ser M -matriz sí tiene una interpretación biológica como mutualismo facultativo). En cuanto al recíproco (esto es, si cierto tipo de ecosistemas implican que la matriz de comunidad sea Lyapunov estable), la respuesta es afirmativa y exhibiremos un caso particular que muestra esto en la sección 3.2.3.2. Es muy posible que existan otros casos de ecosistemas cuyas características cualitativas puedan implicar que su matriz sea Lyapunov estable.

3.2.3. Distribución invariante límite

Esta es una sección particularmente importante de todo el trabajo. A pesar de que el desarrollo teórico hecho previamente es fundamental, lo cierto es que aún no podíamos decir mayor cosa acerca del comportamiento de las especies en el largo plazo, más allá de que no explota. Es por eso que en esta parte de la tesis vamos a dedicarnos a tratar de responder la pregunta de lo que ocurre en el largo plazo con las especies y su coexistencia. Esta cuestión nos lleva inevitablemente a tener que estudiar la distribución invariante (ver apéndice 5.3.5) de las soluciones, pues una distribución invariante soportada en el interior de \mathbb{R}_+^n implica que el sistema alcanza una coexistencia entre los individuos incluso en el caso de la existencia del ruido. En concreto, nos enfocaremos en determinar si existe una distribución invariante para la ecuación (3-2) en un par de casos particulares acerca de la forma del ecosistema, y posterior a probar dicha existencia, de hablará un poco de la forma de la distribución en términos de su media.

Los dos casos que trataremos en la sección son los siguientes:

- (1) Dentro del ecosistema existe un único tipo de interacción y es el mutualismo. Este trabajo sigue la estructura del trabajo de [41].
- (2) El caso de depredación-presa cuando la estructura del ecosistema tiene forma árbol, siendo un aporte propio pero inspirado de forma importante en [43], [33] y [9].

La forma de determinar que existe dicha distribución es validar las condiciones del teorema 5-8 para los casos (1) y (2). Dado que este es un resultado que depende fuertemente de la existencia de una función de Lyapunov V que satisfaga una condición particular, y por lo tanto, el método de prueba, a pesar de que sigue un mismo esquema conceptual, va a cambiar de manera considerable en los detalles. En esencia, la prueba de cada resultado, tal como se había podido apreciar en las técnicas usadas en los resultados de las secciones anteriores, depende de que se escoja un V adecuado.

3.2.3.1. Mutualismo

Recordemos que en el caso del mutualismo tenemos que la matriz de comunidad A satisface que $a_{ij} \geq 0$ para todo i, j y además $a_{ii} < 0$. Vamos a considerar entonces el caso en que el ecosistema tenga una interacción de mutualismo pero con una particularidad sobre la matriz A . Escribamos A como

$$A = \widehat{A} - \text{diag}(A)$$

donde \widehat{A} es igual a A por fuera de la diagonal pero es cero en la diagonal. Vamos a considerar las siguientes 3 condiciones sobre el caso de la ecuación de ruido lineal en el caso de un ecosistema mutualista:

(i) A satisface que $\rho(\widehat{A}) \geq \text{máx}\{\text{diag}(A)\}$

(ii) σ es una matriz no singular

(iii) para todo $1 \leq i \leq n$ se cumple

$$\sum_{k=1}^n \sigma_{ik}^2 < 2\alpha_i$$

Notemos que la condición (i) gracias al lema 2.2 significa simplemente que la matriz $-A$ es una M -matriz. Esto en particular implica que A es además Lyapunov estable y por lo tanto, por el teorema 3.3, existe una solución única que no explota en tiempo finito, pero además por el teorema 3.4, la solución tampoco crece arbitrariamente cuando $t \rightarrow \infty$. Es por eso que tiene sentido preguntarnos por una distribución invariante en este caso. Las condiciones (ii) y (iii) tratan directamente sobre el ruido y su intensidad. La condición (iii), en particular, lo que nos dice es que el ruido no puede ser tan grande y de alguna manera está acotado por el parámetro que domina el crecimiento intrínseco de cada especie. Veremos que con estas tres condiciones entonces puede garantizarse que exista una distribución invariante en el caso del mutualismo.

Teorema 3.5 *Dadas las condiciones (i), (ii) y (iii) se tiene que la ecuación (3-2) tiene una única distribución invariante.*

Prueba. Vamos a verificar primero de manera directa la condición (ii) del teorema 5.5. Sea $C = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_n)$ la matriz para la cual se tiene que $\lambda_{\text{máx}}(CA + A^T C) < 0$. De la condición (iii) se ve que es posible encontrar un $\theta \in (0, 1)$ tal que para cada $i = 1, 2, \dots, n$

$$(1 + \theta) \sum_{k=1}^n \sigma_{ik}^2 < 2\alpha_i.$$

Ahora bien, definamos la función $V : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}_+$ dada por

$$V(x) = (c_1, c_2, \dots, c_n)X(t) + \sum_{i=1}^n x_i^{-\theta} = \sum_{i=1}^n (c_i x_i + x_i^{-\theta}). \quad (3-19)$$

Si $X(t)$ es la solución de (3.3) con valor inicial $X_0 \in \mathbb{R}_+^n$ entonces por la fórmula de Ito es posible escribir

$$dV(X(t)) = \mathcal{L}V(X(t))dt + \sum_{i=1}^n (c_i X_i - \theta X_i^{-\theta}) \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} dB_j(t),$$

donde

$$\begin{aligned} \mathcal{L}V(X) &= \sum_{i=1}^n \alpha_i c_i X_i + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i a_{ij} X_i X_j - \theta \sum_{i=1}^n \alpha_i X_i^{-\theta} - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \theta a_{ij} X_i^{-\theta} X_j \\ &+ \frac{1}{2} \theta (1 + \theta) \sum_{i=1}^n X_i^{-\theta} \left(\sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2 \right). \end{aligned} \quad (3-20)$$

Notando que

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i a_{ij} X_i X_j &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (c_i a_{ij} + a_{ji} c_j) X_i X_j = \frac{1}{2} X^T (CA + A^T C) X, \\ \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \theta a_{ij} X_i^{-\theta} X_j &= \theta (X_1^{-\theta}, X_2^{-\theta}, \dots, X_n^{-\theta}) A X, \\ -\theta \sum_{i=1}^n \alpha_i X_i^{-\theta} + \frac{1}{2} \theta (1 + \theta) \sum_{i=1}^n X_i^{-\theta} \left(\sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2 \right) &= -\frac{1}{2} \theta \sum_{i=1}^n \left(2\alpha_i - (1 + \theta) \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}^2 \right) X_i^{-\theta}, \end{aligned}$$

entonces podemos juntando estas piezas en (3-20) podemos reescribir $\mathcal{L}V(X(t))$ como

$$\begin{aligned} \mathcal{L}V(X(t)) &= X^T C \alpha + \frac{1}{2} X^T (CA + A^T C) X - \theta (X_1^{-\theta}, X_2^{-\theta}, \dots, X_n^{-\theta}) A X \\ &- \frac{1}{2} \theta \sum_{i=1}^n \left(2\alpha_i - (1 + \theta) \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}^2 \right) X_i^{-\theta}. \end{aligned}$$

Ahora, por las condiciones que tiene A de ser una M -matriz (particularmente, que $a_{ij} \geq 0$ para $i \neq j$) se tiene entonces lo siguiente:

$$-\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \theta a_{ij} X_i^{-\theta} X_j = -\sum_{i \neq j} \theta a_{ij} X_i^{-\theta} X_j - \sum_{i=1}^n \theta a_{ii} X_i^{1-\theta} \leq \sum_{i=1}^n \theta (-a_{ii}) X_i^{1-\theta} \leq \sum_{i=1}^n \theta |a_{ii}| X_i^{1-\theta} \quad (3-21)$$

Es claro que $|a_{ii}| \leq \sum_{i=1}^n |a_{ii}| = |\text{tr}(A)|$ para todo i , por lo que

$$\theta \sum_{i=1}^n |a_{ii}| X_i^{1-\theta} \leq \theta \text{tr}(A) \sum_{i=1}^n X_i^{1-\theta},$$

y además

$$\sum_{i=1}^n X_i^{1-\theta} \leq 1 + |X|.$$

Por otro lado, si $-\lambda = \lambda_{\text{máx}}(CA + A^T C)$ entonces se tiene que

$$\frac{1}{2} X^T (CA + A^T C) X \leq -\frac{1}{2} \lambda |X|^2.$$

Si colocamos todos los pedazos juntos nuevamente en (3-20) tenemos lo siguiente:

$$\mathcal{L}V(X) \leq |C\alpha||X| - \frac{1}{2} \lambda |X|^2 + \theta \text{tr}(A)(1 + |X|) - \frac{1}{2} \theta \sum_{i=1}^n \left(2\alpha_i - (1 + \theta) \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}^2 \right) X_i^{-\theta}.$$

Ahora,

$$|C\alpha||X| - \frac{1}{2} \lambda |X|^2 + \theta \text{tr}(A)(1 + |X|) = \theta \text{tr}(A) + (|C\alpha| + \theta \text{tr}(A))|X| - \frac{1}{4} \lambda |X|^2 - \frac{1}{4} \lambda |X|^2.$$

Completando cuadrado llegamos a lo siguiente:

$$\begin{aligned} -\frac{1}{4} \lambda |X|^2 + (|C\alpha| + \theta \text{tr}(A))|X| &= -\frac{1}{4} \lambda \left(|X|^2 - \frac{4}{\lambda} (|C\alpha| + \theta \text{tr}(A))|X| \right) \\ &= \frac{1}{\lambda} (|C\alpha| + \theta \text{tr}(A))^2 - \frac{1}{4} \lambda \left(|X| - \frac{2}{\lambda} (|C\alpha| + \theta \text{tr}(A)) \right)^2 \\ &\leq \frac{1}{\lambda} (|C\alpha| + \theta \text{tr}(A))^2. \end{aligned}$$

Por lo tanto, si tomamos $\psi = \theta \text{tr}(A) + \frac{1}{\lambda} (|C\alpha| + \theta \text{tr}(A))^2$ entonces

$$\mathcal{L}V(X) \leq \psi - \frac{1}{2} \lambda |X|^2 - \frac{1}{2} \theta \sum_{i=1}^n \left(2\alpha_i - (1 + \theta) \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}^2 \right) X_i^{-\theta}. \quad (3-22)$$

Ahora bien, consideremos el conjunto G_N definido como

$$G_N = \{x \in \mathbb{R}_+^n : N^{-1} \leq x_i \leq N \text{ para todo } i = 1, 2, \dots, n\}.$$

Tomemos un N que sea suficientemente grande. Entonces si $X \in \mathbb{R}_+^n - G_N$ existe algún i tal que $X_i > N$ o $X_i < N^{-1}$. Si $X_i > N$ es claro que

$$\psi - \frac{1}{2}\lambda|X|^2 - \frac{1}{2}\theta \sum_{i=1}^n \left(2\alpha_i - (1 + \theta) \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}^2 \right) X_i^{-\theta} \leq \psi - \frac{1}{2}\lambda|X|^2 < 0.$$

Por otro lado, si $X_i < N^{-1}$ entonces $X_i^{-\theta} > N^\theta$ y por tanto en (3-22) tenemos que

$$\begin{aligned} \mathcal{L}V(X) &\leq \psi - \frac{1}{2}\lambda|X|^2 - \frac{1}{2}\theta \sum_{i=1}^n \left(2\alpha_i - (1 + \theta) \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}^2 \right) X_i^{-\theta} \\ &\leq \psi - \frac{1}{2}\theta \sum_{i=1}^n \left(2\alpha_i - (1 + \theta) \sum_{j=1}^n \alpha_{ij}^2 \right) X_i^{-\theta} \\ &< 0. \end{aligned}$$

Sea ahora G un conjunto abierto tal que $G_N \subset G \subset \bar{G} \subset \mathbb{R}_+^n$. Luego si $x \in \mathbb{R}_+^n - G$ se cumple que

$$\mathcal{L}V(x) < 0.$$

Esto prueba la condición (ii). Ahora, para la condición (i), tomemos $H(x) = \sigma^T \text{diag}(x_1, x_2, \dots, x_n)$ para $x \in G$ siendo G el mismo abierto anterior. Se tiene entonces que $A(x) = H(x)^T H(x)$. Tenemos necesariamente que $\lambda_{\min}(A(x)) \geq 0$ (donde λ_{\min} es el mínimo valor propio de A) pues las entradas de A son positivas. Ahora, si fuera que $\lambda_{\min}(A(x)) = 0$ entonces existe un $\zeta \in \mathbb{R}^n$ con $|\zeta| = 1$ tal que

$$\zeta^T A(x) \zeta = \zeta^T H(x)^T H(x) \zeta = (H(x)\zeta)^T H(x)\zeta = 0,$$

lo cual implica que $H(x)\zeta = \sigma^T \text{diag}(x_1, x_2, \dots, x_n)\zeta = 0$. Pero esto implica que $\zeta = 0$ pues σ es no singular y $x \in G$ por lo que $x_i \neq 0$ para todo i . Esto sin embargo contradice que $|\zeta| = 1$, y por tanto debe ser que $\lambda_{\min}(A(x)) > 0$. Con esto se prueba la condición (i) y tenemos el resultado. \square

El teorema anterior nos dice que si el ruido es suficientemente pequeño, entonces existe una distribución invariante, pero vale la pena hacerse entonces la pregunta inversa: ¿qué sucede si

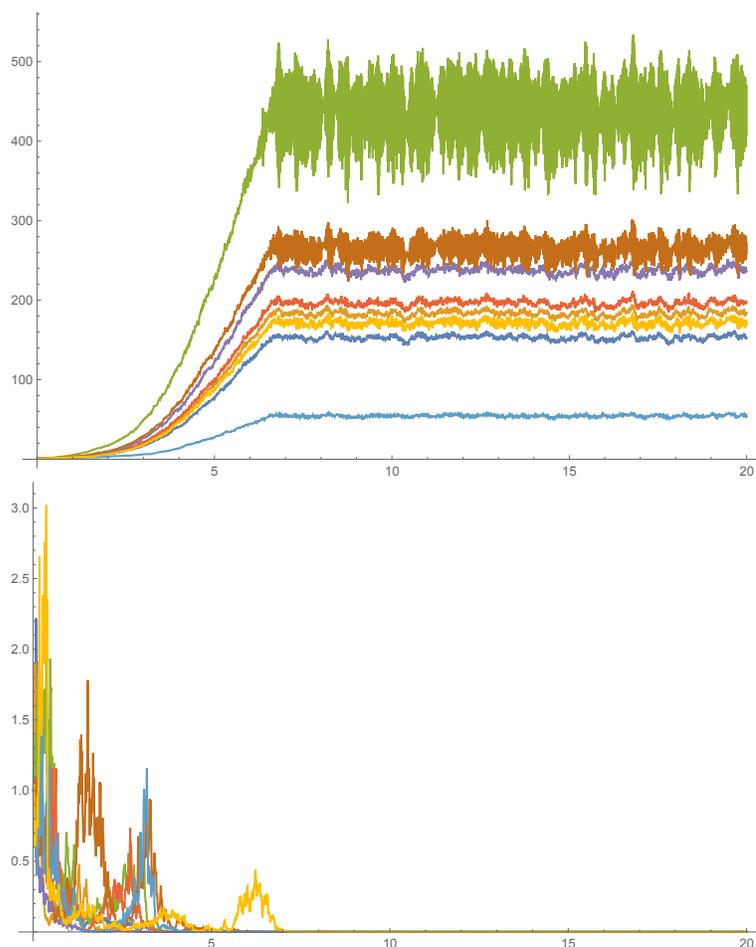


Figura 3-3: Simulación del sistema (3-2) para $n = 8$ con la misma M -matriz y el mismo α . En la primera fila, el ruido σ satisface la condición (ii) y (iii). En la segunda fila la condición (iii) no se satisface, lo que implica que el ruido es tan grande que las especies se extinguen. En este ejemplo, se utilizó el método de cascada para generar la red trófica y se hizo que los coeficientes satisfagan la condición (b) del lema 2.2 para forzar que la matriz resultante sea una M -matriz.

el ruido es ‘grande’? Intuitivamente, si el ruido es suficientemente grande podríamos pensar que las trayectorias estarían más cerca de tocar el cero y por lo tanto la solución se extinguiría. Una muestra de esta situación se puede apreciar en la figura **3-3**, en donde la variación de σ genera un cambio en la forma en el comportamiento en el largo plazo, y por lo tanto, impacta en la existencia de una distribución invariante.

Esta intuición se confirma con el siguiente lema cuya prueba se puede encontrar en [25] en el capítulo 11:

Lema 3.1 Si A es Lyapunov estable y además se satisface que $\lambda_{\max}(Q) < 0$ donde Q es la matriz definida como

$$q_{ij} = \alpha_i + \alpha_j - \sum_{k=1}^n \sigma_{ik}\sigma_{jk},$$

entonces para cualquier valor inicial $X_0 \in \mathbb{R}_+^n$ se satisface que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(|X(t)|) < 0.$$

esto es, la población se extingue de manera exponencial.

Nótese que esto implica que si $q_{ij} < 0$ para todo i, j entonces las especies se extinguen exponencialmente. En particular, esto nos da una condición complementaria a (iii) pues si $q_{ij} < 0$ entonces no se cumple (iii) pues hay una extinción de las especies.

Ahora bien, llegados al punto en el que conocemos la existencia de la distribución invariante tiene sentido entonces preguntarse si es posible hallar de manera explícita cuál es la forma de su media. Intuitivamente, la media invariante debería estar cerca del punto de equilibrio perturbada de alguna forma por el ruido. Veremos que en efecto esta intuición es correcta.

Primero, el siguiente lema tomado de [41] nos muestra que en este caso, el segundo momento ergódico es finito y por lo tanto podemos esperar que exista una media invariante $\bar{\mu}$, y en cuyo caso se puede hallar como

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t x(s) ds = \bar{\mu} \text{ a.s.} \quad (3-23)$$

En primer lugar, vamos a necesitar el siguiente lema:

Lema 3.2 Supongamos que A es Lyapunov estable y que $C = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_n)$ es la matriz tal que $-\lambda = \lambda_{\max}(CA + A^T C) < 0$. Entonces para cualquier valor inicial $X_0 \in \mathbb{R}_+^n$ se tiene que la solución $X(t)$ de (3-2) satisface que

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t |X(s)|^2 ds \leq \frac{8|C\alpha|^2}{\lambda^2}.$$

Prueba. Esta prueba se sostiene nuevamente en el método de funciones de Lyapunov pero incluye un par de nuevos elementos: se utilizan conceptos como el de variación cuadrática

(apéndice 5.3.1), la desigualdad de martingala exponencial (ver [25] teorema 7.4) y el lema de Borel-Cantelli. Hasta cierto punto esta prueba va a ser una reproducción de la prueba del teorema 3.4. En primer lugar, vamos a utilizar la misma la función $V : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}_+^n$ dada por

$$V(X) = \sum_{i=1}^n c_i x_i = \widehat{C}X,$$

donde $\widehat{C} = (c_1, c_2, \dots, c_n)$. El objetivo específico de esta prueba es llegar a una desigualdad de $V(X(t))$ con la expresión $\int_0^t |X(s)|^2 ds$ y de allí utilizar que $V(X) > 0$ para lograr acotar la integral y llegar al resultado.

La fórmula de Itô aplicada a V y (3-2) en su forma integral nos muestra que

$$V(X) = V(X_0) + \int_0^t X^T C(\alpha + AX) ds + \int_0^t X^T C \sigma dB. \quad (3-24)$$

Ahora bien, llamemos $M(t) = \int_0^t X^T C \sigma dB$. Tenemos que esta es una martingala local continua que tiene variación cuadrática (ver apéndice 5.3.1 y 5.3.3) dada por

$$\langle M(t) \rangle = \left\langle \int_0^t X^T C \sigma dB \right\rangle = \int_0^t |X^T C \sigma|^2 ds \leq \int_0^t \|C\sigma\|^2 |X|^2 ds.$$

Por la desigualdad martingala exponencial (ver [25] teorema 7.4) tenemos que

$$\mathbb{P} \left(\sup_{0 \leq t \leq k} (M(t) - \frac{1}{2} \zeta \langle M(t) \rangle) > \frac{2}{\zeta} \log k \right) \leq \frac{1}{k^2}, \quad k = 1, 2, \dots$$

Donde $\zeta = \frac{\lambda}{4\|C\sigma\|^2}$. Podemos aplicar el lema de Borel-Cantelli y obtenemos entonces que existe un entero $k_0 \geq 1$ tal que

$$\sup_{0 \leq t \leq k} (M(t) - \frac{1}{2} \zeta \langle M(t) \rangle) \leq \frac{2}{\zeta} \log k, \quad k \geq k_0.$$

Pero esto implica necesariamente que

$$M(t) \leq \frac{2}{\zeta} \log k + \frac{1}{2} \zeta \langle M(t) \rangle.$$

para $t \in [0, k]$ y $k \geq k_0$. Ahora, si reemplazamos esto en (3-24) entonces llegamos a

$$V(X) \leq V(X_0) + \int_0^t X^T C \alpha ds + \int_0^t X^T C A X(s) ds + \frac{2}{\zeta} \log k + \frac{1}{2} \zeta \langle M(t) \rangle.$$

Para acotar esta expresión, notemos que

$$\int_0^t X^T C \alpha ds \leq \int_0^t |C \alpha| |X| ds.$$

Por (3-9), si $x \in \mathbb{R}_+^n$ se cumple $x^T A x \leq \lambda_{\max}(A) |x|^2$. Entonces,

$$X^T C A X \leq \lambda_{\max}(C A) |X|^2.$$

Pero además se tiene que $\frac{1}{2} X^T (C A + A^T C) X = X^T C A X$ y utilizando que $\sup_{\|x\|=1} x^T A C x = \lambda_{\max}(A C)$ entonces tenemos que

$$X^T C A X \leq \lambda_{\max}(C A) |X|^2 \leq \frac{1}{2} \lambda_{\max}(C A + A^T C) |X|^2 = -\frac{1}{2} \lambda |X|^2.$$

Y por tanto

$$\int_0^t X^T C A X ds \leq -\frac{1}{2} \lambda \int_0^t |X|^2 ds.$$

Juntando todas las piezas obtenemos

$$\begin{aligned} V(X) &\leq V(X_0) + \int_0^t |C \alpha| |X| ds - \frac{1}{2} \lambda \int_0^t |X|^2 ds + \frac{2}{\zeta} \log k + \frac{1}{8} \lambda \int_0^t |X|^2 ds \\ &\leq V(X_0) + \int_0^t |C \alpha| |X| ds - \frac{3}{8} \lambda \int_0^t |X|^2 ds + \frac{2}{\zeta} \log k \\ &\leq V(X_0) + \frac{2}{\zeta} \log k + \int_0^t \left(|C \alpha| |X| - \frac{3}{8} \lambda |X|^2 \right) ds. \end{aligned} \quad (3-25)$$

Ahora, tenemos que

$$\frac{1}{8} \lambda \int_0^t |X|^2 ds \leq V(X_0) + \frac{2}{\zeta} \log k + \int_0^t \left(|C \alpha| |X| - \frac{1}{4} \lambda |X|^2 \right) ds. \quad (3-26)$$

Para acotar la expresión de dentro de la integral del lado derecho de (3-26), podemos ver

fácilmente completando el cuadrado que

$$|C\alpha||X| - \frac{1}{4}\lambda|X|^2 = \frac{|C\alpha|^2}{\lambda} - \frac{\lambda}{4}\left(|X| - 2\frac{|C\alpha|}{\lambda}\right)^2 \leq \frac{|C\alpha|^2}{\lambda}. \quad (3-27)$$

Y así

$$\frac{1}{8}\lambda \int_0^t |X|^2 ds \leq V(X_0) + \frac{2}{\zeta} \log k + \frac{|C\alpha|^2}{\lambda} t \quad (3-28)$$

para todo $t \in [0, k]$ y $k \geq k_0$. Si dividimos a ambos lados de (3-26) por t y utilizamos (3-28) entonces

$$\frac{1}{t} \int_0^t |X|^2 ds \leq \frac{8}{\lambda t} \left(V(X_0) + \frac{2}{\zeta} \log k + \frac{|C\alpha|^2}{\lambda} t \right) \quad (3-29)$$

Ahora si $k \geq k_0$ y $k-1 \leq t \leq k$ se puede ver de (3-29) que

$$\frac{1}{t} \int_0^t |X|^2 ds \leq \frac{8}{(k-1)\lambda} \left(V(X_0) + \frac{2}{\zeta} \log k + \frac{|C\alpha|^2}{\lambda} k \right). \quad (3-30)$$

Ahora si $t \rightarrow \infty$ entonces $k \rightarrow \infty$ y por lo tanto (3-30) se convierte en

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t |X(s)|^2 ds \leq \frac{8|C\alpha|^2}{\lambda^2}.$$

□

Y entonces, utilizando el lema 3.2 se puede probar el siguiente resultado cuya prueba detallada se encuentra en [41]:

Lema 3.3 *Supongamos que (i)-(iii) se cumplen. Entonces si μ es la distribución invariante de (3-2) se cumple que*

$$\int_{\mathbb{R}_+^n} |y|^2 \mu(dy) < \infty.$$

Establecido entonces el resultado 3.3, ya podemos pretender hallar la media de la distribución invariante según (3-23). Así pues, el siguiente resultado nos muestra que la media de la distribución invariante se puede calcular de manera exacta y que dicha media depende de la matriz de comunidad, del vector α y de la intensidad del ruido.

Teorema 3.6 *Si se cumplen las condiciones (i), (ii), (iii) entonces la media $\bar{\mu}$ de la distribución invariante de (3-2) satisface*

$$\bar{\mu} = (-A)^{-1}\zeta, \quad (3-31)$$

donde $\zeta = (\zeta_1, \zeta_2, \dots, \zeta_n)$ satisfacen

$$\zeta_i = \alpha_i - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2.$$

Prueba. Esta es una prueba que utiliza también la fórmula de Itô de manera bastante inteligente sobre la función $\log(X(t))$ con el objetivo de obtener una expresión para $\frac{1}{t} \log(X_i(t))$ que involucre a la media estacionaria $\bar{\mu}$. Con esa expresión, dada las condiciones de los coeficientes de A , va a ser posible concluir que $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_i(t)) = 0$ y por lo tanto la expresión de la derecha dará una fórmula cerrada para $\bar{\mu}$.

Tomemos un valor inicial $X_0 \in \mathbb{R}_+^n$. Para cada i , consideremos la función V dada por $V(X_i(t)) = \log(X_i(t))$. Si utilizamos la fórmula de Itô entonces podemos ver que

$$\log(X_i(t)) = \log(X_i(0)) + \zeta_i t + \sum_{j=1}^n \int_0^t a_{ij} x_j(s) ds + \sum_{j=1}^n \int_0^t \sigma_{ij} dB_j(s).$$

Dividiendo a ambos lados por t entonces tenemos

$$\frac{1}{t} \log(X_i(t)) = \frac{1}{t} \log(X_i(0)) + \zeta_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \frac{1}{t} \int_0^t x_j(s) ds + \sum_{j=1}^n \frac{1}{t} \int_0^t \sigma_{ij} dB_j(s).$$

Si tomamos $t \rightarrow \infty$ entonces considerando el lema (3.3), que $\int_0^t \sigma_{ij} dB_j(s)$ es una martingala y por la ley de los grandes números para martingalas [25] entonces

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_i(t)) = \zeta_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{\mu}_j.$$

Ahora bien, debe ser que $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_i(t)) = 0$. En efecto, si fuera $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_i(t)) > 0$ entonces necesariamente $X_i(t) \rightarrow \infty$, lo cual no es posible por (3.2). Tampoco puede ser

posible que $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_i(t)) < 0$ pues

$$\zeta_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{\mu}_j \geq \zeta_i \geq 0,$$

lo que sería una contradicción. Por lo tanto, se tiene necesariamente que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_i(t)) = \zeta_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} \bar{\mu}_j = 0.$$

Y por lo tanto $\zeta + A\bar{\mu} = 0$ lo que finaliza la prueba. \square

Notemos que si no tenemos ruido entonces la expresión del teorema se reduce a $(-A)^{-1}\alpha$, que es justamente el punto de equilibrio estable. Así pues, bajo estas condiciones, tenemos que la media es una pequeña traslación del punto de equilibrio determinista y en general se tiene que

$$|X_i^* - \bar{\mu}_i| = \left| \sum_{j=1}^n \sum_{\ell=1}^n \hat{a}_{ij} \sigma_{j\ell}^2 \right| \leq n^2 \|\sigma\|_{\text{máx}} \|A^{-1}\|_{\text{máx}}, \quad (3-32)$$

donde X_i^* es la i -ésima componente del punto de equilibrio determinista, \hat{a}_{ij} es la componente i, j -ésima de la inversa de A y $\|\cdot\|_{\text{máx}}$ es la norma max de las matrices definida como la entrada máxima de las matrices.

Finalizamos la sección con un comentario bastante importante: todos los resultados presentados en esta sección son únicamente suficientes. Una teoría similar que presente resultados necesarios aún no ha sido desarrollada completamente. Por ejemplo, no sabemos si es un requisito necesario que tenga que cumplirse necesariamente que el ruido deba satisfacer de forma forzosa la condición (iii). En efecto, en simulaciones puede conjeturarse que incluso si para algunos índices i se cumple que

$$2\alpha_i < \sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2,$$

entonces también habría una distribución invariante cuya media no coincide con la probada en el teorema (3.6). Esto lo podemos ver en la figura (3-5). Dichas consideraciones acerca de las condiciones necesarias bien pueden ser un trabajo futuro.

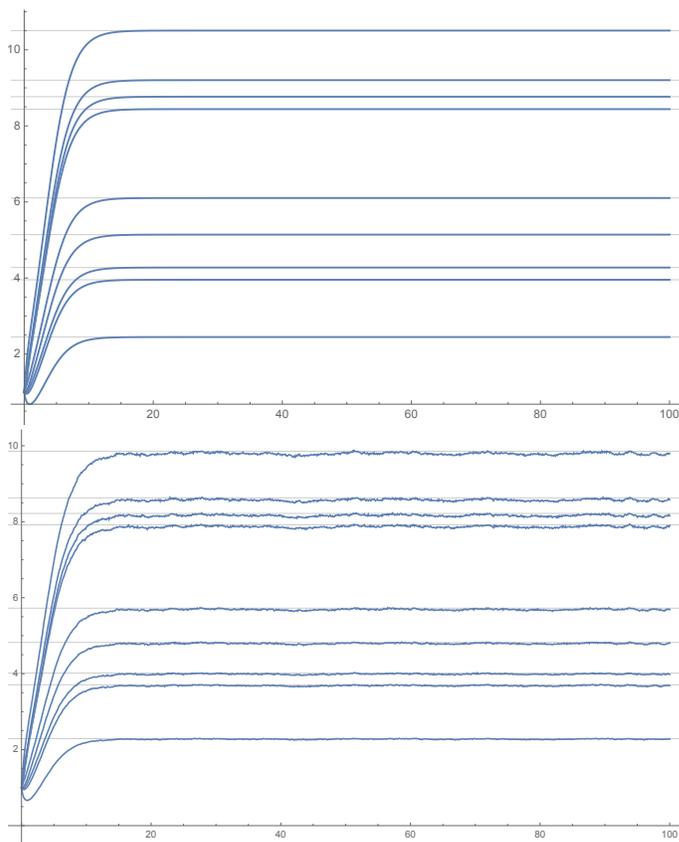


Figura 3-4: Simulación del sistema (2-3) en la parte superior y del sistema (3-2) en la parte inferior con $n = 10$ y la misma matriz de comunidad. Para el sistema estocástico se tomó la matriz de ruido como $\sigma = 0,25I_{10}$ donde I_{10} es la identidad. En la parte de arriba, las líneas representan el punto de equilibrio y abajo la media invariante. Puede verse la diferencia entre las líneas correspondientes.

Es momento de recordar nuevamente que la matriz de comunidad A que satisface la condición (i) del teorema 5.5 tiene el mismo sentido biológico del mutualismo facultativo que habíamos mencionado en el capítulo de las ecuaciones deterministas. Por eso podemos reformular biológicamente el resultado del teorema 3.5 diciendo de forma cualitativa que en un ecosistema en donde exista un único tipo de interacción y si ese tipo de interacción es el del mutualismo, entonces los individuos del ecosistema en el largo plazo coexisten sin extinguirse y sin crecer indefinidamente. Lo cierto es que como hemos mencionado ya en el pasado, dicha dinámica de las especies es relativamente sencilla y biológicamente irreal (es muy difícil encontrar un gran ecosistema en el que todas las especies cooperen perfectamente y se vean beneficiadas siempre por la existencia de la demás), por lo que no es de extrañar que se puedan hallar resultados agradables en términos de la existencia de la distribución invariante.

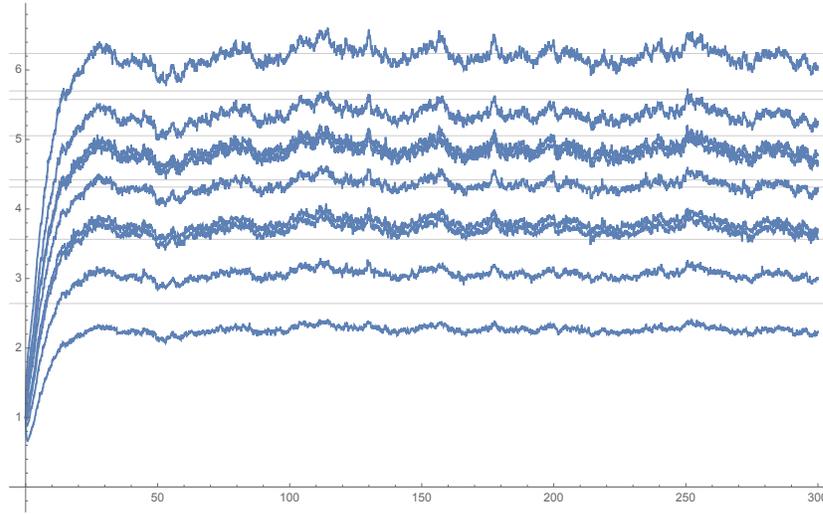


Figura 3-5: Media de las trayectorias de 1000 simulaciones del sistema (2-3) donde A y σ satisfacen las condiciones (i) y (ii). Solamente un índice i no satisface la condición (iii). Aún así, pareciera existir una distribución invariante. Las líneas difuminadas es la media calculada según 3.6, como puede verse ya no hay una coincidencia.

3.2.3.2. Depredador - presa en árboles

En esta parte de la sección vamos ahora a considerar el caso de depredador presa pero con el tipo de red trófica que consideramos en la última parte de la sección 2.3: los árboles. En efecto, vamos a suponer que en nuestro ecosistema tiene interacciones únicamente de depredador presa, y que además, la forma de la red trófica es un árbol tal como lo explicamos en esa sección. Vamos a concluir a lo largo de la sección que en este caso la ecuación (3-2) tiene una solución que no explota en tiempo finito y que tampoco crece arbitrariamente si $t \rightarrow \infty$. Para ello, vamos a probar que la matriz de comunidad A en este caso es Lyapunov estable. Posteriormente, veremos además que la solución de (3-2) tiene una distribución invariante.

Supongamos que tenemos n especies en un ecosistema de depredador-presa y que las relaciones entre las especies inducen una forma de árbol. Si consideramos la matriz de comunidad A de dicho ecosistema tenemos entonces el siguiente resultado [34] que nos va a llevar a conectar la estructura de una red con la estabilidad de los sistemas de Lotka Volterra:

Teorema 3.7 *Si A es una matriz de comunidad de un ecosistema con relaciones de depredador presa (esto es, que $a_{ij}a_{ji} < 0$) cuyas diagonales sean negativas y el grafo asociado G es un árbol, entonces A es Lyapunov estable.*

Prueba. Notemos primero que si $a_{ij} \neq 0$ entonces necesariamente $a_{ji} \neq 0$ y además $a_{ij}a_{ji} < 0$ porque es un sistema de depredador presa. Nuestro objetivo es encontrar una matriz diagonal C con entradas positivas tales que $CA + A^T$ sea definida negativa. Es claro que siempre se cumple $a_{ij} \neq 0$ entonces

$$\frac{a_{ij}}{|a_{ij}|} + \frac{a_{ji}}{|a_{ji}|} = \text{signo}(a_{ij}) + \text{signo}(a_{ji}) = 0 \quad (3-33)$$

para todo par de índices i, j diferentes. Ahora bien, el objetivo es definir unas constantes c_1, c_2, \dots, c_n tales que $c_i > 0$ y que satisfagan que $c_i a_{ij} + c_j a_{ji} = 0$. Si esta última condición se cumple, entonces $CA + A^T C = \text{diag}(2c_1 a_{11}, 2c_2 a_{22}, \dots, 2c_n a_{nn})$ donde $C = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_n)$ y como $c_i a_{ii} < 0$ entonces tendríamos el resultado.

Vamos a definir las constantes como sigue: etiquetamos cada especie de 1 a n , siendo 1 una especie que quede en un extremo del grafo, esto es, que solo tenga una especie incidente.

Notemos que en el grafo de interacción de las especies hay un único camino \mathcal{C}_k de la especie 1 a la especie k por ser un árbol. (ver figura 3-6). Definamos $c_1 = 1$ y

$$c_k = \prod_{a_{ij}, a_{ji} \in \mathcal{C}_k} \left| \frac{a_{ij}}{a_{ji}} \right| > 0 \quad \text{para } k = 2, \dots, n, \quad (3-34)$$

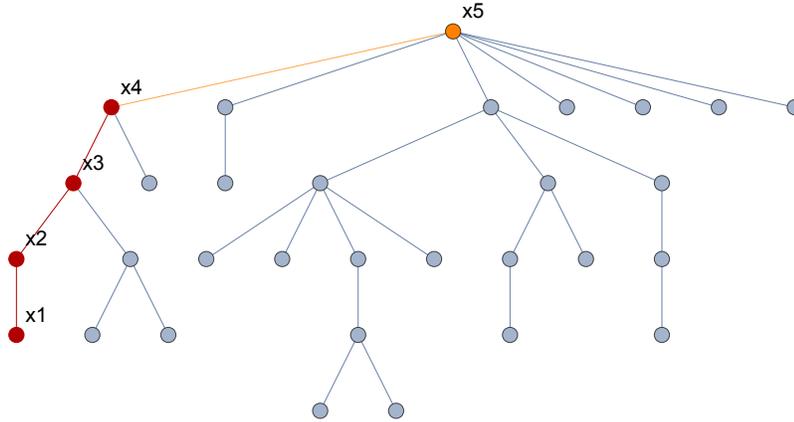


Figura 3-6: Ejemplo de \mathcal{C}_4 (resaltado en rojo) y $\mathcal{C}_5 = \mathcal{C}_4 \cup \{5\}$ en un árbol con 30 especies

donde $a_{ij}, a_{ji} \in \mathcal{C}_k$ son las entradas no nulas de la matriz de comunidad A que hacen parte del camino \mathcal{C}_k . Veamos que con esta definición tenemos que $c_i a_{ij} + c_j a_{ji} = 0$ para todo $i \neq j$. En primer lugar, si la especie i y la especie j no son incidentes entonces claramente se tiene el resultado. Ahora bien, si ambas especies son incidentes, entonces $\mathcal{C}_i \subset \mathcal{C}_j$ o $\mathcal{C}_j \subset \mathcal{C}_i$. Más aún,

$\mathcal{C}_i = \mathcal{C}_j \cup \{i\}$ o $\mathcal{C}_j = \mathcal{C}_i \cup \{j\}$. Sin pérdida de generalidad vamos a asumir que $\mathcal{C}_j = \mathcal{C}_i \cup \{j\}$. De esta forma tenemos entonces que

$$c_j = c_i \left| \frac{a_{ij}}{a_{ji}} \right|.$$

Por lo tanto, por (3-33) tenemos que

$$c_i a_{ij} + c_j a_{ji} = c_i a_{ij} + c_i \left| \frac{a_{ij}}{a_{ji}} \right| a_{ji} = c_i |a_{ij}| \left(\frac{a_{ij}}{|a_{ij}|} + \frac{a_{ji}}{|a_{ji}|} \right) = 0. \quad (3-35)$$

Por lo tanto tenemos que $CA + A^T C = \text{diag}(2c_1 a_{11}, 2c_2 a_{22}, \dots, 2c_n a_{nn})$ y dado que $2c_i a_{ii} < 0$ entonces $CA + A^T C$ es definida negativa y por tanto A es Lyapunov estable. \square

El teorema anterior es particularmente importante porque nos muestra que, por el teorema (2.3), un sistema de depredador presa que tenga un grafo de árbol asociado siempre tiene un punto de equilibrio factible que es asintóticamente estable. Además, es de destacarse que este hecho no depende de la magnitud de las entradas de la matriz de comunidad, lo que implica que la estructura misma de los sistemas les otorga la estabilidad.

Ahora bien, el teorema (3.7) implica también resultados muy deseables para el modelo del caso estocástico con ruido lineal. En efecto, si consideramos la ecuación (3-2) con estas características de depredación presa en árboles, podemos entonces garantizar también la existencia de una solución que permanezca en \mathbb{R}_+^n para todo $t \geq 0$ por el teorema (3.3). Aunque dicho resultado es importante, biológicamente lo único que nos está diciendo es que dicho modelo tiene sentido para ser estudiado. No obstante, el teorema (3.4) es también aplicable al caso del sistema de depredador presa en árboles, por lo que se puede concluir también que la solución $X(t)$ de (3-2) debe satisfacer

$$\limsup_{t \rightarrow \infty} \mathbb{E}|X(t)| \leq \frac{2|\widehat{C}||C\alpha|}{\lambda \min_{1 \leq i \leq n} c_i}$$

y esto implica que la solución no explota tampoco si $t \rightarrow \infty$.

Quisiéramos entonces preguntarnos ahora por la distribución invariante para este caso particular de ecosistema. Es decir, quisiéramos ver si existe una distribución invariante, y en caso de ser así, cómo es la media de dicha distribución. La primera aproximación sería tratar de emular la prueba de 3.5 para de la matriz de comunidad del teorema 3.7. No obstante nos encontramos con la dificultad de que la prueba no es completamente extrapolable. En

efecto, la desigualdad (3-21) se cumple fácilmente pues como $a_{ij} \geq 0$ para $i \neq j$, se satisface que

$$-\sum_{i \neq j} \theta a_{ij} X_i \leq 0. \quad (3-36)$$

Claramente, como $a_{ij}a_{ji} \leq 0$ en el caso de depredador presa, entonces no es posible garantizar (3-36) sin tener que entrar a hacer consideraciones adicionales. Por tanto, la prueba de la distribución invariante debe buscarse por otros caminos.

Introduciremos a continuación el teorema 3.8, que brinda condiciones suficientes para la existencia de una distribución invariante en el caso que estudiamos en esta sección. Esta prueba es un aporte propio para este caso concreto, pero que está inspirado fuertemente en las técnicas que se pueden encontrar en [43], [33] y [9].

Teorema 3.8 *Sea A una matriz de comunidad que satisface las condiciones del teorema 3.7. Supongamos además que la ecuación determinista (2-3) tiene un punto de equilibrio $X^* = (X_1^*, X_2^*, \dots, X_n^*) \in \mathbb{R}_+^n$. Si σ es una matriz no singular, $c_1, c_2, \dots, c_n > 0$ son las constantes construidas en (3-34) que satisfacen que $c_i a_{ij} + c_j a_{ji} = 0$ para todo i, j y además se cumple que*

$$\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i X_i^* \sigma_{ij}^2 < \min_{1 \leq i \leq n} c_i (-a_{ii}) (X_i^*)^2, \quad (3-37)$$

entonces el sistema estocástico (3-2) tiene una distribución invariante.

Un comentario necesario antes de la prueba: debemos notar que gracias a los teoremas 3.7 y 2.3, ya tenemos garantizada la existencia de un punto de equilibrio factible X^* (recordemos que X^* es factible si $X^* \geq 0$, apéndice 5.2). Sin embargo, la condición que pedimos en este teorema requiere que todas las entradas de dicho punto de equilibrio sean positivas.

Prueba. Comencemos tratando de verificar la condición (ii) del teorema (5.5). Definamos la función $V : \mathbb{R}_+^n \rightarrow \mathbb{R}_+^n$ dada por

$$V(X) = \sum_{i=1}^n c_i \left(X_i - X_i^* - X_i^* \log \left(\frac{X_i}{X_i^*} \right) \right). \quad (3-38)$$

Utilizando la fórmula de Itô y (3-35) tenemos que

$$\begin{aligned}
\mathcal{L}V(X) &= \sum_{i=1}^n c_i (X_i - X_i^*) \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i X_i^* \sigma_{ij}^2 \\
&= \sum_{i=1}^n c_i \alpha_i (X_i - X_i^*) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i a_{ij} X_j (X_i - X_i^*) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i X_i^* \sigma_{ij}^2 \\
&\leq \sum_{i=1}^n c_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j^* \right) (X_i - X_i^*) + \sum_{i=1}^n \left(c_i a_{ii} + \frac{1}{2} \sum_{j=1, j \neq i}^n (c_i a_{ij} + c_j a_{ji}) \right) (X_i - X_i^*)^2 \\
&\quad + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i X_i^* \sigma_{ij}^2 \\
&= \sum_{i=1}^n c_i a_{ii} (X_i - X_i^*)^2 + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i X_i^* \sigma_{ij}^2.
\end{aligned}$$

Consideremos ahora el elipsoide \mathcal{E} de \mathbb{R}^n dado por

$$\mathcal{E} = \left\{ X \in \mathbb{R}^n : \sum_{i=1}^n c_i (-a_{ii}) (X_i - X_i^*)^2 < \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i X_i^* \sigma_{ij}^2 \right\}$$

Ahora bien, si se cumple (3-37) entonces \mathcal{E} está contenido en \mathbb{R}_+^n . Adicionalmente, si se cumple que $X \notin \mathcal{E}$ entonces necesariamente

$$\mathcal{L}V(X) \leq \sum_{i=1}^n c_i a_{ii} (X_i - X_i^*)^2 + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n c_i X_i^* \sigma_{ij}^2 < 0.$$

Con esto ya tenemos verificada la condición (ii) del teorema 5.4. Para probar la condición (i), tomemos $H(x) = \sigma^T \text{diag}(x_1, x_2, \dots, x_n)$. Así, se tiene que $A(x) = H(x)^T H(x)$. Tenemos necesariamente que $\lambda_{\min}(A(x)) \geq 0$ pues las entradas de A son positivas. Ahora, si fuera que $\lambda_{\min}(A(x)) = 0$ entonces existe un $\zeta \in \mathbb{R}^n$ con $|\zeta| = 1$ tal que

$$\zeta^T A(x) \zeta = \zeta^T H(x)^T H(x) \zeta = (H(x) \zeta)^T H(x) \zeta = 0.$$

Lo que implica que $H(x) \zeta = \sigma^T \text{diag}(x_1, x_2, \dots, x_n) \zeta = 0$. Pero esto implica que $\zeta = 0$ pues σ es no singular y $x \in G$ por lo que $x_i \neq 0$ para todo i . Esto sin embargo contradice que $|\zeta| = 1$, y por tanto debe ser que $\lambda_{\min}(A(x)) > 0$. \square

Hay una discusión que queda en el aire con el teorema que se acaba de probar y es respecto a la utilidad de la condición (3-37). En el teorema 3.5 la condición sobre el ruido dependía

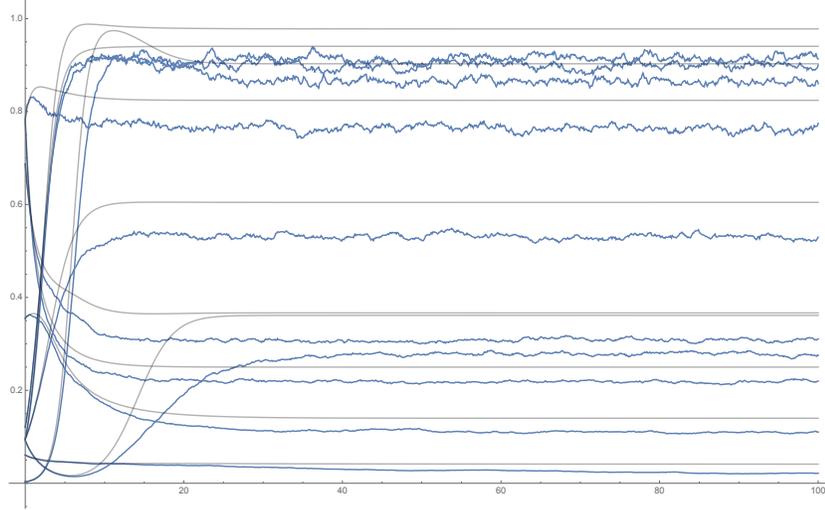


Figura 3-7: Simulación del sistema estocástico (3-2) y determinista (2-3) con unas condiciones que satisfacen el teorema 3.8. Puede notarse como la trayectoria del sistema estocástico están un poco por debajo de las del sistema determinista.

únicamente de la matriz σ y del vector α . En cambio, en la condición (3-37) tenemos ahora una dependencia de las constantes c_i . No obstante, por la forma en que podemos construir dichas constantes para el caso de los árboles, la condición en cuestión involucra a todos los parámetros del sistema A, σ y α (este último se involucra gracias a la aparición de las componentes del punto de equilibrio X^*). Esto es esperable, pues la interacción de depredador presa es considerablemente más compleja que el mutualismo facultativo del que hemos venido hablando a lo largo de la tesis.

Para entender un poco mejor qué tan buena es la condición (3-37) en términos numéricos, consideremos el siguiente ejemplo para el caso de $n = 3$:

Ejemplo 3.2 Sean A y α dados por:

$$A = \begin{bmatrix} -1 & -0,0350358 & -0,275913 \\ 0,523397 & -1 & 0 \\ 0,206413 & 0 & -1 \end{bmatrix}$$

$$\alpha = [0,946636, 0,0695815, 0,465201]^T$$

Con estos parámetros, el punto de equilibrio determinista está dado por

$$x^* = (0,75872, 0,466693, 0,62181)$$

Las constantes c_1, c_2, c_3 están dadas por $c_1 = 1, c_2 = 0,0669, c_3 = 1,3367$. Con estos parámetros, si simplificamos un poco la ecuación suponiendo que $\sigma = \hat{\sigma}I_3$, entonces

$$\hat{\sigma}^2 < \frac{\min_{1 \leq i \leq n} c_i (-a_{ii})(x_i^*)^2}{\sum_{i=1}^n c_i x_i^*} = \frac{0,014571}{1,62112} \approx 0,00898824$$

Por lo tanto, $\hat{\sigma} < 0,09433$. Esto quiere decir que la condición probada cubre todos los valores para los cuales se cumple dicha condición. Al simular el modelo para $\sigma = 0,09430I_3$ obtenemos el resultado que se ve en la figura (3-8). Si ahora simulamos el mismo modelo pero ahora con $\sigma = 0,3I_3$, entonces obtenemos la gráfica que se ve en la figura (3-9). Al menos gráficamente se puede evidenciar la existencia de una distribución invariante en este último caso, pero esa magnitud del ruido ya no se encuentra cubierta en las condiciones del teorema 3.8.

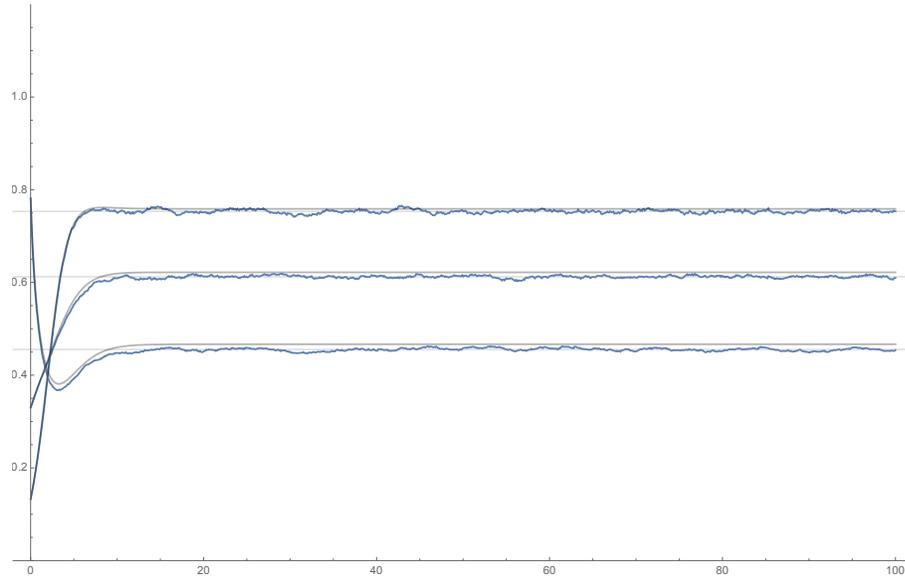


Figura 3-8: Simulación del sistema estocástico (3-2) con $\sigma = 0,09430I_3$.

A pesar de que este ejemplo puede lucir un poco decepcionante, lo cierto es que, en general, es sumamente difícil conocer cuál puede ser la condición necesaria que garantice la existencia de una distribución invariante de un sistema en concreto. Esto no es algo propio de este caso, sino que, más bien, es un limitante natural del método de Lyapunov, pues la condición obtenida tiene una dependencia directa de la función que se logre hallar.

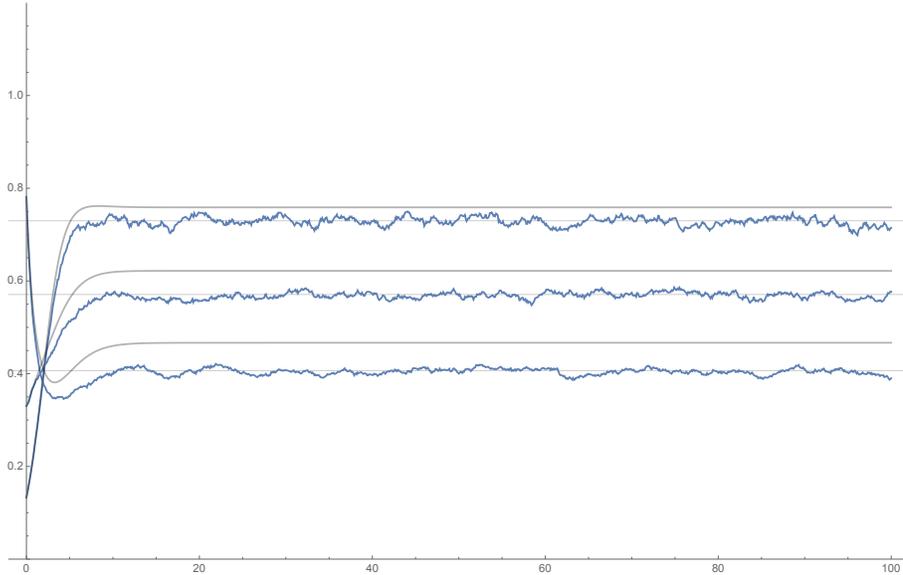


Figura 3-9: Simulación del sistema estocástico (3-2) con $\sigma = 0,3I_3$.

De hecho, en la literatura sigue siendo un problema abierto encontrar un método que permita hallar una condición necesaria para la existencia de una distribución invariante.

Finalmente, es necesario discutir también sobre la media invariante de esta distribución. Vimos ya en el teorema 3.6 que la media estacionaria en el caso del mutualismo facultativo tratado en los artículos de Mao se puede calcular de manera exacta mediante el método de funciones de Lyapunov. No obstante, incluso si suponemos libremente que el lema 3.3 se cumple también en el caso de los árboles, dicha prueba no puede aplicarse directamente. En efecto, dado que $a_{ij}a_{ji} \leq 0$, entonces el argumento por el cual concluíamos que $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log(X_i(t)) = 0$ en la parte final de la prueba del teorema 3.6 ya no funciona de la forma en que se describió.

Además, debe destacarse que el lema 3.3, que es necesario para poder hallar la media invariante según la ecuación (3-23) tenía como hipótesis también que A satisficiera las condiciones de ser M -matriz, cosa que en el caso de la sección 3.2.3.2 no se cumple directamente, por lo que tendría que obtener primero un resultado de esta naturaleza para poder aspirar a hallar de manera exacta la media en el caso que tratamos de los árboles. Así pues, nuevamente, tendríamos que buscar una nueva manera de probarlo. Lamentablemente, dicha condición no se pudo encontrar para el presente trabajo.

Sin embargo, a pesar de que no pudo hallarse la media de forma teórica, aún es posible hacer una breve discusión basándonos en simulaciones. Como podría esperarse en este caso,

a juzgar por la complejidad de la condición (3-37), la media debería tener una forma un poco más compleja. Lo cierto es que las simulaciones nos arrojan escenarios mixtos.

En efecto, veamos, por ejemplo, en la figura (3-10) una simulación del sistema con una realización de un árbol de 8 aristas y con parámetro $t = 0,7$ según el modelo de cascada presentado en la sección 2.3. En ese caso, vemos que la media invariante teórica parece coincidir justamente con la expresión (3-31), que fue la que se halló en [41] para el caso del mutualismo facultativo.

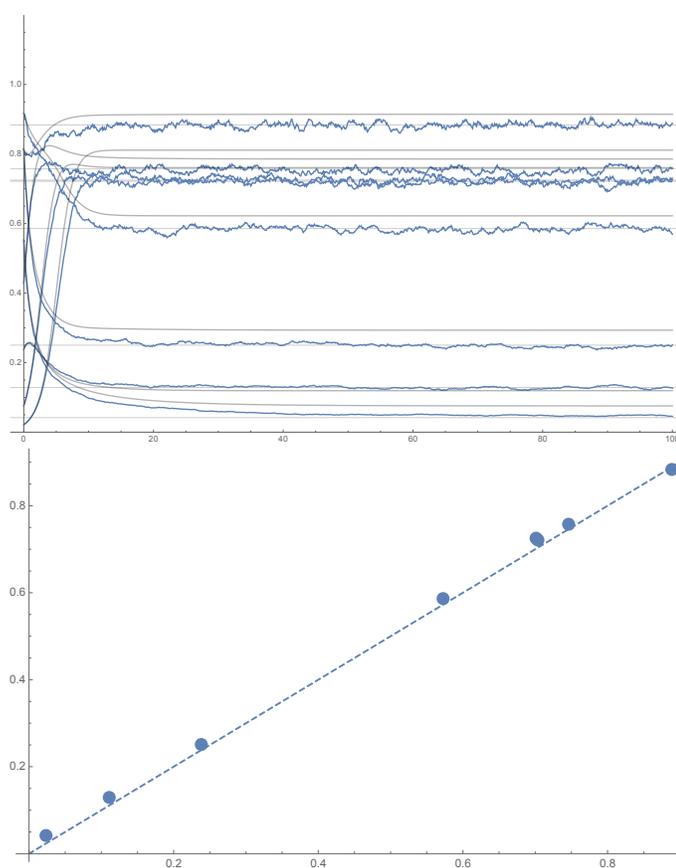


Figura 3-10: Simulación del sistema (3-2) para $n = 8$ donde la matriz de comunidad A satisface las condiciones del teorema 3.8. En la parte inferior vemos una comparación entre el valor teórico de la media hallada en el teorema 3-23 (línea punteada) y la media de 1000 trayectorias de la solución del sistema en $t = 100$. Como puede verse, al menos empíricamente parecen estar muy ajustados los valores.

Y en la figura (3-11) tenemos una nueva realización del sistema con los mismos parámetros iniciales de $n = 8$ y $t = 0,7$. Desde luego, en este caso tendríamos en principio un sistema diferente (la forma de la red trófica cambia y los valores de los coeficientes a_{ij} , pues es una realización diferente del modelo de cascada) pero que satisface plenamente las condiciones del teorema 3.8 y que además se obtiene bajo la misma metodología. En ambos casos la matriz σ y el parámetro α no se cambiaron.

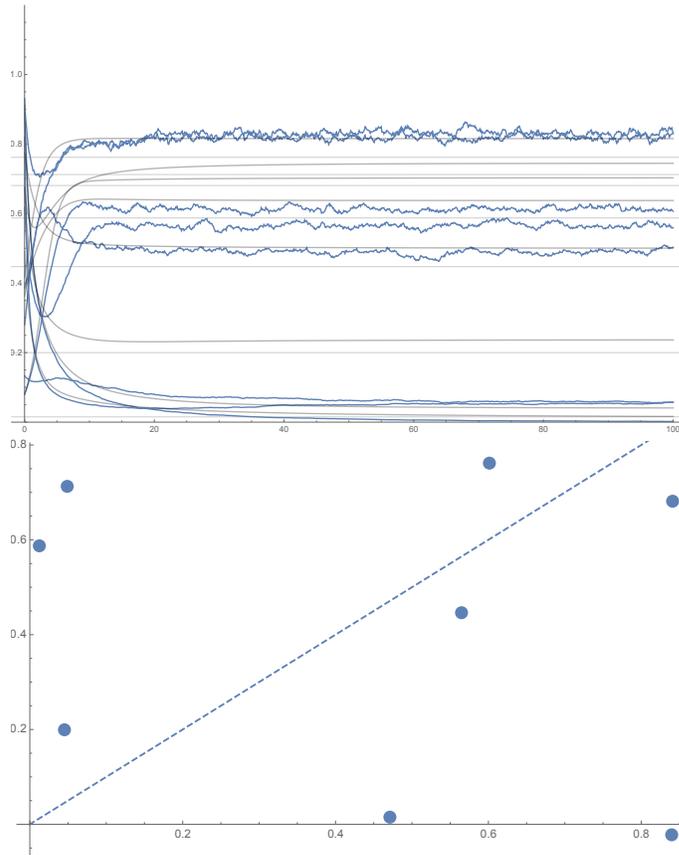


Figura 3-11: Simulación del sistema (3-2) para $n = 8$ donde la matriz de comunidad A satisface las condiciones del teorema 3.8. En este caso puede verse como hay una diferencia absoluta entre el valor teórico del teorema 3-23 y los valores empíricos de la media.

Este par de ejemplos sencillos nos sirven para plantear una hipótesis: no debería ser coincidencia la situación dada en la figura (3-10), y es razonable pensar que hayan situaciones en donde la media invariante de la distribución cuya existencia probamos en el teorema 3.8 sea exactamente igual a

$$\zeta_i = \alpha_i - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n \sigma_{ij}^2$$

No obstante, esta definitivamente no va a ser la expresión general para el caso que estamos

estudiando. En efecto, la condición de existencia de la distribución invariante depende de las entradas de la matriz de comunidad A de una manera no trivial, por lo que no podríamos esperar que la forma cerrada para la media invariante no deba depender también, al menos en algunos casos o en algún sentido, de alguna forma igualmente complicada. Muy probablemente (3-31) sea solo una simplificación de una forma cerrada más compleja para la media. Claramente las simulaciones que presentamos no permiten ahondar mucho más en esta hipótesis, pero ciertamente estudiar a fondo esta cuestión requiere un análisis mucho más profundo de las posibles propiedades que surjan a partir de la estructura presentada en esta sección de árboles, por lo que consideramos que esta es una investigación bastante interesante que puede hacer parte de trabajos futuros.

4 Discusión y trabajo futuro

La investigación en la contraparte estocástica de las ecuaciones diferenciales de Lotka Volterra aún es una fuente importante de problemas abiertos por lo que múltiples preguntas que pudiesen haber surgido a lo largo de este trabajo perfectamente podrían requerir de trabajos futuros.

En efecto, a lo largo de esta monografía consideramos como punto de partida el modelo determinista de Lotka Volterra dado por

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i \left(\alpha_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right) \quad \text{para todo } i = 1, 2, \dots, n$$

Este modelo ha sido el más tradicional y estudiado, pero en los últimos años han surgido variantes que intentan capturar dinámicas más complejas que las involucradas en el modelo que se utilizó [14]. Estas ecuaciones tiene la forma general dada por

$$\frac{dX_i}{dt} = X_i \varphi(X_i)$$

Donde φ es una función no necesariamente lineal como en nuestro caso. Esta modificación, desde luego, hace que la teoría desarrollada en el capítulo 3 y 4 cambien de manera importante y esa es la razón principal por la cual no se incluyó en el presente trabajo.

Posterior a la consideración de la ecuación determinista, en el capítulo 3 mencionamos las razones por las cuáles era pertinente la inclusión de la incertidumbre en estos modelos. Discutimos dos formas de incluirlo en el modelo:

- Perturbar los valores a_{ij} de la matriz de comunidad A . En este caso llegábamos a la ecuación (3-1) y la llamamos ecuación con ruido cuadrático.
- Perturbar los valores α_i de cada una de las especies en el ecosistema. En este caso llegábamos a la ecuación (3-2) y la llamamos ecuación con ruido lineal.

En ambos casos probamos teoremas (teorema 3.1 para la ecuación con ruido cuadrático y teorema 3.3 para la ecuación con ruido lineal) que nos permitían establecer la existencia de la solución que no explotara en tiempo finito y unos resultados de acotamiento de la solución en los teoremas (teorema 3.2 para el caso de ruido cuadrático y teorema 3.4 para el ruido lineal). En el caso de la ecuación (3-2) establecimos además la existencia de una distribución invariante para dos tipos de interacciones mencionadas al principio: mutualismo y depredación presa para un caso particular en el que el grafo asociado al ecosistema tiene estructura de árbol.

De aquí hay varias cuestiones que no se abordaron en este documento: la primera es la de responder una pregunta similar sobre la distribución invariante en el caso de la ecuación con el ruido cuadrático. La razón principal de esta exclusión es que en la literatura se encontraban resultados más robustos sobre la ecuación (3.3), además de que el teorema 3.1 probaba la existencia de una solución para cualquier matriz A y cualquier vector α , por lo que no podíamos hacer la misma diferenciación en las dinámicas del ecosistema como sí se hizo para la ecuación (3-2).

Adicionalmente, a pesar de que probamos la existencia de una distribución invariante para el caso de depredador presa en árboles en la ecuación (3-2), no probamos de manera analítica la forma de la media de dicha distribución. Este probablemente es uno de los más grandes trabajos futuros que se desprenden de esta tesis. En efecto, en la parte final del capítulo 3 lanzamos una hipótesis interesante acerca de la forma de la media en este caso. Según las simulaciones, hay casos en donde la media tenga la forma de (3-23), pero otros casos en donde no será así. Desde luego, para la separación de estos casos probablemente se necesiten estudiar propiedades adicionales de la forma en que está estructurada la red trófica, más allá de la simple forma de árbol. Probablemente también existan condiciones sobre las entradas de la matriz de comunidad A . Todas estas conjeturas parecerían requerir encontrar una técnica diferente a la utilizada en el teorema 3.6.

Mencionamos además que las perturbaciones de los sistemas se hicieron mediante movimientos Brownianos por una cuestión de simplicidad. Desde luego, hay trabajos que ya incluyen ruidos de Lévy que pretenden probar cosas similares a las abordadas en este trabajo [23]. Creemos que este es un paso natural a esta tesis que tiene retos aún más grandes, pues la literatura al respecto es todavía muy marginal y no contiene todos los avances que se pudieron exponer en la presente monografía.

Los principales resultados de esta tesis se hicieron sobre ecosistemas en donde todos los

individuos tuvieran entre ellos la misma interacción. Esta homogeneidad sobre los signos de A son los que permitieron llegar a resultados como los teoremas 3.5 y 3.8. Esto sin embargo fue una libertad deliberada que nos tomamos en este trabajo, pues dentro de un ecosistema real normalmente hay múltiples interacciones entre las especies que se pueden encontrar. No obstante, acerca de esta mezcla de interacciones realmente complicado encontrar literatura sólida al respecto, y los trabajos similares no se han extrapolado al caso estocástico [19], por lo que hay todo un camino de estudio posible al respecto. En particular, en el modelo de cascada introducido en la sección 2.3, asumimos que los parámetros r, s serían nulos para este trabajo. Podría asumirse como trabajo futuro que $r \neq 0$ o $s \neq 0$.

5 Apéndice

En este capítulo se presentará todo el marco teórico que se va a utilizar a lo largo de todo el presente proyecto. Se van a abordar los temas que motivan la investigación desde el punto de vista biológico, así como resultados clásicos en la teoría de sistemas dinámicos deterministas, para terminar con la teoría básica necesaria de los procesos estocásticos.

5.1. Grafos

En esta sección vamos a incluir rápidamente el concepto de grafo o red que va a ser de vital importancia en el transcurso de nuestra tesis.

Definición 5.1 *Una red no dirigida G es una pareja (V, E) donde V es un conjunto finito de nodos y E es una relación simétrica y antireflexiva en V . Si G es dirigido, entonces E no es simétrica.*

Diremos que dos nodos u, v son adyacentes si existe un $e \in E$ tal que $e = (u, v)$. Diremos que los nodos u, v son incidentes por la arista e y que la arista e es indicente a los nodos u, v . Un camino de longitud ℓ es una secuencia de nodos distintos $v_1, v_2, \dots, v_\ell, v_{\ell+1}$ tal que v_i, v_{i+1} son incidentes. Si además se cumple que $v_1 = v_{\ell+1}$ entonces diremos que es un camino cerrado o ciclo. Una red es conexa si para cualquier par de vértices existe un camino que los une.

Dado un grafo $G = (V, E)$ con $|V| = n$, vamos a definir una matriz A de tamaño $n \times n$ con la entrada i, j -ésima dada por:

$$A_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } (i, j) \in E \\ 0 & \text{otro caso.} \end{cases}$$

Dicha matriz A es la llamada matriz de adyacencia. En el caso de que G sea no dirigido, entonces A es una matriz simétrica, y en caso contrario no lo va a ser. Podemos además

definir para un grafo G una matriz de adyacencia W pero cuyas entradas no sean solo unos y ceros. En efecto, vamos a definir a W como:

$$W_{ij} = \begin{cases} 0 \neq w_{ij} & \text{si } (i, j) \in E \\ 0 & \text{otro caso.} \end{cases}$$

Dicha matriz de adyacencia se llamará matriz de adyacencia con pesos y en nuestro caso será particularmente importante para modelar las relaciones entre las especies.

5.2. Puntos de equilibrio y estabilidad

Definamos $\mathbb{R}_{\geq 0}^n = \{x \in \mathbb{R}^n : x_i \geq 0 \text{ para todo } i = 1, 2, \dots, n\}$. Además, escribiremos $x \geq 0$ para hablar de un vector que pertenezca a $\mathbb{R}_{\geq 0}^n$. Sea $f : \Gamma \subset \mathbb{R}_{\geq 0}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ una función continua localmente Lipschitz en Γ y diferenciable. Si consideremos el sistema autónomo dado por

$$\frac{dX}{dt} = f(X), \quad X = (x_1, x_2, \dots, x_n) \in \Gamma, \quad (5-1)$$

entonces por el Teorema de existencia y unicidad este es un sistema con una única solución para cada punto inicial $X(0) = X_0$. Decimos que un punto de equilibrio del sistema es un elemento $X^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ tal que $f(X^*) = 0$. Diremos también que X^* es factible si $X^* \geq 0$.

Definición 5.2 *Un punto de equilibrio X^* se va a llamar estable si cuando partimos de una condición inicial suficientemente cercana, la solución se mantiene cerca de X^* para todo t . Es decir, si para todo $\epsilon > 0$ existe un $\delta > 0$ tal que si $\|X_0 - X^*\| < \delta$ entonces $\|X(t) - X^*\| < \epsilon$ para todo t .*

Un método ampliamente utilizado para establecer la estabilidad de un punto de equilibrio es linealizar el sistema alrededor de él. Así, alrededor de un punto de equilibrio X^* el sistema original tiene un comportamiento similar al sistema lineal

$$\frac{dX}{dt} = JX,$$

en donde la matriz J es el Jacobiano de f dado por:

$$[J]_{ij} = \left. \frac{\partial f_i}{\partial X_j} \right|_{X=X^*}.$$

Por lo tanto, de las condiciones conocidas para la estabilidad de sistemas lineales se desprende que si $\sigma(J)$ el espectro de J entonces acerca de nuestro sistema original podemos concluir:

- Si $\operatorname{re}(\lambda) < 0$ para todo $\lambda \in \sigma(J)$ entonces X^* es estable.
- Si existe un $\lambda \in \sigma(J)$ tal que $\operatorname{re}(\lambda) > 0$ entonces X^* es inestable.
- Si existe al menos un $\lambda \in \sigma(J)$ tal que $\operatorname{re}(\lambda) = 0$ el método de linealización no es efectivo.

El método de linealización es útil pero tiene la dificultad de solo dar información de la estabilidad local para el punto de equilibrio X^* . Una noción más robusta de estabilidad llamada *estabilidad asintótica* y que vamos a perseguir cuando sea posible es la siguiente:

Definición 5.3 *Un punto de equilibrio X^* del sistema (5-1) es asintóticamente estable si y solo si se cumple que:*

- *Es estable*
- *Cualquier solución del sistema converge a X^* cuando $t \rightarrow \infty$.*

5.2.1. Funciones de Lyapunov

Diremos que una función $V : D \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ escalar es *definida positiva* si satisface que $V(0) = 0$ y $V(x) > 0$ para $x \in D - \{0\}$. Si satisface la condición más débil $V(x) \geq 0$ para $x \in D - \{0\}$ entonces es *semidefinida positiva*. Una función V es *definida (o semidefinida) negativa* si se cumple que $-V$ es *definida (o semidefinida) positiva*. Si además una función V no entra en ninguno de estos casos, se dirá *indefinida*.

Se tiene que si V está definida en un conjunto abierto D que contiene al cero y es definida positiva entonces es una función de *tipo Lyapunov*.

Consideremos ahora nuevamente el sistema (5-1). Si V es una función de tipo Lyapunov continuamente diferenciable entonces la derivada de V sobre las trayectorias del sistema está dada por:

$$\dot{V}(X(t)) = \nabla V \cdot \frac{\partial X}{\partial t} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V}{\partial X_i} \frac{dX_i}{dt}.$$

Hay que notarse que si $\dot{V}(x) < 0$ entonces V decrece a lo largo de las soluciones de (5-1). Así, tenemos el siguiente resultado fundamental conocido como el Teorema de estabilidad de Lyapunov [21]:

Teorema 5.1 (Teorema de estabilidad de Lyapunov) *Supongamos que $X^* = 0$ es un punto de equilibrio para (5-1) y sea $D \subset \mathbb{R}^n$ un conjunto abierto que contiene al cero. Si V es una función continuamente diferenciable de tipo Lyapunov definida en D y que satisface que V es semidefinida negativa en $D - \{0\}$ entonces $X^* = 0$ es un punto estable. Si además se cumple que V es definida negativa para $D - \{0\}$ entonces $X^* = 0$ es asintóticamente estable.*

Antes de probar este teorema, veamos un lema que vamos a necesitar en la prueba y que habla de la existencia de una solución global de un sistema autónomo a partir de soluciones conocidas en conjuntos compactos contenidos en un dominio.

Lema 5.1 *Sea $f : I \times D \rightarrow \mathbb{R}^n$ una función continua a tramos en t y localmente Lipschitz en x para todo $t \in I$ y todo x en un dominio $D \subset \mathbb{R}^n$. Si W es un conjunto compacto contenido en D , $x_0 \in W$ y además se sabe que cualquier solución del sistema*

$$\frac{dX}{dt} = f(X, t), \quad x(t_0) = x_0,$$

está contenida completamente en W entonces existe una única solución que está definida para todo $t \in I$.

Con esto podemos comenzar la prueba del teorema de estabilidad de Lyapunov:

Prueba. Sea $\epsilon > 0$ y escojamos un $r \in (0, \epsilon]$ tal que la bola B_r de radio r en \mathbb{R}^n centrada en 0 esté contenida en D . Consideremos ahora el elemento $\alpha = \inf_{\partial B_r} V(x)$. Es claro que $\alpha > 0$ pues V es una función definida positiva. Sea ahora $\beta \in (0, \alpha)$ y consideremos el conjunto

$$\Omega_\beta = B_r \cap \{x \in \mathbb{R}^n : V(x) \leq \beta\} = \{x \in B_r : V(x) \leq \beta\}.$$

Estos conjuntos son compactos y además satisfacen que $\Omega_\beta \subset \text{int}(B_r)$. En efecto, si no fuera así, entonces existiría $p \in \Omega_\beta$ tal que $p \in \partial B_r$, lo que quiere decir que $V(p) \leq \beta$ y por otro lado $V(p) \geq \alpha$, pero esto último implica que $V(p) > \beta$, lo que es una contradicción. Ahora bien, si $X(t)$ para $t \geq 0$ es una trayectoria tal que $V(X(0)) \leq \beta$ entonces como $\dot{V}(X(t)) \leq 0$ se sigue que

$$V(X(t)) \leq V(X(0)) \leq \beta \quad \text{para } t \geq 0,$$

por lo que cualquier trayector $X(t)$ que comienza en Ω_β queda contenida allí mismo. Por el lema anterior esto significa que hay una única solución definida para todo $t \geq 0$ si $X(0) \in \Omega_\beta$.

Ahora, dado que V es una función continua y $V(0) = 0$ entonces existe un $\delta > 0$ tal que si $\|x\| < \delta$ entonces $V(x) < \beta$, lo que implica que $B_\delta \subset \Omega_\beta \subset B_r$. Esta serie de contenciones implica que si $\|X(0)\| < \delta$ entonces $V(X(0)) \leq \beta$ y esto implica que $V(X(t)) \leq \beta$ y por lo tanto $\|X(t)\| \leq r$. Finalmente se tiene que si $\|X(0)\| < \delta$ entonces $\|X(t)\| < r \leq \epsilon$ para todo $t \geq 0$, lo que significa que $X^* = 0$ es un punto estable.

Ahora bien, para probar la siguiente parte del teorema, debemos probar que $X(t) \rightarrow 0$ si $t \rightarrow \infty$. Es decir, hay que probar que para todo $\epsilon > 0$ entonces existe $T > 0$ tal que $\|X(t)\| < \epsilon$ para todo $t > T$. Sea $\epsilon > 0$. Como V es una función continua, se tiene que $V(X) = 0$ si y solo si $X = 0$, por lo que al probar que $V(X(t)) \rightarrow 0$ tendríamos el resultado. Por hipótesis sabemos que $V(X(t))$ es monótona decreciente y acotada por debajo, por lo que debe existir un límite, digamos $\lambda \geq 0$, cuando $t \rightarrow \infty$. Nuestro objetivo es ver que $\lambda = 0$. Supongamos, por el contrario, que $\lambda > 0$. Existe entonces un $a \in (0, \epsilon)$ tal que $B_a \subset \Omega_\lambda$ por continuidad de V . Como $V(X(t)) \rightarrow \lambda > 0$ entonces se tiene necesariamente que $X(t)$ se escapaba de la bola B_a para $t \geq 0$. Sea ahora $-\gamma = \inf_{a \leq \|x\| \leq \epsilon} V(x) > 0$. Se sigue entonces

$$V(X(t)) = V(X(0)) + \int_0^t \dot{V}(X(\tau)) d\tau \leq V(X(0)) - \gamma t,$$

y eventualmente se tiene entonces que $V(X(t)) < 0$, por lo que no puede ser que $\lambda > 0$ y se concluye la prueba. \square

Dado un $c > 0$ tenemos que la ecuación $V(X) = c$ se llama la superficie de Lyapunov de nivel c . Según esta terminología, la esencia de la prueba es que al cumplirse $\dot{V} \leq 0$, después de que una trayectoria del sistema cruce una superficie $V(X) = c$, se mantendrá en el conjunto Ω_c . Conforme t crece, la trayectoria se mueve de una superficie $V(X) = c$ a otra $V(X) = c'$ con $c' < c$. Si $\dot{V} < 0$ eventualmente dicha trayectoria se acerca al cero por lo que se puede concluir el resultado de estabilidad asintótica del cero.

Si bien este resultado fue mostrado para el caso del punto de equilibrio $X^* = 0$, haciendo la transformación $X = X - X^*$ este resultado es aplicable a cualquier punto de equilibrio.

Existe además un resultado que nos permite determinar cuándo un punto de equilibrio es de hecho inestable, cuya prueba se puede encontrar en [37].

Lema 5.2 *Consideremos el siguiente problema de valor inicial del sistema autónomo n -dimensional con punto de equilibrio X^* dado por:*

$$\frac{dX}{dt} = f(X), \quad X(t_0) = X_0.$$

Si existe un conjunto $\Omega \subset \mathbb{R}_{\geq 0}^n$ no vacío y una función escalar V continuamente diferenciable en Ω tal que

- La solución $X(t)$ permanece en $\Omega \cup \partial\Omega$ para todo $t \geq t_0$ si $X_0 \in \Omega$.
- $V(X) > 0$ y $\dot{V} \geq 0$ en Ω
- $V(X) = 0$ únicamente para $X = X^*$.
- $X^* \in \partial\Omega$

Por tanto, X^* es un punto de equilibrio inestable.

Este lema esencialmente parte del principio contrario que el teorema de estabilidad de Lyapunov: si la función V tiene una derivada estrictamente positiva, entonces necesariamente la solución se alejará del origen para $t \geq t_0$.

5.3. Teoría de probabilidad

5.3.1. Procesos estocásticos

Sea $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ un espacio de probabilidad. Se dirá que una familia $\{\mathcal{F}_t\}_{t \geq 0}$ de σ -álgebras que satisfagan que $\mathcal{F}_t \subset \mathcal{F}_s \subset \mathcal{F}$ para $0 \leq t < s < \infty$ es una filtración de \mathcal{F} . Una filtración se dirá continua por derecha si se satisface que $\mathcal{F}_t = \bigcap_{s > t} \mathcal{F}_s$ para todo $t \geq 0$. Además, un espacio de probabilidad se dirá completo si para un evento B que satisfaga $\mathbb{P}(B) = 0$ y para un conjunto $A \subset B$ entonces se cumple $A \in \mathcal{F}$. A lo largo de todo este trabajo se trabajará en un espacio de probabilidad $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ completo con una filtración $\{\mathcal{F}_t\}_{t \geq 0}$.

Diremos que una familia $\{X_t\}_{t \in I}$ (o $\{X(t)\}_{t \in I}$) de variables aleatorias en \mathbb{R}^n es llamado un **proceso estocástico** con índice I y espacio de estados \mathbb{R}^n o con valores en \mathbb{R}^n . Normalmente, tomaremos el índice I como el conjunto $\mathbb{R}_{\geq 0} = [0, \infty)$. Para todo $t \in I$, tenemos una variable aleatoria $X_t(\omega)$ (o $X(t, \omega)$) $\in \mathbb{R}^n$ con $\omega \in \Omega$. Por otro lado, si fijamos $\omega \in \Omega$ entonces tenemos la función $t \rightarrow X_t(\omega) \in \mathbb{R}^n$. Dicha función recibirá el nombre de trayectoria o realización del proceso. Un proceso estocástico $\{X_t\}_{t \geq 0}$ es continuo si para casi todo $\omega \in \Omega$ se tiene que $t \rightarrow X_t(\omega)$ es una función continua para $t \geq 0$. Por otro lado, el mismo proceso se dirá integrable si para todo $t \geq 0$ X_t es una variable aleatoria integrable, es decir, si $\mathbb{E}[X_t] < \infty$.

Se dirá también que el proceso es $\{\mathcal{F}_t\}$ -adaptado si para todo t se tiene que X_t es \mathcal{F}_t -medible.

Consideremos una variable aleatoria $\tau : \Omega \rightarrow [0, \infty]$. Se dirá que τ es un tiempo de parada respecto a la filtración $\{\mathcal{F}_t\}$ si se cumple que $\{\omega : \tau(\omega) \leq t\} \in \mathcal{F}_t$ para todo $t \geq 0$. Si un proceso $\{X_t\}_{t \geq 0}$ es $\{\mathcal{F}_t\}$ -adaptado e integrable se llama una martingala con respecto a $\{\mathcal{F}_t\}$ si se cumple

$$\mathbb{E}(X_t | \mathcal{F}_s) = X_s \quad a.s \text{ para todo } 0 \leq s < t < \infty$$

Adicionalmente, diremos que un proceso estocástico $\{M_t\}$ que es $\{\mathcal{F}_t\}$ -adaptado es una martingala local si existe una sucesión $\{\tau_k\}$ de tiempos de parada con $\tau_k \rightarrow \infty$ tal que $\{M_{\tau_k \wedge t} - M_0\}_{t \geq 0}$ es una martingala.

Diremos también que un proceso estocástico es cuadrado integrable si se cumple que $\mathbb{E}[X_t^2] < \infty$. Vamos a definir a continuación un proceso estocástico que será central en el desarrollo de este trabajo. Este es el movimiento Browniano o proceso de Wiener:

Definición 5.4 Sea $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ un espacio de probabilidad con filtración $\{\mathcal{F}_t\}$. Un movimiento Browniano estándar unidimensional es un proceso $\{B_t\}_{t \geq 0}$ que es $\{\mathcal{F}_t\}$ -adaptado y que tiene las siguientes propiedades:

- (i) $B_0 = 0$ a.s
- (ii) Para $0 \leq s < t < \infty$ se tiene que $B_t - B_s \sim N(0, t - s)$
- (iii) Para $0 \leq s < t < \infty$ se tiene que $B_t - B_s$ es independiente de \mathcal{F}_s

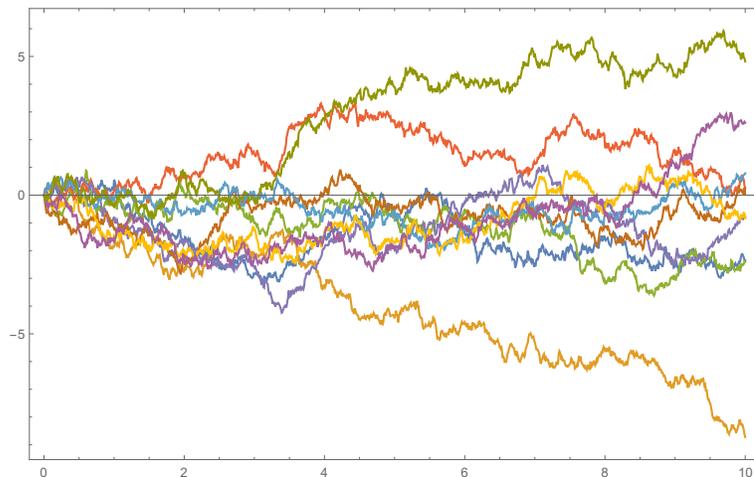


Figura 5-1: Simulación de 10 trayectorias de un movimiento Browniano estándar para $t \in [0, 10]$.

Un movimiento Browniano $\{B_t\}_{t \geq 0}$ tiene propiedades muy importantes. Por ejemplo, para casi todo $\omega \in \Omega$, $B_t(\omega)$ es una función continua para $t \geq 0$. Sin embargo, para casi todo $\omega \in \Omega$ se tiene que $B_t(\omega)$ es una trayectoria no diferenciable en ningún lado. Ahora bien, diremos que un proceso $B_t = (B_t^1, \dots, B_t^n)$ n -dimensional es un movimiento Browniano n -dimensional si todo $\{B_t^i\}$ es un movimiento Browniano unidimensional y $\{B_t^1\}, \{B_t^2\}, \dots, \{B_t^n\}$ son independientes. A lo largo de este trabajo también vamos a escribir a B_t como $B(t)$ de manera equivalente.

En algún momento del trabajo utilizaremos una desigualdad que no habla propiamente de procesos estocásticos, pero es ampliamente utilizada en teoría de la probabilidad pues permite establecer desigualdades muy importantes que hablan de las propiedades asintóticas de los procesos [25]. Esta desigualdad recibe el nombre de **Desigualdad de Gronwall**:

Teorema 5.2 *Sea $\alpha \geq 0$ y $0 < T < \infty$. Si β es una función no negativa y medible en $[0, T]$, γ es una función no negativa e integrable en $[0, T]$ y se cumple que*

$$\beta(t) \leq \alpha + \int_0^t \beta(s)\gamma(s)ds \quad \text{para todo } 0 \leq t \leq T,$$

entonces

$$\beta(t) \leq \alpha \exp\left(\int_0^t \gamma(s)ds\right) \quad \text{para todo } 0 \leq t \leq T.$$

5.3.2. Integrales estocásticas y cálculo de Itô

En este apartado vamos a dar la definición básica de la integral estocástica

$$\int_0^t f(s)dB_s \tag{5-2}$$

con respecto a un movimiento Browniano m -dimensional $\{B_t\}$ para una clase de procesos estocásticos $n \times m$ $\{f(t)\}$. de tamaño $m \times n$. Dicha integral no se puede definir de la manera tradicional dado que B_t es diferenciable en ningún lado para todo t con probabilidad 1. La forma en que se definirá dicha integral se aprovechará de las propiedades mismas del movimiento Browniano. Dicha construcción se debe a K. Itô y fue desarrollada en 1949.

Sea $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ un espacio de probabilidad completo con filtración $\{\mathcal{F}_t\}_{t \geq 0}$ y sea $B = \{B_t\}_{t \geq 0}$ un movimiento Browniano unidimensional definido en ese espacio de probabilidad. Vamos a introducir la clase de procesos estocásticos para los cuales la integral (5-2) tiene sentido [22].

Definición 5.5 Sea $0 \leq a < b < \infty$. Denotemos por $\mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$ el espacio de todos los procesos $\{\mathcal{F}_t\}$ -adaptados $f = \{f(t)\}_{a \leq t \leq b}$ tales que

$$\|f\|_{a,b}^2 = \mathbb{E} \int_a^b |f(t)|^2 dt < \infty.$$

Si $f, \bar{f} \in \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$ son tales que $\|f - \bar{f}\|_{a,b}^2 = 0$ entonces escribiremos $f = \bar{f}$.

Tenemos que $\|\cdot\|_{a,b}^2$ define una métrica en $\mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$ bajo la cual dicho espacio es completo. Veamos ahora cómo definir la integral (5-2) para un proceso $f \in \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$. La idea es esencialmente la misma por la cual se define la integral de Lebesgue: definir $\int_a^b g(t)dB_t$ para una serie de procesos elementales g y después aproximar $f \in \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$ por medio de una sucesión de procesos simples que converjan a f . En ese caso, $\int_a^b f(t)dB_t$ será el límite de las integrales para los procesos simples. Introduzcamos primero la definición de proceso simple:

Definición 5.6 Un proceso estocástico $g = \{g(t)\}_{a \leq t \leq b}$ con valores en \mathbb{R} se llama proceso simple (o simple a tramos), si existe una partición $a = t_0 < t_1 < \dots < t_k = b$ y unas variables aleatorias acotadas ζ_i con $0 \leq i \leq k-1$ tales que ζ_i es \mathcal{F}_{t_i} -medible y g se puede escribir como

$$g(t) = \zeta_0 I_{[t_0, t_1]}(t) + \sum_{i=1}^{k-1} \zeta_i I_{(t_i, t_{i+1}]}(t).$$

Denotaremos por $\mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R})$ la familia de dichos procesos.

Es claro que se tiene que $\mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R}) \subset \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$.

Ahora bien, definamos la integral $\int_a^b g(t)dB_t$ para los procesos de la clase $\mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R})$:

Definición 5.7 Dado $g \in \mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R})$, definimos

$$\int_a^b g(t)dB_t = \sum_{i=0}^{k-1} \zeta_i (B_{t_{i+1}} - B_{t_i}). \quad (5-3)$$

Dicha integral se llamara la integral de Itô de g o la integral estocástica con respecto a $\{B_t\}$.

Debe verse de esta definición que la integral de Itô de un proceso estocástico es nuevamente un proceso estocástico. Tenemos entonces acerca de la integral de Itô de g los siguientes resultados importantes:

Lema 5.3 Sean $g, g_1, g_2 \in \mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R})$ y $c_1, c_2 \in \mathbb{R}$, entonces se cumple lo siguiente:

$$(i) \mathbb{E} \int_a^b g(t) dB_t = 0.$$

$$(ii) \mathbb{E} \left| \int_a^b g(t) dB_t \right|^2 = \mathbb{E} \int_a^b |g(t)|^2 dt.$$

(iii) $c_1 g_1 + c_2 g_2 \in \mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R})$ y además

$$\int_a^b (c_1 g_1(t) + c_2 g_2(t)) dB_t = c_1 \int_a^b g_1(t) dB_t + c_2 \int_a^b g_2(t) dB_t.$$

La propiedad (i) se desprende directamente del hecho de que $\mathbb{E}(B_{t_i} - B_{t_i}) = 0$ para todo i . La propiedad (ii), del hecho de que $B_{t_{j+1}} - B_{t_j}$ es independiente de $\zeta_i \zeta_j (B_{t_{i+1}} - B_{t_i})$ para $i < j$ y $\mathbb{E}(B_{t_{i+1}} - B_{t_i})^2 = t_{i+1} - t_i$. La propiedad (iii) es directa de la definición. Ahora bien, para que esta construcción tenga sentido, entonces necesariamente debe ser que para $f \in \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$ exista una sucesión de $\{g_k\} \subset \mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R})$ tales que g_k converja a f en algún sentido. En efecto, el siguiente lema nos brinda ese resultado [25]:

Lema 5.4 *Para todo $f \in \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$ existe una sucesión $\{g_n\}$ de procesos simples tales que*

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E} \int_a^b |f(t) - g_n(t)|^2 = 0.$$

Así, ya estamos listos para definir la integral de Itô para $f \in \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$:

Definición 5.8 *Sea $f \in \mathcal{M}^2([a, b]; \mathbb{R})$. Definimos la **integral de Itô** de f respecto a $\{B_t\}$ como*

$$\int_a^b f(t) dB_t = \lim_{n \rightarrow \infty} \int_a^b g_n(t) dB_t \quad \text{en } L^2(\Omega; \mathbb{R}).$$

donde $\{g_n\}$ es una sucesión de procesos simples tales que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E} \int_a^b |f(t) - g_n(t)|^2 = 0.$$

La noción de integral de Itô está bien definida. Es decir, el resultado de la integral no depende de la elección de $\{g_n\}$. En efecto, si $\{h_n\}$ es otra sucesión en $\mathcal{M}_0([a, b]; \mathbb{R})$ que converge a f , en el sentido de

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{E} \int_a^b |f(t) - h_n(t)|^2 = 0,$$

entonces si tomamos la sucesión $\{\varphi_n\}$ dada por $\varphi_{2n-1} = g_n$ y $\varphi_{2n} = h_n$, se tiene que $\{\varphi_n\}$ también converge a f en el mismo sentido. Esto implica que la sucesión $\left\{ \int_a^b \varphi_n(t) dB_t \right\}$ es

convergente en $L^2(\Omega; \mathbb{R})$. Eso implica entonces que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \int_a^b g_n(t) dB_t = \lim_{n \rightarrow \infty} \int_a^b h_n(t) dB_t \quad \text{en } L^2.$$

5.3.3. Fórmula de Itô

En esta sección vamos a introducir la fórmula de Itô en el caso multidimensional. Dicha fórmula es fundamental en el estudio de procesos estocásticos. Además de que es una herramienta fundamental para calcular las integrales de Itô de forma sencilla, también es fundamental en el análisis estocástico.

Diremos que $\mathcal{L}^1(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}^n)$ es la familia de todos los procesos $\{f(t)\}_{t \geq 0}$ adaptados y con valores en \mathbb{R}^n tales que

$$\int_0^T |f(t)| dt < \infty \quad \text{a.s para todo } T > 0.$$

De igual forma, $\mathcal{L}^2(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}^{d \times n})$ será la familia de procesos $\{f(t)\}_{t \geq 0}$ adaptados y con valores en $\mathbb{R}^{d \times n}$ tales que

$$\int_0^T |f(t)|^2 dt < \infty \quad \text{a.s para todo } T > 0.$$

Además, sea $C^{2,1}(\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}_+; \mathbb{R})$ la familia de todas las funciones $V : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}$ tales que $V(x, \cdot)$ es C^2 y $V(\cdot, t)$ es C^1 .

Estas definiciones nos permiten introducir entonces la definición de Proceso de Itô n -dimensional:

Definición 5.9 *Un proceso de Itô n -dimensional es un proceso estocástico adaptado $\{X(t)\}$ para $t \geq 0$ con valores en \mathbb{R}^n que se puede escribir como*

$$X(t) = X(0) + \int_0^t f(s) ds + \int_0^t g(s) dB_s, \quad (5-4)$$

donde $f = (f_1, f_2, \dots, f_n) \in \mathcal{L}^1(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}^n)$ y $g = (g_{ij})_{n \times m} \in \mathcal{L}^2(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}^{n \times m})$. Diremos que $X(t)$ tiene diferencial estocástico $dX(t)$ en $t \geq 0$ dado por

$$dX(t) = f(t)dt + g(t)dB_t.$$

Esto nos lleva al teorema que da pie a la fórmula de Itô cuya prueba se puede encontrar en múltiples fuentes, por ejemplo [25].

Teorema 5.3 Sea $X(t)$ un proceso de Itô n -dimensional en $t \geq 0$ con diferencial estocástico dado por

$$dX(t) = f(t)dt + g(t)dB_t,$$

con $f \in \mathcal{L}^1(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}^n)$ y $g \in \mathcal{L}^2(\mathbb{R}_+; \mathbb{R}^{n \times m})$. Sea además una función V perteneciente a $C^{2,1}(\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}_+; \mathbb{R})$. Luego $V(X(t), t)$ es nuevamente un proceso de Itô con diferencial estocástico dado por

$$dV(X(t), t) = \mathcal{L}V(X(t), t)dt + V_x(X(t), t)g(t)dB_t, \quad (5-5)$$

donde

$$\mathcal{L}V(X(t), t) = V_t(X(t), t) + V_x(X(t), t)f(t) + \frac{1}{2}tr(g^T(t)V_{xx}(X(t), t)g(t)). \quad (5-6)$$

Para un proceso de Itô $X(t)$ vamos a definir la variación cuadrática del proceso $X(t)$ como

$$\langle X(t) \rangle = \int_0^t g^2(s)ds.$$

5.3.4. Ecuaciones diferenciales estocásticas

En esta subsección vamos a considerar que $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ es un espacio de probabilidad completo con filtración $\{\mathcal{F}_t\}_{t \geq 0}$, $B_t = (B_t^1, \dots, B_t^m)$ un movimiento Browniano m -dimensional, $0 < t_0 < T < \infty$ y X_0 una variable aleatoria \mathcal{F}_{t_0} -medible con segundo momento finito [25]. Además, $f : \mathbb{R}^n \times [t_0, T] \rightarrow \mathbb{R}^n$ y $g : \mathbb{R}^n \times [t_0, T] \rightarrow \mathbb{R}^{n \times m}$ ambas funciones Borel-medibles. El proceso de Itô n -dimensional dado por

$$dX(t) = f(X(t), t)dt + g(X(t), t)dB_t \quad \text{en } t_0 \leq t \leq T,$$

con valor inicial $X(t_0) = X_0$ es una **ecuación diferencial estocástica**. En forma integral esto se puede escribir como

$$X(t) = X_0 + \int_{t_0}^t f(X(s), s)ds + \int_{t_0}^t g(X(s), s)dB_s. \quad (5-7)$$

Vamos a decir que un proceso estocástico $\{X(t)\}_{0 \leq t \leq T}$ n -dimensional es una solución fuerte de (5-7) si se cumplen las siguientes condiciones

- $\{X(t)\}_{0 \leq t \leq T}$ es continua y \mathcal{F}_t -adaptado.

- $\{f(X(t), t)\} \in \mathcal{L}^1([t_0, T]; \mathbb{R}^n)$ y $\{g(X(t), t)\} \in \mathcal{L}^2([t_0, T]; \mathbb{R}^{n \times m})$
- La ecuación (5-7) se cumple para todo $t \in [t_0, T]$ con probabilidad 1.

Al igual que con las ecuaciones diferenciales ordinarias, una ecuación diferencial estocástica puede tener múltiples soluciones. Vamos a enunciar la condición básica de existencia y unicidad para ecuaciones diferenciales estocásticas:

Teorema 5.4 *Supongamos que existen dos constantes positivas $K, \widehat{K} > 0$ tales que se cumple lo siguiente:*

- **(Condición de Lipschitz)** Para todo $x, y \in \mathbb{R}^n$ y $[t_0, T]$ se cumplen que

$$|f(x, t) - f(y, t)|^2 + |g(x, t) - g(y, t)|^2 \leq \widehat{K}|x - y|^2$$

- **(Condición de crecimiento lineal)** para todo $(x, t) \in \mathbb{R}^n \times [t_0, T]$ se cumple

$$|f(x, t)|^2 + |g(x, t)|^2 \leq K(1 + |x|^2),$$

entonces existe una única solución fuerte a la ecuación (5-7) y dicha solución pertenece $M^2([t_0, T]; \mathbb{R}^n)$. En la prueba de los teoremas 3-1 y 3-2 se utilizará un concepto de los procesos estocásticos llamado tiempo de explosión. A continuación introducimos la definición

Definición 5.10 *El tiempo de explosión τ_e de la solución $X(t)$ es la único tiempo de parada que satisface que*

- $X(t)$ es una solución de (5-7) para $t \leq \tau_e$.
- $\lim_{t \rightarrow \tau_e} |X(t)| = +\infty$.

Equivalentemente, si $\{\tau_k\}$ es la sucesión de tiempos de salida de las bolas de radio k en \mathbb{R}^n entonces

$$\tau_e = \lim_{k \rightarrow \infty} \tau_k.$$

Y diremos que el proceso $X(t)$ explota en tiempo finito si

$$\mathbb{P}(\tau_e < \infty) > 0.$$

5.3.5. Distribución estacionaria de un proceso estocástico

Consideremos el proceso dado por

$$dX(t) = f(X(t), t)dt + g(X(t), t)dB_t \quad \text{en } t_0 \leq t \leq T.$$

Donde $X(0)$ con una función de distribución dada por $\eta(x) = \mathbb{P}(X(0) \leq x)$. Decimos que la distribución η es estacionaria si para todo t la distribución de $X(t)$ es igual que la distribución $\eta(x)$. Uno de los puntos centrales que se probarán en las páginas siguientes será la existencia de una distribución estacionaria de algunos modelos.

Antes de definir el teorema central de esta sección, vamos a listar una definición importante: tiempos de visita o *hitting times*. Supongamos que $(\Omega, \mathcal{F}, \mathbb{P})$ es un espacio de probabilidad y X es un proceso estocástico sobre $\Omega \times [0, \infty)$ con valores reales. Dado un conjunto $A \subset \mathbb{R}^n$, definimos el primer tiempo de visita τ de X a A como

$$\tau = \inf\{t \geq 0 : X(t) \in A\}.$$

Introducimos ahora uno de los resultados más importantes para probar la existencia de la distribución invariante y el teorema que utilizaremos en la tesis:

Teorema 5.5 *Sea $X(t)$ el proceso estocástico en \mathbb{R}^n descrito por la ecuación diferencial estocástica*

$$dX(t) = b(X)dt + \sum_{k=1}^d \sigma_k(X)dB_k(t). \quad (5-8)$$

Supongamos que existe un conjunto abierto $G \subset \mathbb{R}^n$ con una frontera suave tal que $\bar{G} \subset \mathbb{R}^n$ y que se cumplen las siguientes dos condiciones:

(i) *Se tiene que $\inf_{x \in G} \lambda_{\min}(A(x)) > 0$ donde $A(x)$ es la matriz de difusión tal que $A(x) = (a_{ij})_{ij}$ está dada por*

$$a_{ij}(x) = \sum_{k=1}^n (\sigma_k)^i (\sigma_k)^j,$$

siendo $(\sigma_k)^i$ la componente i -ésima de σ_k .

(ii)* *Si $x \in \mathbb{R}^n - G$, entonces el primer tiempo de visita a G partiendo de x es finito, y además se cumple que $\sup_{x \in K} \mathbb{E}_x \tau < \infty$ para todo conjunto compacto $K \subset \mathbb{R}^n$, donde $\mathbb{E}_x \tau$ está dado por*

$$\mathbb{E}_x \tau = \mathbb{E}[\tau \mid X(0) = x].$$

Entonces (5-8) tiene una única distribución invariante.

La condición (ii)* nos está diciendo que el conjunto G es recurrente en el proceso X . En otras palabras, se puede ver que X toca a G infinitas veces.

Supongamos que existe un conjunto G con esas características. Podemos entonces definir la sucesión de variables aleatorias $\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_n, \dots$ de tal forma que τ_{n+1} es el primer tiempo de visita después de τ_n cuando G es alcanzado. Eso implica que claramente $\tau_1 < \tau_2 < \dots < \tau_n < \dots$ y que además estos tiempos son finitos c.p.1.

La idea interesante detrás de la prueba es la siguiente: si asumimos que $X(0) = x \in G_1 \supseteq G \cup \partial G_1$ donde G_1 es un conjunto abierto con frontera suave, podemos considerar entonces la sucesión $X(\tau_i) = \tilde{X}_i$ (ver figura 5-2). Se tiene que el proceso \tilde{X} es una cadena de Markov discreta, por lo que es un poco más sencillo establecer la existencia de una distribución estacionaria $\tilde{\mu}$. Posteriormente a esto, la distribución se utiliza $\tilde{\mu}$ para definir la distribución estacionaria del proceso X . Desde luego, hay detalles mucho más profundos y técnicos que se pueden encontrar en [22] (por ejemplo, la razón de ser del conjunto G_1 es sutil pero importante: básicamente se utiliza es el espacio de estados de \tilde{X}).

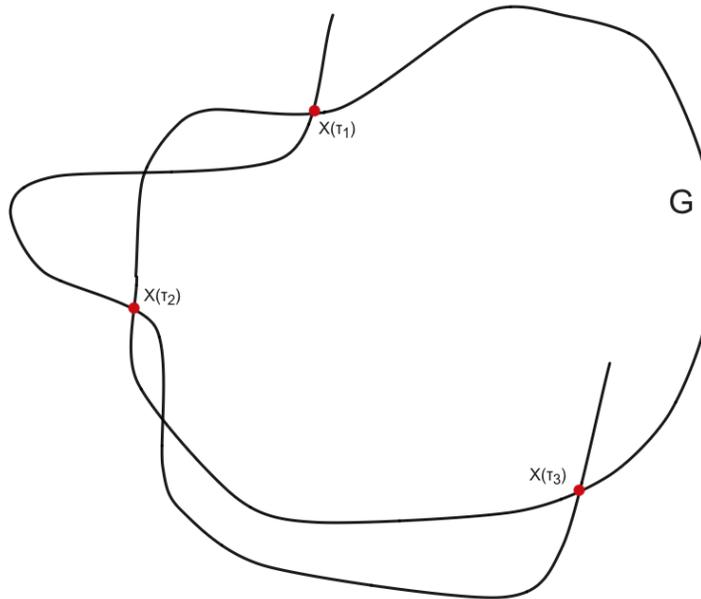


Figura 5-2: Representación gráfica del proceso \tilde{X} .

Ahora bien, en la práctica, la condición (ii)* es bastante difícil de validar en un caso general. Por lo tanto, en aras de poder utilizar el teorema 5.5 en nuestro trabajo, es necesaria una

condición un poco más manejable. En [44], utilizando funciones de Lyapunov, se prueba una condición que es equivalente a probar recurrencia para un conjunto particular. Podemos entonces intercambiar la condición $(ii)^*$ por la siguiente condición (ii) en el teorema 5.5, que será la que finalmente utilicemos en el trabajo:

(ii) Si $x \in \mathbb{R}^n - G$ y existe una función V de clase C^2 tal que $\mathcal{L}V(x) < 0$.

En general, hallar exactamente una distribución invariante para un proceso estocástico es una labor bastante difícil. La ecuación de Fokker-Planck [36] en el caso en que la densidad de la distribución sea suficientemente suave, permitiría, al menos teóricamente, hallarla. La cuestión es que esa ecuación rara vez es resoluble en términos analíticos, por lo que dicha aproximación suele fallar. En el caso de esta tesis, el teorema 5.5 va a ser suficiente para al menos establecer la existencia, aún cuando la forma de la distribución no se pueda hallar.

Ahora bien, un análogo de la teoría ergódica de la distribución invariante muestra que si $\varphi : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ es integrable con respecto a la medida μ entonces se cumple que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t f(X(s)) ds = \int_{\mathbb{R}_+^n} f(y) \mu(dy) \quad \text{c.p.1}$$

para toda condición inicial $X(0) \in \mathbb{R}_+^n$. Si además es posible verse que

$$\int_{\mathbb{R}_+^n} |y|^2 \mu(dy) < \infty.$$

entonces la media $\bar{\mu}$ y la matriz de covarianza Σ están bien definidas y cumplen que [22], [36]:

$$\bar{\mu} = \int_{\mathbb{R}_+^n} y \mu(dy),$$

y

$$\Sigma = \int_{\mathbb{R}_+^n} (y - \bar{\mu})(y - \bar{\mu})^T \mu(dy).$$

Y en dicho caso se cumple que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t X(s) ds = \bar{\mu} \quad \text{c.p.1}$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t (X(s) - \bar{\mu})(X(s) - \bar{\mu})^T ds = \Sigma \quad \text{c.p.1}$$

Estos resultados nos van a permitir acercarnos a la descripción de la distribución invariante cuya existencia se prueba en el teorema 3.2.3, pues permiten hallar una forma exacta para la media estacionaria de la distribución.

Bibliografía

- [1] ALLESINA. S, Pascual. M.: Network structure, predator–prey modules, and stability in large food webs. En: *Theoretical Ecology* (2007)
- [2] BEGON. M, Townsend. C.: *Ecology : individuals, populations, and communities*. Oxford : Blackwell Science, 1996
- [3] COHEN. J, Newman. C.: A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. En: *Royal Society* (1985)
- [4] COHEN. J, Newman. C.: A Stochastic Theory of Community Food Webs II. Individual Webs. En: *Royal Society* (1986)
- [5] COHEN. J, Newman. C.: A stochastic theory of community food webs. III. Predicted and observed lengths of food chains. En: *Royal Society* (1986)
- [6] COHEN. J, Newman. C.: A stochastic theory of community food webs. IV. Theory of food chain lengths in large webs. En: *Royal Society* (1987)
- [7] COHEN. J, Newman. C.: *Community Food Webs: Data and Theory*. Berlin : Springer-Verlag, 1990
- [8] COHEN. J, Newman. C.: *Community Food Webs: Data and theory*. New York : Springer-Verlag, 1989
- [9] VAN DER HEIDE, Angelini C. de Fou J. Eklof J.: Facultative mutualisms: A double edged sword for foundation species in the face of anthropogenic global change. En: *Ecology and Evolution* (2020)
- [10] E, Wilson.: *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge : Harvard University Press, 2000
- [11] ERDŐS, A.: On Random Graphs. I. En: *Publicationes Mathematicae* (1959)

-
- [12] FREEDMAN.H: *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*. New York : Marcel Dekker Inc, 1980
- [13] FRIEDMAN, A.: *Stochastic Differential Equations and their Applications*. New York : Academic Press, 1976
- [14] GAO, Jiang D.: Stationary distribution of a stochastic food chain chemostat model with general response functions. En: *Applied Mathematics Letters* (2019)
- [15] GRAY, Greenhalgh D. Hu L. Mao X. Pan J.: A Stochastic Differential Equation SIS Epidemic Model. En: *SIAM Journal on Applied Mathematics* (2011)
- [16] HORN, Charles R.: *Matrix Analysis*. Cambridge : Cambridge University Press, 1985
- [17] IKEDA. N, Watanabe . S.: *Stochastic differential equations and diffusion processes*. USA : North-Holland Kodansha, 1992
- [18] J, Dunne.: *The network structure of food webs*. Santa Fe : Santa Fe Institute, 2006
- [19] J. E. COHEN, C. M. Newman y Z.-M. Z.: Stochastic Structure and Nonlinear Dynamics of Food Webs: Qualitative Stability in a Lotka-Volterra Cascade Model. En: *Proceedings of the Royal Society* (1990)
- [20] JORGENSEN. S E, Fath. B.: *Encyclopedia of Ecology*. Amsterdam : Elsevier, 2008
- [21] KHALIL, H.: *Nonlinear systems*. New Jersey : Prentice Hall, 2002
- [22] KHASHMINSKI, R.: *Stochastic stability of differential equations*. Berlin : Springer, 2010
- [23] LIU, Wang K.: Stochastic Lotka–Volterra systems with Lévy noise. En: *Journal of Mathematical Analysis and Applications* (2014)
- [24] M, Gillman.: *An Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution*. UK : Wiley-Blackwell, 2009
- [25] MAO, X.: *Stochastic differential equations and applications*. Cambridge : Woodhead Publishing, 2007
- [26] MAO. X, Marion. G Renshwa. E.: Environmental Brownian noise suppresses explosions in population dynamics. En: *Stochastic Processes and their Applications* (2002)

-
- [27] MURRAY, J.D: *Mathematical Biology*. 2002
- [28] MURTY, k.: On the number of solutions to the complementarity problem and spanning properties of complementary cones. En: *Linear Algebra and Its Applications* (1972)
- [29] P, Taylor.: Consistent Scaling and Parameter Choice for Linear and Generalized Lotka-Volterra Models used in community Ecology. En: *Journal of theoretical biology* (1988)
- [30] PANG, F. X M.: Asymptotic properties of stochastic population dynamics. En: *Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systems* (2009)
- [31] PASCUAL. M, Dunne. J.: *Ecological Networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford : Oxford University Press, 2006
- [32] PIMM. S, Lawton. J Cohen. J.: Food web patterns and their consequences. En: *Nature* (1991)
- [33] QIU. H, Deng. W.: Stationary distribution and global asymptotic stability of a three-species stochastic food-chain system. En: *Turkish journal of mathematics* (2016)
- [34] SOLIMANO.F, Beretta. E.: Graph theoretical criteria for stability and boundedness of predator-prey systems. En: *Bulletin of mathematical biology* (1982)
- [35] SPALDING. MARK, Edmund. G.: *World Atlas of Coral Reefs*. Berkeley : University of California Press, 2001
- [36] T, Gard.: *Introduction to Stochastic Differential Equations*. New York : Marcel Dekker, 1988
- [37] TAKEUCHI, Adachi N. Tokumaru H.: The stability of generalized Volterra equations. En: *Journal of Mathematical Analysis and Applications* (1978)
- [38] TAKEUCHI, N.: *Global dynamical properties of Lotka-Volterra Systems*. Singapore : World Scientific Publishing, 1996
- [39] TAKEUCHI, N.: The Existence of Globally Stable Equilibria of Ecosystems of the Generalized Volterra Type. En: *Journal of mathematical Biology* (1980)
- [40] VERNABM R, J.: *Nonnegative Matrices in the Mathematical Sciences*. New York : Academic Press, 1994

-
- [41] X, Mao.: Stationary distribution of stochastic population systems. En: *Systems Control Letters* (2011)
- [42] XU, C.: Global threshold dynamics of a stochastic differential equation SIS model. En: *Journal of Mathematical Analysis and Applications* (2017)
- [43] YIN, F, Yu. X.: The stationary distribution and extinction of generalized multispecies stochastic Lotka-Volterra Predator-Prey System. En: *Mathematical Problems in Engineering* (2015)
- [44] ZHU, Yin G.: Asymptotic Properties of Hybrid Diffusion Systems. En: *Journal on Control and Optimization* (2007)
- [45] ØKSENDAL, B.: *Stochastic differential equations an introduction with applications*. Oslo : Springer, 2003