

Sensitivity Analysis for Time-Varying Ecological Networks

Rodrigo Ramos-Jiliberto Gonzalo Robledo Daniel Sepúlveda

Universidad Mayor – Universidad de Chile – UTEM

20 de mayo de 2026

Nuestro Equipo

- ▶ Rodrigo Ramos-Jiliberto, Centro GEMA de Genómica, Ecología y Medio Ambiente, Universidad Mayor, Santiago (Chile).
- ▶ Gonzalo Robledo, Departamento de Matemática, Universidad de Chile, Santiago (Chile).

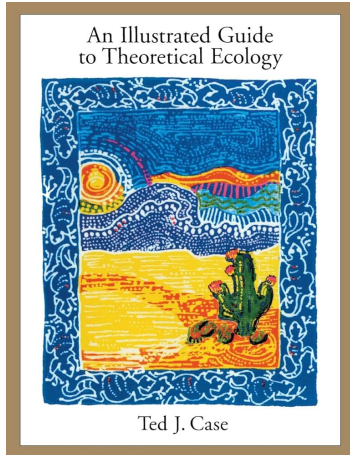


Nuestro enfoque es estudiar la dinámica poblacional descrita por ecuaciones diferenciales no autónomas.

Agenda

- ➊ Breve revisión del estado del arte: caso autónomo.
- ➋ Nuevos resultados para el marco no autónomo.
- ➌ Un ejemplo icónico: sistema generalizado de Lotka–Volterra.

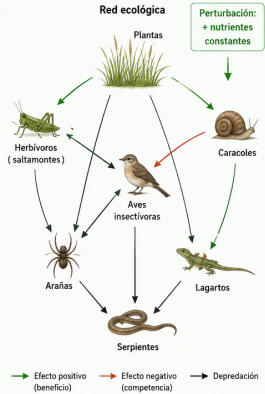
Breve revisión del estado del arte



Revisaremos un tema clásico de la ecología teórica: el análisis de sensibilidad frente a perturbaciones permanentes en redes ecológicas.

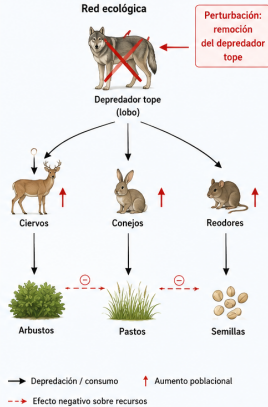
Redes ecológicas

1. Perturbación: aumento sostenido en el recurso (fertilización)



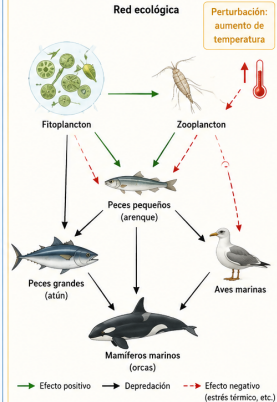
Consecuencia esperada: aumento de plantas → más herbívoros y caracoles → incremento de consumidores superiores (aves, lagartos, serpientes).

2. Perturbación: remoción de un depredador (tope)



Consecuencia esperada: aumento de herbívoros → sobreconsumo de plantas y semillas → reducción de la vegetación.

3. Perturbación: aumento de temperatura (cambio climático)



Consecuencia esperada: cambios en la productividad primaria y en las interacciones tróficas → posibles disminuciones en peces y depredadores superiores.

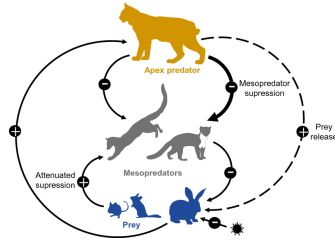
- ▶ Consideramos una red de n especies interactuando entre sí.
- ▶ ¿Cómo medir el efecto de la especie i sobre la especie j en la red?
- ▶ Nos interesan los efectos totales, directos e indirectos.

Redes ecológicas: efectos directos e indirectos

Simultáneamente, un depredador puede tener efectos directos negativos y efectos indirectos positivos sobre una presa.

- ▶ Por una parte, la depredación tiene evidentemente un **efecto directo** negativo sobre las presas.
- ▶ Por otra parte, la depredación también puede tener un **efecto indirecto** positivo sobre la presa, el cual es menos evidente y más sutil.

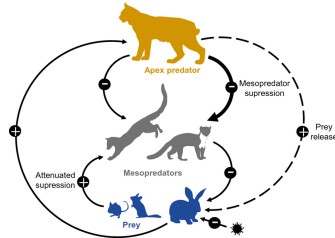
Red ecológica: efectos directos e indirectos



Simultáneamente, un depredador puede tener efectos directos negativos y efectos indirectos positivos sobre una presa.

- Ignorar el efecto indirecto y enfocarse exclusivamente en mitigar las consecuencias negativas directas puede provocar varias catástrofes ecológicas.
- Es importante medir tanto los efectos totales como los indirectos en una red ecológica.

Red ecológica: una pregunta fundamental



¿Cómo medir los efectos totales en una red ecológica?

Modelamiento de redes ecológicas (1)

Consideremos una red ecológica de n especies cuyas interacciones están descritas por

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x}_1 = x_1 f_1(x_1, \dots, x_n), \\ \dot{x}_2 = x_2 f_2(x_1, \dots, x_n), \\ \vdots \\ \dot{x}_n = x_n f_n(x_1, \dots, x_n), \end{array} \right. \quad \text{o bien} \quad \dot{x} = G(x).$$

- ▶ x_i describe la abundancia de la i -ésima especie.
- ▶ $x = (x_1, \dots, x_n)$.
- ▶ Suponemos la existencia de un equilibrio positivo $\bar{x}$: $f_i(\bar{x}) = 0$ para todo i .
- ▶ Se asumirá que dicho equilibrio es hiperbólico.

Modelamiento de redes ecológicas (2)

La matriz Jacobiana evaluada en el equilibrio hiperbólico $\bar{x} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)$ es

$$DG(\bar{x}) = \begin{bmatrix} \bar{x}_1 \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\bar{x}) & \bar{x}_1 \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(\bar{x}) & \cdots & \bar{x}_1 \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(\bar{x}) \\ \bar{x}_2 \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(\bar{x}) & \bar{x}_2 \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(\bar{x}) & \cdots & \bar{x}_2 \frac{\partial f_2}{\partial x_n}(\bar{x}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \bar{x}_n \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(\bar{x}) & \bar{x}_n \frac{\partial f_n}{\partial x_2}(\bar{x}) & \cdots & \bar{x}_n \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(\bar{x}) \end{bmatrix}.$$

Modelamiento de redes ecológicas (3)

Equivalentemente,

$$DG(\bar{x}) = \text{Diag}\{\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n\} \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\bar{x}) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(\bar{x}) & \dots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n}(\bar{x}) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(\bar{x}) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(\bar{x}) & \dots & \frac{\partial f_2}{\partial x_n}(\bar{x}) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1}(\bar{x}) & \frac{\partial f_n}{\partial x_2}(\bar{x}) & \dots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n}(\bar{x}) \end{bmatrix}.$$

Modelamiento de redes ecológicas (4)

La matriz Jacobiana evaluada en $\bar{x}$ es

$$DG(\bar{x}) := A = \underbrace{\text{Diag}\{\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n\}}_{:=B} C, \quad C_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(\bar{x}).$$

- ▶ Linealizamos alrededor del equilibrio hiperbólico $\bar{x}$.
- ▶ Por el teorema de Hartman–Grobman, el sistema no lineal es localmente topológicamente conjugado a

$$\dot{u} = DG(\bar{x})u.$$

- ▶ En coordenadas,

$$\dot{u}_i = \bar{x}_i C_{i1} u_1 + \dots + \bar{x}_i C_{ij} u_j + \dots + \bar{x}_i C_{in} u_n, \quad u_i = x_i - \bar{x}_i.$$

Modelamiento de redes ecológicas (5)

$$DG(\bar{x}) := A = \text{Diag}\{\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n\} C, \quad C_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(\bar{x}).$$

- ▶ Linealizamos alrededor del equilibrio hiperbólico $\bar{x}$.
- ▶ Por el teorema de Hartman–Grobman, las soluciones son localmente topológicamente conjugadas a

$$\dot{u} = DG(\bar{x})u.$$

- ▶ C_{ij} describe el efecto directo de la especie j sobre la especie i .

Modelamiento de redes ecológicas (6)

- ▶ La matriz Jacobiana correspondiente evaluada en el equilibrio hiperbólico es

$$DG(\bar{x}) := A = \text{Diag}\{\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n\} C.$$

- ▶ La matriz A usualmente se denomina *matriz comunidad*.
- ▶ C_{ij} describe el efecto directo de la especie j sobre la especie i .
- ▶ ¿Cómo determinar los efectos totales?

Idea

Utilizar perturbaciones permanentes (*press perturbations*).

Redes ecológicas con perturbaciones permanentes (1)

Imaginemos el sistema anterior en el equilibrio $\bar{x} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)$. La tasa de crecimiento per cápita de la i -ésima especie es perturbada por una pequeña cantidad p_i :

$$\dot{x}_i = x_i \{ f_i(x_1, \dots, x_n) + p_i \}.$$

- ▶ Si p_i es suficientemente pequeño, existirá un nuevo equilibrio cercano a $\bar{x}$.
- ▶ Esto se deduce a partir del Teorema de la Función Implícita.
- ▶ Esta perturbación sobre la especie i será útil para medir efectos totales.

Redes ecológicas con perturbaciones permanentes (2)

La tasa de crecimiento per cápita de todas las especies es perturbada por un pequeño vector $p = (p_1, \dots, p_n)$:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= x_1 \{f_1(x_1, \dots, x_n) + p_1\}, \\ \dot{x}_2 &= x_2 \{f_2(x_1, \dots, x_n) + p_2\}, \\ &\vdots \\ \dot{x}_n &= x_n \{f_n(x_1, \dots, x_n) + p_n\}. \end{cases}$$

- ▶ Forma abreviada: $\dot{x} = F(x, p)$.
- ▶ $F(x, 0) = G(x)$.
- ▶ $\frac{\partial F_i}{\partial p_j}(x, p) = x_i \delta_{ij}$.
- ▶ Por lo tanto, $D_p F(x, p) = \text{Diag}\{x_1, \dots, x_n\}$.

Redes ecológicas con perturbaciones permanentes (3)

Por hipótesis,

$$F(\bar{x}, 0) = G(\bar{x}) = 0.$$

El Teorema de la Función Implícita implica que existe $\delta > 0$ y una función

$$p \mapsto x^*(p) \in \mathbb{R}^n$$

tal que

$$x^*(0) = \bar{x}, \quad F(x^*(p), p) = 0, \quad p \in B_\delta(0).$$

Interpretación

Pequeñas perturbaciones permanentes desplazan suavemente el equilibrio.

Redes ecológicas con perturbaciones permanentes (4)

El Teorema de la Función Implícita entrega

$$x^*(0) = \bar{x}, \quad F(x^*(p), p) = 0.$$

Derivando respecto de p :

$$D_x F(x^*(p), p) \frac{\partial x^*}{\partial p}(p) = -D_p F(x^*(p), p).$$

Redes ecológicas con perturbaciones permanentes (4)

El Teorema de la Función Implícita entrega

$$x^*(0) = \bar{x}, \quad F(x^*(p), p) = 0.$$

Derivando respecto de p :

$$D_x F(x^*(p), p) \frac{\partial x^*}{\partial p}(p) = -D_p F(x^*(p), p).$$

Por lo tanto,

$$\frac{\partial x^*}{\partial p}(p) = -[D_x F(x^*(p), p)]^{-1} D_p F(x^*(p), p).$$

Matriz de sensibilidad

La matriz de sensibilidad se define como

$$S := \left. \frac{\partial x^*}{\partial p}(p) \right|_{p=0} = -[D_x F(\bar{x}, 0)]^{-1} D_p F(\bar{x}, 0).$$

Además,

$$\underbrace{D_x F(\bar{x}, 0)}_{:=A} = \underbrace{\text{Diag}\{\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n\}}_{:=B} C, \quad D_p F(\bar{x}, 0) = B.$$

Por consiguiente,

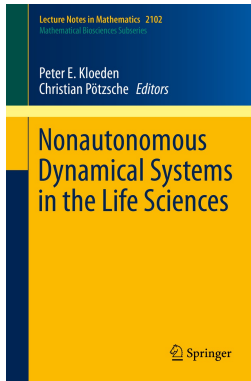
$$S = -A^{-1}B = -C^{-1}.$$

- ▶ $A = BC$ describe efectos directos.
- ▶ S_{ij} describe el efecto de la especie j sobre la especie i bajo perturbaciones permanentes.

Agenda

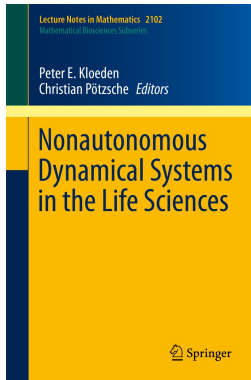
- 1 Breve revisión del estado del arte: caso autónomo.
- 2 Nuevos resultados para el marco no autónomo.
- 3 Un ejemplo icónico: sistema generalizado de Lotka–Volterra.

Nuevos resultados para redes variantes en el tiempo



Algunas malas noticias. Los resultados anteriores no pueden generalizarse fácilmente a redes que varían en el tiempo. No existe una definición unívoca de hiperbólicidad. La estabilidad no puede estudiarse únicamente mediante autovalores.

Nuevos resultados para redes variantes en el tiempo



Algunas buenas noticias. Existe una manera clásica de estudiar la sensibilidad de cualquier solución respecto de parámetros. En lugar de equilibrios, estudiaremos soluciones acotadas. La dicotomía exponencial emula la hiperbólicidad.

El caso variante en el tiempo (1)

Generalizamos los métodos anteriores a sistemas de EDO variantes en el tiempo:

$$\dot{x} = F(t, x).$$

Específicamente,

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

- ▶ Equilibrio $\bar{x} \implies$ equilibrio no autónomo $t \mapsto \bar{x}(t)$.
- ▶ Condición de hiperbolicidad $\implies$ dicotomía exponencial.
- ▶ Un equilibrio no autónomo es una solución acotada definida para todo $t \in \mathbb{R}$.
- ▶ La dicotomía exponencial es una propiedad de

$$\dot{u} = D_x F(t, \bar{x}(t))u.$$

El caso variante en el tiempo (2)

Dado el sistema variante en el tiempo

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

supondremos:

(A1)

El sistema posee un equilibrio no autónomo

$$t \mapsto \bar{x}(t) \in \Omega,$$

donde $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ es un subconjunto abierto del cono positivo.

El caso variante en el tiempo (3)

Ahora introducimos perturbaciones permanentes:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= x_1 \{f_1(t, x_1, \dots, x_n) + p_1\}, \\ \dot{x}_2 &= x_2 \{f_2(t, x_1, \dots, x_n) + p_2\}, \\ &\vdots \\ \dot{x}_n &= x_n \{f_n(t, x_1, \dots, x_n) + p_n\}. \end{cases}$$

► Forma abreviada:

$$\dot{x} = F(t, x, p),$$

donde $x = (x_1, \dots, x_n)$ y $p = (p_1, \dots, p_n)$.

► Imponemos ciertas hipótesis técnicas sobre este sistema.

El caso variante en el tiempo (4)

El sistema perturbado mediante perturbaciones permanentes es

$$\dot{x} = F(t, x, p).$$

(A2)

La aplicación F es continua en (t, x, p) y posee derivadas parciales continuas de primer orden respecto de x y p .

- ▶ Esta regularidad permite diferenciabilidad respecto de los parámetros de perturbación.
- ▶ Es el análogo no autónomo de la suavidad requerida en el caso clásico.

El caso variante en el tiempo (5)

Resumiendo, para

$$\dot{x} = F(t, x, 0),$$

tenemos:

(A1)

El sistema posee un equilibrio no autónomo $t \mapsto \bar{x}(t) \in \Omega$.

Para el sistema perturbado

$$\dot{x} = F(t, x, p),$$

tenemos:

(A2)

F es continua y diferenciable respecto de x y p .

Pregunta

¿Podemos garantizar la existencia de un equilibrio no autónomo $t \mapsto x^*(t, p)$ para pequeños valores de p ?

Linealización alrededor del equilibrio no autónomo

Sea $t \mapsto \bar{x}(t)$ un equilibrio no autónomo de

$$\dot{x} = F(t, x, 0).$$

La linealización alrededor de $\bar{x}(t)$ es

$$\dot{u} = A(t)u, \quad A(t) := D_x F(t, \bar{x}(t), 0).$$

- ▶ Este sistema lineal juega un rol clave en los resultados siguientes.
- ▶ Su matriz fundamental se denota por $U(t)$.
- ▶ Su matriz de transición se denota por

$$U(t, s) = U(t)U^{-1}(s).$$

Existencia de equilibrio no autónomo para $\dot{x} = F(t, x, p)$

Lema: C. Pötzsche (2011)

Si el sistema lineal

$$\dot{u} = A(t)u, \quad A(t) = D_x F(t, \bar{x}(t), 0),$$

posee una dicotomía exponencial en $\mathbb{R}$, entonces:

- ▶ para todo $p \in B_\delta(0)$, el sistema $\dot{x} = F(t, x, p)$ posee un único equilibrio no autónomo $t \mapsto x^*(t, p) \in \Omega$;
- ▶ $x^*(t, 0) = \bar{x}(t)$;
- ▶ la aplicación $p \mapsto x^*(t, p)$ es continuamente diferenciable.

Dicotomía exponencial

Esta propiedad significa que existen un proyector P y constantes positivas (K, α) tales que

$$P(t)U(t, s) = U(t, s)P(s), \quad t, s \in \mathbb{R},$$

y

$$\begin{cases} \|U(t, s)P(s)\| \leq Ke^{-\alpha(t-s)}, & t \geq s, \\ \|U(t, s)(I - P(s))\| \leq Ke^{-\alpha(s-t)}, & t < s. \end{cases}$$

Interpretación

La dicotomía exponencial generaliza la hiperbólicidad a sistemas lineales variantes en el tiempo.

Dicotomía exponencial como hiperbólicidad

Toda solución $t \mapsto u(t)$ del sistema lineal puede descomponerse como

$$u(t) = U(t, t_0)u(t_0) = \underbrace{U(t, t_0)P(t_0)u(t_0)}_{\text{contracción}} + \underbrace{U(t, t_0)(I - P(t_0))u(t_0)}_{\text{expansión}}.$$

- ▶ Una componente se contrae exponencialmente.
- ▶ La componente complementaria se expande hacia atrás o hacia adelante según la dicotomía.
- ▶ Esto reproduce el rol de la hiperbólicidad en el caso autónomo.

Estabilidad exponencial uniforme

Un caso particular e importante de dicotomía exponencial es la estabilidad exponencial uniforme.

Definición

Existen constantes $K > 0$ y $\alpha > 0$ tales que

$$\|U(t, s)\| \leq Ke^{-\alpha(t-s)}, \quad t \geq s, \quad t, s \in \mathbb{R}.$$

- ▶ Esto corresponde al caso $P(t) = I$.
- ▶ Todas las soluciones del sistema linealizado decaen exponencialmente.

Lemma

Si una red ecológica variante en el tiempo descrita por

$$\dot{x} = F(t, x, p), \quad A(t) = D_x F(t, \bar{x}(t), 0),$$

satisface (A1)–(A2) y el sistema lineal $\dot{u} = A(t)u$ posee una dicotomía exponencial en $\mathbb{R}$, entonces la red posee una función de sensibilidad

$$S(t) = \left. \frac{\partial x^*}{\partial p}(t, p) \right|_{p=0}$$

la cual es solución de la ecuación diferencial matricial

$$\boxed{S'(t) = A(t)S(t) + B(t)}, \quad B(t) = D_p F(t, \bar{x}(t), 0).$$

Bosquejo de la demostración: ecuación de sensibilidad (1)

Por el lema de Pötzsche, para $p \in B_\delta(0)$ existe un único equilibrio no autónomo:

$$x^*(t, p) = x^*(t_0, p) + \int_{t_0}^t F(s, x^*(s, p), p) ds.$$

Derivando respecto de p se obtiene

$$\frac{\partial x^*}{\partial p}(t, p) = \frac{\partial x^*}{\partial p}(t_0, p) + \int_{t_0}^t \left[D_x F(s, x^*(s, p), p) \frac{\partial x^*}{\partial p}(s, p) + D_p F(s, x^*(s, p), p) \right] ds.$$

Bosquejo de la demostración: ecuación de sensibilidad (2)

Evalutando en $p = 0$:

$$S(t) = S(t_0) + \int_{t_0}^t [D_x F(s, \bar{x}(s), 0)S(s) + D_p F(s, \bar{x}(s), 0)] ds.$$

Por lo tanto,

$$S(t) = S(t_0) + \int_{t_0}^t [A(s)S(s) + B(s)] ds.$$

Derivando respecto de t :

$$\boxed{S'(t) = A(t)S(t) + B(t)}.$$

Theorem

Si una red ecológica variante en el tiempo satisface (A1)–(A2) y el sistema lineal

$$\dot{u} = A(t)u, \quad A(t) = D_x F(t, \bar{x}(t), 0),$$

es uniformemente exponencialmente estable, entonces:

- 1 *Existe una única función de sensibilidad $S_\infty(t)$ acotada en $(-\infty, +\infty)$, definida por*

$$S_\infty(t) = \int_{-\infty}^t U(t, \tau) B(\tau) d\tau.$$

- 2 *Toda matriz de sensibilidad $S(t)$ tal que $S(0) \neq S_\infty(0)$ satisface*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|S(t) - S_\infty(t)\| = 0.$$

Idea de la demostración del teorema

La estabilidad exponencial uniforme es un caso particular de dicotomía exponencial con $P = I$.

$$S'(t) = \underbrace{A(t)S(t)}_{\text{dicotomía exponencial}} + \underbrace{B(t)}_{\text{función acotada}}.$$

Los resultados de admisibilidad permiten demostrar la existencia de una única solución acotada:

$$S_{\infty}(t) = \int_{-\infty}^t U(t,s)P(s)B(s) ds - \int_t^{+\infty} U(t,s)(I - P(s))B(s) ds.$$

Cuando $P = I$:

$$S_{\infty}(t) = \int_{-\infty}^t U(t,s)B(s) ds.$$

Si $V(t) = S_{\infty}(t) - S(t)$, entonces $V'(t) = A(t)V(t)$ y $V(t) \rightarrow 0$.

Corollary

Si una red ecológica ω -periódica satisface (A1)–(A2) y

$$\dot{u} = A(t)u, \quad A(t) = D_x F(t, \bar{x}(t), 0),$$

es uniformemente exponencialmente estable, entonces:

- ❶ *Existe una única función de sensibilidad $S_\infty(t)$ acotada en $(-\infty, +\infty)$, definida por*

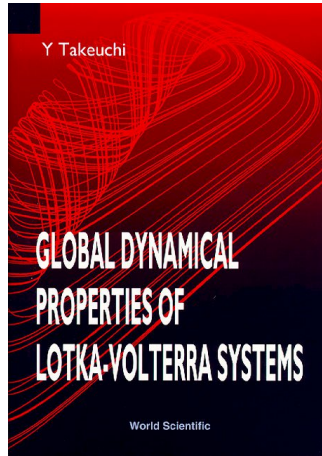
$$S_\infty(t) = \int_{-\infty}^t U(t, \tau) B(\tau) d\tau, \quad S_\infty(t + \omega) = S_\infty(t).$$

- ❷ *Toda otra matriz de sensibilidad converge a $S_\infty(t)$ cuando $t \rightarrow +\infty$.*

Agenda

- 1 Breve revisión del estado del arte: caso autónomo.
- 2 Nuevos resultados para el marco no autónomo.
- 3 Un ejemplo icónico: sistema generalizado de Lotka–Volterra.

Un ejemplo icónico



Aplicaremos nuestros resultados a un sistema generalizado de Lotka–Volterra.

Sistema periódico de Lotka–Volterra (1)

Consideremos el sistema no autónomo de Lotka–Volterra

$$\dot{x}_i = x_i \left\{ b_i(t) - \sum_{j=1}^n a_{ij}(t)x_j \right\}, \quad n \geq 1, \quad i = 1, \dots, n,$$

donde $b_i : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ y $a_{ij} : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ son funciones estrictamente positivas, continuas y ω –periódicas.

$$\dot{x} = x\{b(t) - C(t)x\}, \quad C(t) = \{a_{ij}(t)\}_{i,j}.$$

Introducimos

$$b_i^\ell = \min_{t \in [0, \omega]} b_i(t), \quad b_i^u = \max_{t \in [0, \omega]} b_i(t), \quad a_{ij}^\ell = \min_{t \in [0, \omega]} a_{ij}(t), \quad a_{ij}^u = \max_{t \in [0, \omega]} a_{ij}(t).$$

Sistema periódico de Lotka–Volterra (2)

Supongamos que

$$b_i^\ell > \sum_{j=1, j \neq i}^n a_{ij}^u \left(\frac{b_j^u}{a_{jj}^\ell} \right), \quad i = 1, \dots, n.$$

Teorema: Gopalsamy (1985)

Si la desigualdad anterior se verifica y existe $\alpha > 0$ tal que

$$\min_{t \in [0, \omega]} a_{jj}(t) > \left\{ \sum_{j=1, j \neq i}^n \max_{t \in [0, \omega]} a_{ij}(t) \right\} + \alpha,$$

entonces el sistema posee una solución ω -periódica y globalmente asintóticamente estable $t \mapsto \bar{x}(t) \in \Omega$.

El teorema de Gopalsamy implica que la condición (A1) se satisface.

Sistema periódico de Lotka–Volterra con perturbaciones permanentes

Dada la única solución ω –periódica $t \mapsto \bar{x}(t)$,

$$D_x F(t, \bar{x}(t)) = \text{Diag}\{\bar{x}_1(t), \dots, \bar{x}_n(t)\} C(t) + \text{Diag} \left\{ b_i(t) - \sum_{j=1}^n a_{ij}(t) \bar{x}_j(t) \right\}_i.$$

Puede demostrarse que

$$\dot{u} = D_x F(t, \bar{x}(t)) u$$

es uniformemente exponencialmente estable.

Conclusión

Toda matriz de sensibilidad es atraída hacia la matriz de sensibilidad acotada

$$S_\infty(t) = \int_{-\infty}^t U(t, s) \text{Diag}\{\bar{x}_1(s), \dots, \bar{x}_n(s)\} ds, \quad S_\infty(t + \omega) = S_\infty(t).$$

Ejemplo numérico (1)

Consideremos el sistema de Lotka–Volterra con perturbaciones permanentes:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= x_1(4 + \sin(2\pi t) - 0,9x_1 - 0,2x_2 - 0,2x_3 + p_1), \\ \dot{x}_2 &= x_2(2,5 + 0,5 \sin(2\pi t) - 0,2x_1 - 0,8x_2 - 0,2x_3 + p_2), \\ \dot{x}_3 &= x_3(2,5 + 0,5 \cos(2\pi t) - 0,2x_1 - 0,2x_2 - 0,7x_3 + p_3). \end{cases}$$

El sistema satisface las condiciones de Gopalsamy:

$$3 = b_1^\ell > 1,607, \quad 2 = b_2^\ell > 1,968, \quad 2 = b_3^\ell > 1,861.$$

Además,

$$c_{11} = 0,9 > 0,2 + 0,2, \quad c_{22} = 0,8 > 0,2 + 0,2, \quad c_{33} = 0,7 > 0,2 + 0,2.$$

Ejemplo numérico (1)

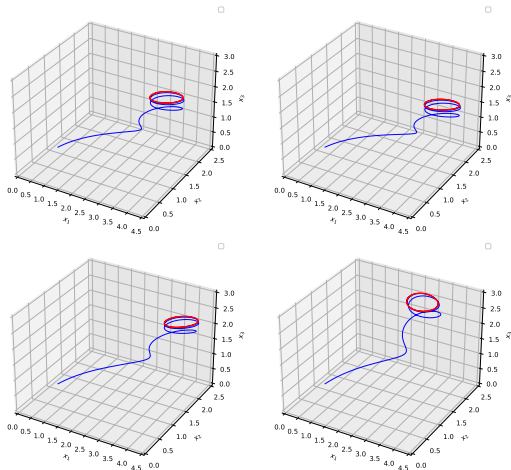


Figura: Solución periódica (rojo) y solución convergente (azul).

Ejemplo numérico (2)

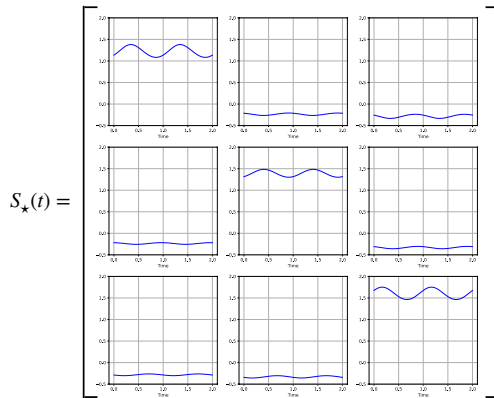
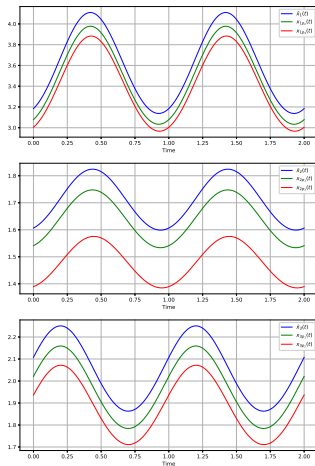


Figura: Matriz de sensibilidad variante en el tiempo. Cada gráfico en la posición (i,j) representa el cambio en la trayectoria periódica de la especie i después de ejercer una perturbación sobre la especie j .

Ejemplo numérico (3)



- ▶ F. Córdova–Lepe, L. Garay–Narváez, R. Ramos–Jiliberto, G. Robledo. *Sensitivity matrix of an ecological network with periodic dynamics*. BIOMAT 2011, pp. 73–83 (2012).
- ▶ R. Ramos–Jiliberto, G. Robledo, D. Sepúlveda. *Sensitivity analysis for time varying ecological networks*, SIAM Journal on Applied Dynamical Systems 24 (2025), 2287–2317.

- ▶ W.A. Coppel, *Dichotomies in Stability Theory*, Lecture Notes in Mathematics 629, Springer, 1978.
- ▶ P.E. Kloeden, M. Rasmussen, *Nonautonomous Dynamical Systems*, AMS, 2011.
- ▶ P. Kloeden, C. Pötzsche, *Nonautonomous Dynamical Systems in the Life Sciences*, Springer, 2013.
- ▶ S. Ahmad and A.C. Lazer, *Average conditions for global asymptotic stability in a nonautonomous Lotka–Volterra system*, Nonlinear Analysis 40 (2000), 37–49.
- ▶ A.C. Lazer, *Characteristic exponents and diagonally dominant linear differential equations*, J. Math. Anal. Appl. 35 (1971), 215–229.

Agradecimientos Institucionales

- ▶ Universidad Tecnológica Metropolitana
- ▶ Facultad de Ciencias Naturales, Matemática y del Medio Ambiente
- ▶ Magíster en Biomatemática
- ▶ Grupo de Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos



Muchas Gracias!

Gracias por la cordial invitación!



Preguntas y comentarios son bienvenidos

Sensitivity Analysis for Time-Varying Ecological Networks

Rodrigo Ramos-Jiliberto Gonzalo Robledo Daniel Sepúlveda

Universidad Mayor – Universidad de Chile – UTEM

20 de mayo de 2026