



Periodicidad en modelos de depredación del tipo Gause considerando colaboración entre los depredadores

Alejandro Rojas Palma*

Departamento de Matemática, Física y Estadística,
Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile.

Resumen

Introducción

Usualmente, el análisis de los modelos depredador-presa considera diferentes fenómenos ecológicos que afectan a una o ambas poblaciones. Estos fenómenos pueden tener fuertes consecuencias en la relación entre las especies y en la modificación de las propiedades dinámicas de los sistemas que lo describen.

Tal es el caso de la colaboración o la competencia entre depredadores (CAP) [10].

La *colaboración o cooperación* (hunting cooperation) entre los depredadores para capturar sus presas es un comportamiento social [11] que está recibiendo una creciente atención de los modeladores [1, 12].

Existen variadas formulaciones matemáticas para describir la colaboración entre los depredadores [5]. En este trabajo consideraremos un modelo simple propuesto por P. L. Antonelli y N. D. Kazarinoff en [3] que modela la depredación de corales por un tipo de estrella de mar, las cuales actúan en grupo para consumir sus presas [2, 4].

En este trabajo incorporaremos esta interacción entre los depredadores en un modelo del tipo Gause [7], nombre dado en honor del biólogo ruso Georgii F Gause [8]. Este tipo de modelos son la forma más popular para modelar a depredadores especialistas (modelos recurso-consumidor); el más conocido es el modelo Lotka-Volterra. La característica principal de estos modelos es que son sistemas compartimentados, basados en un principio de transferencia de masa o energía [6].

Para modelar la cooperación usaremos una función potencia dada por $h(y) = ey^\sigma$, la cual es adicionada a la segunda ecuación del modelo de Volterra [16].

Sin embargo, otras funciones pueden ser consideradas para describir la colaboración entre los depredadores, dando origen a nuevos modelos que abordaremos en un futuro próximo.

Proposición del modelo

El modelo analizado es derivado del modelo de Volterra [16], el cual a su vez es derivado del muy conocido modelo de Lotka-Volterra [5, 13], agregando un nuevo término en la ecuación

*e-mail: amrojas@ucm.cl

de crecimiento de los depredadores. Es descrito por el siguiente sistema de EDO autónomas del tipo Kolmogorov [7, 9]:

$$X_\nu(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= (r(1 - \frac{x}{K}) - qy)x \\ \frac{dy}{dt} &= (px - c + ey^\sigma)y, \end{cases} \quad (1)$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ indican los tamaños de la población de presas y depredadores, respectivamente para $t \geq 0$, medido como número de individuos, biomasa o densidad por unidad de área o volumen.

Los parámetros son todos positivos, es decir, $\nu = (r, K, q, p, c, e, \sigma) \in \mathbb{R}_+^6 \times]0, 1[$, teniendo diferentes significados ecológicos.

El sistema (1) está definido en todo el primer cuadrante, es decir:

$$\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 / x \geq 0, y \geq 0\} = \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+.$$

Los puntos de equilibrio del sistema son $(0, 0)$, $(K, 0)$, $(0, (\frac{c}{e})^{\frac{1}{\sigma}})$ y (x_e, y_e) que satisface la ecuación de las nulclinas $y = \frac{r}{q}(1 - \frac{x}{K})$ e $y = (\frac{1}{e}(px - c))^{\frac{1}{\sigma}}$.

Observaciones

Claramente, el valor del parámetro σ influye en la dinámica del modelo que considera cooperación entre depredadores.

i) Si $\sigma = 0$, el sistema anterior se reduce al clásico modelo de Gause con crecimiento logístico de la presa y respuesta funcional lineal (que NO es de Holling tipo 1), sobre el cual se conoce toda su dinámica.

ii) Si $\sigma = 1$, el sistema fue estudiado en [11] el cual tiene algunas de las dinámicas que se muestran en esta presentación.

iii) cuando $\sigma > 1$, la dinámica del sistema es similar al modelo estudiado en [11].

iv) Cuando $0 < \sigma < 1$, el sistema no está estudiado completamente y la descripción de su dinámica será el objetivo principal del presente trabajo.

Para simplificar los cálculos, seguimos la metodología utilizada en [10, 11], haciendo un cambio de variables y reescalando el tiempo, lo cual es descrito en la siguiente:

Proposición. Sistema topológicamente equivalente

El campo vectorial $X_\nu(x, y)$ o sistema (1) topológicamente equivalente a

$$Y_\mu(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} &= ((1 - u - v)u \\ \frac{dv}{d\tau} &= B(u - C + Nv^\sigma)v \end{cases} \quad (2)$$

con $\mu = (B, C, N, \sigma) \in \mathbb{R}_+^3 \times]0, 1[$ donde $B = \frac{pK}{r}$, $C = \frac{c}{pK}$ y $N = \frac{e}{pK} \left(\frac{r}{q}\right)^\sigma$.

Demostración

Considerando el difeomorfismo $\phi(u, v, \tau) = (Ku, \frac{r}{q}v, r\tau)$, que preserva la orientación del tiempo.

El sistema (2) está también definido en todo el primer cuadrante, es decir:

$$\bar{\Omega} = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / u \geq 0, v \geq 0\} = \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+.$$

Los puntos de equilibrio del sistema (2), son $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, (\frac{C}{N})^{\frac{1}{\sigma}})$ y (u_e, v_e) que está en la intersección de las nulclinas $v = 1 - u$ y $v = (\frac{C-u}{N})^{\frac{1}{\sigma}}$

Notamos que cuando $0 < \sigma < 1$, la isoclina de los depredadores está definida, si y sólo si, $u < C$.

Resultados principales.

Asumiendo que $0 < \sigma < 1$, para el sistema (2) se tienen las siguientes propiedades:

Proposición. Existencia de una región positivamente invariante.

El conjunto $\bar{\Gamma} = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 : 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\} \subset \bar{\Omega}$ es una región positivamente invariante.

Demostración

El sistema (2) es de tipo Kolmogorov. La componente horizontal del campo vectorial tiene dirección negativa para $u \in [0, 1]$. Toda solución ingresa a $\bar{\Gamma}$ y no puede salir de allí.

Observaciones

Asumiendo que $u = 0$, se observa que la segunda ecuación del sistema (2) queda

$$\frac{dv}{dt} = B(-C + Nv^\sigma)v.$$

Claramente, $\frac{dv}{dt} > 0$, si y sólo si, $-C + Nv^\sigma > 0$.

Esta propiedad implica que existen soluciones que no son acotadas. Ecológicamente significa que en ausencia de presas el crecimiento de la población de depredadores no tiene límite. Este comportamiento puede interpretarse asumiendo que el depredador es generalista; en ausencia de su presa favorita, el depredador busca un alimento alternativo. La extinción de las presas puede ser de interés, si esta población constituye una plaga.

Proposición. Naturaleza de los puntos de equilibrio sobre los ejes.

1. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es una silla hiperbólica para todo valor de parámetros.
2. El punto $(1, 0)$ es.
 - i) una silla hiperbólica, si y sólo si, $C < 1$,
 - ii) nodo atractor, si y sólo si, $C > 1$,
 - iii) atractor no-hiperbólico, si y sólo si, $C = 1$.
3. El punto $\left(0, \left(\frac{C}{N}\right)^{\frac{1}{\sigma}}\right)$ es.
 - i) un repulsor, si y sólo si, $C < N$,
 - ii) una silla hiperbólica, si y sólo si, $C > N$,
 - iii) una silla no-hiperbólica, si y sólo si, $C = N$.

Demostración

Por linealización (Teorema de Hartman-Grobman en los equilibrios hiperbólicos) o estudio de bifurcaciones en el caso no hiperbólico.

Proposición. Existencia de un punto de equilibrio positivo.

El punto de equilibrio positivo (u_e, v_e)

- i) está fuera del primer cuadrante, si $u_e > 1$ o bien, si $u_e > C$.
- ii) Está en el interior del primer cuadrante, si y sólo si, $u_e \leq C < 1$.

Demostración

Considerando que ambas isoclinas definen funciones estrictamente decrecientes en el dominio $\bar{\Omega}$. Luego, sólo se pueden intersectar una vez, cuando $u_e \leq C < 1$.

Proposición. Naturaleza del punto de equilibrio positivo.

El punto de equilibrio positivo (u_e, v_e) es

- i) un atractor hiperbólico, si y sólo si, $B < \frac{u_e}{\sigma(C-u_e)}$,
- ii) un repulsor hiperbólico, si y sólo si, $B > \frac{u_e}{\sigma(C-u_e)}$,
- iii) un foco débil, si y sólo si, $B = \frac{u_e}{\sigma(C-u_e)}$.

Demostración

Usando la matriz Jacobiana del sistema (linealización) en el caso hiperbólico. En iii) la condición de parámetros implica que la primera cantidad de Lyapunov se anula, por lo cual el equilibrio positivo es un foco débil de orden al menos 1.

Con el análisis realizado en este trabajo ampliamos los resultados obtenidos para el sistema analizado parcialmente en [4], cuando $0 < \sigma < 1$. Entre otros resultados, es posible probar, la existencia de subconjuntos en el espacio de parámetros para los cuales:

- i) la población de depredadores tiende a un tamaño infinito, mientras que la población de presas se extingue,

- ii) hay un único punto de equilibrio positivo en el plano de fase,
- iii) una bifurcación de Hopf es generada en el punto de equilibrio positivo dando origen a un ciclo límite estable.
- iv) queda en evidencia que las soluciones del sistema son altamente sensibles a las condiciones iniciales, pues dos trayectorias muy cercanas pueden tener ω -límites muy alejados.
- v) coexisten dos atractores por lo cual se genera el fenómeno de bi-estabilidad.

Tareas pendientes

- Determinar la debilidad del foco débil o probar la existencia de un único ciclo límite en el sistema.
- Determinar un subconjunto en el espacio de parámetros para los cuales existe una curva separatriz.
- Realizar un diagrama de bifurcaciones uniparamétrico para estudiar la sensibilidad del parámetro de cooperación σ .
- Establecer las bifurcaciones globales del sistema.

Perspectivas futuras

En base al modelo estudiado podemos derivar nuevos modelos de depredación, en los cuales se asuman los siguientes fenómenos ecológicos:

- La población de presas es afectada por un efecto Allee.
- Una fracción de la población de presas hace uso de refugio.
- La acción del depredador es descrita por una respuesta funcional no-lineal [14, 15].
- La colaboración entre los depredadores es saturada.

Trabajo realizado en conjunto con:

Eduardo González Olivares^{1,2}

¹ Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile;

² Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad, Santiago, Chile



Referencias

- [1] M. Teixeira Alves and F. M. Hilker, Hunting cooperation and Allee effects in predators, *Journal of Theoretical Biology* 419 (2017) 13-22.
- [2] P. L. Antonelli and N. D. Kazarinoff, Starfish predation of a growing coral reef community, *Journal of Theoretical Biology* 107 (1984) 667-684.
- [3] P. L. Antonelli and N. D. Kazarinoff, Modelling density-dependent aggregation and reproduction in certain terrestrial and marine ecosystems: a comparative study. *Ecological Modelling* 41 (1988) 219-227.
- [4] P. L. Antonelli and X. Lin, Bifurcation analysis on a coral-starfish model. *Mathematical and Computer Modelling* 13 (1990) 35-44.
- [5] A. D. Bazykin, *Nonlinear dynamics of interacting populations*, World Scientific, 1998.

¹e-mail: ejgonzal@ucv.cl

- [6] A. A. Berryman, A. P. Gutierrez, and R. Arditi. Credible, parsimonious and useful predator-prey Models - A reply to Abrams, Gleeson, and Sarnelle, *Ecology* 76 (1995) 1980-1985.
- [7] H. I. Freedman, *Deterministic mathematical models in Population Ecology*, Marcel Dekker, 1980.
- [8] G. F. Gause, *The struggle for existence*, Dover 1934.
- [9] B-S. Goh, *Management and analysis of biological populations*, Elsevier Scientific Publishing Company 1980.
- [10] E. González-Olivares, J. Cabrera-Villegas, F. Córdova-Lepe and A. Rojas-Palma, Competition among predators and Allee effect on prey: their influence on a Gause-type predation model, *Mathematical Problems in Engineering*, vol. 2019, Article ID 3967408, 19 pages, 2019.
- [11] E. González-Olivares, S. Valenzuela-Figueroa and A. Rojas-Palma, A simple Gause type predator-prey model considering social predation, *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, en prensa 2019.
- [12] S. R.-J. Jang, W. Zhang and V. Larriva, Cooperative hunting in a predator-prey system with Allee effects in the prey, *Natural Resource Modelling* 31 (2018) 1-20 pp.
- [13] R. M. May, *Stability and complexity in model ecosystems* (2nd edition), Princeton University Press, 2001.
- [14] A. Rojas-Palma and E. González-Olivares, Gause type predator-prey models with a generalized rational non-monotonic functional response, In J. Vigo-Aguiar (Ed.) *Proceedings of the 14th International Conference on Computational and Mathematical Methods in Science and Engineering, CMMSE 2014*, Volume 4 (2014) 1092-1103. ISBN: 978-84-616-9216-3.
- [15] Taylor R.J. *Predation*, Chapman and Hall, 1984.
- [16] P. Turchin, *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*, *Mongraphs in Population Biology* 35 Princeton University Press, 2003.