



## Modelos de depredación del tipo Leslie-Gower: Incidencia del efecto Allee en las presas y la competición entre los depredadores

Eduardo González Olivares<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile;

<sup>2</sup>Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad, Santiago, Chile

### Resumen

#### Competición entre los depredadores

Es bien sabido que la *interferencia* o *competición* entre individuos de una misma especie (población) es un elemento importante para expresar la rapidez de crecimiento de la población. Usualmente esta interacción ha sido modelada con la *ecuación logística*, en la cual se ha adicionado un término negativo cuadrático a la ecuación de crecimiento malthusiano (llamado *efecto inhibitorio* o *auto-interferencia*). Esto significa que los encuentros entre individuos de la misma especie inhibe el crecimiento de ella.

En modelos describiendo las interacciones entre dos especies con sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO), la interferencia entre individuos de la segunda población ha sido modelada por distintas formas matemáticas, y ha sido considerada com un elemento importante en la interacción de depredación.

En la literatura ecológica, la *cooperación* o *colaboración* entre los depredadores [16, 17] ha recibido poca atención, mientras que la interferencia o competencia entre los depredadores (CAP competition among predators) ha sido estudiada con mayor interés, siendo incluida ya sea en la ecuación de crecimiento de ambas especies [3, 8] o en una sólo de las ecuaciones [2, 24].

#### Descripción matemática para la CAP

I) La expresión más antigua para la CAP se formuló de manera independiente en 1975 por J. A. Beddington [3] y D. DeAngelis y colaboradores [8], proponiendo una respuesta funcional dependiendo de ambas poblaciones interactuantes [24].

A partir de la respuesta funcional hiperbólica de Holling tipo II agregan un nuevo término en el denominador. Esta respuesta funcional es dada por

$$h(x, y) = \frac{qx}{a+bx+cy}, \text{ con } q, a, b, c > 0,$$

donde  $x$  e  $y$  representan los tamaño de la población de presas y de la población de depredadores, respectivamente. El término  $cy$  en el denominador expresa la interferencia mutua entre los depredadores [3, 8].

\*e-mail: ejgonzal@ucv.cl

Aunque esta función combina la respuesta funcional hiperbólica [1, 22, 23] con la auto-interferencia entre los depredadores, en [12] se hace una deducción que implica el uso de refugio por parte de una fracción de la población de presas en lugar de la CAP.

II) Una segunda forma de expresar la competencia entre los depredadores fue formulada por Herbert I. Freedman en 1979 [10], modificando el supuesto de los modelos habituales, en los cuales se asume que la tasa total de presas muere por depredación, es la respuesta funcional dependiente sólo de las presas, por el número de depredadores, esto es,  $h(x) y$  [10]. El propuso la función

$$h(x, y) = h(x) y^n,$$

donde  $n$  es la constante de interferencia mutua, de modo que  $0 < n < 1$ , y  $h(x)$  es la respuesta funcional del depredador dependiente sólo de la presa.

De acuerdo a Colin W. Clark [6], la función  $B(y) = ey^n$  en modelos bioeconómicos, expresa la congestión entre las embarcaciones de pesca (los hombres como depredadores) que cosechan un banco de peces, resultando una disminución de las tasas de captura. Esta función es un caso particular de la llamada *función de producción de Cobb-Douglas* descrita por  $C(x, y) = ex^\alpha y^\beta$ , con  $0 < \alpha, \beta < 1$

III) La tercera forma de describir la CAP considera un término cuadrático negativo agregado a la ecuación de crecimiento de los depredadores [2, ?]. Por lo tanto, la función toma la forma:

$$\phi(y) = -cy - ey^2, \text{ con } c \text{ y } e > 0.$$

En este caso, se supone que la población de depredadores puede reducirse por otras causas como el tamaño del hábitat adecuado para que el depredador viva y se reproduzca allí [2].

En este trabajo, modelamos la CAP con la segunda forma presentada.

### El efecto Allee

Asumiremos que el crecimiento de la población de presas es afectado por un *efecto Allee* [7] (nombrado así por el biólogo inglés Warder C. Allee). Este es un fenómeno ecológico que afecta a algunas especies y que queda en evidencia a bajos tamaños (densidades) de población. En Ciencias Pesqueras es llamado *depensación* [6, 21]. Es originado por diversas causas (ver Tabla 2 in [4]). Puede ser descrito mediante diversas expresiones algebraicas [7, 14], muchas de las cuales son topológicamente equivalentes [13].

Sin embargo, en este trabajo se usará la más empleada en la literatura ecológica [23], representada por la ecuación siguiente:

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) x,$$

la cual se obtiene modificando la *ecuación de crecimiento logístico* [22], mediante el factor  $(x - m)$ .

De acuerdo a la definición del efecto Allee, se distinguen 3 casos que se denominan *efecto Allee fuerte* cuando  $m > 0$ , *efecto Allee débil* si  $m < 0$  y *débil especial* cuando  $m = 0$  [7, 14]. Por razones ecológicas y de acuerdo a la definición del efecto,  $-K < m < K$ .

En el modelo a estudiar, se asumirá el efecto Allee fuerte y eventualmente el caso en que  $m = 0$ .

Estas alternativas para ambos fenómenos determinan variados modelos los cuales deben ser estudiados cuidadosamente para obtener las propiedades comunes, las cuales permitirán una adecuada clasificación de los sistemas de EDO.

### Proposición del modelo

En este trabajo será presentado el análisis de un tipo de esos sistemas, derivado del modelo propuesto por Patrick H. Leslie en 1948 [19]. El modelo en estudio es representado por un sistema autónomo bidimensional de ecuaciones diferenciales no lineales del tipo Kolmogorov [9, 11] dado por:

$$X_\mu : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) x - qxy^\alpha \\ \frac{dy}{dt} &= s \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right) y \end{cases}, \quad (1)$$

donde  $x(t)$  e  $y(t)$  representan los tamaños poblacionales de presas y depredadores, respectivamente, para  $t \geq 0$ . El modelo (1) tambien recibe el nombre de modelo de Leslie-Gower [20, 22, 23].

Los parámetros son todos positivos con  $\mu = (r, K, q, s, n, c, m, \alpha) \in \mathbb{R}_+^6 \times ]-K, K[ \times ]0, 1[$ , teniendo diferentes significados ecológicos.

El parámetro  $c > 0$  indica que los depredadores disponen de un alimento alternativo, cuando la presa preferida no se encuentra disponible [1, 15].

La constante  $m > 0$ , indica la existencia de un efecto Allee fuerte afectando a las presas [14, 15], y

$\alpha$  es la constante de interferencia mutua [10]

Los parámetros  $c$  y  $m$  tienen una significativa influencia en la dinámica del modelo, la cual se diferencia significativamente de la dinámica del modelo en que no es considerado el efecto Allee.

Con el objeto de simplificar los cálculos se efectúa un cambio de variables y un reescalamiento del tiempo dado en la siguiente

**Proposición.** Sistema topológicamente equivalente

El sistema (1) es topológicamente equivalente a

$$Y_\lambda(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} &= ((1-u)(u-M) - Qv^\alpha)(u+C)u \\ \frac{dv}{d\tau} &= S(u+C-v)v, \end{cases} \quad (2)$$

donde  $M = \frac{m}{K}$ ,  $S = \frac{s}{rK}$ ,  $C = \frac{c}{nK}$  y  $Q = \frac{q(nK)^\alpha}{rK}$  y  $\lambda = (S, Q, C, M, \alpha) \in \mathbb{R}_+^2 \times [0, \infty[ \times ]-1, 1[ \times ]0, 1[$ .

Demostración

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

**Intersección de las isoclinas** En lo que sigue asumiremos que  $M > 0$  y  $C > 0$ .

Los puntos de equilibrio son  $(0, 0)$ ,  $(1, 0)$ ,  $(0, C)$ ,  $(M, 0)$ , y los puntos  $(u_e, v_e)$  que están en la intersección de las isoclinas  $v = u + C$  y  $v = \left(\frac{1}{Q}(1-u)(u-M)\right)^{\frac{1}{\alpha}}$ .

Notamos que la isoclina de los depredadores está definida para  $M \leq u \leq 1$ , salvo algunos casos particulares.

La absisa de los puntos de equilibrio interiores del primer cuadrante o positivos satisfacen la ecuación trascendente:

$$p(u) = Q(u+C)^\alpha - (1-u)(u-M) = 0. \quad (3)$$

La ecuación (3) tiene a lo mas dos raíces reales positivas, o bien una de multiplicidad dos o ninguna.

### Resultados principales

Notamos que la matriz Jacobiana no está definida para  $v = 0$ .

Además en los equilibrios positivos  $Qv^\alpha = (1-u)(u-M)$ .

Para el sistema (2) se tiene que

El punto de equilibrio  $(0, 0)$  es un repulsor no-hiperbólico.

El punto de equilibrio  $(M, 0)$  es una silla no-hiperbólica.

El punto de equilibrio  $(0, C)$  es un atractor para todo valor de parámetros.

Asumiendo que existen dos puntos de equilibrio positivos  $(u_1, u_1 + C)$  y  $(u_2, u_2 + C)$ , con  $0 < M < u_1 < u_2$ , se tiene que:

El equilibrio  $(u_1, u_1 + C)$  es un punto silla hiperbólico.

La variedad estable superior  $W_\leftarrow^s(u_1, u_1 + C)$  del punto  $(u_1, u_1 + C)$  origina una curva separatriz  $\bar{\Sigma}$  que divide al plano de fase en dos sectores y determina el siguiente conjunto.

$$\bar{\Psi} = \{(u, v) \in \bar{\Gamma} : 0 \leq u \leq 1, 0 \leq v \leq v_{\bar{\Sigma}} \text{ tal que } (u, v_{\bar{\Sigma}}) \in \bar{\Sigma}\}.$$

Claramente  $\bar{\Psi}$  es una región compacta (cerrada y acotada).

La variedad estable superior  $W_{\searrow}^s(u_1, u_1 + C)$  y la variedad inestable derecha  $W_{\rightarrow}^u(u_1, u_1 + C)$  del punto silla  $(u_1, u_1 + C)$  generan una curva homoclínica que encierra al equilibrio  $(u_2, u_2 + C)$ .

Cuando se rompe la curva homoclínica se genera un ciclo límite no-infinitesimal inestable.

Al coincidir ambas singularidades positivas se origina un punto cúspide y se tiene una bifurcación de Bogdanov-Takens [18].

Sean  $W_{\uparrow}^u(1, 0)$  la variedad inestable superior del punto silla  $(1, 0)$  y  $W_{\searrow}^s(u_1, u_1 + C)$  la variedad estable superior del punto  $(u_1, u_1 + C)$ . Consideremos los puntos  $(u^*, v^u) \in W_{\uparrow}^u(1, 0)$  y  $(u^*, v^s) \in W_{\searrow}^s(u_1, u_1 + C)$ , con  $u_1 < u^* < 1$ . La relación entre  $v^u$  y  $v^s$ , influye en la estabilidad del punto  $(u_2, u_2 + C)$ .

**Proposición**

1. Supongamos que  $v^s > v^u$ , entonces,

1.1 Es un atractor hiperbólico, si y sólo si,  $S > \frac{(M-2u_2+1)(u_2+C)u_2}{(u_2+C)}$ .

1.2 Es un repulsor hiperbólico, si y sólo si,  $S < \frac{(M-2u_2+1)(u_2+C)u_2}{(u_2+C)}$ .

1.3 Es un foco débil (equilibrio no-hiperbólico), si y sólo si,  $S = \frac{(M-2u_2+1)(u_2+C)u_2}{(u_2+C)}$ .

2. Supongamos que  $v^s < v^u$ , entonces,  $(u_2, u_2 + C)$  es un nodo o foco repulsor hiperbólico y las trayectorias del sistema (2) tienen al punto  $(0, C)$  como su  $\omega$ -límite, siendo un equilibrio casi globalmente estable.

Otras propiedades serán mostradas en la exposición durante el desarrollo del Congreso.

Trabajo realizado en conjunto con:

**Alejandro Rojas Palma**<sup>1</sup>, Departamento de Matemática, Física y Estadística,  
Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile.



## Referencias

- [1] C. Arancibia-Ibarra and E. González-Olivares, A modified Leslie-Gower predator-prey model with hyperbolic functional response and Allee effect on prey, In R. Mondaini (Ed.) *BIOMAT 2010 International Symposium on Mathematical and Computational Biology*, World Scientific Co. Pte. Ltd., Singapore (2011) 146-162.
- [2] A. D. Bazykin, *Nonlinear dynamics of interacting populations*, Nonlinear Sciences Series A Vol. 11 World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. 1998.
- [3] J. R. Beddington, Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency, *Journal of Animal Ecology* 44(1) (1975) 331-340.
- [4] L. Berec, E. Angulo and F. Courchamp, Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology and Evolution* 22 (2007) 185-191.
- [5] 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.
- [6] C. W. Clark, *Mathematical Bioeconomic: The Optimal Management of Renewable Resources*, (2nd edition). John Wiley and Sons 1990.

<sup>1</sup>e-mail: amrojas@ucm.cl

- [7] F. Courchamp, L. Berec and J. Gascoigne, *Allee effects in Ecology and Conservation*, Oxford University Press 2008.
- [8] D. DeAngelis, R. Goldstein and R. O'Neill, A model for tropic interaction, *Ecology* (1975) 881-892.
- [9] H. I. Freedman, *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*, Marcel Dekker 1980.
- [10] H. I. Freedman, Stability analysis of a predator-prey system with mutual interference and density-dependent death rates, *Bulletin of Mathematical Biology* 41 (1979) 67-78.
- [11] B-S. Goh, *Management and Analysis of Biological Populations*, Elsevier Scientific Publishing Company, 1980.
- [12] S. Geritz and M. Gyllenberg, A mechanistic derivation of the DeAngelis-Beddington functional response, *Journal of Theoretical Biology* 314 (2012) 106-108.
- [13] E. González-Olivares, B. González-Yañez, J. Mena-Lorca, R. Ramos-Jiliberto, Modelling the Allee effect: Are the different mathematical forms proposed equivalents? In: R. Mondaini (Ed.) *Proceedings of the International Symposium on Mathematical and Computational Biology BIO-MAT 2006*, E-papers Serviços Editoriais Ltda., Rio de Janeiro (2007) 53-71.
- [14] 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 pp. (2019).
- [15] E. González-Olivares, C. Arancibia-Ibarra, A. Rojas-Palma and B. González-Yañez, Bifurcations and multistability on the May-Holling-Tanner predation model considering alternative food for the predators, *Mathematical Biosciences and Engineering*, 16(5) (2019) 4274-4298.
- [16] E. González-Olivares, S. Valenzuela-Figueroa and A. Rojas-Palma, A simple Gause type predator-prey model considering social predation, en prensa *Mathematical Methods in the Applied Sciences* 2019.
- [17] 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.
- [18] Y. A. Kuznetsov, *Elements of applied bifurcation theory* (3rd ed) Springer-Verlag, 2004.
- [19] P. H. Leslie 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika* 35, 213-245.
- [20] P. H. Leslie and J. C. Gower, The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species, *Biometrika* 47 (1960) 219-234.
- [21] M. Liermann and R. Hilborn, Depensation: evidence, models and implications. *Fish and Fisheries* 2 (2001) 33-58.
- [22] R. M. May 2001. *Stability and complexity in model ecosystems* (2nd edition), Princeton University Press.
- [23] P. Turchin 2003. *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*, Monographs in Population Biology 35 Princeton University Press.
- [24] Y. Vera-Damián, C. Vidal and E. González-Olivares, Dynamics and bifurcations of a modified Leslie-Gower type model considering a Beddington-DeAngelis functional response, *Mathematical Methods in the Applied Sciences* 42 (2019) 3179-3210.