



Influencia del efecto Allee fuerte en las presas y de la competición entre los depredadores en modelos de depredación del tipo Leslie-Gower

Influence of the strong Allee effect on prey and the competition among predators in Leslie-Gower type predation models

Eduardo González-Olivares^{id} and Alejandro Rojas-Palma^{id}

Received, Oct. 11, 2020

Accepted, Dec. 09, 2020



How to cite this article:

González-Olivares E, Rojas-Palma A. *Influencia del efecto Allee fuerte en las presas y de la competición entre los depredadores en modelos de depredación del tipo Leslie-Gower*. *Selecciones Matemáticas*. 2020;7(2):302–313. <http://dx.doi.org/10.17268/se1.mat.2020.02.12>

Resumen

Es bien sabido que las interacciones depredador-presa dependen fuertemente tanto de la respuesta funcional, como de las tasas de crecimiento de la población de presas y depredadores.

En este trabajo, el estudio se hará en base a un modelo de depredación del tipo Leslie-Gower, descrito por un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDOs), asumiendo que la población de presas es afectada por un efecto Allee fuerte y que los depredadores disponen de un alimento alternativo.

La respuesta funcional se asumirá lineal, la cual es presa-dependiente y monótonamente creciente. A su vez, la ecuación de crecimiento de los depredadores también se considerará del tipo logístico, donde la capacidad de soporte del medio ambiente para los depredadores se considera proporcional al tamaño de la población de presas.

Entre los resultados obtenidos más importantes se tiene que para un mismo conjunto de parámetros, existen diferentes comportamientos de las soluciones del sistema, pues pueden existir dos puntos de equilibrio atractores. Entonces, las poblaciones pueden coexistir alrededor de tamaños poblacionales fijos, o bien, la población de presas puede extinguirse.

Estimamos que los resultados analíticos obtenidos tienen una adecuada interpretación ecológica, bajo los supuestos subyacentes en la modelación de la interacción de depredación con EDOs.

Palabras clave. Modelo depredador-presa, respuesta funcional, bifurcación, ciclo límite, curva separatriz, estabilidad.

Abstract

It is well known that predator-prey interactions are strongly dependent on the functional response as well as the population growth rates of prey and predators.

In this work, the study will be based on a Leslie-Gower type predation model, described by a two-dimensional system of ordinary differential equations (ODEs), assuming the prey population is affected by a strong Allee effect and that predators have an alternative food.

The functional response will be assumed linear, which is prey-dependent and monotonously increasing. In turn, the equation of growth of predators will also be considered of the logistic type, where the environmental carrying capacity for predators is assumed proportional to the prey population size.

*Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile (e.jgonzal@ucv.cl).

†Departamento de Matemática, Física y Estadística, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile (amrojas@ucm.cl).

Among the most important results obtained is that for a same set of parameters, there are different behaviors of the system solutions, since two attractor equilibrium points can exist. Then, populations can coexist around of fixed population sizes, or the prey population can become extinct.

We estimate that the analytical results obtained have an adequate ecological interpretation, under the underlying assumptions in the modeling of the predation interaction with ODEs.

Keywords . Predator-prey model, functional response, bifurcation, limit cycle, separatrix curve, stability.

1. Introducción. El primer modelo depredador-presa fue propuesto por el matemático italiano Vito Volterra en 1926 [44], siendo descrito por un sistema bidimensional de Ecuaciones Diferenciales Ordinarias (EDO) [1, 2]. El modelo coincidió con un modelo no lineal para interacciones bioquímicas propuesto anteriormente por el matemático estadounidense Alfred J. Lotka, por eso se le conoce como *modelo de Lotka-Volterra* [33, 42].

En este primer modelo de depredación se concluye que el único punto de equilibrio positivo es un centro, es decir, todas las trayectorias son órbitas cerradas concéntricas. Esto implica que los tamaños poblacionales de depredadores y sus presas oscilan alrededor de ese punto de equilibrio, para cualquier condición inicial. Sin embargo, resulta difícil correlacionar este resultado matemático con alguna interacción de depredación del mundo real. Por tal motivo, se han formulado distintas propuestas para hacer frente a las diversas objeciones que recibió el modelo de Lotka-Volterra [38].

Una de esas alternativa fue propuesta por Patrick H. Leslie en 1948 [30], el cual no se ajusta al esquema del modelo de Lotka-Volterra [42], ni al modelo compartimentado planteado por Georgii F. Gause en 1934 [19], basado en un principio de transferencia de masa [5]. Leslie asumió también que el crecimiento de la población de presas es descrito por la ecuación logística y que la respuesta funcional es lineal.

El modelo de Leslie o modelo de Leslie-Gower [31] es descrito por el sistema de EDO del tipo Kolmogorov [16, 20]:

$$G_{\lambda}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = (r(1 - \frac{x}{K}) - qy)x \\ \frac{dy}{dt} = s(1 - \frac{y}{nx})y \end{cases},$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ indican los tamaños de las poblaciones de presas y depredadores para $t \geq 0$, respectivamente, los cuales son medidos como biomasa o densidad por unidad de área o volumen; λ es el vector de parámetros, los que son todos positivos. Los significados ecológicos serán dados más adelante.

La principal característica del modelo de Leslie es que la ecuación de crecimiento de los depredadores es también del tipo logístico, en la cual la capacidad de soporte del medio ambiente de los consumidores K_y es proporcional a la abundancia de presas, esto es, $K_y = nx$. Claramente el modelo de Leslie-Gower [31], no está definido para $x = 0$, produciendo algunas anomalías en sus predicciones. Vaticina que si la tasa de muerte de un depredador individual es casi nula, la población de depredadores puede crecer, si la razón de depredador/presa es muy pequeña, es decir, la población de depredadores es incluso menor que la población de presas [42].

Las principales propiedades dinámicas de este modelo son:

1. La singularidad $(K, 0)$ es punto silla hiperbólico para cualquier conjunto de parámetros, atractora en la dirección del eje $-x$.
2. Aunque el sistema no está definido en el origen, haciendo una extensión continua del campo vectorial G_{μ} al punto $(0, 0)$, se puede demostrar que dicho punto es una silla no-hiperbólica.
3. Existe un único punto de equilibrio al interior del primer cuadrante, el cual es global asintóticamente estable (gas), y
4. En el sistema no existen ciclos.

A pesar de tales objeciones al modelo de Leslie sigue siendo utilizado para el estudio de interacciones depredador-presa, introduciendo variadas modificaciones tratando de resolver esas observaciones [42].

En este trabajo se presentará el análisis de sistemas bidimensionales (planares) de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) no lineales autónomos describiendo modelos depredador-presa deterministas tiempo continuo. Están basados en el modelo de Leslie-Gower [31, 33, 42], modificando los factores claves de esta interacción que son:

- i) La función de crecimiento de la población de presas, asumiendo que es afectada por el fenómeno llamado efecto Allee [11, 12, 39, 40].
- ii) La respuesta funcional [16, 42], incluyendo competencia (o interferencia) entre los depredadores [2, 17, 24, 26].

- iii) La función de crecimiento de la población de depredadores, asumiendo que los depredadores tienen un alimento alternativo [25].

Hacemos presente que distintas funciones de crecimiento para las presas pueden ser consideradas, tales como la de Gilpin-Ayala, de Gompertz, de Ivlev, de Smith o de Watt [45]. Surge la pregunta si las dinámicas de los sistemas son similares o distintas al considerar diferentes funciones de crecimiento de las presas.

Efecto Allee

Es un comportamiento social, nombrado así en honor al Ecólogo estadounidense Warder Clyde Allee (1885-1955), quien fue uno de los primeros que estudió este fenómeno [4, 11, 23, 39, 40]. Tiene otros nombres en Dinámica Poblacional tales como: *efecto de competencia negativa*, *dependencia inversa de la densidad* o *dependencia positiva de la densidad*; en particular en Ciencias Pesqueras es conocido como *depensación* (depensation) [10, 32].

El *efecto Allee* es una relación positiva entre un componente de la adaptación (fitness) individual y el número o la densidad de los conspecíficos [11, 39, 40].

Es un fenómeno ecológico que ocurre a bajas densidades de población, donde la tasa de crecimiento per capita es una función creciente de la abundancia de la población. A grandes tamaños de población esta tasa es negativa como sucede en la ecuación logística para todo tamaño poblacional.

Algunas poblaciones pueden exhibir el efecto Allee debido a una amplia gama de fenómenos biológicos, como la reducida vigilancia antipredadores, la termorregulación social, la dificultad de apareamiento, y la alimentación deficiente a bajas densidades; sin embargo, varias otras causas pueden conducir a este fenómeno (ver Tabla 1 en [4] o Tabla 2.1 en [12]).

La forma matemática más común para describir el efecto Allee es la ecuación diferencial no lineal

$$(1.1) \quad \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) x,$$

donde $x = x(t)$ indica el tamaño de una población para $t \geq 0$; el parámetro r es la tasa de crecimiento intrínseco de la población y K indica la capacidad de soporte del medio ambiente (tienen los mismos significados que en la ecuación logística); m es el parámetro asociado al efecto Allee.

Si $m > 0$, se denomina el mínimo de población viable o umbral de extinción y se tiene un efecto Allee fuerte. Claramente, si en la ecuación (1.1), se tiene que $\frac{dx}{dt} < 0$, implicando que la población tiende a la extinción.

Si $m < 0$, se tiene un efecto Allee débil.

Notamos que la ecuación (1.1) describe un efecto Allee, cuando la tasa de crecimiento per capita es negativa para valores de la variable x cercanos a cero, lo cual sucede, si y sólo si, $-K < m < K$.

Para modelar este fenómeno social han sido propuestas variadas expresiones matemáticas en la literatura ecológica para formalizar el efecto Allee, aunque muchas de ellas son topológicamente equivalentes [22]. Algunas de las ecuaciones con que se ha sido modelado el efecto Allee son las siguientes

$$1. \quad \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - \frac{ax}{x+b},$$

que es deducida en [14, 41] y propuesta en [39].

$$2. \quad \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) \left(1 - \frac{m+n}{x+n}\right) x,$$

propuesta en [7] y usada recientemente en modelos de depredación [42].

$$3. \quad \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - bx \exp(-cx),$$

derivada por J. R. Philip in 1957 [36], dando argumentos probabilísticos, con $b, c > 0$.

Por otra parte, recientes investigaciones dan cuenta que dos o más efectos Allee producidos por diferentes causas, pueden generar mecanismos que actúan simultáneamente en una sola población (ver Tabla 2 en [4] o Tabla 2.4 en [12]); la influencia combinada de algunos de estos fenómenos es llamada *efecto Allee múltiple* [4, 8].

Competición entre los depredadores (CAP)

La proposición más antigua para la competición (o interferencia) entre los depredadores (CAP) se formuló de manera independiente en 1975 por J. A. Beddington [3] y por Donald DeAngelis y colaboradores [13], proponiendo una nueva respuesta funcional dependiente de ambas poblaciones interactuantes. Es descrita por la función

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

En [43] se establecen las propiedades de un modelo de depredación del tipo Leslie-Gower considerando la respuesta funcional de Beddington-DeAngelis $h(x, y)$.

Una segunda forma para la CAP fue formulada por Herbert I. Freedman en 1979 [17], modificando el supuesto de los modelos habituales. Al asumir que la tasa total de presas consumidas por depredación, es

la respuesta funcional dependiente sólo de las presas, por el número de depredadores. Freedman propuso la función

$$h(x, y) = h(x) y^\beta,$$

donde β es la constante de interferencia mutua, de modo que $0 < \beta < 1$, y $h(x)$ es la respuesta funcional del depredador dependiente sólo de la población de presas.

Siguiendo a Colin W. Clark [10], en modelos bioeconómicos la función $B(y) = y^\beta$ expresa la congestión entre las embarcaciones de pesca (la especie humana coconsiderada como un depredador) que cosechan un banco de peces, resultando una disminución de las tasas de captura [21, 27].

La tercera forma para describir la CAP es dada por la adición de un término cuadrático negativo a la ecuación de crecimiento de los depredadores [2]. Por lo tanto, la función que describe la mortalidad de los depredadores toma la forma $\varphi(y) = -cy - ey^2$, con c y $e > 0$. Es usada principalmente en los modelos de depredación del tipo Gause [19].

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 forma presentada por H. I. Freedman [17], el cual es organizado como sigue: En la Sección 2 haremos la descripción del modelo y en la Sección 3 se efectuará la descripción de las propiedades fundamentales. En la Sección 4, presentamos las interpretaciones ecológicas de los resultados obtenidos.

2. Proposición del modelo. El modelo a estudiar es una modificación del Modelo de Leslie-Gower siendo descrito por el siguiente sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales autónomas de tipo Kolmogorov [16, 20]:

$$(2.1) \quad G_\mu(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = (r(1 - \frac{x}{K})(x - m) - qy^\beta)x \\ \frac{dy}{dt} = s(1 - \frac{y}{nx+c})y, \end{cases}$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ indican los tamaños poblacionales de presa y depredadores, respectivamente, para $t \geq 0$ y $\mu = (r, K, q, s, n, c, m, \alpha) \in \mathbb{R}_+^6 \times]-K, K[\times]0, 1[$. Los parámetros tienen los siguientes significados ecológicos:

r y s indican la tasa de crecimiento intrínseco de la población de presas y depredadores, respectivamente,

K es la capacidad de soporte del medioambiente para las presas,

$m > 0$, es el umbral de extinción del efecto Allee afectando a las presas o mínimo de población viable [4, 24, 28],

q es la tasa de consumo de los depredadores,

n representa la calidad energética que proveen las presas como alimento para los depredadores,

c indica el tamaño máximo disponible del alimento alternativo.

β es la constante de interferencia (competición) mutua [17, 27].

El sistema (2.1) está definido en todo el primer cuadrante, esto es,

$$\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, y \geq 0\}.$$

Los puntos de equilibrio del sistema (2.1) o campo vectorial $G_\mu(x, y)$ son: $(0, 0)$, $(m, 0)$, cuando $m > 0$, $(K, 0)$, $(0, c)$, y los que están en la intersección de las isoclinas

$$y = nx + c \text{ e } y = \left(\frac{r}{q} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m)\right)^{\frac{1}{\beta}}.$$

Hacemos, notar que en [23], se describieron las propiedades del sistema cuando $\beta = 1$ y $c = 0$.

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

Lema 2.1. El sistema (2.1) es topológicamente equivalente al sistema

$$(2.2) \quad G_\nu(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = ((1 - u)(u - M) - Qv^\beta)u(u + C) \\ \frac{dv}{d\tau} = S(u + C - v)v, \end{cases}$$

donde $\nu = (Q, S, C, M, \beta) \in \mathbb{R}_+^3 \times]-1, 1[\times]0, 1[$ con $C = \frac{c}{nK}$, $M = \frac{m}{K}$, $Q = \frac{q(nK)^\beta}{rK}$ y $S = \frac{s}{rK}$.

Demostración: Sea $x = Ku$ e $y = nKv$.

$$U_\lambda(u, v) : \begin{cases} K \frac{du}{dt} = \left(r(1 - u)(Ku - m) - q(nKv)^\beta\right) Ku \\ nK \frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{nKv}{nKu+c}\right) nKv, \end{cases}$$

Factorizando y simplificando se tiene

$$U_\lambda(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{dt} = rK \left((1-u) \left(u - \frac{m}{K} \right) - \frac{q(nK)^\beta}{rK} v^\beta \right) u \\ \frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{v}{u + \frac{c}{nK}} \right) v, \end{cases}$$

Efectuando el reescalamiento del tiempo dado por

$$\tau = \frac{rK}{u + \frac{c}{nK}} t, \quad \frac{du}{d\tau} = \frac{du}{dt} \frac{dt}{d\tau}.$$

$$V_\eta(u, v) : \begin{cases} \frac{rK}{u + \frac{c}{nK}} \frac{du}{d\tau} = rK \left((1-u) \left(u - \frac{m}{K} \right) - \frac{q(nK)^\beta}{rK} v^\beta \right) u \\ \frac{rK}{u + \frac{c}{nK}} \frac{dv}{d\tau} = s \left(1 - \frac{v}{u + \frac{c}{nK}} \right) v, \end{cases}$$

Finalmente,

$$V_\eta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = \left((1-u) \left(u - \frac{m}{K} \right) - \frac{q(nK)^\beta}{rK} v^\beta \right) \left(u + \frac{c}{nK} \right) u \\ \frac{dv}{d\tau} = \frac{s}{rK} \left(u + \frac{c}{nK} - v \right) v. \end{cases}$$

Definiendo $M = \frac{m}{K}$, $S = \frac{s}{rK}$, $C = \frac{c}{nK}$ y $Q = \frac{q(nK)^\beta}{rK}$, se tiene el enunciado.

El sistema (2.2) o campo vectorial $G_\nu(u, v)$ está definido en

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

Observación 2.1. Hemos construido un difeomorfismo [9, 15] $\varphi : \bar{\Omega} \times \mathbb{R} \rightarrow \Omega \times \mathbb{R}$, tal que

$$\varphi(u, v, \tau) = \left(Ku, nKv, \frac{u + \frac{c}{nK}}{rK} \tau \right) = (x, y, t).$$

$$\text{Como } D\varphi(u, v, \tau) = \begin{pmatrix} K & 0 & 0 \\ 0 & nK & 0 \\ \frac{1}{rK} & 0 & \frac{u + \frac{c}{nK}}{rK} \end{pmatrix}$$

y

$$\det D\varphi(u, v, \tau) = \frac{nK}{r} \left(u + \frac{c}{nK} \right).$$

Por lo tanto, el difeomorfismo preserva la orientación del tiempo.

En lo que sigue asumiremos que $M > 0$.

Puntos de equilibrio

Los puntos de equilibrio del sistema (2.2) son $(0, 0)$, $(M, 0)$, $(1, 0)$, $(0, C)$, y los puntos que están en la intersección de las isoclinas.

$$v = u + C \text{ y } v = \left(\frac{1}{Q} (1-u) (u - M) \right)^{\frac{1}{\beta}}.$$

Notamos que la segunda isoclina está definida para $M \leq u \leq 1$, salvo algunos casos particulares del parámetro β .

Entonces, la abscisa de los puntos de equilibrio positivos o al interior del primer cuadrante satisfacen la ecuación trascendente:

$$(2.3) \quad P(u) = Q(u + C)^\beta - (1-u)(u - M) = 0.$$

Lema 2.2. La ecuación (2.3) puede tener a lo más dos raíces reales positivas, o bien una de multiplicidad dos o ninguna.

Demostración: Sean $g_1(u) = Q(u + C)^\beta$ y $g_2(u) = (1-u)(u - M)$.

La función g_1 representa una curva monótonamente creciente, cuyo intercepto en el eje $-v$ es $g_1(0) = QC^\beta$.

La función g_2 representa una parábola, y los interceptos en el eje $-u$ son $u = 1$ y $u = M$.

Además, tiene un valor máximo en $u = \frac{1+M}{2}$.

Luego, $v_{\text{máx}} = \left(1 - \frac{1+M}{2} \right) \left(\frac{1+M}{2} - M \right) = \frac{1}{4} (1 - M)^2$.

Las funciones tienen intersección, si y sólo si, $g_1(0) < v_{\text{máx}}$, es decir, si y sólo si, $QC^\beta < \frac{1}{4} (1 - M)^2$.

Determinaremos, los valores de u en la ecuación (2.3), donde se produce la intersección entre g_1 y g_2 , usando la tangencia de las funciones.

Asumiendo que las curvas g_1 y g_2 son tangentes se debe cumplir que sus derivadas son iguales.

$$\frac{d}{du} \left(Q(u + C)^\beta \right) = Q\beta (C + u)^{\beta-1}, \text{ y}$$

$$\frac{d}{du} ((1-u)(u - M)) = M - 2u + 1,$$

Sea u^* la abscisa del punto de tangencia de ambas curvas, cuando existe. Entonces,

$$Q\beta (C + u^*)^{\beta-1} = M - 2u^* + 1.$$

Además u^* es solución de la ecuación (2.3), es decir,

$$Q(u^* + C)^\beta = (1 - u^*)(u^* - M).$$

Reemplazando se tiene que u^* satisface la ecuación polinomial

$$(2.4) \quad h(u^*) = (2 - \beta)u^* + (2C - (1 - \beta)(M + 1))u^* - (M\beta + C(M + 1)) = 0.$$

Cualquiera sea el signo del coeficiente $b_0 = 2C - (1 - \beta)(M + 1)$, la ecuación (2.4) tiene dos raíces reales

$$u_1^* = \frac{1}{2(2-\beta)}(b_0 - \sqrt{\Delta_T}) \text{ y } u_2^* = \frac{1}{2(2-\beta)}(b_0 + \sqrt{\Delta_T}),$$

con $u_1^* < 0 < u_2^*$ y

$$\Delta_T = (1 - \beta)^2 M^2 + (2(2C + (2 - \beta)\beta + 1))M + ((2C + 1)^2 - (2 - \beta)\beta),$$

siendo u_2^* la única raíz real positiva de la ecuación (2.4).

Por lo tanto, la ecuación (2.3), puede tener hasta dos raíces reales positivas. Si existen, ellas son

$$u_1 = u_2^* - \epsilon, \text{ y } u_2 = u_2^* + \epsilon, \text{ con } \epsilon > 0.$$

En Figura 2.1 se muestra las posibles intersecciones de las curvas g_1 y g_2 .

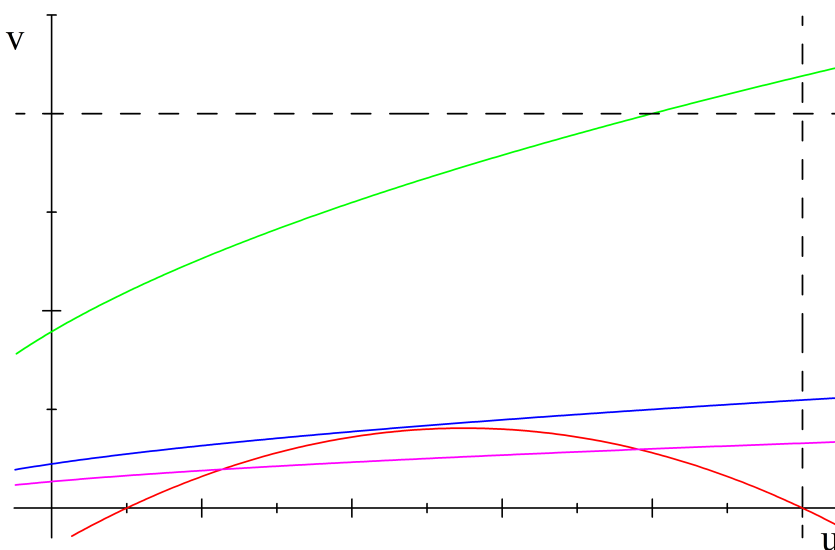


Figura 2.1: Posición relativa de las gráficas de las funciones $g_1(u) = Q(u + C)^\beta$ y $g_2(u) = (1 - u)(u - M)$, para M y β fijos y diferentes valores de Q .

Corolario 2.1. El sistema (2.2) puede tener hasta dos puntos de equilibrio positivos, uno o ninguno.

Demostración: Inmediata

Para determinar la naturaleza local de los puntos de equilibrio se requiere la matriz Jacobiana (o matriz de la comunidad) del sistema, la cual es:

$$DG_\nu(u, v) = \begin{pmatrix} DZ_\lambda(u, v)_{11} & -Q\beta uv^{\beta-1}(u + C) \\ Sv & S(u + C - 2v) \end{pmatrix},$$

donde

$$DG_\nu(u, v)_{11} = ((1 - u)(u - M) - Qv^\beta)u + ((1 - u)(u - M) - Qv^\beta)(u + C) + u(u + C)(M - 2u + 1).$$

Notamos que la matriz Jacobiana del sistema (2.2) no está definida para $v = 0$.

3. Resultados principales. Para el sistema (2.2) o campo vectorial $G_\nu(u, v)$ tenemos las propiedades que mostramos a continuación.

Lema 3.1. El conjunto $\bar{\Gamma} = \{(u, v) \in \bar{\Omega} : 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\}$ es una región positivamente invariante.

Demostración: Claramente los ejes coordenados son conjuntos invariantes.

Si $u = 1$, se tiene que la primera ecuación del sistema (2.2) es

$$\frac{du}{dt} = -Qv^\beta(1 + C) < 0,$$

lo cual indica que las soluciones del campo vectorial cruzan la recta $u = 1$, cualquiera sea la dirección de la segunda componente del sistema (2.2).

Observación 3.1. i) El conjunto $\bar{\Gamma}_C = \{(u, v) \in \bar{\Omega} : 0 \leq u \leq 1, 0 \leq v \leq u + C\} \subset \bar{\Gamma}$ es también una región positivamente invariante del sistema (2).

ii) En el sistema original (2.1), el conjunto $\Gamma = \{(x, y) \in \Omega : 0 \leq x \leq K, y \geq 0\}$ es una región positivamente invariante y

$\Gamma_c = \{(x, y) \in \Omega : 0 \leq x \leq K, 0 \leq Y \leq nx + c\} \subset \Gamma$
es también una región positivamente invariante.

Lema 3.2. Las soluciones son uniformemente acotadas.

Demostración: Usando el Teorema de Comparación para las desigualdades diferenciables [6].

De la primera ecuación tenemos

$$\frac{du}{d\tau} \leq (1-u)(u-M)u, \text{ para todo } v \geq 0, \text{ cuando } 0 < u < 1.$$

También sabemos que

$$u \rightarrow 1, \text{ cuando } \tau \rightarrow \infty \text{ y } u < 1.$$

$$u \rightarrow 1, \text{ cuando } t \rightarrow \infty \text{ y } u > 1.$$

Sea $L = \max\{u(0), 1\}$; entonces $u(t) \leq L$, para todo $t \geq 0$.

Además, $0 < u < u + C$.

Considerando la nueva variable $w(u, v) = u + \frac{1}{S}v$, tenemos que, $w(u, v) > 0$, para todo $t \geq 0$.

Por lo tanto,

$$\frac{dw}{d\tau} = \frac{du}{d\tau} + \frac{1}{S} \frac{dv}{d\tau} = (1-u)(u-M)u - Quv + (u+C-v)v.$$

Ahora considerando la suma de $\frac{dw}{d\tau}$ y σw , con $\sigma > 0$, obtenemos

$$\frac{dw}{d\tau} + \sigma w = Mu^2 - Mu + u^2 - u^3 - Quv + (u+C)v - v^2 + \sigma u + \frac{\sigma}{S}v$$

Luego

$$\frac{dw}{d\tau} + \sigma w = Mu^2 - Mu + u^2 - u^3 - Quv - \left(v^2 - (u+C)v + \frac{(u+C)^2}{4}\right) + \frac{(u+C)^2}{4} + \sigma u + \frac{\sigma}{S}v$$

$$\tau + \sigma w \leq (M+1)u^2 + \frac{(u+C)^2}{4} + \sigma u + \frac{\sigma}{S}v$$

$$\frac{dw}{d\tau} + \sigma w \leq (M+1)L^2 + \frac{(L+C)^2}{4} + \sigma L + \frac{\sigma}{S}(L+C).$$

Sea $N = (M+1)L^2 + \frac{(L+C)^2}{4} + \sigma L + \frac{\sigma}{S}(L+C)$; luego

$$0 < \frac{dw}{d\tau} + \sigma w \leq N,$$

que es una desigualdad diferencial de primer orden.

Aplicando el teorema de comparación para desigualdades diferenciales (página 30 en [6]), obtenemos que

$$0 < w(\tau)e^\tau \leq Ne^\tau + N_2.$$

Cuando $\tau = 0$, obtenemos que $w(0) \leq N + N_2$; o sea, $N_2 \geq w(0) - N$.

Entonces hay $p \in \mathbb{N}$ tal que $N_2 \leq p(w(0) - N)$;

Por lo tanto, $w(\tau)e^\tau \leq Ne^\tau + p(w(0) - N)$

i.e., $w(t) \leq N + p(w(0) - N)e^{-t}$.

Luego, cuando $\tau \rightarrow \infty$ entonces $w(\tau) \leq N$.

Por tanto, las soluciones están acotadas.

3.1. Naturaleza de los puntos de equilibrio sobre los ejes. Observamos que la naturaleza de los puntos de equilibrio no se puede determinar usando la metodología estándar mediante la evaluación de la matriz Jacobiana, debido a que no está definida para $v = 0$, aunque el sistema esté definido para ese valor.

Efectuando el cambio de variable dado por $w = v^\beta$, tenemos que

$$\frac{dv}{d\tau} = \frac{1}{\beta} w^{\frac{1}{\beta}-1} \frac{dw}{d\tau}.$$

Reemplazando la segunda ecuación del sistema (2.2) obtenemos el nuevo sistema

$$(3.1) \quad W_\eta(u, w) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} &= ((1-u)(u-M) - Qw)(u+C)u \\ \frac{dw}{d\tau} &= \beta S \left(u + C - w^{\frac{1}{\beta}}\right) w \end{cases},$$

con $\eta = (Q, M, S, C, \beta) \in \mathbb{R}_+^3 \times]0, 1[$.

Los puntos de equilibrio son $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(M, 0)$, $(0, C^\beta)$ y $(u_e^*, (u_e^* + C)^\beta)$, con u_e determinado por la intersección de las isoclinas

$$h_1(u) = (u+C)^\beta \text{ y } h_2(u) = \frac{1}{Q}(1-u)(u-M).$$

o bien, u_e satisface la ecuación (2.3)

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

La matriz Jacobiana del sistema (2.4) es:

$$DW_{\eta}(u, w) = \begin{pmatrix} DW_{\sigma}(u, w)_{11} & -Qu(u+C) \\ \beta Sw & \beta S(\beta(u+C) - (1+\beta)w^{\frac{1}{\beta}}) \end{pmatrix}$$

con

$$DW_{\sigma}(u, w)_{11} = u(u+C)(-1) + (1-u-Qw)(u+C) + (1-u-Qw)u.$$

Claramente, la matriz Jacobiana está definida para $v = 0$.

La naturaleza de los puntos de equilibrio del sistema (3.1) sobre el eje $-u$ queda determinada por los siguientes lemas:

Lema 3.3. *El punto de equilibrio $(0, 0)$ es un repulsor.*

Demostración: La matriz jacobiana evaluada en $(0, 0)$ es:

$$DW_{\eta}(0, 0) = \begin{pmatrix} C & 0 \\ 0 & \beta^2 CS \end{pmatrix}.$$

Entonces, $\det DW_{\eta}(0, 0) = \beta^2 C^2 S > 0$ y $\text{tr} DW_{\eta}(0, 0) = C(1 + \beta^2 S) > 0$.

Por tanto, por el teorema de la traza y el determinante [35], el punto de equilibrio $(0, 0)$ es repulsor del sistema (3.1).

Lema 3.4. *El equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla*

Demostración: La matriz jacobiana evaluada en $(1, 0)$ es:

$$DW_{\eta}(1, 0) = \begin{pmatrix} -(1+C) & -(1+C)Q \\ 0 & \beta^2 S(1+C) \end{pmatrix},$$

por consiguiente, $\det DW_{\eta}(1, 0) = -\beta(1+C)^2 S < 0$.

Considerando el teorema de la traza y el determinante [35], el punto de equilibrio $(1, 0)$ es una silla hiperbólica del sistema (3.1).

Lema 3.5. *El punto de equilibrio $(M, 0)$ es un repulsor.*

Demostración: La matriz jacobiana evaluada en $(M, 0)$ es:

$$DW_{\eta}(M, 0) = \begin{pmatrix} -M(M+C) & -(M+C)MQ \\ 0 & \beta^2 S(M+C) \end{pmatrix},$$

por lo tanto, $\det DW_{\eta}(M, 0) = -\beta^2 SM(M+C)^2 < 0$.

De acuerdo al teorema de la traza y el determinante [35], el punto de equilibrio $(M, 0)$ es una silla hiperbólica del sistema (3.1).

Se puede concluir que para el sistema (2.2), los puntos de equilibrio sobre el eje $-u$, tienen la siguiente naturaleza.

Corolario 3.1. *El punto de equilibrio*

- a) $(0, 0)$ es un repulsor no-hiperbólico,
- b) $(1, 0)$ es una silla no-hiperbólica, y
- c) $(M, 0)$ es un repulsor no-hiperbólico.

Observamos que cuando $\beta \rightarrow 1$ el sistema tiene un comportamiento similar al caso en que $\beta = 1$, sistema analizado en [23].

Ahora volvemos a considerar la matriz jacobiana del sistema (2.2).

Lema 3.6. *El punto de equilibrio $(0, C)$ es un atractor para todo valor de parámetros.*

Demostración: Es inmediato pues la matriz Jacobiana evaluada en el punto $(0, C)$ es:

$$DY_{\lambda}(0, C) = \begin{pmatrix} -(M + \beta QC)C & 0 \\ SC & -SC \end{pmatrix}.$$

Tenemos que:

$$\det DY_{\lambda}(0, C) = S(M + QC^{\beta})C^2 > 0, \text{ y}$$

$$\text{tr} DY_{\lambda}(0, C) = -(M + QC^{\beta})C - SC < 0.$$

Por tanto, el punto $(0, C)$ es un atractor hiperbólico.

3.2. Naturaleza de los equilibrios positivos. La matriz Jacobiana evaluada en los puntos $(u_e, u_e + C)$ es

$$DG_\nu(u_e, u_e + C) = \begin{pmatrix} u_e(u_e + C)(M - 2u_e + 1) & -Q\alpha u_e(u_e + C)^\beta \\ S(u_e + C) & -S(u_e + C) \end{pmatrix},$$

Luego,

$$\begin{aligned} \det DG_\nu(u_e, u_e + C) &= Su_e(u_e + C) \left(Q\alpha(u_e + C)^\beta - (M - 2u_e + 1)(u_e + C) \right) \\ &= Su_e(u_e + C)(u_e + C)^\beta \left(Q\beta - (M - 2u_e + 1)(u_e + C)^{1-\beta} \right), \end{aligned}$$

Como $Q(u + C)^\beta = (1 - u)(u - M)$, entonces el signo de $\det DG_\nu(u_e, u_e + C)$ depende del factor $L_1 = Q\beta(u_e + C)^\beta - (M - 2u_e + 1)(u_e + C)$.

Además,

$$\text{tr} DG_\nu(u_e, u_e + C) = (u_e + C)((M - 2u_e + 1)u_e - S).$$

cuyo signo depende del factor $L_2 = (M - 2u_e + 1)u_e - S$

Asumiendo que existen dos puntos de equilibrio positivos $(u_{e1}, u_{e1} + C)$ y $(u_{e2}, u_{e2} + C)$, con $M < u_{e1} < u_{e2} < 1$, tal que

$$u_{e1} = u_2^* - \epsilon \text{ y } u_{e1} = u_2^* + \epsilon, \text{ con } \epsilon > 0 \text{ y } u_2^* = \frac{1}{2(2-\beta)}(b_0 + \sqrt{\Delta_T}).$$

Recordando la ecuación (2.3) se tiene que $Q(u_e + C)^\beta = (1 - u)(u - M)$. Luego,

$$\begin{aligned} L_1 &= \beta(1 - u)(u - M) - (M - 2u + 1)(u + C) \\ &= (2 - \beta)u^2 + (2C - (1 - \beta)(M + 1))u - (M\beta + C(M + 1)) \end{aligned}$$

que coincide con la ecuación para T , el factor que determina la tangencia de las curvas g_1 y g_2 .

Se tiene que:

Teorema 3.1. *El equilibrio $(u_{e1}, u_{e1} + C)$ cuando existe, es un punto silla hiperbólico.*

Demostración: Dado que $u_{e1} < u_2^* = \frac{1}{2(2-\beta)}(b_0 + \sqrt{\Delta_T})$, entonces el factor $L_1 < 0$.

Es inmediato que $\det DG_\nu(u_{e1}, u_{e1} + C) < 0$.

Por lo tanto, el equilibrio $(u_1, u_1 + C)$ es un punto silla.

Teorema 3.2. *La variedad estable superior W_+^s y la variedad inestable derecha W_+^u del punto silla $(u_{e1}, u_{e1} + C)$ generan un curva homoclínica que encierra al punto equilibrio $(u_{e2}, u_{e2} + C)$.*

Demostración: Usando el teorema de existencia y unicidad de las soluciones [9] y la geometría de las variedades estable e inestable del punto silla $(u_{e1}, u_{e1} + C)$.

La trayectoria determinada por la variedad inestable derecha W_+^u no puede cortar a la recta $u = 1$, porque $\bar{\Gamma}$ es una región positivamente invariante. Luego, su ω -límite debe ser:

- i) El punto $(u_{e2}, u_{e2} + C)$, cuando este es un atractor;
- ii) un ciclo límite estable, si $(u_{e2}, u_{e2} + C)$ es un repulsor;
- iii) el punto $(0, C)$.

Por otra parte, el α -límite de W_+^s puede ser el punto $(u_{e2}, u_{e2} + C)$, o un ciclo límite inestable rodeando ese punto, o bien, puede estar a la derecha, en la dirección del eje x , fuera de $\bar{\Gamma}$.

Luego, hay un subconjunto en el espacio de parámetros para el cual W_+^u se intersecta con W_+^s y se obtiene una curva homoclínica.

Teorema 3.3. *Naturaleza del punto $(u_{e2}, u_{e2} + C)$*

Sean $W_+^u(1, 0)$ la variedad inestable superior del punto silla $(1, 0)$ y $W_+^s(u_{e1}, u_{e1} + C)$ la variedad estable superior del punto $(u_{e1}, u_{e1} + C)$. Consideremos los puntos $(u^*, v^u) \in W_+^u(1, 0)$ y $(u^*, v^s) \in W_+^s(u_{e1}, u_{e1} + C)$, con $u_{e1} < u^* < 1$.

La relación entre v^u y v^s , determina la estabilidad del punto $(u_{e2}, u_{e2} + C)$ de la siguiente manera.

1. Supongamos que $v^s > v^u$, entonces el punto de equilibrio es:
 - 1.1 Un atractor hiperbólico, si y sólo si, $(M - 2u_{e2} + 1)u_{e2} < S$.
 - 1.2 Un repulsor hiperbólico, si y sólo si, $(M - 2u_{e2} + 1)u_{e2} > S$.
 - 1.3 Un foco débil, si y sólo si, $(M - 2u_{e2} + 1)u_{e2} = S$.
2. Supongamos que $v^s < v^u$, entonces, es un nodo o foco repulsor hiperbólico y las trayectorias del sistema (2.2) tienen al punto $(0, C)$ como su ω -límite, siendo un equilibrio casi globalmente estable [34, 37].

Demostración: Evaluando la matriz Jacobiana en el punto $(u_{e2}, u_{e2} + C)$ asumiendo L_2 negativo, positivo o cero, y considerando las posiciones relativas de la variedad estable del punto $(u_{e1}, u_{e1} + C)$ y la variedad inestable del punto $(1, 0)$.

Corolario 3.2. *Existe una bifurcación de Hopf generada cuando $(u_{e2}, u_{e2} + C)$ es un foco débil.*

Demostración: Usando la condición de transversalidad.

$$\frac{\partial}{\partial S} (\text{tr} DG_{\nu}(u_e, u_e + C)) = \frac{\partial}{\partial S} ((u_e + C) ((M - 2u_e + 1) u_e - S)) \\ = -(u_e + C) < 0.$$

Teorema 3.4. *Existen condiciones en los parámetros en los cuales los puntos de equilibrio colapsan, dando origen a un silla-nodo atractor y luego a un punto cúspide, es decir, existe una bifurcación de Bogdanov-Takens [29].*

Demostración: Aplicando las condiciones para la existencia del punto de equilibrio silla-nodo al coincidir los puntos de equilibrio positivos.

4. Conclusiones. Aunque los modelos descritos con EDO pueden ser cuestionados por diversas limitaciones y por la existencia de hipótesis subyacentes, se han incorporado a los modelos diversos fenómenos ecológicos presentes en muchas poblaciones o en las interacciones entre especies, tales como el uso de refugio por una parte de la población de presas, formación de grupos de defensa, comportamiento de rebaño, agregación, defensas inducibles, captura o cosecha (modelos bioeconómicos [10]), enfermedades (modelos eco-epidemiológicos), migraciones, etc. Esto ha incrementado las dificultades de análisis de los sistemas que describen esos modelos que consideran depredación [2].

La inclusión del efecto Allee afectando a la población de presas a bajas densidades de población, no sólo tiene importancia ecológica sino también matemática, pues modifica fuertemente la dinámica del modelo que no considera ese efecto [27].

Analíticamente deben ser estudiados diferentes casos, asumiendo Allee fuerte $m > 0$, Allee débil $m < 0$ y el caso especial de efecto Allee débil $m = 0$.

En el único caso aquí estudiado cuando $m > 0$, se han detectado existencia de varios tipos de bifurcaciones, tales como: Bifurcación de Hopf, Homoclínica, Heteroclínica, Bogdanov-Takens y Hopf Múltiple [9, 29], lo cual revela su riqueza dinámica. Las propiedades del sistema para los otros casos será estudiado en un trabajo posterior.

En resumen se pueden destacar los siguientes aspectos del modelo modificado de Leslie-Gower [31].

1. Puede existir hasta dos puntos de equilibrio positivos.
2. Existe una curva separatriz en el plano de fase, dividiendo el comportamiento de las soluciones del sistema. Dos trayectorias con condiciones iniciales muy cercanas, pero a diferente lado de esa separatriz pueden tener ω - límites muy alejados, como son el punto $(0, C)$, o bien, el punto de equilibrio positivo o un ciclo límite estable. Eso implica que existe una alta dependencia de las soluciones a las condiciones iniciales, para el mismo subconjunto de parámetros. Entonces, para tamaños poblacionales de presas y depredadores cercanos, la población de presas puede desaparecer o coexistir con sus depredadores en el largo plazo, ya sea en valores fijos u oscilando alrededor de ese punto.
3. Existen valores de parámetros para los cuales una órbita homoclínica generada por un punto silla hiperbólico. El rompimiento de esta curva cuando varían los parámetros, origina un ciclo límite no-infinitesimal (teniendo una bifurcación homoclínica [2]), cuya estabilidad debe ser determinada. La existencia de esta curva, difícil de visualizar en las simulaciones numéricas, implica que las poblaciones pueden coexistir en un subconjunto reducido del espacio de fase. La curva homoclínica es la frontera de la bacía de atracción del punto de equilibrio positivo atractor.
4. Existen condiciones en el espacio de parámetros para las cuales puede haber hasta dos ciclos límites concéntricos alrededor de un punto de equilibrio positivo (Hay una bifurcación de Hopf múltiple [18]).
5. Cuando los dos puntos de equilibrio coinciden, se genera un punto cúspide y se obtiene una bifurcación de Bogdanov-Takens.

La existencia de múltiples ciclos límites es una propiedad matemática que está relacionada con el problema 16 de Hilbert, propuesto el año 1900 por el matemático David Hilbert, relacionado con la cantidad de ciclos límites y su posición relativa de sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias polinomiales y que aún permanece no resuelto [18].

En el ámbito de los modelos de depredación tampoco es conocida una interacción en la naturaleza o creada en laboratorio que posea al menos de dos ciclos límites (ciclos ecológicamente estables). Esto implica que el sistema que describa el modelo debe tener al menos tres ciclos límites, dos de ellos estables y el tercero entre ambos debe ser inestable [18].

Comparando nuestros resultados con los obtenidos en [23], vemos que las dinámicas son similares y por tanto pareciera que el parámetro β no tiene una fuerte incidencia en el comportamiento del modelo. Sin embargo, con el modelo estudiado en [27] hay una gran diferencia, pues en el modelo sin considerar efecto Allee, el único punto de equilibrio positivo es global asintóticamente estable.

Es bien sabido que cualquier modelo representa una abstracción de la realidad. El problema no es si son verdaderos, sino si son válidos y creíbles los resultados obtenidos, bajo los supuestos declarados y

subyacentes en el modelo.

En el artículo de Berryman et al. [5] se expresa que: “Además de una base mecanicista lógica, un modelo depredador-presa creíble también debe poseer propiedades biológicas y ecológicas razonables”. En ese trabajo, se establecen los atributos mínimos para que un modelo depredador-presa sea creíble. Luego, estos atributos determinan varias condiciones para la ecuación de las presas y diferentes condiciones para los parámetros.

Nosotros consideramos que los modelos expuestos satisfacen esos requerimientos y que las interpretaciones ecológicas de los resultados analíticos obtenidos tienen coherencia y son congruentes con los supuestos declarados.

Por otra parte, estos resultados obtenidos pueden servir de base o ser comparados con modelos en que se usan otros tipos de herramientas matemáticas.

ORCID and License

Eduardo González-Olivares <https://orcid.org/0000-0003-3907-0076>

Alejandro Rojas-Palma <https://orcid.org/0000-0002-5837-1571>

This work is licensed under the [Creative Commons Attribution-NoComercial-ShareAlike 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).

Referencias

- [1] Bacaër N. A short history of Mathematical Population Dynamics. New York: Springer-Verlag; 2011.
- [2] Bazykin AD. Nonlinear Dynamics of interacting populations. Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. 1998.
- [3] Beddington JR. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *J. of Animal Ecology*. 1975; 44(1):331-340.
- [4] Berec L, Angulo E, Courchamp F. Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology and Evolution*. 2007; 22:185-191.
- [5] Berryman AA, Gutierrez AP, Arditi R. Credible, parsimonious and useful predator-prey models - A reply to Abrams, Gleeson and Sarnelle. *Ecology*. 1995; 76:1980-1985.
- [6] Birkhoff G, Rota GS. Ordinary Differential Equations. (4th ed.) New York: John Wiley & Sons; 1989.
- [7] Boukal DS, Berec L. Single-species models and the Allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *J. of Theoretical Biology*. 2002; 218:375-394.
- [8] Boukal DS, Berec L. Modelling mate-finding Allee effects and populations dynamics, with applications in pest control. *Population Ecology*. 2009; 51:445-458.
- [9] Chicone C. Ordinary differential equations with applications. (2nd edition). Texts in Applied Mathematics 34. New York: Springer; 2006.
- [10] Clark CW. Mathematical Bioeconomic: The optimal management of renewable resources. Second edition. New York: John Wiley and Sons; 1990.
- [11] Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B. Inverse dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*. 1999; 14:405-410.
- [12] Courchamp F, Berec L, Gascoigne J. Allee effects in Ecology and Conservation. New York: Oxford University Press; 2007.
- [13] DeAngelis D, Goldstein R, O'Neill R. A model for tropic interaction. *Ecology*. 1975; 56:881-892.
- [14] Dennis B. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Nat. Resource Modeling*. 1989; 3:481-538.
- [15] Dumortier F. Singularities of vector fields. IMPA Brazil: Monografías de Matemática Vol. 32; 1978.
- [16] Freedman HI. Deterministic Mathematical Model in Population Ecology. New York: Marcel Dekker; 1980.
- [17] Freedman HI. Stability analysis of a predator-prey system with mutual interference and density-dependent death rates. *Bull. of Math. Biology*. 1979; 41:67-78.
- [18] Gaiko VA. Global Bifurcation theory and Hilbert's sixteenth problem. New York: Math. and its Applications 559, Kluwer Academic Publishers; 2003.
- [19] Gause GF. The struggle for existence. New York: Dover; 1934.
- [20] Goh B-S. Management and Analysis of Biological Populations. New York: Elsevier Scientific Publishing Company; 1980.
- [21] González-Olivares E, Sáez E, Stange E, Szantó I. Topological description of a non-differentiable bio-economics model, *Rocky Mountain J. of Math*. 2005; 35(4):1133-1155.
- [22] González-Olivares E, González-Yañez B, Mena-Lorca J, Ramos-Jiliberto R. 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 BIOMAT 2006*. Rio de Janeiro: E-papers Serviços Editoriais Ltda.; 2007. p. 53-71.
- [23] González-Olivares E, Mena-Lorca J, Rojas-Palma A, Flores JD. Dynamical complexities in the Leslie-Gower predator-prey model as consequences of the Allee effect on prey. *App. Math. Modelling*. 2011; 35:366-381.
- [24] González-Olivares E, Cabrera-Villegas J, Córdova-Lepe F, Rojas-Palma A. Competition among predators and Allee effect on prey: their influence on a Gause-type predation model. *Math. Problems in Engineering*. vol. 2019. 2019; Article ID 3967408, 19 pages.
- [25] González-Olivares E, Arancibia-Ibarra C, Rojas-Palma A, González-Yañez B. Dynamics of a Leslie-Gower predation model considering a generalist predator and the hyperbolic functional response. *Math. Biosciences and Engineering*. 2019; 16(6):7995-8024.
- [26] González-Olivares E, Gallegos-Zuñiga J. Estabilidad en un modelo de depredación del tipo Leslie-Gower modificado considerando competencia entre los depredadores (Stability in a modified Leslie-Gower type predation model considering competence among predators). *Selecciones Matemáticas*. 2020; 7(1):10-24.
- [27] González-Olivares E, Rojas-Palma A. Global stability in a modified Leslie-Gower type predation model assuming mutual interference among generalist predators. *Mathematical Biosciences and Engineering*. 2020; 17(6):7708-7731.
- [28] Kot M. Elements of Mathematical Ecology. Cambridge, New York: Cambridge University Press; 2003.

- [29] Kuznetsov YA. Elements of applied bifurcation theory. (3rd ed). New York: Springer-Verlag; 2004.
- [30] Leslie PH. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*. 1948; 35:213-245.
- [31] Leslie PH, Gower JC. The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species. *Biometrika*. 1960; 47:219-234.
- [32] Liermann M, Hilborn R. Depensation: evidence, models and implications. *Fish and Fisheries*. 2001; 2:33-58.
- [33] May RM. Stability and complexity in model ecosystems. (2nd edition). Princeton: Princeton University Press; 2001.
- [34] Monzón P. Almost global attraction in planar systems., *System and Control Letter* 2005; 54:753-758.
- [35] Murray JD. *Mathematical Biology I. An Introduction* (3rd ed.) New York: Springer; 2002.
- [36] Philip JR. Sociality and sparse populations. *Ecology*. 1957; 38:107-111.
- [37] Rantzer A. A dual to Lyapunov's stability theorem. *System and Control Letter* 2001; 42:161-168.
- [38] Scudo FM, Ziegler JR. *The golden age of Theoretical Ecology 1923-1940*. Lecture Notes in Biomathematics 22. Berlin: Springer-Verlag; 1978.
- [39] Stephens PA, Sutherland WJ. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 1999; 14:401-405.
- [40] Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP. What is the Allee effect?. *Oikos*. 1999; 87:185-190.
- [41] Thieme HR. *Mathematics in Population Biology*. Princeton Series in Theoretical and Computational Biology, Princeton: Princeton University Press; 2003.
- [42] Turchin P. *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*, Monographs in Population Biology 35. Princeton: Princeton University Press; 2003.
- [43] Vera-Damián Y, Vidal C, González-Olivares E. Dynamics and bifurcations of a modified Leslie-Gower type model considering a Beddington-DeAngelis functional response. in: *press Mathematical Methods in the Applied Sciences*. 2019; 42:3179-3210.
- [44] Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie della R. Accademia dei Lincei*, S.VI, IT. 1926; II:31-113.
- [45] Watt KEF. A Mathematical model for the effect of densities of attacked and attacking species on the number attacked. *Canadian Entomologist*. 1959; 91(3):129-144.