Journal homepage http://revistas.unitru.edu.pe/index.php/SSMM

SELECCIONES MATEMÁTICAS
Universidad Nacional de Trujillo
ISSN: 2411-1783 (Online)
2024; Vol.11(2):249-258.

Refuge used by prey as a function of predator numbers in a Leslie-type model

Refugio usado por las presas dependiente de la cantidad de depredadores en un modelo de tipo Leslie

Paulo Tintinago-Ruiz[*], Alejandro Rojas-Palma[†] and Eduardo González-Olivares[‡]

Received, Oct. 01, 2024; Accepted, Dec. 12, 2024; Published, Dec. 27, 2024

How to cite this article:
Tintinago-Ruiz P. et al. *Refuge used by prey as a function of predator numbers in a Leslie-type model*. Selecciones Matemáticas. 2024;11(2):249–258. http://dx.doi.org/10.17268/sel.mat.2024.02.04

Abstract

This paper deals with a continuous-time predator-prey model of Leslie-Gower type considering the use of a physical refuge by a fraction of the prey population. The fraction of hidden prey is assumed to be dependent on the presence of predators in the environment.

The conditions for the existence of equilibrium points and their local stability are established. In particular, it is shown that the point $(0;0)$ has a great importance in the dynamics of the model, since it determines a separating curve Σ that divides the behavior of the trajectories.

Those trajectories that are above this curve have as their $\omega - limit$ the point $(0;0)$, so the extinction of both populations may be possible depending on the initial conditions.

Keywords . Predator-prey model, refuge, stability, bifurcations, limit cycles, separatrix curves.

Resumen

Este trabajo trata de un modelo depredador-presa en tiempo continuo de tipo Leslie-Gower considerando el uso de un refugio físico por una fracción de la población de presas. Se supone que la fracción de presas escondidas es dependiente de la presencia de los depredadores.

Se establecen las condiciones para la existencia de puntos de equilibrio y su estabilidad local. En particular, se muestra que el punto $(0;0)$ tiene una gran importancia en la dinámica del modelo, ya que determina una curva separatriz Σ que divide el comportamiento de las trayectorias.

Aquellas que se encuentran por encima de esta curva tienen como $\omega - límite$ el punto $(0;0)$, por lo que la extinción de ambas poblaciones puede ser posible según las condiciones iniciales.

Concluímos que el comportamiento de los sistemas depende de la expresión matemática para describir la cantidad de presas refugiadas.

Palabras clave. Modelo depredador-presa, refugio, estabilidad, bifurcaciones, ciclos límites, curvas separatrices.

[*]Universidad del Quindío, Armenia, Colombia. (pctintinago@uniquindio.edu.co).

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

[‡]Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile. **Correspondence author** (ejgonzal@ucv.cl).

1. Introducción. En 1948 el fisiólogo escoces Patrick Holt Leslie [1] propuso un modelo que no se ajusta al modelo de Lotka-Volterra formulado por el matemático italiano Vito Volterra [2] en 1926; tampoco se adapta al modelo compartimentado propuesto por el biólogo ruso Georgii F. Gause en 1934 [3].

El modelo de Leslie [4, 5] se caracteriza porque la ecuación de crecimiento del depredador es de tipo logístico. Leslie asumió que la capacidad de carga ambiental convencional de los depredadores K_y es proporcional a la abundancia de presas x [6], es decir, $K_y = nx$ [6, 7]. En este caso, se dice que el depredador es *especialista* [7].

Un aspecto importante en la interacción depredador-presa es la *respuesta funcional* o *función de consumo*, la cual se refiere al cambio en la densidad de presas atacadas por un depredador en cada unidad de tiempo [8]. En el modelo de Leslie, la respuesta funcional del depredador se expresa mediante la función lineal $h(x) = qx$, tal como se utiliza en el modelo de Lotka-Volterra [6, 7]. Es descrito por el sistema

$$X_{\psi}(x,y):\begin{cases}\frac{dx}{dt} &= r\left(1-\frac{x}{K}\right)x-qxy\\ \frac{dy}{dt} &= s\left(1-\frac{y}{nx}\right)y,\end{cases}\tag{1.1}$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ son los tamaños poblacionales de presa y depredador, respectivamente, con $\psi = (r, K, q, s, n) \in \mathbb{R}^5_+$, y el sistema tiene las siguientes propiedades [9] :

1. está definido en
   $\Omega = \{:\ x > 0,\ y \geq 0\} = \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+$,
2. no está definido en el punto origen $(0, 0)$,
3. el conjunto $\Gamma = \left\{(x,y)\,(x,y) \in \mathbb{R}^2 : 0 < x \leq K,\ y \geq 0\right\}$ es una región positivamente invariante,
4. existe un único punto de equilibrio positivo $\left(\frac{Kr}{r+Knq}, \frac{nKr}{r+Knq}\right)$, para todo valor de parámetros.
5. el punto $\left(\frac{Kr}{r+Knq}, \frac{nKr}{r+Knq}\right)$ es global asintóticamente estable (gas. [10]).
6. no existe ciclos (órbitas periódicas).

En este trabajo se analiza un modelo depredador-presa en tiempo continuo de tipo Leslie-Gower, considerando el uso de refugios espaciales (madrigueras o escondites) por parte de las presas.

El uso del refugio por parte de las presas es una de las conductas antidepredatorias (Antipredator behavior APB) que habitualmente se utiliza para evitar la depredación [13, 15]. Matemáticamente, hay varias formas de describir el número de presas en refugio (abrigo, cobertura, guarida o refugio), denotado por x_r [11, 12, 14, 15].

En el libro de J. Maynard Smith se describen algunas formas de modelar el refugio [16]. Alli se supone que la cantidad de presas ocultas es proporcional al tamaño de la población de presas o es un número constante, es decir,

i) $x_r = \beta x$ o ii) $x_r = \gamma$ [13, 17, 18].

Sin embargo, se han propuesto otras alternativas [11, 12, 14]. Nosotros supondremos que la cantidad de presas en el refugio x_r es proporcional a la cantidad de depredadores presentes en el medio ambiente, esto es, $x_r = \sigma y$ [11, 12, 14, 15].

El resto del artículo se organiza de la siguiente manera: en la Sección 2 formularemos el modelo tipo Leslie-Gower considerando el refugio. En la Sección 3 mostraremos las principales propiedades del modelo. En la Sección 4 discutiremos las consecuencias del refugio sobre el modelo tipo Leslie-Gower modificado.

2. Propuesta del modelo. El modelo analizado se describe mediante el sistema de ecuaciones diferenciales bidimensionales autónomas

$$X_{\mu}(x,y):\begin{cases}\frac{dx}{dt} &= r\left(1-\frac{x}{K}\right)x-q(x-\sigma y)y\\ \frac{dy}{dt} &= s\left(1-\frac{y}{n(x-\sigma y)}\right)y,\end{cases}\tag{2.1}$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ indican los tamaños poblacionales de presa y depredador, respectivamente, en cualquier momento $t \geq 0$, sujeto a $x(0) > 0$ e $y(0) > 0$, medidos en número de individuos, biomasa o densidad por unidad de área o volumen, con $\mu = (r, K, q, \sigma, s, n) \in \mathbb{R}^6_+$. Los parámetros tienen los significados ecológicos descritos en la siguiente tabla:

Tabla 1. Parámetros y significados en el sistema (1)

Parámetros	Significados
r	tasa de crecimiento intrínseca de la presa o potencial biótico
K	capacidad de carga ambiental de la presa
q	tasa de consumo de depredadores
s	tasa de crecimiento intrínseca del depredador
σ	proporción de depredadores en el medio ambiente

Por razones ecológicas se debe cumplir $(x-\sigma y)>0$, ya que el sistema deja de representar un modelo de depredación, cuando $x-\sigma y\leq 0$.

El sistema no es del tipo Kolmogorov. [8, 19], ya que el eje vertical no es un conjunto invariante. El dominio del sistema (1) o campo vectorial $X_{\mu}\,(x,y)$ es el conjunto

$$\Omega=\left\{(x,y)\in\mathbb{R}^2:\ x>0,\ y>0\right\}=\mathbb{R}_0^+\times\,\mathbb{R}_0^+.$$

El modelo original de Leslie-Gower [4, 5] no está definido en $x=0$, pero el sistema $(2{,}1)$ no está definido en el punto $(0,0)$. Los puntos de equilibrio o singularidades del campo vectorial son: $(K,0)$ y aquellos determinados por la intersección de las isoclinas

$y=n\,(x-\sigma y)$ y $r\left(1-\frac{x}{K}\right)x-q\,(x-\sigma y)\,y=0.$

Para simplificar los cálculos y hacer una adecuada descripción del comportamiento del sistema $(2{,}1)$, realizamos un cambio de variables y un reescalamiento del tiempo descrito en el siguiente:

Lema 2.1 (Sistema topológicamente equivalente).
El sistema $(2{,}1)$ es topológicamente equivalente [20] al siguiente sistema

$$Y_{\eta}\,(u,v):\begin{cases}\frac{du}{d\tau} &=& ((1-u)\,u-Q\,(u-Av)\,v)\,(u-Av)\\ \frac{dv}{d\tau} &=& S\,((u-Av)-v)\,v,\end{cases}\tag{2.2}$$

con $\eta=(Q,A,S)\in\mathbb{R}_+^3$ y $1-Bv>0$.
Demostración: Sea $x=Ku$ e $y=nKv$.
Luego, $\frac{dx}{dt}=K\frac{du}{dt}$ y $\frac{dy}{dt}=nK\frac{dv}{dt}$.
Sustituyendo en el campo vectorial $X_{\mu}\,(x,y)$, tenemos:

$$\begin{cases}K\frac{du}{dt} &=& r\left(1-\frac{Ku}{K}\right)Ku-q\,(Ku-\sigma nKv)\,nKv\\ Kn\frac{dv}{dt} &=& s\left(1-\frac{Kv}{(Ku-\sigma Knv)}\right)Knv.\end{cases}$$

Simplificando y factorizando obtenemos

$$\begin{cases}\frac{du}{dt} &=& r\,(1-u)\,u-q\,(u-\sigma nv)\,nKv\\ \frac{dv}{dt} &=& s\left(1-\frac{v}{((u-\sigma nv))}\right)v.\end{cases}$$

Sea $\tau=\frac{r}{(u-\sigma nv)}t$, entonces $\frac{dz}{dt}=\frac{du}{d\tau}\frac{d\tau}{dt}=\frac{r}{(u-\sigma nv)}\frac{dz}{d\tau}$ con $z\in\{x,y\}$.
Sustituyendo y simplificando, tenemos

$$\begin{cases}\frac{du}{dt} &=& \left((1-u)\,u-\frac{qkn}{r}\,(u-\sigma nv)\,v\right)\left((u-\sigma nv)+\frac{c}{nk}\right)\\ \frac{dv}{dt} &=& \frac{s}{r}\,((u-\sigma nv)-v)\,v.\end{cases}$$

Realizando las sustituciones $Q=\frac{qkn}{r}$, $S=\frac{s}{r}$ y $A=\sigma n$, entonces se obtiene el sistema $(2{,}2)$.

Observación 2.1 (Difeomorfismo).
El cambio de variables y el reescalamiento del tiempo son determinados por la función:

$\varphi:\bar{\Omega}\times\mathbb{R}\to\Omega\times\mathbb{R}$

tal que,

$\varphi\,(u,v,\tau)=\left(Ku,Knv,\frac{u-\sigma nv}{r}\tau\right)=(x,y,t),$

con

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

Como

$$\det D\varphi\left(u, v, \tau\right) = \det \begin{pmatrix} K & 0 & 0 \\ 0 & Kn & 0 \\ 0 & -\frac{n}{r}\sigma\tau & \frac{u-\sigma nv}{r} \end{pmatrix} = \frac{1}{r}K^2 n\left(u - nv\sigma\right) > 0.$$

Entonces, φ es un difeomorfismo [21] que preserva la orientación del tiempo, para el cual el campo vectorial (1) en el nuevo sistema de coordenadas es topológicamente equivalente al campo vectorial $Y_\eta = \varphi \circ X_\mu$, y las ecuaciones diferenciales asociadas están dadas por el sistema polinomial (2).

Por razones ecológicas se debe cumplir $1 - Bv > 0$, ya que el sistema deja de representar un modelo de depredación, cuando $1 - Bv \leq 0$.

Los puntos de equilibrio del sistema (2,2) o singularidades del campo vectorial $Y_\eta\left(u, v\right)$ son: $\left(0, 0\right), \left(1, 0\right)$ y $\left(u_e, v_e\right)$ determinada por la intersección de las isoclinas $(u - Av) - v = 0$ y $(1 - u)u - Q(u - Av)v = 0$.

Reemplazando $v = \frac{u}{A+1}$ en la primera isoclina, la abscisa u de los puntos de equilibrio positivos es solución de la ecuación de segundo grado:

$$\frac{(A+1)^2+Q}{(A+1)^2}u^2 - u = 0.$$

Si $u = 0$ entonces $v = 0$, y tiene el punto $(0, 0)$.

Si $u = \frac{(A+1)^2}{(A+1)^2+Q}$ entonces $v = \frac{A+1}{(A+1)^2+Q}$, y se obtiene el único punto de equilibrio positivo

$$\left(u_e, v_e\right) = \left(\frac{(A+1)^2}{(A+1)^2+Q}, \frac{A+1}{(A+1)^2+Q}\right).$$

Para obtener las componentes de la matriz jacobiana del sistema (2) definimos

$G\left(u, v\right) = (1 - u)u - Q(u - Av)v$, para la cual se cumple que

$G\left(1, 0\right) = G\left(0, 0\right) = G\left(u_e, v_e\right) = 0.$

Luego:

$\frac{d}{du}\left(\left(\left(1 - u\right)u - Q\left(u - Av\right)v\right)\left(u - Av\right)\right) = \left(u - Av\right)\frac{d}{du}\left(\left(\left(1 - u\right)u - Q\left(u - Av\right)v\right)\right) + G\left(u, v\right)$

$$DY_\eta\left(u, v\right)_{11} = \left(u - Av\right)\left(1 - Qv - 2u\right) + G\left(u, v\right)$$

$\frac{d}{dv}\left(\left(\left(1 - u\right)u - Q\left(u - Av\right)v\right)\left(u - Av\right)\right) = \left(u - Av\right)\frac{d}{dv}\left(\left(\left(1 - u\right)u - Q\left(u - Av\right)v\right)\right) - AG\left(u, v\right)$

$$DY_\eta\left(u, v\right)_{12} = \left(u - Av\right)\left(-Q\left(u - 2Av\right)\right) - AG\left(u, v\right)$$

$S\frac{d}{du}\left(\left(\left(u - Av\right) - v\right)v\right) = Sv$

$S\frac{d}{dv}\left(\left(\left(u - Av\right) - v\right)v\right) = -S\left(2v - u + 2Av\right).$

3. Resultados principales. Para el sistema (2,2) o campo vectorial $Y_\eta\left(u, v\right)$, tiene las siguientes propiedades:

Lema 3.1 (Región de invarianza).

El conjunto

$$\bar{\Gamma} = \left\{(u, v) \in \bar{\Omega} : 0 \leq u < 1, v \geq 0\right\}$$

es una región positivamente invariante.

Demostración: Notamos que el sistema no es de tipo Kolmogorov, pues el eje vertical no es positivamente invariante

Considerando $u = 1$, tenemos que

$$\frac{du}{d\tau} = ((-Q(1 - Av)v)(1 - Av) = -Qv\left(Av - 1\right)^2 < 0.$$

Cualquiera que sea el signo de $\frac{dv}{d\tau}$, Las trayectorias que comienzan en los puntos (u, v) con $u > 1$, entran en el conjunto $\bar{\Gamma}$.

Aquellas con condiciones iniciales dentro del conjunto $\bar{\Gamma}$ no pueden abandonarlo.

Lema 3.2 (Acotamiento de la soluciones).

Las soluciones están acotadas

Demostración: Utilizando la compactificación de Poincaré.

Sea $X = \frac{u}{v}$, $Y = \frac{1}{v}$, entonces,

$$\breve{Y}_\eta(X,Y):\begin{cases}\dfrac{dX}{d\tau} & = \frac{1}{v^2}\left(v\dfrac{du}{d\tau}-u\dfrac{dv}{d\tau}\right)\\ \dfrac{dY}{d\tau} & = -\frac{1}{v^2}\dfrac{dv}{d\tau}.\end{cases}$$

El nuevo sistema toma la forma:

$$\breve{Y}_\eta(X,Y):\begin{cases} v\dfrac{dX}{d\tau} & = \left(\left(1-\frac{X}{Y}\right)\left(\frac{X}{Y}\right)-Q\left(\frac{X}{Y}-A\left(\frac{1}{Y}\right)\right)\frac{1}{Y}\right)\left(\frac{X}{Y}-A\left(\frac{1}{Y}\right)\right)\ \frac{X^2}{Y^2}-\frac{u}{v}\dfrac{dv}{d\tau}\\ \dfrac{dY}{d\tau} & = S\left(\frac{X}{Y}\ -A\left(\frac{1}{Y}\right)-\frac{1}{Y}\right)(-Y),\end{cases}$$

es decir,

$$\bar{Y}_\eta(X,Y):\begin{cases}\dfrac{dX}{d\tau} & = -\frac{1}{Y^2}\left(\begin{array}{c}A^2Q-AX^2+QX^2-X^2Y+X^3\\ +SX^2Y-2AQX+AXY-SXY+CSXY^2-ASXY\end{array}\right)\\ \dfrac{dY}{d\tau} & = S(A-X+1).\end{cases}$$

Efectuando un reescalamiento de tiempo dado por $T=\frac{1}{Y^2}\tau$, se obtiene

$$\tilde{Y}_\eta(X,Y):\begin{cases}\dfrac{dX}{d\tau} & = -\left(A^2Q-AX^2+QX^2-X^2Y+X^3+SX^2Y-2AQX+AXY-SXY-ASXY\right)\\ \dfrac{dY}{d\tau} & = SY^2(A-X+1).\end{cases}$$

Evaluando la matriz jacobiana del campo vectorial $\tilde{Y}_\eta(X,Y)$ en $(0,0)$ tenemos:

$$D\tilde{Y}_\eta(0,0)=\begin{pmatrix}2AQ & 0\\ 0 & 0\end{pmatrix}.$$

Ahora, para obtener valores propios diferentes de cero, consideraremos el método del blowing-up direccional [21], realizando el siguiente cambio de variables: $X=r$ e $Y=r^2s$, obteniendo

$$V_\eta(r,s):\begin{cases}\dfrac{dr}{dT}=\dfrac{dr}{dT}\\ \dfrac{ds}{dT}=\frac{1}{r^2}\left(\dfrac{dY}{dT}-2rs\dfrac{dr}{dT}\right).\end{cases}$$

Entonces,

$$V_\eta(r,s):\begin{cases}\dfrac{dr}{dT} & = -\left(\begin{array}{c}A^2Q-Ar^2+Qr^2-r^4s+r^3+Ar^3s-Sr^3s\\ +Sr^4s-2AQr-ASr^3s\end{array}\right)\\ \dfrac{ds}{dT} & = \frac{1}{r}s\left(\begin{array}{c}2A^2Q-2Ar^2+2Qr^2-2r^4s+2r^3+2Ar^3s-3Sr^3s\\ +3Sr^4s-4AQr-ASr^3s-2ASr^3s\end{array}\right).\end{cases}$$

Con un nuevo reescalamiento del tiempo dado por $\lambda=\frac{1}{r}T$.

Asi se obtiene un nuevo campo vectorial dado por:

$$\tilde{V}_\eta(r,s):\begin{cases}\dfrac{dr}{dT} & = -r\left(\begin{array}{c}A^2Q-Ar^2+Qr^2-r^4s+r^3+Ar^3s-Sr^3s\\ +Sr^4s-2AQr-ASXr^3s\end{array}\right)\\ \dfrac{ds}{dT} & = s\left(\begin{array}{c}2A^2Q-2Ar^2+2Qr^2-2r^4s+2r^3+2Ar^3s-3Sr^3s\\ +3Sr^4s-4AQr-ASr^3s-2ASr^3s\end{array}\right).\end{cases}$$

Evaluando la matriz jacobiana de $\tilde{V}_\eta(r,s)$ en $(0,0)$, obtenemos

$$D\tilde{V}_\eta(0,0)=\begin{pmatrix}-A^2Q & 0\\ 0 & 2A^2Q\end{pmatrix}.$$

Claramente, $\det D\tilde{V}_\eta(0,0)=-2A^4Q<0$; por lo tanto, $(0,0)$ es un punto silla hiperbólico del campo vectorial $\tilde{V}_\eta(r,s)$.

Entonces, el punto $(0,\infty)$ es un punto silla no hiperbólico del campo vectorial $\bar{Y}_\eta(X,Y)$ y del campo vectorial $Y_\eta(u,v)$.

Por lo tanto, las soluciones del sistema (2) están acotadas.

Para establecer la naturaleza de los equilibrios requerimos a la matriz jacobiana del sistema (2), la cual es:

$$DY_\eta\left(u,v\right)=\begin{pmatrix} DY_\eta\left(u,v\right)_{11} & DY_\eta\left(u,v\right)_{12} \\ Sv & -S\left(2v-u+2Av\right)\end{pmatrix}.$$

Lema 3.3 (Naturaleza del origen).
El equilibrio $(0,0)$ *es un punto silla no hiperbólico del campo vectorial* $Y_\eta\left(u,v\right)$ *que tiene un sector hiperbólico y otro parabólico. Por lo tanto, existe una curva separatriz* $\bar{\Sigma}$ *que divide el comportamiento de las trayectorias en el plano de fase.*

Demostración: Evaluando la matriz jacobiana en el punto $(0,0)$ se tiene la matriz nula, es decir:

$$DY_\eta\left(0,0\right)=\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0\end{pmatrix}.$$

Por lo tanto, el origen es una singularidad no hiperbólica. Para desingularizar el origen, consideramos el método blowing-up direccional [21]. Es decir, consideramos la función $\Psi\left(p,pq\right)=\left(u,v\right)$. Entonces,

$$\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right):\begin{cases}\dfrac{dp}{d\tau} &= \frac{du}{d\tau}\\ \dfrac{dq}{d\tau} &= \frac{1}{p}\left(\frac{dv}{d\tau}-q\frac{dp}{d\tau}\right).\end{cases}$$

o sea,

$$\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right):\begin{cases}\dfrac{dp}{d\tau} &= -QA^2p^3q^3+2QAp^3q^2+Ap^3q-Ap^2q-Qp^3q-p^3+p^2\\ \dfrac{dq}{d\tau} &= \begin{array}{l}p^2q-pq+Apq^2-Spq^2-Ap^2q^2+Qp^2q^2\\ +Spq+A^2Qp^2q^4-ASpq^2-2AQp^2q^3.\end{array}\end{cases}$$

Reescalando el tiempo por $T=p\tau$, se obtiene:

$$\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right):\begin{cases}\dfrac{dp}{d\tau} &= -QA^2p^2q^3+2QAp^2q^2+Ap^2q-Apq-Qp^2q-p^2+p\\ \dfrac{dq}{d\tau} &= \begin{array}{l}pq-q+Aq^2-Sq^2-Apq^2+Qpq^2\\ +Sq+A^2Qpq^4-ASq^2-2AQpq^3.\end{array}\end{cases}$$

Si $p=0$, entonces $\dfrac{dp}{d\tau}=0$.

Además,

$$\begin{aligned}\frac{dq}{d\tau}&=q\left(S+Aq-Sq-ASq-1\right)\\ &=q\left(\left(A-S-AS\right)q+\left(S-1\right)\right).\end{aligned}$$

Luego, las singularidades del campo $\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right)$ son: $(0,0)$ y $\left(0,\frac{1-S}{(1-S)A-S}\right)$.

Supuesto

i) $1-S>0$, entonces $\left(1-S\right)A-S>0$.

ii) $1-S<0$, entonces $\left(1-S\right)A-S<0$.

Los componentes de la matriz jacobiana del campo $\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right)$ son

$\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right)_{11}=\left(Aq-1\right)\left(\left(2Qq-2AQq^2+2\right)p-1\right)$,

$\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right)_{12}=\left(4QAq-3QA^2q^2+A-Q\right)p^2+\left(-A\right)p$,

$\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right)_{21}=-q\left(Aq-1\right)\left(-AQq^2+Qq+1\right)$, y

$\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right)_{22}=\left(2Aq-1\right)\left(-2Qq+2AQq^2-1\right)p+\left(1-2Aq-2q\right)S+\left(2Aq-1\right)$

Suponiendo que $S<1$, la matriz jacobiana de $\tilde{Y}_\eta\left(p,q\right)$ evaluada en el punto $\left(0,\frac{1-S}{(1-S)A-S}\right)$ es

$$D\tilde{Y}_\eta\left(0,\frac{1-S}{(1-S)A-S}\right)=\begin{pmatrix}-\frac{S}{A-S-AS} & 0\\ S\left(S-1\right)\frac{2AS^2-2A^2S+QS^2+A^2S^2-2AS-QS+A^2+S^2}{\left((1-S)A-S\right)^4} & 1-S\end{pmatrix}.$$

Luego, $\det D\tilde{Y}_\eta\left(0, \frac{1-S}{(1-S)A-S}\right) = -\frac{S(1-S)}{(1-S)A-S} < 0$.

Además, $D\tilde{Y}_\eta(0,0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & S-1 \end{pmatrix}$.

Luego, $\det D\tilde{Y}_\eta(0,0) = S-1 < 0$ si $S < 1$.

Entonces, $(0,0)$ es un punto de silla en el campo vectorial $\tilde{Y}_\eta(p,q)$, repulsor por el eje horizontal y atractor por el eje vertical.

Por el blowing down [21], el punto $(0,0)$ es un punto de silla no hiperbólico en el sistema (2,2), atractor por el eje vertical, generando una curva separatriz $\bar{\Sigma}$.

Lema 3.4 (Naturaleza del equilibrio $(1,0)$).
El equilibrio $(1,0)$ es un punto silla hiperbólico.
Demostración: Evaluando la matriz jacobiana en el punto $(1,0)$ se tiene

$$DY_\eta(1,0) = \begin{pmatrix} -1 & -Q \\ 0 & S \end{pmatrix}.$$

De este modo, $\det DY_\eta(1,0) = -S < 0$.

Entonces, por el teorema del determinante y la traza [22], el punto $(1,0)$ es un punto silla, atractor por el eje horizontal y repulsor por el eje vertical.

Teorema 3.1 (Naturaleza del equilibrio positivo).
El equilibrio $(u_e, v_e) = \left(\frac{(A+1)^2}{(A+1)^2+Q}, \frac{A+1}{(A+1)^2+Q}\right)$ es un atractor hiperbólico local, para todo valor de parámetros.
Demostración: Evaluando de la matriz jacobiana en el punto (u_e, v_e) se tiene

$$DY_\eta(u_e,v_e) = \begin{pmatrix} (u_e - Av_e)(1 - Qv_e - 2u_e) & (u_e - Av_e)(-Q(u_e - 2Av_e)) \\ Sv_e & -Su_e \end{pmatrix}.$$

Como $v_e = \frac{u_e}{A+1}$, reemplazando se obtiene

$$DY_\eta(u_e,v_e) = \begin{pmatrix} \frac{u_e}{A+1}\left(-\frac{-A+2u_e+2Au_e+Qu_e-1}{A+1}\right) & \frac{u_e}{A+1}Qu_e\frac{A-1}{A+1} \\ S\frac{u_e}{A+1} & -Su_e \end{pmatrix}.$$

Luego,

$$\det DY_\eta(u_e,v_e) = Su_e^2\frac{F(u_e)}{(A+1)^3},$$

con

$$F(u_e) = 2\left((A+1)^2 + Q\right)u_e - (A+1)^2.$$

Como $u_e = \frac{(A+1)^2}{(A+1)^2+Q}$, reemplazando se llega a

$$F(u_e)_2 = (A+1)^2.$$

Luego, $\det DY_\eta(u_e,v_e) = Su_e^2\frac{1}{(A+1)} > 0$.

Por lo tanto la naturaleza del equilibrio (u_e,v_e) depende de la traza, la cual es

$$\begin{aligned} \mathrm{tr}DY_\eta\left(\frac{(A+1)^2}{(A+1)^2+Q}, \frac{A+1}{(A+1)^2+Q}\right) &= \frac{u_e}{A+1}\left(-\frac{-A+2u_e+2Au_e+Qu_e-1}{A+1}\right) - Su_e \\ &= -u_e\frac{F(u_e)_3}{(A+1)^2}, \end{aligned}$$

donde,

$$\begin{aligned} F(u_e)_3 &= -A + S + 2u_e + 2Au_e + Qu_e + A^2S + 2AS - 1 \\ &= (2A+Q+2)u_e + (A+1)^2 S - (A+1). \end{aligned}$$

Reemplazando u_e en $F(u_e)_3$ se obtiene

$$F(u_e)_3 = (A+1)\frac{NF(u_e)_3}{(A+1)^2+Q},$$

con

$$NF(u_e)_3 = (A+1)\left((A+1)^2+Q\right)S + \left((A+1)^2 + AQ\right) > 0.$$

Luego, el equilibrio es atractor local hiperbólico

Teorema 3.2 (Existencia de curva heteroclínica).
Sean $W^s(0,0)$ y $W^u(1,0)$ las variedades estable e inestable de $(0,0)$ y $(1,0)$ respectivamente; entonces existe un subconjunto de parámetros para los cuales la intersección de $W^s(0,0)$ y $W^u(1,0)$ no es vacía, dando lugar a la curva heteroclínica γ [20], que une los puntos $(0,0)$ y $(1,0)$.

Demostración: Hemos probado que el punto $(0,0)$ es una silla no-hiperbólica, generando una curva separatriz $\bar{\Sigma}$ y que el punto $(1,0)$ es una silla hiperbólica.

Es claro que el $\alpha - limit$ de $W^s(0,0)$ y el $\omega - limit$ de $W^u(1,0)$ no están en el infinito en la dirección del eje v.

Entonces, hay puntos $(u^*, v^s) \in W^s(0,0)$ y $(u^*, v^u) \in W^u(1,0)$ donde v^s y v^u son funciones de los parámetros A, Q y S, i.e., $v^s = f_1(A,Q,S)$ and $v^u = f_2(A,Q,S)$.

Además, si $0 < u << 1$, entonces $v^s < v^u$ ($W^s(0,0)$ está por debajo de $W^u(1,0)$); si $0 << u < 1$, entonces $v^s > v^u$ ($W^s(0,0)$ está por encima de $W^u(1,0)$). Dado que el campo vectorial $Y_\eta(u,v)$ es continuo con respecto a los valores de los parámetros, entonces la variedad inestable $W^s(0,0)$ interseca la variedad inestable $W^u(1,0)$.

Por lo tanto, existe $(u_s^*, v_u^*) \in \bar{\Gamma}$ (región invariante), tal que $v_*^s = v_*^u$. Esta ecuación define una superficie en el espacio de parámetros para la cual existe la curva heteroclínica γ.

Teorema 3.3 (No existencia de órbitas periódicas).
El sistema (2) *no tiene orbitas periodicas o ciclos.*
Demostración: Aplicando el criterio de Bendixson Dulac [23].
Sea la función $h(u,v) = \frac{1}{(u-Av)uv}$, y sea
$$H(u,v) = \frac{\partial}{\partial u}\left(P(u,v)\,h(u,v)\right) + \frac{\partial}{\partial v}\left(Q(u,v)\,h(u,v)\right),$$
con
$$P(u,v) = ((1-u)\,u - Q\,(u-Av)\,v)\,(u-Av) \ \text{ y } \ Q(u,v) = S\,((u-Av)-v)\,v.$$
Se tiene que:
$$P(u,v)\,h(u,v) = (((1-u)u - Q(u-Av)v)(u-Av))\left(\frac{1}{(u-Av)uv}\right)$$
$$= \frac{1}{v} - \frac{u}{v} - Q + A\frac{Q}{u}v,$$
$$\frac{d}{du}\left(\frac{1}{v} - \frac{u}{v} - Q + A\frac{Q}{u}v\right) = -\frac{1}{v} - A\frac{Q}{u^2}v.$$
A su vez,
$$Q(u,v)\,h(u,v) = \left(S\,((u-Av)-v)\,v\right)\left(\frac{1}{(u-Av)uv}\right)$$
$$= -\frac{1}{(u-Av)uv}\left(Sv - Su + ASv\right),$$
$$\frac{d}{dv}\left(-\frac{1}{(u-Av)uv}\left(Sv - Su + ASv\right)\right) = -\frac{S}{(-u+Av)^2}\ .$$
Luego,
$$H(u,v) = \left(-\frac{1}{v} - A\frac{Q}{u^2}v\right) + \left(-\frac{S}{(-u+Av)^2}\right).$$
Luego, $H(u,v) < 0$ y no cambia de signo, luego el sistema (2,2) no tiene orbitas periodicas o ciclos.

4. Conclusiones. En este trabajo hemos analizado un modelo depredador-presa [24] tipo Leslie-Gower considerando el uso de refugio por una fracción de la población de presas, proporcional a la cantidad de depredadores presentes en el ambiente.

Realizamos una reparametrización y un reescalamiento temporal para obtener un sistema polinomial topológicamente equivalente [20] con el fin de simplificar el cálculo. Así, hemos demostrado la importancia del punto $(0,0)$ en el modelo Leslie-Gower modificado, aunque el sistema (2,1) no esté definido allí.

En el sistema topológicamente equivalente (2,2), hemos demostrado que la singularidad $(0,0)$ es un punto de naturaleza compleja ya que posee sectores parabólicos e hiperbólicos en el plano de fases. Utilizando el método de explosión, demostramos la existencia de una curva separatriz $\bar{\Sigma}$, determinada por la variedad estable de singularidad no hiperbólica $(0,0)$.

Esta curva divide el comportamiento de las trayectorias, que pueden tener diferentes $\omega - límite$. Por lo tanto, las soluciones son altamente sensibles a las condiciones iniciales. Aquellas trayectorias sobre la curva separatriz $\bar{\Sigma}$ tienen como $\omega - límite$ el punto $(0,0)$, mientras que aquellas bajo esta curva pueden tener como $\omega - límite$ un punto de equilibrio positivo o un ciclo límite estable. Esto implica que dos soluciones con condiciones iniciales muy cercanas pueden terminar muy alejadas una de la otra.

Por lo tanto, en este modelo, cuando las presas utilizan refugio, podría ocurrir que ambos tamaños de población convergen a un punto de equilibrio estable, para ciertas condiciones iniciales. Pero también puede ocurrir que para el mismo conjunto de parámetros, las poblaciones pueden extinguirse ya que el equilibrio $(0,0)$ atrae parte de las trayectorias del sistema.

Comparando la dinámica del modelo aquí estudiado con el modelo original propuesto por Leslie [4], observamos que la existencia de una separatriz Σ en el sistema (2,1) implica una clara diferencia entre ambos, y que el único punto de equilibrio positivo no puede ser global asintóticamente estable (gas), aunque este sistema tampoco tiene ciclos.

Sin embargo, el modelo estudiado se ajusta bien a los criterios y atributos establecidos en [25].

Author contributions. Conceptualización, metodología y análisis formal: P. Tintinago-Ruiz, A, Rojas-Palma and E. González- Olivares. Todos los autores han leído y están de acuerdo en. la versión publicada del manuscrito.

Funding. Los autores no ha recibidos fondos externos.

Conflicts of interest. Los autores declaran no tener conflicto de intereses y aprueban la cesión de los derechos de publicación a la revista. Selecciones Matemáticas.

Acknowledgment. Los autores agradecen a los revisores anónimos

ORCID and License
Paulo Tintinago-Ruiz https://orcid.org/0000-0002-4100-2155
Alejandro Rojas-Palma https://orcid.org/0000-0002-5837-1571
Eduardo González-Olivares https://orcid.org/0000-0003-3907-0076

Referencias

[1] Bacaër N. A short history of Mathematical Population Dynamics, Springer-Verlag, 2011.

[2] 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.

[3] Gause GF. The Struggle for existence, Dover, 1934.

[4] Leslie PH. Some further notes on the use of matrices in population mathematics, Biometrica. 1948; 35:213-245.

[5] 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.

[6] May RM. Stability and complexity in model ecosystems, (2nd edition) Princeton University Press, 2001.

[7] Turchin P. *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*, Monographs in Population Biology 35 Princeton University Press, 2003.

[8] Freedman HI. *Deterministic Mathematical Model in Population Ecology*, Marcel Dekker, 1980.

[9] Bazykin AD. *Nonlinear Dynamics of interacting populations*, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 1998.

[10] Korobeinikov A. A Lyapunov function for Leslie-Gower predator-prey models. Applied Mathematics Letters. 2001; 14:697-699.

[11] Almanza-Vásquez E. González-Olivares E, González-Yañez B, Dynamics of Lotka-Volterra model considering satured refuge for prey, In R. Mondaini (Ed.) BIOMAT 2011 International Symposium on Mathematical and Computational Biology, World Scientific Co. Pte. Ltd. 2012; 62-72.

[12] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Consequences of prey refuge use on the dynamics of some simple predator-prey models: Enhancing stability?, In R. Mondaini (ed.), Proceedings of the Third Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology (BIOMAT-2003), E-Papers Serviços Editoriais Ltda., Rio de Janeiro. 2004; Volumen 2:75-98.

[13] Chen L, Chen F, Chen L On a Leslie-Gower predator prey model incorporating a prey refuge. Nonlinear Analysis Real World & Applications. 2009; 10:2905-2908.

[14] González-Olivares E, González-Yañez B, Becerra-Klix R, Multiple stable states in a model based on predator-induced defenses, Ecological Complexity. 2017; 32:111-120.

[15] González-Olivares E, Rojas-Palma A, López-Cruz R. Influencia del uso de refugios por las presas en el modelo de depredación de Volterra (Influence of the prey refuge on the Volterra predation model), Selecciones Matemáticas. 2024; 11(1):56-68.

[16] Maynard Smith J. Models in Ecology, University Press, (1974).

[17] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Dynamic consequences of prey refuges in a simple model system: more prey, fewer predators and enhanced stability, Ecological Modelling. 2003; 166:135-146.

[18] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Comments to "The effect of prey refuge in a simple predator-prey model" [Ecol. Model. 222 (September(18)) (2011) 3453-3454], Ecological Modelling. 2012; 232:158-160.

[19] Goh B-S. Management and Analysis of Biological Populations, Elsevier Scientific Publishing Company, 1980.

[20] Chicone C. Ordinary Differential Equations with Applications. Texts in Applied Mathematics. Springer, New York, 2008.

[21] Dumortier F, Llibre J, Artés JC. Qualitative theory of planar differential systems, Springer, Berlin, Heidelberg, 2006.

[22] Murray JD. Mathematical Biology, Springer - Verlag New-York, 1989.

[23] Clark CW. Mathematical Bioeconomic. The optimal management of renewable resources, John Wiley and Sons, 1990.

[24] Taylor RJ. Predation. Chapman and Hall, 1984.

[25] 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.