



**Sobre la dinámica de algunos modelos depredador-presa
tipo Leslie con respuesta funcional no monótona y efecto
Allee en las presas**

Francisco Javier Reyes Bahamón

Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales
Departamento de Matemática y Estadística
Maestría en Ciencias-Matemática Aplicada
Manizales - Caldas
2017

**On the dynamics of Leslie-Gower type predator-prey
model with non-monotonic functional response and Allee
effect on prey**

Francisco Javier Reyes Bahamón

National University of Colombia
Department of Mathematics and Statistics
Master of Science in Applied Mathematics
Manizales - Caldas
2017

**Sobre la dinámica de algunos modelos depredador-presa
tipo Leslie con respuesta funcional no monótona y efecto
Allee en las presas**

Francisco Javier Reyes Bahamón

Tesis de maestría presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias-Matemática Aplicada

Director:

Gerard Olivar Tost, Ph.D

Co-Director:

Simeón Casanova Trujillo, Ph.D

Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales

Departamento de Matemática y Estadística

Maestría en Ciencias-Matemática Aplicada

Manizales - Caldas

2017

*Dedicado con mucho amor a:
Mis padres quienes siempre me han apoyado.
Mis hermanos con quienes compartí momentos felices.*

Agradecimientos

El autor expresa sus agradecimientos a:

Mis padres, Luz y Guillermo, por los valores inculcados, la comprensión y apoyo para alcanzar mis metas.

Ph.D. Gerard Olivar Tost director de tesis por el calor humano que tiene hacia las demás personas. Por haber confiado en mí, por el apoyo y cariño que solo puede ofrecer un verdadero amigo.

Ph.D. Simeón Casanova Trujillo co-director de tesis por haber creído en mi responsabilidad académica y quien siempre estuvo dispuesto a resolver mis dudas e inquietudes.

Ph.D. Fernando Córdova Lepe de la Universidad Católica del Maule por invitarme al Grupo de Modelamiento Matemático y Reconocimiento de Patrones (GMMRP) y brindarme todas las herramientas necesarias para llevar a cabo esta investigación.

M.Sc. Eduardo González Olivares por la colaboración prestada y la asesoría permanente que me brindó en Chile. Sus investigaciones ([1] [7] [10] [12]) permitieron el desarrollo de la presente tesis.

Dr. Ernesto Acosta Gemleper y Dra. Deissy Milena Sotelo Castelblanco jurado calificador por sus acertadas recomendaciones que permitieron mejorar la presentación de la tesis.

Dirección de Investigaciones de la sede Manizales - DIMA y Dirección de Relaciones Exteriores de la Universidad Nacional de Colombia por financiar mi pasantía de investigación en la Universidad Católica del Maule, Chile.

Finalmente al grupo docente de la Maestría en Ciencias Matemáticas Aplicada por la formación académica que me brindaron.

Muchas Gracias Universidad Nacional de Colombia

Resumen

En esta tesis se realiza el análisis dinámico de una clase de modelos depredador-presa tipo Leslie-Gower modificado, en el cual las presas y depredadores se localizan en una zona pesquera de acceso abierto.

El modelo es descrito por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, autónomo y no lineal, la respuesta funcional de los depredadores es Holling tipo IV o no-monótona, el crecimiento de las presas es afectada por el efecto Allee.

Un aspecto importante de nuestro análisis es el estudio del punto $(0, 0)$, pues este tiene una fuerte incidencia en el comportamiento del sistema y es esencial para la existencia y extinción de ambas especies.

Se realizan simulaciones en Matcont para ilustrar los resultados analíticos.

Palabras Claves: Modelo Depredador-Presa, Efecto Allee, Respuesta Funcional, Estabilidad, Periodicidad, Bifurcación.

Abstract

This research concerns the analysis of a class of modified predator- prey type Leslie-Gower models, in which prey and predator are located in an open access fishing zone.

The model is described by an autonomous nonlinear ordinary differential equation system, the functional response of predators is Holling IV type or non-monotone, and the growth of prey is affected by the Allee effect.

An important aspect of our analysis is the study of the point $(0, 0)$ since it has a strong influence on the behavior of the system being essential for the existence and extinction of both specie, although the proposed system is not define there.

Some simulations are performed in Matcont to illustrate the analytical results.

Key words: Predator-prey model, Allee effect, functional response, stability, bifurcation.

Declaración

Me permito afirmar que he realizado la presente tesis de manera autónoma y con la única ayuda de los medios permitidos y no diferentes a los mencionados en la propia tesis. Todos los pasajes que se han tomado de manera textual o figurativa de textos publicados y no publicados, los he reconocido en el presente trabajo. Ninguna parte del presente trabajo se ha empleado en ningún otro tipo de tesis.

Manizales, dd.mm.aaaa

(Francisco Javier Reyes Bahamón)

Índice general

NOTACIÓN	11
INTRODUCCIÓN	12
1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS	14
1.1. Operador de evolución	15
1.2. Definición de un sistema dinámico	15
1.3. Existencia y unicidad	17
1.4. Equivalencia topológica	18
1.5. Estabilidad	19
1.6. Variedades estables e inestables	20
1.7. Método del Blowing - Up en \mathbb{R}^2	22
1.8. La esfera de Poincaré y el comportamiento en el infinito	24
1.8.1. El método de compactificación de Poincaré y una interpretación geométrica	25
2. DINÁMICA DE POBLACIONES	28
2.1. Modelos poblacionales continuos	28
2.2. El <i>efecto Allee</i>	30

2.3.	Respuesta funcional de los depredadores	31
2.3.1.	Respuesta funcional Holling tipo I	31
2.3.2.	Respuesta funcional Holling tipo II	32
2.3.3.	Respuesta funcional Holling tipo III	33
2.3.4.	Respuesta funcional Holling tipo IV o no-monótona	34
2.4.	Modelo de tipo Leslie-Gower	35
2.4.1.	Modelos de Leslie-Gower modificados	36
3.	EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA	37
3.1.	Modelo a estudiar	37
3.2.	Resultados básicos	42
3.3.	Naturaleza de los puntos de equilibrio	44
3.3.1.	Puntos críticos sobre los ejes	45
3.4.	Algunas simulaciones	49
3.4.1.	Dos puntos de equilibrio positivos	49
3.4.2.	Bifurcaciones	50
3.4.3.	Cuatro puntos de equilibrio positivos	53
3.4.4.	Bifurcaciones	55
4.	EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RES- PUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA	57
4.1.	El caso especial de efecto Allee débil	57
4.2.	Resultados principales	58
4.3.	Naturaleza de los puntos de equilibrio	60

ÍNDICE GENERAL

4.3.1. Puntos críticos sobre los ejes	63
4.3.2. Naturaleza de los puntos de equilibrio positivos	67
4.3.3. Existencia de un único punto de equilibrio positivo	68
4.4. Algunas simulaciones	70
4.4.1. Punto de equilibrio positivo	70
4.4.2. Bifurcaciones	72
4.4.3. Existencia de dos puntos de equilibrio positivos	76
4.4.4. Existencia de tres puntos de equilibrio positivos	81
4.4.5. Bifurcaciones	89
CONCLUSIONES	92
BIBLIOGRAFÍA	94

NOTACIÓN

Símbolo	Descripción
$x(t)$	Tamaño de la población de presas en cualquier tiempo t , mayor o igual que cero
$y(t)$	Tamaño de la población de depredadores en cualquier tiempo t , mayor o igual que cero
K	Capacidad de carga del medio ambiente de las presas
r	Tasa de crecimiento intrínseca de la población de presas
m	Umbral del Efecto Allee o mínimo de población viable
s	Tasa de crecimiento intrínseca de la población de depredadores
q	Tasa máxima de consumo per cápita (número de presas consumidas por cada depredador en una unidad de tiempo)
n	Calidad de la presa como fuente alimenticia para el depredador
b	Tasa de saturación de depredadores, es decir, la cantidad de presas es tan alta que los depredadores no pueden consumirlas todas
a	Tasa de saturación media, es decir, la cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo
μ	Espacio de parámetros
H	Hopf bifurcation
LP	Limit Point (fold) bifurcation
LPC	Limit Point bifurcation of cycles
PD	Period Doubling (flip) bifurcation

INTRODUCCIÓN

En el estudio de la dinámica de los sistemas ecológicos están las cadenas alimenticias, las cuales son fundamentales para analizar la interacción entre dos especies en relación con la dinámica entre los depredadores y sus presas [10] [36]. La mayoría de los modelos utilizados para explicar dicha interacción son extensiones del modelo de competencia de Lotka-Volterra [11] [17] [29].

En esta investigación el modelo depredador-presa tiene una concepción diferente, pues se describe mediante un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, autónomas no-lineales, teniendo en cuenta las siguientes características:

- i) El crecimiento de las presas es afectada por el efecto Allee [7] [10].
- ii) La respuesta funcional de los depredadores es no-monótona [1] [20] [2].
- iii) La ecuación del tamaño de población de los depredadores es una función de crecimiento de tipo logístico como el modelo Leslie-Gower [22] [36].

El efecto Allee o depensación (depensation) en ciencias pesqueras [17] [18] [24], se puede describir por diversas expresiones matemáticas [14]. Este se refiere a una disminución en la condición física por individuo cuando el tamaño de la población aumenta a niveles muy bajos [2] [14].

Los modelos tipo Leslie-Gower [22] [26] tienen la característica de que la ecuación del tamaño de la población de depredadores es de tipo logístico, la capacidad de carga del medio ambiente es una función que depende de la cantidad de presas disponibles, es decir, la capacidad de carga es proporcional a la abundancia de presas [7].

La respuesta funcional de los depredadores o función de la tasa de consumo, describe la cantidad de presas que puede consumir un depredador en una unidad de tiempo [10] [16]. Una cuestión de interés en el ámbito de la dinámica poblacional y en varios modelos depredador-presa considerados en ecología matemática, es que la respuesta funcional de los depredadores a la densidad de presas se supone que es monótona creciente [2] [7].

En esta investigación, la respuesta funcional es no-monótona y descrita por la función

$$h(x) = \frac{qx^2}{x^2 - bx + a}$$

que corresponde a Holling tipo IV [1].

El problema estudiado se ocupa de la explotación sostenible de dos especies que interactúan, una es la población de presas y la otra la de depredadores que se localizan en una zona pesquera de acceso abierto.

PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

En este capítulo se presentan algunas definiciones y herramientas de la teoría cualitativa de las Ecuaciones Diferenciales Ordinarias, importantes para la comprensión de la tesis. Se exponen los teoremas necesarios para el estudio de los modelos de los capítulos 3 y 4.

También se muestran algunos conceptos de la teoría de los Sistemas Dinámicos Continuos. Las definiciones que se tratan en este capítulo al igual que los teoremas que se presentan, están basados en los libros *Ordinary Differential Equations with Applications* de Carmen Chicone [6], *Elements of applied bifurcation theory* de Yuri Kuznetsov [34] y *Differential Equations and Dynamical Systems* de Lawrence Perko [23]. La investigación se centrará en el espacio planar \mathbb{R}^2 .

1.1. Operador de evolución

El componente principal de un sistema dinámico es una ley de evolución que determina el estado x_t del sistema en el tiempo t , siempre que el estado inicial x_0 sea conocido [34]. La forma más general de especificar la evolución es asumir que para un $t \in T$ un mapa ϕ^t se define en el espacio de estado X ,

$$\phi^t : X \rightarrow X,$$

que transforma un estado inicial $x_0 \in X$ en algún estado $x_t \in X$ en el tiempo t :

$$x_t = \phi^t x_0$$

El mapa ϕ^t es llamado el operador de evolución del sistema dinámico. En el caso del tiempo continuo, la familia $\{\phi^t\}_{t \in T}$ de los operadores de evolución se denomina flujo.

Definición 1.1 *La función $\phi^t : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ se llama un **flujo** del sistema dinámico si $\phi^0 = id$ y $\phi^{t+s} = \phi^t(\phi^s x)$, cuando ambos lados de la ecuación están definidos.*

1.2. Definición de un sistema dinámico

Ahora vamos a dar una definición formal de un sistema dinámico.

Definición 1.2 *Un **sistema dinámico** es una tripleta $\{T, X, \phi^t\}$, donde T es el conjunto del tiempo, X es el espacio de estados, y $\phi^t : X \rightarrow X$ es una familia de operadores de evolución parametrizada por $t \in T$ y satisfaciendo las propiedades*

- a) $\phi^0 : X \rightarrow X$ es la función identidad;
- b) $\phi^{t+s} = \phi^t(\phi^s x)$, para todo $t, s \in T$.

Si $T = \mathbb{N}$ o $T = \mathbb{Z}$, el sistema dinámico es discreto y si $T = \mathbb{R}^+$ o $T = \mathbb{R}$, entonces es un sistema dinámico continuo.

Sean $J \subseteq \mathbb{R}$, $U \subseteq \mathbb{R}^n$ y $\Lambda \subseteq \mathbb{R}^k$ subconjuntos abiertos, y supongamos que $f : J \times U \times \Lambda \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función continuamente diferenciable. Una *ecuación diferencial ordinaria*

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

(E.D.O) es una ecuación de la forma

$$\dot{x} = f(t, x, \lambda), \quad (1.1)$$

donde $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$ denota la diferenciación con respecto a la variable independiente t (generalmente una medida de tiempo). La variable dependiente $x = x(t)$ es el vector de estados y λ es el vector de parámetros. Para una terminología conveniente, especialmente cuando nos ocupamos de los componentes de una ecuación diferencial vectorial, diremos que la ecuación 1.1 es un *sistema de ecuaciones diferenciales* de la forma

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = f_1(t, x_1, x_2, \dots, x_n, \lambda) \\ \dot{x}_2 = f_2(t, x_1, x_2, \dots, x_n, \lambda) \\ \vdots \\ \dot{x}_n = f_n(t, x_1, x_2, \dots, x_n, \lambda) \end{cases} \quad (1.2)$$

Si $\lambda \in \Lambda$ es fijo, entonces una solución de la ecuación diferencial 1.1 es una función $\phi^t : J_0 \rightarrow U$, dado por $t \rightarrow \phi^t$, donde J_0 es un subconjunto abierto de J , tal que

$$\frac{d\phi^t}{dt} = f(t, \phi^t, \lambda) \quad (1.3)$$

para todo $t \in J_0$.

Definición 1.3 Una ecuación diferencial autónoma viene dada por

$$\dot{x} = f(x, \lambda), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad \lambda \in \mathbb{R}^k \quad (1.4)$$

es decir, la función f no depende explícitamente de la variable independiente. Si la función f depende explícitamente de t , entonces la ecuación diferencial correspondiente se llama no autónoma.

Definición 1.4 Las soluciones de la ecuación diferencial 1.1 se llaman trayectorias, curvas de fase o curvas integrales.

Los objetos geométricos básicos asociados a un sistema dinámico $\{T, X, \phi^t\}$ son sus órbitas en el espacio de estado y el *retrato de fase* compuesto por estas órbitas.

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

Definición 1.5 Una órbita que comienza en x_0 es un subconjunto ordenado del espacio de estado X ,

$$Or(x_0) = \{x \in X : x = \phi^t x_0, \text{ para todo } t \in T, \text{ tal que } \phi^t x_0 \text{ se define}\}.$$

Cuando se utiliza una ecuación diferencial para modelar la evolución de la variable de estado para un proceso físico o biológico, un problema trascendental es determinar los valores futuros de la variable de estado desde su valor inicial. El modelo matemático viene dado por un par de ecuaciones

$$\begin{cases} \dot{x} &= f(t, x, \lambda), \\ x(t_0) &= x_0. \end{cases} \quad (1.5)$$

donde la segunda ecuación se denomina condición inicial. Si la ecuación diferencial se define como la ecuación 1.1 y $(t_0, x_0) \in J \times U$, entonces el par de ecuaciones se denomina problema de valor inicial (P.V.I). Por lo tanto, una solución a este problema de valor inicial es sólo una solución ϕ^t de la ecuación diferencial tal que $\phi^{t_0} = x_0$.

Las cuestiones fundamentales de la teoría general de las ecuaciones diferenciales son la existencia y la unicidad con respecto a los parámetros de soluciones de problemas de valor inicial. Con relación a esto, tenemos el siguiente resultado:

1.3. Existencia y unicidad

Teorema 1 (Existencia y Unicidad) Si $J \subseteq \mathbb{R}$, $U \subseteq \mathbb{R}^n$ y $\Lambda \subseteq \mathbb{R}^k$ son conjuntos abiertos, $f : J \times U \times \Lambda \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función continuamente diferenciable y $(t_0, x_0, \lambda_0) \in J \times U \times \Lambda$, entonces existen subconjuntos abiertos $J_0 \subseteq J$, $U_0 \subseteq U$, $\Lambda_0 \subseteq \Lambda$ con $(t_0, x_0, \lambda_0) \in J_0 \times U_0 \times \Lambda_0$ y una función $\phi^t : J_0 \times U_0 \times \Lambda_0 \rightarrow \mathbb{R}^n$ dada por $(t, s, x, \lambda) \mapsto \phi(t, s, x, \lambda)$ tal que para cada punto $(t_1, x_1, \lambda_1) \in J_0 \times U_0 \times \Lambda_0$, la función $t \mapsto \phi(t, t_1, x_1, \lambda_1)$ es la única solución definida en J_0 para el problema de valor inicial dado por la ecuación diferencial 1.1 y la condición inicial $x(t_1) = x_1$.

Las soluciones de una ecuación diferencial pueden no existir para todo $t \in \mathbb{R}$. Sin embargo, por simplicidad, supongamos que cada solución existe para todo tiempo, en cuyo caso una solución se llama *completa*, y el hecho de que ϕ define un grupo uniparamétrico se expresa mediante la siguiente propiedad aditiva

$$\phi^{t+s} = \phi^t(\phi^s x).$$

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

Si la solución comienza en el tiempo cero en el punto x se continúa hasta el tiempo s , cuando llega al punto $\phi^s x$, y si una nueva solución en este punto con tiempo inicial cero se continúa hasta el tiempo t , entonces esta nueva solución alcanzará el mismo punto que habría sido alcanzado si la solución original, que comenzó en el tiempo cero en el punto x , se continúa hasta el tiempo $t + s$.

Si $\phi^t : X \rightarrow X$ es un sistema dinámico y $x \in X$, sea $x(t) = \phi^t x$ y supongamos que $f : X \rightarrow X$ está definida por

$$f(x) = \left. \frac{d}{dt} \phi^t x \right|_{t=0}$$

La igualdad anterior se puede reescribir como $\dot{x} = f(x)$, y así, $x(t)$ o $\phi^t x$ es la curva solución que satisface la condición inicial $x(0) = 0$.

1.4. Equivalencia topológica

La equivalencia topológica entre sistemas dinámicos, es un concepto que permite analizar la dinámica de un sistema por medio de otro cuyo análisis sea más fácil, similar al papel que juegan las matrices semejantes. Cuando dos sistemas dinámicos son topológicamente equivalentes, la estructura cualitativa de ambos sistemas es la misma. Específicamente tenemos la siguiente definición.

Definición 1.6 *Un sistema dinámico $\{T, X, \phi^t\}$ es llamado topológicamente equivalente a un sistema $\{T, X, \psi^t\}$ si existe un homeomorfismo $h : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ que transforma órbitas del primer sistema en órbitas del segundo sistema, preservando la dirección del tiempo.*

Un homeomorfismo es una biyección tal que tanto el mapa como su inverso son continuos [34]. Los retratos de fase de sistemas topológicamente equivalentes con frecuencia también se llaman topológicamente equivalentes.

1.5. Estabilidad

Consideremos el sistema de ecuaciones diferenciales autónomo no lineal

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = f_1(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ \dot{x}_2 = f_2(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ \vdots \\ \dot{x}_n = f_n(x_1, x_2, \dots, x_n) \end{cases} \quad (1.6)$$

donde cada f_i son funciones de clases C^1 en \mathbb{R}^n . El sistema 1.6 define un campo vectorial

$$f(x_1, \dots, x_n) = \begin{pmatrix} f_1(x_1, \dots, x_n) \\ f_2(x_1, \dots, x_n) \\ \vdots \\ f_n(x_1, \dots, x_n) \end{pmatrix}. \quad (1.7)$$

Definición 1.7 Supongamos que $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es escrito en términos de sus componentes como en 1.7, y además que las primeras derivadas parciales de cada función componente existen. Es decir, $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$ existe para $1 \leq i, j \leq n$. La **matriz Jacobiana** de f en un punto $x = (x_1, \dots, x_n)$ es

$$Jf(x_1, \dots, x_n) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_2}{\partial x_n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_n}{\partial x_1} & \frac{\partial f_n}{\partial x_2} & \cdots & \frac{\partial f_n}{\partial x_n} \end{pmatrix}, \quad (1.8)$$

y juega un papel importante en el análisis de estabilidad de puntos de equilibrio de sistemas dinámicos.

En las siguientes definiciones $x^* \in \mathbb{R}^n$.

Definición 1.8 Un punto x^* es un **punto de equilibrio** de un sistema $\dot{x} = f(x)$ definido en un conjunto abierto $U \subseteq \mathbb{R}^n$, también llamado **singularidad** del campo vectorial f , si y sólo si satisface la ecuación $f_i(x^*) = 0$, para todo $i = 1, \dots, n$.

Definición 1.9 Un punto de equilibrio x^* de un sistema $\dot{x} = f(x)$ es **hiperbólico** si y sólo si todos los valores propios de la matriz Jacobiana asociada al sistema evaluada en x^* , $Jf(x^*)$, tienen parte real no nula.

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

Definición 1.10 Un punto de equilibrio x^* de un sistema $\dot{x} = f(x)$ definido en un conjunto abierto $U \subseteq \mathbb{R}^n$, es llamado **estable** si para cualquier vecindad dada U de x^* existe otra vecindad V de x^* , $V \subseteq U$ tal que cualquier solución con condición inicial en V permanece en U para todo $t \geq 0$, es decir, dado $\epsilon > 0$, existe $\delta > 0$ tal que

$$\|x - x^*\| < \delta \rightarrow \|\phi^t x - x^*\| < \epsilon \text{ para todo } t \geq 0 \text{ y } x \in U.$$

Definición 1.11 Un punto de equilibrio x^* de un sistema $\dot{x} = f(x)$ es llamado **asintóticamente estable** si es estable y si existe una vecindad V en U tal que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|\phi^t x - x^*\| = 0 \text{ para todo } x \in U.$$

Definición 1.12 Un punto de equilibrio x^* de un sistema $\dot{x} = f(x)$ es llamado **inestable** si no es estable.

La estabilidad de un punto de equilibrio se puede interpretar geoméricamente así: las trayectorias con condiciones iniciales próximas al punto se mantienen cerca de él para $t \geq 0$. La estabilidad asintótica es más exigente, no sólo es suficiente estar cerca del punto si no que exige que se aproxime a él cuando $t \geq 0$ [31].

1.6. Variedades estables e inestables

En esta sección vamos a definir el concepto de una variedad como una generalización de un subespacio lineal de \mathbb{R}^n . Se analiza la importancia de las variedades estables e inestables dentro de un sistema dinámico.

Consideremos la ecuación diferencial

$$\dot{x} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \tag{1.9}$$

con flujo ϕ^t , y sea S un subconjunto de \mathbb{R}^n que es la unión de órbitas de este flujo. Si una solución tiene condición inicial en S , entonces la correspondiente órbita permanece en S para todo tiempo. El concepto de un conjunto que es la unión de órbitas de una ecuación diferencial se formaliza en la siguiente definición.

Definición 1.13 Un conjunto $S \subseteq \mathbb{R}^n$ se denomina **conjunto invariante** para la ecuación diferencial 1.9, si para cada $x \in S$, la solución $t \rightarrow \phi^t(x)$, definida en su intervalo

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

maximal de existencia, tiene su imagen en S . Además, S se dice variedad invariante, si S es una variedad [6].

La noción de variedades invariantes para sistemas de ecuaciones diferenciales autónomos puede ser descrita por un importante ejemplo: las variedad estable, inestable y centro de un punto de equilibrio.

Definición 1.14 *Las variedades estable e inestable de un punto de equilibrio x^* , $W^s(x^*)$ y $W^u(x^*)$, respectivamente, es el conjunto de todos los puntos en el dominio de definición del flujo del sistema que convergen exponencialmente a x^* cuando $t \rightarrow \infty$ y $t \rightarrow -\infty$, respectivamente, esto es:*

$$W^s(x^*) = \left\{ x \in U : \sup_{t \geq 0} e^{\beta t} |\phi^t x - x^*| < \infty \text{ para algún } \beta > 0 \right\}$$

y

$$W^u(x^*) = \left\{ x \in U : \sup_{t \leq 0} e^{-\beta t} |\phi^t x - x^*| < \infty \text{ para algún } \beta > 0 \right\}$$

Teorema 2 (Teorema de la Variedad Estable) *Supongamos que x^* es un punto de equilibrio hiperbólico y que $Jf(x^*)$ tiene $n - k$ autovalores con parte real negativa y k autovalores con parte real positiva.*

Sean E^s el subespacio generado por los vectores propios de $Jf(x^)$ cuya parte real es negativa y E^u el subespacio generado por los vectores propios de $Jf(x^*)$ parte real es positiva.*

Entonces existe una variedad estable (inestable) r -diferenciable en un entorno de x^ de dimensión $n - k$ que es tangente en x^* a E^s (E^u).*

Si los valores propios de la matriz Jacobiana evaluada en el punto de equilibrio x^* , tienen parte real nula, entonces dan origen a la **variedad central**, que derivan de todas las órbitas cuyo comportamiento no es controlado ni por la variedad estable, ni por la inestable [31].

Teorema 3 (Teorema de la Variedad Central) *Sea x^* un punto de equilibrio y supongamos que $Jf(x^*)$ tiene $n - k - m$ autovalores con parte real negativa, m autovalores con parte real nula y k autovalores con parte real positiva.*

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

Sean E^s y E^u definidos como en el Teorema 2, y E^c el subespacio generado por los vectores propios de $Jf(x^*)$ cuya parte real es nula.

Entonces existe una única variedad estable (inestable) r -diferenciable en un entorno de x^* de dimensión $n-k-m$ que es tangente en x^* a E^s (E^u) y además, existe W^c , variedad central, $(r-1)$ -diferenciable en un entorno de x^* , de dimensión m y que es tangente en x^* a E^c .

La existencia de las variedades estable, inestable y central es de gran importancia para el conocimiento de las características de un sistema dinámico. La existencia de las variedades proporciona una base teórica para determinar las propiedades analíticas del flujo de un sistema dinámico dentro de una vecindad de un punto de equilibrio hiperbólico [2]. y también son útiles para encontrar regiones invariantes en el plano de fase [31].

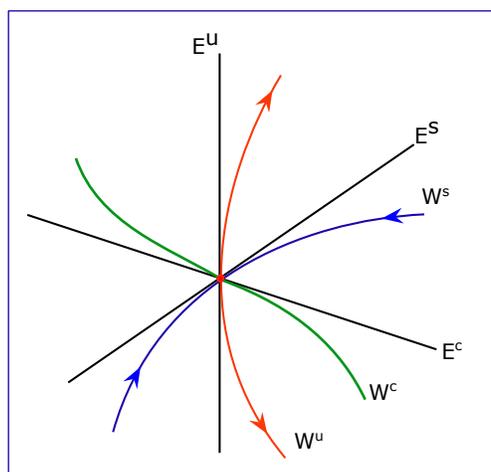


Figura 1.1: Las variedades estable, inestable y central de un punto de equilibrio.

1.7. Método del Blowing - Up en \mathbb{R}^2

En un campo vectorial f donde x^* es un punto de equilibrio hiperbólico, se puede utilizar el Teorema de Hartman-Grobman [34] para determinar localmente el retrato de fase; Si $Jf(x^*)$ tiene algún valor propio con parte real nula, decimos que el campo es **parcialmente hiperbólico** en x^* , y tenemos el Teorema de la Variedad Central [31]. Si la matriz del sistema para la linealización en el punto de equilibrio x^* desaparece (matriz nula), entonces la linealización no proporciona información sobre el retrato de

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

fase del sistema cerca del punto. Es decir, todos los valores propios tienen parte real igual a cero, y este caso lo analizamos a continuación.

Definición 1.15 Una singularidad x^* es **no-hiperbólica** si todos los valores propios de $Jf(x^*)$ tienen parte real igual a cero.

En el caso planar existen tres posibilidades para una singularidad no-hiperbólica:

- (i) $Jf(x^*)$ tiene autovalores imaginarios puros, es decir, $\text{traza}(Jf(x^*)) = 0$ y $\det Jf(x^*) > 0$.
- (ii) Ambos valores propios son cero, pero $Jf(x^*)$ no es la matriz nula, es decir, $\text{traza}(Jf(x^*)) = \det Jf(x^*) = 0$ pero $Jf(x^*) \neq 0$.
- (iii) $Jf(x^*) = 0$.

El Blowing-Up involucra cambios de coordenadas que expanden una singularidad no-hiperbólica a toda una curva en la cual vive una cantidad de otras singularidades. Los cambios de coordenadas usados son singulares en el punto de equilibrio, pues mapean una curva en un punto; fuera de este punto, son difeomorfismos [31].

Consideremos el cambio de coordenadas $(u, v) \rightarrow (x, y)$ dado por

$$\Psi : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2, \text{ tal que } \Psi(u, v) = (u, uv) = (x, y).$$

Al restringir $u > 0$, tenemos un difeomorfismo hacia el semiplano $x > 0$. El blowing-up anterior se conoce como blow-up en la dirección de x o blowing-up horizontal y nos entrega información sobre las separatrices de 0 tangentes al eje x .

En las coordenadas (u, v) , el nuevo campo $\check{f} = \Psi \circ f$ queda de la forma

$$\begin{aligned} \check{f} &= \check{f}_1 \frac{d}{du} + \check{f}_2 \frac{d}{dv} \\ &= f_1(u, uv) \frac{d}{du} + \frac{1}{u} (f_2(u, uv) - v f_1(u, uv)) \frac{d}{dv}. \end{aligned}$$

Haciendo el cambio en la escala del tiempo $t \rightarrow tu$ podemos estudiar las separatrices transversales a la recta $u = 0$.

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

Es posible desarrollar una transformación similar para obtener un blowing-up en la dirección y o blowing-up vertical [31]. El cambio de coordenadas es

$$\bar{\Psi} : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2, \text{ tal que } \bar{\Psi}(u, v) = (uv, v) = (x, y),$$

y el campo transformado viene dado por

$$\bar{f}(u, v) = \frac{1}{v} (f_1(uv, v) - u f_2(uv, v)) \frac{d}{du} + f_2(uv, v) \frac{d}{dv}.$$

En nuestra investigación, para efectos de cálculos utilizaremos blowing-up direccionales para abrir singularidades, particularmente debido a que tendremos que aplicar sucesivos blow-ups sobre una misma singularidad.

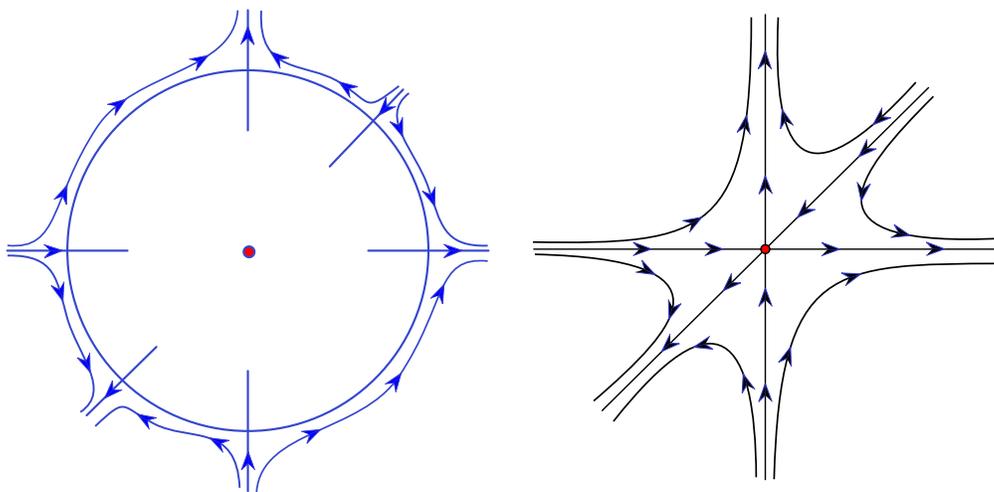


Figura 1.2: Blowing-up y Blowing-down

1.8. La esfera de Poincaré y el comportamiento en el infinito

El estudio de las soluciones que tienden al infinito, ha sido una herramienta importante para entender el panorama global de un sistema dinámico en \mathbb{R}^n . El método de compactificación consiste en escribir las ecuaciones del movimiento como un campo vectorial y luego aplicar la compactificación de Poincaré, que es un método para extender analíticamente el campo vectorial a una variedad compacta, de hecho a una esfera. Esta herramienta o método es muy importante para analizar la dinámica cualitativa del flujo en el infinito o en la parte ilimitada [33].

La idea principal de este método es identificar \mathbb{R}^n con hemisferios norte y sur a través de simples proyecciones, entonces el campo vectorial X en \mathbb{R}^n puede extenderse a un campo vectorial \hat{X} sobre S^n ; este método se llama la compactificación de Poincaré.

Poincaré comenzó el estudio de campos vectoriales polinómicos en el plano \mathbb{R}^2 , mediante la proyección central de los recorridos sobre una esfera S^2 , tangente al plano en el origen. Así, él proporcionó los medios para estudiar el comportamiento del campo en una vecindad del infinito, que es representado por el ecuador, S^1 [33].

1.8.1. El método de compactificación de Poincaré y una interpretación geométrica

Con el fin de estudiar el comportamiento de las trayectorias de un sistema planar cerca del infinito, el lector debe conocer el significado de proyección estereográfica. En este caso, el comportamiento de trayectorias lejos del origen podría ser estudiado considerando el comportamiento de trayectorias cerca del “*punto en el infinito*”, es decir, cerca del *polo norte* de la esfera unitaria.

Un mejor enfoque para estudiar el comportamiento de las trayectorias “en el infinito” es utilizar la llamada esfera de Poincaré, donde proyectamos desde el centro de la esfera unidad $S^2 = \{(X, Y, Z) \in \mathbb{R}^3 \mid X^2 + Y^2 + Z^2 = 1\}$ sobre el plano (x, y) tangente a el *polo norte* o *sur*.

Este tipo de proyección central fue introducido por Poincaré en el año 1891, y tiene la ventaja de que los puntos críticos en el infinito, se extienden a lo largo del ecuador de

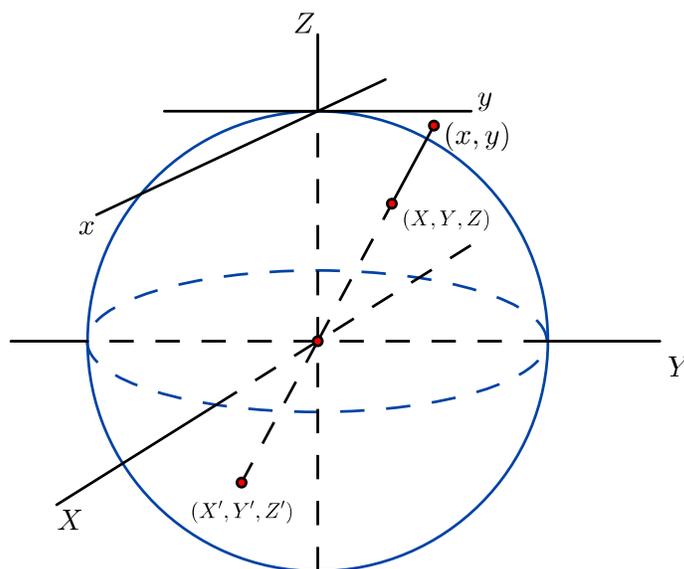


Figura 1.3: Proyección central del hemisferio superior de S^2 sobre el plano (x, y) .

la esfera de Poincaré, y por lo tanto son de una naturaleza más simple que el punto crítico en el infinito en la esfera de Bendixson [23]. Sin embargo, algunos de los puntos críticos en el infinito en la esfera de Poincaré pueden todavía ser muy complicados en naturaleza.

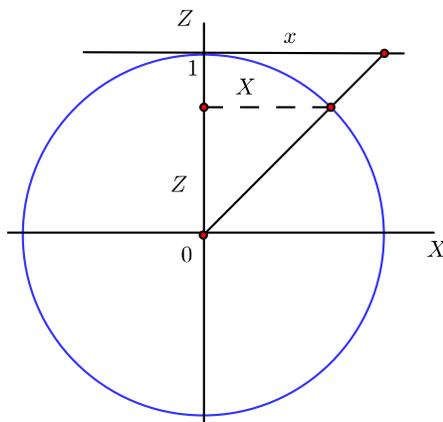


Figura 1.4: Corte transversal de la proyección central del hemisferio superior.

Si proyectamos el hemisferio superior de S^2 sobre el plano (x, y) , entonces se deduce de los triángulos semejantes representados en la Figura 1.4, que las ecuaciones que definen

1. PRELIMINARES EN SISTEMAS DINÁMICOS

(x, y) en términos de (X, Y, Z) están dadas por

$$x = \frac{X}{Z}, \quad y = \frac{Y}{Z}. \quad (1.10)$$

De manera similar, las ecuaciones que definen (X, Y, Z) en términos de (x, y) están dadas por

$$X = \frac{x}{\sqrt{1+x^2+y^2}}, \quad Y = \frac{y}{\sqrt{1+x^2+y^2}}, \quad Z = \frac{1}{\sqrt{1+x^2+y^2}}. \quad (1.11)$$

Estas ecuaciones definen una correspondencia uno a uno entre los puntos (X, Y, Z) del hemisferio superior de S^2 con $Z > 0$ y puntos (x, y) en el plano. El origen $0 \in \mathbb{R}^2$ corresponde al polo norte $(0, 0, 1) \in S^2$; puntos en el círculo $x^2 + y^2 = 1$ corresponden a puntos en el círculo $X^2 + Y^2 = \frac{1}{2}$, $Z = \frac{1}{\sqrt{2}}$ en S^2 ; y puntos en el ecuador de S^2 corresponden al “círculo en el infinito” o “puntos al infinito” de \mathbb{R}^2 .

Dos puntos antipodales (X, Y, Z) con (X', Y', Z') en S^2 , pero no en el ecuador de S^2 , corresponden al mismo punto $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ (ver Figura 1.3). Por lo tanto, es natural considerar dos puntos antipodales en el ecuador de S^2 como pertenecientes al mismo punto en el infinito. El hemisferio con los puntos antípodos del ecuador identificado, es un modelo para el plano proyectivo. Sin embargo, en lugar de tratar de visualizar el flujo en el plano proyectivo inducido por un sistema dinámico en \mathbb{R}^2 , se visualizará el flujo en la esfera de Poincaré inducido por un sistema dinámico en \mathbb{R}^2 [23].

DINÁMICA DE POBLACIONES

En este capítulo se presentan algunos conceptos básicos sobre dinámica de poblaciones. En la primera parte se analizan modelos poblacionales para una sola especie y luego modelos donde interactúan dos especies, en particular los modelos depredador-presa de tipo Leslie-Gower.

2.1. Modelos poblacionales continuos

En el año 1798, el economista británico Thomas Robert Malthus, publicó la obra *Ensayo sobre el principio de la población*, según su hipótesis, la velocidad de crecimiento de la población es proporcional al tamaño de la población (ver [29] [32]). Esta hipótesis se expresa mediante la ecuación diferencial

$$\frac{dx}{dt} = rx, \tag{2.1}$$

donde $x = x(t)$ indica el tamaño de la población, en cada tiempo $t \geq 0$ y r es la constante de proporcionalidad, conocida como la tasa de crecimiento intrínseca de la población, se interpreta como la diferencia entre las tasas de natalidad, mortalidad y migración.

La ecuación 2.1 se conoce como el modelo Malthusiano para el crecimiento de poblaciones. La solución de esta ecuación diferencial es:

$$x(t) = x_0 e^{rt},$$

donde $x(0) = x_0 > 0$ es el tamaño de la población en el tiempo inicial. Para la ecuación 2.1, la población tiene un crecimiento exponencial si $r > 0$. Sin embargo, el modelo

2. DINÁMICA DE POBLACIONES

fue muy cuestionado, porque hay poblaciones que no tienen un crecimiento exponencial ilimitado a largo plazo.

El biólogo y matemático P. Verhulst en (1838) [30], modifica el modelo de Malthus. Consideró que algunos recursos sólo están disponibles en cantidades limitadas, cada población crece a un nivel de saturación K en el que no puede crecer más y debe competir por dichos recursos, este nivel se conoce como *capacidad de carga del medio ambiente* [31]. Por lo tanto, la dinámica poblacional responde a la ecuación diferencial:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) \quad (2.2)$$

La ecuación 2.2 se conoce como la ecuación logística, donde $x = x(t)$ indica el tamaño de la población, en cada tiempo $t \geq 0$, r es la tasa de crecimiento intrínseca de la población y K es la capacidad de carga del medio ambiente. La solución de la ecuación 2.2 es:

$$x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}},$$

donde $x(0) = x_0 > 0$, es el tamaño de la población en el tiempo inicial. Si la población inicial x_0 es menor que K , el crecimiento de la población aumenta asintóticamente hasta K . Sin embargo, si la población inicial x_0 es mayor a K , entonces el crecimiento de la población empieza a disminuir asintóticamente hasta K .

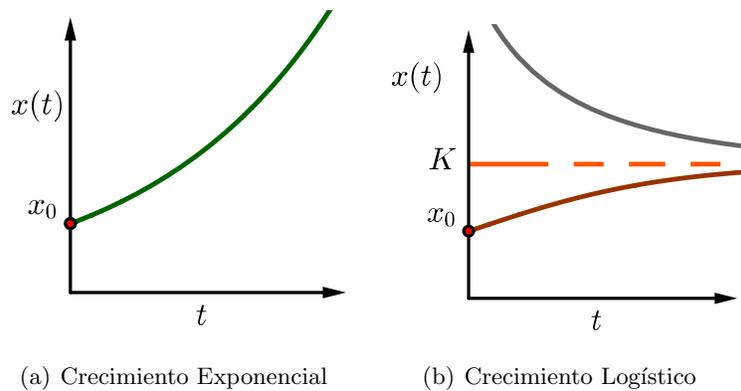


Figura 2.1: (a) Crecimiento exponencial de $x(t) = x_0e^{rt}$, para $r > 0$. (b) Crecimiento logístico de $x(t) = \frac{Kx_0}{x_0 + (K - x_0)e^{-rt}}$.

2.2. El efecto Allee

Warder Clyde Allee era un zoólogo y ecologista de la Universidad de Chicago, y se interesó por investigar el comportamiento grupal de los animales. Pudo observar que el crecimiento poblacional se limita cuando las especies se encuentran aglomeradas y sin competencia [21] [27].

En el contexto de la dinámica poblacional, el *Efecto Allee* representa una situación en la cual el factor de crecimiento de la población disminuye por debajo de cierta densidad de población mínima. En algunas circunstancias este factor de crecimiento puede llegar a ser negativo, ocasionando un umbral de extinción (ver [22] [31]). Para algunas especies existe un nivel mínimo m de población viable, por debajo del cual la especie tiende a extinguirse.

Un modelo matemático que representa al *Efecto Allee* está dado por la ecuación diferencial no lineal:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m), \quad (2.3)$$

donde $x(t)$ es el tamaño de la población de presas en cualquier tiempo t , mayor o igual que cero, $m > 0$ es el tamaño mínimo viable de la población (o umbral de extinción), $r > 0$ es la tasa de crecimiento intrínseca de la población y $K > 0$ es la capacidad de carga del medio ambiente [9] [22].

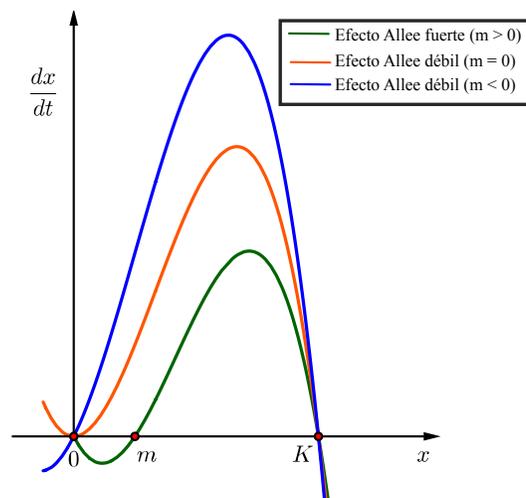


Figura 2.2: Función descompensada o comportamiento Allee

2. DINÁMICA DE POBLACIONES

Si $m > 0$, la ecuación diferencial representa el *efecto Allee fuerte* o una descompensación crítica [22] [31], donde la tasa de crecimiento en el límite de baja densidad es negativa. Si $0 < x < m$, la tasa de crecimiento es negativa (ver Figura 2.2), es decir, $\frac{dx}{dt} < 0$ lo que implica que la población se extingue. Es decir, la población debe superar este umbral para poder crecer.

Si $m \leq 0$, la ecuación diferencial representa el *efecto Allee débil* o una descompensación pura [31], donde la tasa de crecimiento es positiva en la densidad cero y no tiene un umbral de crecimiento [31].

2.3. Respuesta funcional de los depredadores

La respuesta funcional, o tasa de consumo, expresa la acción de los depredadores en la tasa de crecimiento de la población de presas [1], y representa la cantidad de presas que puede consumir un depredador en una unidad de tiempo [10] [16]. Esta respuesta funcional fue clasificada en tres tipos por C.S Holling en 1959 [26]. En el año 1984, Taylor describe un cuarto tipo llamado Holling tipo IV o respuesta funcional no monótona [1]. A continuación se presentan estos cuatro tipos de respuesta funcional.

2.3.1. Respuesta funcional Holling tipo I

La respuesta funcional se obtiene suponiendo que el cambio en la densidad de la población de depredadores es proporcional a la densidad de la población de presas disponibles, es decir, existe un aumento lineal de la tasa de ataque de la población de depredadores respecto a la densidad de población de presas, hasta llegar a un punto a partir del cual la tasa máxima de ataque se hace constante [26] [31]. La función utilizada en la respuesta funcional Holling tipo I, viene dada por:

$$h(x) = \begin{cases} \delta x & \text{si } 0 \leq x < c \\ \delta c & \text{si } c \leq x \end{cases}$$

donde δ es una constante, c representa la saturación y $x(t)$ es la densidad de la población de presas en el tiempo $t \geq 0$.

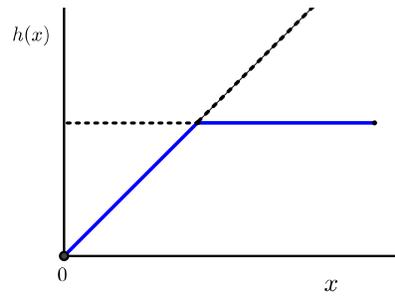


Figura 2.3: La respuesta funcional Holling tipo I

2.3.2. Respuesta funcional Holling tipo II

En esta respuesta funcional aparece un segundo parámetro denominado tiempo de manipulación. El tiempo de manipulación incluye el tiempo de perseguir, dominar y comer a cada presa, como también el tiempo que el depredador toma para prepararse e ir a buscar más presas. En este caso, el tiempo de búsqueda disminuye y el tipo de respuesta resulta en un incremento desacelerado del consumo a medida que aumenta la población de presas consumidas hasta que la función se estabiliza puesto que el depredador se satura [3] [31].

La función utilizada en esta respuesta funcional [7] [11] [22], está dada por:

$$h(x) = \frac{qx}{x+a},$$

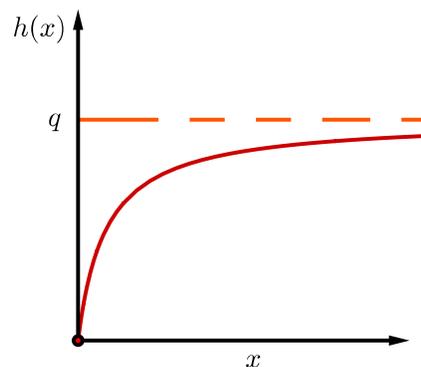


Figura 2.4: La respuesta funcional Holling tipo II

donde $x(t)$ representa la densidad de la población de presas en el tiempo $t \geq 0$, q es la tasa máxima de consumo per cápita y a es la tasa de saturación media, es decir, la

2. DINÁMICA DE POBLACIONES

cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo.

Se puede observar que si $x \rightarrow \infty$ entonces $h(x) \rightarrow q$, es decir, q es el valor máximo de la tasa de depredación de $h(x)$ [26].

2.3.3. Respuesta funcional Holling tipo III

Esta respuesta expresa una curva de crecimiento sigmoidea, donde la cantidad de presas atacadas por depredador aumenta lentamente a bajos niveles de población de presas, luego disminuye a altas densidades hasta que se estabiliza [2]. Aquí, la cantidad de presas consumidas se acelera con el aumento de la densidad de presas hasta que el tiempo de manipulación comienza a limitar su consumo [31].

La función utilizada en Holling tipo III [25] [26], es

$$h(x) = \frac{qx^2}{x^2 + a^2},$$

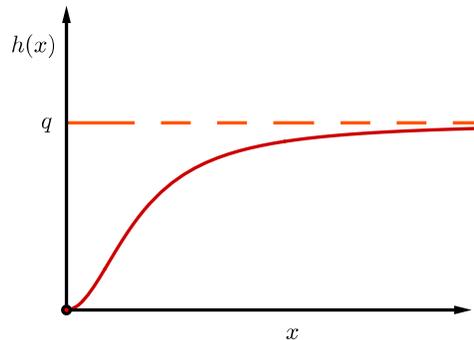


Figura 2.5: La respuesta funcional Holling tipo III

donde $x(t)$ representa la densidad de la población de presas en el tiempo $t \geq 0$, q es la tasa máxima de consumo per cápita y a representa la tasa de saturación media, es decir, la cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo.

2. DINÁMICA DE POBLACIONES

2.3.4. Respuesta funcional Holling tipo IV o no-monótona

Esta respuesta es utilizada para modelar comportamientos antidepredatorios (APB), llamado formación de grupos de defensa [1] [26] y el fenómeno de agregación [31], el cual es empleado por las presas para evitar la depredación.

La primera parte de la curva (ver Figura 2.6), puede corresponder a cualquiera de los tipos previos de respuestas funcionales, por lo tanto, el foco de atención surge por la disminución de la cantidad de presas consumidas que algunas veces se observa en altas densidades de presas. Existen tres posibles causas de esta reducción. Primero, los depredadores se concentran menos en una presa individual cuando existen muchas presas para escoger. Segundo, algunas presas pueden cooperar, compartiendo la carga de vigilar la presencia de depredadores e informar a otros de la presencia. Tercero, algunas presas podrían intimidar e incluso defenderse contra el ataque de los depredadores [3].

Las funciones utilizadas en Holling Tipo IV [1] [35] [36], vienen dadas por:

a) $h(x) = \frac{qx}{x^2 + a^2}$

b) $h(x) = \frac{qx^2}{x^2 - bx + a}$

c) $h(x) = \frac{qx^m}{x^n + a^n}$, con $1 \leq m < n$

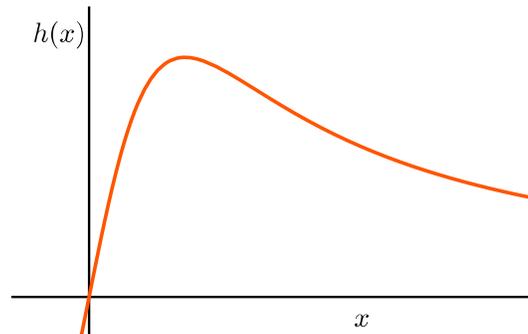


Figura 2.6: La respuesta funcional Holling tipo IV

2.4. Modelo de tipo Leslie-Gower

El modelo de Leslie-Gower, propuesto por P.H. Leslie en 1948, se caracteriza porque la ecuación de crecimiento de la población de depredadores es de tipo logístico, donde la capacidad de carga del medio ambiente de los depredadores K_y es una función que depende de la cantidad de presas disponibles, es decir, $K_y = nx$ donde $x = x(t)$ indica el tamaño de la población de presas y n es una medida de la calidad de la presa como fuente alimenticia para el depredador [4] [13] [26]. La respuesta funcional es lineal, de la forma $h(x) = qx$.

El modelo de Leslie-Gower se representa mediante un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales de la forma:

$$X_\beta : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qxy, \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right). \end{cases} \quad (2.4)$$

donde $x = x(t)$ y $y = y(t)$ indican el tamaño de la población de presas y depredadores, respectivamente.

2. DINÁMICA DE POBLACIONES

2.4.1. Modelos de Leslie-Gower modificados

A partir del modelo de Leslie-Gower se derivan otros modelos, considerando otros tipos de respuestas funcionales, o bien, asumiendo que los depredadores tienen una fuente alternativa de alimento.

Descripción	Modelo modificado	Autor(s)
El modelo depredador-presa de Leslie-Gower, incorporando el fenómeno del Efecto Allee en la población de presas.	$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) - qxy \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right) \end{cases}$	E. González-Olivares, J. Mena-Lorca, A. Rojas-Palma and J.D. Flores, (2011)
Modelo de depredación de May-Holling-Tanner, en el que se considera el efecto Allee en la ecuación de crecimiento de la población de presas.	$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) - \frac{qxy}{x + a} \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right) \end{cases}$	L.M Gallego-Berrío (2004)
Modelo de depredación de tipo Leslie-Gower, considerando que la acción de la población de depredadores, la respuesta funcional, es sigmoidea o del tipo Holling III.	$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{qx^2y}{x^2 + a} \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right) \end{cases}$	P.C. Tintinago-Ruiz, (2012)
Modelo depredador-presa estocástico con efecto Allee sobre la población de presas.	$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \left[r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{m}{x + b} \right] x - \frac{qxy}{x^2 + a} \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right) \end{cases}$	P. Aguirre, E. González-Olivares and S. Torres, (2013)

EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

En este capítulo se analizará un modelo de tipo Leslie-Gower, considerando que la población de presas es afectada por el efecto Allee y con una respuesta funcional Holling tipo IV. Hacemos énfasis en el caso particular del efecto Allee fuerte, cuando $m > 0$, y analizamos la estabilidad local de los puntos de equilibrio que se encuentran en los ejes coordenados. Determinamos la existencia de una curva separatriz en el plano de fase que divide el comportamiento de las trayectorias. Se realizan simulaciones en Matcont para mostrar algunos diagramas de fase.

3.1. Modelo a estudiar

El sistema a estudiar se expresa mediante un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, autónomas no-lineales de tipo Kolmogorov [9], dado por:

$$X_\mu : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) - \frac{qx^2y}{x^2 - bx + a}, \\ \frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{nx}\right). \end{cases} \quad (3.1)$$

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

donde $x = x(t)$ y $y = y(t)$ indican el tamaño de la población de presas y depredadores, respectivamente en cada tiempo $t \geq 0$ (medido como biomasa, el número de individuos o densidad por unidad de superficie o volumen) [2].

Aquí $\mu = \{(r, K, m, q, a, b, s, n) \in \mathbb{R}_+^8 / 0 \leq m < K; b > 2\sqrt{a}\}$, es decir, todos los parámetros son positivos, todos tienen diferentes significados ecológicos.

Los parámetros r, K, m, q, a, b, s y n , se definen de la siguiente manera:

- r : tasa crecimiento intrínseca de la población de presas
- K : capacidad de carga del medio ambiente (environmental) de las presas
- m : constante del efecto Allee o el umbral de población viable, cuando m mayor que cero
- q : tasa máxima de consumo per cápita (número de presas consumidas por cada depredador en una unidad de tiempo)
- s : tasa crecimiento intrínseca de la población de depredadores
- n : medida de calidad de la presa como fuente alimenticia para el depredador
- b : la tasa de saturación de depredadores, es decir, la cantidad de presas es tan alta que los depredadores no pueden consumirlas todas.
- a : tasa de saturación media, es decir, la cantidad de presas en el que la tasa de depredación alcanza la mitad de su valor máximo

Observemos que el sistema 3.1 no está definido en el eje y , particularmente en el punto $(0, 0)$, pero ambas isoclinas pasan a través de este punto [10] y para nuestro modelo, es un punto de especial importancia como mostraremos más adelante.

El sistema 3.1 está definido en el conjunto:

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

Los puntos de equilibrio del sistema 3.1, o singularidades del campo vectorial X_μ son:

- $P_K = (K, 0)$

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

- $P_m = (m, 0)$
- $P_e = (x_e, nx_e)$

donde x_e satisface la siguiente ecuación polinómica:

$$\frac{r}{K}x^4 - \left(r + \frac{rm}{K} + \frac{rb}{K}\right)x^3 + \left(qn + rm + rb + \frac{rmb}{K} + \frac{ra}{K}\right)x^2 - \left(brm + ra + \frac{ram}{K}\right)x + ram = 0$$

Con el fin de obtener un sistema topológicamente equivalente al sistema 3.1, realizaremos un cambio de variable y un cambio en la escala del tiempo. Para simplificar los cálculos hacemos los siguientes cambios de variable (ver [2] [10] [20]):

$$x = Ku, \quad y = nKv \quad y \quad \tau = \frac{rK}{u \left(\frac{(Ku)^2}{a} - \frac{bK}{a}u + 1 \right)} t$$

que dan lugar a la función $\varphi : \Omega_1 \times \mathbb{R} \rightarrow \Omega \times \mathbb{R}$

$$\text{definida por } \varphi(u, v, \tau) = \left(Ku, nKv, \frac{u \left(\frac{(Ku)^2}{a} - \frac{bK}{a}u + 1 \right)}{rK} \tau \right) = (x, y, t)$$

donde $\Omega_1 = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / u \geq 0, v \geq 0\}$. Podemos ver que

$$\det J\varphi(u, v, \tau) = \frac{nk}{r} u \left(\frac{(Ku)^2}{a} - \frac{bK}{a}u + 1 \right) > 0, \text{ si } b > 2\sqrt{a}.$$

Esto quiere decir que φ es un difeomorfismo que mantiene la orientación del tiempo [1] [26] y por lo tanto el cambio de variable transforma el sistema 3.1 en uno topológicamente equivalente (ver [23] [34]) con campo vectorial $Z_\eta = \varphi \circ X_\mu$ [10], donde $Z_\eta(u, v) = P(u, v)\frac{\partial}{\partial u} + Q(u, v)\frac{\partial}{\partial v}$.

Lema 1 *El sistema 3.1 es topológicamente equivalente al siguiente modelo de tipo Kolmogorov*

$$Z_\eta : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u^2[(1-u)(u-M)(Au^2 - Bu + 1) - Nuv], \\ \frac{dv}{d\tau} = Wv(u-v)(Au^2 - Bu + 1). \end{cases} \quad (3.2)$$

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

donde $\eta = (M, N, W, A, B) \in \mathbb{R}_5^+$ y $B > 2\sqrt{A}$.

Demostración: Si $x = Ku$, $y = nKv$, se tiene que:

$\frac{dx}{dt} = K \frac{du}{dt}$, y , $\frac{dy}{dt} = nK \frac{dv}{dt}$. Reemplazando en 3.1 se tiene que

$$\begin{cases} K \frac{du}{dt} = \left[r(1-u)(Ku - m) - \frac{qnK^2uv}{K^2u^2 - bKu + a} \right] Ku, \\ nK \frac{dv}{dt} = snKv \left(1 - \frac{v}{u} \right). \end{cases}$$

Por lo tanto,

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = rKu \left[(1-u)\left(u - \frac{m}{K}\right) - \frac{qnK}{ra} \frac{uv}{\left(\frac{K^2u^2}{a} - \frac{bKu}{a} + 1\right)} \right], \\ \frac{dv}{dt} = sv \left(\frac{u-v}{u} \right). \end{cases}$$

Haciendo el cambio en la escala del tiempo $\tau = \frac{rK}{u \left(\frac{K^2u^2}{a} - \frac{bK}{a}u + 1 \right)} t$, y utilizando la

regla de la cadena $\frac{dZ}{dt} = \frac{dZ}{d\tau} \frac{d\tau}{dt}$, con $Z = (u, v)$, se tiene el sistema:

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} \frac{rK}{u \left(\frac{K^2u^2}{a} - \frac{bKu}{a} + 1 \right)} = rKu \left[(1-u)\left(u - \frac{m}{K}\right) - \frac{qnK}{ra} \frac{uv}{\left(\frac{K^2u^2}{a} - \frac{bKu}{a} + 1\right)} \right], \\ \frac{dv}{d\tau} \frac{rK}{u \left(\frac{K^2u^2}{a} - \frac{bK}{a}u + 1 \right)} = sv \left(\frac{u-v}{u} \right). \end{cases}$$

que es equivalente al sistema

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u^2 \left[(1-u)(u - M) \left(\frac{K^2u^2}{a} - \frac{bK}{a}u + 1 \right) - \frac{qnK}{ra} uv \right], \\ \frac{dv}{d\tau} = \frac{s}{rK} v(u-v) \left(\frac{K^2u^2}{a} - \frac{bK}{a}u + 1 \right). \end{cases}$$

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

Haciendo las sustituciones $M = \frac{m}{K} < 1$, con $0 < M < 1$, $N = \frac{qnK}{ra}$, $W = \frac{s}{rK}$, $A = \frac{K^2}{a}$ y $B = \frac{bK}{a}$, se obtiene el siguiente sistema polinomial con cinco parámetros que será el que vamos a analizar

$$Z_\eta : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u^2[(1-u)(u-M)(Au^2 - Bu + 1) - Nuv] = P(u, v), \\ \frac{dv}{d\tau} = Wv(u-v)(Au^2 - Bu + 1) = Q(u, v). \end{cases}$$

El sistema 3.2 está definido en el primer cuadrante, es decir:

$$\Omega_1 = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / u \geq 0, v \geq 0\} = \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+$$

La matriz Jacobiana del sistema 3.2 es:

$$JZ_\eta(u, v) = \begin{pmatrix} J11 & -Nu^3 \\ J21 & W(Au^2 - Bu + 1)(u - 2v) \end{pmatrix},$$

donde

$$J11 = -6Au^5 + 5(A + B + AM)u^4 - 4(B + AM + 1 + BM)u^3$$

$$+ 3(1 + BM + M)u^2 - 2Mu - 3Nu^2v$$

$$J21 = Wv(Au^2 - Bu + 1) + Wv(u - v)(2Au - B)$$

El nuevo sistema 3.2 tiene el origen (0,0) del plano $u - v$ como punto de equilibrio y aunque en el sistema 3.1 no se consideraba $x = 0$, en el plano $u - v$ sí se considera debido al cambio de coordenadas y escalamiento de tiempo establecidos. La dinámica en una vecindad del punto (0,0) en el plano $x - y$ queda entonces reflejada por la dinámica en una vecindad del punto (0,0) en el plano $u - v$.

3.2. Resultados básicos

Ahora demostraremos que las soluciones de 3.2 son acotadas.

Lema 2 *Las soluciones del sistema 3.2 son acotadas.*

Demostración: Con el objetivo de comprobar que las trayectorias están acotadas, se analiza su comportamiento en el infinito mediante la *Compactificación de Poincaré* [10] [22] [26] [31]. Para esto se introducen las variables

$X = \frac{u}{v}$, $y, Y = \frac{1}{v}$. Entonces,

$$\frac{dX}{d\tau} = \frac{1}{v^2} \left[v \frac{du}{d\tau} - u \frac{dv}{d\tau} \right] \quad \text{y} \quad \frac{dY}{d\tau} = -\frac{1}{v^2} \frac{dv}{d\tau}.$$

Después de algunas simplificaciones algebraicas, el nuevo sistema viene dado por:

$$\hat{Z}_\eta : \begin{cases} \frac{dX}{d\tau} = \frac{1}{Y^5} [X^2(Y - X)(X - MY)(AX^2 - BXY + Y^2) - NX^3Y^2 \\ \quad + WXY^2(1 - X)(AX^2 - BXY + Y^2)], \\ \frac{dY}{d\tau} = \frac{W}{Y^2}(1 - X)(AX^2 - BXY + Y^2). \end{cases}$$

Si hacemos el cambio en la escala de tiempo $T = \frac{1}{y^5}\tau$, se obtiene el siguiente sistema

$$\hat{Z}_{\eta_1} : \begin{cases} \frac{dX}{dT} = X^2(Y - X)(X - MY)(AX^2 - BXY + Y^2) - NX^3Y^2 \\ \quad + WXY^2(1 - X)(AX^2 - BXY + Y^2) \\ \frac{dY}{dT} = WY^3(1 - X)(AX^2 - BXY + Y^2) \end{cases}$$

Por lo tanto,

$$J\hat{Z}_{\eta_1}(0,0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Utilizando el método del *blowing-up* (ver [10] [22]), con el objetivo de desingularizar el origen en el campo vectorial $\hat{Z}_{\eta_1}(X, Y)$, hacemos los cambios de variable

$X = r, y, Y = r^2s$. Entonces $\frac{dX}{dT} = \frac{dr}{dT}, y, \frac{ds}{dT} = \frac{1}{r^2} \left(\frac{dY}{dT} - 2rs \frac{dr}{dT} \right)$.

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

Por lo tanto, el sistema anterior se transforma en el sistema

$$\begin{aligned}\frac{dr}{dT} &= r^6[(rs - 1)(1 - Mrs)(A - Brs + r^2s^2) - Nrs^2 + Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2)], \\ \frac{ds}{dT} &= r^5s[Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2) - 2(rs - 1)(1 - Mrs)(A - Brs + r^2s^2) \\ &\quad + 2Nrs^2 - 2Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2)].\end{aligned}$$

Consideremos el cambio en la escala de tiempo $\zeta = r^5T$. Por lo tanto, el nuevo sistema es:

$$\hat{Z}_{\eta_2} : \begin{cases} \frac{dr}{d\zeta} = r[(rs - 1)(1 - Mrs)(A - Brs + r^2s^2) - Nrs^2 \\ \quad + Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2)], \\ \frac{ds}{d\zeta} = s[Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2) - 2(rs - 1)(1 - Mrs)(A - Brs + r^2s^2) \\ \quad + 2Nrs^2 - 2Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2)]. \end{cases}$$

que tiene matriz Jacobiana en el punto $(0, 0)$

$$J\hat{Z}_{\eta_2}(0, 0) = \begin{pmatrix} -A & 0 \\ 0 & 2A \end{pmatrix}.$$

Como

$$\det J\hat{Z}_{\eta_2}(0, 0) = -2A^2 < 0,$$

se tiene que $(0, 0)$ es un punto de silla de los campos vectoriales \hat{Z}_η y \hat{Z}_{η_2} y por lo tanto, el punto $(0, \infty)$ es punto de silla del campo vectorial compactificado. Es decir, las soluciones de 3.2 son acotadas (ver [22] [31]).

Lema 3 *El conjunto $\Gamma = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\}$, es una región de invarianza.*

Demostración: En el sistema 3.2, se tiene:

- Si $u = 0$, entonces $\frac{du}{d\tau} = 0$, y, $\frac{dv}{d\tau} = -Wv^2 < 0$ y las trayectorias permanecen sobre el eje v .
- Si $v = 0$, entonces $\frac{dv}{d\tau} = 0$, y, $\frac{du}{d\tau} = -u^2(u - 1)(u - M)(Au^2 - Bu + 1) < 0$ y las trayectorias permanecen sobre el eje u .

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

- Si $u = 1$, $\frac{du}{d\tau} = -Nv < 0$, y, $\frac{dv}{d\tau} = -Wv(v-1)(A-B+1) < 0$ y las trayectorias apuntan hacia el interior de Γ .

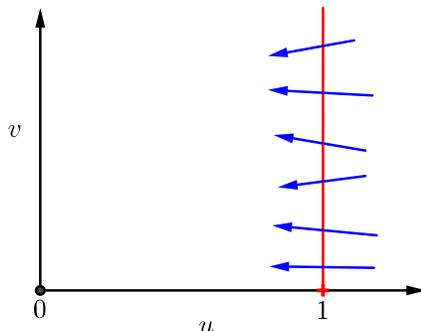


Figura 3.1: La región de invarianza Γ

3.3. Naturaleza de los puntos de equilibrio

Los puntos de equilibrio del sistema 3.2 o singularidades del campo vectorial Z_η , son $P_0 = (0, 0)$, $P_M = (M, 0)$, $P_1 = (1, 0)$ y los puntos que se encuentran en la intersección de las curvas isoclinas:

$$(1-u)(u-M)(Au^2 - Bu + 1) - Nuv = 0 \quad (3.3)$$

y

$$u - v = 0$$

Estas últimas singularidades (u, v) satisfacen $u = v$ y por lo tanto u debe satisfacer la ecuación

$$(1-u)(u-M)(Au^2 - Bu + 1) - Nu^2 = 0, \quad (3.4)$$

es decir, u debe ser la raíz del polinomio

$$p(u) = -Au^4 + (A+B+AM)u^3 - (B+AM+BM+N+1)u^2 + (1+BM+M)u - M \quad (3.5)$$

Usando la regla de signos de Descartes, el polinomio $p(u)$ puede tener dos raíces reales positivas de multiplicidad dos. Reemplazando $-u$ en 3.5

$$p(-u) = -Au^4 - (A+B+AM)u^3 - (B+AM+BM+N+1)u^2 - (1+BM+M)u - M \quad (3.6)$$

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

Vemos que no hay cambio de signo, entonces no existen raíces reales negativas.

Analizando los resultados de la regla de signos de Descartes,

Cantidad de raíces	4	4	4
\mathbb{R}^+	4	2	0
\mathbb{R}^-	0	0	0
\mathbb{C}	0	2	4

el polinomio $p(u)$ tiene cuatro raíces reales positivas, dos raíces (dos simple y una de multiplicidad dos) o dos raíces reales positivas.

Nota: Por la complejidad algebraica de escribir en forma explícita las raíces del polinomio $p(u)$ y como la dinámica del modelo depende del parámetro M , para $m > 0$ se hace un primer análisis de los tres puntos de equilibrio que se encuentran sobre los ejes en el primer cuadrante $P_0 = (0, 0)$, $P_M = (M, 0)$ y $P_1 = (1, 0)$.

3.3.1. Puntos críticos sobre los ejes

En esta sección se analiza la estabilidad de los puntos de equilibrio que se encuentran en los ejes u y v . Demostramos la existencia de una curva separatriz en el plano de fase que divide el comportamiento de las trayectorias.

Lema 4 *Para todo (A, B, M, N, W) el punto $P_1 = (1, 0)$ es un punto de silla.*

Demostración: La matriz Jacobiana del sistema 3.2 evaluada en el punto de equilibrio $P_1 = (1, 0)$ es:

$$JZ_\eta(1, 0) = \begin{pmatrix} (M-1)(A-B+1) & -N \\ 0 & W(A-B+1) \end{pmatrix}.$$

Como

$$\det JZ_\eta(1, 0) = W(M-1)(A-B+1)^2 < 0, \text{ porque } M < 1 \text{ y } W > 0,$$

de donde $P_1 = (1, 0)$ es un punto de silla [23].

Lema 5 *Para todo (A, B, M, N, W) el punto $P_M = (M, 0)$ es un punto repulsor.*

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

Demostración: La matriz Jacobiana del sistema 3.2 evaluada en el punto de equilibrio $P_M = (M, 0)$ es:

$$JZ_\eta(M, 0) = \begin{pmatrix} M^2(1 - M)(AM^2 - BM + 1) & -NM^3 \\ 0 & WM(AM^2 - BM + 1) \end{pmatrix}.$$

Como

$$\det JZ_\eta(M, 0) = WM^3(1 - M)(AM^2 - BM + 1)^2 > 0, \text{ porque } M < 1$$

y

$$\text{traza}(JZ_\eta(M, 0)) = (AM^2 - BM + 1)(M^2(1 - M) + WM) > 0,$$

o sea que $P_M = (M, 0)$ es un punto repulsor [23].

Nota: Si $M = 0$, esta singularidad colapsa con $(0, 0)$ [22].

Lema 6 *El punto $P_0 = (0, 0)$ dominio del campo vectorial Z_η determina un sector parabólico y un sector hiperbólico [22] [23]. Es decir, existe una curva en el plano de fase que separa el comportamiento de las trayectorias: el punto $(0, 0)$ es atractor para ciertas trayectorias y silla para otras.*

Demostración: La matriz Jacobiana del sistema 3.2 evaluada en $P_0 = (0, 0)$ es:

$$JZ_\eta(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Se tiene que $\det JZ_\eta(0, 0) = 0$, y, $\text{traza}(JZ_\eta(0, 0)) = 0$.

Para desingularizar el origen, utilizaremos un *blowing-up vertical* (ver [10] [22]), dado por la función $\Psi(p, q) = (pq, q) = (u, v)$. Como

$$u = pq, \text{ y, } v = q, \text{ entonces } \frac{dp}{d\tau} = \frac{1}{q} \left(\frac{du}{d\tau} - p \frac{dq}{d\tau} \right), \text{ y, } \frac{dq}{d\tau} = \frac{dv}{d\tau}.$$

Sustituyendo en el sistema 3.2 obtenemos:

$$Z_\Psi = \begin{cases} \frac{dp}{d\tau} = qp^2[(1 - pq)(pq - M)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) - Npq^2] \\ \quad - Wpq(p - 1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1), \\ \frac{dq}{d\tau} = Wq^2(p - 1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1). \end{cases}$$

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

Haciendo el cambio en la escala de tiempo $T = q\tau$, se obtiene el siguiente sistema:

$$Z_{\Psi_1} = \begin{cases} \frac{dp}{dT} = p^2[(1-pq)(pq-M)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) - Npq^2] \\ \quad - Wp(p-1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1), \\ \frac{dq}{dT} = Wq(p-1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1). \end{cases}$$

Claramente, si $q = 0$, entonces, $\frac{dq}{dT} = 0$ y $\frac{dp}{dT} = p[-Mp - W(p-1)]$.

Por lo tanto, las singularidades del campo vectorial Z_{Ψ_1} , son $(0, 0)$ y $\left(\frac{W}{W+M}, 0\right)$, es decir, existe una recta separatriz en el plano de fase pq , dada por $p = \frac{W}{W+M}$.

La matriz Jacobiana del campo vectorial Z_{Ψ_1} , está dado por:

$$JZ_{\Psi_1}(p, q) = \begin{pmatrix} Z_{\Psi_1}(p, q)_{11} & Z_{\Psi_1}(p, q)_{12} \\ Z_{\Psi_1}(p, q)_{21} & Z_{\Psi_1}(p, q)_{22} \end{pmatrix},$$

donde

$$\begin{aligned} Z_{\Psi_1}(p, q)_{11} &= (3p^2q - 2Mp - 4p^3q^2 + 3Mp^2q)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) \\ &\quad + (p^3q - Mp^2 - p^4q^2 + Mp^3q)(2Apq^2 - Bq) - 3Np^2q^2 \\ &\quad + (W - 2Wp)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) + (Wp - Wp^2)(2Apq^2 - Bq), \\ Z_{\Psi_1}(p, q)_{12} &= (p^3 - 2p^4q + Mp^3)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) + (p^3q - Mp^2 - p^4q^2 + Mp^3q)(2Ap^2q - Bp) \\ &\quad - 2Np^3q + (Wp - Wp^2)(2Ap^2q - Bp), \\ Z_{\Psi_1}(p, q)_{21} &= 3AWp^2q^3 - 2BWpq^2 + Wq - 2AWpq^3 + BWq^2, \\ Z_{\Psi_1}(p, q)_{22} &= 3AWp^3q^2 - 2BWp^2q + Wp - 3AWp^2q^2 + 2BWpq - W. \end{aligned}$$

La matriz Jacobiana evaluada en la singularidad $(0, 0)$ es

$$JZ_{\Psi_1}(0, 0) = \begin{pmatrix} W & 0 \\ 0 & -W \end{pmatrix}.$$

El $\det JZ_{\Psi_1}(0, 0) = -W^2 < 0$, es decir, la singularidad $(0, 0)$ es un punto de silla del campo vectorial Z_{Ψ_1} .

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

La matriz Jacobiana evaluada en la singularidad $(p, 0)$ en $p = \frac{W}{W+M}$ es

$$JZ_{\Psi_1}(p, 0) = \begin{pmatrix} -2Mp + W - 2Wp & p^3 + Mp^3 + BMp^3 - BWp^2 + WBp^3 \\ 0 & Wp - W \end{pmatrix}.$$

Como $\det JZ_{\Psi_1}(p, 0) = \frac{MW^2}{W+M} > 0$,

y

$\text{traza}(JZ_{\Psi_1}(p, 0)) = -\left(\frac{2MW + W^2}{W+M}\right) < 0$. Se tiene entonces que $\left(\frac{W}{W+M}, 0\right)$ es un punto atractor del campo vectorial Z_{Ψ_1} .

Podemos ver que la recta $v = \frac{W+M}{W}u$, que divide el comportamiento de las trayectorias en el plano de fase y el punto $(0, 0)$ es un punto de silla para ciertas trayectorias y un punto atractor para otras.

3.4. Algunas simulaciones

En esta sección se realizan simulaciones del sistema adimensional en u y v , con el fin de ilustrar los resultados de los lemas 4, 5 y 6. Se puede observar en la Figura 3.2 que el punto $(0, 0)$ es un punto atractor para ciertas trayectorias, que el punto $(M, 0)$ es un punto repulsor y el punto $(1, 0)$ es un punto de silla.

3.4.1. Dos puntos de equilibrio positivos

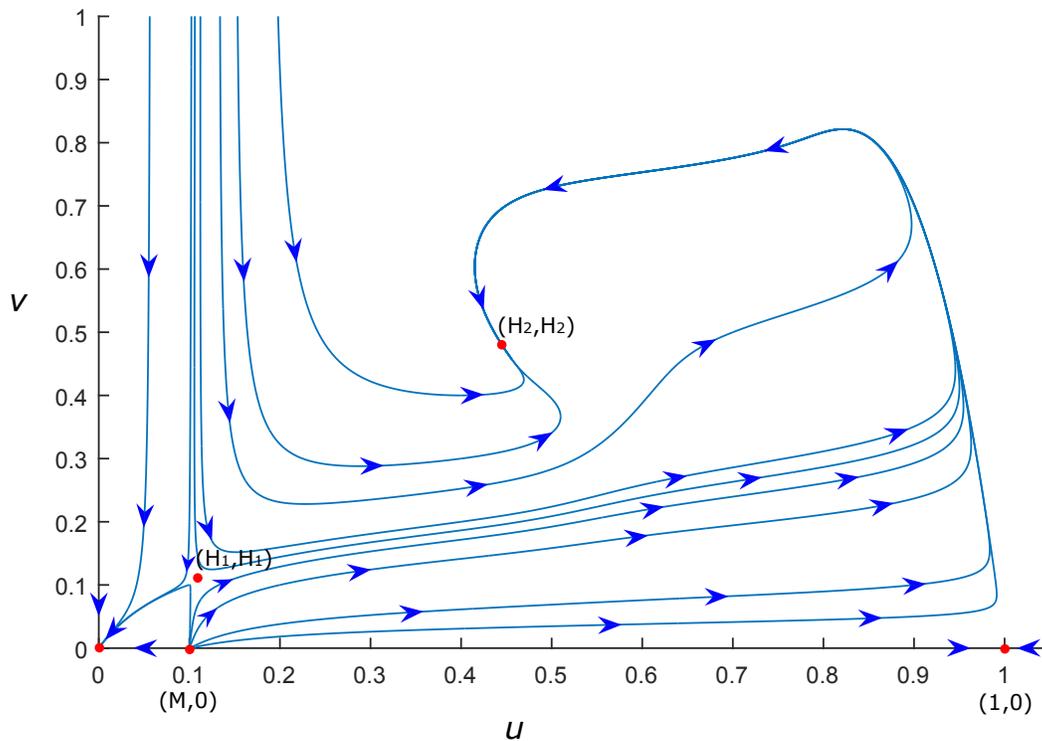


Figura 3.2: Para $A = 3.5$, $B = 3.6$, $N = 0.08$, $W = 0.1$ y $M = 0.1$. En este caso el punto (H_2, H_2) es nodo atractor y (H_1, H_1) es un punto de silla.

Para estos valores de los parámetros, se obtuvieron los siguientes resultados:

- i. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es atractor
- ii. El punto de equilibrio $(0.1, 0)$ es repulsor

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

- iii. El punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla
- iv. El punto $(H_1, H_1) = (0.10136, 0.10136)$ es un punto silla
- v. El punto $(H_2, H_2) = (0.4564, 0.4564)$ es un nodo atractor

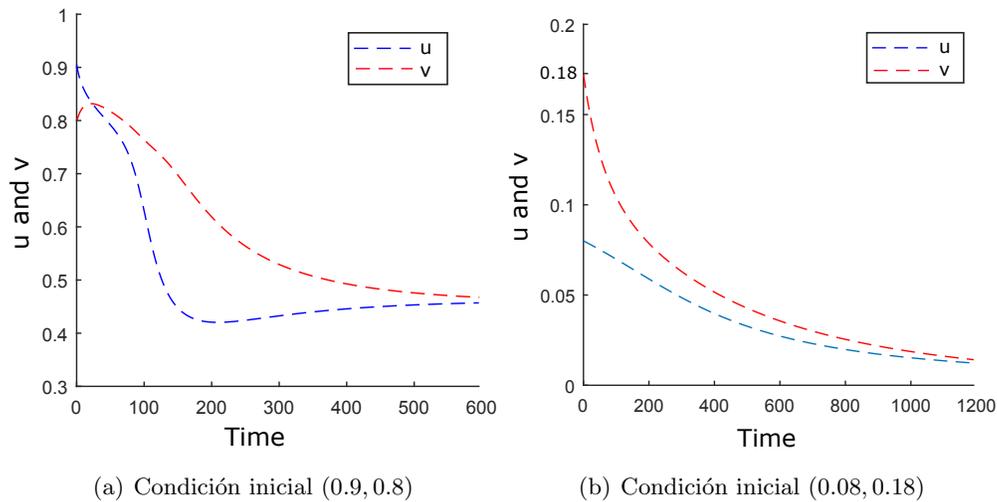


Figura 3.3: Trayectorias del sistema 3.2 con diferentes condiciones iniciales

Algunas trayectorias del sistema 3.2 se presentan en la Figura 3.2. Las órbitas del sistema para ciertas condiciones iniciales tienden al punto de equilibrio H_2 , logrando un estado sostenible para ambas especies. Para otras condiciones iniciales, las órbitas tienden al punto $(0, 0)$, produciendo la extinción de las presas y los depredadores. Por lo tanto, para lograr sostenibilidad de las dos especies debemos seleccionar una condición inicial que haga parte de la cuenca de atracción del punto de equilibrio (H_2, H_2) . En la Figura 3.3(a), podemos deducir que antes de lograr una sostenibilidad completa, surgen algunas oscilaciones. Este hecho puede ser pensado como un escenario de crisis local de ambas poblaciones que pueden ser solucionada después de algún período de tiempo [8].

3.4.2. Bifurcaciones

En esta parte del trabajo de investigación nos enfocamos en los diagramas de bifurcación con respecto a la variable de estado u (presas). Hacemos énfasis en parámetros fundamentales de la función de crecimiento de las presas, es decir, el parámetro A que depende de K (capacidad de carga del medio ambiente de las presas) y a (la tasa de

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

saturación media). Las continuaciones de todos los puntos de equilibrio se realizarán con Matcont [5], un paquete (Toolbox) del software Matlab.

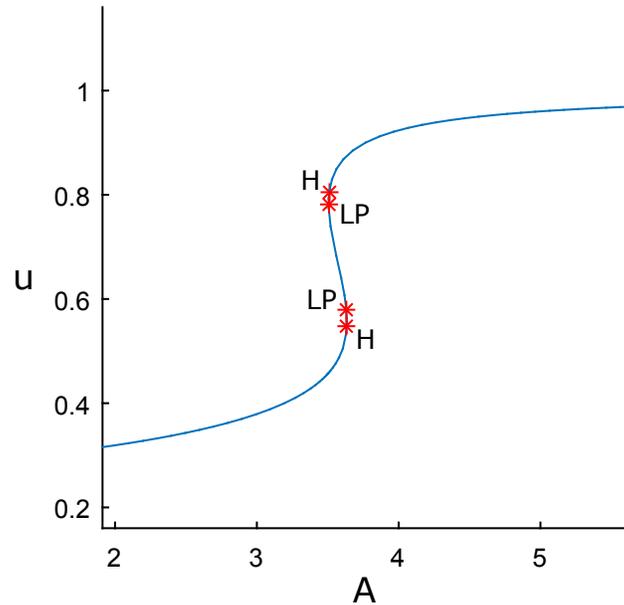


Figura 3.4: Trayectoria del equilibrio (H_2, H_2) cuando varía el parámetro A

Mediante el cálculo de la continuación del punto de equilibrio $P_{H_2}(H_2, H_2)$ con respecto al parámetro A , se obtienen las trayectorias representadas en la Figura 3.4. Haciendo esta continuación, el programa nos muestra varios puntos de codimensión 1 [34].

Cuando $A = 3.631672$, hay una bifurcación de Hopf subcrítica (ver [5]). La estabilidad de dicha bifurcación la proporciona el primer coeficiente de Lyapunov $l_1(0) = 3.033349$ [34]. Por lo tanto, debe existir un ciclo límite inestable, bifurcando desde el equilibrio $P_{H_2}(H_2, H_2)$ (ver [23] [34]).

La Figura 3.5 representa una familia de ciclos con un punto límite marcado por LPC cuando $A = 3.631672$. Muestra la aparición de ciclos límite desde el punto de bifurcación Hopf [5]. Los ciclos límites continúan creciendo a medida que A tiende a 3.631672, donde existe un cambio de la cuenca de atracción y el sistema se aleja del equilibrio $P_{H_2}(H_2, H_2)$ (ver [5]).

Este resultado revela la importancia de la capacidad de carga del medio ambiente de las presas y la tasa de saturación media con este enfoque, donde la tasa de consumo

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

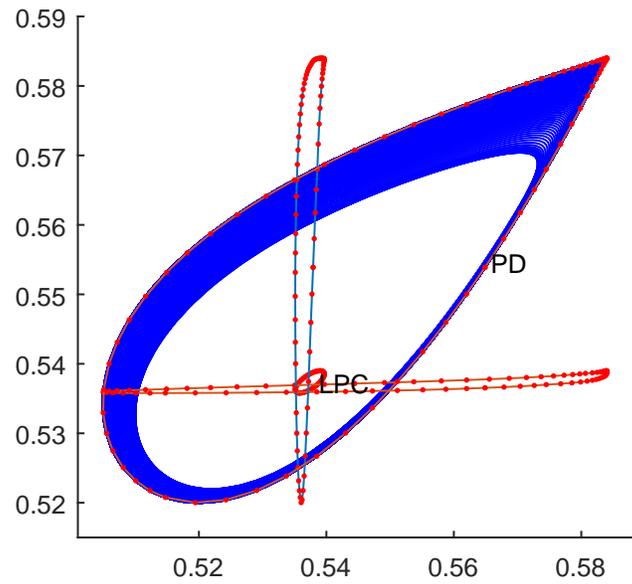


Figura 3.5: La familia de ciclos límite que bifurcan desde el punto Hopf.

de los depredadores en exceso sin ningún control sobre las presas es perjudicial para la sostenibilidad de ambas especies.

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

3.4.3. Cuatro puntos de equilibrio positivos

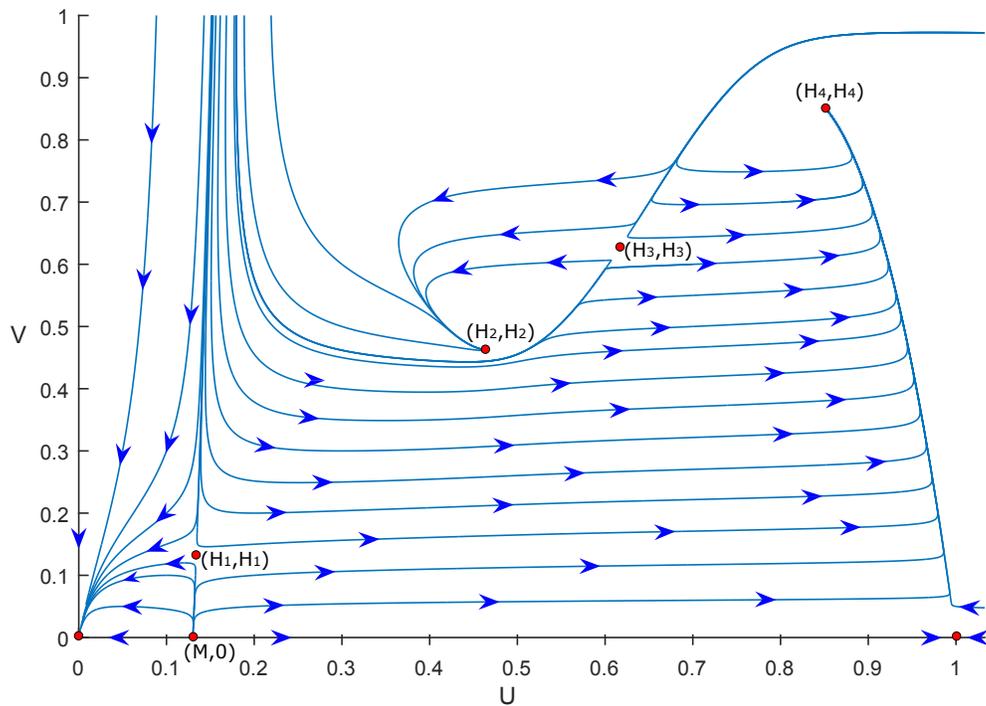


Figura 3.6: Para $A = 4.05$, $B = 3.75$, $N = 0.11$, $W = 0.02$ y $M = 0.13$. En este caso el punto (H_1, H_1) es un punto de silla, los puntos (H_2, H_2) y (H_4, H_4) son nodos atractores y (H_3, H_3) es un punto de silla.

Para estos valores de parámetros, se obtuvieron los siguientes resultados:

- i. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es atractor
- ii. El punto de equilibrio $(0.1, 0)$ es un nodo repulsor
- iii. El punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla
- iv. El punto $(H_1, H_1) = (0.134, 0.134)$ es un punto de silla
- v. El punto $(H_2, H_2) = (0.46319, 0.46319)$ es un nodo atractor
- vi. El punto $(H_3, H_3) = (0.60765, 0.60765)$ es un punto de silla
- vii. El punto $(H_4, H_4) = (0.85109, 0.85109)$ es un nodo atractor

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

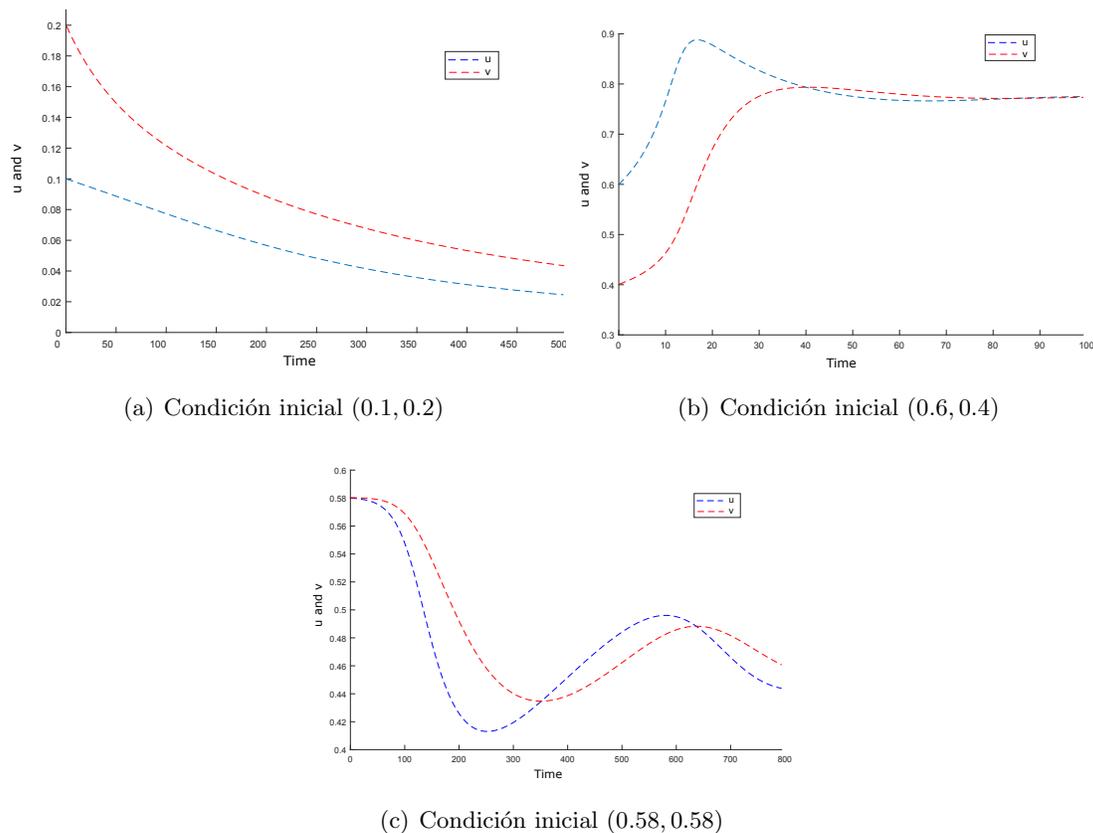


Figura 3.7: Trayectorias del sistema 3.2 con diferentes condiciones iniciales

Ciertas trayectorias del sistema 3.2 se presentan en la Figura 3.6. Las órbitas del sistema (ver Figura 3.7(b)) para ciertas condiciones iniciales tienden al punto de equilibrio H_4 , logrando un entorno sostenible para ambas especies. Sin embargo, el punto de equilibrio H_2 es estable y ciertas trayectorias convergen al punto (ver Figura 3.7(c)). Para otras condiciones iniciales, las órbitas tienden al punto $(0, 0)$, ocasionado que las especies se extingan. Por lo tanto, para lograr una sostenibilidad de las dos especies debemos seleccionar una condición inicial que haga parte de la cuenca de atracción del punto de equilibrio (H_4, H_4) o del punto de equilibrio (H_2, H_2) .

De las figuras 3.7(b)(c), podemos ver que antes de lograr una sostenibilidad completa, surgen algunas oscilaciones. Este hecho puede también ser pensado como un escenario de crisis local de ambas poblaciones que pueden ser solucionada después de algún período de tiempo [8].

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

3.4.4. Bifurcaciones

Nos enfocamos en los diagramas de bifurcación con respecto a la variable de estado u (presas). Hacemos énfasis en parámetros fundamentales de la función de crecimiento de las presas, es decir, el parámetro A .

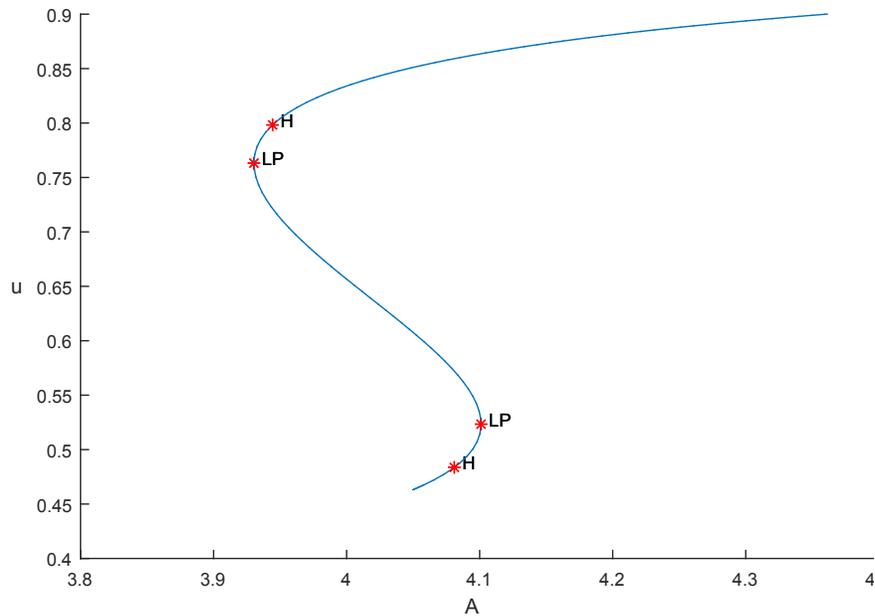


Figura 3.8: Trayectoria del equilibrio (H_2, H_2) cuando varía el parámetro A

Mediante el cálculo de la continuación del punto de equilibrio $P_{H_2}(H_2, H_2)$ con respecto al parámetro A , se obtienen las trayectorias representadas en la Figura 3.8. Haciendo esta continuación, el programa nos muestra varios puntos de codimensión 1 [8] [34]. En $A = 4.080950$, indica una bifurcación de Hopf subcrítica. La estabilidad de dicha bifurcación la proporciona el primer coeficiente de Lyapunov $l_1(0) = 2.113255$ [5].

Por lo tanto, debe existir un ciclo límite inestable, bifurcando desde el equilibrio $P_{H_2}(H_2, H_2)$ [23] [34]. En este caso se puede considerar como un escenario sostenible, si y sólo si, el período de los ciclos límites se mantiene en un rango de valores reales de algunas bifurcaciones [8].

En la Figura 3.9 se produce una familia de ciclos con un punto límite marcado por LPC en $A = 4.080950$. Muestra la aparición de ciclos límite desde el punto de bifurcación

3. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE Y RESPUESTA FUNCIONAL NO MONÓTONA

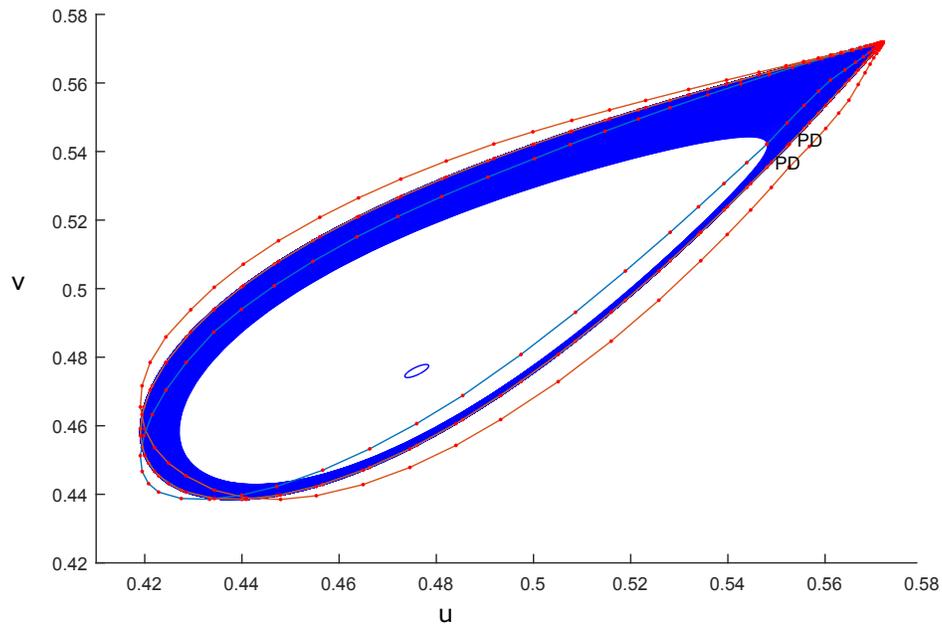


Figura 3.9: La familia de ciclos límite que bifurcan desde el punto Hopf.

Hopf [5]. Los ciclos límites continúan creciendo a medida que A tiende a 4.080950, donde existe un cambio de la cuenca de atracción y el sistema se aleja del equilibrio $P_{H_2}(H_2, H_2)$ [5].

EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

En este capítulo se analiza la estabilidad local de las singularidades que se encuentran en el interior de $\hat{\Omega}$. Hacemos énfasis en un caso particular del efecto Allee cuando $m = 0$, lo cual hace que el polinomio $p(u)$ se pueda expresar de forma cúbica haciendo más fácil los cálculos algebraicos. Demostramos la existencia de una curva en el plano de fase que divide el comportamiento de las trayectorias. Comprobamos que todas las soluciones del sistema son acotadas y establecemos la región de invarianza. Se muestra la existencia de una curva homoclínica y una curva heteroclínica para ciertos valores de parámetros. Se realizan simulaciones en Matcont para mostrar algunos diagramas de fase.

4.1. El caso especial de efecto Allee débil

En lo que sigue del trabajo de investigación vamos a considerar el efecto Allee Débil cuando $m = 0$. De acuerdo a lo visto en el capítulo 3, el modelo propuesto es equivalente

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

al sistema:

$$\hat{Z}_\eta : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u^3[(1-u)(Au^2 - Bu + 1) - Nv], \\ \frac{dv}{d\tau} = Wv(u-v)(Au^2 - Bu + 1). \end{cases} \quad (4.1)$$

donde $\eta = (N, W, A, B) \in \mathbb{R}_4^+$ y $B > 2\sqrt{A}$.

El sistema 4.1 está definido en el conjunto:

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

La matriz Jacobiana del sistema 4.1 es

$$J\hat{Z}_\eta(u, v) = \begin{pmatrix} J11 & -Nu^3 \\ J21 & W(Au^2 - Bu + 1)(u - 2v) \end{pmatrix},$$

donde

$$J11 = u^2(3 - 4u - 4Bu + 5Au^2 + 5Bu^2 - 6Au^3 - 3Nv)$$

$$J21 = Wv(1 - 2Bu + 3Au^2 + Bv - 2Auv)$$

4.2. Resultados principales

Ahora demostraremos que las soluciones de 4.1 son acotadas.

Lema 7 *Las soluciones del sistema 4.1 son acotadas.*

Demostración: Con el objetivo de comprobar que las trayectorias están acotadas, se analiza su comportamiento en el infinito mediante la *Compactificación de Poincaré* [10] [22] [26] [31]. Para esto se introducen las variables

$X = \frac{u}{v}$, y , $Y = \frac{1}{v}$. Entonces,

$$\frac{dX}{d\tau} = \frac{1}{v^2} \left[v \frac{du}{d\tau} - u \frac{dv}{d\tau} \right] \quad \text{y} \quad \frac{dY}{d\tau} = -\frac{1}{v^2} \frac{dv}{d\tau}.$$

Después de algunas simplificaciones algebraicas y haciendo el cambio en la escala de

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

tiempo $T = \frac{1}{y^5}\tau$, se obtiene el siguiente sistema:

$$\hat{Z}_{\eta_1} : \begin{cases} \frac{dX}{dT} = X^3(Y - X)(AX^2 - BXY + Y^2) - NX^3Y^2 \\ \quad + WXY^2(1 - X)(AX^2 - BXY + Y^2), \\ \frac{dY}{dT} = WY^3(1 - X)(AX^2 - BXY + Y^2). \end{cases}$$

Por lo tanto,

$$J\hat{Z}_{\eta_1}(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Se utiliza el método del *blowing-up* (ver [10] [22]), con el objetivo de desingularizar el origen en el campo vectorial $\hat{Z}_{\eta_1}(X, Y)$, haciendo los cambios de variable

$$X = r, y, Y = r^2s. \text{ Entonces, } \frac{dX}{dT} = \frac{dr}{dT}, y, \frac{ds}{dT} = \frac{1}{r^2} \left(\frac{dY}{dT} - 2rs \frac{dr}{dT} \right).$$

Por lo tanto, el sistema anterior se transforma en el sistema

$$\hat{Z}_{\eta_2} : \begin{cases} \frac{dr}{dT} = r^6[(rs - 1)(A - Brs + r^2s^2) - Nrs + Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2)], \\ \frac{ds}{dT} = r^5s[Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2) - 2[(rs - 1)(A - Brs + r^2s^2)]] \\ \quad - Nrs + Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2). \end{cases}$$

Consideremos el cambio en la escala de tiempo $\zeta = r^5T$, obteniendo el sistema

$$\hat{Z}_{\eta_3} : \begin{cases} \frac{dr}{dT} = r[(rs - 1)(A - Brs + r^2s^2) - Nrs + Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2)], \\ \frac{ds}{dT} = s[Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2) - 2[(rs - 1)(A - Brs + r^2s^2)]] \\ \quad - Nrs + Wrs^2(1 - r)(A - Brs + r^2s^2), \end{cases}$$

cuya matriz Jacobiana en el punto $(0, 0)$ es

$$J\hat{Z}_{\eta_3}(0, 0) = \begin{pmatrix} -A & 0 \\ 0 & 2A \end{pmatrix},$$

donde $\det J\hat{Z}_{\eta_3}(0, 0) = -2A^2 < 0$.

Se tiene que $(0, 0)$ es un punto de silla de los campos vectoriales \hat{Z}_{η} y \hat{Z}_{η_3} . Por lo tanto, el punto $(0, \infty)$ es punto de silla del campo vectorial compactificado. Es decir, las órbitas del sistema son acotadas para cualquier valor de los parámetros [22].

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Lema 8 *El conjunto $\hat{\Gamma} = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\}$ es una región de invarianza.*

Demostración: En el sistema 4.1, se tiene:

- Si $u = 0$, entonces $\frac{du}{d\tau} = 0$, y, $\frac{dv}{d\tau} = -Wv^2 < 0$ y las trayectorias permanecen sobre el eje v .
- Si $v = 0$, entonces $\frac{dv}{d\tau} = 0$, y, $\frac{du}{d\tau} = -u^3(u-1)(Au^2 - Bu + 1) < 0$ y las trayectorias permanecen sobre el eje u .
- Si $u = 1$, $\frac{du}{d\tau} = -Nv < 0$, y, $\frac{dv}{d\tau} = -Wv^2 < 0$ y las trayectorias apuntan hacia el interior de $\hat{\Gamma}$.

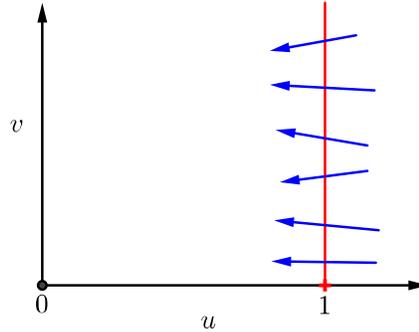


Figura 4.1: La región de Invarianza $\hat{\Gamma}$

Todas las trayectorias del campo vectorial que cruzan la recta $u = 1$, entran a la región $\hat{\Gamma}$.

4.3. Naturaleza de los puntos de equilibrio

Los puntos de equilibrio del sistema 4.1, o singularidades del campo vectorial \hat{Z}_η , son $P_0 = (0, 0)$ y $P_1 = (1, 0)$ y los puntos que se encuentran en la intersección de las curvas isoclinas:

$$(1 - u)(Au^2 - Bu + 1) - Nv = 0, \quad (4.2)$$

y

$$u - v = 0$$

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Estas últimas singularidades (u, v) satisfacen $u = v$ y por lo tanto u debe satisfacer la ecuación

$$(1 - u)(Au^2 - Bu + 1) - Nu = 0, \quad (4.3)$$

es decir, u debe ser la raíz del polinomio

$$p(u) = Au^3 - (B + A)u^2 + (1 + B + N)u - 1. \quad (4.4)$$

Usando la regla de signos de Descartes obtenemos que $p(u)$ tiene raíces reales positivas y no tiene raíces negativas.

- Si $p(u) = Au^3 - (B + A)u^2 + (1 + B + N)u - 1$, hay tres raíces reales positivas
- Si $p(-u) = -Au^3 - (B + A)u^2 - (1 + B + N)u - 1$, no hay raíces reales negativas

Analizando los resultados de la regla de signos de Descartes,

Cantidad de raíces	3	3
\mathbb{R}^+	3	1
\mathbb{R}^-	0	0
\mathbb{C}	0	2

el polinomio $p(u)$ tiene tres raíces reales positivas, dos (una simple y una de multiplicidad dos) o una raíz real positiva.

En cualquier situación se puede asegurar la existencia de por lo menos una raíz positiva que denotaremos por H . Dividimos $p(u)$ entre $u - H$ y se obtiene un trinomio de segundo grado que nos permitirá conocer la existencia de otras raíces del polinomio $p(u)$ y obtener condiciones algebraicas sobre el valor de los parámetros [31]. Por lo tanto,

$$p(u) = (u - H) (Au^2 - (B + A - AH)u + 1 + B + N - H(B + A - AH)).$$

Teniendo en cuenta que el residuo de la división es cero, obtenemos:

$$N = \frac{1}{H}(1 - H)(AH^2 - BH + 1). \quad (4.5)$$

Además, se tiene que necesariamente $H < 1$, ya que $N > 0$ y $B > 2\sqrt{A}$.

Al sustituir N , el factor cuadrático de $p(u)$ tiene la forma:

$$q(u) = \left(Au^2 - (B + A(1 - H))u + \frac{1}{H} \right).$$

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Utilizando nuevamente la regla de signos de Descartes, es claro que si $(B + A(1 - H)) < 0$, entonces el polinomio $q(u)$ no tiene raíces reales positivas. En caso contrario, si $(B + A(1 - H)) > 0$ entonces el polinomio $q(u)$ posee a lo más dos raíces reales positivas.

Las soluciones de la ecuación $q(u) = 0$ son:

$$u = \frac{1}{2A} \left((B + A(1 - H)) \pm \sqrt{(B + A(1 - H))^2 - \frac{4A}{H}} \right).$$

El discriminante de la ecuación cuadrática $q(u) = 0$ es

$$D_q = (B + A(1 - H))^2 - \frac{4A}{H},$$

que se puede escribir como un polinomio de grado 2 en A

$$D_q(A) = (1 - H)^2 A^2 + \left(\frac{2BH(1 - H) - 4}{H} \right) A + B^2.$$

Las soluciones de la ecuación $D_q(A) = 0$ son:

$$A = \frac{1}{H(1 - H)^2} \left((2 - BH(1 - H)) \pm 2\sqrt{1 - BH(1 - H)} \right).$$

Por lo tanto,

- Si $B < \frac{1}{H(1 - H)}$ entonces el discriminante $D_q > 0$
- Si $B = \frac{1}{H(1 - H)}$ entonces el discriminante $D_q = 0$
- Si $B > \frac{1}{H(1 - H)}$ entonces el discriminante $D_q < 0$

Teorema 4 (Raíces positivas de $p(u)$) *Para el polinomio $p(u)$ se cumple que:*

- i. Si $(B + A(1 - H)) < 0$, o bien si $D_q < 0$, entonces $p(u)$ tiene una única raíz real positiva H .
- ii. Si $B = \frac{1}{H(1 - H)}$ o bien si $D_q = 0$, entonces $p(u)$ tiene dos raíces positivas, H y $H_0 = \frac{(B + A(1 - H))}{2A}$.
- iii. Si $B < \frac{1}{H(1 - H)}$ o bien si $D_q > 0$, entonces $p(u)$ tiene tres raíces reales positivas, H y $H_{1,2} = \frac{1}{2A} \left((B + A(1 - H)) \pm \sqrt{D_q} \right)$.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Corolario 1 (Puntos de equilibrio positivos) *Para el sistema 4.1 en el interior de la región $\hat{\Omega}$ se tiene:*

- i. Si $(B + A(1 - H)) < 0$, o bien si $D_q < 0$, entonces existe un único punto de equilibrio: $P_H = (H, H)$*
- ii. Si $B = \frac{1}{H(1 - H)}$ o bien si $D_q = 0$, entonces existen dos puntos de equilibrio: P_H y $P_{H0} = (H_0, H_0)$*
- iii. Si $B < \frac{1}{H(1 - H)}$ o bien si $D_q > 0$, entonces existen tres puntos de equilibrio: P_H , $P_{H1} = (H_1, H_1)$ y $P_{H2} = (H_2, H_2)$.*

4.3.1. Puntos críticos sobre los ejes

Se analiza la estabilidad de los puntos de equilibrio que se encuentran en los ejes u y v . Determinamos la existencia de una curva separatriz en el plano de fase que divide el comportamiento de las trayectorias.

Lema 9 *Para todo (A, B, N, W) el punto $P_1 = (1, 0)$ es un punto de silla.*

Demostración: La matriz Jacobiana del sistema 4.1 evaluada en el punto de equilibrio $P_1 = (1, 0)$ es:

$$J\hat{Z}_\eta(1, 0) = \begin{pmatrix} -(A - B + 1) & -N \\ 0 & W(A - B + 1) \end{pmatrix}.$$

Como

$$\det J\hat{Z}_\eta(1, 0) = -W(A - B + 1)^2 < 0, \quad P_1 = (1, 0) \text{ es un punto de silla [23].}$$

Lema 10 *El punto $P_0 = (0, 0)$ del dominio del campo vectorial \hat{Z}_η determina un sector parabólico y dos sectores hiperbólicos [23] [31]. Es decir, existe una curva en el plano de fase que divide el comportamiento de las trayectorias: el punto $(0, 0)$ es atractor para ciertas trayectorias y punto de silla para otras.*

Demostración: La matriz Jacobiana del sistema 4.1 evaluada en $P_0 = (0, 0)$ es:

$$J\hat{Z}_\eta(0, 0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Se tiene que $\det J\hat{Z}_\eta(0,0) = 0$, y, $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(0,0)) = 0$.

Para desingularizar el origen, utilizaremos un *blowing-up vertical* (ver [10] [22]) dado por la función $\Psi(p, q) = (pq, q) = (u, v)$. Como

$$u = pq, y, v = q, \text{ entonces } \frac{dp}{d\tau} = \frac{1}{q} \left(\frac{du}{d\tau} - p \frac{dq}{d\tau} \right), y, \frac{dq}{d\tau} = \frac{dv}{d\tau}.$$

Sustituyendo en el sistema 4.1, obtenemos:

$$Z_\Psi = \begin{cases} \frac{dp}{d\tau} = pq[p^2q(1-pq)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) - Np^2q^2 \\ \quad - W(p-1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1)] \\ \frac{dq}{d\tau} = Wq^2(p-1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) \end{cases}$$

Haciendo el cambio en la escala de tiempo $T = q\tau$, se obtiene el siguiente sistema:

$$Z_{\Psi_1} = \begin{cases} \frac{dp}{dT} = p[p^2q(1-pq)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) - Np^2q^2 \\ \quad - W(p-1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1)] \\ \frac{dq}{dT} = Wq(p-1)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) \end{cases}$$

Claramente, si $q = 0$, entonces $\frac{dq}{dT} = 0$ y $\frac{dp}{dT} = p[-W(p-1)]$.

Por lo tanto, las singularidades del campo vectorial Z_{Ψ_1} , son $(0,0)$ y $(1,0)$, es decir, existe una recta separatriz en el plano de fase pq .

La matriz Jacobiana del campo vectorial Z_{Ψ_1} está dada por:

$$JZ_{\Psi_1}(p, q) = \begin{pmatrix} Z_{\Psi_1}(p, q)_{11} & Z_{\Psi_1}(p, q)_{12} \\ Z_{\Psi_1}(p, q)_{21} & Z_{\Psi_1}(p, q)_{22} \end{pmatrix},$$

con

$$\begin{aligned} Z_{\Psi_1}(p, q)_{11} &= (3p^2q - 4p^3q^2)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) + (p^3q - p^4q^2)(2Apq^2 - Bq) \\ &\quad - 3Np^2q^2 + (W - 2Wp)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) + (Wp - Wp^2)(2Apq^2 - Bq), \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} Z_{\Psi_1}(p, q)_{12} &= (p^3 - 2p^4q)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) + (p^3q - p^4q^2)(2Apq^2 - Bq) \\ &\quad - 2Np^3q + (Wp - Wp^2)(2Ap^2q - Bp), \end{aligned}$$

$$Z_{\Psi_1}(p, q)_{21} = Wq(Ap^2q^2 - Bpq + 1) + (Wpq - Wp)(2Apq^2 - Bq),$$

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

$$Z_{\Psi_1}(p, q)_{22} = (Wp - W)(Ap^2q^2 - Bpq + 1) + (Wpq - Wq)(2Ap^2q - Bp).$$

La matriz Jacobiana evaluada en la singularidad $(0, 0)$ es

$$JZ_{\Psi_1}(0, 0) = \begin{pmatrix} W & 0 \\ 0 & -W \end{pmatrix}.$$

El $\det JZ_{\Psi_1}(0, 0) = -W^2 < 0$, es decir, la singularidad $(0, 0)$ es un punto de silla del campo vectorial Z_{Ψ_1} .

La matriz Jacobiana en la singularidad $(p, 0)$ con $p = 1$ es

$$JZ_{\Psi_1}(1, 0) = \begin{pmatrix} -W & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Como $\det JZ_{\Psi_1}(1, 0) = 0$ y $\text{traza}(JZ_{\Psi_1}(1, 0)) = -W < 0$, se tiene por el teorema de la variedad central (ver [22]) que la naturaleza de este punto corresponde a un nodo atractor del campo vectorial Z_{Ψ_1} .

Teorema 5 Sean $W^s(0, 0)$ y $W^u(1, 0)$ las variedades estables e inestables de los puntos de equilibrio $(0, 0)$ y $(1, 0)$, respectivamente. Existe un subconjunto abierto de valores de parámetros por los cuales $W^s(0, 0) \cap W^u(1, 0)$ es no vacía, dando origen a una curva heteroclínica γ_h en el primer cuadrante que contiene al equilibrio $(0, 0)$ y $(1, 0)$.

Demostración: Por el Lema 10, el punto de equilibrio $(0, 0)$ tiene una curva separatriz Σ con una inclinación $u = v$ en la vecindad de ese punto y por el Lema 9 el punto $(1, 0)$ es punto de silla. Sean $W^s(0, 0)$ y $W^u(1, 0)$ las variedades estables e inestables de los puntos de equilibrio $(0, 0)$ y $(1, 0)$. Claramente por el Lema 7, el α -límite de $W^s(0, 0)$ y el ω -límite de $W^u(1, 0)$ no están en el infinito en la dirección del eje v .

De otro lado, existen puntos $(u^*, v^s) \in W^s(0, 0)$, y, $(u^*, v^u) \in W^u(1, 0)$, con v^s y v^u dependiendo de los valores de parámetros, tal que $v^s = s(A, B, N, W)$ y $v^u = u(A, B, N, W)$.

- Si $0 < u^* \ll 1$, entonces $v^s < v^u$ y la variedad estable $W^s(0, 0)$ está por debajo de la variedad inestable $W^u(1, 0)$.
- Si $0 \ll u^* < 1$, entonces $v^s > v^u$ y la variedad estable $W^s(0, 0)$ está por encima de la variedad inestable $W^u(1, 0)$.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

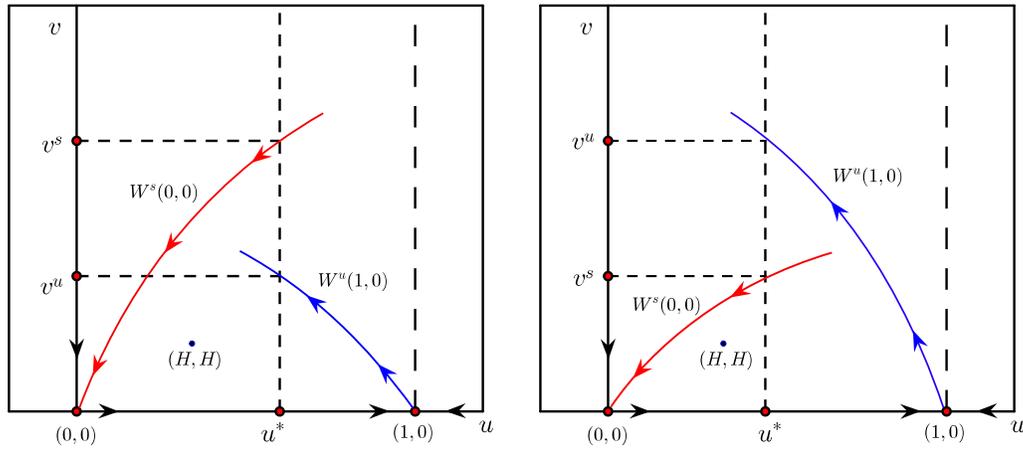


Figura 4.2: Dos posibles posiciones relativas entre la variedad estable $W^s(0,0)$ del punto de equilibrio $(0,0)$ y la variedad inestable $W^u(1,0)$ para el punto silla $(1,0)$.

Como el campo vectorial \hat{Z}_η es continuo con respecto a los valores de los parámetros, entonces la variedad estable $W^s(0,0)$ interseca a la variedad inestable $W^u(1,0)$. Por lo tanto, existe $(u^*, v^*) \in \hat{\Omega}$ (región de invarianza) tal que $v_s^* = v_u^*$ y la ecuación $s(A, B, N, W) = u(A, B, N, W)$ define una superficie en el espacio de parámetros para los cuales existe una curva heteroclínica [26].

El conjunto $\Lambda = \{(u, v) \in \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+ / 0 \leq u \leq 1, 0 \leq v \leq v_s, y, v_s \in \Sigma\}$, es decir, el conjunto determinado por la curva separatriz Σ , la recta $u = 1$ y el eje u es una región compacta [12]. Por lo tanto, las curvas del sistema 4.1 son compactas (ver Lema 7) y las soluciones no salen de la región Λ .

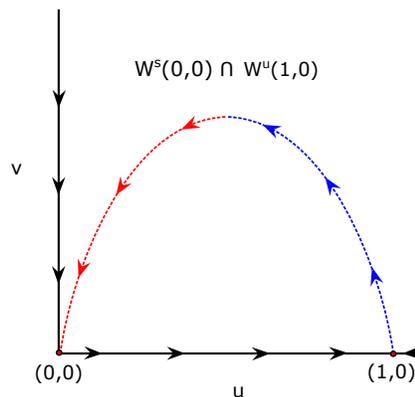


Figura 4.3: Curva heteroclínica formada por la intersección de la variedad estable $W^s(0,0)$ y la variedad inestable $W^u(1,0)$.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

4.3.2. Naturaleza de los puntos de equilibrio positivos

Para el análisis de los puntos de equilibrio interiores, es importante resaltar que estos tienen igual abscisa y ordenada, por lo tanto analizamos la matriz Jacobiana evaluada en un punto (u, u) obteniendo:

$$J\hat{Z}_\eta(u, u) = \begin{pmatrix} -u^2[6Au^3 - (5A + 5B)u^2 + (4 + 4B + 3N)u - 3] & -Nu^3 \\ Wu(Au^2 - Bu + 1) & -Wu(Au^2 - Bu + 1) \end{pmatrix}.$$

Se tiene que (u, u) es un punto de equilibrio, entonces satisface la ecuación $p(u) = 0$ por lo tanto el término de la primera fila y primera columna se puede reescribir como:

$$-u^2[(A + B)u^2 - (2B + 3N + 2)u + 3].$$

El determinante de la matriz Jacobiana viene dado por:

$$\det J\hat{Z}_\eta(u, u) = Wu^3(Au^2 - Bu + 1)[(A + B)u^2 - (2B + 2N + 2)u + 3].$$

El signo de $\det J\hat{Z}_\eta(u, u)$ depende del valor que tome el factor:

$$d(u) = (A + B)u^2 - (2B + 2N + 2)u + 3. \quad (4.6)$$

La traza de la matriz Jacobiana está dada por:

$$\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(u, u)) = -u[(A + B)u^3 - (2B + 3N + 2 - AW)u^2 + (3 - WB)u + W].$$

El signo de la $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(u, u))$ depende del valor que tome el factor:

$$t(u) = (A + B)u^3 - (2B + 3N + 2 - AW)u^2 + (3 - WB)u + W. \quad (4.7)$$

Para el análisis de la naturaleza de todos los puntos de equilibrio que se encuentran en el interior de $\hat{\Omega}$, se procede según lo enunciado en el Corolario 1, para uno, dos o tres puntos de equilibrio positivos.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

4.3.3. Existencia de un único punto de equilibrio positivo

Supongamos que existe un único punto de equilibrio llamado $P_H = (H, H)$ en el interior de $\hat{\Omega}$, es decir, satisface la primera condición del Corolario 1, si $(B + A(1 - H)) < 0$ o bien $D_q < 0$.

Lema 11 *El punto de equilibrio $P_H = (H, H)$ es:*

- i. *Es un punto atractor, si y sólo si, $W > \frac{2(A+B)H^3 - 3AH^4 - (1+B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$.*
- ii. *Es un punto repulsor, si y sólo si, $W < \frac{2(A+B)H^3 - 3AH^4 - (1+B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$.*

Demostración: Utilizando la ecuación 4.6 en el punto (H, H) tenemos:

$$\begin{aligned} d(H) &= (A+B)H^2 - (2B+2N+2)H + 3 \\ &= 2AH^3 - AH^2 - BH^2 + 1 \\ &= AH^3 + (AH - (A+B))H^2 + 1 \end{aligned}$$

En el caso que $(B + A(1 - H)) < 0$, donde es equivalente a $(AH - (A + B)) > 0$, se tiene inmediato que $d(H) > 0$.

Es decir, para el único punto de equilibrio se tiene que $\det J\hat{Z}_\eta(H, H) > 0$, y la naturaleza de este punto queda determinado por el signo de la traza de la matriz Jacobiana, que depende del siguiente factor:

$$t(H) = 3AH^4 - 2(A+B)H^3 + (1+B+AW)H^2 - BWH + W.$$

Por lo tanto,

- i. Si $W > \frac{2(A+B)H^3 - 3AH^4 - (1+B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$ entonces $t(H) > 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H)) < 0$, se tiene que el punto (H, H) es un punto de equilibrio atractor.
- ii. Si $W < \frac{2(A+B)H^3 - 3AH^4 - (1+B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$, entonces $t(H) < 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H)) > 0$, se tiene que el punto (H, H) es un punto de equilibrio repulsor.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Analizando el signo de $\Delta(H) = \text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H))^2 - 4\det J\hat{Z}_\eta(H, H)$ obtenemos:

$$\begin{aligned}\Delta(H) = & H^2[3AH^4 - 2(A + B)H^3 + (1 + B + AW)H^2 - BWH + W]^2 \\ & - 4WH^3(AH^2 - BH + 1)[AH^3 + (AH - (A + B))H^2 + 1].\end{aligned}$$

El primer término siempre es positivo y el signo del segundo término depende del factor $AH^3 + (AH - (A + B))H^2 + 1$. Sin embargo este término siempre va a ser positivo.

En conclusión, $\Delta(H)$ cambia de signo y el punto de equilibrio puede ser un foco o un nodo según $\Delta(H) < 0$ o $\Delta(H) > 0$ [31].

Por lo tanto, vía Bifurcación de Hopf, el punto de equilibrio (H, H) genera por lo menos un ciclo límite estable (ver [31] [34]).

4.4. Algunas simulaciones

En esta sección se realizan simulaciones del sistema adimensional en u y v , las cuales ilustran los resultados de los lemas 9, 10 y 11. Se puede observar claramente, como se demostró analíticamente, que el punto $(0, 0)$ es un punto atractor para ciertas trayectorias, punto de silla para otras, que el punto $(1, 0)$ es un punto de silla y el punto (H, H) es un foco atractor para ciertas condiciones y repulsor para otras.

4.4.1. Punto de equilibrio positivo

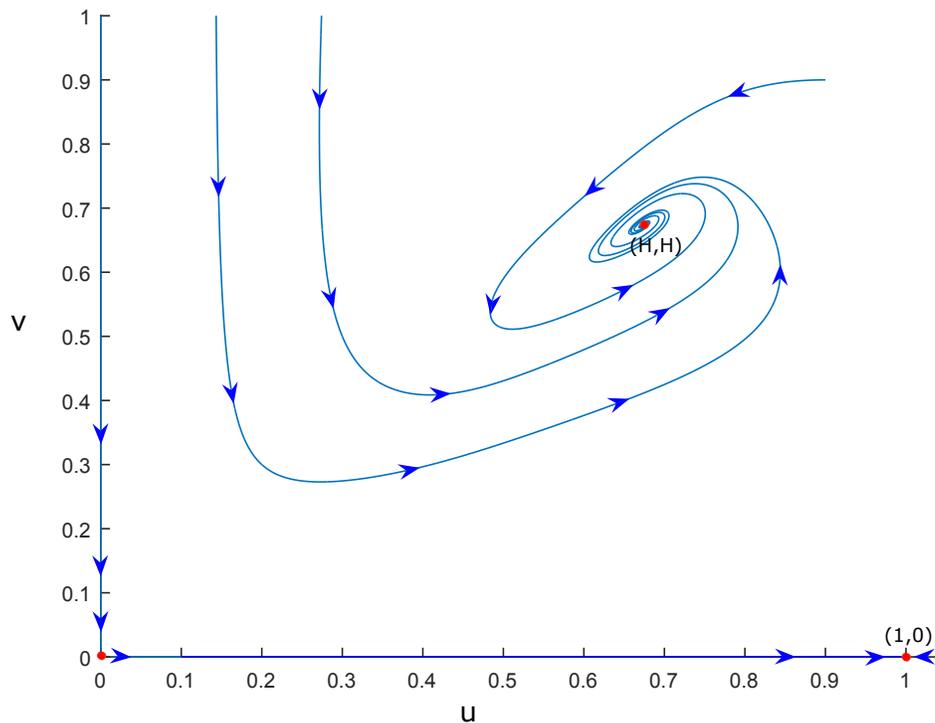


Figura 4.4: Para $A = 4.6$, $B = 3.6$, $N = 0.321$ y $W = 0.18$. En este caso el punto de equilibrio (H, H) es un foco atractor.

Realizando las simulaciones en Matcont para estos valores de parámetros, se obtienen los siguientes resultados:

- i. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es un punto de silla

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

- ii. El punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla
- iii. El punto $(H, H) = (0.67305, 0.67305)$ es foco atractor

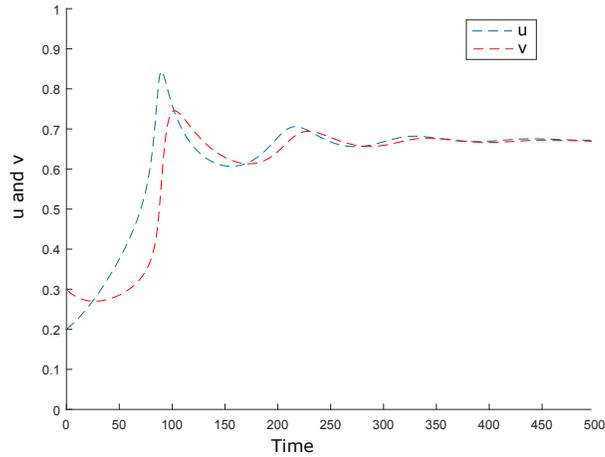


Figura 4.5: Trayectorias del sistema 4.1 que convergen al único punto de equilibrio (H, H)

Las trayectorias del sistema 4.1 se presentan en la Figura 4.5. Todas las órbitas del sistema tienden al punto de equilibrio (H, H) con coordenada $H(0.67305, 0.67305)$ para un tiempo $t \geq 0$, logrando un estado sostenible para ambas especies. En la Figura 4.5, podemos deducir que antes de lograr una sostenibilidad completa, surgen ciertas oscilaciones. Este hecho puede ser pensado como un escenario de crisis local de ambas poblaciones que pueden ser solucionada después de algún período de tiempo [8].

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Punto de equilibrio positivo

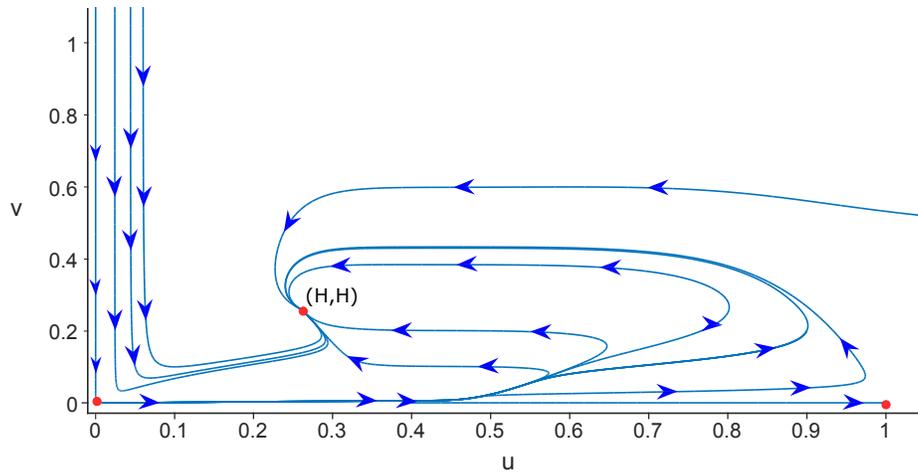


Figura 4.6: Para $A = 5.1$, $B = 4.5$, $N = 0.5034$ y $W = 0.18$. El único punto de equilibrio interior (H, H) es nodo atractor.

Para estos valores de parámetros, se obtuvieron los siguientes resultados:

- i. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es un punto de silla
- ii. El punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla
- iii. El punto $(H, H) = (0.25967, 0.25967)$ es un nodo atractor

4.4.2. Bifurcaciones

En esta sección del trabajo nos centramos en los diagramas de bifurcación con respecto a la variable de estado u (presas). Se hace énfasis en parámetros fundamentales de la función de crecimiento de las presas, es decir, el parámetro A que depende de K (capacidad de carga del medio ambiente de las presas) y a (la tasa de saturación media). Las continuaciones de todos los puntos de equilibrio se realizarán con Matcont [5].

Mediante el cálculo de la continuación del punto de equilibrio $P_H(H, H)$ con respecto al parámetro A , se obtienen las trayectorias representadas en la Figura 4.7. Haciendo esta continuación nos muestra varios puntos de codimensión 1.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

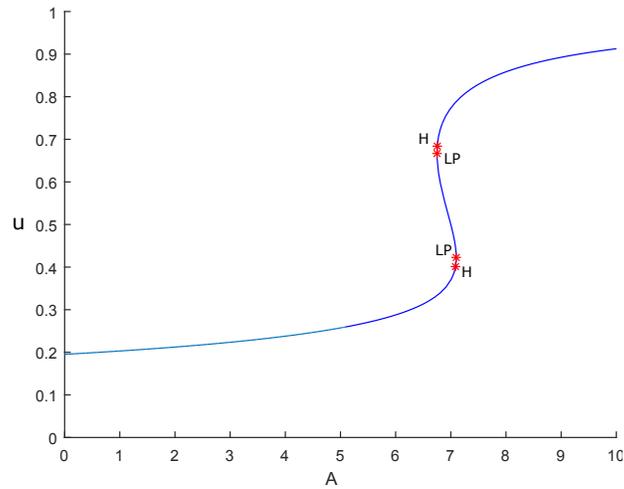


Figura 4.7: Trayectoria del equilibrio cuando varía el parámetro A

Una bifurcación de Hopf se presenta en $A = 7.084960$ y la estabilidad de dicha bifurcación es proporcionada por el primer coeficiente de Lyapunov $l_1(0) = 2.935153 > 0$. Esto significa que la bifurcación es subcrítica y los ciclos límites generados a partir de este punto son órbitas inestables [23].

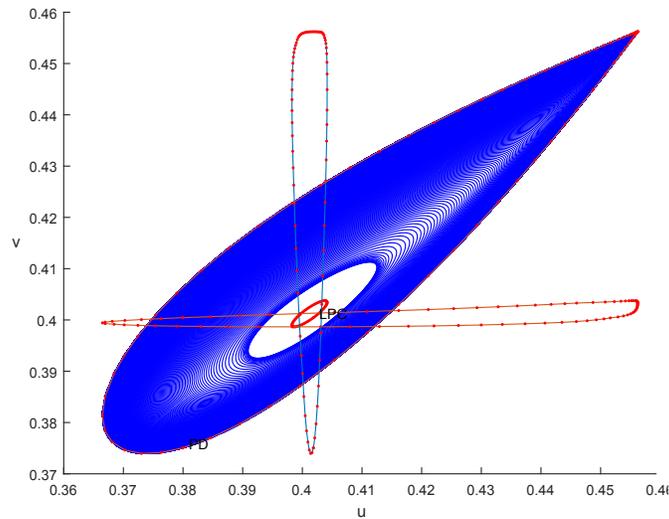


Figura 4.8: ciclos límites que salen del punto de Hopf

En la Figura 4.8, se observa una familia de ciclos con un punto límite marcado por LPC en $A = 7.084960$; muestra la aparición de ciclos límites desde el punto de bifurcación Hopf [5]. Los ciclos límites continúan creciendo como $A \rightarrow 7.084960$, donde existe un

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

cambio de la cuenca de atracción y el sistema se aleja del equilibrio $P_H(H, H)$.

El ciclo crítico tiene (aproximadamente) un multiplicador doble $\nu = 1$ [5], y el coeficiente de forma normal es distinto de cero. Por lo tanto, la variedad del ciclo límite tiene un silla-nodo [34].

El algoritmo de continuación seguirá automáticamente la segunda rama (estable) del ciclo después del punto LPC (ver Figura 4.9).

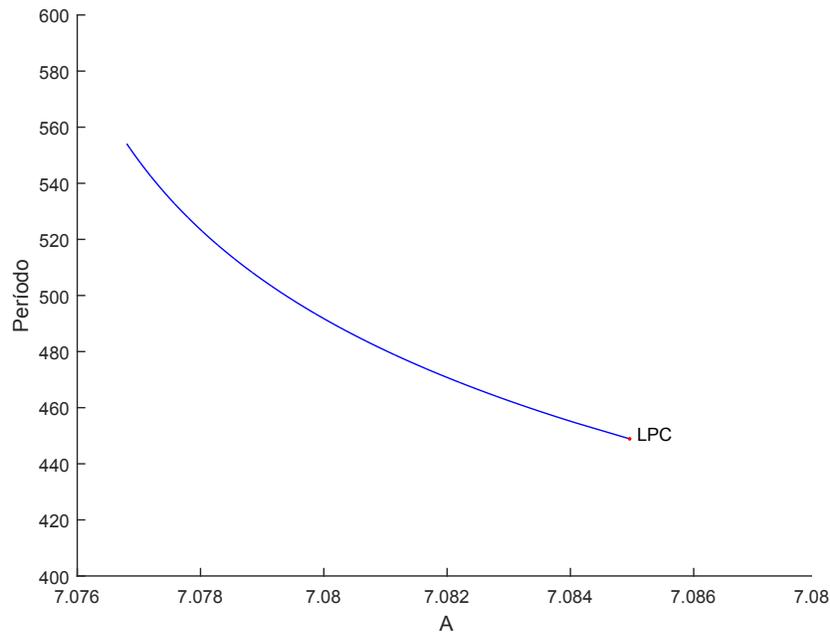


Figura 4.9: Período del ciclo vs A

Se obtiene una curva con un punto límite, indicando claramente la presencia de dos ciclos límite con períodos diferentes para $A < 7.084960$ cerca de LPC (ver Figura 4.9).

Este resultado nos revela la importancia de la capacidad de carga del medio ambiente de las presas y la tasa de saturación media en este enfoque, donde la tasa de consumo de los depredadores en exceso sin ningún control sobre las presas es perjudicial para la sostenibilidad de ambas especies.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Punto de equilibrio positivo

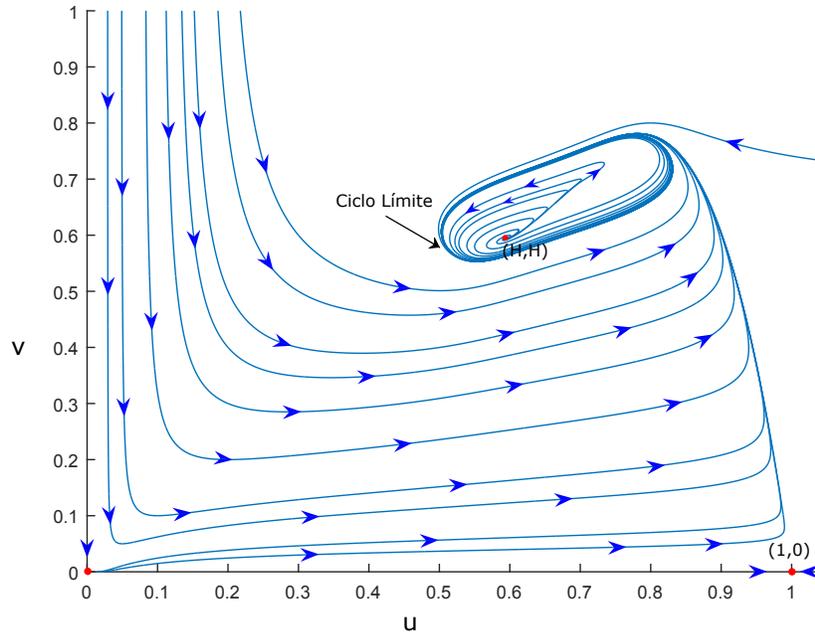


Figura 4.10: Para $A = 3.4$, $B = 3.4$, $N = 0.123$ y $W = 0.1$. El punto de equilibrio interior (H, H) es de tipo foco repulsor, rodeado por un ciclo límite.

Realizando las simulaciones en Matcont para estos valores de parámetros, se obtienen los siguientes resultados:

- i. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es un punto de silla
- ii. El punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla
- iii. El punto $P_H(0.59482, 0.59482)$ es foco repulsor

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

4.4.3. Existencia de dos puntos de equilibrio positivos

Supongamos la existencia de dos puntos de equilibrio positivos en el primer cuadrante, (H, H) y (H_0, H_0) donde $H_0 = \frac{(B + A(1 - H))}{2A}$. Es decir, $D_q = 0$. Se tiene que la última condición es equivalente a $A = \frac{H(B + A(1 - H))^2}{4}$, igual forma a $A = \frac{1}{HH_0^2}$.

Un hecho importante que debemos mencionar, es que si el determinante $D_q = 0$ entonces las raíces de la ecuación cuadrática son de multiplicidad dos, es decir, el punto de equilibrio (H_0, H_0) es el colapso de otros dos puntos de equilibrio del sistema. Este colapso nos genera un punto de equilibrio llamado silla-nodo y que se puede obtener vía bifurcación silla-nodo [34].

Lema 12 *Los puntos de equilibrio del sistema 4.1 satisfacen que:*

(i) *El punto de equilibrio (H, H) es:*

- i. *Es un punto atractor, si y sólo si, $W > \frac{H^2[2 - 3H + 2BHH_0^2 - (B + 1)H_0^2]}{H_0^2 - BHH_0^2 + H}$.*
- ii. *Es un punto repulsor, si y sólo si, $W < \frac{H^2[2 - 3H + 2BHH_0^2 - (B + 1)H_0^2]}{H_0^2 - BHH_0^2 + H}$.*

(ii) *El punto de equilibrio (H_0, H_0) es:*

- i. *Es un punto de equilibrio no hiperbólico estable del tipo nodo, si y sólo si, $W < \frac{HH_0[2H_0 + H(2 - H_0) - 2]}{H^2 + H_0 - 1}$.*
- ii. *Es un punto de equilibrio no hiperbólico inestable del tipo nodo, si y sólo si, $W > \frac{HH_0[2H_0 + H(2 - H_0) - 2]}{H^2 + H_0 - 1}$.*

Demostración: Por el Lema 11, sabemos que para el punto (H, H) se obtiene:

$$\begin{aligned}
 d(H) &= AH^3 + (AH - (A + B))H^2 + 1 \\
 &= AH^3 - 2A \left(\frac{B + A(1 - H)}{2A} \right) H^2 + 1 \\
 &= AH^3 - 2AH_0H^2 + 1
 \end{aligned}$$

Utilizando la condición $D_q = 0$ y sustituyendo el valor de A , obtenemos:

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

$$d(H) = \frac{H^2}{H_0^2} - \frac{2H}{H_0} + 1 = \frac{(H - H_0)^2}{H_0^2} > 0.$$

Por lo tanto, se debe analizar la traza de la matriz Jacobiana, donde su signo queda determinado por:

$$t(H) = 3AH^4 - 2(A + B)H^3 + (1 + B + AW)H^2 - BWH + W,$$

o, de forma equivalente:

$$t(H) = \frac{3H^3 - 2H^2 - 2BH^3H_0^2 + (B + 1)H^2H_0^2 + W(H - BHH_0^2 + H_0^2)}{H_0^2}.$$

Por lo tanto,

i. Si $W > \frac{H^2[2 - 3H + 2BHH_0^2 - (B + 1)H_0^2]}{H_0^2 - BHH_0^2 + H}$,

entonces $t(H) > 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H)) < 0$, se tiene que el punto (H, H) es un punto de equilibrio atractor.

ii. Si $W < \frac{H^2[2 - 3H + 2BHH_0^2 - (B + 1)H_0^2]}{H_0^2 - BHH_0^2 + H}$,

entonces $t(H) < 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H)) > 0$, se tiene que el punto (H, H) es un punto de equilibrio repulsor.

(2) Para el punto (H_0, H_0) , se tiene

$$\begin{aligned} d(H_0) &= AH_0^3 + (AH_0 - (A + B))H_0^2 + 1 \\ &= AH_0^3 - A(H_0 + H)H_0^2 + 1, \end{aligned}$$

donde $H_0 = \frac{B + A(1 - H)}{2A}$ y es equivalente a $AH_0 - (A + B) = -A(H_0 + H)$.

Utilizando la condición $D_q = 0$ y tomando el valor de A obtenemos:

$$d(H_0) = \frac{H_0}{H} - \frac{H_0 + H}{H} + 1 = 0,$$

sustituyendo los valores de A y B en la traza, se tiene

$$t(H) = HH_0(2 + H(H_0 - 2) - 2H_0) + W(H^2 + H_0 - 1).$$

Por lo tanto,

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

- i. Si $W < \frac{HH_0[2H_0 + H(2 - H_0) - 2]}{H^2 + H_0 - 1}$, entonces (H_0, H_0) es un punto de equilibrio no hiperbólico estable del tipo nodo.
- ii. Si $W > \frac{HH_0[2H_0 + H(2 - H_0) - 2]}{H^2 + H_0 - 1}$, es un punto de equilibrio no hiperbólico inestable del tipo nodo.

Nota: Es importante aclarar, que la estabilidad o comportamiento de los puntos de equilibrio no van a depender de la posición de los mismos, es decir, no varía si el punto $H < H_0$ o $H > H_0$ y esto nos genera múltiples opciones en el comportamiento del sistema.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

Algunas simulaciones

En esta sección se realizan simulaciones para el sistema adimensional en u y v , donde podemos visualizar los resultados del Lema 12. Se puede observar claramente, como se demostró analíticamente, que el punto (H, H) es atractor para ciertas condiciones y repulsor para otras, para el punto (H_0, H_0) es un punto de equilibrio no hiperbólico estable del tipo nodo para ciertos parámetros y un punto de equilibrio no hiperbólico inestable del tipo nodo para otros.

Dos puntos de equilibrio positivos

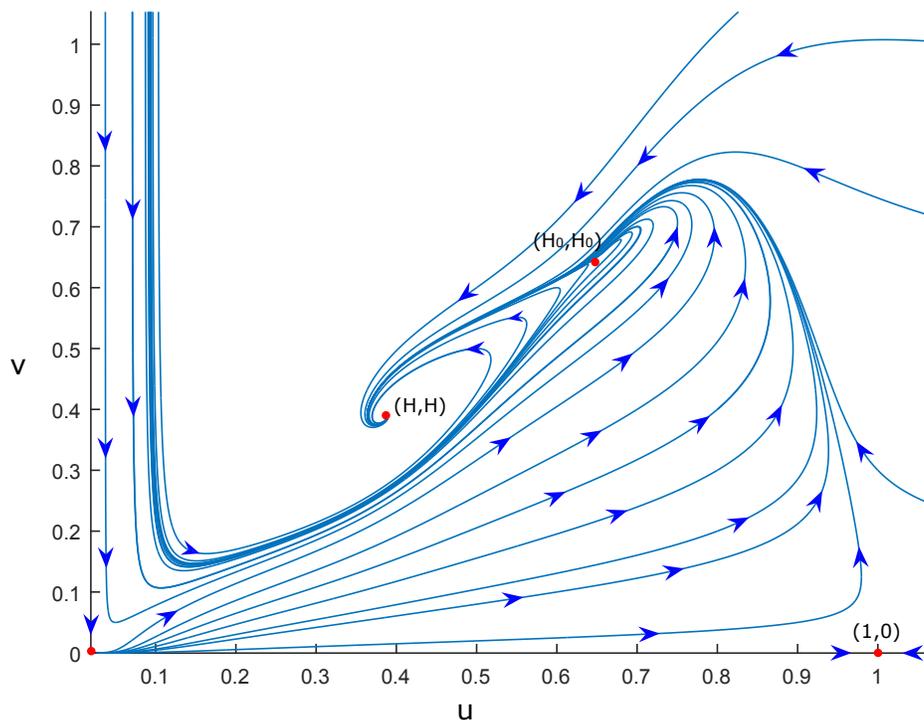


Figura 4.11: Para $A = 5.98413$, $B = 4.2$, $N = 0.43$ y $W = 0.3$. En este caso el punto de equilibrio (H, H) es nodo atractor y el punto (H_0, H_0) es silla.

Para estos valores de parámetros, se obtuvieron los siguientes resultados:

- i. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es un punto de silla
- ii. El punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

iii. El punto $(H, H) = (0.38612, 0.38612)$ es un nodo atractor

iv. El punto $(H_0, H_0) = (0.65866, 0.65866)$ es un punto silla-nodo estable

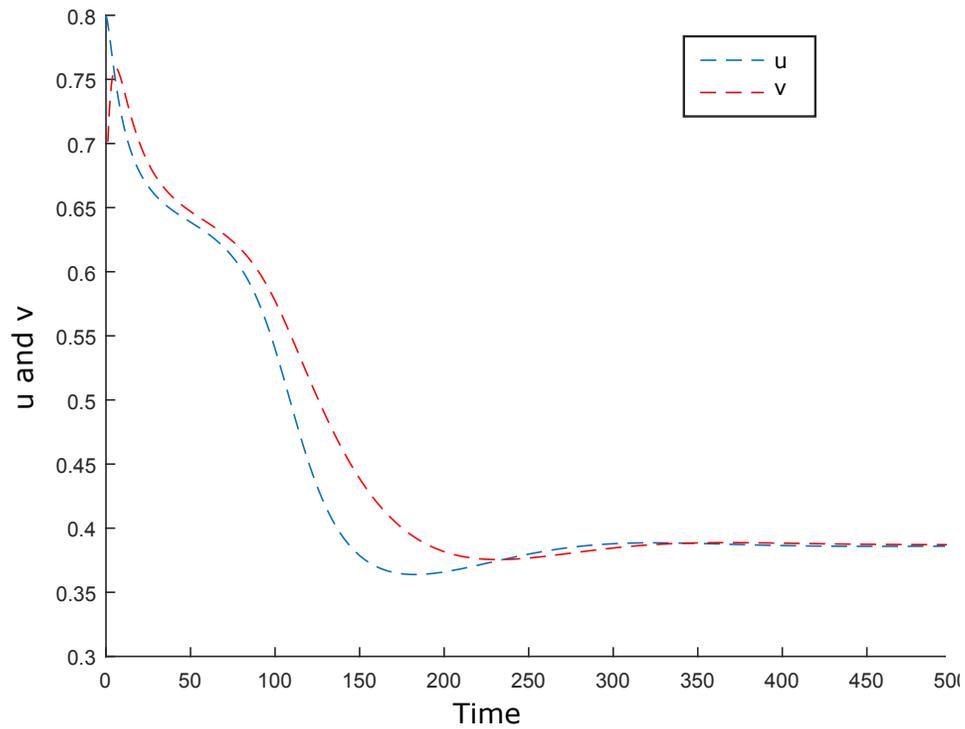


Figura 4.12: Trayectorias del sistema 4.1 para dos puntos de equilibrio

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

4.4.4. Existencia de tres puntos de equilibrio positivos

Para el tercer caso, supongamos que $D_q > 0$, es decir, existen tres puntos de equilibrio en el primer cuadrante (H, H) , (H_1, H_1) y (H_2, H_2) , donde

$$H_1 = \frac{1}{2A} \left[(B + A(1 - H)) - \sqrt{D_q} \right], \quad y \quad H_2 = \frac{1}{2A} \left[(B + A(1 - H)) + \sqrt{D_q} \right].$$

Utilizando la notación $H_0 = \frac{(B + A(1 - H))}{2A}$, en adelante consideramos:

$$H_1 = H_0 - \sqrt{H_0^2 - \frac{1}{AH}} \quad y \quad H_2 = H_0 + \sqrt{H_0^2 - \frac{1}{AH}}.$$

Para realizar el análisis de estabilidad local, vamos a tener en cuenta cuando $H \geq 2H_0$, de forma que $H_1 < H_2 < H$.

Lema 13 Si $H \geq 2H_0$, los puntos de equilibrio satisfacen que:

(1) El punto de equilibrio (H_1, H_1) es

i) Es un punto atractor si y sólo si $W > H_1^2 \left(\frac{2(A+B)H_1 - 3AH_1^2 - (1+B)}{AH_1^2 - BH_1 + 1} \right)$.

ii) Es un punto repulsor si y sólo si $W < H_1^2 \left(\frac{2(A+B)H_1 - 3AH_1^2 - (1+B)}{AH_1^2 - BH_1 + 1} \right)$.

(2) El punto de equilibrio (H_2, H_2) es un punto de silla hiperbólico.

3) El punto de equilibrio (H, H) es

i) Es un punto atractor si y sólo si $W > \frac{2(A+B)H^3 - 3AH^4 - (1+B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$.

ii) Es un punto repulsor si y sólo si $W < \frac{2(A+B)H^3 - 3AH^4 - (1+B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$.

Demostración: Se analiza el determinante y la traza de la matriz Jacobiana en el punto de equilibrio (H_1, H_1) , obteniendo:

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

$$\begin{aligned}
 d(H_1) &= AH_1^3 - 2AH_0H_1^2 + 1 \\
 &= A \left(H_0 - \sqrt{H_0^2 - \frac{1}{AH}} \right)^3 - 2AH_0 \left(H_0 - \sqrt{H_0^2 - \frac{1}{AH}} \right)^2 + 1 \\
 &= \frac{H - H_0 + \sqrt{H_0^2 - \frac{1}{AH}}}{H}
 \end{aligned}$$

Como $\frac{1}{AH} > 0$, y, $H \geq H_0$, se verifica que el $d(H_1) > 0$. Por lo tanto se tiene que el $\det J\hat{Z}_\eta(H_1, H_1) > 0$. Se debe verificar el signo de la traza de la matriz Jacobiana en el punto de equilibrio (H_1, H_1) que se determina por el factor:

$$t(H_1) = 3AH_1^4 - 2(A + B)H_1^3 + (1 + B + AW)H_1^2 - BWH_1 + W.$$

Es decir,

- i. Si $W > H_1^2 \left(\frac{2(A + B)H_1 - 3AH_1^2 - (1 + B)}{AH_1^2 - BH_1 + 1} \right)$, entonces $t(H_1) > 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H_1, H_1)) < 0$, se tiene que el punto (H_1, H_1) es un punto de equilibrio atractor.
- ii. Si $W < H_1^2 \left(\frac{2(A + B)H_1 - 3AH_1^2 - (1 + B)}{AH_1^2 - BH_1 + 1} \right)$, entonces $t(H_1) < 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H_1, H_1)) > 0$, se tiene que el punto (H_1, H_1) es un punto de equilibrio repulsor.

En conclusión, el valor de la traza cambia de signo, es decir, se presenta una bifurcación de Hopf y aparece un ciclo límite rodeando al punto de equilibrio (H_1, H_1) [34].

$$(2) \text{ Para el punto de equilibrio } (H_2, H_2), \text{ se tiene: } d(H_2) = \frac{(H - H_0) - \sqrt{H_0^2 - \frac{1}{AH}}}{H}.$$

Como $\frac{1}{AH} > 0$ y $H \geq H_0$, se verifica que el $d(H_2) < 0$. Por lo tanto, el punto de equilibrio (H_2, H_2) es del tipo silla hiperbólico.

(3) Para el punto de equilibrio (H, H) , utilizando los lemas anteriores y la expresión

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

para H_0 , obtenemos:

$$\begin{aligned} d(H) &= AH^3 - 2AH_0H^2 + 1 \\ &= AH \left(H(H - 2H_0) + \frac{1}{AH} \right) \end{aligned}$$

Por lo tanto, $d(H)$ es positivo dada la condición $H > 2H_0$. Se debe analizar el signo de la traza de la matriz Jacobiana $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H))$, que viene dado por:

$$t(H) = 3AH^4 - 2(A + B)H^3 + (1 + B + AW)H^2 - BWH + W.$$

Es decir,

- i. Si $W > \frac{2(A + B)H^3 - 3AH^4 - (1 + B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$, entonces $t(H) > 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H)) < 0$, se tiene que el punto (H, H) es un punto de equilibrio atractor.
- ii. Si $W < \frac{2(A + B)H^3 - 3AH^4 - (1 + B)H^2}{AH^2 - BH + 1}$, entonces $t(H) < 0$, y como $\text{traza}(J\hat{Z}_\eta(H, H)) > 0$, se tiene que el punto (H, H) es un punto de equilibrio repulsor.

En conclusión, el valor de la traza cambia de signo, es decir, como los casos anteriores se presenta una bifurcación de Hopf y aparece un ciclo límite rodeando al punto de equilibrio (H, H) .

Como el punto de equilibrio (H_2, H_2) es punto de silla, vamos a denotar por $W_-^s((H_2, H_2))$ y $W_+^u((H_2, H_2))$ la variedad izquierda estable y la variedad superior inestable del punto, respectivamente, que determina una curva separatriz dividiendo el comportamiento de las trayectorias.

Teorema 6 *La variedad estable e inestable del punto silla (H_2, H_2) determina una curva homoclínica.*

Demostración: Sea $(u^*, v^s) \in W_-^s((H_2, H_2))$ y $(u^*, v^u) \in W_+^u((H_2, H_2))$. Por el Lema 7, $W_+^u((H_2, H_2))$ es acotada y para $u < u_1$ deben apuntar hacia abajo. El α -límite de $W_-^s((H_2, H_2))$ puede ser el punto (H_2, H_2) o un ciclo límite inestable o desde el infinito en la dirección del eje u [1].

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

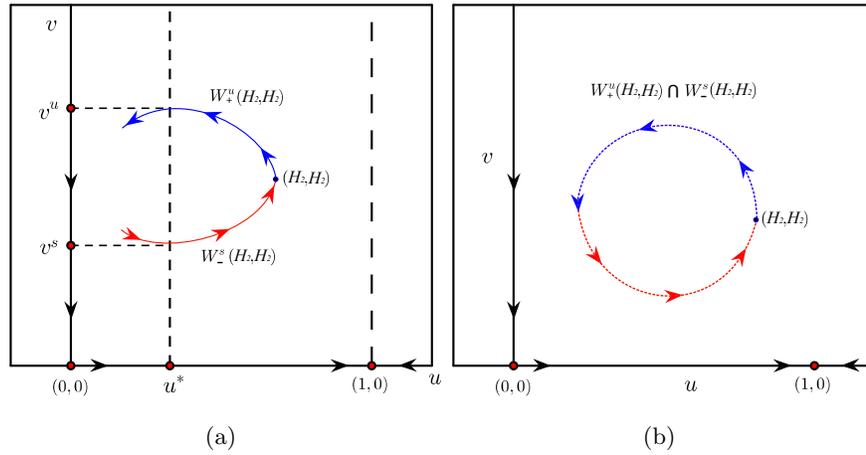


Figura 4.13: (a) La variedad estable $W_-^s((H_2, H_2))$ y la variedad inestable $W_+^u((H_2, H_2))$ para el punto silla (H_2, H_2) . (b) Curva homoclínica formada por la intersección de la variedad inestable $W_+^u((H_2, H_2))$ y la variedad estable $W_-^s((H_2, H_2))$.

Por el Teorema 1, las trayectorias determinadas por la variedad izquierda estable $W_-^s((H_2, H_2))$ no pueden cortar las trayectorias determinadas por la variedad superior inestable $W_+^u((H_2, H_2))$.

Según la posición relativa entre $W_-^s((H_2, H_2))$ y $W_+^u((H_2, H_2))$ puede suceder que $v^u > v^s$ o $v^u < v^s$. Por lo tanto, existe un subconjunto en el espacio de parámetros por el cual $W_-^s((H_2, H_2))$ intersecciona a $W_+^u((H_2, H_2))$ y se obtiene una curva homoclínica. En este caso, el mismo punto (H_2, H_2) es el ω -límite de la variedad superior inestable $W_+^u((H_2, H_2))$.

Algunas simulaciones

En esta sección se realizan simulaciones del sistema unidimensional en u y v , donde se ilustran los resultados del lema 13, donde se puede observar claramente que el punto (H, H) es atractor para ciertas condiciones y repulsor para otras, para el punto (H_1, H_1) es un punto de silla y el punto (H_2, H_2) es atractor para ciertas condiciones y repulsor para otros parámetros.

Tres puntos de equilibrio positivos

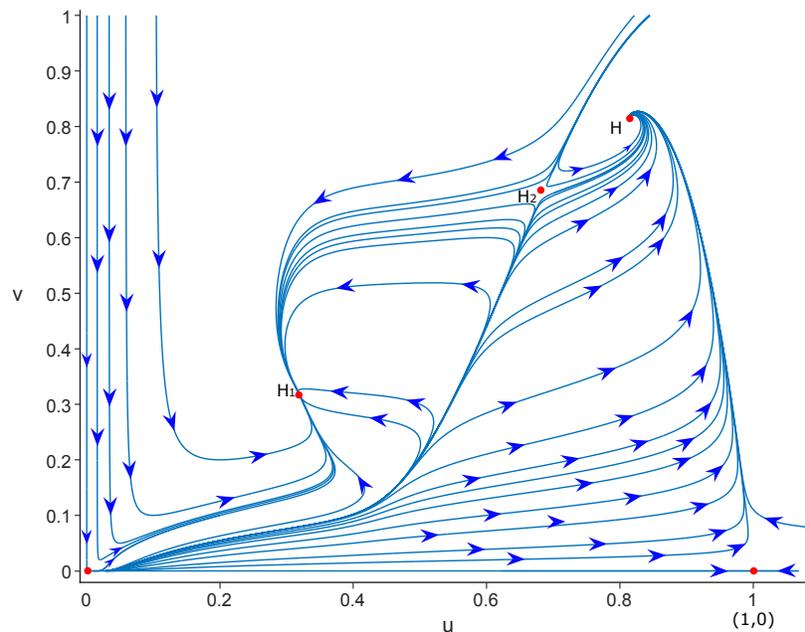


Figura 4.14: Para $A = 5.6$, $B = 4.6$, $N = 0.22$ y $W = 0.18$. En este caso el punto (H, H) es nodo atractor, el punto (H_1, H_1) es punto de silla y el punto (H_2, H_2) es nodo atractor.

Para estos valores de parámetros, se obtuvieron los siguientes resultados:

- i. El punto de equilibrio $(0, 0)$ es un punto de silla
- ii. El punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla
- iii. El punto $(H_1, H_1) = (0.31861, 0.31861)$ es un nodo atractor

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

iv. El punto $(H_2, H_2) = (0.68706, 0.68706)$ es un punto silla

v. El punto $(H, H) = (0.81577, 0.81577)$ es un nodo atractor

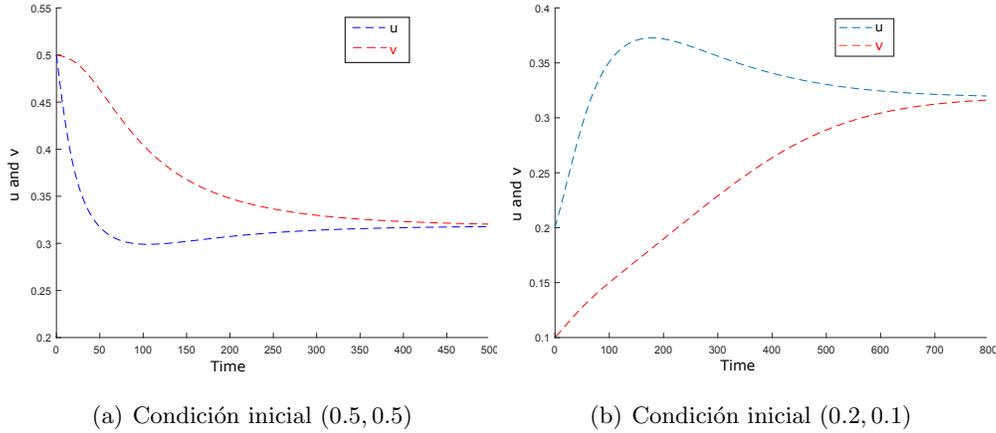


Figura 4.15: Trayectorias del sistema 4.1 con diferentes condiciones iniciales que convergen a (H, H)

Las trayectorias que se presentan en la Figura 4.15 muestra la forma como dos soluciones del sistema para dos condiciones iniciales diferentes tienden al punto de equilibrio (H, H) con coordenada $H(0.31861, 0.31861)$ para un tiempo $t \geq 0$, logrando un escenario sostenible para las presas y depredadores.

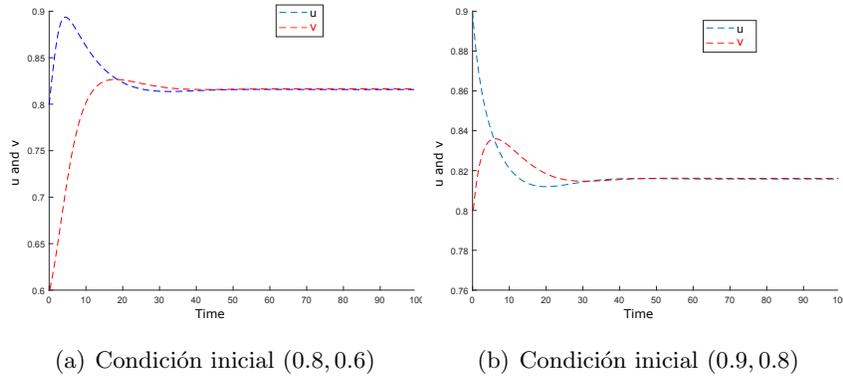


Figura 4.16: Trayectorias del sistema 4.1 con diferentes condiciones iniciales que convergen a (H_2, H_2)

La Figura 4.16, presenta el comportamiento de dos soluciones del sistema para dos condiciones iniciales diferentes que tienden al punto de equilibrio (H_2, H_2) con coordenada

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

$H_2(0.81577, 0.81577)$, para un tiempo $t \geq 0$, logrando un estado sostenible para ambas especies.

En las figuras 4.15 y 4.16, podemos deducir que antes de lograr una sostenibilidad completa, surgen algunas oscilaciones. Este hecho puede ser pensando como un escenario de crisis local de ambas poblaciones que pueden ser solucionada después de algún período de tiempo [8].

Tres puntos de equilibrio positivos

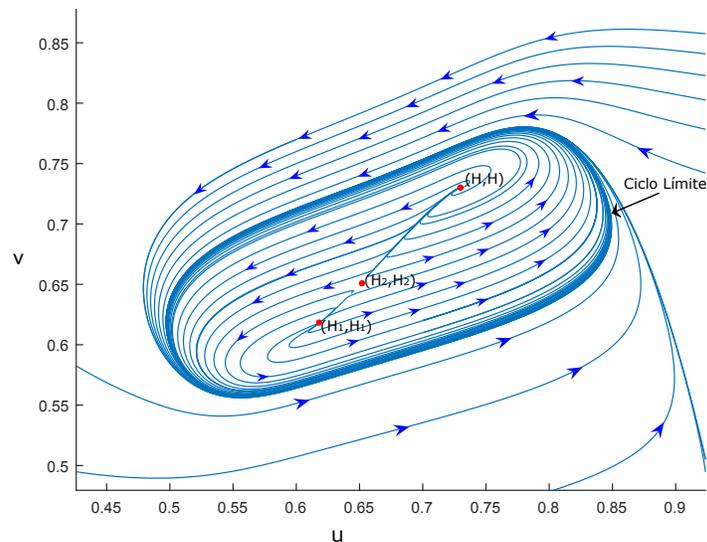


Figura 4.17: Para $A = 5.6$, $B = 4.6$, $N = 0.22$ y $W = 0.18$. Los puntos de equilibrio (H, H) y (H_2, H_2) son nodos repulsivos y el punto (H_1, H_1) es punto de silla. Aparece un ciclo límite rodeando a los tres puntos de equilibrio.

Para estos valores de parámetros, se obtuvieron los siguientes resultados:

- i. El punto $(H_1, H_1) = (0.61713, 0.61713)$ es un nodo repulsor
- ii. El punto $(H_2, H_2) = (0.65279, 0.65279)$ es un punto silla
- iii. El punto $(H, H) = (0.73007, 0.73007)$ es un nodo repulsor

La Figura 4.18 nos muestra como es el comportamiento de las soluciones del sistema 4.1

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

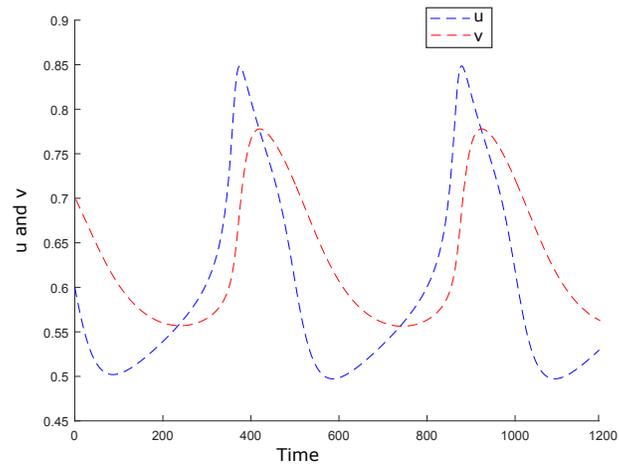


Figura 4.18: Trayectorias del sistema 4.1 con la aparición de un ciclo límite.

para condiciones iniciales diferentes en un tiempo $t \geq 0$.

Tres puntos de equilibrio positivos

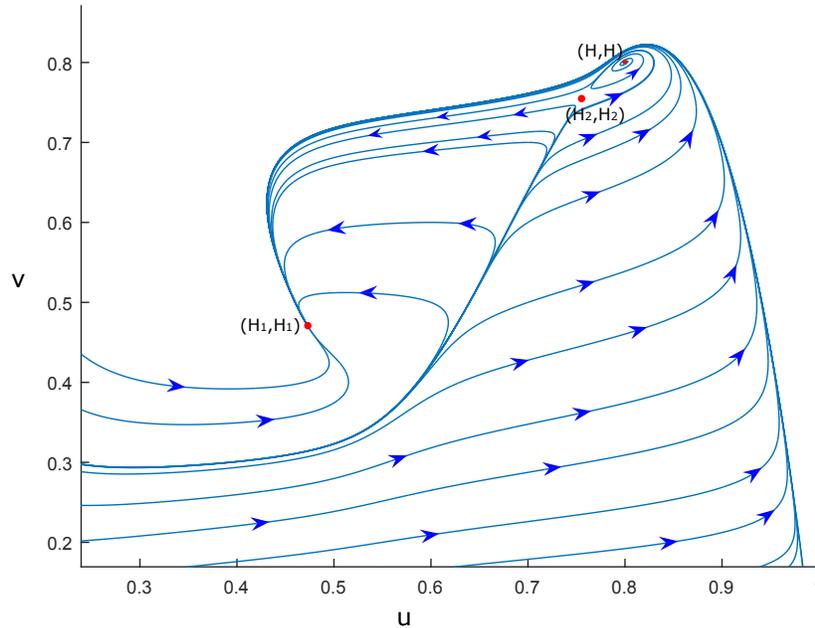


Figura 4.19: Para $A = 3.5$, $B = 3.6$, $N = 0.09$ y $W = 0.1$. El punto de equilibrio (H, H) es un nodo atractor, el punto (H_1, H_1) es punto de silla y el punto (H_2, H_2) es un foco atractor.

Para estos valores de parámetros, se obtuvieron los siguientes resultados:

- i. El punto $(H_1, H_1) = (0.47214, 0.47214)$ es un nodo atractor
- ii. El punto $(H_2, H_2) = (0.75643, 0.75643)$ es un punto silla
- iii. El punto $(H, H) = (0.8, 0.8)$ es un foco atractor

4.4.5. Bifurcaciones

En esta parte del trabajo de investigación nos enfocamos en los diagramas de bifurcación con respecto a la variable de estado u (presas). Hacemos énfasis en parámetros fundamentales de la función de crecimiento de las presas, es decir, el parámetro A . Las continuaciones de todos los puntos de equilibrio se realizarán con Matcont [5].

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

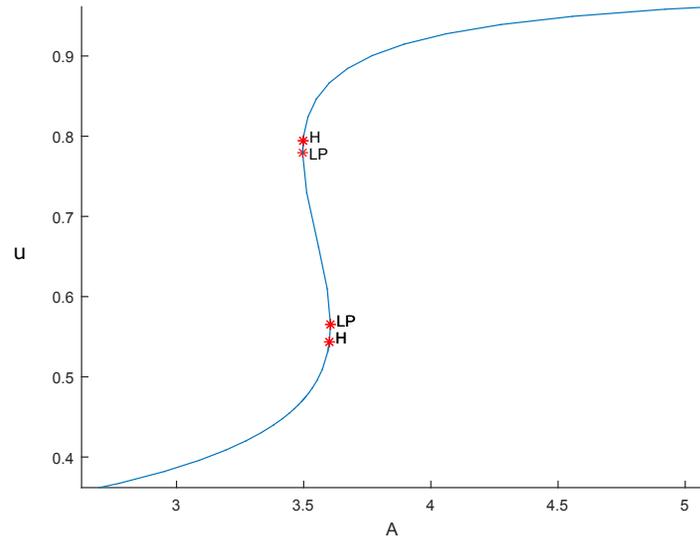


Figura 4.20: Trayectoria del equilibrio (H_1, H_1) cuando varía el parámetro A

Mediante el cálculo de la continuación del punto de equilibrio $P_{H_1}(H_1, H_1)$ con respecto al parámetro A , se obtienen las trayectorias representadas en la Figura 4.20. Haciendo esta continuación nos muestra varios puntos de codimensión 1.

En $A = 3.601140$, indica una bifurcación de Hopf subcrítica. En efecto, existen dos eigenvalores del equilibrio con $Re \lambda_{1,2} \approx 0$ ($Re[1] = Re[2] = 3.51859e - 0.6$). La frecuencia crítica $Im \lambda_1 = 0.00708344 \neq 0$, y, $Im \lambda_2 = -0.00708344 \neq 0$. La estabilidad de dicha bifurcación es proporcionada por el primer coeficiente de Lyapunov $l_1(0) = 2.935153 > 0$. Por lo tanto, debe existir un ciclo límite inestable, bifurcando desde el equilibrio $P_{H_1}(H_1, H_1)$ [23] [34]. En este caso se puede considerar como un escenario sostenible, si y sólo si el período de los ciclos límites se mantengan en un rango de valores reales de algunas bifurcaciones [8].

En la Figura 4.21, producirá una familia de ciclos con un punto límite de ciclo marcado por LPC en $A = 3.601140$. Muestra la aparición de ciclos límites desde el punto de bifurcación Hopf. Los ciclos límites continúan creciendo como $A \rightarrow 3.601140$, donde existe un cambio de la cuenca de atracción y el sistema se aleja del equilibrio $P_{H_1}(H_1, H_1)$.

A continuación se presentan los datos arrojados por Matcont con respecto al LPC encontrado.

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

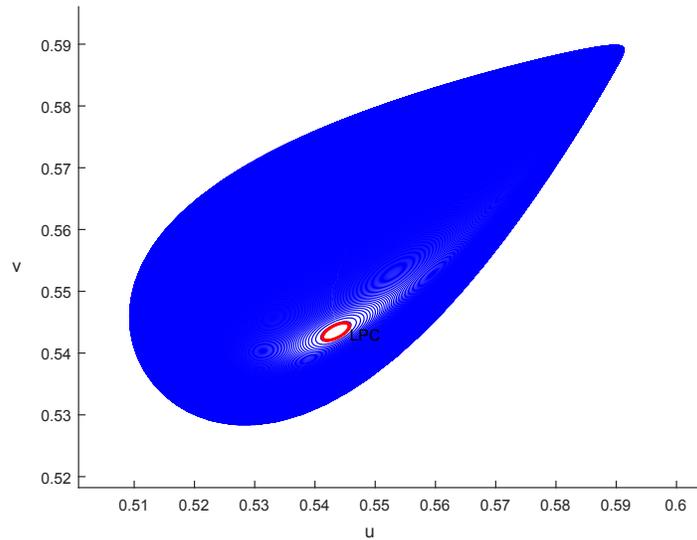


Figura 4.21: La familia de ciclos límite que bifurcan desde el punto Hopf H: LPC es una bifurcación silla-nodo del ciclo

Period Doubling (period = 2.667292, parameter = 3.599143) Normal form coefficient = $5.684649e - 08$

El ciclo crítico tiene (aproximadamente) un multiplicador doble $\nu = 1$, y el coeficiente de forma normal es distinto de cero. Por lo tanto, el ciclo límite tiene una silla-nodo aquí [34].

CONCLUSIONES

- En esta investigación se analizó una clase de modelos depredador-presa de tipo Leslie-Gower, la respuesta funcional de los depredadores fue Holling tipo IV o no-monótona y el efecto Allee afectando el crecimiento de las presas. En la primera etapa se estudió el efecto Allee fuerte cuando $m > 0$, pero se optó por el efecto Allee débil correspondiente a $m = 0$, debido a la dificultad de encontrar las coordenadas de los puntos de equilibrio en el primer cuadrante que correspondían a las raíces de un polinomio de grado cuatro, las cuales son muy extensas ya que sus coeficientes dependían de los parámetros.
- Para el caso del efecto Allee fuerte se pudo deducir por medio de la regla de signos de Descartes, que el modelo tendría dos puntos de equilibrio o cuatro puntos de equilibrio en el primer cuadrante. Por medio de simulaciones realizadas en Matcont para ciertos valores de parámetros, se estableció que en el caso de la existencia de dos puntos de equilibrio (H_1 y H_2), el punto H_2 es un nodo atractor y H_1 es punto de silla. En la existencia de cuatro puntos de equilibrio (H_1, H_2, H_3 y H_4), los puntos H_1 y H_3 son puntos de silla, el punto H_2 es foco atractor y H_4 es nodo atractor.
- Se demostró que los puntos de equilibrio $(1, 0)$ es punto de silla y $(M, 0)$ es repulsor para todo valor de parámetros. Un hecho importante que se presentó en el análisis del origen fue cuando $m = 0$, dado que la singularidad $(M, 0)$ colapsa con $(0, 0)$, formando un sector hiperbólico.
- Para el efecto Allee fuerte (correspondiente a $m > 0$), se demostró que el punto de equilibrio $(0, 0)$ tiene un sector hiperbólico y un sector parabólico. Por medio del método de blowing-up vertical, se probó que existe una curva separatriz en el plano de fase que divide el comportamiento de las trayectorias. De igual forma,

4. EL MODELO DE LESLIE CON EFECTO ALLEE DÉBIL Y RESPUESTA FUNCIONAL NO-MONÓTONA

cuando $m = 0$ se ha demostrado que posee dos sectores hiperbólicos y un sector parabólico, y la existencia de una curva separatriz determinada por la variedad estable del punto $(0, 0)$. En conclusión, ciertas trayectorias del sistema próximas a esta curva separatriz pueden ser muy sensibles bajo ciertas condiciones iniciales. En términos ecológicos, implica que a pequeñas perturbaciones debido a los cambios ambientales causados por la contaminación o por otros factores, podría provocar la extinción de ambas poblaciones [9].

- Cuando existe un único punto de equilibrio (H, H) , éste puede ser un foco o un nodo atractor para ciertos valores de parámetros y también puede suceder que el punto sea un foco repulsor, rodeado por un ciclo límite.
- Se demostró la existencia de una curva heteroclínica en el primer cuadrante que contiene a los puntos de equilibrio $(0, 0)$ y $(1, 0)$, cuando $(u^*, v^s) \in W^s(0, 0)$ y $(u^*, v^u) \in W^u(1, 0)$. Desde el punto de vista ecológico, esto significa que las poblaciones pueden coexistir en relación a los tamaños poblacionales iniciales muy próximos al punto de equilibrio (H, H) .
- Se ha demostrado que el punto de equilibrio (H_2, H_2) es un punto de silla y origina una curva homoclínica para ciertos valores de parámetros. Esta curva rodea al punto de equilibrio (H_1, H_1) . La órbita homoclínica crea un ciclo límite para ciertas condiciones iniciales y ambas especies pueden coexistir oscilatoriamente alrededor del punto de equilibrio [35].
- En el análisis de la dinámica del modelo depredador-presa de tipo Leslie-Gower con respuesta funcional Holling tipo IV, se presentó un cambio significativo en la cantidad de puntos de equilibrio tanto para el efecto Allee fuerte y débil, esto originó una reducción en la cantidad de puntos de equilibrio en el primer cuadrante.
- El modelo presentó soluciones altamente sensibles a condiciones iniciales, por lo cual se decidió simplificar los cálculos, considerando un sistema que fuera topológicamente equivalente con una disminución en la cantidad de parámetros.

Bibliografía

- [1] A. Rojas-Palma and E. González-Olivares, Gause type predator-prey model with a generalized rational non-monotonic functional response. Proceedings of the 14th International Conference on Computational and Mathematical Methods in Science and Engineering, (2014) 1092-1103.
- [2] A. Rojas-Palma and E. González-Olivares, Optimal harvesting in a predator-prey model with Allee effect and sigmoid functional response. Applied Mathematical Modelling 36 (2012) 1864-1874.
- [3] A.M. Rojas-Palma, Control óptimo aplicado a modelos continuos para el manejo de recursos renovables, Tesis presentada para optar el título de Magister en Matemáticas, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, (2009).
- [4] A. Korobeinikov, A Lyapunov function for Leslie-Gower predator-prey models, Applied Mathematics Letters 14 (2001) 697-699.
- [5] A. Dhooge, W. Govaerts, Yu.A. Kuznetsov, W. Mestrom, A.M. Riet and B. Sautois, MATCONT and CL MATCONT: Continuation toolboxes in matlab, (2006).
- [6] C. Chicone, Ordinary Differential Equations with Applications (2nd edition), V.34 Text in Applied Mathematics, Springer (2006).
- [7] C. Arancibia Ibarra and E. González-Olivares, A Modified Leslie-Gower Predator-Prey Model with hiperbolic function response and Allee Effect on prey. Biomat 2010: International Symposium on Mathematical and Computational Biology , Rio de Janeiro: World Scientific, (2010) 146-162.

- [8] D. Angulo-García, Sustainable Development Schemes A Complex Network Application to Caldas Region, Tesis de Maestría en Ingeniería - Automatización Industrial, Universidad Nacional de Colombia - Sede Manizales, (2012).
- [9] E. González-Olivares and A. Rojas-Palma, Allee Effect in Gause Type Predator-Prey Models: Existence of Multiple Attractors, Limit cycles and Separatrix Curves. A Brief Review. *Math. Model. Nat. Phenom.* Vol. 8, No. 6, (2013), pp. 143-164.
- [10] E. González-Olivares, J. Mena-Lorca, A. Rojas-Palma and J.D. Flores, Dynamical complexities in the Leslie-Gower predator-prey model as consequences of the Allee effect on prey. *Applied Mathematical Modelling* 35 (2011) 366-381.
- [11] E. González-Olivares and R. Ramos-Jiliberto, Dynamic consequences of prey refuges in a simple model system: more prey, fewer predators and enhanced stability. *Ecological Modelling* 166 (2003) 135-146.
- [12] E. González-Olivares, K. Vilches-Ponce and A. Rojas-Palma, A class of predator-prey models with a non differentiable functional response, Grupo de Ecología Matemática, Pontificia Universidad Católica de Valparaiso, Chile, (2014).
- [13] E. Saez and E. Gonzalez-Olivares, Dynamics of a Predator-Prey Model, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, Vol. 59, No. 5, (1999), pp. 1867-1878.
- [14] E. González-Olivares, B. González-Yañez, J. Mena-Lorca and 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 BIOMAT 2006*, E-papers Serviços Editoriais Ltda. Rio de Janeiro (2007) 53-71.
- [15] E. González-Olivares, H. Meneses-Alcay, B. González-Yañez, J. Mena-Lorca, A. Rojas-Palma and R. Ramos-Jiliberto, Multiple stability and uniqueness of limit cycles in a Gause type predator-prey model with Allee effect on prey, *Nonlinear Anal.: Real World Appl.* 12 (2011) 2931-2942
- [16] E. Almanza-Vásquez, Dinámicas de modelos de depredación, considerado una función con saturación para el uso de refugio por parte de las presas. Tesis de Maestría, Maestría en Biomatemática, Universidad del Quindío, Armenia (2007).

- [17] F. Courchamp, T. Clutton-Brock and B. Grenfell, Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, TREE vol. 14: No. 10, (1999) 405-410.
- [18] F. Courchamp, L. Berec and J. Gascoigne, *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, (2008).
- [19] G. Seo, and M. Kot, A comparison of two predator-prey models with Holling type I functional response, *Mathematical Biosciences* 212 (2008) 161-179.
- [20] H. Yin, J. Zhoy, X. Xiao and X. Wen, Analysis of a diffusive Leslie-Gower predator-prey model with nonmonotonic functional response. *Chaos, Solitons & Fractals* 65 (2014) 51-61.
- [21] J. M. Drake and A. M. Kramer, Allee Effects. *Nature Education Knowledge*, (2011) 3(10):2
- [22] L.M. Gallego-Berrio, Consecuencia del Efecto Alle en el modelo de depredación de May-Holling-Tanner. Tesis de Maestría, Maestría en Biomatemática, Universidad del Quindío, (2004).
- [23] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*, New York: Springer, (2008).
- [24] M. Liermann and R. Hilborn, Depensation: evidence, models and implications, *Fish Fisheries* 2 (2001) 33-58
- [25] P. Aguirre, E. González-Olivares and S. Torres, Stochastic predator-prey model with Allee effect on prey, *Nonlinear Analysis: Real World Applications* 14 (2013) 768-779.
- [26] P.C. Tintinago-Ruiz, Dinámicas de modelos depredador-presa del tipo Leslie-Gower con respuesta funcional sigmoidea. Tesis de Maestría, Maestría en Biomatemática, Universidad del Quindío,(2012).
- [27] P. A. Stephens, W. J. Sutherland and R. P. Freckleton, What is the Allee effect?. Source: *Oikos*, Vol. 87, No. 1, (1999) pp. 185-190.
- [28] P.A. Stephen and W.J. Sutherland, Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation, *Trends Ecol. Evol.* 10 (1999) 401-405

- [29] P. Blanchard, R.L. Devaney, and G.R. Hall, *Differential Equations*, Boston University International Thomson Editores, (1998).
- [30] P. Verhulst, Notice sur la loi que la population pouruit dans son accroissement, *Math. Phys*, 10:113-121, (1838).
- [31] R.A. Becerra-Klix, Modelos de depredación del tipo Leslie-Gower con respuesta funcional sigmoidea y efecto Allee múltiple en las presas, Tesis presentada para optar el título de Magister en Matemáticas, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, (2013).
- [32] T. Malthus, *An essay on the Principle of population*. published anonymously, (1798).
- [33] Vidal, Claudio and Gómez, Pedro, An extension of the poincaré compactification and a geometric interpretation, *Proyecciones (Antofagasta)* [online]. (2003), vol.22, n.3, pp.161-180.
- [34] Y. Kuznetsov, *Elements of applied bifurcation theory*, Springer Science & Business Media,(2013) (Vol. 112).
- [35] Y. Lamontagne, C. Coutu and C. Rousseau, Bifurcation Analysis of a Predator-Prey System with Generalised Holling Type III Functional Response, *J Dyn Diff Equat* (2008) 20:535-571.
- [36] Y. Li and D. Xiao, Bifurcations of a predator-prey system of Holling and Leslie types. *Chaos, Solitons and Fractals* 34 (2007) 606-620.