

Artículo de investigación

Un modelo de depredación de tipo Leslie-Gower con respuesta funcional hiperbólica y cooperación entre los depredadores

A Leslie-Gower type predation model with hyperbolic functional response and cooperation between predators

Francisco Javier Reyes Bahamón ¹ ✉, Simeón Casanova Trujillo ² y Eduardo González Olivares ³

¹Universidad Surcolombiana, Huila, Colombia

²Departamento de Matemáticas y Estadística, Universidad Nacional de Colombia sede Manizales.

³Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile

Recepción: 22-jul-2024 **Aceptado:** 20-dic-2024 **Publicado:** 20-abril-2025

Cómo citar: Reyes Bahamon, F. J., Casanova Trujillo, S., & González Olivares, E. (2025). Un modelo de depredación de tipo Leslie-Gower con respuesta funcional hiperbólica y cooperación entre los depredadores. *Ciencia en Desarrollo* 16(1). doi: 10.19053/uptc.01217488.v16.n1.2025.17915

Resumen

En este artículo se considera un modelo depredador-presa tipo Leslie-Gower con cooperación de caza entre depredadores. Esta interacción es descrita por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, no lineal, autónomo y de tipo Kolmogorov, con una respuesta funcional hiperbólica. Se establece la existencia de una región positivamente invariante, la acotación de las trayectorias, la existencia de un único punto de equilibrio positivo y la presencia de una curva heteroclínica. Considerando un sistema topológicamente equivalente, se analiza la naturaleza del equilibrio $(0, 0)$. Además, se examina la cuenca de atracción de $(0, 0)$ y la estabilidad de todos los puntos no negativos. Este sistema presenta soluciones muy sensibles a condiciones iniciales, ya que existe una curva separatriz que divide las trayectorias. Finalmente, se realizan simulaciones numéricas para validar los resultados analíticos.

Palabras Clave: Bifurcación, cooperación, estabilidad, Leslie-Gower, separatriz

Abstract

This paper proposes a Leslie-Gower-type predator-prey model with hunting cooperation between predators. This interaction is described by a nonlinear, autonomous, Kolmogorov-type system of ordinary differential equations with a hyperbolic functional response. The existence of a positively invariant region, the delimitation of the trajectories, a single positive equilibrium point, and a heteroclinic curve were established. Considering a topologically equivalent system, the nature of the equilibrium $(0, 0)$ is examined. Moreover, the basin of attraction of $(0, 0)$ and the stability of all nonnegative points are analyzed. Furthermore, the solutions are very sensitive to the initial conditions, since there is a separatrix curve that divides the trajectories. Finally, numerical simulations are performed to validate the analytical results.

Keywords: Bifurcation, cooperation, stability, Leslie-Gower, separatrix

1. Introducción

Recientemente, las investigaciones sobre las interacciones entre especies han permitido un gran avance en diversos campos de la biología matemática, teniendo en cuenta las implicaciones de los modelos de Alfred J. Lotka [1] y Vito Volterra [2], pioneros para el análisis de la interacción depredador-presa. El presente artículo estudia un modelo de tipo Leslie-Gower, derivado del modelo propuesto por Patrick H. Leslie en 1948 [3] y modificado por May [4]. El modelo planteado se describe mediante un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, no lineal, bidimensional y autónomo [5], donde las ecuaciones para el depredador y la presa son funciones de crecimiento de tipo logístico [6, 7, 8, 9]. En este tipo de modelos, el término nx en la ecuación del depredador (1), puede interpretarse como la capacidad de carga dependiente de la presa, donde n es la calidad del alimento e indica cómo los depredadores convierten a las presas comidas en nuevos nacimientos de depredadores [10, 11].

Por otro lado, la respuesta funcional es Holling tipo II o hiperbólica. Se presenta en ciertas interacciones cuando el número de presas consumidas aumenta rápidamente al mismo tiempo que crece la densidad de presas [4, 7, 12]. El efecto de la depredación viene dado por la función $h(x) = \frac{qx}{x+a}$, donde q es la tasa máxima de consumo per cápita de los depredadores y a es el valor de la población en el que la función depredadora alcanza la mitad del nivel saturado. El siguiente sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias también conocido como modelo de Holling-Tanner [6, 11, 13], es una representación general del modelo, donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ indican los tamaños de las poblaciones de presas y depredadores, respectivamente, para $t \geq 0$ (medidas en número de individuos, densidad o biomasa):

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

Todos los parámetros son positivos, es decir, $\eta = (r, K, q, a, s, n) \in \mathbb{R}_+^6$, donde r y s representa la tasa de crecimiento intrínseca de la población de presas y depredadores, respectivamente, K es la capacidad de carga del medio ambiente (o capacidad de soporte) de las presas.

Uno de los objetivos de este manuscrito es incorporar complejidad adicional al sistema (1), como es el efecto de colaboración o cooperación (hunting cooperation) para la búsqueda de alimento entre los depredadores, tema que está recibiendo una gran atención entre los investigadores [14, 15, 16, 17]. Este efecto de cooperación es implementado por algunos organismos vivos para mejorar la caza, lo cual es un beneficio para la supervivencia de los depredadores [15, 17]; especialmente carnívoros [18], incluyendo leones africanos [19], perros salvajes africanos [20], pero también organismos acuáticos [21]. El fenómeno de cooperación de caza entre los depredadores juega un papel importante debido a su interesante dinámica. Por ejemplo, Berec [17] muestra que la cooperación en la búsqueda de alimento desestabiliza la dinámica depredador-presa cuando se afecta la tasa de encuentro entre depredadores y presas, al ampliar el rango de parámetros que permite oscilaciones del ciclo límite. También Ye y Wu [15], demostraron que la cooperación en la caza puede ser beneficiosa para la población de depredadores al aumentar la tasa de ataque. Identificaron un escenario en donde la cooperación en la caza produce efectos Allee

en los depredadores, permitiendo que estos persistan aun cuando la población de presas no los sostenga en ausencia de cooperación en la caza. Las respuestas funcionales de la cooperación que se propone en esta investigación es un enfoque muy similar al de Berec [17] y Hilker [14]. Se supone que depende solo de la densidad de presas y en el caso del modelo de Holling-Tanner esta dependencia es hiperbólica, la cual genera oscilaciones sostenidas incluso en ausencia de efectos cooperativos [10]. Suponemos que los depredadores se benefician de esta colaboración en la caza, de tal forma que el éxito de los ataques a las presas aumenta con la densidad de depredadores [14]. Se asume una respuesta funcional de la forma

$$h(x, y) = \left(\frac{q}{x+a} + by \right) x,$$

donde $b > 0$ es un parámetro que describe la cooperación de los depredadores en la caza. En la función $h(x, y)$ el término by hace referencia a la cooperación en la caza. Si $b = 0$, se conserva el sistema (1) sin cooperación de caza.

La organización del artículo es la siguiente: en la Sección 2, se realiza la formulación del modelo depredador-presa tipo Leslie-Gower, se demuestra la existencia de una región positivamente invariante y la acotación de las trayectorias del sistema (2). En la Sección 3, se analiza el tipo del punto singular $(0, 0)$ y se presentan las condiciones para la existencia y estabilidad de los otros puntos de equilibrio. En la Sección 4, realizamos algunas simulaciones numéricas para ilustrar los resultados matemáticos y explorar el papel de la cooperación de caza en el sistema. En la Sección 5, presentamos una breve discusión sobre las implicaciones ecológicas de los resultados teóricos.

2. Cooperación de caza en un modelo depredador-presa

2.1. Formulación del modelo

En este artículo, al introducir la cooperación de caza en el sistema (1), proponemos un modelo depredador-presa tipo Leslie-Gower modificado, que es descrito por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, bidimensional, autónomo, no lineal y de tipo Kolmogorov [22], definido de la siguiente manera:

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

El sistema (2) o campo vectorial $X_{\mu}(x, y)$ está definido en el primer cuadrante excepto en $x = 0$, es decir,

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

Los puntos de equilibrio del sistema (2) o singularidades del campo vectorial $X_{\mu}(x, y)$ son: $(K, 0)$, y aquellos que están en la intersección de las isoclinas:

$$y = nx, \quad y, \quad \left(r - \frac{rx}{K}\right) - \frac{q}{x+a}y - by^2 = 0.$$

Es decir, si (x_e, y_e) es un punto de equilibrio positivo, la abscisa x_e satisface la ecuación polinomial

$$p(x) = bn^2x^3 + \left[\frac{r}{K} + abn^2\right]x^2 + [qn - r + \frac{ra}{K}]x - ra = 0.$$

Observemos que en el sistema (2) o campo vectorial $X_\mu(x, y)$ la singularidad $(0, 0)$ no está definida; sin embargo, más adelante mostraremos que esta singularidad tiene una gran influencia en el comportamiento de las soluciones del sistema.

2.2. Principales resultados

Para el sistema (2) o el campo vectorial $X_\mu(x, y)$, se obtiene el siguiente lema:

Lema 2.1 (Acotación de las soluciones) *Todas las soluciones del sistema (2) están uniformemente acotadas.*

Demostración: Desde la primera ecuación de (2), se obtiene $\frac{dx}{dt} < rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$, con condición inicial $x(0) = x_0 > 0$. Esto muestra que las soluciones del sistema definido deben satisfacer la condición $x(t) \leq K, \forall t > 0$. Consideremos la función $w(t)$ tal que $w(t) = x(t) + y(t)$, entonces

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} &= \frac{dx}{dt} + \frac{dy}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{qxy}{x+a} - bxy^2 + sy \\ &\quad - \frac{sy^2}{nx} \\ &< rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) + sy - \frac{sy^2}{nK}. \end{aligned}$$

Sea $L > 0$ y reescribiendo las ecuaciones anteriores, se obtiene:

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} + Lw &\leq -\frac{r}{K}(x^2 - Kx) - \frac{1}{nK}(sy^2 - sy(nK)) \\ &\quad + Lx + Ly \\ &\leq -\frac{r}{K} \left(x^2 - \frac{(r+L)K}{r}x\right) \\ &\quad - \frac{s}{nK} \left(y^2 - \frac{(nK)(s+L)}{s}y\right). \end{aligned}$$

Realizando una nueva simplificación obtenemos:

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} + Lw &\leq -\frac{r}{K} \left(x - \frac{(r+L)K}{2r}\right)^2 \\ &\quad - \frac{s}{nK} \left(y - \frac{(nK)(s+L)}{2s}\right)^2 \\ &\quad + \frac{K(r+L)^2}{4r} + \frac{(nK)(s+L)^2}{4s} \\ &\leq \frac{K(r+L)^2}{4r} + \frac{(nK)(s+L)^2}{4s}. \end{aligned}$$

Denotando $N = \frac{K(r+L)^2}{4r} + \frac{(nK)(s+L)^2}{4s}$, se tiene

$$0 \leq \frac{dw}{dt} + Lw \leq N.$$

Aplicando el teorema de comparación para desigualdades diferenciales [24], obtenemos

$$w(t) \leq N/L + (w(0) - N)e^{-Lt}, \quad 0 < \limsup_{t \rightarrow \infty} w(t) \leq N/L.$$

Entonces, existe una región R donde las soluciones están limitadas, es decir,

$$R = \{(x, y) \in \Omega / 0 < x + y \leq \frac{N}{L} + \varepsilon, \forall \varepsilon > 0\}.$$

Esto demuestra que todas las soluciones del sistema (2) están uniformemente acotadas.

Para simplificar los próximos cálculos realizaremos un cambio de variable y un reescalamiento del tiempo, descrito a continuación.

Lema 2.2 (Sistema topológicamente equivalente) *El sistema (2) es topológicamente equivalente al siguiente sistema de tipo Kolmogorov [22]:*

$$Y_\xi(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u^2((1-u)(u+A) - Bv - Cv^2(u+A)), \\ \frac{dv}{d\tau} = Pv(u-v)(u+A), \end{cases} \quad (3)$$

donde $\xi = (A, B, C, P) \in \mathbb{R}_+^4$, con $A = \frac{a}{K}, B = \frac{qn}{r}, C = \frac{bn^2K^2}{r}$ y $P = \frac{s}{r}$.

Demostración: Sean $x = Ku$, e $y = nKv$.

$$U_\mu(u, v) : \begin{cases} K \frac{du}{dt} = Ku[r(1-u) - \frac{qnKv}{Ku+a} - bn^2K^2v^2], \\ nK \frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{nKv}{nKu}\right) nKv. \end{cases}$$

Factorizando y simplificando se obtiene:

$$U_\mu(u, v) = \begin{cases} \frac{du}{dt} = \frac{ur}{\left(u + \frac{a}{K}\right)} \left((1-u) \left(u + \frac{a}{K}\right) - \frac{qn}{r}v - \left(\frac{bn^2K^2}{r}v^2\right) \right) \left(u + \frac{a}{K}\right), \\ \frac{dv}{dt} = \frac{sv}{u} (u-v). \end{cases}$$

Haciendo el cambio de escala del tiempo dado por

$$\tau = \frac{r}{\left(u + \frac{a}{K}\right)u} t, \quad \frac{du}{dt} = \frac{du}{d\tau} \frac{d\tau}{dt}.$$

Se obtiene finalmente,

$$V_\mu(u, v) = \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u^2 \left((1-u) \left(u + \frac{a}{K}\right) - \frac{qn}{r}v - \left(\frac{bn^2K^2}{r}v^2\right) \right) \left(u + \frac{a}{K}\right), \\ \frac{dv}{d\tau} = \frac{s}{r}v(u-v) \left(u + \frac{a}{K}\right). \end{cases}$$

Definiendo $A = \frac{a}{K}, B = \frac{qn}{r}, C = \frac{bn^2K^2}{r}$ y $P = \frac{s}{r}$, se obtiene el sistema (3).

Nota 1 *Se ha construido un difeomorfismo $\phi : \bar{\Omega} \times \mathbb{R} \rightarrow \Omega \times \mathbb{R}$ tal que*

$$\rho(u, v, \tau) = \left(Ku, nKv, \frac{\left(u + \frac{a}{K}\right)u}{r} \tau \right) = (x, y, t).$$

La matriz Jacobiana de la función ϕ es

$$D\phi(u, v, \tau) = \begin{bmatrix} K & 0 & 0 \\ 0 & nK & 0 \\ \left(2u + \frac{a}{K}\right) \frac{\tau}{r} & 0 & \frac{\left(u + \frac{a}{K}\right)u}{r} \end{bmatrix},$$

donde $\det(D\varphi(u, v, \tau)) = \frac{nK^2}{r} \left(u + \frac{a}{K}\right)u > 0$, entonces, el difeomorfismo preserva la orientación del tiempo [5, 23]. El sistema (3) o el campo vectorial $Y_\xi(u, v)$ está definido en

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

Entonces, obtenemos un campo vectorial cualitativo (o topológico) equivalente al sistema (2), dado por $Y_\xi(u, v) = \varphi \circ X_\mu(x, y)$, que tiene la forma $Y_\xi(u, v) = P_1(u, v) \frac{\partial}{\partial u} + P_2(u, v) \frac{\partial}{\partial v}$ [5], donde $P_1(u, v)$ y $P_2(u, v)$ son las ecuaciones del lado derecho del sistema (3).

Nota 2 Esta parametrización y el cambio de escala del tiempo nos permite obtener un sistema representativo con la menor cantidad de parámetros posible; el sistema (3) describe los comportamientos dinámicos de todos aquellos sistemas topológicamente equivalentes al sistema (2). Por lo tanto, más importante que conocer las implicaciones de un determinado parámetro en el comportamiento dinámico del sistema (2), puede ser conocer las relaciones entre algunos de ellos, lo que permite además una descripción sencilla de las propiedades del sistema.

Lema 2.3 (Existencia de una región positivamente invariante)
El conjunto

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

es una región positivamente invariante.

Demostración: Claramente, el sistema (3) es de tipo Kolmogorov, los ejes $u = 0$ y $v = 0$ son conjuntos invariantes [23]. Considerando $u = 1$, obtenemos

$$Y_\xi(1, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = -Bv - Cv^2(1+A), \\ \frac{dv}{d\tau} = Pv(1-v)(1+A). \end{cases} \quad (4)$$

Como $\frac{du}{d\tau} < 0$, significa que las soluciones cruzan la recta $u = 1$ hacia la izquierda. Cualquiera que sea el signo de $\frac{dy}{d\tau}$, las trayectorias del sistema entran en la región Γ .

3. Existencia de puntos de equilibrio positivos

El sistema (2) no está definido en el punto $(0, 0)$, pero el sistema (3) es topológicamente equivalente a una extensión continua del sistema (2) en el punto $(0, 0)$.

Los puntos de equilibrio del sistema (3) o campo vectorial $Y_\xi(u, v)$ son: $(0, 0)$, $(1, 0)$ y aquellos que están en la intersección de las isoclinas

$$v = u, \text{ y } (1 - u)(u + A) - Bv - Cv^2(u + A) = 0.$$

La abscisa u_e de los puntos de equilibrio positivos (u_e, v_e) , satisface la ecuación polinomial:

$$P(u) = Cu^3 + (1 + AC)u^2 + (A + B - 1)u - A = 0. \quad (5)$$

La abscisa u_e de los puntos de equilibrio positivos es una solución de la ecuación polinomial de tercer grado.

Lema 3.1 El polinomio $p(u)$ posee una única raíz real positiva.

Demostración: aplicando la regla de signos de Descartes, el polinomio $P(u)$ tiene una única raíz real positiva independiente del valor que tome el coeficiente $(A + B - 1)$. Supongamos $u_e = H < 1$, la raíz real positiva que siempre existe para la ecuación (5) y (H, H) el punto de equilibrio que siempre existe en $\bar{\Omega}$ para el sistema (3). Dividiendo el polinomio $p(u)$ entre $(u - H)$, se obtiene el siguiente polinomio:

$$p_1(u) = Cu^2 + (CH + 1 + AC)u + [A + B - 1 + (CH + 1 + AC)H].$$

$p_1(u)$ es un factor de $p(u)$ y el resto es

$$R(H) = CH^3 + (1 + AC)H^2 + (A + B - 1)H - A = 0.$$

$$\text{Entonces, } B = \frac{(1 - H)(H + A) - CH^2(H + A)}{H}.$$

Sustituyendo en el tercer coeficiente de $p_1(u)$ el valor de B , se obtiene el factor

$$A + B - 1 = A + \frac{(1 - H)(H + A) - CH^2(H + A)}{H} - 1.$$

Por lo tanto,

$$p_1(u) = Cu^2 + (CH + 1 + AC)u + \frac{A}{H}$$

Todos los coeficientes de $p_1(u)$ son positivos, entonces $p_1(u)$ no tiene raíces reales positivas. Por otra parte, el discriminante $(CH + 1 + AC)^2 - 4(AC/H)$ debe ser negativo; obteniendo la condición $\frac{4AC}{H(CH + 1 + AC)^2} > 1$.

3.1. Naturaleza de los puntos de equilibrio

Para determinar la naturaleza de los puntos de equilibrio del sistema (3), se requiere de la matriz Jacobiana dada por

$$DY_\xi(u, v) = \begin{bmatrix} DY_\xi(u, v)_{11} & u^2[B + 2Cv(u + A)] \\ Pv(2u + A - v) & P(u + A)(u - 2v) \end{bmatrix},$$

con $DY_\xi(u, v)_{11} = 2uG + u^2[1 - 2u - A - Cv^2]$, donde $G = (1 - u)(u + A) - Bv - Cv^2(u + A)$.

Lema 3.2 (Naturaleza del punto $(1, 0)$) La singularidad $(1, 0)$ es un punto de silla hiperbólica para todo $\xi = (A, B, C, P)$.

Demostración: evaluando la matriz Jacobiana en el punto $(1, 0)$, se tiene:

$$DY_\xi(1, 0) = \begin{bmatrix} -(1 + A) & -B \\ 0 & P(1 + A) \end{bmatrix}.$$

Claramente, el $\det(DY_\xi(1, 0)) = -P(1 + A)^2 < 0$; es decir, el punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto de silla hiperbólica.

Lema 3.3 (Naturaleza del punto $(0, 0)$) El punto de equilibrio $(0, 0)$ es una singularidad no hiperbólica del campo vectorial Y_ξ y tiene un sector parabólico y un sector hiperbólico [25].

Demostración: evaluando la matriz Jacobiana en el punto $(0, 0)$, se tiene:

$$DY_\xi(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Por lo tanto, el origen es una singularidad no hiperbólica [23, 25]. Para desingularizar el origen, utilizaremos un blowing-up vertical [5], dado por la función $\Psi(p, q) = (pq, q) = (u, v)$. Sea $u = pq, y,$

$v = q$, entonces $\frac{dp}{d\tau} = \frac{1}{q} \left(\frac{du}{d\tau} - p \frac{dq}{d\tau} \right)$, y $\frac{dq}{d\tau} = \frac{dv}{d\tau}$. Haciendo un cambio en la escala de tiempo $T = q\tau$, se obtiene:

$$\bar{Y}_\xi(p, q) = \begin{cases} \frac{dp}{dT} = p^2[(1-pq)(pq+A) - Bq - Cq^2(pq+A) - Pp(p-1)(pq+A)], \\ \frac{dq}{dT} = Pq(p-1)(pq+A). \end{cases} \quad (6)$$

Si $q = 0$, entonces

$$\frac{dq}{dT} = 0, \quad \frac{dp}{dT} = Ap[p - P(p-1)].$$

Los puntos de equilibrio son: $(0, 0)$ y $(\frac{P}{P-1}, 0)$. Este último punto es positivo, si y sólo si, $P > 1$. La matriz Jacobiana del campo vectorial $\bar{Y}_\xi(p, q)$ es:

$$D\bar{Y}_\xi(p, q) = \begin{bmatrix} \bar{Y}_\xi(p, q)_{11} & \bar{Y}_\xi(p, q)_{12} \\ \bar{Y}_\xi(p, q)_{21} & \bar{Y}_\xi(p, q)_{22} \end{bmatrix},$$

donde,

$$\bar{Y}_\xi(p, q)_{11} = 3p^2q + 2Ap - 4p^3q^2 - 3Ap^2q - 2Bpq - 3Cp^2q^3 - 2CApq^2 - 3Pp^2q - 2PAp + 2Ppq + PA,$$

$$\bar{Y}_\xi(p, q)_{12} = p^3 - 2p^4q - Ap^3 - Bp^2 - 3Cp^3q^2 - 2CAp^2q - Pp^3 + Pp^2,$$

$$\bar{Y}_\xi(p, q)_{21} = 2Ppq^2 + PAq - Pq^2,$$

$$\bar{Y}_\xi(p, q)_{22} = 2Pp^2q + PAp - 2Ppq - PA.$$

Evaluando en el equilibrio $(0, 0)$, se obtiene:

$$D\bar{Y}_\xi(0, 0) = \begin{bmatrix} PA & 0 \\ 0 & -PA \end{bmatrix}.$$

Por lo tanto, $\det(D\bar{Y}_\xi(0, 0)) = -P^2A^2 < 0$. Entonces la singularidad $(0, 0)$ es un punto silla.

Evaluando en el equilibrio $(\frac{P}{P-1}, 0)$, se obtiene:

$$D\bar{Y}_\xi\left(\frac{P}{P-1}, 0\right) = \begin{bmatrix} -AP & \left(\frac{P}{P-1}\right)^3(1-A-P) + \left(\frac{P}{P-1}\right)^2(P-B) \\ 0 & \frac{PA}{P-1} \end{bmatrix}.$$

Por lo tanto,

a1) $\det(D\bar{Y}_\xi(\frac{P}{P-1}, 0)) = -\frac{P^2A^2}{P-1} < 0$, si y sólo si, $P > 1$. Entonces la singularidad $(\frac{P}{P-1}, 0)$ es un punto silla.

a2) $\det(D\bar{Y}_\xi(\frac{P}{P-1}, 0)) = -\frac{P^2A^2}{P-1} > 0$, si y sólo si, $P < 1$. Entonces la singularidad $(\frac{P}{P-1}, 0)$ depende del signo de

$tr(D\bar{Y}_\xi(\frac{P}{P-1}, 0)) = -AP + \frac{PA}{P-1} < 0$. Entonces la singularidad $(\frac{P}{P-1}, 0)$ es un atractor.

En conclusión, por el blowing-up vertical, el punto $(0, 0)$ es un punto silla no-hiperbólica en el sistema (3) con un sector hiperbólico. Podemos observar que cuando $P < 1$, el punto $(\frac{P}{P-1}, 0)$ está por fuera del primer cuadrante, pero en este caso es un atractor, aunque carece de sentido ecológico.

3.2. Naturaleza del único punto de equilibrio positivo

A continuación, se analiza el caso de un único punto de equilibrio positivo. Notemos que el campo vectorial $Y_\xi(u, v)$ solamente tiene un punto de equilibrio positivo en el primer cuadrante. Previamente requerimos el siguiente teorema.

Teorema 3.1 (Existencia de una curva heteroclínica) 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; entonces existe un subconjunto de parámetros para el cual la intersección de $W^s(0, 0)$ y $W^u(1, 0)$ es distinto de vacío, es decir, $W^s(0, 0) \cap W^u(1, 0) \neq \emptyset$, originando una curva heteroclínica que une los puntos $(0, 0)$ y $(1, 0)$.

Demostración: por el Lema 3.3, el punto de equilibrio $(0, 0)$ tiene una curva separatriz con una inclinación de $v = u \left(\frac{P-1}{P} \right)$ y por el Lema 3.2 el punto de equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla. Sean $W^s(0, 0) = \bar{\Sigma}$ y $W^u(1, 0)$ las variedades estables e inestables de los puntos de equilibrio $(0, 0)$ y $(1, 0)$, respectivamente. Por el Lema 2.1, es evidente que el α -límite de $W^s(0, 0)$ y el ω -límite de $W^u(1, 0)$ no están al infinito en la dirección del eje v . Por lo tanto, los puntos $(u^*, v^*) \in W^s(0, 0)$ y $(u^*, v^*) \in W^u(1, 0)$ donde v^s y v^u son funciones de los parámetros A, B, C y P .

Es claro que si $0 < u^* \ll 1$, entonces $v^s < v^u$ y si $0 \ll u^* < 1$ entonces $v^s > v^u$. Como el campo vectorial Y_ξ es continuo con respecto a los valores de los parámetros, entonces la variedad estable $W^s(0, 0) = \bar{\Sigma}$ interseca con la variedad inestable $W^u(1, 0)$; entonces existe $(u^*, v^*) \in \Gamma$, tal que $v^s = v^u = v^*$. Por lo tanto, esta ecuación define una superficie en el espacio de parámetros en el cual existe una curva heteroclínica (Figura 1).

Naturaleza del punto de equilibrio (H, H) con $0 < H < 1$. Utilizamos la relación obtenida previamente:

$$B = \frac{(1-H)(H+A) - CH^2(H+A)}{H}.$$

Por lo tanto, el sistema (3) toma la forma:

$$Y_\theta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u^2[(1-u)(u+A) - \left(\frac{(1-H)(H+A) - CH^2(H+A)}{H} \right)v - Cv^2(u+A)], \\ \frac{dv}{d\tau} = Pv(u-v)(u+A), \end{cases} \quad (7)$$

con $\theta = (A, C, P) \in \mathbb{R}_+^3$.

Evaluando la matriz Jacobiana en el punto (H, H) , se tiene:

$$DY_\theta(H, H) = \begin{pmatrix} DY_\theta(H, H)_{11} & DY_\theta(H, H)_{12} \\ PH(H+A) & -PH(H+A) \end{pmatrix},$$

donde

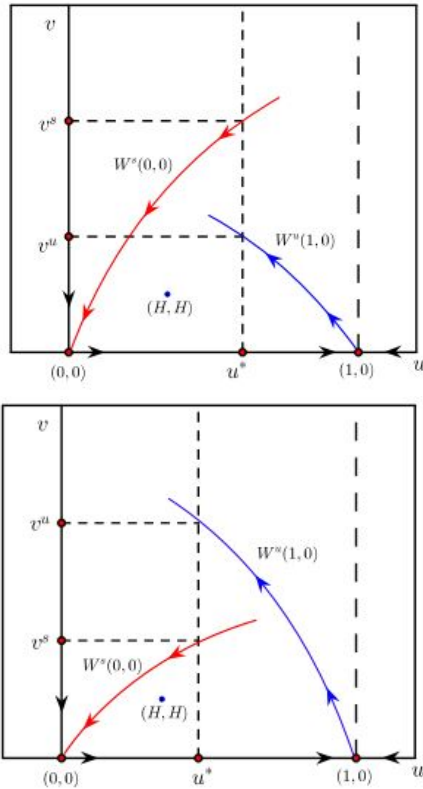


Figura 1: Posibles posiciones relativas entre la variedad estable $W^s(0,0)$ y la variedad inestable $W^u(1,0)$.

$$DY_\theta(H, H)_{11} = H^2(1 - A - 2H - CH^2), \text{ y}$$

$$DY_\theta(H, H)_{12} = -H^2[B + 2CH(H + A)].$$

Se tiene que $\det(DY_\theta(H, H)) = PH^3(H + A)[B + 3CH^2 + 2H - 1 + A(2CH + 1)]$.

El $\det(DY_\theta(H, H)) > 0$, si y sólo si, $B + 3CH^2 + 2H - 1 + A(2CH + 1) > 0$, es decir, si y sólo si, $A > \frac{1 - B - 3CH^2 - 2H}{2CH + 1}$. La traza viene dada por:

$$\text{tr}(DY_\theta(H, H)) = H[H - 2H^2 - CH^3 - PH - A(H + P)].$$

Si $\text{tr}(DY_\theta(H, H)) = 0$, entonces $A = \frac{H(1 - 2H - CH^2 - P)}{H + P}$.

Por lo tanto, si $A > 0$, $1 - 2H - CH^2 - P > 0$, si y sólo si, $P < 1 - 2H - CH^2$.

Haciendo

$$Q = (\text{tr}(DY_\theta(H, H)))^2 - 4\det(DY_\theta(H, H)).$$

En el sistema (7), se obtiene el siguiente teorema.

Teorema 3.2 (Naturaleza del punto (H, H))

Sean $(u^*, v^s) \in W^s(0,0)$ y $(u^*, v^u) \in W^u(1,0)$. Suponiendo $0 < H < 1$, el punto de equilibrio (H, H) en el interior del primer cuadrante

1. Asumiendo $v^s > v^u$, se tiene que (H, H) es:

- a) un atractor, si y sólo si, $A > \frac{H(1 - 2H - CH^2 - P)}{H + P}$,
 - i) un nodo atractor, si y sólo si, $Q > 0$,
 - ii) un foco atractor, si y sólo si, $Q < 0$,
- b) un repulsor, si y sólo si, $A < \frac{H(1 - 2H - CH^2 - P)}{H + P}$,
 - i) un nodo repulsor, si y sólo si, $Q > 0$,
 - ii) un foco repulsor, rodeado por un ciclo límite, si y sólo si, $Q < 0$,
- c) un foco débil, si y sólo si, $A = \frac{H(1 - 2H - CH^2 - P)}{H + P}$.

2. Asumiendo $v^s < v^u$, se tiene que (H, H) es un repulsor (nodo o foco).

Demostración: (1) se obtiene inmediatamente, teniendo en cuenta el signo de $\text{tr}(DY_\theta(H, H))$ y P .

(2) Asumiendo que $v^s < v^u$, podemos concluir que la variedad estable $W^s(0,0)$ se encuentra por debajo de la variedad inestable $W^u(1,0)$ y el punto de equilibrio (H, H) es nodo o foco repulsor [23].

Lema 3.4 Existe una bifurcación de Hopf en el punto de equilibrio (H, H) para el valor de bifurcación $A = \frac{H(1 - 2H - CH^2 - P)}{H + P}$.

Demostración: aplicando Teorema 3.2, podemos deducir que el $\det(DY_\theta(H, H))$ es positivo y la $\text{tr}(DY_\theta(H, H))$ cambia de signo. Por lo tanto, verificando la condición de transversalidad [26] se comprueba que

$$\frac{\partial}{\partial A}(\text{tr}(DY_\theta(H, H))) = -H(H + P) < 0.$$

4. Simulaciones Numéricas

En esta sección, presentamos algunas simulaciones que ilustran la cooperación entre depredadores en el sistema (3) en términos del comportamiento del punto de equilibrio positivo (H, H) , reforzando los resultados matemáticos previamente establecidos. Podemos visualizar diferentes situaciones para el sistema (3) cuando los valores de los parámetros cambian.

5. Conclusiones

El modelo propuesto tipo Leslie-Gower modificado con respuesta funcional Holling tipo II y cooperación de caza entre los depredadores, presenta soluciones uniformemente acotadas, lo cual nos permite afirmar que está biológicamente bien planteado, es decir, cualquier solución positiva que inicie en el primer cuadrante sigue siendo no negativa y limitada. La reparametrización propuesta para obtener un sistema polinomial topológicamente equivalente al original, permitió simplificar notablemente los cálculos y a su vez realizar un estudio más detallado del modelo. Se obtuvo un punto de equilibrio en el origen el cual es de naturaleza cambiante. Se encontró un sector parabólico y un sector hiperbólico en el espacio de estados. Aunque el sistema (2) no está definido en el origen, el sistema (3) es topológicamente equivalente a una extensión continua del sistema (2) en el punto $(0,0)$. El sistema posee una curva

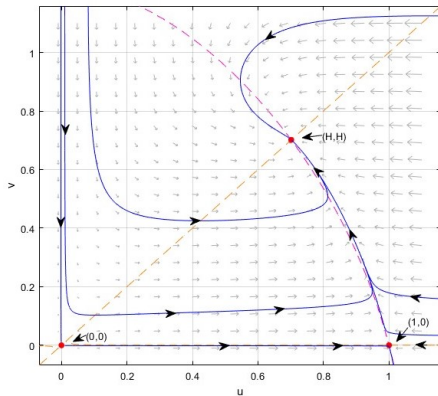


Figura 2: Para $A = 0,7$, $B = 0,4$, $C = 0,2$ y $P = 0,1$. El punto de equilibrio positivo (H,H) es un nodo atractor y $(1,0)$ es un punto de silla hiperbólica.

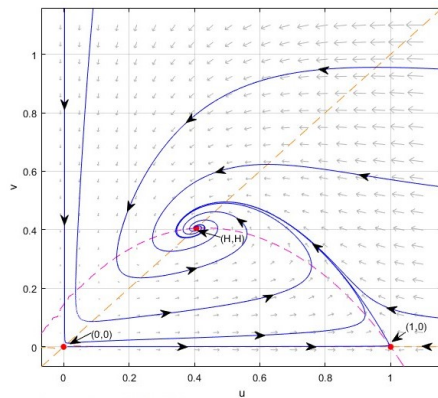


Figura 3: Para $A = 0,1$, $B = 0,7$, $C = 0,2$ y $P = 0,3$. El punto de equilibrio positivo (H,H) es un foco atractor y $(1,0)$ es un punto de silla hiperbólica.

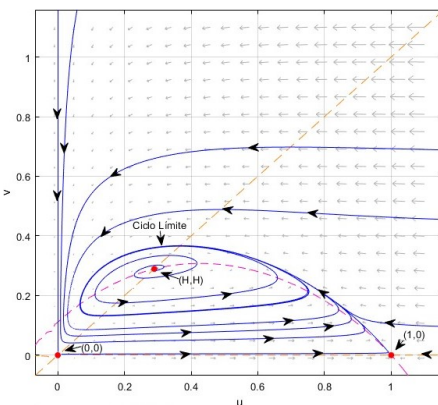


Figura 4: Para $A = 0,1$, $B = 0,9$, $C = 0,5$ y $P = 0,1$. El punto de equilibrio positivo (H,H) es un foco repulsor rodeado por un ciclo límite estable y $(1,0)$ es un punto de silla hiperbólica.

separatriz, determinada por la variedad estable del punto de equilibrio no-hiperbólico $(0,0)$. Esta curva divide el comportamiento

de las soluciones, es decir, soluciones muy próximas, pero en lados diferentes con respecto a esta curva separatriz pueden tener ω -límite diferentes. Por lo tanto, las soluciones del sistema (2) son muy sensibles a las condiciones iniciales [11].

Se demostró la existencia de un subconjunto de valores de parámetros para el cual el punto de equilibrio positivo (H,H) es un atractor (figuras 2 y 3), o un repulsor (Figura 4) rodeado por un ciclo límite estable. Esto implica que las poblaciones puedan coexistir para cierta densidad de población cerca a este punto [16]. Hemos probado la existencia de una curva heteroclínica (Figura 1) que une los puntos de equilibrio $(0,0)$ y $(1,0)$, generada por la variedad estable del punto de equilibrio no-hiperbólico $(0,0)$ y la variedad inestable de $(1,0)$.

Es importante resaltar que la cooperación en la caza entre los depredadores permite un mayor éxito en la adquisición de alimento para la supervivencia, pero sin la cooperación entre los depredadores podría ocasionar la extinción de estos. Esta hipótesis se puede sustentar porque en el modelo original de Leslie-Gower, es posible afirmar que el punto de equilibrio $(K,0)$ sea un atractor. En el modelo propuesto similar a lo encontrado por [15, 16], el punto de equilibrio $(K,0)$ tiene la característica de ser un punto silla, es decir, no sería posible que la población de depredadores se extinga.

Contribución de los autores: Los autores confirman su contribución al artículo de la siguiente manera:

Todos los autores revisaron los resultados y aprobaron la versión final del manuscrito.

Declaración de fuentes de financiación: El autor Simeón Casanova Trujillo agradece a la Universidad Nacional de Colombia por su apoyo, gracias al proyecto Código Hermes 61105.

Declaración de conflicto de interés: Los autores manifiestan no tener conflictos de interés.

Referencias

- [1] P.J. Wangersky, "Lotka-Volterra Population Models", *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 9, pp. 189-218, Nov. 1978. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.09.110178.001201>
- [2] V. Volterra, "Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically", *Nature*, vol. 118, pp. 558-560, 1926. <https://doi.org/10.1038/118558a0>
- [3] P.H. Leslie, J.C. Gower, "The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species", *Biometrika*, vol. 47, no. 3-4, pp. 219-234, Dec. 1960. <https://doi.org/10.1093/biomet/47.3-4.219>
- [4] R.M. May, "Stability and Complexity in Model Ecosystems", in: *Monographs in population biology*, Princeton university press, Nueva Jersey, 1974.
- [5] F. Dumortier, J. Llibre, J. C. Artés, "Qualitative Theory of Planar Differential Systems", *Universitext*, Springer, Berlin, 2006.
- [6] S. Hsu, T. Huang, "Global Stability for a Class of Predator-Prey Systems", *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 55, no. 3, pp. 763-783, Jun. 1995. <https://doi.org/10.1137/S0036139993253201>

- [7] P. Turchin, "Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis", *Monographs in Population Biology* 35, Princeton University Press, Nueva Jersey, 2003.
- [8] E. González, P.C. Tintinago, A. Rojas, "A Leslie-Gower-type predator-prey model with sigmoid functional response", *International Journal of Computer Mathematics*, vol. 92, no. 9, pp. 1895-1909, Apr. 2014. <https://doi.org/10.1080/00207160.2014.889818>
- [9] F.J. Reyes, S. Casanova, E. González, "Dynamics of a Leslie-Gower type predation model with non-monotonic functional response and weak Allee effect on prey", *Selecciones Matemática*, vol. 10, no. 2, pp. 310-323, Dec. 2023. <https://doi.org/10.17268/sel.mat.2023.02.07>
- [10] E. Saez, E. González, "Dynamics of a predator-prey model", *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 59, no. 5, pp. 1867-1878, Aug. 1999. <https://doi.org/10.1137/S0036139997318457>
- [11] E. González, A. Mosquera, P. Tintinago, A. Rojas, "Bifurcations in a Leslie-Gower type predator-prey model with a rational non-monotonic functional response", *Mathematical Modelling and Analysis*, vol. 27, no. 3, pp. 510-532, Aug. 2022. <https://doi.org/10.3846/mma.2022.15528>
- [12] B.W. Dale, L.G. Adams, R.T. Bowyer, "Functional Response of Wolves Preying on Barren-Ground Caribou in a Multiple-Prey Ecosystem", *Journal of Animal Ecology*, vol. 63, no. 3, pp. 644-652, Jul. 1994. <https://doi.org/10.2307/5230>
- [13] A. Gasull, R. Kooij, J. Torregrosa, "Limit cycles in the Holling-Tanner model", *Publicacions Matemàtiques*, vol. 41, no. 1, pp. 149-167, Jan. 1997. https://doi.org/10.5565/PUBLMAT_41197_09
- [14] M. Alves, M. Hilker, "Hunting cooperation and Allee effects in predators", *Journal of Theoretical Biology*, vol. 419, pp. 13-22, Apr. 2017. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2017.02.002>
- [15] P. Ye, D. Wu, "Impacts of strong Allee effect and hunting cooperation for a Leslie-Gower predator-prey system", *Chinese Journal of Physics*, vol. 68, pp. 49-64, Dec. 2020. <https://doi.org/10.1016/j.cjph.2020.07.021>
- [16] E. González, A. Rojas, "Collaboration between predators and weak Allee effect in prey. Consequences on the dynamics of a predation model", *Selecciones Matemáticas*, vol. 9, no. 1, pp. 173-183, Jul. 2022. <https://doi.org/10.17268/sel.mat.2022.01.15>
- [17] L. Berec, "Impacts of Foraging Facilitation Among Predators on Predator-prey Dynamics", *Bulletin of Mathematical Biology*, vol. 72, pp. 94-121, Aug. 2009. <https://doi.org/10.1007/s11538-009-9439-1>
- [18] D.W. Macdonald, "The ecology of carnivore social behaviour", *Nature*, vol. 301, pp. 379-384, Feb. 1983. <https://doi.org/10.1038/301379a0>
- [19] R. Heinsohn, C. Packer, "Complex Cooperative Strategies in Group-Territorial African Lions", *Science*, vol. 269, no. 5228, pp. 1260-1262, Sep. 1995. <https://doi.org/10.1126/science.7652573>
- [20] S. Creel, N.M. Creel, "Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*", *Animal Behaviour*, vol. 50, no. 5, pp. 1325-1339, Mar. 1995. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80048-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80048-4)
- [21] R. Bshary, A. Hohner, K. Ait-el-Djoudi, H. Fricke, "Interspecific Communicative and Coordinated Hunting between Groupers and Giant Moray Eels in the Red Sea", *Plos Biology*, vol. 4, no. 12, e431, Dec. 2006. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040431>
- [22] H.I. Freedman, "Deterministic mathematical models in population ecology", *Monographs and textbooks in pure and applied mathematics*, Dekker, New York, 1980.
- [23] C. Chicone, "Ordinary Differential Equations with Applications", *Texts in Applied Mathematics*, Springer, New York, 2008.
- [24] G. Birkhoff, G.S. Rota, "Ordinary Differential Dquations", *John Wiley & Sons*, 4th edn, New York, 1989.
- [25] L. Perko, "Differential Equations and Dynamical Systems", *Texts in Applied Mathematics*. Springer, New York, 2012.
- [26] J. Guckenheimer, P. Holmes, "Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields", *Springer-Verlag*, New York, 1983.