



Selecciones Matemáticas

ISSN: 2411-1783

selecmat@unitru.edu.pe

Universidad Nacional de Trujillo

Perú

Tintinago Ruiz, Paulo C.; González Olivares, Eduardo; Rojas Palma, Alejandro
Dinámicas de un modelo de depredación considerando respuesta
funcional sigmoidea y alimento alternativo para los depredadores
Selecciones Matemáticas, vol. 9, núm. 02, 2022, Agosto-Diciembre, pp. 275-286
Universidad Nacional de Trujillo
Perú

DOI: <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.17268/sel.mat.2022.02.05>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=603774916028>

- ▶ [Cómo citar el artículo](#)
- ▶ [Número completo](#)
- ▶ [Más información del artículo](#)
- ▶ [Página de la revista en redalyc.org](#)

redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto



Dynamics of a predation model considering sigmoid functional response and alternative food for predators

Dinámicas de un modelo de depredación considerando respuesta funcional sigmoidea y alimento alternativo para los depredadores

Paulo C. Tintinago-Ruiz¹, Eduardo González-Olivares² and Alejandro Rojas-Palma³

Received, Set. 27, 2022

Accepted, Nov. 23, 2022



How to cite this article:

Tintinago-Ruiz P, González-Olivares E, Rojas-Palma A. *Dynamics of a predation model considering sigmoid functional response and alternative food for predators*. *Selecciones Matemáticas*. 2022;9(2):275–286. <http://dx.doi.org/10.17268/se1.mat.2022.02.05>

Abstract

Interrelationships between two species are a basic theme in Population Dynamics, particularly the interaction between predators and their prey. This importance is due to the fact that it allows a deeper understanding of the behavior of complex food webs.

In this paper we extend the analysis of a modified Leslie-Gower predator-prey model by assuming that the functional response is sigmoid or Holling type III and the predator have an alternative food.

We show that the system representing the model has up to three positive equilibrium points; we establish conditions to determine the nature of each equilibrium point.

In addition, we show the existence of different types of bifurcations, including those of Hopf and the homoclinic. The analytical results are discussed from an ecological perspective.

Keywords. Predator-prey model, functional response, stability, bifurcations, limit cycles.

Resumen

Las interrelaciones entre dos especies son un tema básico en Dinámica de Poblaciones, particularmente la interacción entre los depredadores y sus presas. Esta importancia es debido a que ella permite una mejor comprensión del comportamiento de las cadenas alimentarias complejas.

En este trabajo extendemos el análisis de un modelo depredador-presa del tipo Leslie-Gower asumiendo que la respuesta funcional es sigmoidea o de Holling tipo III y el depredador dispone de una comida alternativa.

Mostramos que el sistema representando el modelo tiene hasta tres puntos de equilibrio positivo y establecemos condiciones para determinar la naturaleza de cada uno de los puntos de equilibrio.

Además, mostramos la existencia de diferentes tipos de bifurcaciones, entre ellas las de Hopf y la homoclínica. Los resultados analíticos son discutidos desde una perspectiva ecológica.

Palabras clave. Modelo depredador-presa, respuesta funcional, estabilidad, bifurcaciones, ciclos límites

1. Introducción. El desarrollo de la teoría ecológica ha tenido un crecimiento creciente en las últimas décadas. Esto se debe al intenso uso de modelos matemáticos que describen la interacción entre especies; en particular las descritas por los sistemas de tiempo continuo como son los sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales (EDO).

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

†Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile. (ejgonzal@ucv.cl).

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

La teoría depredador-presa sigue estando en gran medida influida por un esfuerzo por enfrentarse a la herencia del modelo Lotka-Volterra, el primero propuesto para esta interacción en 1926 [26]. Es por eso que se han ido agregando nuevos aspectos a ese elemental y primal modelo [2].

El análisis de modelos sencillos, en los que se incorporan algunos fenómenos ecológicos, arroja luz y abre nuevas perspectivas sobre esta interesante interrelación [2]. Sin embargo, el análisis de esos nuevos modelos se va complicando y requiere un empleo más frecuente y cuidadoso de herramientas matemáticas más sofisticadas [13].

Uno de los elementos más importante en el estudio de la depredación es la llamada *respuesta funcional del depredador* o *función de consumo* siendo un factor clave en la dinámica poblacional de los modelos depredador-presa [22]. Esta es una función que describe al cambio en la densidad de presas atacadas por unidad de tiempo por depredador cuando la densidad de presas está cambiando [5, 18].

Fueron catalogadas primeramente por Courney S. Holling en 1959 [12] en tres tipos, basado en estudios empíricos. Posteriormente se agregó una cuarta clasificación [24]. Se conocen como Holling tipo I, II, III y IV [18, 25]. En todas ellas se asume que son dependientes sólo de la población de presas. Pero otras respuestas funcionales dependientes de ambas poblaciones interactuantes, como por ejemplo la razón-dependiente, la de Beddington-DeAngelis, de Crowley-Martin, o la de Hassel-Varley.

Es importante saber si la respuesta funcional puede determinar si los depredadores son capaces de regular la densidad de sus presas [22]. Entonces, el depredador debe responder a densidades de presas más altas consumiendo una proporción cada vez mayor de las presas disponibles en un amplio rango de densidades de presas [22].

1.1. Respuestas funcionales sigmoideas. Las respuestas funcionales describiendo curvas de consumo a tamaños poblacionales de presas mas grandes se clasifican como Holling-tipo III [18, 25]. Al graficar el número de presas consumidas por el depredador contra el número de presas disponibles se obtiene una forma sigmoidea [22].

Según la teoría y los datos de sistemas terrestres y de agua dulce a pequeña escala, se espera que la respuesta funcional de Holling tipo III describa mejor la depredación por depredadores generalistas [19]. Cuando existen datos, estas especies parecen tener dietas diversas, y es probable que su elección de presas sea una respuesta a los cambios en la abundancia de varias especies de presas diferentes [19].

Para algunos ecólogos la respuesta funcional sigmoidea o Holling-tipo III se ha convertido en un elemento importante en los sistemas depredador-presa, debido a su potencial para estabilizar la dinámica de la interacción consumidor-recurso [19, 22]. Sin embargo, su incorporación a los modelos ha sido bastante menor que otras respuestas funcionales.

Cuando existen datos, estas especies parecen tener dietas diversas, y es probable que su elección de presas sea una respuesta a los cambios en la abundancia de varias especies de presas diferentes .

En este trabajo consideraremos la respuesta funcional sigmoide o Holling tipo III, o S-shaped [12] descrita por la función $h(x) = \frac{q x^2}{x^2 + a^2}$, la cual es presa-dependiente. Esta función da cuenta del consumo de los llamados depredadores generalistas, las cuales puedan cambiar su dieta cuando el tamaño de la población de su presa favorita disminuye o desaparece de su entorno (extinción local).

La función $h(x)$, es saturada pues $\lim_{x \rightarrow \infty} \left(\frac{q x^2}{x^2 + a^2} \right) = q$, donde el parámetro a es una medida de la abrupticidad [6] de la respuesta funcional. Si $a \rightarrow 0$, la curva crece rápidamente, mientras que si $a \rightarrow K$, la curva crece lentamente, es decir, se necesita mayor cantidad de presas para obtener $\frac{q}{2}$ (Ver Figura 1.1).

Ecológicamente, una respuesta funcional sigmoidea explica el hecho de que en bajas densidades de población de presas el efecto de la depredación sea bajo [16] pero si el tamaño de la población aumenta, la depredación es mas intensa.

Variadas formas matemáticas pueden ser consideradas para describir una respuesta funcional Holling tipo III. En general, pueden representarse por $h(x) = \frac{q x^p}{x^p + a^p}$, donde a, q son positivos y $p > 1$. La forma de estas funciones varía fuertemente cuando el exponente p crece.

Muchos mamíferos marinos parecen ser depredadores generalistas, y la teoría predeciría que tienen una respuesta funcional sigmoidea, la cual tiende a estabilizar el tamaño de las poblaciones de presas [25]. Estas predicciones fueron probadas en Middlemas et al. [19], donde se demuestra que la abundancia de focas (*Phoca vitulina*) en la desembocadura de un río en Escocia está directamente relacionada con la abundancia de salmones que regresan a desovar. Ellos ajustaron los datos recogidos con la función $h(x) = \frac{q x^{15}}{x^{15} + a^{15}}$.

También, en muchas interacciones marinas, la tasa de crecimiento del depredador depende del consumo de la presa preferida y otras presas alternativas [23]. Esta formulación proporciona mayor realismo en la descripción de los piscívoros marinos, como un depredador insaciable llamado tolo o galludo (*Squalus acanthias*) [23].

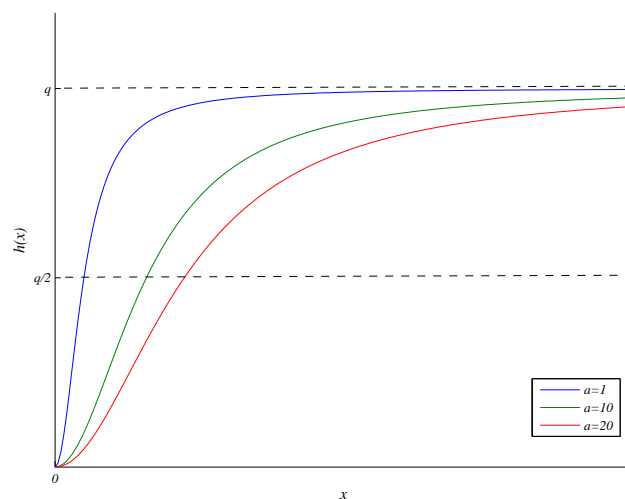


Figura 1.1: Gráfico de la respuesta funcional sigmoidea $h(x) = \frac{q x^2}{x^2 + a^2}$, para $q = 1$ y diferentes valores de a . Cuando $a \rightarrow 0$, la curva es más abrupta.

1.2. Modelo de Leslie-Gower. En este trabajo extendemos los resultados obtenidos en el artículo de González-Olivares et al [11], en el que se realiza el análisis de un modelo depredador-presa derivado del modelo propuesto por Patrick Holt Leslie en 1948 [14].

En el modelo de Leslie [14] también llamado modelo de Lesle-Gower [14, 15], la dinámica de la población de depredadores se describe mediante una ecuación de crecimiento logístico de la forma:

$$\frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{n x}\right) y,$$

donde la capacidad de carga es proporcional a la cantidad de presas disponibles $x = x(t)$, i.e., $K_y = n x$ [18, 25]. El parámetro n depende de la eficiencia de conversión de la biomasa de las presas en depredadores, como por ejemplo, el krill como alimento para las ballenas [17].

Sin embargo, existe un serio problema asociado al modelo de Leslie, puesto que la capacidad de carga del depredador se reduce a cero cuando el tamaño de la población de presas se reduce a cero [9]. Esto implica que un depredador puede vivir con cantidades arbitrariamente pequeñas de recursos.

Esta dificultad se refleja en la forma de la isoclina depredadora que se cruza con el origen y es una recta inclinada [10]. Por su parte, el punto de intersección de ambas isoclinas representa la población mínima de presas concordante con un crecimiento positivo de una población de depredadores muy pequeña (instantáneamente). Como este punto tiene un tamaño finito de población de presas, los depredadores no podrían sobrevivir si algún otro agente afecta a la población de presas limitándola a valores por debajo del correspondiente al punto de intersección.

Con base en estas consideraciones, adoptamos una nueva capacidad de carga ambiental de los depredadores, descrita por la función lineal $K_y = n x + c$, donde $c > 0$ representa el tamaño del alimento alternativo para los depredadores.

En el presente artículo establecemos diferentes tipos de comportamientos del modelo en el espacio de parámetros, basados en un sistema topológicamente equivalente al original, describiendo las características matemáticas esenciales del modelo, extendiendo los resultados obtenidos en el artículo de Shaik & al [21], en que se propone el mismo modelo aquí analizado.

El resto de este artículo está organizado de la siguiente manera: en la Sección 2, se presenta el modelo; los principales resultados se exponen en la Sección 3. La Sección 4 está dedicada a discusión los resultados obtenidos.

2. Proposición del modelo. El modelo depredador-presa del tipo Leslie-Gower [14, 15] que será analizado es descrito por el sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales no lineales autónomo del tipo Kolmogorov [5, 7]

$$X_\mu(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - \frac{q x^2}{x^2 + a^2} y \\ \frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{n x + c}\right) y, \end{cases} \tag{2.1}$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ son los tamaños poblacionales de las presas y los depredadores respectivamente, con $\mu = (r, K, q, a, s, n, c) \in \mathbb{R}_+^6$ y los parámetros tienen diferentes significados ecológicos [11].

El sistema está definido en

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

2.1. Equivalencia topológica. Como siempre, es útil reescribir las ecuaciones del sistema poblacional (2.1) en una forma adimensional apropiada, para resaltar las combinaciones de parámetros que son claves para determinar el comportamiento dinámico del modelo [17].

Lema 2.1. *El sistema (2.1) es topológicamente equivalente a*

$$Y_\eta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(u + C) \left((1 - u) (u^2 + A^2) - Quv \right) \\ \frac{dv}{d\tau} = Sv(u + C - v)(u^2 + A^2). \end{cases} \tag{2.2}$$

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

Demostración: Considerando el cambio de variables en el sistema (2.1) dado por $x = Ku$, e $y = nKv$; factorizando y simplificando se obtiene el sistema

$$U_\mu(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{dt} = r(1 - u)u - \frac{qu^2}{u^2 + \frac{a^2}{K^2}}nv \\ \frac{dv}{dt} = s\left(1 - \frac{v}{u + \frac{c}{nK}}\right)v. \end{cases}$$

O bien

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

Considerando el reescalamiento del tiempo dado por $\tau = \frac{r}{\left(u^2 + \frac{a^2}{K^2}\right)\left(u + \frac{c}{nK}\right)}t$, se tiene que

$$\frac{du}{d\tau} = \frac{du}{d\tau} \frac{r}{\left(u^2 + \frac{a^2}{K^2}\right)\left(u + \frac{c}{nK}\right)}, \text{ y análogamente}$$

$$\frac{dv}{d\tau} = \frac{dv}{d\tau} \frac{r}{\left(u^2 + \frac{a^2}{K^2}\right)\left(u + \frac{c}{nK}\right)},$$

obteniendo el nuevo sistema

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

Definiendo los nuevos parámetros $A = \frac{a^2}{K^2}$, $Q = \frac{qn}{r}$, $S = \frac{s}{r}$ y $C = \frac{c}{nK}$, se tiene el sistema topológicamente equivalente (2.2). □

Observación 2.1. *Con el cambio de variables efectuado en la prueba del anterior lema, hemos construido una función*

$\varphi : \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}$, *definida por*

$$\varphi(u, v, \tau) = \left(Ku, Knv, \frac{1}{r} \left(u^2 + \frac{a^2}{K^2} \right) \left(u + \frac{c}{nK} \right) \tau \right) = (x, y, t).$$

Como

$$\varphi(u, v, \tau) = \begin{pmatrix} K & 0 & 0 \\ 0 & Kn & 0 \\ \frac{\tau}{K^2 nr} (3nK^2 u^2 + 2cKu + na^2) & 0 & \frac{1}{r} \left(u^2 + \frac{a^2}{K^2} \right) \left(u + \frac{c}{nK} \right) \end{pmatrix},$$

$$\det \varphi(u, v, \tau) = \frac{K^2 n}{r} \left(u^2 + \frac{a^2}{K^2} \right) \left(u + \frac{c}{nK} \right) > 0.$$

Entonces, φ es un diffeomorfismo [3, 4] que preserva la orientación del tiempo. El campo vectorial $X_\mu(x, y)$ en el nuevo sistema de coordenadas es topológicamente equivalente al campo vectorial $Y_\eta(u, v) = \varphi \circ X_\mu(x, y)$.

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

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

Los puntos de equilibrio en el primer cuadrante son: $(0, 0)$, $(1, 0)$ y los puntos de equilibrio positivo (u_e, v_e) determinados por la intersección de las isoclinas

$$(1-u)(u^2 + A^2) - Quv = 0 \text{ y } v = u + C.$$

Recordar que en vez de A^2 se puede escribir A .

Lema 2.2. Cantidad de puntos de equilibrio positivos y condiciones para su existencia

Sea $\Delta = \left(\frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)} \right)^2 - 4 \frac{A^2}{H}$. En el sistema (2.2) se tiene

- a) Un único punto de equilibrio positivo, si y sólo si, $1 - Q \leq 0$.
- b) - bi) Tres puntos de equilibrio positivo, si y sólo si, $1 - Q > 0$ y $\Delta > 0$.
 bii) Dos puntos de equilibrio positivo, si y sólo si, $1 - Q > 0$ y $\Delta = 0$.
 biii) Un único punto de equilibrio positivo, si y sólo si, $1 - Q > 0$ y $\Delta < 0$.

Demostración: De la intersección de las isoclinas se obtiene que la abscisa de los puntos de equilibrios positivos, satisfacen la ecuación polinomial

$$p(u) = u^3 - (1-Q)u^2 + (A^2 + CQ)u - A^2 = 0. \quad (2.3)$$

Usando la regla de signos de Descartes se deduce que el polinomio $p(u)$ puede tener

- a) una raíz real positiva, si y sólo si $1 - Q \leq 0$, o
- b) hasta tres raíces reales positivas diferentes, o bien una, o dos una de ellas con multiplicidad 2, si y sólo si,
 $1 - Q > 0$.

Al sustituir u por $-u$ se obtiene el polinomio

$$P(-u) = -u^3 - (1-Q)u^2 - (A + CQ)u - A,$$

el cual

- c) no tiene cambios de signo, si y sólo si, $1 - Q \geq 0$, por lo cual no habría raíces reales negativas.
- d) tiene dos raíces reales negativas, si y sólo si, $1 - Q < 0$.

Anotaremos $u_1 = H$, la raíz real positiva que siempre existe para $p(u)$ y por $P_e = (H, H + C)$, el punto de equilibrio que existe en $\bar{\Omega}$.

Efectuando la división entre $p(u)$ y $(u - H)$ se obtiene como cociente a

$$p_1(u) = u^2 - (1-Q-H)u + (CQ + A^2 - H(1-Q-H)) = 0. \quad (2.4)$$

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

$$R(H) = p(H) = H^3 - (1-Q)H^2 + (A^2 + CQ)H - A^2 = 0.$$

Se puede despejar uno de los parámetros; por ejemplo,

$$Q = \frac{(1-H)(A^2+H^2)}{CH+H^2} > 0,$$

esto es, $(1-H) > 0$ y entonces $H < 1$.

Las raíces o soluciones de $p_1(u)$ dependen de los factores

$$a_1 = 1 - Q - H \text{ y } a_2 = CQ + A^2 - H(1 - Q - H).$$

Reemplazando la expresión obtenida para Q , se tiene

$$a_1 = 1 - \frac{(1-H)(A^2+H^2)}{CH+H^2} - H = (H-1) \frac{-CH+A^2}{H(C+H)} = \frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)}$$

y

$$a_2 = C \left(\frac{(1-H)(A^2+H^2)}{CH+H^2} \right) + A^2 - H \left(1 - \frac{(1-H)(A^2+H^2)}{CH+H^2} - H \right) = \frac{A^2}{H}.$$

Luego, $p_1(u)$ se puede reescribir como

$$p_1(u) = u^2 - \frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)}u + \frac{A^2}{H} = 0. \quad (2.5)$$

Sea

$$\begin{aligned} \Delta &= \left(\frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)} \right)^2 - 4 \frac{A^2}{H} \\ &= \frac{C^2H^4 - 2(2A^2 + C^2 + A^2C)H^3 + (A^4 - 4A^2C + C^2)H^2 - 2A^2(C + A^2 + 2C^2)H + A^4}{H^2(C+H)^2}. \end{aligned}$$

Asumiendo que

I) $a_1 > 0$, esto es $CH - A^2 > 0$.

Ia) Si $\Delta > 0$, se tiene dos raíces reales

$$u_2 = \frac{1}{2} \left(\frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)} - \sqrt{\Delta} \right) \text{ y } u_3 = \frac{1}{2} \left(\frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)} + \sqrt{\Delta} \right),$$

con $u_2 < u_3$.

Ib) Si $\Delta = 0$, se tiene una única raíz real positiva, dada por

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

Ic) Si $\Delta < 0$, no hay raíces reales positivas.

II) Si $a_1 \leq 0$. Entonces $p_1(u)$ no tiene raíces reales.

□

Para determinar la naturaleza de los puntos de equilibrio hiperbólicos se requiere la matriz Jacobiana; anotando

$$G = (1 - u)(u^2 + A^2) - Quv,$$

la matriz comunitaria o Jacobiana es

$$DY_\eta(u, v) = \begin{pmatrix} DY_\eta(u, v)_{11} & -Qu^2(C + u) \\ Sv(2Cu - 2uv + A^2 + 3u^2) & S(A^2 + u^2)(C + u - 2v) \end{pmatrix},$$

con

$$DY_\eta(u, v)_{11} = uG + (u + C)G + u(u + C)(-A^2 - 3u^2 + 2u - Qv).$$

3. Resultados Principales. Para el sistema (2.2) se tienen los siguientes propiedades

Lema 3.1. El conjunto $\bar{\Gamma} = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / u \geq 0, v \geq 0\}$, es una región positivamente invariante.

Demostración: Como el modelo es del tipo Kolmogorov [5, 7], entonces los ejes $u = 0$ y $v = 0$ son conjuntos invariantes.

Si $u = 1$ entonces, $\frac{du}{d\tau} = -Qv(1 + C) < 0$;

cualquiera que sea el signo de

$$\frac{dv}{d\tau} = S(1 + C - v)(1 + A)v,$$

las trayectorias del campo $Y_\eta(u, v)$ entran a la región $\bar{\Gamma}$ y las que tienen condiciones iniciales en $\bar{\Gamma}$, permanecen allí. □

Como consecuencia del lema anterior, se tiene que el conjunto

$$\Gamma = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 / x \geq 0, y \geq 0\},$$

es una región positivamente invariante para el sistema (3.3)

Lema 3.2. Las soluciones son uniformemente acotadas

Demostración: Usaremos la compactificación de Poincaré [20].

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

$$\frac{dX}{d\tau} = \frac{1}{v^2} \left(v \frac{du}{d\tau} - u \frac{dv}{d\tau} \right), \quad \frac{dY}{d\tau} = -\frac{1}{v^2} \frac{dv}{d\tau}.$$

Luego, el sistema toma la forma:

$$\tilde{Y}_\eta(X, Y) : \begin{cases} \frac{dX}{d\tau} = -\frac{X}{Y^4} \begin{pmatrix} -X^3Y + X^4 - ASY^3 - ACY^4 - AXY^3 - SX^2Y \\ +SX^3Y + CX^3Y + QX^2Y + AX^2Y^2 - CX^2Y^2 + \\ ASCY^4 + ASXY^3 + ACXY^3 + CQXY^2 + SCX^2Y^2 \end{pmatrix} \\ \frac{dY}{d\tau} = -S(X + CY - 1) \frac{AY^2 + X^2}{Y^2}. \end{cases}$$

Mediante el reescalamiento del tiempo dado por: $T = \frac{1}{Y^4}\tau$, se obtiene el nuevo sistema

$$\bar{Y}_\eta(X, Y) : \begin{cases} \frac{dX}{dT} = -X \begin{pmatrix} -X^3Y + X^4 - ASY^3 - ACY^4 - AXY^3 - SX^2Y \\ +SX^3Y + CX^3Y + QX^2Y + AX^2Y^2 - CX^2Y^2 + \\ ASCY^4 + ASXY^3 + ACXY^3 + CQXY^2 + SCX^2Y^2. \end{pmatrix} \\ \frac{dY}{dT} = -SY^2(X + CY - 1)(AY^2 + X^2). \end{cases}$$

Luego, la matriz Jacobiana evaluada en $(0, 0)$ es

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

Para desingularizar el origen aplicamos el método de blowing-up direccional [4], mediante el cambio de variables $X = r$ y $Y = r^2s$; luego:

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

Entonces,

$$\hat{Y}_\eta(r, s) : \begin{cases} \frac{dr}{dT} = r^5 \begin{pmatrix} Ss - Qs + rs - Ar^2s^2 + Ar^3s^3 + Cr^2s^2 - Srs \\ -Crs - CQrs^2 + ASr^2s^3 - ASr^3s^3 - ACr^3s^3 \\ -SCr^2s^2 + ACr^4s^4 - ASCr^4s^4 - 1 \end{pmatrix} \\ \frac{ds}{dT} = r^4s \begin{pmatrix} -Ss + 2Qs - 2rs + 2Ar^2s^2 - 2Ar^3s^3 - 2Cr^2s^2 \\ +Srs + 2Crs + 2CQrs^2 - ASr^2s^3 + ASr^3s^3 \\ +2ACr^3s^3 + SCr^2s^2 - 2ACr^4s^4 + ASCr^4s^4 + 2 \end{pmatrix} \end{cases}.$$

Como de nuevo la matriz Jacobiana se anula en $(0, 0)$, hacemos un reescalamiento del tiempo dado por $\lambda = r^4T$;

luego se obtiene el sistema:

$$\check{Y}_\eta(r, s) : \begin{cases} \frac{dr}{d\lambda} = r \begin{pmatrix} Ss - Qs + rs - Ar^2s^2 + Ar^3s^3 + Cr^2s^2 - Srs \\ -Crs - CQrs^2 + ASr^2s^3 - ASr^3s^3 - ACr^3s^3 \\ -SCr^2s^2 + ACr^4s^4 - ASCr^4s^4 - 1 \end{pmatrix} \\ \frac{ds}{d\lambda} = s \begin{pmatrix} -Ss + 2Qs - 2rs + 2Ar^2s^2 - 2Ar^3s^3 - 2Cr^2s^2 + Srs \\ +2Crs + 2CQrs^2 - ASr^2s^3 + ASr^3s^3 + 2ACr^3s^3 \\ +SCr^2s^2 - 2ACr^4s^4 + ASCr^4s^4 + 2 \end{pmatrix} \end{cases}.$$

La evaluación de la matriz Jacobiana en $(0, 0)$ del campo vectorial $\check{Y}_\eta(r, s)$ es

$$D\check{Y}_\eta(0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}.$$

Luego, $\det D\check{Y}_\eta(0, 0) = -2 < 0$.

Por lo tanto, el equilibrio $(0, 0) \in \check{Y}_\eta(r, s)$ es un punto silla hiperbólico del campo de vectores.

Luego, es punto silla no-hiperbólico de los campos vectoriales $\hat{Y}_\eta(r, s)$, $\bar{Y}_\eta(X, Y)$ e $\tilde{Y}_\eta(X, Y)$.

Entonces, el punto $(0, \infty)$ es silla no-hiperbólico del campo vectorial compactificado de $Y_\eta(u, v)$, donde la variedad estable llega al eje vertical, mientras que la variedad inestable se aleja del punto $(0, \infty)$ hacia arriba.

Como el determinante de la función definiendo la compactificación de Poincaré es negativo, implica que el punto $(0, \infty)$ repele las trayectorias hacia abajo.

Por lo tanto, las órbitas son acotadas. □

Lema 3.3. *Naturaleza de los equilibrios sobre los ejes*

Para todo vector de parámetros $\eta = (A, B, C, Q) \in]0, 1[\times (\mathbb{R}_+^3)$, se tiene que:

1. La singularidad $(0, 0)$ es un nodo repulsor hiperbólico.
2. La singularidad $(1, 0)$ es un punto silla hiperbólico.
3. La singularidad $(0, C)$ es un punto silla hiperbólico.

Demostración: 1. La evaluación de la matriz Jacobiana o matriz comunitaria en $(0, 0)$ es

$$DY_\eta(0, 0) = \begin{pmatrix} CA^2 & 0 \\ 0 & SCA^2 \end{pmatrix}.$$

Como $\det DY_\eta(0, 0) = SC^2A^4 > 0$ y $\text{tr}DY_\eta(0, 0) = CA^2(1 + S) > 0$, entonces el equilibrio $(0, 0)$ es repulsor.

2. Evaluando la matriz Jacobiana en $(1, 0)$ se tiene

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

Como $\det DY_\eta(1, 0) = -S(C + 1)(A^2 + 1) < 0$, entonces $(1, 0)$ es un punto silla hiperbólico.

3. La evaluación de la matriz Jacobiana en $(0, C)$ es

$$DY_\eta(0, C) = \begin{pmatrix} CA^2 & 0 \\ SCA^2 & -SCA^2 \end{pmatrix}.$$

Como $\det DY_\eta(0, C) = -SC^2A^4 < 0$, el equilibrio $(0, C)$ es una silla hiperbólica. □

3.1. Naturaleza de los puntos de equilibrio positivos. Debemos distinguir diferentes casos de acuerdo al lemma (3.3) cuando existan uno, dos o tres puntos de equilibrio al interior del primer cuadrante.

3.1.1. Existencia de un único punto de equilibrio positivo. Como hemos visto anteriormente existe único punto de equilibrio es $(H, H + C)$ si se cumplen una de dos condiciones:

- I) si y sólo si, $1 - Q \leq 0$, o bien,
- II) si y sólo si, $1 - Q > 0$ y $\Delta < 0$.

En el caso 1, para el sistema (2.2), se tiene que la matriz Jacobiana es

$$DY_{\eta}(u, v) = \begin{pmatrix} DY_{\eta}(u, v)_{11} & -Qu^2(C + u) \\ Sv(2Cu - 2uv + A^2 + 3u^2) & S(A^2 + u^2)(C + u - 2v) \end{pmatrix}.$$

con

$$DY_{\eta}(u, v)_{11} = uG + (u + C)G + u(u + C)(-A^2 - 3u^2 + 2u - Qv).$$

Evaluada en el punto $(H, H + C)$ se tiene:

$$DY_{\eta}(H, H + C) = \begin{pmatrix} DY_{\eta}(u, v)_{11} & -QH^2(C + H) \\ S(A^2 + H^2)(C + H) & -S(A^2 + H^2)(C + H) \end{pmatrix}.$$

con

$$DY_{\eta}(u, v)_{11} = -H(C + H)(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ)).$$

Luego,

$$\det DY_{\eta}(H, H + C) = HS(C + H)^2(A^2 + H^2)(-2H + CQ + 2HQ + A^2 + 3H^2),$$

cuyo signo depende del factor

$$T_1 = -2H + CQ + 2HQ + A^2 + 3H^2 = 3H^2 - 2(1 - Q)H + (A^2 + CQ),$$

el cual es siempre positivo.

Por tanto, la naturaleza del punto $(H, H + C)$ depende de la traza

$$\text{tr}DY_{\eta}(H, H + C) = (-H(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ)) - S(A^2 + H^2))(C + H)$$

cuyo signo depende del factor

$$W_1 = -H(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ)) - S(A^2 + H^2).$$

Luego,

Teorema 3.1. Naturaleza del único equilibrio positivo

El punto de equilibrio positivo $(H, H + C)$ es:

1. un atractor hiperbólico, si y sólo si, $\text{tr}DY_{\eta}(H, H + C) < 0$; mas aún,
 - 1a) un nodo atractor, si y sólo si, $P > 0$ y $S > \frac{-H(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ))}{A^2 + H^2}$.
 - 1b) un foco atractor, si y sólo si, $P < 0$ y $S > \frac{-H(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ))}{A^2 + H^2}$.
2. un repulsor hiperbólico, si y sólo si, $\text{tr}DY_{\eta}(H, H + C) > 0$; mas aún
 - 2a) un foco repulsor rodeado por un ciclo limite, si y sólo si, $P < 0$ y $S < \frac{-H(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ))}{A^2 + H^2}$.
 - 2b) un nodo repulsor, si y sólo si, $P > 0$ y $S < \frac{-H(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ))}{A^2 + H^2}$.
3. un foco débil (no hiperbólico), si y sólo si, $S = \frac{-H(3H^2 + (Q - 2)H + (A^2 + CQ))}{A^2 + H^2}$.

Demostración: Inmediata, evaluando la matriz Jacobiana. □

En el segundo caso se puede despejar uno de los parámetros y hemos elegido a

$$Q = \frac{(1 - H)(A^2 + H^2)}{H(H + C)};$$

entonces el sistema (2.2) se puede reescribir de la forma:

$$Y_{\eta}(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} &= \left((1 - u)(u^2 + A^2) - \frac{(1 - H)(A^2 + H^2)}{H^2 + CH} uv \right) (u + C) u \\ \frac{dv}{d\tau} &= S(u + C - v)(u^2 + A^2)v, \end{cases} \tag{3.1}$$

La matriz Jacobiana evaluada en $(H, H + C)$ es:

$$DY_{\eta}(u, v) = \begin{pmatrix} (-A^2 + H^2 - 2H^3)(C + H) & H(H - 1)(A^2 + H^2) \\ S(C + H)(A^2 + H^2) & -S(C + H)(A^2 + H^2) \end{pmatrix}.$$

Luego,

$$\det DY_{\eta}(H, H + C) = S(C + H)(A^2 + H^2)T,$$

cuyo signo depende del factor

$$T = H^4 + 2CH^3 - (A^2 + C)H^2 + 2A^2H + A^2C$$

y

$$\text{tr}DY_\eta(H, H + C) = (C + H) \left((-A^2 + H^2 - 2H^3) - S(H^2 + A^2) \right).$$

Supuesto $T < 0$, el equilibrio sería un punto silla hiperbólico. Esto no puede ser debido a la naturaleza de los equilibrios $(0, 0)$, $(1, 0)$ y $(0, C)$.

Entonces, $T > 0$, y la naturaleza de $(H, H + C)$ depende del signo de la traza, esto es, del factor

$$W = (-A^2 + H^2 - 2H^3) - S(H^2 + A^2).$$

Además, si $\text{tr}DY_\eta(H, H + C) = 0$, entonces, $S = \frac{-A^2 + H^2 - 2H^3}{H^2 + A^2}$,

por lo tanto, se debe cumplir que $H^2 - 2H^3 - A^2 > 0$, es decir, $A^2 < H^2(1 - 2H)$,

Entonces, $H < \frac{1}{2}$.

Sea

$$P = (\text{tr}DY_\eta(H, H + C))^2 - 4(\det DY_\eta(H, H + C)).$$

La naturaleza del único punto de equilibrio es $(H, H + C)$ es descrita en el siguiente

Teorema 3.2. *El punto de equilibrio positivo $(H, H + C)$ es:*

1. *un atractor hiperbólico, si y sólo si, $\text{tr}DY_\eta(H, H + C) < 0$; mas aún,*

1a) *un nodo atractor, si y sólo si, $P > 0$ y $S > \frac{H^2(1-2H)-A^2}{A+H^2}$.*

1b) *un foco atractor, si y sólo si, $P < 0$ y $S > \frac{H^2(1-2H)-A^2}{A^2+H^2}$.*

2. *un repulsor hiperbólico, si y sólo si, $\text{tr}DY_\eta(H, H + C) > 0$; mas aún*

2a) *un foco repulsor rodeado por un ciclo limite, si y sólo si, $P < 0$ y $S < \frac{H^2(1-2H)-A^2}{A^2+H^2}$.*

2b) *un nodo repulsor, si y sólo si, $P > 0$ y $S < \frac{H^2(1-2H)-A^2}{A^2+H^2}$.*

3. *un foco débil (no hiperbólico), si y sólo si, $\text{tr}DY_\eta(H, H + C) = 0$.*

Demostración: Inmediata, evaluando la matriz Jacobiana. □

Corolario 3.1. *En el sistema (3.1), ocurre una bifurcación de Hopf en el punto de equilibrio $(H, H + C)$ en el valor de bifurcación*

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

Demostración: La prueba sigue del teorema anterior, puesto que, la $\text{tr}DY_\eta(H, H + C)$ cambia de signo; además, $\det DY_\eta(H, H + C)$ es siempre positivo.

Más aún, vemos que se cumple la condición de transversalidad [3], esto es:

$$\frac{\partial(\text{tr}DY_\eta(H, H + C))}{\partial A} = -(S + 1)(C + H) < 0. \quad \square$$

Teorema 3.3. *Existencia de una curva homoclínica*

Sean $W_+^s(0, C)$ la variedad estable superior y $W_+^u(0, C)$ la variedad inestable del punto silla $(0, C)$.

Entonces, existe una curva homoclínica generada por estas variedades.

Demostración: Usaremos el teorema de existencia y unicidad de las soluciones y la geometría de las variedades estable e inestable del punto silla $(0, C)$.

Sea u^* un valor fijo tal que $0 < u^* < 1$.

Sean (u^*, v^s) un punto de la variedad estable superior $W_+^s(0, C)$ y (u^*, v^u) un punto de la variedad inestable $W_+^u(0, C)$.

Luego, se cumple que $0 < v^u < v^s$.

La variedad inestable $W_+^u(0, C)$ no puede cruzar la recta hacia la derecha de la recta $u = 1$, que es la frontera de la región positivamente invariante $\bar{\Gamma}$. Entonces, esta trayectoria debe cambiar su dirección y retornar hacia la izquierda en las vecindades de $u = 1$.

Luego, su ω -límite puede ser:

i) el punto $(H, H + C)$, cuando este es atractor,

ii) un ciclo límite estable rodeando al punto de equilibrio $(H, H + C)$ cuando este es repulsor.

iii) el punto $(0, C)$.

A su vez, el α -límite de la variedad estable superior puede ser:

i) el punto $(\infty, 0)$ del campo vectorial compactificado del sistema (2.2), o

ii) el punto $(H, H + C)$, cuando este es repulsor, o

iii) un ciclo límite inestable rodeando al punto de equilibrio $(H, H + C)$ cuando este es atractor.

Por lo tanto, por el teorema de existencia y unicidad existe un subconjunto de parámetros para el cual se cumple que

$$W_-^s(0, C) \cap W_+^u(0, C) \neq \emptyset.$$

Luego, existe una curva homoclínica generada por $W_+^s(0, C)$ la variedad estable y $W_+^u(0, C)$ la variedad inestable del punto $(0, C)$. □

Teorema 3.4. *Existencia de ciclo límite no-infinitesimal*

Existe un ciclo límite no-infinitesimal creado por rompimiento de la curva homoclínica, el cual es:

i) *inestable, si y sólo si, $S < 1$.*

- ii) estable, si y sólo si, $S > 1$.
- iii) neutralmente estable, si y sólo si, $S = 1$.

Demostración: Usaremos el criterio establecido en el libro de Bazykin [2].

Sea $R = \left| \frac{\lambda_-}{\lambda_*} \right|$, donde λ_- , el valor propio negativo y λ_* , el valor propio positivo.

Se tiene que

$$\lambda_- = -A^2CS \text{ y } \lambda_* = A^2C.$$

Luego,

$$R = \left| \frac{-A^2CS}{A^2C} \right| = |S| = S$$

Entonces

- i) Si $S < 1$, entonces el ciclo límite no-infinitesimal es inestable.
- ii) Si $S > 1$, entonces el ciclo límite no-infinitesimal es estable,
- iii) Si $S = 1$, entonces el ciclo límite no-infinitesimal es neutralmente estable [2].

□

Teorema 3.5. Existencia de una curva heteroclínica

Sean $W_+^s(0, C)$ la variedad estable superior y $W_+^u(1, 0)$ la variedad inestable del punto silla $(1, 0)$. Entonces, existe una curva heteroclínica generada por estas variedades.

Demostración: Usando el teorema de existencia y unicidad de las soluciones y la geometría de las variedades estable e inestable de los puntos sillars.

Sea u^{**} un valor fijo tal que $0 < u^{**} < 1$.

Sean (u^{**}, v^s) un punto de la variedad estable superior $W_+^s(0, C)$ y (u^{**}, v^{u*}) un punto de la variedad inestable $W_+^u(1, 0)$.

Luego, se cumple que $0 < v^{u*} < v^s$, o bien $0 < v^s < v^{u*}$.

A) Supongamos que $0 < v^s < v^{u*}$, entonces el ω – límite de la variedad inestable $W_+^u(1, 0)$ es el punto $(0, C)$.

B) Supongamos que $0 < v^{u*} < v^s$, entonces:

El ω – límite de la variedad inestable $W_+^u(1, 0)$ puede ser:

- i) el punto $(H, H + C)$, cuando este es atractor,
- ii) un ciclo límite estable rodeando al punto de equilibrio $(H, H + C)$ cuando este es repulsor.
- iii) el punto $(0, C)$.

Por lo tanto, por el teorema de existencia y unicidad existe un subconjunto de parámetros para el cual se cumple que

$$W_-^s(0, C) \cap W_+^u(1, 0) \neq \phi.$$

Luego, existe una curva heteroclínica generada por $W_+^s(0, C)$ la variedad estable y $W_+^u(1, 0)$ la variedad inestable de los puntos sillars $(0, C)$ y $(1, 0)$, respectivamente. □

3.1.2. Existencia de tres puntos de equilibrio positivo. Recordemos que esta situación se da cuando

$$1 - Q > 0 \text{ y } \Delta = \left(\frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)} \right)^2 - 4 \frac{A^2}{H} > 0.$$

Los puntos de equilibrio son $(H, H + C)$, $(u_2, u_2 + C)$ y $(u_3, u_3 + C)$, donde

$$u_2 = \frac{1}{2} \left(\frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)} - \sqrt{\Delta} \right) \text{ y } u_3 = \frac{1}{2} \left(\frac{(1-H)(CH-A^2)}{H(C+H)} + \sqrt{\Delta} \right),$$

y claramente $u_2 < u_3$.

Lamentablemente, no podemos decidir en el orden entre H , con u_2 y u_3 .

Asumiremos que $u_2 < H < u_3$.

El análisis detallado de este caso, será expuesto en un futuro artículo.

4. Conclusiones. En este trabajo hemos realizado el análisis de un modelo depredador-presa del tipo Leslie-Gower modificado, considerando que en ausencia de su presa favorita tiene un alimento alternativo; la disponibilidad de esta comida extra es reflejada en el modelo incorporando un nuevo parámetro $c > 0$, en su capacidad de soporte medioambiental .

Además, la respuesta funcional incorporada al modelo es sigmoidea que da cuenta también de la acción de depredadores generalistas. Aunque en general aún hay poca información sobre las respuestas funcionales de algunas especies respecto a los cambios en la abundancia de presas, el cambio de comportamiento en diferentes tipos de depredadores usualmente genera una respuesta funcional de Holling tipo III [19, 22].

Por tanto, en este artículo se ha enfatizado el consumo de presas por parte de los depredadores cuando existe alta abundancia de su alimento preferido. La facilidad para conseguir alimento puede ayudar en la supervivencia de la población de los depredadores, los cuales podrían ser empleados en el control de una especie que sea considerda una plaga.

Se ha probado que el sistema tiene una gran riqueza dinámica puesto que pueden existir: i) hasta tres puntos de equilibrio positivos, ii) ciclos limites infinitesimales, generados por bifurcación de Hopf,

rodeando a uno de ellos, iii) curvas homoclínicas y heteroclínicas, y iv) un ciclo límite no-infinitesimal, generado por bifurcación homoclínica.

La existencia de un punto de equilibrio en el eje vertical que es una silla hiperbólica implica que ambas poblaciones podrían coexistir, o bien, la población de presas desaparece, mientras que la población de depredadores persiste por tener un alimento alternativo.

Un breve estudio comparativo con el modelo estudiado en [11] muestra la fuerte influencia que tiene la modificación de la capacidad de carga de los depredadores en ese modelo. Además, la demostración de la existencia de curvas homoclínicas y heteroclínicas amplía los resultados obtenidos en [21].

Algunas tareas pendientes son la demostración de las siguientes propiedades, para el caso en que existen tres y dos puntos de equilibrios positivos (o al interior del primer cuadrante): existencia de una curva homoclínica generada por un punto silla positivo y de curvas heteroclínicas [20], existencia de un ciclo límite no-infinitesimal [1], cantidad de ciclos límites obtenidos por bifurcación de Hopf múltiple (usando cálculo de las cantidades de Lyapunov) [8], existencia de bifurcación de Bogdanov-Takens (punto cúspide) [13], etc.

Estimamos además, que la extensión de este artículo, analizando los aspectos enunciados y otros aún pendientes, en especial la determinación de la cantidad de ciclos límites [1], seguirá mostrando la riqueza dinámica del modelo propuesto.

Agradecimientos

PCTR fue parcialmente financiada por proyecto interno de la Universidad del Quindío, Armenia, Colombia.

ORCID and License

Paulo C. Tintinago-Ruiz <https://orcid.org/0000-0002-4100-2155>

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

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

This work is licensed under the [Creative Commons - Attribution 4.0 International \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Referencias

- [1] Aguirre P, González-Olivares E, Sáez E. Three limit cycles in a Leslie-Gower predator-prey model with additive Allee effect, *SIAM Journal on Applied Mathematics*. 2009; 69(5):1244-1269.
- [2] Bazykin AD. *Nonlinear Dynamics of interacting populations*, World Scientific, 1998.
- [3] Chicone C. *Ordinary differential equations with applications*. 2nd edition: Texts in Applied Mathematics 34, Springer 2006.
- [4] Dumortier F, Llibre J, Artés JC. *Qualitative theory of planar differential systems*, Springer, 2006.
- [5] Freedman HI. *Deterministic Mathematical Model in Population Ecology*, Marcel Dekker (1980).
- [6] Getz WM. A hypothesis regarding the abruptness of density dependence and the growth rate populations, *Ecology*. 1996; 77:2014-2026.
- [7] Goh B-S. *Management and Analysis of Biological Populations*, Elsevier Scientific Publishing Company, 1980.
- [8] Gaiko VA. *Global Bifurcation theory and Hilbert sixteenth problem*, Mathematics and its Applications 559, Kluwer Academic Publishers, 2003.
- [9] González-Olivares E, Rojas-Palma A. Multiple limit cycles in a Gause type predator-prey model with Holling type III functional response and Allee Effect on Prey, *Bulletin of Mathematical Biology*. 2011; 35:366-381.
- [10] González-Olivares E, Mena-Lorca J, Rojas-Palma A, Flores JD. Dynamical complexities in the Leslie-Gower predator-prey model as consequences of the Allee effect on prey, *Applied Mathematical Modelling*. 2011; 35:366-381.
- [11] González-Olivares E, Tintinago-Ruiz P, Rojas-Palma A. A Leslie-Gower type predator-prey model with sigmoid functional response, *International Journal of Computer Mathematics*. 2015; 93(9):1895-1909.
- [12] Holling CS. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly, *The Canadian Entomologist*. 1959; XCI:293-320.
- [13] Kuznetsov YA. *Elements of applied bifurcation theory*. 3rd edition: Springer, 2004.
- [14] Leslie PH. Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika*. 1948; 35:213-245.
- [15] Leslie PH, Gower JC. The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species, *Biometrika*. 1960; 47:219-234.
- [16] Ludwig D, Jones DD, Holling CS. Qualitative analysis of insect outbreak systems: The spruce budworm and forest, *Journal of Animal Ecology*. 1978; 36:204-221.
- [17] May RM, Beddington JR, Clark CW, Holt SJ, Laws RM. Management of Multispecies Fisheries, *Science*. 1979; 20:267-277.
- [18] May RM. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. 2nd ed: Princeton University Press, 2001.
- [19] Middlemas SJ, Barton TR, D. Armstrong J, Thompson PM. Functional and aggregative responses of harbour seals to changes in salmonid abundance, *Proc. R. Soc.* 2006; B(273):193-198.
- [20] Perko L. *Differential equations and dynamical systems*. 3rd edition: Springer-Verlag. 2001.
- [21] Shaikh AA, Das H, Ali N. Study of a predator-prey model with modified Leslie-Gower and Holling type III schemes, *Modeling Earth Systems and Environment*. 2018 4:527-533.
- [22] Schenk D, Bacher S. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field, *Journal of Animal Ecology*. 2002; 71:524-531.

- [23] Spencer PD, Collie JS. A simple predator-prey model of exploited marine fish populations incorporating alternative prey, *ICES J. Mar. Sci.*, 1995; 53:615-628.
- [24] Taylor RJ. *Predation*, Chapman and Hall, 1984.
- [25] Turchin P. *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*, *Mongraphs in population biology* 35 (2003).
- [26] Volterra V. *Variazioni e fluttuazioni del numero de individui in specie animali conviventi*. *Memorie della R. Accademia dei Lincei*, S.VI, IT. 1926; 2:31-113.