



Un modelo de depredación del tipo Leslie-Gower con respuesta funcional racional no monotónica y depredador generalista

Paulo C. Tintinago-Ruiz y Lina María Gallego-Berrío*
Universidad del Quindío, Armenia, Colombia.

Resumen

Introducción

Las interacciones entre dos especies son básicas en el estudio de cadenas alimentarias complejas (food web), en particular la relación entre los depredadores y sus presas.

Desde el primer modelo formulado para esta interacción por el matemático italiano Vito Volterra en 1926 [18], descrito por un par de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) se han sucedido la proposición de distintos modelos para enfrentar y resolver las diversas objeciones que se le formularon al modelo de Volterra, conocido también como modelo de Lotka-Volterra.

Actualmente, se distinguen principalmente dos tipos de modelos tiempo continuo, para describir la depredación: El primer tipo fue propuesto por el biólogo ruso Georgii F. Gause en 1934, y corresponde a un modelo compartimentado o de transferencia de masa o energía.

El segundo tipo como alternativa al modelo de Lotka-Volterra, fue formulado en 1948 por el ecólogo escocés, Patrick Holt Leslie (1900-1972) [10].

Los modelos depredador-presa del tipo Leslie, también conocidos como del tipo Leslie-Gower [11] se caracterizan fundamentalmente porque la ecuación diferencial que describe el crecimiento de los depredadores es del tipo logístico [12, 17], en la cual la capacidad de soporte del medio ambiente, es proporcional al tamaño de la población de presas, i.e. $K_y = nx$. Además, la respuesta funcional es lineal [6, 7].

El modelo de Leslie es descrito por el sistema EDO:

$$LG_{\rho}(x,y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qxy \\ \frac{dy}{dt} &= s \left(1 - \frac{y}{nx}\right) y \end{cases} \quad (LG)$$

donde $\rho = (r, K, q, s, n) \in \mathbb{R}_+^5$, y los parámetros tiene diferentes significados ecológicos.

El sistema (LG) NO está definido en $x = 0$, es decir, su dominio es

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

Pero la isoclínica (isoclina) de los depredadores pasa por el punto $(0, 0)$.

Las principales propiedades del modelo de Leslie o de Leslie-Gower son:

*e-mail: pctintinago@uniquindio.edu.co, linag@uniquindio.edu.co

Lema 1. El conjunto $\Gamma = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 / 0 < x \leq K, y \geq 0\}$ es una region positivamente invariante.

Lema 2. Las soluciones son acotadas.

Los puntos de equilibrio del sistema (LG) o singularidades del campo vectorial $LG_\rho(x, y)$ son $P_K = (K, 0)$ y $P_e = (x_e, nx_e)$ con $x_e = \frac{rK}{r+Knq}$.

Lema 3.

La singularidad $(K, 0)$ es punto silla para cualquier conjunto de parámetros.

Teorema 4.

La singularidad (x_e, nx_e) es el único punto de equilibrio al interior del primer cuadrante, el cual es global asintóticamente estable.

La estabilidad global del punto (x_e, nx_e) se prueba usando una función de Lyapunov [9].

Generalizando estos modelos se asume que la capacidad de soporte del medio ambiente es variable y dependiente de la cantidad de presas disponibles. Se incorporan también distintas respuestas funcionales.

En este trabajo se asumen dos modificaciones al modelo original propuesto por Leslie:

i) los depredadores disponen de un alimento alternativo en el caso que el tamaño poblacional de su presa favorita es escasa [8], y la capacidad de carga del medio ambiente del depredador es representada por la función $K_y = nx + c$ [2, 8],

ii) la respuesta funcional racional es no-monotónica o Holling tipo IV [15], descrita por la función

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

con $q > 0$, $a > 0$, y $b \in \mathbb{R}$. Como $h(x) > 0$, entonces $x^2 + bx + a > 0$; por lo tanto, $b^2 - 4a < 0$, y $-2\sqrt{a} < b < 2\sqrt{a}$. Además, $h(x)$ tiene un valor maximo cuando $x = \sqrt{a}$ [20].

Esta forma de respuesta funcional generaliza la expresada por $h(x) = \frac{qx}{x^2+a^2}$ que ha sido utilizada en diferentes trabajos anteriores [6, 13, 14]. La función $h(x)$ representa una respuesta funcional no monótona que describe un comportamiento antipredador (APB antipredator behavior) denominado *formación de grupo de defensa* [1, 4, 14, 19].

Otra manifestación de un APB descrito por una respuesta funcional no monotónica es el fenómeno de *agregación*, comportamiento social en el que la presa se congrega en una gran escala en relación con el depredador, de modo que la caza del depredador no es espacialmente homogénea [15], tal como sucede con los grandes cardúmenes de juveniles en ciertas especies de peces [4, 14, 19, 20].

También hay ejemplos relacionados con el consumo no monótono que se producen a nivel microbiano, donde la evidencia indica que cuando se enfrentan a una sobreabundancia de nutrientes, la efectividad del consumidor puede comenzar a disminuir. Esto se ve a menudo cuando los microorganismos se utilizan para la descomposición de desechos o para la purificación del agua, un fenómeno que es denominado *inhibición* [4, 14, 19].

Proposición del modelo

El modelo es descrito por un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales no lineales autónomo del tipo Kolmogorov [3] dado por:

$$X_\mu(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \left(r \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{qy}{x^2+bx+a} \right) x \\ \frac{dy}{dt} &= s \left(1 - \frac{y}{nx+c} \right) y, \end{cases} \quad (1)$$

donde $x(t)$ e $y(t)$ denotan los tamaños poblacionales de presas y depredadores en función del tiempo $t \geq 0$. Los parámetros son positivos, es decir, $\mu = (r, q, a, s, K, n, b, c) \in \mathbb{R}_+^8$ y tienen diferentes significados ecológicos.

El sistema (1) está definido en todo el primer cuadrante, es decir:

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

El parámetro $c > 0$ indica la cantidad de alimento alternativo para los depredadores cuando la presa preferida no se encuentra disponible [8]; esto implica que los depredadores son *generalistas*.

Para simplificar los cálculos, seguimos la metodología utilizada en [1, 7, 8], haciendo un cambio de variables y reescalado el tiempo, lo cual es descrito en la siguiente proposición.

Proposición. Sistema topológicamente equivalente

El campo vectorial $X_\mu(x, y)$ o sistema (1) es topológicamente equivalente al sistema polinomial del quinto grado.

$$Y_\eta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} &= (1-u)(u^2 + Bu + A) - Qv \\ \frac{dv}{d\tau} &= S(u+C-v)(u^2 + Bu + A)v \end{cases} \quad (2)$$

con $A = \frac{a}{K^2}$, $B = \frac{b}{k}$, $Q = \frac{qn}{rk^2}$, $S = \frac{s}{rk}$ y $C = \frac{c}{nK}$, donde $\eta = (A, B, Q, S, C) \in \mathbb{R}_+^5$.

El sistema (2) está también definido en todo el primer cuadrante, es decir:

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

Los puntos de equilibrio del sistema (2) o singularidades del campo vectorial $Y_\eta(u, v)$ son $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, C)$ los puntos de equilibrio positivo (u_e, v_e) , que satisfacen las ecuaciones de las isoclinas $v = u + C$ y $v = \frac{1}{Q}(1-u)(u^2 + Bu + A)$.

Luego, $v_e = u_e + C$ donde u_e es la abscisa de los puntos de equilibrio positivos; luego, es una solución de la ecuación de tercer grado:

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

Basados en la regla de signos de Descartes, para el polinomio $P(u)$ se pueden presentar 27 casos diferentes de posibles soluciones de acuerdo a los signos de los coeficientes de la ecuación (3). Puede tener una raíz positiva real única o tres raíces positivas reales diferentes o dos raíces positivas reales distintas, una de ellas con multiplicidad dos

Resultados principales.

Establecemos condiciones en el espacio de parámetros para las cuales existen dos puntos de equilibrio positivos, determinando la naturaleza de cada uno de ellos. Los cálculos son realizados en un sistema polinomial topológicamente equivalente al sistema (1) [7, 8], el cual es obtenido mediante un cambio de variables y un reescalamiento del tiempo.

Entre los resultados más importantes, se demuestra la existencia de una curva separatriz $\bar{\Sigma}$, dividiendo el comportamiento de las soluciones o trayectorias del sistema. Esto implica que para un mismo conjunto de parámetros dos soluciones muy cercanas pero a diferente lado de esa separatriz $\bar{\Sigma}$, tendrán diferentes y alejados ω -límites, lo cual significa que las soluciones son altamente sensibles a las condiciones iniciales.

Cuando la relación presa/depredador es pequeña (muchos depredadores y pocas presas) implicaría la extinción de la población de presas y el tamaño de la población de los depredadores tendería a alcanzar su máxima capacidad de carga medioambiental, pues el punto $(0, C)$ es atractor para todas las trayectorias con condición inicial por encima de la curva $\bar{\Sigma}$.

Demostramos que existe una región $\bar{\Lambda}$ en el espacio de fase donde las especies coexisten en el largo tiempo. Si las condiciones iniciales de los tamaños de población están por debajo de $\bar{\Sigma}$, las especies no pueden ir a la extinción simultáneamente, pues el punto de equilibrio $(0, 0)$ es un repulsor para todo valor de parámetros.

En el sistema estudiado se presenta el fenómeno de bi-estabilidad, pues para una misma condición de parámetros, las trayectorias pueden converger al punto $(0, C)$ y al mismo tiempo otras convergen a un punto de equilibrio positivo atractor $(H, H + C)$ o bien, a un ciclo límite estable.

Las oscilaciones se mantendrán hasta que el ciclo límite creado por bifurcación de Hopf aumente su diámetro hasta coincidir con la curva heteroclínica que une los puntos sillas $(0, 0)$ y $(1, 0)$. Cuando se rompe la heteroclínica (existiendo una bifurcación heteroclínica), el punto $(0, C)$ pasa a ser un atractor casi global, siendo $(H, H + C)$ la única solución que no converge a $(0, C)$.

Trabajo realizado en conjunto con:

Eduardo González-Olivares ^{2,3 1},

² Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad, Santiago, Chile.

³ Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile.



Referencias

- [1] A. Aguilera-Moya and E. González-Olivares, A Gause type model with a generalized class of non-monotonic functional response, In R. Mondaini (ed.), *Proceedings of the Third Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology*, E-Papers Serviços Editoriais, Ltda., Rio de Janeiro, Volumen 2 (2004) 206-217.
- [2] C. Arancibia-Ibarra and E. González-Olivares, A modified Leslie-Gower predator-prey model with hyperbolic functional response and Allee effect on prey, In R. Mondaini (Ed.) *BIOMAT 2010 International Symposium on Mathematical and Computational Biology*, World Scientific Co. Pte. Ltd., Singapore (2011) 146-162.
- [3] H. I. Freedman, *Deterministic mathematical model in Population Ecology*, Marcel Dekker 1980.
- [4] H. I. Freedman and G. S. K. Wolkowicz, Predator-prey systems with group defence: The paradox of enrichment revisited. *Bulletin of Mathematical Biology* 48 (1986) 493-508.
- [5] G. F. Gause, *The struggle for existence*, Dover 1934.
- [6] B. González-Yañez, E. González-Olivares and J. Mena-Lorca, Multistability on a Leslie-Gower type predator-prey model with non-monotonic functional response, in R. Mondaini and R. Dilao (Eds), *BIOMAT 2006 International Symposium on Mathematical and Computational Biology* (2007) 359-384.
- [7] E. González-Olivares, P. Tintinago-Ruiz and A. Rojas Palma, A Leslie-Gower type predator-prey model with sigmoid functional response, *International Journal of Computer Mathematics* 92 (2015) 1895-1909.
- [8] E. González-Olivares, C. Arancibia-Ibarra, A. Rojas-Palma and B. González-Yañez, *Bifurcations and multistability on the May-Holling-Tanner predation model considering alternative food for the predators*, *Mathematical Biosciences and Engineering* 16(5) (2019) 4274-4298.
- [9] A. Korobeinikov, A Lyapunov function for Leslie-Gower predator-prey model, *Applied Mathematics Letters* 14 (2001) 697-699.
- [10] P. H. Leslie, Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika* 35 (1948) 213-245.
- [11] P. H. Leslie and J. C. Gower, The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species, *Biometrika* 47 (1960) 219-234.
- [12] R. M. May, *Stability and complexity in model ecosystems* (2nd edition), Princeton University Press, 2001.

¹e-mail: ejgonzal@ucv.cl

- [13] A. Rojas-Palma and E. González-Olivares, Gause type predator-prey models with a generalized rational non-monotonic functional response, In J. Vigo-Aguiar (Ed.) *Proceedings of the 14th International Conference on Computational and Mathematical Methods in Science and Engineering, CMMSE 2014*, Volume 4 (2014) 1092-1103. ISBN: 978-84-616-9216-3.
- [14] S. Ruan and D. Xiao, Global analysis in a predator-prey system with nonmonotonic functional response, *SIAM Journal of Applied Mathematics*, Vol. 61, No 4 pp. 1445-1472, 2001.
- [15] Taylor R.J. *Predation*, Chapman and Hall, 1984.
- [16] P. C. Tintinago-Rui, L. M. Gallego-Berrío y E. González-Olivares, Una clase de modelo de depredación del tipo Leslie-Gower con respuesta funcional racional no monotónica y alimento alternativo para los depredadores, submitted (2019).
- [17] P. Turchin, *Complex populations dynamics: A theoretical/empirical synthesis*, Princeton University Press, 2003.
- [18] V. Volterra, Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, *Memorie della R. Accademia dei Lincei*, S.VI, IT (1926) 31-113.
- [19] G. S. W. Wolkowicz, Bifurcation analysis of a predator-prey system involving group defense, *SIAM Journal on Applied Mathematics* 48 (1988) 592-606.
- [20] H. Zhu, S. A. Campbell and G. S. K. Wolkowicz, Bifurcation analysis of a predator-prey system with nonmonotonic functional response, *SIAM Journal on Applied Mathematics* 63 (2002) 636-682