

Influencia del efecto Allee en las presas y de la colaboración entre los depredadores en un modelo de depredación del tipo Leslie-Gower

Influence of the Allee effect on prey and collaboration between predators in a Leslie-Gower-type predation model

Eduardo González-Olivares¹ and Alejandro Rojas-Palma²

¹ Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile.

² Departamento de Matemática, Física y Estadística, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Católica del Maule, Talca, Chile.

Fecha de recepción del manuscrito: 30/10/2021

Fecha de aceptación del manuscrito: 13/12/2021

Fecha de publicación: 30/12/2021

Resumen— Usualmente en el mundo real las interacciones entre los depredadores y sus presas son influenciadas por diversos comportamientos, tanto de las presas como de los depredadores. La colaboración o cooperación entre los depredadores es una de esas conductas, la cual ha recibido menor atención que la competición entre los consumidores. Estos comportamientos son aspectos importantes en las dinámicas de las cadenas alimenticias o redes tróficas. En este trabajo, nos ocuparemos de la influencia de la colaboración o cooperación (hunting cooperation) entre los depredadores para consumir (o capturar) a sus presas, las cuales son afectadas por un efecto Allee.

Palabras clave— Bifurcación, respuesta funcional, ciclo límite, modelo depredador-presa, estabilidad

Abstract— Usually in the real world the interactions between predators and their prey are influenced by several behaviors of both prey and predators. Collaboration or cooperation between predators is one of these behaviors, which has received less attention than competition between consumers. These behaviors are important aspects in the dynamics of food chains or trophic webs. In this work, we will deal with the influence of collaboration between predators to consume (or capture) their prey, which are affected by an Allee effect.

Keywords— Bifurcation, functional response, limit cycle, predator-prey model, stability

INTRODUCCIÓN

Las interacción entre los depredadores y sus presas es uno de los aspectos relevantes en las dinámicas de las cadenas alimenticias o redes tróficas.

Pero a su vez las interacciones sociales entre individuos una misma especie son un aspecto importante en la historia de vida de muchas poblaciones. La *colaboración* o *cooperación* (hunting cooperation) entre los depredadores para capturar sus presas es uno de esos comportamientos sociales y está recibiendo una creciente atención de los modeladores Jang et al. (2018); Teixeira Alves y Hilker (2017).

Este y otros fenómenos colectivos pueden tener fuertes consecuencias en la relación entre ellos y, además, modificar las propiedades dinámicas de los modelos que describen las interacciones González-Olivares y Rojas-Palma (2020,

2021).

La cooperación puede originar dinámicas más complejas e inusuales Antonelli P. y Kazarinoff (1984). Como se muestra en González-Olivares et al. (2019), es posible probar que para cierto subconjunto de valores de parámetros, el tamaño de la población de depredadores tiende a infinito cuando la población de presas se extingue, situación que aparentemente contradice la idea de un modelo realista, sobre todo si se supone que los depredadores son especialistas, es decir, la presa es su única fuente de alimento. Sin embargo, esto podría ser un efecto deseable cuando la presa constituye una plaga.

La colaboración o cooperación entre los depredadores es bastante frecuente, representando un mecanismo desarrollado a través de la evolución para mejorar las habilidades de caza y las posibilidades de supervivencia Francomano et al. (2018). Por ejemplo, los lobos que siguen a los bisontes Mac-

Nulty et al. (2014), los perros salvajes africanos (lincaones) que atacan a las cebras, las hienas que persiguen a los búfalos, corales que son consumidos por un tipo de estrella de mar Antonelli P. y Kazarinoff (1984); Antonelli y Kazarinoff (1990); Antonelli y Lin (1990).

En el caso de la cooperación de caza, la respuesta funcional se asume que depende tanto de la densidad de presas como de los depredadores. Suponemos que los depredadores cooperativos se benefician de su comportamiento, por lo que el éxito de los ataques a las presas aumenta con la densidad de depredadores. Representamos esta suposición en el modelo de Leslie-Gower reemplazando la tasa de ataque constante q por un término dependiente de la densidad dado por la función Teixeira Alves y Hilker (2017)

$$h(x, y) = (q + ay)x = q \left(1 + \frac{a}{q}y \right) x$$

donde $x = x(t)$ indica el tamaño de una población de presas y $y = y(t)$ representa el tamaño de una población de depredadores para $t \geq 0$ y $a > 0$ es un parámetro que describe la cooperación de depredadores en la caza de Teixeira Alves y Hilker (2017); Ye y Wu (2020). Nos referiremos al término $\frac{a}{q}y$ como el *término de cooperación*.

Debemos hacer notar que existen variadas formulaciones matemáticas para describir la colaboración entre los depredadores Antonelli P. y Kazarinoff (1984); González-Olivares et al. (2019); González-Olivares y Rojas-Palma (2021).

Observamos que si permitiéramos $a < 0$, esto correspondería a la interferencia o competencia del depredador, pero en este caso se debe cumplir que el término $q + ay > 0$, para representar un modelo de depredación Bazykin (1998); González-Olivares y Rojas-Palma (2020).

Sin embargo, otra interpretación es posible para la función $h(x, y)$ cuando $a < 0$, Suponiendo que una fracción x_r de la población de presas hace uso de un refugio físico Maynard Smith (1974).

El tamaño de la población disponible para ser consumido es $x - x_r$. Suponiendo que la población en cobertura es proporcional al encuentro entre ambas especies, se tiene $x_r = \sigma xy$, con $\sigma > 0$ González-Olivares et al. (2017). Entonces, la respuesta funcional es

$$h(x, y) = q(x - x_r)y = q(x - \sigma xy)y = q(1 - \sigma y)xy,$$

con $\sigma = -\frac{a}{q}$.

El efecto Allee

El *efecto Allee* es un fenómeno en Ecología que se caracteriza por una correlación entre el tamaño o la densidad de una población y la aptitud individual media de una población o especie Stephens y Sutherland (1999); Stephens et al. (1999) (a menudo medida como la tasa de crecimiento per capita de la población). En Ciencias Pesqueras es denominado *depen-sación* Liermann y Hilborn (2001)

Es un fenómeno ecológico que ocurre en densidades de población bajas, donde la tasa de crecimiento per cápita es una función creciente de la abundancia de la población. En tamaños de población grandes esta tasa es negativa, como ocurre en la ecuación logística para todos los tamaños de población Bazykin (1998).

Algunas poblaciones pueden exhibir el efecto Allee debido a una amplia gama de fenómenos biológicos, como la

reducción de la vigilancia contra la depredación, la termorregulación social, la dificultad de apareamiento y la mala alimentación en bajas densidades. Sin embargo, varias otras causas pueden conducir a este fenómeno (ver Tabla 1 en Berc et al. (2007) o Tabla 2.1 en Courchamp et al. (2007)).

La forma matemática más común de describir el efecto Allee es la ecuación diferencial no lineal Kot (2003); González-Olivares et al. (2011).

$$\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) (x - m)x, \quad (0)$$

donde $x = x(t)$ indica el tamaño de una población para $t \geq 0$. El parámetro r es la tasa de crecimiento intrínseca y K indica la capacidad de carga ambiental (con los mismos significados que en la ecuación logística) Bazykin (1998); m es el parámetro asociado con el efecto Allee.

Observamos que la ecuación (0) describe un efecto Allee, cuando la tasa de crecimiento per cápita es negativa para valores de la variable x cercanos a cero, lo que ocurre, si y solo si, $-K < m << K$.

Si $m > 0$, el parámetro se denomina *mínimo de población viable* o *umbral de extinción* y se tiene un *efecto Allee fuerte* Boukal y Berc (2002b); Courchamp et al. (1999); González-Olivares y Rojas-Palma (2020). Claramente, si $0 < x < m$ en la ecuación (0), se tiene que $\frac{dx}{dt} < 0$, lo que implica que la población tiende a la extinción.

Si $m \leq 0$, se tiene un *efecto Allee débil* Boukal y Berc (2002a, 2009); Stephens et al. (1999)

Por tanto, el efecto Allee fuerte se caracteriza por la existencia del umbral crítico $m > 0$, por debajo del cual las poblaciones se extinguen; por su parte, el efecto Allee débil no induce un umbral de extinción, de modo que poblaciones pequeñas pueden mantenerse en el tiempo.

Se han propuesto varias expresiones matemáticas para este fenómeno social, aunque muchas de ellas son topológicamente equivalentes González-Olivares et al. (2007). Algunas de estas ecuaciones son:

1. $\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) x - \frac{ax}{x+b}$,

donde $a > 0$ representa la tasa máxima de disminución adicional de las presas y $b > 0$ representa el tamaño de la población para el cual a se reduce a la mitad Dennis (1989); Thieme (2003) y la expresión también se propone en Stephens et al. (1999).

2. $\frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K} \right) \left(1 - \frac{m+b}{x+b} \right) x$,

con $m, b > 0$, propuesto en Boukal y Berc (2002b) incorporándose a un modelo de depredación Boukal y Berc (2002a).

Por otro lado, investigaciones recientes muestran que dos o más efectos Allee producidos por diferentes causas pueden generar mecanismos que actúan simultáneamente en una misma población (ver Tabla 2 en Berc et al. (2007) o Tabla 2.2 en Courchamp et al. (2007). La influencia combinada de algunos de estos fenómenos se denomina *efecto Allee múltiple* Berc et al. (2007); Boukal y Berc (2009).

Este trabajo está organizado de la siguiente manera, en la Sección 2 describiremos el modelo, en la Sección 3 describiremos las propiedades fundamentales. Las implicaciones ecológicas de nuestro análisis son discutidas en la última Sección.

PROPOSICIÓN DEL MODELO

El modelo que se estudiará es una modificación del anterior siendo descrito por el siguiente sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales autónomas del tipo Kolmogorov Freedman (1980); Goh (1980):

$$X_{\mu}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m)x - (q + ay)xy \\ \frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right) y \end{cases} \quad (1)$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ son los tamaños de las poblaciones de presas y depredadores, respectivamente, para $t \geq 0$, medidos con $\mu = (r, K, q, a, s, n, c, m) \in \mathbb{R}_+^7 \times]-K, K[$. Tienen los siguientes significados ecológicos:

r y s indican la tasa de crecimiento intrínseca de la población de presas y depredadores, respectivamente,

K es la capacidad de carga del medio ambiente para las presas,

$m > 0$, es el umbral de extinción del efecto Allee que afecta a la presa o el mínimo de población viable Courchamp et al. (1999, 2007); González-Olivares y Rojas-Palma (2020); Kot (2003),

q es la tasa de consumo de depredadores,

n representa la cualidad energética que proporcionan las presas como alimento para los depredadores,

c indica el tamaño máximo disponible del alimento alternativo.

a es la cooperación del depredador en la caza constante.

El sistema (1) está definido a lo largo del primer cuadrante, es decir

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

Los puntos de equilibrio del sistema (1) o singularidades del campo vectorial $X_{\mu}(x, y)$ son: $(0, 0)$, $(m, 0)$, cuando $m > 0$, $(K, 0)$, $(0, c)$, y aquellos que están en la intersección de las isoclinas

$$y = nx + c \quad \text{y} \quad -ay^2 - qy + r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) = 0.$$

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

$$p(x) = (r + Kan^2)x^2 - (-Kr - mr + Knq + 2Kacn) + K(ac^2 + qc + mr) = 0.$$

Surgen así diferentes casos al considerar efecto Allee fuerte o débil, es decir si $m > 0$, $m < 0$, o $m = 0$.

Propiedades básicas del sistema

A continuación se presentarán algunas características del sistema (1). En particular, estos resultados técnicos aseguran la buena definición del modelo y el buen comportamiento de las soluciones del sistema.

Lema 1 Existencia de una región invariante

El conjunto $\Gamma = \{(x, y) \in \Omega : 0 \leq x \leq K, y \geq 0\}$ es una región positivamente invariante

Demostración: claramente, los ejes coordenados son conjuntos invariantes, porque el sistema es del tipo Kolmogorov. Sea $x = K$; la primera ecuación en (1) queda

$$\frac{dx}{dt} = -(q + ay)Ky,$$

la cual es negativa para todo $y > 0$. Entonces, cualquiera sea el signo de la segunda ecuación $\frac{dy}{dt}$, las soluciones entran al interior de la región Γ y no pueden salir de ella.

Lema 2 Acotamiento de las soluciones

Las soluciones del sistema (1) con condiciones iniciales en Ω son uniformemente acotadas

Demostración: de la primera ecuación del sistema (1) tenemos

$$\frac{dx}{dt} \leq r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m)x$$

para todo $y \geq 0$, recordando que $m < K$.

También sabemos que, dada una condición inicial $x(0) = x_0 \in \mathbb{R}^+$

$$x(t) \rightarrow 0, \text{ cuando } t \rightarrow \infty \text{ y } 0 < x_0 < m.$$

$$x(t) \rightarrow K, \text{ cuando } t \rightarrow \infty \text{ y } m < x_0 < K.$$

$$x(t) \rightarrow K, \text{ cuando } t \rightarrow \infty \text{ y } x_0 > K.$$

Sea $L = \max\{x_0, K\}$; entonces $x(t) \leq L$, para todo $t \geq 0$.

Si consideramos $w(t) = x(t) + y(t)$, entonces

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} &= \frac{dx}{dt} + \frac{dy}{dt} \\ &= -\frac{r}{K}x^3 + r\left(\frac{m}{K} + 1\right)x^2 - (q + ay)xy - mrx + sy - s\left(\frac{y^2}{nx+c}\right) \end{aligned}$$

Ahora, para $\eta > 0$ y $0 \leq x \leq L$ se tiene

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dt} + \eta w &= -\frac{r}{K}x^3 + r\left(\frac{m}{K} + 1\right)x^2 - (q + ay)xy - mrx + sy - s\left(\frac{y^2}{nx+c}\right) + \eta x + \eta y \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &= -\frac{r}{K}x^3 + r\left(\frac{m}{K} + 1\right)x^2 - mrx + \eta x - ax\left(y^2 + \frac{q}{a}y\right) \\ &\quad - \left(\frac{s}{nx+c}\right)\left(y^2 - \frac{s+\eta}{s}(nx+c)y\right) \\ &= -\frac{r}{K}x^3 + r\left(\frac{m}{K} + 1\right)x^2 - mrx + \eta x - ax\left(y + \frac{q}{2a}\right)^2 + \\ &\quad ax\left(\frac{q}{2a}\right)^2 - \left(\frac{s}{nx+c}\right)\left(y - \frac{s+\eta}{s}(nx+c)\right)^2 + \frac{(s+\eta)^2(nx+c)}{4s} \\ &\leq -\frac{r}{K}x^3 + r\left(\frac{m}{K} + 1\right)x^2 - mrx + \eta x + \frac{q^2}{4a}x + \frac{(s+\eta)^2(nx+c)}{4s} \\ &\leq r\left(\frac{m}{K} + 1\right)x^2 - \left(mr - \eta - \frac{q^2}{4a} - \frac{(s+\eta)^2n}{4s}\right)x + \frac{(s+\eta)^2c}{4s} \\ &\leq r\left(\frac{m}{K} + 1\right)L^2 + \left(\eta + \frac{q^2}{4a} + \frac{(s+\eta)^2n}{4s}\right)L + \frac{(s+\eta)^2c}{4s}. \end{aligned}$$

Denotando N a la cota anteriormente encontrada en términos de los parámetros del sistema, se tiene que

$$\frac{dw}{dt} + \eta w \leq N.$$

Aplicando el Teorema de comparación para desigualdades diferenciales Birkhoff y Rota (1980), basado en el lema de Gronwall Perko (2001), se obtiene

$$w(t) \leq \frac{N}{\eta} + (w(0) - N)e^{-\eta t},$$

lo cual implica que $0 < \limsup_{t \rightarrow \infty} w(t) \leq \frac{N}{\eta}$.

Esto completa la prueba.

Nota 1 Se dice que un sistema dinámico es disipativo, si todas las trayectorias positivas pertenecen a un conjunto acotado. Esta condición implica que existen soluciones para todo tiempo positivo. El último resultado asegura esta propiedad para el sistema estudiado.

Definición 1 Se dice que un sistema es permanente, si existen constantes positivas k_1, k_2 y K_1, K_2 tal que toda solución

del sistema con alguna condición inicial $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}_+^2$ satisfaga

$$k_1 \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} x(t, x_0, y_0) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} x(t, x_0, y_0) \leq K_1$$

$$k_2 \leq \liminf_{t \rightarrow \infty} y(t, x_0, y_0) \leq \limsup_{t \rightarrow \infty} y(t, x_0, y_0) \leq K_2$$

Nota 2 Para una población afectada por un efecto Allee fuerte ($m > 0$), si no hay depredadores, existen condiciones iniciales para las cuales la población de presas tiende a cero a medida que transcurre el tiempo. Luego, en este caso no podría existir permanencia.

Considerando la observación anterior, en el siguiente resultado se considera el caso especial de efecto Allee débil, esto es, cuando $m = 0$.

Lema 3 Permanencia de soluciones

El sistema (1) con la condición inicial $(x_0, y_0) \in \Omega$ es permanente, si y solo si, $r > \frac{(q+aK_2)K_2}{K_1}$ y $m = 0$.

Demostración: a partir de la demostración del lema anterior, se tiene que $\limsup_{t \rightarrow \infty} x(t) \leq \max\{x_0, K\} = L \equiv K_1$. Ahora, de la segunda ecuación del sistema (1) se tiene

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &\leq s \left(1 - \frac{y}{nL+c}\right) y \\ &\leq \frac{sy}{nL+c} ((nL+c) - y) \end{aligned}$$

así $\limsup_{t \rightarrow \infty} y(t) \leq \max\{y_0, nL+c\} \equiv K_2$.

Ahora bien, de la primera ecuación en (1), considerando $m = 0$ se tiene

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \left(r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - (q+ay)y\right) x \\ &= \left(r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{(q+ay)y}{x}\right) x^2 \\ &\geq r \left(1 - \frac{(q+aK_2)K_2}{rK_1} - \frac{x}{K}\right) x^2 \end{aligned}$$

La condición $P = 1 - \frac{(q+aK_2)K_2}{rK_1} > 0$ implica que $r > \frac{(q+aK_2)K_2}{K_1}$ y así, se puede concluir

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x(t) \geq \min\{x_0, PK\} \equiv k_1.$$

Finalmente, de la segunda ecuación de (1)

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= s \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right) y \\ &\geq s \left(1 - \frac{y}{c}\right) y \\ &\geq \frac{s}{c} (c-y)y \end{aligned}$$

donde $c > 0$ se tiene que $\liminf_{t \rightarrow \infty} y(t) \geq \min\{y_0, c\} \equiv k_2$. Así, el sistema (1) con efecto Allee débil $m = 0$ y condiciones iniciales $(x_0, y_0) \in \Omega$ es permanente, si y solo si, $r > \frac{(q+aK_2)K_2}{K_1}$ como se deseaba demostrar.

Nota 3 El resultado anterior implica que en el caso de efecto Allee débil especial en las presas, la tasa intrínseca de crecimiento de la especie debe ser lo suficientemente grande para asegurar la permanencia del sistema.

RESULTADOS PRINCIPALES

Para simplificar los cálculos realizaremos un cambio de variables y un reescalamiento del tiempo González-Olivares et al. (2011, 2019); González-Olivares y Rojas-Palma (2020), descrito a continuación:

Lema 4 Sistema topológicamente equivalente

El sistema (1) es topológicamente equivalente al sistema del tipo Kolmogrov Freedman (1980); Goh (1980) siguiente

$$Y_v(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = \begin{pmatrix} (1-u)(u-M) \\ -Q(1+Av)v \end{pmatrix} u(u+C) \\ \frac{dv}{d\tau} = S(u+C-v)v \end{cases} \quad (2)$$

donde $v = (Q, A, S, C, M) \in \mathbb{R}_+^3 \times]-1, 1[$, con $C = \frac{c}{nK}$,

$$M = \frac{m}{K}, Q = \frac{qn}{r}, A = \frac{anK}{q} \text{ y } S = \frac{s}{rK}.$$

Demostración: sean $x = Ku$ e $y = nKv$.

$$U_v(u, v) : \begin{cases} K \frac{du}{dt} = \begin{pmatrix} r(1-u)(Ku-m) \\ -(q+nKv)nKv \end{pmatrix} Ku \\ nK \frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{nKv}{nKu+c}\right) nKv, \end{cases}$$

Factorizando y simplificando se tiene

$$U_v(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{dt} = rK \begin{pmatrix} (1-u)\left(u - \frac{m}{K}\right) \\ -\left(1 + \frac{anK}{q}v\right) \frac{qn}{r}v \end{pmatrix} u \\ \frac{dv}{dt} = s \left(1 - \frac{v}{u + \frac{c}{nK}}\right) v, \end{cases}$$

Efectuando el cambio de escala del tiempo dado por

$$\tau = \frac{rK}{u + \frac{c}{nK}} t, \quad \frac{du}{dt} = \frac{du}{d\tau} \frac{d\tau}{dt},$$

Se obtiene finalmente,

$$V_v(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = \begin{pmatrix} (1-u)\left(u - \frac{m}{K}\right) \\ -\left(1 + \frac{anK}{q}v\right) \frac{qn}{r}v \end{pmatrix} \left(u + \frac{c}{nK}\right) u \\ \frac{dv}{d\tau} = \frac{s}{rK} \left(u + \frac{c}{nK} - v\right) v, \end{cases}$$

Definiendo $M = \frac{m}{K}$, $S = \frac{s}{rK}$, $C = \frac{c}{nK}$, $A = \frac{anK}{q}$ y $Q = \frac{qn}{r}$, se obtiene el sistema (2).

Claramente, el sistema (2) o el campo vectorial $Y_v(u, v)$ está definido en

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

Nota 4 Se ha construido un difeomorfismo $\varphi : \tilde{\Omega} \times \mathbb{R} \rightarrow \Omega \times \mathbb{R}$, tal que

$$\varphi(u, v, \tau) = \left(Ku, nKv, \frac{u + \frac{c}{nK}}{rK} \tau\right) = (x, y, t).$$

El determinante de la matriz Jacobiana de la función φ es

$$D\varphi(u, v, \tau) = \begin{pmatrix} K & 0 & 0 \\ 0 & nK & 0 \\ \frac{1}{rK} & 0 & \frac{u + \frac{c}{nK}}{rK} \end{pmatrix}$$

y $\det D\varphi(u, v, \tau) = \frac{nK}{r} \left(u + \frac{c}{nK}\right) > 0$,

entonces, el difeomorfismo preserva la orientación del tiempo.

Los puntos de equilibrio del sistema (2) o singularidades del campo vectorial $Y_v(u, v)$ son $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, C)$, $(M, 0)$, si $M > 0$, y aquellos que están en la intersección de las isoclinas

$$v = u + C \text{ y } (1-u)(u-M) - Q(1+Av)v = 0.$$

Esto implica que la abscisa de los puntos de equilibrio positivos satisface la ecuación polinomial

$$P(u) = (AQ + 1)u^2 - a_1u + a_0 = 0. \quad (3)$$

con

$$a_1 = M + 1 - Q(2AC + 1), \text{ y}$$

$$a_0 = (M + CQ)(AC + 1).$$

De acuerdo con la Regla de cambio de signos de Descartes, el polinomio $P(u)$ tiene dos, una o ninguna raíz positiva real, dependiendo del signo de M y del parámetro C .

Sea

$$\Delta = (a_1)^2 - 4(AQ + 1)(a_0) = M^2 - 2b_1M + b_2$$

con

$$b_1 = Q + 2AQ + 2ACQ + 1, \text{ y}$$

$$b_2 = (Q - 1)^2 - 4CQ(A + AC + 1)$$

1) Suponiendo $a_1 > 0$, y $M > 0$, entonces, el polinomio $P(u)$ puede tener

1.1) dos raíces positivas reales, si y solo si, $\Delta > 0$, las cuales son dadas por:

$$u_1 = \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 - \sqrt{\Delta}) \text{ y } u_2 = \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 + \sqrt{\Delta}),$$

con $0 < u_1 < u_2 < 1$.

1.2) Una raíz positiva real, si y solo si, $\Delta = 0$, la cual es

$$u^* = \frac{1}{2(AQ+1)}a_1,$$

1.3) Ninguna raíz positiva real, si y solo si, $\Delta < 0$.

2) Suponiendo $a_1 = 0$, entonces, para la ecuación (3) se tiene que

2.1) Si $M < 0$, hay dos raíces reales positivas, si y solo si, $a_0 < 0$.

2.2) Si $M \geq 0$, no hay raíces reales positivas, pues, $a_0 > 0$.

3) Suponiendo $a_1 < 0$, entonces, la ecuación (3)

3.1) tiene una raíz real positiva, si y solo si, $M < 0$, la cual es dada por $u_2 = \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 + \sqrt{\Delta})$.

3.2) no tiene raíces reales positivas, si y solo si, $M \geq 0$.

Entonces, surgen varios casos para ser estudiados.

Para estudiar la estabilidad local de los puntos de equilibrio hiperbólicos se requiere la matriz Jacobiana, la cual es:

$$DY_v(u, v) = \begin{pmatrix} DY_v(u, v)_{11} & -Qu(2Av + 1)(C + u) \\ S_v & S(C + u - 2v) \end{pmatrix},$$

donde,

$$DY_v(u, v)_{11} = Gu + G(u + C) + u(u + C)(M - 2u + 1).$$

con

$$G = ((1 - u)(u - M) - Q(1 + Av)v)$$

Lema 5 *Naturaleza de los puntos de equilibrio sobre los ejes*

1. El punto $(0, 0)$ es,

1.1) un repulsor hiperbólico, si y solo si, $M > 0$,

1.2) una silla hiperbólica, si y solo si, $M < 0$,

1.3) un silla-nodo no-hiperbólico, si y solo si, $M = 0$.

2. El punto $(1, 0)$ es una silla hiperbólica.

3. El punto $(0, C)$ es un atractor hiperbólico.

4. El punto $(M, 0)$ es un

4.1) repulsor hiperbólico, si y solo si, $M > 0$.

4.2) punto silla-nodo no-hiperbólico, si y solo si, $M = 0$.

Demostración: es inmediata evaluando la matriz jacobiana

1. Como

$$DY_v(0, 0) = \begin{pmatrix} MC & 0 \\ 0 & SC \end{pmatrix},$$

con $\det DY_v(0, 0) = MSC^2$ y $\text{tr} DY_v(0, 0) = (M + S)C$.

1.1) Si $M > 0$, $\det DY_v(0, 0) > 0$ y $\text{tr} DY_v(0, 0) > 0$.

Según el teorema de la traza y del determinante, el equilibrio $(0, 0)$ es un repulsor hiperbólico.

1.2) Si $M < 0$, $\det DY_v(0, 0) < 0$ y el punto $(0, 0)$ es un punto silla hiperbólico.

1.3) Si $M = 0$, $\det DY_v(0, 0) = 0$ y el punto $(0, 0)$ es un punto silla-nodo no-hiperbólico.

2. Dado que

$$DY_v(1, 0) = \begin{pmatrix} -(1 - M)(1 + C) & -Q(1 + C) \\ 0 & S(1 + C) \end{pmatrix}.$$

Como

$$\det DY_v(1, 0) = -(1 - M)(1 + C)^2 < 0,$$

el equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla hiperbólica.

3. Como

$$DY_v(0, C) = \begin{pmatrix} -M - Q(1 + AC)C & 0 \\ SC & -SC \end{pmatrix},$$

con

$$\det DY_v(0, C) = (M + Q(1 + AC)C)SC > 0 \text{ y}$$

$$\text{tr} DY_v(0, C) = -(M + Q(1 + AC) + S)C < 0.$$

De acuerdo con el teorema de la traza y del determinante, el equilibrio $(0, C)$ es un atractor hiperbólico.

4. Debido a que

$$DY_v(M, 0) = \begin{pmatrix} M(1 - M)(C + M) & -QM(C + M) \\ 0 & S(C + M) \end{pmatrix}$$

con $\det DY_v(M, 0) = SM(1 - M)(C + M)^2$.

4.1) Si $M > 0$, $\det DY_v(M, 0) > 0$ y

$$\text{tr} DY_v(M, 0) = M(1 - M)(C + M) + S(C + M) > 0.$$

Considerando el teorema de la traza y del determinante, el equilibrio $(M, 0)$ es repulsor.

4.2) Si $M = 0$, $\det DY_v(0, 0) = 0$ y $\text{tr} DY_v(0, 0) = SC > 0$, siendo el colapso entre un punto silla y un punto repulsor.

En lo que sigue, consideramos $M > 0$, es decir, se asume en el modelo que la población de presas es afectada por un efecto Allee fuerte González-Olivares et al. (2011); González-Olivares y Rojas-Palma (2020); Liermann y Hilborn (2001); Stephens y Sutherland (1999), y que los depredadores son generalistas. Los casos en que $M = 0$ y $M < 0$, serán analizados en un trabajo futuro.

Naturaleza de los puntos de equilibrio positivos

Suponiendo $a_1 > 0$, y $M > 0$, entonces, la ecuación (3) puede tener

1) dos raíces reales positivas, si y solo si, $\Delta > 0$, dadas por

$$u_1 = \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 - \sqrt{\Delta}) \text{ y } u_2 = \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 + \sqrt{\Delta}),$$

con $0 < M < u_1 < u_2 < 1$.

2) una raíz real positiva, si y solo si, $\Delta = 0$. Esta es

$$u^* = \frac{1}{2(AQ+1)}a_1, \text{ con } 0 < M < u^* < 1$$

Entonces, se tiene que: $v_1 = u_1 + C$ and $v_2 = u_2 + C$.

Sea

$$T = 2(AQ + 1)u + (Q - M + 2ACQ - 1)$$

$$= 2(AQ + 1)u - a_1.$$

Luego,

$$\det DY_v(u, u + C) = Su(C + u)^2 T,$$

cuyo signo depende del factor T

A su vez la traza es

$$\text{tr} DY_v(u, u + C) = (u(M - 2u + 1) - S)(u + C).$$

Teorema 1 *El equilibrio $(u_1, u_1 + C)$ es un punto silla hiperbólica.*

Demostración: reemplazando u_1 en el factor T se obtiene

$$T = 2(AQ + 1) \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 - \sqrt{\Delta}) - a_1 = -\sqrt{\Delta}$$

Por lo tanto,

$$\det DY_v(u_1, u_1 + C) = Su_1(C + u_1)^2(-\sqrt{\Delta}) < 0.$$

De acuerdo con el teorema de la traza y del determinante, el equilibrio $(u_1, u_1 + C)$ es un punto silla hiperbólica.

Nota 5 Antes de determinar la naturaleza del punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$, debemos mostrar algunas propiedades del sistema, relacionadas con las variedades estable e inestable del equilibrio $(u_1, u_1 + C)$.

Denotamos por $\bar{\Sigma} = W_+^s(u_1, u_1 + C)$ la variedad estable superior y $W_+^u(u_1, u_1 + C)$ la variedad inestable derecha del punto $(u_1, u_1 + C)$, respectivamente y sea $W_+^u(1, 0)$ la variedad inestable superior del punto silla $(1, 0)$.

Teorema 2 Existe una curva homoclínica *Chicone (2006); Perko (2001)* determinada por las curvas $\bar{\Sigma} = W_+^s(u_1, u_1 + C)$ y $W_+^u(u_1, u_1 + C)$, esto es, existe un subconjunto de valores de parámetros para el cual las dos variedades coinciden.

Demostración: usaremos el teorema de existencia y unicidad de las soluciones y la geometría de las variedades estable e inestable del punto silla $(u_1, u_1 + C)$.

Sea u^* un valor fijo tal que $u_1 < u^* < 1$. Sean (u^*, v^s) un punto de la variedad estable superior $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ y (u^*, v^u) un punto de la variedad inestable derecha $W_+^u(u_1, u_1 + C)$. Luego, se cumple que $0 < v^u < v^s$, o bien, $0 < v^s < v^u$.

La variedad inestable derecha $W_+^u(u_1, u_1 + C)$ del punto silla $(u_1, u_1 + C)$ no puede cruzar la recta hacia la derecha de la recta $u = 1$, que es la frontera de la región de invarianza $\bar{\Gamma} = \{(u, v) \in \bar{\Omega} : 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\}$. Entonces, esta trayectoria deben cambiar su dirección y retornar hacia la izquierda.

A su vez, el α -límite de la variedad estable superior $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ puede ser:

- el punto $(\infty, 0)$ del campo vectorial compacto del sistema,
- el punto $(u_2, u_2 + C)$, cuando este es repulsor, o
- un ciclo límite inestable rodeando al punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$ cuando este es atractor.

Luego, existen condiciones en el espacio de parámetros para los cuales

$$W_+^s(u_1, u_1 + C) \cap W_+^u(u_1, u_1 + C) \neq \emptyset.$$

Entonces, existe una curva homoclínica, creada por la variedad estable superior y la variedad inestable derecha del punto silla $(u_1, u_1 + C)$ y rodeando al punto $(u_2, u_2 + C)$.

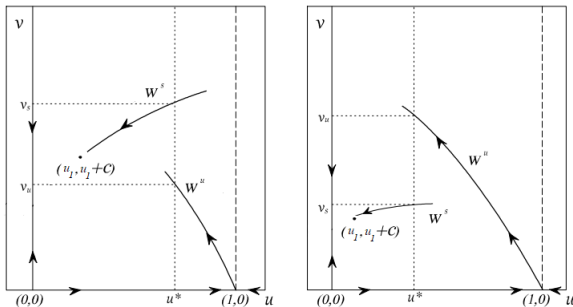


Figura 1: Posición relativa de la variedad estable superior $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ y la variedad inestable superior $W_+^u(1, 0)$ para diferentes condiciones paramétricas.

Teorema 3 Existen condiciones en el espacio de parámetros para las cuales se genera una curva heteroclínica *Chicone (2006); Perko (2001)* y determinada por la variedad estable superior $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ y la variedad inestable superior $W_+^u(1, 0)$.

Demostración: sean $(u^{**}, v^s) \in W_+^s(u_1, u_1 + C)$ y $(u^{**}, v^u) \in W_+^u(1, 0)$, con $M < u_1 < u^{**} < 1$. Luego, $0 < v^u < v^s$, o bien, $0 < v^s < v^u$.

- Supongamos, $0 < v^s < v^u$, entonces el ω -límite de $W_+^u(1, 0)$ debe ser el nodo atractor $(0, C)$.
- Supongamos, $0 < v^u < v^s$, entonces el ω -límite de $W_+^u(1, 0)$ puede ser
 - el punto $(u_2, u_2 + C)$, cuando este es un nodo o foco atractor, o
 - un ciclo límite atractor rodeando al punto $(u_2, u_2 + C)$, o
 - el punto $(u_1, u_1 + C)$, originando una curva heteroclínica γ .

Se tiene que $W_+^s(u_1, u_1 + C) \cap W_+^u(1, 0) \neq \emptyset$.

La naturaleza del punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$ depende de las posiciones relativas de la variedad estable superior $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ y la variedad inestable superior $W_+^u(1, 0)$ del punto silla $(1, 0)$.

Teorema 4 Sean $(u^{**}, v^s) \in W_+^s(u_1, u_1 + C)$ y $(u^{**}, v^u) \in W_+^u(1, 0)$, con $M < u_1 < u^{**} < 1$.

1. Supongamos que $v^s > v^u$. El punto $(u_2, u_2 + C)$ es

- un atractor, si y solo si, $S > u_2(M - 2u_2 + 1)$,
- un repulsor, si y solo si, $S < u_2(M - 2u_2 + 1)$,
- un foco débil, si y solo si, $S = u_2(M - 2u_2 + 1)$.

2. Supongamos que $v^s < v^u$, entonces el punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$ es

- un atractor rodeado por un ciclo límite inestable.
- un nodo o foco repulsor hiperbólico y las trayectorias del sistema (2) tienen al punto $(0, C)$ como su ω -límite, el cual es un equilibrio casi globalmente estable *Monzón (2005); Rantzer (2001)*.

Demostración: 1. Supongamos $v^s > v^u$. Entonces, $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ está por arriba de $W_+^u(1, 0)$.

Claramente, el factor T evaluado para u_2 es

$$T = 2(AQ + 1) \frac{1}{2(AQ + 1)} (a_1 + \sqrt{\Delta}) - a_1 = \sqrt{\Delta} > 0.$$

Entonces, su naturaleza depende del signo de T . Se tiene: $\text{tr}DY_v(u_2, u_2 + C) = (u_2(M - 2u_2 + 1) - S)(u_2 + C)$, cuyo signo depende del factor:

$$T_1 = u_2(M - 2u_2 + 1) - S.$$

La tesis se cumple, según el signo de T_1 .

2. Supongamos $v^s < v^u$. Entonces, $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ está por debajo de $W_+^u(1, 0)$.

2.1 Si $T_1 < 0$, entonces, el punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$ es atractor hiperbólico (foco o nodo).

Entonces, el ω -límite de $W_+^u(u_1, u_1 + C)$ es

2.1.1) el punto $(u_2, u_2 + C)$, o bien

2.1.2) un ciclo límite atractor, rodeando a un ciclo límite inestable y al punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$.

2.2 Si $T_1 > 0$, entonces, el punto $(u_2, u_2 + C)$ es repulsor (foco o nodo). Entonces, las soluciones con α -límite en las vecindades del punto $(u_2, u_2 + C)$ tienen como ω -límite:

- 2.2.1) un ciclo límite atractor (o estable), cuando $(u_2, u_2 + C)$ es foco, o bien,
- 2.2.2) el punto $(0, C)$, cuando $(u_2, u_2 + C)$ es nodo.

Nota 6 Cuando el punto de equilibrio es un repulsor, se puede generar un ciclo límite estable mediante la bifurcación de Hopf. Ese ciclo límite puede romperse (bifurcación heteroclínica Gaiko (2003)) y las soluciones tenderán a lo largo del tiempo al punto atractor $(0, C)$. Más detalles de esta situación se verán a continuación.

Corolario 1 Existe una bifurcación de Hopf Chicone (2006); Perko (2001) en el punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$ para el valor de la bifurcación $S = u_2(M - 2u_2 + 1)$.

Demostración: la demostración sigue de la primera parte del teorema descrito anteriormente, cuando

$\det DY_v(u_2, u_2 + C) > 0$ y $\text{tr} DY_v(u_2, u_2 + C)$ cambia de signo.

Además, la condición de transversalidad Chicone (2006); Perko (2001) se verifica ya que

$$\frac{\partial}{\partial S} (\text{tr} DY_v(u_2, u_2 + C)) = -(u_2 + C) < 0.$$

Teorema 5 Bifurcación de Bogdanov-Takens Chicone (2006); Perko (2001)

El punto $(u^*, u^* + C)$ es

- 1. silla-nodo repulsor, si y solo si,

$$\frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \left(M - 2 \left(\frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \right) + 1 \right) > S,$$

- 2. silla-nodo atractor, si y solo si,

$$\frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \left(M - 2 \left(\frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \right) + 1 \right) < S,$$

- 3. punto cúspide, si y solo si,

$$\frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \left(M - 2 \left(\frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \right) + 1 \right) = S.$$

Demostración: cuando $\det DY_v(u^*, u^* + C) = 0$, es claro que los puntos $(u_1, u_1 + C)$ y $(u_2, u_2 + C)$ coinciden.

La tesis se cumple, según sea el signo de

$$T_1 = \frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \left(M - 2 \left(\frac{1}{2(AQ+1)} a_1 \right) + 1 \right) - S.$$

Nota 7 Para que exista una bifurcación de Bogdanov-Takens, la condición que debe cumplirse que es que el determinante de la matriz jacobiana evaluada en el equilibrio correspondiente se anule, lo que implica que uno de los valores propios se anula y el otro corresponde al valor de la traza de la matriz jacobiana evaluada en el equilibrio. Ahora bien, cuando se anula la traza, el punto de equilibrio pasa a ser un punto cúspide y se tiene la bifurcación, como menciona el enunciado. En nuestro trabajo, el término T_1 corresponde a un factor de la traza que determina su signo.

SIMULACIONES NUMÉRICAS

A continuación se presentan simulaciones numéricas con la finalidad de ilustrar algunos resultados técnicos obtenidos en el análisis previo para el sistema (2).

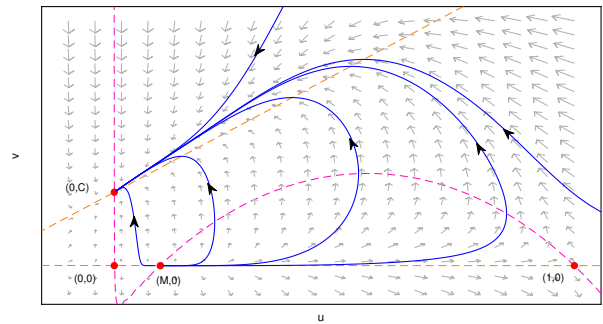


Figura 2: No hay existencia de puntos de equilibrio positivo. Para $A = 0,2, C = 0,3, S = 1, Q = 0,5, M = 0,1$, el punto de equilibrio $(0, C)$ es un atractor global asintóticamente estable

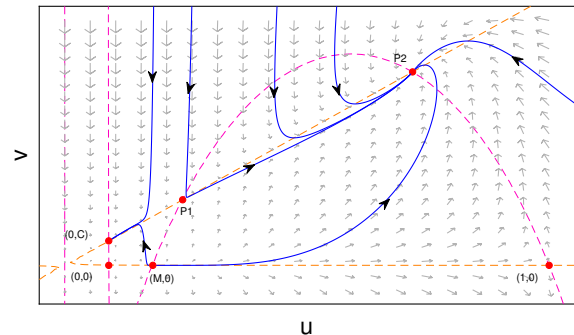


Figura 3: Existencia de dos puntos de equilibrio positivos. Para $A = 0,5, C = 0,1, S = 1, Q = 0,5, M = 0,1$, $P1 = (u_1, u_1 + C)$ es un punto silla y $P2 = (u_2, u_2 + C)$ es un foco estable. El punto $(0, C)$ es atractor local no hiperbólico.

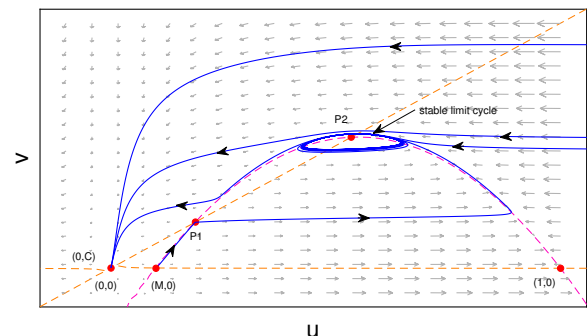


Figura 4: Existencia de dos puntos de equilibrio positivos. Para $A = 0,0015, C = 0,001, S = 0,015, Q = 0,3775, M = 0,1$, el punto $P2 = (u_2, u_2 + C)$ es inestable rodeado de un ciclo límite estable. El punto de equilibrio $(0, C)$ es un atractor local.

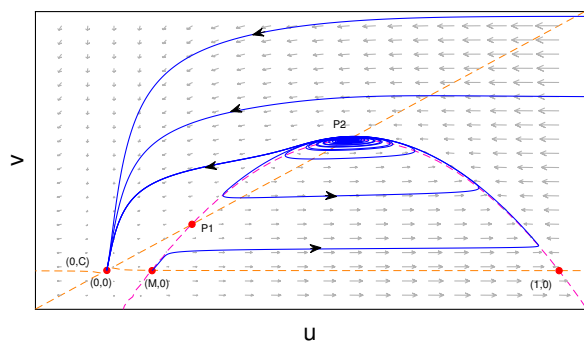


Figura 5: Existencia de dos puntos de equilibrios positivos. Para $A = 0,0015, C = 0,001, S = 0,015, Q = 0,3785, M = 0,1$, $P1 = (u_1, u_1 + C)$ es un punto silla y $P2 = (u_2, u_2 + C)$ es un foco repulsor. El punto $(0, C)$ es atractor casi global Monzón (2005).

CONCLUSIONES

En este trabajo, hemos estudiado una modificación del modelo de Leslie-Gower Leslie (1948); Leslie y Gower (1960), considerando la colaboración entre los depredadores, ampliando los resultados obtenidos en un artículo anterior Ye y Wu (2020).

Hemos verificado que el sistema de ecuaciones diferenciales no lineales (1) tiene una dinámica más variada que la del modelo Leslie-Gower original Kot (2003), y también es lo suficientemente diferente al sistema que considera competencia (o interferencia) entre individuos de la población de depredadores González-Olivares y Rojas-Palma (2020).

Después de nuestro análisis, se pueden resaltar los siguientes aspectos del sistema:

1. Existe un punto de equilibrio sobre el eje vertical que es un atractor, para toda condición de parámetros, pero también puede existir un punto de equilibrio positivo localmente estable

Este resultado 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 González-Olivares y Rojas-Palma (2021).

2. Existe un subconjunto de valores de parámetros para los cuales la línea recta $v = 1 - u$ determina una región triangular invariante con los ejes de coordenadas. En esta subregión aplica el Teorema de Poincaré-Bendixson Chicone (2006); Perko (2001). Teorema de Poincaré-Bendixson La cooperación en la caza por parte de los depredadores puede tener efectos no solo positivos, sino también negativos para ellos Hilker et al. (2017); Teixeira Alves y Hilker (2017). Si la colaboración es demasiado intensa, implica que la densidad de equilibrio de depredadores disminuye con un mayor aumento de la tasa de cooperación Jang et al. (2018); Ye y Wu (2020).

Se ha mostrado que demasiada cooperación (cuando $a \rightarrow \infty$) puede ser contraproducente para los depredadores, ya que pueden sobreexplotar a sus presas y esta tiende a la extinción, porque el punto $(0, C)$ es atractor para toda condición de parámetros.

Consideramos que las oscilaciones de las poblaciones descritas por el ciclo límite obtenido para cierto subconjunto de parámetros, pueden ser inducidas únicamente por la alimentación alternativa, y debido a la cooperación. El modelo estudiado, está basado en la respuesta funcional lineal, la cual no

produce oscilaciones si no se considera la cooperación para la caza González-Olivares y Rojas-Palma (2021).

La facilidad para conseguir alimento puede ayudar en la supervivencia de la población de los depredadores. Los depredadores se extinguirían más fácilmente sin cooperación en la caza entre los depredadores, pues en el modelo de Leslie-Gower es posible que el punto $(K, 0)$ sea un atractor para ciertas condiciones de parámetros. Mientras que en el modelo que se ha estudiado $(K, 0)$ es un punto silla y por eso no es posible la extinción de los depredadores.

BIBLIOGRAFÍA

- [1] Antonelli, P. y Kazarinoff, N. (1990). "Modelling density-dependent aggregation and reproduction in certain terrestrial and marine ecosystems". *Ecological Modelling*, 41:219–227.
- [2] Antonelli, P. y Lin, X. (1990). "Bifurcation analysis on a coral-starfish model". *Mathematical and Computer Modelling*, 13:35–44.
- [3] Antonelli P., L. y Kazarinoff, N. (1984). "Starfish predation of a growing coral reef community". *Journal of Theoretical Biology*, 107:667–684.
- [4] Bazykin, A. (1998). *Nonlinear dynamics of interacting populations*. World Scientific.
- [5] Berec, L., Angulo, E., y Courchamp, F. (2007). "Multiple allee effects and population management". *Trends in Ecology and Evolution*, 22:185–191.
- [6] Birkhoff, G. y Rota, G. S. (1980). *Ordinary Differential Equations*. John Wiley and sons, 4th ed.
- [7] Boukal, D. y Berec, L. (2002a). "How predator functional responses and allee effects in prey affect the paradox of enrichment and population collapses". *Journal of Theoretical Biology*, 218:375–394.
- [8] Boukal, D. y Berec, L. (2002b). "Single-species models and the allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters". *Journal of Theoretical Biology*, 218:375–394.
- [9] Boukal, D. y Berec, L. (2009). "Modelling mate-finding allee effects and populations dynamics, with applications in pest control". *Population Ecology*, 51:445–458.
- [10] Chicone, C. (2006). *Ordinary differential equations with applications*. Texts in Applied Mathematics, Springer, 2nd ed.
- [11] Courchamp, F., Berec, L., y Gascoigne, J. (2007). *Allee effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press.
- [12] Courchamp, F., Clutton-Brock, T., y Grenfell, B. (1999). "Inverse dependence and the allee effect". *Trends in Ecology and Evolution*, 14:405–410.
- [13] Dennis, B. (1989). "Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction". *Natural Resource Modeling*, 3:481–538.
- [14] Francomano, E., F.M., H., Paliaga, M., y Venturino, E. (2018). "Separatrix reconstruction to identify tipping points in an eco-epidemiological model". *Applied Mathematics and Computation*, 31(8):80–91.
- [15] Freedman, H. I. (1980). *Deterministic Mathematical Model in Population Ecology*. Marcel Dekker.
- [16] Gaiko, V. (2003). *Global Bifurcation Theory and Hilbert's Sixteenth Problem*. Springer, Boston, MA.
- [17] Goh, B.-S. (1980). *Management and Analysis of Biological Populations*. Elsevier Scientific Publishing Company.
- [18] González-Olivares, E., González-Yañez, B., Becerra-Klix, R., y Ramos-Jiliberto, R. (2017). "Multiple stable states in a model based on predator-induced defenses". *Ecological Complexity*, 32:111–120.
- [19] González-Olivares, E., González-Yañez, B., Mena-Lorca, J., y Ramos-Jiliberto, R. (2007). "Modelling the allee effect: Are the different mathematical forms proposed equivalents?" International Symposium on Mathematical and Computational Biology BIOMAT 2006, E-papers Serviços Editoriais Ltda., pp. 53–71.
- [20] González-Olivares, E., Mena-Lorca, J., Rojas-Palma, A., y Flores, J. D. (2011). "Dynamical complexities in the leslie-gower predator-prey model as consequences of the allee effect on prey". *Applied Mathematical Modelling*, 35:366–381.
- [21] González-Olivares, E. y Rojas-Palma, A. (2020). "Influencia del efecto allee fuerte en las presas y de la competición entre los depredadores en modelos de depredación del tipo leslie-gower". *Selecciones Mate-*

máticas, 7(2):302–313.

- [22] González-Olivares, E. y Rojas-Palma, A. (2021). “Un modelo de depredación del tipo leslie-gower modificado considerando colaboración entre depredadores”. *Selecciones Matemáticas (sometida)*.
- [23] González-Olivares, E., Valenzuela-Figueroa, S., y Rojas-Palma, A. (2019). “A simple gause type predator-prey model considering social predation”. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 42:5668–5686.
- [24] Hilker, F. M., Paliaga, M., y Venturino, E. (2017). “Diseased social predators”. *Bulletin of Mathematical Biology*, 79:2175–2196.
- [25] Jang, S. R.-J., Zhang, W., y Larriva, V. (2018). “Cooperative hunting in a predator-prey system with allee effects in the prey”. *Natural Resource Modelling*, 31:1–20.
- [26] Kot, M. (2003). *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press.
- [27] Leslie, P. H. (1948). “Some further notes on the use of matrices in population mathematics”. *Biometrika*, 35:213–245.
- [28] Leslie, P. H. y Gower, J. C. (1960). “The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species”. *Biometrika*, 47:219–234.
- [29] Liermann, M. y Hilborn, R. (2001). “Depensation: evidence, models and implications”. *Fish and Fisheries*, 2:33–58.
- [30] MacNulty, D. R., Tallian, A., Stahler, D. R., y Smith, D. W. (2014). “Influence of group size on the success of wolves hunting bison”. *Plos One*, 9(11):1–8.
- [31] Maynard Smith, J. (1974). *Models in Ecology*. University Press.
- [32] Monzón, P. (2005). “Almost global attraction in planar systems, system and control”. *Letter*, 54:753–758.
- [33] Perko, L. (2001). *Differential equations and dynamical systems*. Springer, 3rd ed.
- [34] Rantzer, A. (2001). “A dual to lyapunov’s stability theorem”. *System and Control Letter*, 42:161–168.
- [35] Stephens, P. A. y Sutherland, W. J. (1999). “Consequences of the allee effect for behaviour, ecology and conservation”. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:401–405.
- [36] Stephens, P. A., Sutherland, W. J., y Freckleton, R. P. (1999). “What is the allee effect?” *Oikos*, 87:185–190.
- [37] Teixeira Alves, M. y Hilker, F. M. (2017). “Hunting cooperation and allee effects in predators”. *Journal of Theoretical Biology*, 419:13–22.
- [38] Thieme, H. R. (2003). *Mathematics in Population Biology*. Theoretical and Computational Biology. Princeton Series.
- [39] Ye, P. y Wu, D. (2020). “Impacts of strong allee effect and hunting cooperation for a leslie-gower predator-prey system”. *Chinese Journal of Physics*, 68:49–64.