

Un modelo depredador-presa tipo Leslie-Gower con respuesta funcional sigmoidea

Eduardo González-Olivares, Paulo C. Tintinago-Ruiz y Alejandro Rojas-Palma

Para citar este artículo: Eduardo González-Olivares, Paulo C. Tintinago-Ruiz y Alejandro Rojas-Palma (2015) Un modelo depredador-presa tipo Leslie-Gower con respuesta funcional sigmoidea, International Journal of Computer Mathematics, 92:9, 1895-1909, DOI: [10.1080/00207160.2014.889818](https://doi.org/10.1080/00207160.2014.889818)

Para vincular a este artículo: <https://doi.org/10.1080/00207160.2014.889818>



Publicado en línea: 25 de abril de 2014.



Envíe su artículo a esta revista



Vistas del artículo: 230



Ver artículos relacionados



Ver datos de Crossmark



Artículos citados: 4 Ver artículos citados



Un modelo depredador-presa de tipo Leslie-Gower con sigmoide respuesta funcional

Eduardo González Olivares^{a*}, Paulo C. Tintinago-Ruiz^b y Alejandro Rojas Palma^a

^aGrupo de Ecología Matemática, Instituto de Matemáticas, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile; ^bMaestría en Biomatemáticas, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia

(Recibido el 14 de agosto de 2013; versión revisada recibida el 19 de noviembre de 2013; aceptada el 28 de enero de 2014)

En este trabajo se analiza un modelo depredador-presa en tiempo continuo de tipo Leslie-Gower considerando una respuesta funcional sigmoidea. Utilizando el paquete MatLab se muestran algunas simulaciones de la dinámica. Se establecen las condiciones para la existencia de puntos de equilibrio, su naturaleza y la existencia de al menos un ciclo límite en el plano de fases. Se prueba la existencia de una curva separatriz que divide el comportamiento de las trayectorias. Así, dos trayectorias cerradas pueden tener diferentes ω -límites siendo altamente sensible a las condiciones iniciales. Además, para un subconjunto de valores de parámetros, puede ser posible probar que el punto (0,0) puede ser globalmente asintóticamente estable. Por lo tanto, ambas poblaciones pueden extinguirse, pero las simulaciones muestran que esta situación es muy difícil. Según nuestro conocimiento, no existe ningún trabajo previo que analice el modelo presentado aquí. Una comparación del modelo aquí estudiado con el modelo de May–Holling–Tanner muestra una diferencia en la cantidad de ciclos límite.

Palabras clave: modelo depredador-presa; respuesta funcional; bifurcación; curva separatriz; órbita heteroclínica; estabilidad

Clasificaciones de materias de la AMS 2000: 92D25; 34C23; 58F14; 58F21

1. Introducción

Este trabajo trata sobre una clase de modelo depredador-presa en tiempo continuo, considerando dos aspectos importantes para describir la interacción:

- (1) La respuesta funcional o tasa de consumo de depredadores es de tipo Holling III, sigmoidea o en forma de S [18,25].
- (2) La función de crecimiento de los depredadores es de tipo logístico [18,26].

El segundo aspecto caracteriza los modelos depredador-presa de tipo Leslie [18] también conocido como modelo logístico depredador-presa [26] o modelo de Leslie-Gower [1,3,13]. En este tipo de modelo, la capacidad de carga ambiental convencional para los depredadores K_y es una función de la cantidad de presas disponibles [1,3,12,13].

Un caso particular es el modelo de Holling–Tanner (o May–Holling–Tanner) [2,23,26], en el que K_y También es proporcional a la abundancia de presas. *incógnita* $x(t)$, eso es, $K_y = K(x) = n$ *evoy* la respuesta funcional es hiperbólica [4,18] Surgió una comparación interesante entre ambos modelos, el May–Holling y el modelo aquí propuesto.

*Autor de correspondencia. Correo electrónico: ejgonzal@ucv.cl

Este tipo de modelos pueden dar lugar a anomalías en sus predicciones [26], porque predicen que incluso con una densidad de presas muy baja, cuando la tasa de consumo por parte de un depredador individual es esencialmente cero, la población de depredadores puede aumentar, no obstante, si la relación depredador-presa es muy pequeña [26]. Sin embargo, estos modelos se emplean recientemente en dinámica de poblaciones [26].

Además, otra descripción para K se puede dar en [3,16], obteniendo el llamado *modificado* Modelos Leslie-Gower.

Por otra parte, el problema de determinar las condiciones que garantizan la unicidad de un ciclo límite o la estabilidad global del equilibrio positivo único en sistemas depredador-presa ha sido ampliamente estudiado durante las últimas tres décadas [15], comenzando con el trabajo de Cheng [5] quien fue el primero en demostrar la unicidad de un ciclo límite para un modelo específico de depredador-presa con una respuesta funcional de Holling tipo II, utilizando la simetría de la isoclina de la presa.

Este problema está relacionado con el conocido problema número 16 de Hilbert para sistemas polinomiales [9], y es una pregunta que ha quedado sin respuesta para el modelo de depredación. Esta pregunta fue propuesta por el matemático David Hilbert en 1900 y se refiere a encontrar el número máximo de ciclos límite de un sistema de ecuaciones diferenciales polinómicas bidimensionales, en el que el grado de cada polinomio debe ser igual a m y n .

Sin embargo, no es una tarea fácil estudiar la cantidad de ciclos límite que se pueden generar a lo largo de la bifurcación de un foco central [9], existiendo diversas formas de establecer este número como el método del número de Lyapunov [6].

Este trabajo está organizado de la siguiente manera: en la siguiente subsección, se presenta la respuesta funcional sigmoidea. En la Sección 2, se presenta el modelo Leslie-Gower modificado; en la Sección 3, se muestran las principales propiedades del modelo; y en la última sección, hacemos una discusión de los resultados.

1.1 Respuesta funcional sigmoidea

La respuesta funcional del depredador o función de consumo se refiere al cambio en la densidad de presas atacadas por unidad de tiempo por depredador cuando la densidad de presas cambia [8,18].

En la mayoría de los modelos depredador-presa considerados en la literatura ecológica, se supone que la respuesta del depredador a la densidad de presas es cada vez más monótona; una suposición inherente que significa que cuanto más animales presa haya en el entorno, mejor le irá al depredador [22].

Consideraremos que la respuesta funcional del depredador se expresa mediante la función $h(x) = \frac{qx}{1+ax}$ como en [11,21]. Aquí, el parámetro a es una medida de brusquedad [10] 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 una mayor cantidad de presas para obtener $q/2$ (Figura 1).

Ecológicamente, una respuesta funcional sigmoidea explica el hecho de que en bajas densidades de población de presas el efecto de la depredación es bajo [17], pero si el tamaño de la población aumenta, la depredación es más intensiva [26]. Este fenómeno aparece en variadas interacciones del mundo real y en este caso se dice que el depredador es generalista, por lo cual, si el tamaño de la población de presas es bajo, busca otras alternativas alimentarias [26].

Una respuesta funcional de Holling tipo III se puede generar en la naturaleza, por ejemplo, mediante el cambio de presa por parte del depredador [24]. Sin embargo, es crucial evaluar la depredación en un entorno de campo para interpretar correctamente la importancia de un mecanismo de defensa [24], y también es posible pensar en describir el uso del refugio de presas para evitar la depredación [11]. Este fenómeno se puede observar en una serie de interacciones en el mundo real [19].

Muchos mamíferos marinos parecen ser depredadores generalistas, y la teoría predeciría que tienen una respuesta funcional de Holling tipo III que tiende a estabilizar las poblaciones de presas [26]. Estas predicciones fueron puestas a prueba en [19], donde se demuestra que la abundancia de focas en un río estaba directamente relacionada con la abundancia de salmón que regresaba. Los datos dietéticos respaldaron la respuesta funcional de tipo III de Holling a los cambios en la abundancia de salmónidos, lo que brinda apoyo empírico al uso

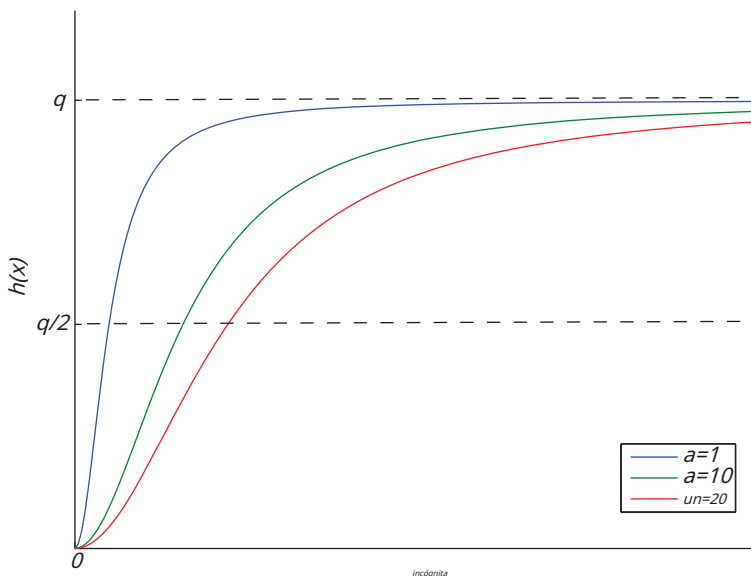


Figura 1. Gráfico de la respuesta funcional sigmoidea $h(x) = qx / (incógnita + az)$, para $q=1$ y diferentes valores de a . Cuando $a \rightarrow 0$, la curva es más abrupta.

de la respuesta de Holling tipo III en estudios de modelado, que históricamente se ha asociado con el cambio de depredadores [19].

El objetivo principal de este trabajo es describir el comportamiento mediante un diagrama de bifurcación [4], en función de los valores de los parámetros y clasificar las diferentes dinámicas resultantes. Además, los resultados obtenidos se compararán con los obtenidos en el análisis de modelos similares, como son el de May-Holling-Tanner [23] y los modelos Leslie-Gower, considerando el efecto Allee [13].

2. El modelo

El modelo depredador-presa se describe mediante el sistema de ecuaciones diferenciales bidimensionales autónomas del tipo Kolmogorov [8] dado por

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \left(1 - \frac{x}{K} - \frac{qxy}{incógnita + az} \right) \\ \frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{norte} \right) y, \end{cases} \quad (1)$$

dónde $x(t)$ y $y(t)$ denotan el tamaño de la población de presas y depredadores, respectivamente, de densidades como funciones del tiempo, y todos los parámetros son positivos; $micras = (a, a, s, K, norte, q) \in \mathbb{R}_6^+$, teniendo el siguientes significados biológicos:

- a representa la tasa de crecimiento intrínseca de la presa,
- K representa la capacidad de carga ambiental de la presa,
- q representa la tasa máxima de consumo per cápita de los depredadores (tasa de saciedad),
- a representa la cantidad de presas necesarias para lograr la mitad de q (es decir, es la mitad de la tasa de saturación), s representa la tasa de crecimiento intrínseca de los depredadores, y
- $norte$ Representa una medida de la calidad del alimento e indica cómo los depredadores convierten las presas comidas en nuevos nacimientos de depredadores.

Sistema (1) se define en el primer cuadrante excepto $incógnita=0$, es decir, el y -eje; entonces, el conjunto de definición es

$$= \left\{ \begin{array}{l} (incógnita, y) \in \mathbb{R}^2 \\ \frac{R_2}{incógnita} > 0, y \geq 0 \end{array} \right\}$$

Los puntos de equilibrio del sistema (1) o singularidades del campo vectorial $incógnita_{micras}$ son $(K, 0)$ y $(incógnita_{mi}, y_{mi})$, satisfaciendo las ecuaciones de las isoclinas

$$y = \text{nuevo } y = \frac{a}{qx} \left(1 - \frac{incógnita}{K} (incógnita + a_2) \right).$$

Observamos que

- (i) sistema (1) no está definido en el punto $(0, 0)$; sin embargo, este punto tiene una fuerte influencia en el comportamiento del sistema como se verá en este trabajo;
- (ii) el punto $(incógnita_{mi}, y_{mi})$ puede estar en el interior del primer cuadrante, si y sólo si, $incógnita_{mi} < ay$ es un punto de equilibrio positivo;
- (iii) el punto $(incógnita_{mi}, y_{mi})$ puede estar en el cuarto cuadrante, si y sólo si, $incógnita_{mi} > y_0$; entonces el único equilibrio es el punto $(K, 0)$.

Para realizar una descripción adecuada del comportamiento del sistema (1) y para simplificar el cálculo, seguimos la metodología utilizada en [11–13,21,23], realizando un cambio en las variables y en el reescalamiento temporal dado en la siguiente proposición.

Proposición 2.1 Sistema (1) es topológicamente equivalente a

$$Y_{\eta}: \begin{cases} \frac{dt_u}{d\tau} = (1 - tu)(tu_2 + A_2) - Quv)u_2, \\ \frac{den}{d\tau} = B(u - v)(tu_2 + A_2)v, \end{cases} \quad (2)$$

donde $\eta = (A; Q; B) \in]0, 1[\times \mathbb{R}_2 +$ con $ua_2 = a_2/K_2$, $Q = \text{Pregunta } n/r$, $B = \text{señor}$.

Prueba Dejar $incógnita = Kuy = nKv$ Sustitución en el campo vectorial $incógnita_{micras}$, tenemos

$$t_{micras}: \begin{cases} K \frac{dt_u}{da} = \begin{pmatrix} (es \ decir \ 1 - tu) - \frac{qKunkv}{(y_0)_2 + a_2} \end{pmatrix} Ku, \\ No \ soy \ \frac{den}{da} = s \begin{pmatrix} 1 - \frac{nKv}{nKu} \end{pmatrix} nKv. \end{cases}$$

Simplificando y factorizando obtenemos

$$t_{micras}: \begin{cases} \frac{dt_u}{da} = a \begin{pmatrix} 1 - t_u - \frac{¿Qué es? \ ultravioleta}{em_2 + (Alaska)_2} \end{pmatrix} t_u, \\ \frac{den}{da} = s \begin{pmatrix} 1 - \frac{en}{t_u} \end{pmatrix} en. \end{cases}$$

Ahora, vamos $\tau = (tu/tu(tu_2 + (Alaska)_2))a$, sustituyendo y simplificando, tenemos

$$v_{micras}: \begin{cases} \frac{dt_u}{d\tau} = \begin{pmatrix} (a) \end{pmatrix}^2 (1 - tu) t_u + \frac{(a)}{K} - \frac{¿Qué es?}{a} uv tu_2, \\ \frac{den}{d\tau} = \frac{s}{a} (t_u - v) \begin{pmatrix} (a) \end{pmatrix}^2 t_u_2 + \frac{(a)}{K} en. \end{cases}$$

Realizar las sustituciones $A_2 = a_2/K_2$, $Q = \text{Pregunta } n/r$, $B = \text{ser}$, el sistema (2) se obtiene.

Claramente, el sistema (2) se define en

$$\{ (tú), v) \in \frac{R_2}{tú} \geq 0, en \geq 0 \}.$$

Observación 1 Hemos construido un difeomorfismo $\phi: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, de tal manera que

$$\phi(tú, en, \tau) = \left(Ku, nKv, \frac{tú(tú)_2 + (Alaska)_2}{a} \tau \right) = (incógnita, y, o).$$

La matriz jacobiana de ϕ es

$$D\phi(u, en, \tau) = \begin{pmatrix} K & 0 & 0 \\ 0 & No\ soy & 0 \\ \frac{1}{K_2 a} (\beta K_2 tú_2 + a_2) & 0 & \frac{tú}{a} \left(tú_2 + \frac{a^2}{K_2} \right) \end{pmatrix}$$

y $\det D\phi(u, en, \tau) = (No\ soy_2 u/r)(u_2 + (Alaska)_2) > 0$.

Entonces, ϕ es un difeomorfismo que preserva la orientación temporal [6,7], para qué campo vectorial *incógnita* micras. En el nuevo sistema de coordenadas es topológicamente equivalente al campo vectorial $Y_\eta = \phi^* incógnita micras$. Por eso, Y_η toma la forma $Y_\eta = P(u, v) (\partial/\partial u) + Q(tú), (v) (\partial/\partial v)$ y las ecuaciones diferenciales asociadas están dadas por un sistema polinomial de quinto orden (2).

Como sistema (1) no está definido en $(0, 0)$, sistema (2) es topológicamente (cualitativamente) equivalente a una extensión continua del sistema (1), en punto $(0, 0)$.

El punto de equilibrio del sistema (2) o singularidades del campo vectorial Y_η son: $(0, 0), (1, 0)$ y $(tú)_{mi}, en_{mi}$, determinada por la intersección de las isoclinas

$$en = tú y en = \frac{1}{Q u e} (1 - tu)(tu_2 + A_2).$$

Luego, la abscisa $tú$ es una solución de la ecuación de tercer grado:

$$P(u) = tú_3 - (1 - Q) tu_2 + A_2 tú - A_2 = 0. \quad (3)$$

Además, la matriz jacobiana del campo vectorial Y_η es

$$Y_{O\eta}(tú), v) = \begin{pmatrix} Y_{O\eta}(tú), v)_1 & - Q u e \\ Bv(\beta tú_2 - 2 ultravioleta + A_2) & B(u_2 + A_2)(tú - 2v) \end{pmatrix}, \quad (4)$$

dónde $Y_{O\eta}(tú), v)_1 = -tú(5 tú_3 - 4 tú_2 + (\beta A_2 + 3 Q v)u - 2 A_2 o)$.

3. Principales resultados

Para el sistema (2) o campo vectorial Y_η , tenemos los siguientes resultados.

Lema 3.1 El conjunto $= \{(tú), v) \in R_2: 0 \leq tú \leq 1, en \geq 0\} \subset \mathbb{C}$ es una región invariante.

Prueba Como sistema (2) es del tipo Kolmogorov [8], los ejes de coordenadas son conjuntos invariantes [6].

Reemplazot $tú = 1$ en la ecuación (2), obtenemos $du/den = -Qv < 0$ y $den/d\tau = B(u - Virginia_2 + tú_2)v$, que puede ser positivo o negativo. Por lo tanto, sea $den/d\tau$ sea el punto de trayectoria dentro de \mathbb{C} .

Lema 3.2 Las soluciones están acotadas.

Prueba Utilizando la compactificación de Poincaré [6,20], dejar $incógnita = bajo/bajo Y = 1/Y$, entonces,

$$\begin{aligned} \frac{d incógnita}{d\tau} &= \frac{1}{em_2} \left(\frac{dtú}{d\tau} - \frac{den}{tu} \frac{d\tau}{d\tau} \right) \Rightarrow \frac{dtú}{d\tau} = \frac{d incógnita}{da} + \frac{tú den}{end \tau} \\ \frac{dY}{d\tau} &= - \frac{1}{em_2 d\tau} \Rightarrow \frac{den}{d\tau} = -em_2 \frac{dY}{d\tau}. \end{aligned}$$

Entonces el sistema toma la forma:

$$\begin{aligned} \frac{d incógnita}{d\tau} + \frac{tú den}{end \tau} &= \left(1 - \frac{incógnita}{Y} \right) \left(\frac{incógnita_2}{Y_2} + A_2 - \frac{Q}{Y} - \frac{incógnita_1}{Y_2} \right) \\ - em_2 \frac{dY}{d\tau} &= B \left(\frac{incógnita}{Y} - \frac{1}{Y} \right) \left(\frac{incógnita_2}{Y_2} + A_2 \right) \frac{1}{Y}. \end{aligned}$$

$$\tilde{Y}_\eta: \begin{cases} \frac{d incógnita}{d\tau} = - \frac{1}{Y_4} (-X - Y^4 incógnita_5 + A_2 incógnita_3 Y_2 - B X_3 Y + B X_4 Y \\ \quad + Q X_3 Y - A_2 B X Y_3 - A_2 incógnita_2 Y_3 + A_2 B X_2 Y_3), \\ \frac{dY}{d\tau} = -B(X-1) \frac{A_2 Y_2 + incógnita_2}{Y_2}. \end{cases}$$

Realizar un reescalamiento de tiempo dado por $yo = (1/Y_4)\tau$, entonces

$$Y_{O_\eta}: \begin{cases} \frac{d incógnita}{d yo} = -(INCÓGNITA_4 Y + incógnita_5 + A_2 incógnita_3 Y_2 - B X_3 Y + B X_4 Y + Q X_3 Y - A_2 B X Y_3 \\ \quad - A_2 incógnita_2 Y_3 + A_2 B X_2 Y_3), \\ \frac{d incógnita}{d yo} = -Y_2 B(X-1)(A_2 Y_2 + incógnita_2). \end{cases}$$

Entonces construimos la función: $-X R \rightarrow -X R$ definido por $(tú), en, \tau$. $(INCÓGNITA, Y, Yo) = (X/Y, 1/Y, Y_4 Yo)$

Entonces, el campo vectorial conjugado (Y_η) es Y_{O_η} .

Evaluación de la matriz jacobiana de Y_{O_η} , tenemos

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

Para desingularizar el origen del campo vectorial Y_{O_η} , consideramos el método direccional de explosión [7], realizando el cambio de variables $incógnita = ay = a_2 s$, obteniendo

$$V_\eta: \begin{cases} \frac{da}{d yo} = \frac{da}{dy} \\ \frac{ds}{d yo} = \frac{1}{a_2} \frac{da}{d yo} - 2rs \frac{da}{d yo}. \end{cases}$$

Entonces,

$$V_\eta: \begin{cases} \frac{da}{d yo} = a_5 (Bs - Preguntas + rs - A_2 a_2 s_2 + A_2 a_3 s_3 - Brs + A_2 Es_2 s_3 - A_2 Es_3 s_3 - 1), \\ \frac{ds}{d yo} = a_4 s (-2rs_3 - Bs + 2 Preguntas + 2A_2 a_2 s_2 - 2A_2 a_3 s_3 + Brs - A_2 Es_2 s_3 + A_2 Es_3 s_3 + 2). \end{cases}$$

Además, con un reescalamiento de tiempo dado por $t = at_0$, Se obtiene un nuevo campo vectorial reescalado.

$$V_{\eta}: \begin{cases} \frac{da}{dt} = r(Bs - Preguntas + rs - A_2 a_2 s_2 + A_2 a_3 s_3 - Brs + A_2 Es_2 s_3 - A_2 Es_3 s_3 - 1), \\ \frac{ds}{dt} = s(-2rs_3 - Bs + 2Preguntas + 2A_2 a_2 s_2 - 2A_2 a_3 s_3 + Brs - A_2 Es_2 s_3 + A_2 Es_3 s_3 + 2). \end{cases}$$

Evaluación de la matriz jacobiana de V_{η} en $(0, 0)$, obtenemos

$$DV_{\eta}(0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 2 \end{pmatrix}.$$

De este modo $(0, 0)$ es un punto de silla hiperbólico del campo vectorial V_{η} desde $\det DV_{\eta}(0, 0) < 0$; entonces, $(0, 0)$ es un punto de silla no hiperbólico del campo vectorial Y_0 y \tilde{Y}_{η} , que se repele sobre lo positivo s -eje; por lo tanto, $(0, 0)$ es un punto de silla no hiperbólico del campo vectorial Y_{η} , repeliendo negativamente sobre el t -eje. Por lo tanto, las soluciones del sistema (2) están delimitados.

Lema 3.3 Ecuación (3) tiene una raíz positiva real única.

Prueba Según la regla de los signos de Descartes, el polinomio $P(u)$ puede tener

- (i) una raíz positiva única, si y sólo si, $1 - Q \leq 0$, o
- (ii) tres posibles raíces positivas diferentes, si y sólo si, $1 - Q > 0$.

Sustituyendo t por $-t$ se obtiene $PAG(-t) = -t^3 - (1 - Q)t^2 - A_2 t - A_2$.

- (i) $PAG(-t)$ no es un signo cambiado, si y sólo si $1 - Q \geq 0$; por lo tanto, la ecuación (3) no tienen raíces reales negativas,
- (ii) $PAG(-t)$ tiene dos raíces reales negativas, si y sólo si, $1 - Q < 0$.

Dejar $t_m = Y_0 < 1$, la raíz real positiva que siempre existe para la ecuación (3) y (Y_0, H) , el punto de equilibrio que siempre existe en para el sistema (2).

Dividiendo el polinomio $P(u)$ por $(t - H)$ El polinomio se obtiene de la siguiente manera:

$$PAG_1(t) = t^2 - (1 - Q - H)t + (A_2 - Y_0(1 - Q - H)).$$

$PAG_1(t)$ es un factor de $P(u)$ y el resto es

$$R(u) = Y_0^3 - (1 - Q)H^2 + A_2 Y_0 - A_2 = 0.$$

Entonces,

$$Q = \frac{1}{Y_0^2} (1 - A_2 + Y_0^2).$$

Sustituyendo el segundo coeficiente de $PAG_1(t)$, tenemos el factor

$$1 - Q - Y_0 = 1 - \frac{1}{Y_0^2} (1 - A_2 + Y_0^2) - Y_0 = -A_2 \frac{1 - Y_0}{Y_0^2},$$

obteniendo eso

$$PAG_1(t) = t^2 + A_2 \frac{1 - Y_0}{Y_0^2} t + \frac{A_2}{Y_0}.$$

Como los coeficientes de $PAG_1(t)$ son positivos, entonces $PAG_1(t)$ no tienen raíces reales positivas.

Además, el discriminante $(A_2/(1 - S_2))^2 - 4(A_2/H)$ debe ser negativo; entonces, $(1 - H)^2 A_2 - 4\gamma\alpha_3 < 0$, obteniendo la condición $A_2 < 4\gamma\alpha_3/(1 - H)^2$.

Lema 3.4 La singularidad $(1, 0)$ es un punto de silla.

Prueba Evaluación de la matriz jacobiana (4) en el punto de equilibrio $(1, 0)$, tenemos

$$Y_{O\eta}(1, 0) = \begin{pmatrix} -(A_2 + 1) & -Q \\ 0 & \text{LICENCIADO EN LETRAS} + 1 \end{pmatrix}.$$

Claramente, $\det Y_{O\eta}(1, 0) < 0$ y el punto $(1, 0)$ es un punto de silla hiperbólico.

Lema 3.5 El punto $(0, 0)$ es una singularidad no hiperbólica del campo vectorial Y_η que tiene un sector hiperbólico y uno parabólico [20].

Prueba Evaluación de la matriz jacobiana (4) en este punto de equilibrio, tenemos la matriz nula, que es:

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

Por lo tanto, el origen es una singularidad no hiperbólica. Para desingularizar el origen, consideramos la método de explosión polar [7, 20]. Dejar $: S_1 \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_2$ como

$$\begin{aligned} &: S_1 \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_2 \\ &(a, \theta) \mapsto (a \cos \theta, a \sin \theta) \end{aligned}$$

entonces, $Y(Y) = (D\tilde{Y})^{-1} Y \circ \tilde{Y}$, donde, $Y \circ \tilde{Y} = r \tilde{Y} : S_1 \times \mathbb{R}_+ \rightarrow Y \circ (Y \circ \tilde{Y}) \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_2$ con, $\tilde{Y}(r, \theta) =$ radiofrecuencia $(r, \theta) \mapsto (a \cos \theta, a \sin \theta)$, donde

$$\begin{aligned} f(\theta, a) = & -A_2 \cos \theta \sin \theta - a_2 \cos \theta \sin \theta + A_2 a \cos \theta \sin \theta \\ & + a_3 \cos \theta \sin \theta + a_2 a \cos \theta \sin \theta + \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta \\ & + E_2 \cos \theta \sin \theta + \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta - E_2 \cos \theta \sin \theta \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned} g(\theta, a) = & A_2 \cos \theta \sin \theta + a_2 \cos \theta \sin \theta - A_2 a \cos \theta \sin \theta - a_3 \cos \theta \sin \theta - a_2 a \cos \theta \sin \theta \\ & + \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta + E_2 \cos \theta \sin \theta - \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta - E_2 \cos \theta \sin \theta. \end{aligned}$$

Como $\alpha > 0$, la dinámica en $S_1 \times \mathbb{R}_+$ de $Y \circ \tilde{Y}$ son cualitativamente equivalentes y

$$\begin{aligned} \tilde{Y}(0, \theta) = & -A_2 \cos \theta \sin \theta + \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta - \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta \\ = & (\cos \theta \sin \theta) A_2 (-\cos \theta \sin \theta + \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta - \text{LICENCIADO EN LETRAS} \cos \theta \sin \theta) = 0. \end{aligned}$$

Entonces las posibles singularidades de \tilde{Y} en el primer cuadrante de S_1 son

$$(0, 0), 0, \frac{\pi}{2}, 0, \arctan \left(\frac{B-1}{B} \right)$$

y la matriz jacobiana de \tilde{Y} en singularidades $D\tilde{Y}(0, \theta)$ depende del valor de θ , con $\theta \in \{0, \pi/2, \arctan((B-1)/B)\}$.

Si $\theta = 0$, la matriz jacobiana de \tilde{Y} en $(0, 0)$ es

$$D\tilde{Y}(0, 0) = \begin{pmatrix} A_2 & 0 \\ 0 & -A_2 \end{pmatrix},$$

Entonces la naturaleza del punto de equilibrio depende del parámetro B . Si $B < 1$, entonces, tenemos un punto de silla, como $\det D\tilde{Y}(0, 0) = -A_2(1 + B) < 0$ y si $B \geq 1$, el punto $(0, 0)$ es un atractor.

Si $\theta = \pi/2$, la matriz jacobiana de \tilde{Y} en $(0, \pi/2)$ es

$$D\tilde{Y}(0, \frac{\pi}{2}) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix},$$

entonces $\det D\tilde{Y}(0, \theta) = -B_2 A_2 \leq 0$ y la singularidad es una silla hiperbólica.

Si $\theta = \arctan((B-1)/B)$, la matriz jacobiana de \tilde{Y} en $(0, \pi/2)$ es

$$D\tilde{Y}(0, \theta) = \frac{A_2}{B((1/B_2)(2B_2 - 2B + 1))^{3/2}} \begin{pmatrix} \frac{2B_2 - 2B + 1}{B} & 0 \\ \frac{(B-1)_2}{(B-1)_2} & \frac{(B-1)(2B_2 - 2B + 1)}{B} \end{pmatrix}.$$

Ahora, usando el soplado hacia abajo [7], podemos determinar el comportamiento del sistema (3) en el origen, utilizando la siguiente transformación: $R_1: R_2 \rightarrow R_2$, donde

$$R_1: R_2 \rightarrow R_2$$

$$(a, \theta) \mapsto (a, \theta + \theta_0) \quad (t, v)$$

bajo esta transformación obtenemos lo siguiente:

$$R_1: (a, 0) \mapsto (t, 0), \quad R_1: (a, \pi/2) \mapsto (0, v),$$

y

$$R_1: (a, \arctan \frac{B-1}{B}) \mapsto (t, \arctan \frac{en}{t}).$$

Entonces, tenemos eso, la línea $en = ((B-1)/B)$ en el sistema (2) es tangente a un plano de fase de la curva en el separatriz [7].

Observación 2 Por Lemma 3.5, el punto $(0; 0)$ es un punto de silla no hiperbólico con un sector hiperbólico; la variedad estable $Y_{os}(0; 0)$ determinada por la curva separatriz, divide el comportamiento de las trayectorias en el plano de fase; cualquier solución por encima de la variedad $Y_{os}(0; 0)$ tiene $(0; 0)$ como su ω -límite.

Aquellas trayectorias con condiciones iniciales por debajo de la curva separatriz, pueden tener diferentes ω -límites.

Según la posición relativa entre $Y_{os}(0; 0)$ y la variedad inestable $Y_{oi}(1; 0)$, el punto $(0; 0)$ será un atractor global o local.

Lema 3.6 Sea $W_s(0, 0)$ y $W_{oi}(1, 0)$ sean las variedades estables e inestables de singularidades $(0, 0)$ y $(1, 0)$, respectivamente; entonces, existe un subconjunto de parámetros para los cuales la intersección de $W_s(0, 0)$ y $W_{oi}(1, 0)$ no está vacío, dando lugar a una curva heteroclínica y a un punto de unión $(0, 1)$ y $(0, 0)$.

Prueba Por Lemma 3.5, el punto $(0, 0)$ tiene una curva separatista con una inclinación dada por la línea recta $en = ((B-1)/B)u$ en las proximidades de este punto; por Lema 3.4, el punto $(1, 0)$ es una silla de montar.

Dejar $Y_{os}(0, 0)$ y $Y_{otú}(1, 0)$ sean las variedades estables e inestables de $(0, 0)$ y $(1, 0)$, está claro que el α -límite de $Y_{os}(0, 0)$ y el ω -límite de $Y_{otú}(1, 0)$ no están en el infinito en la dirección de la en -eje.

Hay puntos $(tú, en_s) \in Y_{os}(0, 0)$ y $(tú, en_{tú}) \in Y_{os}(1, 0)$, donde en_s y $en_{tú}$ son funciones de los parámetros A, B , y Q ; eso es, $en_s = F_1(A; B, Q)$ y $en_{tú} = F_2(A; B, Q)$.

Está claro que si $0 < tú < 1$ entonces, $en_s < en_{tú}$ y si $0 < tú < 1$ entonces $en_s > en_{tú}$.

Desde el campo vectorial Y_θ es continua con respecto a los valores de los parámetros, la variedad inestable $Y_{os}(0, 0)$ intersecta la variedad inestable $Y_{otú}(1, 0)$. Luego, están $(tú^*, en_{tú^*})$ y $(tú^*, en_{tú^*}) \in$, de tal manera que $en_s = en_{tú}$ y la ecuación $F_1(A, B, Q) = F_2(A, B, Q)$ define una superficie en el espacio de parámetros para el cual existe la curva heteroclínica (Figura 2).

Observación 3 La curva separatista, la línea recta $tú=1$ y el $tú$ -eje determina una subregión (ver cartel de la izquierda en la Figura 2), que es cerrado y acotado, es decir

$$\{(tú, v) \in \mathbb{R}^2 \mid 0 \leq en \leq en_{tú}, \text{ con } (tú, en) \in \text{curva separatista}\}$$

es una región compacta y allí se aplica el teorema de Poincaré-Bendixson (Figura 3).

Estudiar la naturaleza del punto de equilibrio (y_0, H) con $y_0 < 1$, por Lemma 3.3, tenemos eso

$$Q = \frac{1}{y_0^2} (1 - S \cdot S_2 + A_2).$$

Entonces, campo vectorial Y_θ se convierte en

$$Y_\theta: \begin{cases} \frac{dtú}{d\tau} = (1-u)(U_{m2} + tú_2) - \frac{1}{y_0} (1 - JA_2 + y_{02})uv)u, \\ \frac{den}{d\tau} = B(u - Virginia_2 + tú_2)v, \end{cases} \quad (5)$$

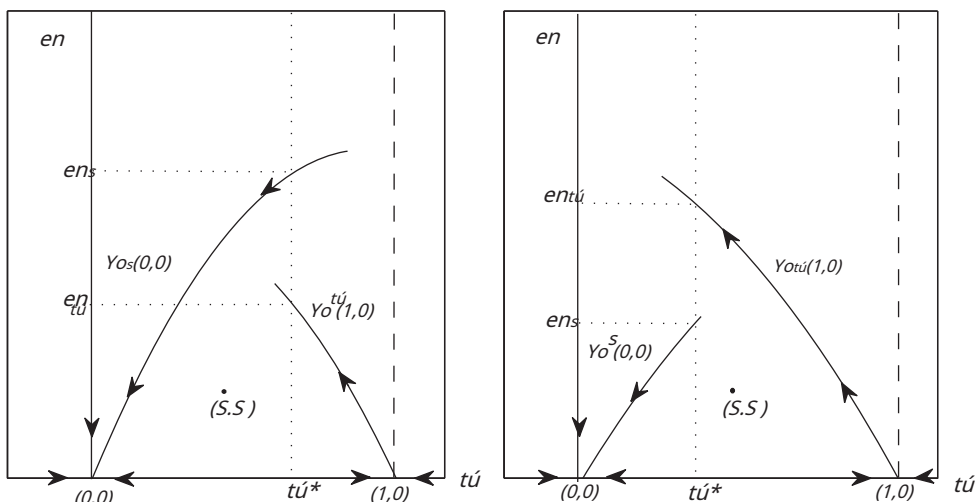


Figura 2. Para $0 < y_0 < 1$, las dos posibles posiciones relativas entre la variedad estable $Y_{os}(0, 0)$ de singularidad $(0, 0)$ y la variedad inestable $Y_{otú}(1, 0)$ de punto de silla $(1, 0)$ se muestran.

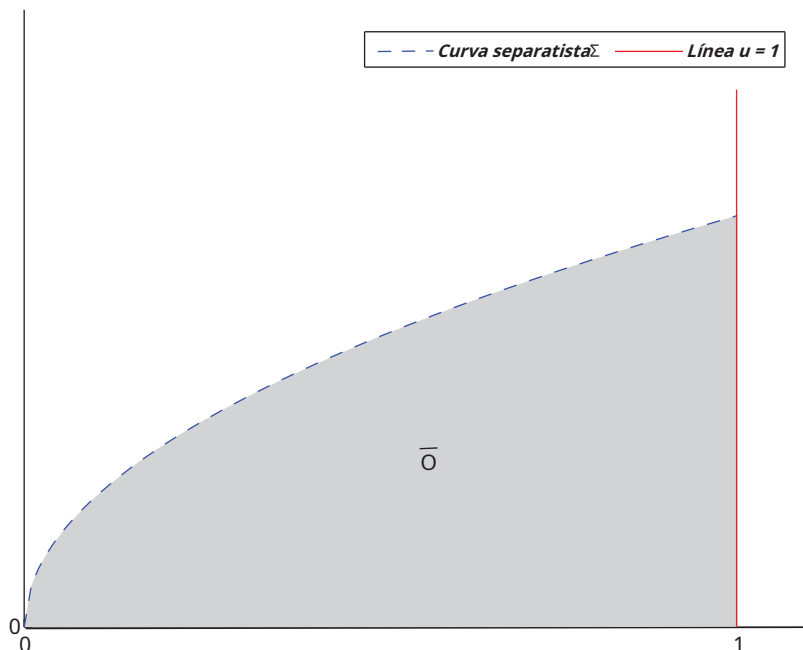


Figura 3. La región donde es posible aplicar el teorema de Poincaré-Bendixson.

con $\theta = (A, y_0, B) \in [0, 1] \times A$. La matriz jacobiana es

$$Y_{\theta\theta}(y_0; H) = \begin{pmatrix} -JA_2 - y_{02}(1 - 2H) & -y_0(1 - JA_2 + y_{02}) \\ B(A_2 + y_{02}) & -B(A_2 + y_{02}) \end{pmatrix},$$

con

$$\det Y_{\theta\theta}(y_0; H) = B y_{02} (2 - JA_2 + y_{02})(A_2 + y_{02}) > 0$$

y

$$\text{es } Y_{\theta\theta}(y_0; H) = -H(B(A_2 + y_{02}) + A_2 + y_{02}(2y_0 - 1)).$$

Dejar

$$\begin{aligned} \text{METRO} &= (\text{es } Y_{\theta\theta}(y_0; H))_2 - 4 \det Y_{\theta\theta}(y_0; H) \\ &= y_{02}((A_2 + y_{02})^2 B_2 + 2(2A_2 y_0 - 3A_2 - y_{02})(A_2 + y_{02})B + (H_2(2y_0 - 1) + A_2)_2). \end{aligned}$$

Teorema 3.7 Naturaleza del punto de equilibrio positivo.

Deja $(u^*, \text{ens}) \in Y_{0s}(0, 0)$ y $(u^*, \text{entú}) \in Y_{0tú}(1, 0)$ y asumiendo $0 < y_0 < 1$, el punto de equilibrio (H, H) está en el interior del primer cuadrante.

(1) Suponiendo $v_s > v_{tú}$, la singularidad (H, Su)

(a) un atractor local hiperbólico, Si y sólo si, $B > (H_2(1 - 2H) - A_2)/(A_2 + y_{02})$, además

(a1) un nodo atractor, Si y sólo si, $M > 0$.

(a2) Un foco atractor, Si y sólo si, $M < 0$,

(b) un repelente hiperbólico, Si y sólo si, $B < (H_2(1 - 2H) - A_2)/(A_2 + y_{02})$, además (b1) Un foco repelente rodeado por al menos un ciclo límite., Si y sólo si, $M < 0$, (b2) un nodo repelente, Si y sólo si, $M > 0$,

(do) un enfoque débil, Si y sólo si, $B = (H_2(1 - 2H) - A_2)/(A_2 + y_{02})$.

(2) Suponiendo $v_s < v_{tú}$, la singularidad (H, H) es un nodo o foco repulsor. En este caso, el punto de equilibrio $(0, 0)$ es el límite ω para todas las trayectorias del sistema.

Prueba Cuando, $0 < y_0 < 1$, entonces, la naturaleza de (y_0, H) depende de la posición relativa en en_s y $en_{tú}$, y el signo de $\text{tr } Y_{O_\eta}(H, H)$, que depende del factor $y_{O_1} = B(H_2 + A_2) + (A_2 - y_{O_2}(1 - 2H))$.

(1) Suponiendo $en_s > v_{tú}$, la singularidad (y_0, H) es

(a) $B > (H_2(1 - 2H) - A_2)/(A_2 + y_{O_2})$, si y sólo si, $\text{tr } Y_{O_\eta}(H, H) < 0$ y (y_0, H) es un atractor.

Además,

(a1) si $M < 0$, entonces, el punto es un foco atractor,

(a2) si $M > 0$, entonces, el punto es un nodo atractor.

(b) $B < (H_2(1 - 2H) - A_2)/(A_2 + y_{O_2})$, si y sólo si, $\text{tr } Y_{O_\eta}(H, H) > 0$ y (y_0, H) es un repelente.

Además,

(b1) si $M < 0$, entonces, el punto es un foco repulsor; en la subregión invariante, el punto

(H, H) está rodeado por al menos un ciclo límite, por el teorema de Poincaré-Bendixon [6, 14, 20].

(b2) (y_0, H) es un nodo repelente, si y sólo si, $M > 0$.

(c) Si $B = (H_2(1 - 2H) - A_2)/(A_2 + y_{O_2})$, el equilibrio (y_0, H) es un enfoque débil,

(2) Suponiendo que $en_s > v_{tú}$, entonces la variedad estable $Y_{O_s}(0, 0)$ se encuentra bajo lo inestable $Y_{O_{tú}}(1, 0)$ y el punto de equilibrio (y_0, H) es un nodo o foco repulsor. Los puntos de equilibrio $(0, 0)$ y $(1, 0)$ son puntos de silla. Las trayectorias tienen como origen el punto de origen. ω -límite Este punto de equilibrio es globalmente asintóticamente estable. -

Observación 4 El ciclo límite determinado por el teorema de Poincaré-Bendixon aumenta hasta colapsar con el ciclo heteroclínico determinado por la curva separatriz y la variedad inestable. $Y_{O_{tú}}(1, 0)$, cuando $en_s = en_{tú}$.

Lema 3.8 Se produce una bifurcación de Hopf en el punto de equilibrio (H, H) para el valor de bifurcación $B = (H_2(1 - 2H) - A_2)/(y_{O_2} + A_2)$.

Prueba La prueba se sigue del teorema 3.7 desde el $\det Y_{O_\eta}(H, H)$ es siempre positivo y el $\text{tr } Y_{O_\eta}(H, H)$ cambia de signo.

Además, verificando la condición de transversalidad [14], tenemos $\partial(\text{es } Y_{O_\theta}(y_0; H))/\partial A = -A H A(B+1) < 0$. -

En cifras 4-7 Se muestran algunas simulaciones para reforzar los resultados obtenidos.

4. Discusión

En este trabajo se analizó un sistema de ecuaciones diferenciales bidimensionales en tiempo continuo derivado de un modelo depredador-presa tipo Leslie-Gower considerando una respuesta funcional Holling tipo III. Se realizó una reparametrización y un reescalamiento temporal para obtener un sistema polinomial topológicamente equivalente con el fin de facilitar el cálculo. Se demostró la importancia de la $(0, 0)$ en el modelo original de Leslie-Gower, aunque el sistema (1) no está definido allí.

En el sistema adimensional (2), hemos demostrado que la singularidad $(0, 0)$ es un punto de naturaleza compleja ya que posee sectores parabólicos e hiperbólicos [20] en el plano de fase. Mediante el método de explosión, demostramos la existencia de una curva separatriz, determinada por la variedad estable de singularidad no hiperbólica $(0, 0)$, dividiendo el comportamiento de las trayectorias, que pueden tener diferentes ω -límites.

Luego, algunas soluciones son muy sensibles a las condiciones iniciales. Esas trayectorias sobre las curvas separatrices tienen el punto $(0; 0)$ como su ω -límite. Mientras tanto, aquellos que se encuentran bajo esta curva pueden tener un punto o un ciclo límite como su ω -límite, lo que implica que dos soluciones con condiciones iniciales muy cercanas pueden tener condiciones finales muy diferentes entre sí.

Además, demostramos la acotación de las soluciones del sistema (2), utilizando la línea real extendida para aplicar la compactificación de Poincaré [7,20], lo que demuestra que el modelo Leslie-Gower modificado está bien planteado. Además, demostramos la existencia de restricciones de parámetros para las cuales el único punto de equilibrio positivo es un atractor (Figuras 4 y 5) o es un repelente (Figuras 6 y 7) rodeado por al menos un ciclo límite y existe una curva heteroclínica que une el equilibrio $(1, 0)$ y la singularidad $(0, 0)$.

Todas las propiedades del sistema (1) son similares al sistema (2), porque construimos un difeomorfismo ϕ asegurando un comportamiento de equivalencia topológica entre sistemas.

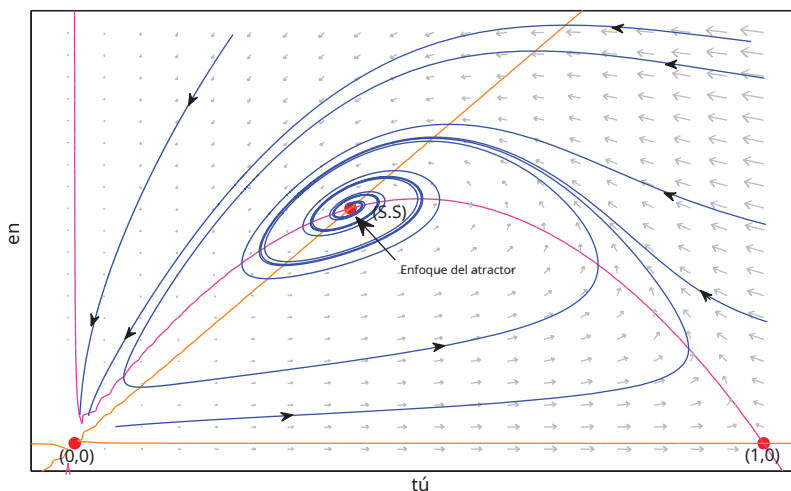


Figura 4. Para $A=0,01$, $Q=0,6$ y $B=0,29$, el equilibrio (y_0, H) es un foco atractor. La curva separatriz generada por la variedad estable de $(0, 0)$ se muestra y esta singularidad es también un atractor local.

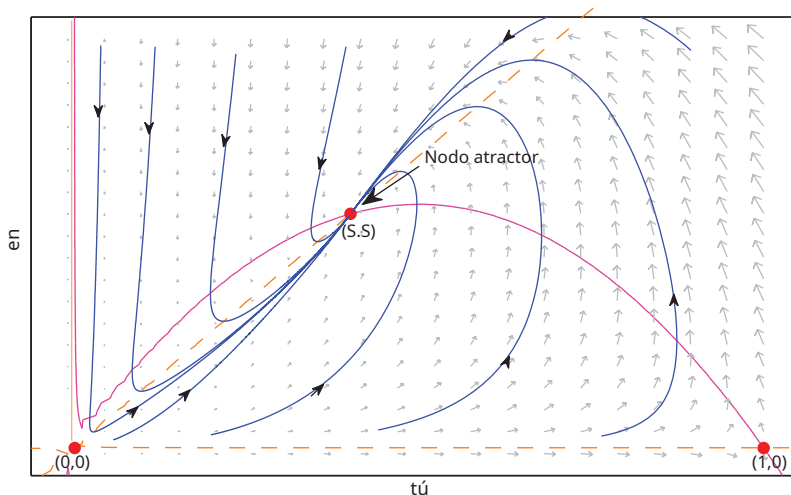


Figura 5. Para $A=0,01$, $Q=0,6$ y $B=2$, el equilibrio (y_0, H) es un nodo atractor. En este caso, el equilibrio positivo es un atractor global.

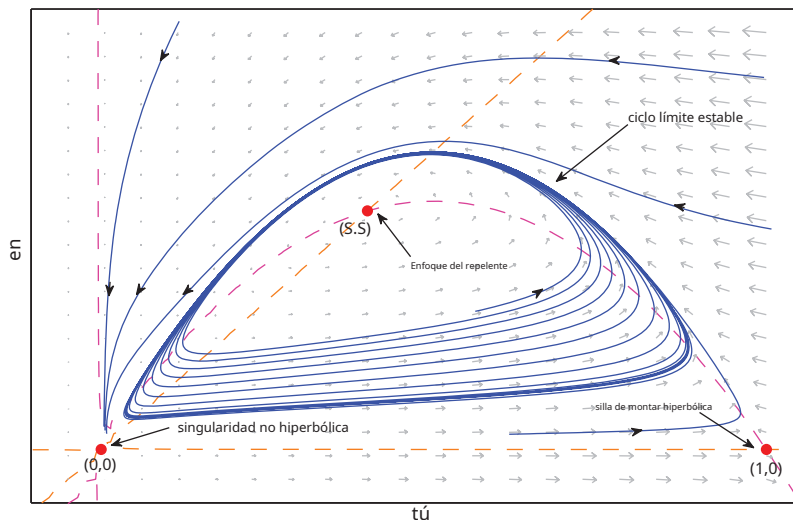


Figura 6. Para $A=0,01$, $Q=0,6$ y $B=0,1$, El equilibrio (y_0, H) es un foco repulsor rodeado por un ciclo límite estable y el equilibrio $(0, 0)$ es un nodo atractor.

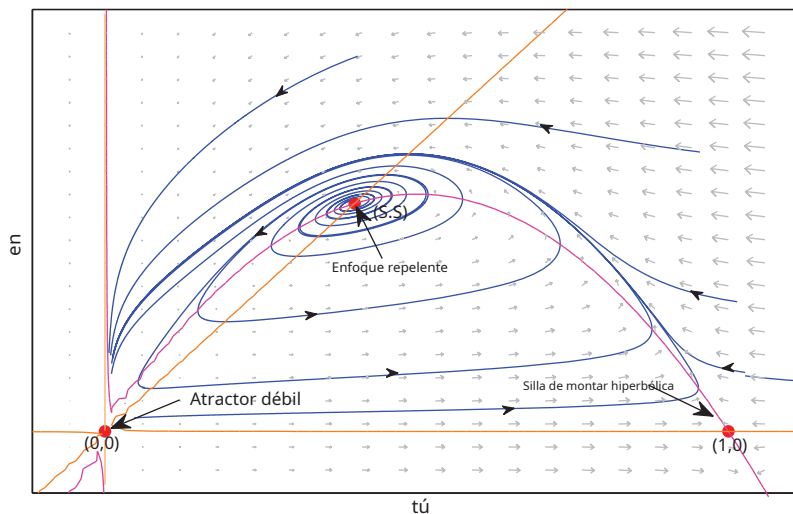


Figura 7. Para $A=0,005$, $Q=0,6$ y $B=0,1$, el equilibrio (y_0, H) es un foco repelente. El punto $(0, 0)$ es un atractor global.

Por lo tanto, para los mismos valores de los parámetros, las poblaciones pueden extinguirse o existir coexistencia, según la relación entre sus tamaños poblacionales iniciales. Sin embargo, las simulaciones muestran que el punto $(0, 0)$ es un atractor 'débil', ya que las trayectorias que van hacia este *w-límite* se atraen muy lentamente. Este comportamiento dinámico permite la recuperación de las poblaciones, reafirmando la afirmación de que una respuesta funcional sigmoidea tiene un efecto estabilizador sobre la interacción [25,26].

El modelo estudiado aquí tiene un ciclo límite único. Comparando con el modelo May-Holling-Tanner estudiado en [23], podemos ver una diferencia en la cantidad de ciclos límite, ya que este último modelo tiene dos ciclos límite que rodean el único punto de equilibrio positivo.

Como se dijo anteriormente, en el modelo (2) estudiados aquí, mediante simulaciones por ordenador observamos que la aproximación de los caminos al punto $(0, 0)$ es muy lento, lo que no ocurre con el modelo de Holling-Tanner. Conjeturamos la existencia de un problema de condicionamiento numérico en el sistema (2), debido a ser

topológicamente equivalente al sistema original que no está definido en el punto $(0; 0)$, lo cual no ha sido estudiado en el presente trabajo.

Expresiones de gratitud

Los autores agradecen a los miembros del Grupo de Ecología Matemática del Instituto de Matemáticas de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, por sus valiosos comentarios y sugerencias. Esta obra fue financiada parcialmente por los proyectos Fondecyt 1120218 y DIIA-PUCV 124.730/2012.

Referencias

- [1] P. Aguirre, E. González-Olivares y E. Sáez, *Tres ciclos límite en un modelo depredador-presa de Leslie-Gower con efecto Allee aditivo*, SIAM J. Appl. Math. 69 (2009), págs. 1244–1269.
- [2] DK Arrowsmith y CM Place, *Sistema dinámico. Ecuaciones diferenciales, mapas y comportamiento caótico*, Chapman y Hall, Londres, 1992.
- [3] MA Aziz-Alaoui y M. Daher Okiye, *Limitación y estabilidad global para un modelo depredador-presa con esquemas Leslie-Gower y Holling-tipo II modificados*, Appl. Math. Lett. 16 (2003), págs. 1069–1075.
- [4] A.D. Bazykin, *Dinámica no lineal de poblaciones en interacción*, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapur, 1998.
- [5] KS Cheng, *Singularidad de un ciclo límite para un sistema depredador-presa*, SIAM J. Matemáticas. Anal. 12 (1981), págs. 541–548.
- [6] C. Chicone, *Ecuaciones diferenciales ordinarias con aplicaciones*, 2da ed., Textos en Matemáticas Aplicadas Vol. 34, Springer, Nueva York, 2006.
- [7] F. Dumortier, J. Llibre y JC Artés, *Teoría cualitativa de sistemas diferenciales planos*, Springer, Berlín, 2006.
- [8] H. Freedman, *Modelo matemático determinista en ecología de poblaciones*, Marcel Dekker, Nueva York, 1980.
- [9] V. A. Gaiko, *Teoría de la bifurcación global y el decimosexto problema de Hilbert*, Matemáticas y sus aplicaciones Vol. 559, Kluwer Academic, Boston, 2003.
- [10] WM Getz, *Una hipótesis sobre la abrupta dependencia de la densidad y la tasa de crecimiento de las poblaciones*, Ecología 77 (1996), págs. 2014–2026.
- [11] E. González-Olivares y A. Rojas-Palma, *Ciclos límite múltiples en un modelo depredador-presa tipo Gause con respuesta funcional tipo Holling III y efecto Allee sobre la presa*, Bull. Math. Biol. 35 (2011), págs. 366–381.
- [12] B. González-Yañez, E. González-Olivares y J. Mena-Lorca, *Multiestabilidad en un modelo depredador-presa tipo Leslie-Gower con respuesta funcional no monótona*, en *BIOMAT 2006 Simposio Internacional sobre Biología Matemática y Computacional*, R. Mondaini y R. Dilao, eds., World Scientific Co. Pte. Ltd., Singapur, 2007, págs. 359–384.
- [13] E. González-Olivares, J. Mena-Lorca, A. Rojas-Palma y JD Flores, *Complejidades dinámicas en el modelo depredador-presa de Leslie-Gower como consecuencias del efecto Allee sobre la presa*, Appl. Math. Modelo. 35 (2011), págs. 366–381.
- [14] J. Guckenheimer y P. Holmes, *Oscilaciones no lineales, sistemas dinámicos y bifurcaciones de campos vectoriales*, Springer-Verlag, Nueva York, 1983.
- [15] K. Hasik, *Sobre un sistema depredador-presa de tipo Gause*, J. Math. Biol. 60 (2010), págs. 59–74.
- [16] A. Korobeinikov, *Función de Lyapunov para los modelos depredador-presa de Leslie-Gower*, Appl. Math. Lett. 14 (2001), págs. 697–699.
- [17] D. Ludwig, DD Jones y CS Holling, *Análisis cualitativo de los sistemas de plagas de insectos: el gusano cogollero del abeto y el bosque*, J. Anim. Ecol. 36 (1978), págs. 204–221.
- [18] RM Mayo, *Estabilidad y complejidad en los ecosistemas modelo*, 2da ed., Princeton University Press, Princeton, 2001.
- [19] SJ Middlemas, TR Barton, JD Armstrong y PM Thompson, *Respuestas funcionales y agregativas de las focas comunes a los cambios en la abundancia de salmónidos*, Proc. R. Soc. B 273 (2006), págs. 193–198.
- [20] L. Perko, *Ecuaciones diferenciales y sistemas dinámicos*, 2da ed., Springer-Verlag, Nueva York, 2000.
- [21] A. Rojas-Palma, E. González-Olivares y B. González-Yañez, *Metaestabilidad en modelos depredador-presa tipo Gause con respuesta funcional sigmoidea y efecto Allee multiplicativo sobre la presa*, en *Actas del Simposio Internacional sobre Biología Matemática y Computacional*, R. Mondaini, ed., E-papers Serviços Editoriais Ltda., Rio de Janeiro, 2007, págs. 295–321.
- [22] S. Ruan y D. Xiao, *Análisis global en un sistema depredador-presa con respuesta funcional no monótona*, SIAM J. Appl. Math. 61 (2001), págs. 1445–1472.
- [23] E. Sáez y E. González-Olivares, *Dinámica en un modelo depredador-presa*, SIAM J. Appl. Math. 59(5) (1999), págs. 1867–1878.
- [24] D. Schenk y S. Bacher, *Respuesta funcional de un insecto depredador generalista a una de sus especies presa en el campo*, J. Anim. Ecol. 71 (2002), págs. 524–531.
- [25] J. Sugie, K. Miyamoto y K. Morino, *Ausencia de ciclo de límites de un sistema depredador-presa con una respuesta funcional sigmoidea*, Appl. Math. Lett. 9 (1996), págs. 85–90.
- [26] P. Turchin, *Dinámica de poblaciones complejas. Una síntesis teórica y empírica*, Monografías en biología de poblaciones vol. 35, Princeton University Press, Princeton, 2003.