

Análisis del modelo de depredación de Holling-Tanner modificado.

Claudio Arancibia-Ibarra Eduardo Gonzalez-Olivares

Noviembre 2009

En este trabajo analizamos un modelo depredador-presa tiempo continuo asumiendo que:

- i) La respuesta funcional es de tipo Holling II o hiperbólica.
- ii) La función de crecimiento de los depredadores es de tipo logístico,

Este último supuesto caracteriza a los modelos del tipo Leslie-Gower, en los cuales la capacidad de soporte convencional de los depredadores es proporcional a la abundancia de presas $x = x(t)$, es decir, $K_y = K(x) = nx$, tal como es asumida en el modelo de May-Holling-Tanner model.

Aquí, consideraremos que $K(x) = nx + c$, suponiendo que los depredadores tienen un alimento alternativo cuando las presas disminuyen.

El modelo es descrito por el siguiente sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales del tipo Kolmogorov

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

Donde $x = x(t)$ y $y = y(t)$ indican los tamaños poblacionales (número de individuos, densidad o biomasa) de las presas y depredadores respectivamente; $\mu = (r, K, q, a, s, n, c) \in \mathbb{R}_+^7$; por razones biológicas los parámetros $a < K$.

PARAMETROS

Los parámetros tienen los siguientes significados:

- r es la tasa intrínseca de crecimiento de las presas.
- K es la capacidad de soporte del medio ambiente.
- q es la tasa máxima de consumo per capita de los depredadores (tasa de saciación).
- a es la cantidad de presas para alcanzar la mitad de q (es decir, a es tasa de saturación media).
- s es la tasa intrínseca de crecimiento de los depredadores.
- n es la calidad del alimento e indica como los depredadores convierten las presas consumidas en nuevos nacimientos de depredadores.
- c es la cantidad de alimento alternativo disponible para los depredadores.

Esto indica que el depredador es generalista y que si no existen presas disponibles tiene una fuente de alimento alternativa.

Si $c = 0$, la capacidad de soporte de los depredadores es $K(x) = nx$ y el sistema (1) no esta en $x = 0$, esto fue estudiado por *Sáez and*

El sistema está definido en el primer cuadrante.

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

y el eje coordenados son conjuntos invariables.

Los puntos de equilibrio del sistema (1) o singularidades del campo X_μ son

$Q_K = (K, 0)$, $Q_0 = (0, 0)$, $Q_c = (0, c)$ and $Q_e = (x_e, y_e)$ satisfacen la ecuaciones (de las isoclínicas) $y = nx + c$ e $y = \frac{r}{q} \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x + a)$.

Claramente, Q_e el punto de equilibrio puede ser positivo (puntos de equilibrio en el interior del primer cuadrante), o puede que no existan.

CAMBIO DE VARIABLE Y REESCALAMIENTO DEL TIEMPO

Para simplificar los cálculos efectuamos un cambio de variable y reescalamiento del tiempo, dado por la función:

$$\varphi : \check{\Omega} \times \mathbb{R} \longrightarrow \Omega \times \mathbb{R}$$

De modo que

$$\varphi(u, v, \tau) = \left(Ku, Knv, \frac{(u + \frac{a}{K})(u + \frac{c}{Kn})}{rK} \tau \right) = (x, y, t)$$

y tenemos que

$$\det D\varphi(u, v, \tau) = \frac{Kn(u + \frac{a}{K})(u + \frac{c}{Kn})}{r} > 0$$

es decir , φ es un difeomorfismo

El sistema de ecuaciones diferenciales asociado está dado por el sistema polinomial de cuarto grado.

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

con $A = \frac{a}{K} < 1$, $S = \frac{s}{r}$, $Q = \frac{nq}{r}$, $C = \frac{c}{Kn}$,
 $\eta = (A, S, C, Q) \in \Delta =]0, 1[\times]0, 1[\times \mathbb{R}_+^2$ y el sistema (2) es definido en
 $\tilde{\Omega} = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 / u \geq 0, v \geq 0\}$.

PUNTOS DE EQUILIBRIO

Los puntos de equilibrio del sistema (2) o singularidades del campo Y_η en el primer cuadrante son: $P_1 = (1, 0)$; $P_0 = (0, 0)$; $P_C = (0, C)$ y los puntos de la intersección de las isoclinas

$$v = \frac{1}{Q} (1 - u) (u - M) (u + A) \text{ y } v = u + C$$

Reemplazando $v = u + C$ en $v = \frac{1}{Q} (1 - u) (u + A)$ se obtiene la ecuación de segundo grado:

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

Considerando la regla de los signos de Descartes, la ecuación puede tener dos soluciones positivas, una solución positiva o ninguna solución positiva.

1) Si $1 - A - Q > 0$ y $CQ - A > 0$, las soluciones de la ecuación (3) son:

$$u_1 = \frac{1}{2} \left(1 - A - Q - \sqrt{\Delta} \right) \text{ y } u_2 = \frac{1}{2} \left(1 - A - Q + \sqrt{\Delta} \right)$$

con $\Delta = (1 - A - Q)^2 - 4(CQ - A)$

Claramente u_1 y $u_2 \in \mathbb{R}$, si y sólo si, $\Delta > 0$; entonces, tenemos las siguientes tres posibilidades:

i) Entonces no hay puntos de equilibrio al interior del primer cuadrante, si y solo si, $\Delta < 0$.

ii) Entonces hay dos puntos de equilibrio al interior del primer cuadrante, si y solo si, $\Delta > 0$.

$$(u_1, u_1 + C) \text{ y } (u_2, u_2 + C); \text{ con } u_1 < u_2$$

iii) Entonces hay un unico punto de equilibrio al interior del primer cuadrante, si y solo si, $\Delta = 0$.

En este caso $(u_1, u_1 + C) = (u_2, u_2 + C) = (E, E + C)$

$$\text{con } E = \frac{1 - Q - A}{2}$$

2) Si $1 - A - Q > 0$ y $CQ - A < 0$, o $1 - A - Q < 0$ y $CQ - A < 0$, las soluciones de la ecuación (3) son $u_1 < 0 < u_2$. En este caso, existe un unico punto de equilibrio al interior del primer cuadrante:

$$(u_2, u_2 + C) = (L, L + C); \text{ con } L = \frac{1}{2} \left(1 - A - Q + \sqrt{\Delta} \right)$$

3) Si $1 - A - Q = 0$ y $CQ - A < 0$, la ecuacion (3) tiene dos soluciones una positiva y otra negativa.

Entonces, se tiene un punto critico al interior del primer cuadrante

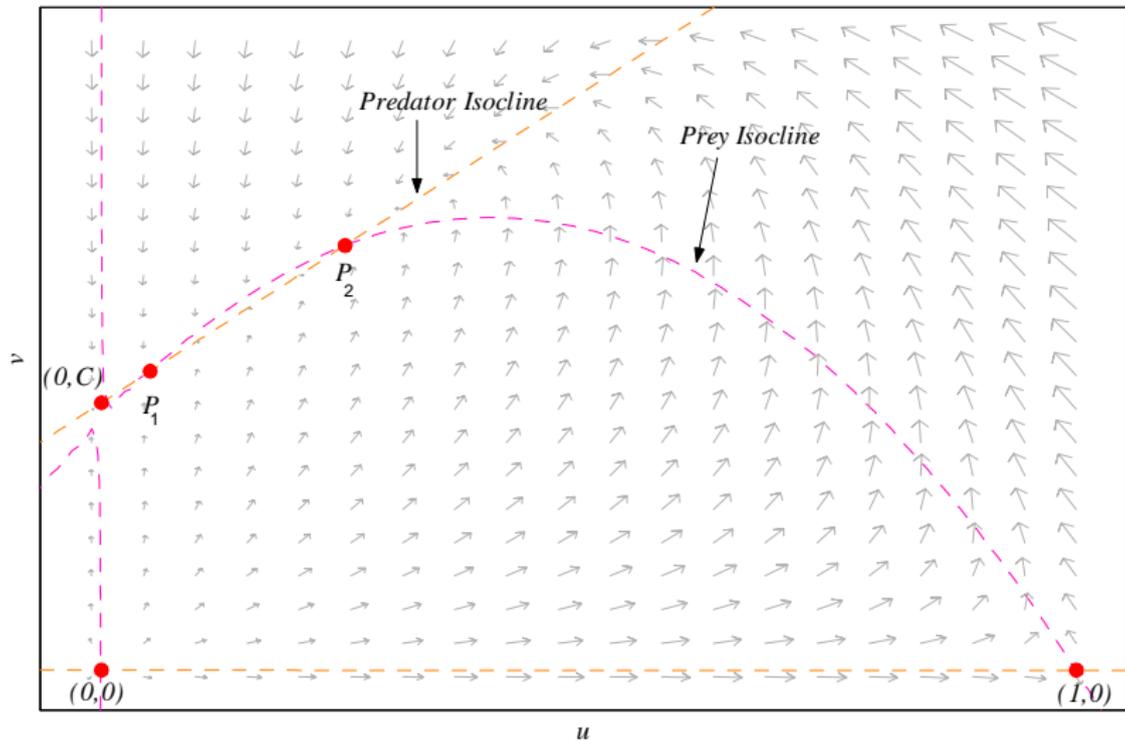
$$(F, F + C)$$

con $F = \sqrt{A - C(1 - A)}$ y $A - C(1 - A) > 0$

4) Si $1 - A - Q > 0$ y $CQ - A = 0$, la ecuación (3) tiene dos soluciones
 $u_1 = 0$ y $u_2 = G = 1 - A - Q = 1 - A - \frac{A}{C}$.

Entonces, existe un unico punto de equilibrio al interior del primer cuadrante $\left(\frac{C-A-AC}{C}, \frac{(C-A)(C+1)}{C}\right)$.

5) La ecuación (3) no tiene soluciones reales, entonces no hay puntos al interior del primer cuadrante, si y sólo si, $1 - A - Q = 0$ y $CQ - A > 0$, ó $1 - A - Q < 0$ y $CQ - A = 0$, ó $1 - A - Q < 0$ y $CQ - A > 0$.



RESULTADOS PRINCIPALES

Para el sistema (2) se tienen los siguientes resultados:

Lemma

La región $\tilde{\Gamma} = \{(u, v) \in \tilde{\Omega} / 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\}$ es una región de invarianza.

Lemma

Las soluciones son acotadas.

Para determinar que las soluciones son acotadas utilizaremos la compactificación de Poincaré, se efectúa el cambio de variable y el reescalamiento del tiempo dado por la función:

$$\theta : \tilde{\Omega} \times \mathbb{R} \longrightarrow \tilde{\Omega} \times \mathbb{R}$$

De modo que:

$$\theta(X, Y, T) = \left(\frac{X}{Y}, \frac{1}{Y}, Y^3 T\right) = (u, v, \tau)$$

Realizando un trabajo algebraico se obtiene el sistema:

$$\bar{U}_\eta : \begin{cases} \frac{dX}{dT} = -X (X^3 + (AY - Y + CY + SY) X^2 + a_1 X + a_2) \\ \frac{dY}{dT} = -SY^2 (X^2 + (AY + CY - 1) X + AY (CY - 1)) \end{cases}$$

con:

$$a_1 = MY^2 - CY^2 - AY^2 + SY^2 + ACY^2 - AMY^2 - CMY^2$$

$$a_2 = QY^2 - SY^2 - ACY^3 + AMY^3 + CMY^3 + ASY^3 + CSY^3 - ACMY^3$$

Evaluandola matriz $D\bar{U}_\eta(X, Y)$ en el punto $(0,0)$ se obtiene:

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

Para desingularizar el origen en el campo vectorial \bar{U}_η aplicamos el método del blowing up, donde se obtiene que $(0,0)$ es un punto de silla, para el cual el punto $(0, \infty)$ es un punto de silla en el campo vectorial compactificado. Entonces las orbitas son acotadas.

NATURALEZA DE LOS PUNTOS DE EQUILIBRIO SOBRE LOS EJES

La matriz Jacobiana del sistema (2) es:

$$DY_{\eta}(u, v) = \begin{pmatrix} -4u^3 + 3c_1u^2 + 2c_2u + c_3 & -Qu(u + C) \\ Sv(A + C + 2u - v) & S(A + u)(C + u - 2v) \end{pmatrix}$$

con

$$c_1 = 1 - C - A$$

$$c_2 = (A - C(A - 1) - Qv)$$

$$c_3 = C(A - Qv)$$

Lemma

Para todo $\eta = (A, B, C, Q) \in \mathbb{R}_+^4$, la singularidad $(1, 0)$ es un punto silla.

Lemma

El punto $P_0 = (0, 0)$ es un punto repulsor para cualquier valor de parametro.

Lemma

El punto de equilibrio $P_C = (0, C)$ es:

- i) Si $CQ - A < 0$ es un punto silla.
- ii) Si $CQ - A > 0$ es un punto atractor.
- iii) Si $CQ - A = 0$ es un punto atractor no hiperbolico.

Proof: Al evaluar la matriz jacobianan en el punto $(0, C)$ se obtiene:

$$DY_\eta(0, C) = C \begin{pmatrix} A - QC & 0 \\ AS & -AS \end{pmatrix}$$

Entonces, tenemos que $\det DY_\eta(0, C) = AS(CQ - A)$
y $\text{tr}DY_\eta(0, C) = -(CQ - A) - AS$.

NATURALEZA DE LOS PUNTOS DE EQUILIBRIO POSITIVOS

Las singularidades positivas se encuentran en la curva $v = u + C$.

Sea $h(u) = (1 - u)(u + A)$, entonces $h(u) - (u + C)Q = 0$

La matriz jacobiana es:

$$DY_{\eta}(u, u + C) = (u + C) \begin{pmatrix} h'(u)u & -Qu \\ S(u + A) & -S(u + A) \end{pmatrix}$$

con $h'(u) = (1 - 2u - A)$

$$\det(DY_{\eta}(u, u + C)) = S(u + A)(Q - h'(u))u$$

$$\text{tr}(DY_{\eta}(u, u + C)) = h'(u)u - S(u + A)$$

a) Si $Q > h'(u)$ implica que $\det DY_{\lambda}(u, u) > 0$, la naturaleza de la singularidad depende del signo de $\text{tr} DY_{\lambda}(u, u)$

b) Si $Q < h'(u)$ implica que $\det DY_{\lambda}(u, u) < 0$, el punto (u, u) es silla.

Theorem

El punto de equilibrio $(u_1, u_1 + C)$ es un punto silla.

Proof: La matriz Jacobiana es

$$DY_{\lambda}(u_1, u_1 + C) = (u_1 + C) \begin{pmatrix} h'(u_1) u_1 & -Qu_1 \\ S(u_1 + A) & -S(u_1 + A) \end{pmatrix}$$

donde $\det DY_{\lambda}(u_1, u_1 + C) = S(u_1 + A)(Q - h'(u_1)) u_1 < 0$

Por lo tanto el punto es silla.

Theorem

El punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$ es

i) Un punto atractor, si $h'(u_2) < \frac{S(u_2+A)}{u_2}$

ii) Un punto repulsor rodeado de un ciclo limite, si $h'(u_2) > \frac{S(u_2+A)}{u_2}$

iii) Es un foco debil, si $h'(u_2) = \frac{S(u_2+A)}{u_2}$

Proof: La matriz Jacobiana es

$$DY_{\lambda}(u_2, u_2 + C) = (u_2 + C) \begin{pmatrix} h'(u_2) u_2 & -Qu_2 \\ S(u_2 + A) & -S(u_2 + A) \end{pmatrix}$$

donde $\det DY_{\lambda}(u_2, u_2 + C) = S(u_2 + A)(Q - h'(u_2))u_2 > 0$

y la naturaleza depende de

$$\text{tra}(DY_{\eta}(u_2, u_2 + C)) = h'(u_2)u_2 - S(u_2 + A)$$

i) Si $h'(u_2) < \frac{S(u_2+A)}{u_2}$

Entonces el punto es atractor.

ii) Si $h'(u_2) > \frac{S(u_2+A)}{u_2}$

Entonces el punto es repulsor, rodeado de un ciclo límite, por el teorema de Poincaré-Bendixon.

iii) Si $h'(u_2) = \frac{S(u_2+A)}{u_2}$

Entonces el punto es un foco débil.

Theorem

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

- i) Un silla-nodo atractor si $2AS > (1 - A - Q)(Q - S)$*
- ii) Un silla-nodo repulsor si $2AS < (1 - A - Q)(Q - S)$*
- iii) Un punto cuspide si $2AS = (1 - A - Q)(Q - S)$*

Proof: En el punto de equilibrio $(E, E + C) = \left(\frac{1-A-Q}{2}, \frac{1-A-Q+2C}{2}\right)$ la matriz jacobiana es:

$$DY_{\eta}(E, E + C) = c_1 \begin{pmatrix} \frac{1}{4}Qc_1(c_1 + 2C) & -\frac{1}{4}Qc_1(c_1 + 2C) \\ \frac{1}{4}S(c_1 + 2A)(c_1 + 2C) & -\frac{1}{4}S(c_1 + 2A)(c_1 + 2C) \end{pmatrix}$$

con $c_1 = (1 - A - Q)$

entonces $\det DY_\eta(E, E + C) = 0$ y

$$\text{tr}DY_\eta(E, E + C) = (1 - A - Q)(Q - S) - 2AS$$

En el caso particular $2AS = (1 - A - Q)(Q - S)$ la matriz jacobiana es

$$DY_\eta(E, E + C) = \frac{1}{4}Q(1 - A - Q + 2C)(1 - A - Q) \begin{pmatrix} 1 & -1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}$$

cuya matriz en la forma de Jordan es

$$DY_\eta(E, E + C) = \frac{1}{4}Q(1 - A - Q + 2C)(1 - A - Q) \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

y tenemos la bifurcación Bogdanov-Takens, y el punto $(E, E + C)$ es un punto cuspide.

Theorem

El punto de equilibrio $(L, L + C)$ con

$$L = \frac{1}{2} \left(1 - A - Q + \sqrt{(A + Q - 1)^2 - 4(CQ - A)} \right) \text{ es:}$$

- i) Un punto atractor, si y sólo si, $(1 - 2L - A)L < S(A + L)$
- ii) Un punto repulsor rodeado de un ciclo limite, si y sólo si, $(1 - 2L - A)L > S(A + L)$
- iii) Un foco debil, si y sólo si, $(1 - 2L - A)L = S(A + L)$

La matriz jacobiana es

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

con

$$d_1 = 2(L + C)$$

entonces $\det DY_{\eta}(L, L + C) = LS(L + A)(2L + A - 1 + Q) > 0$

y la singularidad depende de

$$\text{tr}DY_{\eta}(L, L + C) = (1 - 2L - A)L - S(L + A)$$

i) Si $(1 - 2L - A)L < S(L + A)$

Entonces el punto es atractor.

ii) Si $(1 - 2L - A)L > S(L + A)$

Theorem

El punto de equilibrio $(F, F + C)$ con $F = \sqrt{A - CQ}$ es:

- i) Un punto atractor, si y sólo si, $(1 - 2F - A) F < S (F + A)$
- ii) Un punto repulsor rodeado de un ciclo limite, si y sólo si, $(1 - 2F - A) F > S (F + A)$
- iii) Un foco debil, si y sólo si, $(1 - 2F - A) F = S (F + A)$

La matriz jacobiana es

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

entonces $\det DY_{\eta}(F, F + C) = FS (F + A) (2F + A + Q - 1) > 0$

y la singularidad depende de

$$\text{tr}DY_{\eta}(F, F + C) = (1 - 2F - A) F - S (F + A)$$

- i) Si $(1 - 2F - A) F < S (F + A)$

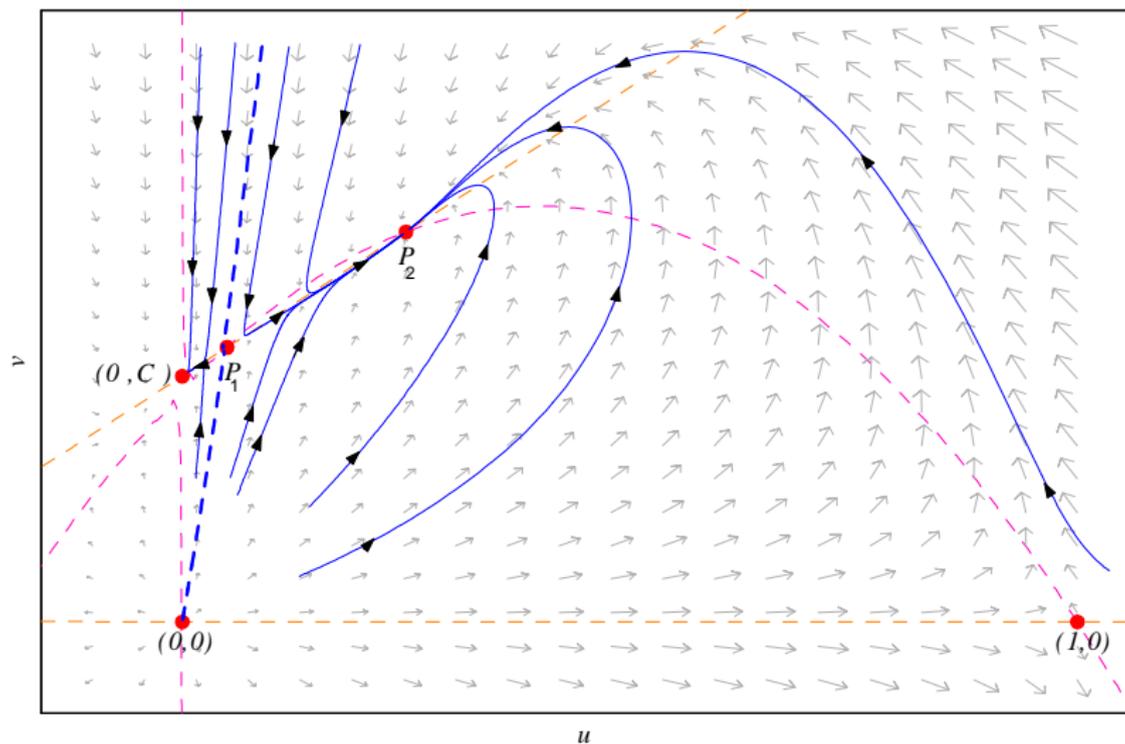
Entonces el punto es atractor.

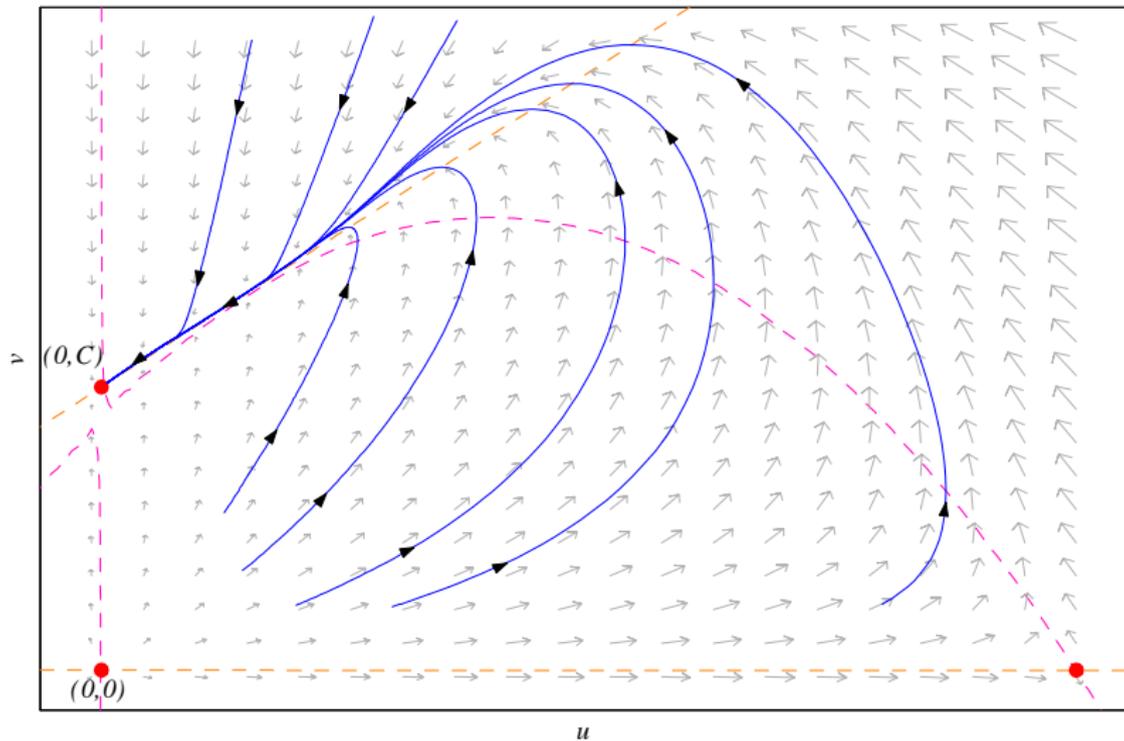
- ii) Si $(1 - 2F - A) F > S (F + A)$

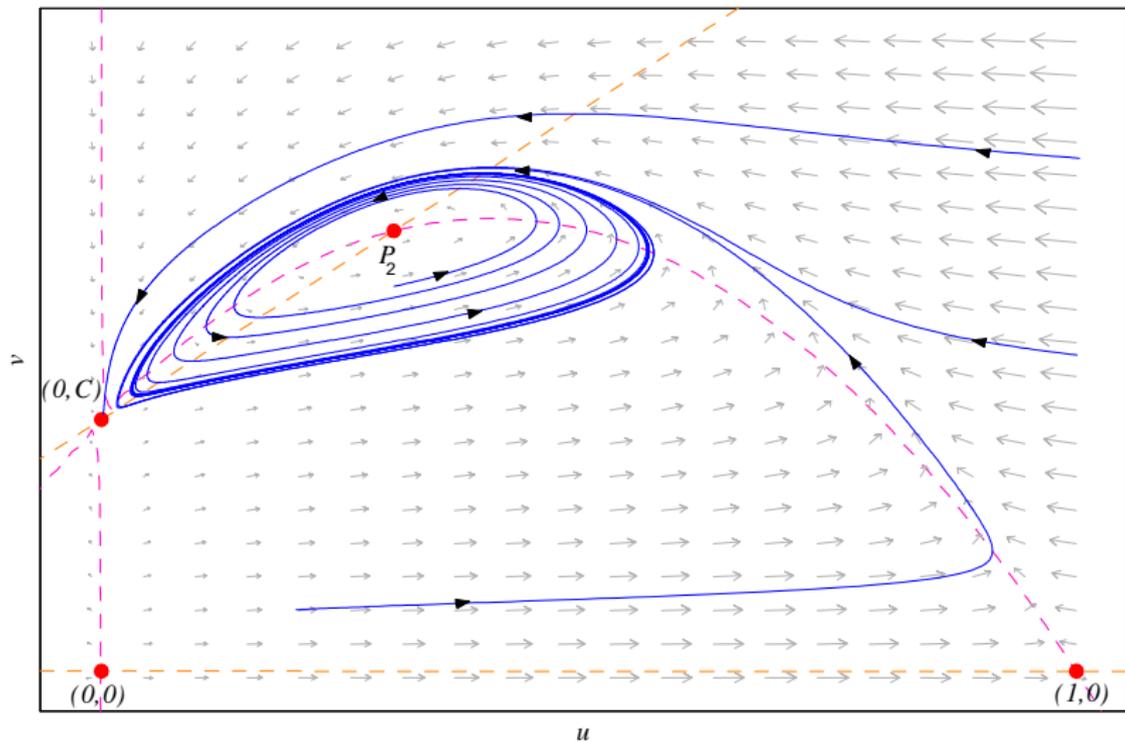
Entonces el punto es repulsor rodeado por un ciclo limite, por el teorema de Poincaré-Bendixon.

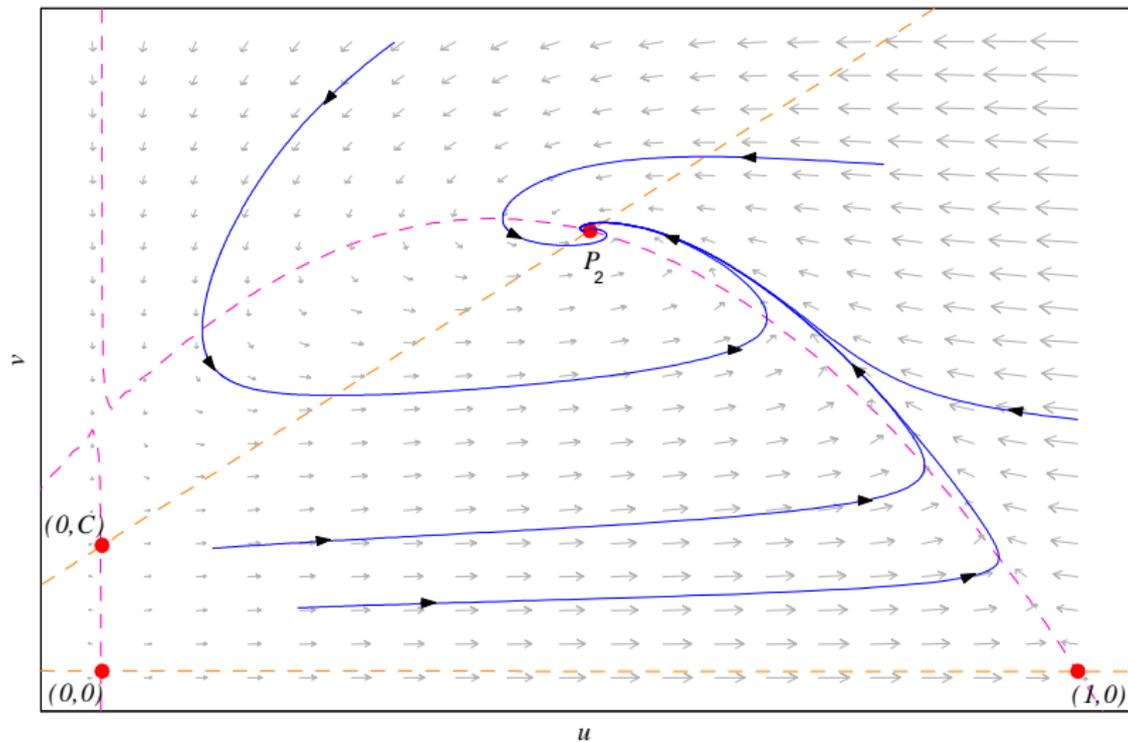
- iii) As $(1 - 2F - A) F = S (F + A)$

SIMULACIONES









CONCLUSIONES

Hemos establecido la estabilidad local de los puntos de equilibrio y tenemos que los puntos $(0,0)$ y $(1,0)$ son siempre un punto repulsor y un punto de silla, respectivamente, para todos los valores de los parámetros. Se demuestra que la dinámica del modelo en el que los depredadores tiene una alimentación alternativa a bajas densidades de presas, difiere de la del modelo de May Holling-Tanner, ya que el modelo estudiado aquí puede tener una, dos o ninguno los puntos de equilibrio positivo en el interior del primer cuadrante.

Se ha demostrado la existencia de dos puntos de equilibrio positivo, siendo uno de ellos siempre es un punto de silla. El otro puede ser un atractor, una repellor o un foco débil, dependiendo de la traza de su matriz jacobiana. Además, ambos puntos de equilibrio puede colapsar y se obtiene un punto cúspide (Bogdanov-Takens bifurcation).

Consecuencias Biologicas de los resultados.

Cantidad de ciclos limites

Existencia de una curva homoclinica

Existencia de una curva heteroclinica

Consecuencias de efecto Allee en la funcion de crecimiento de las presas.

- M. A. Aziz-Alaoui and M. Daher Okiye, Boundedness and global stability for a predator-prey model with modified Leslie-Gower and Holling-type II schemes, *Applied Mathematics Letters* 16 (2003), 1069-1075.
- C. Chicone, Ordinary differential equations with applications (2nd edition), *Texts in Applied Mathematics* 34, Springer (2006).
- B. González-Yañez, E. González-Olivares, and J. Mena-Lorca, Multistability on a Leslie-Gower Type predator-prey model with nonmonotonic functional response, In R. Mondaini and R. Dilao (eds.), *BIOMAT 2006 - International Symposium on Mathematical and Computational Biology*, World Scientific Co. Pte. Ltd., (2007) 359-384.
- Y. Li and D. Xiao, Bifurcations of a predator-prey system of Holling and Leslie types, *Chaos, Solitons and Fractals* 34 (2007) 8606–8620.
- E. Sáez and E. González-Olivares, Dynamics on a predator-prey model. *SIAM Journal of Applied Mathematics* 59 (1999) 1867-1878.

AGRADECIMIENTOS: 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.

GRACIAS