



Collaboration between predators and weak Allee effect in prey. Consequences on the dynamics of a predation model

Colaboración entre los depredadores y efecto Allee débil en las presas. Consecuencias en la dinámica de un modelo de depredación

Eduardo González-Olivares^{ID} and Alejandro Rojas-Palma^{ID}

Received, May. 01, 2022

Accepted, Jul. 11, 2022



How to cite this article:

González-Olivares E, Rojas-Palma A. *Colaboración entre los depredadores y efecto Allee débil en las presas. Consecuencias en la dinámica de un modelo de depredación*. *Selecciones Matemáticas*. 2022;9(1):173–183. <http://dx.doi.org/10.17268/se1.mat.2022.01.15>

Abstract

The interactions between predators and their prey in the real world are usually affected by diverse ecological phenomena acting on both the prey and the predators.

Collaboration or cooperation between predators is one of those behaviors, which has received less attention from researchers than competition among consumers. These contacts are important aspects of the dynamics of food chains and trophic webs.

In this work, we will study the influence of collaboration or cooperation (hunting cooperation) between predators to consume (or capture) their favorite prey, which are affected by an effect Allee weak.

We extend the results obtained in a previously published model, considering only collaboration between predators and in which the Allee effect is absent.

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

Resumen

Las interacciones entre los depredadores y sus presas en el mundo real son afectadas usualmente por diversos fenómenos ecológicos actuando tanto en las presas como en los depredadores.

La colaboración o cooperación entre los depredadores es una de esas conductas, la cual ha recibido menor atención de los investigadores que la competición entre los consumidores. Estas conductas influyen de manera importante en las dinámicas de las cadenas alimenticias o redes tróficas.

En este trabajo, estudiaremos la influencia de la colaboración o cooperación (hunting cooperation) entre los depredadores para consumir (o capturar) a sus presas favoritas, las cuales son afectadas por un efecto Allee débil.

Extendemos los resultados obtenidos en un modelo publicado anteriormente, considerando sólo colaboración entre los depredadores y en el cual el efecto Allee está ausente.

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

1. Introducción. Como ha sido bien comprobado, las interacciones sociales entre individuos de una misma especie influyen fuertemente en sus historias de vida [1, 2, 3]. La *colaboración* o *cooperación* (hunting cooperation) entre los depredadores para capturar sus presas es uno de esos comportamientos, el cual está recibiendo una creciente atención de los modeladores [29, 34, 42].

La caza cooperativa es común entre los animales, lo que beneficia la supervivencia de los depredadores como resultado de obtener suficiente comida a través de la colaboración [44].

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

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

Estos fenómenos no sólo tienen consecuencias en la relación entre las especies, sino que también, modifican las propiedades dinámicas del sistema que describe la interacción [23, 25, 26].

Existe un amplio conjunto de estudios que confirman el efecto estabilizador que tiene la competencia entre depredadores sobre el sistema que describe la interacción [23]. Esto se corrobora por la existencia de una gran región del espacio de parámetros donde el sistema posee un único punto de equilibrio en el plano de fase, el cual es globalmente asintóticamente estable (gas) [23].

Por su parte, la cooperación (colaboración) es un comportamiento social bastante frecuente en la naturaleza representando un mecanismo desarrollado a través de la evolución para mejorar las habilidades de caza y las posibilidades de supervivencia [15].

Por ejemplo, corales que son consumidos por un tipo de estrella de mar [1, 3], los lobos que siguen a los bisontes [34], hienas persiguiendo a los búfalos [14], perros salvajes africanos (lincaones) en busca de cebras [14], etc.

La colaboración o cooperación entre los depredadores para capturar sus presas puede originar dinámicas más complejas e inusuales [1, 2, 3]. Por ejemplo en [24], se prueba 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. Este comportamiento social es bastante frecuente en la naturaleza [3].

Sin embargo, a pesar del impacto en las interacciones dinámicas, esta conducta ha sido analizada sólo en pocos artículos [3, 24, 42, 44].

Se asumirá que en la cooperación de caza, la acción de los depredadores depende tanto de la densidad de presas como de depredadores. Supondremos 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.

Esta suposición será modelada, reemplazando en el modelo original de Leslie-Gower, la tasa de ataque constante q por un término dependiendo linealmente de la densidad [42]. Se tiene así que la respuesta funcional es descrita por la función:

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

donde $x = x(t)$ indica el tamaño de una población de presas para $t \geq 0$. El parámetro $a > 0$ describe la cooperación de depredadores en la caza [42, 45]. El término $\frac{a}{q}y$ indica el *término de cooperación*.

Obviamente, si $a = 0$, obtenemos un modelo depredador-presa sin cooperación de caza [26, 31, 32].

Observamos que si $a < 0$, esto correspondería a la interferencia o competencia del depredador, pero en este caso se debe cumplir que $q + ay > 0$, para representar un modelo de depredación.

También podría ser interpretado como el uso de refugio por una fracción de la población de presas proporcional a los encuentros entre ambas especies [21, 22].

El efecto Allee

El efecto Allee es un fenómeno ecológico caracterizado por una correlación (positiva) entre el tamaño o densidad de la población y la aptitud individual media de una población o especie [40, 41], a menudo medida como tasa de crecimiento de la población per cápita. En Ciencias Pesqueras este fenómeno es denominado *depensación* [33].

Ocurre a bajas densidades de población, donde la *tasa de crecimiento per cápita* $\frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$ es una función respecto a 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 [4].

Algunas poblaciones pueden exhibir el efecto Allee debido a una amplia gama de fenómenos biológicos, como la termorregulación social, la dificultad de apareamiento, la reducción de la vigilancia contra la depredación, la mala alimentación en bajas densidades, etc. Es decir, varias otras causas pueden conducir a este fenómeno (ver Tabla 1 en [5] o Tabla 2.1 en [12]). Investigaciones recientes muestran que dos o más efectos Allee producidos por diferentes motivos pueden generar mecanismos que actúan simultáneamente en una misma población (ver Tabla 2 en [5] o Tabla 2.2 en [12]). La influencia combinada de algunos de estos fenómenos se denomina *efecto Allee múltiple* [5, 7].

Para este fenómeno social, se han formulado diversas expresiones matemáticas, aunque muchas de ellas son topológicamente equivalentes [19] y tienen similares efectos dinámicos en los modelos de depredación.

En este trabajo, emplearemos la forma matemática más común para describir el efecto Allee el cual se representa por la ecuación diferencial no lineal de tercer grado [30].

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

donde $x = x(t)$ indica el tamaño de una población para $t \geq 0$. Los parámetros r y K tienen los mismos significados que en la ecuación logística, es decir, indican la tasa de crecimiento intrínseca de la población

y la capacidad de carga ambiental, respectivamente, mientras que m es el parámetro asociado con el efecto Allee.

Si $m > 0$, el parámetro se denomina *mínimo de población viable* o *umbral de extinción* y se tiene un fuerte efecto Allee [25]. Claramente, si $0 < x < m$ en la ecuación (0), entonces $\frac{dx}{dt} < 0$, lo que implica que la población tiende a la extinción.

Si $m \leq 0$, se tiene un efecto Allee débil [12, 30].

Se debe tener presente que el parámetro m tiene las mismas unidades de medida que la variable x , esto es, densidad o biomasa. El caso $m < 0$, se interpreta en base a la tasa de crecimiento per cápita, cuando la ecuación $\frac{1}{x} \frac{dx}{dt}$ es una función creciente.

Por lo tanto, 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, $-K < m << K$.

Así, el efecto Allee fuerte se caracteriza por la existencia del umbral crítico $m > 0$, por debajo del cual las poblaciones se extinguen; mientras que el efecto Allee débil no induce un umbral tal que las poblaciones pequeñas puedan sobrevivir, sino que su tasa de crecimiento per capita es positiva a bajos tamaños poblacionales.

En este trabajo utilizaremos la ecuación (0) considerando $m \leq 0$, mientras que en [27], se estudió el caso $m > 0$.

Otras formas matemáticas para describir este fenómeno son dadas por las ecuaciones:

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

con $a, b > 0$, la cual es deducida en [13, 43] y también propuesta en [41].

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

con $m, b > 0$, propuesto en [7] y utilizado recientemente en modelos de depredación [8].

$$3. \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right)x - bx \exp(-cx),$$

con $b, c > 0$, derivado por J. R. Philip en 1957 [38], dando argumentos probabilísticos.

Este trabajo está organizado de la siguiente manera: En la Sección 2 describiremos el modelo a estudiar y en la Sección 3 describiremos las propiedades fundamentales del modelo cuando $m \leq 0$. Las implicaciones ecológicas de nuestros resultados analíticos son discutidos en la última Sección 4.

2. Proposición del modelo. El modelo a estudiar está basado en el modelo de Leslie-Gower [31, 32], considerando que las presas son afectadas por un efecto Allee débil, que los depredadores disponen de un alimento alternativo y que además cooperan para conseguir su presa favorita. Es descrito por el siguiente sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales autónomas del tipo Kolmogorov [16, 18]:

$$X_{\mu}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m)x - (q + ay)xy, \\ \frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right) y, \end{cases} \quad (2.1)$$

donde $x = x(t)$ e $y = y(t)$ representan los tamaños de las poblaciones de presas y depredadores, respectivamente, para $t \geq 0$, con $\mu = (r, K, q, a, s, n, c, m) \in \mathbb{R}_+^7 \times]-K, K[$. Los parámetros 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 mínimo de población viable [11, 12, 25, 30];

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.

α es la constante de cooperación del depredador en la caza.

El sistema (2.1) está definido a lo largo del primer cuadrante para todo valor de m , es decir,

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

Los puntos de equilibrio del sistema (2.1) 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

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

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

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

Diferentes casos surgen al considerar efecto Allee fuerte o débil, es decir si $m > 0$, $m < 0$, o $m = 0$.

Cuando $m = 0$, el punto de equilibrio $(m, 0)$ coincide con el punto $(0, 0)$.

Cuando $m < 0$, el punto de equilibrio $(m, 0)$ está ubicado en el segundo cuadrante, y no tiene significado ecológico, pero influye en la dinámica del sistema (2.1), como mostraremos en este trabajo.

De ahora en adelante consideraremos $m \leq 0$, esto es, la población de presas es afectada por un efecto Allee débil.

Para simplificar los cálculos realizaremos un cambio de variables y un reescalamiento del tiempo, descrito a continuación:

Lema 2.1 (Sistema topológicamente equivalente).

El sistema (2.1) es topológicamente equivalente al sistema del tipo Kolmogorov [16, 18]

$$Y_\nu(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} &= ((1-u)(u-M) - Q(1+Av)v)u(u+C), \\ \frac{dv}{d\tau} &= S(u+C-v)v, \end{cases} \quad (2.2)$$

donde $\nu = (Q, A, S, C, M) \in \mathbb{R}_+^3 \times]-1, 1[$, con $C = \frac{c}{nK}$, $M = \frac{m}{K}$, $Q = \frac{qn}{r}$, $A = \frac{anK}{q}$ y $S = \frac{s}{rK}$.

El nuevo sistema está definido en la región $\bar{\Omega} = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2 : 0 \leq u, 0 \leq v\}$.

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

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

Factorizando y simplificando se tiene

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

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,

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

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 (2.2). \square

Observación 2.1. El sistema (2.2) o el campo vectorial $Y_\nu(u, v)$ está definido en

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

Nosotros hemos construido un difeomorfismo $\varphi : \bar{\Omega} \times \mathbb{R} \rightarrow \Omega \times \mathbb{R}$, 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

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

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

entonces, el difeomorfismo preserva la orientación del tiempo.

Si $M > 0$, los puntos de equilibrio positivos del sistema (2.2) o campo vectorial $Y_\nu(u, v)$ son $(0, 0)$, $(M, 0)$, $(1, 0)$, $(0, C)$ y aquellos que están en la intersección de las isoclinas

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

Cuando $M \leq 0$, los puntos de equilibrio positivos son $(0, 0)$, $(1, 0)$, $(0, C)$ y aquellos de coordenadas (u_e, v_e) que están en la intersección de las isoclinas.

La abscisa u_e de los puntos de equilibrio positivos (u_e, v_e) , satisface la ecuación polinomial

$$P(u) = (AQ + 1)u^2 - a_1u + a_0 = 0. \quad (2.3)$$

con

$$a_1 = M + 1 - Q(2AC + 1) \text{ y } a_0 = M + CQ(AC + 1).$$

Sea $M = -N$, con $N \geq 0$; se tiene

$$a_1 = -N + 1 - Q(2AC + 1) \text{ y } a_0 = -N + CQ(AC + 1).$$

A. Asumiendo $N > 0$ y

A1. Suponiendo $a_1 = -N + 1 - Q(2AC + 1) > 0$ y $a_0 = -N + CQ(AC + 1) > 0$.

Sea

$$\begin{aligned} \Delta &= (-N + 1 - Q(2AC + 1))^2 - 4(AQ + 1)(-N + CQ(AC + 1)) \\ &= N^2 + (2Q(2AC + 1) + 4AQ + 2)N + \left((Q(2AC + 1) - 1)^2 - 4CQ(AC + 1)(AQ + 1) \right) \\ &= N^2 + (2Q + 4AQ + 4ACQ + 2)N - 4CQ(C + 1)A + \left((Q - 1)^2 - 4CQ \right) \\ &= N^2 + 2(Q + 2AQ + 2ACQ + 1)N - 4CQ(C + 1)A + \left((Q - 1)^2 - 4CQ \right) \end{aligned}$$

A1a) $\Delta > 0$, si y sólo si, $-4CQ(C + 1)A + \left((Q - 1)^2 - 4CQ \right) > 0$, es decir, si solo si,

$$A < \frac{(Q-1)^2 - 4CQ}{4CQ(C+1)}.$$

En este caso, la ecuación (2.3) tiene dos raíces positivas las cuales son

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

con $0 < u_1 < u_2 < 1$.

A1b) $\Delta = 0$, si $-4CQ(C + 1)A + \left((Q - 1)^2 - 4CQ \right) = 0$, es decir, si solo si,

$$A = \frac{(Q-1)^2 - 4CQ}{4CQ(C+1)}.$$

Entonces la ecuación (2.3) tiene una raíz positiva de multiplicidad 2, la cual es

$$u_* = \frac{1}{2(AQ+1)} a_1.$$

A1c) $\Delta < 0$, si $-4CQ(C + 1)A + \left((Q - 1)^2 - 4CQ \right) < 0$, es decir, si solo si,

$$A > \frac{(Q-1)^2 - 4CQ}{4CQ(C+1)}.$$

la ecuación (3) no tiene raíces positivas

A2. Suponiendo $a_1 = -N + 1 - Q(2AC + 1) \leq 0$ y $a_0 = -N + CQ(AC + 1) > 0$, la ecuación $P(u) = 0$, no tiene raíces reales positivas.

A3. Suponiendo $a_0 = -N + CQ(AC + 1) < 0$, para cualquiera sea el signo de $a_1 = -N + 1 - Q(2AC + 1)$, la ecuación $P(u) = 0$ tiene una raíz real positiva.

B. Para $M = N = 0$ la ecuación (2.3) se reduce a

$$(AQ + 1)u^2 - (1 - Q(2AC + 1))u + (CQ(AC + 1)) = 0$$

B.a) Asumiendo $1 - Q(2AC + 1) > 0$.

Sea

$$\begin{aligned} \Delta_0 &= (1 - Q(2AC + 1))^2 - 4(AQ + 1)(CQ(AC + 1)) \\ &= -2Q - 4CQ + Q^2 - 4AC^2Q - 4ACQ + 1 \\ &= (-4QC^2 - 4QC)A + (Q^2 - 4CQ - 2Q + 1) \\ &= -4CQ(C + 1)A + \left((Q - 1)^2 - 4CQ \right). \end{aligned}$$

Considerando el signo de Δ_0 tenemos

B.a1) Para $\Delta_0 > 0$, se tiene dos soluciones positivas dadas por

$$\begin{aligned} u_1 &= \frac{1}{2(AQ+1)} \left((1 - Q(2AC + 1)) - \sqrt{\Delta_0} \right) \text{ y} \\ u_2 &= \frac{1}{2(AQ+1)} \left((1 - Q(2AC + 1)) + \sqrt{\Delta_0} \right), \end{aligned}$$

con $0 < u_1 < u_2 < 1$.

Esto se cumple, si y sólo si, $A < \frac{(Q-1)^2 - 4CQ}{4CQ(C+1)}$.

B.a2) Para $\Delta_0 = 0$, se tiene una solución positiva dada por

$$u^* = \frac{1}{2(AQ+1)} (1 - Q(2AC + 1)).$$

B.a3) Para $\Delta_0 < 0$, no existen soluciones positivas.

B.b) Asumiendo $1 - Q(2AC + 1) \leq 0$, no existen soluciones positivas.

Entonces consideraremos sólo algunas de estas alternativas, enfocadas en el caso $M = 0$.

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

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

con,

$$DY_\nu(u, v)_{11} = ((1 - u)(u - M) - Q(1 + Av)v)u + ((1 - u)(u - M) - Q(1 + Av)v)(u + C) + u(u + C)(M - 2u + 1).$$

3. Resultados principales. Para el sistema (2.2) se tiene las siguientes propiedades generales

Lema 3.1.

1. Existe una región positivamente invariante

$$\bar{\Gamma} = \{(u, v) \in \bar{\Omega} : 0 \leq u \leq 1, v \geq 0\}.$$

2. Las soluciones son uniformemente acotadas.

Demostración:

1. Como el sistema (2.2) es del tipo Kolmogorov, los ejes coordenados son conjuntos invariantes,

Considerando $u = 1$, se tiene que el sistema se reduce a:

$$\frac{du}{d\tau} = -Q(1 + Av)v(1 + C),$$

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

Como $\frac{du}{d\tau} < 0$, significa que las soluciones cruzan la recta $u = 1$ hacia la izquierda.

Para cualquiera sea el signo de $\frac{dv}{d\tau} < 0$, las soluciones entran a la región $\bar{\Gamma}$ y las que tienen condiciones iniciales a la izquierda de la recta $u = 1$, no pueden salir de dicha región.

2. Ver [26] en que se utiliza el Teorema de comparación descrito en [6]. □

Cuando $M \leq 0$ el sistema (2.2) tiene las siguientes propiedades:

Lema 3.2. Naturaleza de los puntos de equilibrio sobre los ejes

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

1.1) un punto silla hiperbólico, si y sólo si, $M < 0$,

1.2) un punto silla-nodo no-hiperbólico, si y sólo si, $M = 0$,

2. El punto $(1, 0)$ es un punto silla hiperbólico.

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

Demostración: Es inmediata evaluando la matriz jacobiana, ya que

1. Como

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

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

Según el teorema de la traza y el determinante, el equilibrio $(0, 0)$ es un repulsor hiperbólico, se tiene que:

1.1) si $M < 0$, $\det DY_\nu(0, 0) < 0$ y el punto $(0, 0)$ es un punto silla hiperbólico.

1.2) si $M = 0$, $\det DY_\nu(0, 0) = 0$ y el punto $(0, 0)$ es un punto silla-nodo no-hiperbólico.

2. En el punto $(1, 0)$ se tiene que

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

Como $\det DY_\nu(1, 0) = -(1 - M)(1 + C)^2 < 0$, para todo valor de $M < 1$, el equilibrio $(1, 0)$ es un punto silla hiperbólica.

3. Como

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

con

$$\det DY_\nu(0, C) = (M + Q(1 + AC)C)SC \text{ y } \text{tr} DY_\nu(0, C) = -(M + Q(1 + AC) + S)C.$$

3.1) si $M < 0$, $\det DY_\nu(0, C)$ depende del factor

$$T = M + Q(1 + AC)C = -N + Q(1 + AC)C, \text{ con } M = -N.$$

3.1a) Si $T < 0$, es decir, si $N > Q(1 + AC)C$, el punto $(0, C)$ es un punto silla hiperbólica.

3.1b) Si $T > 0$, es decir, si $N < Q(1 + AC)C$, la naturaleza del punto $(0, C)$ depende de la traza, esto es del factor $T_0 = M + Q(1 + AC) + S$.

Si $T_0 > 0$, o sea, si $S > N - Q(1 + AC)$ el punto $(0, C)$ es un nodo atractor.

Si $T_0 < 0$, esto es, si $S < N - Q(1 + AC)$ el punto $(0, C)$ es un nodo repulsor.

Si $T_0 = 0$, o sea, si $S = N - Q(1 + AC)$ el punto $(0, C)$ es un silla-nodo atractor.

3.1c) Si $T = 0$, esto es, si $N = Q(1 + AC)C$, el punto $(0, C)$ es un silla-nodo atractor.

3.2) si $M = 0$, $\det DY_\nu(0, 0) = 0$ y el punto $(0, 0)$ es un punto silla-nodo no-hiperbólico

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

En lo que sigue, se asumirá en el modelo que la población de presas es afectada por una efecto Allee débil [25], y que los depredadores son generalistas, analizando solo los casos en que $M = 0$ y algunos en que $M < 0$.

Naturaleza de los puntos de equilibrio positivos

Caso B

Para $M = N = 0$ la ecuación (2.3) depende principalmente del signo de $a_1 = 1 - Q(2AC + 1)$; entonces, la ecuación polinomial $P(u) = 0$, puede tener

1) dos raíces reales positivas, si y solo si, $\Delta_0 > 0$. Son.

$$u_1 = \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 - \sqrt{\Delta_0}) \text{ y } u_2 = \frac{1}{2(AQ+1)}(a_1 + \sqrt{\Delta_0}),$$

con $0 < u_1 < u_2 < 1$.

2) una raíz real positiva, si y solo si, $\Delta_0 = 0$. Esta es

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

Además, $v_1 = u_1 + C$ and $v_2 = u_2 + C$.

Considerando la evaluación de la matriz en los puntos $(u, u + C)$, cuando existen en $\bar{\Gamma}$, se tiene que

$$\det DY_\nu(u, u + C) = Su(C + u)^2(Q + 2u + 2ACQ + 2AQ u - 1),$$

cuyo signo depende del factor

$$\begin{aligned} T &= 2(AQ + 1)u + (Q + 2ACQ - 1) \\ &= 2(AQ + 1)u - a_1 \end{aligned}$$

A su vez la traza es

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

Teorema 3.1. *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, $\det DY_\nu(u_1, u_1 + C) = Su_1(C + u_1)^2(-\sqrt{\Delta}) < 0$.

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

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 $(u_1, u_1 + C)$.

Nota 3.1. *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 3.2. *Existencia de una curva homoclínica [10, 37]*

Existe una curva homoclínica 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 que coinciden las dos variedades.

Demostración: Utilizando 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 $u = 1$ (frontera de la región de invarianza $\bar{\Gamma}$). 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:

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

Luego, existe 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 las variedades estable superior y la variedad inestable derecha del punto silla $(u_1, u_1 + C)$ y rodeando al punto $(u_2, u_2 + C)$. \square

Notamos que en la demostración anterior no depende del parámetro M y podría ser similar al caso $M < 0$, cuando existen dos puntos de equilibrio positivos.

Teorema 3.3. Existencia de curvas heteroclínicas [10, 37]

Existen condiciones en el espacio de parámetros para las cuales se genera

a) una curva heteroclínica γ determinada por la variedad estable superior $W_+^s(u_1, u_1 + C)$ del punto $(u_1, u_1 + C)$ y la variedad inestable superior $W_+^u(1, 0)$ del punto $(1, 0)$.

b) una curva heteroclínica uniendo los puntos $(1, 0)$ y $(0, C)$.

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

a) Supongamos, $0 < v^u < v^s$, entonces el ω -límite de $W_+^u(1, 0)$ puede ser

- i) el punto $(u_2, u_2 + C)$, cuando este es un nodo o foco atractor, o
- ii) un ciclo límite atractor rodeando al punto $(u_2, u_2 + C)$, cuando es foco repulsor, o
- iii) un ciclo límite atractor rodeando al punto $(u_2, u_2 + C)$, cuando es foco atractor, rodeado por un ciclo límite inestable, o
- iv) el punto $(u_1, u_1 + C)$, originando una curva heteroclínica γ .

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

b) Supongamos que $0 < v^s < v^u$, entonces el ω -límite de $W_+^u(1, 0)$ debe ser el nodo atractor $(0, C)$, originando una distinta curva heteroclínica. \square

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 3.4. Naturaleza del punto $(u_2, u_2 + C)$

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

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

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

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

- 2.1 un atractor rodeado por un ciclo límite inestable.
- 2.2 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 [35, 39].

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 la traza. Se tiene que:

$$\text{tr}DY_\nu(u_2, u_2 + C) = (u_2(-2u_2 + 1) - S)(u_2 + C).$$

cuyo signo depende del factor:

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

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. \square

Observación 3.1. Cuando el punto de equilibrio es un repulsor, se puede generar un ciclo límite estable mediante la bifurcación de Hopf [17]. Ese ciclo límite puede romperse y las soluciones tenderán a lo largo del tiempo al punto atractor $(0, C)$. Más detalles de esta situación se verán a continuación.

Corolario 3.1. Existencia de un ciclo límite

Existe una bifurcación de Hopf [10, 37] en el punto de equilibrio $(u_2, u_2 + C)$ para el valor de la bifurcación $S = u_2(-2u_2 + 1)$.

Demostración: La demostración sigue de la primera parte del teorema descrito anteriormente, cuando $\det DY_\nu(u_2, u_2 + C) > 0$ y $\text{tr} DY_\nu(u_2, u_2 + C)$ cambia de signo.

Además, la condición de transversalidad [10, 37] se verifica ya que

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

Teorema 3.5. Bifurcación de Bogdanov-Takens [10, 37]

Existen condiciones en el espacio de parámetros para las cuales el punto $(u^*, u^* + C)$ es

1. silla-nodo repulsor, si y solo si, $\frac{1}{2(AQ+1)}a_1 \left(-2 \left(\frac{1}{2(AQ+1)}a_1\right) + 1\right) > S$,
2. silla-nodo atractor, si y solo si, $\frac{1}{2(AQ+1)}a_1 \left(-2 \left(\frac{1}{2(AQ+1)}a_1\right) + 1\right) < S$,
3. punto cúspide, si y solo si, $\frac{1}{2(AQ+1)}a_1 \left(-2 \left(\frac{1}{2(AQ+1)}a_1\right) + 1\right) = S$.

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

La tesis se cumple, según el signo de

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

Observación 3.2. Las condiciones para la existencia de la Bifurcación de Bogdanov-Takens que deben cumplirse simultáneamente son que el determinante y la traza de la matriz Jacobiana evaluada en el equilibrio correspondiente se anulen. Esto implica que ambos valores propios se anulan [10, 37] y el punto silla pasa a ser un punto cúspide.

4. Conclusiones. Es bien sabido que el efecto Allee tiene un gran impacto en la persistencia, invasión y evolución de variadas especies. Muchos modelos matemáticos han investigado el impacto del efecto Allee así como los efectos conjuntos que incorporan tanto el efecto Allee como relaciones interespecíficas en los modelos depredador-presa [44, 45]. Recientemente, se ha explorado la incidencia de un comportamiento cooperativo de caza en los depredadores [28] y se ha establecido que la colaboración de caza dentro de ciertos márgenes puede ayudar a la supervivencia de los depredadores que no podría existir en el sistema en ausencia de cooperación [44].

En este trabajo, hemos estudiado una modificación del modelo de Leslie-Gower [31, 32], considerando la colaboración entre los depredadores, ampliando los resultados obtenidos en un artículo anterior [45].

Hemos verificado que el sistema de ecuaciones diferenciales no lineales tiene una dinámica más variada que la del modelo Leslie original [30], y también es lo suficientemente diferente al sistema que considera competencia (o interferencia) entre individuos de la población de depredadores [23].

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

1. Existe un punto de equilibrio sobre el eje vertical, que puede ser un punto silla o un punto atractor, según determinadas condiciones del espacio de parámetros.
Esto implica que la población de presas se extingue, mientras que la población de depredadores se mantiene en el medio ambiente por disponer de un alimento alternativo.
2. Existe un subconjunto de valores de parámetros para los cuales hay un punto de equilibrio positivo que es atractor. Esto implica que las poblaciones pueden coexistir para ciertos tamaños poblacionales cercanos a esos puntos.
3. También, cuando existe un ciclo límite obtenido por bifurcación de Hopf; se tiene entonces que las poblaciones subsisten en el medio ambiente, variando en forma continua los tamaños poblacionales.

Estas oscilaciones pueden ser inducidas únicamente debido a la cooperación, dado que en el modelo estudiado, está basado en la respuesta funcional lineal, la cual no produce oscilaciones si no se considera la cooperación para capturar su alimento.

No obstante, la cooperación en la caza por parte de los depredadores puede tener efectos no solo positivos, sino también negativos para ellos. Si la colaboración es demasiado intensa, implica que la densidad de equilibrio de depredadores disminuye con un mayor aumento de la tasa de cooperación.

Claramente si hay demasiada cooperación entre los depredadores (cuando $a \rightarrow \infty$) puede ser contraproducente para esa especie, ya que pueden sobreexplotar a sus presas y estas tienden a la extinción, puesto que el punto $(0, C)$ es atractor para toda condición de parámetros.

Aunque la facilidad para conseguir alimento puede ayudar en la supervivencia de la población de los depredadores, pues podrían extinguirse más fácilmente sin cooperación en la caza entre ellos. Esta afirmación se sustenta porque en el modelo de Leslie-Gower original, es posible que el punto $(K, 0)$ sea un atractor. En el modelo estudiado es un punto silla y no es posible la extinción de los depredadores.

Comparando el modelo estudiado en este trabajo, con aquel que considera efecto Allee fuerte [27], observamos que en general no existe mucha diferencia en sus dinámicas, salvo que tiene un punto de equilibrio menos. Esto implica que el comportamiento del sistema depende principalmente de la colaboración entre los depredadores generalistas, más que en el efecto Allee afectando a la población de presas.

También existe una cercanía de comportamientos dinámicos con el modelo estudiado en [26], en el cual el efecto Allee está ausente y tienen diferentes formas para expresar la colaboración entre los depredadores.

ORCID and License

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

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

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

Referencias

- [1] Antonelli PL, Kazarinoff ND. Starfish predation of a growing coral reef community. *J. Theor. Biol.* 1984; 107:667-684.
- [2] Antonelli PL, Kazarinoff ND. Modelling density-dependent aggregation and reproduction in certain terrestrial and marine ecosystems: A comparative study, *Ecological Modelling* 1988; 41:219-227.
- [3] Antonelli PL, Lin X. Bifurcation analysis on a coral-starfish model. *Math. and Computer Modelling.* 1990; 13: 35-44.
- [4] Bazykin AD. *Nonlinear Dynamics of interacting populations.* Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. 1998.
- [5] Berec L, Angulo E, Courchamp F. Multiple Allee effects and population management. *Trends in Ecology and Evolution.* 2007; 22:185-191.
- [6] Birkhoff G, Rota GS. *Ordinary Differential Equations (4th ed.).* New York: John Wiley & Sons, 1989.
- [7] Boukal DS, Berec L. Single-species models and the Allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *J. of Theoretical Biology.* 2002; 218:375-394.
- [8] Boukal DS, Sabelis MW, Berec L. How predator functional responses and Allee effects in prey affect the paradox of enrichment and population collapses. *Theoretical Population Biology.* 2007; 72:136-147.
- [9] Boukal DS, Berec L. Modelling mate-finding Allee effects and populations dynamics, with applications in pest control, *Population Ecology.* 2009; 51: 445-458.
- [10] Chicone C. *Ordinary differential equations with applications (2nd edition),* Texts in Applied Mathematics 34, Springer, 2006.
- [11] Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B. Inverse dependence and the Allee effect, *Trends in Ecology and Evolution.* 1999; 14:405-410.
- [12] Courchamp F, Berec L, Gascoigne J. *Allee effects in Ecology and Conservation,* Oxford University Press 2007.
- [13] Dennis B. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural Resource Modeling.* 1989; 3: 481-538. Published by Princeton University Press 2002.
- [14] Dugatkin LA. (Editor) *Model systems in Behavioral Ecology. Integrating conceptual, theoretical, and empirical approaches,* Princeton University Press 2002.
- [15] Francomano E, Hilker FM, Paliaga M, Venturino E. Separatrix reconstruction to identify tipping points in an eco-epidemiological model, *Appl Math Comput.* 2018; 31(8):80-91.
- [16] Freedman HI. *Deterministic Mathematical Model in Population Ecology,* Marcel Dekker 1980.
- [17] Gaiko V. *Global Bifurcation theory and Hilbert's sixteenth problem,* Springer, Boston, 2003.
- [18] Goh B-S. *Management and Analysis of Biological Populations,* Elsevier Scientific Publishing Company, 1980.
- [19] González-Olivares E, González-Yañez B, Mena-Lorca J, Ramos-Jiliberto R. Modelling the Allee effect: Are the different mathematical forms proposed equivalents? In: R. Mondaini (Ed.) in *Proceedings of the International Symposium on Mathematical and Computational Biology BIOMAT 2006,* E-papers Serviços Editoriais Ltda., Rio de Janeiro. 2007; 53-71.
- [20] González-Olivares E, Mena-Lorca J, Rojas-Palma A, Flores JD. Dynamical complexities in the Leslie-Gower predator-prey model as consequences of the Allee effect on prey, *Applied Mathematical Modelling.* 2011; 35:366-381.
- [21] González-Olivares E, González-Yañez B, Becerra-Klix R. Prey refuge use as a function of predator-prey encounters, Private communication, submitted to *International J. of Biomathematics.* 2012.
- [22] González-Olivares E, González-Yañez B, Becerra-Klix R, Ramos-Jiliberto R. Multiple stable states in a model based on predator-induced defenses, *Ecological Complexity.* 2017; 32:111-120.
- [23] González-Olivares E, Cabrera-Villegas J, Córdova-Lepe F, Rojas Palma A. Competition among predators and Allee effect on prey: their influence on a Gause-type predation model, *Mathematical Problems in Engineering,* vol. 2019, Article ID 3967408, 19 pages, 2019.
- [24] González-Olivares E, Valenzuela-Figueroa S, Rojas-Palma A. A simple Gause type predator-prey model considering social predation, *Mathematical Methods in the Applied Sciences.* 2019; 42(1):5668-5686.
- [25] González-Olivares E, Rojas Palma A. Influencia del efecto Allee fuerte en las presas y de la competición entre los depredadores en modelos de depredación del tipo Leslie-Gower, *Selecciones Matemáticas.* 2020; 7(2):302-313.
- [26] González-Olivares E, Rojas Palma A. Un modelo de depredación del tipo Leslie-Gower modificado que considera la colaboración entre depredadores. (A modified Leslie-Gower-type predation model considering collaboration between predators), *Selecciones Matemáticas.* 2021; 8(2):379-385.
- [27] González-Olivares E, Rojas Palma A. 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). *Modelamiento Matemático de Sistemas Biológicos (MMSB).* 2021; 1(2):21-29.
- [28] Hilker FM, Paliaga M, Venturino E. Diseased social predators, *Bulletin of Mathematical Biology* 2017; 79:2175-2196.
- [29] Jang SR-J, Zhang W, Larriva V. Cooperative hunting in a predator-prey system with Allee effects in the prey, *Natural Resource Modelling.* 2018; 31:1-20.
- [30] Kot M. *Elements of Mathematical Ecology,* Cambridge University Press, Cambridge, New York, 2003.
- [31] Leslie PH. Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika.* 1948; 35:213-245.
- [32] Leslie PH, Gower JC. The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species, *Biometrika.* 1960; 47:219-234.

- [33] Liermann M, Hilborn R. Depensation: evidence, models and implications, *Fish and Fisheries*; 2001; 2:33-58.
- [34] MacNulty DR, Tallian A, Stahler DR, Smith DW. Influence of group size on the success of wolves hunting bison, *Plos One* 2014; 9(11):e112884 1-8.
- [35] Monzón P. Almost global attraction in planar systems, *System and Control Letter*. 2005; 54:753-758.
- [36] Taylor RJ. *Predation*, Chapman and Hall, 1984.
- [37] Perko L. *Differential equations and dynamical systems* (3rd ed.) Springer, 2001.
- [38] Philip JR. Sociality and sparse populations, *Ecology*. 1957; 38:107-111.
- [39] Rantzer A. A dual to Lyapunov's stability theorem, *System and Control Letter*. 2001; 42:161-168.
- [40] Stephens PA, Sutherland WJ. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 1999; 14:401-405.
- [41] Stephens PA, Sutherland WJ, Freckleton RP. What is the Allee effect?, *Oikos*. 1999; 87:185-190.
- [42] Teixeira Alves M, Hilker FM. Hunting cooperation and Allee effects in predators, *Journal of Theoretical Biology*. 2017; 419:13-22.
- [43] Thieme HR. *Mathematics in Population Biology*, Princeton Series in Theoretical and Computational Biology, Princeton University Press, 2003.
- [44] Wang L, Qiu Z, Feng T, Kang Y. An eco-epidemiological model with social predation subject to a component Allee effect, *Applied Mathematical Modelling*. 2022; 101:111-131.
- [45] Ye P, Wu D. Impacts of strong Allee effect and hunting cooperation for a Leslie-Gower predator-prey system, *Chinese Journal of Physics*. 2020; 68:49-64.