



Prey refuge use: its impact on the dynamics of the Lotka-Volterra model

Uso de refugio por las presas: su impacto en la dinámica del modelo de Lotka-Volterra

Eduardo González-Olivares , Roxana López-Cruz  and Alejandro Rojas-Palma 

Received, Oct. 18, 2022

Accepted, Nov. 26, 2022



How to cite this article:

González-Olivares E, López-Cruz R, Rojas-Palma A. Prey refuge use: its impact on the dynamics of the Lotka-Volterra model. *Selecciones Matemáticas*. 2022;9(2):287–301. <http://dx.doi.org/10.17268/se1.mat.2022.02.06>

Abstract

In several previous works, different predation models have been modified by considering the use of prey refuges, for which a partial analysis of their dynamics is done.

In some of them, it is stated that the use of refuge has a stabilizing effect on the predator-prey interaction. One of the purposes of this paper is to show that some of these new systems, derived from the Lotka-Volterra model, this assertion is not fulfilled.

In this work, several of the models studied have more than one positive equilibrium point, and the behavior of the solutions is highly dependent on the initial conditions.

Keywords. Predator-prey model, refuge, stability, bifurcations, limit cycles, separatrix curves

Resumen

En diversos trabajos anteriores se han modificado diferentes modelos de depredación considerando el uso de refugio de presas, para lo cual se efectúa un análisis parcial de su dinámica.

En algunos de ellos se afirma que el uso de refugio tiene un efecto estabilizador en la interacción depredador-presa. Uno de los propósitos de este trabajo es mostrar que en algunos de estos nuevos sistemas, derivados del modelo de Lotka-Volterra, no se cumple tal afirmación.

Varios de los modelos estudiados tienen más de un punto de equilibrio positivo, y el comportamiento de las soluciones son altamente dependientes de las condiciones iniciales.

Palabras clave. Modelo depredador-presa, refugio, estabilidad, bifurcaciones, ciclos límites, curvas separatrices.

1. Introducción. La incorporación de las complejidades naturales y el realismo al marco formal básico de los modelos de depredación, desarrollados desde la primera mitad del siglo XX a partir de los trabajos publicados por Alfred Lotka por una parte y Vito Volterra en 1926 [31], han permitido profundizar en los estudios sobre Ecología de poblaciones y específicamente la teoría depredador-presa [3].

Poco a poco se han ido agregando nuevos aspectos a ese elemental y primal modelo [3]. El análisis de nuevos modelos sencillos, en los que se incorporan algunos fenómenos ecológicos, arroja luz y abre nuevas perspectivas sobre esta interesante interrelación entre especies [13].

En las etapas iniciales se incluyeron efectos dependientes de la densidad sobre la dinámica endógena de depredadores y presas, proponiendo funciones no-lineales para el consumo de presas por parte de los depredadores, las llamadas *respuestas funcionales* o *funciones de consumo* [4].

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

†Facultad de Ciencias Matemáticas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. (rlopezc@unmsm.edu.pe).

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

De esta forma, el comportamiento de los depredadores fue considerado explícitamente en los modelos depredador-presa. Posteriormente se ha trabajado e incorporado a la teoría de la depredación el comportamiento de las presas o de los depredadores y sus consecuencias a nivel poblacional.

Hay variados factores ecológicos que cambian el comportamiento dinámico de un ecosistema [29] como la migración, la cosecha o captura de una o ambas especies, la agregación [29], el miedo, las enfermedades, etc.

Además, cualquier estrategia que utilice la población de presas para disminuir el riesgo de depredación [28], es un *comportamiento antidepredador* (APB); algunas de estas conductas son: la reducción de la actividad de las presas, la agrupación de presas [29], reducción de la visibilidad de las presas, tamaño del cuerpo de la presa demasiado grande o demasiado pequeño para las capacidades del depredador, la migración vertical [26], el desarrollo de defensas químicas y morfológicas, etc.

Sin embargo, no todos ellos pueden ser modelados por simples expresiones matemáticas [17, 26].

Uno de los comportamientos más relevantes afectando la depredación es el uso de *refugios* espaciales o *madrigueras* o *guaridas* por parte de las presas.

En algunos artículos publicados anteriormente, se ha afirmado que el uso de refugios por parte de una fracción de la población de presas tendría un efecto estabilizador en las interacciones presa-depredador [25]. Pero esta afirmación es discutible, aún desde el punto de vista teórico, como mostraremos en este artículo.

Por un efecto estabilizador se entiende que: la proporción de presas en los refugios debe: (1) disminuir con el aumento de la densidad de presas, o (2) aumentar tanto con el aumento de la densidad de depredadores como con el aumento de la presión de depredación [28].

El objetivo principal de este trabajo es el análisis de modelos depredador-presa tiempo continuo derivados del conocido modelo de Lotka-Volterra [30], considerando el uso de refugio por las presas, descrito con distintas expresiones matemáticas.

La característica esencial de estos modelos es que son modelos compartimentados, siendo casos particulares del modelo de tipo Gause [9, 10]; la función de consumo de los depredadores en todos los ejemplos será la respuesta funcional lineal [4, 22].

En los modelos que estudiaremos se supone que una fracción de la población de presas x_r utiliza un refugio, es decir, un lugar físico en el que las presas viven o se esconden temporalmente [18, 20].

1.1. Uso de refugio por una fracción de la población de presas. Según Robert M. Taylor [29], los diferentes tipos de refugios se pueden clasificar en tres tipos:

- a) aquellos que brindan protección espacial permanente para pequeños subconjuntos de la población de presas,
- b) las que brindan protección espacial temporal, y
- c) aquellos que brindan un refugio temporal en número, es decir, disminuyen el riesgo de depredación al aumentar la abundancia de presas vulnerables.

La mayoría de los modelos existentes solo han considerado principalmente un número constante o una proporción constante de presas seguras en los refugios [13, 17, 28].

Sin embargo, el uso de refugio por una fracción de la población de presas x_r puede ser especificado por diferentes funciones [17] tales como:

1. $x_r = \beta x$, proporcional a la cantidad de población total [23],
2. $x_r = \sigma$, una cantidad fija de lugares utilizada para esconderse [23],
3. $x_r = \epsilon y$, proporcional a la cantidad de depredadores presentes en el entorno, si se incrementa la cantidad de depredadores aumenta el uso de refugios por parte de las presas [27],
4. $x_r = \delta xy$, proporcional a la cantidad de encuentros entre ambas especies [16, 17],
5. $x_r = \frac{\beta x}{x + \alpha}$, una cantidad creciente de presas que evaden la depredación pero saturada [1, 2, 18],
6. $x_r = \frac{\beta x^2}{x^2 + \alpha^2}$, una cantidad creciente de presas evadiendo la depredación pero muy pocas al principio (función sigmoidea) [1].

Aunque todas estas formas para describir la cantidad de presas no expuestas a la depredación, tienen una adecuada justificación ecológica [17], pensamos que el uso de refugio de presas debe pagar alguna penalización por esta protección [17, 26]; por ejemplo, el tiempo pasado en los refugios puede implicar una disminución de las tasas de alimentación o reproducción de las presas [28], lo que motiva otras modificaciones a los modelos que aquí no serán consideradas.

Esta variedad de funciones para la cantidad de presas refugiadas, dará lugar a varias versiones diferentes del modelo de Lotka-Volterra. Cada variante requerirá un análisis local por separado.

1.2. Áreas marinas protegidas. La estabilidad de las especies que interactúan es un problema importante en el manejo de poblaciones explotadas y es importante que el modelo matemático de una interacción natural sometida a explotación pronostique las condiciones que modifican la estabilidad del sistema que representa la interacción [7].

Particularmente, este requisito es fundamental en pesquerías donde muchas poblaciones de peces han sido sobreexplotadas a través de la captura realizadas por empresas a cargo de seres humanos; basados en este motivo, estimamos que los modelos deben estar bien planteados [4] y analizados para su aplicación en el manejo de recursos [7].

La creación de *reservas marinas* o *áreas marinas protegidas* (AMP) o *áreas de no-pesca* para la preservación de variadas especies marinas [14], pueden ser consideradas como "pseudo-refugios"; son modelos de refugio para la sustentabilidad de los recursos marinos renovables.

Este manejo se puede lograr dividiendo la población en dos subconjuntos espacialmente distribuidos, de modo que uno de ellos prospere en una área protegida, mientras que el otro crece en una zona de libre acceso [14].

De todas estas consideraciones, es evidente que los efectos del refugio de una fracción de las presas en las interacciones de depredación bien puede ser un tema bastante complicado. Por eso nos parece necesario, desmitificar la repetida frase que asegura: "el refugio usado por una parte de la población de presas es estabilizante de la interacción".

Este trabajo está organizado de la siguiente manera: en la Sección 2 describiremos las implicaciones del uso de refugio de presas en el modelo Lotka-Volterra. En la sección 3, exhibiremos otros modelos que incorporan refugio considerando un análisis básico. Las implicaciones ecológicas de nuestros resultados analíticos se discuten en la Sección 4.

2. Modelo de Lotka-Volterra con refugio. El modelo depredador-presa más elemental en que se han considerado los efectos de refugio por parte de la población de presas, se propone en [23]. Efectuando una modificación al conocido modelo depredador-presa de Lotka-Volterra [22, 30]; se obtiene el siguiente sistema autónomo de ecuaciones diferenciales no lineales:

$$X(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - q(x - x_r)y \\ \frac{dy}{dt} = (p(x - x_r) - c)y, \end{cases} \quad (2.1)$$

donde $x(t)$ e $y(t)$ son los tamaños de las poblaciones de presas y depredadores en el tiempo $t \geq 0$, respectivamente (como se considerará en todo el resto del trabajo).

Siempre se debe cumplir que $x > x_r$, para que el sistema exprese un modelo de depredación. Los parámetros son positivos y sus significados ecológicos, en este y los siguientes modelos, son:

- r es la tasa de crecimiento intrínseco de las presas,
- q indica la tasa de consumo de los depredadores
- p es la tasa de conversión de biomasa de presas en el nacimiento de nuevos depredadores,
- c expresa la mortalidad de los depredadores en ausencia de presas.

Considerando las diferentes alternativas descritas anteriormente para representar la fracción x_r de la población de presas en un refugio tenemos los siguientes seis modelos.

Caso I

Suponiendo $x_r = \beta x$ propuesto en [23].

Claramente, la respuesta funcional lineal es $h(x) = q(1 - \beta)x$, con $0 < \beta < 1$; el vector de parámetros es $\mu = (r, q, p, c, \beta) \in \mathbb{R}_+^4 \times]0, 1[$. El sistema obtenido es del tipo Kolmogorov [9, 11], pues los ejes coordenados son conjuntos positivamente invariantes.

El modelo resultante es topológicamente (cualitativamente) equivalente al modelo original de Lotka-Volterra, en el cual todas sus órbitas o trayectorias son ciclos que rodean la única singularidad positiva.

En este caso, tal único punto de equilibrio positivo en el primer cuadrante es $P_e = \left(\frac{c}{p(1-\beta)}, \frac{r}{q(1-\beta)} \right)$, con $0 < \beta < 1$. Este punto siempre existe en el primer cuadrante y está desplazado con respecto al equilibrio sin refugio, siendo neutralmente estable. Esto es, todas las trayectorias del sistema son curvas cerradas alrededor de dicho punto, conformando un conjunto denso de soluciones. Es decir, el punto de equilibrio P_e es un centro.

Por tanto, podemos afirmar, que el refugio proporcional al tamaño de la población de presas, no cambia la estabilidad del modelo de Lotka-Volterra que describe la interacción.

Caso II

Suponiendo $x_r = \sigma$ propuesto también en [23].

Esta función constante implica que la fracción de presas refugiadas puede ocupar un número fijo de lugares para esconderse. Tenemos ahora el sistema de ecuaciones diferenciales de segundo orden:

$$X_\rho(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - q(x - \sigma)y \\ \frac{dy}{dt} = (p(x - \sigma) - c)y, \end{cases} \quad (2.2)$$

definido en

$$\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}_0^2 \mid x \geq 0, y \geq 0\}, \text{ con } \rho = (r, q, p, c, \sigma) \in \mathbb{R}_+^5.$$

El sistema no es del tipo Kolmogorov, ya que el eje vertical no es un conjunto positivamente invariante. Además, se debe cumplir que $x - \sigma > 0$, para que represente un modelo de depredación.

Las isoclinas son

$$p(x - \sigma) - c = 0 \text{ y } rx - q(x - \sigma)y = 0.$$

Entonces, se tiene

$$y = \frac{rx}{q(x - \sigma)} \text{ y } x_e = \frac{c + p\sigma}{p}.$$

El sistema tiene un único punto de equilibrio positivo $\left(\frac{c + p\sigma}{p}, \frac{r(c + p\sigma)}{cq}\right)$, además del punto de equilibrio $(0, 0)$. Luego, tenemos:

Proposición 2.1. *Naturaleza de los puntos de equilibrio caso II*

a) El punto de equilibrio $(0, 0)$ es silla hiperbólica.

b) El único punto de equilibrio positivo $\left(\frac{c + p\sigma}{p}, \frac{r(c + p\sigma)}{cq}\right)$ es global asintóticamente estable.

Demostración: Es inmediata evaluando la matriz Jacobiana, la cual es:

$$DX_\rho(x, y) = \begin{pmatrix} r - qy & -q(x - \sigma) \\ py & px - p\sigma - c \end{pmatrix},$$

a) Evaluando en el punto $(0, 0)$ se tiene que

$$DX_\rho(0, 0) = \begin{pmatrix} r & q\sigma \\ 0 & -p\sigma - c \end{pmatrix},$$

$$\det DX_\rho(0, 0) = -r(c + p\sigma) < 0.$$

Y el punto $(0, 0)$ es silla hiperbólica.

b) La evaluación de la matriz Jacobiana en el punto $\left(\frac{c + p\sigma}{p}, \frac{r(c + p\sigma)}{cq}\right)$ es

$$DX_\rho\left(\frac{c + p\sigma}{p}, \frac{r(c + p\sigma)}{cq}\right) = \begin{pmatrix} -pr\frac{\sigma}{c} & -q\frac{c}{p} \\ pr\frac{c + p\sigma}{cq} & 0 \end{pmatrix},$$

Luego,

$$\det DX_\rho(x, y) = cr + pr > 0 \text{ y}$$

$$\text{tr} DX_\rho(x, y) = -pr\frac{\sigma}{c} < 0.$$

Por tanto, el punto es local asintóticamente estable en el plano de fase.

Como es el único punto de equilibrio atractor, aplicando el Teorema de Poincaré-Bendixson, el equilibrio es global asintóticamente estable (gae). \square

Observación 2.1. 1. Este resultado ha llevado a muchos investigadores a afirmar que el uso de refugios por parte de una fracción de la población de presas tiene un efecto estabilizador en la interacción depredador-presa [19, 23]. Pero como veremos en los siguientes modelos, los efectos del refugio dependen dinámicamente de la forma matemática que se utilice para representar la fracción de la población de presas a cubierto.

2. Para demostrar la estabilidad global se puede construir además, una función de Lyapunov adecuada [11, 19] y usar el Criterio de Dulac [7] para probar la inexistencia de ciclos.

Caso III

Sea $x_r = \epsilon y$ propuesto en [27].

Esta función expresa que la fracción de la población de presas en refugio es proporcional a la población de depredadores en el medio ambiente [27]. Esto es, cuando más grande es el tamaño de la población de depredadores, lo más probable es que un individuo presa perciba el peligro y tome acciones para reducir su riesgo de captura [27].

El sistema que no es del tipo Kolmogorov y que describe este comportamiento es

$$X_\pi(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - q(x - \epsilon y)y \\ \frac{dy}{dt} = (p(x - \epsilon y) - c)y, \end{cases} \quad (2.3)$$

con $\pi = (r, q, p, c, \epsilon) \in \mathbb{R}_+^5$ y $x - \epsilon y > 0$, definido en $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}_0^2 : x \geq 0, y \geq 0\}$.

Los puntos de equilibrio son $(0, 0)$ y los determinados por la intersección de las isoclinas, las cuales son:

$$1) rx - q(x - \epsilon y)y = 0, \text{ o } q\epsilon y^2 - qxy + rx = 0, \text{ o } x = \frac{\epsilon q y^2}{qy - r}, \text{ el cual existe si } qy - r > 0.$$

$$2) p(x - \epsilon y) - c = 0, y = \frac{1}{p\epsilon}(px - c), \text{ o } x = \frac{1}{p}(c + py\epsilon).$$

Sustituyendo y en la primera ecuación tenemos

$$rx - q\left(x - \epsilon\left(\frac{1}{p\epsilon}(px - c)\right)\right)\frac{1}{p\epsilon}(px - c) = 0, \text{ o } \left(r - \frac{c}{p}\right)x + \frac{c^2}{p^2\epsilon} = 0, \text{ o } x = \frac{qc^2}{p(cq - p\epsilon)}.$$

Sustituyendo x en la primera ecuación se obtiene

$$q\epsilon y^2 - q\frac{1}{p}(c + py\epsilon)y + r\frac{1}{p}(c + py\epsilon) = 0, \text{ o } y = \frac{cr}{cq - p\epsilon}.$$

La matriz Jacobiana del sistema (2,3) es

$$DX_\pi(x, y) = \begin{pmatrix} r - qy & -q(x - 2\epsilon y) \\ py & px - c - 2p\epsilon y \end{pmatrix}.$$

Proposición 2.2. *Naturaleza de los puntos de equilibrio caso III*

I) El punto de equilibrio $(0, 0)$ es silla hiperbólica para todo valor de parámetros.

II) El único punto de equilibrio $\left(\frac{qc^2}{p(cq - p\epsilon)}, \frac{cr}{cq - p\epsilon}\right)$ existe, si sólo si, $cq - p\epsilon > 0$, y es global asintóticamente estable.

Demostración: I) Evaluando la matriz Jacobiana en el punto $(0, 0)$ se tiene

$$DX_\pi(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}.$$

Luego, $\det DX_\pi(0, 0) = -rc < 0$.

Y por tanto, $(0, 0)$ es silla hiperbólica.

II) La matriz Jacobiana es

$$DX_\pi(x, y) = \begin{pmatrix} r - qy & -q\frac{c - p\epsilon y}{p} \\ py & -p\epsilon y \end{pmatrix},$$

Luego,

$$\det DX_\pi(x, y) = y(cq - p\epsilon) > 0, \text{ y } \text{tr} DX_\pi(x, y) = r - y(q + p\epsilon) = r - \left(\frac{c - p\epsilon y}{p}\right)(q + p\epsilon) = -p\epsilon \frac{c + r}{cq - p\epsilon} < 0.$$

Luego, el punto de equilibrio $\left(\frac{qc^2}{p(cq - p\epsilon)}, \frac{cr}{cq - p\epsilon}\right)$ es local asintóticamente estable.

Como es el único punto de equilibrio atractor en el plano de fase, aplicando el Teorema de Poincaré-Bendixson, el equilibrio es global asintóticamente estable (gae). □

Caso IV

Supuesto $x_r = \delta xy$ propuesto en [16, 17].

Ahora se considera que el uso de refugio por parte de una fracción de la población de presas para evitar la depredación es proporcional a los encuentros entre presas y depredadores, es decir, $x_r = \delta xy$ [16, 17] El nuevo sistema de ecuaciones diferenciales de segundo orden es del tipo Kolmogorov [9, 11] dado por:

$$X_\mu(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - q(1 - \delta y)xy \\ \frac{dy}{dt} = (p(1 - \delta y)x - c)y. \end{cases} \tag{2.4}$$

definido en

$$\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}_0^2 : x \geq 0, y \geq 0\}, \text{ con } \mu = (r, q, p, c, \delta) \in \mathbb{R}_+^5.$$

Además, debe cumplirse que $1 - \delta y > 0$, i.e., $y < \frac{1}{\delta}$.

Los puntos de equilibrio son $O = (0, 0)$, y $Q_e = (x_e, y_e)$, donde y_e satisface la ecuación polinomial

$$P(y) = q\delta y^2 - qy + r = 0.$$

Sea $\Delta_\mu = q^2 - 4qr\delta$. Las soluciones son:

i) dos reales positivas, si y sólo si, $\Delta_\mu > 0$, las cuales son:

$$y_1 = \frac{1}{2q\delta} \left(q - \sqrt{q(q-4r\delta)} \right), \text{ e } y_2 = \frac{1}{2q\delta} \left(q + \sqrt{q(q-4r\delta)} \right),$$

con $0 < y_1 < y_2$.

ii) una única raíz real positiva, si y sólo si, $\Delta_\mu = 0$, dada por

$$y_* = \frac{1}{2\delta} \frac{1}{2q\delta}.$$

iii) no tiene raíces reales, si y sólo si, $\Delta_\mu < 0$.

De la segunda isocлина $p(1-\delta y)x - c = 0$, se tiene que $p(1-\delta y)x - c = -px\delta y + (px - c)$

Luego, $y = \frac{px-c}{\delta x}$,

Esta es una función saturada pues

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \left(\frac{px-c}{\delta x} \right) = \lim_{x \rightarrow \infty} \left(\frac{p}{\delta} - \frac{c}{\delta x} \right) = \frac{p}{\delta}.$$

Como $x = \frac{c}{p(1-\delta y)}$ la abscisa de los interceptos de las isoclinas son:

$$x_1 = \frac{c}{p(1-\delta \frac{1}{2q\delta} (q - \sqrt{q^2 - 4qr\delta}))} = 2c \frac{q}{p(q + \sqrt{q^2 - 4qr\delta})} = \frac{1}{2} \frac{c}{pr\delta} \left(q - \sqrt{q(q-4r\delta)} \right),$$

$$x_2 = \frac{c}{p(1-\delta \frac{1}{2q\delta} (q + \sqrt{q^2 - 4qr\delta}))} = 2c \frac{q}{p(q - \sqrt{q^2 - 4qr\delta})} = \frac{1}{2} \frac{c}{pr\delta} \left(q + \sqrt{q(q-4r\delta)} \right).$$

Las gráficas de las isoclinas se muestran en la figura 2.1

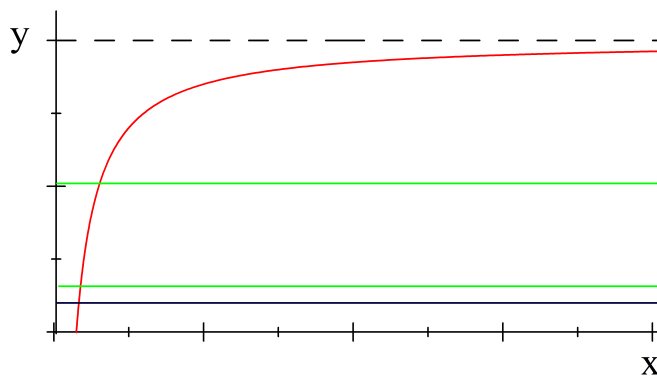


Figura 2.1: Gráfico de las isoclinas; en rojo la curva saturada $y = \frac{px-c}{\delta x}$, y en verde la ecuación $q\delta y^2 - qy + r = 0$, cuando $q > 4r\delta$; en azul la ecuación $q\delta y^2 - qy + r = 0$, cuando $q = 4r\delta$

Luego,

- A) existen dos puntos de equilibrio positivos (x_1, y_1) y (x_2, y_2) , si y sólo si, $q > 4r\delta$.
- B) existe un punto de equilibrio positivo (x_*, y_*) , si y sólo si, $q = 4r\delta$.
- C) no existen puntos de equilibrio positivos, si y sólo si, $q < 4r\delta$.

La matriz Jacobiana es

$$DX_\mu(x, y) = \begin{pmatrix} r - qy + q\delta y^2 & qx(2y\delta - 1) \\ -py(y\delta - 1) & px - c - 2pxy\delta \end{pmatrix}.$$

Nótese que $DX_\mu(x, y)_{11} = r - qy + q\delta y^2 = P(y)$.

Proposición 2.3. Naturaleza de los puntos de equilibrio caso IV

- a) El equilibrio $(0, 0)$ es una silla hiperbólica.
- b) Supongamos que $q - 4r\delta > 0$. Entonces,
 - b1) El punto de equilibrio positivo (x_1, y_1) es local asintóticamente estable.
 - b2) El punto de equilibrio positivo (x_2, y_2) es una silla hiperbólica.
- c) Supongamos que $q - 4r\delta = 0$. Entonces, el punto de equilibrio $(x_*, y_*) = \left(\frac{1}{2} \frac{cq}{pr\delta}, \frac{1}{2\delta} \right)$ es una silla-nodo no-hiperbólica atractor.
- d) Si $q - 4r\delta < 0$, no existen puntos de equilibrio positivos y las trayectorias tienden al punto $(\infty, \frac{p}{\delta})$.

Demostración: a) La evaluación de la matriz Jacobiana en $(0, 0)$ es

$$DX_\mu(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -c \end{pmatrix}.$$

Luego, $\det DX_\mu(0, 0) = -rc < 0$, y el equilibrio $(0, 0)$ es una silla hiperbólica.

b) La matriz Jacobiana evaluada en los puntos de equilibrio positivo es

$$DX_\mu(x, y) = (x_*, y_*)$$

I) Como $p(1 - \delta y)x - c = 0$, o $px - c = p\delta xy$; reemplazando se tiene

$$DX_\mu(x, y)_{22} = p\delta xy - 2p\delta xy = -p\delta xy.$$

II) Como $-py(\delta y - 1) - q\delta y^2 - qy = q(\delta y^2 - y) + r = (\delta y^2 - y) = -\frac{r}{q}$.

Claramente $DX_\mu(x, y)_{21} = \frac{pr}{q}$.

Por lo tanto, la matriz Jacobiana en los puntos de equilibrio positivo es

$$DX_\mu(x, y) = \begin{pmatrix} 0 & (2\delta y - 1)qx \\ \frac{pr}{q} & -p\delta xy \end{pmatrix}.$$

En consecuencia,

$$\det DX_\mu(x, y) = \frac{pr}{q}(1 - 2\delta y)qx,$$

el cual depende del signo del factor $T(y) = 1 - 2\delta y$.

Evaluando este factor en los puntos (x_1, y_1) y (x_2, y_2) se tiene:

$$b1) T(y_1) = 1 - 2\delta y = 1 - 2\delta \left(\frac{1}{2q\delta} \left(q - \sqrt{q^2 - 4qr\delta} \right) \right) = \frac{1}{q} \sqrt{q^2 - 4qr\delta} > 0.$$

Es decir, $\det DX_\mu(x_1, y_1) > 0$.

Luego, la naturaleza del equilibrio (x_1, y_1) depende del signo de la traza.

Se tiene que $\text{tr} DX_\mu(x_1, y_1) = -p\delta x_1 y_1 < 0$, y el punto es local asintóticamente estable.

$$b2) T(y_2) = 1 - 2\delta y = 1 - 2\delta \left(\frac{1}{2q\delta} \left(q + \sqrt{q^2 - 4qr\delta} \right) \right) = -\frac{1}{q} \sqrt{q^2 - 4qr\delta} < 0.$$

Es decir, $\det DX_\mu(x_2, y_2) < 0$, y el punto (x_2, y_2) es una silla hiperbólica.

c) El factor T evaluado en el punto de equilibrio (x_*, y_*) es $T = 0$, y la traza de la matriz Jacobiana es

$$\text{tr} DX_\mu(x, y) = -p\delta x_* y_* < 0,$$

y el punto (x_*, y_*) es una silla-nodo no-hiperbólica atractora.

d) Cuando $q - 4r\delta < 0$, no existen puntos de equilibrio positivos. Como $(0, 0)$ es punto silla para todo valor de parámetros, por Teorema de Poincaré-Bendixson las trayectorias deben tener un ω - límite.

Es claro que la isoclina de las presas no influye en la estabilidad de las soluciones.

Dado que la isoclina de los depredadores es la única que influye y $\lim_{x \rightarrow \infty} \left(\frac{px-c}{\delta x} \right) = \frac{p}{\delta}$, entonces las trayectorias tienden al punto $(\infty, \frac{p}{\delta})$. \square

Observación 2.2. 1. Es claro que la existencia de un punto de equilibrio localmente estable no implica la estabilidad global de dicho punto. El hecho que (x_2, y_2) sea una silla hiperbólica (caso b2), es un resultado bastante interesante; como el conjunto Ω es la región positivamente invariante, entonces hay tamaños de población iniciales para los cuales, a largo plazo, las poblaciones tienden a $(\infty, \frac{p}{\delta})$.

Existen curvas separatrices determinadas por las variedades estables $W_{\text{inf}}^s(x_2, y_2)$ y $W_{\text{sup}}^s(x_2, y_2)$ del punto (x_2, y_2) , dividiendo el comportamiento de las trayectorias en el espacio de fase.

2. La incorporación del uso de refugio de presas proporcional al encuentro entre ambas especies puede implicar el aumento de la población de presas a un gran tamaño, mientras que el tamaño de la población de depredadores tiende a la cantidad fija $\frac{p}{\delta}$.

Lo mismo sucede en el caso que no existen equilibrios positivos.

Caso V

Supongamos $x_r = \frac{\beta x}{x+\alpha}$ propuesto en [1, 18].

Esta función expresa que la fracción de presas en los refugios es una función saturada. Esto significa que las presas se esconden rápidamente pero los lugares para ocupar se completan en un tamaño β .

El modelo es descrito por el sistema de tipo Kolmogorov [9, 11] dado por:

$$X_\theta(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - q \left(x - \frac{\beta x}{x+\alpha} \right) y \\ \frac{dy}{dt} = \left(p \left(1 - \frac{\beta}{x+\alpha} \right) x - c \right) y, \end{cases} \quad (2.5)$$

definido en

$$\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}_0^2 : x \geq 0, y \geq 0\}, \text{ con } \theta = (r, q, \alpha, \beta, p, c) \in \mathbb{R}_+^6.$$

Para simplificar los cálculos hacemos un cambio de variables y un reescalamiento del tiempo dado por la función

$$\varphi : \mathbb{R}_+^2 \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}_+^2 \times \mathbb{R}, \text{ de modo que } \varphi(u, v, \tau) = \left(\beta u, \frac{r}{q} v, \frac{1}{r} \left(u + \frac{\alpha}{\beta} \right) \tau \right) = (x, y, t).$$

Reemplazando, factorizando y simplificando se tiene

$$U_\theta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{dt} = ru - q \left(1 - \frac{\beta}{\beta u + \alpha}\right) u \frac{r}{q} v \\ \frac{dv}{dt} = \left(p \left(1 - \frac{\beta}{\beta u + \alpha}\right) \beta u - c\right) v. \end{cases}$$

Reordenando se llega a

$$U_\theta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{dt} = ru \left(1 - \left(u + \frac{\alpha}{\beta} - 1\right) \frac{1}{u + \frac{\alpha}{\beta}} v\right) \\ \frac{dv}{dt} = p\beta \left(\left(u + \frac{\alpha}{\beta} - 1\right) \frac{1}{u + \frac{\alpha}{\beta}} u - \frac{c}{p\beta}\right) v. \end{cases}$$

Sea $\tau = \frac{r}{u + \frac{\alpha}{\beta}} t$; luego, $\frac{du}{dt} = \frac{du}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = \frac{du}{d\tau} \frac{r}{u + \frac{\alpha}{\beta}}$ y $\frac{dv}{dt} = \frac{dv}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = \frac{dv}{d\tau} \frac{r}{u + \frac{\alpha}{\beta}}$.

Reemplazando y factorizando se obtiene

$$V_\theta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u \left(u + \frac{\alpha}{\beta} - \left(u + \frac{\alpha}{\beta} - 1\right) v\right) \\ \frac{dv}{d\tau} = \frac{p\beta}{r} \left(\left(u + \frac{\alpha}{\beta} - 1\right) u - \frac{c}{p\beta} \left(u + \frac{\alpha}{\beta}\right)\right) v. \end{cases}$$

Definimos nuevos parámetros por $B = \frac{p\beta}{r}$, $A = \frac{\alpha}{\beta}$ y $C = \frac{c}{p\beta}$.

Entonces, el sistema (2,5) es topológicamente a

$$Y_\rho(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(u + A - (u + A - 1)v) \\ \frac{dv}{d\tau} = B((u + A - 1)u - C(u + A))v. \end{cases} \tag{2.6}$$

con $\rho = (A, B, C) \in \mathbb{R}_+^3$. Se debe cumplir que $u + A - 1 > 0$, para que el sistema represente un modelo de depredación.

Las isoclinas son

$$v = \frac{u+A}{u+A-1} \text{ y } (u + A - 1)u - C(u + A) = 0.$$

Los puntos de equilibrio son $O = (0, 0)$, y (u_e, v_e) , donde u_e satisface la ecuación polinomial

$$P(u) = u^2 + (A - C - 1)u - AC = 0,$$

la cual tiene una única raíz positiva dada por

$$u_2 = \frac{1}{2} \left(- (A - C - 1) + \sqrt{\nabla}\right),$$

con $\nabla = (A - C - 1)^2 + 4AC$.

De la primera ecuación se obtiene la isoclina $v = \frac{u+A}{u+A-1}$.

De la segunda isoclina se tiene que $(u + A) = \frac{(u+A-1)u}{C}$.

Luego, $v = \frac{(u+A-1)u}{(u+A-1)C} = \frac{u}{C}$, puesto que $u + A - 1 > 0$.

La matriz Jacobiana es

$$DY_\rho(u, v) = \begin{pmatrix} (1 - 2u - A)v + (A + 2u) & -u(A + u - 1) \\ Bv(A - C + 2u - 1) & (C - A + 1)u - u^2 + AC \end{pmatrix}.$$

Proposición 2.4. Naturaleza de los puntos de equilibrio en el caso V

- a) El punto de equilibrio $(0, 0)$ es punto silla hiperbólico.
- b) El punto de equilibrio (u_2, v_2) es
 - b1) atractor localmente estable, si y sólo si, $C > \frac{A}{A+1}$,
 - b2) repulsor, rodeado de un ciclo límite atractor, si y sólo si, $C < \frac{A}{A+1}$,
 - b3) Un foco débil, si y sólo si, $C = \frac{A}{A+1}$.

Demostración: a) La matriz jacobiana evaluada en $(0, 0)$ es

$$DY_\rho(0, 0) = \begin{pmatrix} A & 0 \\ 0 & -BAC \end{pmatrix},$$

y $(0, 0)$ es punto silla, pues $\det DY_\rho(0, 0) = -BA^2C < 0$.

b) Las primera componente de la matriz Jacobiana evaluada en (u_2, v_2) es

$$DY_\rho(u_2, v_2) = (1 - 2u - A) \frac{u}{C} + (A + 2u) = \frac{-2u^2 + (2C - A + 1)u + AC}{C}.$$

Como $u^2 + (A - C - 1)u - AC = 0$, reemplazando se tiene:

$$-2u^2 + (2C - A + 1)u + AC = -(u + AC - Au).$$

Por lo tanto, la matriz Jacobiana evaluada en (u_2, v_2) es

$$DY_\rho(u_2, v_2) = \begin{pmatrix} \frac{1}{C} ((A - 1) u_2 - AC) & -u_2 (A + u_2 - 1) \\ B \frac{u_2}{C} \sqrt{\nabla} & 0 \end{pmatrix}.$$

Entonces,

$$\det DY_\rho(u_2, v_2) = B \frac{(u_2)^2}{C} \sqrt{\nabla} (A + u_2 - 1) > 0.$$

Luego, la naturaleza del punto de equilibrio depende de la traza, y

$$\text{tr} DY_\rho(u_2, v_2) = \frac{1}{C} ((A - 1) u_2 - AC).$$

Puesto que el factor $T = (A - 1) u_2 - AC = u_2 - (u_2)^2 = u_2 (1 - u_2)$.

El signo de $\text{tr} DY_\rho(u_2, v_2)$ depende del factor $T = 1 - u_2$.

Como $u_2 = \frac{1}{2} \left(-(A - C - 1) + \sqrt{\nabla} \right)$, reemplazando en el factor T se tiene

$$T = 1 - u_2 = 1 - \frac{1}{2} \left(-(A - C - 1) + \sqrt{\nabla} \right) = \frac{1}{2} (A - C - \sqrt{\nabla} + 1).$$

Supongamos que $A - C - \sqrt{\nabla} + 1 = 0$,

es decir,

$$\begin{aligned} A - C + 1 &= \sqrt{\nabla}, \\ (A - C + 1)^2 &= \nabla = (A - C - 1)^2 + 4AC, \\ (A - C + 1)^2 - ((A - C - 1)^2 + 4AC) &= 0. \end{aligned}$$

O sea,

$$\begin{aligned} -4(-A + C + AC) &= 0, \\ -A + C + AC &= (A + 1)C - A = 0. \end{aligned}$$

Luego,

$$\begin{aligned} \text{tr} DY_\rho(u_2, v_2) &< 0, \text{ si y sólo si, } C > \frac{A}{A+1}, \\ \text{tr} DY_\rho(u_2, v_2) &> 0, \text{ si y sólo si, } C < \frac{A}{A+1}, \\ \text{tr} DY_\rho(u_2, v_2) &= 0, \text{ si y sólo si, } C = \frac{A}{A+1}. \end{aligned}$$

Por lo tanto, el punto (u_2, v_2) es

- I) atractor localmente estable, si y sólo si, $C > \frac{A}{A+1}$,
- II) repulsor, rodeado de un ciclo límite atractor, si y sólo si, $C < \frac{A}{A+1}$,
- III) Un foco débil, si y sólo si, $C = \frac{A}{A+1}$.

□

Observación 2.3. *Nuevamente se tiene un modelo en el cual no se cumple que el refugio de parte de las presas tiene un efecto estabilizante en la interacción, debido en este caso, a la existencia de un ciclo límite estable. Cuando $C > \frac{A}{A+1}$, los tamaños poblacionales de presas y depredadores oscilan alrededor del único punto de equilibrio positivo.*

Caso VI

Suponiendo que la fracción de presas en los refugios es dada por la función sigmoidea saturada $x_r = \frac{\beta x^2}{x^2 + \alpha}$. Esta función expresa el hecho que las presas se esconden rápidamente después que han considerado que la cantidad de depredadores presentes es alta, pero disponen de una cantidad máxima β de los lugares a ocupar. El modelo es descrito por el sistema del tipo Kolmogorov [9, 11, 19].

$$X_v(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - q \left(x - \frac{\beta x^2}{x^2 + \alpha} \right) y \\ \frac{dy}{dt} = \left(p \left(1 - \frac{\beta x}{x^2 + \alpha} \right) x - c \right) y, \end{cases} \tag{2.7}$$

definido en

$$\Omega = \{ (x, y) \in \mathbb{R}_0^2 : x \geq 0, y \geq 0 \}, \text{ con } v = (r, q, \alpha, \beta, p, c) \in \mathbb{R}_+^6.$$

De nuevo, para simplificar los cálculos haremos un cambio de variables y un reescalamento del tiempo.

$$\text{Sea } x = \beta u, y = \frac{r}{q} v, \text{ y } t = \frac{1}{r} \left(u + \frac{\alpha}{\beta} \right) \tau.$$

Omitiremos los detalles que son similares al caso anterior, tenemos que el siguiente sistema topológicamente equivalente al sistema (2.7).

$$Z_\theta(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(u^2 + A^2 - (u^2 + A^2 - u)v) \\ \frac{dv}{d\tau} = B((u^2 + A^2 - u)u - C(u^2 + A^2))v, \end{cases} \tag{2.8}$$

definido en

$$\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}_0^2 : u \geq 0, v \geq 0\}, \text{ con } \theta = (B, A, C) \in \mathbb{R}_+^3.$$

Se debe cumplir que $u^2 + A^2 - u > 0$, para que el sistema represente un modelo de depredación. Las isoclinas son

$$v = \frac{u^2 + A^2}{(u^2 + A^2 - u)} \text{ y } (u^2 + A^2 - u)u - C(u^2 + A^2) = 0. \text{ Además, } v = \frac{u}{C}.$$

Los puntos de equilibrio son $(0, 0)$, y (u_e, v_e) , donde u_e satisface la ecuación polinomial

$$P(u) = u^3 - (C + 1)u^2 + A^2u - A^2C = 0.$$

Usando la regla de signos de Descartes se deduce que el polinomio $P(u)$ puede tener hasta tres raíces reales positivas, una o dos, una de ellas con multiplicidad dos.

Sea $u = H$, la raíz que siempre existe.

Dividiendo $P(u)$ por $u - H$, se tiene

$$\frac{u^3 - (C+1)u^2 + A^2u - A^2C}{u-H} = u^2 - (C - H + 1)u + (A^2 - H(C - H + 1)) = P_1(u).$$

El polinomio $P_1(u)$ es un factor del polinomio $P(u)$. El resto de la división es

$$R(H) = H^3 - (C + 1)H^2 + A^2H - A^2C = 0.$$

Sea $\Delta = (C - H + 1)^2 - 4(A^2 - H(C - H + 1))$.

La ecuación

$$P_1(u) = u^2 - (C - H + 1)u + (A^2 - H(C - H + 1)) = 0,$$

tiene:

- I) dos raíces reales positivas, si y sólo si, $\Delta_S > 0$, dadas por: $u_3 = \frac{1}{2}(C - H + 1 - \sqrt{\Delta_S})$ y $u_4 = \frac{1}{2}(C - H + 1 + \sqrt{\Delta_S})$, con $u_3 < u_4$.
- II) una raíz real positiva, si y sólo si, $\Delta_S = 0$, dada por: $u_{**} = \frac{1}{2}(C - H + 1)$,
- III) ninguna raíz real positiva, si y sólo si, $\Delta_S < 0$.

Lamentablemente no podemos establecer la relación entre u_1, u_2 y H , por lo que haremos la siguiente suposición:

$$u_3 < u_4 < H.$$

La matriz Jacobiana es

$$DY_\theta(u, v) = \begin{pmatrix} (2u - 3u^2 - A^2)v + (A^2 + 3u^2) & -u(A^2 + u^2 - u) \\ B(A^2 - 2Cu - 2u + 3u^2)v & -B(A^2C - A^2u + Cu^2 + u^2 - u^3) \end{pmatrix},$$

2.1. Naturaleza de los puntos de equilibrio en el caso VI. La estabilidad de los puntos de equilibrio del modelo VI satisface las siguientes propiedades:

Proposición 2.5. *El equilibrio $(0, 0)$ es punto silla hiperbólico.*

Demostración:

La matriz Jacobiana evaluada en $(0, 0)$ es

$$DY_\theta(0, 0) = \begin{pmatrix} A^2 & 0 \\ 0 & -BA^2C \end{pmatrix},$$

$$\det DY_\theta(0, 0) = -A^4BC < 0.$$

Luego, $(0, 0)$ es una silla hiperbólica. □

La matriz Jacobiana evaluada en un equilibrio positivo (u_e, v_e) es

$$DY_\theta(u_e, v_e) = \begin{pmatrix} (2u_e - 3u_e^2 - A^2)\frac{u_e}{C} + (A^2 + 3u_e^2) & -u_e(A^2 + u_e^2 - u_e) \\ B(A^2 - 2Cu_e - 2u_e + 3u_e^2)\frac{u_e}{C} & 0 \end{pmatrix},$$

$$\det DY_\theta(u_e, v_e) = Bu_e^2(-u_e + u_e^2 + A^2) \frac{-2u_e - 2Cu_e + 3u_e^2 + A^2}{C},$$

cuyo signo depende del numerador

$$n_d(u_e) = 3u_e^2 - 2(C + 1)u_e + A^2.$$

Como $u^2 = (C - H + 1)u - (A^2 - H(C - H + 1))$, entonces

$$\begin{aligned} n_d(u_e) &= 3((C - H + 1)u_e - (A^2 - H(C - H + 1))) - 2(C + 1)u_e + A^2 \\ &= (C - 3H + 1)u_e + (3H(C - H + 1) - 2A^2). \end{aligned}$$

La traza es

$$\begin{aligned} \text{tr}DY_{\theta}(u_e, v_e) &= (2u_e - 3u_e^2 - A^2) \frac{u_e}{C} + (A^2 + 3u_e^2) \\ &= \frac{-3u_e^3 + (3C+2)u_e^2 - A^2u_e + A^2C}{C}, \end{aligned}$$

cuyo signo depende de

$$n_T(u_e) = -3u_e^3 + (3C + 2)u_e^2 - A^2u_e + A^2C.$$

Como $u^3 - (C + 1)u^2 + A^2u - A^2C = 0$,

entonces, se llega $n_T(u_e) = u_e^2(2C - 2u_e + 1)$.

Luego, $n_T(u_e)$ depende del factor $n_{TF}(u_e) = 2C - 2u_e + 1$.

Proposición 2.6. Supongamos que existe un único punto de equilibrio positivo $(H, \frac{H}{C})$, y

a) $n_d(H) > 0$, entonces este equilibrio es^ab

a1) atractor local, si y sólo si, $H > C + \frac{1}{2}$,

a2) repulsor, rodeado de un ciclo límite atractor, si y sólo si, $H < C + \frac{1}{2}$,

a3) Un foco débil, si y sólo si, $H = C + \frac{1}{2}$.

b) $n_d(H) < 0$, entonces este equilibrio es una silla hiperbólica.

c) $n_d(H) = 0$, entonces una silla-nodo no-hiperbólica

Demostración: Evaluando el factor $n_d(u_e)$ para $u_e = H$, se tiene

$$\begin{aligned} n_d(H) &= (C - 3H + 1)H + (3H(C - H + 1) - 2A^2) \\ &= -2(3H^2 - 2(C + 1)H + A^2). \end{aligned}$$

Esta es una parábola respecto a H , abierta hacia arriba.

Sea $\Delta_d = (2(C + 1))^2 - 12A^2$,

i) Si $\Delta_d > 0$, existen dos soluciones positivas para $n_d(H)$,

$$H_1 = \frac{1}{6}(2(C + 1) - \sqrt{\Delta_d}) \text{ y } H_2 = \frac{1}{6}(2(C + 1) + \sqrt{\Delta_d}),$$

con $H_1 < H_2$.

ii) Si $\Delta_d = 0$, existen una solución positiva para $n_d(H)$,

$$H_* = \frac{1}{3}(C + 1)$$

iii) Si $\Delta_d < 0$, no existen soluciones positivas para $n_d(H)$,

Luego,

I. Si $n_d(H) > 0$, entonces $3H^2 - 2(C + 1)H + A^2 < 0$, esto es, para todo H tal que $H_1 < H < H_2$.

Luego, la naturaleza del punto depende de la traza, la cual depende del factor

$$n_T(H) = H^2(2C - 2H + 1).$$

Considerando el signo del factor $n_{TF}(H) = 2C - 2H + 1$ se tiene la tesis.

II. Si $n_d(H) < 0$, entonces $3H^2 - 2(C + 1)H + A^2 > 0$, esto es, para todo H tal que $H < H_1$ y $H_2 < H$.

Luego, $(H, \frac{H}{C})$ es una silla hiperbólica.

III. Si $n_d(H) = 0$, entonces $3H^2 - 2(C + 1)H + A^2 = 0$, esto es, para todo H tal que $H = H_1$ o $H = H_2$.

Luego, $(H, \frac{H}{C})$ es una silla-nodo no-hiperbólica. □

Proposición 2.7. Naturaleza de los puntos de equilibrio positivos múltiples en el caso VI

a) Supongamos que existen tres puntos de equilibrio positivos $(H, \frac{H}{C})$, (u_3, v_3) y (u_4, v_4) , de modo que $u_3 < u_4 < H$, entonces: (u_3, v_3) es un nodo o foco, (u_4, v_4) es un punto silla y $(H, \frac{H}{C})$ es nodo o foco.

b) Supongamos que existen dos puntos de equilibrio positivos $(H, \frac{H}{C})$ y (u_{**}, v_{**}) , con $u_{**} = \frac{1}{2}(C - H + 1)$,

entonces el punto (u_{**}, v_{**}) es

b1) silla no-hiperbólica, si y sólo si, $H_3 < H < H_4$.

Su naturaleza depende de la traza,

b2) si y sólo si, $H < H_3$ o $H_4 < H$, o bien,

b3) si $3H^2 - 2(C + 1)H + (16A^2 - 5(C + 1)^2) > 0$.

Demostración: a) Evaluando el factor $n_d(u_e) = (C - 3H + 1)u_e + (3H(C - H + 1) - 2A^2)$ en (u_3, v_3) y (u_4, v_4) , se tiene:

$$\begin{aligned} n_d(u_3) &= (C - 3H + 1)u_3 + (3H(C - H + 1) - 2A^2) \\ &= (C - 3H + 1) \left(\frac{1}{2}(C - H + 1 - \sqrt{\Delta_S}) \right) + (3H(C - H + 1) - 2A^2) \\ &= -\frac{1}{2} \left((C - 3H + 1)\sqrt{\Delta_S} + (3H^2 - 2(C + 1)H + (4A^2 - (C + 1)^2)) \right). \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned} n_d(u_4) &= (C - 3H + 1)u_4 + (3H(C - H + 1) - 2A^2) \\ &= (C - 3H + 1)\left(\frac{1}{2}(C - H + 1 + \sqrt{\Delta_S})\right) + (3H(C - H + 1) - 2A^2) \\ &= -\frac{1}{2}\left((3H - C - 1)\sqrt{\Delta_S} + (3H^2 - 2(C + 1)H + (4A^2 - (C + 1)^2))\right). \end{aligned}$$

Como no es posible determinar el signo de estos factores consideramos la Teoría del índice (ver Joshua M. Epstein pp 169 y siguientes [8]). Supondremos que (u_4, v_4) es punto silla y que $n_d(u_3) > 0$.

Entonces, la naturaleza del equilibrio (u_3, v_3) depende de la traza, en particular del factor $n_{TF}(u_e)$.

Evaluando el factor $n_{TF}(u_e) = 2C - 2(u_e) + 1$, para $u_4 = \frac{1}{2}(C - H + 1 + \sqrt{\Delta_S})$, se tiene que :

$$\begin{aligned} n_{TF}(u_4) &= 2C - 2\left(\frac{1}{2}(C - H + 1 + \sqrt{\Delta_S})\right) + 1 \\ &= C + H - \sqrt{\Delta_S}, \text{ cuyo signo debe ser determinado.} \end{aligned}$$

Si $n_{TF}(u_4) > 0$, el punto (u_3, v_3) es repulsor.

Si $n_{TF}(u_4) < 0$, el punto (u_3, v_3) es atractor.

Si $n_{TF}(u_4) = 0$, el punto (u_3, v_3) es foco débil.

Nótese que estos comportamientos de los puntos de equilibrio $(H, \frac{H}{C})$, (u_3, v_3) y (u_4, v_4) , cambian si $u_3 < H < u_4$, o $H < u_3 < u_4$,

b) Como $u_{**} > 0$, debe cumplirse que $H < 1 + C$.

El numerador del determinante $n_d(u_e)$ evaluado para u_{**} y después de factorizaciones es

$$n_d(u_{**}) = \frac{1}{4}\left(3H^2 - 2(C + 1)H + (16A^2 - 5(C + 1)^2)\right).$$

Sea

$$\begin{aligned} \Delta_{S^*} &= (2(C + 1))^2 - 4(3)\left(16A^2 - 5(C + 1)^2\right) \\ &= -64\left(3A^2 - (C + 1)^2\right). \end{aligned}$$

Luego, el signo de $n_d(u_{**})$ depende de las soluciones del factor

$$n_{dF}(u_{**}) = 3H^2 - 2(C + 1)H + (16A^2 - 5(C + 1)^2),$$

que es una parábola abierta hacia arriba.

b1) Si $\Delta_{S^*} > 0$, existen dos soluciones positivas para $n_{dF}(u_{**})$

$$H_3 = \frac{1}{6}\left(2(C + 1) - \sqrt{\Delta_{S^*}}\right) \text{ y } H_4 = \frac{1}{6}\left(2(C + 1) + \sqrt{\Delta_{S^*}}\right),$$

con $H_3 < H_4$.

b2) $\Delta_{S^*} = 0$ existe una solución positiva

$$H_{**} = H_* = \frac{1}{3}(C + 1).$$

b3) No existen soluciones reales, si y sólo si, $\Delta_{S^*} < 0$.

Por lo tanto, el punto (u_{**}, v_{**}) es

b3a) silla no-hiperbólica, si y sólo si, $H_3 < H < H_4$.

b3b) su naturaleza depende de la traza, si y sólo si, $H < H_3$ o $H_4 < H$.

Es decir, depende del factor

$$\begin{aligned} n_{TF}(u_{**}) &= 2C - 2u_{**} + 1 = 2C - 2\left(\frac{1}{2}(C - H + 1)\right) + 1 \\ &= C + H > 0. \end{aligned}$$

Luego, el punto (u_{**}, v_{**}) es repulsor.

b3c) si $\Delta_{S^*} < 0$ entonces $n_{dF}(u_{**})$ es positivo, y su naturaleza depende de la traza.

Análogamente, $n_{TF}(u_{**}) = C + H > 0$, y el punto (u_{**}, v_{**}) es repulsor.

Estos dos últimos casos, la naturaleza de (u_{**}, v_{**}) deberá ser compatible con la naturaleza del punto $(H, \frac{H}{C})$, que se estableció en la Proposición anterior. \square

Observación 2.4. *Nuevamente los tamaños poblacionales de presas y depredadores oscilan alrededor del único punto de un equilibrio positivo, para cierto subconjunto de parámetros. En el modelo VI no se cumple que el refugio de parte de las presas tiene un efecto estabilizante en la interacción, debido en este caso, a la existencia de un ciclo límite estable.*

3. Otros modelos incorporando refugio. En esta Sección mostraremos algunos modelos en que se ha incorporado el uso de refugios, indicando al menos un avance en el análisis del respectivo sistema de EDO.

1. El modelo de Volterra con refugio

El modelo de depredación de Volterra se diferencia del modelo de Lotka-Volterra porque considera autorregulación en la función de crecimiento de las presas [30], es decir, considera la función de crecimiento

logística. Incorporando $x_r = \frac{\beta x}{x+\alpha}$, fue estudiado parcialmente en [18], estableciendo naturaleza de los puntos de equilibrio. Los casos pendientes serán analizados en un futuro trabajo.

2. El modelo de Leslie-Gower con refugio

El modelo del tipo Leslie-Gower considerando refugio x_r es descrito por el sistema

$$X_\omega(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - q(x - x_r) y \\ \frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{n(x-x_r)}\right) y, \end{cases} \quad (3.1)$$

con $\omega = (r, K, q, s, n) \in \mathbb{R}_+^5$ y los parámetros tienen diferentes significados ecológicos [5].

El sistema está definido en

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

Cuando se asume que $x_r = \beta x$, el modelo fue estudiado por Fengde Chen & al. [5]. Después de su análisis, los autores concluyen que: "el refugio de presas no tiene influencia en la propiedad persistente de las especies de depredadores y presas. Pero el refugio de presas podría influir en gran medida en las densidades de las especies de presas y depredadores" [5].

3. El modelo de May-Holling-Tanner con refugio

Considerando que la fracción población de presas en refugio dispone de una cantidad constante, esto es $x_r = \sigma$, el modelo propuesto fue estudiado en L. Chen et al. [6].

Los resultados obtenidos y ejemplos mostrados indican que el comportamiento dinámico del modelo depende en gran medida del parámetro de refugio de las presa; aumentando la cantidad de refugio podría aumentar las densidades de presas y provocar brotes de población.

4. El modelo de Rosenzweig-McArthur con refugio Este modelo se expresa mediante el sistema autónomo de ecuaciones diferenciales bidimensionales no lineales siguiente

$$X_\eta(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = \left(r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \frac{q(x-x_r)y}{(x-x_r)+a}\right) x \\ \frac{dy}{dt} = \left(\frac{p x}{(x-x_r)+a} - c\right) y. \end{cases} \quad (3.2)$$

El estudio de las consecuencias del uso de refugio por una fracción de la población de presas en el modelo de Rosenzweig-McArthur [30] fue estudiado por González-Olivares y Ramos-Jiliberto en [12, 15], considerando $x_r = \beta x$ y $x_r = \sigma$ (Casos I y II). Se probó que en el primer caso, el modelo con refugio por una parte de las presas, tiene la misma dinámica que el modelo original. Para el segundo caso, en que el modelo no es del tipo Kolmogorov [9, 11, 19], se demostró la estabilidad local del equilibrio positivo y la existencia de un ciclo límite.

Posteriormente en Z Ma et al. [21], se complementaron algunos resultados teniendo en cuenta las mismas expresiones para describir la cantidad de presas en refugio.

En dicho modelo fue estudiado además, el impacto de refugio saturado $x_r = \frac{\alpha x}{x+\beta}$ por E. Almanza-Vásquez [1].

Observación 3.1. *También el uso refugio por parte de las presas ha sido incorporado en modelos de depredación, considerando respuestas funcionales dependientes de ambas poblaciones, como son la razón-dependientes hiperbólica y sigmoidea, descritas por $h(x) = \frac{qx}{x+ay}$, y $h(x) = \frac{qx^2}{x^2+a^2y}$, respectivamente, la de Beddington-DeAngelis, Crowley-Martin, o Hassel-Varley.*

4. Conclusiones. En este trabajo hemos incluido diferentes funciones matemáticas en el modelo de Lotka-Volterra para expresar la fracción de la población de presas que usa refugio, evitando la depredación.

Es claro que una proporción constante de presas en el refugio $x_r = \beta x$ no tiene efecto sobre la estabilidad de las interacciones en los modelos depredador-presa derivados del modelo de Lotka-Volterra.

Por el contrario, un número constante de presas en los refugios puede tener efectos importantes pues implica una proporción decreciente en el refugio a medida que aumenta la densidad de presas. Esto acontece en el caso estudiado por J. Maynard Smith [23], que considera una cantidad fija σ de refugios físicos, en el cual un punto de equilibrio positivo, que es un centro en el modelo original, se transforma en un punto de equilibrio global asintóticamente estable (gae). Esta propiedad se puede probar construyendo una función de Lyapunov adecuada [11, 19]. Esto es, $x_r = \sigma$ tiene un efecto estabilizador porque causa una mortalidad de las presas dependiente de la densidad [28].

Otro modelo que se ajusta a la visión tradicional de lo que hace un refugio en una interacción depredador-presa es el caso en que la fracción de población de presas en refugio es proporcional a la cantidad de depredadores, esto es, $x_r = \epsilon y$. En este caso se puede afirmar que el refugio ejerce una influencia estabilizadora sobre el punto de equilibrio y reduce o elimina la tendencia oscilatoria de las poblaciones [24].

Sorprendentemente, la incorporación de uso de refugios en el modelo Lotka-Volterra origina comportamiento asintóticos, que son más diversos de lo que se ha expuesto en otros artículos anteriormente. Los modelos que estudiamos aquí exhiben dinámicas más novedosas, en comparación con los formas de refugio analizados en gran parte de los estudios anteriores.

Particularmente, dependiendo de los valores de los parámetros, el modelo IV exhibe uno o dos estados estables. En el caso de exhibir dos estados estables alternativos, las trayectorias de población de presas y depredadores se aproximan a un estado final bajo o alto, dependiendo de las condiciones iniciales y las fuerzas estocásticas que podrían cambiar las trayectorias a otra cuenca de atracción.

Después del análisis de cada modelo derivado, podemos concluir en general que el uso de refugio por parte de las presas no implica la estabilidad de la interacción”.

Nuestras conclusiones concuerdan con los obtenidos por J. M. McNair [24] quien afirmó ”Que varios tipos de refugios pueden ejercer un efecto localmente desestabilizador y crear oscilaciones estables de gran amplitud que se amortiguarían si no hubiera refugio presente.”

Entonces, afirmamos que no es posible predecir las consecuencias del uso de refugio por una fracción de la población de presas, y queda abierta la pregunta: ¿Cuáles son los efectos de los refugios por parte de las presas en las interacciones de depredación?

Sin embargo, los resultados deben ser compatibles con la evidencia empírica existente, para el comportamiento de las presas que hacen uso de refugio, temporal o permanentemente.

Por otra parte, las conclusiones obtenidas también pueden ser extendidas a modelos en que la población de presas exhibe un crecimiento autorregulado, es decir, el crecimiento de las presas se describe mediante la ecuación logística (modelo de Lotka-Volterra con autorregulación o también llamado *modelo de Volterra* [30]).

Agradecimientos

RLC fue parcialmente financiada por proyecto interno de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

ORCID and License

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

Roxana López-Cruz <https://orcid.org/0000-0002-7703-5784>

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] Almanza-Vásquez E. Dinámicas de modelos de depredación, considerado una función con saturación para el uso de refugio por parte de las presas, Tesis Maestría en Biomatemáticas, Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia 2007.
- [2] Almanza-Vásquez E, González-Olivares E, González-Yañez B. Dynamics of Lotka-Volterra model considering saturated refuge for prey, In R. Mondaini (Ed.) BIOMAT 2011 International Symposium on Mathematical and Computational Biology, World Scientific Co. Pte. Ltd. 2012; 62-72.
- [3] Bazykin AD. Nonlinear Dynamics of interacting populations, World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., Singapore, 1998.
- [4] Berryman AA, Gutierrez AP, Arditi R. Credible, parsimonious and useful predator-prey models - A reply to Abrams, Gleeson, and Sarnelle, Ecology. 1995; 76(6):1980-1985.
- [5] Chen F, Chen L, Xie X. On a Leslie Gower predator prey model incorporating a prey refuge, Nonlinear Analysis: Real World Applications. 2009; 10:2905-2908.
- [6] Chen L, Chen F, Chen L Qualitative analysis of a predator-prey model with Holling type II functional response incorporating a constant prey refuge. Nonlinear Anal Real World Appl. 2010; 11(1):246-252.
- [7] Clark CW. Mathematical Bioeconomic. The optimal management of renewable resources, John Wiley and Sons, 1990.
- [8] Epstein JM. Nonlinear Dynamics, Mathematical Biology, and Social Sciences. Addison-Wesley Publishing Company, 1997.
- [9] Freedman HI. Deterministic Mathematical Model in Population Ecology. Marcel Dekker, 1980.
- [10] Gause GF. The Struggle for Existence, The Williams & Wilkins company, Baltimore, 1934.
- [11] Goh B-S. Management and Analysis of Biological Populations. Elsevier Scientific Publishing Company, 1980.
- [12] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Dynamic consequences of prey refuges in a simple model system: more prey, fewer predators and enhanced stability, Ecological Modelling, 2003; 166:135-146.
- [13] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Consequences of prey refuge use on the dynamics of some simple predator-prey models: Enhancing stability?, In R. Mondaini (ed.), Proceedings of the Third Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology (BIOMAT-2003), E-Papers Serviços Editoriais Ltda., Rio de Janeiro, 2004; V. 2:75-98.

- [14] González-Olivares E, Huincahue-Arcos J. A two-patch model for the optimal management of a fishing resource considering a marine protected area, *Nonlinear Analysis: Real World and Applications*. 2011; 12:2489-2499.
- [15] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Comments to "The effect of prey refuge in a simple predator-prey model" [*Ecol. Model.* 222 (September(18)) (2011) 3453-3454], *Ecological Modelling*. 2012; 232:158-160.
- [16] González-Olivares E, González-Yañez B, Becerra-Klix R. Prey refuge use as a function of predator-prey encounters, *Private communication*, submitted (2012).
- [17] 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.
- [18] Haque M, Sabiar Rahman M, Venturino E, Li B-L. Effect of a functional response-dependent prey refuge in a predator-prey model, *Ecological Complexity*. 2014; 20:248-256.
- [19] Harrison GW. Global stability of predator-prey interactions, *Journal of Mathematical Biology*. 1979; 8:139-171.
- [20] Ma Z, Li W, Zhao Y, Wang W, Zhang H, Li Z. Effects of prey refuges on a predator-prey model with a class of functional responses: the role of refuges, *Mathematical Biosciences*. 2009; 218(2):73-79.
- [21] Ma Z, Li W, Wang S. The effect of prey refuge in a simple predator-prey model, *Ecological Modelling*. 2011; 222:3453-3454.
- [22] May RM. *Stability and complexity in model ecosystems*. 2nd edition: Princeton University Press, 2001.
- [23] Maynard Smith J. *Models in Ecology*. Cambridge University Press, 1974.
- [24] McNair JM. The effects of refuges on predator-prey interactions: a reconsideration, *Theoretical Populations Biology*. 1986; 29:38-63.
- [25] Molla H, Sabiar Rahman M, Sarwardi S. Dynamics of a predator-prey model with Holling type II functional response Incorporating a prey refuge depending on both the species, *International Journal of Nonlinear Sciences and Numerical Simulation*. 2019; 20(1):89-104.
- [26] Ramos-Jiliberto R, González-Olivares E. Relating behavior to population dynamics: a predator-prey metaphysiological model emphasizing zooplankton diel vertical migration as an inducible response, *Ecological Modelling*. 2000; 127:221-233.
- [27] Ruxton GD. Short term refuge use and stability of predator-prey models, *Theoretical Population Biology*. 1995; 47:1-17.
- [28] Sih A. Prey refuges and predator-prey stability, *Theoretical Populations Biology*. 1987; 31:1-12.
- [29] Taylor RJ. *Predation*. Chapman and Hall, 1984.
- [30] Turchin P. *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*. *Mongraphs in Population Biology* 35 Princeton University Press, 2003.
- [31] Volterra V. *Variazioni e fluttuazioni del numero de individui in specie animali conviventi*. *Memorie della R. Accademia dei Lincei*, S.VI, IT. 1926; 2:31-113.