



Influence of the prey refuge use on the Volterra predation model

Influencia del uso de refugios por las presas en el modelo de depredación de Volterra

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

Received, Feb. 19, 2024;

Accepted, Jul. 17, 2024;

Published, Jul. 29, 2024



How to cite this article:

González-Olivares E, Rojas-Palma A, López-Cruz R. *Influence of the prey refuge use on the Volterra predation model*. *Selecciones Matemáticas*. 2024;11(1):56–68. <http://dx.doi.org/10.17268/sel.mat.2024.01.05>

Abstract

In various previous works, different predation models have been analyzed considering the use of refuge by the prey population, without carrying out an exhaustive analysis of its dynamics. In some of them it is stated that the use of shelters or dens by a fraction of the prey population has a stabilizing effect on predator-prey interaction. One of the objectives of this work is to show that some of these new systems considering refuge may have the same topological portrait in the phase plane as the original; but in others the dynamics change strongly.

In our research we will introduce modifications to the well-known Volterra model, considering various ways to express the number of prey in refuge. In several of them, local dynamics equivalent to the original model are obtained, confirming that results reported as new were previously known based on the original system, without taking into account the refuge of the prey. We conclude that the behavior of the systems depends on the mathematical expression to describe the number of sheltered prey.

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

Resumen

En variados trabajos anteriores se han analizado diferentes modelos de depredación considerando el uso de refugio por la población de presas, sin efectuar un análisis exhaustivo en su dinámica. En algunos de ellos se afirma que el uso de refugios o guaridas por una fracción de la población de presas tiene un efecto estabilizador en la interacción depredador-presa. Uno de los objetivos de este trabajo es exponer que algunos de estos nuevos sistemas considerando refugio pueden tener el mismo retrato topológico en el plano de fase que el original; pero en otros la dinámica cambian fuertemente.

En nuestra investigación introduciremos modificaciones en el conocido modelo de Volterra, considerando diversas formas para expresar la cantidad de presas en refugio. En varios

*Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile. **Correspondence author** (e.jgonzal@ucv.cl).

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

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

de ellos se obtienen dinámicas locales equivalentes al modelo original, confirmando que resultados consignados como nuevos se conocían previamente analizando el sistema original, sin tener en cuenta el refugio de las presas. Concluimos que el comportamiento de los sistemas depende de la expresión matemática para describir la cantidad de presas refugiadas.

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

1. Introducción. El marco formal básico de los modelos de depredación ha ido aumentando desde la primera mitad del siglo XX a partir del trabajo publicado por el matemático italiano Vito Volterra [1] en 1926, similar al propuesto por Alfred Lotka en 1920 [2, 3], añadiendo niveles cada vez mayores de complejidad y realismo natural a dicho modelo. Esto ha permitido profundizar en los estudios en Ecología de Poblaciones y específicamente en la teoría depredador-presa [4, 5].

Una de las formas básicas para modificar el modelo de Lotka-Volterra son los impactos dependientes de la densidad en la dinámica endógena entre depredadores y presas [3]. Por estos efectos se propusieron funciones no lineales para los depredadores que consumen presas, conocidas como *respuestas funcionales* [6, 2, 3].

El mismo Volterra introdujo en el modelo de Lotka-Volterra la competencia intraespecífica entre las presas, dando origen al llamado *modelo de Volterra* [3].

El comportamiento dinámico de un ecosistema puede verse alterado por una variedad de factores ecológicos, incluida la migración, la recolección, la agregación, el miedo, el refugio y otros [7, 3].

Además, la presa puede emplear una variedad de comportamientos antidepredadores (APB), o estrategias antidepredadores, para evitar el consumo por parte de los depredadores, tales como: la disminución de la actividad de las presas y de las agregaciones de presas [7], la reducción de la visibilidad de las presas, el tamaño corporal de la presa demasiado grande o demasiado pequeño para las capacidades del depredador, la migración vertical [8], el desarrollo de defensas químicas y morfológicas, etc.

Sin embargo, no todos ellos pueden representarse mediante expresiones matemáticas sencillas [9, 8]. El uso de refugios espaciales, madrigueras o coberturas por parte de las presas es uno de los comportamientos característicos más importantes que influyen en la depredación [10, 11].

El objetivo principal de este trabajo es analizar un modelo depredador-presa en tiempo continuo derivado del conocido modelo depredador-presa de Volterra [3], considerando el uso de refugio de las presas expresado por diversas formas matemáticas.

Se supone que la respuesta funcional del depredador es lineal y sólo depende de la presa [6, 2]. La característica esencial de estos modelos es que son modelos compartimentados, siendo casos particulares de un modelo tipo Gause [12, 13].

Uso de refugio por las presas

Se ha indicado en algunos artículos que el uso de refugios por parte de una fracción de la población de presas podría tener un efecto estabilizador en las interacciones presa-depredador [14]. Sin embargo, esta afirmación está sujeta a debate aún desde un punto de vista teórico [5].

Según Robert J. Taylor [7] los diferentes tipos de refugios se pueden ordenar en tres tipos, considerando la protección que brindan [5].

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 [15]. Puede especificarse mediante diferentes funciones [9] tales como:

1. $x_r = \beta x$, proporcional al tamaño total de la población de presas [16],
2. $x_r = \sigma$, una cantidad fija de lugares utilizados para esconderse [16],
3. $x_r = \epsilon y$, proporcional a la cantidad de depredadores presentes en el entorno, [17] (si se incrementa la cantidad de depredadores aumenta el uso de refugios por parte de las presas).
4. $x_r = \delta xy$, proporcional a la cantidad de encuentros entre ambas especies [18, 9],
5. $x_r = \frac{\beta x}{x + \alpha}$, una cantidad creciente de presas evaden la depredación pero la cantidad de refugios es saturada [19, 20, 21], Es una función similar a la respuesta funcional hiperbólica [3].
6. $x_r = \frac{\beta x^2}{x^2 + \alpha^2}$, un número cada vez mayor de presas evaden la depredación, pero muy pocas al principio (función sigmoidea) [19].

7. $x_r = \frac{\beta y}{y + \alpha} x$, la presencia de los depredadores implica un efecto acotado en las presas quebusan refugio. El parámetro β indica la cantidad máxima de depredadores necesarias para que las presas acudan a un refugio, y α es la cantidad de depredadores necesarios para alcanzar $\frac{\beta}{2}$. Observamos que si el número de depredadores es igual a cero, entonces $x_r = 0$, es decir, en ausencia de depredadores, la población de presas no necesita de refugio. Si el número de depredadores $y \rightarrow \infty$ entonces $x_r = \beta x$.

Esta variedad de funciones para el número de presas protegidas dará lugar a varias versiones diferentes del modelo Volterra. Será necesario un análisis separado para cada función incorporada al modelo.

Estas formas para describir la cantidad de presas no expuestas a la depredación, tienen una adecuada justificación ecológica [9]; sin embargo, pensamos que el uso de refugio de presas tiene algún costo [9, 8]; por ejemplo, el uso de refugios puede implicar una disminución de las tasas reproducción de las presas [11], lo que motiva modificaciones en los modelos que no consideraremos.

Este trabajo está organizado de la siguiente manera: en la Sección 2 describiremos las propiedades fundamentales y sus implicaciones por el uso del refugio por una fracción de la población de presas en el modelo de Volterra. En la Sección 3 se discuten las implicaciones ecológicas de nuestros resultados analíticos.

2. Modelo de Volterra con refugio. El modelo Volterra es uno de los modelos de depredación más elementales, que considera la interferencia entre las presas y en el cual la acción de los depredadores, la respuesta funcional, es lineal.

Asumiendo este comportamiento antidepredador, el sistema se describe mediante el sistema general:

$$X_\lambda(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - q(x - x_r) y \\ \frac{dy}{dt} = (p(x - x_r) - c) y, \end{cases} \quad (2.1)$$

donde $x(t)$ e $y(t)$ son los tamaños de las poblaciones de presas y depredadores en el momento $t \geq 0$,

Los parámetros son positivos, es decir., $\lambda = (r, K, q, p, c) \in \mathbb{R}_+^5$; sus significados ecológicos, en este y los siguientes modelos, son:

r es la tasa de crecimiento intrínseco de las presas,

K es la capacidad de carga ambiental de las presas,

q es 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.

Cuando $x_r = 0$, es decir, si las presas no hacen uso de refugios, el modelo de Volterra descrito por el sistema (1) tiene las siguientes propiedades ya conocidas, que no se demuestran en este trabajo:

1. Los puntos de equilibrio son: los equilibrios límite $(0, 0)$ y $(K, 0)$, que siempre existen, y $(x_e, y_e) = \left(\frac{c}{p}, \frac{r}{q} \left(1 - \frac{c}{pK}\right)\right)$, el cual está en el interior del primer cuadrante (equilibrio positivo), si y sólo si, $pK - c > 0$.
2. Existe una región positivamente invariante dada por

$$\Gamma = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : 0 \leq x \leq K, y \geq 0\}.$$
3. Las soluciones están uniformemente acotadas.
4. El equilibrio $(0, 0)$ es una silla hiperbólica, para todos los valores de los parámetros.
5. El equilibrio $(K, 0)$:
 - 5.1 una silla hiperbólica, si $pK - c > 0$
 - 5.2 atractor si $pK - c < 0$,
 - 5.3 nodo silla-atractor, si $pK - c = 0$.
6. El equilibrio $(x_e, y_e) = \left(\frac{c}{p}, \frac{r}{q} \left(1 - \frac{c}{pK}\right)\right)$ es

- 6.1 un atractor local, si y sólo si, $pK - c > 0$,
- 6.2 no existe en el primer cuadrante, si y sólo si, $pK - c < 0$.
- 6.3 coincide con $(K, 0)$, si y sólo si, $pK - c = 0$.

7. Para demostrar la estabilidad global, se puede:

- i) construir una función de Lyapunov adecuada [22, 10], y
- ii) utilizar el criterio de Dulac [23] para probar la ausencia de ciclos.

3. Resultados principales. Considerando las diferentes alternativas descritas anteriormente para representar la fracción x_r de la población de presas en un refugio estudiaremos algunos de los siete modelos posibles, pero realizando sólo un análisis local. La determinación de la existencia de curvas separatrices (homo o heteroclínicas) o la cantidad de ciclos límites, como así mismo las simulaciones numéricas serán expuestas en un próximo artículo.

Observamos que el punto de equilibrio $(0, 0)$ en todos los casos es un punto silla hiperbólico.

3.1. Caso I Refugio proporcional al tamaño de la población de presas. Suponiendo $x_r = \beta x$, el sistema resultante es topológicamente (cualitativamente) equivalente al modelo original de Volterra, que tiene una singularidad positiva única, si y sólo si, $x < K$ [24].

Como el modelo original de Volterra, el sistema obtenido es del tipo Kolmogorov; por tanto, los ejes son conjuntos positivamente invariantes.

En este caso las isoclinas son

$$y = \frac{r}{q(1-\beta)} \left(1 - \frac{x}{K}\right) \text{ y } x = \frac{c}{p(1-\beta)}.$$

El único punto de equilibrio positivo en el primer cuadrante es

$$(x_e, y_e) = \left(\frac{c}{p(1-\beta)}, r \frac{Kp(1-\beta)-c}{q(1-\beta)^2 Kp}\right), \text{ con } 0 < \beta < 1, \text{ y, si y solo si, } Kp(1-\beta) - c > 0.$$

Luego, este punto de equilibrio positivo queda desplazado respecto al equilibrio del modelo sin refugio.

Los otros puntos de equilibrio son $(0, 0)$ y $(K, 0)$.

La matriz jacobiana es

$$DX_\lambda(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{1}{K}(Kr - 2rx - Kq(1-\beta)y) & -q(1-\beta)x \\ p(1-\beta)y & p(1-\beta)x - c \end{pmatrix}.$$

Demostración: Naturaleza de los equilibrios.

I) El punto de equilibrio $(0, 0)$ es un punto de silla hiperbólico.

II) El punto de equilibrio $(K, 0)$ es:

IIa) una silla hiperbólica, si y sólo si, $Kp(1-\beta) > c$,

IIb) un atractor hiperbólico, si y sólo si, $Kp(1-\beta) < c$, y porque $-r + Kp(1-\beta) - c < 0$.

IIc) una silla-nodo atractor, si y sólo si, $Kp(1-\beta) = c$.

III) El equilibrio (x_e, y_e) es localmente asintóticamente estable, de forma similar al modelo sin considerar refugio.

IIIa) un atractor hiperbólico, si y sólo si, $T = Kp(1-\beta) - c < 0$, ya que el factor $-\frac{rc}{Kp(1-\beta)} < 0$.

IIIb) un silla-nodo atractor no-hiperbólico, si y sólo si, $T = 0$,

IIIc) está fuera del primer cuadrante, si y sólo si, $T > 0$, □

Demostración: Inmediata, evaluando la matriz jacobiana para cada equilibrio.

Por tanto, el equilibrio (x_e, y_e) es localmente estable. Aplicando el teorema de Poincaré-Bendixson, el equilibrio (x_e, y_e) es globalmente asintóticamente estable. □

Observación 3.1. Podemos afirmar que el uso del refugio de presas, proporcional a la cantidad de la población total, no cambia la estabilidad de la interacción. El único equilibrio positivo tiene la misma estabilidad que el equilibrio positivo sin considerar refugio.

Además, se puede construir una función de Lyapunov adecuada [22, 10] y utilizar el criterio de Dulac [23] para demostrar la ausencia de ciclos.

3.2. Caso II Refugio constante. Suponiendo $x_r = \sigma$; esto implica que la fracción de presas refugiadas pueden ocupar un número constante de lugares.

Además se debe cumplir que $x - \sigma > 0$, i.e., $x > \sigma$, para que el sistema represente un modelo de depredación.

Notamos que si $x < \sigma$, se tiene que $\frac{dx}{dt} > 0$, para todo $0 < x < K$, mientras que $\frac{dy}{dt} < 0$. Esto implica que la población de depredadores va a la extinción, mientras que la población de presas crece.

Tenemos ahora el sistema de ecuaciones diferenciales de segundo orden:

$$X_\rho(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - q(x - \sigma) y \\ \frac{dy}{dt} = (p(x - \sigma) - c) y, \end{cases} \quad (3.1)$$

definido en

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

El sistema no es del tipo Kolmogorov, ya que el eje vertical no es un conjunto positivamente invariante. Pero, las trayectorias deben permanecer en el conjunto

$$\Gamma = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2 : \sigma \leq x \leq K, y \geq 0\}$$

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

$$r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - q(x - \sigma) y = 0 \text{ y } p(x - \sigma) - c = 0.$$

Entonces, se tiene

$$y = \frac{rx}{q(x-\sigma)} \left(1 - \frac{x}{K}\right) \text{ y } x = x_e = \frac{c+p\sigma}{p}.$$

Así,

$$y_e = \frac{r \frac{c+p\sigma}{p}}{q \left(\frac{c+p\sigma}{p} - \sigma\right)} \left(1 - \frac{1}{K} \frac{c+p\sigma}{p}\right) = \frac{r(c+p\sigma)}{Kcpq} (Kp - c - p\sigma),$$

i.e., $y_e > 0$, si y sólo si, $Kp - c - p\sigma > 0$.

La matriz jacobiana es:

$$DX_\rho(x, y) = \begin{pmatrix} r - \frac{2rx}{K} - qy & -q(x - \sigma) \\ py & px - p\sigma - c \end{pmatrix}.$$

Demostración: Naturaleza de los puntos de equilibrio en el caso II

A) El equilibrio $(0, 0)$ es una silla hiperbólica, para todos los valores de los parámetros.

B) El equilibrio $(K, 0)$ es

B1) una silla hiperbólica, si y sólo si $p(K - \sigma) > c$,

B2) un punto atractor hiperbólico, si y sólo si $p(K - \sigma) < c$,

B3) una silla no-hiperbólica atractora, si y sólo si $p(K - \sigma) = c$.

C) El único punto de equilibrio positivo (x_e, y_e) es:

C1) una silla hiperbólica, si y sólo si $p(K - \sigma) < c$,

C2) una silla no-hiperbólica atractora, si y sólo si $p(K - \sigma) = c$.

C3) un punto atractor hiperbólico, si y sólo si, $p(K - \sigma) > c$, □

Demostración: Es inmediato evaluando la matriz jacobiana.

A) En el punto $(0, 0)$ se obtiene

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

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

B) En el punto $(K, 0)$ se tiene

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

y

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

El signo de $\det DX_\rho(K, 0)$ depende del factor $T_1 = pK - p\sigma - c$.

Por tanto, el equilibrio $(K, 0)$ es

B1) una silla hiperbólica, si y sólo si $T_1 > 0$,

B2) un punto atractor hiperbólico, si y sólo si $T_1 < 0$, ya que

$$\text{tr} DX_\rho(K, 0) = -r + (pK - p\sigma - c) = -r + T_1 < 0.$$

Por tanto, el equilibrio $(K, 0)$ es localmente estable.

Aplicando el teorema de Poincaré-Bendixson, el equilibrio $(K, 0)$ es globalmente asintóticamente estable (gas).

B3) una silla no-hiperbólica atractora, si y sólo si $T_1 = 0$.

C) La evaluación de la matriz jacobiana en el punto $(x_e, y_e) = \left(\frac{c+p\sigma}{p}, \frac{r(c+p\sigma)(pK-p\sigma-c)}{Kcpq} \right)$ es

$$DX_\rho(x_e, y_e) = \begin{pmatrix} -r \frac{-p^2\sigma^2+c^2+Kp^2\sigma}{Kpc} & -q \frac{c}{p} \\ \frac{r(c+p\sigma)}{Kcpq} (pK - p\sigma - c) & 0 \end{pmatrix},$$

Entonces,

$$\det DX_\rho(x_e, y_e) = \frac{r(c+p\sigma)}{Kc} \frac{c}{p} (pK - p\sigma - c), \text{ y}$$

$$\text{tr} DX_\rho(x_e, y_e) = -r \frac{-p^2\sigma^2+c^2+Kp^2\sigma}{Kpc}.$$

Por tanto, el equilibrio (x_e, y_e) es

C1) una silla hiperbólica, si y sólo si, $T_1 = pK - p\sigma - c < 0$.

C2) una silla no-hiperbólica, si y sólo si, $T_1 = 0$.

C3) Si $T_1 > 0$, la naturaleza de (x_e, y_e) depende del signo de la traza.

Por tanto, el equilibrio (x_e, y_e) es localmente asintóticamente estable, ya que $\text{tr} DX_\rho(x_e, y_e) < 0$.

Aplicando el teorema de Poincaré-Bendixson, el único punto de equilibrio localmente atractor es globalmente asintóticamente estable (gas). \square

Observación 3.2. 1. Se demostró que el uso del refugio de presas asumiendo la existencia de una cantidad fija de lugares para esconderse, tiene una dinámica similar al modelo de Volterra sin considerar el refugio.

2. Para demostrar la estabilidad global, también se puede construir adicionalmente una función de Lyapunov adecuada [22, 10] y utilizar el criterio de Dulac [23] para demostrar la ausencia de ciclos.

3. Recordamos que cuando se considera la fracción de presas en refugio constante, esto es $x_r = \sigma$, en el modelo de Lotka-Volterra, el único punto de equilibrio positivo pasa de ser neutralmente estable a ser un equilibrio atractor. Este hecho llevó a afirmar a algunos modeladores que el refugio tiene un efecto estabilizante en la interacción depredador-presa.

3.3. Caso III Refugio proporcional al tamaño de la población de depredadores. Suponiendo $x_r = \epsilon y$, es decir, la fracción de la población de presas en refugio es proporcional a la población de depredadores, lo cual implica que a mayor cantidad de depredadores, más es la cantidad de presas escondidas.

El sistema que describe este comportamiento es

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

con $\pi = (r, K, q, p, c, \epsilon) \in \mathbb{R}_+^6$ 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 $(0, 0)$, $(K, 0)$ y aquellos determinados por la intersección de las isoclinas, las cuales son:

$$1) r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - q(x - \epsilon y) y = 0, \text{ o } q\epsilon y^2 - qxy + rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) = 0.$$

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

Además, $x - \epsilon y = \frac{c}{p}$, en consecuencia $y = \frac{rc}{qp} \left(1 - \frac{x}{K}\right) x$.

Sustituyendo y en la primera ecuación obtenemos la ecuación de la abscisa de los puntos de equilibrio positivos:

$$p(x) = \frac{r}{K}x^2 + \left(\frac{cq}{p\epsilon} - r\right)x - \frac{c^2}{p^2\epsilon} = 0.$$

Cualquiera sea el signo del coeficiente $a_1 = \frac{cq}{p\epsilon} - r = \frac{cq - pr\epsilon}{p\epsilon}$, de esta ecuación tiene una raíz positiva única dada por

$$x_2 = \frac{K}{2r} \left(- \left(\frac{cq}{p\epsilon} - r \right) + \sqrt{\Delta} \right),$$

con

$$\Delta = \left(\frac{c}{p} \frac{q}{\epsilon} - r \right)^2 + 4 \frac{r}{K} \frac{c^2}{p^2} \frac{q}{\epsilon} > 0.$$

La ordenada del punto de equilibrio positivo es

$$y_2 = \frac{1}{p\epsilon} (px_2 - c) \text{ con } px_2 - c > 0.$$

De este modo,

$$y_2 = \frac{1}{p\epsilon} \left(p \frac{K}{2r} \left(- \left(\frac{c}{p} \frac{q}{\epsilon} - r \right) + \sqrt{\Delta} \right) - c \right) = \frac{Kp\epsilon(r + \sqrt{\Delta}) - c(2r\epsilon + Kq)}{2p\epsilon^2 r}.$$

La matriz jacobiana del sistema (2,2) es

$$DX_\pi(x, y) = \begin{pmatrix} -\frac{1}{K}(2rx - Kr + Kqy) & -q(x - 2\epsilon y) \\ py & px - c - 2p\epsilon y \end{pmatrix}.$$

Demostración: Naturaleza de los puntos de equilibrio para el caso III.

A) El punto de equilibrio $(K, 0)$ es

A1) una silla hiperbólica, si y sólo si, $pK > c$,

A2) un atractor hiperbólico, si y sólo si, $pK < c$,

A3) una silla-nodo atractor, si y sólo si, $pK = c$.

B) El único punto de equilibrio positivo (x_2, y_2) existe, si y sólo si, $cq - pr\epsilon > 0$, y es:

B1) local asintóticamente estable, si y sólo si, $y_2 > \frac{r(Kp-2c)}{p(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)}$.

B2) repulsor, si y sólo si, $y_2 < \frac{r(Kp-2c)}{p(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)}$. Entonces, el equilibrio está rodeado por un ciclo límite estable.

B3) un foco débil, si y sólo si, $y_2 = \frac{r(Kp-2c)}{p(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)}$. □

Demostración: A) Evaluando la matriz jacobiana en el punto $(K, 0)$ tenemos

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

Luego, $\det DX_\pi(K, 0) = -r(pK - c)$.

Por tanto, la naturaleza $(K, 0)$ depende del factor $pK - c$.

El equilibrio $(K, 0)$ es

A1) una silla hiperbólica, si y sólo si, $pK - c > 0$,

A2) un atractor hiperbólico, si y sólo si, $pK - c < 0$,

A3) una silla-nodo atractor, si y sólo si, $pK - c = 0$.

B) Recordando que $x = \frac{1}{p}(c + py\epsilon)$, la matriz jacobiana evaluada en (x_2, y_2) es

$$DX_\pi(x_2, y_2) = \begin{pmatrix} -\frac{p(2r\epsilon + Kq)y_2 + r(2c - Kp)}{Kp} & -q \frac{c - p\epsilon y_2}{p} \\ py_2 & -p\epsilon y_2 \end{pmatrix}.$$

Por tanto,

$$\det DX_\pi(x_2, y_2) = \frac{1}{K} y_2 (2cr\epsilon + Kcq - Kpr\epsilon + 2pr\epsilon^2 y_2),$$

cuyo signo depende del factor

$$T_2 = 2cr\epsilon + K(cq - pr\epsilon) + 2pr\epsilon^2 y_2.$$

Sustituyendo, el valor de y_2 se tiene

$$T_2 = Kp\sqrt{\Delta}\epsilon > 0.$$

Entonces, la naturaleza de (x_2, y_2) depende del signo de

$$\text{tr} DX_\pi(x_2, y_2) = -\frac{p(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)y_2 + r(2c - Kp)}{Kp}$$

cuyo signo depende del numerador

$$T_3 = p(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)y_2 + r(2c - Kp).$$

Entonces, el punto de equilibrio (x_2, y_2) es

B1) local asintóticamente estable, si y sólo si, $T_3 > 0$.

Como es el único punto de equilibrio localmente atractor es globalmente asintóticamente estable (gas), aplicando el teorema de Poincaré-Bendixson.

B2) repulsor, si y sólo si, $T_3 < 0$. Por tanto, el equilibrio está rodeado por un ciclo límite.

B3) un foco débil, si y sólo si, $T_3 = 0$. La debilidad debe determinarse utilizando, por ejemplo, los cálculos de las cantidades de Lyapunov [25]. □

Corolario 3.1. Cuando $y_2 < \frac{r(Kp-2c)}{p(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)}$ se produce una bifurcación de Hopf y se genera un ciclo límite estable.

Demostración: Es inmediato cuando $p(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)y_2 + r(2c - Kp) < 0$.

Además, la condición de transversalidad se cumple ya que

$$\frac{\partial}{\partial y_2} (\text{tr}DX_\pi(x_2, y_2)) = -\frac{(2r\epsilon + Kq + Kp\epsilon)}{K} < 0. \quad \square$$

Observación 3.3. *Observamos que el único punto de equilibrio positivo puede ser un equilibrio globalmente asintóticamente estable, pero además para otra condición de parámetros puede estar rodeado por un ciclo límite estable.*

Esto implica que el uso del refugio proporcional a la población de depredadores no tiene un efecto estabilizador.

3.4. Caso IV Refugio proporcional a los encuentros. Ahora, suponemos $x_r = \delta xy$, propuesto en [18, 9].

Esta función expresa 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, $x_r = \delta xy$ [18, 9]. El nuevo sistema de ecuaciones diferenciales de orden dos es del tipo Kolmogorov [12, 22] viene dado por:

$$X_\mu(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = (r(1 - \frac{x}{K}) - q(1 - \delta y)y)x \\ \frac{dy}{dt} = (p(1 - \delta y)x - c)y \end{cases} \quad (3.3)$$

definido en

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

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

Los puntos de equilibrio son $(0, 0)$, $(K, 0)$ y (x_e, y_e) , donde x_e e y_e satisfacen las ecuaciones de las isoclinas.

$$r(1 - \frac{x}{K}) - q(1 - \delta y)y = 0 \text{ y } (p(1 - \delta y)x - c) = 0, \text{ i.e.,}$$

$$r(1 - \frac{x}{K}) - q\frac{c}{px}y = 0 \text{ o } y = \frac{rx}{qc}(1 - \frac{x}{K})x.$$

Así, las abscisas de los puntos de equilibrio positivos satisfacen la ecuación polinómica de tercer grado

$$P(x) = p^2r\delta x^3 - Kp^2r\delta x^2 + Kcpqx - Kc^2q = 0.$$

Esta ecuación puede tener hasta tres raíces reales positivas.

La matriz jacobiana es

$$DX_\mu(x, y) = \begin{pmatrix} DX_\mu(x, y)_{11} & qx(2\delta y - 1) \\ -p(\delta y - 1)y & px - c - 2p\delta xy \end{pmatrix}.$$

con $DX_\mu(x, y)_{11} = \frac{1}{K}(Kq\delta y^2 - Kqy + Kr - 2rx)$.

Este caso fue estudiado en detalle en el artículo de González-Olivares et al [9], utilizando un sistema topológicamente equivalente se demostraron las siguientes propiedades.

Demostración: Naturaleza del equilibrio $(K, 0)$

El equilibrio $(K, 0)$ es

- 1) una silla hiperbólica, si y sólo si, $pK > c$.
- 2) una silla-nodo atractor, si y sólo si, $pK = c$.
- 3) un atractor hiperbólico, si y sólo si, $pK < c$. □

Demostración: Es inmediato con la evaluación de la matriz jacobiana en $(K, 0)$ ya que

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

Así, $\det DX_\mu(K, 0) = -r(pK - c)$, que depende del factor $pK - c$. □

Observación 3.4. *La naturaleza de los puntos de equilibrio positivos se describe en [9].*

La matriz jacobiana en los puntos de equilibrio positivos es

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

Como consecuencia,

$$\det DX_\mu(x, y) = prx\frac{K-2\delta Ky+\delta xy}{K} = r\frac{px^2+(Kp-2Kp^2-c)x+2Kcp}{K},$$

que depende del signo del factor $T(x) = px^2 + (Kp - 2Kp^2 - c)x + 2Kcp$.

3.5. Caso V Refugio saturado. Suponiendo $x_r = \frac{\beta x}{x+\alpha}$ propuesto en [19, 21].

Esta función expresa que la fracción de presas en los refugios es una función saturada. Notamos que

i) si $x \rightarrow \infty$, entonces $x_r \rightarrow \beta$. Esto significa que las presas pueden ocupar un refugio de tamaño máximo β ,

ii) la función crece más rápidamente cuando $\alpha \rightarrow 0$ y crece lentamente cuando $\alpha \rightarrow \infty$.

Esto implica que las presas se esconden más rápidamente cuando α es pequeño. Se ocultan más lentamente cuando α crece.

El modelo se describe mediante el sistema de tipos de Kolmogorov [12, 22, 10] dado por:

$$X_\theta(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - q \left(x - \frac{\beta x}{x+\alpha}\right) y \\ \frac{dy}{dt} = \left(p \left(1 - \frac{\beta}{x+\alpha}\right) x - c\right) y \end{cases} \quad (3.4)$$

definido en

$$\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}_0^2 : x \geq 0, y \geq 0\}, \text{ con } \theta = (r, K, q, \alpha, \beta, p, c) \in \mathbb{R}_+^7.$$

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

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

Sustituyendo, factorizando y simplificando obtenemos

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

Reorganizándolos llegamos a

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

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

Sustituyendo y factorizando obtenemos

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

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

Entonces, el sistema (1e) es topológicamente a

$$Y_\rho(u, v) : \begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u \left((1 - u) (u + A) - (u + A - 1) v \right) \\ \frac{dv}{d\tau} = B \left((u + A - 1) u - C (u + A) \right) v \end{cases} \quad (3.5)$$

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

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

Los puntos de equilibrio son $(0, 0)$, $(1, 0)$ y (u_e, v_e) , donde u_e satisface la ecuación polinómica

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

Cualquiera sea el signo del coeficiente $a_2 = A - C - 1$ el polinomio $P(u)$ tiene una raíz positiva única dada por

$$u_2 = \frac{1}{2} \left(-(A - C - 1) + \sqrt{\Delta_5} \right),$$

con $\Delta_5 = (A - C - 1)^2 + 4AC = (A + C)^2 - 2A + 2C + 1$

De la primera ecuación obtenemos la isoclina $v = \frac{(1-u)(u+A)}{u+A-1}$.

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

Entonces, $v = \frac{(1-u)(u+A-1)u}{(u+A-1)C} = \frac{(1-u)u}{C}$, con $u + A - 1 > 0$.

La matriz jacobiana es

$$DY_\rho(u, v) = \begin{pmatrix} DY_\rho(u, v)_{11} & -u(u + A - 1) \\ Bv(A - C + 2u - 1) & B(u^2 + (A - C - 1)u - AC) \end{pmatrix},$$

donde $DY_\rho(u, v)_{11} = (1 - 2u - A)v + (A + 2u - 2Au - 3u^2)$.

Demostración: Naturaleza de los puntos de equilibrio en el caso V

a) El punto de equilibrio $(1, 0)$ es:

a1) punto silla hiperbólico, si y sólo si, $C < \frac{A}{A+1}$.

a2) atractor hiperbólico, si y solo si, $C > \frac{A}{A+1}$,

a3) silla-nodo atractor, si y sólo si, $C = \frac{A}{A+1}$.

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 por un ciclo límite atractor, si y sólo si, $C < \frac{A}{A+1}$,

b3) foco débil, si y sólo si, $C = \frac{A}{A+1}$. □

Demostración: a) La matriz jacobiana evaluada en $(1, 0)$ es

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

De este modo, $\det DY_\rho(1, 0) = -B(A + 1)(A - C - A)$, cuyo signo depende del factor $T_5 = A - C - AC$.

Entonces, el equilibrio $(1, 0)$ es

a1) punto silla hiperbólico, si y sólo si, $T_5 > 0$.

a2) atractor hiperbólico, si y solo si, $T_5 < 0$, since $\text{tr}DY_\rho(1, 0) = -(A + 1) + B(A - C - AC) < 0$.

a3) silla-nodo atractor, si y sólo si, $T_5 = 0$.

b) La matriz jacobiana evaluada en (u_2, v_2) es

$$DY_\rho(u_2, v_2) = \begin{pmatrix} DY_\rho(u_2, v_2)_{11} & -u_2(u_2 + A - 1) \\ Bv_2\sqrt{\Delta_5} & 0 \end{pmatrix}.$$

ya que $A - C + 2u_2 - 1 = \sqrt{\Delta_5}$,

donde,

$$DY_\rho(u_2, v_2)_{11} = (1 - 2u_2 - A)\frac{(1-u_2)u_2}{C} + (A + 2u_2 - 2Au_2 - 3u_2^2),$$

Entonces,

$\det DY_\rho(u_2, v_2) = Bu_2(u_2 + A - 1)v_2\sqrt{\Delta_5} > 0$, recordando que $u + A - 1 > 0$, para todo $u > 0$.

Por tanto, la naturaleza de este punto de equilibrio depende del signo de la traza.

$$\begin{aligned} \text{tr}DY_\rho(u_2, v_2) &= DY_\rho(u_2, v_2)_{11} \\ &= (1 - 2u_2 - A)\frac{(1-u_2)u_2}{C} + (A + 2u_2 - 2Au_2 - 3u_2^2). \end{aligned}$$

Recordando que $u^2 = AC - (A - C - 1)u$, la traza se convierte a

$$\text{tr}DY_\rho(u_2, v_2) = \frac{Au_2 - 2Cu_2 - 3AC^2 + A^2C - 2Au_2^2 - A^2u_2 + 2Cu_2^2 - 3C^2u_2 + 4ACu_2}{C} = \frac{1}{C}T_{5b},$$

y

$$T_{5b} = (A^2 - A - C^2)u_2 - AC(A + C).$$

Estudiaremos el signo de T_{5b} .

Assuming $T_{5b} \geq 0$; en consecuencia,

$$u_2 \geq \frac{AC(A+C)}{(A^2 - A - C^2)},$$

i.e.,

$$\sqrt{\Delta_5} \geq 2\frac{AC(A+C)}{(A^2 - A - C^2)} + (A - C - 1),$$

o

$$\left((A - C - 1)^2 + 4AC \right) - \left(2\frac{AC(A+C)}{(A^2 - A - C^2)} + (A - C - 1) \right)^2 \geq 0,$$

obteniendo

$$-4AC^2 \frac{(A+1)C^2 + 2A^2C + A(-A + A^2 + 1)}{(-A + A^2 - C^2)^2} \geq 0,$$

lo cual es una contradicción, ya que

$$(A + 1)C^2 + 2A^2C + A(-A + A^2 + 1) > 0, \text{ para todo } A \text{ y } C > 0.$$

Por tanto, $T_{5b} < 0$, luego (u_2, v_2) es un atractor local hiperbólico. \square

Observación 3.5. Una vez más, el modelo de Volterra con refugio por parte de las presas tiene un comportamiento dinámico similar al modelo de refugio sin considerar refugio.

Como (u_2, v_2) es el único punto de equilibrio localmente atractor, aplicando el teorema de Poincaré-Bendixson, es globalmente asintóticamente estable (gas).

4. Conclusiones. Dentro de las conductas antidepredatorias de la presa para evitar la depredación, el uso de refugio por parte de una fracción de esa población es una de las más importantes. En este trabajo se ha analizado el modelo de Volterra, en el que se han incorporado cinco funciones matemáticas diferentes para expresar el uso de refugio de las presas.

1. Un resultado importante es que una proporción constante de presas en el refugio $x_r = \beta x$ no tiene efecto sobre la estabilidad de las interacciones en el modelo depredador-presa derivado del modelo de Volterra.

Además, se puede demostrar que no tiene consecuencias en ningún otro modelo, (por ejemplo considerando la respuesta funcional hiperbólica de Holling tipo II) salvo el cambio que se produce en las coordenadas de los puntos de equilibrio positivos (ver [24]).

2. Hemos mostrado que suponiendo un número constante de presas $x_r = \sigma$ en refugio, el único equilibrio positivo tiene la misma estabilidad que el equilibrio positivo sin considerar refugio. Esto es, no tiene efecto estabilizante en la interacción descrita por el modelo de Volterra.

3. En el caso III, cuando $x_r = \epsilon y$, en que el aumento de la cantidad de depredadores, implica un incremento en la cantidad de presas a cubierto, tampoco se ajusta a la visión tradicional de que el uso del refugio en una interacción depredador-presa tendría un efecto estabilizador.

Tras el análisis de este caso, se puede afirmar que, el refugio puede ejercer una influencia desestabilizadora sobre el único punto de equilibrio positivo y puede provocar oscilaciones en los tamaños poblacionales [26]. Esto se debe a la existencia de un subconjunto en el espacio de parámetros, para el cual existe un ciclo límite generado por bifurcación de Hopf [25].

Para otro relación entre los parámetros, el punto de equilibrio al interior del primer cuadrante es globalmente asintóticamente estable, como en el modelo de Volterra; por lo tanto no hay cambio en la estabilidad de la interacción.

4. En el caso IV si $x_r = \delta xy$, dependiendo de los valores de los parámetros, el sistema (3.3) exhibe uno o dos estados estables. En el caso de existir dos estados estables alternativos, las trayectorias poblacionales tanto de presas como de depredadores se acercan a un estado final bajo o alto [9], dependiendo de las condiciones iniciales y las fuerzas estocásticas que podrían cambiar las trayectorias de una a otra cuenca de atracción.

5. El caso V $x_r = \frac{\beta x}{x + \alpha}$, se muestra que el único punto de equilibrio al interior del primer cuadrante es globalmente asintóticamente estable en el modelo de Volterra con uso de refugio por parte de las presas; por lo tanto no hay cambio en la estabilidad de la interacción respecto al modelo de Volterra original.

Los modelos que hemos estudiado en los casos III y IV de este trabajo exhiben comportamientos novedosos, en comparación con las formas de refugio analizadas en la mayoría de los estudios anteriores considerando solo los casos I y II.

Notamos que, en los casos expuestos, existe un punto de equilibrio positivo que es atractor local para gran parte de los parámetros.

El análisis del caso III muestra conclusiones que están de acuerdo con las obtenidas por J. M. McNair [26] quien afirmó: Varios tipos de refugios pueden ejercer un efecto desestabilizador local y crear oscilaciones estables de gran amplitud que amortiguarían si no hubiera refugio presente.

Notamos que, en los casos expuestos, salvo el caso III, existe un punto de equilibrio positivo que es atractor local para gran parte de los parámetros.

Eso nos lleva a afirmar que no es posible predecir las consecuencias del uso de refugio por una fracción de la población de presas, quedando abierta la pregunta: ¿Cuáles son los efectos de los refugios por parte de las presas en las interacciones de depredación? Pero concluimos en general que: El uso de refugio por parte de la presa no implica la estabilidad de la interacción.

Author contributions. Conceptualización, metodología y análisis formal: E. González-Olivares, A. Rojas-Palma and R. López-Cruz. Todos los autores han leído y están de acuerdo en la versión publicada del manuscrito.

Funding. RLC fué parcialmente financiada por el Proyecto interno con código B18140053 de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.

Conflicts of interest. Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Acknowledgment Los autores agradecen a los revisores anónimos.

ORCID and License

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

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

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

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] Volterra V.. *Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi*, Memorie della R. Accademia dei Lincei, S.VI, IT. 2 (1926) 31-113.
- [2] May RM. *Stability and complexity in model ecosystems*. (2nd edition): Princeton University Press, 2001.
- [3] Turchin P. *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*, Monographs in Population Biology 35. Princeton University Press, 2003.
- [4] 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; 2:75-98.
- [5] González-Olivares E, López-Cruz R, Rojas-Palma A. Uso de refugio por las presas: su impacto en la dinámica del modelo de Lotka-Volterra, *Selecciones Matemáticas*, 2022; 9(2):287-301.
- [6] 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.
- [7] Taylor RJ, *Predation*. Chapman and Hall, 1984.
- [8] 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.
- [9] 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.
- [10] Harrison GW. Global stability of predator-prey interactions. *J. of Math. Biol.* 1979; 8:139-171.
- [11] Sih A. Prey refuges and predator-prey stability. *Theor. Popul. Biol.* 1987; 31:1-12.
- [12] Freedman HI. *Deterministic Mathematical Model in Population Ecology*. Marcel Dekker. 1980.

- [13] Gause GF. *The Struggle for Existence*. The Williams & Wilkins company. Baltimore, 1934.
- [14] 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. *Int. J. of Nonlinear Sci. and Num. Sim.* 2019; 20(1):89-104.
- [15] Collings JB. Bifurcations and stability analysis of atemperature-dependent mite predator-prey interaction model incorporating aprey refuge, *Bulletin of Mathematical Biology* 57 (1995) 63-76.
- [16] Maynard Smith J. *Models in Ecology*. Cambridge University Press, 1974.
- [17] Ruxton GD. Short term refuge use and stability of predator-prey models. *Theor. Pop. Biol.* 1995; 47:1-17.
- [18] González-Olivares E, González-Yañez B, Becerra-Klix R, Prey refuge use as a function of predator-prey encounters, Private communication, submitted to *Int. J. of Biomathematics*(2021).
- [19] 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], Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia 2007.
- [20] Almanza-Vásquez E, González-Olivares E, González-Yañez B. Dynamics of Lotka-Volterra model considering satured refuge for prey, In R. Mondaini (Ed.) *BIOMAT 2011 International Symposium on Mathematical and Computational Biology*, World Scientific Co. Pte. Ltd. 2012; 62-72.
- [21] Haque M, Sabiar Rahman M, Venturino E, Li B-L. Effect of a functional response-dependent prey refuge in a predator-prey model. *Ecol. Complex.* 2014; 20:248-256.
- [22] Goh B-S. *Management and Analysis of Biological Populations*. Elsevier Scientific Publishing Company. 1980.
- [23] Clark CW. *Mathematical Bioeconomic. The optimal management of renewable resources*. John Wiley and Sons. 1990.
- [24] González-Olivares E, Ramos-Jiliberto R. Dynamic consequences of prey refuges in a simple model system: more prey, fewer predators and enhanced stability, *Ecol. Model.* 2003; 166: 135-146.
- [25] Chicone C. *Ordinary Differential Equations with Applications*. Texts in Applied Mathematics. Springer, New York, 2008.
- [26] McNair JM. The effects of refuges on predator-prey interactions: a reconsideration. *Theor. Popul. Biol.* 1986; 29:38-63.