



**Refuge use by prey dependent on the number of predators in a Gause-type model**  
**Uso de refugio por las presas dependiente de la cantidad de depredadores en un**  
**modelo del tipo Gause**

Virginia Belén Gallar<sup>ID</sup>, Alejandro Rojas-Palma<sup>ID</sup>, Marcelo Eduardo Alberto<sup>ID</sup> and  
Eduardo González-Olivares<sup>ID</sup>

Received, Set. 04, 2025;

Accepted, Dic. 10, 2025;

Published, Dic. 27, 2025



**How to cite this article:**

Gallar VB et al. *Refuge use by prey dependent on the number of predators in a Gause-type model*. Selecciones Matemáticas. 2025;12(2):344–355. <https://doi.org/10.17268/sel.mat.2025.02.06>

**Abstract**

This paper deals with a continuous-time predator-prey model of Gause-type considering the use of a physical refuge by a fraction of the prey population. The fraction of hidden prey is assumed to be dependent on the presence of predators in the environment. The conditions for the existence of equilibrium points and their local stability are established. According to these results, the extinction of both species is not possible, and they coexist over the long term. We conclude that the dynamics of the studied model are very similar to the model that does not consider prey refuge. However, this cannot be stated if another function is used to describe this anti-predator behavior.

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

**Resumen**

Este trabajo trata de un modelo depredador-presa en tiempo continuo de tipo-Gause considerando el uso de un refugio físico por una fracción de la población de presas. Se supone que la fracción de presas escondidas es dependiente de la presencia de los depredadores. Se establecen las condiciones para la existencia de puntos de equilibrio y su estabilidad local y global. De acuerdo a estos resultados, la extinción de ambas especies no es posible, y coexisten en el tiempo a largo plazo. La dinámica del modelo estudiado, es muy similar al modelo que no considera el refugio de las presas. Sin embargo, eso no se puede afirmar, si se usa otra función para describir este comportamiento antidepredatorio.

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

**1. Introducción** . La interacción entre dos especies, constituyen un aspecto básico en el estudio de las cadenas alimenticias o en las redes tróficas [1, 2]. En particular la dinámica entre los depredadores y sus presas es una de las más estudiada. Su análisis se realiza utilizando principalmente dos formas de modelos descritos por un sistema planar de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) no-lineales y no-autónomas [3]. Ellos son:

- I) modelos del tipo Gause[4, 5], que deben su nombre al biólogo ruso Georgii F. Gause [6], basados en un principio de transferencia de masa o energía, y

\* Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo , Mendoza Argentina. (virgigallar@gmail.com).

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

‡ Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza Argentina. (marcelo.alberto@gmail.com).

§ Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile. Correspondence author (ejgonzal@ucv.cl).

- II) modelos del tipo Leslie-Gower [7], propuesto por el fisiólogo escoces Patrick Holt Leslie en 1948 [8, 9], cuya característica esencial es que la ecuación de crecimiento de los depredadores es de tipo logístico [10, 11].

Estos modelos surgen como respuesta a las objeciones formuladas al modelo propuesto por el matemático italiano Vito Volterra en 1926 [12] y coincidente con un modelo propuesto por el físico-químico estadounidense Alfred J. Lotka algunos años antes, describiendo reacciones químicas [13]; por eso el nombre de modelo de Lotka-Volterra. En ese sistema de EDO, el crecimiento de ambas poblaciones se supone malthusiano [14], resultando que existen dos puntos de equilibrio, el origen  $(0, 0)$  y un punto de equilibrio positivo  $(x_e, y_e)$ , y todas las soluciones son órbitas cerradas o ciclos alrededor de este segundo punto de equilibrio. No existen ejemplos de interacciones en la naturaleza que tengan un comportamiento de esa manera [15], oscilando permanentemente. Si existe periodicidad, correspondería a un ciclo ecológicamente estable que coincide con un ciclo límite atractor [16, 17].

Debe tenerse en cuenta que las interacciones pueden ser alteradas por una variedad de factores ecológicos [18], como son: la migración, la colaboración, la agregación, el miedo, el empleo de conductas antidepredadoras (Antipredator behavior APB [19, 16]), como el uso de refugio, la formación de grupos de defensa [18], o el comportamiento de rebaño y otros.

Existen distintos tipos de refugio que pueden ser utilizados por las presas [16]. Algunos pueden ser *permanentes*, como son las madrigueras, cuevas, guaridas, cavernas; o *temporales*, como los matorrales, hierba alta, terrenos escarpados, o follaje, [20, 7].

Además, existen diferentes formas matemáticas para describir la fracción de población de presas en refugio [17, 21], que anotaremos  $x_r$  [17].

Sn embargo, el uso de refugio por parte de las presas tiene algunos costos para esta población [20]; por ejemplo, puede implicar una disminución de la tasa reproductiva [22], o mayor gasto de energía para mantener el metabolismo, lo que motivaría modificaciones en los modelos que no consideraremos en este trabajo.

El objetivo principal de este trabajo es analizar un modelo depredador-presa en tiempo continuo derivado del conocido modelo depredador-presa de Volterra [12], considerando que el uso de refugio por una fracción de la población de las presas es supuesto proporcional al tamaño poblacional de los depredadores. También, haremos una descripción más detallada de las propiedades descritas para este modelo en [20], y extenderemos sus resultados.

Las características fundamentales del modelo de Volterra, son que el crecimiento de las presas es descrito por la ecuación logística [23] y la acción de los depredadores es la respuesta funcional lineal [24, 2]. La principal propiedad del modelo es la existencia de un punto de equilibrio positivo (o al interior del primer cuadrante) el cual es global asintóticamente estable (gae) [20].

El resto del artículo se organiza del siguiente modo: en la Sección 2 propondremos el modelo tipo Gause considerando el refugio. En la Sección 3 probaremos las principales propiedades del modelo. En la Sección 4 mostraremos algunas simulaciones para los resultados analíticos y en la Sección 5 discutiremos las consecuencias ecológicas del refugio en el modelo modificado.

**2. Formulación del modelo.** El modelo que considera el uso de refugio por parte de las presas, proporcional al tamaño poblacional de los depredadores, como único fenómeno ecológico afectando la interacción es descrito por el sistemas de EDO:

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

donde  $x = x(t)$  e  $y = y(t)$  expresan los tamaños poblacionales, medidos como biomasa o densidad por unidad de área o volumen, de las presas y los depredadores para  $t \geq 0$ , respectivamente, cuando  $x(t) \geq 0$  e  $y(t) \geq 0$ , sujeto a  $x(0) > 0$  e  $y(0) > 0$ , con  $\lambda = (r, K, q, p, c, \varepsilon) \in \mathbb{R}_+^6$ .

Los significados de los parámetros se resumen en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1: Significado de los parámetros

Parámetro	Significado
$r$	tasa intrínseca de crecimiento de las presas
$K$	capacidad de carga de presas en el medio ambiente
$\varepsilon$	proporción de depredadores en el medio ambiente
$q$	tasa de captura de presas por un depredador en cada unidad de tiempo
$p$	tasa de conversión de presas en el nacimiento de nuevos depredadores
$c$	tasa de mortalidad natural de los depredadores

Claramente el sistema (2.1) que describe al modelo está definido en el conjunto

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

Puesto que el factor  $x - \varepsilon y$  representa la población de presas disponible para ser capturadas, se debe cumplir que  $x - \varepsilon y > 0$  porque el sistema (2.1) debe representar un modelo de depredación. Más aún, el sistema no es del tipo Kolmogorov [25], pues el eje vertical deja de ser un conjunto invariante. Luego, la región de interés para que el modelo tenga sentido ecológico es el conjunto

$$\Omega_1 = \left\{ (x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, 0 \leq y < \frac{x}{\varepsilon} \right\}.$$

**2.1. Puntos de equilibrio y matriz Jacobiana.** Para obtener los puntos de equilibrio del sistema (2.1) consideraremos la nulclina de cada especie y la intersección entre ambas.

La nulclina de los depredadores es la curva:

$$\frac{dy}{dt} = [p(x - \varepsilon y) - c]y = 0, \quad \Rightarrow \quad y = 0 \quad \vee \quad p(x - \varepsilon y) - c = 0$$

$$\Rightarrow \quad y = 0 \quad \vee \quad x - \varepsilon y = \frac{c}{p} \quad \Rightarrow \quad y = 0 \quad \vee \quad y = \frac{px - c}{p\varepsilon}.$$

Y la nulclina de las presas es la curva:

$$\frac{dx}{dt} = r\left(1 - \frac{x}{K}\right)x - q(x - \varepsilon y)y = 0, \quad \Rightarrow \quad q\varepsilon y^2 - qxy + rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) = 0.$$

Resolviendo el sistema algebraico resultante tras intersecar las curvas.

Si  $y = 0$ , entonces

$$r\left(1 - \frac{x}{K}\right)x = 0 \quad \Rightarrow \quad x = 0 \quad \vee \quad 1 - \frac{x}{K} = 0 \quad \Rightarrow \quad x = 0 \quad \vee \quad x = K.$$

Obtenemos, así, los primeros dos puntos de equilibrio del sistema:  $(0, 0)$  y  $(K, 0)$ .

Por otro lado, si  $p(x - \varepsilon y) - c = 0$ , es decir, si  $y = \frac{px - c}{p\varepsilon}$ :

$$r\left(1 - \frac{x}{K}\right)x - \frac{qc}{p^2\varepsilon}(px - c) = 0 \quad \Rightarrow \quad rx - \frac{r}{K}x^2 - \frac{qc}{p\varepsilon}x + \frac{qc^2}{p^2\varepsilon} = 0$$

$$\Rightarrow \quad -\frac{r}{K}x^2 - \left(\frac{qc}{p\varepsilon} - r\right)x + \frac{c^2}{p^2\varepsilon}q = 0 \quad \Rightarrow \quad \frac{r}{K}x^2 + \left(\frac{qc}{p\varepsilon} - r\right)x - \frac{c^2}{p^2\varepsilon}q = 0.$$

Como el sistema (2.1) está definido en  $\Omega$ , interesa determinar los puntos de equilibrio positivo. Definiendo el polinomio

$$p_\lambda(x) = \frac{r}{K}x^2 + \left(\frac{qc}{p\varepsilon} - r\right)x - \frac{c^2}{p^2\varepsilon}q,$$

por la regla de signos de Descartes, y como el discriminante es

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

se tiene que cualquiera sea el signo del segundo coeficiente  $a_1 = \frac{qc}{p\varepsilon} - r$ , la ecuación tiene una única raíz positiva, la cual está dada por

$$x_e = \frac{K}{2r} \left[ r - \frac{qc}{p\varepsilon} + \sqrt{\left( \frac{qc}{p\varepsilon} - r \right)^2 + 4 \frac{r}{K} \frac{c^2}{p^2} \frac{q}{\varepsilon}} \right] = \frac{K}{2r} \left[ r - \frac{qc}{p\varepsilon} + \sqrt{\Delta} \right].$$

Luego, tenemos que  $y_e = \frac{1}{p\varepsilon}(px_e - c)$ , y en caso que  $0 < x_e < K$  y  $0 \leq y_e \leq \frac{x_e}{\varepsilon}$ , el par  $(x_e, y_e)$  será el único punto de equilibrio positivo.

Notemos que

$$p_\lambda(0) = -\frac{c^2}{p^2} \frac{q}{\varepsilon} < 0,$$

y

$$p_\lambda(K) = rK + \frac{qc}{p\varepsilon}K - rK - \frac{c^2}{p^2} \frac{q}{\varepsilon} = \frac{c}{p^2} \frac{q}{\varepsilon}(pK - c).$$

El signo de  $p_\lambda(K)$  depende del signo de  $pK - c$ . Como  $p_\lambda(x)$  es una parábola concava hacia arriba y  $p_\lambda(0) < 0$  entonces necesitamos que  $pK - c > 0$  para que  $p_\lambda(K) > 0$  y  $0 < x_e < K$ . Tenemos que  $x_e = K$  si, y sólo si  $pK - c = 0$ , ya que  $p_\lambda(x)$  tiene una única raíz positiva.

Por otro lado tenemos que  $y_e = \frac{1}{p\varepsilon}(px_e - c) < \frac{px_e}{p\varepsilon} = \frac{x_e}{\varepsilon}$ . Para que  $y_e > 0$  necesitamos que  $px_e - c > 0$ , es decir, que  $x_e > \frac{c}{p}$ . Notemos que

$$p_\lambda\left(\frac{c}{p}\right) = \frac{r}{K} \frac{c^2}{p^2} + \frac{qc}{p\varepsilon} \frac{c}{p} - r \frac{c}{p} - \frac{c^2}{p^2} \frac{q}{\varepsilon} = \frac{r}{K} \frac{c^2}{p^2} - r \frac{c}{p} = -\frac{rc}{p^2 K} (pK - c).$$

El signo de  $p_\lambda\left(\frac{c}{p}\right)$  depende de  $pK - c$ . Si  $pK - c > 0$  entonces  $p_\lambda\left(\frac{c}{p}\right) < 0$  y, como  $x_e$  es la única raíz positiva de  $p_\lambda(x)$ , concluimos que  $x_e > \frac{c}{p}$ .

Por lo tanto, para que  $(x_e, y_e) \in \Gamma_\lambda$  se debe cumplir que  $pK - c > 0$ .

La matriz Jacobiana del sistema (2.1) o campo vectorial  $X_\lambda$  es

$$DX_\lambda(x, y) = \begin{bmatrix} -\frac{2rx}{K} - qy + r & -q(x - 2\varepsilon y) \\ py & px - c - 2p\varepsilon y \end{bmatrix}.$$

**3. Propiedades principales.** Para el sistema (2.1) se tienen las siguientes propiedades

**Proposición 3.1.** Para cada  $s \geq K$ , el conjunto  $\Gamma_{\lambda,s} = \{(x, y) \in \Omega : 0 \leq x \leq s, 0 \leq y \leq \frac{s}{\varepsilon}\}$  es una región positivamente invariante.

*Demotación:* Si  $y = 0$ , entonces

$$X_\lambda(x, 0) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = r(1 - \frac{x}{K})x, \\ \frac{dy}{dt} = 0. \end{cases}$$

Como  $\dot{y} = 0$ , entonces las trayectorias no pueden cruzar el eje  $x$ .

Si  $x = 0$ , para  $y \in [0, \frac{s}{\varepsilon}]$ , el sistema resulta

$$X_\lambda(0, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = q\varepsilon y^2, \\ \frac{dy}{dt} = (-p\varepsilon y - c)y. \end{cases}$$

Como los parámetros son positivos entonces  $\dot{x} \geq 0$  y  $\dot{y} \leq 0$ , es decir, las trayectorias ingresan al conjunto  $\Gamma_{\lambda,s}$ .

Si  $y = \frac{s}{\varepsilon}$ , para  $0 \leq x \leq s$ , tenemos que

$$X_\lambda \left( x, \frac{s}{\varepsilon} \right) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) x - q \left( x - s \right) \frac{s}{\varepsilon}, \\ \frac{dy}{dt} &= [p \left( x - s \right) - c] \frac{s}{\varepsilon}. \end{cases}$$

Como  $0 \leq x \leq s$  entonces  $x - s \leq 0$ . Se sigue que  $\dot{y} < 0$ , es decir, las trayectorias entran a  $\Gamma_{\lambda,s}$  sin importar el signo de  $\dot{x}$ .

Por último, para  $x = s \geq K$  e  $y \in [0, \frac{s}{\varepsilon}]$ ,

$$X_\lambda (s, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= r \left( 1 - \frac{s}{K} \right) x - q \left( s - \varepsilon y \right) y, \\ \frac{dy}{dt} &= [p \left( s - \varepsilon y \right) - c] y. \end{cases}$$

Notemos que, como  $y \leq \frac{s}{\varepsilon}$ , entonces  $s - \varepsilon y \geq 0$  y

$$\dot{x} = r \left( 1 - \frac{s}{K} \right) s - q \left( s - \varepsilon y \right) y \leq r \left( 1 - \frac{s}{K} \right) s.$$

Como  $s \geq K$ , entonces  $1 - \frac{s}{K} \leq 0$  y  $\dot{x} \leq 0$ , por lo que la población de presas decrece y las trayectorias ingresan a  $\Gamma_{\lambda,s}$  sin importar el signo de  $\dot{y}$ .

Por lo tanto, una vez que las trayectorias ingresen a  $\Gamma_{\lambda,s}$ , no podrán salir, esto es,  $\Gamma_{\lambda,s}$  es una región positivamente invariante.

**Corolario 3.1.** *El conjunto  $\Gamma_\lambda = \{(x, y) \in \Omega : 0 \leq x \leq K, 0 \leq y \leq \frac{x}{\varepsilon}\}$  es una región positivamente invariante para el modelo.*

*Demostración:* Se puede imitar la demostración del Lema 3.1 (tomando  $s = K$ ), por lo que basta analizar el caso en que  $y = \frac{x}{\varepsilon}$  y  $x \in [0, K]$ . El sistema resulta

$$X_\lambda \left( x, \frac{x}{\varepsilon} \right) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) x \\ \frac{dy}{dt} &= -c \frac{x}{\varepsilon}. \end{cases}$$

Luego  $\dot{x} \geq 0$  y  $\dot{y} \leq 0$ , con lo cual las trayectorias entran a  $\Gamma_\lambda$ .

Nuevamente, una vez que las trayectorias ingresen al conjunto, no podrán salir, por lo que  $\Gamma_\lambda$  es una región positivamente invariante.

**Proposición 3.2.** *Las trayectorias del sistema son acotadas en  $\Omega$  [29]. Demostración:* Dado  $(x_0, y_0) \in \Omega$ , sea  $(x(t), y(t))$  la trayectoria que comienza en  $(x_0, y_0)$ . Sea  $s = \max(K, x_0, \varepsilon y_0)$ . Entonces  $(x_0, y_0) \in \Gamma_{\lambda,s} = \{(x, y) \in \Omega : 0 \leq x \leq s, 0 \leq y \leq \frac{s}{\varepsilon}\}$  pues si  $x_0 - \varepsilon y_0 \geq 0$  entonces  $s \geq x_0 \geq \varepsilon y_0$ , por lo que  $x_0 \leq s$ ,  $y_0 \leq \frac{s}{\varepsilon}$  y  $(x_0, y_0) \in \Gamma_{\lambda,s}$ ; en cambio, si  $x_0 - \varepsilon y_0 < 0$  entonces  $s \geq \varepsilon y_0 > x_0$ , por lo que  $x_0 \leq s$ ,  $y_0 \leq \frac{s}{\varepsilon}$  y  $(x_0, y_0) \in \Gamma_{\lambda,s}$ .

Sea  $M = \|(s, \frac{s}{\varepsilon}) - (0, 0)\| = \frac{s}{\varepsilon} \sqrt{\varepsilon^2 + 1}$ . Entonces para todo  $(x, y) \in \Gamma_{\lambda,s}$  se tiene que  $\|(x, y)\| \leq M$ . Como  $\Gamma_{\lambda,s}$  es una región positivamente invariante, y  $(x_0, y_0) \in \Gamma_{\lambda,s}$ , entonces  $(x(t), y(t)) \in \Gamma_{\lambda,s}$  para todo  $t \geq 0$ . Se sigue que  $\|(x(t), y(t))\| \leq M$  para todo  $t \geq 0$ .

Por lo tanto, las soluciones del sistema están acotadas.

**Corolario 3.2.** *Las trayectorias del sistema no son uniformemente acotadas en  $\Omega$ . Demostración:* Supongamos que las trayectorias del son uniformemente acotadas en  $\Omega$ . Entonces existe  $M \in \mathbb{R}^+$  tal que para cada  $(x_0, y_0) \in \Omega$ , la trayectoria  $(x(t), y(t))$  que comienza en  $(x_0, y_0)$  cumple que  $\|(x(t), y(t))\| \leq M$ , para todo  $t \geq 0$ .

Consideremos la trayectoria  $(x(t), y(t))$  que comienza en el punto  $(M+1, 0) \in \Omega$ . Entonces  $M+1 = \|(M+1, 0)\| = \|(x(0), y(0))\| > M$ . Pero  $\|(x(0), y(0))\| \leq M$ . Absurdo.

Por lo tanto las trayectorias del sistema no son uniformemente acotadas en  $\Omega$ .

Las propiedades demostradas prueban que el sistema (2.1) está bien definido y que es posible como modelo biológico: es imposible que existan pocas presas disponibles para ser capturadas y muchos depredadores, sin que la población de éstos disminuya.

**3.1. Comportamiento al infinito.** Para estudiar cómo se comportan las soluciones cercanas al infinito utilizaremos la compactificación del plano propuesta por Poincaré en 1891 [26].

**Proposición 3.3.** *El punto  $(\infty, 0)$  en el compacto de  $\Omega$  es un punto repulsor del modelo. Demostración:*

Consideremos la transformación dada por  $X = \frac{1}{x}$  e  $Y = \frac{y}{x}$ , (compactificación de Poincaré [27]) esto es,  $x = \frac{1}{X}$  e  $y = \frac{Y}{X}$ .

Notemos que, si  $x \rightarrow \infty$ , entonces  $X \rightarrow 0$  e  $Y \rightarrow 0$ . Además,

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \frac{dx}{dX} \frac{dX}{dt} = -\frac{1}{X^2} \frac{dX}{dt}, \quad y \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{dy}{dX} \frac{dX}{dt} + \frac{dy}{dY} \frac{dY}{dt} = -\frac{Y}{X^2} \frac{dX}{dt} + \frac{1}{X} \frac{dY}{dt}.\end{aligned}$$

Luego,

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= -X^2 \frac{dx}{dt} = -X^2 \left[ \frac{r}{X} \left( 1 - \frac{1}{XK} \right) - q \left( \frac{1}{X} - \varepsilon \frac{Y}{X} \right) \frac{Y}{X} \right] = \\ &= -r \left( X - \frac{1}{K} \right) + q(1 - \varepsilon Y) Y = -rX + \frac{r}{K} + qY - q\varepsilon Y^2, \\ \frac{dY}{dt} &= X \frac{dy}{dt} + \frac{Y}{X} \frac{dX}{dt} = X \left[ p \left( \frac{1}{X} - \varepsilon \frac{Y}{X} \right) - c \right] \frac{Y}{X} + \frac{Y}{X} \left[ -rX + \frac{r}{K} + qY - q\varepsilon Y^2 \right] = \\ &= \frac{Y}{X} \left[ Xp \frac{1 - \varepsilon Y}{X} - cX - rX + \frac{r}{K} + qY - q\varepsilon Y^2 \right] = \\ &= \frac{Y}{KX} [pK - pK\varepsilon Y - cKX - rKX + r + qKY - qK\varepsilon Y^2].\end{aligned}$$

Reescalando el tiempo por  $t = KX\tau$ , tenemos que  $\frac{dt}{d\tau} = KX$ , y obtenemos

$$\begin{aligned}\frac{dX}{d\tau} &= \frac{dX}{dt} \frac{dt}{d\tau} = KX \left( -rX + \frac{r}{K} + qY - q\varepsilon Y^2 \right) = -rKX^2 + rX + qKXY - q\varepsilon KXY^2, \\ \frac{dY}{d\tau} &= \frac{dY}{dt} \frac{dt}{d\tau} = KX \frac{Y}{KX} [pK - pK\varepsilon Y - cKX - rKX + r + qKY - qK\varepsilon Y^2] = \\ &= Y [pK - pK\varepsilon Y - cKX - rKX + r + qKY - qK\varepsilon Y^2] = \\ &= pKY - pK\varepsilon Y^2 - cKXY - rKXY + rY + qKY^2 - qK\varepsilon Y^3.\end{aligned}$$

Así obtenemos el nuevo sistema:

$$Z_\lambda(X, Y) : \begin{cases} \frac{dX}{d\tau} &= -rKX^2 + rX + qKXY - q\varepsilon KXY^2, \\ \frac{dY}{d\tau} &= pKY - pK\varepsilon Y^2 - cKXY - rKXY + rY + qKY^2 - qK\varepsilon Y^3. \end{cases}$$

Notemos que el punto  $(0, 0)$  es un punto de equilibrio del sistema  $Z_\lambda(X, Y)$ .

Si tomamos  $F(X, Y) = -rKX^2 + rX + qKXY - q\varepsilon KXY^2$ ,  
y  $G(X, Y) = pKY - pK\varepsilon Y^2 - cKXY - rKXY + rY + qKY^2 - qK\varepsilon Y^3$ , entonces:

$$\begin{aligned}F_X(X, Y) &= -2rKX + r + qKY - q\varepsilon KY^2, \\ F_Y(X, Y) &= qKX - 2q\varepsilon KXY, \\ G_X(X, Y) &= -cKY - rKY, \\ G_Y(X, Y) &= pK - 2pK\varepsilon Y - cKX - rKX + r + 2qKY - 3qK\varepsilon Y^2.\end{aligned}$$

Estas funciones serán las componentes de la matriz Jacobiana del campo vectorial  $Z_\lambda(X, Y)$ , la cual denotaremos  $DZ_\lambda(X, Y)$ . Evaluando cada componente en el punto  $(0, 0)$  tenemos que  $F_X(0, 0) = r$ ,  $F_Y(0, 0) = 0$ ,  $G_X(0, 0) = 0$ , y  $G_Y(0, 0) = pK + r$ .

Luego,

$$DZ_\lambda(0, 0) = \begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & pK + r \end{bmatrix}.$$

Obtenemos que  $\det DZ_\lambda(0, 0) = r(pK + r) > 0$  y  $\text{tr} DZ_\lambda(0, 0) = 2r + pK > 0$ , por lo que, de acuerdo al Teorema de la Traza y el Determinante, el punto de equilibrio  $(0, 0)$  del campo vectorial  $Z_\lambda(X, Y)$  es un punto repulsor.

Por lo tanto, el punto  $(\infty, 0)$  del campo vectorial  $X_\lambda(x, y)$  compactificado es también un punto repulsor.

Este resultado prueba que  $(\infty, 0)$  es un  $\alpha$ -límite del campo vectorial  $X_\lambda(x, y)$ . Gráficamente, muestra que las trayectorias que comienzan cercanas al infinito tienden hacia la izquierda, hacia el eje  $y$ .

**3.2. Estabilidad local de los puntos de equilibrio.** Se estudiará la naturaleza local de los equilibrios hiperbólicos mediante linearización

**Proposición 3.4.** *Naturaleza de los puntos de equilibrio sobre los ejes:*

1. *El punto de equilibrio  $(0, 0)$  es un punto silla para todo valor de parámetro.*
2. *El punto de equilibrio  $(K, 0)$  es*
  - (i) *un punto silla si  $pK - c > 0$ .*
  - (ii) *un punto atractor si  $pK - c < 0$ .*
  - (iii) *un punto silla-nodo si  $pK - c = 0$ .*

*Demostración:* 1. Si evaluamos la matriz Jacobiana del sistema en el punto  $(0, 0)$ , obtenemos:

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

Como  $\det DX_\lambda(0, 0) = -rc < 0$ , por el teorema de la traza y el determinante, obtenemos que el punto de equilibrio  $(0, 0)$  es un punto silla.

2. Evaluando la matriz Jacobiana del sistema en el punto  $(K, 0)$ , obtenemos:

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

En este caso tenemos que  $\text{tr}DX_\lambda(K, 0) = -r + (pK - c)$  y  $\det DX_\lambda(K, 0) = -r(pK - c)$ . El signo del determinante depende del factor  $pK - c$ .

- (i) Si  $pK - c > 0 \rightarrow \det DX_\lambda(K, 0) < 0 \rightarrow (K, 0)$  es un punto silla.
- (ii) Si  $pK - c < 0 \rightarrow \det DX_\lambda(K, 0) > 0$  y  $\text{tr}DX_\lambda(K, 0) = -r + (pK - c) < 0 \rightarrow (K, 0)$  es un punto atractor.
- (iii) Si  $pK - c = 0 \rightarrow \det DX_\lambda(K, 0) = 0$  y  $\text{tr}DX_\lambda(K, 0) = -r \neq 0 \rightarrow (K, 0)$  es un punto silla-nodo.

**Observación 3.1.** *Se produce una bifurcación silla-nodo [3, 27] cuando  $pK - c = 0$ . Notemos que esto sucede cuando  $x_e = K$ , es decir, cuando los puntos de equilibrio  $(x_e, y_e)$  y  $(K, 0)$  colapsan.*

**Teorema 3.1.** *Naturaleza del punto de equilibrio positivo:*

*El punto de equilibrio positivo  $(x_e, y_e) \in \Gamma_\lambda$  es un punto atractor local.*

*Demostración:* Recordemos que  $x_e = \frac{K}{2r} \left[ r - \frac{qc}{p\varepsilon} + \sqrt{\Delta} \right]$  e  $y_e = \frac{1}{p\varepsilon} (px_e - c)$ , donde  $\Delta = \left( \frac{qc}{p\varepsilon} - r \right)^2 + 4 \frac{r}{K} \frac{c^2}{p^2} \frac{q}{\varepsilon}$ .

Si evaluamos la matriz Jacobiana del sistema en el punto  $(x_e, y_e)$ , obtenemos:

$$DX_\lambda(x_e, y_e) = \begin{bmatrix} -\frac{2rx_e}{K} - qy_e + r & -q(x_e - 2\varepsilon y_e) \\ py_e & px_e - c - 2p\varepsilon y_e \end{bmatrix}.$$

Reemplazaremos  $y_e$  por su valor. Veamos cada una de las componentes de la matriz por separado:

$$\begin{aligned} DX_\lambda(x_e, y_e)_{11} &= -\frac{2rx_e}{K} - qy_e + r = -\frac{2rx_e}{K} - q\frac{1}{p\varepsilon} (px_e - c) + r \\ &= \frac{-2r\varepsilon px_e - qpKx_e + qcK + rK\varepsilon p}{K\varepsilon p}, \end{aligned}$$

$$DX_\lambda(x_e, y_e)_{12} = -q(x_e - 2\varepsilon y_e) = -q \left[ x_e - 2\frac{1}{p} (px_e - c) \right] = -q \left( -x_e + 2\frac{c}{p} \right) = \frac{qpx_e - 2qc}{p},$$

$$DX_\lambda(x_e, y_e)_{21} = py_e = \frac{1}{\varepsilon} (px_e - c) = \frac{px_e - c}{\varepsilon},$$

$$DX_\lambda(x_e, y_e)_{22} = px_e - c - 2p\varepsilon y_e = px_e - c - 2(px_e - c) = px_e - c - 2px_e + 2c = -px_e + c.$$

Por lo tanto,

$$DX_\lambda(x_e, y_e) = \begin{bmatrix} \frac{-2r\varepsilon px_e - qpKx_e + qcK + rK\varepsilon p}{K\varepsilon p} & \frac{qpx_e - 2qc}{p} \\ \frac{px_e - c}{\varepsilon} & -px_e + c \end{bmatrix}.$$

Luego,

$$\begin{aligned}\det DX_\lambda(x_e, y_e) &= \frac{-px_e + c}{K\varepsilon p}(-2r\varepsilon px_e - qpKx_e + qcK + rK\varepsilon p) - \frac{px_e - c}{p\varepsilon}(qpx_e - 2qc) \\ &= \frac{px_e - c}{K\varepsilon p}(2r\varepsilon px_e + qpKx_e - qcK - rK\varepsilon p) + \frac{px_e - c}{Kp\varepsilon}(-qpKx_e + 2qcK) \\ &= \frac{px_e - c}{K\varepsilon p}(2r\varepsilon px_e + qcK - rK\varepsilon p).\end{aligned}$$

Como  $y_e = \frac{1}{p\varepsilon}(px_e - c) > 0$  entonces  $px_e - c > 0$ , por lo que el signo de  $\det DX_\lambda(x_e, y_e)$  depende del factor  $2r\varepsilon px_e + qcK - rK\varepsilon p$ .

Como  $x_e = \frac{K}{2r} \left[ r - \frac{qc}{p\varepsilon} + \sqrt{\Delta} \right]$ , entonces

$$2r\varepsilon px_e = rK\varepsilon p - qcK + \varepsilon pK\sqrt{\Delta}.$$

Se sigue que

$$2r\varepsilon px_e + qcK - rK\varepsilon p = \varepsilon pK\sqrt{\Delta}.$$

Por lo tanto

$$\det DX_\lambda(x_e, y_e) = \frac{px_e - c}{K\varepsilon p} \varepsilon pK\sqrt{\Delta} = (px_e - c)\sqrt{\Delta} > 0,$$

y la naturaleza del punto de equilibrio depende de la traza de la matriz. Tenemos que

$$\begin{aligned}\text{tr}DX_\lambda(x_e, y_e) &= \frac{-2r\varepsilon px_e - qpKx_e + qcK + rK\varepsilon p}{K\varepsilon p} + (c - px_e) \\ &= \frac{-2r\varepsilon px_e - qpKx_e + qcK + rK\varepsilon p + cK\varepsilon p - K\varepsilon p^2 x_e}{K\varepsilon p} \\ &= \frac{(-2r\varepsilon p - qpK - K\varepsilon p^2)x_e + qcK + rK\varepsilon p + cK\varepsilon p}{K\varepsilon p} \\ &= \frac{-p(2r\varepsilon + qK + K\varepsilon p)x_e + K(qc + r\varepsilon p + c\varepsilon p)}{K\varepsilon p}.\end{aligned}$$

El signo de la traza depende del numerador  $N = -p(2r\varepsilon + qK + K\varepsilon p)x_e + K(qc + r\varepsilon p + c\varepsilon p)$ .

Para probar que el punto  $(x_e, y_e)$  es atractor basta mostrar que  $\frac{K}{p} \frac{qc + r\varepsilon p + c\varepsilon p}{2r\varepsilon + qK + K\varepsilon p} < x_e$ , pues eso implica que  $N < 0$ , y por lo tanto que  $\text{tr}DX_\lambda(x_e, y_e) < 0$ .

Recordemos que  $x_e$  es la única raíz positiva del polinomio cuadrático

$$p_\lambda(x) = \frac{r}{K}x^2 + \left(\frac{qc}{p\varepsilon} - r\right)x - \frac{c^2}{p^2}\frac{q}{\varepsilon}.$$

Tenemos que

$$\begin{aligned}p_\lambda\left(\frac{K}{p} \frac{qc + r\varepsilon p + c\varepsilon p}{2r\varepsilon + qK + K\varepsilon p}\right) &= \\ &= \frac{-r [K\varepsilon^2 p^2 (c+r)(pK - c+r) + Kq^2 c^2 + \varepsilon q (3rc^2 + r(pK - c)^2 + K^2 p^2 c)]}{p^2 (2r\varepsilon + qK + K\varepsilon p)^2}.\end{aligned}$$

Este valor es negativo, pues  $pK - c > 0$  por ser  $(x_e, y_e) \in \Gamma_\lambda$ , y todos los parámetros son positivos. (Los detalles de los cálculos se han omitido).

Como  $p_\lambda(x)$  tiene una única raíz positiva y  $p_\lambda(K) > 0$ , se sigue que

$$\frac{K}{p} \frac{qc + r\varepsilon p + c\varepsilon p}{2r\varepsilon + qK + K\varepsilon p} < x_e < K$$

para toda combinación de parámetros. Luego,  $N < 0$  y  $\text{tr}DX_\lambda(x_e, y_e) < 0$ .

Por lo tanto, el equilibrio  $(x_e, y_e) \in \Gamma_\lambda$  es un punto atractor.

**3.3. Estabilidad global del equilibrio de coexistencia.** Donde el punto de equilibrio interior (coexistencia) es localmente estable, se demostrará la estabilidad global del equilibrio mediante un argumento de dos pasos. El primero es probar la no existencia de soluciones periódicas y el segundo paso es concluir el resultado a partir de la unicidad del equilibrio positivo y condiciones cualitativas del sistema. Se hace notar que este argumento permite evitar el uso de funciones de Lyapunov [3, 27].

**Teorema 3.2.** *No existen órbitas periódicas contenidas en el primer cuadrante.*

*Demuestra:* Para demostrar este resultado utilizaremos el Criterio de Dulac [28].

Sea

$B(x, y) = \frac{1}{xy}$  la función de Dulac,  $x > 0, y > 0$ . Se tiene entonces que

$$\begin{aligned} Bf(x, y) &= \frac{1}{xy} \left[ r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) x - q(x - \varepsilon y)y \right] = \frac{r}{y} \left( 1 - \frac{x}{K} \right) - \frac{q}{x}(x - \varepsilon y) \\ &= \frac{r}{y} - \frac{rx}{Ky} - q + \frac{q\varepsilon y}{x}, \\ Bg(x, y) &= \frac{1}{xy} [p(x - \varepsilon y) - c] y = \frac{1}{x} (px - p\varepsilon y - c) \\ &= p - \frac{p\varepsilon y}{x} - \frac{c}{x}. \end{aligned}$$

Luego,

$$\begin{aligned} \frac{\partial Bf(x, y)}{\partial x} &= -\frac{r}{Ky} - \frac{q\varepsilon y}{x^2}, \\ \frac{\partial Bg(x, y)}{\partial y} &= -\frac{p\varepsilon}{x}. \end{aligned}$$

Así,

$$\frac{\partial Bf(x, y)}{\partial x} + \frac{\partial Bg(x, y)}{\partial y} = -\frac{r}{Ky} - \frac{q\varepsilon y}{x^2} - \frac{p\varepsilon}{x} < 0,$$

pues  $x > 0, y > 0$ , y todos los parámetros son positivos. Por lo tanto, por el Criterio de Dulac [28], no existen ciclos contenidos en el primer cuadrante.

**Corolario 3.3.** *El punto de equilibrio positivo  $(x_e, y_e) \in \Gamma_\lambda$  es un punto global asintóticamente estable (gae).*

*Demuestra:* Sabemos que  $(x_e, y_e) \in \Gamma_\lambda$  es el único punto de equilibrio positivo y que es un atractor local por lo demostrado en el Teorema 3.7. Dado que no existen órbitas periódicas por el resultado del Teorema 3.8, que las soluciones son acotadas por la Proposición 3.3 y dado el comportamiento al infinito en la compactificación dada en la Proposición 3.5, el primer cuadrante cumple las condiciones del Teorema de Poincaré-Bendixson [3] y se concluye que el equilibrio es un atractor global de las trayectorias. Así, el único  $\omega$ -límite del modelo es el punto  $(x_e, y_e)$ , cuando existe.

**Observación 3.2.** *Cuando  $pK - c < 0$ , el punto de equilibrio  $(x_e, y_e)$  está fuera del primer cuadrante y el  $\omega$ -límite de todas las trayectorias es el punto  $(K, 0)$ .*

**4. Simulaciones numéricas.** Para reforzar los resultados analíticos obtenidos, mostraremos algunas simulaciones en el plano de fase [4].

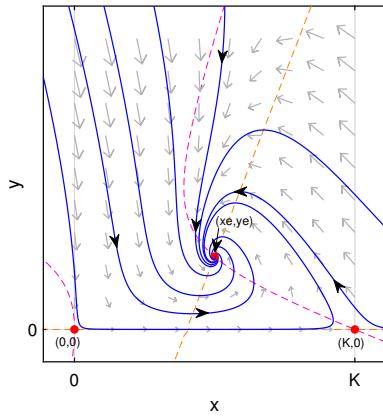


Figura 4.1: Coexistencia de las dos especies para el sistema (2.1). Para  $r = 0,2$ ,  $K = 1$ ,  $q = 0,5$ ,  $p = 1$ ,  $c = 0,4$ , y  $\varepsilon = 0,4$ , se tiene que  $pK - c > 0$ , por lo que el punto  $(K, 0)$  es un punto silla y el equilibrio  $(x_e, y_e)$  es un punto global asintóticamente estable. La linea rosa punteada representa la nulclina de las presas, y la naranja la de los depredadores. En color azul aparecen las trayectorias del sistema.

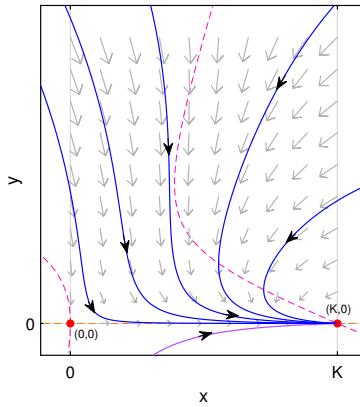


Figura 4.2: Extinción de los depredadores para el sistema (2.1). Para  $r = 0,2$ ,  $K = 1$ ,  $q = 0,5$ ,  $p = 0,4$ ,  $c = 0,4$ , y  $\varepsilon = 0,4$ , se tiene que  $pK - c = 0$ , por lo que el equilibrio  $(K, 0)$  es un punto silla-nodo. La linea rosa punteada representa la nulclina de las presas, y la naranja la de los depredadores. En color azul aparecen las trayectorias del sistema. En color violeta aparece una trayectoria que pertenece al cuarto cuadrante, y que ayuda a evidenciar el comportamiento de silla-nodo del equilibrio  $(K, 0)$ .

**5. Conclusiones.** En este trabajo se ha analizado un sistema modificando el modelo de Volterra [2], en el que se ha incorporado una función matemática para expresar el uso de refugio de las presas. El sistema estudiado está bien planteado y tiene sentido considerarlo un modelo ecológico [1] ya que existe una región positivamente invariante y las soluciones son acotadas [29].

Además, el modelo previene la coexistencia de un gran número de depredadores con un número limitado de presas en un mismo entorno: la competencia intraespecífica entre depredadores y el hecho que éstos sean especialistas actúan como mecanismos reguladores. Para cualquier combinación de parámetros el modelo tiene siempre dos equilibrios sobre los ejes:  $(0, 0)$  y  $(K, 0)$ ; y, en caso que  $pK - c$  sea positivo, habrá un único punto de equilibrio positivo.

Notamos que no es posible la extinción de ambas especies, pues el punto de equilibrio  $(0, 0)$  es un punto silla para toda combinación de parámetros. La población de presas siempre sobrevive ya que los puntos de equilibrio estables biológicamente válidos tienen abscisa positiva. En cambio la población de depredadores puede estabilizarse en la coexistencia (en caso que haya un equilibrio positivo) o en la extinción.

En caso de haber coexistencia, el punto de equilibrio positivo  $(x_e, y_e)$  resulta global asintóticamente estable. Esto significa que independientemente de los tamaños poblacionales iniciales, el ecosistema evolucionará, a largo plazo, hacia dicho equilibrio. Es importante mencionar que no son posibles los comportamientos oscilatorios debido a que el equilibrio positivo es siempre global asintóticamente estable. Por último, se produce una bifurcación silla-nodo [30] cuando  $pK - c = 0$ , y no se producen bifurcaciones de otro tipo.

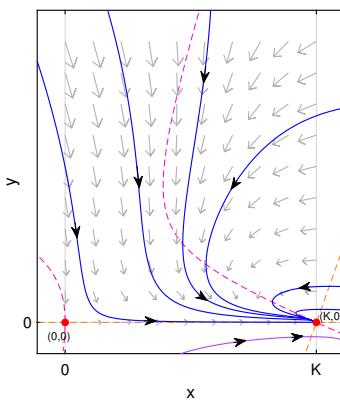


Figura 4.3: Extinción de los depredadores para el sistema (2.1). Para  $r = 0,2$ ,  $K = 1$ ,  $q = 0,5$ ,  $p = 0,2$ ,  $c = 0,4$ , y  $\varepsilon = 0,4$ , se tiene que  $pK - c < 0$ , por lo que el equilibrio  $(K, 0)$  es un punto global asintóticamente estable. La linea rosa punteada representa la nulclina de las presas, y la naranja la de los depredadores. En color azul aparecen las trayectorias del sistema. En color violeta aparece una trayectoria que pertenece al cuarto cuadrante, y que ayuda a evidenciar el comportamiento de atractor del equilibrio  $(K, 0)$ .

En base a los resultados obtenidos, el supuesto que el uso de refugio por parte de las presas como una función del tamaño poblacional de los depredadores se ajusta a la visión tradicional de que que este comportamiento antidepredador en una interacción depredador-presa tendría un efecto estabilizante en la dinámica del modelo. Como el punto de equilibrio al interior del primer cuadrante es globalmente asintóticamente estable (gae), como en el modelo original de Volterra, entonces, no hay cambio en la estabilidad de la interacción.

**Author contributions.** Conceptualization, Metodology, M. E, Alberto, A, Rojas-Palma and E. González-Olivares Formal Analysis, Virginia B Gallar, M. E, Alberto, Writing –review & editing A, Rojas-Palma and E. González- Olivares.

**Funding.** Los autores no ha recibidos fondos externos.

**Conflicts of interest.** Los autores declaran no tener conflicto de intereses y aprueban la cesión de los derechos de publicación a la revista Selecciones Matemáticas.

#### ORCID and License

Virginia Belén Gallar <https://orcid.org/0009-0008-5406-3804>

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

Marcelo Eduardo Alberto <https://orcid.org/0009-0009-9242-6378>

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

This work is licensed under the Creative Commons - Attribution 4.0 International (CC BY 4.0)

## Referencias

- [1] Berryman A, Gutierrez A, Arditi R. Credible, Parsimonious and Useful Predator-Prey Models: A Reply to Abrams, Gleeson, and Sarnelle. *Ecology*. 1995; 76(6):1980–1985.
- [2] Turchin P. Complex population dynamics: A theoretical/empirical synthesis. Princeton University Press; 2003.
- [3] Dumortier F, Llibre J, Artés JC. Qualitative Theory of Planar Differential Systems. Springer; 2006.
- [4] Bazzykin AD. Nonlinear dynamics of interacting populations. World Scientific; 1998.
- [5] Freedman HI. Deterministic mathematical model in Population Ecology, Marcel Dekker; 1980.
- [6] Gause GF. The struggle for existence. Williams & Wilkins. Dover; 1934.
- [7] Tintinago-Ruiz P, Rojas-Palma A, González-Olivares E. Refugio usado por las presas dependiente de la cantidad de depredadores en un modelo de tipo Leslie. *Selecciones Matemáticas*. 2024; 11(02):249-258.
- [8] Leslie PH. Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika*. 1948; 35:213-245.
- [9] Leslie PH, Gower JC. The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species, *Biometrika*. 1960; 47:219-234.
- [10] Bacaér N. A short history of mathematical population dynamics. Springer. 2011.
- [11] May RM. Stability and complexity in model ecosystems, 2nd Edition. Princeton University Press; 2001.
- [12] Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie della R. Accademia dei Lincei S.* 1926; VI(2):31-113.

- [13] Lotka AJ. Elements of Physical Biology. Williams & Wilkins; 1925.
- [14] Malthus, TR. An Essay on the Principle of Population. J. Johnson. England; 1798.
- [15] Goh BS. Management and Analysis of Biological Populations. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam; 1980.
- [16] 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.
- [17] González-Olivares E, González-Yáñez 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] Taylor RJ. Predation. Chapman and Hall. New York; 1984.
- [19] Almanza-Vásquez E, González-Olivares E, González-Yáñez B. Dynamics of Lotka-Volterra model considering saturated refuge for prey. In R. Mondaini (Ed.), BIOMAT 2011 International Symposium on Mathematical and Computational Biology (pp. 62-72). World Scientific Co. Pte. Ltd. 2012.
- [20] González-Olivares E, Rojas-Palma A, López-Cruz R. Influence of the prey refuge use on the Volterra predation model: Influencia del uso de refugio por las presas en el modelo Volterra. Selecciones Matemáticas. 2024; 11(01):56-68.
- [21] Maynard Smith J. Models in Ecology. Cambridge University Press. 1974.
- [22] Sih A. Prey refuges and predator-prey stability. Theor. Popul. Biol. 1987; 31:1-12.
- [23] Verhulst PF. Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement. Correspondance Mathématique et Physique. 1838; Vol. X:113-121.
- [24] Holling CS. The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. The Canadian Entomologist. 1959; 91(5):293-320.
- [25] González-Olivares E, Rojas-Palma A. Estabilidad en sistemas cuadráticos del tipo Kolmogorov describiendo interacciones entre dos especies. Una breve revisión. Selecciones Matemáticas. 2021; 8(1):131-146.
- [26] Poincaré H. Sur l'intégration algébrique des équations différentielles du premier ordre et du premier degré I. Rendiconti del circolo matematico di Palermo. 1891; 5:161-191.
- [27] Perko L. Differential equations and dynamical systems, 3rd ed. (Vol. 7). Springer Science & Business Media; 2013.
- [28] Strogatz SH. Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering (2nd edition) CRC press. 2018.
- [29] Birkhoff G, Rota GC. Ordinary Differential Equations, 4th ed. John Wiley & Sons; 1989.
- [30] Kuznetsov YA. Elements of applied bifurcation theory, 4th ed. (Vol. 112). Springer; 2023.