



## SELECCIONES MATEMÁTICAS

Universidad Nacional de Trujillo

ISSN: 2411-1783 (Online)

2025; Vol.12(2):475-490.



### REVIEW

#### Centenary of the first predator-prey model. Revision, modifications and challenges of this fundamental ecological interrelationship

#### Centenario del primer modelo depredador-presa. Revisión, modificaciones y desafíos de esta fundamental interrelación ecológica

Eduardo González-Olivares<sup>✉</sup>, Alejandro Rojas-Palma<sup>✉</sup>, Marcelo Eduardo Alberto<sup>✉</sup> and Francisco J. Reyes-Bahamón<sup>✉</sup>

Received, Nov. 11, 2025;

Accepted, Dic. 15, 2025;

Published, Dic. 27, 2025



#### How to cite this article:

González-Olivares E et al. Centenary of the first predator-prey model. Revision, modifications and challenges of this fundamental ecological interrelationship. *Selecciones Matemáticas*. 2025;12(2):475–490. <https://doi.org/10.17268/sel.mat.2025.02.16>

#### Abstract

For many applied mathematicians, and especially for biomathematicians, the first model proposed by the Italian mathematician Vito Volterra in 1926 is well known, describing for the first time the relationship between a predator and its prey. This model coincided with a similar system, on chemical reactions, proposed by the physicist-chemist Alfred J. Lotka years earlier. Since then, and with an epidemic character, variations, modifications, and the incorporation of new phenomena or ecological principles have been formulated to "make more realistic" the foundations and studies on this fundamental interaction between two species of living beings. In this work, we will give a brief description of the historical context of this seminal model, emphasizing its main properties; then we will add specific modifications, briefly outlining properties of some of them.

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

#### Resumen

Para muchos Matemáticos aplicados, y en especial para los Biomatemáticos es bien conocido el primer modelo propuesto por el matemático italiano Vito Volterra en 1926, describiendo por primera vez la relación entre un depredador y su presa. Este modelo coincidió con un sistema similar, sobre reacciones químicas, propuesto por el físico-químico Alfred J. Lotka años antes. Desde entonces, y con un carácter epidémico, se han formulado variaciones, modificaciones y la incorporación de nuevos fenómenos o principios ecológicos para "hacer más realista" los fundamentos y estudios sobre esta fundamental interacción entre dos especies de seres vivos. En este trabajo, haremos una breve descripción sobre el contexto histórico de este seminal modelo, haremos hincapié en las propiedades principales; luego agregaremos modificaciones específicas, reseñando brevemente propiedades de alguno de ellos.

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

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

†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).

§Universidad Surcolombiana, Neiva, Huila, Colombia. (francisco.reyes@usco.edu.co).

**1. Introducción.** El empleo de modelos matemáticos o estadísticos en diversos ámbitos del conocimiento humano es un tema fundamental, aunque a veces polémico, debido principalmente a las hipótesis subyacentes en su descripción, muchas veces no declaradas.

La formulación de modelos y su análisis ha permitido por una parte, un avance en diferentes áreas de la Ciencia Matemática. Por otra lado, la modelación permite avances sustantivos en la aplicación de la Matemática a problemas de la vida real y fenómenos naturales, cada vez más complejos.

En particular, esto acontece en la Dinámica Poblacional [1, 2], donde muchos modeladores aplican sus conocimientos matemáticos para estudiar sistemas complejos como son las cadenas alimenticias (o redes tróficas). En estos estudios es fundamental el conocimiento de las interacciones entre dos especies de seres vivos, como es el caso de la depredación.

La principal motivación de la Biomatemática es la posibilidad de comprender diversos mecanismos de los fenómenos biológicos mediante técnicas provenientes de las Matemáticas. Esta conexión existente entre Biología y Matemáticas, caracterizada por un amplio rango de comunicación, está y sigue experimentando actualmente un proceso de activa profundización [3].

A partir de este proceso bidireccional, no solo se han resuelto problemas básicos de Biología, sino que también han surgido nuevas líneas de investigación en Matemáticas que han cobrado vida propia. Además, es importante observar los nuevos campos emergentes en Matemáticas Aplicadas, como algoritmos genéticos, redes neuronales, algoritmos sociobiológicos, lógica difusa, etc., que en muchos casos, deben sus conceptos básicos a la Biología Teórica o Biología Matemática [3].

Así la importancia de esta ciencia ha ido creciendo progresivamente y, en la actualidad, muchas áreas de las Matemáticas son de utilidad en el estudio de los procesos biológicos como son: ecuaciones diferenciales, teoría de grafos, matrices, métodos estadísticos, geometría, topología, etc. [4].

Particularmente, la Dinámica de Poblaciones se encuentra en la intersección de varios campos de estudio tales como: las Matemáticas, las Ciencias Sociales (Demografía), la Biología (Genética y Ecología de poblaciones) y la Medicina (Epidemiología) [1].

Este artículo está organizado del siguiente modo: en la Sección 2, haremos una breve descripción sobre el contexto histórico de la formulación del modelo, a continuación en la Sección 3 describiremos sus características principales; luego en la Sección 4, agregaremos modificaciones específicas, reseñando brevemente propiedades de alguno de los modelos modificados. En la última Sección, discutiremos los aspectos más importantes del modelo original, indicando algunas líneas de trabajo que podrían ser abordadas a futuro.

**2. El modelo de Lotka-Volterra.** Muchos matemáticos aplicados, y en especial los Biomatemáticos conocen el primer modelo para la interacción entre un depredador y su presa favorita propuesto por el matemático italiano Vito Volterra, en dos artículos complementarios publicados en 1926 [5, 6].

El modelo propuesto por Volterra es el primer intento de la aplicación de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) para describir la dinámica de dos poblaciones interactuantes, un simple sistema trófico compuesto por únicas especies presas y depredadoras [7].

Este seminal modelo, publicado hace cien años, coincide con otro sistema propuesto por el físico-químico estadounidense Alfred J. Lotka [8], años antes, para reacciones químicas [9, 10]. Por eso el nombre de *modelo de Lotka-Volterra* [9].

Desde su propuesta, y con un carácter epidémico, una creciente complejidad y realismo natural se han ido incorporando al marco formal fundamental de los modelos de depredación [2].

Debemos destacar, sin embargo, que la formulación de este primer modelo no se habría producido, si no hubieran confluído, diversos hechos y personas que estudiaban un hecho significativo en el ámbito de las pesquerías.

Posteriormente, en los siguientes dos años, y con el mismo nombre del artículo publicado en 1926, Volterra extiende su modelación describiendo sistemas bidimensionales más generales [11, 12]. En estos nuevos artículos Volterra supone auto-interferencia entre las poblaciones (descripción considerando crecimiento logístico en cada población) [13]. Si no existe, interacción entre las especies el sistema es desacoplado y las poblaciones tienen un crecimiento logístico independiente.

Incluso en el trabajo publicado en 1931 [14], Volterra incorpora las ecuaciones integro-diferenciales, que eran su objeto de estudio principal en los años previos.

Según algunos autores, en el año 1926 con el modelo de Volterra nació la ecología cuantitativa de interacciones tróficas complejas [15]. Por otra parte hay quienes afirman que sus contribuciones a la ecología son insuficientemente conocidas o mal entendidas [16], lo que nos lleva en este trabajo, a destacar su aporte a esta área del conocimiento.

**2.1. El modelo de Lotka-Volterra y su contexto histórico.** El biólogo marino Umberto D'Ancona (1896-1964) considerando observaciones empíricas advirtió que la cantidad de selacios (tiburones y otros depredadores similares, peces no consumidos como alimentos en aquellos años), capturados en el mar Adriático había aumentado después de la Primera Guerra Mundial, a pesar de que la actividad pesquera general había disminuido debido al conflicto.

Él supuso que al reducirse la captura de peces comestibles por parte de los pescadores, estos aumentaban su tamaño poblacional; por lo tanto los peces depredadores también aumentaban su tamaño poblacional [17].

Por aquel entonces, D'Ancona cortejaba a Luisa Volterra, hija de Vito Volterra, conocido principalmente por sus trabajos sobre ecuaciones integro-diferenciales. Consultó el problema a su futuro suegro, quien respondió desarrollando el conocido modelo depredador-presa [18], con el objeto de explicar esta anomalía.

Es claro que Volterra nunca se habría planteado el problema sin el estímulo de un gran zoólogo y ecologista, su futuro yerno Umberto D'Ancona. Esto da cuenta que los principales avances de la Investigación en Dinámica Poblacional y en otras áreas del saber, no son sólo producto del azar, sino de la colaboración entre científicos de distintas áreas.



Figura 2.1: Vito Volterra (Ancona, 3 de mayo de 1860 - Roma, 11 de octubre de 1940). Fuente: Wikimedia Commons.

Los datos que D'Ancona tenía, relativos al período 1905-1923, que incluía los años de guerra, cuando la pesca era menos intensa, indicaban que la "productividad" del pescador individual se mantenía sustancialmente constante, mientras que dentro de la propia cosecha había un aumento considerable (durante los años de guerra y los inmediatamente posteriores) en el porcentaje de peces "pertenecientes a la clase de los selacios", o elasmobranchii, una clase de peces que incluye tiburones, rayas y mantas [18].

Con base en estos datos, la disminución de la pesca podría haber provocado un aumento de la población de depredadores, que tienen un menor valor económico. Estas conclusiones, de confirmarse, tendrían obvias implicaciones prácticas. La decisión de limitar y reducir las actividades pesqueras resultaría desacertada por diversas razones: provocaría una disminución de las capturas a corto plazo, un aumento nulo en los períodos posteriores y, en cualquier caso, una abundancia de peces con bajo valor comercial.[18].

El problema le sugirió a Volterra la idea de dividir toda la población marina en dos grandes clases: presas y depredadores. Además, se descartaron por el momento definiciones más refinadas de fauna marina. El número de presas y depredadores variaría con el tiempo: era precisamente el estudio de estas variaciones y su posible dependencia de la mayor o menor intensidad de una fuerza externa, como la pesca, lo que centraba la atención de Volterra. [18].

El trabajo de V. Volterra fue el precursor de los tres elementos que se han mostrado fundamentales en la biología matemática contemporánea: el proceso de modelización, el uso de ecuaciones diferenciales (deterministas o estocásticas) y la incorporación de datos empíricos.

**2.2. Revisión del modelo de Lotka-Volterra.** El modelo de Lotka-Volterra es descrito por el siguiente sistema planar autónomo de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) no-lineales:

$$V_w(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - qxy \\ \frac{dy}{dt} = pxy - cy, \end{cases} \quad (2.1)$$

donde  $x(t)$  e  $y(t)$  indican los tamaños de las poblaciones de presas y depredadores en el tiempo  $t \geq 0$ , respectivamente con  $x(0)$  e  $y(0) > 0$ . (Tendrán el mismo significado en el resto de la presentación).

Los parámetros son todos positivos, esto es,  $\omega = (r, q, p, c) \in \mathbb{R}_+^4$ , y sus significados ecológicos son los siguientes:

- $r$  tasa intrínseca de crecimiento de la población de presas,
- $q$  tasa de consumo de un depredador en cada unidad de tiempo,
- $p$  tasa de nacimientos de nuevos depredadores por el consumo de presas, y
- $c$  tasa de mortalidad natural de los depredadores en ausencia de su comida favorita.

**2.2.1. Propiedades dinámicas del modelo de Lotka-Volterra.** Este simple sistema (2,1) tiene las siguientes conocidas propiedades que resumimos a continuación, pero que no daremos su demostración:

1. Está definido en  $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 : x \geq 0, y \geq 0\} = \mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+$ .
2. El conjunto  $\Omega$  es una región positivamente invariante.
3. Todas las soluciones son acotadas.
4. Tiene dos puntos de equilibrio  $(0, 0)$  y  $(x_e, y_e) = \left(\frac{c}{p}, \frac{r}{q}\right)$ .
5. El equilibrio  $(0, 0)$  es un punto silla para todo valor de parámetros.
6. El equilibrio  $(x_e, y_e) = \left(\frac{c}{p}, \frac{r}{q}\right)$  siempre existe en el primer cuadrante.
7. El equilibrio  $\left(\frac{c}{p}, \frac{r}{q}\right)$  es un centro (neutralmente estable).
8. Todas sus soluciones al interior del primer cuadrante son órbitas cerradas, rodeando el único punto de equilibrio positivo  $\left(\frac{c}{p}, \frac{r}{q}\right)$ .
9. Las soluciones periódicas constituyen un conjunto *denso*.
10. El sistema es *estructuralmente inestable*. Un cambio en las funciones que describen el modelo implica que el punto  $(x_e, y_e)$  podría dejar de ser un centro.
11. Los depredadores y las presas se encuentran aleatoriamente, y el número de estos encuentros no depende de la abundancia de depredadores.

**Observación 2.1.** El parámetro  $r$  es el balance entre la tasa de nacimientos, muerte, emigración e inmigración en la población de presas, es decir,  $r = b - d + e - i$ , donde los parámetros positivos indican los fenómenos indicados.

**2.3. Soluciones en el plano de fase.** En la siguiente figura (2,2) se muestra el comportamiento de las trayectorias del sistema (2,1). Existe un único punto de equilibrio positivo  $(x_e, y_e)$  y todas las trayectorias con condiciones iniciales en el interior del primer cuadrante, rodean dicho punto.

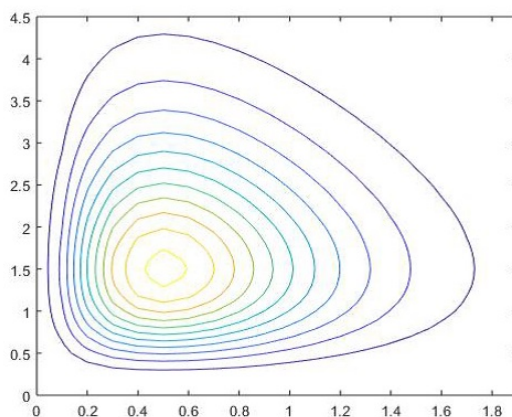


Figura 2.2: Soluciones en el plano de fase del modelo de Lotka-Volterra.(2.1)..

**2.4. Interpretaciones y limitaciones ecológicas del modelo. Predicciones del modelo de Lotka-Volterra.**

1. Las poblaciones de ambas especies oscilarán a medida que transcurre el tiempo (lo cual puede no reflejar la variabilidad observada en la naturaleza).
2. Existe un crecimiento exponencial de presas en ausencia de los depredadores (crecimiento malthusiano).

3. Los depredadores se extinguen exponencialmente cuando no existen las presas (decrecimiento malthusiano).
4. Los depredadores consumen a sus presas de manera lineal (*interacción bilineal*). El modelo asume una relación directa y simple entre depredadores y presas, donde la tasa de captura por cada depredador es proporcional a la densidad de presas.

### Críticas ecológicas al modelo de Lotka-Volterra.

No incluye competencia intraespecífica entre las presas.

No considera posibles retardos en el crecimiento de las presas ni estocasticidad.

Ignora la influencia de otras especies (competencia, parásitos, etc.)

Sólo existen oscilaciones periódicas de los tamaños poblacionales, cuando los tamaños poblacionales de ambas especies son positivos.

No considera factores limitantes como la disponibilidad de recursos alimenticios o el espacio donde interactúan las especies ni factores ambientales que pueden afectar a ambas poblaciones.

Asume condiciones ideales que rara vez se encuentran en la naturaleza (por ejemplo, no considera el tiempo de respuesta entre cambios en las poblaciones).

No incluye factores antidepredatorios, esto es, no incluye factores como competencia, refugios, u otras estrategias defensivas de las presas, lo que limita su aplicabilidad a sistemas ecológicos más complejos.

La tasa de captura de los depredadores o respuesta funcional se supone lineal. Sin embargo, en diversas situaciones reales, esta relación puede no ser lineal, ya que puede haber saturación en la captura a altas densidades de presas.

### Mitos, falacias y afirmaciones sobre el Modelo.

Es común encontrar en algunos textos no especializados y en ciertos artículos escritos por autores con poca experiencia en Dinámica de Poblaciones algunas aseveraciones que no son ciertas. Por ejemplo:

1. Las soluciones periódicas son elipses. Las soluciones del sistema (2, 1) son órbitas cerradas., pero puede demostrarse en un sistema topológicamente equivalente que las trayectorias son elipses.
2. El modelo explica la relación entre la liebre y el lince en el Ártico (u otras interacciones de depredación en la naturaleza como la interacción entre conejos y zorros, y otras relaciones entre dos poblaciones.).
3. Altas tasas de depredación o reproducción descontrolada de presas puede llevar a la extinción de los depredadores. Esto no es posible porque las soluciones son trayectorias cerradas y el punto  $(\infty, 0)$  del compacto del dominio es un equilibrio inestable.
4. El modelo da cuenta del Principio de exclusión competitiva [19, 20] pues una de las especies se extinguirá. Siendo el sistema una descripción de un modelo de depredación, este fenómeno ecológico no puede ocurrir. Este hecho sucede con frecuencia en la competición entre especies [21].
5. La validez del modelo se ha comprobado empíricamente. Como se ha mencionado anteriormente, existe mucha dificultad para encontrar en la naturaleza interacciones de depredación, que satisfagan las propiedades analíticas del sistema (1). En general, la autointerferencia entre las presas para compartir recursos alimenticios y espacio para desarrollarse inhiben el crecimiento poblacional de las presas.
6. Las fluctuaciones de corto período están sincronizadas (¿existe isocronía? Esta afirmación no ha sido probada).
7. Todas sus soluciones son órbitas cerradas (Recordar que  $x = 0$  o  $y = 0$  son soluciones del sistema, además de punto  $(0, 0)$ ).
8. El modelo no es perfecto (¿Que significa eso?).

**3. Modificaciones al modelo de Lotka-Volterra.** Dadas las limitaciones del modelo de Lotka-Volterra para explicar muchas de las interacciones de depredación existentes en la naturaleza, se han propuesto cambios en la formulación del modelo, asignando propiedades a las funciones que describen esta seminal propuesta.

Puesto que desde la formulación del modelo de Lotka-Volterra en 1926, surgieron muchas críticas a su propiedades analíticas, el propio Vito Volterra planteó cambiar la función de crecimiento de las presas.

Advertimos que los resultados obtenidos son *válidos* bajo las hipótesis subyacentes en el modelo, las cuales no son mencionados usualmente por los modeladores.

### I. Propositiones planteadas por Vito Volterra.

En 1927, y con el mismo nombre del artículo publicado en 1926, Volterra extiende su modelación describiendo sistemas bidimensionales más generales [11]. En este nuevo artículo, Volterra supone auto-interferencia entre las poblaciones (descripción considerando crecimiento logístico en cada población) [13], y fue el primero en describir un comportamiento oscilatorio estable en modelos de interacción de especies [16].

Si no existe, interacción entre las especies, el sistema es desacoplado y las poblaciones tienen un crecimiento logístico independiente.

En los años siguientes, continuó con el estudio de variados modelos de interacción entre especies, los cuales fueron publicados en un libro en 1931 [14]. En uno de ellos, introduce el efecto de la historia pasada en los sistemas biológicos, incorporando ecuaciones integro-diferenciales para su descripción.

## II. Sistemas cuadráticos.

También por un interés principalmente matemático, se generalizó el modelo de Lotka-Volterra que fue descrito por un sistema bidimensional de ecuaciones diferenciales ordinarias de segundo grado [24, 26] de la forma:

$$V_{\nu}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= (a_1 + b_1x + c_1y)x \\ \frac{dy}{dt} &= (a_2 + b_2x + c_2y)y, \end{cases} \quad (3.1)$$

con  $\nu = (a_1, b_1, c_1, a_2, b_2, c_2) \in \mathbb{R}^6$ , los que pasaron a denominarse *sistemas de Lotka-Volterra* [22, 23] o *sistemas cuadráticos de ecuaciones diferenciales* [24, 25, 26]. Los coeficientes del sistema (3.1) tienen interpretaciones cuando representan alguna de las interacciones entre dos especies [13].

Estos sistemas han sido estudiados bastante por diferentes autores, y su análisis se ha extendido a todo el plano de fase [22]. En el trabajo [23] se corrige la cantidad total de dinámicas diferentes de este tipo de modelo en todo el plano  $\mathbb{R}^2$  establecidas previamente en [22].

## III. El modelo de Volterra.

El propio Volterra propuso un nuevo modelo incluyendo el crecimiento logístico (ecuación de Verlhust) para las presas [10]. Es decir, incorporó la competencia intraespecífica en la población de presas. Es descrito por el sistema

$$V_{\mu}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} &= \left(r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qy\right)x \\ \frac{dy}{dt} &= (px - c)y, \end{cases} \quad (3.2)$$

Los parámetros son positivos y tienen los mismos significados anterior, salvo  $K$  que es la capacidad de soporte de la población de presas.

## Propiedades del modelo de Volterra [27].

El sistema (3.2) tiene las siguientes propiedades generales:

1. Siempre existen los equilibrios de frontera  $(0, 0)$  y  $(K, 0)$ .
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 son acotadas.
4. El equilibrio  $(0, 0)$  es un punto silla para todo valor de parámetros.
5. El equilibrio  $(K, 0)$  es un punto
  - silla, si y sólo si,  $pK - c > 0$ ,
  - atractor, si y sólo si,  $pK - c < 0$ ,
  - silla-nodo atractor, si y sólo si,  $pK - c = 0$ .
6. El equilibrio  $(x_e, y_e) = \left(\frac{c}{p}, \frac{r}{q} \left(1 - \frac{c}{pK}\right)\right)$ 
  - existe en el primer cuadrante, si y sólo si,  $pK - c > 0$  y es un atractor,
  - no existe en el primer cuadrante, si y sólo si,  $pK - c < 0$ .
  - coincide con  $(K, 0)$ , si y solo si,  $pK - c = 0$ . Esto origina una bifurcación silla-nodo [33].

## IV. Modelo de tipo Gause.

Un modelo generalizado de depredación fue propuesto por el biólogo ruso Georgii F. Gause (1910-1986) en 1934 [28]; es descrito en forma general por el sistema de EDO

$$G_{\rho}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x) - h(x)y, \\ \frac{dy}{dt} = (ph(x) - c)y, \end{cases} \quad (3.3)$$

donde

$f(x)$  es la tasa de crecimiento per capita de la población de presas,

$h(x)$  es la tasa de consumo de los depredadores o respuesta funcional.

El modelo de Volterra [10] es un caso especial de los modelos del tipo Gause [29].

### V. Modelo del tipo Leslie o Leslie-Gower.

Fue propuesto por el fisiólogo escocés Patrick Holt Leslie (1900-1972) en 1948 [30], postulando que la ecuación de crecimiento de los depredadores es también de tipo logístico, donde la capacidad de carga de esta especie es proporcional a la cantidad de presas disponible en el medio ambiente. Es descrito por el sistema

$$LG(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x) - qh(x, y) \\ \frac{dy}{dt} = s\left(1 - \frac{y}{nx}\right)y, \end{cases} \quad (3.4)$$

con  $K_y = K(x) = nx$  es la capacidad de soporte de los depredadores (dependiente de la cantidad de presas)

### VI. Sistemas de tipo Kolmogorov.

Una forma más general del sistema (2,1) fue propuesta por el matemático ruso Andrei N. Kolmogorov (1903-1987) [31], la cual es descrita por el sistema siguiente:

$$K(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = yg(x, y). \end{cases} \quad (3.5)$$

Usualmente en estos sistemas las funciones  $f$  y  $g$  son continuas en un subconjunto de  $\mathbb{R}_0^+ \times \mathbb{R}_0^+$ . Los ejes coordenados y el interior del primer cuadrante son *conjuntos invariantes*.

Para responder a algunas críticas al modelo de Lotka-Volterra, el matemático ruso Kolmogorov, propuso condiciones que deben satisfacer las funciones  $f$  y  $g$  para representar la interacción depredador-presa y las restricciones que deben satisfacer para la existencia de al menos un ciclo límite, estableciendo el siguiente teorema

**Teorema 3.1 (Teorema de Kolmogorov).** *Existencia de ciclos límites, version de R May [9].*

*Supuesto que*

1.  $\frac{\partial f}{\partial y} < 0$ .
2.  $\frac{\partial g}{\partial x} > 0$ .
3. Existe  $y_1 > 0$ , tal que  $f(0, y_1) = 0$ .
4. Existe  $x_1 > 0$ , tal que  $g(x_1, 0) = 0$ .
5. Existe  $x_2 > 0$ , tal que  $f(x_2, 0) = 0$  con  $x_2 > x_1$ .
6.  $\frac{\partial f}{\partial x} < 0$  para valores grandes de  $x$ , pero  $\frac{\partial f}{\partial x} > 0$  para valores pequeños de  $x$ .
7.  $\frac{\partial g}{\partial y} < 0$ .
8. Existe un punto de equilibrio positivo  $(x_e, y_e)$  el cual es inestable; esto es,  $x_e \frac{\partial f}{\partial x}(x_e, y_e) + y_e \frac{\partial g}{\partial y}(x_e, y_e) > 0$  y  $\frac{\partial f}{\partial x}(x_e, y_e) \frac{\partial g}{\partial y}(x_e, y_e) - \frac{\partial f}{\partial y}(x_e, y_e) \frac{\partial g}{\partial x}(x_e, y_e) > 0$ .
9. Mas aún, el punto  $(x_e, y_e)$  está localizado en la curva  $f(x, y) = 0$ , isoclina de las presas, cuya pendiente es positiva.

Entonces, existe un ciclo límite estable, y las poblaciones derivarán a oscilaciones periódicas permanentes.

Es importante señalar que existen sistemas de tipo Kolmogórov que no modelan interacciones entre especies. Del mismo modo, hay modelos de relaciones entre especies que no pueden representarse mediante sistemas de este tipo.

**3.1. Oscilaciones periódicas en la Naturaleza.** Los únicos ciclos que se dan y perduran en la naturaleza son llamados *ecológicamente estables*, lo cual significa que deben ser insensibles a perturbaciones del mundo real [9].

La existencia de un *ciclo estable* da una explicación satisfactoria a las oscilaciones observadas en los tamaños poblacionales en ciertas interacciones entre dos especies [32].

Un ciclo ecológicamente estable debe ser aislado y matemáticamente debe corresponder a un *ciclo límite* del sistema de ecuaciones que lo representa [33].

Sin embargo, **NO se ha observado en la Naturaleza**, interacciones presa-depredador en que existan muchos ciclos.

Pero en la naturaleza existen interacciones destacadas que muestran ciclos ecológicamente estables, ellas son:

- el linx y la liebre del Ártico canadiense (linx-snowshoe hare),
- la polilla de los bosques en árboles de los Alpes suizos (budworm-larsh tree), y
- el lemming-vegetación en el norte de Europa.

También existen otras interacciones en la Naturaleza, donde se ha detectado la existencia de ciclos límite, las que se describen en el artículo de J. T. Tanner de 1975 [34].

Cabe preguntarse ¿Y las oscilaciones de los conejos y zorros?.

En nuestro conocimiento, no existen datos que justifiquen la existencia de órbitas periódicas entre estas poblaciones. Sólo existen registros de aumento o disminuciones de estas especies, que no garantizan la presencia de ciclos.

**3.2. Oscilaciones periódicas y Matemática.** En el mundo real y en particular en la interacción entre ciertas especies, los fenómenos oscilatorios suceden con frecuencia, aún cuando no existan "fuerzas periódicas externas"[32].

Un problema importante en modelos de depredación descritos por EDO no-lineales, es establecer condiciones para la existencia de *ciclos límite* y su unicidad [35].

Al incorporar diversos fenómenos biológicos en los modelos, la dinámica de los sistemas originales sufren importantes cambios. Cada nuevo sistema obtenido debe ser analizado, pues NO existe una teoría matemática general para establecer sus propiedades [33].

En particular, si las presas asumen algún comportamiento anti-depredatorio (APB), o su tasa de crecimiento es afectada por algún evento ecológico, en el sistema podrían aparecer más de un ciclo límite, desaparecer estas oscilaciones o aumentar la cantidad de puntos de equilibrio [36].

**3.3. Ciclos en Ecología Matemática.** En 1983 Courtney S. Coleman [32], propuso un problema aún no resuelto en Dinámica Poblacional: *Encontrar un modelo propuesto en la literatura ecológica, que posea al menos dos ciclos límite estables*. Esto implica la existencia de al menos tres ciclos límite rodeando un punto de equilibrio positivo.

La determinación del número de soluciones periódicas en modelos ecológicos está relacionado con el Problema 16 de Hilbert, referente a la cantidad y posición relativa de ciclos límite en Sistemas Planares polinomiales, propuesto por David Hilbert en el Congreso de Matemáticos realizado en París en 1900, que aún permanece sin resolver [37].

## 4. Desafíos en Dinámica Poblacional.

**4.1. Acerca de la Modelación.** El empleo de modelos matemáticos o estadísticos en diversos ámbitos del conocimiento humano es un tema fundamental, aunque a veces polémico.

Esta situación queda ratificada con las diversas dificultades que se originan al construir modelos o simulaciones que capturen completamente el funcionamiento de **sistemas complejos**.

El estudio de sistemas ecológicos en Dinámica Poblacional, como son las *cadena alimenticias*, está principalmente basado en el análisis de modelos describiendo interacciones entre dos especies, en particular la dinámica de depredación (competencia, simbiosis comensalismo, amensalismo, huésped-parásito).

A medida que un modelo de un sistema complejo se vuelve más completo, se vuelve menos comprensible. Alternativamente, a medida que un modelo es más *realista*, se vuelve tan difícil de entender como los procesos del *mundo real* que representa.

La construcción de modelos implica un compromiso (trade-off) necesario entre Generalización, Realismo y Precisión.

1. **Generalización.** Si un modelo se aplica a más sistemas del mundo real que otro.
2. **Realismo .** Si un modelo tiene en cuenta más variables independientes conocidas, para tener un efecto mejor que otro.

3. **Precisión** . Si un modelo genera predicciones adecuadas en base a los parámetros de salida.

En Dinámica de Poblaciones los modelos debieran cumplir al menos tres condiciones: Que sean **Creíbles, Parsimoniosos y Útiles** [38].

#### Principio de Parsimonia.

En igualdad de condiciones, la explicación más sencilla suele ser la correcta. Si un modelo que utiliza pocas variables o parámetros no explica mucho del fenómeno, *debe ser desechado*.

**4.2. Modelos generales de depredación.** Un modelo de depredación es descrito en forma general por el sistema de EDO

$$X(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x) - h(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = \phi(x, y), \end{cases} \quad (4.1)$$

donde

$f(x)$  es la tasa de crecimiento per capita de la población de presas,

$h(x, y)$  es la tasa de consumo de los depredadores o respuesta funcional, y

$\phi(x, y)$  es la tasa de crecimiento de los depredadores.

Cada una de estos elementos fundamentales puede ser expresada por diferentes formas matemáticas (Ver Apéndice).

En esta presentación, mostraremos la dinámica de algunos modelos de depredación, descritos por sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias autónomas, incorporando algunos fenómenos ecológicos en modelos básicos propuestos.

También, trataremos de dejar planteados algunos problemas abiertos para los interesados, fundamentados en las actuales tendencias en esta área de la modelación, los cuales deben satisfacer los criterios establecidos en [38].

La *respuesta funcional* o *tasa de consumo* o función trófica expresa la acción del depredador en la tasa de crecimiento de las presas [10].

Indica el cambio en la tamaño de la población (densidad) de presas muertas (o consumidas) por unidad de tiempo y por depredador, cuando la densidad de presas está cambiando [29].

Pueden ser dependientes de ambas poblaciones  $h(x, y)$  o sólo de la población de presas, esto es,  $h = h(x)$ .

Estas últimas han sido clasificadas en 3 tipos diferentes por Courtney S. Holling en 1959 [39], en forma empírica. Un cuarto tipo fue agregado por Robert Taylor en 1984 [40].

Son denominadas como *respuestas funcionales de tipo Holling I, II, III y IV*.

#### Tasa de crecimiento de los depredadores.

La tasa de crecimiento de los depredadores  $\phi(x, y)$  puede ser expresada matematicamente de varias formas, pero hay dos principales:

I) En modelos de tipo Gause [28]  $\phi(x, y) = ph(x, y) - cy$

$$G(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x) - qh(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = ph(x, y) - cy. \end{cases} \quad (4.2)$$

II) En modelos de tipo Leslie [30] o Leslie-Gower  $\phi(x, y) = s \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) y$

$$LG(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = xf(x) - qh(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{K_y}\right) y, \end{cases} \quad (4.3)$$

donde  $K_y = K(x) = nx$  es la capacidad de soporte de los depredadores (dependiente de la cantidad de presas).

**4.3. Comportamientos sociales influyendo en la depredación.** Algunas de las conductas sociales pueden ser causados por diversos motivos, por ejemplo cuando:

- I) Las presas asumen *comportamiento anti-depredadorios* (APB), para reducir el riesgo de depredación [41], tales como:
  - la formación de grupos de defensa [42, 43],
  - la agregación [40],
  - el comportamiento de rebaño [44],
  - el uso de refugios (físicos) [36, 45],
  - reducción de las actividades de las presas (metabolismo) [46].
  - reducción de la visibilidad de las presas,
  - migración vertical [47].
- II) existe interferencia entre las presas [28].
- III) Los depredadores adoptan un proceder colectivo como son:
  - la competición o interferencia en la cacería [35],
  - la colaboración en la caza (hunting collaboration) [36],
  - los efectos inhibitorios [42], (no consumen a sus presas).
 Otros aspectos que influyen en las interacciones depredador-presa son:
- IV) La tasa de crecimiento de presas o depredadores puede ser afectada por algún evento ecológico, como
  - el miedo [48],
  - la migración (traslados entre patches) [49],
  - el efecto Allee [50],
  - calentamiento global (global warming) [51].
  - parámetros dependiendo de la temperatura ambiente [52].

Pero también puede haber causas atribuibles a los individuos en forma aislada como:

- V) tamaño del cuerpo de la presa demasiado grande o demasiado pequeño para las capacidades del depredador,
  - defensas químicas (emisión de líquidos) (¿Cómo modelar?),
  - defensas morfológicas (aparición de púas) (¿Cómo modelar?).
  - defensas inducibles,
  - mimetismo (¿Cómo modelar?), [40], etc

Además, las poblaciones pueden tener un valor económico, que las hace vulnerables, cuando los seres humanos (industrias) actúan como depredadores, esto es,

- VI) la explotación o captura de una o ambas especies [53, 13].

**5. Algunos ejemplos.** A continuación formularemos tres modelos derivados, esbozando la determinación de los puntos de equilibrio positivos de los sistemas.

**Ejemplo 5.1. Inestabilidad estructural del modelo de Lotka-Volterra. Uso de refugio constante**

Consideremos que una fracción  $x_r$  de la población de presas hace uso de un lugar físico para evitar la depredación (madriguera, refugio, guarida, etc.). Supongamos que esa parte de la población es constante, es decir,  $x_r = \sigma$ . Por lo tanto, la cantidad de presas disponible para ser consumidas es  $x - \sigma$ . El sistema de Lotka-Volterra es descrito ahora por

$$X_{\phi}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - q(x - \sigma)y \\ \frac{dy}{dt} = p(x - \sigma)y - cy, \end{cases} \quad (5.1)$$

El sistema (4,4) no es del tipo Kolmogorov, ya que el eje vertical no es un conjunto positivamente invariante. Se debe cumplir que  $x - \sigma > 0$ , para representar un modelo de depredación.

**Teorema 5.1.** El único punto de equilibrio positivo  $\left(\frac{c+p\sigma}{p}, \frac{r(c+p\sigma)}{cq}\right)$  del sistema (4,4) es global asintóticamente estable (gas).

Demostración: Ver: [54] □

Observación. Este resultado llevó a afirmar a algunos modeladores que el refugio tiene un "efecto estabilizante" en la interacción depredador-presa.

**Ejemplo 5.2. Competición o interferencia entre los depredadores.**

Un modelo derivado del modelo de Volterra [10], considerando intererencia entre los depredadores, es descrito por el sistema

$$C_{\nu}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = \left(r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qy\right)x \\ \frac{dy}{dt} = \left(px - c - \frac{gy}{y+b}\right)y, \end{cases} \quad (5.2)$$

$\nu = (r, K, q, p, c, g, b) \in \mathbb{R}_+^7$ . La función  $g(y) = \frac{gy}{y+b}$ , indica que la competición entre los depredadores es acotada hasta un máximo  $g$ , pues  $\lim_{y \rightarrow \infty} g = g$ . El parámetro  $b$  expresa la cantidad de depredadores para saturar la mitad la competición.

Los puntos de equilibrio son  $(0, 0)$ ,  $(K, 0)$  y  $(x_e, y_e)$  que satisface las ecuaciones de las isoclinas

$$px - c - \frac{gy}{y+b} = 0 \text{ y } r \left(1 - \frac{x}{K}\right) - qy = 0.$$

Como  $y = \frac{r}{q} \left(1 - \frac{x}{K}\right)$ , reemplazando en la segunda isoclina, se tiene que  $x_e$  satisface la ecuación cuadrática

$$P(x) = prx^2 - (cr + gr + Kpr + Kapq)x + K(cr + gr + acq) = 0,$$

la cual puede tener dos soluciones reales positivas,

$$x_1 = \frac{1}{2pr} \left( (cr + gr + Kpr + Kapq) - \sqrt{\Delta} \right) \text{ y } x_2 = \frac{1}{2pr} \left( (cr + gr + Kpr + Kapq) + \sqrt{\Delta} \right),$$

si y sólo si,

$$\Delta = (cr + gr + Kpr + Kapq)^2 - 4prK(cr + gr + acq) > 0.$$

### Ejemplo 5.3. Impacto del miedo en un modelo de depredación.

Para describir el miedo en las presas, se considera la función  $f(\alpha, y) = \frac{b}{1+\alpha y}$ , modificando el modelo de Leslie [10], suponiendo que el temor afecta la tasa de nacimiento de las presas  $b$ , con  $r = b - m$ .

En este caso, el modelo queda descrito por el sistema EDO del tipo Kolmogorov [29, 13].

$$M_{\nu}(x, y) : \begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{bx}{1+\alpha y} - mx - \frac{rx^2}{K} - qxy, \\ \frac{dy}{dt} = s \left(1 - \frac{y}{nx+c}\right)y, \end{cases} \quad (5.3)$$

con  $\nu = (b, m, a, r, K, q, s, n, c) \in \mathbb{R}_+^9$ . Si  $m = 0$ , implica que  $r = b$ .

Las isoclinas son:

$$y = nx + c, \text{ y } \frac{bx}{1+\alpha y} - m - \frac{rx^2}{K} - qy = 0.$$

Reemplazando se obtiene la ecuación cuadrática:

$$P(x) = n\alpha(r + Knq)x^2 + (r + cr\alpha + Knq + Kmn\alpha + 2Kcnq\alpha)x - K(b - m - cq - cm\alpha - c^2q\alpha) = 0,$$

la cual tiene una única raíz real, si y sólo si,  $b - m - cq - cm\alpha - c^2q\alpha > 0$ .

**Observación 5.1.** Es necesario hacer presente que existen variados supuestos implícitos (subyacentes) en los modelos usando EDO y que usualmente no se declaran. Algunos de estos supuestos son:

1. Los cambios en los tamaños poblacionales son debidos a nascimientos y muertes.
2. Los tamaños poblacionales cambian continuamente en el tiempo.
3. No se consideran factores abióticos influyendo en el crecimiento.
4. La poblaciones están homogéneamente distribuídas en el espacio.
5. El sistema ecológico es cerrado, es decir, NO hay migraciones.
6. No se considera división por sexos o por edades.
7. Los parámetros y las variables son de naturaleza determinista.
8. No existe generación espontánea, esto es, un tamaño de población inicial nulo debe permanecer nulo para cualquier período de tiempo y su tasa de variación también debe ser cero.

**6. Discusión.** En esta presentación hemos mostrado las propiedades fundamentales del modelo de Lotka-Volterra [5], primer modelo para la depredación, descrito por un sistema de EDO en 1926. Además,

1. Se ha mostrado el contexto histórico en el que se formuló el modelo.
2. Se ha destacado no sólo el aporte realizado por el matemático italiano en la formulación del primer modelo describiendo la interacción depredador presa [5, 6]. Además se ha destacados los estudios realizados en los años posteriores [11, 14]. Esto le ha valido ser considerado por varios autores como el primer biomatemático [15, 16, 56]

3. Hemos mostrado los principales tipos de modelación para la interacción depredador-presa que se propusieron a partir de ese modelo seminal (modelos de Gause, de Leslie, sistemas de Kolmogorov)
4. En particular, se ha mostrado que el modelo de Lotka-Volterra es estructuralmente inestable, al incorporar el uso de refugio físico constante por una fracción de la población de presas [54].
5. Hemos mostrado que se pueden obtener nuevos modelos cambiando la *función de crecimiento de las presas*, la *respuesta funcional*, o la *función de crecimiento de los depredadores* [9, 10].
6. En lo posible, se debe tratar de extender los resultados incorporando funciones generales y verificar la influencia de las formas gráficas de funciones similares (structural sensitivity [57]).
7. Advertimos que un modelo explica aspectos importantes del fenómeno en estudio, pero no RIGE el comportamiento del fenómeno.
8. Si bien es cierto que en los modelos basados en EDO aquí presentados pueden ser objetados por diferentes causas, los resultados obtenidos pueden ser interpretados adecuadamente si se tiene en consideración sus limitaciones. Los resultados analíticos obtenidos son válidos, pero no necesariamente existe una correlación de los resultados con las diferentes interacciones existentes en la Naturaleza.
9. Al aplicar otras "herramientas" matemáticas para estudiar un fenómeno, como E D con Retardo, E. D. Impulsivas, E. D. Parciales, E. D. Estocásticas, etc., no implica mayor realismo". Son otros puntos de vista en el estudio del fenómeno.
10. El análisis de los modelos expresados por EDO en dinámica poblacional usualmente tiene dos perspectivas: la exclusivamente matemática, estableciendo propiedades generales de los sistemas no-lineales, para los cuales NO existe una Teoría general, y la interpretación ecológica de los resultados analíticos obtenidos.
11. Se ha hecho hincapié que el estudio de interacciones entre dos especies es importante para entender la dinámicas de *cadena alimenticias* o *redes tróficas*.
12. Los estudios pueden ser extendidos considerando maneras diferentes para describir *el refugio*, *el miedo*, *la colaboración* entre depredadores, etc.

El modelo de Lotka-Volterra, que se ha convertido en una especie de paradigma en el estudio de los sistemas dinámicos no lineales, ha sido objeto de numerosos trabajos y artículos que lo critican por su falta de realismo [59].

Las principales fallas del modelo son la falta de un límite al crecimiento de las presas, la falta de consideración de las características estacionales, es decir, considerar las tasas de crecimiento de presas y depredadores como constantes, y proponer un modelo ideal y simplificado, limitándose a dos especies [59].

Sin embargo, contrariamente a una idea generalizada, algunos autores consideran que el modelo de Lotka-Volterra es realista y su trabajo seminal sentó las bases para la Dinámica Poblacional moderna y la ecología matemática, aunque no haya incluidos aspectos como la estacionalidad, la migración, la contaminación y otros [59].

Actualmente, ha surgido varios temas de interés en los modelos de depredación. Uno de ellos se refiere a la sensibilidad estructural [57], y que está orientando el estudio de los modelos de interacción.

La diferencia en la estructura de bifurcaciones teniendo en cuenta formas funcionales similares se denomina *sensibilidad estructural* [57]. Esto se presenta a menudo cuando se pueden usar diferentes respuestas funcionales para ajustar un conjunto de datos, especialmente si los datos son escasos [57] o bien cuando son usadas formas distintas para describir los elementos esenciales en la descripción de los modelos [58, 27].

Para orientar los trabajos de investigación futuros, es conveniente tener en cuenta los artículos de E. Diz-Pita y M. V. Otero-Espinar [60, 61], quienes efectúan una revisión del estado del arte de los modelos depredador-presa recientes, los que incluyen algunas características interesantes como el efecto Allee, el efecto del miedo, el canibalismo y la inmigración [60, 61].

Sin embargo, otros temas más actuales se están incorporando a los modelos de depredación y a cadenas tróficas como son el efecto de vientos fuertes (winds) [63] y el cambio climático (climate change) [62].

Por otra parte, desde un punto de vista matemático, en [37], se afirma que: "se anticipa un nuevo impulso en las próximas décadas en el estudio de los ciclos límite en sistemas diferenciales polinomiales". Luego, se debe realizar el análisis de modelos de depredación enfatizando en este tipo de soluciones o trayectorias de los sistemas. Esto se refuerza, cuando a través de un difeomorfismo se transforma el modelo ecológico poblacional en un sistema polinomial bidimensional de EDO.

**Author contributions.** Conceptualization, Metodology, M. E, Alberto, A, Rojas-Palma and E. González-Olivares Formal Analysis, , M. E, Alberto, Writing –review M. E, Alberto, F. Reyes-Bahamón editing M. E, Alberto, F. Reyes-Bahamón, 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

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

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

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

Francisco J. Reyes-Bahamón <https://orcid.org/0000-0002-1843-2894>

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] Bacaër N. A short history of Mathematical Population Dynamics. London: Springer; 2011.
- [2] Bazykin AD. Nonlinear dynamics of interacting populations. Singapore: World Scientific; 1998.
- [3] Bassanezi RC. The Biomathematics in IMECC. In C Lavor and FAM Gomes (eds) *Advances in Mathematics and Applications, Celebrating 50 years of the Institute of Mathematics, Statistics and Scientific Computing*. University of Campinas: Springer; 2018; 25-65.
- [4] De León M, Gómez Corral A. *Las Matemáticas de la Biología. De las celdas de las abejas a las simetrías de los virus*. Madrid: Editorial Catarata; 2018.
- [5] Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi, *Memorie della R. Accademia dei Lincei*, S.VI, IT. 1926; 2:31-113.
- [6] Volterra V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*. 1926; 118:558-560.
- [7] Tyutyunova YV, Titova LI. From Lotka-Volterra to Arditi-Ginzburg: 90 years of evolving trophic functions, *Biology Bulletin Reviews*. 2020; 10(3) 167-185.
- [8] Lotka AJ. *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams & Wilkins; 1925.
- [9] May RM. *Stability and complexity in model ecosystems*. 2nd Edition. Princeton: Princeton University Press; 2001.
- [10] Turchin P. *Complex population dynamics. A theoretical/empirical synthesis*. *Mongraphs in Population Biology* 35. Princeton: Princeton University Press; 2003.
- [11] Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi, *Memoria R. comitato talassografico italiano* 131 1-142. English translation in *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923- 1940* (F. M. Scudo and J. R. Ziegler, Eds.), *Lecture Notes in Biomathematics*. New York: Springer; 1978; Vol. 22: 65-236.
- [12] Volterra V. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *Journal du Conseil*, (J. Conseil Int. Explor. Mer.) 1928; 3(1) 3-51.
- [13] Goh BS. *Management and Analysis of Biological Populations*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company; 1980.
- [14] Volterra V. *Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie*. Paris: Gauthiers-Villars (compiled by M. Brelot); (1931).
- [15] Gatto M. On Volterra and D'Ancona's footsteps: The temporal and spatial complexity of ecological interactions and networks. *J. of Zoology*. 2009; 76(1):3-15.
- [16] Scudo FM. Vito Volterra and Theoretical Ecology. *Theoretical Population Biology*. 1971; 2:1-23.
- [17] Israel G, Millán Gasca A. *The Biology of Numbers. The correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*. Boston: Springer; 2002.
- [18] Guerraggio A, Paoloni G. *Vito Volterra*. Berlin: Springer-Verlag; 2013.
- [19] Braun M. The principle of competitive exclusion in Population Biology. in (M. Braun, C. S. Coleman, and D. A. Drew eds.) *Differential Equation Models*, page 243, Chapter 17. New York: Springer-Verlag; 1983.
- [20] Braun M. *Differential Equations and Their Application*. fourth edition, Section 4-11 page 451. New York: Springer; 1993.
- [21] Braun M. Why the percentage of sharks caught in the Mediterranean Sea rose dramatically during World War I", Chapter 15, in *Differential Equation Models*, M. Braun, C. S. Coleman, D. A. Drew, (eds.) New Yor: Springer-Verlag; 1983.
- [22] Cao F, Jiang J. The classification on the global phase portraits of two-dimensional Lotka-Volterra system. *J. Dynam. Differential Equations*. 2008; 20:797-830.
- [23] Schlomiuk D, Vulpe N. Global classification of the planar Lotka-Volterra differential systems according to their configurations of invariant straight lines. *J. of Fixed Point Theory and Applications*. 2010; 8:177-245.
- [24] Reyn JW. Phase portraits of a quadratic system of differential equations occurring frequently in applications. *Nieuw Arch. Wiskd*. 1987; 4(5):107-151.
- [25] Reyn J. *Phase portrait of planar quadratic systems*. New York: Springer; 2007.
- [26] Worz-Busekros A. A complete classification of all two-dimensional Lotka-Volterra systems. *Differential Equations Dynam. Systems*. 1993; 1:101-118.
- [27] 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.
- [28] Gause GF. *The struggle for existence*. Williams & Wilkins. Dover; 1934.
- [29] Freedman HI. *Deterministic mathematical model in Population Ecology*. New York: Marcel Dekker; 1980.
- [30] Leslie PH. Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika*. 1948; 35:213-245.
- [31] Kolmogorov AN. Sulla Teoria di Volterra della lotta per l'esistenza. *G. Ist. Ital. Attuari*. 1936; 7:74-80.

- [32] Coleman CS. Hilbert's 16th. Problem: How many cycles? In: M. Braun, C. S. Coleman and D. A. Drew (Eds.), *Differential Equations Models*. New York: Springer; 1983; 279-297.
- [33] Kuznetsov YA. *Elements of applied bifurcation theory*, 4th ed. (Vol. 112). New York: Springer; 2023.
- [34] Tanner JT. The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations, *Ecology*. 1975; 56(4):855-867.
- [35] González-Olivares E, Cabrera-Villegas J, Córdova-Lepe F, Rojas-Palma A. Competition among predators and Allee effect on prey: their influence on a Gause-type predation model. *Mathematical Problems in Engineering*. 2019; vol. 2019, Article ID 3967408, 19 pages.
- [36] González-Olivares E, Rojas-Palma A. Periodicidad en modelos de depredación del tipo Gause considerando colaboración entre los depredadores. *Selecciones Matemáticas*. 2021; 8(2):267-273.
- [37] García-Saldaña JD, Rebollo-Perdomo S. Ciclos límite en el plano: Contribuciones desde Chile, CUBO, *A Mathematical Journal*. 2025; 27(2):391-410.
- [38] 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.
- [39] 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.
- [40] Taylor RJ. *Predation*. New York: Chapman and Hall; 1984.
- [41] Tintinago-Ruiz P, Rojas-Palma A., & González-Olivares E. Refuge used by prey as a function of predator numbers in a Leslie-type model. Refugio usado por las presas dependiente de la cantidad de depredadores en un modelo de tipo Leslie. *Selecciones Matemáticas*. 2024; 11(02):249-258.
- [42] Ruan S and Xiao D. Global analysis in a predator-prey system with nonmonotonic functional response, *SIAM JAM*. 2001; 61:1445-1472.
- [43] Wolkowicz GSW. Bifurcation analysis of a predator-prey system involving group defense. *SIAM JAM*. 1988; 48592-606.
- [44] Vilches K, González-Olivares E, Rojas-Palma A. Prey herd behavior modeled by a generic non-differentiable functional response, *MMNP*. 2018; 13-26.
- [45] Sih A. Prey refuges and predator-prey stability. *Theor. Popul. Biol.* 1987; 31:1-12.
- [46] Ramos-Jiliberto R and González-Olivares E. Population-level consequences of antipredator behavior. A metaphysiological model based on the functional ecology of the leaf-eared mouse, *Theoretical Population Biology*. 2002; 62:63-80.
- [47] Ramos-Jiliberto R and 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.
- [48] Liu Y, Tian Y, Sun K. Dynamic properties and fishing behavior analysis of a predator-prey model with carrying-over fear and Allee effects. *Chaos, Solitons and Fractals*. 2025; 201: 11721, 20 pag.
- [49] González-Olivares E, Huinchahue-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.
- [50] Mandal G, Rojas-Palma A, González-Olivares E, Chakravarty S, Narayan Guin L. Allee-induced periodicity and bifurcations in a Gause-type model with interference phenomena, *European Physic Journal B*. 2025; 98:63-96.
- [51] Thirthar AA, Kumar B, & Verma SK. Effects of predator cooperation in hunting and prey fear in a generalist predator-prey model that includes global warming phenomena. *The European Physical Journal*. 2024; Plus 139, article number 1099.
- [52] Collings JB. Bifurcation and stability analysis of a temperature-dependent mite predator-prey interaction model incorporating a prey refuge, *Bull. Math. Biol.* 1995; 57:63-76.
- [53] Clark CW. *Mathematical Bioeconomics: The Optimal management of renewable resources*. 2nd Edition. New York: Wiley; 1990.
- [54] 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. (Prey refuge use: its impact on the dynamics of the Lotka-Volterra model). *Selecciones Matemáticas*. 2022; 9(2):287-301.
- [55] Scudo FM and Ziegler JR. *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923- 1940, Lecture Notes in Biomathematics*, Vol. 22, New York: Springer; 1978;
- [56] Scudo FM. The "Golden Age" of Theoretical Ecology; A conceptual appraisal, *Revue européenne des sciences sociales*. Berlin: 1984; 22(67):11-64.
- [57] Wyse SK, Martignoni MM, Mata MA, Foxall E, Tyson RC. Structural sensitivity in the functional responses of predator-prey models. *Ecological Complexity*. 2022; 51: 101014.
- [58] 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.
- [59] Ginoux J-M. The paradox of Vito Volterra's predator-prey model, *Lettera Matematica*. 2017; 5:305-311.
- [60] Diz-Pita E, Otero-Espinar MV. Predator-prey models: A review of some recent advances. *Mathematics*. 2021; 9:1783.
- [61] Diz-Pita E, Otero-Espinar MV. Predator-prey models: a review on some recent adaptations. *arXiv:2501.16860*. 2025;
- [62] Alebraheem J. Dynamics of Predator-Prey Models with Negative Direct Effects of Climate Change, *Contemporary Mathematics*. 2025; 6(3):2785-2815.
- [63] Dai C, Wang Q, Liu Z, Yan Q. Trade-off dynamics of predator-prey system incorporating variable carrying capacity and wind effect. *Chaos, Solitons and Fractals*. 2025; 199: 116594. 18 pag.
- [64] Smith FE. Population dynamics in *Daphnia magna*. *Ecology*. 1963; 44:651-663.
- [65] Edelstein-Keshet L. *Mathematical Models in Biology*. Philadelphia: SIAM. 2005;
- [66] Rivera-Estay V, Rojas-Palma A, González-Olivares E. A predation model considering a generalist predator and the Rosenzweig functional response. *Mathematical Modelling and Analysis*. 2025; 30(4):604-625.
- [67] Jost C. Comparing predator-prey models qualitatively and quantitatively with ecological time-series data [Thesis]. Institut national agronomique Paris-Grignon; 1998; 201 pag.

### **Apéndice A. Funciones propuestas para describir algunos fenómenos ecológicos.**

Algunas de estas funciones, así como combinaciones de dos o más de ellas, pueden seleccionarse para incorporarlas a alguno de los modelos, muchos de los cuales aún no han sido analizados.

### 1. Funciones de crecimiento para una población.

- 1.1) Malthusiano  $xf(x) = rx$ , (En el modelo de Lotka-Volterra)
- 1.2) logístico  $xf(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x$ , (usado en el modelo de Volterra)
- 1.3) de Pella y Tomlinson (o Gilpin y Ayala) asimétrica.  
 $xf(x) = r \left(1 - \left(\frac{x}{K}\right)^\sigma\right) x$ , con  $\sigma \neq 1$ .
- 1.4) Con efecto Allee (overcrowding) [50]  
 $xf(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) (x - m) x$ , o  
 $xf(x) = r \left(1 - \frac{x}{K} - \frac{b}{x+a}\right) x$ ,  
 $xf(x) = r \left(1 - \frac{x}{K}\right) x - bx \exp(-cx)$ .
- 1.5) Modelo de Smith  $xf(x) = \frac{r}{\gamma x + K} \left(1 - \frac{x}{K}\right) x$  [64].
- 1.6) Modelo de Gompertz  $xf(x) = (-r \log x) x$  [65].

### 2. Respuestas funcionales de tipo Holling (sólo presa dependiente).

- 2.1) Respuesta funcional de Holling tipo I.

$$h(x) = \begin{cases} qx, & \text{si } x < b \\ qb, & \text{si } x \geq b \end{cases}$$

- 2.2) Respuestas funcionales de Holling tipo II.

$$h(x) = \frac{qx}{x+a}, \text{ hiperbólica,}$$

$$h(x) = q(1 - e^{-cx}), \text{ de Ivlev,}$$

$$h(x) = \frac{qx^\alpha}{x^\alpha + a^\alpha}, 0 < \alpha < 1, [44]$$

$$h(x) = \frac{qx}{\sqrt{x^2 + a^2}}.$$

$$h(x) = q \tanh(x), [57]$$

- 2.3) Respuestas funcionales de Holling tipo III o sigmoideas.

$$h(x) = \frac{qx^2}{x^2 + a^2},$$

$$h(x) = \frac{qx^n}{x^n + a^n}, n > 1,$$

$$h(x) = \frac{qx^2}{x^2 + bx + a},$$

$$h(x) = \frac{qx^n}{\sqrt{x^{2n} + a^{2n}}}, n > 1.$$

- 2.3) Respuestas funcionales de Holling tipo IV o no-monotónicas.

$$h(x) = \frac{qx}{x^2 + a}, [42]$$

$$h(x) = \frac{qx}{x^2 + bx + a}, [43]$$

$$h(x) = \frac{qx^2}{x^2 - bx + a},$$

$$h(x) = \frac{qx^m}{x^p + a^p}, 1 \leq m < p,$$

$$h(x) = \frac{qx^\alpha}{x^\beta + a^\beta}, 0 < \alpha < \beta \leq 1,$$

$$h(x) = k(e^{-ax} - e^{-bx}).$$

- 2.5) Respuesta funcional lineal  $h(x) = qx$ , que NO es de Holling tipo I.

- 2.6) Respuesta funcional de Rosenzweig  $h(x) = qx^\alpha$  con  $0 < \alpha < 1$  [66].

### 3. Respuesta funcionales dependientes de ambas especies.

Existen varias respuestas funcionales que dependen de ambas poblaciones, como son:

- 3.1) razón dependiente

$$h(x) = \frac{qx}{bx + cy},$$

$$h(x) = \frac{qx^2}{bx^2 + cy^2},$$

$$h(x) = \frac{qx}{bx^2 + cy^2}.$$

- 3.2) Beddington-DeAngelis  $h(x) = \frac{qx}{a + bx + cy}$ .

- 3.3) Crowley-Martin  $h(x) = \frac{qx}{a + bx + cy + exy}$ ,

- 3.4) Hassel-Varley  $h(x) = \frac{qx}{x + cy^\gamma}$ , con  $\gamma \in ]0, 1[$ .

- 3.5) Otras respuestas funcionales pueden verse en [67].

### 3. Funciones describiendo uso de refugio por parte de las presas.

La cantidad de presas en refugio puede ser expresada por las funciones:

- 4.1)  $x_r = \beta x$ , proporcional al tamaño total de la población de presas.
- 4.2)  $x_r = \gamma$ , cantidad fija de lugares para esconderse.
- 4.3)  $x_r = \eta y$ , proporcional a la cantidad de depredadores.
- 4.4)  $x_r = \sigma xy$ , proporcional a la cantidad de encuentros entre ambas especies
- 4.5)  $x_r = \frac{\beta x}{x + \alpha}$ , una función creciente pero saturada

4.6)  $x_r = \frac{\beta x^2}{x^2 + \alpha}$ , una función creciente y sigmoidea pero saturada.

**5. Funciones describiendo el miedo.**

5.1)  $f(\alpha, \eta, y) = \eta + \frac{\alpha(1-\eta)}{\alpha+y}$ , [48]

5.2)  $f(\alpha, \beta, x, y) = \frac{b_0(1+\beta x)}{1+\beta x+\alpha y}$ , [48]

En la función 5.1 si  $\alpha = 0$ , implica que las presas siempre viven con miedo, lo cual es algo discutible.