



SELECCIONES MATEMÁTICAS

Universidad Nacional de Trujillo

ISSN: 2411-1783 (Online)

2026; Vol.13(1):111-129.



Dynamics of a Delayed Predator–Prey Model with Fear Effect, Adaptive Refuge, and Alternative Food

Dinámica de un modelo depredador-presa con retardo, efecto miedo, refugio adaptativo y alimento alternativo

Neisser Pino-Romero 

Received, May. 05, 2026;

Accepted, Jul. 12, 2026;

Published, Jul. 27, 2026



How to cite this article:

Pino-Romero, N. *Dynamics of a Delayed Predator–Prey Model with Fear Effect, Adaptive Refuge, and Alternative Food*. *Selecciones Matemáticas*. 2026;13(1):111–129. <https://doi.org/10.17268/sel.mat.2026.01.08>

Abstract

In this work, a delayed predator–prey model with fear effect, adaptive refuge, and alternative food supply is investigated. Fundamental properties including positivity, boundedness, permanence, and stability are established analytically. The results show that temporal delay may destabilize the coexistence equilibrium and generate sustained oscillations through Hopf bifurcation. Numerical simulations together with global sensitivity analysis based on PRCC and Sobol indices reveal that delay and alternative food are the dominant mechanisms governing oscillatory behavior and ecological stability.

Keywords . Predator-prey model, fear effect, Hopf bifurcation; sensitivity analysis, time delay.

Resumen

En este trabajo se analiza un modelo depredador–presa con retardo temporal que incorpora efecto miedo, refugio adaptativo y alimento alternativo. Se establecen propiedades fundamentales como positividad, acotación, permanencia y estabilidad. Los resultados muestran que el retardo temporal puede desestabilizar el equilibrio coexistente y generar oscilaciones sostenidas mediante bifurcación de Hopf. Simulaciones numéricas y análisis global de sensibilidad basados en PRCC e índices de Sobol revelan que el retardo y el alimento alternativo son mecanismos dominantes en la regulación de la estabilidad ecológica.

Palabras clave. Modelo depredador-presa, efecto miedo, bifurcación de Hopf; análisis de sensibilidad, retardo temporal.

1. Introducción. Las interacciones depredador–presa constituyen uno de los marcos fundamentales en ecología matemática, ya que permiten describir mecanismos de regulación poblacional, persistencia biológica y estabilidad ecosistémica [1, 2, 3, 4, 5]. Desde los modelos clásicos de Lotka–Volterra hasta formulaciones con respuestas funcionales no lineales y retardos temporales, el modelamiento matemático ha permitido explicar fenómenos complejos como coexistencia, oscilaciones, pérdida de estabilidad y bifurcaciones dinámicas [6, 7, 8, 9, 10, 11]. Sin embargo, en ecosistemas reales las interacciones tróficas no dependen únicamente de la depredación directa. Diversos estudios experimentales muestran que la sola presencia del depredador puede inducir respuestas fisiológicas y conductuales en la presa, fenómeno conocido como *fear effect*, capaz de reducir tasas reproductivas, modificar patrones de alimentación y alterar el uso del hábitat [12, 13, 14, 15]. Desde el punto de vista teórico, Wang et al. [16] introdujeron uno de los primeros modelos matemáticos incorporando este mecanismo, posteriormente extendido por Wang y Zou [17],

*Departamento Académico de Ciencias Exactas, Facultad de Ciencias e Ingeniería, Universidad Peruana Cayetano Heredia. Av. Honorio Delgado 430, Urb Ingeniería, Lima, Perú. (neisser.pino@upch.pe).

Sarkar y Khajanchi [18] y otros autores recientes [19, 20, 21, 22]. Otro mecanismo ecológico relevante es el refugio de presas, mediante el cual una fracción de individuos reduce su exposición al depredador mediante estrategias espaciales o conductuales [23]. Aunque numerosos trabajos consideran refugio constante, en ambientes naturales este comportamiento suele intensificarse conforme aumenta la presión depredadora, motivando la incorporación de refugio adaptativo dependiente del depredador. Asimismo, procesos biológicos como digestión, conversión energética y reproducción generan retardos temporales naturales, cuya inclusión resulta esencial para reproducir pérdida de estabilidad y oscilaciones sostenidas inducidas por memoria biológica [24, 11, 10, 25]. A pesar de los avances recientes, la interacción conjunta entre efecto miedo, refugio adaptativo, alimento alternativo y retardo temporal permanece escasamente estudiada dentro de un mismo marco matemático.

Motivado por estas observaciones, en este trabajo se propone y analiza un modelo depredador–presa con retardo que incorpora simultáneamente efecto miedo sobre la reproducción de la presa, refugio adaptativo dependiente de la densidad del depredador, disponibilidad de alimento alternativo y retardo reproductivo del depredador. La principal novedad del modelo consiste en integrar conjuntamente efectos consumptivos y no consumptivos de la depredación junto con mecanismos adaptativos y memoria biológica, proporcionando una formulación ecológicamente más realista y dinámicamente más compleja que modelos previamente reportados. En particular, el modelo permite estudiar cómo la interacción entre respuestas conductuales inducidas por riesgo y retardos biológicos modifica la estabilidad y persistencia de las poblaciones. Desde el punto de vista analítico, se establecen propiedades fundamentales del sistema, incluyendo positividad, acotación uniforme, existencia global, persistencia y permanencia. Además, se determinan los equilibrios biológicamente relevantes y se obtienen condiciones para estabilidad local y estabilidad global del equilibrio coexistente. Posteriormente, se investiga numéricamente la aparición de oscilaciones periódicas inducidas por el retardo temporal, evidenciando una bifurcación de Hopf asociada a la pérdida de estabilidad del equilibrio interior. Finalmente, se desarrolla un análisis global de sensibilidad mediante Latin Hypercube Sampling (LHS), coeficientes de correlación parcial por rangos (PRCC) e índices de Sobol, con el propósito de identificar los parámetros dominantes en la dinámica oscilatoria del sistema [26, 27, 28, 29, 30]. Los resultados muestran que el retardo temporal constituye el principal mecanismo desestabilizador, mientras que el alimento alternativo ejerce un efecto estabilizador importante sobre la dinámica poblacional. Desde una perspectiva aplicada, el modelo proporciona una herramienta útil para comprender cómo procesos conductuales y retardados pueden alterar la estabilidad ecológica en ecosistemas sometidos a perturbaciones ambientales y cambios climáticos.

2. Modelo matemático. Se considera un sistema ecológico compuesto por una población de presas y una población de depredadores. La dinámica de la presa está determinada por crecimiento logístico, efecto miedo y depredación con refugio adaptativo. En ausencia de depredación, la presa crece logísticamente con tasa intrínseca r y capacidad de carga K [2, 3]. Siguiendo [16, 17, 18], el efecto miedo se incorpora mediante una reducción exponencial de la tasa reproductiva dependiente de la densidad del depredador, representada por el factor $e^{-\alpha y(t)}$, donde $\alpha > 0$ mide la intensidad del miedo. Además, se asume que el nivel de refugio aumenta con la presión depredadora, modelando un mecanismo adaptativo de defensa [23, 19]. Por otro lado, el crecimiento del depredador depende tanto del consumo de la presa principal como de una fuente alternativa de alimento disponible en el ambiente. Asimismo, debido a procesos biológicos de digestión, conversión energética y reproducción, la respuesta reproductiva del depredador no es instantánea, por lo que se incorpora un retardo discreto $\tau > 0$ [25, 11, 24]. La combinación simultánea de efecto miedo, refugio adaptativo, alimento alternativo y memoria temporal permite describir de manera más realista interacciones ecológicas complejas y sus efectos sobre estabilidad y dinámica oscilatoria.

2.1. Construcción del modelo. Sean $x(t)$ y $y(t)$ las densidades poblacionales de presa y depredador en el tiempo t , respectivamente. La interacción depredador–presa se modela mediante una respuesta funcional tipo Holling II con tasa máxima de ataque a y parámetro de saturación b . El mecanismo de refugio adaptativo se describe mediante

$$m(y) = m_0 + \frac{m_1 y}{h + y}, \quad 0 \leq m(y) < 1, \quad (2.1)$$

donde m_0 representa el refugio basal, m_1 la intensidad del refugio inducido y h la constante de saturación. En consecuencia, la fracción vulnerable de la presa es $1 - m(y)$. Debido a los procesos de digestión y conversión energética, el crecimiento del depredador depende del consumo pasado, incorporándose el término retardado

$$c \frac{a(1 - m(y(t - \tau)))x(t - \tau)y(t - \tau)}{1 + b x(t - \tau)}, \quad (2.2)$$

donde c denota la eficiencia de conversión y $\tau > 0$ representa el retardo reproductivo. Además, el depredador dispone de una fuente alternativa de alimento modelada mediante crecimiento logístico con tasa d y capacidad asociada L , mientras que μ representa la mortalidad natural del depredador.

Las variables del modelo se resumen en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1: Variables del modelo.

Variable	Descripción	Dimensión
$x(t)$	Densidad poblacional de presa	individuos/unidad área
$y(t)$	Densidad poblacional de depredador	individuos/unidad área
t	Tiempo	tiempo

Los parámetros del modelo se presentan en la Tabla 2.2.

Tabla 2.2: Parámetros del modelo.

Parámetro	Descripción	Dimensión
r	Tasa intrínseca de crecimiento de la presa	tiempo^{-1}
K	Capacidad de carga de la presa	individuos/unidad área
α	Intensidad del efecto miedo	individuos^{-1}
a	Tasa máxima de ataque	tiempo^{-1}
b	Parámetro de saturación funcional	individuos^{-1}
m_0	Nivel basal de refugio	adimensional
m_1	Intensidad del refugio adaptativo	adimensional
h	Constante de saturación del refugio	individuos/unidad área
c	Eficiencia de conversión	adimensional
τ	Retardo reproductivo	tiempo
d	Tasa asociada al alimento alternativo	tiempo^{-1}
L	Capacidad asociada al recurso alternativo	individuos/unidad área
μ	Mortalidad natural del depredador	tiempo^{-1}

Bajo las hipótesis anteriores, el modelo matemático queda dado por

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) e^{-\alpha y(t)} - \frac{a(1 - m(y(t)))x(t)y(t)}{1 + b x(t)}, \\ \frac{dy}{dt} = c \frac{a(1 - m(y(t - \tau)))x(t - \tau)y(t - \tau)}{1 + b x(t - \tau)} + d y(t) \left(1 - \frac{y(t)}{L}\right) - \mu y(t), \end{cases} \quad (2.3)$$

donde $m(y)$ está definida en (2.1).

El sistema (2.3) constituye un modelo no lineal con retardo discreto que integra simultáneamente efectos consumptivos y no consumptivos de depredación, mecanismos adaptativos de defensa y memoria biológica. A diferencia de modelos clásicos con refugio constante o ausencia de alimento alternativo, la presente formulación permite analizar cómo la interacción entre miedo, refugio adaptativo y retardo temporal modifica la estabilidad del ecosistema y puede inducir oscilaciones persistentes mediante bifurcaciones de Hopf.

2.2. Adimensionalización del sistema. Con el propósito de reducir el número de parámetros y simplificar el análisis dinámico del sistema (2.3), introducimos las variables adimensionales

$$x = Ku, \quad y = Lv, \quad t = \frac{T}{r}, \quad (2.4)$$

donde $u(T)$ y $v(T)$ representan las densidades normalizadas de presa y depredador, respectivamente. Además, definimos el retardo adimensional $\sigma = r\tau$, de modo que

$$u_\sigma = u(T - \sigma), \quad v_\sigma = v(T - \sigma). \quad (2.5)$$

Aplicando la regla de la cadena, y sustituyendo (2.4) en el sistema (2.3), luego dividiendo entre Kr , se obtiene

$$\frac{du}{dT} = u(1 - u)e^{-\alpha Lv} - \frac{aL}{r} \frac{(1 - m(Lv))uv}{1 + bKu}.$$

Análogamente, la ecuación del depredador queda dada por

$$\frac{dv}{dT} = \frac{caK}{r} \frac{(1 - m(v_\sigma))u_\sigma v_\sigma}{1 + bKu_\sigma} + \frac{d}{r} v(1 - v) - \frac{\mu}{r} v.$$

Introduciendo los parámetros adimensionales

$$\beta = \alpha L, \quad \eta = \frac{aL}{r}, \quad \gamma = bK, \quad \rho = \frac{caK}{r}, \quad \delta = \frac{d}{r}, \quad \nu = \frac{\mu}{r}, \quad H = \frac{h}{L}, \quad \sigma = r\tau, \quad (2.6)$$

la función de refugio toma la forma adimensional

$$m(v) = m_0 + \frac{m_1 v}{H + v}, \quad 0 \leq m(v) < 1. \quad (2.7)$$

Por consiguiente, el sistema adimensional final queda dado por

$$\begin{cases} \frac{du}{dT} = u(1 - u)e^{-\beta v} - \eta \frac{(1 - m(v))uv}{1 + \gamma u}, \\ \frac{dv}{dT} = \rho \frac{(1 - m(v_\sigma))u_\sigma v_\sigma}{1 + \gamma u_\sigma} + \delta v(1 - v) - \nu v, \end{cases} \quad (2.8)$$

donde

$$u_\sigma = u(T - \sigma), \quad v_\sigma = v(T - \sigma). \quad (2.9)$$

La adimensionalización reduce significativamente el número de parámetros independientes y permite identificar de forma más clara los mecanismos ecológicos dominantes. En particular, β mide la intensidad relativa del efecto miedo, η cuantifica la presión de depredación, ρ representa la eficiencia efectiva de conversión depredador–presa y σ caracteriza la memoria temporal inducida por el retardo reproductivo.

Teorema 2.1 (Equivalencia topológica). *Los sistemas (2.3) y (2.8) son topológicamente equivalentes en el dominio biológicamente factible $\Omega = \{(x, y) \in \mathbb{R}_+^2\}$, bajo la transformación*

$$\Phi : \Omega \rightarrow [0, \infty)^2, \quad \Phi(x, y) = \left(\frac{x}{K}, \frac{y}{L} \right), \quad (2.10)$$

acompañada del cambio temporal $T = rt$. En consecuencia, ambas formulaciones preservan la misma estructura dinámica cualitativa.

Demostración: La transformación definida en (2.4) es biyectiva y de clase C^1 , con inversa $u = \frac{x}{K}$, $v = \frac{y}{L}$ y $t = \frac{T}{r}$, donde $K, L, r > 0$. Por tanto, dicha transformación define un difeomorfismo entre el sistema dimensional y el sistema adimensional. Además, como $r > 0$, el cambio temporal preserva la orientación de las trayectorias. En consecuencia, propiedades dinámicas fundamentales como existencia de equilibrios, estabilidad local, órbitas periódicas y bifurcaciones permanecen invariantes bajo la transformación. Así, el estudio dinámico del sistema (2.8) es equivalente al del sistema original (2.3) [25, 11, 10]. $\square$

En adelante, todo el análisis matemático se desarrollará sobre el sistema adimensional (2.8).

2.3. Existencia, unicidad y acotación de soluciones. Para el sistema adimensional (2.8), consideramos las condiciones iniciales

$$u(\theta) = \phi_1(\theta) \geq 0, \quad v(\theta) = \phi_2(\theta) \geq 0, \quad \theta \in [-\sigma, 0], \quad (2.11)$$

donde $\phi = (\phi_1, \phi_2) \in C([-\sigma, 0], \mathbb{R}_+^2)$. En esta subsección se establecen propiedades fundamentales de buena formulación del modelo, incluyendo existencia, unicidad, positividad, acotación uniforme y existencia global de soluciones. Estos resultados garantizan consistencia matemática y viabilidad biológica del sistema dinámico [25, 11, 3, 5].

Teorema 2.2 (Existencia y unicidad local). Para toda condición inicial $\phi \in C([- \sigma, 0], \mathbb{R}_+^2)$, el sistema (2.8)-(2.11) admite una única solución local $(u(T), v(T))$ definida en un intervalo maximal

$$[0, T_{\max}), \quad T_{\max} > 0.$$

Demostración: Definimos el operador $F = (F_1, F_2) : C([- \sigma, 0], \mathbb{R}_+^2) \rightarrow \mathbb{R}^2$, mediante

$$F_1(u, v) = u(1 - u)e^{-\beta v} - \eta \frac{(1 - m(v))uv}{1 + \gamma u}, \quad (2.12)$$

y

$$F_2(u, v) = \rho \frac{(1 - m(v_\sigma))u_\sigma v_\sigma}{1 + \gamma u_\sigma} + \delta v(1 - v) - \nu v. \quad (2.13)$$

Las funciones exponenciales, racionales y polinomiales involucradas son continuas y continuamente diferenciables en $\mathbb{R}_+^2$. Además, $1 + \gamma u > 0$, $u \geq 0$, por lo que no existen singularidades en el dominio biológicamente factible. En consecuencia, el operador F es localmente Lipschitz respecto a sus argumentos. Por el teorema clásico de existencia y unicidad para ecuaciones diferenciales funcionales con retardo discreto [25, 11], el sistema (2.8)-(2.11) posee una única solución local definida en un intervalo maximal $[0, T_{\max})$. $\square$

Teorema 2.3 (Positividad). Si las condiciones iniciales satisfacen (2.11), entonces toda solución del sistema (2.8) permanece no negativa; es decir,

$$u(T) \geq 0, \quad v(T) \geq 0, \quad \forall T \in [0, T_{\max}).$$

Demostración: Demostraremos que el primer cuadrante $\mathbb{R}_+^2 = \{(u, v) : u \geq 0, v \geq 0\}$ es positivamente invariante. Supongamos que existe un primer instante $T_1 > 0$ tal que $u(T_1) = 0$. Evaluando la primera ecuación de (2.8) en $u = 0$, obtenemos $\frac{du}{dT}|_{u=0} = 0$. Por unicidad de soluciones, la trayectoria no puede cruzar el eje $u = 0$. Por tanto,

$$u(T) \geq 0, \quad \forall T \in [0, T_{\max}).$$

De manera análoga, supongamos que existe un primer instante $T_2 > 0$ tal que $v(T_2) = 0$. Entonces, $\frac{dv}{dT}|_{v=0} = 0$. Nuevamente, la unicidad impide que la trayectoria cruce el eje $v = 0$, obteniendo

$$v(T) \geq 0, \quad \forall T \in [0, T_{\max}).$$

En consecuencia,

$$(u(T), v(T)) \in \mathbb{R}_+^2, \quad \forall T \in [0, T_{\max}),$$

y el dominio biológicamente factible permanece positivamente invariante [5, 3]. $\square$

Teorema 2.4 (Acotación uniforme). Toda solución positiva del sistema (2.8) es uniformemente acotada.

Demostración: A partir de la primera ecuación de (2.8), usando que $0 < e^{-\beta v} \leq 1$, $\eta \frac{(1 - m(v))uv}{1 + \gamma u} \geq 0$, se obtiene $\frac{du}{dT} \leq u(1 - u)$. Considerando el problema logístico auxiliar $\frac{dz}{dT} = z(1 - z)$, $z(0) = u(0) > 0$. Por el principio de comparación para ecuaciones diferenciales ordinarias [3, 5], $u(T) \leq z(T)$, $\forall T \geq 0$. Como la solución logística satisface $\limsup_{T \rightarrow \infty} z(T) \leq 1$, se deduce

$$\limsup_{T \rightarrow \infty} u(T) \leq 1.$$

Por tanto, existe una constante positiva $M_1 > 0$ tal que

$$u(T) \leq M_1, \quad \forall T \geq 0. \quad (2.14)$$

Ahora analizamos la ecuación del depredador. Utilizando $u_\sigma \leq M_1$, $0 \leq 1 - m(v_\sigma) \leq 1$, obtenemos $\frac{dv}{dT} \leq \rho M_1 v_\sigma + \delta v(1 - v) - \nu v$. En consecuencia, existe una constante positiva $C > 0$ tal que

$$\frac{dv}{dT} \leq C + (\delta - \nu)v - \delta v^2. \quad (2.15)$$

El término cuadrático negativo $-\delta v^2$ domina para valores suficientemente grandes de v , lo que impide crecimiento ilimitado de la población depredadora. Por tanto, existe una constante positiva $M_2 > 0$ tal que

$$v(T) \leq M_2, \quad \forall T \geq 0. \quad (2.16)$$

Finalmente, de (2.14) y (2.16), concluimos que toda solución positiva satisface

$$0 \leq u(T) \leq M_1, \quad 0 \leq v(T) \leq M_2, \quad \forall T \geq 0.$$

Por consiguiente, todas las trayectorias del sistema permanecen uniformemente acotadas en una región compacta positivamente invariante de $\mathbb{R}_+^2$. $\square$

Teorema 2.5 (Existencia global). *Toda solución del sistema (2.8) con condición inicial (2.11) existe globalmente; es decir, $T_{\max} = +\infty$.*

Demostración: Por el Teorema 2.2, el sistema admite una solución única definida en un intervalo maximal $[0, T_{\max})$. Además, por el Teorema 2.4, toda solución positiva permanece en el conjunto compacto

$$\Omega = \{(u, v) \in \mathbb{R}_+^2 : 0 \leq u \leq M_1, 0 \leq v \leq M_2\}.$$

Como el campo vectorial asociado al sistema (2.8) es localmente Lipschitz en Ω , no puede ocurrir explosión en tiempo finito [25, 11]. En consecuencia, el intervalo maximal de existencia no puede ser finito. Por tanto,

$$T_{\max} = +\infty.$$

Así, toda solución positiva del sistema existe para todo tiempo futuro. $\square$

Los resultados anteriores garantizan que el sistema (2.8) está matemáticamente bien planteado y ecológicamente consistente. En particular, las poblaciones permanecen no negativas, acotadas y definidas para todo tiempo, propiedades fundamentales para el análisis posterior de estabilidad, persistencia y bifurcaciones del modelo.

2.4. Puntos de equilibrio. Los puntos de equilibrio del sistema (2.8) se obtienen imponiendo $\frac{du}{dT} = 0$, y $\frac{dv}{dT} = 0$, y observando que, en estado estacionario, las variables retardadas satisfacen $u_\sigma = u$, $v_\sigma = v$. Por tanto, los equilibrios se determinan resolviendo el siguiente sistema algebraico no lineal [5, 2, 3, 8]:

$$\begin{cases} 0 = u(1-u)e^{-\beta v} - \eta \frac{(1-m(v))uv}{1+\gamma u}, \\ 0 = \rho \frac{(1-m(v))u}{1+\gamma u} + \delta v(1-v) - \nu v, \end{cases} \quad (2.17)$$

donde

$$m(v) = m_0 + \frac{m_1 v}{H + v}. \quad (2.18)$$

A partir de (2.17), el sistema admite los siguientes puntos de equilibrio biológicamente relevantes.

Teorema 2.6. *El sistema (2.8) admite los siguientes puntos de equilibrio:*

1. **Equilibrio trivial:** $E_0 = (0, 0)$.
2. **Equilibrio libre de presa:** $E_1 = (0, 1 - \frac{\nu}{\delta})$, si $\delta > \nu$.
3. **Equilibrio libre de depredador:** $E_2 = (1, 0)$.
4. **Equilibrio de coexistencia:** $E^* = (u^*, v^*)$, con $u^* > 0$, $v^* > 0$, donde (u^*, v^*) satisface

$$\begin{cases} (1-u)e^{-\beta v} = \eta \frac{(1-m(v))v}{1+\gamma u}, \\ \rho \frac{(1-m(v))u}{1+\gamma u} = \nu - \delta(1-v). \end{cases} \quad (2.19)$$

Demostración:

(i) **Equilibrio trivial.** Tomando $u = 0$ y $v = 0$ en (2.17), ambas ecuaciones se satisfacen inmediatamente. Luego, $E_0 = (0, 0)$.

(ii) **Equilibrio libre de presa.** Si $u = 0$, la primera ecuación se satisface automáticamente. La segunda ecuación se reduce a $v[\delta(1-v) - \nu] = 0$. Por tanto, además de $v = 0$, se obtiene $v = 1 - \frac{\nu}{\delta}$. Para que

este equilibrio sea biológicamente admisible, debe cumplirse $1 - \frac{\nu}{\delta} > 0 \iff \delta > \nu$. En consecuencia, $E_1 = (0, 1 - \frac{\nu}{\delta})$.

(iii) **Equilibrio libre de depredador.** Si $v = 0$, entonces $m(0) = m_0$, y la primera ecuación de (2.17) se reduce a $u(1 - u) = 0$. De aquí, $u = 0$ o $u = 1$. Descartando el caso trivial, se obtiene $E_2 = (1, 0)$.

(iv) **Equilibrio de coexistencia.** Para $u > 0$ y $v > 0$, dividiendo la primera ecuación de (2.17) entre u y la segunda entre v , se obtiene directamente el sistema (2.19). Toda solución positiva (u^*, v^*) determina un equilibrio coexistente del sistema. $\square$

Teorema 2.7. Si se cumple $\delta(1 - v) < \nu < \delta + \rho$, entonces el sistema (2.8) admite al menos un equilibrio coexistente positivo.

Demostración: De la segunda ecuación de (2.19), se tiene $\rho \frac{(1-m(v))u}{1+\gamma u} = \nu - \delta(1 - v)$. Como

$$0 < \frac{u}{1 + \gamma u} < \frac{1}{\gamma}, \quad 0 < 1 - m(v) \leq 1,$$

el lado izquierdo es continuo, positivo y uniformemente acotado por ρ . Por tanto, para que exista solución positiva debe satisfacerse $\delta(1 - v) < \nu < \delta + \rho$. Bajo esta condición, por continuidad del sistema algebraico (2.19) y argumento de valor intermedio, existe al menos una solución positiva (u^*, v^*) . $\square$

2.5. Estabilidad local de los puntos de equilibrio. Para estudiar la estabilidad local del sistema (2.8), consideramos pequeñas perturbaciones alrededor de un equilibrio $E = (u_e, v_e)$, definiendo

$$u(T) = u_e + U(T), \quad v(T) = v_e + V(T), \quad (2.20)$$

donde $|U|, |V| \ll 1$. Sustituyendo (2.20) en (2.8) y reteniendo únicamente términos lineales, se obtiene el sistema linealizado [25, 11, 10]

$$\begin{cases} \dot{U}(T) = a_{11}U(T) + a_{12}V(T), \\ \dot{V}(T) = a_{21}U(T) + a_{22}V(T) + b_{21}U(T - \sigma) + b_{22}V(T - \sigma), \end{cases} \quad (2.21)$$

donde los coeficientes dependen del equilibrio considerado. Buscando soluciones de la forma $(U(T), V(T)) = (U_0, V_0)e^{\lambda T}$, se obtiene la ecuación característica general

$$\det \begin{pmatrix} \lambda - a_{11} & -a_{12} \\ -a_{21} - b_{21}e^{-\lambda\sigma} & \lambda - a_{22} - b_{22}e^{-\lambda\sigma} \end{pmatrix} = 0. \quad (2.22)$$

Estabilidad del equilibrio trivial $E_0 = (0, 0)$. Evaluando el Jacobiano, se obtiene $J(E_0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & \delta - \nu \end{pmatrix}$.

Por tanto, la ecuación característica es $(\lambda - 1)(\lambda - (\delta - \nu)) = 0$. Los autovalores son

$$\lambda_1 = 1, \quad \lambda_2 = \delta - \nu.$$

Teorema 2.8. El equilibrio trivial $E_0 = (0, 0)$ es siempre inestable.

Estabilidad del equilibrio libre de depredador $E_2 = (1, 0)$. Evaluando el Jacobiano, se obtiene $J(E_2) = \begin{pmatrix} -1 & -1 - \frac{\eta(1-m_0)}{1+\gamma} \\ 0 & \frac{\rho(1-m_0)}{1+\gamma} + \delta - \nu \end{pmatrix}$. La ecuación característica es $(\lambda + 1) \left(\lambda - \left(\frac{\rho(1-m_0)}{1+\gamma} + \delta - \nu \right) \right) = 0$. Los autovalores son

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = \frac{\rho(1-m_0)}{1+\gamma} + \delta - \nu.$$

Teorema 2.9. El equilibrio libre de depredador $E_2 = (1, 0)$ es localmente asintóticamente estable si y solo si $\frac{\rho(1-m_0)}{1+\gamma} + \delta < \nu$. En caso contrario, es inestable.

Estabilidad del equilibrio libre de presa E_1 . Supongamos que $\delta > \nu$, de modo que existe $E_1 = (0, 1 - \frac{\nu}{\delta})$. La linealización produce una ecuación característica de la forma $(\lambda - \Lambda_1)(\lambda - \Lambda_2) = 0$, donde

$$\Lambda_1 = e^{-\beta v_1} - \eta(1 - m(v_1))v_1, \quad \Lambda_2 = \nu - \delta. \quad (2.23)$$

Como $\delta > \nu$, se tiene $\Lambda_2 < 0$, por lo que la estabilidad depende únicamente del signo de Λ_1 .

Teorema 2.10. *El equilibrio libre de presa $E_1 = (0, 1 - \frac{\nu}{\delta})$ es localmente asintóticamente estable si $e^{-\beta v_1} < \eta(1 - m(v_1))v_1$. En caso contrario, es inestable.*

Estabilidad del equilibrio coexistente $E^* = (u^*, v^*)$. Para el equilibrio positivo, la ecuación característica asociada a (2.21) toma la forma

$$\lambda^2 + A_1\lambda + A_0 + (B_1\lambda + B_0)e^{-\lambda\sigma} = 0, \quad (2.24)$$

donde A_1, A_0, B_1, B_0 dependen de la matriz Jacobiana evaluada en E^* . Cuando $\sigma = 0$, (2.24) se reduce a $\lambda^2 + (A_1 + B_1)\lambda + (A_0 + B_0) = 0$. Aplicando el criterio de Routh–Hurwitz [8, 7, 6], se obtiene el siguiente resultado.

Teorema 2.11. *Si $A_1 + B_1 > 0$ y $A_0 + B_0 > 0$, entonces el equilibrio coexistente E^* es localmente asintóticamente estable en ausencia de retardo ($\sigma = 0$).*

2.6. Bifurcación de Hopf inducida por el retardo. A continuación se obtiene una condición explícita para la aparición de una bifurcación de Hopf inducida por el parámetro de retardo adimensional σ . Sea $E^* = (u^*, v^*)$ un equilibrio positivo de coexistencia del sistema (2.8). Definimos

$$Q(u, v) = \frac{(1 - m(v))uv}{1 + \gamma u}, \quad m'(v) = \frac{m_1 H}{(H + v)^2}.$$

Entonces,

$$Q_u(u, v) = \frac{(1 - m(v))v}{(1 + \gamma u)^2}, \quad Q_v(u, v) = \frac{u}{1 + \gamma u} [1 - m(v) - vm'(v)].$$

La linealización del sistema alrededor de E^* viene dada por

$$\begin{cases} \dot{U}(T) = a_{11}U(T) + a_{12}V(T), \\ \dot{V}(T) = a_{22}V(T) + b_{21}U(T - \sigma) + b_{22}V(T - \sigma), \end{cases}$$

donde

$$a_{11} = (1 - 2u^*)e^{-\beta v^*} - \eta Q_u(u^*, v^*),$$

$$a_{12} = -\beta u^*(1 - u^*)e^{-\beta v^*} - \eta Q_v(u^*, v^*),$$

$$a_{22} = \delta(1 - 2v^*) - \nu, \quad b_{21} = \rho Q_u(u^*, v^*), \quad b_{22} = \rho Q_v(u^*, v^*).$$

Por tanto, la ecuación característica asociada toma la forma

$$\lambda^2 + A_1\lambda + A_0 + (B_1\lambda + B_0)e^{-\lambda\sigma} = 0,$$

donde

$$A_1 = -(a_{11} + a_{22}), \quad A_0 = a_{11}a_{22}, \quad B_1 = -b_{22}, \quad B_0 = a_{11}b_{22} - a_{12}b_{21}.$$

Para determinar el valor crítico del retardo, se buscan raíces puramente imaginarias de la forma $\lambda = i\omega$, con $\omega > 0$. Sustituyendo en la ecuación característica y separando partes real e imaginaria, se obtiene

$$-\omega^2 + A_0 + B_0 \cos(\omega\sigma) + B_1 \omega \sin(\omega\sigma) = 0,$$

$$A_1 \omega + B_1 \omega \cos(\omega\sigma) - B_0 \sin(\omega\sigma) = 0.$$

Eliminando σ , se obtiene la ecuación para las frecuencias críticas:

$$\omega^4 + (A_1^2 - 2A_0 - B_1^2)\omega^2 + A_0^2 - B_0^2 = 0.$$

Tomando $z = \omega^2$, resulta

$$z^2 + (A_1^2 - 2A_0 - B_1^2)z + A_0^2 - B_0^2 = 0.$$

Si esta ecuación admite una raíz positiva $z_0 > 0$, definimos

$$\omega_0 = \sqrt{z_0}.$$

Para esta frecuencia crítica se tiene

$$C(\omega_0) = \frac{B_0(\omega_0^2 - A_0) - A_1 B_1 \omega_0^2}{B_0^2 + B_1^2 \omega_0^2},$$

$$S(\omega_0) = \frac{B_1 \omega_0(\omega_0^2 - A_0) + A_1 B_0 \omega_0}{B_0^2 + B_1^2 \omega_0^2}.$$

Por consiguiente, los valores críticos del retardo están dados por

$$\sigma_n = \frac{1}{\omega_0} [\arccos C(\omega_0) + 2n\pi], \quad n = 0, 1, 2, \dots,$$

si $S(\omega_0) \geq 0$, y por

$$\sigma_n = \frac{1}{\omega_0} [2\pi - \arccos C(\omega_0) + 2n\pi], \quad n = 0, 1, 2, \dots,$$

si $S(\omega_0) < 0$. El primer valor crítico del retardo se define como

$$\sigma_c = \min\{\sigma_n : \sigma_n > 0\}.$$

Teorema 2.12 (Bifurcación de Hopf inducida por el retardo). *Supongamos que el equilibrio de coexistencia E^* existe y es localmente asintóticamente estable cuando $\sigma = 0$. Supóngase además que la ecuación*

$$\omega^4 + (A_1^2 - 2A_0 - B_1^2)\omega^2 + A_0^2 - B_0^2 = 0$$

admite una raíz positiva $\omega_0 > 0$ y que se cumple la condición de transversalidad

$$\left. \frac{d \operatorname{Re} \lambda}{d\sigma} \right|_{\sigma=\sigma_c} \neq 0.$$

Entonces, cuando $\sigma = \sigma_c$, la ecuación característica posee un par de raíces puramente imaginarias simples $\lambda = \pm i\omega_0$. En consecuencia, el sistema experimenta una bifurcación de Hopf en el equilibrio de coexistencia E^ al variar el parámetro de retardo σ .*

Desde el punto de vista biológico, este resultado muestra que un retardo suficientemente grande en la reproducción del depredador puede desestabilizar el equilibrio de coexistencia. Para $0 \leq \sigma < \sigma_c$, las poblaciones tienden a un estado estacionario de coexistencia; en cambio, para $\sigma > \sigma_c$, la respuesta retardada del depredador puede generar oscilaciones sostenidas entre presa y depredador.

2.7. Estabilidad global del equilibrio coexistente cuando $\sigma = 0$. En ausencia de retardo, el sistema (2.8) se reduce al sistema autónomo bidimensional

$$\begin{cases} \frac{du}{dT} = u(1-u)e^{-\beta v} - \eta \frac{(1-m(v))uv}{1+\gamma u}, \\ \frac{dv}{dT} = \rho \frac{(1-m(v))uv}{1+\gamma u} + \delta v(1-v) - \nu v, \end{cases} \quad (2.25)$$

donde

$$m(v) = m_0 + \frac{m_1 v}{H + v}.$$

Supongamos que el sistema (2.25) posee un único equilibrio coexistente positivo $E^* = (u^*, v^*)$.

Teorema 2.13. *Supongamos que:*

1. *el equilibrio coexistente positivo E^* existe de manera única;*
2. *E^* es localmente asintóticamente estable;*

3. se verifica

$$\eta\gamma \frac{1-m(v)}{(1+\gamma u)^2} < \frac{e^{-\beta v}}{v} + \frac{\delta}{u}, \quad (u, v) \in \Omega, \quad (2.26)$$

donde $\Omega = \{(u, v) \in \mathbb{R}_+^2 : 0 < u \leq 1, 0 < v \leq M\}$ es una región positivamente invariante y acotada.

Entonces, el equilibrio coexistente E^* es globalmente asintóticamente estable.

Demostración: Considerando la función de Dulac

$$B(u, v) = \frac{1}{uv}, \quad u, v > 0. \quad (2.27)$$

Definimos

$$f(u, v) = u(1-u)e^{-\beta v} - \eta \frac{(1-m(v))uv}{1+\gamma u}, \quad g(u, v) = \rho \frac{(1-m(v))uv}{1+\gamma u} + \delta v(1-v) - \nu v.$$

Entonces,

$$Bf = \frac{(1-u)e^{-\beta v}}{v} - \eta \frac{1-m(v)}{1+\gamma u}, \quad Bg = \rho \frac{1-m(v)}{1+\gamma u} + \frac{\delta(1-v)-\nu}{u}.$$

Calculando derivadas parciales,

$$\frac{\partial(Bf)}{\partial u} = -\frac{e^{-\beta v}}{v} + \eta\gamma \frac{1-m(v)}{(1+\gamma u)^2}, \quad \frac{\partial(Bg)}{\partial v} = -\rho \frac{m'(v)}{1+\gamma u} - \frac{\delta}{u}. \quad (2.28)$$

Por tanto,

$$\Delta = \frac{\partial(Bf)}{\partial u} + \frac{\partial(Bg)}{\partial v} < -\frac{e^{-\beta v}}{v} - \frac{\delta}{u} + \eta\gamma \frac{1-m(v)}{(1+\gamma u)^2}. \quad (2.29)$$

Bajo la condición (2.26), se obtiene $\Delta < 0$ en Ω . Así, por el criterio de Bendixson–Dulac [8, 7, 6, 2], el sistema (2.25) no admite órbitas periódicas cerradas en Ω . Como Ω es positivamente invariante y acotada, toda trayectoria positiva permanece en un subconjunto compacto de Ω . Además, por hipótesis, E^* es el único equilibrio interior y es localmente asintóticamente estable. Por el teorema de Poincaré–Bendixson [8, 7], toda órbita positiva debe converger al equilibrio E^* . En consecuencia,

$$\lim_{T \rightarrow \infty} (u(T), v(T)) = (u^*, v^*).$$

Por lo tanto, E^* es globalmente asintóticamente estable. $\square$

Observación. La condición (2.26) expresa un balance entre efectos desestabilizadores y estabilizadores. El lado izquierdo representa la retroalimentación no lineal inducida por la depredación, amplificada por η y γ . El lado derecho reúne mecanismos estabilizadores asociados al miedo, mediante $e^{-\beta v}/v$, y a la autorregulación del depredador, mediante δ/u . Así, la condición exige que dichos mecanismos estabilizadores dominen la presión depredadora, excluyendo órbitas cerradas mediante el criterio de Bendixson–Dulac.

2.8. Estabilidad global del equilibrio coexistente para retardo pequeño. Ahora consideramos el sistema completo con retardo (2.8). Suponemos nuevamente que existe un único equilibrio coexistente positivo $E^* = (u^*, v^*)$. Definimos las desviaciones

$$\tilde{u}(T) = u(T) - u^*, \quad \tilde{v}(T) = v(T) - v^*. \quad (2.30)$$

Teorema 2.14. Supongamos que:

1. existe un único equilibrio coexistente positivo E^* ;
2. se cumplen

$$1 - 2u^* - \frac{\eta(1-m(v^*))v^*}{(1+\gamma u^*)^2} < 0, \quad (2.31)$$

$$\delta - \nu - 2\delta v^* < 0; \quad (2.32)$$

3. el retardo satisface

$$0 < \sigma < \sigma_c, \quad (2.33)$$

donde $\sigma_c > 0$ es suficientemente pequeño.

Entonces, el equilibrio coexistente E^* es globalmente asintóticamente estable.

Demostración: Considerando el funcional de Lyapunov–Krasovskii [25, 11, 31]

$$V(T) = V_1(T) + V_2(T) + V_3(T), \quad (2.34)$$

donde

$$V_1(T) = u - u^* - u^* \ln \left(\frac{u}{u^*} \right), \quad (2.35)$$

$$V_2(T) = v - v^* - v^* \ln \left(\frac{v}{v^*} \right), \quad (2.36)$$

y

$$V_3(T) = \kappa \int_{T-\sigma}^T [(u(s) - u^*)^2 + (v(s) - v^*)^2] ds, \quad (2.37)$$

con $\kappa > 0$. Claramente,

$$V(T) \geq 0, \quad V(T) = 0 \iff (u, v) = E^*.$$

Derivando a lo largo de las trayectorias del sistema,

$$\begin{aligned} \dot{V}(T) &= \left(1 - \frac{u^*}{u}\right) \dot{u} + \left(1 - \frac{v^*}{v}\right) \dot{v} \\ &\quad + \kappa \left[(u - u^*)^2 + (v - v^*)^2 - (u_\sigma - u^*)^2 - (v_\sigma - v^*)^2 \right]. \end{aligned} \quad (2.38)$$

Usando expansión de Taylor alrededor de E^* , desigualdad de Young y acotación uniforme de soluciones, se obtiene

$$\dot{V}(T) \leq -C_1(u - u^*)^2 - C_2(v - v^*)^2 + C_3 \left[(u_\sigma - u^*)^2 + (v_\sigma - v^*)^2 \right], \quad (2.39)$$

para ciertas constantes positivas C_1, C_2, C_3 . Bajo (2.31) y (2.32), se tiene $C_1, C_2 > 0$. Además, si σ es suficientemente pequeño, puede elegirse κ de modo que $C_3 < \min\{C_1, C_2\}$. Por tanto,

$$\dot{V}(T) \leq -M \left[(u - u^*)^2 + (v - v^*)^2 \right],$$

para alguna constante $M > 0$. Así, $\dot{V}(T) \leq 0$. Aplicando el principio de invariancia de LaSalle para ecuaciones funcionales retardadas [25, 11], el mayor conjunto invariante contenido en $\{\dot{V} = 0\}$ es únicamente E^* . En consecuencia,

$$\lim_{T \rightarrow \infty} (u(T), v(T)) = (u^*, v^*),$$

lo que prueba estabilidad global asintótica. $\square$

2.9. Persistencia uniforme y permanencia. En esta subsección se estudia la coexistencia a largo plazo de ambas especies en el sistema (2.8). Desde el punto de vista biológico, la persistencia uniforme garantiza que las poblaciones de presa y depredador permanezcan estrictamente positivas para tiempos suficientemente grandes, evitando escenarios de extinción asintótica [32, 4, 3]. Recordemos que el sistema considerado es

$$\begin{cases} \frac{du}{dT} = u(1 - u)e^{-\beta v} - \eta \frac{(1 - m(v))uv}{1 + \gamma u}, \\ \frac{dv}{dT} = \rho \frac{(1 - m(v_\sigma))u_\sigma v_\sigma}{1 + \gamma u_\sigma} + \delta v(1 - v) - \nu v, \end{cases} \quad (2.40)$$

donde

$$u_\sigma = u(T - \sigma), \quad v_\sigma = v(T - \sigma), \quad (2.41)$$

y la función de refugio satisface $0 \leq m(v) < 1$. Además, por los resultados establecidos en la Subsección de existencia y acotación, toda solución positiva permanece en una región compacta positivamente invariante

$$\Omega = \{(u, v) \in \mathbb{R}_+^2 : 0 < u \leq M_1, 0 < v \leq M_2\}. \quad (2.42)$$

Definición 2.1 (Persistencia uniforme). *El sistema (2.8) se dice uniformemente persistente si existe una constante $m > 0$ tal que toda solución positiva satisface*

$$\liminf_{T \rightarrow \infty} u(T) \geq m, \quad \liminf_{T \rightarrow \infty} v(T) \geq m.$$

Teorema 2.15 (Persistencia uniforme). *Supongamos que $\rho + \delta > \nu$. Entonces, el sistema (2.8) es uniformemente persistente en Ω .*

Demostración: Por los Teoremas previos de positividad, acotación uniforme y existencia global, toda solución positiva del sistema (2.8) permanece en la región compacta positivamente invariante Ω definida en (2.42) [5, 2, 25]. Analizamos ahora la dinámica sobre la frontera de Ω . Los equilibrios de frontera biológicamente relevantes son: $E_0 = (0, 0)$, $E_2 = (1, 0)$, y eventualmente el equilibrio libre de presa, cuando existe. El equilibrio trivial $E_0 = (0, 0)$ es siempre inestable, como se demostró previamente, debido al término logístico de crecimiento de la presa [8, 7]. Considerando el equilibrio libre de depredador $E_2 = (1, 0)$. Linealizando la ecuación del depredador alrededor de E_2 , obtenemos

$$\frac{dv}{dT} \approx \left(\rho \frac{1 - m(0)}{1 + \gamma} + \delta - \nu \right) v. \quad (2.43)$$

Como $m(0) = m_0$, $0 \leq m_0 < 1$, se sigue que $\rho \frac{1 - m_0}{1 + \gamma} > 0$. Además, de $\rho + \delta > \nu$. Por tanto, el coeficiente lineal en (2.43) resulta positivo, lo cual implica que pequeñas perturbaciones positivas del depredador crecen exponencialmente. En consecuencia, E_2 es inestable respecto a trayectorias interiores. Así, ningún equilibrio de frontera puede atraer trayectorias positivas interiores. Dado que las soluciones permanecen uniformemente acotadas en la región compacta Ω , y que todos los conjuntos invariantes de frontera son repelentes para condiciones iniciales estrictamente positivas, se satisfacen las hipótesis del teorema clásico de persistencia uniforme para semiflujos en sistemas dinámicos poblacionales [32, 4, 3]. Por consiguiente, existen constantes positivas $m_1, m_2 > 0$ tales que

$$\liminf_{T \rightarrow \infty} u(T) \geq m_1, \quad \liminf_{T \rightarrow \infty} v(T) \geq m_2.$$

Tomando $m = \min\{m_1, m_2\} > 0$, se concluye que el sistema es uniformemente persistente. $\square$

Corolario 2.1 (Permanencia). *Bajo las hipótesis del Teorema 2.15, el sistema (2.8) es permanente.*

Demostración: La permanencia es consecuencia directa de la persistencia uniforme y de la acotación uniforme previamente demostrada [32, 3, 4]. En efecto, por el Teorema 2.15, existen constantes positivas $m_1, m_2 > 0$ tales que

$$\liminf_{T \rightarrow \infty} u(T) \geq m_1, \quad \liminf_{T \rightarrow \infty} v(T) \geq m_2.$$

Asimismo, por acotación uniforme,

$$u(T) \leq M_1, \quad v(T) \leq M_2, \quad \forall T \geq 0.$$

Por tanto,

$$m_1 \leq \liminf_{T \rightarrow \infty} u(T) \leq \limsup_{T \rightarrow \infty} u(T) \leq M_1,$$

y

$$m_2 \leq \liminf_{T \rightarrow \infty} v(T) \leq \limsup_{T \rightarrow \infty} v(T) \leq M_2.$$

Luego, ambas poblaciones permanecen uniformemente separadas de cero e infinito, lo que demuestra permanencia. $\square$

El resultado anterior muestra que la interacción conjunta entre efecto miedo, refugio adaptativo, alimento alternativo y retardo temporal no conduce a extinción de especies siempre que la contribución neta al crecimiento del depredador supere su mortalidad natural, es decir, bajo la condición $\rho + \delta > \nu$. En particular, la disponibilidad de alimento alternativo y la eficiencia de conversión energética favorecen coexistencia robusta y persistente, en concordancia con resultados reportados en modelos ecológicos con fear effect, refugio adaptativo y retardos temporales [16, 17, 18, 21, 19].

3. Simulaciones computacionales. Con el fin de ilustrar los resultados analíticos obtenidos y explorar el comportamiento dinámico del sistema bajo diferentes escenarios ecológicos, se realizaron simulaciones numéricas del modelo adimensional con retardo (2.3), utilizando integración directa de ecuaciones diferenciales con retardo mediante el paquete `ddeint` en `Python`. Dado que el sistema incorpora un retardo discreto $\sigma > 0$ en la dinámica del depredador, las simulaciones requieren especificar una función historia sobre el intervalo $[-\sigma, 0]$. En este trabajo se consideró una perturbación periódica suave alrededor de un estado inicial positivo, definida como

$$\phi(T) = (0,75 + 0,05 \sin(0,5T), 0,35 + 0,03 \cos(0,5T)), \quad T \in [-\sigma, 0], \quad (3.1)$$

garantizando condiciones iniciales biológicamente admisibles y continuidad temporal.

Los parámetros base empleados en las simulaciones fueron seleccionados dentro de rangos biológicamente admisibles y consistentes con estudios previos sobre modelos depredador–presa con efecto miedo, refugio, alimento alternativo y retardo temporal [16, 17, 18, 21]. Debido a que el sistema se encuentra en forma adimensional, dichos valores no corresponden a una especie particular, sino a escenarios dinámicos representativos que permiten ilustrar estabilidad, coexistencia y oscilaciones inducidas por retardo. La Tabla 3.1 resume los valores base y los rangos explorados en las simulaciones.

Tabla 3.1: Valores base y rangos explorados de los parámetros adimensionales.

Parámetro	Valor base	Rango explorado	Interpretación ecológica
β	0,35	[0,05, 1,20]	Intensidad relativa del efecto miedo sobre la reproducción de la presa.
η	1,80	[0,50, 3,00]	Presión efectiva de depredación.
γ	0,40	[0,10, 1,50]	Saturación de la respuesta funcional.
ρ	1,40	[0,50, 3,00]	Eficiencia efectiva de conversión presa–depredador.
δ	0,18	[0,05, 0,60]	Contribución del alimento alternativo al crecimiento del depredador.
ν	0,22	[0,05, 0,80]	Mortalidad natural del depredador.
m_0	0,12	[0,00, 0,40]	Nivel basal de refugio.
m_1	0,28	[0,00, 0,60]	Intensidad del refugio adaptativo inducido por el depredador.
H	0,50	[0,10, 1,50]	Constante de saturación del refugio adaptativo.
σ	variable	[0,00, 5,50]	Retardo reproductivo adimensional.

Bajo estas condiciones, se analizaron tres aspectos principales: evolución temporal de las poblaciones presa y depredador; retratos de fase y estructura geométrica de trayectorias; y transición dinámica inducida por el retardo temporal como parámetro de bifurcación. Para estudiar el efecto del retardo, se consideró σ como parámetro de control y se construyó un diagrama numérico de bifurcación registrando máximos y mínimos asintóticos de la población presa, definidos mediante

$$A(\sigma) = \max_{T \gg 1} u(T) - \min_{T \gg 1} u(T), \quad (3.2)$$

donde $A(\sigma)$ representa la amplitud oscilatoria en régimen estacionario. Valores cercanos a cero indican convergencia hacia el equilibrio de coexistencia, mientras que valores positivos evidencian la aparición de oscilaciones periódicas sostenidas. Adicionalmente, se exploró la interacción conjunta entre la intensidad del miedo y el retardo mediante mapas de calor de amplitud oscilatoria en el plano paramétrico (β, σ) , lo que permitió identificar regiones de estabilidad, transición dinámica y oscilaciones sostenidas. Finalmente, se realizó un análisis global de sensibilidad para cuantificar la influencia relativa de los parámetros sobre la dinámica del sistema. Para ello se implementaron dos metodologías complementarias: coeficientes de correlación parcial por rangos (PRCC) combinados con muestreo Latin Hypercube Sampling (LHS), e índices globales de Sobol para descomposición de varianza. Como variable respuesta se utilizó la amplitud oscilatoria de la presa,

$$Y = \max_{T \gg 1} u(T) - \min_{T \gg 1} u(T), \quad (3.3)$$

por constituir un indicador cuantitativo directo de estabilidad y emergencia de oscilaciones periódicas. Los resultados computacionales obtenidos son consistentes con las predicciones teóricas sobre estabilidad local y bifurcación de Hopf, mostrando que el retardo temporal y la intensidad del efecto miedo constituyen mecanismos relevantes en la generación de dinámicas oscilatorias.

3.1. Evolución temporal y plano fase. Con el propósito de ilustrar el comportamiento dinámico del sistema en el régimen oscilatorio, se realizó una simulación numérica considerando $\sigma = 3,5$. Para el conjunto de parámetros base indicado en la Tabla 3.1, este valor del retardo se encuentra por encima del umbral crítico de estabilidad, de modo que el equilibrio de coexistencia pierde estabilidad local y las trayectorias convergen hacia una oscilación periódica estable. Este escenario permite visualizar con claridad el efecto desestabilizador del retardo reproductivo sobre la interacción depredador-presa.

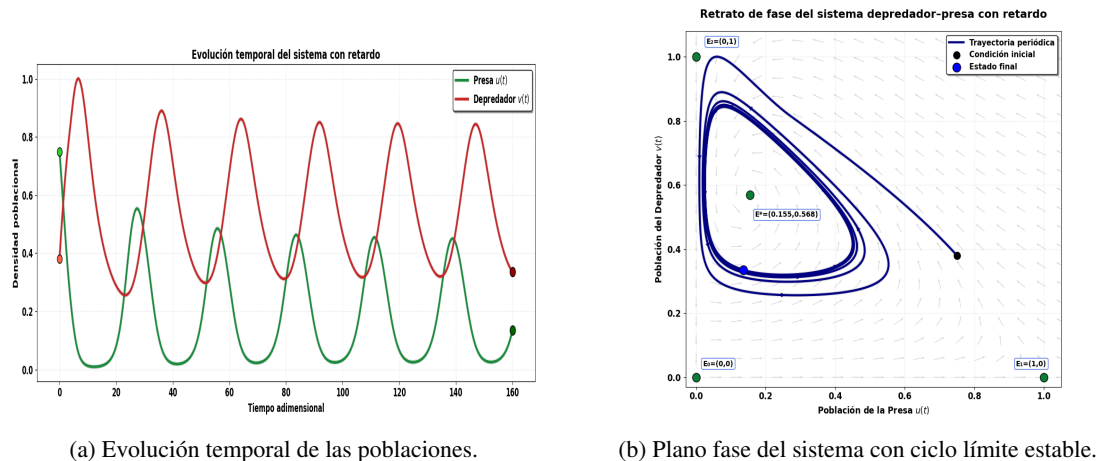


Figura 3.1: Comportamiento dinámico del sistema depredador-presa con retardo para $\sigma = 3,5$.

La Figura 3.1a muestra oscilaciones periódicas sostenidas entre la presa y el depredador para $\sigma = 3,5$. Para los valores base considerados en la Tabla 3.1, este valor del retardo se encuentra en el régimen posterior a la pérdida de estabilidad del equilibrio de coexistencia. Se observa el desfase temporal característico de los sistemas depredador-presa: el aumento de la presa favorece posteriormente el crecimiento del depredador, mientras que el incremento de la depredación reduce la población de presas y, como consecuencia de la escasez de recurso, provoca luego la disminución del depredador [1, 2]. Este comportamiento evidencia que el retardo reproductivo introduce una memoria temporal capaz de desincronizar la respuesta del depredador frente a los cambios en la abundancia de la presa.

Desde el punto de vista ecológico, las oscilaciones obtenidas reflejan la interacción entre crecimiento poblacional, depredación y mecanismos adaptativos. El efecto miedo reduce la reproducción efectiva de la presa, mientras que el refugio adaptativo disminuye la fracción vulnerable ante una alta presión depredadora [16, 17, 18, 23, 19]. A su vez, el alimento alternativo favorece la persistencia del depredador durante periodos de baja abundancia de presa, evitando caídas abruptas de su densidad poblacional [21]. Por tanto, la dinámica oscilatoria no se debe a un único mecanismo, sino a la acción conjunta del retardo, el miedo, el refugio y el alimento alternativo. Por otra parte, la Figura 3.1b muestra la proyección de las trayectorias en el plano fase alrededor del equilibrio coexistente

$$E^* = (0,155, 0,568).$$

Para $\sigma = 3,5$, las trayectorias no convergen hacia dicho equilibrio, sino hacia una órbita periódica atractora, lo cual es coherente con la pérdida de estabilidad local predicha por el análisis de bifurcación de Hopf inducida por retardo [11, 10, 24, 33]. La órbita cerrada observada en el plano fase indica coexistencia oscilatoria de ambas especies en el régimen simulado, manteniendo las poblaciones positivas y acotadas, en concordancia con los resultados de positividad, acotación y permanencia establecidos previamente [32, 3, 4]. En conjunto, las simulaciones muestran que el retardo temporal actúa como un mecanismo desestabilizador capaz de transformar una coexistencia estacionaria en una coexistencia oscilatoria persistente.

3.2. Sensibilidad dinámica respecto al retardo temporal. Con el fin de analizar el papel del retardo temporal como parámetro organizador de la dinámica del sistema, se realizaron simulaciones numéricas para distintos valores de σ , manteniendo fijos los demás parámetros. La Figura 3.2 muestra la evolución cualitativa del retrato de fase para cuatro escenarios representativos.

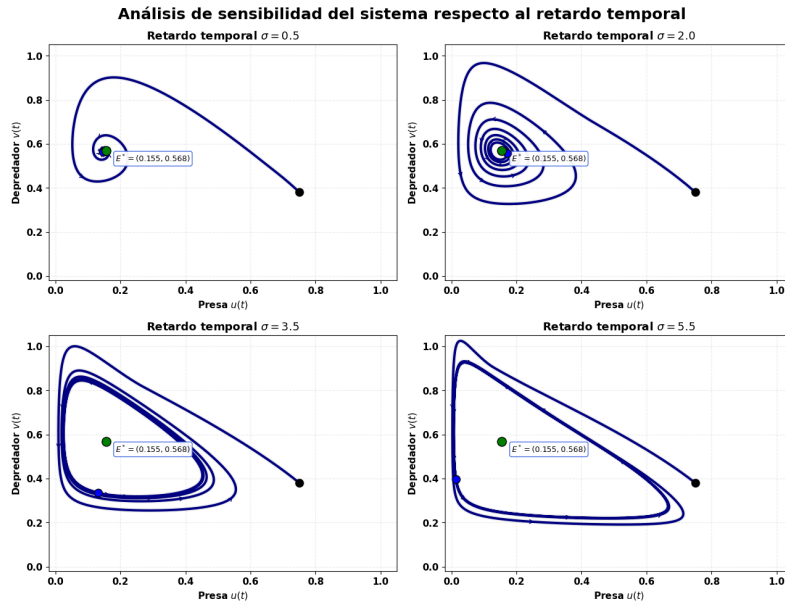


Figura 3.2: Análisis de sensibilidad dinámica respecto al retardo temporal σ .

Para valores pequeños del retardo, como $\sigma = 0,5$, las trayectorias convergen rápidamente hacia el equilibrio coexistente $E^* = (0,155, 0,568)$, indicando estabilidad asintótica local. En este caso, el tiempo asociado a digestión, conversión energética y reproducción no es suficiente para alterar la dinámica estacionaria [24, 11]. Al aumentar el retardo hasta $\sigma = 2,0$, las trayectorias presentan oscilaciones de mayor amplitud alrededor del equilibrio, sugiriendo proximidad al umbral crítico de estabilidad y concordando con el análisis teórico de bifurcación de Hopf. Cuando el retardo supera dicho umbral, por ejemplo para $\sigma = 3,5$, aparece un ciclo límite estable y las trayectorias convergen hacia oscilaciones periódicas sostenidas, reflejando coexistencia oscilatoria entre ambas especies [10, 33]. Finalmente, para retardos mayores ($\sigma = 5,5$), el ciclo límite incrementa significativamente su amplitud y muestra oscilaciones más pronunciadas entre fases de abundancia y escasez poblacional. Desde el punto de vista ecológico, esto indica que retardos excesivos intensifican las fluctuaciones poblacionales y pueden aumentar la vulnerabilidad del ecosistema frente a perturbaciones externas [1]. En conjunto, los resultados confirman que el retardo temporal actúa como un parámetro crítico capaz de transformar coexistencia estacionaria en coexistencia oscilatoria mediante pérdida de estabilidad del equilibrio interior.

3.3. Diagrama numérico de bifurcación respecto al retardo temporal. Con el propósito de validar numéricamente el papel del retardo temporal como parámetro de bifurcación, se construyó un diagrama de bifurcación considerando σ como parámetro de control. Para cada valor de σ , se simuló el sistema en un intervalo temporal largo, eliminando el régimen transitorio y registrando los valores asintóticos de la población presa $u(t)$.

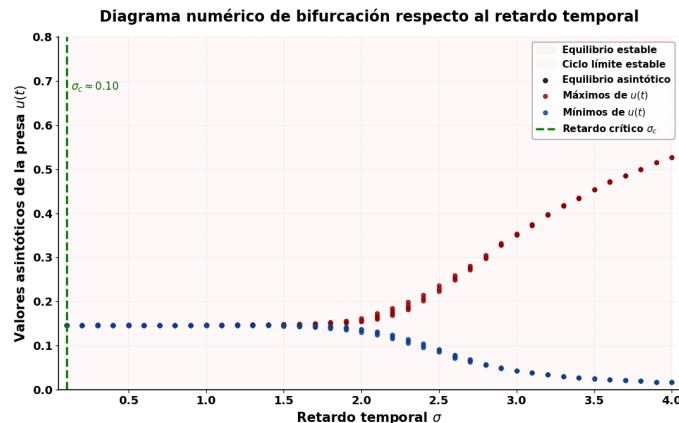


Figura 3.3: Diagrama numérico de bifurcación respecto al retardo temporal σ .

La Figura 3.3 muestra que, para retardos pequeños ($\sigma < \sigma_c$), el sistema converge hacia un equilibrio coexistente estable, evidenciado por un único valor asintótico de la población presa. En esta región, la memoria biológica asociada al retardo no altera la estabilidad del equilibrio interior. Cuando σ alcanza el valor crítico aproximado $\sigma_c \approx 0,95$, aparecen ramas máximas y mínimas asintóticas de $u(t)$, indicando pérdida de estabilidad y surgimiento de oscilaciones periódicas sostenidas. Este comportamiento confirma numéricamente la ocurrencia de una bifurcación de Hopf inducida por retardo [11, 10, 24]. Además, al aumentar σ , la separación entre las ramas crece progresivamente, reflejando un incremento en la amplitud de las oscilaciones. Desde el punto de vista ecológico, retardos mayores asociados a digestión, conversión energética o reproducción generan respuestas poblacionales más lentas y favorecen desincronización trófica y fluctuaciones persistentes [1, 33]. En consecuencia, el retardo temporal actúa como un parámetro crítico que regula la transición entre coexistencia estacionaria y coexistencia oscilatoria.

3.4. Mapa de calor de sensibilidad respecto al retardo y efecto miedo. Con el fin de explorar la interacción conjunta entre el retardo temporal y la intensidad del efecto miedo, se construyó un mapa de calor considerando como variable respuesta la amplitud oscilatoria de la población presa, $A = \max(u) - \min(u)$, calculada luego de eliminar el régimen transitorio.

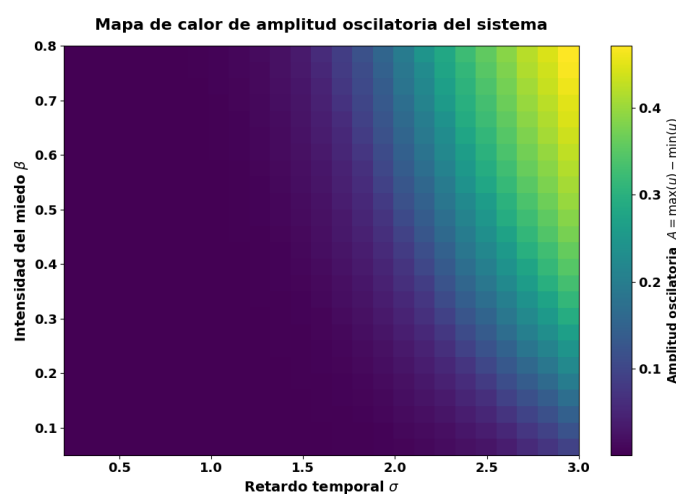
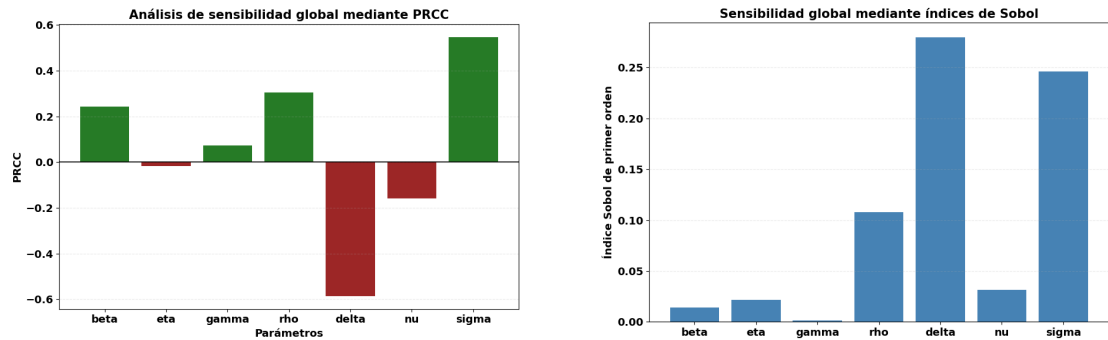


Figura 3.4: Mapa de calor de amplitud oscilatoria en función del retardo temporal σ y la intensidad del miedo β .

La Figura 3.4 muestra regiones dinámicas determinadas por la interacción entre el retardo temporal σ y la intensidad del miedo β . Para valores pequeños de ambos parámetros, las oscilaciones presentan baja amplitud y el sistema converge rápidamente hacia el equilibrio coexistente. Sin embargo, al aumentar σ , la amplitud oscilatoria crece progresivamente, evidenciando el efecto desestabilizador de la memoria biológica asociada a digestión, conversión energética y reproducción [24, 11]. Este resultado confirma que retardos elevados favorecen pérdida de estabilidad y aparición de oscilaciones sostenidas. Asimismo, incrementos en la intensidad del miedo modifican significativamente la dinámica del sistema, ya que la reducción no consumptiva de la tasa reproductiva de la presa altera directamente la interacción trófica [16, 17, 18]. Desde el punto de vista ecológico, el efecto miedo y el retardo temporal actúan conjuntamente regulando la estabilidad ecosistémica y la magnitud de las fluctuaciones poblacionales. En consecuencia, ambos parámetros constituyen mecanismos clave en la transición entre coexistencia estable y coexistencia oscilatoria.

3.5. Análisis global de sensibilidad. Con el objetivo de cuantificar la influencia de los parámetros sobre la dinámica del sistema, se realizó un análisis global de sensibilidad mediante coeficientes de correlación parcial por rangos (PRCC) combinados con muestreo Latin Hypercube Sampling (LHS), junto con índices globales de Sobol [26, 27, 28, 29, 30]. Como variable respuesta se consideró la amplitud oscilatoria de la presa, $Y = \max_{t \gg 1} u(t) - \min_{t \gg 1} u(t)$, la cual cuantifica la intensidad de las oscilaciones y actúa como indicador de estabilidad dinámica. Los parámetros del modelo fueron muestreados en rangos biológicamente plausibles mediante LHS, permitiendo una exploración eficiente del espacio paramétrico [26]. Posteriormente, se calcularon los coeficientes PRCC y los índices de Sobol para identificar los parámetros con mayor influencia sobre la aparición y amplitud de oscilaciones poblacionales [28, 29, 30].



(a) Coeficientes PRCC obtenidos mediante Latin Hypercube Sampling (LHS).

(b) Índices globales de Sobol de primer orden asociados a la amplitud oscilatoria.

Figura 3.5: Análisis global de sensibilidad del modelo depredador-presa con efecto miedo, refugio adaptativo y retardo temporal.

La Figura 3.5a muestra los coeficientes de correlación parcial por rangos (PRCC) asociados a los parámetros principales del modelo. Se observa que el retardo temporal σ presenta la correlación positiva más elevada, indicando que incrementos en el tiempo de retardo favorecen significativamente el aumento de la amplitud oscilatoria y, en consecuencia, la aparición de dinámicas periódicas sostenidas. Este resultado confirma el papel desestabilizador del retardo asociado a procesos biológicos de digestión, conversión energética y reproducción del depredador. Asimismo, el parámetro ρ , relacionado con la eficiencia de conversión depredador-presa, y la intensidad del miedo β presentan correlaciones positivas moderadas, sugiriendo que ambos mecanismos contribuyen al incremento de las fluctuaciones poblacionales. En contraste, el parámetro δ , asociado al soporte proporcionado por el alimento alternativo, exhibe una correlación negativa dominante. Esto indica que mayores niveles de recurso alternativo favorecen la estabilización del sistema y reducen la amplitud de las oscilaciones poblacionales. De manera similar, la mortalidad natural del depredador ν muestra un efecto estabilizador moderado. Por otra parte, la Figura 3.5b presenta los índices globales de Sobol de primer orden, los cuales cuantifican la contribución individual de cada parámetro a la varianza total de la respuesta dinámica [29, 30]. Los resultados muestran nuevamente que el retardo temporal σ y el parámetro δ constituyen los mecanismos más influyentes en la dinámica global del sistema, seguidos por ρ . En particular, el elevado índice de Sobol asociado a σ evidencia que la memoria biológica inducida por el retardo representa uno de los principales factores responsables de la transición entre coexistencia estacionaria y coexistencia oscilatoria. En conjunto, los análisis PRCC y Sobol muestran resultados consistentes y complementarios, confirmando que el retardo temporal y los mecanismos de soporte energético alternativo desempeñan un papel central en la regulación de estabilidad, amplitud oscilatoria y persistencia poblacional del sistema ecológico.

4. Conclusiones. En este trabajo se propuso y analizó un modelo depredador-presa con retardo temporal que incorpora simultáneamente efecto miedo, refugio adaptativo dependiente del depredador y alimento alternativo. A diferencia de modelos clásicos, la formulación integra efectos consumptivos y no consumptivos junto con memoria biológica, proporcionando una descripción ecológicamente más realista de las interacciones tróficas [16, 17, 12]. Desde el punto de vista matemático, se demostraron propiedades fundamentales del sistema, incluyendo existencia global, positividad, acotación uniforme, persistencia y permanencia de soluciones. Además, se establecieron condiciones para la existencia y estabilidad del equilibrio coexistente, así como criterios de estabilidad global y bifurcación de Hopf inducida por el retardo [11, 25, 10]. Los resultados muestran que el retardo temporal actúa como mecanismo desestabilizador: para retardos pequeños el sistema converge a un equilibrio estable, mientras que al superar un valor crítico aparecen oscilaciones periódicas sostenidas. Los experimentos numéricos confirmaron los resultados teóricos y evidenciaron que la interacción entre el retardo temporal y el efecto miedo modifica significativamente la dinámica poblacional. En particular, el aumento del retardo incrementa la amplitud de las oscilaciones, mientras que el efecto miedo altera la estabilidad del sistema al reducir la reproducción efectiva de la presa [18, 21]. Asimismo, el análisis global de sensibilidad mediante PRCC-LHS e índices de Sobol identificó al retardo temporal como el parámetro más influyente en la pérdida de estabilidad y generación de oscilaciones, mientras que el alimento alternativo mostró un efecto estabilizador importante.

En conjunto, el trabajo evidencia que la estabilidad ecológica depende fuertemente de la interacción entre memoria biológica, respuestas conductuales inducidas por riesgo y mecanismos de soporte energético alternativo. El modelo amplía la comprensión de dinámicas complejas inducidas por retardo en sistemas

ecológicos no lineales y proporciona una base útil para futuros estudios sobre difusión espacial, ruido ambiental, retardos distribuidos y modelos eco-epidemiológicos más generales.

Contribución del autor. Conceptualización, metodología, formulación matemática, análisis teórico, simulaciones numéricas, análisis de sensibilidad, visualización, redacción del borrador original, revisión y edición final: N.P.R. El autor ha leído y aprobado la versión final del manuscrito.

Financiamiento. La presente investigación no recibió ningún tipo de financiamiento.

Agradecimientos. El autor expresa su sincero agradecimiento a la Universidad Peruana Cayetano Heredia por el apoyo institucional brindado durante el desarrollo de actividades académicas y de investigación que contribuyeron a la realización del presente trabajo.

Conflicto de intereses. El autor no presenta ningún conflicto de interés.

ORCID and License

Neisser Pino-Romero <https://orcid.org/0000-0002-9865-5974>

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

Referencias

- [1] May RM. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton University Press; 1973.
- [2] Murray JD. Mathematical Biology I: An Introduction. New York: Springer; 2002.
- [3] Thieme HR. Mathematics in Population Biology. Princeton University Press; 2003.
- [4] Zhao XQ. Dynamical Systems in Population Biology. Springer; 2003.
- [5] Brauer F, Castillo-Chavez C. Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology. New York: Springer; 2012.
- [6] Chicone C. Ordinary Differential Equations with Applications. vol. 34 of Texts in Applied Mathematics. New York: Springer; 2006.
- [7] Hirsch MW, Smale S, Devaney RL. Differential Equations, Dynamical Systems, and an Introduction to Chaos. Academic Press; 2013.
- [8] Perko L. Differential Equations and Dynamical Systems. New York: Springer; 2001.
- [9] Wiggins S. Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos. New York: Springer; 2003.
- [10] Kuznetsov YA. Elements of Applied Bifurcation Theory. Springer; 1998.
- [11] Hassard BD, Kazarinoff ND, Wan YH. Theory and Applications of Hopf Bifurcation. Cambridge University Press; 1981.
- [12] Clinchy M, Sheriff MJ, Zanette LY. Predator-induced stress and the ecology of fear. *Functional Ecology*. 2013;27:56-65.
- [13] Laundré JW, Hernández L, Ripple WJ. The landscape of fear: ecological implications of being afraid. *Open Ecology Journal*. 2010;3:1-7.
- [14] Peacor SD, Werner EE. The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2001;98:3904-8.
- [15] Zanette LY, White AF, Allen MC, Clinchy M. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*. 2011;334:1398-401.
- [16] Wang X, Zanette LY, Zou X. Modelling the fear effect in predator-prey interactions. *Journal of Mathematical Biology*. 2016;73:1179-204.
- [17] Wang X, Zou X. Modeling the fear effect in predator-prey interactions with adaptive dynamics. *Journal of Mathematical Biology*. 2018;76:1189-217.
- [18] Sarkar K, Khajanchi S. Impact of Fear Effect on the Growth of Prey in a Predator-Prey Interaction Model. *Ecological Complexity*. 2020;42:100826.
- [19] Meng XY, Feng Y. Dynamical behaviour of an intraguild predator-prey model with prey refuge and hunting cooperation. *Journal of Biological Dynamics*. 2023;17:2222142.
- [20] Xue Y, Chen S, Xu L, Chen F. Fear-driven gregariousness and survival: Modeling bidirectional feedbacks and seasonality in a generalist predator-prey system. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2025;201:117316.
- [21] Saha S, Pal S, Melnik R. Analysis of the impact of fear in the presence of additional food and prey refuge with nonlocal predator-prey models. *Ecological Modelling*. 2025;505:111103.
- [22] Romero-Ordoñez M, Pérez-Núñez JR, Pino-Romero N. Mathematical Analysis of a Predator-Prey Model Incorporating Prey Fear. *Proyecciones*. 2025;44(4):561-99.
- [23] Kar TK. Stability analysis of a prey-predator model incorporating prey refuge. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*. 2005;10:681-91.
- [24] Wang Y, Shao Y, Chai C. Dynamics of a predator-prey model with fear effects and gestation delays. *AIMS Mathematics*. 2023;8:7535-59.
- [25] Hale JK, Verduyn Lunel SM. Introduction to Functional Differential Equations. Springer; 1993.
- [26] McKay MD, Beckman RJ, Conover WJ. A comparison of three methods for selecting values of input variables in the analysis of output from a computer code. *Technometrics*. 1979;21(2):239-45.
- [27] Helton JC, Davis FJ. Latin hypercube sampling and the propagation of uncertainty in analyses of complex systems. *Reliability Engineering & System Safety*. 2003;81(1):23-69.
- [28] Marino S, Hogue IB, Ray CJ, Kirschner DE. A methodology for performing global uncertainty and sensitivity analysis in systems biology. *Journal of Theoretical Biology*. 2008;254(1):178-96.
- [29] Sobol IM. Global sensitivity indices for nonlinear mathematical models and their Monte Carlo estimates. *Mathematics and Computers in Simulation*. 2001;55(1-3):271-80.
- [30] Saltelli A, Ratto M, Andres T, Campolongo F, Cariboni J, Gatelli D, et al. Global Sensitivity Analysis: The Primer. Chichester: John Wiley & Sons; 2008.

- [31] Li MY, Muldowney JS. A geometric approach to global-stability problems. SIAM Journal on Mathematical Analysis. 1996;27(4):1070-83.
- [32] Hutson V, Schmitt K. Permanence and the dynamics of biological systems. Mathematical Biosciences. 1992;111(1):1-71.
- [33] Scarabel F, Polner M, Wylde D, Barbarossa MV, Röst G. Bistability and complex bifurcation diagrams generated by waning and boosting of immunity. Journal of Mathematical Biology. 2025;91(3):1-33.