Ciclos límite en cadenas alimentarias tritróficas

Estela del Carmen Flores de Dios *, Víctor Castellanos Vargas

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, México

Recibido 20 de enero 2015. Aceptado 30 de m ayo 2015

En este trabajo, analizamos la dinámica de un modelo de *cadena alimentaria tritrófica* compuesto por una presa, un depredador y un super depredador. La herramienta principal que se utiliza es la teoría del promedio para el análisis del punto de equilibrio p_4.

In this paper, we analyse the equilibrium points of a model tritrophic food chain composed of a prey, predator and top predator. We use the theory of average to the analysis of the equilibrium point p_4.

Palabras clave: Puntos de equilibrio, Cadena Alimentaria Tritrófica, Teoría del Promedio.
Keywords: Equilibrium points, Averaging Theory, Tritrophic Food Chain.

1. Introducción

Un problema importante en la teoría cualitativa de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDO) es el análisis de sus trayectorias, en particular las órbitas periódicas y dentro de ellas, los ciclos límite. En general, demostrar que una órbita es periódica o que es un ciclo límite, no es sencillo. Para probarlo, existen diversas técnicas, siendo la aplicación de primer retorno de Poincaré la mas conocida, véase [13, 16]. Cuando tenemos un sistema diferencial que depende de un parámetro, es viable probar la existencia de ciclos límite mediante la técnica de bifurcación respecto al parámetro, un resultado muy conocido en ese sentido es el teorema de bifurcación de Poincaré–Andronov–Hopf [16, 8]. Otra técnica es el método del promedio, que consiste en perturbar un sistema que tiene como soluciones a un centro lineal ($\dot{x} = y$, $\dot{y} = -x$), al perturbar un sistema de este estilo se puede indagar sobre la existencia de ciclos límite del sistema perturbado.

Uno de los principales tópicos en ecología matemática es el estudio de cadenas alimentarias en la que intervienen consumidores primarios y secundarios. El análisis de estos modelos, se ha hecho analizando diferentes sistemas diferenciales bajo el nombre común de **modelos presa–depredador–súper depredador**. La existencia de ciclos límite, atractores, y diversas clases de bifurcaciones son la característica de estos modelos, lo que ha ayudado a explicar los comportamientos complejos en tales

*__Dirección postal__: Carr. Cunduacán-Jalpa Km 1, Cunduacán Tabasco, México. A.P. 24 C.P. 86690. Tel.(+52)993 309-0401. **Correo electrónico**: estela_flores7@hotmail.com

sistemas.

En este trabajo, analizamos un modelo de una cadena alimentaria tritrófica compuesta de una presa que se reproduce de manera logística, un depredador con respuesta funcional de Holling tipo II y un super-depredador que también tiene respuesta funcional de Holling tipo II. Denotaremos por $(x(t), y(t), z(t))$ al tamaño de las poblaciones de presa, depredador y super depredador respectivamente, al tiempo t. El modelo que representa dicho escenario se escribe como

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x\left(\rho - \frac{x}{k} - \frac{a_1 y}{b_1 + x}\right), \\ \dot{y} &= y\left(\frac{a_1 x}{b_1 + x} - \frac{a_2 z}{b_2 + y} - d_1\right), \\ \dot{z} &= z\left(\frac{a_2 z}{b_2 + y} - d_2\right), \end{aligned} \tag{1}$$

donde ρ, k, a_i, b_i, d_i, $i = 1, 2$, son constantes positivas y $(\dot{x}, \dot{y}, \dot{z}) := \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt}, \frac{dz}{dt}\right)$. Para mayores detalles sobre este modelo, puede consultar [9, 17, 11, 12]. El interés principal es indagar la existencia de ciclos límite del sistema (1), principalmente los que se originan de una bifurcación de Hopf.

Hay una buena cantidad de artículos dedicados al estudio de este tipo de ciclos límite, como por ejemplo, [3, 2, 17] entre otros. En [4], J. Llibre y J.–P. Françoise prueban que hay parámetros para los cuales el modelo (1) tiene 1 y 3 ciclos límite que provienen de una bifurcación de Hopf y también analizan la estabilidad de los mismos. La herramienta para obtener estos resultados es la teoría del promedio de segundo orden. Nosotros, ademas de describir los resultados de Llibre y Françoise, hacemos un analisis en otro punto de equilibrio y hacemos algunas simulaciones numericas para buscar ciclos límite.

En la primera sección se presenta la teoría de bifurcación de Hopf y el método del promedio de orden uno y dos. En la sección tres se describe con mayor cuidado las cadenas alimentarias y en la sección cuatro se describe la existencia de ciclos límite y se realizan algunas simulaciones numéricas.

2. Bifurcación y Teoría del promedio

2.1 Bifurcación de Hopf

La bifurcación de Hopf de un sistema diferencial en una vecindad de un punto fijo esta ligado a un cambio de la dinámica respecto a la variación de un parámetro.

Teorema 2.1. Considere el sistema parametrizado

$$\dot{x} = f(x, \mu)$$

con $x \in \mathbb{R}^n$ y $\mu \in \mathbb{R}$. Supongamos que existe (x_0, μ_0) tal que

(a) $f(x_0, \mu_0) = 0$

(b) $D_x f(x_0, \mu_0)$ posee un único par de valores propios en el eje imaginario y el resto están fuera de él.

(c) $\frac{d}{d\mu}(Re(\lambda(\mu)))|_{\mu=\mu_0} = d \neq 0$ donde $\lambda(\mu)$ es un valor propio de $D_x f(x_0, \mu_0)$.

Entonces, existe una única variedad central bidimensional que pasa por $(x_0, \mu_0) \in \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$. La dinámica sobre la variedad central esta dada por

$$\dot{r} = (d\mu + l_1 r^2)r,$$
$$\dot{\theta} = w + c\mu + br^2.$$

Si $l_1 \neq 0$ entonces existe una superficie de órbitas periódicas en la variedad central, las cuales tienen tangencia cuadrática con el eigenespacio generado por $\lambda(\mu_0)$, $\bar{\lambda}(\mu_0)$. Si $l_1 < 0$ las órbitas periódicas son estables (caso supercrítico), mientras que si $l_1 > 0$ son inestables (caso subcrítico) y si $l_1 = 0$ es un centro (caso degenerado).

2.2 Teoría del promedio

Consideremos el sistema diferencial

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon F(t, x(t)) + \varepsilon^2 R(t, x(t), \varepsilon), \tag{2}$$

con $x \in D \subset \mathbb{R}^n$, D un dominio acotado, $t \geq 0$ y asuminos que $F(t, x)$ y $R(t, x, \varepsilon)$ son T-periódicas en t.
El sistema promediado asociado al sistema (2) está definido por

$$\frac{dy}{dt} = \varepsilon f^0(y(t)), \tag{3}$$

donde

$$f^0(y) = \frac{1}{T}\int_0^T F(s, y)ds. \tag{4}$$

El siguiente teorema establece condiciones para que el punto singular del sistema promediado (3) proporcione órbitas T-periódicas del sistema (2).

Teorema 2.2 (Método del promedio de primer orden) Consideremos el sistema (2) y asumimos que las funciones vectoriales F, R, D_xF, D_x^2F y D_xR son continuas y acotadas por una constante M (independiente de ε) en $[0, \infty) \times D$ con $-\varepsilon_0 < \varepsilon < \varepsilon_0$ y suponemos que F y R son T-periódicas en t, con T independiente de ε.

(a) Si $p \in D$ es un punto singular del sistema promediado (3) tal que

$$det(D_x f^0(p)) \neq 0, \tag{5}$$

entonces para $|\varepsilon| > 0$ suficientemente pequeño, existe una solución T-periódica $x_\varepsilon(t)$ del sistema (2) tal que $x_\varepsilon(t) \to p$ cuando $\varepsilon \to 0$.

(b) Si el punto singular $y = p$ del sistema promediado (3) es hiperbólico entonces, para $|\varepsilon| > 0$ suficientemente pequeño, la solución periódica correspondiente $x_\varepsilon(t)$ del sistema (2) es única, hiperbólica y del mismo tipo de estabilidad que p.

El método del promedio puede aplicarse a una familia muy amplia de modelos matemáticos poblacionales, en particular en el tipo de modelo que nos ocupa. Un ejemplo donde se puede apreciar la pontecialidad de la aplicación de este método es en la ecuación de Van der Pol, el cual tiene un ciclo límite atractor. Los detalles de cómo aplicar el método del promedio a este sistema se puede encontrar en [14].

2.3 Método del promedio de segundo orden

El siguiente teorema proporciona una aproximación de segundo orden para soluciones periódicas de un sistema diferencial, véase la demostración del teorema 3.5.1 de Sanders y Verhulst en [14].

Teorema 2.3 (Método del promedio de Segundo orden) Consideremos el siguiente sistema diferencial

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon F_1(t,x) + \varepsilon^2 F_2(t,x) + \varepsilon^3 R(t,x,\varepsilon), \tag{6}$$

donde $F_1, F_2 : \mathbb{R} \times D \longrightarrow \mathbb{R}^n, R : \mathbb{R} \times D \times (-\varepsilon_f, \varepsilon_f) \longrightarrow \mathbb{R}^n$ son funciones continuas, T-periódicas en la primera variable, y D es un subconjunto abierto de $\mathbb{R}^n$. Asumimos que:

(i) $F_1(t,\cdot) \in \mathcal{C}^1(D)$ para todo $t \in \mathbb{R}$, F_1, F_2, R y $D_x F_1$ son localmente Lipschitz con respecto a x, y R es diferenciable con respecto a ε.
Definimos $F_{10}, F_{20} : D \longrightarrow \mathbb{R}^n$ como

$$\begin{aligned} F_{10}(z) &= \frac{1}{T}\int_0^T F_1(s,z)ds, \\ F_{20}(z) &= \frac{1}{T}\int_0^T \left[D_z F_1(s,z) \cdot \int_0^s F_1(t,z)dt + F_2(s,z) \right] ds, \end{aligned} \tag{7}$$

(ii) Para $V \subset D$ un conjunto abierto y acotado y para cada $\varepsilon \in (-\varepsilon_f, \varepsilon_f) \backslash \{0\}$, existe $a_\varepsilon \in V$ tal que $F_{10}(a_\varepsilon) + \varepsilon F_{20}(a_\varepsilon) = 0$ y $d_B(F_{10} + \varepsilon F_{20}, V, a_\varepsilon) \neq 0$.

Entonces las siguientes afirmaciones se cumplen

(a) Para $|\varepsilon| > 0$ suficientemente pequeño existe una solución T-periódica $\varphi(t,\varepsilon)$ del sistema (6) tal que $\varphi(0,\varepsilon) = a_\varepsilon$.

(b) Si la función $F_{10} + \varepsilon F_{20}$ es $\mathcal{C}^1$ la estabilidad o inestabilidad del ciclo límite $\varphi(t,\varepsilon)$ es dado por la estabilidad o inestabilidad del punto singular a_ε del sistema promediado

$$\frac{dx}{dy} = \varepsilon F_{10}(x) + \varepsilon^2 F_{20}(x),$$

correspondiente al sistema (6). De hecho, el punto singular a_ε del sistema promediado tiene el comportamiento estable del mapeo de Poincaré asociado al ciclo límite $\phi(t,\varepsilon)$.

La prueba de la afirmación (a) puede ser encontrada en [1], y para la afirmación (b), véase [15, 14, 10].

3. Modelación de cadenas alimentarias

Una *cadena alimentaria* es una serie de organismos vivos relacionados de tal manera que uno consume al que le precede en la cadena, y a su vez, puede ser alimento del que le sigue. En la Figura 1 se muestra una cadena alimentaria terrestre de cuatro eslabones:

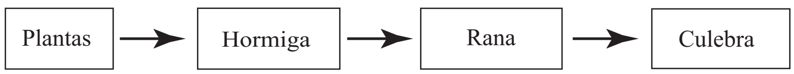

Figura 1. Cadena alimentaria de cuatro eslabones.

Cada ser vivo se alimenta de diferentes tipos de presas y, a su vez, es presa de distintos depredadores. Esto determina que en un ecosistema se formen redes tróficas (redes alimentarias) que incluyen muchas cadenas alimentarias interrelacionadas y una gran cantidad de especies que son productores, consumidores y descomponedores. El nivel trófico corresponde a los niveles diferentes o pasos en la cadena alimentaria. En otras palabras, los productores, los consumidores, y descomponedores son los niveles tróficos principales. En resumen, el conjunto de cadenas alimentarias que tiene eslabones comunes da lugar a una red trófica.

3.1 Formulación del modelo

Un gran número de modelos de cadenas alimentarias que han aparecido en la literatura son de tipo Lotka-Volterra. Gard y Hallam [7] consideran criterios para la persistencia y extinción de la población. En trabajos anteriores (véase [5, 6]) se ha mostrado que las cadenas alimentarias pueden exhibir una variedad de conducta, incluyendo persistencia o extinción del super depredador, conducta oscilatoria y equilibrio globalmente estable.

El modelo que se estudia en este trabajo corresponde a una cadena alimentaria tritrófica que incorpora una respuesta funcional de Holling tipo II para el depredador y el super-depredador. Este meodelo se escribe de la forma

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x\left(\rho - \frac{x}{k}\right) - yf(x), \\ \frac{dy}{dt} &= yf(x) - zg(y) - d_1 y, \\ \frac{dz}{dt} &= zg(y) - d_2 z,\end{aligned} \tag{8}$$

con

$$f(x) = \frac{a_1 x}{b_1 + x} \qquad \text{respuesta funcional para la especie } y,$$
$$g(y) = \frac{a_2 y}{b_2 + y} \qquad \text{respuesta funcional para la especie } z,$$

donde

- $x(t)$ representa la densidad de población de presas al tiempo t, el nivel más bajo de la cadena alimentaria, cuyo crecimiento está dado por una función logística,
- $y(t)$ es la densidad de población de depredadores al tiempo t, que se alimentan de la presa x,
- $z(t)$ es la densidad de población de super-depredadores al tiempo t, que se alimentan de la presa y.

Aquí, t es el tiempo, la constante ρ es la tasa de crecimiento intrínseca y la constante k es la capacidad de carga del hábitat de la especie x; d_1 y d_2 son las constantes que representan las tasas de muerte para las especies y y z, respectivamente. Las constantes a_i y b_i para $i = 1, 2$ parametriza la saturación de la respuesta funcional.

3.2 Análisis del modelo

El sistema diferencial (8) que modela la situación planteada tiene seis puntos de equilibrio.

$$
\begin{aligned}
p_1 &= (0,0,0)\,,\\
p_2 &= (k\rho,0,0)\,,\\
p_3 &= \left(\frac{b_1 d_1}{a_1-d_1}, -\frac{b_1(b_1 d_1+(d_1-a_1)k\rho)}{(a_1-d_1)^2 k}, 0\right),\\
p_4 &= \left(0, \frac{b_2 d_2}{a_2-d_2}, -\frac{b_2 d_1}{a_2-d_2}\right),\\
p_5 &= \left(\frac{A+\sqrt{B}}{2\,(a_2-d_2)}, \frac{b_2 d_2}{(a_2-d_2)}, \frac{b_2\,(a_1-d_1)\sqrt{B}-b_2 C\,(a_2-d_2)}{(a_2-d_2)\left(\sqrt{B}+D\right)}\right),\\
p_6 &= \left(\frac{A-\sqrt{B}}{2\,(a_2-d_2)}, \frac{b_2 d_2}{(a_2-d_2)}, \frac{b_2\,(a_1-d_1)\sqrt{B}+b_2 C\,(a_2-d_2)}{(a_2-d_2)\left(\sqrt{B}-D\right)}\right),
\end{aligned}
$$

donde

$$
\begin{aligned}
A &= -a_2 b_1 + b_1 d_2 + a_2 k\rho - d_2 k\rho,\\
B &= 4\,(a_2-d_2)\left(a_2\,(b_1+k\rho)^2 - d_2\left(b_1^2+4a_1 b_2 k+2b_1 k\rho+k^2\rho^2\right)\right),\\
C &= a_1 b_1 + b_1 d_1 - a_1 k\rho + d_1 k\rho,\\
D &= a_2 b_1 - b_1 d_2 + a_2 k\rho - d_2 k\rho.
\end{aligned}
$$

Los puntos de equilibrio p_3, p_4, p_5 y p_6 existen siempre que sus denominadores son distintos de cero y $B \geq 0$.

Para el análisis local de estos puntos de equilibrio, encontramos la matriz Jacobiana asociada al sistema (8) que resulta ser

$$Df(x,y,z) = \begin{pmatrix} \rho - \frac{2x}{k} - \frac{a_1 b_1 y}{(b_1+x)^2} & -\frac{a_1 x}{b_1+x} & 0 \\ \frac{a_1 b_1 y}{(b_1+x)^2} & \frac{a_1 x}{b_1+x} - \frac{a_2 b_2 z}{(b_2+y)^2} - d_1 & -\frac{a_2 y}{b_2+y} \\ 0 & \frac{a_2 b_2 z}{(b_2+y)^2} & \frac{a_2 y}{b_2+y} - d_2 \end{pmatrix} \tag{9}$$

Analizando la aproximación lineal en el punto $p_1 = (0,0,0)$, nos da que es un punto de equilibrio hiperbólico, ya que los valores propios de su aproximación lineal son reales y distintos de cero, además hay una variedad inestable en x y una 2-variedad estable en yz, por lo que se tiene que p_1 es de tipo silla.

Ahora, evaluamos el punto de equilibrio p_2 en (9) y obtenemos que los valores propios son $\lambda_1 = -\rho$, $\lambda_2 = \frac{a_1 k\rho}{b_1+k\rho} - d_1$ y $\lambda_3 = -d_2$.

Como las constantes ρ, a_1, b_1, d_1, d_2 y k son positivas, se tiene que $\lambda_1 < 0$ y $\lambda_3 < 0$. Así para el punto de equilibrio p_2 se tienen tres casos:

I. Si $\lambda_2 > 0$, entonces el punto de equilibrio es hiperbólico. Además es de tipo silla.

II. Si $\lambda_2 = 0$, entonces el punto de equilibrio es degenerado.

III. Si $\lambda_2 < 0$, es un punto de equilibrio atractor.

En la siguiente sección analizaremos la dinámica en el punto de equilibrio p_3.

4. Ciclos Límite en Modelos de Cadenas Alimentarias Tritróficas

La aproximación lineal del modelo en el punto de equilibrio p_3 tiene los siguientes valores propios.

$$\begin{aligned} \lambda_\pm &= \frac{1}{2a_1(a_1-d_1)k}\left(-a_1b_1d_1 - b_1d_1^2 + a_1d_1k\rho - d_1^2k\rho \pm \sqrt{\Delta}\right), \\ \mu &= -d_2 + \frac{a_2b_1(b_1d_1 + (-a_1+d_1)k\rho)}{b_1^2d_1 - b_2(a_1-d_1)^2k + b_1(a_1+d_1)k\rho}, \end{aligned} \tag{10}$$

donde

$$\Delta = d_1(-4a_1(a_1-d_1)^2k(-b_1d_1 + (a_1-d_1)k\rho) + d_1(a_1(b_1-k\rho) + d_1(b_1+k\rho))^2).$$

Por lo que, a simple vista es imposible determinar la dinámica local cerca de este punto de equiibrio, ya que están involucrados demasiados parámetros.

Françoise y Llibre en el artículo [4] aplican el método del promedio de segundo orden en el punto p_3 y obtienen que, de este punto de equilibrio bifurcan tres ciclos limite de amplitud pequeña. Aquí, usamos la tecnica usada por ellos en el punto p_4.

4.1 Método del promedio aplicado en p_4

Analizamos ahora la dinámica del punto singular p_4. Este punto, no esta en la región de interés, ecologicamente hablando, sin embrargo matemáticamente su dinámica es de interés. La aproximación lineal en este caso, tiene valores propios:

$$
\begin{aligned}
\lambda_{\pm} &= \frac{-d_1 d_2 \pm \sqrt{d_1}\sqrt{d_2}\sqrt{4a_2^2 - 4a_2 d_2 + d_1 d_2}}{2a_2}, \\
\mu &= -\frac{a_1 b_2 d_2}{a_2 b_1 - b_1 d_2} + \rho.
\end{aligned}
$$

Para que se tenga la posiblidad de un ciclo límite, a través de una bifurcación de Hopf, es necesario que

$$4a_2^2 - 4a_2 d_2 + d_1 d_2 < 0,$$

ya que así, tendriamos que los valores propios $\lambda_{\pm}$ son complejos conjugados con parte real $Re(\lambda_{\pm}) = -\frac{d_1 d_2}{2a_2}$, de tal manera que al variar uno de los paraámetros de la parte real, el valor propio complejo cruce el eje imaginario. Así que hacemos,

$$Re(\lambda_{\pm}) = \frac{-d_1 d_2}{2a_2} = \varepsilon^2 l,$$

Bajo las condiciones anteriores, y para aplicar la teoría del promedio debemos escribir nuestro sistema diferencial (8) en la forma normal del promedio, es decir, en la forma (6). Entonces necesitamos tomar

$$\mu = \varepsilon^2 m,$$

donde m y l son parámetros arbitrarios. Así, y despues de hacer diversas manipulaciones algebraicas, se obtiene que el modelo de cadena alimentaria tritrófica escrita en la forma normal promediada es,

$$
\begin{aligned}
r' &= \varepsilon F_{11}(\theta, r, w) + \varepsilon^2 F_{12}(\theta, r, w) + O(\varepsilon^3), \\
w' &= \varepsilon F_{21}(\theta, r, w) + \varepsilon^2 F_{22}(\theta, r, w) + O(\varepsilon^3),
\end{aligned}
$$

donde

$$
\begin{aligned}
F_{11} &= \frac{R_1}{T_0}, \\
F_{12} &= \frac{R_2 T_0 - R_1 T1}{T_0^2}, \\
F_{21} &= W_1/T_0, \\
F_{22} &= (W_2 T_0 - W_1 T_1)/T_0^2,
\end{aligned}
$$

y

$$
\begin{aligned}
R_1 = {} & w\sqrt{a_2 d_1^2 l}\cos\theta\Bigg(-\frac{\sqrt{2}a_1^2 b_2}{a_2 b_1 d_1^2}-\frac{a_1}{\sqrt{2}a_2 d_1}+\frac{2\sqrt{2}a_1 b_2 l}{b_1 d_1^2 m}+\frac{\sqrt{2}l}{d_1 m}+\frac{w^2}{\sqrt{2}b_2^2 m}- \\
& \frac{\sqrt{2}a_2 w^2}{b_2^2 d_1 m}\Bigg)+\frac{a_2 r w\cos^2\theta}{b_2}-\frac{d_1 r w\cos^2\theta}{2b_2}-\frac{2a_1 b_2 l\sin\theta}{d_1}+\frac{a_1^2 b_2 m\sin\theta}{a_2 d_1}- \\
& \frac{d_1 w^2\sin\theta}{b_2}+\frac{b_1 d_1 w^2\sin\theta}{a_1 b_2 k}+\frac{6a_2 l w^2\sin\theta}{b_2 m}-\frac{4a_2 b_1 l w^2\sin\theta}{a_1 b_2 k m}-\frac{b_1 d_1 m w^2\sin\theta}{2a_1 b_2 k l}+ \\
& \frac{a_2 d_1 w^4\sin\theta}{b_2^3 m}-\frac{1}{a_2 b_1 d_1^2}\sqrt{2}a_1^2 b_2\sqrt{a_2 d_1^2 l}r\cos\theta\sin\theta-\frac{a_1\sqrt{a_2 d_1^2 l}r\cos\theta\sin\theta}{\sqrt{2}a_2 d_1}- \\
& \frac{\sqrt{a_2 d_1^2 l}rw^2\cos\theta\sin\theta}{\sqrt{2}b_2^2 l}+\frac{\sqrt{2}\sqrt{a_2 d_1^2 l}rw^2\cos\theta\sin\theta}{b_2^2 m}- \\
& \frac{2\sqrt{2}a_2\sqrt{a_2 d_1^2 l}rw^2\cos\theta\sin\theta}{b_2^2 d_1 m}+\frac{a_2 r^2\cos^2\theta\sin\theta}{b_2}-\frac{d_1 r^2\cos^2\theta\sin\theta}{2b_2}+ \\
& \frac{a_1^2 b_2 m r\sin^2\theta}{a_2 d_1 w}-\frac{3d_1 r w\sin^2\theta}{2b_2}+\frac{6a_2 l r w\sin^2\theta}{b_2 m}+\frac{3a_2 d_1 r w^3\sin^2\theta}{b_2^3 m}- \\
& \frac{\sqrt{2}\sqrt{a_2 d_1^2 l}r^2 w\cos\theta\sin^2\theta}{b_2^2 l}+\frac{\sqrt{a_2 d_1^2 l}r^2 w\cos\theta\sin^2\theta}{\sqrt{2}b_2^2 m}- \\
& \frac{\sqrt{2}a_2\sqrt{a_2 d_1^2 l}r^2 w\cos\theta\sin^2\theta}{b_2^2 d_1 m}-\frac{d_1 r^2\sin^3\theta}{2b_2}+\frac{3a_2 d_1 r^2 w^2\sin^3\theta}{b_2^3 m}- \\
& \frac{\sqrt{a_2 d_1^2 l}r^3 w\cos\theta\sin^3\theta}{\sqrt{2}b_2^2 l}+\frac{a_2 d_1 r^3 w\sin^4\theta}{b_2^3 m},
\end{aligned}
$$

$$
\begin{aligned}
R_2 = {} & \sqrt{2}\sqrt{a_2 d_1^2 l}\cos\theta\left(\frac{2a_1^2b_2^2l}{a_2b_1d_1^3} + \frac{a_1b_2l}{a_2d_1^2} - \frac{a_1^3b_2^2m}{a_2^2b_1d_1^3} - \frac{a_1^2b_2m}{2a_2^2d_1^2} + \frac{w^2}{2a_2b_2} - \right.\\
& \frac{w^2}{b_2d_1} - \frac{5b_1w^2}{8a_1a_2b_2k} - \frac{3b_1w^2}{2a_1b_2d_1k} - \frac{3b_1l^2w^2}{32a_1a_2b_2km^2} - \frac{15a_2b_1l^2w^2}{2a_1b_2d_1^2km^2} - \\
& \frac{3b_1l^2w^2}{4a_1b_2d_1km^2} - \frac{lw^2}{8a_2b_2m} + \frac{5a_2lw^2}{b_2d_1^2m} - \frac{9lw^2}{4b_2d_1m} + \\
& \left.\frac{3b_1lw^2}{8a_1a_2b_2km} + \frac{9b_1lw^2}{2a_1b_2d_1km} + \frac{b_1mw^2}{4a_1a_2b_2kl} - \frac{w^4}{2b_2^3m} + \frac{a_2w^4}{b_2^3md_1}\right) + \\
& lr\cos^2\theta - \frac{a_2rw^2\cos^2\theta}{b_2^2} + \frac{d_1rw^2\cos^2\theta}{2b_2^2} + \sin\theta\left(- \frac{2a_1^2b_2^2lm}{a_2d_1^2w} + \right.\\
& \frac{a_1^3b_2^2m^2}{a_2^2d_1^2w} + 2lw + \frac{2a_1b_2lw}{b_1d_1} - \frac{4a_2l^2w}{d_1m} - mw - \\
& \left.\frac{a_1^2b_2mw}{a_2b_1d_1} + \frac{d_1w^3}{b_2^2} - \frac{8a_2lw^2}{b_2^2m} - \frac{a_2d_1w^5}{b_2^4m}\right) + \\
& r\sqrt{2}\sqrt{a_2d_1^2l}\cos\theta\sin\theta\left(- \frac{a_1^3b_2^2m}{a_2^2b_1d_1^3w} - \frac{a_1^2b_2m}{2a_2^2d_1^2w} + \frac{5w}{8a_2b_2} + \frac{w}{b_2d_1} - \right.\\
& \left.\frac{lw}{8a_2b_2m} + \frac{5a_2lw}{b_2d_1^2m} - \frac{9lw}{4b_2d_1m} + \frac{w^3}{2b_2^3l} - \frac{3w^3}{2b_2^3m} + \frac{3a_2w^3}{b_2^3d_1m}\right) + \\
& wr^2\cos^2\theta\sin\theta\left(- \frac{2a_2}{b_2^2} + \frac{d_1}{b_2^2}\right) + lr\sin^2\theta + \\
& r\sin^2\theta\left(- \frac{a_1^2b_2m}{a_2b_1d_1} + \frac{a_1^3b_2^2m^2}{a_2^2d_1^2w^2} + \frac{5d_1w^2}{2b_2^2} - \frac{16a_2lw^2}{b_2^2m} - \frac{4a_2d_1w^4}{b_2^4m}\right) + \\
& r^2\sqrt{2}\sqrt{a_2d_1^2l}\cos\theta\sin^2\theta\left(\frac{1}{8a_2b_2} + \frac{2}{b_2d_1} + \frac{3w^2}{2b_2^3l} - \frac{3w^2}{2b_2^3m} + \frac{3a_2w^2}{b_2^3d_1m}\right) - \\
& \frac{a_2r^3\cos^2\theta\sin^2\theta}{b_2^2} + \frac{d_1r^3\cos^2\theta\sin^2\theta}{2b_2^2} + r^2w\sin^3\theta\left(\frac{2d_1}{b_2^2} - \frac{8a_2l}{b_2^2m} - \right.\\
& \left.\frac{6a_2d_1w^2}{b_2^4m}\right) + r^3w\sqrt{2}\sqrt{a_2d_1^2l}\cos\theta\sin^3\theta\left(\frac{3}{2b_2^3l} - \frac{1}{2b_2^3m} + \frac{a_2}{b_2^3d_1m}\right) + \\
& r^3\sin^4\theta\left(\frac{d_1}{2b_2^2} - \frac{4a_2d_1w^2}{b_2^4m} + \frac{\sqrt{a_2d_1^2l}r\cos\theta}{\sqrt{2}b_2^3l} - \frac{a_2d_1r\sin\theta}{b_2^4m}\right),
\end{aligned}
$$

$$\begin{aligned}T_0 = &\cos\theta\left(\frac{a_1 w}{r} - \frac{2a_2 l w}{mr} - \frac{a_2 d_1 w^3}{b_2^2 mr} + \frac{\sqrt{a_2 d_1^2 l}w\cos\theta}{\sqrt{2}b_2 l}\right) + \\
&\frac{\sqrt{2}\sqrt{a_2 d_1^2 l}w^2 \sin\theta}{b_2 kmr}\left(\frac{b_1 m}{2a_1 l} + \frac{b_1 l}{4a_1 m} + \frac{5a_2 b_1 l}{a_1 d_1 m} + \frac{k}{2} - \frac{a_2 k}{d_1} - \frac{3b_1}{2a_1}\right) + \\
&\cos\theta\sin\theta\left(a_1 - \frac{2a_2 d_1 w^2}{b_2^2 m} + \frac{\sqrt{a_2 d_1^2 l}r\cos\theta}{\sqrt{2}b_2 l}\right) + \\
&w\sin^2\theta\left(\frac{\sqrt{a_2 d_1^2 l}}{\sqrt{2}b_2 m} - \frac{a_2\sqrt{2}\sqrt{a_2 d_1^2 l}}{b_2 d_1 m} - \frac{a_2 d_1 r\cos\theta}{b_2^2 m}\right),\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}T_1 = &\frac{w^2\cos\theta}{r}\left(-\frac{2a_1 b_2 l}{d_1 w^2} + \frac{a_1^2 b_2 m}{a_2 d_1 w^2} - \frac{d_1}{b_2} + \frac{b_1 d_1}{a_1 b_2 k} + \frac{6a_2 l}{b_2 m} - \frac{4a_2 b_1 l}{a_1 b_2 km} - \right.\\
&\left.\frac{b_1 d_1 m}{2a_1 b_2 kl} + \frac{a_2 d_1 w^2}{b_2^3 m}\right) - \sqrt{a_2 d_1^2 l}\cos^2\theta\left(\frac{\sqrt{2}}{d_1} + \frac{w^2}{\sqrt{2}b_2^2 l}\right) + \\
&\frac{w\sqrt{a_2 d_1^2 l}\sin\theta}{r}\left(\frac{\sqrt{2}a_1^2 b_2}{a_2 b_1 d_1^2} + \frac{a_1}{\sqrt{2}a_2 d_1} - \frac{2\sqrt{2}a_1 b_2 l}{b_1 d_1^2 m} - \frac{\sqrt{2}l}{d_1 m} - \frac{w^2}{\sqrt{2}b_2^2 m} + \right.\\
&\left.\frac{\sqrt{2}a_2 w^2}{b_2^2 d_1 m}\right) + \cos\theta\sin\theta\left(\frac{a_1^2 b_2 m}{a_2 d_1 w} - \frac{a_2 w}{b_2} - \frac{d_1 w}{b_2} + \frac{6a_2 l w}{b_2 m} + \frac{3a_2 d_1 w^3}{b_2^3 m} - \right.\\
&\left.\frac{\sqrt{2}\sqrt{a_2 d_1^2 l}rw\cos\theta}{b_2^2 l}\right) + \sqrt{2}\sqrt{a_2 d_1^2 l}\sin^2\theta\left(\frac{a_1^2 b_2}{a_2 b_1 d_1^2} - \frac{1}{d_1} + \frac{a_1}{2a_2 d_1} - \frac{w^2}{b_2^2 m} + \right.\\
&\left.\frac{2a_2 w^2}{b_2^2 d_1 m} - \frac{rw\sin\theta}{2b_2^2 m} + \frac{a_2 rw\sin\theta}{b_2^2 d1 m}\right) + \frac{ra_2\cos\theta\sin^2\theta}{b_2}\left(-1 + \frac{3d_1 w^2}{b_2 m} - \right.\\
&\left.\frac{r\sqrt{a_2 d_1^2 l}\cos\theta}{\sqrt{2}b_2 l} + \frac{d_1 rw\sin\theta}{b_2^2 m}\right),\end{aligned}$$

$$W_1 = \frac{b_1\left(8a_2 l^2 - 2d_1 lm + d_1 m^2\right)w^2}{2a_1 b_2 klm},$$

$$W_2 = -\frac{2a_1 b_2 lw}{b_1 d_1} + mw + \frac{a_1^2 b_2 mw}{a_2 b_1 d_1} + \frac{a_1^2 b_2 mr\sin\theta}{a_2 b_1 d_1}.$$

Debido a la complejidad de las funciones F_{11}, F_{12}, F_{21}, F_{22}, es imposible calcular las integrales (7), aún con la ayuda del software Mathematica, lo que limita verificar la existencia de ciclos límite de amplitud pequeña en el punto p_4. Dada esta complejidad se realizan diversas simulaciones numéricas, y no se observa la presencia de ciclos límite alrededor del punto p_4. Aunque no se obtienen ciclos límite, se ve claramente la complejidad de aplicar una técnica que en ocasiones resulta favorable y en otras limita el análisis.

Ejemplo 1. Consideremos los valores de los parámetros $\rho = 1$, $k = 1$, $a_1 = 5$, $a_2 = 0.1$, $b_1 = 2$, $b_2 = 2$, $d_1 = 0.3$, $d_2 = 1$. Entonces al hacer los cálculos obtenemos que

$p_4 = (0, -2.22222, 0.666667)$ y que los valores propios de la aproximación lineal en ese punto es

$$\lambda_{\pm} = -1.5 \pm 0.67082i, \qquad \mu = 6.55556$$

Lo que indica que tenemos un punto fijo cuya aproximación lineal es repulsor en forma de espiral y no se observa la existencia de ciclos limite.

Referencias

[1] A. Buică and J. Llibre. *Averaging methods for finding periodic orbits via Brouwer degree,* Bull. Sci. Math., 128: 7–22, 2004.

[2] K. Cheng. *Uniqueness of a limit cycle of a predator–prey system.* SIAM J. Math. Anal., 12: 541–548, 1981.

[3] M. Falconi, V. Castellanos and J. Llibre. *Periodic orbits in predator–prey systems with holling functional responses.* Scientiae Mathematicae Japonicae, 67(2): 1–17, 2008.

[4] J. P. Françoise and J. Llibre. *Analytical study of a triple Hopf bifurcation in a tritrophic food chain model.* Applied Mathematical and Computation, 217: 7146–7154, 2011.

[5] H. I. Freedman and P. Waltman. *Mathematical analysis of some three species food-chain models.* Math. Biosci., 33: 257–276, 1977.

[6] T. C. Gard. *Persistence in food webs: Holling-type food chains.* Math. Biosci., 49: 61–67, 1980.

[7] T. C. Gard and T. G. Hallam. *Persistence in food webs-1. Lotka-Volterra food chains.* Bull. Math. Biol., 41: 877–891, 1979.

[8] J. Guckenheimer and P. Holmes. *Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector field.* 42: 22–23. Oxford.

[9] A. Hastings and T. Powell. *Chaos in a three–species food chain.* Ecol., (72): 896–903., 1991.

[10] J. Llibre. *Averaging theory and limit cycles for quadratic systems.* Radovi Matematicki, 11: 215–228, 2002.

[11] S. Muratori and S. Rinaldi. *Low- and high-frequency oscillations in three-dimensional food chain systems.* SIAM J. Appl. Math., 52: 1688–1706, 1992.

[12] J. D. Murray. *Mathematical biology an introduction.* Springer, 17, 2002.

[13] L. Perko. *Differential equations and dynamical systems.* 3rd. ed. Text in Applied Mathematics. New York, Springer, 7, 2006.

[14] J.A. Sanders and F. Verhulst. *Averaging methods in nonlinear dynamical systems.* Applied Mathematical Sci. Springer Verlag, New York., 59, 1985.

[15] F. Verhulst. *Nolinear differential equations and dynamical systems.* Universitext, Springer, pages 1–11, 1991.

[16] S. Wiggins. *Introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos.* 2 ed., Texts in Applied Mathematics, no. 2, Springer Verlag, 2003.

[17] Yu. A. Kuznetsov, O. De Feo and D. Rinaldi. *Belyakov homoclinic bifurcations in a tritrophic food chain model.* SIAM J. Appl. Math, 62: 462–487, 2001.