

# Estudio mecánico-estadístico de dos poblaciones interactuantes

Hugo Velasco y Ezio Marchi

*Instituto de Matemática Aplicada,  
Universidad Nacional de San Luis-Conicet,  
Ejército de los Andes 950; 5700 San Luis, Argentina.*

(Recibido el 13 de diciembre de 1988; aceptado el 5 de abril de 1990)

**Resumen.** En este trabajo se estudia el problema de la interacción de dos especies biológicas. El análisis es aplicable a problemas donde la interacción es del tipo presa-predador. Se estudia el modelo de Lotka-Volterra sin contemplar la condición de antisimetría de los parámetros. Se obtiene una constante de movimiento para el sistema que satisface las ecuaciones de Hamilton. Deducimos la conservación de la densidad de puntos en el espacio de fases (Teorema de Liouville) y postulamos que los mismo se distribuyen según la Ley Canónica de Gibbs. Se encuentran leyes equivalentes a las leyes físicas fundamentales de la mecánica estadística y la termodinámica. Se introduce el concepto de ecotemperatura de la asociación y se obtienen promedios de funciones de interés ecológico. Se obtienen relaciones que permiten calcular la totalidad de los parámetros del modelo original a partir de datos y curvas experimentales. Se realizan aplicaciones, lográndose un aceptable grado de ajuste.

PACS: 89.60.+x; 87.10.+e; 05.90.+m

## 1. Introducción

Existen ejemplos en la naturaleza de ecosistemas compuestos por especies biológicas interactuantes donde las densidades poblacionales de las mismas fluctúan en el tiempo regularmente con amplitud aproximadamente constante [ver por ejemplo Huffaker (1957), MacLulich (1937), Bergerud (1983)]. Lotka (1920, 1956) y Volterra (1931, 1937) fueron los primeros en proponer modelos matemáticos para este tipo de problemas. El discutido modelo de Lotka-Volterra para el problema presa-predador, a pesar de su profunda idealización, ha servido de referencia a múltiples estudios realizados con posterioridad. Su predicción del comportamiento cíclico de las variables y su aplicación con éxito relativo a problemas concretos, han sido algunas de las razones fundamentales por las cuales perduró. La incorporación del tratamiento mecánico-estadístico al modelo de Lotka-Volterra realizada por Kerner (1957, 1959, 1961) y Goel y colab. (1971) posibilitó la aplicación del andamiaje físico que provee la mecánica-estadística abriéndose, de este modo, una nueva perspectiva de indudable valor. El presente trabajo presenta una nueva técnica para la resolución del mo-

delo de Lotka-Volterra. Con fines ejemplificativos se propone una metodología que posibilita eludir la restricción de la antisimetría de los parámetros, siendo ésta una de las causas que imposibilitan, en gran medida, su aplicación práctica. El camino aquí propuesto permite arribar con simplicidad a una constante de movimiento para el sistema (equivalente a la obtenida por Kerner, pero prescindiendo de la condición arriba expuesta). Es éste el punto de partida para el desarrollo de la teoría mecánico-estadística que se realiza a continuación. De este modo se obtienen la expresión de magnitudes físicas fundamentales y se analiza su significado ecológico. A partir del análisis estadístico se obtienen relaciones que posibilitan, sin ningún parámetro libre de ajuste, la inmediata aplicación de los resultados obtenidos. En nuestro análisis supondremos que la variación de una población real puede suponerse como la superposición de una componente determinística responsable del comportamiento global del sistema y su tendencia en el tiempo, y una componente estocástica con el fin de contemplar una multiplicidad de factores que varían azarosamente en el tiempo (temperatura, humedad, enfermedades, presencia del hombre en el ecosistema en estudio, etc.), factores que, hemos supuesto, no producen cambios sustanciales en las propiedades generales del sistema.

## 2. Modelo matemático: planteo y resolución

Cuando la interacción entre las especies es del tipo presa-predador, es decir una de ellas (presa) sirve de alimento a la otra (predador), el sistema de ecuaciones propuesto es el siguiente,

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= (r_1 - a_{12}N_2)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (-r_2 + a_{21}N_1)N_2\end{aligned}\tag{1}$$

donde  $N_1$  es la densidad poblacional de la presa,  $N_2$  la del predador,  $r_1$  y  $r_2$  son los índices de crecimiento de la presa y del predador, respectivamente;  $a_{12}$  mide el grado de perjuicio que origina para la presa la presencia del predador y  $a_{21}$  indica el beneficio que ocasiona para el predador su encuentro con la presa. Todos los coeficientes del sistema (1) son positivos.

Volterra supone, para encontrar la solución de éste sistema, que se verifica la condición  $a_{12} = -a_{21}$ . Nosotros encararemos el problema desde otro punto de vista: definiremos nuevas variables que aseguran la existencia de una integral de movimiento. Los valores de equilibrio del sistema (1) son

$$\begin{aligned}q_1 &= \frac{r_2}{a_{21}}, \\ q_2 &= \frac{r_1}{a_{12}}.\end{aligned}\tag{2}$$

Definimos las nuevas variables  $v_1$  y  $v_2$  del siguiente modo

$$\begin{aligned} v_1 &= \ln \left( \frac{N_1}{q_1} \right), \\ v_2 &= \ln \left( \frac{N_2}{q_2} \right). \end{aligned} \tag{3}$$

En las nuevas variables el sistema (1) es

$$\begin{aligned} \frac{dv_1}{dt} &= r_1(1 - \exp(v_2)), \\ \frac{dv_2}{dt} &= -r_2(1 - \exp(v_1)). \end{aligned} \tag{4}$$

Suponemos la existencia de una función  $H(v_1, v_2)$  que satisface

$$\frac{d}{dt}H(v_1, v_2) = \frac{\partial H}{\partial v_1} \frac{dv_1}{dt} + \frac{\partial H}{\partial v_2} \frac{dv_2}{dt} = 0. \tag{5}$$

Una condición suficiente para el cumplimiento de la condición (5) es

$$\begin{aligned} \frac{\partial H}{\partial v_1} &= \frac{dv_2}{dt}, \\ \frac{\partial H}{\partial v_2} &= -\frac{dv_1}{dt}, \end{aligned} \tag{6}$$

estas últimas son las ecuaciones de Hamilton, y  $H(v_1, v_2)$  es el hamiltoniano del sistema (4).

De la comparación de los sistemas (4) y (6) se desprende que

$$\frac{\partial H}{\partial v_1} = -r_2(1 - \exp(v_1)), \tag{7}$$

integrando

$$H(v_1, v_2) = -r_2(v_1 - \exp(v_1)) + \phi(v_2), \tag{8}$$

donde  $\phi(v_2)$  es una función arbitraria.

Del mismo modo

$$\frac{\partial H}{\partial v_2} = -r_1(1 - \exp(v_2)), \tag{9}$$

integrando

$$H(v_1, v_2) = -r_1(v_2 - \exp(v_2)) + \vartheta(v_1), \quad (10)$$

donde  $\vartheta(v_1)$  es, también una función arbitraria.

A partir de las ecuaciones (8) y (10) encontramos la expresión general explícita para el hamiltoniano

$$H(v_1, v_2) = -r_2 v_1 - r_1 v_2 + r_2 \exp(v_1) + r_1 \exp(v_2). \quad (11)$$

Esta expresión, puede ser descompuesta en dos términos, cada uno dependiendo de una variable, esto es

$$H(v_1, v_2) = H_1(v_1) + H_2(v_2), \quad (12)$$

donde

$$H_1(v_1) = -r_2 v_1 + r_2 \exp(v_1), \quad (13)$$

$$H_2(v_2) = -r_1 v_2 + r_1 \exp(v_2).$$

Es claro que la suma de ambos términos,  $H_1$  y  $H_2$ , permanece constante en el tiempo, no necesariamente cada uno de ellos.

Sea

$$V = -r_2 v_1 + r_2 \exp(v_1), \quad (14)$$

por (11), se verifica también que

$$V = r_1 v_2 - r_1 \exp(v_2) + H, \quad (15)$$

con  $H$  constante. En la Fig. 1, se han graficado las curvas  $V$  vs.  $v_1$  a la izquierda y  $V$  vs.  $v_2$  a la derecha, esta última para tres valores distintos de  $H$ .

La curva de la izquierda tiene un mínimo en  $v_1 = 0$ ,  $V = r_2$ . La curva de la derecha presenta un máximo cuando  $v_2 = 0$ ,  $V = H - r_1$ . Se han representado tres casos diferenciándose entre sí por el valor de  $H$  (que queda fijado por las condiciones iniciales del problema, o el conocimiento de la densidad poblacional de cada especie en un instante). En el caso que  $H < r_1 + r_2$ , el mínimo de la función  $V$  vs.  $v_1$ , es mayor que el máximo de la función  $V$  vs.  $v_2$ , no existiendo valores reales para  $v_1$  y  $v_2$  que satisfagan simultáneamente las relaciones (14) y (15). Si se verifica que  $H = r_1 + r_2$ , el sistema se encuentra en su estado de equilibrio, la única solución compatible es  $v_1 = 0$  y  $v_2 = 0$  (o sea  $N_1 = q_1$ ,  $N_2 = q_2$ ). La tercera posibilidad se presenta cuando  $H > r_1 + r_2$ , en este caso la variación de  $v_1$  está acotada por su valor mínimo  $v_{1m}$ , y su valor máximo  $v_{1M}$ . Análogamente  $v_2$  varía entre  $v_{2m}$  (mínimo) y  $v_{2M}$  (máximo). Esta variación de  $v_1$  y de  $v_2$  da lugar a una trayectoria

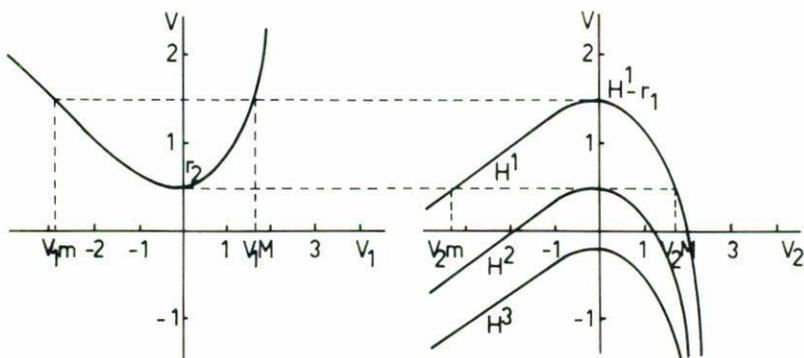


FIGURA 1. Representación gráfica de  $V(v_1, v_2)$  vs.  $v_1$  (izquierda) y vs.  $v_2$  con tres valores de  $H$ :  $H^1 > r_1 + r_2$ ,  $H^2 = r_1 + r_2$  y  $H^3 < r_1 = r_2^2$  (se considera  $r_1 = .4$ ,  $r_2 = .5$ ,  $H^1 = 1.9$ ,  $H^2 = .9$  y  $H^3 = .2$ ).

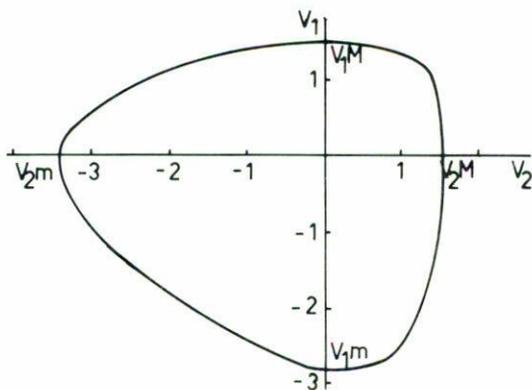


FIGURA 2. Espacio de fases: variación cíclica de las variables  $v_1$  y  $v_2$  (se considera:  $r_1 = .4$ ,  $r_2 = .5$  y  $H = 1.9$ ).

cerrada en el plano  $v_1, v_2$  alrededor del valor de equilibrio  $v_1 = v_2 = 0$ . En la Fig. 2 se representa la trayectoria en el espacio de fases para este caso.

### 3. Consideraciones físicas: teoría mecánico-estadística

Desde el punto de vista físico, la propiedad más importante del sistema es que

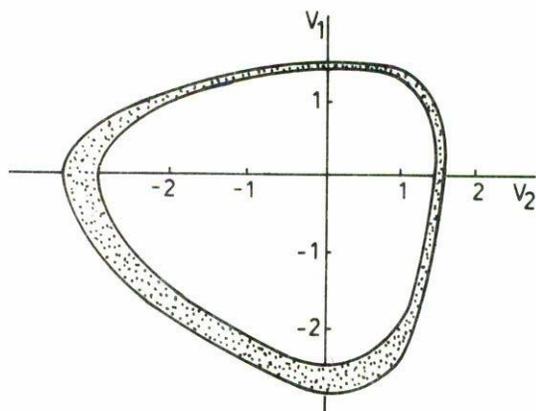


FIGURA 3. Conjunto de puntos imágenes en el espacio de fases, representan un gran número de copias del sistema cuyo valor de  $H$  está comprendido en el intervalo  $[H_1, H_2]$ .

admite la existencia de una constante de movimiento, y ésta es la base sobre la cuál desarrollaremos las consideraciones mecánico-estadísticas.

Es conveniente describir el estado del sistema con dos grados de libertad, por el valor de las variables hamiltonianas  $v_1$  y  $v_2$ . Podemos imaginar, ahora, un espacio euclídeo de dos dimensiones, espacio de fases, tal como el representado en la Fig. 2. Cada estado posible de nuestro sistema queda biunívocamente indicado por un punto en este espacio (punto imagen). El conocimiento del estado del sistema en un tiempo dado determina, con exactitud, el estado que tendrá el sistema en cualquier otro tiempo. En particular, conocer el estado inicial del sistema, determina la trayectoria a seguir por el punto imagen en el espacio de fases.

Supongamos que consideramos un gran número de copias del sistema cuyo valor del hamiltoniano está comprendido dentro del intervalo  $dH = H_2 - H_1$ , los puntos representativos de todas las copias estarán distribuidos en el espacio de fases entre las trayectorias correspondientes a valores del hamiltoniano  $H_1$  y  $H_2$ , esto se muestra en la Fig. 3. Estos puntos viajan siguiendo trayectorias cerradas dentro de la zona sombreada. Su sentido de giro es antihorario.

La densidad local de puntos de fase, en cualquier región del espacio de fases, permanece constante en el tiempo. Esta propiedad, importante para la construcción del andamiaje estadístico, corresponde al teorema de Liouville, cuya validez demostraremos. Si  $\rho(v_1, v_2)$  indica la densidad de puntos en el espacio de fases, la ecuación de continuidad es

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial(\rho \dot{v}_1)}{\partial v_1} + \frac{\partial(\rho \dot{v}_2)}{\partial v_2} = 0, \quad \dot{v} = \frac{dv}{dt}, \quad (16)$$

o sea

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \rho \frac{\partial \dot{v}_1}{\partial v_1} + \dot{v}_1 \frac{\partial \rho}{\partial v_1} + \rho \frac{\partial \dot{v}_2}{\partial v_2} + \dot{v}_2 \frac{\partial \rho}{\partial v_2} = 0, \tag{17}$$

pero según las ecuaciones del sistema (4)

$$\frac{\partial \dot{v}_1}{\partial v_1} = \frac{\partial \dot{v}_2}{\partial v_2} = 0,$$

entonces la ecuación (17) queda

$$\frac{d\rho}{dt} = \frac{\partial \rho}{\partial t} + \dot{v}_1 \frac{\partial \rho}{\partial v_1} + \dot{v}_2 \frac{\partial \rho}{\partial v_2} = 0 \tag{18}$$

demostrándose de este modo el teorema de Liouville.

Por consiguiente, podemos asegurar que establecida una distribución uniforme para el conjunto de puntos imágenes dentro de un intervalo de “energía”, esta distribución permanecerá uniforme, esto significa que los puntos de fase no tenderán a agruparse o congregarse con preferencia en alguna región del espacio.

Kerner (1957) postuló que los puntos imágenes se encuentran distribuidos con la siguiente ley de probabilidad

$$\rho_i = \frac{\exp(-\beta H_i)}{\int \exp(-\beta H_i) dv_i} \quad (i = 1, 2). \tag{19}$$

Esta distribución es una proposición básica de la mecánica estadística y define una asamblea canónica.  $1/\beta$  es una constante característica del sistema en estudio y Kerner la denominó ecotemperatura de la asociación. El factor que figura en el denominador de la Ec. (19) normaliza la distribución, es decir

$$\int \rho_i dv_i = 1. \tag{20}$$

Una ley similar propondremos para el caso que se contemple el problema bidimensional. La distribución de probabilidad será

$$\rho(v_1, v_2) = \frac{\exp(-\beta H(v_1, v_2))}{\iint \exp(-\beta H(v_1, v_2)) dv_1 dv_2}. \tag{21}$$

En cumplimiento de la hipótesis ergódica [véase por ejemplo Khinchin (1959)], el promedio de cualquier función  $f(v_i)$ , podrá ser evaluado de la siguiente manera,

$$\langle f(v_i) \rangle = \frac{\int \exp(-\beta H(v_i)) f(v_i) dv_i}{\int \exp(-\beta H(v_i)) dv_i}. \tag{22}$$

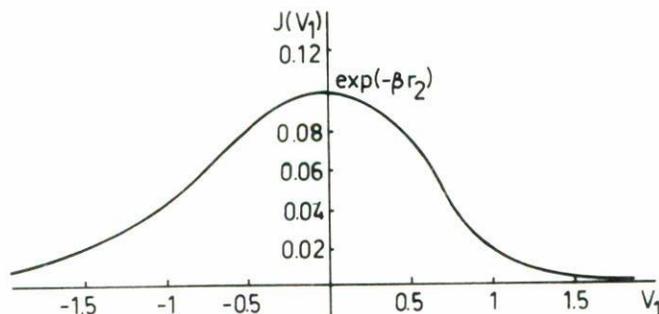


FIGURA 4. Representación gráfica de  $j(v_1)$  vs.  $v_1$  ( $r_2 = .5$ ;  $\beta = 4.5$ ).

Debido a que  $H(v_1, v_2) = H_1(v_1) = H_2(v_2)$ , se verifica que

$$\langle f_1(v_1)f_2(v_2) \rangle = \langle f_1(v_1) \rangle \langle f_2(v_2) \rangle. \tag{23}$$

La función  $Z(v_1, v_2)$  definida por

$$Z(v_1, v_2) = \int \int \exp(-\beta H(v_1, v_2)) dv_1 dv_2 \tag{24}$$

es la función de partición en el caso bidimensional. Esta puede ser expresada como

$$Z(v_1, v_2) = Z_1(v_1)Z_2(v_2), \tag{25}$$

donde  $Z_1(v_1) = \int \exp(-\beta H_1) dv_1$  y  $Z_2(v_2) = \int \exp(-\beta H_2) dv_2$ . Realizando el cambio de variables  $x_1 = \exp(v_1)$  y  $x_2 = \exp(v_2)$  e integrando se obtiene

$$Z(v_1, v_2) = (\beta r_2)^{(-\beta r_2)} (\beta r_1)^{(-\beta r_1)} \Gamma(\beta r_2) \Gamma(\beta r_1) \tag{26}$$

(en esta expresión  $\Gamma$  es la función gamma).

La probabilidad de que la variable  $v_1$  tome un valor comprendido en el intervalo  $v_1$  y  $v_1 + dv_1$  es

$$P_1 dv_i = \frac{1}{Z_i} \exp(-\beta H_1) dv_1 = \frac{1}{Z_1} J(v_1) dv_1. \tag{27}$$

En la Fig. 4 se ha representado gráficamente  $J(v_1)$  vs  $v_1$ . El máximo corresponde

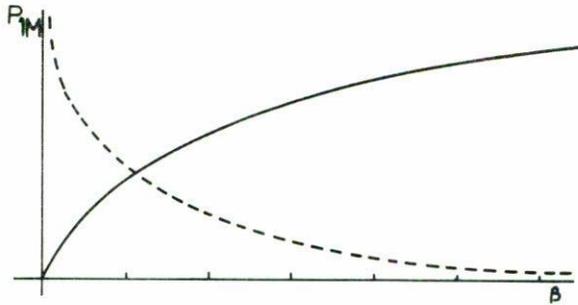


FIGURA 5. Representación gráfica del máximo de la probabilidad,  $P_{1M}$ , en función de  $\beta$ . Con trazos se representa  $P_{1M}$  vs.  $T$ .

al valor  $v_1 = 0$  (en términos de la densidad poblacional la probabilidad es máxima cuando  $N_1 = q_1$ ).

Consideremos la variación del máximo de la probabilidad como función de  $\beta$ . Con tal fin escribimos la expresión (27) con  $v_1 = 0$

$$P_{1M}(\beta) = \frac{\exp(-\beta r_2)(\beta r_2)^{(\beta r_2)}}{\Gamma(\beta r_2)}, \quad (28)$$

cuando  $\beta \rightarrow 0$  (con valores positivos)  $P_{1M} \rightarrow 0$ . Si  $\beta \rightarrow \infty$  utilizando propiedades de la función gamma y luego la fórmula de Stirling, se obtiene la siguiente expresión

$$P_{1M} = \frac{(\beta r_2)}{e\{2\pi(\beta r_2 - 1)\}^{1/2}} \left\{ \frac{\beta r_2}{\beta r_2 - 1} \right\}^{(\beta r_2 - 1)} \quad (29)$$

En la figura 5 se representa el comportamiento gráfico de la función  $P_{1M}$  vs.  $\beta$  (superpuesta con ella se representa con trazos la variación de  $P_{1M}$  en función de la ecotemperatura  $T$ ).

La ecotemperatura del sistema es, por tanto, una medida del "orden" existente en el mismo. Si  $T \rightarrow 0$  la curva de la Fig. 4 presenta un pico muy agudo en  $v_1 = 0$ . Mientras que cuando  $T$  aumenta, es menos probable que el sistema se encuentre en su estado de equilibrio ( $v_1 = 0$ ) produciéndose un "ensanchamiento" de dicha curva. Entonces se convierte la variable  $T$  en una medida de la dispersión de  $v_1$  con respecto al valor de equilibrio.

A continuación calcularemos los promedios de algunas funciones generales de interés ecológico. En primer lugar, evaluaremos el promedio de la función  $\exp(v_1)$

(=  $N_1/q_1$ ):

$$\begin{aligned} \langle \exp(v_1) \rangle &= \frac{1}{Z_1} \int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta H_1) \exp(v_1) dv_1 \\ &= \frac{1}{Z_1} \int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta r_2 v_1) \exp[-\beta r_2 \exp(v_1)] dv_1, \end{aligned}$$

cambiando de variables, si  $x_1 = \exp(v_1)$ , entonces

$$\begin{aligned} \langle x_1 \rangle &= \frac{1}{Z_1} \int_{-\infty}^{\infty} x_1^{\beta r_2} \exp(-\beta r_2 x_1) x_1 dx_1 \\ &= \frac{(\beta r_2)^{\beta r_2} (\beta r_2 + 1)}{\Gamma(\beta r_2) (\beta r_2)^{(\beta r_2 + 1)}} \end{aligned}$$

recordando que  $\Gamma(x + 1) = x\Gamma(x)$ , la última expresión se reduce a

$$\langle x_1 \rangle = 1.$$

La última expresión indica que

$$\langle N_1 \rangle = q_1. \tag{30}$$

En forma análoga se demuestra que

$$\langle N_2 \rangle = q_2. \tag{31}$$

El valor medio de las densidades poblacionales coincide con el valor de equilibrio del sistema de ecuaciones originales propuesto.

El promedio de variación de la densidad poblacional con el tiempo es

$$\begin{aligned} \left\langle \frac{dN_1}{dt} \right\rangle &= \left\langle q_1 \exp(v_1) \frac{dv_1}{dt} \right\rangle = \left\langle q_1 \exp(v_1) \frac{-\partial H}{\partial v_2} \right\rangle \\ &= \frac{1}{Z} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta H) q_1 \exp(v_1) \frac{-\partial H}{\partial v_2} dv_1 dv_2 \\ &= \frac{q_1}{Z} \int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta H_1 + v_1) dv_1 \int_{-\infty}^{\infty} -\frac{1}{\beta} \frac{d}{dv_2} [\exp(-\beta H_2)] dv_2. \end{aligned}$$

Si como antes cambiamos de variables en la primer integral, operando conveniente-

mente, resulta que

$$\left\langle \frac{dN_1}{dt} \right\rangle = \frac{q_1}{Z} \Gamma(\beta r_2 + 1) \frac{-1}{\beta} \exp(-\beta H_2) \Big|_{-\infty}^{\infty} = 0, \quad (32)$$

de igual modo se demuestra que

$$\left\langle \frac{dN_2}{dt} \right\rangle = 0. \quad (33)$$

A continuación calcularemos el promedio de la función  $B_1 = v_1(dH_1/dv_1)$

$$\langle B_1 \rangle = \frac{1}{Z_1} \int_{-\infty}^{\infty} \frac{-1}{\beta} v_1 \frac{d}{dv_1} [\exp(-\beta H_1)] dv_1,$$

integrando por partes

$$\langle B_1 \rangle = \frac{-1}{\beta Z_1} \left[ v_1 \exp(-\beta H_1) \Big|_{-\infty}^{\infty} - \int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta H_1) dv_1 \right].$$

El primer término del corchete es 0 y el segundo es  $Z_1$ , por lo tanto,

$$\langle B_1 \rangle = \frac{1}{\beta}. \quad (34)$$

De modo análogo, si  $B_2 = v_2(dH_2/dv_2)$ , su promedio es

$$\langle B_2 \rangle = \frac{1}{\beta}. \quad (35)$$

Se demuestra fácilmente que

$$\left\langle v_2 \frac{dH_1}{dt} \right\rangle = \left\langle v_1 \frac{dH_2}{dt} \right\rangle = 0. \quad (36)$$

Las ecuaciones (34), (35) y (36) son equivalentes al teorema de equipartición generalizados de la mecánica estadística. El mismo afirma que

$$\left\langle x_i \frac{\partial H}{\partial x_j} \right\rangle = \delta_{ij} kT,$$

donde  $x_i$  son las coordenadas generalizadas del sistema físico en estudio y  $H$  el hamiltoniano del mismo. Estos resultados son coincidentes a los encontrados por Kerner para el caso general de  $n$  poblaciones interactuantes con la condición de antisimetría de los parámetros. Partiendo de las ecuaciones (34) y (35) se encuentra

la siguiente expresión para la ecotemperatura del sistema,

$$T = \langle v_1(-r_2 + r_2 \exp(v_1)) \rangle = \langle v_2(-r_1 + r_1 \exp(v_2)) \rangle. \quad (37)$$

Un mejor conocimiento del significado de la ecotemperatura se obtiene si evaluamos el promedio de  $(dH_1/dt)^2$ . Esta función es una medida de la dispersión de  $N_1$  respecto de su promedio  $q_1$ ,

$$\left( \frac{dH_1}{dv_1} \right)^2 = (-r_2 + r_2 \exp(v_1))^2 = a_{21}^2 (N_1 - q_1)^2, \quad (38)$$

y su promedio es

$$\begin{aligned} \left\langle \left( \frac{dH_1}{dv_1} \right)^2 \right\rangle &= \frac{-1}{Z_1} \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{dH_1}{dv_1} \right)^2 \exp(-\beta H_1) dv_1 \\ &= \frac{-1}{\beta Z_1} \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{dH_1}{dv_1} \right) \left[ \frac{d}{dv_1} (\exp(-\beta H_1)) \right] dv_1. \end{aligned}$$

integrando por partes

$$\left\langle \left( \frac{dH_1}{dv_1} \right)^2 \right\rangle = \frac{-1}{\beta Z_1} \left[ \exp(-\beta H_1) \Big|_{v_1=-\infty}^{v_1=\infty} + \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d^2 H_1}{dv_1^2} \right) \exp(-\beta H_1) \right] dv_1,$$

el primer término del corchete es nulo; para resolver la integral en el segundo término, tenemos en cuenta que

$$\left( \frac{d^2 H_1}{dv_1^2} \right) = r_2 + \frac{dH_1}{dv_1},$$

análogamente

$$\left( \frac{d^2 H_1}{dv_1^2} \right) = a_{21}^2 \langle (N_1 - q_1)^2 \rangle = \frac{r_2}{\beta} \quad (39)$$

y

$$\left( \frac{d^2 H_2}{dv_2^2} \right) = a_{12}^2 \langle (N_2 - q_2)^2 \rangle = \frac{r_1}{\beta} \quad (40)$$

de las dos últimas ecuaciones concluimos que

$$T = \frac{a_{21}^2}{r_2} \langle (N_1 - q_1)^2 \rangle = \frac{a_{12}^2}{r_1} \langle (N_2 - q_2)^2 \rangle. \quad (42)$$

La ecotemperatura es, por tanto, una medida de la dispersión de la fluctuación de la densidad poblacional respecto de su estado de equilibrio.  $T = 0$  implica que el sistema se encuentra en el estado estacionario, las poblaciones toman los valores  $q_1$  y  $q_2$ , respectivamente, los que se mantienen constantes en el tiempo.

#### 4. Conexión con la termodinámica

Las magnitudes físicas importantes relacionadas con un sistema en particular pueden ser expresadas en función del  $\ln Z$ , donde  $Z$  es la función de partición del sistema. En nuestro caso, a partir de la consideración de que los puntos imágenes en el espacio de fases presentan una distribución canónica, encontramos la expresión de  $Z$ . De la expresión (25), se obtiene que

$$Z = Z_1 Z_2 = (\beta r_2)^{(-\beta r_2)} \Gamma(\beta r_2) (\beta r_1)^{(-\beta r_1)} \Gamma(\beta r_1),$$

tomando logaritmo natural

$$\begin{aligned} \ln Z &= \ln Z_1 + \ln Z_2 \\ &= -\beta r_2 \ln(\beta r_2) + \ln \Gamma(\beta r_2) - \beta r_1 \ln(\beta r_1) + \ln \Gamma(\beta r_1), \end{aligned} \tag{42}$$

esta relación fundamental será usada en lo sucesivo.

La expresión encontrada para el hamiltoniano presenta dos términos, cada uno de ellos como función de sólo una de las variables, esto es:  $H(v_1, v_2) = H_1(v_1) + H_2(v_2)$ .  $H_1$  y  $H_2$  no permanecen, necesariamente, constantes en el tiempo. En términos físicos, la energía interna media asociada a la primer población es

$$\langle H_1 \rangle = \frac{1}{Z_1} \int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta H_1) H_1 dv_1$$

o equivalentemente

$$\langle H_1 \rangle = \frac{-\frac{\partial}{\partial \beta} \int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta H_1) dv_1}{\int_{-\infty}^{\infty} \exp(-\beta H_1) dv_1}, \tag{43}$$

expresión que puede escribirse como

$$\langle H_1 \rangle = -\frac{\partial}{\partial \beta} \ln Z_1. \tag{44}$$

Análogamente

$$\langle H_2 \rangle = -\frac{\partial}{\partial \beta} \ln Z_2. \tag{45}$$

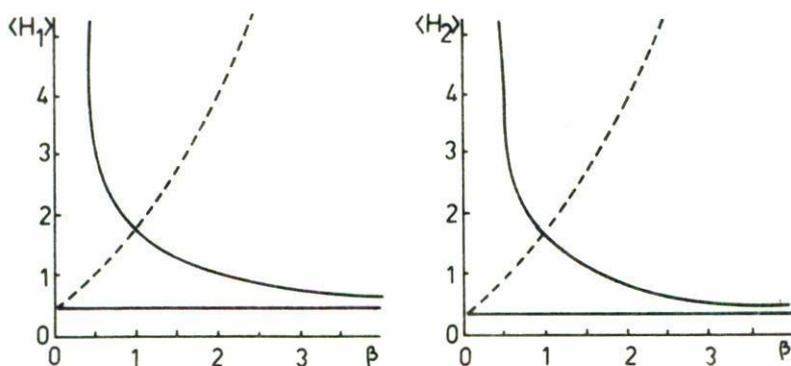


FIGURA 6. Representación gráfica de  $\langle H_1 \rangle$  vs.  $\beta$  (izquierda) y de  $\langle H_2 \rangle$  vs.  $\beta$ . Con trazos se muestra la variación de ambas funciones con  $T$  (se considera  $\Gamma_1 = 0.4$  y  $\Gamma_2 = 0.5$ ).

Teniendo en cuenta la expresión (42), la ecuación (44) es

$$\langle H_2 \rangle = r_2 + r_2 \ln(\beta r_2) - r_2 \psi(\beta r_2), \tag{46}$$

donde  $\psi(x) = \frac{d}{dx} \ln(\Gamma(x))$  es la función digamma. Esta función admite el siguiente desarrollo en serie

$$\psi(x) = \ln x - \sum_{k=0}^{\infty} \left[ \frac{1}{(x+k)} - \ln \left( 1 + \frac{1}{(x+k)} \right) \right]. \tag{47}$$

Utilizando este desarrollo en la Ec. (46) se obtiene

$$\langle H_1 \rangle = r_2 + r_2 \sum_{k=0}^{\infty} \left[ \frac{1}{(\beta r_2 + k)} - \ln \left( 1 + \frac{1}{(\beta r_2 + k)} \right) \right], \tag{48}$$

razonando de un modo similar, se obtiene

$$\langle H_2 \rangle = r_1 + r_1 \sum_{k=0}^{\infty} \left[ \frac{1}{(\beta r_1 + k)} - \ln \left( 1 + \frac{1}{(\beta r_1 + k)} \right) \right]. \tag{49}$$

Las dos últimas ecuaciones permiten inferir que cuando  $\beta \rightarrow \infty$  ( $T \rightarrow 0$ ) entonces  $\langle H_1 \rangle \rightarrow r_2$  y  $\langle H_2 \rangle \rightarrow r_1$ . Este resultado es coincidente con la conclusión que se obtiene, con las mismas hipótesis, en las Ecs. (13). Por otro lado, de las Ecs. (48) y (49) se desprende que si  $\beta \rightarrow 0$  ( $T \rightarrow \infty$ ) entonces  $\langle H_1 \rangle \rightarrow \infty$  y  $\langle H_2 \rangle \rightarrow \infty$ .

En la Fig. 6 se han trazado las curvas que representan la variación de  $\langle H_1 \rangle$  y de  $\langle H_2 \rangle$  como funciones de  $\beta$ . Superpuesta con estas curvas se representa la variación de estas funciones con respecto a la ecotemperatura. Tanto  $\langle H_1 \rangle$  como  $\langle H_2 \rangle$  son funciones crecientes con  $T$ . Ahora calcularemos el valor medio de la dispersión de  $H_1$  respecto de su promedio, esto es

$$\langle (\Delta H_1)^2 \rangle = \langle (H_1 - \langle H_1 \rangle)^2 \rangle = \langle H_1^2 \rangle - \langle H_1 \rangle^2 \tag{50}$$

pero

$$\langle H_1^2 \rangle = \frac{1}{Z_1} \left( \frac{\partial^2 Z_1}{\partial \beta^2} \right)^2, \tag{51}$$

la última expresión puede ser escrita en función de  $\langle H_1 \rangle^2$ , pues

$$\begin{aligned} \langle H_1^2 \rangle &= \frac{\partial}{\partial \beta} \left[ \frac{1}{Z_1} \frac{\partial Z_1}{\partial \beta} \right] + \left[ \frac{1}{Z_1} \frac{\partial Z_1}{\partial \beta} \right]^2 \\ &= -\frac{\partial \langle H_1 \rangle}{\partial \beta} - \langle H_1 \rangle^2. \end{aligned} \tag{52}$$

De esta última relación concluimos que

$$\langle H_1^2 \rangle - \langle H_1 \rangle^2 = -\frac{\partial \langle H_1 \rangle}{\partial \beta} \tag{53}$$

por tanto

$$\langle (\Delta H_1)^2 \rangle = \frac{\partial^2 \ln Z_1}{\partial \beta^2} = -\frac{r_2}{\beta} - r_2^2 \psi'(\beta r_2), \tag{54}$$

donde  $\psi'(x) = d\psi(x)/dx$  es la función trigamma. Si en la ecuación (54) desarrollamos en serie la función trigamma, obtenemos

$$\langle (\Delta H_1)^2 \rangle = -\frac{r_2}{\beta} + r_2^2 \sum_{n=0}^{\infty} \frac{1}{(\beta r_2 + n)^2}. \tag{55}$$

En la Fig. 7 se representa el comportamiento gráfico de  $\langle (\Delta H_1)^2 \rangle$  como función de  $\beta$  y de  $T$ .

Una expresión similar a la (55) puede deducirse para  $\langle (\Delta H_2)^2 \rangle$ . Pueden ser evaluadas de igual modo las variables termodinámicas convencionales. Como ejemplo, encontraremos la expresión de la energía libre de Helmholtz. Conocida la función de partición del sistema, dada por la expresión (26), la variable termodinámica antes

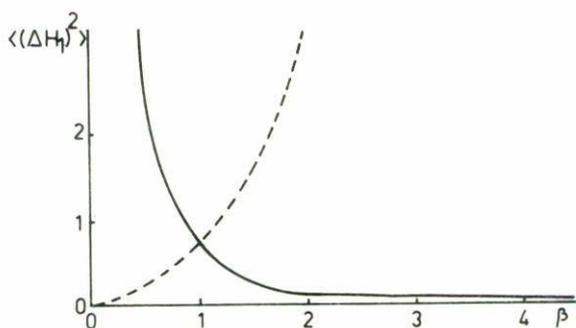


FIGURA 7. Representación gráfica de  $\langle (\Delta H_1)^2 \rangle$  vs.  $\beta$ . Con trazos se representa la misma función vs.  $T$  (se considera  $r_2 = .5$ ).

mencionada está definida como sigue

$$\begin{aligned}
 F &= \frac{1}{\beta} \ln Z \\
 &= r_2 \ln(\beta r_2) - \frac{1}{\beta} \ln \Gamma(\beta r_2) + r_1 \ln(\beta r_1) - \frac{1}{\beta} \ln \Gamma(\beta r_1).
 \end{aligned}
 \tag{56}$$

Esta función puede expresarse como suma de contribuciones individuales de cada una de las poblaciones, esto es

$$F = F_1 + F_2, \tag{57}$$

donde

$$F_1 = r_2 \ln(\beta r_2) - \frac{1}{\beta} \ln \Gamma(\beta r_2) \tag{58}$$

y

$$F_2 = r_1 \ln(\beta r_1) - \frac{1}{\beta} \ln \Gamma(\beta r_1) \tag{59}$$

$F_i$  es la energía asociada con la  $i$ -ésima especie.

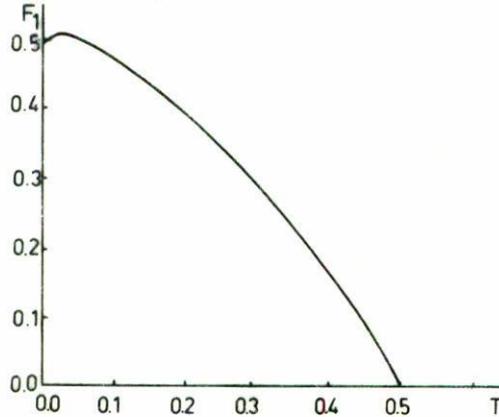


FIGURA 8. Representación gráfica de  $F_1$  vs.  $T$  (se considera  $r_2 = .5$ ).

Expandiendo en serie la función  $\ln \Gamma(\beta r_2)$  se obtiene

$$F_i = r_2 - \frac{1}{2\beta} \ln(\beta r_j) - \frac{1}{\beta} \ln \sqrt{2\pi} - \frac{1}{2\beta} \sum_{m=1}^{\infty} \frac{m}{(m+1)(m+2)} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{1}{(\beta r_j + n)^{(m+1)}} \quad (i = 1, 2; j = 1, 2; i \neq j). \tag{60}$$

En función de la ecotemperatura la energía libre de Helmholtz es

$$F_i = r_j + \frac{1}{2} [\ln r_j - \ln T - \ln 2\pi - A_j(T)] T \tag{61}$$

donde

$$A_j(T) = \sum_{m=1}^{\infty} \frac{m}{(m+1)(m+2)} \sum_{n=1}^{\infty} \frac{1}{(r_j/T + n)^{(m+1)}} \quad (j = 1, 2),$$

verificándose que

$$\lim_{T \rightarrow 0} A_j(T) = 0$$

$$\lim_{T \rightarrow \infty} A_j(T) = \text{constante}$$

(pues la serie  $\sum_{n=1}^{\infty} (1/n)^p$  es convergente si  $p > 1$ ). En la Fig. 8 se representa gráficamente  $F_1$  vs  $T$ .

El conocimiento de la energía libre de Helmholtz posibilita encontrar la expresión de la entropía del sistema, de la relación termodinámica

$$F = \langle H \rangle - TS, \quad (62)$$

derivando con respecto a  $T$  se obtiene (en general la función  $F$  tiene como variables independientes la temperatura y el volumen del sistema considerado, en nuestro caso la única variable con significado físico es la ecotemperatura)

$$\frac{\partial F}{\partial T} = \frac{\partial \langle H \rangle}{\partial T} - S - T \frac{\partial S}{\partial T}, \quad (63)$$

a la derecha de esta igualdad, el primero y el tercer término son equivalentes, la capacidad calorífica a volumen constante es

$$C_v = \frac{\partial \langle H \rangle}{\partial T} = T \frac{\partial S}{\partial T}.$$

Por lo tanto, la Ec. (63) nos provee una forma directa de calcular la entropía asociada con la población  $i$ -ésima:

$$S_i = -\frac{\partial F_i}{\partial T}. \quad (64)$$

Utilizando la ecuación (61) obtenemos

$$S_i = \frac{1}{2}[k_j + \ln T + A_j'(T)T + A_j(T)] \quad (i = 1, 2; j = 1, 2; i \neq j), \quad (65)$$

donde

$$k_j = 1 + \ln 2\pi - \ln r_j \quad \text{y} \quad A_j'(T) = \frac{d}{dT} A_j(T).$$

En la Fig. 9 se representa la gráfica de  $S_1$  vs.  $T$ . El estado estacionario  $N_1 = q_1$ ,  $N_2 = q_2$ , al cuál corresponde  $T = 0$ , tiene el valor de entropía  $S = -\infty$ . Esta función es rápidamente creciente con  $T$ , y le asignaremos el sentido usual de la entropía como medida del orden del sistema.

## 5. Aplicaciones

A modo de ejemplo estudiaremos el comportamiento de algunas poblaciones reales donde pueden ser aplicados los conceptos hasta aquí desarrollados.

Si fuera posible determinar a partir de las curvas experimentales el valor de dos de los parámetros pertenecientes al sistema de ecuaciones iniciales, en virtud de las relaciones encontradas, se puede calcular el resto de los coeficientes y, de

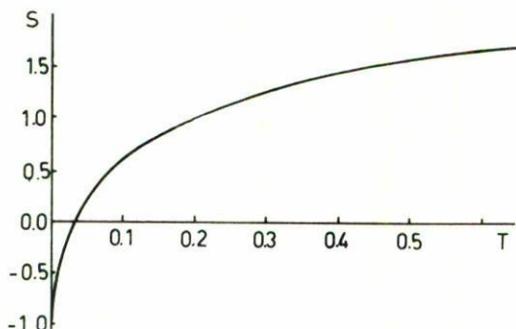


FIGURA 9. Representación gráfica de  $S_1$  vs.  $T$  (se considera  $v_2 = .5$ ).

este modo, trazar las curvas teóricas. En seguida mostraremos un camino que nos permite determinar la tasa de crecimiento aproximada de la presa, y a partir de este valor queda determinado, unívocamente, la tasa de multiplicación del predador.

Considerando la primera ecuación del sistema (4), e igualando a cero, obtenemos

$$\frac{dv_1}{dt} = r_1(1 - \exp(v_2)) = 0, \quad (66)$$

de esta relación podemos encontrar el tiempo  $\bar{t}$  para los puntos críticos de la función  $dv_1/dt$ . La condición (66) se satisface cuando

$$v_2(\bar{t}) = 0, \quad (67)$$

derivando nuevamente  $v_1$  respecto de  $t$ , y evaluando en  $t = \bar{t}$  se obtiene

$$\left. \frac{d^2v_1}{dt^2} \right|_{t=\bar{t}} = -r_1 \exp(v_2(\bar{t})) \left. \frac{dv_2}{dt} \right|_{t=\bar{t}} = -r_1 \left. \frac{dv_2}{dt} \right|_{t=\bar{t}}. \quad (68)$$

De esta ecuación se desprende que si  $dv_2/dt$  en  $t = \bar{t}$  es mayor que cero, entonces  $v_1(t)$  tiene un máximo en este tiempo, y vale también que si  $dv_2/dt$  es negativo en  $t = \bar{t}$ ,  $v_1(t)$  presenta un mínimo en dicho tiempo. Consideramos la segunda de las alternativas planteadas, esto es, en  $t = \bar{t}$   $v_1$  toma su valor mínimo  $v_{1m}$  y se verifica que  $v_2(\bar{t}) = 0$ . Sea  $\bar{t}'$  el tiempo para el cual  $v_2$  toma su valor mínimo  $v_{2m}$  y, en consecuencia, se cumple que  $v_1(\bar{t}') = 0$ . Si aplicamos para estos dos tiempos la condición de ser  $H$  constante de movimiento, obtenemos la siguiente relación

general

$$\begin{aligned} H(\bar{t}) &= H(\bar{t}') - r_2 v_{im} + r_2 \exp(v_{im}) + r_1 \\ &= -r_1 v_{2m} + r_1 \exp(v_{2m}) + r_2, \end{aligned} \quad (69)$$

de aquí podemos despejar  $r_2$  como función de  $r_1$  y de valores que pueden extraerse de las curvas poblacionales experimentales

$$r_2 = \left[ \frac{\exp(v_{2m}) - v_{2m} - 1}{\exp(v_{1m}) - v_{1m} - 1} \right] r_1. \quad (70)$$

El índice de multiplicación de la presa,  $r_1$ , puede ser obtenido, con buena aproximación, considerando intervalos de tiempo en los que la densidad poblacional del predador alcanza valores mínimos. En tales intervalos podemos suponer partiendo del sistema (1) que

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \quad (71)$$

cuya solución es

$$N_1(t) = N_1(0) \exp(r_1 t), \quad (72)$$

tomando logaritmo natural

$$\ln N_1(t) = \ln N_1(0) + r_1 t. \quad (73)$$

La pendiente de la recta que resulta de graficar  $\ln N_1(t)$  vs.  $t$  da el valor de la tasa de multiplicación de la presa.

El primer ejemplo que analizaremos se trata de una experiencia de laboratorio realizada por Huffaker (1957) con dos tipos de ácaros. La densidad poblacional de cada una de las especies fue medida cada cinco días durante un lapso de siete meses. Para efectos de nuestro estudio, hemos considerado como tiempo inicial ( $t = 0$ ) al día veinticinco de comenzada la experiencia. En la segunda columna de la izquierda de la Tabla 1 se muestran, para cada tiempo, los valores experimentales de las densidades poblacionales de ambas especies.

A partir de los valores experimentales se obtiene que  $\langle N_1 \rangle = 995.6$  y  $\langle N_2 \rangle = 11.9$ . Considerando el intervalo de tiempo entre  $t = 30$  y  $t = 50$  se obtuvo, según la técnica descrita anteriormente, que  $r_1 = 0.074$ , y teniendo en cuenta la ecuación (70)  $r_2 = 0.111$ . Con estos resultados y considerando las ecuaciones (30) y (31) se obtiene que:  $a_{12} = 6.2 \times 10^{-3}$  y  $a_{21} = 1.11 \times 10^{-4}$ . Con los valores de las densidades poblacionales iniciales y las constantes anteriores se obtiene el correspondiente listado de las densidades poblacionales según el modelo propuesto (tercera columna de la izquierda en la Tabla 1).

Tiempo	Experimentales		Teóricos		Aleatorios	
	$N_1$	$N_2$	$N_1$	$N_2$	$N_1^*$	$N_2^*$
0	900	36	900.0	36.0	859.2	34.4
5	500	25	461.0	29.7	513.6	26.7
10	250	17	304.2	21.0	347.5	10.1
15	200	12	257.3	14.0	118.2	12.5
20	150	8	260.6	9.3	126.6	9.9
25	200	7	297.7	6.2	493.7	7.6
30	200	6	367.0	4.3	330.2	6.4
35	250	3	474.5	3.1	654.6	0.2
40	350	1	631.6	2.4	737.9	4.7
45	450	1	853.3	2.1	742.8	5.3
50	500	3	1158.7	2.1	1044.1	4.5
55	850	5	1563.3	2.6	1636.3	3.2
60	1600	5	2052.3	4.0	1921.2	5.0
65	1750	15	2485.6	8.2	2626.5	10.5
70	2000	19	2403.2	19.2	2516.0	20.9
75	2000	20	1509.9	33.6	1469.6	34.3
80	1700	16	721.8	35.1	888.5	33.7
85	1400	15	393.8	27.1	311.3	26.8
90	800	35	281.5	18.7	401.0	17.9
95	500	18	252.9	12.4	433.9	11.6
100	550	7	267.1	8.2	181.9	11.5
105	650	7	313.3	5.5	381.8	8.1
110	700	12	392.8	3.9	558.1	4.6
115	700	6	513.2	2.8	358.2	1.2
120	850	1	686.9	2.3	539.5	2.2
125	1150	1	930.7	2.0	794.9	0.6
130	1800	1	1263.8	2.1	1405.9	2.9
135	1900	1	1697.6	2.8	1523.7	0.0
140	1800	1	2196.0	4.8	2202.8	2.7
145	1700	3	2549.8	10.5	2544.9	12.1
150	1800	9	2213.6	23.7	2018.7	23.6
155	1700	20	1232.3	35.8	1459.5	35.7
160	1500	30	590.2	33.3	506.1	33.0
165	500	39	346.3	24.5	300.6	24.4

TABLA 1. Experiencia de Huffaker. Listado de valores poblacionales experimentales, teóricos y éstos últimos más una perturbación aleatoria, como funciones del tiempo expresado en días.

Podemos suponer que la variación de una componente determinística, responsable del comportamiento general del sistema (y que pretende ser expresada por el modelo que hemos propuesto), y una componente estocástica que pretende representar una multiplicidad de factores que varía azarosamente en el tiempo, pero que no originan cambios sustanciales en el comportamiento global del sistema (como por ejemplo cambios en la temperatura, humedad, otros fenómenos climatológicos, presencia circunstancial de otras especies, etc). Se ha definido la variable  $N^*(t)$  de

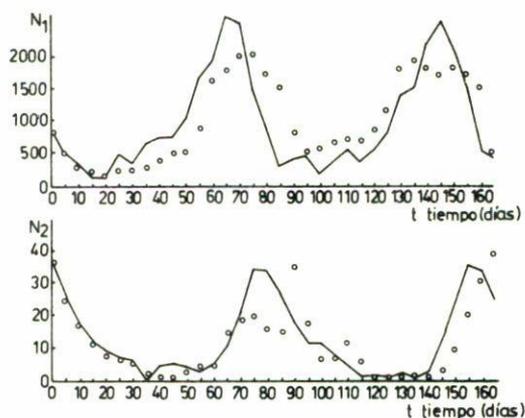


FIGURA 10. Representación gráfica de  $N_1^*$  vs.  $t$ , y de  $N_2^*$  vs.  $t$ . Los valores experimentales se señalan con círculos.

la siguiente manera:

$$N^*(t) = N(t) + a(t), \tag{74}$$

donde  $a(t)$  es una variable aleatoria con media igual a cero, y que suponemos tiene amplitud máxima  $|a|_M = (N_M - N_m)/10$ .  $N_M$  y  $N_m$  son, respectivamente, los valores poblacionales máximo y mínimo.

En la Fig. 10 se representan  $N_1^*$  y  $N_2^*$  como funciones del tiempo. Los puntos experimentales se marcan con pequeños círculos.

El siguiente es un cuadro comparativo entre los resultados teóricos y los experimentales:

	Valor experimental	Predicción teórica	dif. (%)
$\langle N_1 \rangle$	995.59	994.82	—
$\langle N_2 \rangle$	11.91	11.90	—
Periodo	78 a 83 días	78.6 días	—
$\langle H_1 \rangle / r_2$	1.28	1.27	0.78
$\langle H_2 \rangle / r_1$	1.56	1.45	7.00
$\langle (N_1 / \langle N_1 \rangle)^2 \rangle$	$4.01 \times 10^5$	$5.7 \times 10^5$	41.40
$\langle (N_2 - \langle N_2 \rangle)^2 \rangle$	116.43	120.89	3.8

En consecuencia, con el análisis teórico desarrollado se obtiene que

$$\left\langle v_1 \frac{dv_2}{dt} \right\rangle = \left\langle v_2 \frac{-dv_1}{dt} \right\rangle = 0.065,$$

y por tanto la ecotemperatura [véase la Ec. (37)] es

$$T = 0.065.$$

Los valores de la entropía asociadas a las poblaciones son, respectivamente,

$$S_1 = 3.01 \quad \text{y} \quad S_2 = 3.46.$$

El segundo ejemplo que analizaremos se trata de la fluctuación en las poblaciones de liebres (presa) y linces (predadores) en Canadá. Los valores experimentales han sido extraídos del trabajo realizado por MacLulich (1937) y se reproducen, parcialmente, en la Tabla 2 (siguiendo el mismo orden de la tabla 1). Esta tabla ha sido construida con los valores registrados anualmente, entre 1872 y 1901. ( $t = 0$  corresponde al año 1872).

Con los valores experimentales se obtuvo que  $\langle N_1 \rangle = 50700$  y que  $\langle N_2 \rangle = 24433.3$ . El valor calculado para  $r_1$  fue 1.04 y a partir de éste se obtiene que:  $r_2 = .493$ ,  $a_{12} = 4.2 \times 10^{-5}$  y  $a_{21} = 9.7 \times 10^{-6}$ . En la Fig. 11 se representan  $N_1^*$  y  $N_2^*$  como funciones del tiempo. Con pequeños círculos se marcan los puntos experimentales.

El siguiente es un cuadro comparativo de los resultados teóricos con los experimentales:

	Valor experimental	Predicción teórica	dif. (%)
$\langle N_1 \rangle$	50700.00	50734.24	—
$\langle N_2 \rangle$	24433.33	24433.76	—
Periodo	10 a 12 años	9.8 años	—
$\langle H_1 \rangle / r_2$	1.25	1.32	5.60
$\langle H_2 \rangle / r_1$	1.29	1.16	10.07
$\langle (N_1 / \langle N_1 \rangle)^2 \rangle$	$1.40 \times 10^9$	$1.72 \times 10^9$	18.60
$\langle (N_2 - \langle N_2 \rangle)^2 \rangle$	$4.10 \times 10^8$	$2.02 \times 10^8$	50.70

En consecuencia, con el análisis teórico desarrollado se obtiene que

$$\left\langle v_1 \frac{dv_2}{dt} \right\rangle = \left\langle v_2 \frac{-dv_1}{dt} \right\rangle = 0.312$$

y por tanto la ecotemperatura [véase la Ec. (37)] es

$$T = 0.312.$$

Los valores de la entropía asociados a las poblaciones, son respectivamente,

$$S_1 = 3.78 \quad \text{y} \quad S_2 = 2.44.$$

Tiempo	Experimentales		Teóricos		Aleatorios	
	$N_1$	$N_2$	$N_1$	$N_2$	$N_1^*$	$N_2^*$
0	60	10	60.0	10.0	57.9	8.1
1	46	18	105.2	13.5	108.0	10.0
2	50	19	131.1	27.5	133.3	24.2
3	103	43	72.4	47.3	65.1	45.5
4	87	37	26.7	45.0	19.7	45.6
5	68	22	14.3	33.1	24.6	34.6
6	17	15	12.4	22.9	10.5	25.3
7	10	10	15.6	15.9	25.0	12.6
8	17	8	24.6	11.8	30.2	14.4
9	16	8	44.3	9.9	38.5	13.7
10	15	30	81.4	11.0	75.3	13.8
11	46	52	127.1	18.7	130.9	19.4
12	55	75	108.6	39.2	101.8	41.2
13	137	80	42.8	48.8	50.2	51.4
14	137	33	18.1	39.1	24.0	41.0
15	95	20	12.5	27.5	10.4	28.3
16	37	13	13.3	19.0	22.1	17.3
17	22	7	19.1	13.5	14.7	13.2
18	50	6	32.6	10.5	38.9	9.6
19	54	10	60.3	9.9	69.8	9.1
20	65	20	105.9	13.5	101.5	17.2
21	60	35	132.0	27.6	135.6	30.6
22	81	55	72.0	47.7	80.7	48.5
23	95	40	26.3	45.1	18.2	43.2
24	56	28	14.1	33.1	6.3	33.0
25	18	16	12.2	22.8	5.1	21.2
26	5	5	15.4	15.9	22.8	16.8
27	2	6	24.3	11.7	15.2	7.8
28	15	5	43.9	9.8	44.2	7.5
29	2	7	80.5	10.5	81.3	11.3

TABLA 2. Variación de las poblaciones de liebres ( $N_1$ ) y linces ( $N_2$ ) en Canadá como función del tiempo dado en años: valores experimentales, teóricos, y estos últimos, más una perturbación aleatoria. (Cada uno debe multiplicarse por  $10^3$ ).

### Agradecimientos

Uno de los autores (H. Velasco), agradece al árbitro por las opiniones, sugerencias y acotaciones efectuadas en relación con el tema del presente trabajo.

### Referencias

1. Huffaker C., "Experimental Studies on Predation: Dispersion Factors and Predator-Prey Oscillation", *Hilgardia* **27** (1957) 343.
2. Maclulich D. *Fluctuation in the number of varying hare*, Univ. of Toronto Press, Toronto, Ontario, Canadá (1937).
3. Bergerud A., "Prey Switching in a Simple Ecosystem", *Scientific American* **249**, 6 (1983) 116.
4. Lotka A., "Contribution to the General Kinetics of Materials Transformations", *Proc. Nat. Acad. Sci.* **6** (1920) 410.

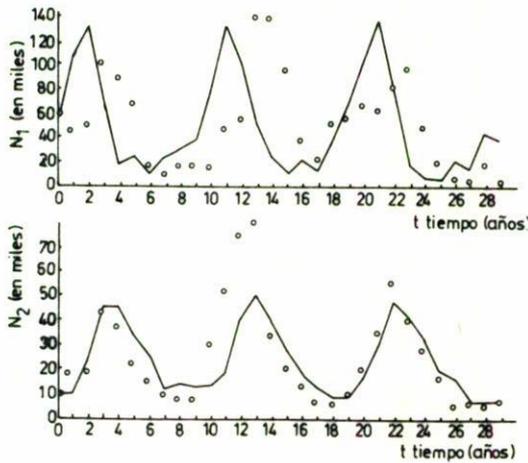


FIGURA 11. Representación gráfica de  $N_1^*$  vs.  $t$  y de  $N_2^*$  vs.  $t$ . Los valores experimentales se señalan con círculos.

5. Lotka A., *Elements of Mathematical Biology*, Dover, New York (1956).
6. Volterra V., *Lecon Sur la Theorie Mathematique de la lutte pour la vie*, Gauthier-Villars, Paris (1931).
7. Volterra V., *Acta Biotheoret.* **3** (1937) 1.
8. Kerner E., "A Statistical Mechanics of Interacting Biological Species", *Bull. Math. Biophys.* **19** (1957) 121.
9. Kerner E., "Further Consideration on Statistical Mechanics on Biological Associations", *Bull. Math. Biophys.* **21** (1959) 217.
10. Kerner E., "On the Volterra-Lotka Principle", *Bull. Math. Biophys.* **23** (1961) 141.
11. Goel N., Maitra S. and Montroll E., "On the Volterra and other Nonlinear Models of Interacting Populations", *Rev. Mod. Phys.* **43** (1971) 231.
12. Kinchin A., *Mathematical Foundations of Statistical Mechanics*, Dover Publications (1949).

**Abstract.** Lotka-Volterra's model is studied without imposing the condition of antisymmetry. A new methodology to solve the problem is developed. Such methodology was basically directed to the obtention of an integral of movement (Hamiltonian) for the original problem, which was obtained from the solution of a system of differential equations in partial derivatives (equations of Hamilton). From the above mentioned integral of movement, a statistical mechanical analysis was developed based on the following points: a) verification of Liouville's theorem, b) assumption that the ergodic hypothesis holds (Birkhoff's theorem), c) proposing that the points in phase space are distributed according with Gibbs canonic law. A number of relations were obtained from the above mentioned hypothesis, and these allowed us to associate magnitudes or functions of easy empirical evaluation with the parameters of the original model. Equivalent laws to the fundamental physical laws of Statistical Mechanics and Thermodynamics were obtained. This results allowed us to contrast theoretical and experimental results.