

# LES LLEIS D'ORGANITZACIÓ DEL CONJUNT DE LA BIOSFERA, LES NECESSITATS I L'ESDEVENIDOR DE L'HOME DINS ELLA

per RAMON MARGALEF

## ECOLOGIA

Una definició de l'ecologia que a mi em plau diu així: ecologia és el que resta quan tot el que és realment important ha rebut un altre nom, com és ara bioquímica, fisiologia, sistemàtica, etc. Ens recorda la migradesa i la trivialitat freqüent dels materials amb què treballa l'ecologia; però també el seu sentit dins les ciències de la vida. Li toca d'estudiar l'estructuració dinàmica d'elements molt diversos per donar la coberta viva del nostre planeta, amb la seva persistència i la seva capacitat de reconstrucció i evolució. Si suposem la biosfera homogeneïtzada, la superfície de la Terra es trobaria recoberta d'un estrat compacte de matèria viva que en alguns llocs arribaria fins prop de 5 cm i en la major part de la superfície seria molt més prima, sotmesa a una degradació i una reconstrucció constants. És un sistema obert mantingut per un flux continu d'energia procedent del Sol, i les velocitats de cicle o renovació són molt variables d'uns punts a uns altres. Això té molt a veure amb les característiques de la superfície de la Terra, que també són diverses d'un punt a un altre. Trobar relacions causals és un dels objectes de l'ecologia. I no resta fora de l'ecologia de preguntar-se per què la vida no ha adoptat la forma d'un estrat compacte com el que imaginàvem i apar quantificada en individus que neixen i moren i pertanyen a espècies discontinües. Per què hi ha plantes i, sobretot, animals, si la vida dels bacteris és tan còmoda. Aquesta mena de problemes se'ls plantegen igualment la genètica i l'evolució; però dins el camp de l'ecologia és potser on duen més cua. No solament hem de preguntar-nos per què hi ha espècies, sinó també per què no n'hi ha massa, per què hi ha cadenes alimentàries d'una complexitat mitjana o «raonable» i si tot això són manifestacions d'una estra-

tègia natural que porta a comunitats més o menys estables, en el qual cas haurem d'introduir algun criteri que ens serveixi per a saber per què uns sistemes tenen èxit i per què altres s'alteren ràpidament.

Tots els problemes pràctics d'explotació i conservació, l'enginyeria de la natura, són qüestions típicament ecològiques. Precisament l'estudi dels canvis induïts en la natura per l'acció de l'home —permeteu-me que el posi de moment en un subsistema diferent— és una de les fonts més importants de materials per a construir l'ecologia. La natura és una caixa misteriosa (la «caixa negra» —*blackbox*— dels cibernetics), l'home la sacseja violentament, l'home observa canvis. L'ecòleg, a partir d'aquests canvis, ha de construir una teoria sobre el funcionament de la biosfera. I a més, des que el món esdevé esquifit, hom demana a l'ecòleg massa sovint que faci de profeta. La veritat és que no sabem prou per afrontar com caldria aquesta responsabilitat.

Crec que el més efectiu serà de dividir aquesta exposició en dues parts. En la primera tractaré dels problemes que em semblen més fonamentals de l'ecologia actual. En la segona, d'aspectes d'aplicació.

\* \* \*

Al meu entendre, els problemes de major interès científic de l'ecologia d'avui giren entorn de comprendre els principis d'organització de sistemes. Qualsevol procés d'organització pot ésser simplificat fins a dir que representa maximitzar o minimitzar una determinada funció. Aquest problema de l'ecologia és compartit amb la genètica i l'evolució. En realitat té una primera formulació en la teoria de la selecció natural. Aquesta teoria tal com és formulada és incompleta. Diem que el millor adaptat sobreviu, sigui un genotip, sigui una espècie, sigui un ecosistema; però no donem un criteri per a valorar l'adaptació. Potser els biòlegs no ens adonem d'aquesta deficiència. Però, des de fora la biologia, es veu molt. En una reunió celebrada a l'Institut Wistar, el 1966 (*Mathematical challenge to the neodarwinian interpretation of evolution*, obra publicada per The Wistar Institute Press, Philadelphia, 1967), hi hagué un canvi de punts de vista bastant animat, i que per a mi resultà deliciós, encara que als biòlegs participants —per cert ben il·lustres— més aviat els tragué de polleguera i perderen completament de vista cap on anaven els trets. El doctor M. SCHÜTZENBERGER, professor de matemàtica de la Universitat de París, resultà potser el més agressiu. Hom parlava dels tipus de predicció dins les diverses ciències i a algú se li ocorregué de dir que l'astronomia era predictiva en el mateix sentit limitat de la biologia, perquè no podia preveure certes agrupacions o figures d'estels. SCHÜTZENBERGER vingué a replicar el següent: «Si l'astronomia hagués de dir que tres estels

fan un triangle cada vegada que fan un triangle i que no el fan quan no el fan, seria una ciència buida. Està bé que les cuques de llum s'atreuïen amb el fanalet i estic segur que això els fa plaer. Però ¿per què altres insectes s'aparellen amb igual eficàcia sense el fanalet? Quan diem que la teoria de l'evolució és una teoria que no pot demostrar-se falsa, volem dir que prepara una resposta específica a cada pregunta específica, i que no hi ha cap principi general que serveixi per a decidir d'antuvi quin tipus d'explicació específica serà usat. Passi el que passi, tot s'explica a posteriori. La construcció de la física ens permet de dir si, en el context actual de la ciència, una certa cosa pot ésser o no; en la biologia, no: hom diu que una cosa no va, "s'explica" que no va, quan no va, i això és molt diferent de la física».

Analitzem millor alguns exemples per a adonar-nos de la realitat i de la importància del problema. Qualsevol fet biològic pot trobar una explicació en termes d'una cadena de causes i efectes, a nivell molecular o organísmic. Però aquesta explicació és a posteriori i per tant gens predictiva; en realitat no és satisfactòria. Per exemple, la proporció relativa dels dos sexes dins els individus d'una espècie pot ésser determinada per mecanismes diversos a escala molecular, i la proporció també varia entre unes espècies i les altres. El lligam entre els dos nivells ha d'ésser una relació d'utilitat. El mecanisme no és el més important; el que importa és el resultat. La vida no té principis i practica un oportunisme descarat. Podem pensar que la selecció natural afavoreix una proporció sexual tal que, donades les característiques de l'espècie, doni el major nombre de descendents o faci que les despeses d'energia siguin mínimes per a produir un nombre suficient de descendents d'una qualitat mínima. Aquest exemple és més de genètica i d'evolució que d'ecologia, encara que pot ésser considerat dins un context ecològic, i em serveix per a fer veure la independència entre el resultat d'una selecció i la causa determinant dels caràcters que se seleccionen, i com a les relacions entre un i altre podem donar, si volem, la forma d'un circuit cibernètic.

Un altre exemple més pròpiament ecològic: dins un grup sistemàtic, amb molta regularitat, els organismes que viuen a temperatura més baixa són de mida major. L'anàlisi mostra que a vegades és perquè tenen més cèl·lules, altres perquè tenen cèl·lules majors, altres, en fi, perquè combinen ambdós principis. L'augment de les dimensions cel·lulars pot ésser degut a diferent hidratació, a politènia, a poliploïdia. Hi ha molts mecanismes bioquímics i genètics, identificats o no identificats, però la selecció els combina de manera que el resultat aconseguit té una uniformitat de la qual el menys que podem dir és que és notable. Comprenem que hi ha una cursa, que les espècies o soques que superen el mínim i passen la meta són aquelles que mostren una certa correspondència entre carac-

terístiques morfològiques i fisiològiques i temperatura ambient; però desitjaríem trobar una expressió senzilla, optimar o maximitzar determinada funció (en sentit matemàtic). Tractant-se de temperatura pensem tot seguit en imposicions de la termodinàmica i pensem en l'entropia. Restem ací, perquè aquest és un terreny perillós i han estat dites moltes nicieses en relació amb l'entropia i la vida. Acontentem-nos de dir que manca conèixer un criteri d'utilitat que ens expliqui si els organismes més grans funcionen millor o es troben millor a una temperatura més aviat baixa. Si no hi ha aquest criteri rigorós, qualsevol teoria de selecció natural és incompleta.

Anem ara a un exemple tret del moll de l'ecologia. Podem veure de maneres diverses la dinàmica (en diem la dinàmica, però molt sovint seria millor de parlar simplement de cinemàtica) de poblacions de diverses espècies que viuen juntes. En la demografia clàssica cada espècie té assignats uns paràmetres de natalitat i mortalitat, sovint definibles en funció d'altres espècies o de factors ambientals, i això porta a models matemàtics molt interessants que tenen la seva arrel en Lotka i Volterra i que, d'una manera global, poden ésser expressats per una matriu de *input-output* com les que ara usen els economistes. Això està bé i és una representació excel·lent de la cibernetica d'un ecosistema. Però la utilitat pràctica és petita per la impossibilitat de conèixer les constants que intervenen en el sistema d'equacions. I la simulació amb computadores, ara d'actualitat, corre el risc de generar monstres de torre de vori.

L'observació ens mostra que els ecosistemes canvien, evolucionen, estan sotmesos al que hom en diu successió ecològica i que és una forma de selecció natural. Qualsevol espècie que compleix millor la seva missió que una altra, substitueix i expulsa aquesta altra, i qualsevol estructura de l'ecosistema que compleix millor la seva missió que una altra és preferida i retinguda. D'aquesta manera es produeix una successió de diversos estadis. Aquella matriu, aquell sistema d'equacions a què ens referíem suara és simplement una descripció matemàtica apropiada d'aquest mecanisme. Però el problema clau és: ¿què vol dir que una espècie, o una part d'ecosistema, o un ecosistema sencer compleix millor la seva missió que un altre? Això no té res a veure amb la forma de determinació bioquímica dels fenòmens i per això hem insistit diverses vegades en el buit que hi ha entre la biologia molecular i el punt de vista de l'evolució i de l'ecologia. D'altra banda l'estratègia de la vida és diversa. Si el món extern canvia de tant en tant d'una manera imprevisible, l'ecosistema millor serà format per poques espècies de gran adaptabilitat i de gran fecunditat, que ràpidament reconstrueixen poblacions delmades; si el món extern és més estable, augmentarà la complexitat de l'ecosistema, hi entraran més espècies i totes elles seran com peces ben ajustades, més restringides en

llurs funcions i en llur significació dins l'ecosistema. Òbviament hi ha ací alguna funció a maximitzar. Potser un punt de vista senzillament termodinàmic no és suficient, si recordem que les diferències en els continguts d'energia entre diferents compostos i entre diferents organismes són petites, i que la vida utilitza una fracció molt petita (posem l'1/2.000) de l'energia que la Terra rep del Sol, i que de qualsevol manera aquesta energia fatalment es degrada. El principi de Le Châtelier, algunes regularitats evidents en el comportament d'homeòstats, es manifesten indubtablement en els ecosistemes; però potser jo hi veuria també principis més anàlegs als identificats en economia. Per exemple, minimitzar el preu pagat (en termes de circulació de matèria i d'energia) per mantenir una biomassa ocupant un espai de la superfície de la Terra. Si no hi ha cap altre remei, si el medi canvia i cal reconstruir el sistema una vegada i altra, hom pot pagar el preu que calgui, perquè l'energia no manca; però així que les condicions ho permeten, se segueix la línia de l'esforç mínim, alentint tots els cicles, d'acord amb la paradoxa que són generalment les espècies que donen menys descendents les que substitueixen les més prolífiques (cosa que ens mostra la poca transcendència d'equiparar la *fitness* amb la prolificitat). Indubtablement l'evolució es troba presa sovint en el procés d'autoorganització dels ecosistemes, sobretot quan les espècies no migren lliurement d'uns ecosistemes a uns altres.

Si la identitat bioquímica de les molècules d'un sistema no serveix per a anticipar el seu èxit i la seva persistència com a tal sistema, ens podem preguntar si la recerca d'uns principis d'optimització que expliquin el comportament i la persistència del sistema com a tal és un ciència del mateix nivell de la que ha portat als èxits de la física i de la biologia molecular. Algú en podria dubtar i algú manifestar-se excessivament entusiasta i parlar de cibernètica i de teoria de sistemes. En ciència, com en tot, hi ha una acceleració quasi comercial en els canvis de noms i no crec que hi hagi massa raó per a engrescar-se amb la formalització de la composició de sistemes més grossos a partir de sistemes més petits, si no tenim una idea clara d'un principi d'utilitat i de la manera com aquest informa la selecció natural que dona lloc a la composició dels sistemes.

Crec que el que hem dit és suficient per a acotar aquests principis generals, amb valor predictiva, que tan necessaris són en certs nivells de la biologia. Entorn d'això resulta instructiu o almenys divertit de trobar implicacions i analogies. Cibernètica, teoria de sistemes, teoria de jocs, en tots aquests camps trobem aspectes molt suggeridors. Potser més que res en la teoria dels jocs. Al cap i a la fi l'evolució és una partida interessantíssima, jugada, amb relleus, entre la vida i el món inanimat. També és una partida el desenvolupament d'un ecosistema en una àrea nova. La indeterminació de les jugades isolades, ens desorienta; però sabem que

el que hom hi juga és la supervivència, i comencem a veure que la competència en tots els nivells podria expressar-se en relació amb certes funcions de canvi de matèria i d'energia. En termes d'informació podríem dir que un sistema rep informació de fora (l'ambient se li fa més predecible) i utilitza aquesta informació per a preveure canvis futurs i fer que aquests aportin cada vegada menys informació. Aquesta estratègia de tancar-se, d'aïllar-se és practicada per organismes, per ecosistemes i en el desenvolupament de la personalitat humana.

L'estudi d'interaccions entre subsistemes, combinats en el si d'un sistema més ampli, ens mostra sempre una asimetria característica: un dels subsistemes té una renovació (*turnover*) més ràpida i termodinàmicament és més costós; l'altre subsistema explota el primer i és més directiu. Les regles de joc vàlides en el nou sistema més ampli dominen a qualsevol condició d'equilibri que existís en un subsistema. Aquest principi d'organització és reconegut a tots els nivells; però té un caràcter descriptiu i no dinàmic com la postulació d'un criteri de preferència o d'utilitat entre sistemes competitius. De tota manera, entre l'un i l'altre, donen dimensió o tensió a la visió excessivament «aplanada» de la biosfera que ens presenta l'ecologia descriptiva clàssica. Els principis de composició d'uns sistemes dins uns altres cada vegada més predictibles són duts a terme també en el temps. Els sistemes compostos són oscil·ladors. En aquest domini comencem a veure com la ritmicitat característica de la vida pot resultar de la integració de velocitats de reacció a escala molecular (Goodwin, B.C. — 1963. *Temporal organization of cells*. Academic Press, London & N.Y., 163 pp. = Hess, B. — 1968. *Biochemical regulations, in System Theory and Biology*, edit. M.D. Mesarović, Springer Verlag, pp. 88-114).

Un altre aspecte és el de la diversitat necessària per a construir sistemes estables. Una major diversitat, una major riquesa d'elements de construcció, dona un homeòstat més estable segons els cibernètics i, per tant, és de preveure en qualsevol tendència a independitzar-se de l'ambient. Però una diversitat molt gran és topològicament impossible i potser també és inconvenient per altres raons. Fixeu-vos que ací tenim punts de contacte també amb una teoria general dels sistemes, aplicable, per tant, a afers humans. No és possible de tenir relacions significants amb un gran nombre de persones, i un dels tòpics corrents és l'aïllament de l'individu en la multitud. Els conceptes de diversitat són aplicables als símbols de qualsevol llenguatge i és significatiu que en sistemes en què els símbols han d'ésser equifreqüents, com és ara els numèrics, el nombre de símbols és sistemàticament més reduït que en sistemes en els quals és possible una desigualtat numèrica en la freqüència dels símbols, com és ara un alfabet. I tant en un cas com en un altre, la diversitat és tal que s'apropa a uns 5 bits per símbol, límit també sospitosament freqüent en els ecosis-

temes, quan la diversitat és computada sobre la distribució d'individus en espècies. Hi hauria molt a dir de la diversitat, un tema que sempre m'ha interessat personalment i potser em sento culpable d'haver propagat una metòdica massa fàcil de la diversitat, que és usada a tort i a dret, i que dóna sovint resultats d'interpretació confusa. Les ambigüitats són resoltes amb l'adopció d'espectres de diversitat en l'espai i estudiant curosament llur evolució en el temps. I es troben resultats interessants des del punt de vista de l'organització. En el plàncton hom veu que un sistema sotmès a un component estocàstic (turbulència de l'aigua) pot tenir certes característiques avantatjoses (una persistència o estabilitat a un cert nivell, si es vol) superiors a les d'un sistema més estrictament determinat, o sigui amb una menor dispersió en direcció i velocitat de les trajectòries. Regularitats anàlogues han estat suggerides en models cosmogònics.

Voldria remarcar un altre aspecte. La diversitat, com qualsevol mesura sinòptica aplicada a un ecosistema, o al conjunt d'equacions que descriurien la dinàmica d'un ecosistema, pot ésser qualificada de «macroscòpica», contraposant-la a petits canvis de detall, a nivell molecular o organísmic, que serien «microscòpics». Constitueix un símil amb la física, en la qual la velocitat i la direcció de moviment de les molècules d'un gas serien caràcters «microscòpics» i la pressió o la temperatura del gas un caràcter «macroscòpic». Ara bé, no podem mesurar les trajectòries de totes les molècules i podem mesurar la temperatura, i això justifica el fet d'usar en ciència el que, a fi de comptes, és un concepte estadístic. Però en ecologia, si el que mesurem o tractem de mesurar són els fenòmens a un nivell baix, i si quan volem emprar conceptes macroscòpics ens veiem obligats a una elaboració per càlcul de les dades inicials, ¿val la pena de seguir emprant criteris dels que he dit «macroscòpics», com és ara diversitat o producció primària per unitat de biomassa? És una pregunta que ha estat feta més d'una vegada. Jo diria que sí, que val la pena, sempre que els conceptes «macroscòpics» que usem representin una simplificació útil, afegiria, sempre que resultin útils en la predicció. Potser és ací on intuïm, per ara, més clarament, una possible relació entre successives «termodinàmiques», encaixades l'una dins l'altra. Ja la termodinàmica clàssica ha ocupat sempre un lloc especial en la física. Indubtablement la mecànica estadística ens ofereix un model per a passar d'una visió «microscòpica» a una visió «macroscòpica», però no sé si ella ens pot fer sorgir aquell criteri d'utilitat essencial en predir l'evolució d'un sistema. En tot cas, em sembla que el més urgent en l'ecologia és que sigui formulada de nou la teoria de la selecció natural, ampliant-la i, sobretot, donant-li una forma operant i predictiva, que se separi finalment de la posició fatalista de dir que les coses han ocorregut així perquè havien d'ocórrer així.

Després d'aquesta ecologia potser excessivament teòrica, podríem recordar alguns aspectes més concrets. Com que són tants, potser serà més adient de triar-los d'importància principal per a l'home, preparant així una mica el camí per a allò que després ens dirà el doctor Aragó.

Un dels mèrits de tractar de comprendre unes lleis d'organització dels sistemes és que ens allibera de la mania d'establir unitats i classificacions que ha estat una plaga de l'ecologia. Som lliures de posar divisòries allí on ens plagui, tenint present sempre que tractem de sistemes oberts. El sistema «home/resta de la natura», pot ésser estudiat tan dignament com el sistema «*Paramecium*/llevat» dins una ampolla. Bàsicament l'home explota la resta de la natura i la manté en un grau més baix d'organització. La oposició profunda entre successió i explotació és l'arrel de tots els conflictes i fa gairebé il·lusòria la conservació de la natura. En realitat, l'home extreu materials que, altrament, serien capitalitzats i usats per a augmentar el grau d'una organització. D'altra banda, l'home destrueix molt més del que consumiria com a simple espècie zoològica, i no sols dels ecosistemes presents, sinó també dels passats (carbó de pedra, petroli). Produeix inevitablement la regressió de la resta de la natura. Els ecòlegs acostumem a contestar a pescadors, conservadors, economistes i grans buròcrates de la ciència amb la miopia i el poc estil que comentava a propòsit de la reunió de l'Institut Wistar. Gairebé sempre hom demana una predicció en relació amb el problema que pot ésser anomenat de la «multiplicació dels pans i dels peixos» i si, amb sort, hom pot donar un model adient, gairebé sempre és un model feixuc i desproveït d'elegància i d'interès científic general, crítica que en bona part pot ésser feta també als models proposats per Watt (K.E.F. Watt—1968 *Ecology and resource management*. McGraw-Hill Book Co., 450 pp.), malgrat que són el millor que tenim.

La explotació de la natura té perspectives històriques i culturals interessants. L'home explotà al principi ecosistemes naturalment fluctuants i la capacitat de reconstrucció dels quals els permetia de sostenir l'explotació humana, que és un afegit a l'explotació natural pel fred, per la sequedat, pel foc o, en ecosistemes aquàtics, per fluctuacions d'intensitat d'aflorentament i de dispersió. Les terres de prats i estepes amb vegetació herbosa de temporada, els grans herbívors després de l'eliminació dels depredadors naturals, les àrees marines d'aflorentament irregular on una llarga selecció havia creat peixos que podien reconstruir ràpidament llurs poblacions, han estat els nuclis de l'ús de la natura. L'agricultura és una



expansió d'aquesta estratègia i no escapa a les regularitats generals en basar-se en sistemes de ràpida renovació, baixa diversitat i cicle de nutrients amb una participació important de llur forma inorgànica. Però sistemes que naturalment havien arribat a estructures més complexes, perquè no estigueren sotmesos a explotació natural, presenten problemes particulars quan l'home actua damunt ells. L'acció de l'home resulta particularment destructiva: és el cas de les terres tropicals.

Pensem també en el mar. Avui, en termes econòmics, el mar és més important com a via de transport que com a fornidor d'aliment. Potser hom parla massa de la quantitat de proteïnes que l'home pot extreure del mar. En tot cas, si ho vol aconseguir ha d'accelerar el cicle, ha de combatre la peresa de la natura, com ha fet en l'agricultura, i això no significa llençar adobs al mar, sinó mantenir un cicle d'ascensió d'aigua en certs llocs, cosa que potser serà a l'abast de la tecnologia de demà, però encara no ho és al de la d'avui.

L'home afavoreix unes poques espècies, associades a la seva cultura, però causa ensems la destrucció d'un nombre més gran d'espècies confinades naturalment en ecosistemes molt diversos. En aquest sentit, l'home incideix sobre l'evolució de tota la biosfera. És difícil de trobar racons on no hi hagi el senyal del pas de l'home. Hi ha una pol·lució generalitzada de tots els ambients. Una forma subtil és la de tòxics de molècules enganyadores i molt resistents, que es difonen i s'acumulen, i porten l'extinció a espècies a través de camins complicats que l'ecologia ha de desentrellar. Per exemple, les poblacions de falcons declinen per l'acció dels hidrocarburs clorats.

Tenim també la radioactivitat. La Terra estigué sotmesa a un clima de radiació d'ona curta molt forta fins que els mateixos organismes crearen una pantalla protectora en forma d'una atmosfera amb oxigen. És possible que la vida intentés de sortir una i altra vegada de l'aigua i no ho aconseguís fins que la fotosíntesi hagué trobat la forma de fer oxigen a partir de l'aigua. Ara la biosfera es troba que el seu fill nou vingut, l'home, ha descobert la manera de crear un clima de radiacions ionitzants, des de dins, amb les explosions atòmiques. Hem d'usar-les amb precaucions: tal vegada no hi serem per a contar-ho.

El fet és que els estralls de l'home sobre la natura prossegueixen a ritme creixent. Potser han estat exagerats per llibres com el de Carson (*Silent spring*), encara que la intenció sigui bona. L'ecòleg es veu incitat per uns i altres a fer de croat; però ha de mantenir una posició objectiva. Al cap i a la fi s'ha de sentir solidari de la resta de la humanitat, i no crec que aquesta tingui la vocació de guardià de «zoo». Ens comencem a adonar que molts dels motius a favor de la conservació de la natura són culturals. No crec que l'home necessiti ocells ni flors per a viure.

Així com hi ha la llegenda dels napolitans que mai no havien vist la mar, hi ha la realitat —potser més trista— d'infants de les grans urbs que mai no han tingut cap contacte directe amb una natura no excessivament humanitzada. Cal conservar ecosistemes en estat primitiu, si més no, com a reserva d'espècies insubstituïbles i per a saber com funcionen o funcionaven els sistemes molt complexos, cada vegada més rars. No és la primera vegada que el món sofreix trastorns: les glaciacions foren importants i, per cert, contribuïren que l'home es fes més home; però avui tenim consciència de la nostra responsabilitat i, a més, el fet que la nostra evolució s'hagi fet més cultural que no pas genètica, ens fa témer en major grau una catàstrofe.

L'ecologia ens fa comprendre millor la capacitat de la Terra per a mantenir una població humana. Hi ha en la natura molts mecanismes de regulació de la densitat d'una població, que en llur manifestació podem dir que van del suau al dràstic; bé que rarament ocorre una mortalitat massiva. El problema és que l'home s'ha acostumat a —i demana— un nivell de vida per damunt de l'estrictament zoològic, i la regulació de la població passa a preocupació cultural i és factor biològic de competència entre diferents poblacions humanes. De moment, però, sobren aliments, malgrat que estiguin tan mal repartits.

L'ecologia ha de protestar seriosament de la manera com són emprades les dades demogràfiques per a extrapolar i fer prediccions; seria poc correcte tractant d'un escarabat, i encara ho és més en relació amb l'home. Una població pot ésser caracteritzada per una corba de supervivència i una corba de fertilitat. La població és estacionària si la integral del producte de les dues corbes és 1. De les corbes pot ésser deduïda eventualment una taxa instantània d'augment de la població. Però aquelles corbes no tenen paràmetres constants, sinó que canvien i, en l'home, canvien amb gran rapidesa. I canvien precisament en el sentit que demanaria la teoria predictiva que proposàvem: en el sentit de mantenir una gran biomassa i hipotecar el futur si cal, amb la mínima taxa possible de renovació: la llei de la peresa biològica. Això es manifesta en un augment del valor del quocient entre la duració mitjana de la vida i la duració efectiva d'una generació, de zigot a zigot. Aquest quocient és el millor indicador del famós *generation gap*, de l'abisme entre generacions; però, curiosament, no sé de cap treball, ni dels vells ni dels joves, que se n'ocupi. L'estudi de les poblacions humanes en equilibri amb la resta de la natura és també ecologia.

## DISCUSSIÓ

## PARÉS

Si imaginem els bacteris també com a primitius en el temps, ¿quin devia ésser l'incentiu de la vida per a anar més enllà? S'han produït esdeveniments cada vegada més improbables. Sembla, des del punt de vista de la intuïció, que calia un equilibri a nivell superior. Però ¿per què no s'acabà la vida a nivell dels procariotes, i més si hom té en compte que metabòlicament ho poden fer gairebé tot?

## MARGALEF

¿Per què hi ha organismes superiors quan la vida dels bacteris és tan còmoda? En aquest punt l'ecologia pot aportar quelcom. L'observació dels sistemes naturals mostra que la relació biomassa bacteriana a biomassa no bacteriana baixa quan el sistema s'estabilitza. Si hi ha una alteració, augmenta el nombre de bacteris. Els sistemes que mantenen una biomassa determinada amb el menor flux de matèria-energia són els que perduren. Aquest és un concepte amb valor predictiu.

## PARÉS

Sí, l'organisme superior és més econòmic que els bacteris. Però no veig massa clara la diferència entre els criteris de selecció natural ampliat i d'optimitació.

## MARGALEF

En parlar de selecció natural no hi va implícita una optimitació. Darwin no en fa esment. Si, com ha estat dit, trobar una explicació és sentir-se satisfet intel·lectualment, jo no m'atreveixo a dir que la forma habitual de la teoria de la selecció natural sigui plenament satisfactòria. D'altra banda, no manquen intents en la direcció que em sembla constructiva: per exemple, W.J. Bock i G.V. Wahlert (1965. *Adaptation and the form-function complex. Evolution*, 19: 269-299) consideren que, al llarg de l'evolució, l'adaptació té la forma d'un estat en el qual l'energia que l'organisme necessita per a mantenir amb èxit un lloc en la seva residència és mínima.

## PREVOSTI

Crec que en el concepte de selecció natural hi ha implícit el concepte de *fitness* (per a aclarir la meua idea pot ésser útil de dir que jo tradueixo *fitness* per «eficàcia biològica»).

Optimació em sembla un altre mot per a expressar un concepte molt semblant al de *fitness* (potser la diferència és més quantitativa que no pas qualitativa). Fisher i Haldane precisaren el concepte de *fitness* i li donaren una expressió quantitativa. Amb això la *fitness* pot ésser manejada en equacions matemàtiques que tenen un valor predictiu.

El fet que en cada cas concret no coneguem a priori el valor quantitatiu de la *fitness* i que calgui mesurar-la per a poder predir en el futur casos semblants, em sembla una situació general a les ciències experimentals. No obstant això, em semblaria bé d'evitar el coneixement a posteriori que comporta el mètode experimental, si el nostre propòsit és de fer una biologia teòrica.

Trobo evident que l'adaptació tendeix a l'economia, és a dir, a convertir l'organisme en un sistema en el qual és mínima l'energia que necessita per a mantenir el seu *statu quo*. Dubto més que aconseguixi aquest mínim, que seria l'òptim. Potser en aquest sentit trobo avantatjós el concepte de *fitness* que no lliga l'èxit a l'òptim, sinó que només el lliga amb el que més s'hi acostava.

A part això, la tendència dels organismes a l'economia no em convenç com a motor de l'evolució. Em sembla que en el procés evolutiu han anat apareixent sistemes biològics progressivament menys econòmics (vull dir que per a mantenir igual quantitat de biomassa, necessiten una major quantitat d'energia). A primer cop d'ull em sembla més econòmic un bacteri que un insecte; o un rèptil que un mamífer. No obstant això, en aquest darrer cas l'èxit ha estat evidentment del mamífer. En molts casos la tendència a l'economia més aviat condicionaria una regressió evolutiva. Veig lògic explicar per economia la simplificació d'organització dels paràsits o la pèrdua de la visió en alguns animals cavernícoles. Per contra, se'm fa difícil de comprendre com, per economia, poden haver-se desenvolupat l'aparell reproductor dels paràsits o el òrgans tàctils de les espècies d'animals cavernícoles. És més clar interpretar aquests resultats de l'evolució per l'avantatge que representen per a la supervivència.

## MARGALEF

No crec que es tracti de construir una biologia teòrica, i menys de passar l'experimentació a segon lloc. Jo diria que potser és com quan

associem unes probabilitats de formació a l'energia de cada configuració molecular, cosa que fa intel·lectualment més satisfactòria que una simple comprovació el que, per exemple, la proporció de molècules de formol en l'espai sideral sigui molt petita en relació a altres molècules contenint carboni. Aquesta manera d'entendre els fenòmens dóna una certa capacitat de predicció a l'hora de formular teories sobre l'origen de la vida. Aquella capacitat de predicció es podrà demostrar encertada o no, però de moment ens fa la il·lusió que hi veiem més enllà.

Sempre són usades hipòtesis de treball, però sembla que si aquestes tenen prou força per a assajar prediccions, la prova pot ésser més rigorosa que si es tracta simplement d'explicar a posteriori uns esdeveniments concrets. És en aquest sentit que em sembla que els conceptes de selecció natural, de *fitness*, de competició, ens queden un xic fluixos. D'altra banda, una generalització de vàlua acceptable no pot ésser basada en uns gens o en unes característiques concretes, tal com no podem parlar de competència dins un model precís que serveixi solament per al plàncton o per als arbres del bosc. Cal formular aquestes hipòtesis de treball amb valor predictiu en termes de matèria, d'energia, de nivells d'organització... Voldria remarcar que un mínim en el flux d'energia significa, també, que el flux és més uniforme en el temps, cosa important en la construcció d'homeòstats. A més, que els conceptes d'homeòstasi, d'estratègia, de joc en general, de «pont damunt el temps», etc., són fortament antropitzats, cosa que és inevitable, perquè parlem de sistemes amplis i llur mesura és a escala humana.

### GARDEÑES

He pensat en un article sobre la termodinàmica d'Otto Redlich (*Reviews of Modern Physics*, vol. 40, n.º 3, juliol 1968, pàg. 556-563). Diu que la termodinàmica tal como és estudiada ara falla en el fet que es basa en un malentès permanent: els termes que utilitza no estan ben definits experimentalment. Això ha dut a Caratheodory i altres matemàtics a fer unes magnífiques formulacions sobre una base que ells creien bona, però que mancava de significació. Històricament la termodinàmica nasqué del problema dels enginyers de vapor, i en aquest context els conceptes bàsics estan prou ben definits, però en ésser aplicats cada vegada a qüestions més àmplies, els conceptes generals de la termodinàmica no poden ésser demostrats amb conceptes experimentals particulars. Cal tornar al mètode ortodox de la crítica de la Raó Pura de Kant. Hi ha conceptes experimentals particulars i principis d'experimentació generals. Aquests darrers són una necessitat lògica del nostre pensament; un producte del progrés formal de les nostres actituds experimentals.

Per exemple: el concepte de sistema aïllat ha d'ésser introduït, evidentment, perquè no podem descriure l'Univers tot alhora. Per contra, les relacions entropia-probabilitat són dubtoses, encara que pugui ésser introduïda l'entropia com un concepte primitiu: en resum, si el conjunt d'estats d'un fenomen natural és estratificable i, definit un sistema ortogonal de variables termodinàmiques, aquests estrats determinen un sentit prohibit de progrés per a les transformacions adiabàtiques, aleshores l'entropia pot quedar definida de manera que els estrats siguin les superfícies  $S = \text{constant}$ . Una forma diferencial integrable, com és prou conegut, permet d'establir una estratificació i un concepte d'entropia.

Així hom justifica la consideració de sistemes aïllats per necessitats conceptuals, i la noció d'entropia per propietats qualitatives dels sistemes, que poden ésser comprovades o falsades.

Quan parlem de probabilitat i evolució dels sistemes, la probabilitat fa el paper d'una manera de descriure quan no sabem com fer-ho. Sovint hi ha una confusió implícita entre descripció i causa. L'experiència de la relació entre causes tècniques i efectes fa veure un condicionament temporal, més evident com més estructurat és un fenomen. Així, quan tractem d'espècies no podem aplicar els conceptes de probabilitat com quan parlem dels sistemes homogenis, macro- i microscòpicament de la termodinàmica clàssica. En aquest cas, a la base hi ha la suposició que tots els microstats són igualment probables. El macrostat més probable serà el donat pel nombre màxim de microstats, inobservable en realitat. Per contra, en biologia el microstat és observable, i això fa pensar que té més significat un planteig econòmic. Així, posat que els diferents sistemes es perpetuïn a base d'obtenir els uns profit de l'existència dels altres, podem considerar una sèrie de sistemes elementals, vectors propis d'una matriu d'evolució  $H$ , que representem per  $|X_1\rangle |X_2\rangle \dots$  mentre que els components  $H_{ij}$  de  $H$  representen les proporcions en què cadascun treu profit dels altres. Si poguéssim representar qualsevol sistema com a combinació lineal d'aquests vectors, podríem posar l'equació d'evolució del sistema en la forma:

$$|X(t + \delta t)\rangle = (1 + H\delta t) |X(t)\rangle$$

El valor mitjà de la matriu donaria una mesura de l'energia del sistema. Hom pot establir una noció d'èxit: per exemple, un àtom poc estable desintegrat en partícules donaria lloc a un sistema amb més èxit que l'àtom de partida. Hom podria produir sistemes oscil·lants, segons la forma dels vectors propis, i aniríem del predomini d'un vector al predomini d'un altre. L'estabilitat seria una propietat dels subconjunts de l'espai  $[|X\rangle]$ , i no de cada vector en particular. D'altra banda, la teoria no fóra lineal, i això la faria més complexa.

*MARGALEF*

I quin seria el criteri d'utilitat?

*GARDEÑES*

Això és una matriu de descripció; el criteri d'utilitat seria a posteriori. El que reconeixem és que cada  $X_i$  s'aprofita d'una part de cadascun dels altres, i la dinàmica del procés ens hauria de descriure com passa, sense que calgués saber com són els microelements. Necessitem saber en quina proporció un microelement s'aprofita dels altres, no com.

*MARGALEF*

Fa pensar en la qüestió que el funcionament d'un cervell depèn del nombre de neurones potencialment connectables i no de les connexions precises que s'estableixin.

*GARDEÑES*

La dinàmica del macrosistema no depèn del microsistema sinó del tipus de possibilitats. En el cervell, la possibilitat de mecanisme psíquic no depèn de possibilitats a nivell microscòpic, sinó del fet que existeixi un teixit aleatori amb un repertori de variants. Si hom agafa un perceptró amb funcionalisme de memòria i el colpeja amb un martell, pot ésser destruït fins a un 50 % sense que la memòria perdi més d'un 5 %. L'establiment de més o menys connexions no sembla massa important. Es tracta d'una dependència com la que hi pot haver entre el missatge genètic i el resultat d'una baralla: l'explicació immediata serà referida a una dinàmica molt més propera.

*GUERRERO*

Posat que pogués ésser establerta l'equació d'estat d'un ecosistema natural, interessaria una noció amb valor predictiu que permetés de preveure en un cas concret quines espècies podrien tenir més èxit. Hom pot arribar a la mateixa equació d'estat amb diferents combinacions dels elements (espècies). Potser hom no podria establir una relació entre el nivell energètic general de l'ecosistema i les espècies que el formarien.

*GARDEÑES*

Cal utilitzar amb precaució el concepte d'energia. Un sistema és determinat per les proporcions d'elements que conté (per exemple:  $H_2O$  ...). Li podem posar un índex energètic? L'hauríem de cercar per a cada cas. Sembla una qüestió difícil. El mateix passa en economia. Energia i interacció són conceptes paral·lels i en el fons una funció d'energia només tindrà significat sempre que sigui aplicada a un sistema d'interaccions d'alguna manera intercanviables. Aquesta intercanviabilitat voldrà dir, fins i tot quan sigui definible, que només ens interessem per característiques globals del sistema, determinades per alguna relació d'equivalència experimental entre els estats individuals d'un sistema. Només en aquest cas podrem fabricar un índex (l'energia, per exemple) que sigui útil. L'índex energètic perd interès si no determina un paràmetre d'evolució (o H) relacionat amb el caràcter tancat o obert del sistema.

*CALDERS*

La utilitat té un caràcter instantani. Sembla difícil de basar la qüestió referent a la manera d'evolucionar els sistemes en criteris d'utilitat. En l'evolució d'una espècie, la captació d'informació per a poder-se tancar és equivalent a una especialització. I la superespecialització porta a vies mortes.

*GARDEÑES*

Aquest tancament es refereix a espècies o a grups d'espècies?

*MARGALEF*

Hom pot considerar qualsevol segment del sistema. La vida mostra unes estratègies molt diverses. Els ritmes són un mecanisme de predicció útil en condicions ambientals relativament estables. Un ritme anticipador que resulta eficaç fa innecessari d'adquirir més informació concreta. Però si l'ambient és imprevisible cal retornar a respostes directes. Les espècies tendrien a viure més temps, a donar menys descendents, però sempre que l'ambient ho permetés en no fluctuar massa. La tendència a «fer menys feina» és expressable en termes quantitius; la funció resultant pot servir per a definir la successió. Però la successió pot avançar o restar detinguda.



### *BOLÒS*

La maximització de la biomassa en la successió té excepcions. La vegetació acidifica el sòl; això tendeix a disminuir la biomassa.

### *MARGALEF*

No es tracta de maximització de la biomassa sinó de fer mínima la relació producció/biomassa.

### *PREVOSTI*

En general crec evident que els sistemes tenen lleis generals independents de la microestructura. Però, en qüestions d'evolució, freqüentment els elements del sistema condicionen les potencialitats de canvi. Dos sistemes iguals o semblants a un nivell superior poden tenir microestructures diferents, i les potencialitats de canvi poden dependre d'aquestes microestructures. Aquesta situació és freqüent en els sistemes biològics. No hi ha dues poblacions de la mateixa espècie iguals, els individus de la mateixa espècie poden tenir genotips diferents, i llur futur evolutiu depèn d'aquests genotips.

### *GARDEÑES*

La independència dels sistemes respecte als elements és evidentment formal, mentre que els elements són responsables directes de llur gènesi. Així, és tan cert que diverses col·leccions d'elements poden donar lloc a un mateix comportament, com que el comportament del sistema està determinat per les possibilitats de relació dels seus elements. El que passa és que quan un sistema pot ésser aconseguit per moltes vies queda com explicat el que s'hi hagi arribat, si el substrat de base és el mateix per a totes aquestes vies. A cada estadi, cada element ha actuat segons les seves pròpies lleis, però immersit en estructures provisionals diverses. En algun cas, com per exemple en el sistema ecològic home-homes amb altes possibilitats de modificació, la mateixa resposta individual és modificada per la interpretació que faci de tot el sistema cadascun dels seus elements. L'operador d'evolució serà, doncs, làbil i exigirà un procés continuat de determinació.