

MODELS MATEMÀTICS I MODELS FÍSICS DE POBLACIONS I D'ECOSISTEMES

per RAMON MARGALEF

Potser encara amb una freqüència més gran que altres branques de la biologia, l'ecologia, com a ciència de síntesi que és, ha d'organitzar i coordinar contribucions molt diverses, procedents de l'aplicació de mètodes de recerca heterogenis, i que, per tant, vénen embolcallades en llenguatges no estrictament traduïbles i són fruit d'enfocs i motivacions no sempre harmonitzables. Aquest és l'origen de discussions inacabables. Les qüestions simplement semàntiques han estat una plaga de l'ecologia. Un mateix mot ha estat emprat per a significar coses diverses, segons la procedència, la tradició o l'escola. També són d'ús comú conceptes aparentment diversos, però que, en realitat, es superposen o són parcialment assimilables.

Així, per exemple, estabilitat s'ha usat per referir-se a alguna propietat abstracta del sistema, però també per referir-se a característiques concretes de diferents ecosistemes que les mostren en grau extrem i no sempre de manera coincident. És a dir, el que per a uns autors són sistemes de gran estabilitat, per a altres són d'un grau elevat d'inestabilitat. Una petita part d'aquesta confusió és deguda al fet que poden existir sistemes estables integrats per subsistemes inestables, però, també en aquest cas, utilitzo una definició d'estabilitat que no seria acceptada per tothom. La noció d'eficiència presenta dificultats semblants. Per al qui ve del camp de l'economia i pensa en l'explotació de la naturalesa, l'eficiència es mesura en funció del que un ecosistema pot donar a l'home; però existeixen altres enfocs dintre els quals els intercanvis a l'interior i en funció del propi ecosistema han de definir l'eficiència. L'adopció de la teoria de sistemes, l'ús de mètodes de càlcul electrònic han donat fruit, però en algunes àrees han augmentat la confusió.

Dintre de la temàtica general d'aquesta reunió procurarem analitzar alguns dels aspectes no sempre complementaris, ni sempre tampoc ex-

clusius (en el sentit que un pugui substituir l'altre totalment) que demanen una síntesi dintre d'un nivell més ampli o més elevat i en el qual desapareixen aparents incongruències i contradiccions, o almenys així s'espera.

En aquests comentaris ens referirem a poblacions formades per individus d'una espècie o de moltes espècies. Aquests darrers collectius més amplis, que són els reals, corresponen a la part viva dels ecosistemes. Les dificultats que ens presenta el seu tractament quantitatiu no han de ser considerades com entorpidiments enutjosos, sinó com estímuls a intentar assolir nivells més elevats de coherència que es pot suposar que estaran més a prop d'una interpretació correcta de com són i de com funcionen les coses.

Poblacions d'una espècie o de moltes espècies poden ser avaluades en massa (biomassa) o en nombre d'individus. Si es prefereix emprar el nombre d'individus, que es discontinu, i no diferenciable, ens cal usar una expressió de diferències finites.

$$\begin{array}{ccccccc} \Delta N & = & R & - & M & + & I & - & E \\ \text{Variació} & & \text{Nats} & & \text{Morts} & & \text{Immigrants} & & \text{Emigrants} \\ \text{en nombre} & & & & & & & & \end{array}$$

Però si preferim representar el creixement en massa (B), aquest es pot fer continu, perquè el creixement és continu

$$\begin{array}{ccccccc} \Delta B & = & R & + & C & - & M & + & I & - & E \\ \text{Variació} & & & & \text{Creixement} & & & & & & \\ \text{en massa} & & & & & & & & & & \end{array}$$

Si $\Delta t \rightarrow 0$, l'increment de B es pot expressar com una taxa instantània dB/dt , tal que

$$dB/dt = (r + c - m + i - e) B$$

on les lletres petites representen les corresponents contribucions a la taxa de variació total, expressades de forma relativa, és a dir, $R = rB$, quan l'increment de temps a què es refereix R es fa infinitament petit.

És clar que aquestes taxes instantànies no tenen sentit si es refereixen a poblacions formades, naturalment, per un nombre enter i discontinu d'individus. Això no obstant, tota la teoria ecològica referent a poblacions i a interacció entre poblacions s'ha basat en expressions de la forma $dN/dt = (r-m) N$.

La contemplació de les poblacions unispecífiques es pot fer des de dintre i des de fora. Mirant la població des de dintre, hom descriu la

població i hom accepta certa constància dels seus paràmetres dinàmics; per exemple, hom assigna durant cert període de temps una taxa de multiplicació (r) o una taxa de mortalitat (m) constants, que, si es vol, es poden fer dependre de l'edat, sense massa complicacions. Però vista la població des de fora, ens adonem que els dits paràmetres no poden ser constants, puix depenen de diverses interaccions i circumstàncies de l'ecosistema. De qualsevol manera, importa poc, perquè la imprecisió i quantificació obligada en les determinacions d'edat i la discontinuïtat dels moments en què es censen les poblacions fan que, teories a part, les taxes no puguin definir-se amb la precisió que caldria per decidir si l'espècie en qüestió persistirà o s'extingirà en competència o interacció amb d'altres. Valors ínfims i diferències petitíssimes en les taxes fan la diferència entre la supervivència i l'extinció, i són, com s'ha dit, indeterminables amb la precisió volguda. Aquesta dinàmica de poblacions, doncs, rarament pot ser predictiva. La dinàmica de poblacions és, teòricament, insuficient en el sentit que LEWONTIN⁵ ho diu de la genètica de poblacions per significar que els paràmetres i llurs combinacions importants no es poden mesurar amb el grau necessari de precisió.

¿Fins a quin punt és possible practicar una «dinàmica de poblacions unspecificues», si cal recórrer a l'examen d'altres espècies acompanyants a fi de conèixer, almenys aproximadament, la composició probable i els futurs valors de les taxes de natalitat i mortalitat? Aquesta qüestió forma el nucli de la discussió final d'una reunió sobre «dinàmica de nombres en poblacions» tinguda a Holanda en 1970. WATT¹², correctament des del meu punt de vista, situa la discussió de la dinàmica de poblacions individuals dintre la dinàmica de la comunitat complexa entera. Això desvetllà certa reacció negativa en altres demògrafs, que sembla que pretenquin que la demografia és possible dintre una espècie. És típica la següent rèplica de BAKKER¹²: «Els punts de vista de WATT no són els d'un ecòleg de poblacions, sinó els d'un ecòleg de comunitats i, malgrat el seu possible interès en una teoria de síntesi biològica, no poden ajudar a les persones que tracten d'estudiar els problemes menors d'ecologia de poblacions». Crec que l'interès que poden tenir els problemes científics menors, que han de quedar forçosament sense solució si no s'amplia el marc de referència, és molt relatiu.

En conseqüència, molts textos que passen com de dinàmica de poblacions es limiten a una comptabilitat modesta, amb una sèrie de regles de procediment. Un hom desitjaria posar en el seu lloc quelcom més sòlid. Potser continuar usant expressions diferenciables, no referides a individus, sinó a matèria i energia o bé considerar que cada població és poc intel·ligible, si no és part d'un sistema amb moltes poblacions, com sembla la idea de WATT, i també la meua. Els conceptes de matèria i energia

tenen prou problemes en llur aplicació a sistemes ecològics perquè ací i ara se'n pugui parlar extensament. Pensem en la decisió necessària de qualificar la matèria de viva, poc activa, o morta, o la necessitat de preveure si considerem solament l'energia de la fotosíntesi o producció primària, o bé també l'energia auxiliar que sovint potencia aquella producció primària.

Examinem breument diverses qüestions associades amb la decisió d'estudiar conjunts de moltes espècies. Des de VOLTERRA¹¹ i LOTKA l'obertura acostuma a ser:

$$dN_i/dt = F(N_i, N_j, N_k, \dots)$$

que vol dir que el canvi en el temps del nombre d'individus de l'espècie N_i , la dinàmica de la població de l'espècie N_i , és una funció no especificada dels nombres d'individus de les espècies i, j, k (N_i, N_j, N_k, \dots) amb les quals conviu. Això és obvi, ja que unes espècies seran font d'aliment, i per tant factor positiu de natalitat, i altres seran causa de mortalitat, actuant com enemics o depredadors. Usualment, els ecòlegs són un xic més arriscats i donen una forma explícita a les funcions quan escriuen:

$$dN_i/dt = \sum_{j=i} a_{ij} N_i N_j$$

el que vol dir que la contribució de cada trobada entre espècies (i, j) a la dinàmica de la primera (i) es fa proporcional a les densitats respectives de població ($N_i N_j$), que entren en forma de producte, com en la llei de masses de la química, i a un coeficient a_{ij} , positiu o negatiu, que dóna el signe (positiu en l'aliment, negatiu en el depredador, etc.) i la intensitat en la interacció entre espècies. És clar que és possible pensar a donar una altra forma a les funcions fent, per exemple, que la intensitat de la interacció no sigui proporcional al producte de les concentracions respectives, sinó una mica més baixa —o més alta—, cosa que es pot aconseguir afectant les N s amb exponents adients.

Aquest tractament pot esdevenir exclusivament matemàtic. El matemàtic veu un sistema de moltes poblacions —i cada una de les poblacions dintre aquest sistema— com una xarxa amb moltes connexions, definides pels coeficients a_{ij} , que es pot representar de manera bonica com una matriu que dóna la interacció de cada espècie amb totes les altres. Però les dificultats hi són nombroses. Solament ens podrem ocupar d'algunes molt paleses.

Hi ha molts mètodes d'anàlisi que es poden aplicar a sistemes d'elements (poblacions unispècifiques) interrelacionats per funcions definides.

Sobre aquesta base s'ha discutit l'estabilitat dels ecosistemes. Crec que podrem esmentar aquest tema sense entrar en una definició precisa d'estabilitat. Un grup d'ecòlegs matemàtics, com MAY⁸ i GILPIN², creuen que una xarxa més interconnectada, és a dir, representativa d'un ecosistema amb moltes espècies, i amb un gran nombre de lligams entre elles, és essencialment poc estable. D'altres, com ROBERTS¹⁰ i JEFFRIES³, són d'opinió diferent. Un dels arguments d'aquests darrers és que, si el nombre d'individus d'una espècie passa pel valor zero, l'espècie s'extingeix i el seu nombre d'individus no pot tornar a augmentar. Però hi ha arguments més subtils, no pas matemàtics, sinó físics i, alguns, essencialment biològics:

Un sistema que pot assolir un nombre major d'estats pot semblar més inestable, segons com es defineixi l'estabilitat, però, vistes les coses des d'un punt de vista ecològic, un ecosistema que pot tenir més estats és més probable que ja n'hagi adquirit un de particularment estable, en el sentit que apareixin forces de selecció que el retornin una i altra vegada cap aquell. El matemàtic veu l'estabilitat com una propietat d'un sistema d'equacions; el físic la veu més aviat com la posició d'una bola dintre d'una copa, però el biòleg la considera com una propietat de sistemes en què la selecció es fa convergent, és a dir es mantenen semblants a si mateixos durant cert temps, encara que necessàriament no per molt de temps, i poden migrar en bloc a altres contrades del «paissatge de l'evolució».

És notable que l'aplicació senzilla d'alguns mètodes i formes de raonament matemàtic porti repetidament a preveure una simplificació de la naturalesa en la competència entre espècies, en l'operació de mecanismes de defensa, etc., però, en realitat, aquells mecanismes biològics han portat a una diversificació molt gran del món viu. La predicció a partir de les equacions és asimètrica perquè pot acceptar l'extinció, però no la invenció. Aquesta només es pot encabir en un marc de referència més ampli que el sistema limitat que estem considerant.

D'altra banda, els sistemes d'equacions a què ens referim abans ignoren l'espai⁷. L'espai és font d'estabilització, posa distància entre els elements reaccionants i la topologia de les relacions entre individus de diverses espècies és un element essencial de l'organització. Seria fàcil posar a l'inici $\delta N_i / \delta t \propto x$, essent x qualsevol dimensió de l'espai. És a dir, començar per derivades parcials respecte al temps —com es fa habitualment— i respecte a l'espai —que es també important—, i després, segons com interressi integrar d'una o altra manera. Però aquesta obertura sembla que ofereix considerables dificultats.

Tenim limitacions que vénen de les lleis físiques. Quan volem veure més enllà de la representació purament matemàtica i pensem que es

tracta de sistemes materials i energètics, no d'abstraccions totals, altres dificultats ens apareixen. Hi ha problemes termodinàmics en el sentit que en qualsevol traspàs dintre l'ecosistema una part de l'energia transferida ja no es pot recuperar mai més, és a dir, que no hi ha simetria entre a_{ij} i a_{ji} i l'energia perduda és funció de les propietats dels organismes entre els que es fa el camí. És de suposar que és molt important biològicament, puix que és una mesura de l'eficiència, de la *fitness* de les espècies. És a dir, la xarxa de relacions entre espècies i la matriu que la representa, no és isotròpica ni descriptiva de relacions simètriques. El model del gat i la rata de Volterra pot ser simètric matemàticament, però físicament la rata paga tot el compte. Aquest fet essencial representa una nova contribució a l'estabilitat: el fet que la xarxa general tingui sentit, s'organitzi en blocs de manera jeràrquica, blocs que es pot considerar estan formats per espècies d'evolució comuna. Segons com es miri, el concepte d'estabilitat s'esgruna si es vol aplicar, amb molt diverses qualificacions, a diferents segments, més grans o més petits, de l'ecosistema.

Qualsevol model d'ecosistema esdevé complicat. Al model elemental de descriure quantitativament relacions entre diversos elements s'ajunten les restriccions físiques de limitació d'espai i relacions dintre un espai, dintre el qual es fa el transport, més limitacions derivades de la termodinàmica que exigeixen la pèrdua per l'ecosistema d'una fracció de l'energia canviada a cada pas. Encara s'hi poden afegir altres aspectes. La matèria viva apareix en forma d'unitats d'acció i comportament i destí, els individus, que no solament quantifiquen els canvis, sinó que, donada l'existència de la memòria, obliguen a completar el model amb suggerències tretes de la teoria dels jocs⁹. Hi ha transmissió d'informació, es fan aliances, s'usa engany, i tot això, igual que els ritmes, inclou una anticipació que apareix com a finalitat o prospectiva i fins com a reflexió. Aquest aspecte tan atractiu dels sistemes vius no contravé les lleis més fonamentals de la física, però hi afegeix creativitat i possibilitats de complicació als sistemes. Com en una casa de joc, hi ha travesses que poden tenir un èxit de moment i que poden ser explotades, encara que a la fi sempre guanya la banca.

Com podem tractar d'harmonitzar tot això? Caldria trobar algun criteri de síntesi per qualificar o per ordenar els canvis observats en l'ecosistema. El desig de trobar un criteri, una funció-guia, com si diguéssim, no és nou. VOLTERRA¹¹ proposà una funció d'*acció vital* que es minimitzaria en l'operació d'un sistema d'interaccions entre espècies. Però aquest concepte queda en un nivell matemàtic i en els sistemes vius hem de passar també a través d'un nivell físic, bo i copsant els suggeriments de la termodinàmica. A més, es pot pensar en una funció-guia que no sigui limitada al petit sistema del qual estem tractant, sinó de validesa més

àmplia. Per exemple, li demanaríem que servís per predir si l'addició d'una nova espècie, d'un nou genotip al sistema tindrà èxit o no, és a dir, si el nou element serà assimilat o rebutjat⁷. Això trascendeix el criteri d'estabilitat, el qual, ultra ser comentat per VOLTERRA i per altres autors matemàtics esmentats abans, pot admetre diverses solucions matemàtiques, com per exemple un criteri de LIAPUNOV⁸ o algun altre inspirat en KERNER⁴. Aquest calcula sobre el conjunt la funció que anomena temperatura talàndica o ecotemperatura i que és un anàleg de la temperatura quan es considera a un ecosistema amb moltes espècies com un sistema físic format per partícules de diverses menes. L'analogia permet treure molts suggeriments de la mecànica estadística, però, si bé és suggerent en alguns aspectes, en altres pot ser perillosa.

Més aviat sembla que podríem inclinar-nos per criteris de tipus termodinàmic, per exemple, cercar la minimització de l'energia canviada per manteniment d'una unitat de biomassa, complementats per algun criteri cibernètic que inclogui valors de referència i que seria aplicable a qualsevol model on entrin informació i reflexió^{1, 7, 13}.

Crec que aquests aspectes són molt més importants que llur aplicació a alguns problemes de l'ecologia. Avui, la termodinàmica de sistemes oberts té idees molt més suggerents per oferir al biòleg que els rudiments de termodinàmica mal ensenyats i pitjor apresos de la nostra generació. El llibre de WESLEY¹³, per exemple, ens mostra com l'increment d'organització és un fenomen que s'ha d'esperar en un univers en expansió, cosa que els biòlegs ja intuïem però que és falaguer escoltar-la d'un físic.

La pertinença als problemes de l'evolució és òbvia. En els comentaris sobre la selecció natural s'inclou sovint —o sempre— una tautologia: es selecciona allò que és millor, i el criteri d'adequació, del que és bo o millor és, simplement, la supervivència. És urgent, doncs, trobar un criteri independent, com l'esmentat suara de minimitzar l'energia canviada per mantenir una certa organització. Però això ens posa el problema de quantificar l'organització. Per altra banda tampoc és totalment cert: en un espai ecològic buit, l'expansió d'espècies «pioneres» o oportunistes té com a criteri d'èxit la rapidesa d'ocupació; solament més tard veiem que és aplicable un altre criteri d'eficiència o economia basat en la termodinàmica¹. La transició és important, però sembla que recorda més a circumstàncies de l'economia humana que a principis de la física, encara que, segons com es miri, es pot assimilar a un sistema autocatalític¹.

Hem recordat que els criteris que es troben en relació amb processos d'aquest tipus són pertinents en evolució; però això no vol dir que siguin menys essencial en ecologia per donar raó de l'ocupació de l'espai i de la generació de successions en la contínua reestructuració de tots els ecosistemes.

Algunes de les idees presentades es situen damunt l'esquema adjunt. Ens podria semblar veure-hi una escala de complicació progressiva i un hom la podria presentar així de manera didàctica, però crec que un procediment així no seria correcte.

FIG. 1. — Diversos tipus de models utilitzables en la teoria de poblacions i d'ecosistemes, basats en diferents punts de vista i que són complementaris malgrat que puguin semblar conflictius en relació amb algunes qüestions aïllades.

MODELS DEMOGRÀFICS DE POBLACIONS UNISPECÍFIQUES (Demografia clàssica)

paràmetres (com mortalitat, etc.) constants.

submodels $\left\{ \begin{array}{l} \text{diferències finites} \\ \text{equacions diferencials} \end{array} \right.$

exemple de conflicte: és possible parlar d'una dinàmica de poblacions unispecífiques?

MODELS MATEMÀTICS D'ECOSISTEMES

(Models de VOLTERRA i LOTKA)

paràmetres funció d'altres espècies de
forma general
$$dN_i/dt = \sum_{j=1} a_{ij}N_iN_j$$

o bé
$$dN_i/dt = \sum_{j=1} a_{ij}N_i - K_{ij}N_j - K_{ii}N_i + \sum_{l=1} b_{li}R_{li}$$

exemple de conflicte: són estables o no les xarxes tròfiques? i la mateixa noció d'estabilitat.

MODELS FÍSICS D'ECOSISTEMES

(Els ecosistemes consisteixen en matèria i energia)

Consideració de l'espai, termodinàmica, eficiències, afegir alguna funció macroscòpica o d'estat que pugui servir de guia en la descripció de successió i evolució (funció de Liapunov, «temperatura» talàndica, entropia, mínima acció, quocient producció biomassa, etc.)

exemples de conflicte: introducció de novetats, adquisició o pèrdua de significat per la informació.

MODELS AMB INTRODUCCIÓ DE LA INFORMACIÓ

(Models que introdueixen la teoria dels jocs i que impliquen persistència o transmissió d'informació en el temps.)

Afegir assaig (com a joc), engany, anticipació que porta a la reflexió, com, per exemple, en l'estudi del mimetisme, del comportament, i en ecologia humana. A més, variacions en el significat (com a factor de supervivència) d'una informació genètica. Ampliar la funció producció/biomassa amb consideració de l'energia externa o auxiliar i d'artefactes amb valor positiu sobre la supervivència de l'espècie.

De fet, els diferents segments o els diferents nivells tenen un origen independent, no successiu i per això en les zones de fricció entre els diversos punts de vista parcials, desenvolupats, com dic, amb certa independència, persisteixen les polèmiques.

La ciència s'ha de construir a poc a poc. I el punt essencial que voldria remarcar és que no es tracta de suturar o juxtaposar simplement les matèries diverses que es troben en les zones de fricció, sinó de fer una síntesi dintre un marc de referència que necessàriament serà més ampli.

BIBLIOGRAFIA

1. CONRAD, M. — «BioSystems», 6:, 1-15 (1974).
2. GILPIN, M. — «J. Theor. Biol.», 44: 35-48 (1974).
3. JEFFRIES, C. — «Theoret. Popul. Biol.», 7: 149-155 (1975).
4. KERNER, E. H. — «Bull. Mathem. Biol.», 36: 477-488 (1974).
5. LEWONTIN, R. C. — *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia Univ. Press. New York & London (1974).
6. LIAPUNOV, M. A. — «Ann. Fac. Sci. Toulouse», 9: 203-474 (1892).
7. MARGALEF, R. — «Inv. Pesq.», 37: 621-640 (1973).
8. MAY, R. M. — *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton Univ. Press. (1973).
9. VON NEUMAN, J., i MORGENSTERN, O. — *Theory of Games and economic behavior*. Princeton University Press (1953).
10. ROBERTS, A. — «Nature», 251: 607 (1974).
11. VOLTERRA, V. — «Nature», 118: 558-560 (1926).
12. WATT, K. E. F. — *Dynamics of Populations*. «Proceedings of the advanced study Institute on Dynamics of numbers in populations. Oesterbeek, the Netherlands, 7-18 September 1970», editat per P. J. DEN BOER i G. R. GRAWELL, Wageningen (1971).
13. WESLEY, J. P. — *Ecophysics. The application of Physics to Ecology*. Charles G. Thomas, Publ. Sprigfield, Illinois (1974).