

UNA MANERA DISCRETA D'OBSERVAR UN SISTEMA DEPREDADOR-PRESA

per BERNARD P. ZEIGLER i RAMON GUARDANS

Dep. Applied Mathematics. Weizmann Institute of Science Rehovot. Israel
Departament Ecologia. Universitat de Barcelona.

INTRODUCCIÓ

I. Considerant la família de models que descriuen la cinètica d'una població derivats de les equacions diferencials de Volterra-Lotka, és evident, i s'ha dit moltes vegades, que un dels problemes que plantegen és el fet de no considerar l'espai.

Quan hom intenta incloure l'espai en aquesta manera de descriure les poblacions, en principi es poden seguir dos camins, que si bé en últim terme poden resultar bastant similars, parteixen de punts diferents.

Podem considerar la descripció de la morfologia espacial d'un sistema (comunitat, població) com una funció contínua («superposada» a un espectre continu d'organització). Si describim apropiadament les característiques de les relacions entre les diferents unitats considerades a *un* determinat «nivell», podrem derivar les descripcions dels nivells «superiors» o «inferiors» (en alguna jerarquia d'escapes) expandint, amb mètodes estrictament matemàtics, aquella descripció.

D'altra banda podem considerar l'esforç per imaginar una descripció de manera discontinua, és a dir, fixant uns nivells d'organització, unes escapes sobre les quals elaborarem un determinat model.

Aquesta estratègia és la que hem seguit. És difícil tractar de comparar-la respecte a la primera en termes de eficiència o precisió. Més que per referència als resultats, té interès perquè ens permet de formalitzar el procés d'aproximació al problema.

Es tracta, doncs, de considerar el sistema d'una manera global. D'una banda tenim les dades experimentals i una sèrie de formalismes matemàtics, els models. D'altra banda uns recursos tècnics per instrumentar les possibles relacions (en aquest cas l'ordinador). Finalment, organitzant tot

això, hi ha la pregunta, l'interès per descriure o modelar d'alguna manera la morfologia espacial del sistema que considerem.

De cara a exposar les coses de la manera més clara possible, mirarem de resseguir la «història» del model amb el qual estem treballant ara.

II. El problema que considerem en aquest cas és la clàssica observació que un sistema de dos espècies, predador i presa, és en unes determinades condicions inestable, és a dir d'una durada molt restringida en el temps, i en altres condicions, en canvi, per arribar a ser estable, és a dir a tenir una vida virtualment infinita. En el primer cas, el sistema no és capaç d'internalitzar les oscil·lacions, en el segon, sí.

Evidentment, es pot formular la pregunta. ¿Quines són les diferències entre el dos sistemes?

Moltes dades fan pensar que un element important és la morfologia espacial del sistema, en una imatge lineal, podríem dir el seu grau d'organització de l'espai.

Restringint encara molt més el context experimental, per fixar-nos més aviat en l'elaboració del model, considerarem els experiments fets per HUFFAKER (1958-63) amb taronges i dues espècies d'àcars (apèndix).

Com a recursos teòrics de descripció utilitzarem la formalització del procés de modelació proposada per ZEIGLER (1976) i les idees de MAYNARD SMITH (1974) sobre la importància dels processos discrets.

Considerarem, tal com hem dit, diversos nivells d'aproximació amb una certa autonomia formal i teòrica.

Un punt de vista, consisteix a considerar tot l'univers experimental com un conjunt de taques («patches»), i que poden trobar-se en diferents estadis.

Es descriu també, una forma de migració entre les taques.

Finalment, es considera tot l'univers, tot el conjunt de taques entrelligades per la migració, com un sistema tancat.

En el nostre cas, les taques responen a les taronges dels experiments de HUFFAKER.

En considerar el conjunt de taques hem d'imaginar una manera de descriure les relacions en l'espai i el temps. Les relacions en el temps pendran la forma d'un cicle que inclou els diferents estadis possibles per a la taca. Les relacions en l'espai vindran donades per la migració, com veurem més endavant.

Els estadis que considerem per a les taques són els següents:

- I Inocupable, quan la cèl·lula és buida, sense aliment.
- O Ocupable, quan la cèl·lula no és colonitzada, però té aliment.
- P Ocupada per preses però lluny encara de la capacitat de suport de la taca, és a dir, amb aliment.

- P' Ocupada per preses, però després de l'exhauriment de l'aliment.
- P Predadors i preses presents, les preses estan en l'estadi P.
- P' Predadors i preses presents, les preses estan en l'estadi P'.

Aquests estadis es poden relacionar gràficament tal com veiem a la figura 1. De les transicions entre uns i altres en parlarem amb més detall en tractar de les migracions.

Fins aquí tenim el que podríem anomenar model qualitatiu del comportament de les cèl·lules o taques.

Ara ens interessa de poder trobar una manera de descriure el comportament quantitatiu d'aquestes taques.

Per a fer això ens hem valgut de les equacions diferencials de *VOLTERRA* i *LOTKA*.

Si anomenem x la població de presa sobre una taca, y la població de predador i r a la quantitat d'aliment present (en el nostre cas mesurada en fraccions de superfície de taronja), tindrem:

$$\frac{dx}{dt} = (b \text{ pos}(r) - d)x - cxy \quad \dots (1a)$$

$$\frac{dy}{dt} = - (d'y + c'xy) \quad \dots (1b)$$

$$\frac{dr}{dt} = - ux \text{ pos}(r) \quad \dots (1c)$$

on

- b natalitat de la presa
- $\text{pos}(r)$ és una funció que pren el valor 1 s'hi ha aliment, i el valor 0 si no n'hi ha
- d mortalitat de la presa
- c coeficient d'interacció predador-presa
- d' mortalitat del predador
- c' coeficient d'interacció presa-predador.
- u utilització de l'aliment

Utilitzant el llenguatge *CSMP* vàrem simular aquestes equacions a l'ordinador per trobar els paràmetres més ajustats als valors obtinguts per *HUFFAKER* sobre una sola taronja. Vàrem obtenir els següents valors:

- b 0,550 o 0,420 (segons els experiments, ja que va utilitzar dos tipus de taronja)
 d 0,300
 c 0,050
 d' 0,300
 c' 0,005
 u $1,3 \times 10^{-5}$ o $1,06 \times 10^{-5}$ (corresponents a les dues b)

Pel que fa a les migracions entre les taques o cèl·lules considerem que, les preses *només* migren a partir del moment que s'acaba l'aliment (i que simultàniament assolixen la màxima densitat) i que els predadors comen-

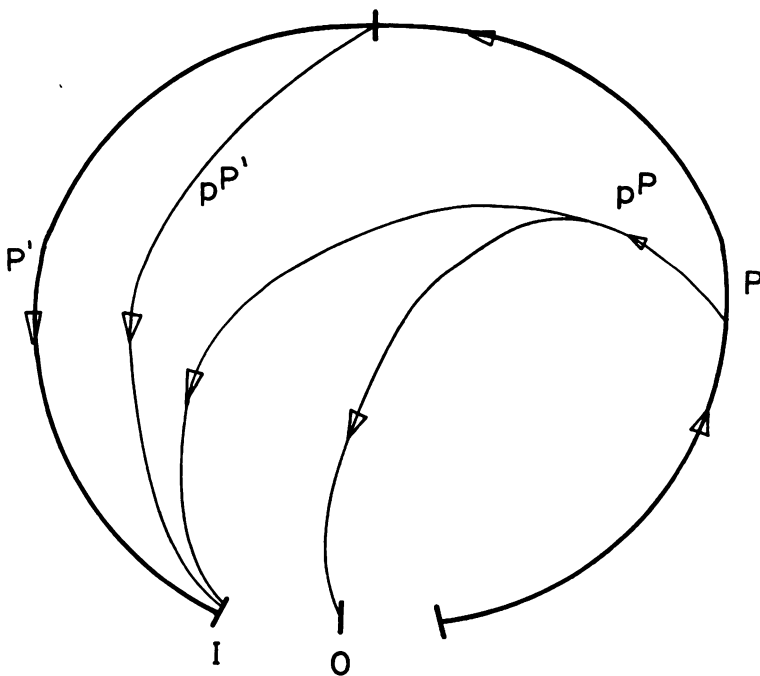


FIG. 1. — Esquema dels estats possibles per a cada taca o cèl·lula

çaran a emigrar en arribar a la seva màxima densitat, és a dir, quan les preses comencin a minvar. La migració és considerada a l'atzar («random walk»), controlada per uns paràmetres que veurem més endavant.

Ara bé, és evident que aquesta descripció de les cèl·lules que resulta quantitativament bastant satisfactòria, si pretenem estendre-la directa-

ment a tot l'univers experimental resulta d'una complexitat i d'un volum insostenible. I aquí és on fem una filigrana que crec que pot resultar interessant teòricament i pràctica.

Es tracta de codificar la informació que tenim, teòricament a les equacions i el model de la figura 1, però «traduint-la» de forma que pugui ser utilitzada de manera senzilla i clara a l'hora de considerar el sistema globalment. Això es pot fer de dues maneres, analíticament i numèrica; les dues es complementen per obtenir aquesta versió «condensada» de la informació que tenim.

Per exemple, considerem la cèl·lula o taca colonitzada només per preses, sense depredadors (és a dir 1a i 1c amb $y = 0$). Per un valor inicial de r que anomenarem $r(0)$ (r al temps 0) positiu podem resoldre analíticament les equacions i obtenir:

$$r(t) = r(0) - \frac{u}{a} (x(t) - x(0)) \quad \dots(2a)$$

$$x(t) = x(0) e^{(b-d)t} \quad \dots(2b)$$

on

$r(t)$ i $x(t)$ són la quantitat d'aliment i de presa en un moment donat t .

El temps que triga l'aliment en exhaurir-se és a dir, en prendre el valor 0 ve donat per l'eq. 2.

$$\tau = \frac{1}{2} \ln \left(\frac{(b-d)r}{ux(0)} + 1 \right) \quad \dots(3a)$$

i el valor de la població de presa en aquell moment serà

$$x(\tau) = \frac{(b-d)r(0)}{u} + x(0)$$

El model només ha de «recordar» els valors de r , x , y per a cada cèl·lula. Si en algun moment t , una presa migra a una cèl·lula no ocupada i amb una quantitat d'aliment r , l'eq. 3a) amb $x(0) = 1$, $r(0) = r$, ens serveix per determinar quan ocorrerà la migració de la població d'aquella cèl·lula, que serà el moment $t + \tau$, (recordem que les preses migren només en exhaurir-se l'aliment). Quan arribi el moment de la migració, l'eq. 3b) s'utilitzarà per «posar al dia» la població de presa i fer o el valor de r . La desaparició d'aquella colònia de preses quedarà fixada

pel moment $t = \frac{1}{2} \ln x(\tau)$.

A partir d'aquí, a cada migració subsegüent es posa al dia l'estat de la cèhula.

Es pot fer veure que aquest algorisme *reprodueix* exactament el comportament del model anterior. Per afegir-hi el predador, en principi es fa el mateix; ara bé, la «posta al dia» de les cèhules i la determinació

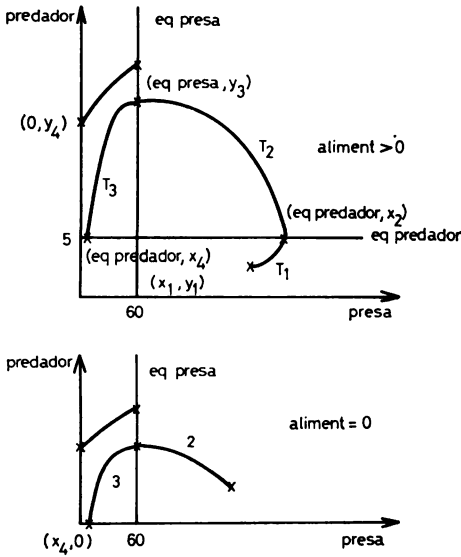


FIG. 2. — Variació de les poblacions de depredador i presa segons les equacions (1)

en el temps dels pròxims esdeveniments no es poden calcular analíticament.

Es poden, però, obtenir acurades aproximacions a partir de les trajectòries generades per les eq. 1.

Per exemple, considerem el cas que les preses han colonitzat una cèhula però no s'han acabat l'aliment. Aleshores amb les eq. 1a i 1b podem fàcilment obtenir les isoclines pels valors d'equilibri de presa i predador, o més exactament, de les equacions:

$$x^* = \text{presa en equil.} = \frac{d'}{c'}$$

$$y^* = \text{pred. en equil.} = \frac{c}{a}$$

Aquestes isoclines divideixen el pla en regions com podem veure a la figura 2.

Una trajectòria típica, iniciada per una migració d'un predador es segmenta en una fase inicial de creixement de les dues poblacions (τ_1), una fase de creixement de predador i decreixement de la presa (τ_2) i una fase de decreixement de les dues poblacions (τ_3). Seguint les observacions de HUFFAKER suposem que els predadors migren en assolir la seva població màxima, és a dir, al final de la fase (τ_2). Al final de la fase (τ_3) quan s'arriba al mínim de presa, es pot donar una desaparició de la colònia si els predadors són prou nombrosos o s'assoleix la isoclina amb el valor d'equilibri per a la presa. Les preses que queden a la cèhula prenen part subsegüentment a la interacció normal d'aliment i presa.

La determinació dels temps («scheduling») i les postes al dia dels censos per cadascuna de les possibles trajectòries (segons l'arribada de 1, 2, 3, 4 o 5 predadors) es fan amb el programa CSMP a partir de les taules generades de la simulació d'aquestes trajectòries amb les eq. 1 i els paràmetres obtinguts (fig. 3).

Aquestes taules són força interessants; que sapiguem és el primer estudi tan global de la dinàmica del model VOLTERRA LOTKA.

La base teòrica per a la representació en esdeveniments discrets es pot trobar a ZEIGLER (1977).

Per fer els càlculs s'ha utilitzat el llenguatge SIMSCRIPT 115 i un ordinador IBM 370.

El procediment de treball és el següent: Les cèhules vénen definides per tres coordenades.

Hi ha tres matrius que «recorden» a cada moment els valors de x , y i r per a cadascuna de les cèhules. A més es disposa d'una llista d'esdeveniments ordenada cronològicament.

Queden encara, en la descripció del model dos punts importants per considerar. Un és el renovament de l'aliment i l'altre el control de les migracions.

La renovació de l'aliment es fa seguint les instruccions del que va fer HUFFAKER en el seu experiment, que consisteix a crear una sèrie de grups amb igual nombre de cèhules (taronges) distribuïdes a l'atzar en l'espai, i cada grup es renovava al cap de 11 dies. Si una taronja al moment que havia de ser renovada tenia una població d'àcars considerable (< 100) no es renovava i s'afegia al grup següent. Si n'hi havia menys, els individus es retornaven a l'univers però es canviava la taronja.

Finalment descriurem breument com hem tractat el problema de la migració.

Considerem, basant-nos en les observacions de HUFFAKER, que les preses migren només quan s'acaba l'aliment ($r = 0$). Aleshores es procedeix de la manera següent:

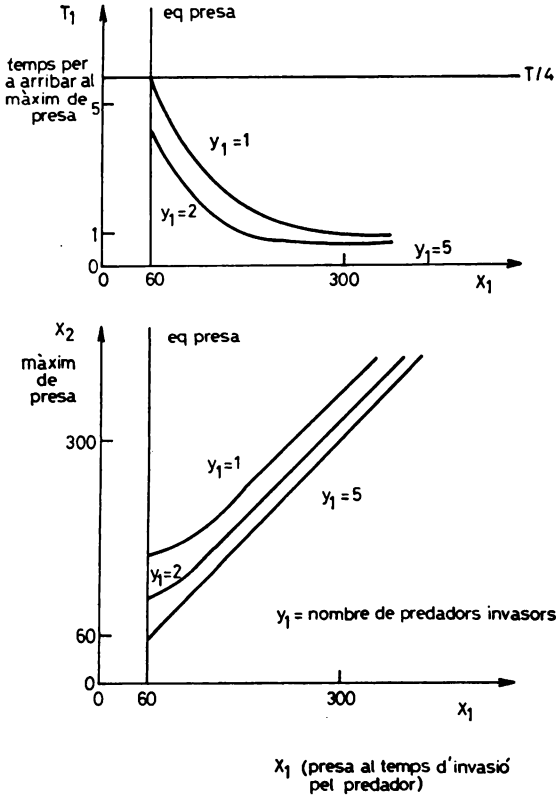


FIG. 3. — Trajectòries obtingudes amb el model de les equacions (1), utilitzant paràmetres ajustats a les dades de Huffaker

1. Quan s'exhaureix l'aliment de la població present la taronja es deixa allí una fracció d'aquesta població (*pyremain*) que queda subjecta a la cinètica descrita per eq. 1.
2. De les preses que emigren ($(1-pyremain)$ vegades la població) es considera que una fracció (*pysurvive*) aconsegueix d'arribar a una altra cèlula. La resta es perd a efectes del sistema.
3. A cada individu emigrat li correspon un temps de recerca (T_s) pres a l'atzar d'una distribució exponencial que té per valor mitjà un tercer paràmetre.
4. La cèlula d'«arribada» designada per aquell individu es calcula a partir d'una distribució normal (independentment per a cada dimensió), que té per mitjana una coordenada de la cèlula d'origen i per variància $T_s \cdot pydif_1$ i $T_s \cdot pydif_2$ per l'horitzontal i la vertical respectivament; dif_1 i dif_2 són els valors de difusió corresponents.

5. Un cop transcorregut el temps T_s , s'afegeix l'individu a la població de la cèl·lula designada, si a aquella cèl·lula hi ha aliment, es queda allí, si no, amb probabilitat $p_{ysurvive}$ se'l torna a enviar al pas 2 per a una segona migració, i amb probabilitat $(1-p_{ysurvive})$ mor.

La migració dels predadors es porta a terme de la mateixa manera amb diferents paràmetres i les úniques diferències són:

- 1' La migració de predadors comença en assolir-se un màxim en la seva densitat.
- 5' Un cop ha transcorregut el temps $T_s + retard$ s'afegeix l'individu a la població assignada a no ser que la població de presa estigui per sota del valor d'equilibri de la presa, moment en què es considera que a efectes del predador la cèl·lula és buida.

X	1	2	3	4	5	6
Y						
1	13	22	21	23	10	3
2	10	36	73	35	14	6
3	21	73	242	86	15	4
4	22	48	62	39	17	7
5	8	14	18	13	8	4
6	4	11	7	7	2	0

FIG. 4. — Exemple de distribució espacial de 1000 individus emigrats d'una de les cèl·lules

El retard es va introduir com a hipòtesi a partir de les dades experimentals. Es lògic pensar que hi hagi un retard entre la arribada del predador i el moment que comença a produir efectes sobre la població de presa i a reproduir-se.

A la figura 4 podem veure un exemple del tipus de distribució que aquest procediment genera en l'espai.

Tot aquest model es tradueix a un programa d'ordenador amb el qual hem simulat de manera francament satisfactòria els resultats obtinguts per HUFFAKER, tant en sentit qualitatiu com quantitatiu.

En aquest moment, estem buscant els paràmetres de migració més escaients per als universos més complexos i hem obtingut, pel que fa a per-

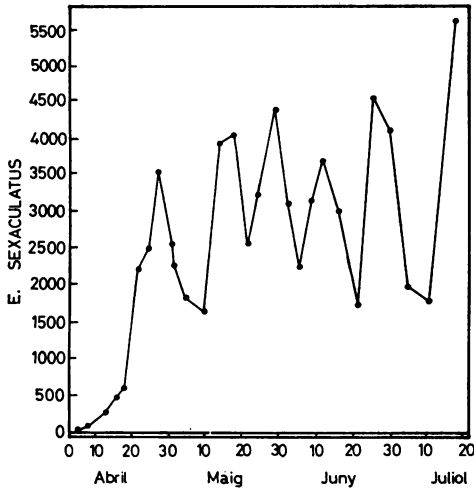


FIG. 5. — Mitja taronja a $\frac{3}{4}$ parts dels llocs. Els altres s'ocupen amb boles de goma. Es comença amb 20 femelles en una sola taronja. En aquest cas no hi ha predador. Total 40 cèl·lules (taronges)

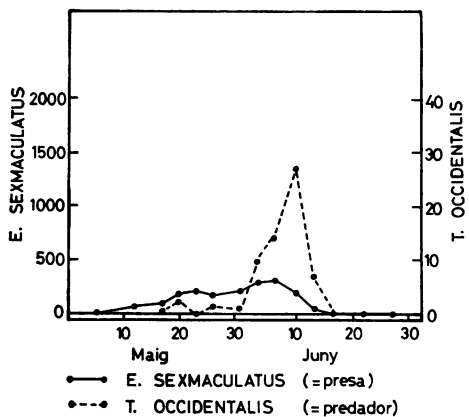
sistència i oscil·lacions de les poblacions, valors bastant pròxims als donats per l'autor.

Més endavant tenim intenció de publicar els resultats de manera ordenada. Compararem també els «patterns» espacials obtinguts amb els trobats experimentalment.

III. Per acabar voldríem insistir en alguns punts d'ordre general.

Tal com dèiem al començament, creiem que el major interès de tota aquesta feina consisteix no tan en els «valors» o resultats obtinguts a par-

FIG. 6. — $\frac{1}{20}$ de superfície de taronja a cada lloc. Hi ha barreres de vaselina. Es comença amb 10 femelles en 2 taronges, i 11 dies més tard 2 femelles de predador a una d'aquestes taronges. Total 120 cèl·lules



tir del model, sinó en el que hi ha darrera de tot això que hem presentat com un exemple concret, és a dir, el procediment de dividir l'aproximació a la descripció d'un sistema biològic. Aquesta divisió i la relativa autonomia formal i teòrica de les diferents parts o punts de vista poden resultar molt eficients.

En el nostre cas, les «cèl·lules», individualment, es tracten de manera determinista, però en canvi la migració és probabilística. Les restriccions a la cinètica de les cèl·lules i de les migracions són en aquest cas eminentment matemàtiques, per la senzilla raó que la formació i informació dels que hem construït aquest model era matemàtica i biològica o ecològica, però se'n poden introduir també d'ordre o forma física termodinàmica o més estrictament biològica.

Es pot pensar que tot això és «massa matemàtic» i poc biològic o ecològic. Hi estem bastant d'acord per a aquest exemple concret, però hom pensa que una equació diferencial tampoc no és gaire «matemàtica», i que si ha arribat a tenir un valor ecològic com a eina no és pas perdent la seva «matemàticitat» sinó posant-hi més biologia.

Hi ha diverses perspectives des de les quals aquesta eina pot resultar útil, d'una banda, tal com dèiem, la possibilitat d'introduir a diferents «nivells» diferents tipus de restriccions o descripcions segons la informació i el bagatge teòric de què disposem. D'altra banda, aquesta mateixa «agilitat» i independència de les diferents «parts» pot suposar un avantatge a l'hora d'aprofitar de manera eficient les dades.

Per exemple un cas en el qual es podria utilitzar aquesta eina amb algun profit seria el de la idea de successió. Sembla clar que diferents sistemes entrelligats per la successió es podrien descriure en un tipus de imatge com la que hem vist a la figura 1. Les restriccions i relacions

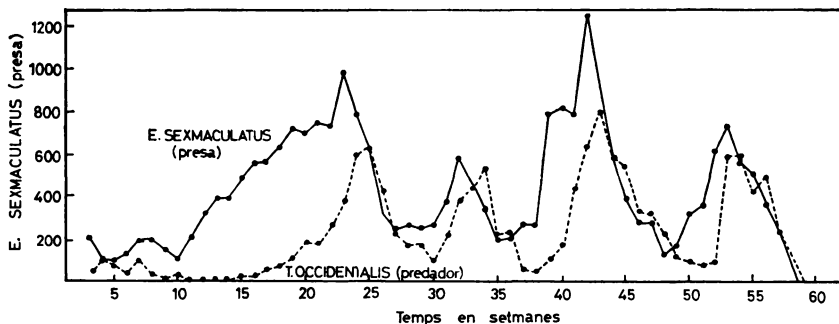


FIG. 7. — 1/20 de superfície de taronja a cada lloc. Es comença amb una femella a cadascuna de 63 taronges triades a l'atxar; 28 dies després es posa una femella de depredador sobre 21 de les 63 taronges. Total 252 cèl·lules

entre els diversos estats, en l'espai i el temps, es podrien elaborar de manera semblant. Evidentment, això queda lluny, però no creiem que sigui impensable.

Finalment, creiem que tornant al problema original de la descripció de la morfologia espacial dels sistemes, es podria pensar a utilitzar aquesta manera de fer les coses per cercar una possible formalització que consideraria la morfologia en l'espai i el temps, no referida a *una* organització única, sinó a les organitzacions relatives a cada unitat. Caldria considerar no la morfologia (vista des de «fora»), sinó el que podríem anomenar transparència del sistema, l'organització condicionant per a cada element, unitat o nivell.

APÈNDIX

A fi que es pugui veure més clarament la relació entre les dades experimentals i el model construït, afegim un breu resum dels dos articles de HUFFAKER sobre els quals ens hem basat.

Això pot servir per veure més clarament el tipus d'aproximació que hem seguit i el context en el d'aquestes dades es poden considerar.

Tal com hem dit, l'estructura bàsica dels experiments consisteix en una sèrie de distribucions espacials de taronges que es colonitzen amb àcars.

Les taronges poden tenir diferents valors nutritius, més exactament la superfície de les taronges que es deixa a l'abast de les preses és controlable. Aquest control s'exerceix senzillament tapant amb paper o parafina tota una part de la taronja i deixant descoberta només la que interessa.

Les preses i els predadors es col·loquen inicialment sobre les taronges en quantitats i distribucions que varien segons els experiments.

El nombre i distribució en l'espai de les taronges també varia amb els experiments; en alguns casos es col·loquen barreres entre les taronges que dificulten selectivament el pas de predadors o preses. No sempre totes les posicions són ocupades per taronges, de vegades s'inclouen boles de goma.

Les figures 5, 6, 7 donen una idea d'alguns dels experiments més característics.

BIBLIOGRAFIA

1. HUFFAKER, C. B.: (1958). Experimental studies in predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27(14): 143-383.
2. HUFFAKER, C. B.; SHEA, E. P. & HERMAN, S. G.: (1973). Experimental studies on predation: Complex dispersion and level of food in an acarine predator-prey interaction. *Hilgardia* 54(9): 305-329.
3. LEVIN, S. A.: (1976). Spatial patterning and the structure of ecological communities, some mathematical questions in Biology VII. *A.M.S.*
4. MAYNARD-SMITH, J.: (1974). Models in Ecology. *Cambridge Univ. Press.*
5. ZEIGLER, B. P.: (1976). Theory of modelling and simulation. *Wiley, New York.*
6. ZEIGLER, B. P. (1977a). Structuring the organization of partial system. *Int. J. Gen. Sys.*
7. ZEIGLER, B. P. (1977b). Persistence and patchiness of predator-prey systems induced by discrete event population exchange mechanisms. *J. Theor. Biol.*
8. ZEIGLER, B. P. & BARTO, A. G.: (1977). Alternative formalisms for bio and eco-system modelling. *Simulation.*