



*MAT*²

MATerials MATemàtics

Versió per a e-book del
treball no. 1 del volum 2015
www.mat.uab.cat/matmat

La Natura i les matemàtiques:
Insectes que saben comptar

Àngel Calsina

Introducció: què tenen a veure les matemàtiques amb l'intent d'entendre el món?

Pocs dubtes es poden tenir que les matemàtiques, almenys en els seus rudiments, es van inventar perquè el seu ús augmentava les probabilitats de supervivència, o millor dit, les expectatives de deixar descendència abundant, d'aquell que les coneixia. De fet no és pas diferent del que passa amb totes les habilitats físiques, però també les intel·lectuals, que l'ésser humà ha anat desenvolupant al llarg de la seva evolució. I al cap i a la fi és també la raó per la qual els altres éssers vius han desenvolupat unes o altres característiques físiques i comportaments. El que ja resulta menys clar és el motiu pel qual aquesta eina resul-



ta també útil per entendre la pròpia Natura i ens capacita per fer-nos una imatge racional del món. A menys que convinguem, és clar, que la comprensió racional del món també augmenta les nostres expectatives de deixar descendència respecte al que ens proporcionaria un coneixement purament “utilitari” (no racional), per eficient que fos.

Deixant de banda aquesta digressió inicial sobre el seu origen evolutiu, ens centrarem en aquest treball més aviat en esbrinar com aquesta capacitat (la matemàtica) ens permet entendre (fer models racionals) de alguns fets biològics particulars. Cal admetre però d'entrada que es tractarà de fenòmens relacionats amb les poblacions i la quantitat d'individus d'aquestes. Certament aquests són els fenòmens biològics més fàcilment matematitzables puix que ens parlen directament de nombres. Malgrat això es tracta de fenòmens realment sorpre-

nents que evidencien, ells també, la força de la selecció natural. I ens fan pensar (només pensar-ho a primera vista?) que potser no som els humans els únics capaços d'utilitzar les matemàtiques. Que potser també els insectes saben comptar si això augmenta la seva probabilitat de sobreviure.

El creixement de les poblacions

Les matemàtiques ens proporcionen una eina imprescindible per fer-nos una imatge racional del món. En paraules de Galileu Galilei (1564-1642), “*[L’univers] no es pot llegir fins que no n’hem après l’idioma i ens hem familiaritzat amb els caràcters amb els que està escrit. I està escrit en llenguatge matemàtic, i les lletres són triangles, cercles i altres figures geomètriques, sense les quals és humanament impossible entendre’n un sol mot.*” Il Saggiatore (L’assagista), 1623. Aquesta frase, es-

crita per l'home que es considera sovint el creador de la Ciència moderna serà el fil de l'exposició que farem a continuació.

Hi ha una altra frase, d'un matemàtic molt més recent, René Thom (1923-2002), que potser resumeix encara millor el *programa* de la Ciència. René Thom rebé la medalla Fields (1958), l'equivalent entre els matemàtics del Premi Nobel, i fou molt influent per la divulgació que feu de l'anomenada *Teoria de les catàstrofes*. La frase de René Thom que volia destacar és la següent: “*L’explicació científica consisteix en la reducció de l’arbitrarietat de la descripció [dels fenòmens]*” (Catastrophe theory : selected papers 1972-1977 / E. C. Zeeman). És a dir, en la reducció de les explicacions de les observacions empíriques a lleis bàsiques. Segurament el paradigma d’aquesta reducció a lleis bàsiques ens el dona l’obra *Philosophiae Naturalis Principia Mat-*

hemática d'Isaac Newton (1643-1727), el físic més important de la història (amb el permís d'Albert Einstein) i potser també el més gran matemàtic, almenys pel què fa a la repercussió de la seva creació. Isaac Newton, alhora que crea el càlcul diferencial, cosa que fa per descriure el moviment, ens diu que l'acceleració dels cossos (la *derivada segona* de la posició d'aquests) és (únicament) funció de la posició i la velocitat (això és el que anomenem *segona llei de Newton*, i a la funció esmentada en diem *força*) i a més descobreix que aquesta funció/força és en el cas del moviment gravitatori, proporcional a les masses i a l'invers del quadrat de la distància entre elles (això és el que anomenem *llei de la gravitació universal*).

En relació amb la frase de Thom, Newton redueix la descripció del moviment del sistema solar i de tots els astres, però també el dels projectils (re-

cordem que la balística era una de les aplicacions de l'estudi del moviment, ja en temps de Galileu), o el de la poma que li caigué sobre el cap segons la coneguda llegenda, a l'equació (*diferencial*, perquè relaciona una funció amb les seves derivades)

$$x''(t) = -\frac{k}{|x(t)|^3} x(t),$$

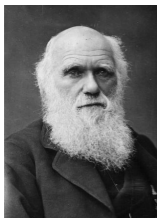
o a variants d'aquesta per tenir en compte la presència de més d'un cos amb capacitat d'atreure els altres. És doncs, René Thom (“avant la lettre”) més Galileu: el moviment complex dels planetes i satèl·lits (naturals o artificials), o el dels projectils, es redueix a una llei bàsica (Thom) que s'expressa en llenguatge matemàtic (Galileu). Les propietats de les funcions (solucions) de l'equació expliquen les observacions empíriques del moviment dels astres i permeten predir la posició de planetes, satèl·lits i projectils.

Hi ha per descomptat disciplines científiques que es resisteixen més al “tractament” proposat aquí. Una d’elles és la Biologia, que estudia fenòmens molt més complexos que els que estudia la Física o la Química. De fet hem de reconèixer que estem molt lluny encara (els humans) en la major part de les Ciències de la vida d’aconseguir reduccions de les descripcions dels fenòmens a lleis bàsiques comparables a les de la física newtoniana. En els aspectes més quantitativs de la Biologia però, sí que s’han aconseguit èxits importants. És el cas per exemple de l’ecologia, la dinàmica de poblacions, la genètica i, curiosament, d’un camp tant important, que d’ell s’afirma que *res no té sentit en Biologia si no és a la llum d’aquest* (Teodosius Dobzhansky, 1973. “*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution*” *The American Biology Teacher* 35). M’estic referint, és clar, a

la teoria de l'evolució biològica. Charles Darwin (1809-1882), que juga un paper en Biologia anàleg al de Newton en Física, publicà fa més de 150 anys un de les llibres més importants de la història, que mereix ocupar un lloc al costat dels *Principia Mathematica* de Newton ja esmentats, l'*Origin of species* (1859).

Quan, anys més tard (al 1876) escriu la seva autobiografia, Darwin explica, sobre el moment en què se li va “encendre la llumeta”: *A l'octubre de 1838, és a dir, quinze mesos després de començar la meua recerca sistemàtica, vaig llegir, com per casualitat, l'obra de Malthus “Sobre la població...”, i preparat com estava per apreciar la importància de la lluita per l'existència que apareix per tot arreu en la observació minuciosa dels comportaments dels animals i les plantes, immediatament em va impressionar la idea que, sota aquestes*

circumstàncies, les variacions favorables tendrien a preservar-se i les desfavorables a ser destruïdes. D'aquest procés en naixerien noves espècies. Per fi tenia una teoria amb la que treballar.



Charles Darwin

Acabava Darwin de descobrir una de les idees més revolucionàries que mai s'han concebut: per explicar l'extraordinàriament rica varietat de formes i adaptacions dels éssers vius, els seus òrgans interns i els seus comportaments socials, la seva bellesa i l'aparent perfecció de les solucions que adopten, no cal pensar en dissenys ni causes finals (no cal pensar que hi són *per a* ...). N'hi ha prou en fixar-se que quan els éssers vius es reproduïxen, transmeten les seves característiques als seus descendents, possiblement amb errors (*mutacions*), i

que aquells, les característiques dels quals els permeten tenir més descendència (els *més adaptats*) tindran més fills, de forma que les seves característiques aniran fent-se majoritàries al llarg de les generacions (*selecció natural*). Darwin, a més, dona importància al fet que, com la població creixerà sempre a la llarga per sobre dels recursos, s'establirà una competència (*la lluita per l'existència*) que farà que *les variacions favorables tendeixin a preservar-se* (perquè seran transmises amb una proporció més alta a les successives generacions) *i les desfavorables a ser destruïdes*.

L'obra de l'economista i demògraf Thomas Malthus esmentada per Charles Darwin en el paràgraf de més amunt és *An Essay on the Principle of Population* (1798), un article que ha tingut molta influència sobre els economistes posteriors. En aquest treball es pot llegir “[...] *com a resultat*

de l'experiència, prendrem aquesta taxa de creixement com a regla i direm que la població, quan no pateix cap catàstrofe, es duplica cada 25 anys, és a dir, creix en progressió geomètrica [...] Prenent la població mundial en qualsevol moment, per exemple quan era de 1000 milions –aproximadament quan Malthus escrivia el seu famós article–, l'espècie humana creixeria a raó de 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, etc. milers de milions de persones".

De forma una mica més general, l'anomenada *lleï de Malthus* es pot expressar matemàticament dient que la població, cada unitat de temps, es multiplica per una constant h (*el coeficient o constant de Malthus*):

$$N(t + 1) = h \cdot N(t). \quad (1)$$

Equivalentment, si la població és $N(0)$ en un any que prenem arbitràriament com a inicial, llavors

tindrem

$$N(t) = N(0) \cdot h^t. \quad (2)$$

Per exemple, tenint en compte que la població humana mundial a l'inici del segle XX era de 1650 milions de persones i acceptant un creixement anual de l'1.3%, cosa que podem considerar raonable (el 2002 fou del 0.7 als Estats Units i del 1.7 a Mèxic) i que correspon a un coeficient de Malthus $h = 1.013$, la fórmula anterior ens dóna una predicció de 7194 milions per a l'any 2014 (de fet la població actual, a principis de 2015 és ja de gairebé 7300 milions), d'uns 22000 milions l'any 2100, i de 670 bilions ($6.7 \cdot 10^{14}$) de persones l'any 2900. Tocaria a quatre persones per metre quadrat (aproximadament la densitat d'una manifestació molt concorreguda) sobre tota la superfície emergida de la Terra.

Naturalment, i sense arribar a aquests extrems,

el creixement malthusià o en progressió geomètrica no s'observa (no és possible) quan la població és ja molt gran. Què vol dir *molt gran* depèn del context però habitualment el factor limitant no és simplement l'espai físic (encara que sí ho potser en alguns casos, com per exemple en el cas dels teixits cel·lulars), sinó que molt abans es manifesten d'altres com la manca de recursos (d'aliment) o el fet que la superpoblació facilita les epidèmies amb el consegüent augment de la mortalitat i la moderació en el creixement. La consideració d'aquestes circumstàncies des del punt de vista del model matemàtic es pot fer substituint a la fórmula (1) la constant h per una funció del temps (per tenir també en compte els canvis ambientals externs, com ara els estacionals o altres) i de la pròpia població (per tenir en compte la competència pels recursos i altres interaccions entre els individus). Així ens quedarà

un model no lineal de la forma

$$N(t + 1) = h(t, N(t)) \cdot N(t). \quad (3)$$

De totes maneres aquest model de creixement poblacional no es gaire adequat a l'estudi de les poblacions humanes per diverses raons, sent les més importants que es tracta d'un model a temps discret i el fet que no té en compte l'estructura en edat. És evident que la taxa de creixement d'una població depèn de forma dramàtica de la proporció d'individus en edat fèrtil que la formen. Una població molt jove o una de molt envellida creixerà més lentament que una en la que la majoria dels seus membres es trobin en edat reproductora.

Els comportaments impredecibles de les poblacions biològiques: atzar o necessitat?

Com l'objectiu d'aquesta exposició no és la demografia humana en detall, i per explotar les possibilitats dels models del tipus que hem avançat, parlem ara de poblacions d'animals "*semelparous*" o de generacions separades. Es tracta d'espècies animals que tenen un cicle biològic que les porta a reproduir-se només una vegada i a morir poc després. Per exemple és el cas de molts insectes com ara les papallones, però també ho fan alguns vertebrats com els salmons, que creixen al mar i quan són sexualment madurs remunten els rius per a aparellar-se i pondre ous a les parts més altes d'aquests, d'on els alevins baixaran cap al mar; o les anguilles europees, que tenen un comportament encara més curiós: creixen als rius, d'on baixen al

mar per dirigir-se, recorrent milers de quilòmetres, al Mar de los Sargazos (relativament a prop de les costes d'Amèrica del Nord), on s'aparellen i ponen els ous que donaran lloc a les angules que després viatjaran de tornada per ficar-se dins dels rius europeus.



Comportaments espectaculars des del punt de vista quantitatiu i probablement més fàcils d'entendre mitjançant l'ús de les matemàtiques són les plagues de llagosta que arrasen sembrats i porten la fam més o menys periòdicament però de forma imprevisible a certs països, especialment del Nord

d'Àfrica, o les de *Marabunta*, diversos gèneres de formigues que formen grups enormes i agressius i també arrasen de tant en tant els cultius d'Amèrica del Sud o l'Àfrica. La característica comuna és l'explosió demogràfica imprevisible que es produeix l'any de plaga, arribant les densitats a 100 individus per metre quadrat en la plaga de llagostes del desert al Sahel nord-africà. També les epidèmies (la famosa pesta negra, per exemple, que va causar la mort d'un terç de la població europea del segle XIII) es poden entendre fins a cert punt com explosions demogràfiques, en aquest cas dels agents (bacteris o virus) responsables de la malaltia.

Encara que hi ha diverses explicacions per a aquests fenòmens, relacionades amb canvis ambientals (en particular es creu que les temporades amb pluges abundants afavoreixen les explosions demogràfiques d'insectes), és remarcable observar

que una variant no lineal del model de Malthus pot explicar els canvis impredecibles i catastròfics en les poblacions de forma senzilla i només invocant la interacció de competència entre els individus (es tractaria doncs d'una reducció en l'arbitrarietat de l'explicació). El model més antic (i senzill) amb les característiques que ens interessin es deu al matemàtic flamenc Pierre Verhulst (1804-1849). En la seva versió a temps discret, el model de Verhulst (1838) és de la forma (3) però h és independent del temps (no tindrà en compte, ni li caldrà invocar, canvis ambientals externs) i depèn de forma decreixent de la població (per retratar la competència pels recursos), fent-se zero quan la població ateny un valor determinat K . Més precisament té la forma

$$h(N) = \alpha (1 - N/K).$$

Així, el model resulta

$$N(t+1) = \alpha(1 - N(t)/K)N(t). \quad (4)$$

Malauradament, i a diferència del que passava abans quan hem escrit (2) com a conseqüència de (1), obtenir una fórmula *tancada* per a $N(t)$ (que només involucri $N(0)$ i t) ara només és possible per a alguns valors de α . Per exemple és molt fàcil veure en el cas $\alpha = 2$ que

$$N(t) = \frac{1}{2} \left[1 - (1 - 2N(0))^{2^t} \right].$$

Però sí es poden fer experiments numèrics, el quals, amb un cost molt baix, ens informaran del comportament de les solucions per a diferents valors del paràmetre α entre 0 i 4 i poblacions inicials entre 0 i K . Notem que aquestes restriccions són necessàries perquè el model de Verhulst tingui sentit físic: $N(0) > K$ implicaria $N(1) < 0$, mentre que per a

$\alpha > 4$ podem trobar condicions inicials $N(0)$ properes a $K/2$ tals que (4) implica $N(1) > K$ i com a conseqüència $N(2) < 0$.



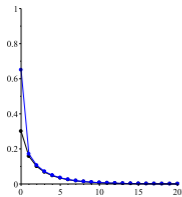
Thomas Malthus



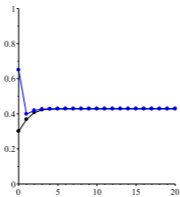
Pierre Verhulst

A les figures es poden veure exemples d'aquests comportaments, per a diferents valors del paràmetre α i per a poblacions inicials que en cada cas representen el 30% i el 65% del valor de K . A diferència del que passa amb la llei de Malthus, podem observar, a banda de la possibilitat d'extinció, que de fet es dona si $\alpha < 1$, comportaments de tendència a l'equilibri (si α es troba entre 1 i 3), però també oscil·lacions periòdiques estables de

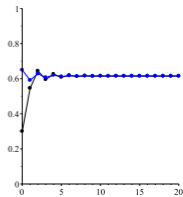
període 2 (que es donen per a α entre 3 i aproximadament 3.45), oscil·lacions de període 4 (per exemple si $\alpha = 3.51$), també de període 8 per a valors més grans de α , doblant-se el període a l'anar augmentant α lentament. Després apareixen també altres períodes, fins que, per a valors de α més grans que, aproximadament 3.57, apareixen comportaments impredecibles com els retratats a la darrera figura.



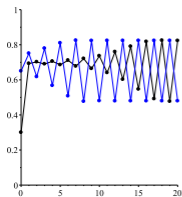
$\alpha = 0.75$



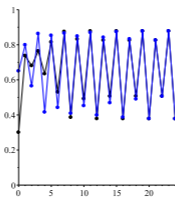
$\alpha = 1.75$



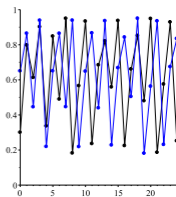
$\alpha = 2.6$



$$\alpha = 3.3$$



$$\alpha = 3.51$$



$$\alpha = 3.8$$

El comportament de la població per a valors del paràmetre α més grans que 3.57 és complicat, no periòdic, com es pot observar a la figura 1. A més presenta el que s'anomena *dependència sensible respecte les condicions inicials*. S'hi han representat dues trajectòries amb condicions inicials veïnes i, com es pot veure, si bé en les primeres iteracions les trajectòries es mantenen raonablement a prop (hi ha *continuitat respecte condicions inicials*), a partir de la cinquena o sisena ja no semblen tenir res a veure. De fet hi ha un re-

sultat ben sorprenent, degut al matemàtic ucraïnès O. M. Sharkovskii (*Co-existence of cycles of a continuous mapping of a line onto itself*, Ukrainian Math. Z. 16, 1964) i redescobert per T. Li i J. A. Yorke l'any 1975 (*Period three implies chaos*, Amer. Math. Monthly 82) que prova que si una aplicació de \mathbb{R} en \mathbb{R} té una trajectòria periòdica de període 3, aleshores també té trajectòries periòdiques de tots els períodes. El valor més petit d' α per al qual (4) té solucions periòdiques de període 3 és $1 + 2\sqrt{2} \approx 3.828$. Així, per a $\alpha > 1 + 2\sqrt{2}$ tenim garantida la complexitat del model de Verhulst. Aquests fets tenen com a conseqüència la impossibilitat pràctica de la predicció per a un futur llunyà degut a la segura presència en situacions reals d'errors en l'observació de la condició inicial.

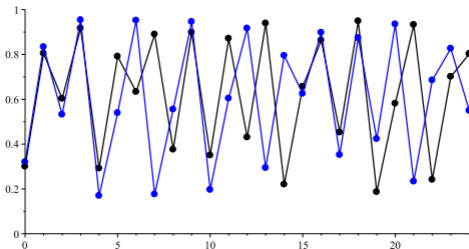


Figura 1: $\alpha = 3.83$

Els comportaments “massa” predictibles dels insectes periòdics: tant o més misteriosos.

A la Natura s’observen poblacions el comportament de les quals, a diferència dels anteriors que eren impredecibles, més aviat sorprenen per la seva absoluta regularitat i per tant, predictibilitat. Estem parlant de les famoses *emergències* de “cigales màgiques” o cigales periòdiques que es produeixen

cada 13 i cada 17 anys en certes zones perfectament determinades de l'est dels Estats Units.

Més concretament, tres espècies de cigala, entre elles, la *Magicicada septendecim*, no es deixen veure durant un lapse de 16 anys durant els quals tots els in-



dividus es troben en estat de nimfa i viuen sota terra. L'any que fa disset, *emergeixen* al final de la primavera en nombres sorprenentment grans (arribant a densitats de centenars per metre quadrat) com a adults reproductors (després d'una metamorfosi senzilla), s'aparellen, ponen ous i moren poc després.

Quatre espècies més, una d'elles la *Magicicada tredecim*, que viuen en zones diferents, encara que de vegades parcialment sobreposades amb les

anteriors, tenen un cicle biològic similar, amb una durada però, de tretze anys. A la taula es veuen les últimes emergències i les properes de totes les niuades de *Magiçada* de disset anys que sobreviuen, així com l'àrea geogràfica que ocupen

Nom de la niuada	Última emergència	Propera emergència	Àrea geogràfica
I	2012	2029	Virginia O.
II	2013	2030	Costa Est dels EUA
III	2014	2031	Iowa
IV	1998	2015	Kansas, Oklahoma, Missouri
V	1999	2016	Ohio, Maryland, Pensilvania, Virginia O.
VI	2000	2017	Georgia, Carolina
VII	2001	2018	New York
VIII	2002	2019	Ohio, Pennsylvania, Virginia O.
IX	2003	2020	Virginia O., North Carolina
X (Great Eastern Brood)	2004	2021	Costa Est de New York a North Carolina, i fins a Illinois
XIII	2007	2024	Illinois, Iowa, Wisconsin, Indiana
XIV	2008	2025	Est dels EUA, de Massachusetts a Georgia i de l'Atlàntic a Ohio, Kentucky i Tennessee

El programa de René Thom, o sigui, la reducció de l'observat a lleis bàsiques, ens porta davant d'aquest fenomen tan peculiar a provar de respondre diverses preguntes, totes amb un nexce comú: com explica la selecció natural aquest comportament? Dit d'una altra forma, quins avantatges selectius per a la població de cigales té un cicle biològic tan peculiar? Anant a pams, es tractaria de contestar les preguntes següents:

- a) Per què tenen els insectes del gènere *Magicicada* un cicle vital tan llarg, amb una fase reproductora tan curta?
- b) Per què observem només una “quinta”? És a dir, per què tots els insectes tenen la mateixa edat i per tant maduren tots al mateix any, per comptes de conviure diferents generacions amb la qual cosa veuríem adults cada temporada?

I una pregunta més misteriosa, almenys per a un matemàtic:

- c) Per què el cicle biològic observat a *Magicicada* té un període que és un nombre primer? És a dir, quin possible avantatge selectiu tenen els cicles de període primer?

Encara que la major part de la resta del treball es dedicarà a donar una resposta a la darrera pregunta, diferent d'acceptar que es deu simplement a l'atzar, diem algunes coses sobre com es poden respondre les dues primeres. De fet, la clau per poder respondre al primer i al tercer enigma sembla la mateixa per a tots dos: la presència de depredadors que aprofitarien les fases reproductores per atipar-se. Es tracta d'insectes com algunes vespes, de mamífers insectívors como la musaranya o el talp però sobretot d'ocells com la merla i

el pit-roig americans.

Pel que fa a la pregunta a), sembla clar que la resposta consisteix en què un cicle llarg evitaria que els depredadors s'especialitzessin, per exemple acoblant la seva fase de major activitat a les emergències, si aquestes es produïssin cada any o cada pocs anys. En particular un cicle llarg faria impossible l'especialització de depredadors de vida curta. De fet, aquesta idea serà útil després per fer el model que ens permetrà respondre a la pregunta c).

Respecte a la pregunta b), hom pot trobar la resposta en la competència entre diferents quintes que finalment donaria com a resultat la presència d'una sola mentre les altres s'haurien extingit. Quina d'elles sobreviuria però, es deuria més aviat a l'atzar (en forma de circumstàncies ambientals o de major població inicial) donat que no hi hauria avantatges selectives per a una o l'altra. Això es

pot trobar ben explicat en un difícil article titulat *On circulant populations. I. The algebra of semelparity* de Natalia Davydova, Odo Diekmann i Stephan van Gils (2005). També s'ha suggerit que l'estratègia d'emergir totes juntes tindria l'efecte de sadollar els depredadors presents en el moment de l'emergència i permetre la reproducció dels individus que escapessin a la captura.

Finalment, anem a la pregunta **c**), segurament la més excitant per a un matemàtic. Tots sabem la fascinació que els nombres primers exerceixen en molts matemàtics però ningú no hauria dit que també els insectes en són partidaris. Ningú que no conegués la increïble història de les cigales màgiques, és clar. Hem dit abans que els depredadors hi deuen tenir a veure, i de fet l'explicació que donà el paleontòleg i biòleg evolutiu Stephen Jay Gould (1941-2002) en el seu llibre *Ever since*

Darwin: Reflections in Natural History (1977) consisteix en què els cicles biològics primers eviten la sincronització de certs depredadors les poblacions dels quals oscil·len en períodes curts (de dos o tres anys). Exposarem aquí el model matemàtic que Glenn Webb publica a l'article *The prime number periodical cicada problem* (2005), amb el que ofereix una explicació a la René Thom del fenomen, basada en la idea de Gould (recordeu, *l'explicació científica rau en la reducció de l'arbitrarietat de la descripció*).

El model de Webb ve a ser un model malthusià *no autònom* (dependrà explícitament del temps) però sí lineal, per tant de la forma $N(t + 1) = h(t) \cdot N(t)$.

Això vol dir que tindrem en compte la deprecació (però no l'efecte d'aquesta en la població de depredadors) però ignorarem els efectes de la com-

petència (recordem d'abans que tenir aquesta en compte ens porta a models no lineals com els de la logística discreta).

Suposem una població de cigales periòdiques de període p , de moment arbitrari, i diem $N(p, t)$ a la densitat de població l'any t . Prenem com a any $t = 0$ un any de posta. Per fixar idees pensem que l'observació es fa poc després de l'emergència: els adults han mort i els ous han eclosionat. Per tant tenim $N(p, 0)$ nimfes per unitat d'àrea. Modelitzarem el canvi d'aquesta densitat d'un any al següent, abans de la nova emergència i també entre emergències, suposant una probabilitat de supervivència fixada c_0 per tenir en compte les morts naturals i les causades per depredadors d'aquestes nimfes. Com a conseqüència,

$$N(p, t + 1) = c_0 N(p, t) \quad \text{si } t \text{ no és múltiple de } p. \quad (5)$$

El canvi en la població en any d'emergència (t múltiple de p) serà més complicat perquè, a banda de tenir en compte la probabilitat de supervivència durant la darrera fase ninfal, haurem de modelitzar la probabilitat de supervivència dels adults a la depredació durant l'emergència i finalment haurem de suposar també una fertilitat mitjana d'aquells individus que aconseguixin sobreviure fins a pondre ous.

Considerem tres tipus de predadors, els no periòdics, que suposarem de població constant; els periòdics de període dos, és a dir poblacions de depredadors que tenen pics cada dos anys i valls a l'any intermedi; i els periòdics de període tres, la població dels quals té un pic cada tres anys i poblacions menors als dos anys intermedis. Encara que hi ha constància experimental de l'existència de poblacions d'espècies de predadors que es com-

porten d'aquesta forma, no provem de documentar-les. Simplement apuntem que una possible explicació de la seva existència s'ha suggerit quan parlàvem del model logístic discret. Suposarem també que aquestes poblacions oscil·lants s'han sincronitzat (per selecció natural, és clar) amb les emergències de la nostra població de cigales. És a dir, que, si p és parell, cada emergència coincideix amb un pic de la població de depredadors de període dos i si p és múltiple de tres, cada emergència coincideix amb un màxim de la població de depredadors de període tres. Per no complicar més la situació ignorarem la possibilitat de l'existència de poblacions de predadors oscil·lant amb períodes més llargs.

Admetem d'altra banda que els predadors no periòdics són més abundants que els periòdics (per això tindran més efecte en la probabilitat de supervivència) i que, a més, tendeixen a especialitzar-se

en la captura de cigales si les emergències d'aquestes són massa freqüents (recordem la pregunta **a**)). Per això suposarem que la probabilitat que un individu de la població de cigales sigui capturat per un predador no periòdic és una funció decreixent de p o equivalentment, que la probabilitat que una cigala adulta sobrevisqui a la predació per part dels predadors no periòdics creix amb la durada del període p .

Per fixar idees i tenir un model que admeti la simulació, suposem que aquesta probabilitat de supervivència ve donada per la funció $m_1(p) = \frac{p}{c_1+p}$, de forma que, si per exemple $c_1 = 12$, ens trobaríem que les cigales anuals ($p = 1$) serien capturades pels predadors no periòdics en un 92% mentre que en canvi, si fossin de període $p = 20$, només en serien en un 37%. Això darrer sembla doncs un gran avantatge, però no oblidem que, en compensa-

ció, un període molt llarg implica que molt poques nimfes sobreviuran fins a madurar (només una proporció c_0^p , per exemple només el 12% si c_0 val 0.9 i p , 20). Aquesta reflexió porta immediatament a pensar que hi deu haver un valor òptim per a p , ni massa petit ni massa gran, encara que de cap manera sembla que hauríem d'esperar que fos per força un nombre primer. Però és aquí on entren en escena els depredadors periòdics. Naturalment, la probabilitat que una cigala adulta sobrevisqui als atacs dels depredadors periòdics depèn de la població d'aquests i per tant és més gran en anys “vall” i més petita en anys “pic” .

Suposarem doncs que la probabilitat $m_2(p, t)$ (amb t múltiple de p , puix que estem en any d'emergència) que un insecte adult sobrevisqui als depredadors de període dos és c_2 si t és senar (en any vall, recordem la sincronia entre emergències i

oscil·lacions de les poblacions de depredadors) i és b_2 si t és parell (en any pic); i que $b_2 < c_2$. De forma anàloga, la probabilitat $m_3(p, t)$ que un insecte adult sobrevisqui als depredadors de període tres serà c_3 si t no és múltiple de tres (és a dir, en any vall per a la població de depredadors de període tres) i serà b_3 si t és múltiple de tres (en any pic); i naturalment, $b_3 < c_3$.

Finalment suposarem independència entre els fets que un insecte adult sobrevisqui a cada una de les classes depredadors, de forma que la probabilitat de supervivència d'un adult fins a la posta serà igual al producte $m_1(p) \cdot m_2(p, t) \cdot m_3(p, t)$. I que el nombre d'ous viables (que eclosionen) que cada adult pon és, en mitjana, una constant f . (Aquí convé afegir que en tot el relat estem comptant només femelles i que els mascles hi són sempre en nombre suficient.)

Reunint aquestes hipòtesis tindrem que en any d'emergència, és a dir, quan t és múltiple de p , el canvi en el nombre d'individus serà, a diferència del donat per (5),

$$N(p, t+1) = c_0 m_1(p) \cdot m_2(p, t) \cdot m_3(p, t) \cdot f \cdot N(p, t)$$

si t és múltiple de p . (6)

Més explícitament podrem escriure, per al model complet:

$$N(p, t+1) = c_0 N(p, t)$$

si t no és múltiple de p .

$$N(p, t+1) = c_0 \cdot \frac{p}{c_1 + p} \cdot c_2 \cdot c_3 \cdot f \cdot N(p, t)$$

si t és múltiple de p però no ho és de 2 ni de 3.

$$N(p, t+1) = c_0 \cdot \frac{p}{c_1 + p} \cdot b_2 \cdot c_3 \cdot f \cdot N(p, t)$$

si t és múltiple de p i de 2 però no de 3.

$$N(p, t+1) = c_0 \cdot \frac{p}{c_1 + p} \cdot c_2 \cdot b_3 \cdot f \cdot N(p, t)$$

si t és múltiple de p i de 3 però no de 2.

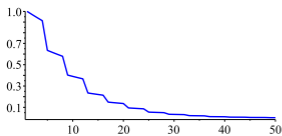
$$N(p, t + 1) = c_0 \cdot \frac{p}{c_1 + p} \cdot b_2 \cdot b_3 \cdot f \cdot N(p, t)$$

si t és múltiple de p , de 2 i de 3.

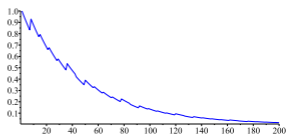
Està fora de l'abast d'aquest treball una anàlisi matemàtica rigorosa del comportament d'aquest model quan t és gran, però en canvi és molt fàcil simular-lo per a diferents valors dels paràmetres. A les figures es veuen els resultats amb l'elecció següent dels paràmetres

$$c_0 = 0.97, \quad c_1 = 12, \quad c_2 = 0.98, \quad b_2 = 0.9, \\ c_3 = 0.98, \quad b_3 = 0.9, \quad f = 3.25.$$

Per a períodes curts, amb anys en abscisses i normalitzant a 1 la densitat inicial:

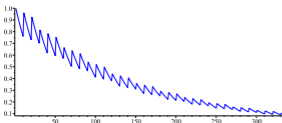


$$p = 4$$

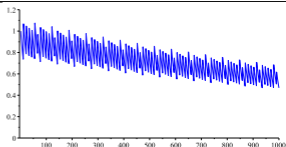


$$p = 7$$

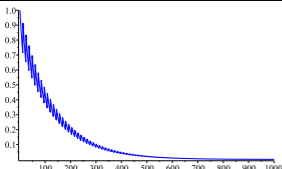
Per a períodes intermedis:



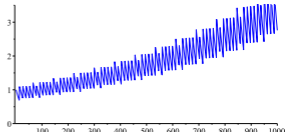
$$p = 10$$



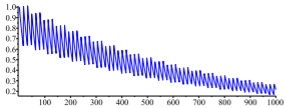
$$p = 11$$



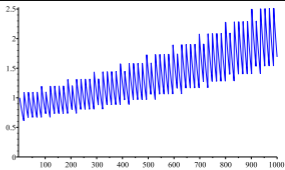
$$p = 12$$



$$p = 13$$

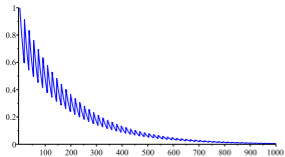


$p = 16$

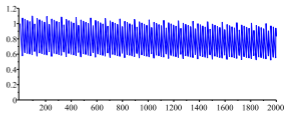


$p = 17$

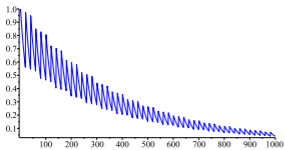
Per a períodes massa llargs:



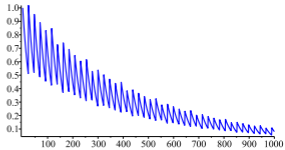
$p = 18$



$p = 19$



$p = 20$



$p = 23$

En totes les figures s'observa primer de tot una forma dentada que correspon al fet que entre emergències la població només pot decreïxer puix que no hi ha naixements i, en canvi, en cada emergència es produeix un augment sobtat de la població, lligat sobretot al valor de la fertilitat f . D'altra banda també podem veure que períodes massa curts, fins i tot si són nombres primers, porten a l'extinció de la població perquè l'especialització dels depredadors no periòdics fa que la probabilitat d'evitarlos, $m_1(p)$, sigui massa petita. Períodes intermedis porten també a l'extinció a menys que siguin nombres primers com 13 i 17 (11 és un període massa curt). En aquests casos, les poblacions tendeixen a créixer indefinidament.

Finalment, períodes més llargs porten també a l'extinció perquè, com dèiem abans, massa poques nimfes aconsegueixen arribar a l'edat de madura-

ció. Fixem-nos però que, quan p és primer com en el cas de 19 o 23, això es produeix de forma molt lenta. I que si provéssim amb $p = 25$, el model el tractaria com si fos un nombre primer (estem negligint la possibilitat de poblacions de depredadors oscil·lant en períodes més llargs que 3) però de totes formes es produiria l'extinció pel mateix motiu: és un període massa llarg.

Discussió

La tesi fonamental del treball ha estat que les matemàtiques ens proporcionen eines per entendre el món, en el sentit de portar a terme el programa de reduir al mínim possible l'arbitrarietat en l'explicació dels fenòmens. L'objectiu secundari consistia en mostrar models matemàtics de com la selecció natural explica els comportaments sorprenents de certes poblacions animals.

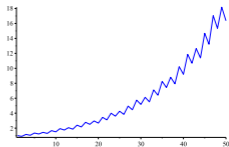
En el cas de les plagues d'insectes, s'ha proposat que l'aparició impredecible d'aquestes pot explicar-se com a resultat de la competència (per tant la lluita per la vida) mitjançant un model molt senzill de formular però amb un comportament molt complicat que s'anomena *caos determinista* (solucions molt irregulars i dependència sensible respecte les condicions inicials). Per descomptat hi ha altres possibles explicacions com ara canvis ambientals en forma d'anys molt secs o molt humits per exemple. Però és molt probable que el comportament caòtic d'algun sistema dinàmic subjacent al model, ja sigui directament la mateixa població com s'ha suggerit o bé algun d'altre determinant les condicions ambientals, sigui al darrera del fenomen.

En el cas dels insectes periòdics i les increïbles emergències de *Magicicada* cada 13 o 17 anys, s'ha

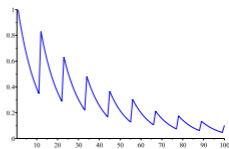
explicat un model de G. Webb que es basa en la presència de depredadors anuals i de depredadors periòdics.

El cicle biològic llarg evitaria l'especialització dels depredadors anuals i, el fet que el període sigui un nombre primer, l'acoblament a les emergències dels pics de població depredadora periòdica.

S'ha de reconèixer que l'elecció dels paràmetres en la simulació ha estat determinant per observar com les poblacions amb cicles de 13 o 17 anys se seleccionaven mentre les altres s'extingien. Un canvi en aquests paràmetres dona resultats diferents.



$$c_0 = 0.9, c_1 = 2., p = 2.$$



$$c_0 = 0.9, c_1 = 2., p = 11.$$

Per exemple una disminució en el paràmetres c_0 (en la probabilitat de supervivència anual en la fase nimfal) i c_1 (en l'efecte d'un cycle llarg per evitar especialització dels depredadors anuals, o, simplement, en l'efecte d'aquesta especialització), sense canviar els valors dels altres, porta a creixements de les poblacions de cycle curt i extinció de les de cycle llarg, fins i tot si són nombres primers (vegi's la figura).

D'altra banda, no tenim dades experimentals sobre el valor d'aquests paràmetres. És clar que venen fixats per les circumstàncies ambientals, sobretot en forma de densitat de les poblacions de depredadors i, en general, no caldria esperar que a tot arreu fossin com els que hem escollit. Efectivament però, puix que en cas contrari, no ens seria possible a Catalunya escoltar *cada estiu* el cant de la cigala.



Dpt. de Matemàtiques

Universitat Autònoma de Barcelona

calsina@mat.uab.cat

Publicat el 27 de març de 2015