Taller de simulació medi–ambiental

Metabolisme i cadenes tròfiques

Juan Carlos Cañadas* i Jordi Sellarès†

12 de febrer de 2002

Juan Carlos Cañadas
Barcelona (1963)
Doctor en Física
Dept. de Física i Eng. Nuclear (ETSEIT)
Universitat Politècnica de Catalunya

Jordi Sellarès
Barcelona (1969)
Doctor en Física
Dept. de Física i Eng. Nuclear (EUETIT)
Universitat Politècnica de Catalunya

*juan.carlos.canadas@upc.es
†jordi.sellares@upc.es

Índex

Presentació

Els models lineals són molt emprats a la Física i a l'Enginyeria. S'ha dit, amb sentit de l'humor, que la Física no–lineal és l'equivalent de la Biologia dels no–elefants. Així i tot, els models lineals són molt populars, per dos motius.

El primer motiu és que qualsevol dependència entre dues magnituds es pot considerar aproximadament lineal per a variacions no molt grans d'aquestes magnituds. Usualment, aquest argument es presenta a l'inversa. Per exemple, hom considera que una oscil.lació és petita quan la força recuperadora és proporcional a la separació fins a la posició d'equilibri.

En aquest sentit, tot sistema és lineal dintre d'uns certs límits, que depenen de les característiques del propi sistema. Això, però, no ens garanteix que l'aproximació lineal sigui vàlida en un cas particular.

El segon motiu és que els sistemes d'equacions lineals, ja siguin algebraiques o diferencials, es poden resoldre facilment, tant de forma analítica com numèrica.

En resum, els models lineals ens proporcionen facilment solucions que sempre tenen un cert rang de validessa, encara que no necessàriament resulten interessants des del punt de vista pràctic. Això tan sols ho pot determinar la comparació amb els valors reals.

En aquesta unitat presentem dos models lineals per a dos fenomens diferents però relacionats, perquè ambdos modelitzen la transferència de matèria entre diversos llocs de l'ecosistema.

Un dels models estudia la transferència de radionúclids des del menjar fins a diferents parts del cos d'una vaca. Es tracta, doncs, d'un model del metabolisme d'una vaca, encara que es pot adaptar facilment a altres animals o a altres substàncies.

L'altre model ens indica com la matèria es va propagant al llarg d'una cadena tròfica. Es tracta d'un model amb moltes analogies amb el del metabolisme.

Tots els models lineals tenen en comú que es poden representar en forma d'esquema de capses. Estudiarem aquests esquemes i recordarem algunes de les seves propietats.

Finalment, es farà una crítica d'aquests models i esmentarem quines són les seves principals mancances.

Objectius

- Entendre les motivacions, el rang de validessa i les limitacions dels models lineals.
- Establir una representació gràfica que sigui útil per representar models lineals.
- Fer un model del metabolisme que predigui la quantitat de tòxics que es transferiran a diversos òrgans d'un animal.
- Fer un model de la transferència de matèria al llarg d'una cadena tròfica

Esquema

1. Models lineals

    (a) Representació mitjançant capses

    (b) Propietats

2. Modelització del metabolisme

3. Modelització d'una cadena tròfica

1 Models lineals

Els models que s'exposaran en aquesta unitat són lineals en el següent sentit: la variació amb el temps d'una variable serà lineal respecte a la pròpia variable

$$\frac{dQ}{dt} = aQ + C.$$

L'objectiu és trobar una funció $Q(t)$ que descrigui la dependència de la variable respecte el temps, tot i que a vegades en tindrem prou amb coneixer algunes propietats de la solució, com, per exemple, el comportament a llarg termini.

Si tenim vàries variables, el model serà lineal sempre i quan la variació d'una variable depengui linealment de les variables del sistema. Per exemple, en el cas de 3 variables

$$\begin{aligned}
\frac{dQ_1}{dt} &= a_{11}Q_1 + a_{12}Q_2 + a_{13}Q_3 + C_1 \\
\frac{dQ_2}{dt} &= a_{21}Q_1 + a_{22}Q_2 + a_{23}Q_3 + C_2 \\
\frac{dQ_3}{dt} &= a_{31}Q_1 + a_{32}Q_2 + a_{33}Q_3 + C_3
\end{aligned}$$

Naturalment, algunes d'aquestes constants poden ser igual a zero. Aquest tan sols és el cas lineal més general possible per a tres variables.

Una de les propietats del sistema anterior és que es pot expressar de manera compacta mitjançant operacions matricials

$$\frac{d}{dt}Q_i = \sum_j a_{ij}Q_j + C_i$$

la qual cosa pot ser interessant a l'hora de resoldre el model mitjançant l'ordinador. La notació és l'habitual, tant en àlgebra com en anàlisi matemàtica.

Ha arribat, però, el moment de fixar idees i adaptar aquesta notació al nostre propòsit. En aquesta unitat volem modelitzar la transferència d'una substància d'un lloc a l'altre. Aquesta substància pot ser un element molt concret, com ara un radionúclid, o pot ser un tipus genèric de material, per exemple matèria orgànica o nutrients.

Q_i representarà la quantitat (segons el model també pot ser una concentració) d'aquesta substància que es troba a dins d'un compartiment i. El significat físic d'aquests compartiments depèn del model. Si estem estudiant el metabolisme (veure glossari), els compartiments representaran els òrgans de l'animal. En el cas de les cadenes tròfiques (veure glossari), poden representar essers vius sencers. En qualsevol cas, es tracta d'una abstracció que deliberadament passa per alt els detalls referents al seu funcionament.

També donarem per suposada l'existència d'un medi que, per definició, contindrà tot el que no sigui a dins d'un compartiment. Això fa que la quantitat de substància al medi no sigui quantificable, ja que n'hi haurà molta més al medi que en qualsevol dels compartiments. Tan sols podrem quantificar els intercanvis del medi amb els compartiments.

Ens serà útil una notació que posi de manifest quina part de la variació d'una quantitat es deguda a la transferència de substància d'un compartiment a l'altre, quina es deu a intercanvis amb el medi i quina desapareix per la pròpia desintegració de la substància.

Considerarem que la transferència de matèria entre dos llocs diferents té lloc a través de *fluxos*. Cada flux serà proporcional a la quantitat a un dels dos compartiments i el considerarem positiu quan sigui aquesta quantitat la que perdi substància.

Segons això, hi haurà un flux del compartiment i al compartiment j. Degut a aquest flux, el lloc i perd una quantitat $k_{ij}Q_i$ per unitat de temps. Aquesta quantitat és la que guanya el lloc j a causa d'aquest flux. Simultaniament, hi ha un altre flux, de j a i, que tranfereix una quantitat $k_{ji}Q_j$ per unitat de temps.

Part de la substància no es transfereix d'un lloc a l'altre. Això pot ser degut a que hi hagi una aportació del medi, una pèrdua al medi o a que la substància no sigui inert i vagi desapareixent amb el temps. Suposarem que tant la quantitat de substància desintegrada a i com les pèrdues del compartiment i cap al medi són proporcionals a la quantitat total que hi ha a aquest compartiment. En canvi, considerarem que les aportacions del medi són constants. La quantitat perduda al compartiment i que no va a parar a altres compartiment és doncs, per unitat de temps

$$\lambda Q_i + k_{ii}Q_i - C_i.$$

Les constants k i C poden ser negatives, si així ho requereix el problema que estem estudiant. λ acostuma a ser una constant coneguda, característica del material i és igual a zero en el cas de materials inerts.

Amb aquesta nova notació podem escriure el sistema anterior com

$$\begin{aligned}
\frac{dQ_1}{dt} &= -(\lambda + k_{11} + k_{12} + k_{13})Q_1 + k_{21}Q_2 + k_{31}Q_3 + C_1 \\
\frac{dQ_2}{dt} &= k_{12}Q_1 - (\lambda + k_{21} + k_{22} + k_{23})Q_2 + k_{32}Q_3 + C_2 \\
\frac{dQ_1}{dt} &= k_{13}Q_1 + k_{23}Q_2 - (\lambda + k_{31} + k_{32} + k_{33})Q_3 + C_3
\end{aligned}$$

El millor d'aquesta nova notació és la facilitat per representar-la graficament. Dibuixarem cada compartiment i com una capsa, els fluxos com a línies contínues i les aportacions constants com a línies discontínues. La representació gràfica del sistema es pot veure a la Figura 1.

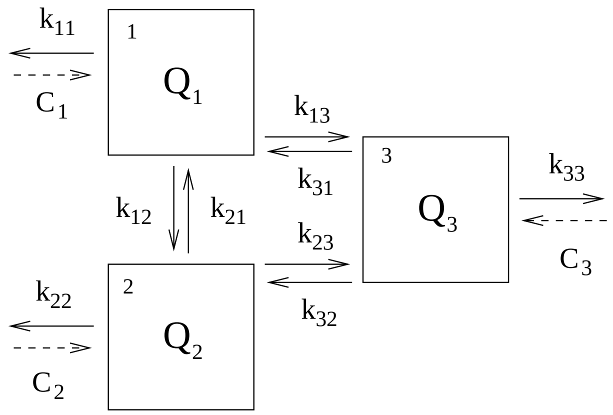

Figura 1: El model lineal més general possible per a la transferència d'una substància entre tres llocs diferents

Per practicar, pots fer les activitats 1 i 2.

Aquests models poden tendir cap a un estat estacionari o, en altres paraules, el sistema pot tenir un punt fix. En aquest estat les quantitats Q_i no varien i, en consequència, les seves derivades són iguals a zero. Si notem com a Q_i^* el valor de les variables a l'estat estacionari, el següent sistema algebraic

$$\begin{aligned}
C_1 &= (\lambda + k_{11} + k_{12} + k_{13})Q_1^* - k_{21}Q_2^* - k_{31}Q_3^* \\
C_2 &= -k_{12}Q_1^* + (\lambda + k_{21} + k_{22} + k_{23})Q_2^* - k_{32}Q_3^* \\
C_3 &= -k_{13}Q_1^* - k_{23}Q_2^* + (\lambda + k_{31} + k_{32} + k_{33})Q_3^*
\end{aligned}$$

ens permet trobar el punt fix per a uns valors donats de k_{ij} i C_i. En el cas que sigui incompatible entendrem que el model no tendeix cap a l'equilibri.

Quan estudiem un sistema real ens trobem gairebé sempre que ja és en equilibri. En aquests casos ens resultarà més fàcil mesurar experimentalment les quantitats a l'estat estacionari Q_i^* i les aportacions del medi. El problema és l'invers de l'anterior ja que ara les incognites són les constants k_{ij} del sistema. Cal tenir en compte que aquest problema tan sols es pot resoldre, sense fer aproximacions adicionals, quan el nombre de fluxos és igual al nombre de compartiments del model.

2 Modelització del metabolisme d'una vaca

Atesa la complexitat del metabolisme d'un esser viu, tan sols és possible una aproximació al problema basada en fòrmules empíriques. Així doncs, no es justificarà biologicament el model. Més aviat, tindrem en compte que hi ha un rang de concentracions on la transferència de substàncies entre els diversos òrgans de l'animal és lineal i esperarem que els casos que es vulguin estudiar siguin a dintre d'aquest rang. Les constants k_{ij} que determinen aquesta transferència tampoc es deduiran en base a cap argument biològic sinó que s'utilitzaran valors que l'experiència ha demostrat que són raonables.

k_{00} 1.12	k_{01} $5.69 \cdot 10^{-2}$	k_{02} $1.56 \cdot 10^{-3}$
k_{03} $8.64 \cdot 10^{-2}$	k_{11} $6.91 \cdot 10^{-3}$	k_{22} $6.91 \cdot 10^{-3}$

$$\lambda = 6.33 \cdot 10^{-5} d^{-1}$$

Taula 1: Constants del model del metabolisme d'una vaca

El model de la vaca es pot veure a la Fig. 2. Els compartiments són el tub digestiu (0), la carn (1), el fetge (2) i la llet (3). Aquest esquema és equivalent al següent sistema d'equacions

$$\begin{aligned}
\frac{dQ_0}{dt} &= -(\lambda + k_{00} + k_{01} + k_{02} + k_{03})Q_0 + C \\
\frac{dQ_1}{dt} &= k_{01}Q_0 - (\lambda + k_{11})Q_1 \\
\frac{dQ_2}{dt} &= k_{02}Q_0 - (\lambda + k_{22})Q_2 \\
\frac{dQ_3}{dt} &= k_{03}Q_0 - \lambda Q_3
\end{aligned}$$

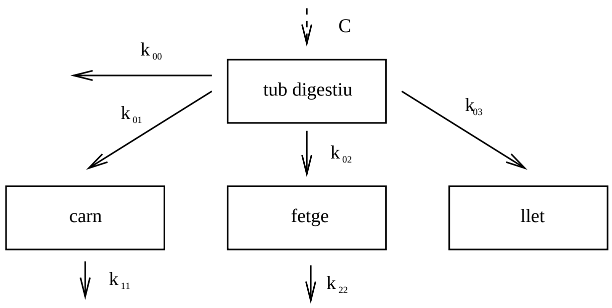

Figura 2: Model del metabolisme d'una vaca

En concret, volem modelitzar el pas d'un radionúclid (Cs^{137}) des del menjar fins als diferents òrgans de la bèstia. Les unitats de Q_i seran doncs bequerels (Bq). Recordem que 1 Bq és la quantitat de radionúclid que dóna lloc a una desintegració radioactiva per segon.

La font C representa el Cs^{137} ingerit amb el menjar. Li assignarem unitats de Bequerels per dia (Bq/d). Per a que les unitats quadrin, les constants k_{ij} han de tenir unitats d'invers de dia (d^{-1}). Empíricament s'ha trobat que els valors de la Taula 1 són útils.

Amb aquestes constants, la concentració al menjar de Cs^{137} (Bq/kg) i la quantitat de menjar ingerida diariament per una vaca (kg/d) podrem calcular la concentració d'aquest radionúclid en els diferents òrgans de l'animal.

Quines són les limitacions d'aquest model? Un problema és inherent a les pròpies constants k_{ij}. No es ben conegut com depenen de l'especimen i del seu entorn i cal prendre els resultats com una aproximació.

La principal limitació, però, és la suposició de linealitat. Així i tot, el model pot continuar sent vàlid de manera qualitativa i pot ser útil per entendre certs comportaments. Per exemple, el perquè un òrgan admet una certa quantitat d'un element i un cop superada aquesta concentració ja no n'accepta més. El cas més conegut és el del iode. Per evitar l'absorció per part de la glàndula tiroides (veure glossari) del radionúclid I^{129}, present als residus radioactius, es sol administrar a les persones exposades a aquesta contaminació pastilles amb l'isòtop estable del iode (I^{127}). Com que les propietats químiques d'ambdos isòtops són idèntiques, l'isòtop estable satura la glàndula tiroides, que d'aquesta forma ja no adsorbeix l'isòtop radioactiu.

3 Modelització d'una cadena tròfica

3.1 Model lineal

Els models de capses també ens permeten modelitzar cadenes tròfiques. En aquest cas cada compartiment representarà la totalitat dels essers vius d'una determinada espècie presents a un ecosistema (veure glossari). Q_i representarà la quantitat de matèria orgànica de l'espècie, es a dir, el pes total de tots els membres de l'espècie (biomassa).

Un ecosistema es pot veure com una unitat processadora d'energia i matèria inorgànica. Per analitzar la circulació d'energia i matèria es subdivideix l'ecosistema en *nivells tròfics*. Cada nivell disposa d'una quantitat d'energia i matèria i en proporciona a un altre nivell tròfic.

A partir d'energia i matèria inorgànica, els *productors primaris* generen materia orgànica. Per una banda, aquesta matèria emmagatzema energia química que pot ser emprada per altres essers vius. Per l'altra, proporciona la matèria necessaria per construir les seves estructures.

Els organismes fotosintètics (veure glossari) poden generar matèria orgànica a partir d'energia i matèria inorgànica. En aquest sentit, són productors primaris. Per tant, les plantes i les algues sempre es trobaran a la base de la cadena tròfica i constituiran el primer nivell de la cadena tròfica.

De la matèria orgànica generada pels productors primaris se n'aprofiten diversos tipus de *consumidors*. Aquests es poden subdividir en *herbívors* i *carnívors*. Aquests organismes són el següents nivells tròfics de la cadena.

Un paper molt important és el que juguen els *descomponedors*. La matèria inorgànica que processen els productors primaris pot venir per dues vies, *intersistèmica* si ve de fora de l'ecosistema o *intrasistèmica* si procedeix del propi ecosistema. És en aquest segon cas que els descomponedors actuen, retornant a la base de la cadena tròfica la matèria orgànica morta.

De fet, és el ritme al qual s'aporta matèria inorgànica als productors primaris el que determina la producció de matèria orgànica, ja que l'energia acostuma a estar disponible amb facilitat. Per aquest motiu és molt important entendre la circulació de determinats composts, per predir la magnitud d'aquesta producció. Els més importants són els composts del nitrògen, que potencien el creixement vegetal. És pot dir que la quantitat total de biomassa de l'ecosistema depèn en gran mesura de la disponibilitat dels composts nitrogenats.

Un dels ecosistemes més estudiats és el del *Kattegat*, una plataforma continental situada entre Dinamarca i Suècia. El principal productor primari de l'ecosistema és una alga microscòpica anomenada *eelgrass*. Un model de capses que proposem per a aquest ecosistema és a la Figura 3.

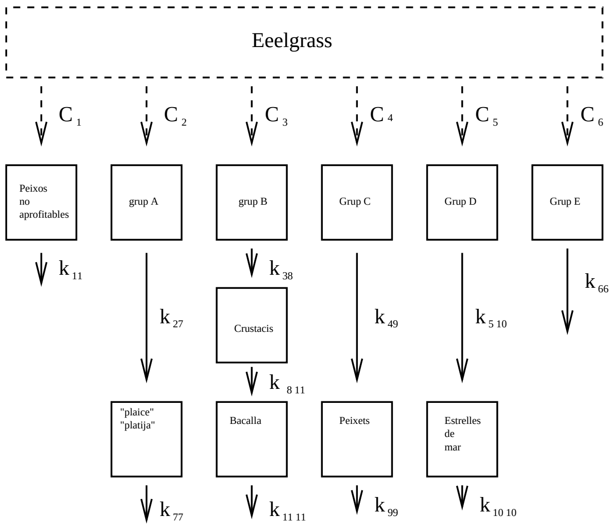

Figura 3: Model del Kattegat

El flux que entra a cada capsa és la seva *producció*. Val C_j pels organismes del segon nivell i $k_{ij}Q_j$ per a la resta. En aquest model, les constants k són les *taxes de renovació*. Les seves inverses $1/k$ són els *temps de renovació de la biomassa*.

Es tracta d'un model molt simplificat. Basicament hem fet quatre suposicions

- El primer nivell és una font constant d'aliments.
- Tan sols s'ha tingut en compte la principal font d'aliment de l'espècie.
- Tan sols s'ha tingut en compte el principal depredador de l'espècie.
- Exceptuant els organismes que es troben al capdamunt de la cadena tròfica, tota la resta converteix en biomassa tot l'aliment que ingereix.

El fet que es modelitzi l'aportació del primer nivell com a constant vol dir que la disponibilitat d'energia i de matèria inorgànica també ho és. Pel que fa a l'energia estem menyspreant, sense anar més lluny, l'efecte de les estacions. Com s'ha comentat abans, la disponibilitat de matèria inorgànica depèn de l'acció dels descomponedors (que caldria modelitzar adequadament) i de les aportacions externes (que també poden ser variables).

C_1 20000	C_2 200	C_3 2000
C_4 400	C_5 800	C_6 600

Taula 2: Valor de les fonts en milers de tonelades anuals

Q_1 5000	Q_2 50	Q_3 500
Q_4 100	Q_5 200	Q_6 150
Q_7 5	Q_8 50	Q_9 10
Q_{10} 25	Q_{11} 6	

Taula 3: Valor de les quantitats a l'equilibri en milers de tonelades

Malgrat tractar-se de suposicions considerables, tenen la seva lògica i podem esperar que els resultats siguin, si més no, qualitativament correctes. S'ha fet per tal de poder calcular el valor de les constants k_{ij} a partir del valor de les fonts C_i i de les quantitats a l'equilibri Q_i^*. Aquestes dades es poden consultar a la Taules 2 i 3.

Et suggerim que fassis les activitats 3 i 4.

3.2 Més enllà del model lineal

Una aproximació diferent al problema de modelitzar una cadena tròfica consisteix en emprar els models de creixement i de relació entre espècies que ja es van estudiar.

Per comptes de caracteritzar cada espècie per la seva biomassa, utilitzarem el nombre de membres de l'espècie. De la mateixa manera, es caracteritzarà la relació entre dues espècies mitjançant els paràmetres dels models de competència entre espècies i presa–depredador, per comptes de la taxa de renovació del model lineal.

Per exemple, una cadena tròfica de tres nivells es modelitzaria mitjançant el sistema d'equacions

$$\frac{dN_x}{dt} = r(1 - \frac{N_x}{K})N_x - a_{xy}N_xN_y$$

$$\frac{dN_y}{dt} = a_{xy}b_{xy}N_xN_y - d_yN_y - a_{yz}N_yN_z$$

$$\frac{dN_z}{dt} = a_{yz}b_{yz}N_yN_z - d_zN_z$$

La variable N_x representa el productor primari, mentre que N_y i N_z són els consumidors.

Aquest model ja no és lineal, per la qual cosa cal esperar un comportament més correcte lluny de l'equilibri. A més, el fet de considerar els membres de cada espècie de manera explícita, per comptes de caracteritzar l'espècie per la seva biomassa, resol alguns dels problemes d'interpretació del model lineal.

Una cas particular interessant es dóna quan

$$a_{xy} = a_{yz} = \ldots$$

$$b_{xy} = b_{yz} = \ldots$$

$$d_y = d_z = \ldots$$

Es pot demostrar que, si es compleixen aquestes condicions, el nombre d'exemplars al primer nivell de la cadena tròfica depèn basicament de si el nombre de nivells de la cadena es senar o parell. Si hi ha un nombre senar de nivells tròfics el primer nivell serà molt abundant. En canvi, si hi ha un nombre parell de nivells tròfics el primer nivell no tindrà molts membres.

Resum

Els models lineals són vàlids en situacions no molt allunyades de l'equilibri. A la pràctica, la major part dels sistemes es troben o bé a l'equilibri o bé en un estat equiparable, en el sentit que els canvis en els paràmetres del sistema es produeixen a un ritme molt més lent que el dels processos que hi tenen lloc.

En canvi, s'hauran de considerar amb moltes prevencions els resultats que es refereixin a estats transitoris, ocasionats per un canvi brusc al sistema.

Per poder treballar amb més comoditat, s'ha establert una representació gràfica que ens permet visualitzar d'una manera més còmoda els mecanismes que modelitzem mitjançant un sistema d'equacions diferencials.

Hem aplicat aquest tipus de modelització a dos casos. En el primer, s'ha estudiat l'acumulació de radionúclid als teixits d'una vaca. Aquest model és facilment adaptable a altres organismes atès el seu grau de generalitat.

En el segon model, s'ha modelitzat com la matèria orgànica creada a la base d'una cadena tròfica va passant de formar part d'una espècie a una altra.

En ambdos casos, s'han comentat alguns problemes dels models, que tenen a veure principalment amb la suposició de linealitat. El sistema pot no actuar linealment lluny de l'equilibri o, senzillament, pot no haver-se estudiat mai fora de l'equilibri. Per aquest motiu, cal tenir un coneixement qualitatiu del sistema per poder avaluar la bondat de les nostres prediccions. Per a les cadenes tròfiques, s'ha presentat un model alternatiu.

Glossari

cadena tròfica Conjunt de nivells tròfics entre els quals s'estableix una circulació, habitualment en un sol sentit, de biomassa.

ecosistema Qualsevol àrea de la natura comtemplada des del punt de vista de la interacció de factors biòtics i abiòtics.

metabolisme Conjunt dels canvis químics que s'esdevenen contínuament en les cel.lules vives.

organisme fotosintètic Són els que poden generar nutrients a partir de matèria inorgànica, basicament CO_2 i H_2O.

tiroides Glàndula situada sota la faringe, la secreció de la qual té importància en la creixença i en el metabolisme.

Referències addicionals

- **Alfred J. Lotka:** *Elements of mathematical biology.* Dover, New York (1956).

  Un dels llibres clàssics sobre el tema encara que potser és massa ambiciós en algunes parts. Té capítols interessants.

- **Josep Lluís Font et alter:** *A model of radionuclide transfer from air into foodstuff.* CIEMAT, Madrid (1994).

  En aquest llibre trobareu el model de metabolisme de vaca desenvolupat en aquesta unitat amb una descripció més amplia dels coeficients utilitzats

- **Jonathan Roughgarden:** *Primer in ecological theory.* Prentice-Hall, Upper Saddle River (1998).

  Llibre de text de biologia matemàtica amb un enfocament modern.

Activitats

1. Escriu el sistema d'equacions diferencials que es correspon amb l'esquema de la Fig. 4.

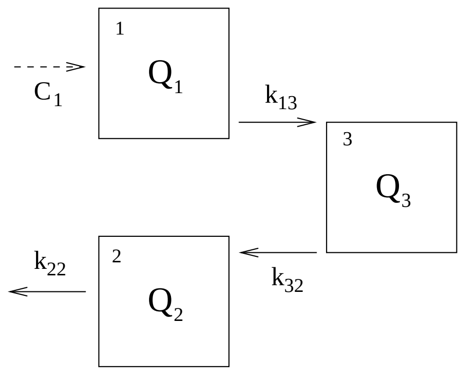

Figura 4: Exemple d'esquema de capses

2. Dibuixa l'esquema que correspon al sistema d'equacions diferencials

$$\frac{dQ_1}{dt} = -(\lambda + k_{12})Q_1$$

$$\frac{dQ_2}{dt} = +k_{12}Q_1 - (\lambda + k_{22})Q_2$$

3. Amplia l'esquema de la cadena tròfica del *Kattegat* amb els fluxos que et semblin imprescindibles. Raona la necessitat d'incloure cadascuna de les noves fletxes.

4. Busca en un llibre de Biologia un exemple de cadena tròfica. Indica quants nivells té.

5. Realitza les activitats descrites al guió de pràctiques corresponent a aquesta unitat.

Exercicis d'autocomprovació

1. A un esquema de capses, quantes fletxes contínues hi pot haver entre dues capses.
   (a) 1
   (b) 2
   (c) 4
   (d) Tantes com vulguem
2. Considera el model de vaca que hem presentat. La carn d'una vaca que tingui el doble de massa que una altra tindrà, pel que fa a la concentració de radionuclids,
   (a) el doble
   (b) la meitat
   (c) la mateixa
   (d) cap de les anteriors
3. Quins organismes podem considerar que són a la base de la cadena tròfica?
   (a) Els que relitzen la fotosíntesi.
   (b) Els que disposen d'una font il.limitada d'aliment.
   (c) Els que es poden nodrir de matèria inorgànica.
   (d) Totes les anteriors són equivalents.

Solucions dels exercicis d'autocomprovació

1. (d) 2. (b) 3. (c)