

Les equacions de Darwin

La macroevolució biològica com a fenomen crític
auto-organitzat

Ricard Alert Zenón

Auto-organització en sistemes fora de l'equilibri
Facultat de Física de la Universitat de Barcelona
13 de juny de 2013



Índex	i
Índex de figures	iii
Preàmbul	iv
1 Enfocament de l'estudi de la complexitat	1
1.1 Complexitat i contingència	1
1.1.1 Història o ciència. Precisió o predictibilitat	1
1.2 Física de sistemes interactuants fora de l'equilibri	2
1.2.1 Distribució de les fluctuacions	2
1.2.2 Interaccions i criticalitat	3
1.3 Dinàmica dels sistemes complexos	3
1.3.1 Equilibri puntejat	3
1.3.2 Fenòmens col·lectius. Cooperativitat i allaus	3
2 Criticalitat auto-organitzada	5
2.1 Característiques generals	5
2.1.1 Fenomenologia	5
2.1.2 La teoria de la complexitat	6
2.2 El model paradigmàtic	6
2.2.1 Allaus	6
2.2.2 Lleis potencials i fractalitat	6
2.2.3 Universalitat	9
2.3 Altres aplicacions en biologia	10
2.3.1 Inflat dels pulmons	10
2.3.2 Xarxes neuronals	10
3 Model macroevolutiu de Bak-Sneppen	12
3.1 Les equacions de Darwin	12
3.1.1 Matematització de les lleis d'evolució: mutació aleatòria i selecció natural	12
3.1.2 Models macroevolutius de criticalitat no auto-organitzada	13

3.2	El model	14
3.2.1	Potencial d'adequació	14
3.2.2	Algoritme	14
3.3	Resultats computacionals	15
3.3.1	Correlacions entre espècies	15
3.3.2	Existència d'un llindar d'adequació	16
3.3.3	Equilibri puntejat	16
3.3.4	Sensibilitat a les fluctuacions i contingència	18
3.3.5	Distribució de la mida de les allaus	21
3.4	Implicacions per a l'evolució biològica	21
3.4.1	Mecanisme evolutiu	22
3.4.2	Robustesa i universalitat	22
3.4.3	L'evolució com a fenomen col·lectiu	22
3.4.4	Fractalitat en l'evolució i errors genètics	23
3.5	Resultats analítics	23
3.5.1	L'equació del procés d'auto-organització	23
3.5.2	Model de camp mitjà	24
3.5.3	Límit d'alta complexitat	28
4	Comparació amb el registre fòssil	29
4.1	Evidències de la criticalitat auto-organitzada en l'evolució	29
4.2	Crítiques de la criticalitat auto-organitzada en l'evolució	31
4.3	Altres models macroevolutius i possible verificació experimental	32
	Bibliografia	34

Índex de figures

1.1	Comparativa entre una evolució gradual i una en allaus	4
2.1	Pila de sorra com a model paradigmàtic de la criticalitat auto-organitzada	7
2.2	Allaus en simulacions de criticalitat auto-organitzada	8
2.3	Distribució potencial de les allaus en criticalitat auto-organitzada	9
2.4	Obertura de canals d'aire als pulmons	11
3.1	Exemple de potencial d'adequació de les espècies al seu entorn	13
3.2	Distribució de les distàncies entre mutacions consecutives	16
3.3	Distribució total de barreres i de barreres mínimes	17
3.4	Mostra d'una allau evolutiva per part de les espècies amb adequacions per sota del llindar	17
3.5	Diagrama espacio-temporal de l'ecologia	19
3.6	Activitat evolutiva d'un grup d'espècies al llarg del temps	20
3.7	Activitat evolutiva acumulada d'una espècie	20
3.8	Distribució de la mida de les allaus	21
3.9	Buit en el procés d'auto-organització cap a la criticalitat	24
3.10	Distribucions de barreres per l'aproximació de camp mitjà i pel model amb interaccions a veïns aleatoris	27
3.11	Diagrama espacio-temporal d'una allau	27
4.1	Extincions al llarg dels períodes geològics	30
4.2	Temps de vida mitjans de les espècies	31
4.3	Absència de lleis potencials en el registre fòssil	32

En aquest treball veurem com l'evolució biològica a gran escala, el que anomenarem macroevolució, es pot entendre des d'una perspectiva física com un fenomen auto-organitzat. Així doncs l'estudi de la macroevolució biològica en aquests termes entra perfectament dins el marc de l'assignatura, que es proposa la construcció d'una teoria física de la complexitat a partir dels fenòmens d'auto-organització que es donen en sistemes fora de l'equilibri.

La biologia ofereix el terreny més fèrtil possible per a tal teoria, ja que els seus sistemes són extraordinàriament complexos i sempre mantinguts fora de l'equilibri, de manera que són susceptibles a auto-organitzar-se. Aquesta auto-organització és, efectivament, l'origen de l'ordre que veiem en totes les formes de vida del nostre entorn i que és l'objectiu de la nostra comprensió a través de teories relativament senzilles en comparació amb l'alta complexitat del món biològic. Aquesta ha de ser, doncs, una de les tasques de la biofísica.

L'evolució de la gran quantitat d'espècies que formen l'ecologia (el conjunt de la vida a la Terra) és un sistema dinàmic extremadament complex, amb múltiples interaccions entre espècies, que acaben conformant una xarxa ecològica. L'estudi d'un sistema tan complex pot abordar-se únicament mitjançant dues estratègies simplificadores. La primera consisteix a centrar-se a modelitzar únicament una petita part del sistema, mentre que la segona intenta modelitzar el sistema en conjunt però en base únicament a unes poques característiques esperadament essencials. Mentre que la teoria dels hipercicles correspondria al primer tipus d'enfocament de la complexitat, el present estudi s'emmarca en la segona categoria.

Aquest treball, llavors, intenta descriure i trobar els orígens de la complexitat observada en l'evolució de les espècies partint únicament d'unes lleis tan simples com les de Darwin per a l'evolució de cada espècie. Per fer-ho, s'utilitza una modelització de gra gruixut del sistema, típica dels sistemes dinàmics estadístics (amb un nombre macroscòpic de graus de llibertat), juntament amb les tècniques d'anàlisi procedents de la teoria dels processos estocàstics. Per aquest motiu el treball s'ha titulat "Les equacions de Darwin". Aquest títol posa de manifest que la física permet plasmar en equacions, és a dir, quantificar, ni que sigui de forma estadística, les conseqüències d'unes lleis d'evolució, les de Darwin, que no són quantificables.

Aquest enfocament físic permet deduir un comportament col·lectiu no trivial de l'evolució de l'ecologia, consistent en l'emergència d'estructures espacio-temporals complexes com els fractals a partir de lleis fonamentals simples, que no contenen els ingredients observats a nivell col·lectiu. Així doncs, podem dir que el sistema, mantingut fora de l'equilibri, s'ha auto-organitzat espontàniament, fent

emergir tota la seva complexitat. Aquesta troballa no s'hauria pogut fer per mitjà d'un estudi purament biològic, sinó que la física estadística dels sistemes interactuants fora de l'equilibri ha estat un ingredient clau a l'hora de generar una explicació de la complexitat d'un sistema com l'ecològic. Podem afirmar, per tant, que la física jugarà un paper indispensable en la construcció d'una teoria general i exhaustiva de la complexitat.

CAPÍTOL 1

Enfocament de l'estudi de la complexitat

A la introducció s'ha motivat la necessitat d'una teoria de complexitat per tal de descriure multitud de fenòmens biològics, entre els quals la macroevolució. En aquesta secció intentarem enfocar l'estudi de la complexitat, argumentant els avantatges que ofereix la perspectiva física quantitativa respecte la descripció narrativa dels esdeveniments típica de la història.

1.1 Complexitat i contingència

1.1.1 Història o ciència. Precisió o predictibilitat

La complexitat és el comportament típic, sovint imprevisible, que té lloc en sistemes dinàmics amb molts graus de llibertat interactuants. Llavors, els mateixos principis fundacionals de la física estadística ja ens indiquen que la física no podrà mai pretendre descriure els detalls del comportament dels sistemes complexos. Així doncs, una teoria física de la complexitat haurà de pretendre descriure tendències estadístiques universals a partir únicament dels ingredients de la dinàmica que es considerin essencials pel comportament del sistema, obviant la majoria dels detalls. Aquesta aproximació és el que entenem com a la construcció d'un model de gra gruixut del sistema.

Aquesta visió contrasta amb l'enfocament que s'ha fet fins ara dels fenòmens complexos en camps com la geologia, la biologia, l'economia, la cosmologia, la història,... Fins ara s'havia descrit narrativament el conjunt de fets (ja consumats) que tenien lloc en sistemes complexos com l'escorça terrestre, el mercat financer, els cúmuls galàctics o la societat humana. El problema d'aquest enfocament és que no permet predir cap esdeveniment ni tan sols cap comportament estadístic i, a més, es basa en fets contingents com a causa de les observacions.

A diferència d'aquest enfocament narratiu, aquí emprendre la tasca de formular lleis generals que descriguin la dinàmica dels sistemes complexos. Aquestes lleis no podran explicar ni basar-se en els detalls dels processos que hagin succeït, però permetran predir si més no el comportament estadístic del sistema. El fet

que els fenòmens històrics no puguin ser sotmesos a l'experimentació fa que no es puguin conèixer ni replicar els detalls que els van causar, invalidant així qualsevol aproximació de caràcter "microscòpic" (detallada). L'única opció, doncs, és trobar quins mecanismes genèrics, basats únicament en característiques generals que puguem inferir clarament dels registres històrics, permeten explicar de forma robusta i universal alguns comportaments estadístics que incloguin l'aparent contingència i complexitat observada obiquament a la natura. El concepte físic que es posarà com a origen de l'aparent contingència observada és la criticalitat auto-organitzada, els principis de la qual explicarem a la secció següent i que, posteriorment, aplicarem al cas de la macroevolució biològica.

Habitualment, els dos enfocaments que hem descrit constitueixen el criteri per classificar una ciència com a "tova" o "dura" [1]. El primer tipus de ciències són aquelles que es basen en la descripció narrativa de fenòmens complexos, mentre que el segon tipus inclou aquelles que intenten expressar les lleis de la natura en llenguatge matemàtic per tal de poder fer prediccions reproduïbles experimentalment sobre fets relativament simples. En les ciències toves, malgrat que s'intenten extreure relacions de causa-efecte entre fets ja consumats, qualsevol predictibilitat a priori és inconcebible ja que els fets originals es consideren absolutament contingents. Això es pot veure clarament en disciplines científiques com ara la història, l'evolució biològica, la geologia, l'economia, la cosmologia,... En aquest sentit, si un dels fets contingents que es pren com a causa d'altres successos de la història desapareix, el decurs futur de la història canviaria radicalment. Exemples d'aquests fets contingents són el naixement de Hitler en història, l'extinció dels dinosaures en l'evolució biològica, la crisi del dimarts negre del 1987 en economia, etcètera.

1.2 Física de sistemes interactuants fora de l'equilibri

1.2.1 Distribució de les fluctuacions

Per abordar l'estudi dels fenòmens complexos cal plantejar-se quin és l'origen d'aquesta complexitat que, en particular, hem vist que duu a una forta sensibilitat a la contingència. Quan es planteja l'estudi físic d'un sistema complex, aquest es contempla com a un sistema dinàmic amb molts graus de llibertat interactuants. Ara bé, si aquest sistema dinàmic es troba en equilibri, la resposta d'aquest a petites perturbacions (fluctuacions) és lineal (teoria de la resposta lineal), de manera que petites causes no poden causar conseqüències catastròfiques com les observades en geologia, evolució, economia, història,... A més, les grans fluctuacions, que podrien ser causa de grans conseqüències, estan probabilísticament extremadament prohibides ja que la distribució de les fluctuacions al voltant de l'equilibri és gaussiana segons la teoria de les fluctuacions d'Einstein [2], de manera que la probabilitat d'una fluctuació decau exponencialment amb la seva mida.

Així doncs, l'única manera d'entendre les conseqüències dramàtiques que es produeixen sense haver d'apel·lar a la contingència d'agents perturbadors externs és que el sistema es trobi fora de l'equilibri. En aquest cas, la distribució de les fluctuacions ja no és necessàriament gaussiana i fluctuacions grans no estan tan prohibitivament anul·lades. Però trobar-se en un estat fora de l'equilibri no és l'única condició necessària per la no gaussianitat de les fluctuacions ja que si el sistema és ideal (no interactuant), el teorema estadístic del límit central s'aplicarà i farà

que el conjunt de fluctuacions independents d'origen intern estiguin gaussianament distribuïdes. La independència de les fluctuacions, doncs, rauria tant en el fet que són d'origen intern i, per tant, provinents d'una multitud de causes incontrolades (els graus de llibertat més ràpids negligits en una aproximació de gra gruixut), com del fet que els diversos elements del sistema no interactuen entre ells. En canvi, la mera interacció entre els elements de la col·lectivitat que forma el sistema complex fa que les fluctuacions no es distribueixin gaussianament al voltant d'un estat fora de l'equilibri.

1.2.2 Interaccions i criticalitat

Aquesta és la base de la criticalitat auto-organitzada [3], que argumenta que un sistema dinàmic amb molts graus de llibertat es pot auto-organitzar espontàniament en un estat crític fora de l'equilibri. En trobar-se en una situació crítica, les correlacions en el sistema són de llarg abast (la longitud de correlació divergeix en el punt crític) i, per tant, hi ha fortes interaccions entre tots els graus de llibertat del sistema, cosa que juntament amb el manteniment del desequilibri fa que la distribució de les fluctuacions segueixi una llei potencial enlloc d'una funció gaussiana. La prevalència d'una llei potencial indica que les fluctuacions no tenen una escala característica (ja que les lleis de potències són corbes auto-similars) i, per tant, les fluctuacions de qualsevol mida no són probabilísticament impossibles.

1.3 Dinàmica dels sistemes complexos

1.3.1 Equilibri puntejat

Així doncs, una manera de comprendre l'aparent rellevància de la contingència així com l'emergència de complexitat en multitud de sistemes és que es trobin fora de l'equilibri i evolucionin de forma auto-organitzada cap a un estat estacionari crític. A l'economia sembla clar que l'equilibri del mercat ideal no es compleix, tal com posen de manifest les crisis econòmiques. El mateix es pot dir de la geologia, en la qual períodes relativament llargs d'aparent equilibri es veuen trencats per fluctuacions catastròfiques com els terratrèmols, que posen de manifest que el sistema no es trobava en equilibri. En el cas de l'evolució biològica, aquesta intuïció que el sistema dinàmic que la descriu no es trobava en equilibri ja la van tenir Gould i Eldredge quan van proposar l'"equilibri puntejat", revisat posteriorment a [4]. Aquesta proposta afirma precisament que l'evolució biològica sembla seguir un patró temporal format per llargs períodes de calma, en els quals l'evolució sembla estancada en equilibri, interromputs o puntejats per períodes curts d'explosió evolutiva, que podríem anomenar allaus o crisis en altres contextos.

1.3.2 Fenòmens col·lectius. Cooperativitat i allaus

A banda de trobar-se en un estat fora de l'equilibri, la presència d'una dinàmica d'"equilibri puntejat", amb allaus enlloc d'una evolució gradual, és símptoma que l'evolució és un fenomen cooperatiu, governat per les fortes interaccions entre els elements del sistema dinàmic. Altrament, l'evolució es duria a terme de forma gradual ja que les lleis "microscòpiques" de qualsevol tipus que hi ha al darrere (de

Darwin, de moviment de les plaques tectòniques, de compra-venda,...) no aporten cap ingredient que coordini i sincronitzi l'activitat dels diversos elements de la col·lectivitat. Així doncs, la presència d'allaus és un clar indicador que l'evolució és un fenomen cooperatiu [5], cosa que fa que la dinàmica del conjunt sigui qualitativament diferent que la que tindrien els elements que la formen si no hi pertanyessin [6]. A la figura 1.1 es pot veure una representació dels dos possibles tipus d'evolució, la gradual i la cooperativa.

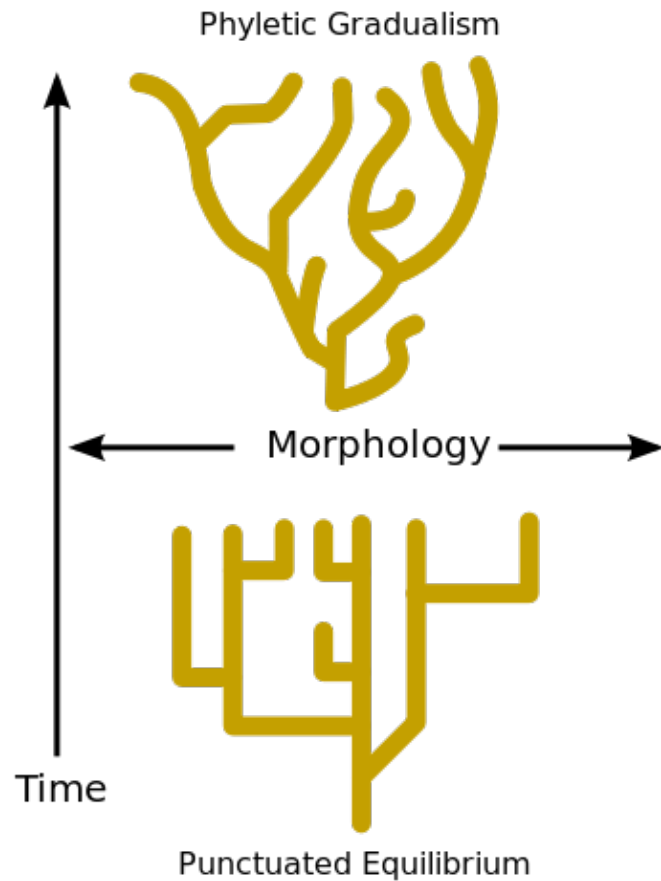


Figura 1.1: Comparativa entre una evolució gradual i una de cooperativa, que té lloc mitjançant una dinàmica d'“equilibri puntejat”, que combina períodes llargs de calma amb períodes curts d'allaus evolutives.

Criticalitat auto-organitzada

En aquesta secció es descriuran els elements bàsics de la teoria de la criticalitat auto-organitzada. Aquesta teoria és una de les teories físiques candidates a explicar la complexitat observada a la natura i, en particular, la forta dependència de la contingència que mostren algunes disciplines. A la secció següent es formularà un model macroevolutiu que presenta criticalitat auto-organitzada.

2.1 Característiques generals

2.1.1 Fenomenologia

L'auto-organització és el procés pel qual col·lectivitats d'elements interactuants poden produir patrons complexos no presents en les seves lleis d'interacció quan es troben fora de l'equilibri. Així doncs, la formació de patrons complexos auto-organitzats és un fenomen col·lectiu. Com hem dit, però, el manteniment d'aquests patrons complexos requereix un consum constant d'algun tipus d'energia, de manera que el sistema s'ha de mantenir fora de l'equilibri.

Quan l'evolució del sistema es duu a terme lentament, es pot assolir un estat estacionari en el qual hi ha un balanç molt dèbil entre les diverses interaccions que governen el sistema. Això fa que aquest sigui molt sensible a les perturbacions, és a dir, que es trobi en un estat crític. A diferència dels casos habituals, però, en sistemes dinàmics altament no lineals i amb molts graus de llibertat espacialment extesos, l'estat crític es pot assolir de forma espontània, és a dir, pot ser auto-organitzat. Aquest fenomen és el que es coneix amb el nom de criticalitat auto-organitzada [3, 7]. Tanmateix, no es coneix si hi ha un conjunt de característiques que garanteixin que un sistema s'auto-organitzarà cap a un estat crític.

Així doncs, la criticalitat auto-organitzada és una propietat de sistemes dinàmics (complexos) que tenen un punt crític com a atractor de la dinàmica. Conseqüentment, les propietats macroscòpiques (estadístiques) d'aquests sistemes tindran les característiques típiques dels punts crítics, com ara la invariància d'escala i la

pertanyença a una classe d'universalitat en funció d'algunes de les seves característiques bàsiques.

2.1.2 La teoria de la complexitat

Hi ha moltes disciplines en els quals s'han trobat sistemes que presenten o semblen presentar criticalitat auto-organitzada, entre els quals hi ha la geofísica, la cosmologia, la macroevolució biològica, l'economia, la sociologia, la física de plasmes, la neurobiologia, etcètera. En tots els casos, la criticalitat auto-organitzada és la candidata a explicar l'emergència de fenòmens col·lectius molt complexos a partir d'interaccions entre elements relativament simples. En cada cas, la criticalitat auto-organitzada és el mecanisme que tenen les lleis bàsiques "microscòpiques", que poden actuar a nivell de la selecció fonamental (cosmologia), natural (evolució biològica), cultural (economia) o social (sociologia), per produir un comportament col·lectiu complex de forma robusta i espontània, sense necessitat ni d'agents externs ni de la contingència que suposa la necessitat d'una combinació precisa dels paràmetres de les interaccions. En certa manera, doncs, podem pensar la criticalitat auto-organitzada com la "teoria estadística fora de l'equilibri" que realitza la connexió entre les lleis "microscòpiques" de selecció (a qualsevol dels nivells) i la fenomenologia estadística "macroscòpica", que s'observa habitualment i presenta una enorme complexitat.

2.2 El model paradigmàtic

2.2.1 Allaus

El model paradigmàtic de criticalitat auto-organitzada és el següent [3]. Considerem un camp $z(i, j)$, on i, j són dos índex que indiquen una posició discreta en un pla. Per tal de tenir intuïció sobre el sistema es pot pensar que el camp z descriu l'alçada, també discreta (entera), d'una pila de sorra, tal com es mostra a la figura 2.1, malgrat que experiments en piles de sorra han demostrat que no presenten criticalitat auto-organitzada [8]. A cada pas de temps, l'alçada s'augmenta en una unitat en algun punt del pla escollit a l'atzar. Llavors, si l'alçada d'aquell punt excedeix un cert valor arbitràriament fixat, z_c , l'alçada d'aquest lloc es disminueix en 4 unitats (el nombre de veïns de la xarxa), que es distribueixen equitativament entre els punts veïns. Aquest procés de redistribució de l'alçada (de la sorra) se segueix fins que cap punt del sistema excedeix el valor crític z_c . A les vores del sistema, on no hi ha veïns, es perd l'alçada (la sorra), cosa que compensa l'entrada constant d'un gra de sorra a cada pas de temps, mantenint així un estat estacionari fora de l'equilibri. Aquí veiem clarament que els únics ingredients rellevants del model són que el sistema es manté en un estat estacionari fora de l'equilibri i que dissipa l'energia que se li subministra relaxant-se en forma d'allaus.

2.2.2 Lleis potencials i fractalitat

Aquest model tan simple és el que origina tota la rica fenomenologia de l'equilibri puntejat pel fet de trobar-se en un estat crític auto-organitzat. L'únic que cal fer és mesurar la mida de les allaus de redistribució de sorra que s'hi produeixen. El resultat sorprenent és que la seva distribució de probabilitat segueix una llei

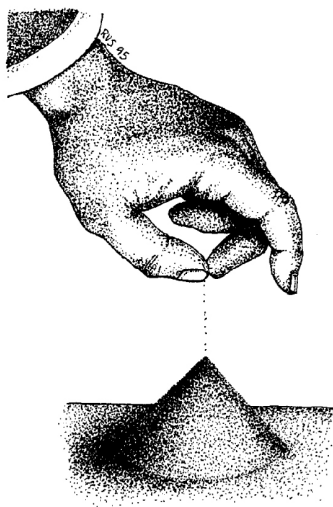


Figura 2.1: Il·lustració d'una pila de sorra, que constitueix el model paradigmàtic de la criticalitat auto-organitzada per bé que no presenta aquest fenomen. Imatge extreta de [9].

potencial, mostrant que el sistema es troba en un estat crític o, equivalentment, que té una estructura fractal. De fet, es pot demostrar que qualsevol propietat d'un sistema crític té un comportament potencial, cosa que constitueix l'anomenada hipòtesi d'escalat de Widom, Domb, Fisher i Kadanoff [10, 11], que es basa en la propietat d'invariància sota canvis d'escala que tenen les funcions potencials. A la figura 2.2 s'hi mostra l'evolució d'una allau de gran escala en una simulació numèrica d'aquest model, mentre que a la figura 2.3 s'hi mostra precisament la distribució d'allaus segons la seva mida, on es pot veure el comportament potencial.

Així doncs, aquest model tan simple ha estat capaç de captar l'essència fenomenològica que condueix a la dinàmica de l'equilibri puntejat. Evidentment, el model és estocàstic i no permet predir el decurs exacte dels esdeveniments, però sí que permet predir el comportament estadístic de les allaus que es donaran en el sistema. De fet, el fet que el model presenti allaus de forma espontània ja exclou la contingència com a única causa de les catàstrofes naturals. Queda clar que la presència d'allaus de totes les mides és una simple conseqüència de la dinàmica crítica (fortament interactuant) del sistema. Així doncs, la física aporta certa predictibilitat als sistemes complexos. Tot i que si es tornés a córrer el curs de la història els esdeveniments que s'hi produirien podrien ser radicalment diferents, la criticalitat auto-organitzada ens permet predir que la distribució d'esdeveniments insignificants i catastròfics que s'hi donaria seria estadísticament la mateixa.

Mandelbrot va posar de manifest que, empíricament, la distribució de probabilitat de les allaus segueix, en qualsevol sistema que en presenti, les anomenades distribucions de Pareto-Levy [1]. Posteriorment, també s'ha pogut demostrar analíticament que la distribució d'un nombre molt gran d'allaus efectivament convergeix cap a les funcions de Pareto-Levy [12], de la mateixa manera que un nombre molt gran de fluctuacions petites s'acaba distribuïnt gaussianament segons el teorema

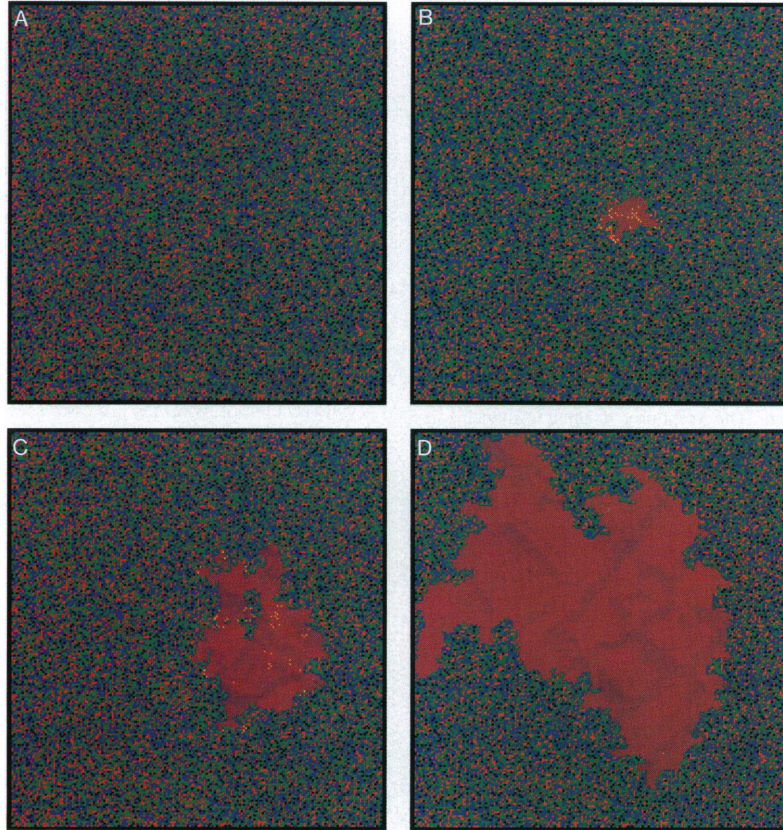


Figura 2.2: Mostra d'una allau de gran escala en una simulació numèrica del model paradigmàtic de la criticalitat auto-organitzada. S'hi mostren 4 passos de l'evolució de l'allau des de la condició inicial. Els quatre colors mostren els quatre possibles valors de l'alçada $z = 0, 1, 2, 3$, amb $z_c = 3$. El color vermell indica les posicions que han sobrepassat el llindar, i el color groc indica les posicions que estan redistribuint la seva alçada en el moment de la captura de la imatge. Imatge extreta de [1].

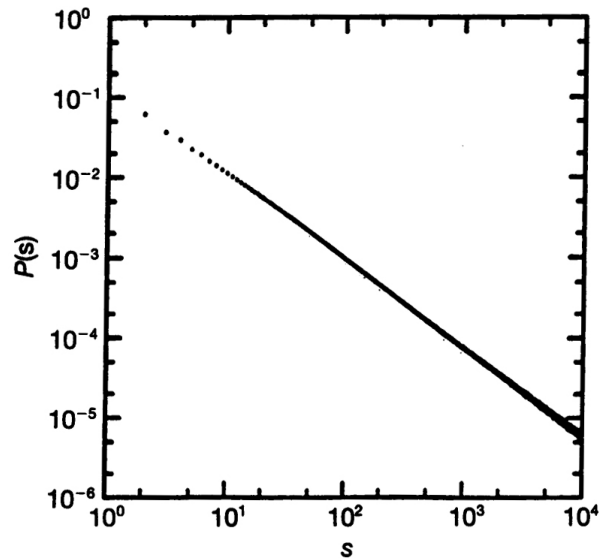


Figura 2.3: Distribució de la mida de les allaus que tenen lloc en una simulació numèrica del model paradigmàtic de la criticalitat auto-organitzada. Es pot veure com la distribució segueix una llei potencial al llarg de força dècades. Imatge extreta de [1].

estadístic del límit central. La cua de grans allaus de la distribució de Pareto-Levy és potencial, de manera que les grans allaus no estan excessivament prohibides estadísticament. A més, el fet que no hi hagi una escala típica de les fluctuacions (de les allaus) mostra que les fluctuacions de qualsevol mida tenen un mateix origen dinàmic, de manera que no es poden negligir les fluctuacions grans en base a una pretesa contingència dels fenòmens que suposadament les causen. Si es negligeixen aquestes fluctuacions, la seva distribució esdevé gaussiana i el sistema està en equilibri, evitant llavors qualsevol possibilitat d'explicar l'equilibri puntejat sense recórrer a agents externs. Amb la criticalitat auto-organitzada, en canvi, hem vist que les fluctuacions grans no s'han de negligir i tenen un origen completament intern, degut a la criticalitat del sistema.

2.2.3 Universalitat

Una altra característica d'aquest model, que el fa particularment interessant, és la universalitat. Aquesta característica és, de fet, una altra propietat dels estats crítics que assegura que el comportament del sistema en el punt crític només depèn d'un petit conjunt de propietats genèriques i no pas dels detalls microscòpics dels elements que conformen el sistema i de les seves interaccions [10]. Això permet classificar tots els sistemes en classes d'universalitat únicament en funció del seu comportament prop del punt crític. Habitualment, les propietats genèriques que classifiquen els sistemes en les seves classes d'universalitat són la dimensió del seu paràmetre d'ordre (o la simetria), la dimensió de l'espai que ocupen i l'abast de les interaccions [13].

Així doncs, la universalitat ens assegura que la criticalitat auto-organitzada no depèn dels detalls del model particular que s'utilitzi en la simulació sinó que només necessita que aquest permeti la formació d'allaus. De fet, es comprova que la criticalitat auto-organitzada emergeix per a moltes variants del model paradigmàtic exposat, provant així la universalitat. Això garanteix la robustesa de la criticalitat auto-organitzada com a mecanisme per explicar l'emergència de la complexitat a la natura, ja que no demanda l'existència de cap detall (històricament improvable) del sistema sinó únicament unes poques característiques generals que són fàcilment atribuïbles a molts sistemes complexos.

2.3 Altres aplicacions en biologia

Ja hem citat anteriorment un nombre important de camp en els quals la criticalitat auto-organitzada s'aplica per explicar la dinàmica de sistemes complexos. Tanmateix, abans de passar a l'estudi de la macroevolució biològica en aquests termes, és convenient mencionar dues aplicacions més que té la criticalitat auto-organitzada en sistemes de l'àmbit biològic, en el domini, per tant, de la biofísica.

2.3.1 Inflat dels pulmons

La primera és a l'inflat dels pulmons [14, 7]. S'ha trobat que l'entrada d'aire als alvèols en inflar els pulmons amb un flux constant no es produeix de forma suau sinó a salts, en allaus. Segons el que hem dit anteriorment, aquest fet indica tant que l'estructura de l'arbre bronquial és fractal, tal com també s'ha verificat, com que l'obertura de cadascun dels seus canals no es produeix de forma independent, sinó que hi ha interaccions. De fet, s'ha desenvolupat un model de criticalitat auto-organitzada pel procés d'inflat dels pulmons que permet reproduir correctament la llei de potències observada experimentalment per la distribució de les allaus d'obertura de canals (de pas d'aire), verificant, per tant, la validesa de la teoria per descriure aquest fenomen. A la figura 2.4 s'il·lustra el procés d'obertura de canals d'aire en allaus distribuïdes potencialment (de totes les mides) a mesura que s'augmenta el flux d'aire entrant.

2.3.2 Xarxes neuronals

La segona aplicació rellevant de la criticalitat auto-organitzada a sistemes biològics és a l'estudi del cervell [15]. Les recents observacions de la dinàmica d'allaus en l'activitat de xarxes neuronals (fortament interactuants) han portat a desenvolupar un model de criticalitat auto-organitzada que té en compte la plasticitat del cervell i permet reproduir de forma molt robusta el comportament estadístic dels espectres dels electroencefalogrames (EEG).

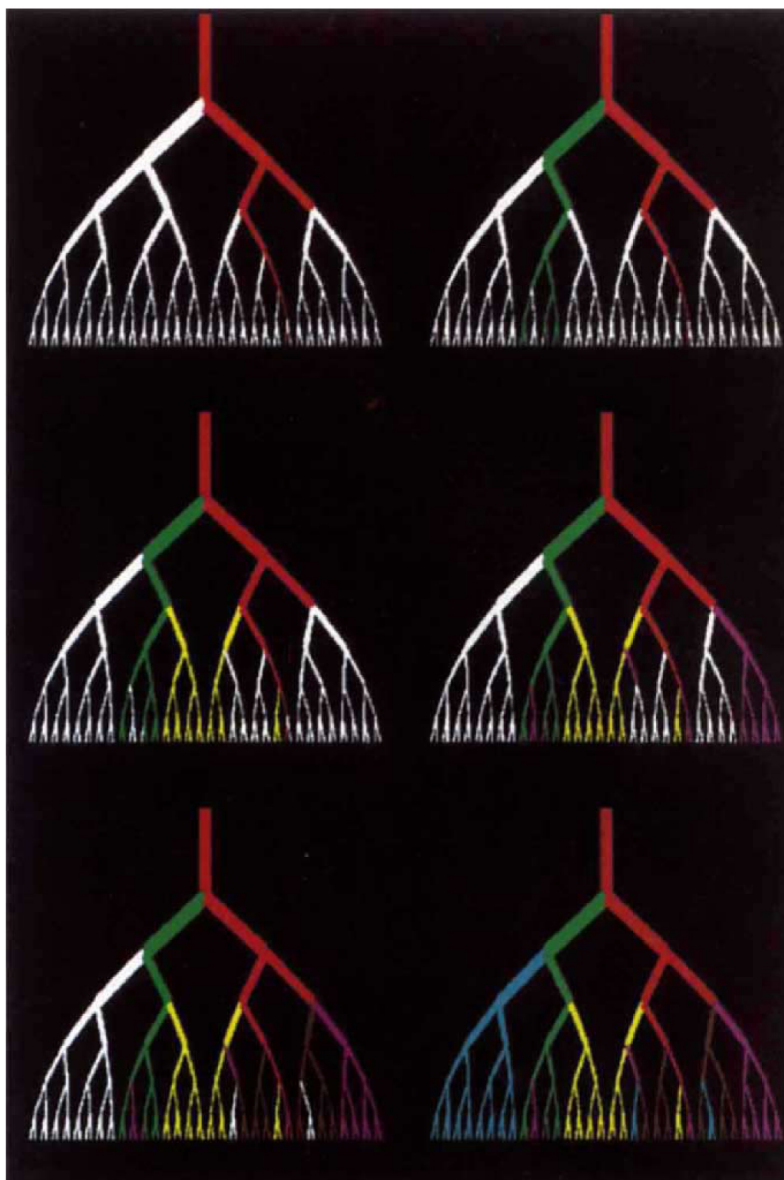


Figura 2.4: Il·lustració del procés d'obertura de canals d'aire als pulmons en allaus distribuïdes potencialment (de totes les mides) a mesura que s'augmenta el flux d'aire entrant. En diferents colors es mostren les diverses allaus d'obertura que es donen seqüencialment. S'hi ha representat el fet que les esmentades allaus no tenen una mida característica. Imatge extreta de [14].

CAPÍTOL 3

Model macroevolutiu de Bak-Sneppen

En aquest capítol es formularà un model macroevolutiu basat en la criticalitat auto-organitzada. L'objectiu és aconseguir una teoria estadística amb capacitat predictiva que sintetitzi la dinàmica evolutiva “microscòpica” donada per les lleis de Darwin (mutacions aleatòries i selecció). Així doncs, la criticalitat auto-organitzada ha de servir per establir la connexió entre la dinàmica darwiniana i una dinàmica col·lectiva de la macroevolució que reproduïx la intermitència (equilibri puntejat) amb la qual aquesta es dona.

3.1 Les equacions de Darwin

3.1.1 Matematització de les lleis d'evolució: mutació aleatòria i selecció natural

Ens cal establir, per tant, un lligam entre la selecció que es produeix a nivell individual i la dinàmica que observem a nivell global d'una forma en certa manera remissiva de la connexió que estableix la mecànica estadística entre el món microscòpic i el macroscòpic. En el nostre cas, a més, aconseguirem matematitzar unes lleis d'evolució, les de Darwin, que no es regeixen per cap equació sinó que són simplement unes regles. Per això, doncs, anem a la cerca del que podríem anomenar les equacions de Darwin. La seva troballa ens permetrà per primer cop fer prediccions sobre la macroevolució biològica, que fins ara havia estat simplement narrada. Cal destacar que, a diferència de la mecànica estadística, obtindrem lleis matemàtiques partint únicament de regles que no estan formulades matemàticament (les lleis de Darwin), cosa que només és possible gràcies a que el sistema es troba suposadament en un estat crític. La criticalitat permet, a través de la universalitat, no haver de conèixer els detalls matemàtics de la interacció “microscòpica” per poder-ne deduir el comportament “macroscòpic”, sinó que només calen unes poques característiques bàsiques.

3.1.2 Models macroevolutius de criticalitat no auto-organitzada

Anteriorment ja s'havien formulat models macroevolutius que eren capaços de predir la dinàmica d'equilibri puntejat que s'observa a la natura [16, 17]. Aquests models, anomenats NKC i desenvolupats sobretot per Stuart Kauffman i Sonke Johnsen, plantegen una ecologia interactuant a nivell d'espècies. Aquestes evolucionen la seva adequació a l'entorn a través de mutacions aleatòries i subjectes a un cert "potencial d'adequació" com el mostrat a la figura 3.1. Quan una espècie evoluciona, afecta el "potencial d'adequació" al seu voltant, canviant les condicions d'adequació de les espècies veïnes.

En aquests models, si les interaccions són massa febles, s'arriba a un estat en el qual totes les espècies han assolit un màxim local de la seva adequació. L'ecologia, per tant, queda evolutivament congelada i només hi ha petites fluctuacions degudes al soroll, que no explicarien la dinàmica d'equilibri puntejat. Per contra, si la interacció entre espècies és massa forta, l'ecologia arriba a un estat caòtic en el qual es produeixen allaus de totes les mides contínuament, fent evolucionar les espècies contínuament sense assolir cap màxim local d'adequació. Únicament una tria acurada del paràmetre que controla les interaccions pot dur el sistema a un estat crític en el qual la dinàmica del sistema és la de l'equilibri puntejat, amb llargs períodes en els quals una certa espècie es troba al seu màxim local d'adequació saltejats per allaus de totes les mides que es donen eventualment.

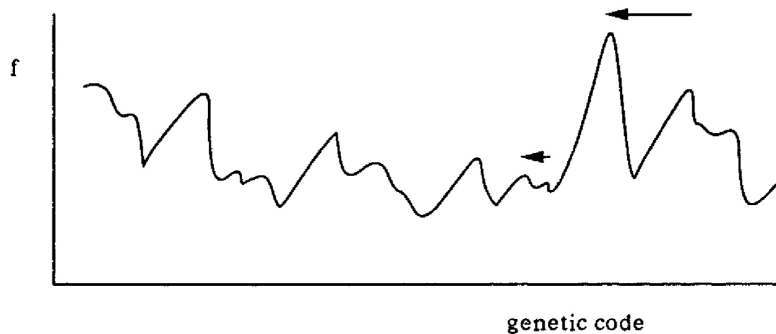


Figura 3.1: Exemple de potencial d'adequació de les espècies al seu entorn. S'hi mostra l'adequació f en funció del codi genètic, que és la característica de cada espècie que en determina l'adequació. Les mutacions aleatòries en el codi genètic permetran l'evolució de les espècies al llarg d'aquest potencial amb la intenció de maximitzar la seva adequació a través de la selecció natural. Quan es produeixi l'evolució d'una espècie, el potencial d'adequació es veurà també modificat al seu entorn. Imatge extreta de [16].

3.2 El model

3.2.1 Potencial d'adequació

Com ja hem avançat, el model de Bak-Sneppen és un model de gra gruixut de l'evolució. Això significa que, malgrat que l'evolució darwiniana (les mutacions aleatòries i la selecció natural dels resultats als quals porta) actua a nivell dels individus, el model prendrà les espècies com a unitats mínimes evolutives. També com en els models NKC, considerarem que aquestes es distribueixen en un "potencial d'adequació". Si inicialment es distribueixen les espècies en el potencial, cadascuna evolucionarà cap a un màxim local, que esdevindrà el seu nínxol ecològic. Aquesta evolució inicial serà ràpida, però un cop les espècies es trobin en màxims locals d'adequació, caldrà acceptar canvis en el sentit de disminuir l'adequació per tal de permetre que una espècie evolucioni cap a un altre màxim amb una adequació major. Es pot pensar que les fluctuacions del valor de l'adequació de l'espècie al voltant del seu màxim vénen donades per la variabilitat genètica dels individus d'aquella espècie. D'aquesta manera, les mutacions genètiques actuarien de forma equivalent a com ho fa la temperatura en els sistemes estadístics hamiltonians, proporcionant les fluctuacions en el paràmetre del qual depèn el potencial. Llavors, si una mateixa mutació es dona en molts individus simultàniament es pot produir una evolució de l'espècie cap a un nou màxim local del potencial mitjançant el pas d'una de les barreres que els separen.

Una evolució com aquesta, però, serà extremadament lenta ja que és altament improbable que hi hagi una coordinació de totes les fluctuacions mutacionals que permeti saltar una barrera del potencial. En particular, en els potencials aleatoris que s'utilitzen per a la modelització, la probabilitat de travessar una barrera està estadísticament relacionada de forma directa amb l'alçada del màxim local on es trobi una espècie: a major adequació, menor probabilitat de saltar una barrera [12, 18]. Així doncs, les barreres del potencial informen tant de l'estabilitat relativa de dos nínxols ecològics com directament de la seva adequació. El fet que els estats amb major adequació siguin també els més estables fa que grans canvis evolutius siguin prohibitivament improbables, a diferència del que s'observa en el registre biològic.

Per tant, hem vist que en un sistema ecològic en el qual les espècies no interactuin o interactuin dèbilment s'assolirà un estat estancat, no evolutiu, únicament amb petites fluctuacions. Una forta interacció entre les espècies, per tant, és clau per explicar l'equilibri puntejat. Aquesta forta interacció, que es traduirà en modificacions fortes del potencial d'adequació quan una espècie evolucioni, és el que farà que el sistema sigui crític. D'aquesta manera, el sistema sí que podrà tenir allaus evolutives desencadenades pels forts canvis en el potencial d'adequació.

3.2.2 Algoritme

Segons el que hem dit, doncs, a l'hora de construir un model computacional simple podem considerar únicament l'adequació com a variable dinàmica del sistema, com a única característica de l'evolució d'una espècie, ja que aquesta guarda una estreta relació amb les barreres de potencial que li impedeixen evolucionar. Així doncs, a partir d'ara s'utilitzaran els termes adequació i barrera de forma completament equivalent a nivell estadístic. Llavors, el model de Bak-Sneppen consisteix en col·locar totes les espècies de l'ecologia en una xarxa quadrada de dimensió d i

amb condicions de contorn periòdiques en la qual cada espècie interactua amb les $2d$ espècies primeres veïnes. Com a condició inicial s'assigna un nombre aleatori f_i uniformement distribuït entre 0 i 1 a cada espècie en concepte de la seva adequació, f .

La dinàmica evolutiva de Darwin de mutació aleatòria i selecció natural se simula de la següent manera. A cada pas de temps se selecciona l'espècie amb menor adequació f i se li assigna un nou valor aleatori d'adequació novament distribuït de manera uniforme entre 0 i 1. Aquest pas correspon bé a la mutació de l'espècie cap a una altra espècie o bé a la seva extinció i substitució per una altra espècie en el mateix nínxol ecològic. El fet que se seleccioni únicament l'espècie amb menor valor de l'adequació per tal que evolucioni té una explicació senzilla. Com que, segons hem dit, el valor de l'adequació està estretament relacionat amb el de la barrera de potencial que li impedeix l'evolució, el temps necessari per la superació de l'esmentada barrera únicament gràcies a les fluctuacions, és a dir, estocàsticament, creix exponencialment amb l'alçada de la barrera, B , segons la teoria de Kramers [19, 2]. Això fa que hi hagi una forta separació entre les escales temporals típiques per a la superació de les barreres entre les diferents espècies en funció de la seva adequació. Per tant, l'espècie amb menor adequació té una probabilitat molt més alta d'evolucionar aviat que no pas qualsevol altra.

A banda d'aquest canvi, les interaccions entre espècies es simulen assignant també nous nombres aleatoris a l'adequació de les $2d$ espècies primeres veïnes de la que ha evolucionat inicialment. El fet d'assignar nous nombres completament aleatoris (uniformes entre 0 i 1) o uns nous nombres amb alguna altra regla no afecta al comportament estadístic dels resultats, tal com s'ha estudiat en detall [18]. Això és precisament una constatació de la universalitat que s'ha exposat anteriorment i, per tant, un clar indicatiu que el sistema arriba espontàniament a un estat crític.

3.3 Resultats computacionals

La simple iteració d'un algoritme tan senzill com el descrit a la secció anterior és el que dona lloc a una fenomenologia tan rica com la dinàmica d'equilibri puntejat. Això és gràcies al fet que el model proposat evoluciona espontàniament cap a un estat crític, és a dir, presenta criticalitat auto-organitzada. A continuació presentarem els principals resultats computacionals que demostren aquesta afirmació. Quan es presentin resultats numèrics, aquests pertanyen al cas d'una simulació en una xarxa unidimensional ($d = 1$).

3.3.1 Correlacions entre espècies

A mesura que avança la simulació numèrica de l'algoritme exposat, el sistema esdevé cada cop més correlacionat espacialment, és a dir, en l'eix corresponent a les espècies, fins que assolix un estat estacionari. Un cop assolit aquest estat estacionari, s'obté una distribució de les distàncies entre dues mutacions consecutives, $C(x)$, com la mostrada a la figura 3.2. Segons el que s'ha explicat al capítol anterior, el fet que aquesta distribució segueixi una llei potencial mostra que el sistema es troba en un estat crític. A més, aquests resultats són independents de les condicions inicials, de manera que l'esmentat estat crític és un atractor de la dinàmica. Així doncs, la criticalitat és auto-organitzada. En el cas del model ecològic, el que manté el

sistema fora de l'equilibri és la constant evolució a la qual està forçat, que estableix un flux constant d'entrada i sortida d'espècies del sistema equivalent al de sorra en el cas del model paradigmàtic de la pila de sorra.

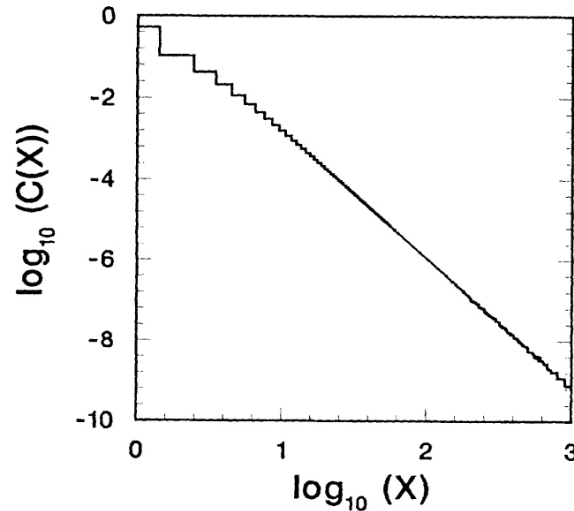


Figura 3.2: Distribució de les distàncies entre mutacions consecutives. El fet que la distribució segueixi una llei potencial indica que el sistema es troba en un estat crític. Imatge extreta de [18].

3.3.2 Existència d'un llindar d'adequació

A la figura 3.3 s'hi mostra tant la distribució total de barreres (o adequacions) com la de barreres mínimes a l'estat crític estacionari. Es pot veure com la major part de barreres es troben per sobre d'un cert llindar auto-organitzat $B_c = 0.67(1)$. Mentre que per sota del llindar pràcticament no hi ha barreres, la distribució per sobre del llindar és plana. La distribució de barreres mínimes, per la seva banda, ens indica que totes les mutacions tenen lloc únicament per les espècies amb adequació menor que la del llindar. De fet, doncs, el llindar defineix el temps d'espera màxim entre dues mutacions consecutives, que és el que hi haurà quan cap de les espècies tingui una adequació menor que la del llindar.

3.3.3 Equilibri puntejat

Aquesta distribució tan particular de les adequacions provoca que hi hagi allaus evolutives quan una espècie cau per sota del llindar a causa que hi pot arrossegar les seves veïnes. Una situació com aquesta és la que es mostra a la figura 3.4. Quan això passa, aquestes espècies evolucionen ràpidament fins que l'ecologia troba un nou estat en el qual totes les espècies tenen adequacions per sobre de la llindar. Llavors, el sistema restarà en aquest estat fins que la caiguda d'una nova espècie a la regió per sota del llindar desencadeni una altra allau evolutiva.

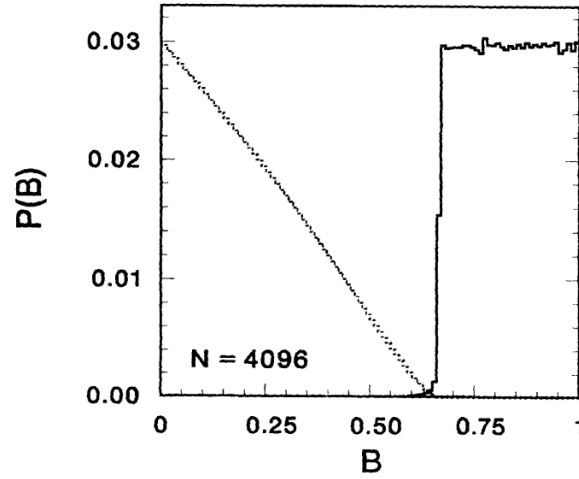


Figura 3.3: Distribució total de les barreres o adequacions (corba sigmoïdal amb un fort pendent) i de les barreres mínimes (comportament rectilini), que són les que patiran evolucions, en l'estat estacionari crític. S'hi aprecia el llindar auto-organitzat en la distribució total i com l'evolució la pateixen les espècies amb una adequació o barrera per sota d'aquest llindar. Imatge extreta de [18].

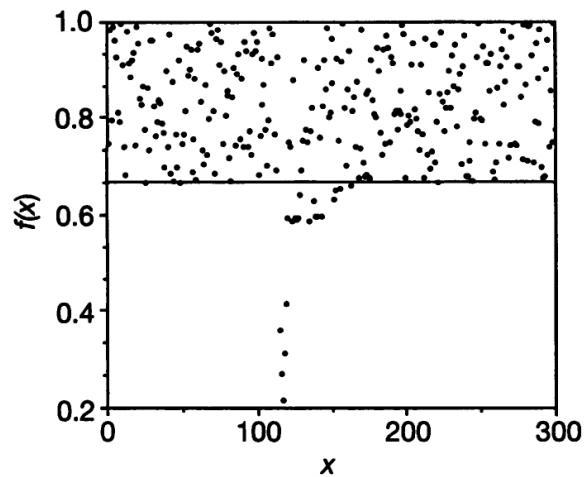


Figura 3.4: Mostra d'una allau evolutiva per part de les espècies amb adequacions per sota del llindar. Imatge extreta de [1].

La dinàmica espacio-temporal del sistema en l'estat crític, per tant, reproduceix perfectament l'equilibri puntejat. A la figura 3.5 s'hi reflexa aquesta dinàmica en un sistema amb 64 espècies. A la figura inferior s'hi mostra el mateix que a la superior però en temps real, és a dir, tenint en compte que el temps que el sistema dedicaria a cada pas evolutiu és $\sim e^{-B/T}$, on B és el valor de la barrera mínima i T és una "temperatura efectiva" que fixa una escala temporal de les mutacions. Lògicament, per tal que l'aproximació de fer evolucionar a cada pas únicament l'espècie menys adequada sigui vàlida cal que el paràmetre T sigui prou petit [12].

El mateix comportament es pot observar si fixem l'atenció únicament en una o unes poques espècies de l'ecologia. A la figura 3.6 s'hi pot veure l'activitat evolutiva d'un conjunt de 10 espècies consecutives d'una ecologia de 512 espècies. Cal tenir present que l'equilibri puntejat és encara més marcat del que s'observa en aquesta figura, ja que cal tenir en compte la mateixa correcció temporal que a la figura 3.5. Llavors, tenint en compte els temps reals, els períodes de calma entre allaus són exponencialment més prolongats. Tant de la figura 3.5 com de la figura 3.6 se'n desprèn que una espècie passa per períodes de calma en els quals o bé no evoluciona o bé està extingida interromputs per breus explosions evolutives en forma d'allaus conjuntes amb les seves veïnes.

Encara una altra manera d'observar el comportament d'equilibri puntejat que presenta aquest model evolutiu és fixar-se en l'activitat acumulada (nombre de mutacions) d'una única espècie, que es mostra a la figura 3.7. Novament hi veiem llargs períodes de calma interromputs per explosions evolutives que estan correlacionades amb l'evolució de les espècies veïnes tal com acabem de veure. Així doncs, queda clar que l'equilibri puntejat és la dinàmica que s'observa en aquest model a totes les escales possibles, des de la que fa referència a l'evolució d'una única espècie fins a la de l'ecologia sencera passant per la de grups d'espècies properes.

3.3.4 Sensibilitat a les fluctuacions i contingència

A la figura 3.7, però, encara s'hi observa un altre tret rellevant. La corba de sota correspon a la reexecució de la simulació amb exactament els mateixos nombres aleatoris que els utilitzats per generar la corba de dalt. L'única diferència, però, és que a la corba de sota s'ha suprimit el pas de temps $s = 100$, que era el desencadenant d'una allau evolutiva. Aquest petit canvi ha causat que el sistema arribés a un estat final molt diferent, cosa que posa de manifest la sensibilitat respecte a petites pertorbacions que té un sistema auto-organitzat en un estat crític. Ara bé, les propietats estadístiques de les allaus que es donen en qualsevol de les dues "trajectòries" serà la mateixa, cosa que dota de certa predictibilitat a una teoria de la complexitat basada en la física respecte la pura narració de les ciències "toves".

Això permet entendre que l'aparent contingència que sembla haver-hi en qualsevol procés històric pot tenir origen simplement en la criticalitat de la dinàmica interna del sistema, sense necessitat de causes externes que canviïn el decurs de la història. El fet que la sensibilitat a les fluctuacions és una propietat de l'estat crític es pot verificar comprovant que la introducció de petits canvis en l'evolució del sistema no tenen conseqüències tan dràstiques si encara no s'assolint l'estat estacionari. Aquestes comprovacions s'han dut a terme eliminant passos claus de l'evolució mentre el sistema encara s'estava organitzant cap a l'estat crític i, efectivament, s'han observat conseqüències molt menor que no pas les que té en l'estat crític [1].

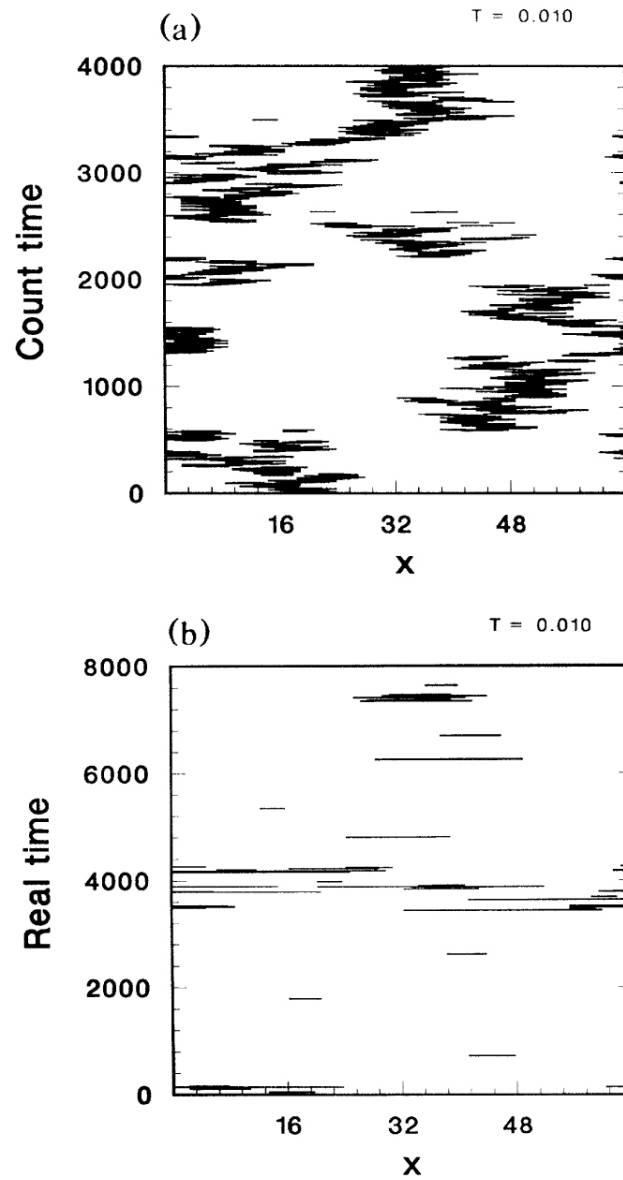


Figura 3.5: Diagrama espacio-temporal de l'ecologia en l'estat estacionari crític. S'hi aprecia l'equilibri puntejat. A la figura de baix, l'eix vertical està en temps real tal com s'explica en el text. Imatge extreta de [18].

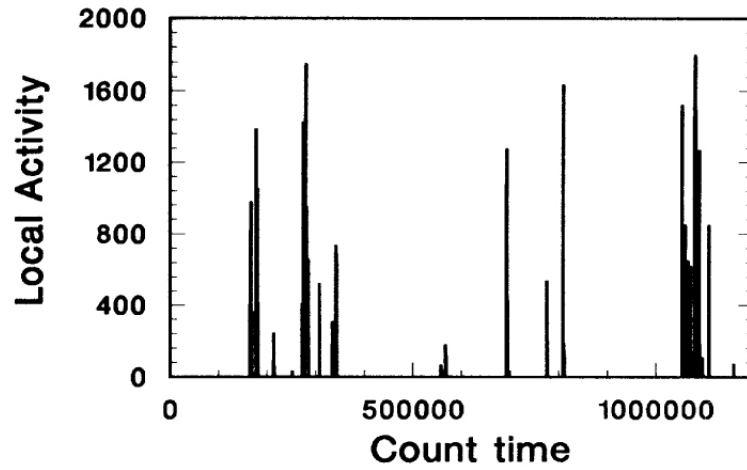


Figura 3.6: Activitat evolutiva de 10 espècies consecutives d'una ecologia de 512 espècies al llarg del temps. S'hi aprecia l'equilibri puntejat, que es veuria magnificat si el temps de la representació fos real. Imatge extreta de [18].

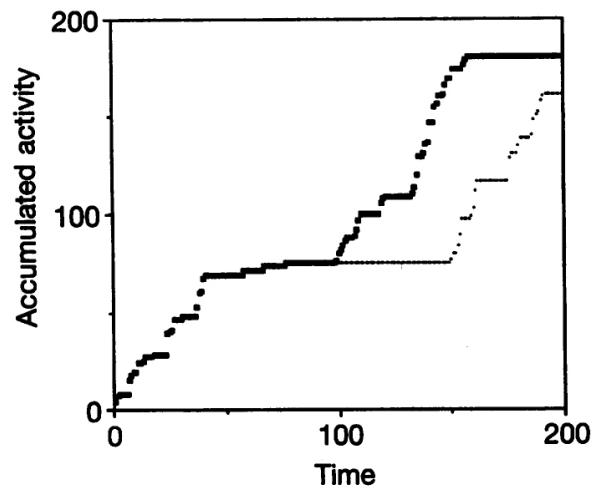


Figura 3.7: Activitat evolutiva acumulada (nombre de mutacions) d'una espècie. S'hi aprecia l'equilibri puntejat i la susceptibilitat del sistema a petit canvis, cosa que permet explicar l'aparent contingència dels esdeveniments històrics únicament apel·lant a la criticalitat de la dinàmica del sistema. Imatge extreta de [1].

3.3.5 Distribució de la mida de les allaus

Fins ara hem vist que el model de Bak-Sneppen s'auto-organitza cap a un estat estacionari crític, caracteritzat per la presència d'allaus. L'únic que resta per fer és mesurar la distribució de les mides de les allaus evolutives que pateix el sistema. Tal com les hem definit, la mida d'una allau és el nombre de mutacions consecutives que es produeixen per sota del llindar. De fet, les allaus es poden definir respecte qualsevol llindar, de manera que existeix tota una jerarquia d'allaus en funció del valor llindar escollit per caracteritzar-les. Si es pren un valor del llindar molt proper a l'auto-organitzat, la distribució esdevé potencial, que mostra un cop més que l'estat estacionari del sistema és crític. En particular, per un valor $B = 0.65$ del llindar, la distribució de la mida de les allaus és $N(s) \sim s^{-0.9 \pm 0.1}$. Els resultats que duen a aquesta conclusió es mostren a la figura 3.8. El fet que la distribució segueixi una llei de potències indica que hi haurà allaus de totes les mides (inclosa la del sistema sencer), cosa que explica clarament la presència d'extincions i explosions evolutives massives en el registre fòssil sense necessitat de fets catastròfics d'origen extern. Lògicament, això no nega la possibilitat que precisament un agent extern sigui el responsable d'alguna d'aquestes extincions o explosions evolutives, sinó simplement que no n'és necessàriament la causa; la dinàmica interna del sistema contempla aquests tipus d'allaus.

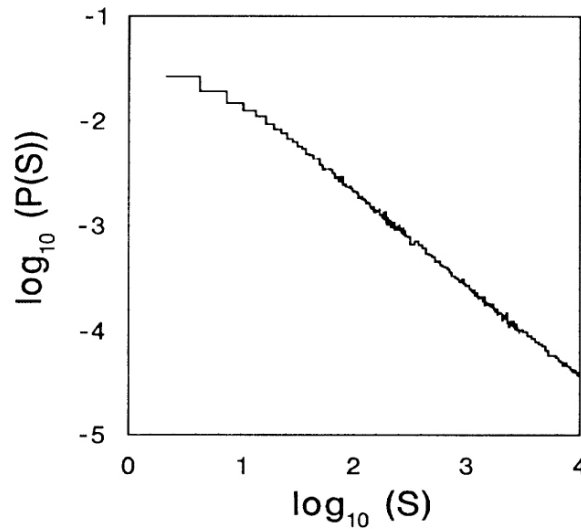


Figura 3.8: Distribució de la mida de les allaus que tenen lloc en l'estat estacionari crític del sistema, definides per sota del llindar $B = 0.65$. Imatge extreta de [18].

3.4 Implicacions per a l'evolució biològica

Un cop exposats tots els resultats que s'obtenen a partir de la simulació del model de Bak-Sneppen, destacarem les implicacions que té per a l'anàlisi física de la macroevolució biològica. Farem això abans de veure els resultats que s'obtenen per aquest

model de forma analítica, ja que les conclusions són les mateixes i s'interpreten de forma més senzilla en el marc dels resultats computacionals.

3.4.1 Mecanisme evolutiu

Com a conclusió, doncs, es pot pensar que l'ecologia es troba en un estat crítica auto-organitzat des de fa molt temps. Llavors, l'evolució en aquest estat consisteix en la cerca constant d'una millor adequació local de les espècies per mitjà de mutacions genètiques en els seus individus. Aquesta cerca rarament és exitosa, motiu pel qual hi ha grans períodes de calma, però quan n'és té conseqüències enormes, corresponents a les allaus evolutives. Una observació interessant que es desprèn de les simulacions del model és que una espècie més connectada (més interactuant) esdevé menys adequada i, per tant, el seu ritme evolutiu augmenta. Així doncs, el model mostra que les espècies que poblen ecosistemes més complexos tenen vides mitjanes menors ja que evolucionen més ràpidament.

En cert sentit, es pot pensar que el conjunt d'espècies connectades a través d'una allau evolutiva constitueixen un "organisme", ja que s'extingeixen simultàniament [18]. D'aquesta manera, l'ecologia consistiria en una organització jeràrquica d'"organismes". Portant-ho a l'extrem, com que en l'estat crític hi ha allaus de totes les mides, l'ecologia sencera constituïria un "organisme", en un pensament remissiu de la hipòtesi Gaia de Lovelock i Margulis.

3.4.2 Robustesa i universalitat

Totes aquestes conclusions sobre els mecanismes de la macroevolució biològica s'extreuen del fet que una modelització molt genèrica de les lleis d'evolució de Darwin mostra criticalitat auto-organitzada. Canvis en les interaccions entre espècies, en la dimensionalitat de la xarxa o en els detalls de l'algoritme d'evolució no eviten que el model s'auto-organitzi cap a un estat crític [18]. Així doncs, la criticalitat auto-organitzada és una conseqüència molt robusta i universal d'unes poques característiques bàsiques inferides a partir de les lleis d'evolució darwinistes.

3.4.3 L'evolució com a fenomen col·lectiu

A través d'un enfocament físic hem aconseguit, doncs, una formulació matemàtica (ni que sigui a partir de resultats numèrics) de les lleis de la macroevolució. Aquestes lleis d'escalat, per tant, constitueixen el que podríem anomenar les equacions de Darwin, és a dir, la matematització de les conseqüències de lleis de Darwin a gran escala. Ara bé, cal destacar que les lleis d'evolució de Darwin no s'estenen directament al nivell de tota l'ecologia. Mentre que cada individu evoluciona cap a la màxima adequació al seu entorn, l'ecologia sencera no evoluciona cap a un estat de màxima adequació global, sinó que s'auto-organitza cap a un estat crític que el fa el més sensible possible a les fluctuacions per tal de maximitzar, segurament, el ritme evolutiu i, per tant, la seva capacitat d'adaptació a l'entorn, la seva independència. Això no fa més que mostrar que la macroevolució és, de fet, un fenomen col·lectiu [5, 6].

3.4.4 Fractalitat en l'evolució i errors genètics

La criticalitat de l'evolució, per la seva banda, fa que totes les corbes que la descriuen siguin fractals, inclosos els arbres evolutius com el mostrat a la figura 1.1. L'estructura de l'evolució, per tant, és fractal si realment segueix la criticalitat auto-organitzada. El motiu que pot tenir la natura per escollir aquesta forma davant d'altres és que els fractals són la forma més robusta davant d'errors en la seva confecció. D'aquesta manera, la natura estaria intentant garantir que el decurs de l'evolució prossegueixi malgrat els errors de transcripció i replicació que es donen inevitablement en la maquinària molecular que actua sobre el material genètic.

3.5 Resultats analítics

Malgrat que la majoria d'aspectes del model de Bak-Sneppen s'han d'analitzar a partir de simulacions numèriques, alguns admeten un tractament analític. En aquesta secció ens centrarem en aquests desenvolupaments, que complementen les conclusions extretes fins ara.

3.5.1 L'equació del procés d'auto-organització

En primer lloc trobarem una equació pel procés d'auto-organització fins a l'estat estacionari crític. Comencem considerant la condició inicial en la qual els valors aleatoris de l'adequació, f , estan distribuïts uniformement entre 0 i 1. Llavors, si l'ecologia està formada per N espècies, el primer valor de l'adequació que seleccionarem per evolucionar (el més petit) serà d'ordre $\mathcal{O}(1/N)$. Posteriorment anirem seleccionant altres valors de l'adequació mínima per tal de fer-los evolucionar. Definim, doncs, el buit $G(s)$ en funció del pas de temps s com el màxim de tots els valors de l'adequació seleccionats per a evolucionar, és a dir, el màxim d'entre tots els valors mínims de l'adequació ens els instants s' entre l'instant inicial i l'actual, $0 \leq s' \leq s$. Així, tal com es pot veure a la figura 3.9, la funció $G(s)$ és monòtonament creixent i només pot canviar quan es produeix una allau. Per tal d'arribar a tenir el seu valor màxim, 1, el buit hauria de veure's modificat, de mitjana N vegades per una allau que afecti tot el sistema. Llavors, el valor mitjà de l'augment del buit $G(s)$ quan hi hagi una allau de mida S serà la distància que el separa del màxim, 1, repartida entre totes les espècies de l'ecologia en allaus de mida mitjana $\langle S \rangle$. Així, podem escriure [1]

$$\frac{\partial G(s)}{\partial s} = \frac{1 - G(s)}{N \langle S \rangle_{G(s)}}. \quad (3.1)$$

Aquesta equació, per tant, governa el procés d'auto-organització cap a l'estat estacionari crític. Per interpretar-la cal tenir en compte que la mida mitjana de les allaus divergeix en l'estat crític, ja que anteriorment hem vist que la seva distribució és potencial. Llavors, a mesura que el sistema s'apropa a l'estat crític, que és l'atractor de la dinàmica, el buit G esdevé estacionari i tendeix al valor B_c , que fixa el llindar en la distribució de l'adequació o de les barreres.

Computacionalment s'ha determinat que l'apropament a l'estat estacionari crític és anòmal [20]. Enlloc de mostrar l'alentiment crític típic dels fenòmens crítics habituals, l'apropament és algebraic. S'ha demostrat també que aquesta anomalia és deguda a l'ús de les fluctuacions críiques per part de la dinàmica per conduir el sistema a l'estat crític [20].

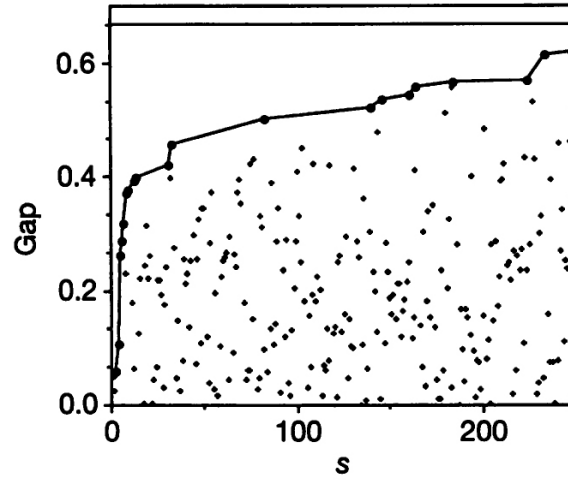


Figura 3.9: Mostra d'una funció buit. Les espècies amb adequacions per sobre de la del buit només són seleccionades per evolucionar si les afecta la mutació d'una espècie veïna. S'hi pot veure com el procés d'auto-organització cap a l'estat estacionari crític segueix qualitativament el comportament predit per l'equació (3.1). Imatge extreta de [1].

3.5.2 Model de camp mitjà

El segon resultat analític que es pot obtenir pel model de Bak-Sneppen és una resolució en l'aproximació de camp mitjà, que empenem a continuació.

Considerem que una mutació afecta a K espècies, que prenen nous valors aleatoris de la seva adequació uniformement distribuïts entre 0 i 1. De fet, els resultats no depenen d'aquesta distribució ja que una reparametrització permet passar d'una distribució a l'altra. Del que sí que depenen els resultats és de com són escollides les $K - 1$ espècies que es veuen afectades per culpa de la mutació iniciada a l'espècie de menor adequació. Per exemple, es poden col·locar les espècies en els nodes d'una xarxa hipercúbica d -dimensional de manera que les interaccions es donin entre els $K = 2d + 1$ primers veïns. Una altra opció, però, és escollir les espècies a les quals afecta l'evolució d'una altra de forma aleatòria. Aquesta darrera serà, de fet, la opció escollida per simular l'aproximació de camp mitjà del model de Bak-Sneppen, ja que aquest aproximació consisteix a negligir les correlacions entre les alçades de les barreres o adequacions de les espècies. Així, una tria aleatòria descorrelaciona proporciona una completa descorrelació. Així doncs, l'aproximació de camp mitjà, que és resoluble analíticament, és formalment equivalent a una interacció amb veïns aleatoris.

Procedim ara a la resolució analítica. Sota la hipòtesi del camp mitjà, la probabilitat $p_i(x, t)$ que la i -èsima menor barrera d'entre les N del sistema tingui un cert valor x és

$$p_i(x, t) = \frac{N!}{(i-1)!(N-i)!} P^{i-1}(x, t) p(x, t) Q^{N-i}(x, t), \quad (3.2)$$

on el primer factor és el nombre de maneres de treure i nombres d'entre un conjunt de N , el segon és la probabilitat de treure $i - 1$ nombre menors que x , el tercer és la probabilitat de treure x (la distribució de probabilitat $p(x, t)$ dels valors de les barreres) i el quart és la probabilitat de treure els $N - i$ nombres restants majors que x . És a dir,

$$P(x, t) \equiv \int_0^x p(x', t) dx', \quad Q(x, t) \equiv \int_x^1 p(x', t) dx'. \quad (3.3)$$

La condició de normalització de la distribució de probabilitat $p(x)$ exigeix

$$\int_0^1 p(x, t) dx = P(x, t) + Q(x, t) = 1 \quad \forall x, t. \quad (3.4)$$

Clarament, en el còmput de la probabilitat (3.2) hem utilitzat la independència entre els successos corresponents a les consecutives extraccions dels valors de les barreres en multiplicar directament les seves probabilitat individuals per obtenir-ne la probabilitat conjunta. Aquest fet és el que ve fixat per la hipòtesi de camp mitjà que hem fet sobre la descorrelació de les alçades de les barreres del potencial d'adequació.

Ara ja podem escriure l'equació d'evolució de la distribució de probabilitat del valor x de l'adequació amb el temps (discret):

$$p(x, t+1) - p(x, t) = -\frac{1}{N} p_1(x, t) - \frac{K-1}{N-1} \left(p(x, t) - \frac{1}{N} p_1(x, t) \right) + \frac{K}{N}. \quad (3.5)$$

El primer terme de la banda dreta de l'equació dóna la probabilitat de treure una barrera d'alçada x en eliminar la barrera més baixa del sistema de N barreres. Segons (3.2) tenim

$$p_1(x, t) = N p(x, t) Q^{N-1}(x, t). \quad (3.6)$$

El segon terme correspon a la probabilitat de treure una barrera de valor x en $K - 1$ intents aleatoris d'un total de $N - 1$ barreres restants. Aquí, novament, el fet que les alçades de les barreres estiguin descorrelacionades en l'aproximació de camp mitjà, permet escollir aleatòriament les barreres a les quals afecta un canvi evolutiu. Per últim, el darrer terme dóna la probabilitat que l'addició de K noves barreres equidistribuïdes afegeixi una barrera de valor x .

La dinàmica de camp mitjà donada per (3.5) és una aproximació a l'equació mestre corresponent al procés de Markov del model de Bak-Sneppen amb veïns aleatoris. Ambdós processos tenen un únic punt fix atractiu, en el qual l'equació (3.5) esdevé una equació integral per la probabilitat estacionària $p_s(x)$ o, equivalentment, una equació diferencial ordinària per $Q_s(x)$:

$$\frac{dQ_s(x)}{dx} ((K - N) Q_s^{N-1}(x) - (K - 1)) = \frac{K(N - 1)}{N}. \quad (3.7)$$

Si integrem aquesta equació diferencial entre x i 1 obtenim

$$(N - K) Q_s^N(x) + N(K - 1) Q_s(x) + K(N - 1)(x - 1) = 0, \quad (3.8)$$

que és una equació algebraica no lineal per la solució $Q_s(x)$.

Aquesta equació algebraica no és resoluble analíticament en general, però en podem obtenir una solució analítica en el límit $N \gg K > 1$. Hem de considerar

dos casos extrems. El primer és el règim en el qual $Q_s(x)$ és prou petita per poder negligir el primer terme de (3.8), és a dir, $1 - Q_s(x) \gg \mathcal{O}(1/N)$, en el qual tenim

$$Q_s(x) \approx \frac{K}{K-1} (1-x); \quad x - \frac{1}{K} \gg \mathcal{O}\left(\frac{1}{N}\right). \quad (3.9)$$

Per altra banda, en el límit contrari, quan $1 - Q_s(x) \ll \mathcal{O}(1/N)$, podem aproximar el $Q_s(x)$ del segon terme simplement per 1 davant del primer terme, de manera que

$$Q_s(x) \approx (1 - Kx)^{1/N}; \quad \frac{1}{K} - x \gg \mathcal{O}\left(\frac{1}{N}\right). \quad (3.10)$$

Llavors, segons

$$p_s(x) = -\frac{dQ_s(x)}{dx}, \quad (3.11)$$

tenim

$$p_s(x) \approx \begin{cases} \frac{K}{N}; & \frac{1}{K} - x \gg \mathcal{O}\left(\frac{1}{N}\right) \\ \frac{K}{K-1}; & x - \frac{1}{K} \gg \mathcal{O}\left(\frac{1}{N}\right) \end{cases}. \quad (3.12)$$

Així doncs, veiem com en el límit $N \gg K > 1$ tenim una distribució uniforme de barreres per sobre del valor llindar $x_c = 1/K$ mentre que no hi ha espècies amb adequació per sota del llindar.

Els resultats per aquestes distribucions estacionàries de probabilitat per les simulacions dels veïns aleatoris i pel model de camp mitjà es presenten a la figura de l'esquerra de la figura 3.10. Allà hi veiem que el comportament qualitatiu és l'esperat i el mateix que l'obtingut a partir de les simulacions dels models amb interaccions a primers veïns de la figura 3.3. Per contra, el valor del llindar no serà el predit per l'aproximació de camp mitjà si les interaccions no són aleatòries tal com pressuposa aquesta aproximació. De fet, hem vist que en el cas unidimensional amb interaccions a primers veïns s'obtenia un llindar $x_c = 0.67(1)$, prou diferent del valor predit per la teoria de camp mitjà, $x_c = 1/K = 1/3$.

Un altre resultat que es pot extreure de la resolució analítica de camp mitjà del model de Bak-Sneppen és l'exponent de la llei potencial que governa la distribució de les mides de les allaus evolutives. Aquest resulta ser $\tau = 3/2$ [21], major que qualsevol altre valor obtingut mitjançant la simulació del model amb diferents interaccions i dimensionalitats. A més, les simulacions també constaten que existeix una dimensió crítica a partir de la qual les fluctuacions són sempre negligibles, de manera que la teoria de camp mitjà de Landau és autoconsistent i els exponents crítics, com τ , prenen el valor de camp mitjà [12]. Es verifica que la dimensió crítica en el model de Bak-Sneppen és $d_c = 4$, tal com prediu el criteri de Ginzburg pels fenòmens crítics habituals [22, 23, 24].

Finalment, la simulació de l'aproximació de camp mitjà (amb interacció a veïns aleatoris) també confirma coses que ja s'esperaven en vista dels resultats del model de Bak-Sneppen exacte. La figura 3.11 mostra les espècies actives (en evolució) per mitjà de punts grossos i les espècies per sota del llindar per mitjà de punts petits. Es pot veure com l'evolució sempre acaba afectant les espècies que es troben per sota el llindar un cop s'ha acabat una allau que estava afectant una altra regió d'espècies, tal com ens havien indicat les distribucions de les barreres en el model exacte.

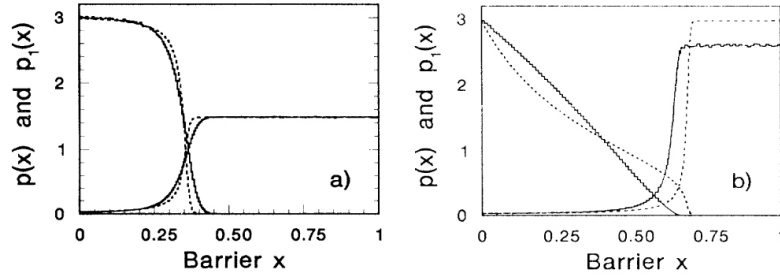


Figura 3.10: Comparativa entre els resultats analítics de camp mitjà (línies puntejades) i computacionals amb interacció amb veïns aleatoris per la distribució estacionària de probabilitat total de les barreres i de la barrera mínima. A la dreta es mostren els mateixos resultats per una aproximació de camp mitjà que muta dues espècies a cada pas de temps. Tots dos resultats es poden comparar amb els obtinguts en les simulacions del model amb interaccions a primers veïns de la figura 3.3. En tots els casos s'ha pres $K = 3$ i $N = 100$. Imatge extreta de [21].

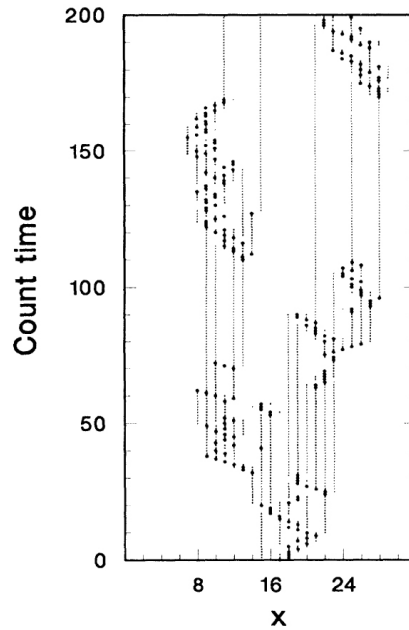


Figura 3.11: Diagrama espacio-temporal d'una allau. Les espècies actives es mostren en punts grossos, mentre que en punts petits s'hi mostren les espècies que es troben per sota el llindar d'adequació. S'hi pot veure com aquestes darreres acaben sent afectades per l'evolució. Imatge extreta de [21].

3.5.3 Límit d'alta complexitat

Encara hi ha almenys una altra situació resoluble analíticament. Es tracta d'una generalització del model de Bak-Sneppen que inclou M graus de llibertat per cada espècie [25]. Així, en aquest model cada espècie pot evolucionar cadascuna de les seves característiques (morfològiques, fisiològiques,...) per separat. En aquest cas, el model és analíticament resoluble en el límit de molts graus de llibertat, $M \rightarrow \infty$, en el qual s'obté novament criticalitat auto-organitzada i un exponent $\tau = 2 - d/4$ per a la distribució potencial de la mida de les allaus.

Comparació amb el registre fòssil

La forma més directa de comprovar que l'evolució funciona en un estat crític auto-organitzat és per mitjà de la predicció que aquesta teoria fa sobre la potencialitat de les distribucions d'allaus evolutives i dels temps de vida mitjans de les espècies. A banda de comprovar que totes les característiques qualitatives que es desprenen del model es compleixen i permeten explicar la macroevolució biològica des d'un punt de vista purament físic, una verificació quantitativa seria la prova definitiva del mecanisme d'evolució que proposa la criticalitat auto-organitzada. Per això s'ha estudiat en detall el registre fòssil.

4.1 Evidències de la criticalitat auto-organitzada en l'evolució

En primer lloc es poden estudiar les extincions que hi ha hagut al llarg dels diferents períodes geològics. Si es fa un histograma d'aquestes extincions, és a dir, de la mida de les allaus, es troba que segueixen una llei potencial amb un exponent $\tau \sim 2$ [26], tal com es pot veure a la figura 4.1. El fet que aquesta distribució sigui potencial és una prova de l'auto-similitud de les fluctuacions que, per tant, indica que la criticalitat auto-organitzada és probablement el mecanisme evolutiu predominant per davant d'efectes externs [26]. Si l'origen de les extincions fos majoritàriament extern, el seu histograma hauria de presentar un pic a les extincions grans. Per altra banda, la potencialitat de l'histograma també indica que l'evolució és un fenomen cooperatiu, basat en fortes interaccions entre les espècies de l'ecologia, ja que d'altra manera l'histograma seria gaussià pels motius discutits en capítols anteriors. És per això que sovint es parla de coevolució de les espècies.

Malgrat que la distribució de les extincions del registre fòssil és clarament potencial, l'exponent queda una mica allunyat del predit pel model de Bak-Sneppen que, com a màxim, és $\tau = 3/2$ (en el cas del camp mitjà). De totes maneres, una comparació quantitativa rigorosa no és possible a causa de la manca de precisió en les dades del registre fòssil.

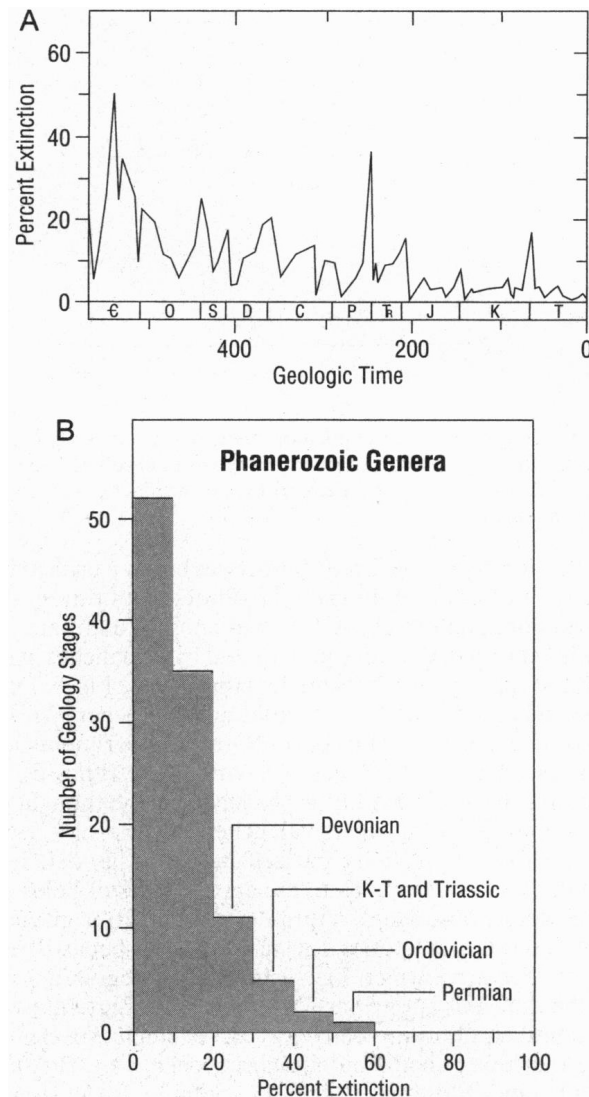


Figura 4.1: Extincions al llarg dels diversos períodes geològics i el seu corresponent histograma en funció de la mida. Es pot veure com l'histograma correspon a una distribució potencial coherent amb la predita pels models de criticalitat auto-organitzada. Imatge extreta de [1].

Un altre estudi que es pot fer de les dades del registre fòssil és la construcció de l'histograma dels temps de vida de les espècies, que es mostra a la figura 4.2. Altre cop la distribució que es desprèn de l'histograma és potencial, amb $N(t) \sim t^{-2}$, fet que corrobora la criticalitat de la macroevolució biològica. També s'ha comprovat que la distribució de la població de les espècies és potencial al llarg de tot el registre fòssil.

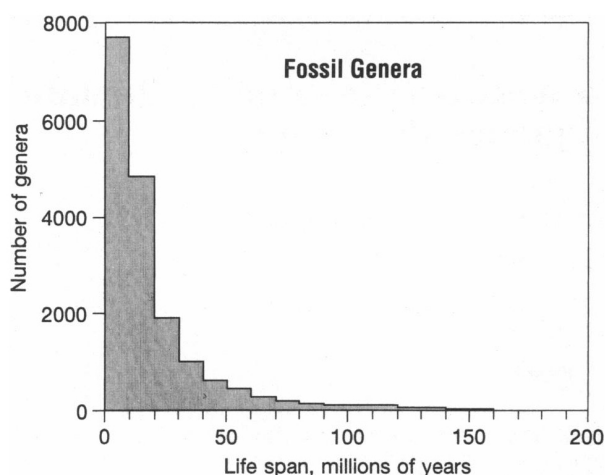


Figura 4.2: Histograma dels temps de vida mitjans de les espècies del registre fòssil. La seva distribució és potencial, d'acord amb les prediccions dels models de criticalitat auto-organitzada. Imatge extreta de [12].

4.2 Crítiques de la criticalitat auto-organitzada en l'evolució

Malgrat els citats estudis sobre el registre fòssil, la verificació de la criticalitat auto-organitzada com a mecanisme de l'evolució biològica ha estat posat en dubte almenys a través de dos arguments. En un primer moment van aparèixer estudis que corroboraven la potencialitat de les distribucions provinents del registre fòssil però que eren capaços d'explicar-les sense necessitat de la criticalitat auto-organitzada [27]. El model desenvolupat per Newman no és coevolutiu sinó que és capaç de reproduir lleis potencials únicament a partir de considerar la pressió que exerceix l'entorn sobre les espècies, que les obliga a evolucionar [28, 29].

Encara una altra línia d'investigació va anar en contra de la conclusió que l'evolució era crítica. En aquest cas l'estudi va anar més enllà, en alertar que el registre fòssil no presentava distribucions potencials [30]. L'estudi defensa que el tractament estadístic fet a [26], en particular, les interpolacions de les dades del registre fòssil, en desvirtuava el resultat. Segons els autors, un tractament estadístic adequat de les dades no permet concloure que les distribucions siguin potencials i, per tant, que l'evolució sigui crítica. De fet, els autors exposen que les dades del registre fòssil no mostren cap correlació, apuntant que l'evolució és un

fenomen estocàstic governat per un soroll purament blanc, tal com es presenta a la figura 4.3.

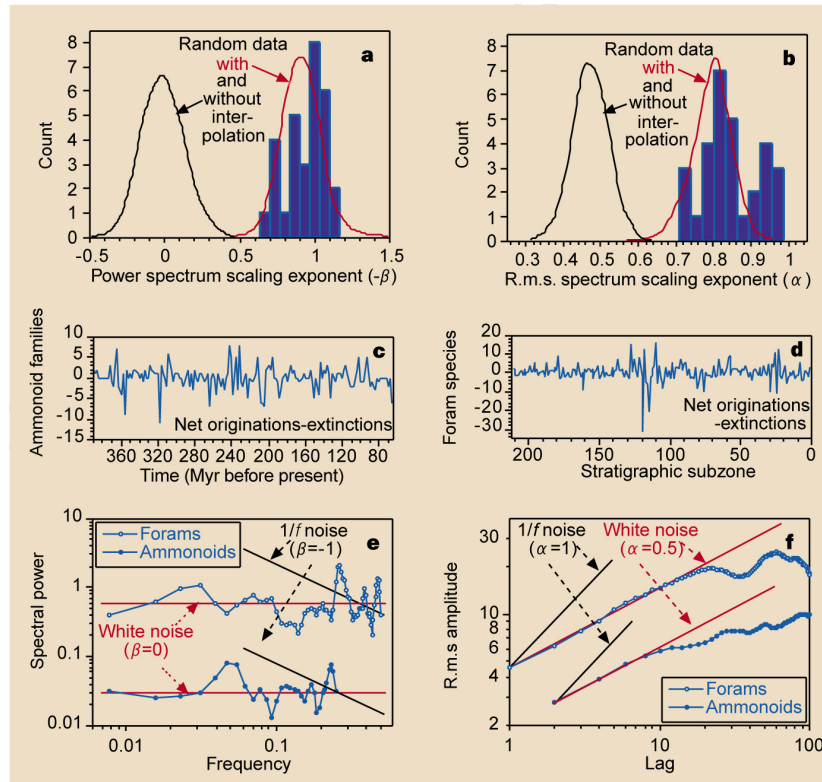


Figura 4.3: Mostres que una anàlisi estadística correcta de les dades del registre fòssil no presenten cap evidència de lleis potencials. Contràriament, les fluctuacions evolutives semblen sorgir d'un soroll blanc. Les desviacions respecte les prediccions del soroll blanc s'atribueixen a la insuficiència de dades del registre fòssil. Imatge extreta de [30].

4.3 Altres models macroevolutius i possible verificació experimental

Finalment, cal destacar que, a banda del model de Bak-Sneppen, s'han presentat molts altres models evolutius basats en la criticalitat auto-organitzada, dels quals es pot trobar una revisió a [17]. Tots aquests models són semblants al model original de Bak-Sneppen malgrat que difereixen en alguns aspectes. Però fins i tot un model substancialment diferent també ha estat capaç d'explicar la dinàmica d'equilibri puntejat i reproduir les dades del registre fòssil amb força precisió. A diferència dels anteriors, el model presentat a [31] no es basa ni en l'adequació de les espècies a l'entorn com el de Bak-Sneppen ni en la competició entre espècies com el de Newman. Aquest model contempla únicament la possibilitat que les espècies

evolucionin a causa de canvis en el seu entorn, generats possiblement per agents externs. D'aquesta manera, i tenint en compte les interaccions entre les espècies, el model prediu coextincions semblants a les obtingudes en els altres models.

Per últim, s'ha proposat una possible verificació experimental i no pas històrica (com la del registre fòssil) dels models macroevolutius en ecologies d'espècies moleculars creades de forma controlada [12].

Bibliografia

- [1] BAK, Per; PACZUSKI, Maya. *Complexity, contingency, and criticality*. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America **92** (15), 6689–6696 (1995)
- [2] EBELING, Werner; SOKOLOV, Igor M. *Statistical thermodynamics and stochastic theory of nonequilibrium systems*. World Scientific (2005)
- [3] BAK, Per; TANG, Chao; WEISENFELD, Kurt. *Self-organized criticality: An explanation of 1/f noise*. Physical Review Letters **59** (4), 381–384 (1987)
- [4] GOULD, Stephen Jay; ELDREDGE, Niles. *Punctuated equilibrium comes of age*. Nature **366** (6452), 223–7 (1993)
- [5] GOLDENFELD, Nigel; WOESE, Carl. *Life is Physics: Evolution as a collective phenomenon far from equilibrium*. Annual Review of Condensed Matter Physics **2** (1), 375–399 (2011)
- [6] ANDERSON, Philip Warren. *More is different*. Science **177** (4047), 393–6 (1972)
- [7] CZAHÓK, Zoltán. *Self-organized criticality (SOC)*. In *Fluctuations and scaling in biology*, edited by VICSEK, Tamás, chapter 3. Oxford University Press (2001)
- [8] NAGEL, Sidney R. *Instabilities in a sandpile*. Reviews of Modern Physics **64** (1), 321–325 (1992)
- [9] SOLÉ, Ricard V.; MANRUBIA, Susanna C.; BENTON, Michael; KAUFFMAN, Stuart; BAK, Per. *Criticality and scaling in evolutionary ecology*. Trends in Ecology & Evolution **14** (4), 156–160 (1999)
- [10] STANLEY, H. *Scaling, universality, and renormalization: Three pillars of modern critical phenomena*. Reviews of Modern Physics **71** (2), S358–S366 (1999)
- [11] DOMB, Cyril. *The critical point. A historical introduction to the theory of critical phenomena*. Taylor & Francis (1996)

- [12] SNEPPEN, Kim; BAK, Per; FLYVBJERG, Henrik; JENSEN, Mogens H. *Evolution as a self-organized critical phenomenon*. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America **92** (11), 5209–5213 (1995)
- [13] WILDE, Richard E.; SINGH, Surjit. *Statistical mechanics. Fundamentals and modern applications*. John Wiley & Sons (1998)
- [14] SUKI, Béla; BARABÁSI, Albert-László; HANTOS, Zoltán; PETÁK, Ferenc; STANLEY, Harry Eugene. *Avalanches and power-law behaviour in lung inflation*. Nature **368** (6472), 615–8 (1994)
- [15] DE ARCANGELIS, Lucilla; PERRONE-CAPANO, Carla; HERRMANN, Hans. *Self-organized criticality model for brain plasticity*. Physical Review Letters **96** (2), 028107 (2006)
- [16] BAK, Per; PACZUSKI, Maya. *Mass extinctions vs. uniformitarianism in biological evolution*. In *Physics of biological systems. From molecules to species*, edited by FLYVBJERG, Henrik; HERTZ, John; JENSEN, Mogens H.; MOURITSEN, Ole G.; SNEPPEN, Kim, chapter 16. Springer (1997)
- [17] DROSSEL, Barbara. *Biological evolution and statistical physics*. Advances in Physics **50** (2), 209–295 (2001)
- [18] BAK, Per; SNEPPEN, Kim. *Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution*. Physical Review Letters **71** (24), 4083–4086 (1993)
- [19] HÄNGGI, Peter; TALKNER, Peter; BORKOVEC, Michal. *Reaction-rate theory: fifty years after Kramers*. Reviews of Modern Physics **62** (2), 251–342 (1990)
- [20] RAY, Tane S.; JAN, Naeem. *Anomalous approach to the self-organized critical state in a model for “life at the edge of chaos”*. Physical Review Letters **72** (25), 4045–4048 (1994)
- [21] FLYVBJERG, Henrik; SNEPPEN, Kim; BAK, Per. *Mean field theory for a simple model of evolution*. Physical Review Letters **71** (24), 4087–4090 (1993)
- [22] GOLDENFELD, Nigel. *Lectures on phase transitions and the renormalization group*. Addison-Wesley (1992)
- [23] CHOWDHURY, Debashish; STAUFFER, Dietrich. *Principles of equilibrium statistical mechanics*. Wiley-VCH (2000)
- [24] HUANG, Kerson. *Statistical mechanics*. John Wiley & Sons (1987)
- [25] BOETTCHER, Stefan; PACZUSKI, Maya. *Exact results for spatiotemporal correlations in a self-organized critical model of punctuated equilibrium*. Physical Review Letters **76** (3), 348–351 (1996)
- [26] SOLÉ, Ricard V.; MANRUBIA, Susanna C.; BENTON, Michael; BAK, Per. *Self-similarity of extinction statistics in the fossil record*. Nature **388** (6644), 764–767 (1997)
- [27] NEWMAN, Mark E.J. *Self-organized criticality, evolution and the fossil extinction record*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **263** (1376), 1605–1610 (1996)

- [28] NEWMAN, Mark E.J. *A model of mass extinction*. Journal of Theoretical Biology **189** (3), 235–52 (1997)
- [29] NEWMAN, Mark E.J. *Evidence for self-organized criticality in evolution*. Physica D: Nonlinear Phenomena **107** (2-4), 293–296 (1997)
- [30] KIRCHNER, James W.; WEIL, Anne. *No fractals in fossil extinction statistics*. Nature **395**, 337–338 (1998)
- [31] NUNES AMARAL, Luís; MEYER, Martin. *Environmental changes, coextinction, and patterns in the fossil record*. Physical Review Letters **82** (3), 652–655 (1999)