

## MODELLI MATEMATICI IN ECOLOGIA

I modelli matematici utilizzati nello studio della fisica, che costituiscono la solida base per la risoluzione di molti problemi pratici dell'ingegneria e altre scienze applicate, hanno fatto parlare di «irragionevole successo della matematica nello studio delle scienze» (dall'articolo [1] del premio Nobel per la fisica Eugene Wigner). Questo successo era del resto stato profetizzato quasi quattro secoli prima da Galileo (il grande libro dell'Universo è scritto in lingua matematica ... [2]) e da allora la fisica si è servita della matematica come proprio linguaggio e strumento di lavoro, formulando ogni suo problema in termini tali da renderlo adatto ad essere trattato matematicamente. Ma in questi ultimi anni la modellizzazione matematica è stata introdotta, talvolta con difficoltà non trascurabili, anche in discipline tradizionalmente considerate poco adatte ad un simile approccio, quali l'economia, la sociologia, la biologia. Questa espansione della matematica applicata è incoraggiata sia dalla constatazione dello straordinario sviluppo di quelle discipline che tradizionalmente ne fanno uso, sia dalla diffusione di mezzi di calcolo sempre più veloci che consentono l'utilizzo di certe tecniche matematiche, alcune magari già note ma finora considerate scarsamente maneggevoli.

Per quanto riguarda la biologia, che è la scienza che studia le proprietà e la natura degli organismi viventi, ed in particolare l'ecologia, che è quella parte della biologia che studia le interazioni fra le popolazioni di organismi, la loro distribuzione nell'ambiente e le relative numerosità, un proficuo utilizzo dei modelli matematici non costituisce una facile impresa. Sono ancora molti i biologi che non considerano necessario formulare in termini matematici i propri problemi e sostengono che il fatto che i modelli matematici si siano rivelati così utili in fisica e in ingegneria non implica che lo siano anche per l'ecologia. Simili dubbi derivano dalla consapevolezza che gli ecosistemi sono difficilmente riducibili a schemi semplici e sono influenzati da tanti fattori imprevedibili e difficilmente misurabili. L'utilizzo del computer ha permesso di realizzare modelli senza limiti pratici nel numero e nella complessità delle equazioni che li costituiscono, e quindi in grado di tener conto di un numero molto elevato di dettagli significativi. Questo è l'approccio dei modelli di simulazione, utili nell'analisi di particolari sistemi, ma poco adatti a fornire informazioni generali. Inoltre il loro

utilizzo, per forza limitato a risoluzioni numeriche, è spesso ostacolato dal fatto che raramente esistono in ecologia dati sufficientemente precisi da permettere una stima adeguata dei parametri contenuti in tali modelli.

L'alternativa è di introdurre drastiche approssimazioni, trascurando tanti dettagli, per conservare nel modello solo gli elementi ritenuti più significativi. I modelli così ottenuti, pur apparendo come caricature del sistema reale, permettono un'analisi qualitativa delle loro proprietà anche attraverso metodi analitici, consentendo di ottenere conclusioni di validità più generale. Nella costruzione di tali modelli si parte dal più semplice possibile per poi introdurre un fattore di complessità per volta. Questo modo di procedere permette di capire quali sono gli effetti, sul comportamento del sistema, determinati da ogni particolare elemento rappresentato nel modello, suggerendo anche quali fattori, e sotto quali ipotesi, possono essere trascurati senza che questo alteri troppo i risultati. Modelli di questo tipo vanno quindi apprezzati per la loro capacità di fornire informazioni qualitative e generali su ampie classi di sistemi, piuttosto che per la loro precisione o per la descrizione quantitativa del comportamento di particolari ecosistemi.

Di questo si rese bene conto il fisico matematico italiano Vito Volterra, considerato il fondatore dell'ecologia matematica, che già agli inizi del nostro secolo suggeriva di estendere ad altre discipline, fra cui la biologia, i metodi della fisica matematica (si veda [3]). Volterra sapeva bene che anche i modelli usati correntemente in fisica contengono drastiche semplificazioni: si pensi ai gas perfetti, i fluidi incompressibili, i corpi rigidi, i fili inestensibili e privi di massa. Eppure i risultati ottenuti con simili idealizzazioni, proprio grazie alla loro generalità, costituiscono il punto di forza e l'orgoglio della fisica.

Descriviamo nel seguito alcuni modelli di ecologia matematica, allo scopo di illustrare le ipotesi che stanno alla loro base e alcuni metodi che permettono di trarne delle informazioni utili.

Il primo esempio riguarda la formulazione di un modello matematico per descrivere la crescita, o il declino, della popolazione di una singola specie, ovvero la dinamica di una popolazione. Il punto di partenza è uno dei principi di base dell'ecologia, che afferma che una popolazione, in un ambiente caratterizzato da quantità praticamente illimitate di risorse vitali e spazio disponibile, si riproduce a un tasso direttamente proporzionale al numero di individui presenti. Questo principio era già stato enunciato con estrema chiarezza dall'economista inglese Thomas R. Malthus in un famoso saggio apparso nel 1798, dove affermava che la popolazione umana, se incontrollata, aumenta in progressione geometrica ([4]). Per descrivere matematicamente questo fatto chiamiamo con  $N(t)$  il numero di individui presenti nella popolazione all'istante  $t$ , e supponiamo che  $N(t)$  sia una funzione differenziabile (questa può sembrare un'ipotesi strana, visto che  $N$  assume valori nell'insieme dei numeri naturali; ma per valori elevati la si può immaginare come una variabile continua, con un ragionamento analogo a quello che si fa nella meccanica dei fluidi o nella teoria dell'elasticità dove si trattano

come continue grandezze che sarebbero da considerare discrete per la loro struttura molecolare. Assumendo costanti i tassi specifici di natalità,  $b$ , e di mortalità,  $d$ , (rispettivamente il numero di nascite e di morti riferito all'unità di tempo e all'unità di popolazione) si ottiene la seguente equazione differenziale che rappresenta il modello di crescita malthusiana di una popolazione:

$$(1) \quad \dot{N} = aN, \quad \text{con } a = (b - d) \text{ e } \dot{N} := dN / dt,$$

la cui soluzione è la funzione esponenziale:  $N(t) = N(0)e^{at}$ . Questa soluzione, calcolata ad intervalli regolari di tempo, fornisce la progressione geometrica prevista da Malthus. Ma la crescita illimitata prevista da tale modello non può realizzarsi in un ambiente finito; il modello (1) può eventualmente approssimare la crescita iniziale di una popolazione, ma quando questa supera certi valori occorre considerare un modello più generale, in cui il coefficiente  $a$  non sia più costante ma funzione decrescente di  $N$  (Malthus espresse questo concetto dicendo che, per quanti sforzi si facciano, i mezzi di sostentamento possono al più crescere in progressione aritmetica, e lo squilibrio fra la crescita esponenziale della popolazione e quella lineare delle risorse non può che provocare sofferenze e morte) ottenendo:

$$(2) \quad \dot{N} = g(N)N.$$

La scelta più semplice per il tasso di crescita  $g(N)$  è la funzione lineare  $g(N) = (r - sN)$  con  $r, s$  costanti positive. Il modello così ottenuto, detto di crescita logistica, fu proposto per la prima volta dal matematico belga Verhulst nel 1838, e rappresenta tuttora il più famoso modello demografico. In pratica, rispetto al modello malthusiano, contiene in più il termine quadratico negativo che descrive l'effetto inibitore che il sovraffollamento esercita sul tasso di crescita. Pur trattandosi di una equazione differenziale non lineare, l'equazione logistica può ancora essere risolta esplicitamente mediante separazione delle

variabili, ottenendo  $N(t) = \frac{rN(0)e^{rt}}{r + sN(0)(e^{rt} - 1)}$ . Questa funzione si avvicina

all'asintoto  $N = r/s$  per tempi positivi, cioè, come si voleva, la popolazione si assesta su un valore finito, detto capacità portante (in fig.1 sono rappresentati due grafici della funzione  $N(t)$  per tempi positivi, con due diverse condizioni di partenza  $N(0)$ ). Se  $N(0)$  è compreso fra 0 e  $r/s$ , la funzione è continua e crescente anche per valori negativi di  $t$  e ammette l'asse delle ascisse come asintoto sinistro. Se  $N(0) > r/s$  la soluzione è una funzione decrescente anche per tempi negativi, tende all'infinito quando  $t$  si avvicina da destra al valore

$$\bar{t} = \frac{1}{r} \ln \left( 1 - \frac{r}{sN(0)} \right) \text{ e non può essere prolungata con continuità a sinistra di}$$

tale asintoto verticale.

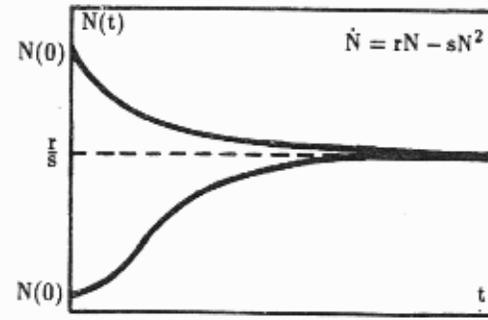


Fig. 1.

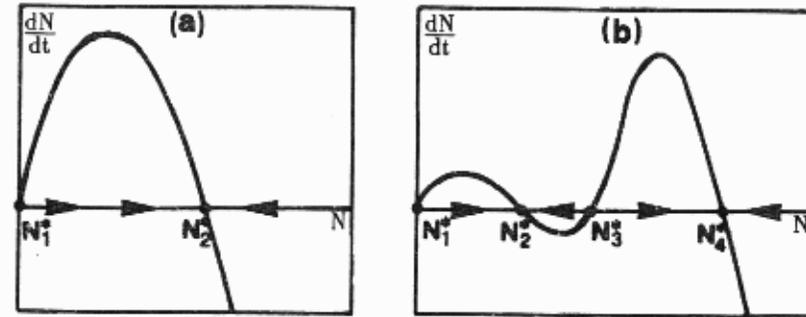


Fig. 2.

Le stesse informazioni sull'evoluzione asintotica, cioè per tempi lunghi, delle soluzioni dell'equazione logistica possono essere ottenute dal solo studio del secondo membro dell'equazione differenziale (2), anche senza conoscerne la soluzione esplicita. Diciamo che la popolazione si trova in condizioni di equilibrio quando il suo valore non varia nel tempo, cioè  $\dot{N} = 0$ . Questo si verifica in corrispondenza degli zeri del secondo membro,  $N_1^* = 0$  e  $N_2^* = r/s$  (fig. 2a). Un punto di equilibrio si dice stabile se quando il sistema viene spostato leggermente da esso vi ritorna spontaneamente; instabile se invece se ne allontana ulteriormente. Dal segno della funzione a secondo membro si ricavano informazioni sulla stabilità degli equilibri: dalla figura 2a risulta evidente che quando  $N$  si trova al valore di equilibrio  $N_1^*$  un leggero incremento di popolazione sarà seguito da un ulteriore incremento, essendo la derivata positiva in un intorno destro di  $N_1^*$ . Vicino a  $N_2^*$  il sistema risponde invece come se fosse soggetto ad una forza di richiamo verso il punto di equilibrio poiché la derivata è positiva in un intorno sinistro e negativa in un intorno destro di  $N_2^*$ . In questo caso si dice che il punto  $N_2^*$  è un attrattore globalmente stabile.

Queste informazioni possono essere rappresentate riportando sull'asse delle  $N$  i punti di equilibrio e disegnando negli altri punti delle frecce che indicano l'evoluzione di  $N(t)$ , il cui verso è deducibile dal segno della derivata temporale (il grafico così ottenuto è detto diagramma di fase).

Un'analisi di questo tipo, detta analisi qualitativa dell'equazione differenziale, può essere fatta anche per modelli di crescita con funzioni  $g(N)$  più complicate, per le quali risulta in genere impossibile trovare una soluzione analitica. Ad esempio se il secondo membro dell'equazione (2) ha un grafico come quello di figura 2b (si tratta di un modello adatto a descrivere popolazioni con effetti cooperativi o forme di difesa di gruppo che hanno un'influenza benefica sulla crescita della popolazione, rappresentata dai tratti in cui  $g(N)$  è crescente) l'analisi qualitativa porta a concludere che dei quattro valori di equilibrio due sono instabili ( $N_1^*$  e  $N_3^*$ ) e due stabili ( $N_2^*$  e  $N_4^*$ ). Immaginando il valore  $N(t)$  della popolazione come un punto che si muove sull'asse orizzontale, questo tenderà ad uno dei due attrattori a seconda che si trovi a sinistra o a destra del punto repellente  $N_3^*$  che può essere considerato come uno spartiacque che delimita i bacini di attrazione (detti domini di stabilità) dei due equilibri stabili. Da questa analisi si può dedurre che quando il valore della popolazione viene a trovarsi nei pressi di  $N_3^*$  piccole perturbazioni (come prelievi o immissioni di individui) possono provocare il passaggio da uno stato di equilibrio, caratterizzato da valori elevati, ad uno con valori molto più bassi o viceversa. Informazioni di questo tipo possono risultare utili ad esempio nello studio dello sfruttamento controllato di popolazioni naturali attraverso la caccia o la pesca. I più semplici modelli usati a tale scopo sono basati sull'equazione logistica con dei termini aggiuntivi che tengono conto del prelievo. La più semplice politica di controllo consiste nell'imporre una quota fissa di biomassa prelevabile, e ciò può essere modellizzato inserendo un termine costante negativo:

$$(3) \quad \dot{N} = (r - sN)N - b$$

Per l'analisi degli equilibri del modello (3) è sufficiente traslare di  $b$  unità verso il basso la parabola della fig. 2a. Con semplici considerazioni (che lasciamo come esercizio ai lettori) si può verificare che con valori del prelievo  $b$  inferiori all'ordinata,  $r^2/4s$ , del vertice della parabola compare un equilibrio instabile che delimita il dominio di stabilità dell'unico equilibrio stabile positivo. Se il punto che rappresenta  $N(t)$  finisce, per una qualunque ragione, al di sotto di tale valore di soglia, il sistema evolve verso l'estinzione della popolazione. Se poi  $b$  supera il valore  $r^2/4s$  l'unica evoluzione possibile è quella che conduce all'estinzione. In altre parole la popolazione si assesta su un valore di equilibrio stabile, con una densità inferiore alla capacità portante della popolazione non sfruttata, a patto che  $N$  non scenda al di sotto di una certa soglia o che il prelievo non superi certi livelli. Questo esempio mostra come, partendo da modelli teorici molto semplici e approssimati, si possano ottenere informazioni generali su problemi di ecologia pratica.

Uno degli scopi principali dell'ecologia è quello di studiare le interazioni fra diverse popolazioni che coesistono nello stesso territorio. Per questo la nascita dell'ecologia matematica viene fatta coincidere con la pubblicazione, negli anni trenta, dei modelli di Volterra che descrivono comunità di specie biologiche interagenti. Volterra cominciò ad occuparsi di problemi di ecologia subito dopo la prima guerra mondiale, stimolato dagli studi del genero, il biologo Umberto D'Ancona, riguardanti le fluttuazioni periodiche osservate nelle popolazioni di alcuni pesci dell'Adriatico. I biologi del tempo cercavano, senza successo, di mettere in relazione tali fluttuazioni con i possibili mutamenti periodici di fattori come il clima, la pesca o la quantità di nutrienti immessi in mare. L'approccio seguito da Volterra fu decisamente diverso: considerò un sistema ideale formato da popolazioni di prede e predatori uniformemente distribuiti nello stesso territorio. Fece dapprima delle ipotesi sul tipo di crescita di ciascuna popolazione considerata singolarmente, cioè in assenza di interazioni: per le prede ipotizzò per semplicità una crescita malthusiana, dato che dispongono di abbondanti risorse vitali (plancton ecc.), mentre per i predatori ipotizzò, in assenza di prede, un decadimento esponenziale dovuto ad un tasso costante di mortalità per mancanza di cibo (quest'ultima ipotesi esclude l'eventualità che ci siano altre forme di cibo per il predatore oltre alla preda considerata nel modello). Per rappresentare matematicamente le interazioni fra le due specie pensò a popolazioni di individui erranti nello spazio in maniera del tutto casuale, in modo che il numero di incontri fra prede e predatori nell'unità di tempo fosse proporzionale al prodotto delle rispettive densità di popolazione, e ad ogni incontro postulò una probabilità costante che il predatore uccida la preda. Ad ogni istante lo stato del sistema può essere descritto mediante i valori di due sole variabili, chiamate ad esempio  $X$  e  $Y$  (dette variabili di stato) che rappresentano rispettivamente il numero di prede e di predatori presenti o equivalentemente, visto che si è ipotizzato che le popolazioni siano distribuite uniformemente, le rispettive densità. Supposto, come nei modelli visti sopra, che  $X(t)$  e  $Y(t)$  siano funzioni differenziabili del tempo, il modello di Volterra può essere scritto come:

$$(4) \quad \begin{aligned} \dot{X} &= X(r - bY) \\ \dot{Y} &= Y(-e + cX) \end{aligned}$$

L'equazione che descrive la crescita della densità di prede contiene un termine positivo proporzionale a  $X$  (il termine di crescita malthusiana) e un termine negativo proporzionale al prodotto fra le due densità, il quale esprime la diminuzione nel numero di prede in seguito agli incontri con i predatori. L'equazione per la crescita dei predatori contiene invece un termine lineare negativo (la mortalità per fame) ed un termine positivo, proporzionale al prodotto delle densità, che esprime il fatto che il predatore trae beneficio dagli incontri con le prede in quanto attraverso la nutrizione ricava l'energia che gli permette di riprodursi. Queste semplici equazioni prendono il nome di equazio-

ni di Lotka-Volterra in quanto furono usate indipendentemente, negli stessi anni, anche dal chimico e statistico austriaco Alfred J. Lotka per descrivere delle reazioni chimiche oscillanti. Questo fatto non deve stupire in quanto le ipotesi delle popolazioni erranti e degli incontri casuali che stanno alla base del modello di Volterra sono molto simili a quelle che si fanno in cinetica chimica per descrivere la rapidità con cui le molecole reagiscono in base al meccanismo degli urti molecolari nella teoria cinetica dei gas. Dalla risoluzione di queste equazioni si ottiene che entrambe le popolazioni presentano un comportamento oscillatorio periodico al trascorrere del tempo, proprio come nelle popolazioni ittiche dell'Adriatico. L'interpretazione del tipo di soluzioni ottenute è in questo caso semplice. Supponiamo che ad un certo istante ci siano poche prede. Ciò provocherà una diminuzione anche del numero di predatori per scarsità di cibo. Questo fatto dà respiro alle prede che cominciano a riprodursi quasi indisturbate accrescendo così la propria popolazione. In seguito a ciò i predatori si troveranno con una grande abbondanza di cibo e potranno crescere di numero, ma tale aumento porterà ad una decimazione di prede ricominciando così il ciclo. Dal modello (4) Volterra ottenne anche informazioni sul periodo delle oscillazioni, sul valore medio di ciascuna popolazione e, ciò che è più importante, su come tali grandezze sono legate ai parametri contenuti nel modello.

Anche nel caso di modelli in due variabili risulta conveniente introdurre una terminologia geometrica che permette di visualizzare concetti astratti come quelli di stato o di evoluzione di un sistema. Interpretando i valori delle variabili di stato come coordinate sugli assi di un piano cartesiano è possibile rappresentare lo stato in cui si trova il sistema come un punto. Al trascorrere del tempo le densità delle specie considerate generalmente cambiano, e quindi il punto rappresentativo del sistema, detto anche «punto fase» con un termine mutuato dalla meccanica, descrive una traiettoria (curva di fase). Ad esempio per il modello (4) le traiettorie sono le curve chiuse di fig. 3a. L'insieme delle curve di fase disegnate sul piano costituisce il diagramma di fase del sistema dinamico. Le orbite percorse dal punto fase sono sempre più grandi, cioè descrivono oscillazioni sempre più ampie di entrambe le popolazioni, mano a mano che lo stato iniziale viene preso più lontano dal punto  $E$ . Questo punto rappresenta una particolare traiettoria caratterizzata dal fatto che le variabili di stato restano costanti nel tempo. In altre parole, in quel punto le derivate di tutte le densità sono nulle e se il sistema viene a trovarsi lì ad un certo istante lì resterà se non intervengono perturbazioni dall'esterno. Una traiettoria di questo tipo è chiamata «punto fisso» o «punto d'equilibrio» del sistema. Ma in un ecosistema reale ci sono continue perturbazioni, dovute a fattori non considerati nel modello, che modificano i valori delle variabili, e allora è di fondamentale importanza studiare la stabilità dei punti di equilibrio. Se in un sistema che si trova in equilibrio vengono leggermente modificati i valori di una o più variabili di stato, cioè si porta il punto fase a una certa distanza dal punto di equilibrio, si possono osservare diverse evoluzioni: può accadere che lo stato del sistema ritorni spontaneamente

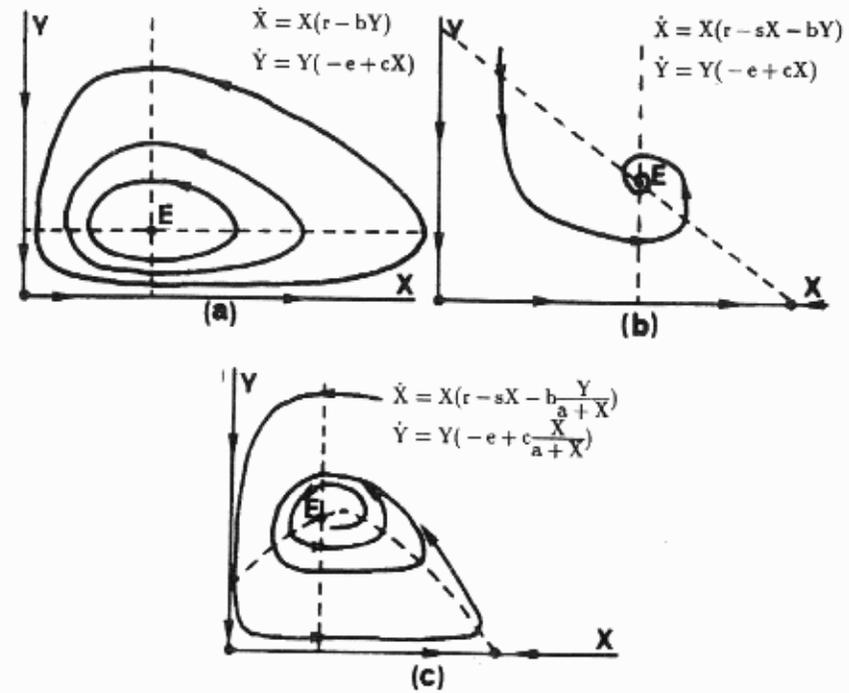


Fig. 3.

all'equilibrio originario, oppure che la distanza del punto fase dal punto di equilibrio, sebbene piccola inizialmente, tenda ad aumentare allontanando definitivamente il sistema dallo stato originario. Nel primo caso si dice che il punto fisso è stabile, o attrattore, nel secondo caso è detto instabile. Al confine fra i due c'è il caso dell'equilibrio marginale in cui ogni volta che il punto fase viene spostato dall'equilibrio va a finire su una nuova traiettoria senza avvicinarsi né allontanarsi ulteriormente. Questo è proprio il caso del modello di Lotka-Volterra: si tratta di un comportamento particolare e, in un certo senso, raro. Infatti la situazione di equilibrio marginale scompare non appena si introducono nuovi termini nelle equazioni dinamiche. Ad esempio una modifica ragionevole del modello (4) consiste nel considerare una crescita logistica, anziché malthusiana, della specie preda in assenza di predazione. Ciò si ottiene inserendo nella prima equazione un termine quadratico negativo. Con questa semplice variante l'equilibrio  $E$  interno al quadrante diventa un attrattore verso il quale tendono, con oscillazioni smorzate, tutte le traiettorie che partono da qualsiasi condizione iniziale (fig. 3b). Sistemi di questo tipo sono detti globalmente stabili, e a questa categoria appartengono tutti i sistemi dinamici lineari dotati di un punto fisso

stabile. Ma in dinamica di popolazioni i modelli sono quasi sempre non lineari, cioè le variabili che compaiono nelle equazioni dinamiche sono moltiplicate fra loro (come nei termini di interazione dei modelli di Volterra) e nei modelli non lineari si possono avere più punti di equilibrio. In tal caso è utile visualizzare il moto del punto fase come una pallina che rotola su un paesaggio di colline e vallate. La pendenza del terreno in ogni punto dà un'indicazione sul moto della pallina, ovvero l'evoluzione dello stato del sistema, se ad un certo istante venisse a trovarsi lì. Gli stati di equilibrio sono allora localizzati nei punti a pendenza nulla, cioè nei fondo valle e nelle vette delle colline: i primi sono stabili, i secondi instabili. Attorno ad ogni punto di equilibrio stabile c'è una regione tale che le traiettorie che iniziano in un punto di essa convergono verso il punto di equilibrio: tale regione è il dominio di stabilità del punto fisso. Nei modelli ecologici è importante avere una stima della grandezza e della forma dei bacini di attrazione in quanto questo ci dice fino a che punto può essere perturbato lo stato, con la garanzia che poi il sistema tornerà spontaneamente all'equilibrio originario. Se invece lo spostamento del punto fase, provocato ad esempio da un prelievo o da un'immissione da parte dell'uomo di individui di una certa popolazione, fa uscire lo stato del sistema dal bacino dell'equilibrio in cui si trovava inizialmente, l'ecosistema inizierà un'evoluzione spontanea e irreversibile verso una nuova condizione di equilibrio, cioè una nuova vallata del paesaggio dinamico. Questo nuovo equilibrio potrebbe anche essere caratterizzato dal valore nullo di una densità, quindi dall'estinzione di una popolazione, o dalla preponderanza di specie non desiderate. Saper prevedere quali tipi di modifiche possono avere in un ecosistema conseguenze così catastrofiche è uno dei compiti dell'ecologia matematica.

Nei modelli non lineari i punti fissi non sono gli unici attrattori possibili, ma si possono avere traiettorie attrattive più complesse. Un caso interessante è quello del ciclo limite stabile, cioè una traiettoria chiusa nello spazio degli stati che attrae tutte le traiettorie che si trovano vicino ad essa. In questo caso il sistema evolve verso una situazione di equilibrio dinamico in cui le variabili di stato hanno un comportamento oscillatorio. Tali oscillazioni sono ben diverse da quelle rappresentate dalla situazione di equilibrio marginale del modello di Lotka Volterra. Infatti se si allontana lo stato del sistema da un ciclo limite stabile esso vi ritornerà; in particolare se una perturbazione porta il punto fase esternamente al ciclo limite l'ampiezza delle oscillazioni diminuirà fino a tornare a quelle di equilibrio, mentre se il punto fase viene spostato verso l'interno le oscillazioni saranno sempre più ampie fino a tornare all'ampiezza del ciclo limite. Si possono avere anche cicli limite instabili, e, analogamente ai punti di equilibrio instabile nei modelli unidimensionali, generalmente costituiscono delle barriere separatrici fra bacini di attrazione.

Un ciclo limite attrattivo si può ottenere introducendo nel modello predatore un'altra piccola modifica che consiste nel considerare un effetto di saturazione dell'appetito del predatore. Nei modelli considerati finora la quan-

tità di preda mangiata nell'unità di tempo dal singolo predatore era proporzionale alla densità di prede presenti. Questo può essere vero per densità basse, ma in condizioni di grande abbondanza è ragionevole supporre che i predatori arrivino a saziarsi, e che a questo punto diminuisca la loro propensione a mangiare nuove prede. Combinando in uno stesso modello l'ipotesi di crescita logistica delle prede e della saturazione dell'appetito dei predatori si può avere un equilibrio stabile o instabile a seconda dei valori dei parametri, e nel caso che si abbia l'equilibrio instabile le traiettorie vengono attratte da un ciclo limite stabile che lo circonda (fig. 3c). Il passaggio da una situazione di equilibrio stabile a una di equilibrio instabile circondato da un ciclo limite attrattore può avvenire ad esempio all'aumentare della capacità portante della preda. Si può pensare che le oscillazioni persistenti osservate in certe popolazioni reali siano descrivibili mediante un ciclo limite. Non è possibile infatti pensare che l'ampiezza praticamente costante delle oscillazioni osservate sia descrivibile con traiettorie neutralmente stabili come quelle del modello di Lotka-Volterra, la cui ampiezza verrebbe modificata in seguito ad ogni perturbazione del sistema.

Un altro famoso modello, proposto da Volterra nel 1927, è quello che descrive la dinamica di due popolazioni che competono per lo stesso cibo. Le equazioni proposte da Volterra in questo caso prevedono una crescita logistica per ciascuna popolazione considerata singolarmente, mentre l'interazione con l'altra specie introduce un termine negativo, proporzionale al prodotto delle due densità di popolazione, in entrambe le equazioni differenziali: infatti la presenza di ciascuna specie provoca una diminuzione del cibo comune e quindi ha un effetto inibitore sulla crescita dell'altra. Il modello che si ottiene è espresso mediante le seguenti equazioni:

$$(5) \quad \begin{aligned} \dot{X} &= X(r - sX - bY) \\ \dot{Y} &= Y(r' - s'Y - b'X) \end{aligned}$$

Alcuni possibili diagrammi di fase per questo modello sono riportati in fig. 4. Essi possono essere ottenuti tracciando le linee caratterizzate da  $\dot{X}=0$  e  $\dot{Y}=0$ , tratteggiate in figura, che rappresentano rispettivamente i luoghi dei punti a tangente verticale e orizzontale delle traiettorie di fase. Queste linee delimitano le zone del piano con  $X$  e  $Y$  di segno costante. Così ad ogni punto è possibile associare un vettore di componenti  $(X, Y)$  tangente alla traiettoria di fase che passa lì. A seconda dei valori dei parametri si possono ottenere le quattro situazioni riportate in fig. 4. Solo nel caso rappresentato in fig. 4d il modello prevede la coesistenza delle specie in un equilibrio stabile, mentre negli altri tre casi indica l'estinzione di una specie, con l'altra che si assesta sulla propria capacità portante. Nei diagrammi 4a e 4b l'evoluzione è praticamente indipendente dalla condizione iniziale, mentre nel caso 4c esiste una particolare traiettoria, detta separatrice, tale che il sistema evolverà verso l'estin-

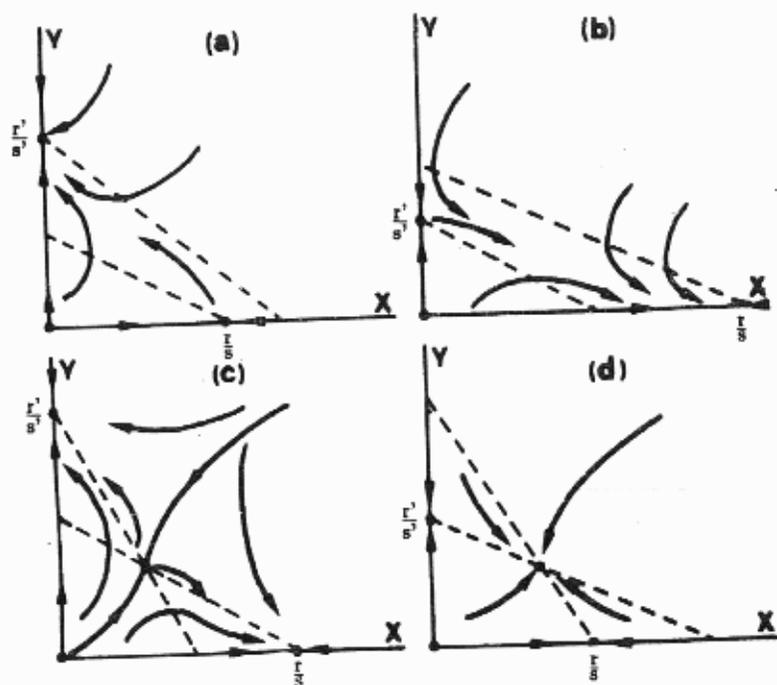


Fig. 4.

zione dell'una o l'altra specie a seconda che la condizione iniziale si trovi da una parte o dall'altra rispetto a tale curva. Una piccola modifica dello stato del sistema vicino alla separatrice può quindi risultare cruciale per la sua evoluzione futura.

I primi tre diagrammi di fase di fig. 4 esprimono il principio di esclusione competitiva, che riceve ampio supporto dagli studi effettuati su sistemi naturali e di laboratorio: era già stato evidenziato sperimentalmente dal biologo russo Gause e ampiamente discusso da Darwin il quale fece notare che due specie non possono coesistere a lungo nello stesso territorio se hanno identiche esigenze.

Questo principio può essere esteso al caso in cui le specie in competizione per le stesse risorse sono più di due: in tal caso solo una sopravvive eliminando tutte le altre.

Molti dei concetti definiti sopra per i modelli a due variabili restano validi anche per modelli con più di due popolazioni interagenti. Anche il linguaggio geometrico può essere in buona parte mantenuto estendendo a spazi con  $n$  dimensioni i concetti di punto e di distanza. Nei modelli non lineari con più di due variabili si possono avere attrattori ancora più complessi, fino ai cosiddetti attrattori strani caratterizzati da traiettorie dense e caotiche del punto fase (si veda ad esempio [5]).

In conclusione per descrivere matematicamente la dinamica di una comunità biologica occorre scegliere un certo numero di grandezze misurabili mediante le quali si possa caratterizzare lo stato del sistema. Tali grandezze sono dette variabili di stato, e i valori assunti da queste al trascorrere del tempo descrivono l'evoluzione del sistema. Nei modelli di Volterra le variabili di stato sono le densità di popolazione delle specie, e questa è la scelta effettuata tuttora in quella vasta schiera di modelli noti come modelli di dinamica di popolazioni.

Descrivere in maniera completa la dinamica di un sistema significa conoscere le funzioni che danno il valore delle variabili di stato in ogni istante e per ogni possibile condizione iniziale. Ciò permette di calcolare in modo immediato lo stato in cui viene a trovarsi il sistema in un qualsiasi momento del passato o del futuro solo conoscendo lo stato iniziale. Purtroppo quasi mai si arriva alla conoscenza di tali funzioni, che sono dette soluzioni del modello. Utili informazioni sulla dinamica del sistema possono comunque essere ricavate direttamente dalle equazioni differenziali. Esse definiscono implicitamente il modo in cui il sistema si evolve in quanto permettono, partendo da un certo stato, di calcolare le variabili in un istante immediatamente successivo. Da questo nuovo stato si otterranno allo stesso modo i valori delle variabili dopo un altro piccolo intervallo di tempo e così, passo dopo passo, si possono ottenere le soluzioni desiderate. Questo metodo, che è quello normalmente usato nella risoluzione numerica delle equazioni differenziali, richiede un notevole sforzo di calcolo (in genere richiede l'impiego del computer) e permette ogni volta di studiare il modello solo con valori fissati dei parametri, e per intervalli limitati di tempo. Si studiano allora, come negli esempi mostrati sopra, certe proprietà qualitative e generali delle soluzioni che permettono di ottenere informazioni sull'evoluzione a lungo termine del sistema dinamico senza dover conoscere esplicitamente le soluzioni. Le prime proprietà che vanno dimostrate in ogni modello, anche se per ragioni di spazio ciò non è stato fatto negli esempi riportati sopra, riguardano l'esistenza, l'unicità, la positività e la limitatezza delle soluzioni. Infatti per ogni possibile stato iniziale la traiettoria che descrive l'evoluzione del sistema deve essere unica, caratterizzata da valori positivi delle densità di popolazione e tale che nessuna di queste cresca a dismisura, in quanto ciò sarebbe incompatibile con la limitatezza degli spazi e delle risorse energetiche a disposizione degli ecosistemi. Dimostrazioni di questo genere non servono di certo a provare che le popolazioni di una comunità contengono un numero positivo e limitato di individui, ma a verificare se il modello, nonostante le drastiche approssimazioni in esso contenute, è in grado di fornire risultati ragionevoli.

Dagli esempi visti risulta che talvolta, in seguito ad una piccola modifica dei valori dei parametri di una equazione, si ottengono cambiamenti altrettanto piccoli nelle traiettorie, mentre in altri casi ciò può provocare cambiamenti sostanziali, come il passaggio da un equilibrio ad un altro o a un ciclo limite. Siccome nei sistemi reali molti parametri subiscono continue modifiche a causa della variabilità degli ambienti naturali, risulta particolarmente importante identifica-

re, in base alle equazioni dinamiche, quali sono i parametri al cui variare il modello presenta simili discontinuità di comportamento.

I modelli studiati negli anni '30 e '40 sono stati ampliati e generalizzati in questi ultimi anni. Ora vengono studiati modelli con termini di diffusione che descrivono popolazioni distribuite sul territorio in modo non uniforme, modelli con strutture d'età all'interno della popolazione, modelli che prevedono tempi di ritardo fra cause ed effetti. Inoltre sono stati proposti modelli nei quali si considera la possibilità che i parametri possano subire variazioni casuali per tenere conto dei continui disturbi sempre presenti negli ambienti naturali; tali modelli sono detti stocastici e vengono trattati con metodi probabilistici.

Contemporaneamente si è cercato, sulla base di questo lavoro teorico, di ottenere dei modelli per la risoluzione di problemi di ecologia pratica. Infatti, come i modelli astratti e generali della fisica costituiscono il fondamento per i modelli applicativi usati in ingegneria, così i modelli teorici dell'ecologia matematica possono costituire il punto di partenza per lo sviluppo di modelli applicabili a problemi concreti. Un simile approccio è stato utilizzato ad esempio per affrontare il problema dello sfruttamento controllato di una popolazione naturale, come è stato già accennato. Un altro problema classico dell'ecologia matematica è quello del controllo biologico di una popolazione di insetti nocivi, ottenuto mediante l'introduzione nello stesso ambiente di un predatore naturale dell'insetto in questione. Il metodo ha successo se il sistema preda-predatore che si viene a costituire ha un equilibrio stabile, o un ciclo limite stabile di piccola ampiezza, caratterizzati da una bassa densità di prede. L'uso di modelli matematici permette di capire quali dovrebbero essere le caratteristiche del predatore per garantire l'esistenza di un simile attrattore, e quali fattori ne rafforzano la stabilità. Il loro studio permette ad esempio di affermare che l'uso di insetticidi, uccidendo sia prede che predatori, porta il punto fase del sistema lontano dal punto di equilibrio facendo così iniziare un periodo di ampie oscillazioni (caratteristiche dei sistemi preda-predatore), con periodiche esplosioni nella popolazione di insetti nocivi. L'introduzione di un nuovo predatore può invece fare assestare il sistema in una situazione di equilibrio caratterizzata da una densità minore di insetti nocivi. Finché il punto fase del sistema si trova vicino all'equilibrio non si hanno grosse fluttuazioni nelle popolazioni; se però la densità della preda venisse a trovarsi, per qualsiasi motivo, a valori più bassi i predatori morirebbero di fame creando le premesse per un'esplosione successiva di insetti nocivi. Si giunge così ad una conclusione inaspettata: per stabilizzare il sistema in tali circostanze è conveniente aggiungere una certa quantità di insetti nocivi avvicinando così il sistema al suo punto di equilibrio ed evitando quindi il pericolo di ampie oscillazioni. Mostrare l'esistenza di simili comportamenti controintuitivi degli ecosistemi è uno dei compiti dell'ecologia matematica.

GIAN ITALO BISCHI

Istituto di Biomatemática dell'Università  
61029 Urbino

## BIBLIOGRAFIA

Testi citati:

- [1] E.P. WIGNER, *The unreasonable effectiveness of mathematics in the natural sciences*, in *Symmetries and reflections. Scientific essays of E. P. Wigner*, Indiana University Press, 1967.
- [2] GALILEO GALILEI, *Il Saggiatore*, Opere VI, p. 232.
- [3] G. ISRAEL, *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali di Vito Volterra*, su «Archimede» luglio-settembre 1990: 115-123.
- [4] T.R. MALTHUS, *An essay on the principle of population*, 1798 (una traduzione è riportata su «Ecologia, Ambiente, Uomo», Open University, Mondadori, 1980).
- [5] J.P. CRUTCHFIELD, J.D. FARLER, N.H. PACKARD e R.S. SHAW, *Il Caos*, su «Le Scienze» n. 222, feb.1987.

Testi di carattere generale:

- [6] J.M. SMITH, *L'ecologia e i suoi modelli*, EST Mondadori, 1975.
- [7] G. ISRAEL, *Modelli matematici*, Editori Riuniti, 1986.
- [8] YU. M. SVIREZHEV e D.O. LOGOFET, *Stability of biological communities*, Mir Publishers, Mosca 1983.
- [9] A. CAPELO, *Modelli matematici in biologia*, Decibel, Padova 1989.