

1. Modellizzare le popolazioni.

Mi permetto presentare alcuni studi sulla coabitazione di specie in un medesimo ambiente..... Per poter trattare la questione matematicamente conviene partire da ipotesi che, pure allontanandosi dalla realtà, ne diano un'immagine approssimata..... Ecco come può impostarsi la questione: cerchiamo di esprimere con parole come procede all'ingrosso il fenomeno; quindi traduciamo queste parole in linguaggio matematico. Questa traduzione conduce ad equazioni differenziali. Se allora ci lasciamo guidare dai metodi dell'analisi siamo condotti molto più lontani di quanto potrebbero portarci il linguaggio ed il ragionamento ordinario e possiamo formulare delle leggi precise matematiche.

V. Volterra

"Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi", 1927

Nella vita del signor Palomar c'è stata un'epoca in cui la sua regola era questa: primo, costruire nella sua mente un modello, il più perfetto, logico, geometrico possibile; secondo, verificare se il modello s'adatta ai casi pratici osservabili nell'esperienza; terzo, apportare le correzioni necessarie perchè modello e realtà coincidano. Il modello è per definizione quello in cui non c'è niente da cambiare, quello che funziona alla perfezione; mentre la realtà vediamo bene che non funziona e che si spappola da tutte le parti; dunque non resta che costringerla a prendere la forma del modello, con le buone o con le cattive. Se le cose stanno così, il modello dei modelli vagheggiato da Palomar dovrà servire a ottenere dei modelli trasparenti, diafani, sottili come ragnatele; magari addirittura a dissolvere i modelli, anzi a dissolversi.

A questo punto a Palomar non restava che cancellare dalla sua mente i modelli e i modelli dei modelli. Così preferisce tenere le sue convinzioni allo stato fluido, verificarle caso per caso e farne la regola implicita del proprio comportamento quotidiano, nel fare o nel non fare, nello scegliere o escludere, nel parlare o nel tacere.

I. Calvino

"Il modello dei modelli", 1983

Cosa voglia dire *formulare un modello* è spiegato in modo esemplare nelle parole di Volterra poste a prefazione di questo paragrafo e tratte da quel lavoro, pubblicato nelle "Memorie del Regio Comitato Talassografico Italiano", in cui sono esposti in modo sistematico i risultati e le idee sul trattamento matematico dei problemi di ecologia delle popolazioni.

In fondo non ci sarebbe bisogno di sottolineare il procedimento attraverso cui la matematica svolge il proprio ruolo nella descrizione della realtà fenomenologica: la traduzione dei fenomeni naturali in termini di precisi oggetti matematici è un'operazione scontata per il matematico e il fisico, che sono abituati a considerare il modello matematico come unica

interrotto venti anni prima.

Con queste considerazioni, che sono ovviamente al limite dell'illazione, voglio solo richiamare l'attenzione su un fenomeno storico di cui si potrebbero analizzare più a fondo le basi culturali e la loro interconnessione con la vita economica e politica. E' comunque un fatto che, negli ultimi tre decenni, le equazioni di popolazione hanno rappresentato lo strumento fondamentale per l'analisi teorica del comportamento degli ecosistemi e hanno trovato spazio sia nei trattati di biologia teorica che in ogni introduzione allo studio delle equazioni differenziali, accanto alle più tradizionali equazioni della meccanica newtoniana.

Per completare il quadro entro il quale si iscrivono i modelli di popolazione, è però necessario osservare che l'analogia tra i modelli di popolazione e quelli che descrivono i sistemi meccanici, non può essere spinta oltre un certo limite. Per quanto Volterra cercasse di sviluppare a fondo questa analogia, che sottintende una visione meccanica di tutta la realtà, dobbiamo dire che i due tipi di sistemi sono profondamente diversi.

In sostanza, un organismo vivente, per quanto semplice, non è del tutto assimilabile ad una "particella", perchè la sua struttura individuale si può manifestare ad un livello di complessità che a conti fatti non permette di considerare la popolazione alla stregua di un "gas". Nè, d'altra parte è soddisfacente ricorrere ad una descrizione stocastica delle variabili interne, perchè il loro comportamento dipende di fatto da meccanismi che producono effetti elaborati.

La realtà fenomenologica dell'evoluzione di una popolazione sfugge quindi ad una descrizione nei termini propri dei sistemi meccanici classici e si sarebbe portati a concludere che i modelli matematici dell'ecologia, in quanto a potere di predizione sono piuttosto apparentabili con i metodi matematici della meteorologia; ma in questo modo si lascerebbe in ombra il ruolo essenziale che essi giocano in quanto schemi teorici di indagine nel campo dei fenomeni ecologici: è il ruolo che sottolineava Volterra nel 1940 e che ancora oggi conserva la sua validità.

dove i parametri $\lambda \geq 0$ e $\mu \geq 0$, detti rispettivamente **fertilità specifica** e **mortalità specifica**, sono così definiti:

$\lambda =$ numero di nuovi nati nell'unità di tempo, per individuo

$\mu =$ frazione di individui che muore nell'unità di tempo

Il parametro $\epsilon = (\lambda - \mu)$ è detto usualmente **parametro di Malthus** o **potenziale biologico** della popolazione.

Assegnando la condizione iniziale :

$$(2) \quad N(0) = N_0$$

l'evoluzione è perfettamente determinata, risulta infatti:

$$(3) \quad N(t) = N_0 e^{\epsilon t}$$

e la popolazione è destinata all'estinzione o alla crescita illimitata a seconda che sia $\epsilon < 0$ oppure $\epsilon > 0$. Se poi $\epsilon = 0$, la popolazione rimane costante (nascite e morti si compensano).

La (3) è anche detta **legge di crescita malthusiana** perchè esprime quel "principio di popolazione", alla base del saggio di T.R. Malthus (cfr. [8]), che circa duecento anni fa ha posto in discussione il problema dell'espansione demografica. Utilizzando infatti la (3) e i dati numerici della popolazione mondiale, dal 1700 al 1961, si può stimare il parametro ϵ ottenendo $\epsilon = 0.02$ (anni⁻¹). Quindi, tenuto conto che $N(1961) = 3.06 \times 10^9$, si ha la seguente proiezione catastrofica

$$N(2000) \approx 7 \times 10^9$$

$$N(2500) \approx 1.5 \times 10^{14}$$

$$N(2600) \approx 10^{15}$$

D'altra parte è facile osservare che le ipotesi fenomenologiche, che hanno condotto alla (3), non sono realistiche per una popolazione complessa come quella umana, e in generale non sono realistiche per descrivere una popolazione in un intervallo di tempo esteso. Di fatto, due classi fattori contribuiscono a modificare le condizioni di vita di una popolazione: da una parte abbiamo tutte le cause di variazione autonoma dell'habitat, che sono indipendenti dalla popolazione stessa, dall'altra alcuni meccanismi intrinseci alla popolazione, che si manifestano quando la densità raggiunge un certo livello. Tra questi ultimi fattori citiamo la limitatezza delle risorse, l'inquinamento che la popolazione produce sull'ambiente, le energie spese per la socializzazione, l'aumento della predazione (vedere J. Roughgarden [9]): si tratta di una complessa fenomenologia a causa della quale ogni popolazione subisce

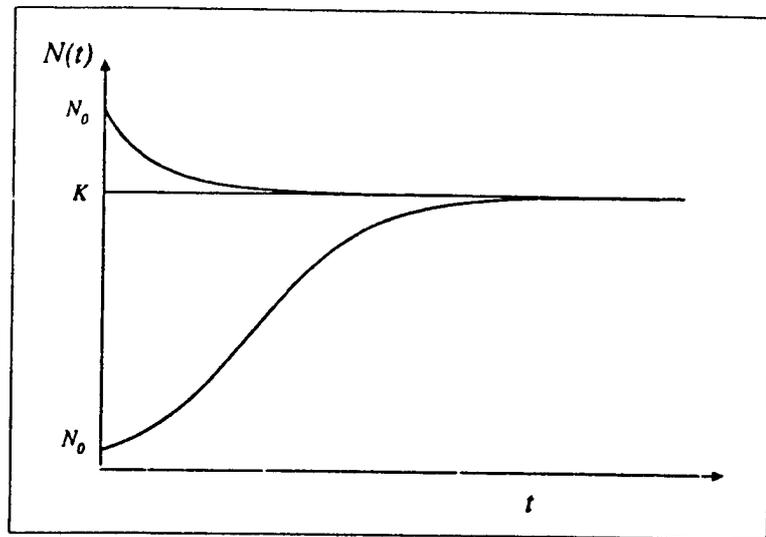


Figura 1

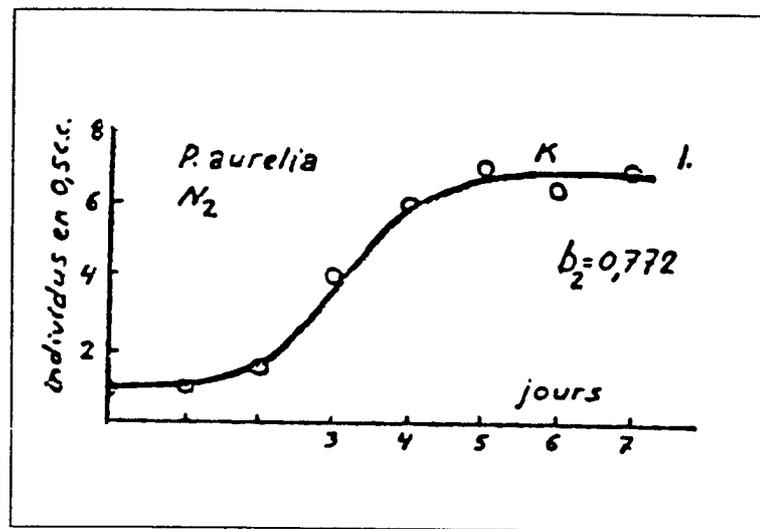


Figura 2

batteri ed altri microorganismi. Alcuni esempi di queste misure sperimentali sono riportati nelle figure 2 e 3, si tratta dei dati ottenuti da G.F. Gause (vedi [3]) nelle colture di due specie di protozoi: il *Paramecium aurelia* e il *Glaucoma scintillans*.

Prima di concludere questo paragrafo aggiungiamo che il modello di Verhulst, per quanto riesca a rendere conto soddisfacentemente di molte situazioni reali, spesso si rivela eccessivamente semplice. E' questo, ad esempio, il caso della *Drosophila melanogaster* riportato in figura 4, dove si vede che dopo un primo tratto di crescita logistica, con capacità $K = 700$, i dati sperimentali non sono più descrivibili dal modello. Ciò è dovuto alle mutazioni genetiche che si producono nella popolazione, facendo cadere le ipotesi fenomenologiche da cui siamo partiti.

$$(10) \quad \frac{d}{dt}I(t) = rS(t)I(t) - \gamma I(t)$$

Tenendo conto della (7) si ha

$$(11) \quad \begin{cases} \frac{d}{dt}I(t) = r(N - I(t))I(t) - \gamma I(t) = [(rN - \gamma) - rI(t)]I(t) \\ I(0) = I_0 \end{cases}$$

dove I_0 è il numero iniziale di infetti ed è tale che:

$$0 < I_0 < N$$

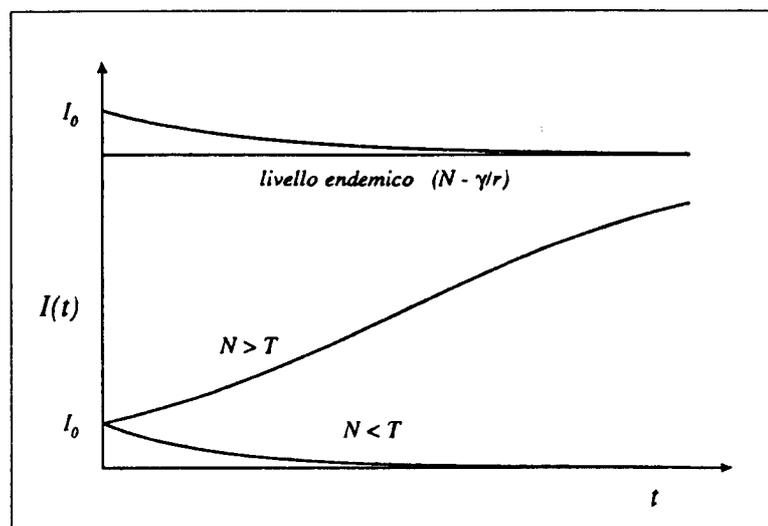


Figura 5

$$\bar{I} = \frac{\gamma}{r}$$

La (11) è dello stesso tipo della (5), con la differenza che ora il termine $(rN - \gamma)$ può essere negativo. Si ha quindi (cfr. (6))

$$I(t) = \frac{(rN - \gamma)I_0}{(rN - \gamma - rI_0)e^{(\gamma - rN)t} + rI_0}$$

da cui si conclude (vedi figura 5)

se $(rN - \gamma) < 0$ allora $I(t) \searrow 0$ per $t \rightarrow +\infty$

se $(rN - \gamma) > 0$ allora $I(t) \nearrow (N - \frac{\gamma}{r})$ per $t \rightarrow +\infty$

4. Due specie in competizione

*Un gruppo de formiche,
doppo tanto lavoro,
doppo tante fatiche,
s'ereno fatte la casetta loro
all'ombra der grispigno e de l'ortiche*

.....

.....

*Ècchete che un ber giorno
un ragno de lì intorno,
che viveva in un bucio troppo stretto,
vidde la casa e ce pijò possesso
senza nemmanco chièdeje er permesso.
- Formiche mie, - je disse co' le bone -
quello che sta qui drento è tutto mio:
fateme largo e subito! Er padrone
d'ora in avanti nun sarò che io;
però m'accorderò cor vostro Dio
e ve rispetterà la religione.-*

.....

Trilussa

"Le formiche e er ragno", 1912

Consideriamo due specie biologiche che vivono in uno stesso ambiente e interagiscono in quanto competono per le stesse risorse. In termini biologici le due specie hanno la stessa nicchia ecologica, intendendo con questo il complesso di abitudini, cibo, spazio etc..., propri di ciascuna specie. Indichiamo con $N_1(t)$ ed $N_2(t)$ il numero di individui delle due specie e, supponendo che ognuna di esse, in assenza dell'altra, si evolverebbe secondo un modello logistico, siano ϵ_1 , ϵ_2 i rispettivi potenziali biologici intrinseci e K_1 , K_2 le rispettive capacità. Nel caso in cui entrambe le specie sono presenti occorre tener conto del fatto che il potenziale biologico di ciascuna specie diminuisce anche al crescere della densità del competitore; ciò porta ad adottare la seguente forma per i potenziali biologici delle due popolazioni

$$\epsilon_1[N_1, N_2] = [\epsilon_1 - \gamma_1(h_1 N_1 + h_2 N_2)]$$

$$\epsilon_2[N_1, N_2] = [\epsilon_2 - \gamma_2(h_1 N_1 + h_2 N_2)]$$

dove γ_1 , h_1 , γ_2 , h_2 sono costanti non negative. Il parametro h_i può essere interpretato come una misura dell'occupazione della nicchia ecologica da parte di ciascun individuo

Per ciò che riguarda $N_2(t)$, osserviamo che, vista la (16), per t abbastanza grande in modo da poter trascurare $N_1(t)$, è soddisfatta l'equazione

$$\frac{d}{dt}N_2(t) = \epsilon_2 \left(1 - \frac{N_2(t)}{K_2}\right) N_2(t)$$

e quindi

$$(17) \quad N_2(t) \rightarrow K_2 = \frac{\epsilon_2}{\gamma_2 h_2} \quad \text{per } t \rightarrow +\infty$$

In figura 7 sono riportate le traiettorie della soluzione (N_1, N_2) ottenute integrando numericamente il sistema (12).

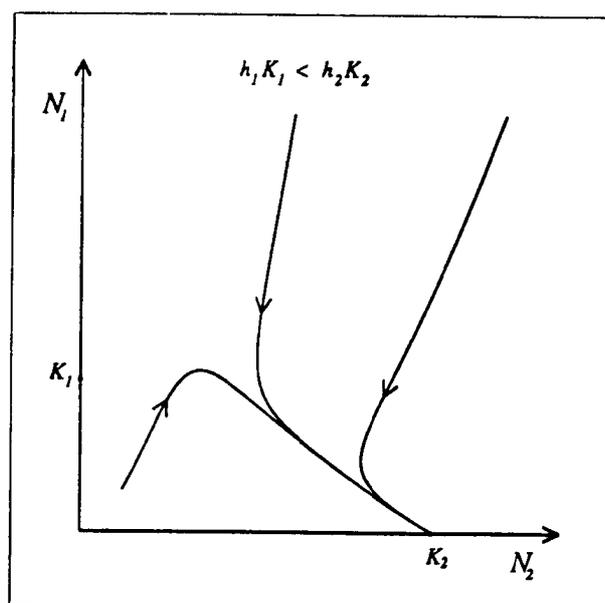


Figura 7

Il comportamento asintotico della soluzione, espresso da (16) e (17) illustra il **principio ecologico dell'esclusione** secondo cui:

due specie distinte non possono occupare a lunga scadenza la stessa nicchia ecologica, ma necessariamente una delle due specie si estingue mentre l'altra tende a saturare la nicchia

Questo principio noto anche come principio di Lotka-Volterra, è uno dei principi fondamentali dell'ecologia. La (15) si scrive anche nel modo seguente

$$h_1 K_1 < h_2 K_2$$

nelle figure 2 e 3; è qui verificato il principio di esclusione a vantaggio del *Glaucoma scintillans*. In figura 9, poi, sono riportati i dati relativi al *Paramecium aurelia* e al *Paramecium caudatum* che ancora sfruttano la stessa nicchia ecologica. I dati si riferiscono alla crescita separata delle due specie, in due diverse condizioni ambientali, e si vede che l'efficienza relativa delle due specie si inverte al variare di tali condizioni. Infine, in figura 10, si possono vedere i dati relativi alla coltura mista, che porta all'esclusione del *Paramecium caudatum*.

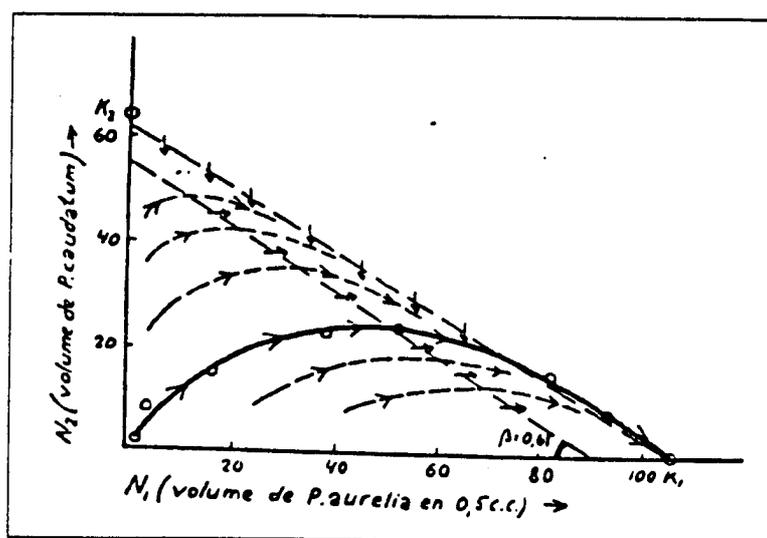


Figura 10

dove C è una costante che dipende da H_0 e P_0 . Dunque la traiettoria giace sulla curva di equazione

$$(22) \quad H^{\epsilon_2} e^{-\gamma p H} P^{\epsilon_1} e^{-p P} = C$$

Dimostrando che si tratta di una curva chiusa avremo dimostrato che $P(t)$ e $H(t)$ si mantengono limitate e quindi che la soluzione è globale. Per studiare la curva definita dalla (22), seguiremo il procedimento grafico illustrato da Volterra in [13]. Poniamo

$$(23) \quad X = H^{-\epsilon_2} e^{\gamma p H} \quad ; \quad Y = P^{\epsilon_1} e^{-p P}$$

Con tale trasformazione, nelle variabili X e Y la (22) è l'equazione della retta

$$Y = CX$$

riportata nel piano (X, Y) della figura 11. Nella stessa figura, nei rispettivi piani (H, X) e (P, Y) , sono riportate le curve definite in (23). Il percorso tratteggiato indica infine il procedimento grafico che permette di costruire il ciclo del piano (H, P) . Si vede anche che i punti H_m e H_M corrispondono al massimo della curva Y che si attua in $P^* = \frac{\epsilon_1}{p}$, così come i punti P_m e P_M corrispondono al minimo della curva X che si attua in $H^* = \frac{\epsilon_2}{\gamma p}$.

In figura 11 si vede anche come variano i cicli del piano (H, P) al variare della costante C , che a sua volta è determinata dai valori iniziali della traiettoria. Precisamente, si vede che i cicli si stringono intorno al punto:

$$E^* = \left(\frac{\epsilon_2}{\gamma p}, \frac{\epsilon_1}{p} \right)$$

che è l'unico punto di equilibrio non banale del sistema (20). Di fatto, la traiettoria che si riduce al solo punto E^* , corrisponde al valore della costante C che individua la retta r_0 indicata nella figura. Poichè, poi, il punto E^* è l'unico punto in cui si possono annullare contemporaneamente $\frac{d}{dt}H(t)$ e $\frac{d}{dt}P(t)$, ogni ciclo, individuato da un dato iniziale diverso da E^* , viene percorso sempre nel medesimo verso.

Per mostrare, infine, che ogni ciclo viene percorso periodicamente, consideriamo il raggio vettore $(H(t) - H^*, P(t) - P^*)$ e la sua anomalia $\Theta(t)$ per la quale si ha :

$$\begin{aligned} [(H(t) - H^*)^2 + (P(t) - P^*)^2] \frac{d}{dt} \Theta(t) &= \\ &= (H(t) - H^*) \frac{d}{dt} P(t) - (P(t) - P^*) \frac{d}{dt} H(t) = \\ &= \left(H(t) - \frac{\epsilon_2}{\gamma p} \right)^2 \gamma p P(t) + \left(P(t) - \frac{\epsilon_1}{p} \right)^2 p H(t) \geq \\ &\geq [(H(t) - H^*)^2 + (P(t) - P^*)^2] \min\{\gamma p P_m, p H_m\} \end{aligned}$$

Dalle equazioni (20) si ha

$$0 = \ln \frac{H(T)}{H(0)} = \int_0^T (\epsilon_1 - pP(s)) ds = \epsilon_1 T - p\bar{P}T$$

$$0 = \ln \frac{P(T)}{P(0)} = \int_0^T (-\epsilon_2 - \gamma p H(s)) ds = -\epsilon_2 T + \gamma p \bar{H} T$$

e quindi

$$(25) \quad \bar{H} = \frac{\epsilon_2}{\gamma p} \quad ; \quad \bar{P} = \frac{\epsilon_1}{p}$$

Si vede così che le medie (24) coincidono con le coordinate di E^* e non dipendono dai valori iniziali H_0 e P_0 . L'integrazione numerica del sistema fornisce le traiettorie riportate in figura 12.

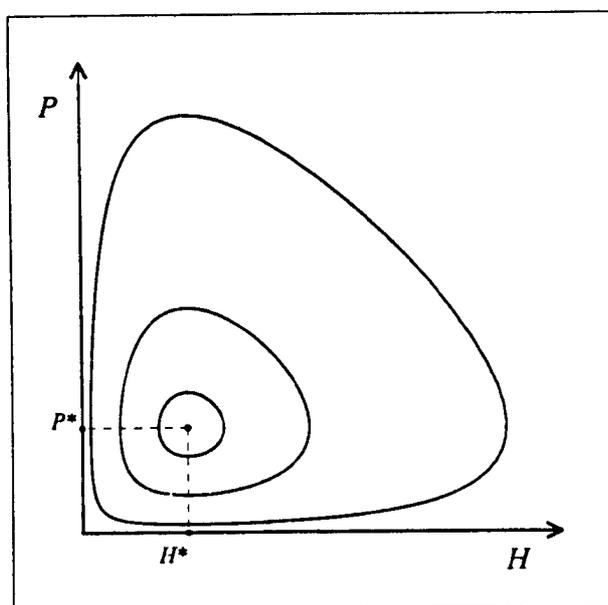


Figura 12

Dalla (25) è possibile valutare l'effetto sulle medie di una azione costante di distruzione della popolazione di un sistema preda-predatore. Ciò porta ad osservazioni interessanti circa, ad esempio, l'effetto della pesca, dell'inquinamento o dell'uso di insetticidi.

Sia $\alpha\lambda$ il tasso specifico di distruzione della preda e sia $\beta\lambda$ il tasso specifico di distruzione del predatore. Il parametro λ misura l'intensità della distruzione mentre α e β ne misurano l'effetto (in linea di massima differente) sulla specie rispettiva. Le equazioni

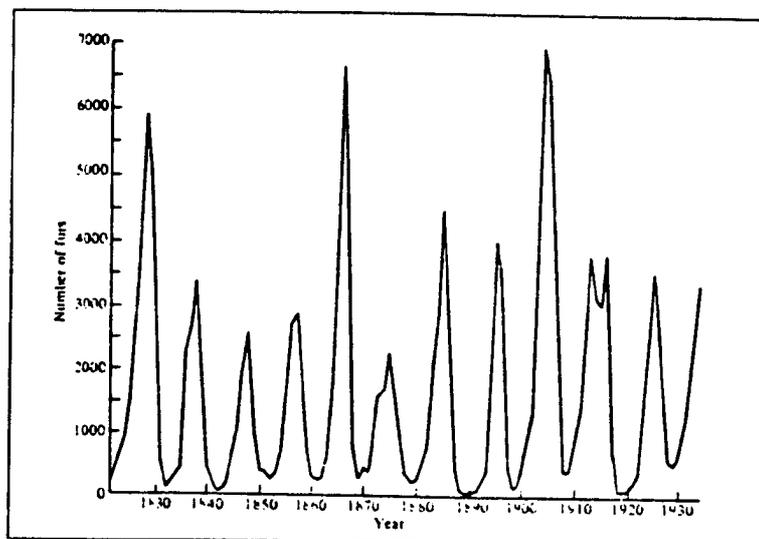


Figura 14

raccolti da Umberto D'Ancona, mostrano infatti (vedi figura 15) che nel periodo della prima guerra mondiale il rapporto tra pesci prede e pesci predatori subisce un aumento (ciascuna curva riporta la percentuale di un determinato tipo di pesci predatori sul totale dei pesci pescati); la diminuzione dell'attività di pesca, dovuta alla guerra, ha infatti modificato l'equilibrio a vantaggio del predatore.

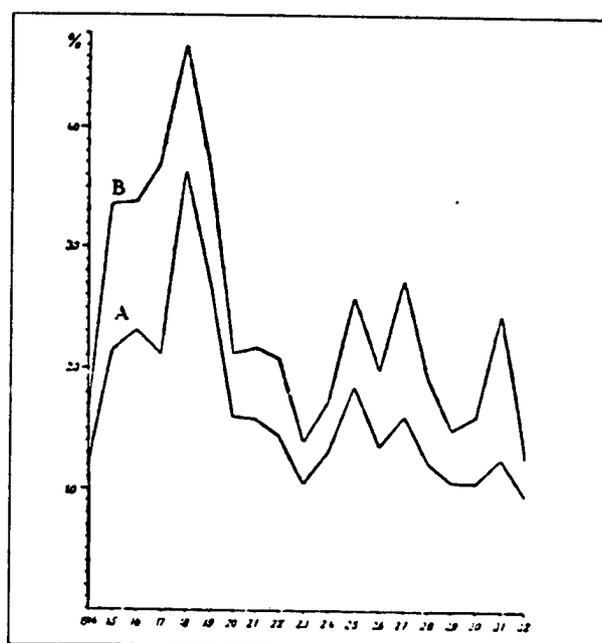


Figura 15

Un altro importante problema, di cui il principio di Volterra fornisce il chiarimento della fenomenologia, è quello relativo all'uso di insetticidi su popolazioni di insetti che costituiscono sistemi preda predatore. L'insetticida, infatti, sposta l'equilibrio del sistema in modo da provocare un aumento indesiderato della preda.

dove $S_0 + I_0 = N$.

Come per i modelli precedenti si osserva che il sistema (29) ammette una unica soluzione locale e risulta $S(t) > 0$ e $I(t) > 0$. Siccome poi sommando le equazioni (29) si ha

$$(30) \quad \frac{d}{dt}(S(t) + I(t)) = -\gamma I(t) < 0$$

risulta

$$S(t) + I(t) \leq N$$

ciò che garantisce la globalità della soluzione.

Osserviamo ancora che risulta

$$(31) \quad \frac{d}{dt}S(t) < 0$$

per cui

$$(32) \quad S(t) \searrow S_\infty \quad \text{per } t \rightarrow \infty$$

D'altra parte dalle (30) e (28) si ha

$$(33) \quad \gamma \int_0^t I(s) ds = R(t) = N - S(t) - I(t) \leq N$$

per cui

$$\int_0^\infty I(s) ds < +\infty$$

e poi

$$I(t) \rightarrow N - S_\infty - \gamma \int_0^\infty I(s) ds \quad \text{per } t \rightarrow +\infty$$

quindi

$$(34) \quad I(t) \rightarrow 0 \quad \text{per } t \rightarrow +\infty$$

Dunque l'epidemia si estingue in ogni caso e il numero dei suscettibili si riduce al valore S_∞ . Per ciò che riguarda il valore di S_∞ risulta (dalla prima delle (29))

$$S_\infty \geq S_0 e^{-\frac{\gamma}{N} N} > 0$$

$$\frac{dS}{dt} = -\frac{\gamma}{N} S$$

per cui l'epidemia si estingue, ma non per mancanza di suscettibili.

$$S(t) = S_0 e^{-\frac{\gamma}{N} R(t)}$$

$$S_\infty = S_0 e^{-\frac{\gamma}{N} N}$$

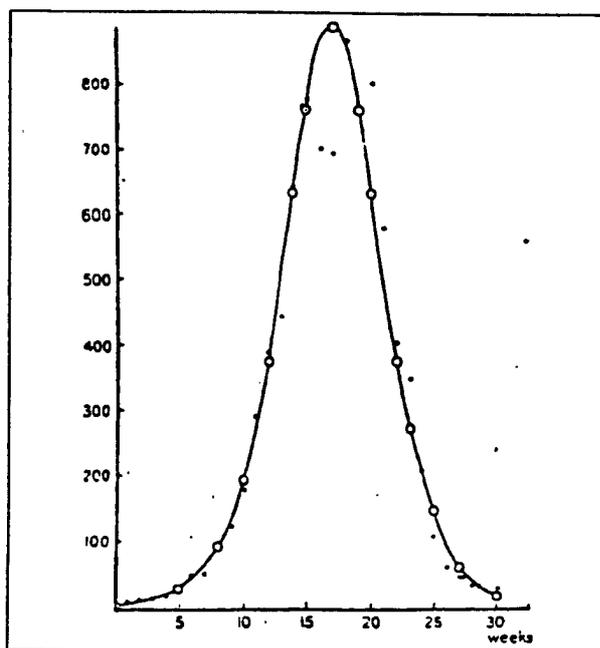


Figura 17

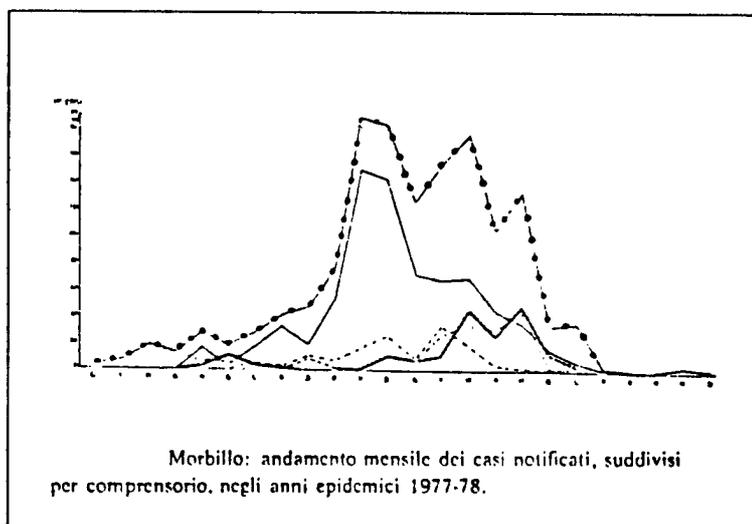


Figura 18

non è neppure la Fortezza-Teoria imperfetta, ma soltanto l'ansia che domina il protagonista (Dantes-Calvino-Volterra-Noi Stessi), impegnato nell'impresa impossibile di tracciarne la forma.

Ed è con questa consapevolezza che, per la terza volta, metto il punto finale a queste pagine.

Casi limite

□ Se $\delta_1 \rightarrow 0$ allora:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{S}(t) = -\gamma S(t)I(t) + \delta_1 I(t) \\ \dot{I}(t) = \gamma S(t)I(t) - \delta_1 I(t) - \delta_2 I(t) \\ \dot{R}(t) = \delta_2 I(t) \end{array} \right. \rightarrow S.I.R: \left\{ \begin{array}{l} \dot{S}(t) = -\gamma S(t)I(t) \\ \dot{I}(t) = \gamma S(t)I(t) - \delta_2 I(t) \\ \dot{R}(t) = \delta_2 I(t) \end{array} \right.$$

Malattie infettive il cui esito è la morte o l'immunità permanente (peste, vaiolo, malattie esantematiche come scarlattina, parotite, morbillo)

R: individui morti o guariti restando immuni

δ_2 : rapidità di guarigione o letalità della malattia

$$\left\{ \begin{array}{ll} \dot{S}(t) = -\gamma S(t)I(t) & S(0) = S_0 > 0 \\ \dot{I}(t) = \gamma S(t)I(t) - \delta_2 I(t) & I(0) = I_0 > 0 \end{array} \right.$$

Esiste unica la soluzione locale:

$$S(t) = S_0 e^{\int_0^t -\gamma I(\tau) d\tau} > 0 \quad I(t) = I_0 e^{\int_0^t [\gamma S(\tau) - \delta_2] d\tau} > 0$$

t.c:

$$\frac{d}{dt}[S(t) + I(t)] = -\delta_2 I(t) \leq 0 \Rightarrow S(t) + I(t) \leq N \Rightarrow \underline{\exists \text{ globalmente e}}$$

□ se $\delta_2 \rightarrow 0$ allora

$$\begin{cases} \dot{S}(t) = -\gamma S(t)I(t) + \delta_1 I(t) \\ \dot{I}(t) = \gamma S(t)I(t) - \delta_1 I(t) - \delta_2 I(t) \\ \dot{R}(t) = \delta_2 I(t) \end{cases} \rightarrow S.I.S : \begin{cases} \dot{S}(t) = -\gamma S(t)I(t) + \delta_1 I(t) \\ \dot{I}(t) = \gamma S(t)I(t) - \delta_1 I(t) \end{cases}$$

Malattia infettiva non mortale e non immunizzante

(raffreddore, gonorrea)

γ tasso di contagio

δ_1 tasso di guarigione

$$\dot{I}(t) = (\gamma N - \delta_1)I(t) - \gamma I^2(t) \quad 0 < I_0 < N$$

$$\varepsilon = \gamma N - \delta_1$$

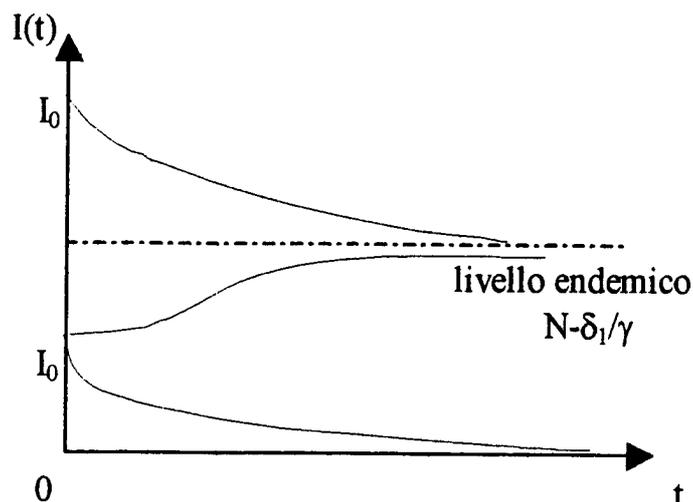
$$\sigma = \gamma$$

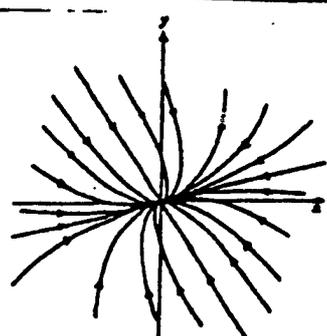
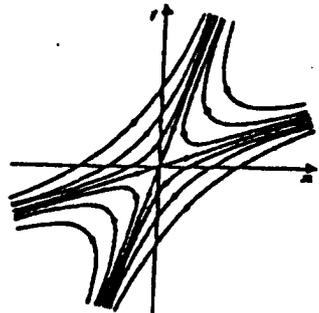
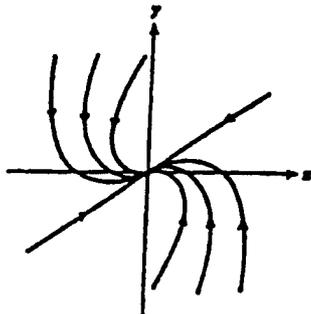
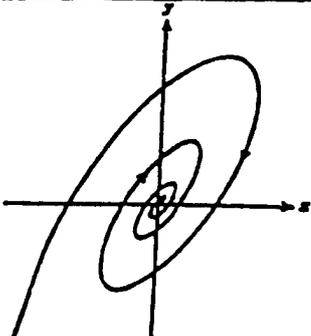
$$I(t) = \frac{\varepsilon}{\sigma + [\varepsilon I_0 - \sigma] e^{-\sigma t}} = \frac{\gamma N - \delta_1}{\gamma + [(\gamma N - \delta_1) I_0 - \gamma] e^{-(\gamma N - \delta_1)t}}$$

Effetto soglia

Se $\gamma N - \delta_1 < 0$ cioè $N < \delta_1 / \gamma$ l'epidemia si estingue

Se $\gamma N - \delta_1 > 0$ cioè $N > \delta_1 / \gamma$ l'epidemia diventa endemica



Radici dell'equazione caratteristica	Stabilità	Tipo del punto critico	Esempio di orbite
Caso 1 Radici reali distinte con lo stesso segno $r_1 > r_2 > 0$ $r_1 < r_2 < 0$	Radici positive soluzioni instabili, negative, asintoticamente stabili	Nodo a due tangenti	
Caso 2 Radici reali di segno opposto $r_1 < 0 < r_2$	Instabile	Colle	
Caso 3 Radici coincidenti $r_1 = r_2 > 0$ $r_1 = r_2 < 0$	Radici positive soluzioni instabili, radici negative soluz. Asintoticamente stabili	Due casi: nodo stellato e nodo ad una tangente	
Caso 4 Radici complesse coniugate $r_1 = \lambda + i\mu$ $r_2 = \lambda - i\mu$ $\lambda > 0, \lambda < 0$	Parte reale delle radici positiva soluzioni instabili, parte reale negativa asintoticamente stabili	Fuoco	
Caso 5 Radici immaginarie $r_1 = i\mu$ $r_2 = -i\mu$	Stabile	Centro	