

MODELLI MATEMATICI E DINAMICA DELLE POPOLAZIONI

di

NICOLA DE NITTI

0. Premessa

Le analisi condotte nelle pagine che seguono hanno preso abbrivo dagli studi compiuti sul tema dei *Modelli matematici di evoluzione*, approfondimento personale di un percorso formativo – condotto in un liceo ginnasio del capoluogo pugliese – mirante ad arricchire la formazione matematica e scientifica del curriculum in classi minisperimentali, attraverso stimoli a leggere il comportamento della natura attraverso la lente dell'indagine matematica.

1. Nascita ed evoluzione dei modelli matematici

L'analisi meticolosa di ogni aspetto della realtà trova la sua più alta espressione nello sviluppo della concezione della matematica come strumento principe per far emergere dal *chaos* degli eventi isolati la conoscenza.

La storia dei modelli matematici – le rappresentazioni astratte di un sistema, ovvero un insieme di processi evolutivi interconnessi – convenzionalmente si fa iniziare con l'opera di Galileo Galilei.

Nel Medioevo, la concezione cosmologica dominante prevedeva una rigida distinzione tra il mondo dei corpi celesti, perfetto e di natura divina, ed il mondo della materialità terrena, che, in quanto imperfetto ed umano, era continuamente soggetto a processi di generazione e corruzione, dei quali si tentava di dare una descrizione qualitativa, tuttavia, senza che tutto ciò potesse essere elevato al rango di conoscenza scientifica. La vera scienza era unicamente nello studio del moto dei corpi celesti.

Nel Cinquecento, la matematica cominciò ad essere applicata anche ai problemi di ingegneria, legati al mondo terrestre, determinando anche una diversa concezione del matematico non come mero scienziato teorico ma come ricercatore che applica la scienza alla vita quotidiana.

Si iniziava, così, a rompere il diaframma tra le scienze del cielo e quelle della terra e, pertanto, cominciavano a venir meno le certezze legate alla visione teologica del mondo. Si intraprendeva, dunque, un processo di interrogazione, da parte dell'uomo, della natura, concepita come unione di cielo e terra, cercando di penetrarne le sue leggi fondamentali, attraverso la verifica della validità delle ipotesi di ricerca, senza assumerne alcuna come verità di fede inconfutabile.

In questo quadro, Galilei intuì come fosse possibile fondere tra di loro le due facce della matematica: speculazione pura da un lato, strumento per la soluzione di problemi pratici di natura ingegneristica, dall'altro. L'intuizione di Galilei risiedeva nell'idea che l'apparente complessità dei fenomeni nascondesse delle leggi traducibili nel linguaggio semplice, ma logico e razionale, della matematica. Venne affermandosi un nuovo processo di conoscenza, che avrebbe portato alla nascita del modello matematico come ermeneutico delle leggi fisiche, costituito dall'osservazione dei fenomeni intorno ai quali vengono formulate ipotesi nel linguaggio della matematica e verificate sperimentalmente. Per dirla con J. W. Goethe, «*I matematici sono una specie di francesi: se si parla con loro, traducono tutto nella loro lingua, e allora tutto diventa subito qualcosa di completamente diverso*»¹.

Se Galilei pose le basi per l'uso dei modelli matematici nelle scienze, fu Isaac Newton a riuscire a completare l'interrelazione del mondo celeste con quello terrestre, attraverso la legge della gravitazione universale, che è uno schema descrittivo matematico (un modello) suggerito dall'esperienza, atto a spiegare il moto dei corpi, siano essi celesti o terrestri.

¹ J. W. Goethe, *Massime e riflessioni*, massima 1279.

Il costrutto formale è tale da permettere di prevedere quello che succederà in un certo sistema di corpi in quiete o in moto in un qualunque momento del futuro o che cosa è successo in qualunque momento del passato, semplicemente conoscendo lo stato iniziale del sistema e le forze che su di esso agiscono.

Si andava facendo strada, dunque, il principio del determinismo di cui sono intrisi tutti gli studi della meccanica classica: lo stato passato e futuro di un sistema è completamente determinato dal suo stato iniziale e dalle forze che su esso agiscono. Non sono, quindi, possibili deviazioni di tipo casuale o aleatorio. I modelli matematici sono suddivisi in deterministici, nei quali non interviene il caso e stocastici nei quali possono intervenire variazioni casuali.

All'interno del gruppo dei modelli deterministici, si può compiere un'ulteriore distinzione fra modelli statici, che sono costituiti da equazioni algebriche (in assenza della variabile tempo), e modelli dinamici, che descrivono l'evoluzione del sistema nel tempo. Per quanto riguarda quest'ultimo tipo di modelli, nel caso più semplice, lo stato del sistema al tempo t è descritto da una funzione $X(t)$. Ad esempio, in dinamica delle popolazioni, $X(t)$ rappresenta la popolazione presente al tempo t . L'equazione che regola il sistema è dinamica: si descrive la variazione istantanea della popolazione (modello continuo) oppure la variazione in intervalli fissi di tempo (modello tempo-discreto).

Nelle pagine che seguono, saranno illustrati alcuni modelli matematici di tipo continuo, elaborati nel corso degli ultimi secoli, relativi alla struttura ed alla dinamica di una popolazione, dove per popolazione s'intende un insieme di elementi di varia natura, detti individui, il cui numero può cambiare in funzione del tempo per effetto dell'ambiente e delle sue caratteristiche.

Le principali questioni riguardano come una popolazione si struttura in termini di età e di grandezza e come tale configurazione si modifica nel tempo, ed eventualmente nello spazio, per fattori interni o esterni. In particolare, saranno considerati solo modelli di tipo deterministico per i quali l'accrescimento di una popolazione è basato sull'ipotesi che, una volta specificato il suo stato ad un istante iniziale fissato, il suo sviluppo futuro può essere previsto in modo esatto, dal momento che non sono permesse fluttuazioni di tipo aleatorio.

I modelli stocastici, che tengono in conto della probabilità di riproduzione o di morte degli organismi durante un certo periodo di tempo, sono più ricchi e realistici, ma presentano maggiori difficoltà di studio e di risoluzione. Da altra parte, anche da punto di vista storico, le teorie stocastiche, che si basano sul calcolo delle probabilità, hanno avuto uno sviluppo decisamente più lento di quello dell'analisi deterministica incentrata sul calcolo differenziale.

2. Modelli matematici e dinamica delle popolazioni

Moltissimi sono i parametri, le situazioni, le variabili e le varianti che entrano in gioco nella descrizione della fenomenologia delle popolazioni e la rilevazione dei dati può essere tanto ricca e dettagliata da scoraggiare il tentativo di una comprensione significativa. D'altra parte, nello studio di un fenomeno, non si è in realtà interessati ad una descrizione dettagliata, con la conseguente varietà di situazioni, ma l'attenzione va piuttosto rivolta alle regolarità che dalla varietà emergono e che suggeriscono la presenza di meccanismi comuni a più fenomeni. Formulare un modello implica, infatti, l'assunzione di ipotesi semplificative che in qualche modo ci portano lontano dalla realtà concreta, esaltando solo alcuni aspetti del fenomeno in studio.

Lo studio della dinamica delle popolazioni biologiche tramite modelli matematici si potrebbe far risalire agli studi di Leonardo Fibonacci (detto Leonardo Pisano) nel XII/XIII secolo, ma i primi veri tentativi di applicazione di metodi matematici a questioni di tipo biologico si sono avuti nel Seicento, quando si cominciarono ad elaborare tavole di mortalità e si tentarono alcune considerazioni di tipo statistico. Tuttavia la prima volta che furono utilizzati metodi matematici in campo biologico fu nel Settecento, in relazione al vaccino contro il vaiolo.

Nel 1760, il matematico svizzero Daniel Bernoulli cercò con considerazioni probabilistiche di determinare i vantaggi della vaccinazione, in termini di vite salvate. Contrari alla tesi di Bernoulli, furono D'Alambert, che dedicò varie memorie all'argomento, sostenendo che la scienza della vita era costituita da troppe variabili, ed il matematico e fisico Jean-Baptiste Biot, che giudicò irrealistiche le ipotesi

semplificative di Bernoulli. Va notato, tuttavia, che alcune di quelle ipotesi costituiscono ancora oggi la base di alcuni modelli relativi a questioni biologiche.

3. Il modello malthusiano

*«Avvertenza: Si è spesso osservato che nessun libro è mai stato tanto discusso da persone che paiono non averlo letto come il “saggio sulla popolazione” del signor Malthus».*²

Il vero sviluppo della matematica a problemi della biologia, con l'introduzione di modelli di tipo deterministico, si deve, però, a Thomas Malthus, il quale, partendo da considerazioni di tipo economico-sociale, si dedicò allo studio della dinamica e dell'evoluzione delle popolazioni che risulta ancora oggi uno dei campi di applicazione più fecondi della matematica alla biologia. La nota dell'editore, così aspra nei confronti dei commentatori, ci riporta al clima di accese discussioni che il saggio di Thomas Robert Malthus provocò e alimentò a partire dalla sua prima pubblicazione nel 1798. Il suo principio di popolazione si enuncia in poche parole: la popolazione umana cresce in modo geometrico mentre le risorse a sua disposizione aumentano solo in modo aritmetico. Proiettando nel futuro il meccanismo così rilevato si presentano scenari catastrofici che, a torto o a ragione, all'uscita del saggio furono oggetto di grandi polemiche. In effetti, le tesi esposte da Malthus nel famoso “Saggio” si inseriscono in un dibattito che vede schierata, da una parte, l'opinione conservatrice (che Malthus alimenta) e, dall'altra, l'ottimismo illuminista e le “teorie del progresso” (specialmente di Godwin e Condorcet).

Al di là della validità delle sue conclusioni, resta comunque a Malthus il merito di aver posto in discussione, circa duecento anni fa, il problema dell'espansione demografica. Le sue ricerche lo portarono ad un liberismo radicale e sfrenato, secondo il quale ogni individuo è e deve essere libero e privo di assistenza sociale e solidarietà, in modo tale che a prevalere siano i più forti. La lettura delle sue opere influenzò molto Charles Darwin nell'elaborazione della teoria della selezione naturale.

Il modello, che prende il nome da T. R. Malthus, si basa su ipotesi che si applicano ad una situazione ideale, riproducibile in laboratorio per alcune specie di organismi molto semplici, che può comunque in alcuni casi ritenersi verificata in natura, almeno per periodi di tempo sufficientemente limitati.

Per studiare la dinamica di una popolazione secondo il modello di Malthus si deve supporre che:

- a) la popolazione sia omogenea (gli individui che la compongono si possano considerare identici);
- b) la popolazione sia isolata (una popolazione si considera isolata se non è possibile individuare, all'interno dell'ecosistema, un partner privilegiato, una popolazione cioè a cui presenza o assenza determini direttamente una mutazione sulla composizione della prima popolazione);
- c) l'habitat sia invariante (le risorse a disposizione della popolazione e le condizioni di vita cui è sottoposta non siano influenzate da fattori esterni, né dalla propria stessa presenza).

Nelle condizioni descritte, la fertilità e la mortalità sono le uniche cause di variazione del numero di individui della popolazione e sono, inoltre, caratteristiche costanti. Si può, quindi, dire che il numero di nascite e di morti nell'unità di tempo sono proporzionali al numero di individui presenti; in altre parole, l'evoluzione della popolazione è descritta dalla seguente equazione:

$$N(t+1) = \beta N(t) - \mu(t) = (\beta - \mu)N(t)$$

² Nota dell'editore al saggio di T.R. Malthus, *Esame sommario del principio di popolazione*, 1830

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

β = numero di nuovi nati nell'unità di tempo, per individuo
 μ = frazione di individui che muore nell'unità di tempo

Si ottiene in questo modo il modello di Malthus, nel quale il parametro $r = (\beta - \mu)$ è detto usualmente parametro di Malthus o potenziale biologico della popolazione.

Assegnando la condizione iniziale

$$N(0) = N_0$$

l'evoluzione della popolazione è perfettamente determinata, risulta infatti:

$$N(t) = N_0 r^t$$

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

Il "principio di popolazione" enunciato da Malthus discende come conseguenza delle ipotesi poste alla base del modello, anche se per alcune popolazioni il potenziale biologico r risulta negativo e la popolazione sarebbe destinata all'estinzione. Al di là del contesto demografico in cui il modello viene formulato, il modello stesso e la crescita esponenziale che ne consegue è tipica di ogni situazione in cui le condizioni di crescita restano invariate, nell'approssimazione secondo cui la popolazione può considerarsi omogenea. In particolare, è tipica dei casi in cui la popolazione è all'inizio della sua crescita ed "invade" o "colonizza" l'ambiente in cui si trova, sia essa una colonia di batteri o di organismi viventi evoluti.

4. Estensioni del modello di Malthus

Le tre ipotesi enunciate all'inizio del paragrafo precedente semplificano drasticamente lo scenario di crescita di una popolazione e limitano notevolmente l'applicabilità del modello. L'ipotesi di omogeneità (a) è comunque una ipotesi basilare che caratterizza tutta la classe di modelli di cui ci si occuperà e corrisponde anche al livello di strutturazione su cui è impostata l'osservazione sperimentale. I modelli che si considereranno in seguito riguarderanno dunque una o più popolazioni omogenee in interazione.

Per ciò che riguarda le altre due ipotesi (b e c), si possono invece prendere in considerazione modifiche che permettono di rendere il modello più realistico ed applicabile. Anzitutto è opportuno aprire il discorso sulle variazioni dovute all'immigrazione. A questo proposito una naturale modifica del modello di Malthus permette di tener conto di un flusso immigratorio costante. Possiamo, infatti, considerare la seguente versione

$$N(t+1) = N(t) + m$$

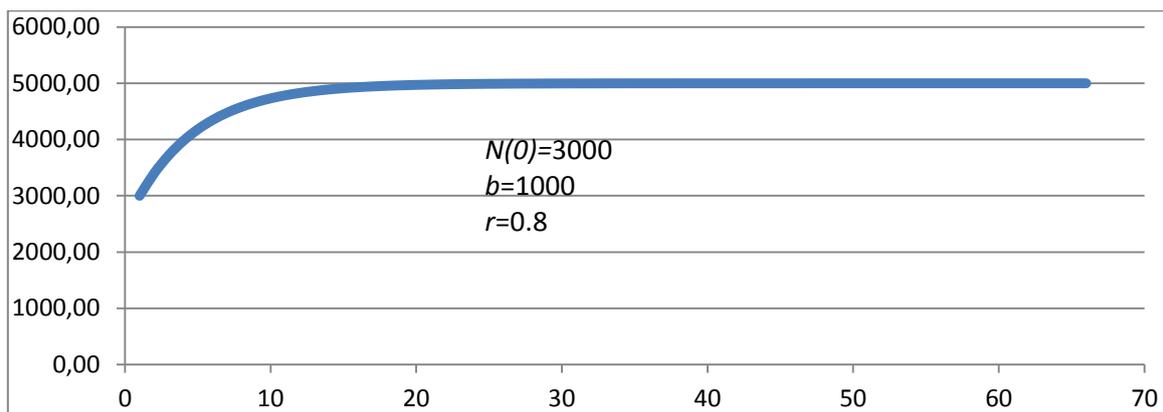
dove m è il tasso di immigrazione, definito come il numero di individui che migra nella popolazione nell'unità di tempo.

Tenendo presente tale estensione del modello, si può studiare ed interpretare il processo evolutivo di un vivaio di trote, la cui popolazione diminuisce ogni anno, ma che viene ripopolato di pesci ogni primavera. Sia n il numero degli anni (considerando 0 l'anno in corso), $N(n)$ il numero di trote alla fine dell' n -esimo anno, r il tasso di crescita e b il numero di individui introdotti ogni anno (corrispondente al tasso di migrazione m): è possibile determinare una relazione tra $N(n+1)$ e $N(n)$.

$$N(n+1) = r \cdot N(n) + b \quad n \geq 0$$

A seconda dei differenti valori attribuiti alle variabili, si potranno verificare casi differenti in cui la popolazione cresce o decresce per poi stabilizzarsi, riassumibili nella seguente tabella.

$N(0)$	r	b	Popolazione limite	Tempo limite	Andamento della curva del grafico
3000	0,8	1000	5000	58	Crescente
3000	0,6	1000	2500	30	Decrescente
3000	0,4	1000	1667	14	Decrescente
3000	0,8	2000	10000	59	Crescente
3000	0,5	5000	10000	21	Crescente
2000	0,8	1000	5000	60	Crescente
3000	0,1	1000	1111	4	Crescente
3000	0,0001	1000	1000	2	Stabile

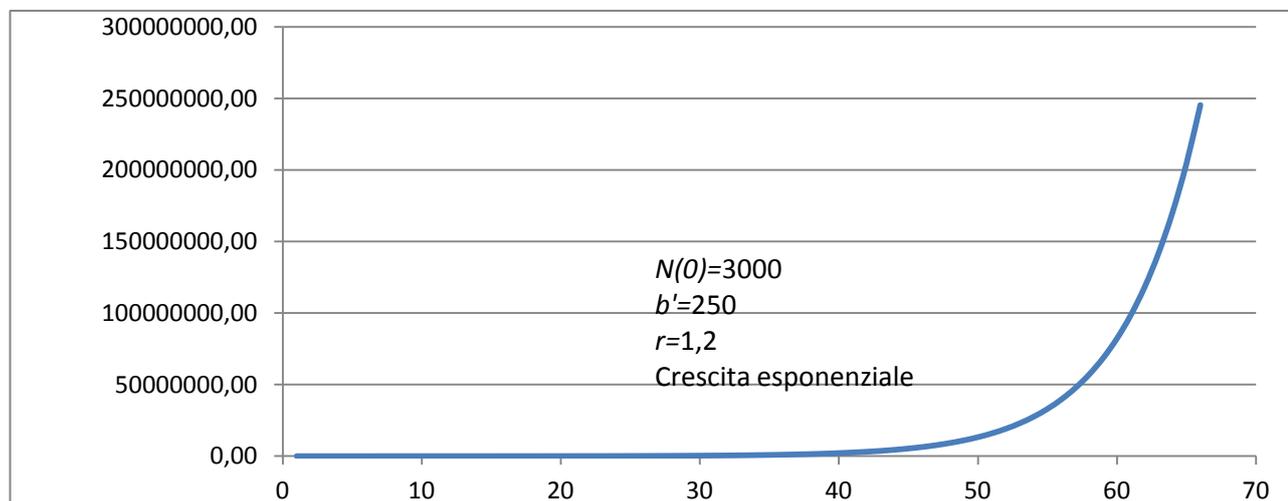


Si potrebbero effettuare ulteriori studi, prendendo in considerazione un modello di allevamento produttivo in cui il fattore di crescita delle trote r sia un numero $r \geq 1$ e in cui b sia il numero di pesci pescati annualmente, ovvero, considerando un allevamento in cui non vengano immesse nuove trote, ma dal quale se ne prelevino alcune fra quelle che naturalmente aumentano di numero per l'alto tasso di sviluppo. Sia n il numero degli anni (considerando 0 l'anno in corso), $N(n)$ il numero di trote alla fine dell' n -esimo anno: si può determinare una relazione tra $N(n+1)$ e $N(n)$.

$$N(n+1) = r \cdot N(n) - b \quad n \geq 0$$

$N(0)$	r	b'	Popolazione limite
3000	1,2	1000	<i>estinzione nel quarto anno</i>

3000	1,2	250	<i>crescita esponenziale</i>
4000	1,2	250	<i>crescita esponenziale</i>
4000	1,5	5000	<i>estinzione nel terzo anno</i>
5000	1,2	1000	<i>sistema in equilibrio</i>
5000	3	10000	<i>sistema in equilibrio</i>



5. Il modello di Verhulst: la crescita logistica

«Avrebbe potuto esservi un'età dell'oro vera, cioè di durata indefinita, solo se la vegetazione avesse potuto fornire, sul posto, una quantità crescente di nutrimento; o ancora se l'uomo non si fosse riprodotto»³

Il modello malthusiano implica, nel caso di un tasso di crescita positivo, una crescita esponenziale della popolazione e, proprio per tale motivo, non è spesso realistico, in quanto, se la popolazione supera un certo livello, verranno a mancare le risorse e questo frenerà, se non arresterà, la crescita. In altre parole, si sentirà l'effetto della competizione per sfruttamento di risorse comuni. Le polemiche seguite al saggio di Malthus non sono state facili da superare e sono durate a lungo se, ancora più di un secolo dopo, nel 1837, la questione della crescita delle popolazioni viene ripresa, da Verhulst, matematico e statistico belga, che propose una modifica al modello malthusiano, tenendo conto della carenza progressiva delle risorse al crescere della popolazione. La “vera età dell'oro” vagheggiata da Queneau lascia il passo ad un ragionevole compromesso chiamato crescita logistica.

Esistono molti fattori che intervengono ad influenzare l'evoluzione di una popolazione: si tratta di una fenomenologia complessa, denominata competizione intraspecifica, a causa della quale ogni popolazione subisce una trasformazione delle proprie condizioni di vita in accordo col seguente principio (effetto logistico):

«Ad alte densità, un aumento della popolazione produce una diminuzione di fertilità ed un aumento di mortalità».

³R. Queneau, *Una storia modello*, 1942.

Il modo più semplice per tener conto di questa classe di fenomeni in questa modellizzazione è supporre che esista un valore massimo M detto popolazione di equilibrio o capacità portante, superato il quale le risorse non siano più sufficienti e la popolazione $X(t)$ tenda a diminuire. Si assuma, inoltre, che il tasso di crescita $r(X)$ sia proporzionale alla quantità delle risorse ancora disponibili, che è, a sua volta, proporzionale a $1 - X/M$. In altre parole, $r(X) = r_-(1 - X/M)$.

Si trova, allora, l'equazione

$$X' = r_-(1 - X/M)X = r_-X - r_-/M X^2$$

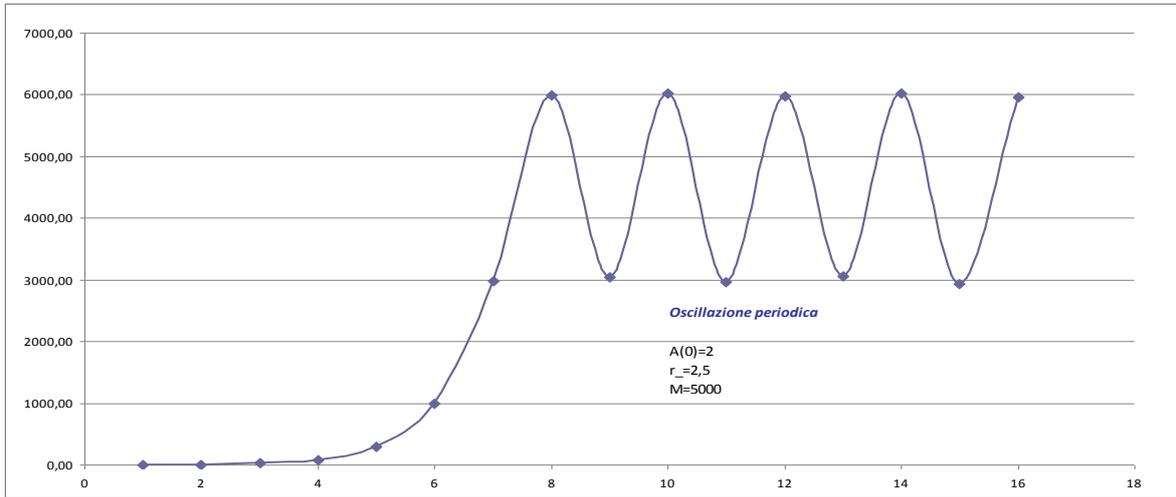
detta *equazione di Verhulst* o *logistica*

Risolviendo questa equazione rispetto a X , si trova la soluzione generale che è detta funzione logistica. Attraverso lo studio della funzione logistica si giunge a conclusioni generali che permettono di definire le dinamiche della popolazione in funzione di r .

Al variare del parametro r , si osservano i seguenti comportamenti:

- con r compreso tra 0 e 1, la popolazione si estinguerà, indipendentemente dal valore iniziale della popolazione;
- con r compreso tra 1 e 2 la popolazione andrà velocemente a stabilirsi al valore $\frac{r-1}{r}$, indipendentemente dal valore iniziale della popolazione;
- con r compreso tra 2 e 3, la popolazione andrà comunque a stabilizzarsi al valore $\frac{r-1}{r}$, ma prima oscillerà intorno a quel valore per un certo tempo. Il tasso di convergenza sarà lineare, tranne che per $r=3$, valore per il quale è drammaticamente lento, meno lineare;
- con r compreso tra 3 e $1 + \sqrt{6}$ (approssimativamente 3.45), la popolazione potrà oscillare per sempre tra due valori dipendenti da r ;
- con r compreso tra $\sim 3,45$ e $\sim 3,54$, la popolazione potrà oscillare per sempre tra 4 valori;
- con r leggermente superiore di 3,54, la popolazione oscillerà tra 8 valori, poi 16 poi 32, etc. Le lunghezze degli intervalli di parametro che rendono lo stesso numero di oscillazioni diminuiscono velocemente; il rapporto fra le lunghezze di due intervalli successivi della biforcazione si avvicina al Costante del Feigenbaum $\delta = 4.669$. Questo comportamento è un esempio di cascata periodo-raddoppiantesi.
- con r approssimativamente 3,57 avverrà l'insorgenza del caos, all'estremità della cascata periodo-raddoppiantesi. Si possono non vedere più alcune oscillazioni. Le variazioni leggere nella popolazione iniziale danno drammaticamente i risultati differenti col tempo, una caratteristica principale di caos.
- la maggior parte dei valori oltre 3,57 esibiranno un comportamento caotico, ma sono ancora determinati valori isolati di r che sembrano mostrare un comportamento non-caotico; questi a volte sono denominati *isole di stabilità*. Ad esempio, per $1 + \sqrt{8}$ (approssimativamente 3.83) ci sarà un raggio di valori r che mostrano oscillazioni fra 3 valori e, per valori un po' più alti di r , fra 6 valori, poi 12 etc. Esistono, inoltre, altri *range* che causano oscillazioni tra 5 valori etc...
- per valori di r più vicini a 4 le orbite diventeranno sempre più caotiche;
- per $r > 4$, la maggior parte delle traiettorie lasceranno l'intervallo verticale $[0, 1]$.

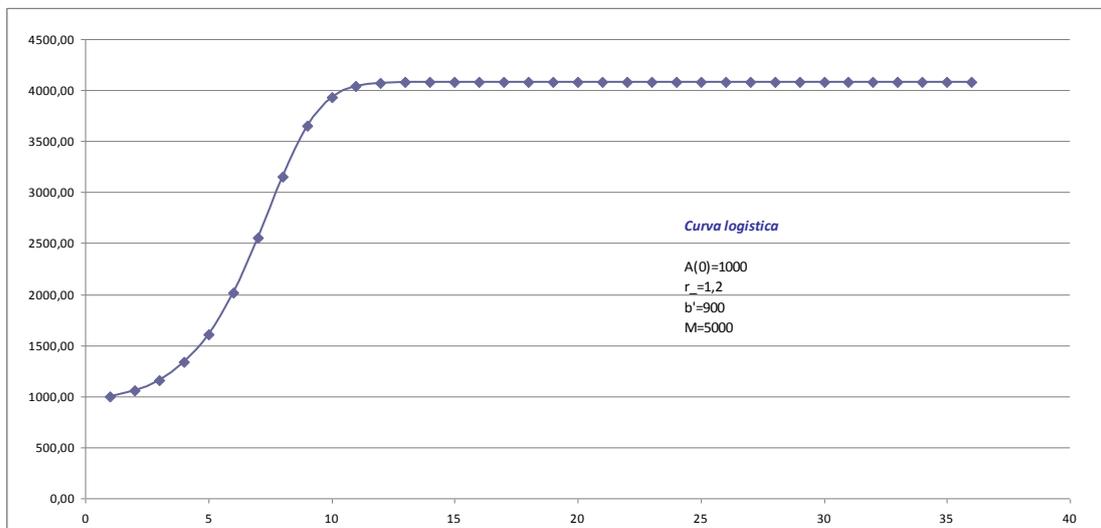
Questa relativa semplicità della mappa logistica fornisce un eccellente punto di partenza per alcune considerazioni sul comportamento dei sistemi caotici: la loro estrema sensibilità alle condizioni iniziali costituisce una proprietà della mappa logistica per la maggior parte dei valori di r tra 3,57 e 4.



6. Modello di Verhust con l'aggiunta di un tasso b' di prelievo

Nell'ambito di un modello di crescita logistica, si possono applicare alcune variazioni e considerare alcuni casi per i quali viene introdotto un tasso b' di prelievo. Si potrà dunque studiare per quali valori di b' il modello è sostenibile.

$X(0)$	r	b'	Popolazione limite	Tempo limite	Andamento della curva del grafico
1000	1,2	400	4641	7	Crescente
1000	1,2	500	4651	8	Crescente
1000	1,2	900	4081	17	Crescente
1000	1,5	960	1000		il sistema è in equilibrio

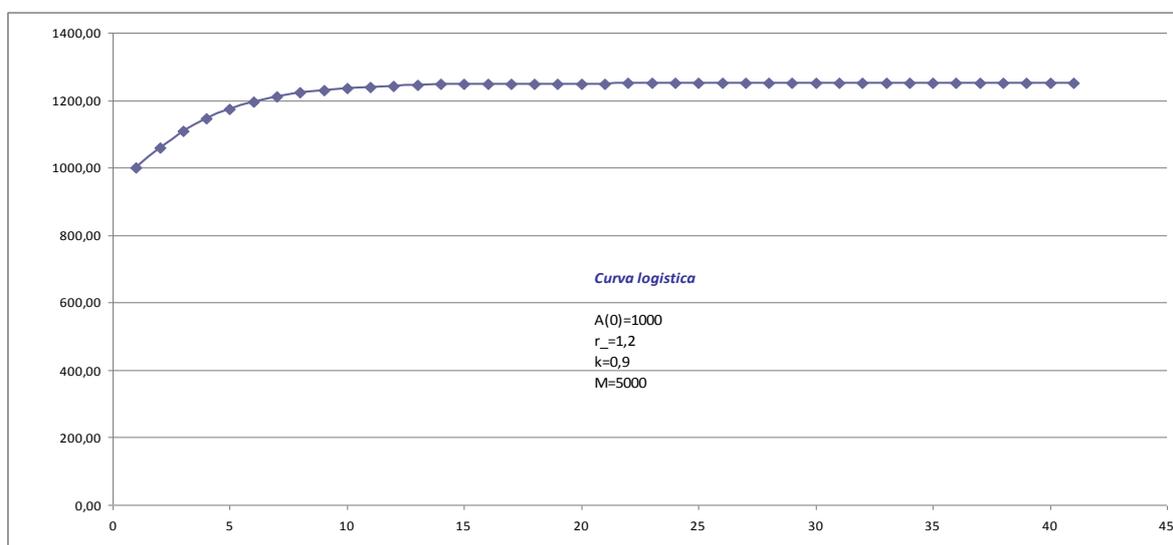


In questo caso particolare, per i valori dei parametri considerati, il sistema raggiunge l'equilibrio per i valori $960 > r > 0$.

7. Modello di Verhulst con l'aggiunta di un tasso k' di prelievo proporzionale a $X(n)$

Ulteriori analisi sulla sostenibilità di un sistema possono essere effettuate considerando un prelievo k' che sia proporzionale a $X(n)$.

$X(0)$	r	k'	Popolazione limite	Tempo limite	Andamento della curva del grafico
1000	1,2	0,1	4583	7	Crescente
1000/	1,2	0,5	2917	14	Crescente
1000	1,2	0,9	1250	32	Crescente
1000	1,5	1	833	51	Decrescente



8. Critiche al modello logistico

Malgrado la popolarità persistente del modello logistico di Verhulst per lo studio della crescita demografica, l'uso fatto dal matematico belga della funzione logistica è stato, nel corso degli anni, variamente criticato.

Nel 1924, Ray Pearl e Lowell J. Reed hanno usato il modello di Verhulst per predire il limite massimo per la popolazione mondiale fissato a 2 miliardi, che, invece, è stato superato nel 1930. Nel 1936, un nuovo tentativo di Pearl e di un suo associato, Sophia Gould, ha identificato un limite di 2,6 miliardi, anch'esso superato nel 1955.

Il demografo Joel E. Cohen, nel suo saggio del 1995, *How Many People Can The Earth Support*, spiega che Verhulst ha tentato di adattare una curva logistica, basata sulle ipotesi della funzione logistica, a tre censimenti separati della popolazione degli Stati Uniti d'America per predire la crescita futura in quel Paese: tutte le tre serie di predizioni si sono rivelate errate.

Un'analisi di queste critiche è stata effettuata da Peter Turchin (*La Dinamica di Popolazione Complicata*, 2003) che giunge alla conclusione secondo la quale le equazioni logistiche, nonostante tutto,

forniscono una struttura utile per lo studio della dinamica di una sola specie e possono contribuire all'elaborazione di modelli per le interazioni di più specie. Si può asserire, dunque, che storicamente la curva logistica ha rappresentato un punto di contatto tra i modelli matematici e la dinamica demografica.

9. Modelli matematici di Lotka e Volterra per popolazioni in rapporto di predazione

Il grande sviluppo dei modelli matematici applicati alle scienze della vita è avvenuto nel secolo scorso, negli anni '20, ad opera del grande matematico italiano Vito Volterra, che pose le basi dell'ecologia teorica, dimostrando i cicli di tipo preda-predatore ed il cosiddetto principio dell'esclusione competitiva. Egli, su richiesta dello zoologo Umberto D'Ancona, intervenne con alcune considerazioni nello studio di uno strano fenomeno che aveva interessato due specie di pesci nell'alto Adriatico durante la Prima Guerra Mondiale. D'Ancona aveva osservato, infatti, un consistente aumento di pesci selaci (pesci predatori) ed aveva ipotizzato che ciò fosse legato alla diminuzione dell'attività di pesca causata dalla guerra navale nell'Adriatico durante il primo conflitto mondiale. Secondo l'ipotesi di D'Ancona, la pesca perturbava l'equilibrio naturale tra le specie, e la guerra, con la conseguente sospensione della pesca, aveva ristabilito un nuovo equilibrio naturale a favore dei pesci predatori. Volterra affrontò il problema, supponendo inizialmente che non vi fosse alcuna attività di pesca, cioè alcun prelievo indiscriminato tra le specie, ma che i predatori e le prede convivessero in uno stesso habitat.

Contemporaneamente, a conclusioni simili a quelle raggiunte da Volterra, arrivò il matematico statunitense Alfred Lotka, supervisore di compagnia di assicurazioni che coltivava numerosi interessi scientifici. Egli vedeva la natura come un grande sistema di «trasformatori di energia» e illustrò questa sua visione in un volume del 1925 intitolato *Elements of Physical Biology*. Tra le altre riflessioni, il volume presentava un modello matematico riguardante l'interazione di due specie animali delle quali una fosse parassita dell'altra.

Il modello noto come “modello di Lotka-Volterra” prevedeva una crescita delle popolazioni secondo la legge di Verhulst influenzata dalla “teoria degli incontri”, ovvero dall'ipotesi che l'effetto della predazione fosse proporzionale al numero di incontri tra esemplari delle due specie. Il modello originale è stato raffinato e arricchito dallo stesso Volterra e da altri studiosi permettendo di descrivere l'interazione tra più di due specie in condizioni non ideali. Il modello si configura in una coppia di equazioni differenziali ordinarie. Esse descrivono un sistema dinamico non lineare avente come spazio delle fasi il primo quadrante del piano cartesiano.

Per elaborare un sistema secondo il modello Lotka-Volterra, si possono prendere in considerazione due specie biologiche – delle quali l'una, X (la preda), costituisce il cibo dell'altra, Y (il predatore) – che vivono in uno stesso ambiente e interagiscono in quanto competono per le stesse risorse. In altri termini le due specie hanno la stessa nicchia ecologica ed il tasso di crescita di ciascuna delle due risente della presenza dell'altra. Si assuma che il meccanismo di interazione sia descrivibile nel modo seguente:

- in assenza di predatori, la popolazione X cresce con tasso relativo di crescita costante $r > 0$;
- in assenza di prede, la popolazione Y decresce con tasso costante $-m < 0$;
- la presenza di predatori provoca una diminuzione del tasso di crescita di X in misura proporzionale al numero dei predatori;
- la presenza di prede fa aumentare il tasso di crescita dei predatori proporzionalmente al numero di prede;
- nell'unità di tempo, una frazione costante dei possibili incontri tra preda e predatore risulta efficace e si conclude con la sottrazione della preda;
- nell'unità di tempo, ogni incontro efficace produce nuovi predatori.

Tali ipotesi conducono alle equazioni dette di Lotka-Volterra, un sistema di equazioni differenziali non lineari del primo ordine, che forniscono un modello matematico in grado di descrivere la dinamica di un ecosistema in cui interagiscono soltanto due specie animali, una delle due come predatore, l'altra come la sua preda

$$X(n+1)=X(n)+r(1-X(n)/M) - p_1X(n)Y(n)$$

$$Y(n+1)=Y(n)-mY(n)+p_2X(n)Y(n)$$

Dove

X = popolazione preda

Y = popolazione predatrice

r = potenziale biologico di X

m = potenziale biologico di Y

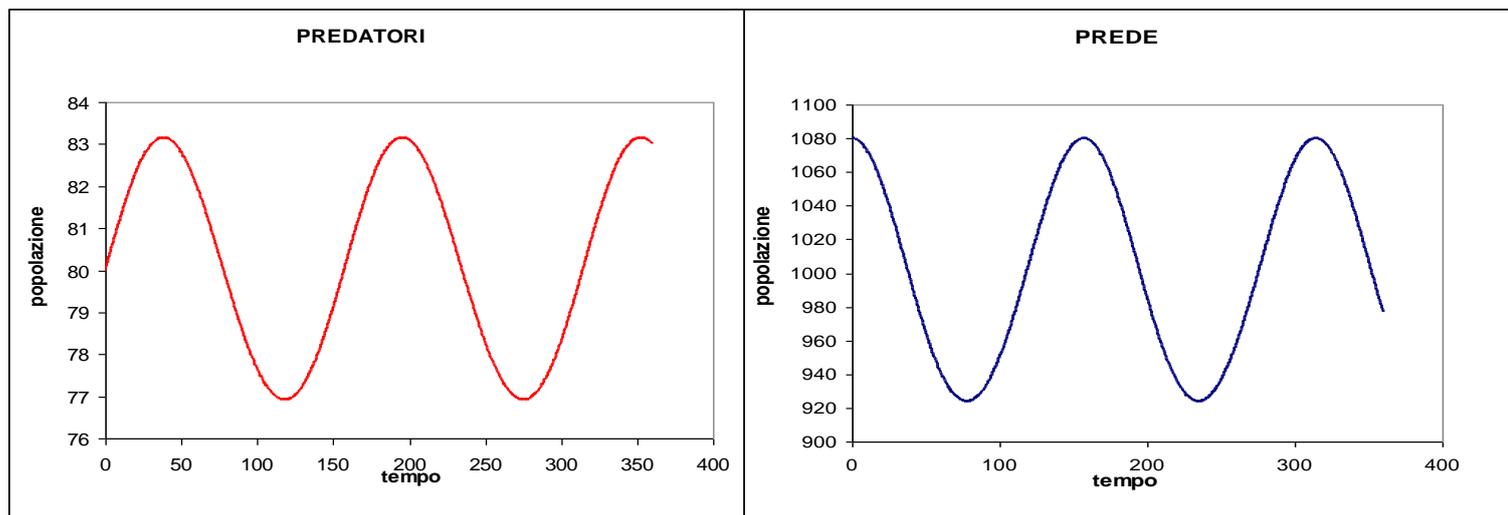
p_1 = tasso di predazione

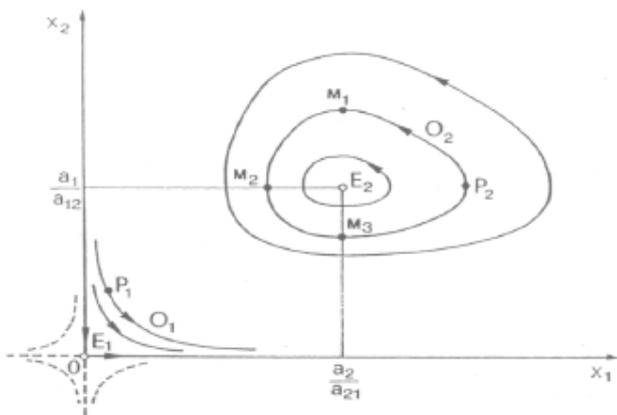
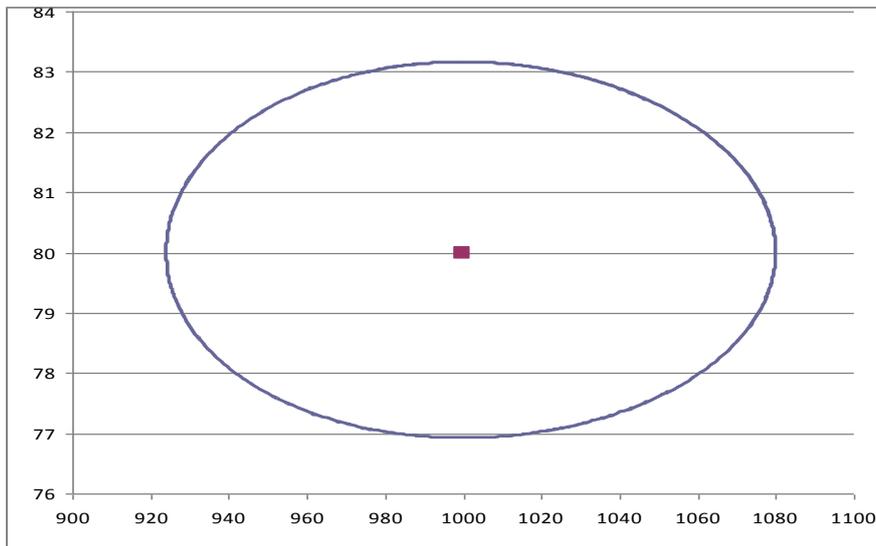
p_2 = tasso di conversione

M = capacità portante

Le popolazioni di prede e predatori presentano ciascuna alti e bassi che si alternano periodicamente al trascorrere del tempo. Il tutto avviene endogenamente, cioè senza alcun intervento dall'esterno. In altre parole, il sistema ondeggia, producendo quelle che sono chiamate, con un termine molto esplicativo, oscillazioni autosostenute. Nel modello studiato, dunque, nelle situazioni di non-equilibrio si ha che i predatori prosperano quando c'è abbondanza di prede ma, alla lunga, si ritrovano senza cibo sufficiente per tutti e cominciano ad estinguersi. Mentre la popolazione dei predatori decresce quella delle prede aumenta di nuovo. Questa dinamica continua in un ciclo di crescita e decrescita.

In un grafico cartesiano in cui si pongano la popolazione X sull'asse x e la popolazione Y sull'asse y , tali oscillazioni genererebbero un'orbita.





Sarebbe interessante dare un'interpretazione delle orbite in figura relativamente alla grandezza delle popolazioni. «Le orbite che coincidono con i semiassi rappresentano le prime due ipotesi: ad un'assenza del predatore ($Y = 0$) segue una crescita delle prede tendente ad infinito e ad un'assenza di prede ($X = 0$) corrisponde il collasso della popolazione di predatori. Si osservino ora le orbite iperboliche. Se, ad un dato istante, il rapporto tra numero di predatori e numero di prede è troppo sbilanciato in favore dei predatori, la caccia risulta molto difficile e Y scende al di sotto del numero

minimo necessario alla sopravvivenza della popolazione. A causa di questa diminuzione, il numero di prede aumenta, ma la popolazione predatrice è comunque destinata all'estinzione. Se si considera l'orbita O_2 , si supponga che il numero di predatori sia uguale alla condizione di equilibrio ed il numero di prede sia invece maggiore, e chiamiamo questo punto P_2 . Poiché vi è abbondanza di prede, Y tende ad aumentare, provocando una diminuzione di X . Arrivati a M_1 , punto di equilibrio per il numero di prede, anche Y comincia a diminuire, per scarsità di cibo. In corrispondenza del punto M_2 , X ha nuovamente la possibilità di aumentare (in quanto la probabilità di incontro preda-predatore è diminuita) fino a giungere ad M_3 (equilibrio per le prede), dove l'abbondanza relativa di prede provoca un nuovo aumento di Y fino a giungere in P_2 all'equilibrio»⁴.

10. Popolazioni in rapporto di predazione influenzate da un prelievo esterno γ

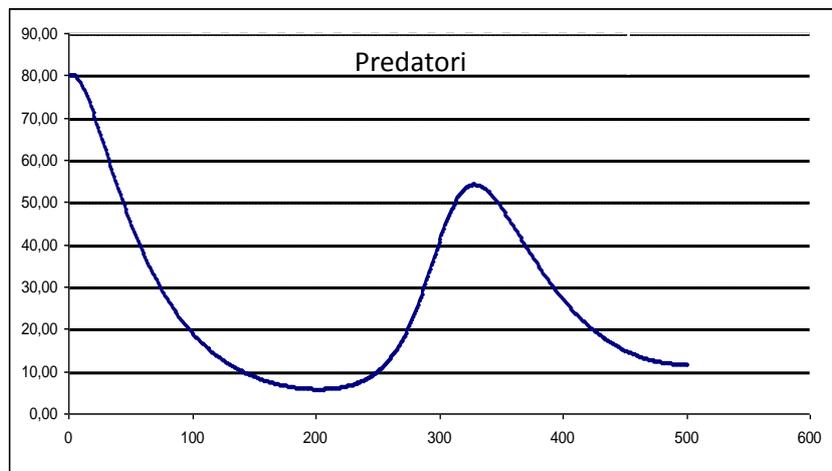
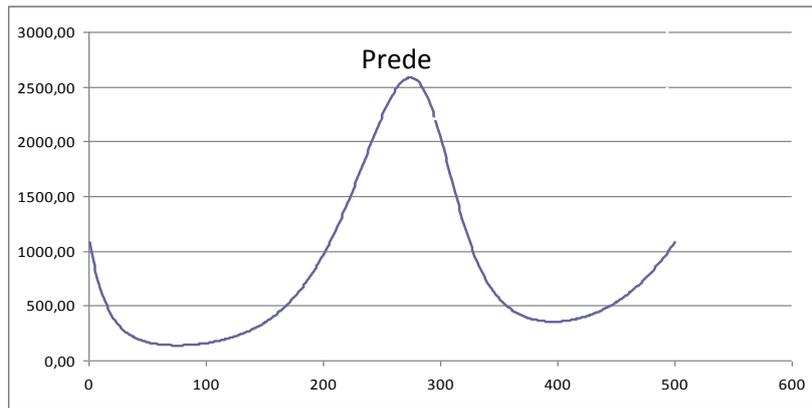
A questo sistema, per il quale si applica il modello di Volterra, si può aggiungere, inoltre, un ulteriore parametro, il tasso $\gamma(X)$ di prelievo, proporzionale alla popolazione $X(n)$.

Tali ipotesi conducono alle equazioni

$$X(n+1) = X(n) + r(1 - X(n)/M) - p_1 X(n) Y(n) - \gamma(X)$$

$$Y(n+1) = Y(n) - m Y(n) + p_2 X(n) Y(n)$$

⁴ Elvira Mascolo, *Modelli matematici e biologia: la dinamica delle popolazioni*, <http://web.math.unifi.it/users/mascolo/DIDATTICA/popolazioni09.pdf>.



11. Sviluppo del modello Lotka-Volterra

Nonostante il successo del modello di Volterra nel chiarire importanti aspetti dell'interazione preda-predatore, è necessario sottolineare che le semplificazioni su cui si basa lo rendono facilmente esposto a osservazioni e critiche. In particolare, il meccanismo della predazione, basato sul “principio degli incontri” ed ispirato alla legge di azione di massa, è stato posto in discussione da molti autori che la considerano poco realistica perché prevede che lo stesso numero di predatori sia in grado di consumare un numero crescente di prede, proporzionale alla presenza delle prede stesse. In modelli successivi e più elaborati, il termine che rappresenta la sottrazione di prede da parte del predatore viene espresso come

$$-\pi(H)P$$

dove la funzione $\pi(H)$ è detta risposta funzionale del predatore e misura il numero di prede consumate da un predatore nell'unità di tempo. La forma di questa funzione è stata discussa estensivamente e molte funzioni sono state proposte, considerate più realistiche di quella usata da Volterra, detta anche *risposta funzionale lineare*.

12. Evoluzione della biomatematica nel Novecento

A partire dall'inizio del Novecento la matematizzazione di alcuni fenomeni biologici come la dinamica delle popolazioni, ha subito un notevole sviluppo. Questa espansione della matematica applicata ha fatto parlare di «irragionevole successo della matematica nello studio delle scienze» (dal titolo di un articolo del premio Nobel 1963 per la fisica Eugene Wigner). Tale successo era del resto stato profetizzato quasi quattro secoli prima da Galileo (il grande libro dell'Universo è scritto in lingua matematica...) 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.

Fin dagli inizi del XX secolo, altre discipline iniziavano a ispirarsi ai metodi della fisica matematica per formulare ed affrontare correttamente i propri problemi. Questo fu espresso con esemplare chiarezza dal grande fisico matematico italiano Vito Volterra nel discorso inaugurale per l'anno accademico 1901-1902 dell'Università di Roma: *«Il matematico si trova in possesso di uno strumento mirabile e prezioso, creato dagli sforzi accumulati per lungo andare di secoli dagli ingegni più acuti e dalle menti più sublimi che siano mai vissute. Egli ha, per così dire, la chiave che può aprire il varco a molti oscuri misteri dell'universo, ed un mezzo per riassumere in pochi simboli una sintesi che abbraccia e collega vasti e disparati risultati di scienze diverse [...] Ma è intorno a quelle scienze nelle quali le matematiche solo da poco tempo hanno tentato d'introdursi, le scienze biologiche e sociali, che è più intensa la curiosità, giacché è forte il desiderio di assicurarsi se i metodi classici, i quali hanno dato così grandi risultati nelle scienze meccanico-fisiche, sono suscettibili di essere trasportati con pari successo nei nuovi ed inesplorati campi che si dischiudono loro dinanzi».*

Nell'ambito dell'ecologia, dell'etologia e degli eco-sistemi, gli studi sperimentali hanno ampiamente dimostrato l'esistenza di correlazioni e di interazioni tra le specie e di un equilibrio, non statico ma dinamico, che si altera facilmente in funzione di agenti esterni o interni alla specie stessa. L'applicazione di strumenti matematici a problemi delle scienze della vita ha svolto un ruolo importante nello sviluppo di tesi innovative e nella loro completa comprensione, fornendo modelli, che, negli anni, sono stati modificati e generalizzati sulla base delle nuove conoscenze biologiche.

Intorno agli anni '70, si è venuta a creare, sotto l'impulso di questi nuovi interessi scientifici, una nuova disciplina, la biomatematica, che studia le applicazioni dello strumento matematico a problemi biologici attraverso la costruzione, l'analisi e l'utilizzo di modelli matematici. Sui rapporti fra matematica e biologia, è opportuno, tuttavia seguire le considerazioni di Georgii Frantsevich Gause, biologo russo che propose il principio d'esclusione competitiva, fondamentale per la scienza dell'ecologia: *«non c'è dubbio, però, che un problema biologico deve essere risolto per mezzo di sperimentazioni e non al tavolo di un matematico. Tuttavia per penetrare più a fondo la natura di questi fenomeni, è indispensabile combinare il metodo sperimentale con la teoria matematica, una possibilità che si è potuta creare attraverso gli studi di brillanti ricercatori. La combinazione del metodo sperimentale con le teorie di tipo qualitativo e descrittivo è uno dei più potenti strumenti a disposizione della scienza contemporanea».*

13. Bibliografia/Sitografia

1. BARBAROSSA, MARIA VITTORIA, *Modelli con ritardo nella dinamica delle popolazioni*, Technische Universität München, 12 Febbraio 2010;
2. BERNOULLI, DANIEL, *Essai d'une nouvelle analyse de la mortalité causée per la petite vérole et les avantages de l'inoculation pour la prévenir*, Histoire de l'Académie Royale des Sciences, Année 1760, (1766) ;

3. BERRYMAN, ALAN A., *The Origins and Evolution of Predator-Prey Theory*, "Ecology" Vol. 73, No. 5 (Oct., 1992), pp. 1530-1535;
4. DIETZ, K – HEESTERBEEK, J.A.P., *Daniel Bernoulli's epidemiological model revisited*, "Mathematical Biosciences" 180, 1-21 (2002);
5. GAUSE, GEORGII FRANTSEVICH, *Verifications sperimentales de la theorie mathematique de la lutte pour la vie*, "Actualites scientifiques et industrielles" 277, Hermann et C. editeurs , Paris, 1935 ;
6. LAZZARINI, PAOLO, *Biografia di Vito Volterra*, <http://users.libero.it/prof.lazzarini/Biografia%20di%20Vito%20Volterra.pdf>;
7. LOTKA, ALFRED J., *Analytical Note on Certain Rhythmic Relations in Organic Systems*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 6, 410-415, (1920);
8. LOTKA, ALFRED J., *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins, (1925);
9. MALTHUS, NIGEL [discendente del fratello di T. Malthus, Sydenham], *Malthus biography*, <http://homepages.caverock.net.nz/~kh/bobperson.html>;
10. MALTHUS THOMAS R., *An essay on the principle of population*, 1798 (la traduzione è in "Ecologia, Ambiente, Uomo", Open University, Mondadori, 1980);
11. MASCOLO, ELVIRA, *Modelli matematici e biologia: la dinamica delle popolazioni*, <http://web.math.unifi.it/users/mascolo/DIDATTICA/popolazioni09.pdf>;
12. ROUGHGARDEN, JOAN, *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*, Macmillan 1979;
13. TURCHIN, PETER, *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*, Princeton University Press, 2003;
14. VERHULST, PIERRE FRANCOIS, *Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement*, "Correspondence mathématique et physique", 10, 113–121, (1838) ;
15. VOLTERRA, VITO, *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*, "Animal Ecology" McGraw-Hill, 1931;
16. <http://www.federica.unina.it/smf/metodi-e-modelli-matematici/modelli-crescita-popolazioni/1/>;
17. http://www.mat.unimi.it/users/galgani/MecRaz%20/intro_caos.pdf;
18. <http://www.egwald.ca/nonlineardynamics/twodimensionaldynamics.php#predatorpreymodel>;
19. <http://www.egwald.ca/nonlineardynamics/logisticsmapchaos.php>;
20. <http://demonstrations.wolfram.com/PredatorPreyEquations/>;
21. <http://demonstrations.wolfram.com/PredatorPreyModel/>;