

Matematica ed Ecologia: un'interazione feconda

MARINO GATTO

*Professore ordinario di Ecologia, Dipartimento di Elettronica e Informazione,
Politecnico di Milano, Piazza Leonardo da Vinci 32, 20133 Milano*

Introduzione

Ecologia (da *oikos* = casa + *logia* = studio, comprensione) è un termine introdotto dal biologo tedesco Ernst Haeckel nel 1866 per indicare la scienza che studia le interazioni di ogni organismo vivente, animale o pianta, con l'ambiente che lo circonda (la "casa" in senso traslato). Il significato si è poi esteso a comprendere lo studio di tutte le interazioni di animali e piante tra di loro e con l'ambiente inanimato (suolo, acqua, aria) con cui sono a contatto e da cui vengono influenzati. In maniera del tutto equivalente, possiamo anche dire che l'ecologia è quella parte della biologia che indaga le strutture biologiche più complesse. In altre parole se consideriamo i seguenti livelli di organizzazione biologica andando dal meno al più complesso: Molecole → Cellule → Tessuti → Organi → Organismi → Popolazioni → Comunità → Ecosistemi → Biosfera, l'ecologia studia i livelli al di sopra del singolo organismo, ovvero le popolazioni (insiemi di organismi della stessa specie), le comunità (insiemi di popolazioni che occupano un determinato territorio), gli ecosistemi (comunità con i fattori fisico-chimici che le condizionano) e la biosfera (insieme di tutti gli ecosistemi della terra). Per lo studio della biosfera è naturalmente essenziale l'apporto di altre scienze come la fisica dell'atmosfera e la geologia, ma sempre più si parla al giorno d'oggi di *ecologia globale* per indicare lo studio del funzionamento della nostra terra nella sua totalità, non limitandosi cioè alle componenti inanimate, ma includendo anche tutti gli organismi che la popolano. A questo proposito è bene ricordare che molte caratteristiche fisico-chimiche della terra (ad es. la presenza di ossigeno nell'atmosfera) sono determinate dalla presenza della vita. E' questo ciò che differenzia il nostro pianeta da tutti gli altri che conosciamo ed è quindi vano pensare di capire quale sarà il destino della terra prescindendo dagli studi ecologici.

La comprensione di strutture complesse come gli ecosistemi pone diversi problemi dal punto di vista dell'impostazione scientifica generale. Infatti i problemi ecologici hanno le seguenti caratteristiche:

- Unicità di molti dei sistemi che si studiano: esiste una sola foresta amazzonica, simile, ma diversa dalle altre foreste pluviali
- Grande scala, sia spaziale (migliaia di km²), sia temporale (decine di anni), e irriproducibilità di ecosistemi anche semplici: i fenomeni possono essere raramente studiati in laboratorio
- Necessità e importanza del lavoro di campo che però ha limiti molto severi perchè
 - le condizioni non sono controllate,
 - le condizioni non possono essere variate a piacimento,
 - non c'è alcuna garanzia che si possano ripetere osservazioni di un certo fenomeno sotto le medesime condizioni.

Viene quindi a mancare la possibilità di usare molti degli strumenti tipici dell'indagine scientifica moderna stabiliti da Galileo per la fisica.

Non c'è da stupirsi perciò che fin dall'inizio dell'ecologia come scienza (nel 1913 viene fondata la British Ecological Society, nel 1915 l'Ecological Society of America, nel 1919 esce il primo numero della rivista *Ecology*) si senta la necessità di formulare modelli matematici che permettano di catturare la complessità dei problemi ecologici e di avanzare teorie che permettano di ottenere predizioni assoggettabili alla verifica di campo. Poiché il primo livello degli ecosistemi è costituito da popolazioni di organismi e poiché la dinamica della popolazione umana è determinata da natalità, mortalità e migrazione come quella di ogni altra specie, in realtà i primi modelli matematici ecologici furono formulati anteriormente al 1869 e furono essenzialmente dovuti all'opera dei demografi umani. Nel 1798 Malthus [1] introdusse il più semplice modello di crescita della popolazione umana, quello esponenziale basato su di una semplice equazione differenziale lineare. Nel 1838 Verhulst [2] introdusse il modello demografico logistico, non lineare, che permette di descrivere la crescita non esponenziale dell'abbondanza numerica verso un livello di saturazione. Tale modello è più consono alla descrizione della demografia di specie diverse da quella

umana, che invece di un'invariabile tendenza a crescere mostrano spesso di aver raggiunto un equilibrio con l'ambiente circostante. Ma i primi modelli veramente ecologici, perché cercano di descrivere l'interazione tra specie diverse, risalgono al periodo che segue la prima guerra mondiale. Gli scienziati che vengono giustamente considerati i padri fondatori dell'ecologia teorica sono due (Fig. 1): il chimico e demografo americano, di origine ucraina, Alfred J. Lotka (1880-1949) e l'italiano Vito Volterra (1860-1940), già famosissimo per i suoi studi in altri campi della matematica. Furono essi infatti che proposero il primo modello (ancora oggi chiamato di Lotka-Volterra) per descrivere il rapporto trofico tra due specie in cui una delle due (preda) fornisce alimento all'altra (predatore): Lotka lo introdusse nel 1924 [3] e Volterra, in maniera indipendente, nel 1926 [4]. Il modello consiste di una coppia di equazioni differenziali non lineari che sono state il prototipo di tutti i successivi modelli matematici in ecologia.

Negli ultimi 75 anni l'utilizzo della matematica in ecologia è diventato pervasivo. E' sufficiente sfogliare una qualsiasi delle riviste di ecologia più quotate (*Ecology*, *American Naturalist*, *Journal of Animal Ecology*, *Trends in Ecology and Evolution*, ecc.) per rendersi conto che ormai non solo gli studi teorici, ma anche quelli sperimentali e applicati utilizzano intensamente modelli matematici, spesso molto sofisticati. In questo articolo non mi propongo di dare una panoramica completa dell'utilizzo della matematica in ecologia, compito che richiederebbe lo spazio di un libro, ma di descrivere, essenzialmente attraverso esempi, alcuni problemi ecologici che richiedono l'uso di diverse tecniche matematiche e che mettono in luce alcuni aspetti del fecondo rapporto tra le due discipline.

La lotta per l'esistenza

Spesso si pensa che le teorie scientifiche vengano create solo per spiegare nuovi dati sperimentali; invece non è raro il caso in cui vengono raccolti dati o ideati esperimenti per confermare le previsioni di una teoria formulata mediante modelli matematici. Un bellissimo e importante esempio di questo tipo risale alle origini dell'ecologia teorica.

Abbiamo già detto che nel 1926 Volterra introdusse il famoso modello preda-predatore proposto anche da Lotka nel 1924. Tuttavia la memoria di Volterra, pubblicata nel 1926 per l'Accademia dei Lincei [4], è in realtà ricca anche di altri complessi modelli ecologici. In particolare Volterra considerò, oltre alla predazione, un altro tipo di interazione tra popolazioni che gioca un ruolo fondamentale nella strutturazione degli ecosistemi: la competizione interspecifica (cioè tra specie diverse). La competizione avviene in generale per l'utilizzo di risorse comuni, quali la luce, i sali nutrienti, lo spazio o il cibo. Il più semplice modello di competizione proposto da Volterra è ottenuto per mezzo del seguente ragionamento.

Consideriamo gli organismi di due popolazioni con una sola risorsa limitante in comune, ad es. piante che utilizzano entrambe nitrato presente nel suolo: la popolazione 1, la cui abbondanza indichiamo con x , e la popolazione 2, la cui abbondanza indichiamo con y . Nel caso ideale in cui le popolazioni avessero sempre a disposizione una quantità ottimale di risorsa, i numeri di organismi crescerebbero esponenzialmente come previsto dal modello di Malthus con tassi di crescita pari a r_x e r_y . A causa però della limitatezza della quantità di risorsa disponibile e del consumo di tale risorsa da parte delle due popolazioni, la crescita non può essere sempre quella ottimale. Se indichiamo con a è la quantità di risorsa consumata pro capite dalla popolazione 1 e con b quella consumata dalla popolazione 2, possiamo assumere che il deficit di risorsa, cioè la differenza tra la concentrazione di risorsa ottimale e quella effettivamente disponibile, sia pari ad $ax + by$. Possiamo anche ipotizzare che il tasso di crescita ideale venga ridotto in maniera proporzionale al deficit di risorsa. Naturalmente le due popolazioni potranno essere in generale diversamente sensibili alla mancanza di risorsa; indichiamo quindi con s_x e s_y le due sensibilità. Con queste assunzioni è perciò possibile formulare il seguente modello di competizione di Volterra

$$(1) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= [r_x - s_x(ax + by)]x \\ \frac{dy}{dt} &= [r_y - s_y(ax + by)]y \end{aligned}$$

dove con t ho indicato il tempo. L'analisi di queste due equazioni differenziali non lineari è abbastanza semplice. La Fig. 2 riporta, con riferimento al primo quadrante degli assi cartesiani (ricordiamo che le variabili x e y non possono essere negative), le isocline non banali e i tre stati di equilibrio ottenuti dal contemporaneo annullamento delle due derivate presenti nel modello (1). Lo stato d'equilibrio $(0,0)$ corrisponde all'estinzione di entrambe le popolazioni, mentre gli altri due stati stazionari corrispondono all'estinzione di una delle due specie. Poiché le isocline non banali sono due rette parallele non è possibile avere un equilibrio in cui coesistano entrambe le specie in competizione. Una semplice analisi di stabilità permette di stabilire che dei tre stati stazionari ce n'è uno solo stabile e precisamente quello caratterizzato dalla persistenza della specie più efficiente tra le due. L'efficienza è definita dal rapporto r/s tra il tasso di crescita ottimale e la sensibilità al deficit di risorsa. In Fig. 2, che mostra anche l'andamento di alcune traiettorie nel piano di fase, è la popolazione 1 a vincere la competizione perché risulta $r_x/s_x > r_y/s_y$.

Volterra facilmente estese questo risultato al caso generale in cui più di due specie sono in competizione per la medesima risorsa. Sulla base della sua teoria Volterra fu quindi indotto a formulare il famoso Principio di esclusione competitiva: Quando più specie sono in competizione per la medesima risorsa limitante, una sola delle specie, quella più efficiente nell'utilizzo della risorsa ai fini della crescita demografica, persiste nel lungo periodo escludendo tutte le altre.

Questa previsione, basata solo su un modello matematico, suscitò l'interesse di un giovane microbiologo russo: Georgyi Frantsevitch Gause (1910-1986, vedi Fig. 3), che nel 1932 decise di sottoporre il principio di Volterra a una verifica sperimentale mediante esperimenti su semplici popolazioni di protozoi. In particolare, Gause osservò la crescita di popolazioni di *Paramecium aurelia* e *P. caudatum* (in Fig. 4 sono riportati i disegni originali di Gause) sia quando ciascuna specie fu posta in coltura singola sia quando entrambe furono poste in coltura mista avendo a disposizione il medesimo mezzo nutritivo. Esso consisteva di 5 cc. di soluzione fisiologica in cui era stata posta una quantità nota di un batterio, *Bacillus pyocyaneus*, che serviva da cibo ai protozoi. Questo mezzo nutritivo veniva rinnovato ogni giorno e contemporaneamente veniva anche preso un campione della cultura e venivano contati gli individui presenti. Ogni esperimento veniva replicato tre o quattro volte. I risultati sono riportati in Fig. 5 (che è tratta dal famoso testo "The Struggle for Existence" [5] pubblicato a Baltimora quando Gause aveva solo 24 anni). Essi mostrano che: 1) nel caso di colture singole sia *P. caudatum* sia *P. aurelia* hanno una crescita approssimativamente logistica e tendono verso abbondanze rispettivamente di 64 e 105 individui; 2) nel caso di coltura mista *P. aurelia* ha ancora una crescita di tipo logistico, mentre *P. caudatum*, dopo un iniziale aumento dei propri numeri, verso il 9° giorno comincia a declinare fino ad essere in pratica estinto verso il 25° giorno. Perciò *P. caudatum* viene competitivamente escluso dall'altra specie di protozoo come predetto da Volterra. La Fig. 5, oltre ai risultati sperimentali indicati con puntini e quadratini, riporta anche le curve continue ottenute da Gause mediante il modello di Volterra utilizzando un processo di stima parametrica rudimentale ma efficace.

La teoria di Volterra e Gause sulla lotta per l'esistenza permea ancora tutta l'ecologia sia teorica sia di laboratorio sia di campo. E' uno dei capitoli fondamentali di qualsiasi testo di ecologia (vedi ad es. [6]), poiché la competizione interspecifica è considerata uno dei fenomeni fondamentali che strutturano i livelli trofici degli ecosistemi (piante, erbivori, carnivori, detritivori). Il principio di esclusione competitiva è alla base anche del pensiero neodarwiniano in quanto permette di formulare in maniera precisa e in ambito non solo genetico, ma anche ecologico, il concetto di selezione naturale: il genotipo più adatto in un determinato ambiente è quello che riesce ad escludere competitivamente gli altri genotipi.

L'utilizzo sostenibile degli ecosistemi

A partire dalla rivoluzione industriale del secolo diciannovesimo la scala di impatto dell'uomo sulla natura che lo circonda è diventata sempre più vasta. La spinta fondamentale è venuta dall'enorme crescita demografica che ha visto la popolazione umana passare da un miliardo e duecento milioni di persone nel 1850 agli attuali 6,1 miliardi di persone (anno 2000). Inoltre la crescita di bisogni materiali delle nazioni sviluppate ha aumentato grandemente il consumo individuale di risorse naturali e la produzione di scarti e rifiuti. Il risultato è stato quello di avere influenzato e di influenzare grandemente il funzionamento non solo di alcuni ecosistemi, ma dell'intero ecosistema terra dando luogo ai cosiddetti cambiamenti globali. I più noti sono l'effetto serra, dovuto soprattutto all'immissione di quantità crescenti di anidride carbonica nell'atmosfera attraverso la combustione di petrolio e di carbone, e l'assottigliamento della fascia di ozono. Ma non meno importanti sono altri effetti globali, quali ad es. la perdita di un gran numero di specie

animali e vegetali (perdita di biodiversità) a causa della distruzione delle foreste, soprattutto tropicali, della caccia e della pesca indiscriminate, dei cambiamenti del territorio, della crescente alterazione del suolo e della qualità delle acque. Perciò, alla luce di questi fatti, che ecologi e climatologi hanno portato all'attenzione di tutti, anche molti economisti hanno sentito la necessità di modificare il tradizionale approccio economico e di introdurre nuovi modelli per guidare le decisioni politiche.

La necessità di trovare un compromesso tra le esigenze di sviluppo socio-economico e il mantenimento della qualità della biosfera anche per le generazioni future ha condotto all'affermazione di un nuovo importante obiettivo da perseguire per il benessere di tutti i cittadini del nostro pianeta: quello della sostenibilità della biosfera e dello sviluppo sostenibile. La parola "sostenibile" è presa dall'inglese e significa "mantenibile nel tempo, duraturo"; perciò sviluppo sostenibile significa sviluppo che può essere mantenuto nel tempo senza compromettere il funzionamento globale della terra e quindi il benessere delle generazioni future. Storicamente il primo settore dell'economia che ha introdotto ed accettato il concetto di sostenibilità così come perorato dagli ecologi è stato quello dell'economia delle risorse naturali (rinnovabili, come il legname o le popolazioni animali, e non rinnovabili, come i minerali o il petrolio). Questo settore dell'economia si è sviluppato grandemente soprattutto in paesi, come il Canada e la Norvegia, che traggono dai minerali, dalla pesca e dalle foreste molta della loro ricchezza.

L'utilizzo di modelli matematici per individuare un livello di prelievo sostenibile ha una lunga tradizione soprattutto per le popolazioni di organismi marini (pesci, mammiferi, crostacei ecc.). Tale tradizione di analisi statistica e matematica delle popolazioni marine si è concentrata nei due testi fondamentali di Beverton e Holt [7] del 1957 e di Ricker [8] del 1958. La ricchezza e la sofisticazione dei modelli matematici impiegati da questi ecologi applicati quasi cinquant'anni fa lascia stupiti ancor oggi. Altrettanto interessante è il fatto che a partire dagli anni '50 si è sentita l'esigenza di affiancare la riflessione economica allo studio della demografia delle popolazioni naturali soggette a prelievo. Sono nati così i modelli matematici bioeconomici, di cui illustreremo qui di seguito alcuni semplici esempi.

Agli inizi degli anni '50 il governo canadese chiese all'economista H.S. Gordon di intraprendere uno studio sull'attività peschereccia in Canada. Essa era caratterizzata non solo da un evidente sovrasfruttamento degli stock ittici, ma anche da scarsa redditività. Gordon [9] spiegò il fenomeno in maniera semplice ed elegante. Essa può essere riassunta nel seguente modello matematico che ricalca il modello preda-predatore di Lotka-Volterra in cui si consideri come preda la risorsa naturale e come predatore l'uomo.

La dinamica di una popolazione naturale (risorsa per l'uomo) soggetta a sfruttamento può essere descritta dall'equazione differenziale

$$\frac{dx}{dt} = F(x) - qEx$$

dove

x = biomassa della risorsa

$F(x)$ = tasso demografico di crescita della risorsa

E = sforzo di cattura

q = coefficiente di catturabilità .

Il tasso demografico $F(x)$ è in generale espresso come il prodotto della biomassa x per la quantità $R(x)$ di nuova biomassa prodotta da un'unità di biomassa nell'unità di tempo. $R(x)$ è pari alla differenza tra tasso di natalità e tasso di mortalità e in generale è una funzione decrescente della biomassa x a causa dei fenomeni di competizione all'interno della popolazione che costituisce la risorsa rinnovabile. Perciò molto spesso $F(x)$ è una funzione unimodale e concava (si veda l'esempio di Fig. 6 relativo alla balenottera comune, *Balaenoptera physalus*). Invece la variabile E è un opportuno indice dell'impegno posto dall'uomo nello sfruttare la risorsa biologica. Lo sforzo di cattura può essere misurato ad es. come numero di pescherecci operanti in una data area o come numero di addetti a una particolare attività di prelievo. Se si assume che ciascuna unità di sforzo è in grado di prelevare nell'unità di tempo una quantità di biomassa proporzionale alla biomassa x disponibile, si ha che la quantità h di biomassa globalmente prelevata nell'unità di tempo è proporzionale attraverso un coefficiente q (che dipende dalla tecnologia impiegata) al prodotto della biomassa presente per lo sforzo esercitato ($h = qEx$).

Il ragionamento di Gordon fu il seguente: se l'attività di prelievo non è minimamente regolamentata (accesso libero) allora la variazione dello sforzo nell'unità di tempo è unicamente dovuta alla maggiore o minore redditività economica dell'attività di prelievo. Indicando con c il costo di un'unità di sforzo nell'unità di tempo (ad es. il costo annuale di un peschereccio operante in una data area di pesca) e con p il prezzo sul mercato di un'unità di biomassa prelevata, il flusso istantaneo di profitti totali derivanti dall'attività di prelievo nel suo complesso è pari a

$$\pi = pqEx - cE .$$

Possiamo ipotizzare che lo sforzo E tenda a crescere o a decrescere a seconda che il profitto sia positivo o negativo. Se è positivo, mediamente tutti gli operatori già presenti chiudono in attivo e altri operatori economici saranno indotti ad intraprendere l'attività di prelievo; se è negativo, sicuramente alcuni operatori chiudono in passivo e lasceranno quindi l'attività peschereccia. Otteniamo così la seguente coppia di equazioni differenziali che descrivono la dinamica di una risorsa biologica sfruttata in assenza di qualsiasi regolamentazione:

$$(2) \quad \begin{aligned} dx/dt &= F(x) - qEx \\ dE/dt &= k(pqEx - cE) \end{aligned}$$

dove $k > 0$ è un coefficiente di sensibilità al profitto. La Fig. 7 riporta l'andamento delle soluzioni del modello (2). Esso è caratterizzato da un equilibrio di lungo periodo (chiamato da Gordon equilibrio bioeconomico) in cui

$$x = c/pq \quad E = pF(c/pq)/c .$$

Se dunque il costo di un'unità di sforzo è basso e il prezzo di vendita di un'unità di biomassa raccolta o il coefficiente di catturabilità sono alti, il livello x della risorsa all'equilibrio bioeconomico potrà essere molto basso. Questo spiega la condizione di quasi estinzione che caratterizza molte risorse rinnovabili soggette a prelievo. Inoltre all'equilibrio bioeconomico il profitto è nullo (poiché deve essere $dE/dt = 0$) e si ha quindi scarsa redditività dell'attività di prelievo. Inoltre è importante notare come tale equilibrio possa venire raggiunto (se gli autovalori dello Jacobiano associato all'equilibrio hanno parte complessa non nulla) con delle oscillazioni che individuano periodi di eccessivo investimento (ovvero lo sforzo è maggiore di quello finale) e di sovrasfruttamento biologico (ovvero la biomassa è ancora più piccola di quella finale). Queste oscillazioni sono state effettivamente osservate come ad esempio mostra la Fig. 7 per l'otaria orsina (*Callorhinus ursinus*), un mammifero marino soggetto a intensa cattura alla fine del 1800.

L'analisi di Gordon mise in evidenza la necessità sia ecologica sia economica di regolamentare le attività di prelievo della biomassa per evitare il sovrasfruttamento biologico e l'inefficienza economica. Sorse quindi la esigenza di dotarsi di strumenti quantitativi per la determinazione di politiche di prelievo che fossero ottimali sia sotto il profilo biologico sia sotto quello economico. A questo proposito va notato che una gestione razionale delle risorse naturali deve in primo luogo basarsi sulla definizione di obiettivi da conseguire e di vincoli da osservare. Tale definizione è in larga parte soggettiva e legata ai punti di vista politici ed economici di chi ha il dovere e il potere di esercitare la regolamentazione. Il modellista matematico può quindi solo impostare oggettivamente il problema sviluppando diversi modelli gestionali a seconda dei diversi contesti che vuole analizzare (regolamentazione parziale o totale, mediante un sistema normativo o mediante tassazione, mediante concessione di licenze o mediante restrizione del tempo e dell'area di prelievo, ecc.).

Il matematico che ha dato il maggiore impulso a questo settore è il canadese Colin W. Clark che nel 1976 scrisse un testo famoso [10] intitolato "Bioeconomia matematica". Esso rimane ancora oggi la lettura di base per chi voglia dedicarsi alla costruzione di modelli matematici per la gestione delle risorse rinnovabili. Qui di seguito illustro il più semplice problema di regolamentazione dell'attività peschereccia affrontato e risolto da Clark. Tale problema parte dall'idea che l'attività di prelievo debba essere opportunamente controllata in maniera da garantire il massimo beneficio monetario totale (per l'intera società, non necessariamente per il singolo operatore economico) su di un determinato orizzonte temporale. Questo obiettivo è di tipo solamente economico, ma, come vedremo, non è in contrasto con le esigenze di tipo ecologico (sostenibilità delle popolazioni naturali utilizzate come risorse) se si considera un orizzonte

temporale sufficientemente lungo (al limite infinito). La traduzione matematica di questo problema è la seguente.

Come abbiamo già visto prima, il flusso istantaneo di profitti π al tempo t è pari a $pqE(t)x(t)-cE(t)$. Poiché al crescere di t tali profitti vengono goduti in tempi sempre più lontani da quello attuale è costume in economia attualizzare i profitti futuri. Si introduce un tasso istantaneo di sconto δ , ponendo il flusso istantaneo di profitti attualizzati pari a $\pi(t) \exp(-\delta t)$. δ è un indice di *equità intergenerazionale* (concetto molto dibattuto nell'ambito degli studi sullo sviluppo sostenibile); δ piccolo implica che vengono considerati importanti anche i benefici futuri che verranno goduti dalle prossime generazioni, mentre δ grande implica che solo i benefici immediati sono importanti. Il beneficio monetario totale scontato risulta essere allora dato dal funzionale

$$(3) \quad J = \int_0^{\infty} (pqEx - cE) e^{-\delta t} dt .$$

Il problema di regolazione ottimale del prelievo è dunque il seguente: determinare la politica di sforzo peschereccio $E(\cdot)$ che massimizza J con i vincoli

$$(4) \quad \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= F(x) - qEx, \quad x(0) = x_0 \text{ dato} \\ E(t) &\geq 0, \quad E(t) \leq E_{\max} \quad \forall t \end{aligned}$$

È un tipico problema di controllo ottimo (E = variabile di controllo), lo sviluppo moderno del classico calcolo delle variazioni. Uno dei contributi più determinanti alla soluzione dei problemi di controllo ottimo è venuto dalla scuola matematica russa mediante l'introduzione del *principio del massimo* di Pontryagin [11]. Ed è proprio con il principio del massimo che si può risolvere il problema di ottimizzazione illustrato sopra. L'andamento della soluzione ottima è riportato in figura 8: esiste un arco singolare ($x(t) = x^*$ costante) che deve venire raggiunto in tempo minimo e poi mantenuto nel tempo. L'arco singolare viene raggiunto impiegando uno sforzo $E = 0$ se la condizione iniziale è minore di x^* o uno sforzo $E = E_{\max}$ se la condizione iniziale è maggiore di x^* . Si può dimostrare che il livello ottimale x^* di biomassa da raggiungere nel lungo periodo è soluzione della seguente equazione

$$(5) \quad F'(x^*) - \frac{c'(x^*)F(x^*)}{p - c(x^*)} = \delta, \quad c(x) = \frac{c}{qx} .$$

dove l'apice indica la derivata rispetto a x . La funzione $c(x)$ rappresenta il costo del prelievo di una unità di biomassa quando la dimensione della risorsa è pari al livello x (questo perché i costi sono pari a $cE = c(x)qEx = c(x)h$). Se si pensa alla risorsa rinnovabile come ad un capitale di ammontare x con produttività data da $F(x)$ l'equazione (5) risulta del tutto simile alla cosiddetta "regola d'oro dell'accumulo di capitale" e la soluzione del problema di controllo ottimo è analoga a quella messa in evidenza dal premio Nobel per l'economia Paul A. Samuelson nel suo famoso "teorema dell'autostrada" [12]. Il livello ottimo x^* è estremamente sensibile al tasso di sconto. La quantità di risorsa mantenuta per le future generazioni decresce con δ : l'esempio di tabella 1, che fa riferimento ancora alla balenottera comune antartica (ora ridotta a poche decine di migliaia di capi) mostra come tassi di sconto dell'ordine del 10% all'anno implicano una risorsa ridotta a meno della metà del livello che si avrebbe considerando perfetta equità intergenerazionale ($\delta = 0$).

Quello illustrato è solo il più semplice esempio di problema di bioeconomia matematica. Modelli più realistici includono svariati fenomeni: la possibilità di effettuare il prelievo contemporaneamente su diverse popolazioni, la necessaria distinzione tra diversi tipi di costi dello sforzo (costi fissi, costi di investimento e costi operativi), l'inclusione di curve di domanda ed offerta del prodotto sul mercato, l'effetto della stocasticità sulla crescita delle popolazioni, l'inclusione della distribuzione spaziale della risorsa e dello sforzo di cattura, l'analisi del comportamento dei diversi operatori economici da regolamentare, ecc. Oltre ad utilizzare in maniera raffinata il calcolo delle variazioni bisogna spesso ricorrere alla teoria dei giochi e in particolare ai giochi differenziali vista la natura dinamica delle risorse rinnovabili.

Ecologia e frammentazione spaziale

I modelli che ho illustrato finora sono una descrizione molto approssimata di semplici sistemi ecologici, ma le vere sfide che l'ecologia pone alla matematica vengono sostanzialmente dalla complessità spazio-temporale degli ecosistemi. All'interno di questa complessità si vedono chiaramente diverse scale spesso organizzate gerarchicamente: ad esempio la spiegazione del funzionamento di una popolazione di piccoli mammiferi presuppone la comprensione della fisiologia e del comportamento degli individui, descrivibile su una scala temporale corta (giorni), del ciclo vitale (crescita, sopravvivenza, riproduzione), descrivibile su una scala temporale media (mesi), della demografia dell'intera popolazione, descrivibile su una scala temporale lunga (anni). Se si pensa poi che ogni popolazione è spazialmente organizzata e inserita in ecosistemi in cui i componenti essenziali vanno dalle dimensioni microscopiche dei batteri (con le relative scale spazio-temporali) a quelle enormi dei grandi mammiferi o delle piante secolari, si capisce come l'ecologia possa essere per il matematico applicato un campo che offre notevoli spunti per l'applicazione o lo sviluppo di nuove tecniche. E' l'integrazione delle diverse scale che pone, secondo me, i maggiori problemi rispetto a strumenti matematici che sono stati tradizionalmente sviluppati per spiegare sistemi fisici e chimici relativamente omogenei. E' vero che anche la fisica ha sviluppato strumenti teorici ad hoc per le diverse scale (da quella atomica a quella planetaria), ma queste scale sono in generale contenute l'una nell'altra mentre ciò non avviene nell'organizzazione della materia vivente: ad es. nello stesso intervallo di tempo in cui diverse generazioni di microorganismi si succedono ed addirittura il loro patrimonio genetico cambia sotto la spinta della selezione naturale, i grandi organismi appartenenti allo stesso ecosistema non hanno che consumato una piccola parte del loro ciclo vitale.

Il lavoro fatto per catturare la complessità spazio-temporale nei modelli ecologici è stato enorme. Basti ricordare che alcuni lavori pionieristici sulle dinamiche caotiche riguardavano proprio sistemi ecologici [13]. Tuttavia, anche in questo paragrafo sviluppo un solo esempio per meglio illustrare alcuni concetti. Esso riguarda un problema molto sentito dall'ecologia moderna: la frammentazione dell'habitat. Molte specie vivono naturalmente in habitat che sono spazialmente disomogenei: nei tronchi d'albero, nelle macchie di vegetazione, nelle diverse isole di un arcipelago o nelle pozze d'acqua. Tuttavia l'uomo ha grandemente cambiato la naturale tessitura del nostro paesaggio costruendo strade, disboscando, impiegando tecniche agricole che lasciano prosperare solo poche essenze vegetali, urbanizzando zone naturali. In molti casi quest'opera comporta la riduzione degli habitat adatti alla sopravvivenza di una specie a piccoli frammenti. Ciascuno di questi frammenti può contenere una piccola popolazione locale e solo il processo di dispersione nello spazio assicura l'interazione tra le sottopopolazioni della stessa specie sparse nel territorio. Una popolazione globale spazialmente suddivisa in sottopopolazioni collegate da debole dispersione fu chiamata da Richard Levins nel 1969 [14] metapopolazione, ovvero una "popolazione di popolazioni". Levins stesso formulò il primo modello matematico di metapopolazione introducendo un'equazione differenziale che aveva come unica variabile di stato la probabilità che un frammento di habitat fosse occupato da uno o più individui della stessa specie. Dopo il 1969 diversi modelli di metapopolazione sono stati sviluppati (per una rassegna si veda ad esempio il libro edito da Hanski e Gilpin [15]). Le tecniche matematiche utilizzate sono svariate: si va da equazioni alle derivate parziali in cui si introduce la dimensione del frammento come variabile indipendente, oltre al tempo, e si descrive la dinamica della probabilità di occupare frammenti di diversa dimensione [16], a mappe discrete accoppiate [17] in cui lo spazio viene descritto da un reticolo monodimensionale e la demografia di ogni popolazione locale è descritta da un'equazione alle differenze.

Tutti questi modelli hanno tuttavia la caratteristica di descrivere la dimensione di una popolazione locale mediante una variabile reale. Ma questa approssimazione, che è accettabile per grandi numeri, non lo è per piccoli numeri in cui la corretta descrizione degli eventi casuali richiede che si descrivano gli individui come discreti e quindi che l'abbondanza della popolazione sia una variabile intera. D'altra parte uno dei problemi fondamentali nello studio delle metapopolazioni è proprio quello di stimare qual è il rischio di estinzione per una popolazione frammentata; perciò considerare piccole popolazioni locali è cruciale. Un buon modello di popolazione frammentata dovrebbe quindi essere caratterizzato da individui discreti, da posizioni discrete nello spazio e da un'opportuna descrizione della stocasticità dei processi di nascita, morte e dispersione. La classe ideale di modelli è quindi quella degli automi cellulari stocastici, in cui ogni cella ospita un numero finito di particelle soggette a un processo di nascita, morte e dispersione. Nella sua versione più realistica ogni cella dovrebbe essere caratterizzata da una specifica dimensione e

posizione nello spazio. Tuttavia strutture un po' più semplici sono utilizzabili per trarre conclusioni di tipo più generico. Ad es. la Fig. 9 riporta una struttura semplificata di automa cellulare stocastico su un reticolo piano toroidale. Questo tipo di automa è stato utilizzato [18] per determinare se una metapopolazione caratterizzata da determinati parametri demografici e da determinate capacità di dispersione è destinata o meno all'estinzione globale (cioè il numero di individui in ogni cella diventa nullo in un opportuno arco temporale). A tal fine è stato essenzialmente utilizzato un metodo Montecarlo effettuando un gran numero di simulazioni stocastiche mediante l'automata cellulare. I problemi dell'utilizzo di automi cellulari, così come di modelli a particelle o su base individuale tanto di moda oggi, sono però: 1) di richiedere elevati tempi di calcolo ove si voglia ripetere l'analisi per diversi valori dei parametri o delle classi funzionali che determinano il modello; 2) di prestarsi poco ad un'analisi di tipo teorico che consenta conclusioni di tipo generale. Per questa ragione è utile cercare approssimazioni analitiche di tali modelli. In [18] è stato considerato l'automata di Fig. 9 al limite in cui il numero di celle tenda all'infinito e la dispersione sia "a pioggia" ovvero ogni individuo che disperde da una cella abbia uguale probabilità di finire in una qualsiasi altra cella. In questo caso è possibile introdurre la probabilità $p_i(t)$ che una generica cella sia occupata da i individui (i numero intero). La dinamica delle variabili p_i risulta allora descritta dalla seguente catena di Markov

$$\begin{aligned}
 dp_0/dt &= -a\phi S(t)\phi p_0(t) + (\mu_1 + D_1)\phi p_1(t) \\
 (6) \quad dp_i/dt &= [v_{i-1}(i-1) + a\phi S(t)] p_{i-1}(t) - [(v_i + \mu_i + D_i) i + a\phi S(t)]\phi p_i(t) + (\mu_{i+1} + D_{i+1})\phi(i+1) p_{i+1}(t) \\
 & \quad i=1,2,\dots \\
 S(t) &= \sum_i D_i i p_i(t)
 \end{aligned}$$

dove v_i è il tasso istantaneo di natalità in una cella occupata da i individui, μ_i è il tasso istantaneo di mortalità, D_i il tasso istantaneo di dispersione, a la probabilità che un individuo che si muove da una cella riesca a colonizzare un'altra cella, e S il numero medio di individui che si disperdono da una cella. Sotto opportune ipotesi la catena di Markov (6) ammette al più due distribuzioni stazionarie: una corrispondente all'estinzione globale in cui $p_0 = 1$, $p_i = 0$ per $i > 0$; un'altra, corrispondente alla persistenza della metapopolazione, in cui $0 \leq p_i < 1$ per ogni i . Anche se il modello (6) è un sistema infinito di equazioni differenziali non lineari, esistono metodologie per esplorarne sistematicamente il comportamento. In particolare è possibile utilizzare gli strumenti della moderna analisi non lineare [19] ed eseguire uno studio delle biforcazioni degli equilibri. La Fig. 10 riporta il risultato di un'analisi di questo tipo per la classe di metapopolazioni in cui il tasso di dispersione è supposto indipendente dalla densità locale, ovvero $D_i = D$, e la demografia è supposta essere logistica, ovvero il tasso demografico netto di crescita pro capite $v_i - \mu_i = r(1 - i/K)$. r prende il nome di tasso intrinseco di crescita della popolazione locale e K quello di capacità portante. La curva regolare di Fig. 10 rappresenta nel piano $D - r$ la frontiera tra persistenza ed estinzione per il modello (6), corrisponde a biforcazioni transcrittiche ed è stata determinata mediante un algoritmo di continuazione [19]. I tempi di calcolo sono molto contenuti, mentre la determinazione approssimata della frontiera di estinzione per l'automata cellulare stocastico (riportata in Fig. 10 come la spezzata con gli asterischi) ha richiesto tempi di calcolo maggiori di qualche ordine di grandezza. Si può notare come l'andamento qualitativo della frontiera persistenza-estinzione del modello spazialmente esplicito (automata cellulare) è catturato bene dal modello analitico spazialmente implicito (catena di Markov). Ciò ha consentito [18] di utilizzare con fiducia il modello approssimato per derivare sistematicamente mediante ulteriori analisi di biforcazione le caratteristiche delle frontiere di estinzione di popolazioni frammentate sotto diverse ipotesi (demografia non logistica, dispersione dipendente dalla densità locale, disturbi stocastici esterni che agiscono sulle popolazioni locali, ecc.). E' stato così possibile valutare il rischio di estinzione delle specie in risposta a diverse azioni di disturbo da parte dell'uomo.

L'approccio qui illustrato rappresenta una tendenza sempre più accentuata della matematica moderna in cui risultati teorici (come quelli della teoria delle biforcazioni) si avvalgono di strumenti numerici (come gli algoritmi di continuazione) e si confrontano con modelli di simulazione (quali gli automi cellulari) che descrivono la realtà in maniera più realistica.

Conclusioni

Come professore di ecologia sono sempre più convinto che la soluzione dei problemi ambientali del nostro pianeta non verrà tanto da mirabolanti innovazioni tecnologiche, quanto dalla capacità di prevedere

gli scenari futuri e di gestire al meglio le risorse della natura. Ne consegue che i modelli matematici in ecologia avranno sicuramente un grande ruolo da svolgere. In particolare, oltre a quelle già citate, le aree che presumibilmente rappresenteranno le sfide per il futuro dovrebbero essere:

- Modelli dei cambiamenti globali del nostro pianeta che integrino geofisica, ecologia, demografia umana, economia.
- Ecologia dei parassiti, vettori di vecchie e nuove malattie che colpiscono sia l'uomo sia gli altri organismi: modelli spaziali e strategie integrate di controllo delle malattie.
- Modelli per la conservazione della biodiversità che integrino genetica, ecologia e pianificazione dello sviluppo territoriale.

Quasi un secolo è passato dai lavori pionieristici di Lotka e Volterra, ma l'interesse reciproco degli ecologi per la matematica e dei matematici per l'ecologia non è mai stato così forte. Mi auguro che continui a crescere anche nel nostro paese.

BIBLIOGRAFIA

- [1] T. R. Malthus, *An Essay on the Principle of Population*. London: Johnson, 1798.
- [2] P. F. Verhulst, "Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population," *Mem. Acad. Roy. Belg.*, vol. 18, pp. 1-38, 1845.
- [3] A. J. Lotka, *Elements of Physical Biology*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1924.
- [4] V. Volterra, "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi," *Mem. Accad. Lincei*, vol. 6, pp. 31-113, 1926.
- [5] G. F. Gause, *The struggle for existence*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.
- [6] M. Begon, J. L. Harper, and C. R. Townsend, *Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1990.
- [7] R. J. H. Beverton and S. J. Holt, *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. London: H.M. Stationery Office, 1957.
- [8] W. E. Ricker, *Handbook of Computations for Biological Statistics of Fish Populations*, vol. 119. Ottawa: Bull. Fish. Res. Board Can., 1958.
- [9] H. S. Gordon, "Economic theory of a common-property resource: the fishery," *J. Pol. Econ.*, vol. 62, pp. 124-142, 1954.
- [10] C. W. Clark, *Mathematical Bioeconomics*. New York: J. Wiley, 1976.
- [11] L. S. Pontryagin, V. Boltyanskii, R. Gamkrelidze, and E. Mischenko, *The mathematical theory of optimal processes*. New York and London: Interscience, 1962.
- [12] P. A. Samuelson, "A Catenary turnpike theorem involving consumption and the golden rule," *American Economic Review*, vol. 55, pp. 486-496, 1965.
- [13] R. M. May, "Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos," *Science*, vol. 186, pp. 645-647, 1974.
- [14] R. Levins, "Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control," *Bulletin of the Entomological Society of America*, vol. 15, pp. 237-240, 1969.
- [15] I. Hanski and M. Gilpin, *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. San Diego: Academic Press, 1997.
- [16] M. Gyllenberg and I. Hanski, "Single-species metapopulation dynamics: a structured model," *Theoretical Population Biology*, vol. 42, pp. 35-61, 1992.
- [17] J. C. Allen, W. M. Schaffer, and D. Rosko, "Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise," *Nature*, vol. 364, pp. 229-232, 1993.
- [18] R. Casagrandi and M. Gatto, "A mesoscale approach to extinction risk in fragmented habitats," *Nature*, vol. 400, pp. 560-562, 1999.
- [19] Y. A. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*. New York: Springer, 1995.

Tab. 1 – Soluzioni del problema (3)-(4) di ottimizzazione del beneficio monetario attualizzato per lo stock della balenottera comune (vedi Fig. 6).

Tasso di sconto δ (% anno ⁻¹)	Popolazione ottima x^*
0	220000
1	200000
3	163000
5	133000
10	86000
15	67000
20	59000
$+\infty$	40000



Fig. 1 – Vito Volterra e Alfred J. Lotka

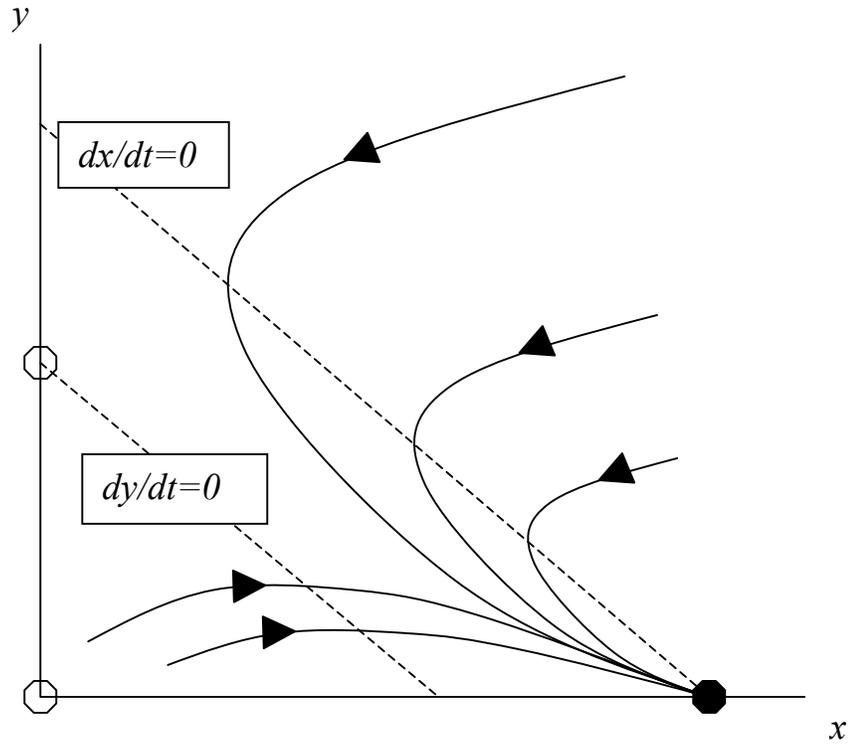


Fig. 2 – Il piano di fase del modello di competizione dovuto a Volterra (vedi sistema (1) del testo). x e y sono le abbondanze di due diverse popolazioni che utilizzano la medesima risorsa. Le rette tratteggiate indicano le isocline (a $dx/dt = 0$ e $dy/dt = 0$) non banali, i cerchi gli stati stazionari, di cui quello indicato dal circolo pieno è l'unico stabile.

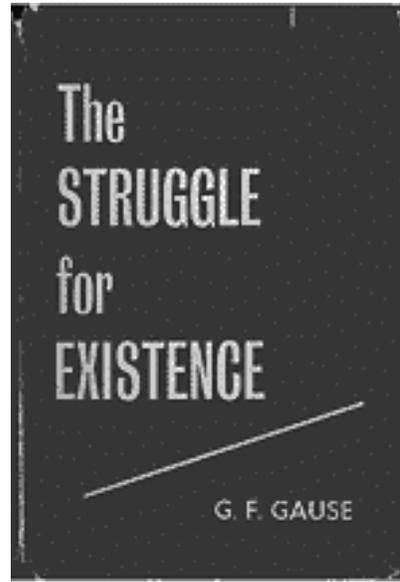


Fig.3 – G.F. Gause e il frontespizio della sua opera “The struggle for existence” pubblicata nel 1934

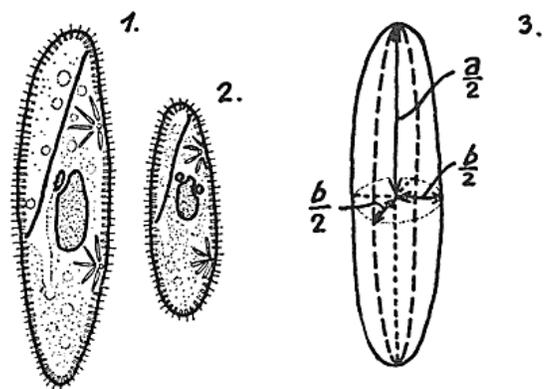


Fig. 4 – Disegni originali di Gause dei protozoi *Paramecium caudatum* (1) e *P. aurelia* (2).

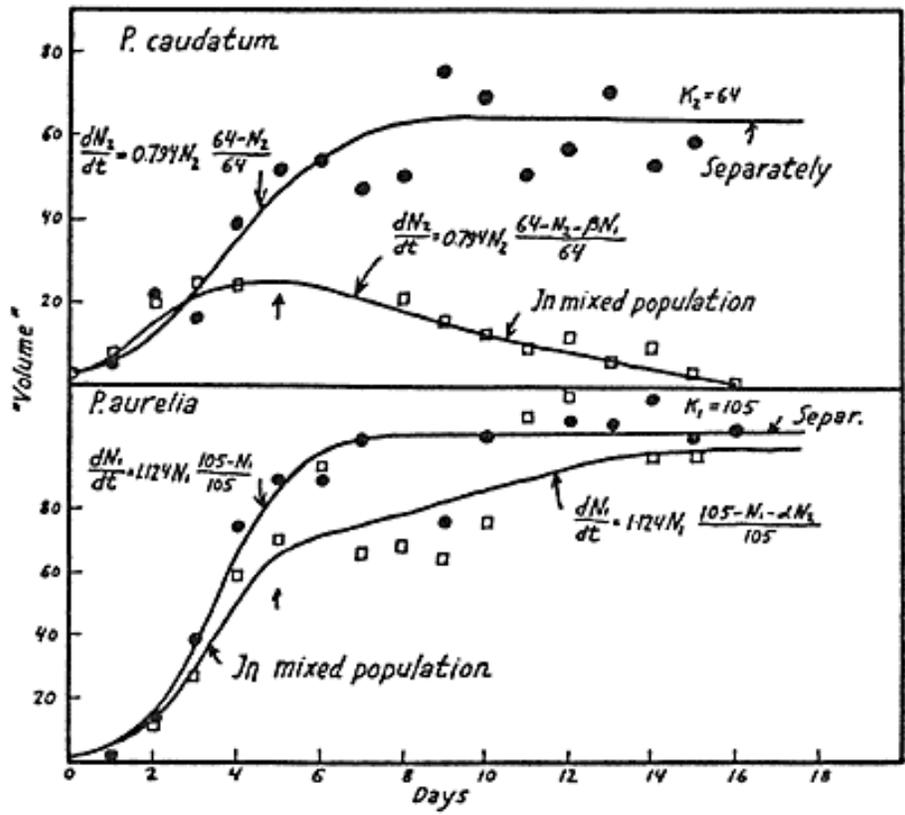


Fig. 5 - Risultati degli esperimenti di Gause con popolazioni di parameci in laboratorio e adattamento del modello di Volterra (linee continue) ai dati (puntini = colture isolate, quadratini = colture miste).

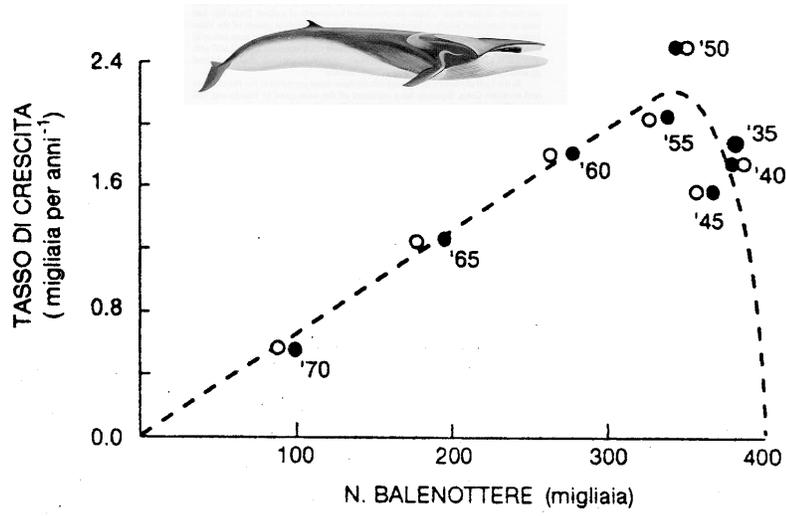


Fig. 6 – Il tasso di crescita della balenottera comune. I cerchi indicano le stime effettuate con due diversi metodi ogni cinque anni.

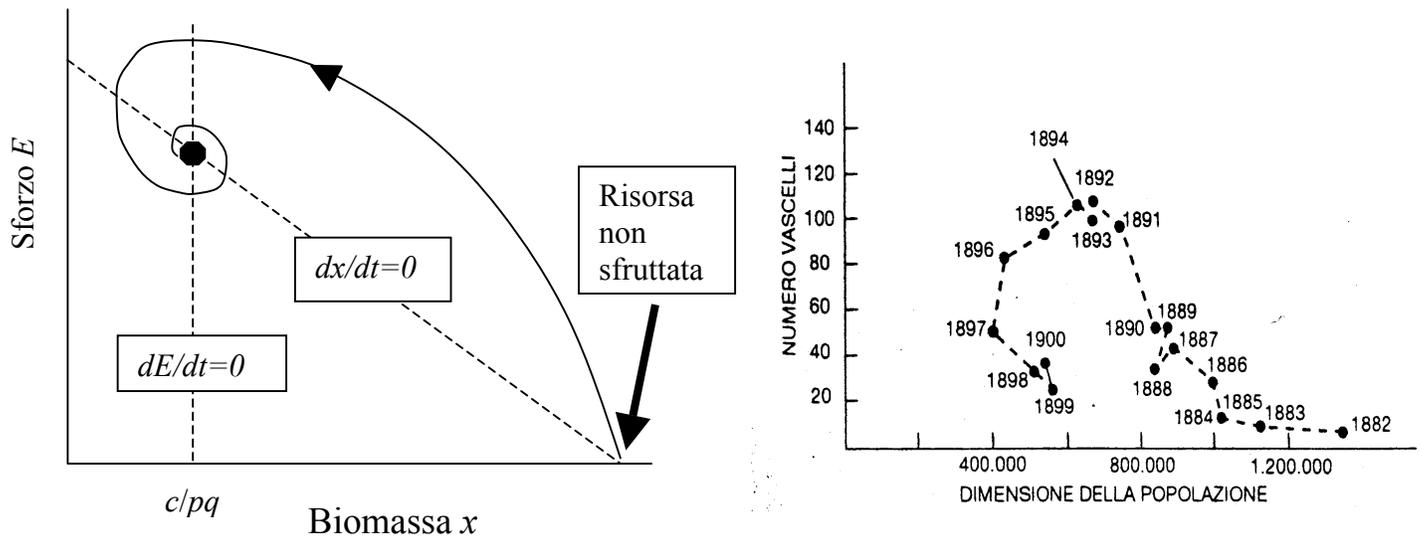


Fig. 7 – Andamento di una traiettoria per il modello di Gordon (eq. 2). Le isocline sono indicate da rette tratteggiate e l'equilibrio bioeconomico dal cerchio pieno. A destra, dati sullo sfruttamento dell'otaria orsina dal 1882 al 1900 nel Pacifico Settentrionale.

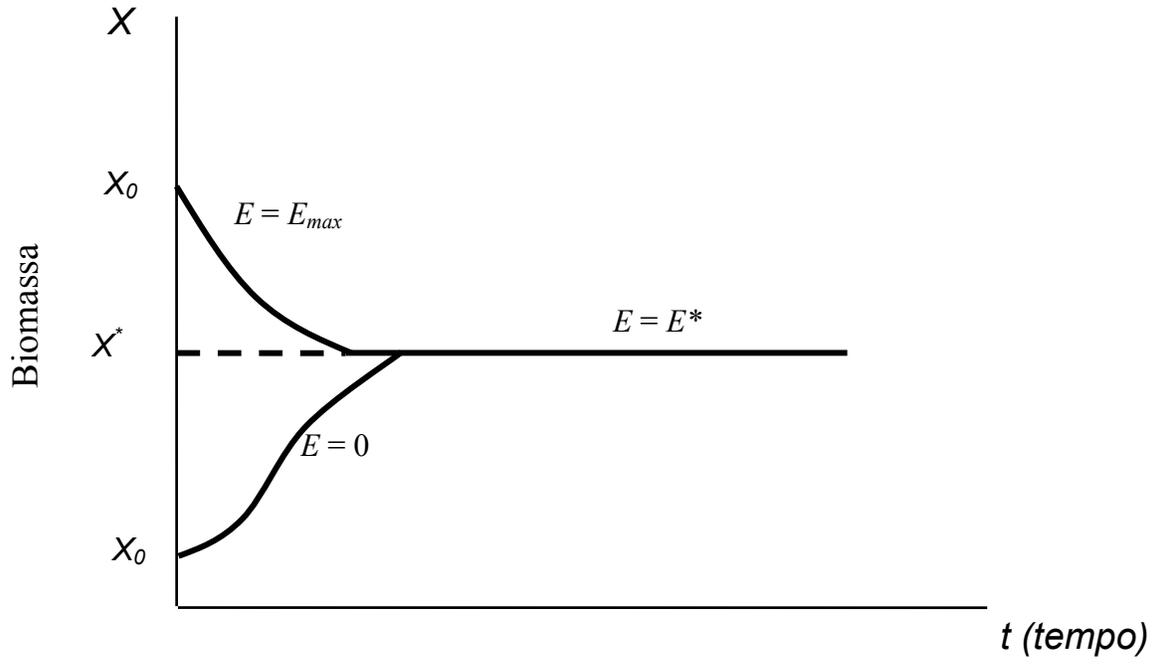


Fig. 8 – La soluzione del problema di sfruttamento ottimo di una risorsa rinnovabile con due diverse condizioni iniziali x_0 . x^* è un arco singolare.

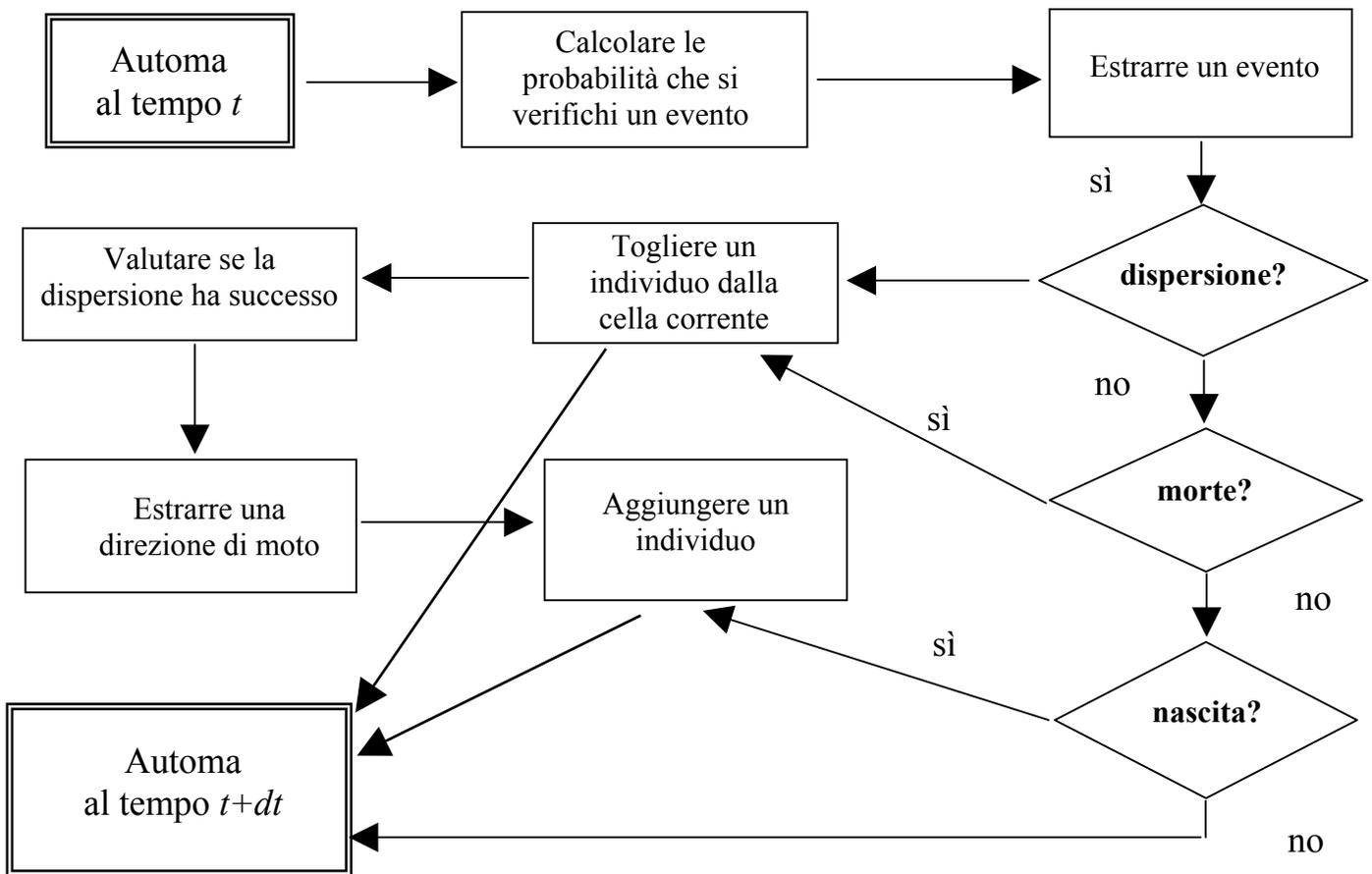
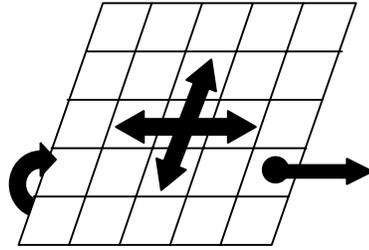


Fig. 9 – Schema di automa cellulare stocastico per la descrizione della dinamica temporale e spaziale di una metapopolazione. Ogni cella dell'automata 5x5 rappresentato in alto è la collocazione di una popolazione locale. Le frecce indicano che da ogni popolazione locale si ha una dispersione verso celle adiacenti. La struttura di questo esempio è a toro. Il diagramma di flusso riportato sotto riassume i passi principali per aggiornare lo stato dell'automata in istanti successivi.

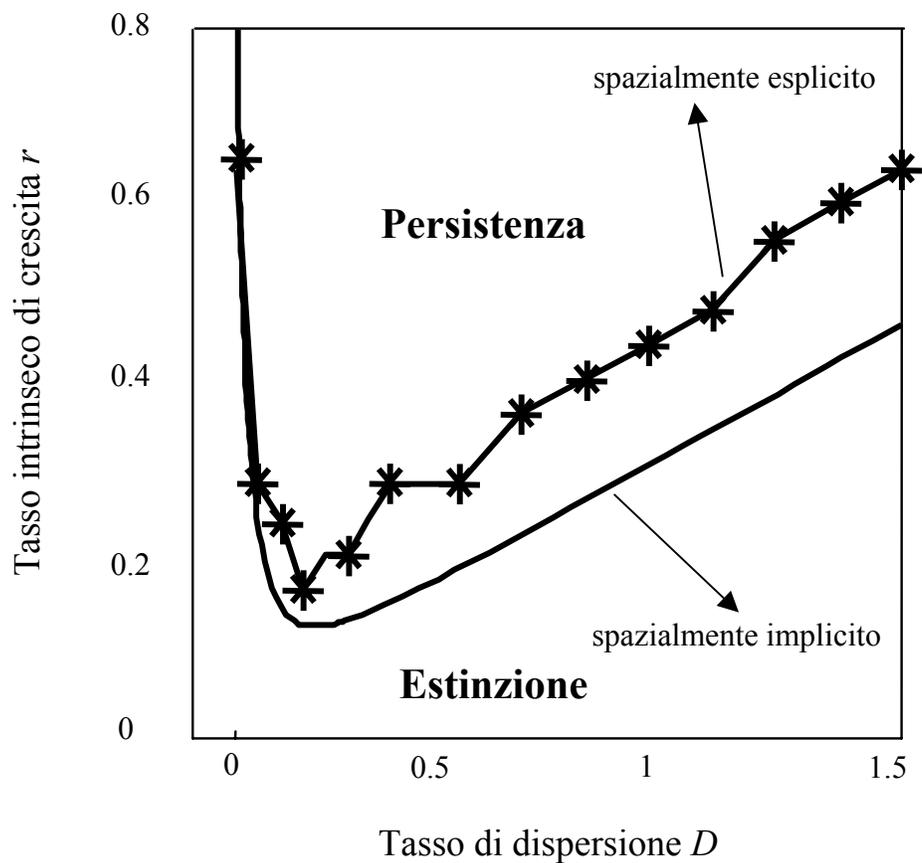


Fig. 10 – Confronto tra le frontiere di estinzione di popolazioni frammentate come predette da un modello di simulazione spazialmente esplicito (automa cellulare stocastico di Fig.9) e un modello analitico spazialmente implicito (eq. 6). Ogni punto del piano rappresenta una metapopolazione caratterizzata da un certo tasso di crescita demografica e da un certo tasso di dispersione.