IL MONDO SECONDO MALTHUS E VOLTERRA

La teoria matematica della lotta per la sopravvivenza

di Constantine Bogdanov

La storia vanta tentativi illustri di descrivere le dinamiche della densità di alcune popolazioni e associazioni biologiche. Una delle prime teorizzazioni delle dinamiche di crescita di una popolazione fu elaborata da Thomas Robert Malthus (1766 – 1834), ecclesiastico ed economista inglese.

Nel suo *Saggio sui princìpi della popolazione* (1798), Malthus afferma che nella società umana, e nel mondo vivente in generale, vige la legge della non limitabilità della riproduzione degli individui. Inoltre, la popolazione della Terra cresce in progressione geometrica, mentre le risorse per la sussistenza aumentano in modo aritmetico. Dal ruolo dei fattori biologici nella riproduzione di una popolazione, Malthus arrivò a tracciare le estreme conseguenze della legge da lui scoperta. Pensava che la società umana troppo spesso interferisse con la natura, e si dichiarò in favore dell'abolizione delle leggi inglesi a sostegno dei più poveri. "Avendo preso atto delle mie argomentazioni, ed essendo cessato il regime assistenziale per i poveri, rispetto alla generazione che avanza – scrive Malthus nell'edizione riveduta del suo *Saggio* – se un uomo senza possibilità di mantenere una famiglia sceglie di sposarsi, deve essere assolutamente libero di farlo. Tuttavia, in tali circostanze, un simile atto, secondo me, è immorale, ma non di natura tale da poter essere limitato o giudicato dalla società, in quanto la punizione che per esso prevede la legge di natura ricade massimamente sull'individuo che lo commette e, attraverso di lui ma in forma assai più blanda e distante, sulla società stessa. Quando la natura governa e giudica in vece nostra, è ben miserevole ambizione quella di toglierle di mano il bastone e attirare su di noi il disprezzo di cui è normalmente oggetto un boia." Agli occhi di Malthus, una tale persona "ha contravvenuto ai più chiari e precisi avvertimenti" e non ha diritto di lamentarsi con nessuno, né "di pretendere dalla società più di quanto il suo lavoro possa procurargli."

Su tale base matematica, il modello malthusiano di società è semplice: sia *N(t)* il numero complessivo di una popolazione in un dato tempo *t*. Secondo Malthus, il tasso di crescita è direttamente proporzionale alla popolazione, e cioè

$$dN/dt = aN$$

dove *a* è la differenza tra il tasso di natalità e quello di mortalità. Integrando questa equazione, avremo:

$$N(t) = N(0)e^{at}$$

dove *N(0)* è la densità di popolazione al momento *t* = 0. E' evidente che il modello di Malthus con *a>0* restituisce una crescita infinita della popolazione, cosa che in natura, dove le risorse necessarie alla crescita sono limitate, non è mai stata osservata.

Ricerche successive hanno dimostrato che i cambiamenti nelle popolazioni dei regni animale e vegetale non seguono la legge di Malthus. Piuttosto, la riproduzione delle singole specie cambia, per garantire la sopravvivenza nel corso dell'evoluzione.

Il primo successo dell'ecologia matematica - la scienza che studia le relazioni tra gli organismi viventi e le associazioni che formano tra loro e con l'ambiente circostante – fu il modello Volterra-Lotke proposto da Vito Volterra nel suo libro *La teoria matematica della lotta per la sopravvivenza* (1931). La biografia di questo scienziato, famoso per i suoi studi classici del calcolo integrale e dell'analisi funzionale, è interessante di per sé. Per molti aspetti, illustra il titolo del suo libro.

Vito Volterra nacque in Italia nel 1860. Rimase orfano di padre all'età di due anni, e la sua famiglia si ritrovò senza mezzi di sussistenza. A dispetto delle difficoltà, Vito riuscì a farsi una cultura. Imparò vari tipi di calcolo mentre era ancora adolescente, anche il calcolo integrale, di cui non conosceva l'esistenza, ma che colse intuitivamente. Si laureò con onore alla Facoltà di Scienze dell'Università di Firenze, e divenne preso famoso per le sue pubblicazioni in vari settori della matematica pura. Ma egli si interessava anche a diversi problemi di matematica applicata. Nel 1925, durante una conversazione con Umberto D'Ancona, giovane zoologo, apprese di una curiosa circostanza nelle statistiche dei mercati ittici dell'Adriatico. Risultò che durante la Prima Guerra Mondiale, e immediatamente dopo, quando le attività di pesca erano drasticamente diminuite, era in compenso aumentato il numero di predatori tra i pesci catturati. Per spiegare il fenomeno, Volterra propose un metodo matematico che descriveva le relazioni tra preda e predatore e i cambiamenti subiti dalle rispettive popolazioni nel tempo. L'ecologia matematica divenne il suo principale interesse, e ad essa dedicò il resto della sua vita.

La personalità di Volterra univa il talento del ricercatore con il temperamento di un attivista politico. Nel 1905 era il più giovane senatore del Regno d'Italia. Fautore di idee progressiste si oppose strenuamente al fascismo, e fu l'unico senatore a votare contro il trasferimento dei poteri a Mussolini nel 1922. Subito dopo emigrò in Francia. Nel tentativo di riabilitare l'immagine della dittatura fascista, Mussolini invitò Volterra a tornare in Italia, promettendo ricchezze e titoli. Ma lo scienziato rifiutò entrambi, offrendo un esempio duraturo di onestà di principi nella vita politica. Volterra morì nel 1940.

Predatori e prede

Un settore dell'ecologia matematica volterriana è dedicato allo studio delle interrelazioni tra predatori e prede. E' interessante vedere come Volterra risolse il problema; successivamente proveremo a farlo "senza neanche pensare" – con un computer. Dunque, cominciamo.

Ipotizziamo due tipi di animali, l'uno dei quali nutre l'altro (preda e predatore). In questa condizione, la crescita relativa del numero delle prede che vivono in isolamento (in assenza di predatori) per unità di tempo è uguale a e_1; allo stesso tempo, i predatori, che gradualmente muoiono di fame, e la relativa flessione nel loro numero, per unità di tempo sarà e_2.

Non appena predatori e prede vengono a contatto, i cambiamenti nelle rispettive popolazioni diventano interdipendenti. In questo caso, il tasso di crescita sul versante delle prede dipenderà dalle dimensioni del popolo dei predatori, e i primi diminuiranno in proporzione all'aumento dei secondi. L'inverso avverrà qualora si verifichi un aumento relativo del popolo dei predatori; l'incremento può essere considerato proporzionale al popolo delle prede. Tutto questo può essere scritto come segue:

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= N_1(e_1 - a_1N_2), \\ dN_2/dt &= -N_2(e_2 - a_2N_1) \end{aligned} \qquad 1$$

Dove N_1 e N_2 sono i numeri di prede e predatori, rispettivamente, nel momento *t*; a_1 e a_2 sono costanti. Sfortunatamente, non è possibile risolvere il sistema di equazioni 1 – cioè trovare un'espressione analitica per $N_1(t)$ e $N_2(t)$. Ma non dobbiamo disperare, poiché è possibile rendere le cose un tantino più semplici. Esaminando meglio le equazioni 1, si vede che è possibile risolverne almeno una, cioè quella stazionaria.

Se consideriamo invariabile nel tempo il numero di predatori e prede, i lati sinistri di 1 diventano 0, mentre i lati destri ci dicono che un tale equilibrio è possibile solo se $N_1 = e_2 / a_2$ e $N_2 = e_1 / a_1$. Così abbiamo ottenuto una delle soluzioni del sistema 1.

Ora diciamo che il sistema predatore-preda sia giunto a una sorta di equilibrio e che le rispettive popolazioni varino di poco rispetto ai corrispondenti valori stazionari. Mettiamo che $n = N_1 - e_2 / a_2$, $x = N_2 - e_1 / a_1$; quindi, dopo aver sostituito *n* e *x* per N_1 e N_2 nel sistema 1 e ignorando *nx* nel paragone con gli altri termini, otteniamo:

$$\begin{aligned} dn / dt &= -x a_1 e_2 / a_2 \\ dx / dt &= n e_1 a_2 / a_1 \end{aligned} \qquad 2$$

Introduciamo ora una nuova variabile $v = n a_2 e_1 / a_1$. Dopo la sostituzione, il sistema 2 si configura così:

$$\begin{aligned} dv / dt &= -e_1 e_2 x \\ dx / dt &= v \end{aligned} \qquad 3$$

Ma adesso, rammentiamo il sistema di equazioni che descrivono il moto della massa su una molla. Sarà *x* lo spostamento del baricentro dalla posizione di equilibrio, e *v* la sua velocità. Ovviamente tali equazioni possono descrivere il moto della massa su una molla solo se $e_1 e_2$ è uguale al rapporto della costante di elasticità con la massa. Questo significa che le soluzioni al nostro sistema di equazioni coincidono con la soluzione del "quesito da manuale" sull'oscillazione di una massa su una molla.

Questa corrispondenza ci autorizza a ritenere che in un sistema predatore-preda, i numeri dei rispettivi individui debbano oscillare con un periodo pari a $2p / \sqrt{e_1 e_2}$. Inoltre, è risaputo che l'oscillazione della velocità di massa su una molla precede l'oscillazione della sua coordinata di un quarto di periodo. Quindi, le oscillazioni nel numero delle prede devono anche precedere le oscillazioni del numero dei predatori di un quarto del periodo. Quindi, la soluzione al sistema di equazioni Volterra Lotke si configura come oscillazioni del numero di predatori e prede, sfasate l'una rispetto all'altra, con un periodo di $2p / \sqrt{e_1 e_2}$. Naturalmente, quando l'ampiezza di tali oscillazioni aumenta, smettono di essere sinusoidali. Tuttavia il loro periodo rimane sostanzialmente invariato.

Va sottolineato, comunque, che il sistema di predatori-prede non può essere considerato solo sotto l'aspetto di instancabile generatore di oscillazioni. Pensate che immaginare le relazioni tra predatori e prede sotto forma di equazioni (1) sia troppo semplicistico?

Dimentichiamo le equazioni

Immaginiamo di avere un oceano bidimensionale diviso in quadri da linee perpendicolari che lo attraversano. Il nostro oceano è abitato da due specie: innocui sgombri, e squali voraci. Inoltre, in corrispondenza delle intersezioni può esserci una sola di tali specie in un dato momento o nessuna. Ora, andiamo a descrivere il comportamento degli abitanti del nostro oceano.

1 – Sgombri e squali possono nuotare muovendosi di un nodo alla volta verso un altro adiacente, nell'unità di tempo. Uno sgombro probabilmente si muoverà verso un nodo vuoto. Uno squalo, invece preferirà un nodo che sia occupato da uno sgombro, che nel caso verrà divorato. Se non ci sono sgombri nelle vicinanze lo squalo si muoverà verso uno qualunque dei nodi a lui prossimi.

2 – Squali e sgombri invecchiano, e la loro età aumenterà di una unità al termine di ciascun ciclo (spieghiamo oltre cosa è un ciclo). Giunta la maturità (T_{sg} per lo sgombro, T_{sq} per lo squalo), ogni pesce genera un esemplare; un secondo può essere generato solo dopo un intervallo di tempo uguale all'età della maturità. Il neonato si troverà in uno dei nodi adiacenti a quello della madre; dopodiché obbedirà alle stesse leggi degli altri pesci.

3 – Se uno squalo non cattura nessuno sgombro nell'intervallo *S* di tempo, muore di fame. Uno sgombro, invece, può morire solo divorato da uno squalo perché si ciba di plancton che è sempre disponibile in gran quantità.

4 – l'Oceano è rettangolare e delimitato; un pesce che nuoti vicino alla riva non si ritrova mai all'asciutto: uno che invece si trovi sul delimitare dell'oceano e voglia "suicidarsi" si ritroverebbe di nuovo dentro, sul lato opposto dello schema. In altre parole, il nostro oceano copre la superficie di un pianeta toroidale.

Quindi, abbiamo definito le condizioni per la vita degli abitanti del nostro oceano. Distribuiamo quindi a caso sgombri e squali, decidiamo l'età di ogni pesce, e definiamo quanto a lungo può vivere uno squalo senza nutrirsi. Facciamo tutto questo con un computer che può tenere traccia della vita nel nostro oceano immaginario.

Inizia il primo ciclo. Gli sgombri fanno una mossa, e se è il momento, si riproducono. Poi gli squali iniziano la caccia. Al termine del primo ciclo aggiorniamo i nostri numeri, togliendo gli squali morti di fame, gli sgombri mangiati, e aggiungendo i nuovi nati. Poi passiamo al secondo ciclo, e così via. Dopo un po', il computer sarà in grado di vedere come la popolazione degli squali e degli sgombri sia cambiata con il passare del tempo.

La figura 2 mostra i risultati al computer di un modello con diversi valori di T_{sq} e T_{sg} (i valori di *S*, così come il numero iniziale di sgombri e squali, è costante, e, rispettivamente: 5, 20 e 200).

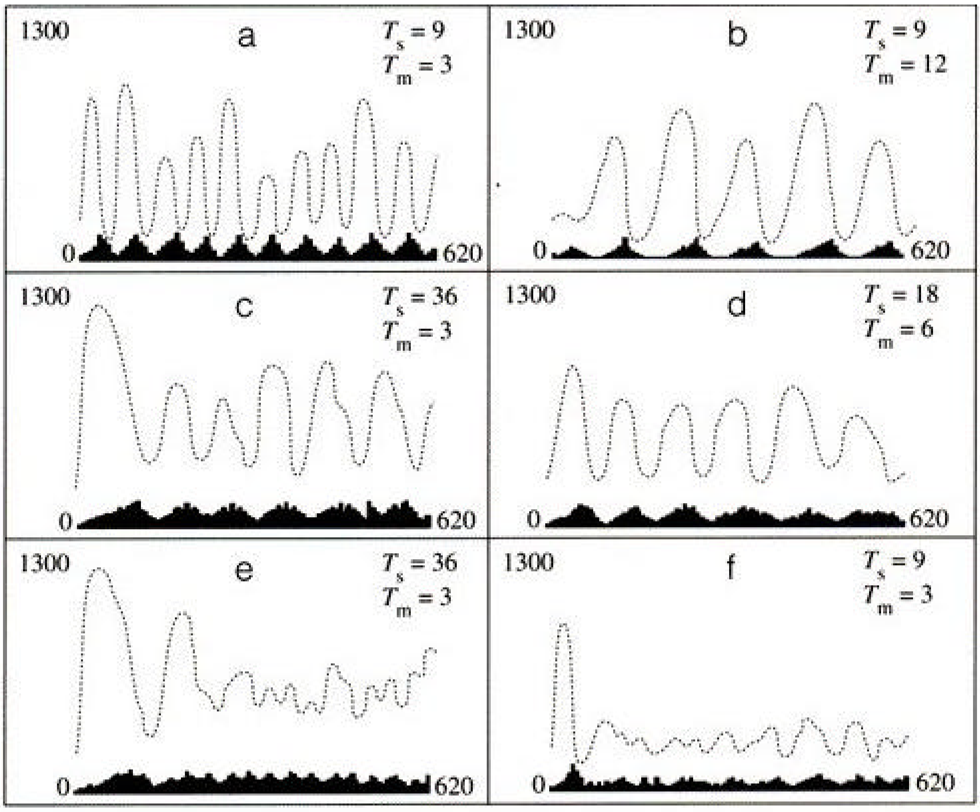

Figure 2

Si nota che il numero di sgombri e squali oscilla con una certa frequenza, e che la massima concentrazione di sgombri precede sempre leggermente quella degli squali.

Osservando le variazioni nei parametri delle figure 2a-2g, possiamo concludere che il periodo di oscillazione del numero di pesci è proporzionale a $(T_{sg}T_{sq})^{1/2}$. Esattamente, un incremento quadruplo di T_{sg} (cfr. figura 2a e 2b) ha portato a una crescita doppia del periodo di oscillazione. Lo stesso cambiamento ha luogo se aumenta *T* (cfr. figure 2a e 2c) e se T_{sq} e T_{sg} aumentano contemporaneamente (figura 2d).

Tuttavia, le oscillazioni non sono sempre così "lisce" come nelle figure 2a-2f. Spesso cessano, o il loro periodo inizia a variare di molto (ad esempio come in figura 2e). In alcuni casi, tutti gli squali, per uno scherzo del destino, si ritrovano lontani dalle prede e muoiono, e la popolazione degli sgombri inizia a crescere stabilmente fino ad occupare l'intero oceano.

La figura 2f mostra i risultati dell'ipotesi secondo cui i pesci iniziano ad essere "prudenti", cioè si guardano intorno prima di fare la loro mossa. Uno sgombro che abbia uno squalo vicino, nuoterà nella direzione opposta. Un simile algoritmo per il comportamento dei pesci riduce in modo significativo il numero e la regolarità delle oscillazioni. Così, un modello al computer della vita “vera” in un sistema predatori-prede ha prodotto più o meno lo stesso risultato dell’equazione di Volterra, ma ha anche sollevato alcune problematiche non toccate da tali equazioni.

Notiamo forse evidentissime variazioni nelle popolazioni animali intorno a noi? Dopo tutto, stando ai grafici delle figure 2a-2b, dovremmo concludere che il numero di predatori e prede deve variare di fattori di 10 e più. La risposta è semplice. L’equazione di Volterra e il nostro modello descrivono la vita di una società isolata formata da una specie di predatori che si nutre di una specie di prede. Ma questo accade molto di rado. Più spesso, in un territorio vivono diverse specie di predatori che si nutrono di diverse specie di animali, predatori compresi.

Ogni sistema di predatori-prede ha la sua frequenza e fase d’oscillazione. Con molti di questi sistemi che interferiscono tra loro, le oscillazioni nelle popolazioni dei vari animali si fanno più rare. Questo accade per lo stesso meccanismo che fa sì che pendoli che oscillano con periodi diversi si smorzano l’un l’altro.

Non di meno, succede che in un territorio vasto, una specie di predatori si imbatta in una specie di preda. Di conseguenza, la loro popolazione cambia drasticamente col passare del tempo, in completo accordo con la legge di Volterra-Lotke. Un esempio classico è la società linci-lepri nella zona di Hudson Bay, nell’America del Nord. La figura 3 mostra come la cattura annuale di una società nordamenricana di linci e lepri sia variata nel corso di 50 anni.

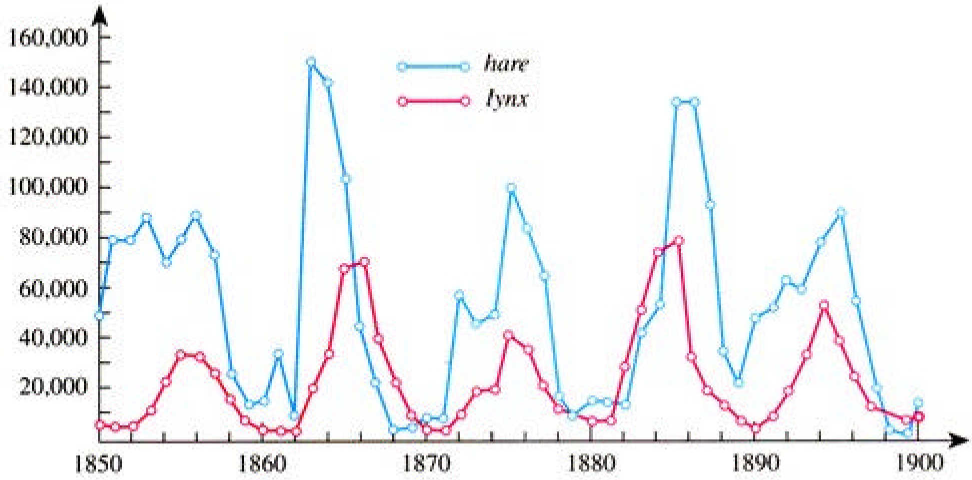

Figure 3

Caos ecologico

Siamo abituati a pensare che se un processo è descrivibile con un'equazione (cioè abbiamo, per esempio, trovato la relazione tra forza e spostamento), possiamo predire cosa accadrà in futuro con assoluta precisione. Esempi classici di questa teoria sono l'oscillatore armonico e il moto dei corpi celesti.

Tuttavia, l'esistenza di un'equazione non sempre ci consente previsioni. Anzi. Molti processi dinamici, anche se descrivibili da equazioni apparentemente esplicite, sono caotici per natura. Lo dimostriamo risolvendo una delle equazioni ecologiche di Volterra.

Poniamo in un dato territorio una sola specie di animali. In uno spazio non delimitato la costante di crescita della popolazione segue la legge di Malthus e sarà una costante a. Ma in un territorio finito, la popolazione comincerebbe, a un certo punto, a risentire del sovraffollamento, e il tasso di natalità diminuirebbe di conseguenza.

Quindi, in un'approssimazione lineare, l'equazione che descrive i cambiamenti nella popolazione *N* degli animali può essere scritta come:

$$dN/dt = (a - bN)N \qquad 4$$

dove *b* è un coefficiente che tiene conto della diminuzione del tasso di natalità che si verifica quando una popolazione è in aumento su un territorio limitato.

Sebbene sia impossibile risolvere l'equazione 4 analiticamente, per un computer niente è impossibile. Rimane da trasformare 4 in un'equazione che il computer possa elaborare. Dividiamo le vita dei nostri animali in periodi che considereremo unità. Se N_t, e N_{t+1} sono le popolazioni in due momenti consecutivi, dall'equazione 4 si deduce che:

$$N_{t+1} - N_1 = (a - bN_t)N_t$$

Dopo la sostituzione *N=n(1+a)/b* avremo:

$$n_{t+1} = kn_t(1 - n_t) \qquad 5$$

dove *k=1+a*

L'equazione 5 consente al computer di seguire i cambiamenti nella popolazione periodo dopo periodo, ma dobbiamo ricordarci che dopo che abbiamo normato la popolazione *n* cambia da 0 a 1.

La gamma di soluzioni all'equazione 5 è piuttosto ampia e dipende dal valore di *k*. Quindi se *0<k<1*, gli animali sono condannati all'estizione indipendentemente dal loro numero iniziale. Se *1<k<3*, il numero di animali n alla fine tenderà a un dato limite, uguale a *(k-1)/k*, che non dipende dalle condizioni iniziali (fig. 4a).

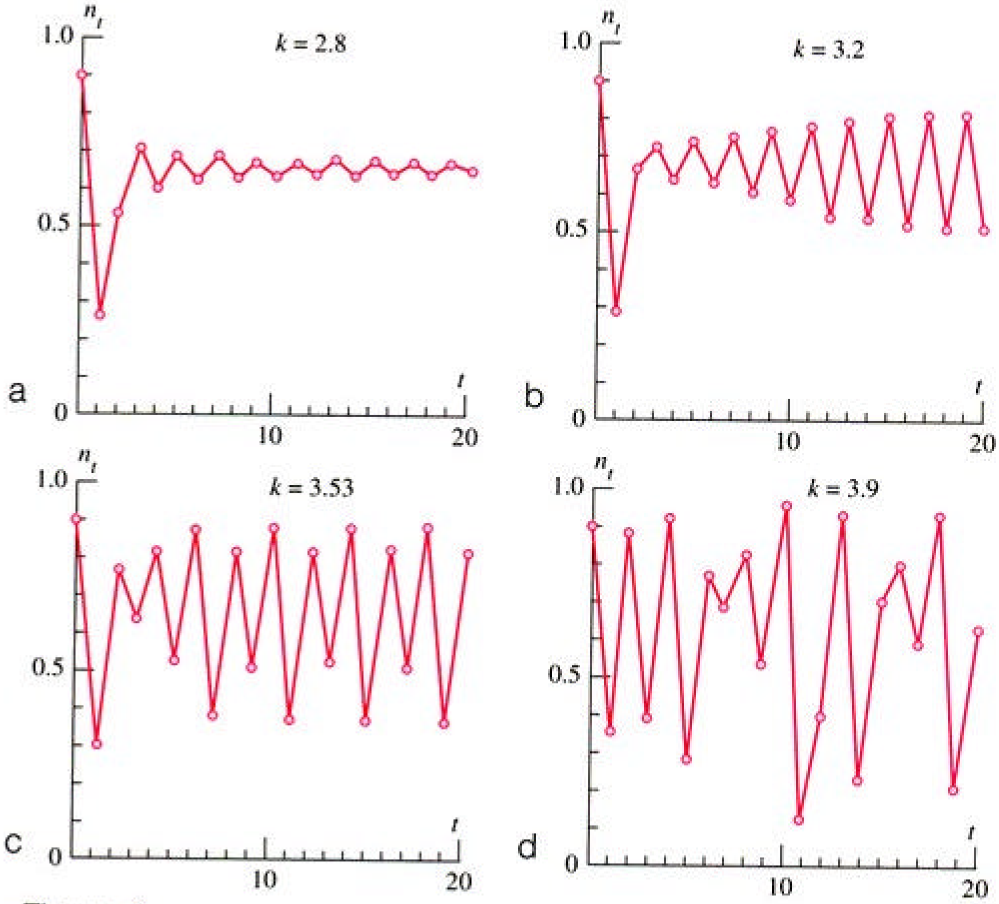

Figure 4

Ma più interessante è quanto accade ai nostri animali quando *k* diventa maggiore di 3. Ad esempio, quando *3<k<3.4*, la popolazione dopo un certo periodo, inizia a oscillare tra due valori fissi, e queste oscillazioni non sono smorzate nel tempo; richiamano quelle osservate nel sistema di predatori e prede (fig. 4b).

Quando *k* diventa leggermente maggiore di 3.4 la popolazione animale inizia ad oscillare regolarmente tra 4 valori fissi (fig. 4c). All'ulteriore incremento del parametro *k*, il numero di livelli fissi aumenta continuamente, e i cambiamenti nella popolazione diventano caotici (fig. 4d).

C'è un fattore che distingue il processo caotico da uno normale, prevedibile, ed è la pronunciata dipendenza dal numero iniziale. Come abbiamo menzionato, il comportamento del sistema per *k<3.57* non dipende molto dai valori iniziali; quando c'è il caos (*k>3.57*) persino un 1% di differenza rispetto ai valori iniziali rende il processo completamente diverso dopo un certo tempo.

E un'altra domanda è: esistono in natura i processi caotici? Sì, in grande quantità. Le variazioni nella popolazione di molti animali, dai monocellulari ai mammiferi, sono caotici (cfr. fig. 2e e 2f). Ma un esempio ancora più eloquente di processo caotico sono le epidemie che periodicamente ci flagellano. La figura 5 si riferisce a dati di rilevazione dell'andamento del morbillo a New York City tra il 1928 al 1964.

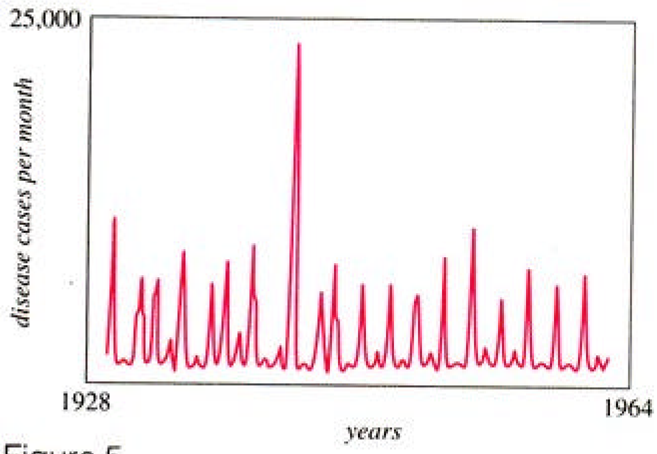

Figure 5

Il punto è che il numero dei casi può ritenersi proporzionale alla popolazione del virus nel dato territorio. Tuttavia il tasso di riproduzione del virus in quel territorio dipende interamente dal numero delle persone e dal grado di contatto tra esse. Inoltre, d'inverno la risposta immunitaria degli uomini diminuisce, mentre aumenta la frequenza dei contatti tra le persone.

Quindi il sistema uomo-virus differisce dai sistemi descritti in precedenza solo per i suoi cambiamenti periodici nel parametro k. Tuttavia, questo ne rende molto più complicata l'analisi, portandolo al di fuori della portata di questo articolo. Eppure – spero possiate credermi sulla parola (o per stanchezza) – le soluzioni delle equazioni che descrivono i processi epidemici possono essere oscillazioni regolari o del tutto caotiche, a seconda dei valori dei parametri.

Come avrete intuito, le soluzioni caotiche sono caratteristiche di equazioni differenziali non lineari – cioè quelle in cui la funzione (nel nostro caso la popolazione N) è una potenza diversa da 1.

Quindi il caos non è caratteristico solo del mondo vivente. Anche nel mondo della materia, molti processi cambiano da regolari (periodici) a caotici. Alcuni esempi sono l'acqua che gocciola da un rubinetto, i flussi turbolenti di liquidi o gas, e la circolazione dell'atmosfera del nostro pianeta.

Così come l'uomo, esempio di sistema non lineare e in quanto tale capace delle azioni più imprevedibili. E come la Natura, che ci rallegra con la sua imprevedibile bellezza.