Lo studio della dinamica delle popolazioni

Una figlia di Volterra, Luisa, nel 1926 aveva sposato il biologo Umberto D'Ancona il quale pone al suocero un problema concreto, portato alla luce da alcune statistiche realizzate sulla pesca nei porti del nord Adriatico. Erano dati che suscitavano un certo interesse per via del dibattito sulla limitatezza delle risorse marine e il timore che una pesca non regolamentata potesse compromettere irrevocabilmente la consistenza della fauna ittica. La discussione non era nuova in assoluto, ma nuova era la diffusione dei pescherecci a motore che permettevano un prelievo indubbiamente più "efficiente". E' vero che un eccesso della pesca pregiudica l'ambiente e gli equilibri marini? Detto altrimenti: si può provare statisticamente che un'interruzione, o comunque una diminuzione del prelievo, porta a un significativo aumento del prodotto ittico? I dati in possesso di D'Ancona, relativi al periodo 1905-1923, indicavano come negli anni della guerra e di una minore intensità della pesca all'interno del pescato era stranamente aumentata la percentuale dei pesci "*appartenant à la classe des Sélaciens*". In base a questi dati, la diminuzione della pesca avrebbe come conseguenza una maggior presenza di quei pesci voraci che hanno un valore economico inferiore. La scelta di controllare e ridurre l'attività dei pescatori risulterebbe negativa, e per svariate ragioni: comporta un minor pescato e un'abbondanza di pesci di scarsa importanza commerciale. La richiesta di D'Ancona al suocero è quella di giustificare da un punto di vista matematico una dinamica che risultava ancora poco chiara dato che la sua dipendenza da cause esterne - in questo caso la minore attività di pesca, dovuta allo scoppio della guerra – non era del tutto convincente. Perché l'incremento riguarderebbe i predatori, la "*classe des Sélaciens qui, particulièrement voraces, se nourrissent d'autres poissons*", e non le prede? Come spiegare le statistiche per cui *"une diminution dans l'intensité de la destruction favorise les espèces les plus voraces*"?

1914	**1915**	**1916**	**1917**	**1918**	**1919**	**1920**	**1921**	**1922**	**1923**
11.9%	21.4%	22.1%	21.2%	36.4%	27.3%	16.0%	15.9%	14.8%	10.7%

Percentuale dei «predatori» nel pescato del porto di Fiume negli anni 1914-23

Per rispondere alla questione postagli dal genero, Volterra costruisce un modello che prende l'avvio dalla suddivisione di tutta la popolazione del mare in due grandi classi: le prede e i predatori. Ulteriori e più raffinate descrizioni della fauna marina vengono per il momento escluse. Il numero di prede e predatori varierà nel tempo ed è proprio lo studio di queste variazioni, e l'eventuale loro dipendenza dalla maggiore o minore intensità di un'azione esterna quale la pesca, l'obiettivo del modello. Indichiamo allora con *x = x(t)* il numero delle prede e con *y = y(t)* quello dei predatori. Per utilizzare le acquisizioni dell'Analisi e del calcolo infinitesimale, supporremo che il tempo si evolva con continuità e che le funzioni *x(t)* e *y(t)* siano derivabili. Per capire come varia la popolazione *x,* Volterra suppone inizialmente che sia isolata. In tal caso, il numero di nascite e di morti risulterà in ogni istante proporzionale al numero di esemplari esistenti in quell'istante come abbiamo visto parlando di batteri e di Malthus. Avremmo cioè *x'= ax* e l'evoluzione della popolazione seguirebbe la legge esponenziale. La presenza di predatori modifica però questa dinamica in quanto l'evoluzione della popolazione *x* dipende ora anche dal numero di incontri tra prede e predatori, dato in ogni istante dal prodotto *x(t)y(t)*. Supponendo in prima approssimazione che questa dipendenza dal numero di incontri sia di tipo lineare, possiamo scrivere l'equazione *x' = ax – bxy* dove *a* e *b* sono coefficienti positivi e dove il segno "-" indica che la presenza della popolazione *y* dei predatori ha effetti mortali per le prede *x* e porta ad una loro diminuzione. Analoghe considerazioni Volterra svolge a proposito del tasso di crescita della popolazione dei predatori e dell'evoluzione del suo numero *y = y(t)*. Sempre in base alle stesse ipotesi, ricaviamo l'equazione *y' = -cy + dxy* dove *c* e *d* sono coefficienti positivi e il cambio dei segni è dovuto al fatto che stiamo ora parlando dei predatori: se vivono isolati, in assenza di prede e quindi di cibo, sono destinati ad estinguersi mentre gli incontri con le prede rappresentano per loro un fatto positivo. Il modello è pertanto costituito dal seguente sistema di equazioni differenziali del primo ordine:

$$\begin{cases} x' = ax - bxy \\ y' = -cy + dxy \end{cases}$$

con determinate condizioni iniziali $\mathrm{x}(0) = \mathrm{x}_0$ e $\mathrm{y}(0) = \mathrm{y}_0$ che indicano le popolazioni iniziali di prede e predatori. Le costanti *a* e *-c* rappresentano i coefficienti di accrescimento o diminuzione delle due specie in assenza di qualsiasi interazione; i coefficienti *–b* e *d* misurano invece l'influenza di ciascuna specie sul tasso di crescita dell'altra.

La risoluzione del sistema viene ricondotta a quella di un'equazione del primo ordine a variabili separabili. Da qui Volterra ricava (in forma implicita) una funzione che esprime la dipendenza della popolazione dei predatori da quella delle prede. Ottiene una curva chiusa e questa particolare configurazione geometrica esprime l'evoluzione ciclica delle due popolazioni. In altre parole, le ragioni endogene sono sufficienti – visto che Volterra ha finora escluso nella costruzione del suo modello qualunque interazione ambientale – a giustificare le fluttuazioni del numero di prede e di predatori e le loro oscillazioni periodiche. Dalla sua, la soluzione matematica ha anche l'interpretazione biologica: all'inizio, quando possiamo supporre che i livelli siano bassi per

entrambe le popolazioni, il numero dei predatori è talmente ridotto da favorire lo sviluppo delle prede; i predatori continuano a diminuire, vista la scarsità degli incontri,ma a ritmi progressivamente più lenti fino al raggiungimento di un minimo che segna l'inversione di tendenza; da questo momento, riprendono a crescere in virtù di un numero di incontri sufficientemente elevato mentre le prede, proprio a causa di questi incontri per loro sciagurati, crescono con un'intensità via via minore fino al raggiungimento di un massimo di predatori che segna una nuova inversione di tendenza in quanto i predatori non hanno più cibo sufficiente. A questo punto, si riparte e così via.
Rimane da capire "l'effetto pesca" e le ragioni per cui la sua diminuzione ha portato negli anni della guerra e in quelli immediatamente successivi, a un aumento percentuale della presenza dei predatori. A questo proposito, sapendo che la ciclicità della dinamica delle popolazioni implica l'esistenza di un periodo T tale che $x(t+T) = x(t)$ e $y(t+T) = y(t)$, Volterra calcola il numero medio di prede e predatori presenti nell'arco di un periodo e trova i valori $\bar{x} = c/d$ e $\bar{y} = a/b$. Il modello consente allora una rapida giustificazione della stranezza osservata da D'Ancona. La pesca avrà come conseguenza una diminuzione delle due popolazioni nella misura di $sx(t)$ e $sy(t)$ dove la costante s riflette l'intensità della pesca. La nuova situazione viene descritta dal sistema (modificato) di equazioni differenziali:

$$\begin{cases} x' = ax - bxy - sx = (a-s)x - bxy \\ y' = -cy + dxy - sy = -(c+s)y + dxy \end{cases}$$

che, nella sua struttura, è identico al precedente con a e c sostituiti rispettivamente da $(a-s)$ e $(c+s)$.
Possiamo allora affermare che i valori medi delle due popolazioni saranno dati da:

$$\bar{x} = \frac{c+s}{d}, \qquad \bar{y} = \frac{a-s}{b}$$

trovando così conferma matematica della constatazione empirica che una certa diminuzione nell'attività della pesca porta ad un incremento percentuale nella popolazione dei predatori e a un decremento in quella delle prede.
Oltre ad aver risolto il problema postogli dal genero, il modello di Volterra spiega scientificamente quanto si era già potuto osservare nel macrocosmo delle foreste di conifere del Canada con le popolazioni di linci e di lepri, o era stato realizzato sperimentalmente nel microcosmo dei laboratori con particolari colture, e cioè che le fluttuazioni presenti nella dinamica di due popolazioni che convivono conflittualmente in una stessa nicchia ecologica sono dovute a motivi endogeni e non hanno bisogno, per essere spiegate, di cause esogene quali il freddo/il caldo , la luce/il buio, il cambio delle stagioni, l'intervento umano ecc.
Le considerazioni del matematico italiano sugli effetti della pesca hanno poi svolto un ruolo seminale perché sono state presto utilizzate in situazioni ben lontane dal mare Adriatico e dai suoi pesci; quando poi in taluni casi i dati sperimentali sono sembrati contraddire le sue conclusioni,

questa discrepanza ha dato il via a tutta una serie di studi da cui sono scaturiti ulteriori raffinamenti del modello. Una delle applicazioni più spettacolari ha riguardato il DDT: sul finire dell'Ottocento, l'agricoltura e l'industria alimentare americana legata alla produzione di agrumi rischiarono di essere distrutte da un insetto importato accidentalmente dall'Australia; si salvarono solo importando, sempre dall'Australia, un altro insetto che era il suo predatore naturale. Quando qualche decennio dopo fu scoperto il DDT – che distrugge sia gli insetti predatori che le loro prede, come la pesca che preleva pesci di entrambi i tipi – i frutticoltori americani pensarono di aver trovato una soluzione più efficiente e "moderna" al loro problema. Invece, a conferma dell'analisi di Volterra, l'uso del DDT provocò un aumento dei danni provocati dagli insetti nocivi per le piante di limone! Negli anni '60 del secolo scorso, un economista americano – Richard M. Goodwin – ha invece utilizzato le equazioni di Lotka-Volterra per analizzare i conflitti sociali e spiegare le dinamiche oscillatorie che accompagnano l'evoluzione del tasso di occupazione e della quota dei salari nel reddito nazionale.