

1 Modelli preda-predatore

Nel 1926 Volterra propose per la prima volta un modello sull'interazione tra prede e predatori. Date 2 specie X, Y (X = prede, Y = predatori) di numerosità $x(t), y(t)$, il modello di Volterra è il seguente:

$$\begin{cases} x' = x(A - By) & A, B, C, D > 0 \\ y' = y(Cx - D) & x, y \geq 0 \end{cases} \quad (1)$$

Le ipotesi del modello sono le seguenti:

1. In assenza di predatori ($y = 0$) le prede crescono esponenzialmente con tasso di crescita A , secondo l'equazione differenziale $x' = Ax$, la cui soluzione è $x(t) = x_0 \exp(At)$. Questa ipotesi è realistica solo se il numero di prede è piuttosto basso, lontano dal livello di saturazione dovuto all'esaurimento delle risorse.
2. Il numero medio di prede divorate da un predatore nell'unità di tempo è dato da Bx , dove B è una costante (detta tasso di predazione), cioè è proporzionale al numero totale $x(t)$ di prede presenti. Questa ipotesi non è affatto realistica (può esserlo solo se $x(t)$ è molto basso) perché se $x(t)$ aumenta, un predatore non può divorare più di un certo numero massimo di prede al giorno.
3. In assenza di prede ($x = 0$) i predatori decadono esponenzialmente con tasso di mortalità D , secondo l'equazione differenziale $y' = -Dy$, la cui soluzione è $y(t) = y_0 \exp(-Dt)$. Questa ipotesi è realistica solo se la specie X è l'unica risorsa di cibo per la specie Y .
4. In presenza di prede il tasso di natalità dei predatori è dato da Cx , dove C è una costante, cioè è proporzionale al numero totale di prede $x(t)$. Questa ipotesi è realistica solo se $x(t)$ è abbastanza piccolo, perché se $x(t)$ aumenta il tasso di mortalità dei predatori non può crescere oltre un certo valore massimo.

Già dall'esame delle ipotesi precedenti appare chiaro che questo modello (detto modello di Lotka-Volterra, perché le stesse equazioni di (1) erano state proposte da Lotka nel 1920, nel modello di un'ipotetica reazione chimica che presenta una variazione ciclica delle concentrazioni dei reagenti) presenta dei gravi difetti. Tuttavia vale la pena di studiarlo perché pone delle questioni molto interessanti, può essere approssimativamente valido in alcuni casi particolari e può servire come punto di partenza per altri modelli più realistici.

Posto $f(x, y) = x(A - By)$, $g(x, y) = y(Cx - D)$, i punti di equilibrio del sistema differenziale autonomo (1) si trovano ponendo $f(x, y) = g(x, y) = 0$:

$$f(x, y) = x(A - By) = 0 \iff x = 0 \text{ oppure } y = \frac{A}{B}$$

se $x = 0$, la seconda equazione di (1) dà $y = 0$

se $y = \frac{A}{B}$, la seconda equazione di (1) dà $x = \frac{D}{C}$

Si trovano quindi 2 punti di equilibrio: $P_1 = (0, 0)$ e $P_2 = (\frac{D}{C}, \frac{A}{B}) = (\bar{x}, \bar{y})$ (ponendo $\bar{x} = \frac{D}{C}, \bar{y} = \frac{A}{B}$). La loro stabilità si può studiare mediante gli autovalori della matrice jacobiana

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A - By & -Bx \\ Cy & Cx - D \end{pmatrix}, \text{ calcolata in } P_1 \text{ e } P_2:$$

$J(P_1) = J(0, 0) = \begin{pmatrix} A & 0 \\ 0 & -D \end{pmatrix} \implies$ gli autovalori sono $A, -D$, reali e di segno opposto $\implies P_1$ è un punto sella (quindi instabile).

$J(P_2) = J(\frac{D}{C}, \frac{A}{B}) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{BD}{C} \\ \frac{AC}{B} & 0 \end{pmatrix} \implies$ gli autovalori sono le radici dell'equazione di 2° grado $\begin{vmatrix} -\lambda & -\frac{BD}{C} \\ \frac{AC}{B} & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + AD = 0 \implies \lambda = \pm i\sqrt{AD}$

quindi gli autovalori sono immaginari puri e non si può concludere nulla sulla stabilità di P_2 (si dice che P_2 è un "centro"). Questo fa sorgere il sospetto che in un intorno di P_2 le orbite del sistema (1) (cioè le traiettorie percorse dal punto mobile $(x(t), y(t))$, dove $x(t), y(t)$ sono soluzioni di (1)) siano curve chiuse, simili ad ellissi. Infatti in un intorno di P_2 il sistema (1) può essere approssimato dal seguente "sistema linearizzato":

$$\begin{cases} x' = \bar{x} + \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y})(x - \bar{x}) + \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y})(y - \bar{y}) = \bar{x} - \frac{BD}{C}(y - \bar{y}) \\ y' = \bar{y} + \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y})(x - \bar{x}) + \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y})(y - \bar{y}) = \bar{y} + \frac{AC}{B}(x - \bar{x}) \end{cases} \quad (2)$$

le cui soluzioni sono del tipo

$$\begin{aligned} x(t) &= \bar{x} + C_1 \cos(\sqrt{AD}t) + C_2 \sin(\sqrt{AD}t), \\ y(t) &= \bar{y} + C_3 \cos(\sqrt{AD}t) + C_4 \sin(\sqrt{AD}t), \end{aligned}$$

con C_1, C_2, C_3, C_4 costanti opportune (sono ellissi percorse con periodo $T = \frac{2\pi}{\sqrt{AD}}$). Però il sistema (2) coincide col sistema (1) solo a meno di infinitesimi di ordine superiore alla distanza tra i due punti $P = (x(t), y(t))$ e $P_2 = (\bar{x}, \bar{y})$, quindi non è detto che le orbite del sistema (1) siano curve chiuse, neanche

nelle vicinanze di P_2 , e non si può concludere nulla sulla stabilità.

In realtà si può vedere per altra via che le orbite del sistema (1) sono tutte curve chiuse, e non solo in un intorno di P_2 . Cominciamo col fare lo studio qualitativo delle orbite, basato sul segno di $f(x, y), g(x, y)$. Ci interessano solo valori positivi di x, y e quindi ci limitiamo al 1° quadrante. È facile vedere che:

$$\begin{aligned} x' = f(x, y) = x(A - By) > 0 &\iff y < \bar{y} = \frac{A}{B} \\ y' = g(x, y) = y(Cx - D) > 0 &\iff x > \bar{x} = \frac{D}{C} \end{aligned}$$

Le 2 rette r, s di equazione $y = \frac{A}{B}, x = \frac{D}{C}$ dividono il 1° quadrante nelle 4 zone 1, 2, 3, 4 (fig. 1), in ciascuna delle quali la direzione delle orbite è indicata dalla freccia (nella zona 1 le orbite si dirigono a destra in alto, eccetera). Nei punti della retta r si ha $x'(t) = 0$ e l'orbita ha tangente verticale, nei punti della retta s si ha $y'(t) = 0$ e l'orbita ha tangente orizzontale. Ciò suggerisce che le orbite girino intorno al punto di equilibrio $P_2 = (\bar{x}, \bar{y})$ in senso antiorario, ma a priori non è detto che sia così.

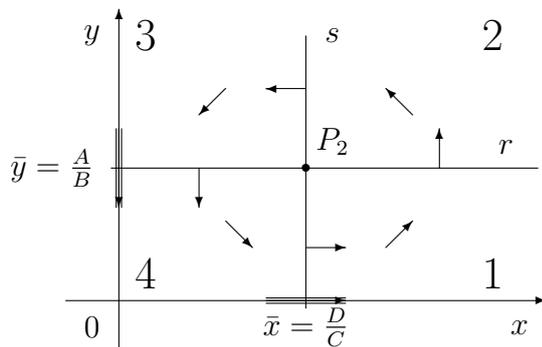


fig. 1

Osserviamo che per risolvere il sistema (1) bisogna dare delle condizioni iniziali $x(0) = x_0, y(0) = y_0$ e naturalmente l'orbita dipende dalla posizione del punto iniziale $P_0 = (x_0, y_0)$. Cosa succede se P_0 si trova sull'asse x ($y_0 = 0$) o sull'asse y ($x_0 = 0$)? Se $y_0 = 0$, allora all'istante $t = 0$ non ci sono predatori e quindi dev'essere $y(t) = 0 \forall t$ e il sistema (1) si riduce a $x' = Ax \implies x(t) = x_0 \exp(At)$: in assenza di predatori le prede crescono esponenzialmente e il punto $P = (x(t), y(t))$ si sposta verso destra lungo l'asse x , che è un'orbita. Anche l'asse y è un'orbita, percorsa verso il basso: in assenza di prede i predatori decrescono esponenzialmente e tendono ad estinguersi.

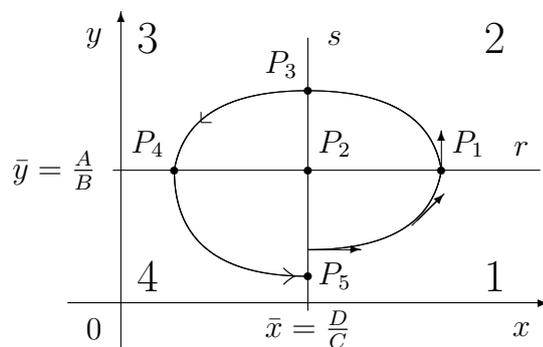


fig. 2

Prendiamo ora il punto iniziale $P_0 = (x_0, y_0)$ sulla retta s al di sotto di $P_2 = (\bar{x}, \bar{y})$ (fig. 2). Sia cioè $x_0 = \bar{x} = \frac{D}{C}$, $0 < y_0 < \bar{y} = \frac{A}{B}$. Il punto mobile $P(t) = (x(t), y(t))$ si muove verso destra, entra nella zona 1 e si dirige in alto a destra. Poiché nella zona 1 si ha $x'(t) > 0$, $x(t)$ è crescente e l'orbita si può scrivere come il grafico di una funzione di x , $y = y(x)$. Si può calcolare la derivata di questa funzione e si ottiene:

$$y'(x) = \frac{dy}{dx} = \frac{dy/dt}{dx/dt} = \frac{y'(t)}{x'(t)} = \frac{y(Cx - D)}{x(A - By)} = \frac{C - \frac{D}{x}}{\frac{A}{y} - B}$$

finché il punto mobile rimane nella zona 1, $C - \frac{D}{x}$ e $\frac{A}{y} - B$ sono entrambi positivi, $C - \frac{D}{x}$ cresce e $\frac{A}{y} - B$ decresce, quindi $y'(x)$ cresce. Ciò significa che l'orbita aumenta di pendenza al crescere di t (o di x), cioè rivolge la concavità verso il punto di equilibrio $P_2 = (\bar{x}, \bar{y})$, cioè "gira a sinistra". Ma allora, ad un certo istante, deve per forza intersecare la retta r ($y = \bar{y}$) in un certo punto P_1 (fig. 2). In P_1 la tangente è verticale, l'orbita entra nella zona 2 e si dirige in alto a sinistra. In modo analogo a prima, si vede che la pendenza dell'orbita diminuisce al crescere di y , quindi l'orbita continua a girare a sinistra e a un certo istante deve intersecare la retta s ($x = \bar{x}$) in un punto P_3 che si trova sopra P_2 . Da P_3 l'orbita entra nella zona 3, si dirige in basso a sinistra, interseca di nuovo r in un punto P_4 a sinistra di P_2 , entra nella zona 4, si dirige in basso a destra e infine interseca di nuovo s , con tangente orizzontale, in un punto P_5 che si trova sotto P_2 , ma nessuno ci assicura che P_5 coincida con P_0 .

Osserviamo che quando l'orbita si trova nella zona 3, il fatto che essa si diriga in basso a sinistra con la concavità rivolta verso P_2 non ci assicura che tagli la retta r , perché potrebbe anche dirigersi verso un punto dell'asse y . Ma questo non è possibile, perché l'asse y è anch'esso un'orbita, e 2 orbite diverse non possono intersecarsi. Analogamente quando l'orbita si trova nella

zona 4 non può dirigersi verso un punto dell'asse x , perché anche l'asse x è un'orbita.

Se il punto P_5 si trova sotto P_0 (come in fig. 2), è chiaro che l'orbita deve continuare a girare intorno a P_2 a spirale, allargandosi sempre più, perché un'orbita non può ripassare 2 volte per lo stesso punto, a meno che non sia un'orbita ciclica. Se il punto P_5 si trovasse sopra P_0 , è chiaro che l'orbita dovrebbe continuare a girare a spirale intorno a P_2 restringendosi sempre più, e allora potrebbero verificarsi 2 casi: o l'orbita tende a P_2 (si dice allora che P_2 è un fuoco stabile), oppure si avvicina sempre più a una certa orbita ciclica, detta ciclo limite.

In realtà, nel caso del modello di Lotka-Volterra, si può dimostrare che dev'essere $P_5 = P_0$ (qualunque sia P_0) e quindi tutte le orbite sono cicliche e le funzioni $x(t), y(t)$ sono periodiche. Infatti è facile trovare l'equazione di una generica orbita, dividendo la 2° equazione del sistema (1) per la 1°:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{dy/dt}{dx/dt} = \frac{y'}{x'} = \frac{y(Cx - D)}{x(A - By)}$$

Questa è un'equazione differenziale a variabili separabili nella funzione incognita $y(x)$ che rappresenta l'equazione di una generica orbita (in realtà bisognerebbe limitarsi ad un arco di orbita che si trovi tutto al di sopra della retta r , o tutto al di sotto di essa, perché nei punti di r si ha $x' = 0$ e non si può dividere per x') ed è di facile soluzione:

$$\frac{A - By}{y} dy = \frac{Cx - D}{x} dx \quad \int \left(\frac{A}{y} - B\right) dy = \int \left(C - \frac{D}{x}\right) dx$$

$$A \log y - By = Cx - D \log x + k$$

Posto $F(x, y) = Cx - D \log x + By - A \log y$, l'equazione della generica orbita è $F(x, y) = k$. Si dice che $F(x, y)$ è un integrale primo del sistema (1) e le orbite sono le sue curve di livello.

Osserviamo che $F(x, y)$ è la somma di una funzione della sola x e di una funzione della sola y :

$$F(x, y) = \varphi(x) + \psi(y), \text{ dove } \varphi(x) = Cx - D \log x, \psi(y) = By - A \log y$$

È facile studiare la funzione $\varphi(x)$: essa tende a $+\infty$ per $x \rightarrow 0^+$ e per $x \rightarrow +\infty$ e inoltre $\varphi'(x) = C - \frac{D}{x} > 0 \iff Cx > D \iff x > \bar{x} = \frac{D}{C}$, perciò $\varphi(x)$ è decrescente per $x < \bar{x}$, ha un minimo per $x = \bar{x}$ ed è crescente per $x > \bar{x}$. Il grafico di $\varphi(x)$ è disegnato in fig. 3.

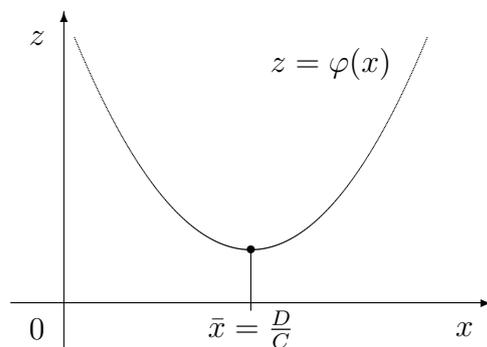


fig. 3

Il grafico di $\psi(y)$ è del tutto simile: $\psi(y)$ è decrescente per $y < \bar{y} = \frac{A}{B}$, ha un minimo per $y = \bar{y}$ ed è crescente per $y > \bar{y}$. Tornando alla fig. 2, l'orbita che passa per $P_0 = (\bar{x}, y_0)$ ha equazione $F(x, y) = \varphi(x) + \psi(y) = k$ dove naturalmente la costante k vale $k = \varphi(\bar{x}) + \psi(y_0)$. Intersecando questa orbita con la retta s (di equazione $x = \bar{x}$) si ottiene:

$$\varphi(\bar{x}) + \psi(y) = k = \varphi(\bar{x}) + \psi(y_0) \implies \psi(y) = \psi(y_0)$$

questo significa che le ordinate dei punti in cui l'orbita interseca s si ottengono intersecando il grafico di $\psi(y)$ con la retta orizzontale di ordinata $\psi(y_0) = By_0 - A \log y_0$. Per com'è fatto il grafico di $\psi(y)$, questi punti d'intersezione possono essere al massimo 2 (P_0 e P_3) e quindi deve essere $P_5 = P_0$, altrimenti ci sarebbero almeno 3 intersezioni (P_0, P_3, P_5), anzi in realtà ce ne sarebbero infinite, perché l'orbita avrebbe un andamento a spirale. Ciò basta a dimostrare che tutte le orbite sono cicliche.

L'orbita disegnata in fig. 2 (in cui bisogna immaginare $P_5 = P_0$) mostra chiaramente quale è l'andamento di $x(t), y(t)$. In P_0 i predatori sono al minimo e quindi le prede crescono velocemente, ma ciò favorisce i predatori che cominciano a crescere anche loro e ciò rallenta la crescita delle prede, che si ferma in P_1 ad un certo valore massimo $x(P_1)$. Poi i predatori aumentano ancora e le prede cominciano a diminuire; ciò sfavorisce i predatori, la cui crescita rallenta e si ferma ad un massimo in P_3 . Poi le prede diminuiscono ancora e i predatori cominciano a diminuire; ciò favorisce le prede, la cui diminuzione rallenta e tocca un minimo in P_4 . I predatori continuano a diminuire e le prede ricominciano ad aumentare; ciò favorisce i predatori, la cui diminuzione rallenta e tocca il minimo nel punto $P_5 = P_0$, da cui ricomincia il ciclo. Le oscillazioni delle prede anticipano di $\frac{1}{4}$ di giro quelle dei predatori e quindi l'orbita gira in senso antiorario.

I 4 parametri A, B, C, D del sistema differenziale (1) possono essere ridotti a 1 solo parametro esprimendo il sistema in forma adimensionale, scegliendo

delle opportune unità di misura per $x(t), y(t)$ e per il tempo t .

Poniamo $\bar{x} = \frac{D}{C}, \bar{y} = \frac{A}{B}$ (\bar{x}, \bar{y} sono le coordinate del punto di equilibrio P_2), $\bar{t} = \frac{1}{\sqrt{AD}}$ (\bar{t} è scelto come il valore a cui tende il periodo di percorrenza delle orbite quando esse si avvicinano a P_2 , diviso per 2π) e definiamo le nuove variabili $u = \frac{x}{\bar{x}}, v = \frac{y}{\bar{y}}, \tau = \frac{t}{\bar{t}}$ (il che equivale a prendere $\bar{x}, \bar{y}, \bar{t}$ come unità di misura di x, y, t). Con facili calcoli si vede che, con queste nuove variabili, il sistema (1) diventa:

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = \alpha u(1-v) \\ \frac{dv}{d\tau} = \frac{v(1-u)}{\alpha} \end{cases} \quad \text{con l'unico parametro} \quad \alpha = \sqrt{\frac{A}{D}} \quad (3)$$

Questo sistema differenziale ha 2 punti di equilibrio $(0, 0)$ e $(1, 1)$ e orbite di equazione $u - \log u + \alpha^2(v - \log v) = k$. La forma delle orbite dipende solo dal parametro α . Le fig. n° 1, 2, 3 fatte col computer mostrano le orbite nei 3 casi $\alpha = 1, \alpha = 2, \alpha = 0,5$ rispettivamente.

Una caratteristica particolare del modello di Lotka-Volterra, che lo rende difficilmente applicabile, è il fatto che esso non è “strutturalmente stabile”, e ciò è dovuto al fatto che tutte le orbite sono cicliche. Consideriamo una delle orbite più “esterne”, che è lontana dal punto di equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) e passa molto vicina all’asse x e all’asse y . Dal disegno delle orbite al computer appare chiaro che una piccola perturbazione casuale di $x(t)$ o $y(t)$ in un punto P_0 vicino agli assi può far estinguere le prede o i predatori, oppure spostare la soluzione su un’altra orbita vicina, la quale potrà poi allontanarsi molto dall’orbita originaria; quindi una piccola perturbazione può avere un effetto molto grande.

Inoltre nella parte di orbita più lontana dagli assi una perturbazione casuale può avere l’effetto opposto a quello che ci si aspetterebbe. Un aumento casuale di prede o predatori (per una grande natalità, eventi naturali particolarmente favorevoli, eccetera) rischia di condannare entrambi all’estinzione nell’altra metà del ciclo, perché sposta l’orbita verso l’esterno. Una diminuzione casuale di prede o predatori (ad esempio per la caccia) sposta l’orbita verso l’interno, verso il punto di equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) , e può salvare entrambi dall’estinzione.

Inoltre una volta che il punto $P(t) = (x(t), y(t))$ cambia orbita, rimane sulla nuova orbita e non si avvicina più all’orbita originaria, come sarebbe successo invece se l’orbita originaria si fosse avvicinata asintoticamente a un punto di equilibrio o ad un ciclo limite. Questo succede sempre nei modelli che hanno orbite tutte cicliche (detti “modelli conservativi”): gli spostamenti casuali da un’orbita ad un’altra sono “neutri”, non tendono ad annullarsi in seguito, come succede invece nei modelli in cui le orbite si dirigono verso punti di equilibrio o verso cicli limite. Quindi se si ha una successione continua di va-

riazioni casuali dell'ambiente, il punto $P(t) = (x(t), y(t))$ si muove a zig-zag e non è facile riconoscere la forma delle orbite dai dati reali, né tanto meno valutare la validità del modello.

Ci sono stati vari tentativi di applicare il modello di Lotka-Volterra a dati reali in cui si verificano oscillazioni più o meno cicliche del numero di individui di 2 specie viventi. Molti di questi tentativi erano destinati a fallire, a causa dell'instabilità strutturale delle orbite, di cui abbiamo parlato. Un esempio famoso è il tentativo che è stato fatto di applicare il modello ai dati riguardanti le linci (predatori) e le lepri (prede) del Canada, desunti dai registri della Hudson Bay Company nei 90 anni dal 1845 al 1935 (vedi fig. 4A, dove in ascisse ci sono gli anni e in ordinate le migliaia di capi catturati dai cacciatori di pellicce). Assumiamo che il numero di capi catturati sia proporzionale alla numerosità totale delle popolazioni di lepri e di linci, anche se questo può essere discutibile; d'altronde questo insieme di dati è uno dei pochi disponibili a lungo termine per l'interazione preda-predatore.

Le fig. 4A e 4B mostrano delle oscillazioni quasi periodiche (come ci si aspetterebbe) dal modello di Lotka-Volterra e la fig. 4C (in ascisse le lepri, in ordinate le linci) mostra un disegno schematico dell'"orbita" di $P(t) = (x(t), y(t))$ nei 13 anni dal 1875 al 1887, ottenuta congiungendo con 12 segmenti i 13 punti corrispondenti. Ma quel che è strano è che l'orbita sembra girare in senso orario e non in senso antiorario, come ci si aspetterebbe. Cioè le oscillazioni dei predatori (linci) precedono le oscillazioni delle prede (lepri) e non le seguono, come se fossero le lepri a mangiare le linci e non viceversa! Chiaramente qui c'è qualcosa che non va e ciò pone dei seri problemi d'interpretazione dei dati.

Per spiegare questa stranezza, nel 1973 Gilpin fece l'ipotesi che le lepri provocassero la morte delle linci passando loro qualche malattia. Fece un modello che includeva gli effetti dell'epidemia, lo risolse numericamente e trovò delle orbite che girano in senso orario, in buon accordo con la fig. 4C. Era forse questa la spiegazione giusta? Può darsi, anzi è davvero un'ottima idea: peccato però che non si conosca nessuna malattia del genere! Allora Gilpin suggerì che forse la "malattia" erano i cacciatori. In anni con scarsità di lepri essi probabilmente trovavano conveniente dedicarsi a qualche altra attività, ma quando le lepri aumentavano di nuovo di numero tornavano a catturarle. Essi però trovavano più conveniente catturare le linci che le lepri e quindi dedicavano più tempo alla caccia delle linci: così l'aumento delle lepri, lungi dal favorire le linci come dovrebbe, le danneggia, proprio come se le lepri mangiassero le linci.

Forse questa può essere davvero la spiegazione giusta. Recentemente però è stato suggerito che l'interazione lepri-linci abbia un carattere essenzialmente caotico anche in natura (come spesso succede in specie il cui tasso di crescita

subisce delle variazioni stagionali) e probabilmente la vera spiegazione non è stata ancora trovata.

Morale della favola: per spiegare un fenomeno naturale non basta inventare un modello matematico qualsiasi che si adatti, almeno vagamente, ai dati. Bisogna anche trovare una spiegazione plausibile del meccanismo del fenomeno, in tutti i suoi dettagli, cioè bisogna spiegare per quali motivi ci si aspetta che il modello proposto funzioni.

Mancano le fig 4A, 4B, 4C (forse da Murray?)

Quando nel 1926 Volterra elaborò il suo modello preda-predatore, lo usò per spiegare le oscillazioni della quantità di pesci pescati nel Mare Adriatico nei 10 anni dal 1914 al 1923 (compresi). Durante gli anni della prima guerra mondiale (1915-1918) la pesca fu molto ridotta, ma nonostante ciò la quantità di pesci nell'Adriatico, anziché aumentare, diminuì (al contrario di quel che ci si aspettava) e nei pesci pescati aumentò la percentuale di selaci (squali e simili), che non sono molto apprezzati come pesci commestibili, però sono predatori di altre specie di pesci commestibili più pregiati. Come spiegare tutto ciò?

Supponiamo di limitarci a 2 sole specie di pesci, una specie preda X e una specie predatore Y (le cui numerosità indichiamo come al solito $x(t), y(t)$) e applichiamo ad esse il modello di Lotka-Volterra, espresso dal sistema differenziale (1), supponendo che non venga praticata la pesca. Sia $(\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{D}{C}, \frac{A}{B})$ il punto di equilibrio e T il periodo con cui viene percorsa l'orbita ciclica che rappresenta l'evolversi nel tempo di $x(t), y(t)$ (naturalmente T varia da un'orbita all'altra). Ci interessa conoscere i valori medi x_m, y_m di $x(t), y(t)$ rispetto al tempo in un intero periodo, definiti come:

$$x_m = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt \quad y_m = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt$$

Dalla prima equazione del sistema (1) si ricava:

$$\frac{x'}{x} = A - By \quad By = A - \frac{x'}{x} \quad y = \frac{A}{B} - \frac{1}{B} \frac{x'}{x}$$

$$\begin{aligned} y_m &= \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{1}{T} \int_0^T \frac{A}{B} dt - \frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{B} \frac{x'(t)}{x(t)} dt = \\ &= \frac{1}{T} \frac{A}{B} T - \frac{1}{BT} [\log x(t)]_0^T = \frac{A}{B} - \frac{1}{BT} (\log x(T) - \log x(0)) = \frac{A}{B} = \bar{y} \end{aligned}$$

in quanto $x(T) = x(0)$ perché l'orbita è periodica. Quindi $y_m = \bar{y}$, e analogamente dalla seconda equazione del sistema (1) si ricava $x_m = \bar{x}$. I valori medi nel tempo di $x(t), y(t)$ coincidono con i loro valori di equilibrio (questo dipende dalla forma particolare del modello, non è vero in generale).

Cerchiamo ora di incorporare nel modello l'effetto della pesca. Supponiamo che ci siano N pescherecci e che ognuno di essi, nell'unità di tempo, peschi in media una certa percentuale p dei pesci presenti (p = probabilità che un pesce venga pescato nell'unità di tempo). Allora nell'unità di tempo verranno pescati in media $Npx(t)$ pesci della specie X e $Npy(t)$ pesci della specie Y , quindi il tasso di crescita $\frac{x'}{x}$ di $x(t)$ diminuirà di una quantità Np , e così

pure il tasso di crescita $\frac{y'}{y}$ di $y(t)$.

Posto $E = Np$ ($E =$ tasso di pesca), il sistema differenziale (1) diventerà:

$$\begin{cases} x' = x(A - By - E) \\ y' = y(Cx - D - E) \end{cases} \quad (4)$$

che è formalmente identico a (1) salvo il fatto che le costanti A, D sono sostituite rispettivamente da $A - E$ e $D + E$ (dev'essere $E < A$, altrimenti X si estinguerebbe in breve tempo, e di conseguenza anche Y).

Quindi si può applicare nuovamente il modello di Lotka-Volterra e si trova un nuovo punto di equilibrio $\tilde{P} = (\tilde{x}, \tilde{y}) = (\frac{D+E}{C}, \frac{A-E}{B})$, spostato in basso a destra rispetto all'equilibrio $\bar{P} = (\bar{x}, \bar{y}) = (\frac{D}{C}, \frac{A}{B})$ che si avrebbe in assenza di pesca (fig. 5). Detto α l'angolo che la retta $\bar{P}\tilde{P}$ forma con l'asse x , si ha $\tan \alpha = \frac{\bar{P}Q}{\tilde{P}Q} = \frac{E/B}{E/C} = \frac{C}{B}$, indipendente da E . Ciò significa che, al variare di E tra 0 e A , il punto \tilde{P} si sposta da \bar{P} a $P_1 = (\frac{D+A}{C}, 0)$ sulla retta $\bar{P}P_1$.

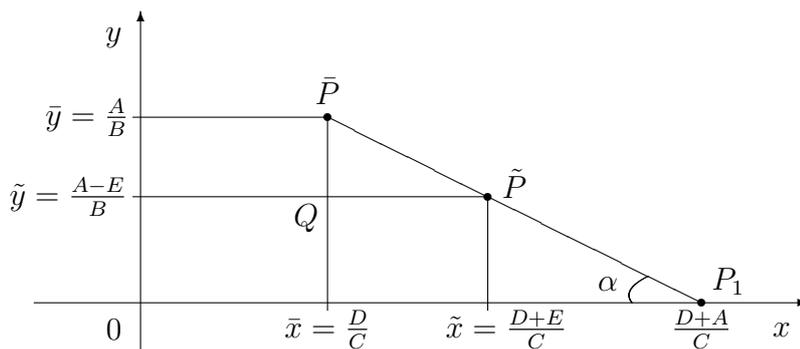


fig. 5

Più intensa è la pesca, più \tilde{P} è lontano da \bar{P} . Quando la pesca aumenta d'intensità, la quantità media dei pesci X (pesci commestibili = prede) aumenta anziché diminuire come ci si aspetterebbe. Invece la quantità media dei pesci Y (squali = predatori) diminuisce. Al contrario quando la pesca diminuisce (come nel Mare Adriatico negli anni 1915-1918) i pesci commestibili diminuiscono e gli squali aumentano. Questo significa che l'effetto della pesca sui predatori è predominante sull'effetto sulle prede: la pesca fa diminuire i predatori e questo provoca un aumento delle prede superiore alla diminuzione che la pesca da sola provocherebbe.

Spesso si ottiene un simile risultato contraddittorio quando si cerca di distruggere un insetto nocivo X mediante insetticidi, se l'insetto X è preda di un altro insetto Y . L'insetticida fa diminuire sia X che Y , ma l'effetto finale è un aumento di X , proprio il contrario di quel che si voleva.

Questo mette in rilievo un aspetto molto importante dei modelli matematici. Se si fa un modello di un certo fenomeno, le equazioni del modello permettono di prevedere come varia il fenomeno quando cambiano i parametri coinvolti nel modello. Si può quindi prevedere l'effetto di possibili cambiamenti ambientali (naturali o artificiali) prima ancora che essi avvengano, e comportarsi di conseguenza.