

**Modelli preda-predatore;  
o perché la percentuale di squali catturati nel Mar Mediterraneo  
crebbe drasticamente durante la I Guerra Mondiale.**

A metà degli anni venti il biologo Umberto D'Ancona studiava le variazioni delle popolazioni di varie specie di pesce che interagiscono l'una con l'altra. Nel corso di questa ricerche, si imbatté nei dati sulle percentuali di pesca di varie specie in diversi porti del Mediterraneo nel corso della prima guerra mondiale. In particolare, erano disponibili i dati sui selaci (squali, razze, etc), che non sono molto interessanti come cibo. I dati del porto di Fiume, negli anni 1914-1923 erano i seguenti:

1914	1915	1916	1917	1918
11.9%	21.4%	22.1%	21.1%	36.4%
1919	1920	1921	1922	1923
27.3%	16.0%	15.9%	14.8%	10.7%

D'Ancona era incuriosito dalla grande crescita della percentuale di selaci durante la guerra. Ovviamente, rifletteva, la crescita della percentuale di selaci era dovuta alla diminuzione dell'attività di pesca in quel periodo. Ma in che misura la diminuzione dell'intensità di pesca interferiva con la crescita delle popolazioni di pesce? La risposta a questa domanda interessava molto D'Ancona nelle sue ricerche sulla battaglia per l'esistenza fra specie in competizione. Interessava anche l'industria della pesca, dato che avrebbe avuto ovvie implicazioni nelle scelte dei metodi di pesca.

Ora, cosa distingue i selaci dai pesci commestibili è che i selaci sono predatori, mentre gli altri pesci sono le loro prede; i selaci ne dipendono per la propria sopravvivenza. Dapprima, D'Ancona pensò che questa fosse la ragione per il forte incremento dei selaci durante la guerra. Dato che l'attività di pesca era fortemente diminuita in quegli anni, aumentavano le prede disponibili per i selaci, che perciò si moltiplicarono rapidamente. Comunque, questa spiegazione non regge, perché nello stesso periodo era anche cresciuta la popolazione di pesci commestibili. La teoria di D'Ancona mostra solo che il numero dei selaci aumenta quando l'attività di pesca decresce; non spiega perché il calo di questa attività porta più benefici ai predatori che alle loro prede.

Dopo avere esaurito tutte le possibili spiegazioni biologiche di questo fenomeno, D'Ancona si rivolse ad un collega, il famoso matematico italiano Vito Volterra, nella speranza che quest'ultimo sarebbe riuscito a formulare un modello matematico dello sviluppo delle popolazioni di selaci e delle loro prede, il pesce commestibile, che avrebbe fornito a D'Ancona la risposta cercata. Volterra cominciò l'analisi di questo problema suddividendo tutti pesci in due popolazioni: quella delle prede  $x(t)$  e quella dei predatori  $y(t)$ . Poi, ritenne che le prede non competono molto intensamente fra loro nella ricerca di cibo perché questo è molto abbondante mentre la loro popolazione non è molto fitta. Quindi, in assenza di selaci, il pesce commestibile crescerebbe in accordo alla legge di Malthus  $\dot{x} = ax$ , per qualche costante positiva  $a$ . Inoltre, argomentava Volterra, il numero di contatti per unità di tempo fra prede e predatori è

$bxy$ , per qualche costante positiva  $b$ . Analogamente, Volterra concludeva che i predatori hanno un naturale tasso di decrescita  $-cy$  proporzionale al loro numero attuale, e che il loro numero aumenta ad un tasso  $dxy$  proporzionale al loro numero  $y$  e al numero delle loro prede  $x$ . Perciò:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy \\ \dot{y} &= -cy + dxy.\end{aligned}\tag{1}$$

Questo sistema di equazioni governa l'interazione dei selaci e del pescato in assenza di pesca. Analizzeremo attentamente questo sistema e ne deriveremo molte proprietà interessanti delle sue soluzioni. Introducendo poi l'effetto della pesca sul nostro modello, vedremo perché una riduzione dell'attività di pesca ha un effetto più favorevole ai selaci che al pescato. In effetti, se ne deriva il sorprendente risultato che la riduzione della pesca è in effetti deleteria per il pesce commestibile.

Osserviamo in primo luogo che (1) ha due posizioni di equilibrio  $x(t) = 0, y(t) = 0$  e  $x(t) = c/d, y(t) = a/b$ . La prima posizione di equilibrio ovviamente è per noi priva di interesse. Questo sistema ha anche la famiglia di soluzioni  $x(t) = x_0 e^{at}, y(t) = 0$  e  $x(t) = 0, y(t) = y_0 e^{-ct}$ . Perciò, sia l'asse  $x$  che l'asse  $y$  sono orbite di (1). Questo implica che ogni soluzione  $x(t), y(t)$  che inizia nel primo quadrante  $x > 0, y > 0$  al tempo  $t = t_0$  ci rimarrà per tutti i tempi futuri  $t \geq t_0$ .

Le orbite di (1), per  $x, y \neq 0$ , sono le curve soluzione dell'equazione del primo ordine

$$\frac{dx}{dy} = \frac{-cy + dxy}{ax - bxy} = \frac{y(-c + dx)}{x(a - by)}.\tag{2}$$

Questa equazione è separabile, dato che possiamo scriverla nella forma

$$\frac{a - by}{y} \frac{dx}{dy} = \frac{-c + dx}{x}.$$

Di conseguenza,  $a - \log y - by + c \log x - dx = k_1$ , per qualche  $k_1$ . Prendendo gli esponenziali di entrambi i membri otteniamo

$$\frac{y^a}{e^{by}} \frac{x^c}{e^{dx}} = K\tag{3}$$

per qualche costante  $K$ . Perciò, le orbite di (1) sono le famiglie di curve definite da (3), e queste curve sono *chiuse*, come ora dimostriamo.

**Lemma 1.** *L'equazione (3) definisce una famiglia di curve chiuse, per  $x, y > 0$ .*

PROOF. Il nostro primo passo consiste nel determinare il comportamento delle funzioni  $f(y) = \frac{y^a}{e^{by}}$  e  $g(x) = \frac{x^c}{e^{dx}}$  per  $x$  e  $y$  positive. A questo scopo, osserviamo che  $f(0) = 0, f(\infty) = 0$  e  $f(y) > 0$  per  $y > 0$ . Calcolando

$$f'(y) = \frac{ay^{a-1} - by^a}{e^{by}} = \frac{y^{a-1}(a - by)}{e^{by}},$$

vediamo che  $f(y)$  ha un unico punto critico in  $y = a/b$ . Di conseguenza,  $f(y)$  raggiunge il suo valore massimo  $M_y = (a/b)^a/e^a$  in  $y = a/b$ , e il grafico di  $f$  ha

la forma descritta in Figura 1a. Analogamente,  $g(x)$  raggiunge il suo massimo valore in  $M_x = (c/d)^c/e^c$  in  $x = c/d$ , e il grafico di  $g$  ha la forma descritta in Figura 1b.

Dall'analisi precedente, concludiamo che l'Equazione (3) non ha soluzioni  $x, y > 0$  per  $K > M_x M_y$ , e l'unica soluzione  $x = c/d, y = a/b$  per  $K = M_x M_y$ . Osserviamo prima di tutto che l'equazione  $x^c/e^{dx} = \lambda$  ha una soluzione  $x = x_m < c/d$  e una soluzione  $x = x_M > c/d$ . Quindi, l'equazione

$$f(y) = y^a e^{-by} = \left( \frac{\lambda}{x^c e^{-dx}} \right) M_y$$

non ha soluzioni  $y$  quando  $x$  è minore di  $x_m$  o maggiore di  $x_M$ . Ha un'unica soluzione  $y = a/b$  quando  $x = x_m$  o  $x = x_M$ , ed ha due soluzioni  $y_1(x)$  e  $y_2(x)$  per ogni  $x$  fra  $x_m$  e  $x_M$ . La soluzione più piccola  $y_1(x)$  è sempre più piccola di  $a/b$ , mentre la più grande  $y_2(x)$  è sempre più grande di  $a/b$ . Quando  $x$  tende a  $x_m$  o a  $x_M$ , sia  $y_1(x)$  che  $y_2(x)$  tendono a  $a/b$ . Di conseguenza, le curve definite da (3) sono chiuse per  $x$  e  $y$  positivi, e hanno la forma descritta in Figura 2. Inoltre, nessuna di queste curve chiuse (con l'eccezione di  $x = c/d, y = a/b$ ) contiene punti di equilibrio di (1). Perciò, tutte le soluzioni  $x(t), y(t)$  di (1), con  $x(0), y(0)$  positivi, sono funzioni *periodiche* del tempo. Vale a dire che ogni soluzione  $x(t), y(t)$  di (1), con  $x(0), y(0)$  positivi, ha la proprietà che  $x(t+T) = x(t)$  e  $y(t+T) = y(t)$  per qualche  $T$  positivo e per ogni  $t$ .

Ora, i dati di D'Ancona costituiscono in effetti una *media* su un periodo di un anno del numero relativo di predatori. Perciò, per poter confrontare questi dati con le previsioni fornite da (1), dobbiamo confrontare i "valori medi" di  $x(t)$  e  $y(t)$ , per ogni soluzione  $x(t), y(t)$  di (1). È notevole osservare che possiamo trovare questi valori medi anche se non possiamo calcolare esattamente  $x(t)$  e  $y(t)$ . Questo è il contenuto del Lemma 2.

**Lemma 2.** *Sia  $x(t), y(t)$  una soluzione periodica di (1), di periodo  $T > 0$ . Definiamo il valor medio di  $x$  e  $y$  come*

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt, \quad \bar{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt.$$

Allora,  $\bar{x} = c/d$  e  $\bar{y} = a/b$ . In altre parole, i valori medi di  $x(t)$  e  $y(t)$  sono i valori di equilibrio.

PROOF. Dividendo ambo i membri dell'equazione (1) per  $x$  otteniamo  $\dot{x}/x = a - by$ , cosicché

$$\frac{1}{T} \int_0^T \frac{\dot{x}(t)}{x(t)} dt = \frac{1}{T} \int_0^T [a - by(t)] dt.$$

Ora,  $\int_0^T \frac{\dot{x}(t)}{x(t)} dt = \log x(T) - \log x(0)$ , che è uguale a zero dato che  $x(T) = x(0)$ . Ne segue che

$$\frac{1}{T} \int_0^T by(t) dt = \frac{1}{T} \int_0^T a dt = a,$$

cosicché  $\bar{y} = a/b$ . Analogamente, dividendo entrambi i membri della seconda equazione di (1) per  $Ty(t)$  e integrando fra 0 e  $T$  otteniamo che  $\bar{x} = c/d$ .

Siamo ora pronti ad includere nel modello gli effetti della pesca. Osserviamo che la pesca causa un decremento della popolazione di pesce commestibile del tasso di  $\varepsilon x(t)$ , e fa decrescere la popolazione di selaci ad un tasso di  $\varepsilon y(t)$ . La costante  $\varepsilon$  dipende dall'intensità dell'attività di pesca: cioè dal numero di barche e reti presenti in mare. Perciò la situazione reale può essere descritta dal sistema differenziale modificato:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy - \varepsilon x = (a - \varepsilon)x - bxy \\ \dot{y} &= -cy + dxy - \varepsilon y = -(c + \varepsilon)y + dxy\end{aligned}$$

Questo sistema è esattamente lo stesso del precedente (per  $a - \varepsilon > 0$ ) con  $a - \varepsilon$  al posto di  $a$  e con  $c + \varepsilon$  al posto di  $c$ . Quindi, i valori medi di  $x(t)$  e di  $y(t)$  sono ora

$$\tilde{x} = \frac{c + \varepsilon}{d}, \quad \tilde{y} = \frac{a - \varepsilon}{b}.$$

Ne segue quindi che un moderato aumento della pesca provoca, in media, un aumento della quantità di pesce commestibile e un decremento del numero dei selaci. Viceversa, la riduzione dell'attività di pesca provoca un aumento numerico dei selaci e un *decremento* del pesce commestibile. Questo notevole risultato, noto come principio di Volterra, spiega i dati di D'Ancona, e risolve completamente il problema.

Il principio di Volterra ha una spettacolare applicazione al trattamento con gli insetticidi, che distrugge sia gli insetti predatori che i predati. Questo implica che l'uso degli insetticidi determinerà una crescita di quegli insetti la cui popolazione è tenuta sotto controllo da insetti predatori. Una notevole conferma è offerta da un insetto (*Icerya purchasi*) che, quando venne introdotto accidentalmente in America dall'Australia nel 1868 minacciò di distruggere l'industria americana degli agrumi. Come rimedio, venne introdotto il suo naturale predatore australiano, una coccinella (*Novius cardinalis*) che causò una riduzione del numero di *Iceryae*. Quando si scoprì che il DDT poteva distruggere le *Iceryae*, gli orticoltori ne fecero immediatamente uso nella speranza di ridurre ulteriormente la popolazione di questi parassiti. Invece, in accordo con il principio di Volterra, l'effetto fu l'aumento numerico delle *Iceryae*!

Curiosamente, molti ecologisti e biologi rifiutarono di accettare la validità del principio di Volterra. Essi osservarono che di fatto il comportamento oscillatorio predetto dal modello di Volterra non viene osservato in molti sistemi preda-predatore. Molti sistemi preda-predatore tendono invece col passare del tempo a raggiungere uno stato di equilibrio. La nostra risposta a queste critiche è che il sistema differenziale non intende essere un modello generale di interazione preda-predatore. Questo perché né il pesce commestibile e né i selaci competono intensamente fra loro per l'utilizzo delle risorse disponibili. Un modello più generale di interazioni preda-predatore è il sistema di equazioni differenziali

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax - bxy - ex^2 \\ \dot{y} &= -cy + dxy - fy^2.\end{aligned}$$

In questo caso, il termine  $ex^2$  riflette la competizione interna delle prede  $x$  a causa della limitazione di risorse esterne, e il termine  $fy^2$  riflette la competizione interna dei predatori a causa del numero limitato di prede disponibili.

Le soluzioni di questo sistema non sono, in generale, periodiche. In effetti, si può dimostrare che tutte le soluzioni  $x(t), y(t)$ , con  $x(0)$  e  $y(0)$  positivi, tendono definitivamente alla soluzione di equilibrio  $x = a/e, y = 0$  se  $c/d$  è maggiore di  $a/e$ . In questa situazione, il predatore si estingue, dato che la quantità di cibo disponibile è inadeguata alle sue necessità.

Sorprendentemente, alcuni ecologisti e biologi rifiutano di riconoscere come accurato anche questo modello più generale. Come controesempio, citano gli esperimenti del biologo-matematico G.F. Gause. In questi esperimenti, la popolazione era composta di due specie di protozoi, uno dei quali, il *Didinium nasutum*, si nutre dell'altro, il *Paramecium caudatum*. In tutti gli esperimenti di Gause, il *Didinium* distrusse rapidamente il *Paramecio*, per poi morire di fame. Questa situazione non può essere modellata dal sistema (6), perché nessuna soluzione di (6) con  $x(0)y(0) \neq 0$  può raggiungere  $x = 0$  o  $y = 0$  in tempo finito.

La nostra risposta a queste critiche è che il *Didinium* è un genere speciale e atipico di predatore. Da un lato, è un aggressore feroce e richiede una enorme quantità di cibo; un *Didinium* ha bisogno di un *Paramecio* fresco ogni tre ore. D'altra parte, il *Didinium* non muore perché la quantità di parameci è insufficiente. Questi continuano a moltiplicarsi, ma generano una prole più piccola. Perciò il sistema di equazioni (6) non fornisce un modello adeguato dell'interazione fra il *Paramecio* e il *Didinio*. Un modello migliore, in questo caso, è dato dal sistema di equazioni differenziali

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax - b\sqrt{xy} \\ \dot{y} &= \begin{cases} d\sqrt{xy}, & x \neq 0 \\ -cy, & x = 0 \end{cases} \end{aligned}$$

Si può dimostrare che ogni soluzione  $x(t), y(t)$  di (7) con  $x(0)$  e  $y(0)$  positivi raggiunge  $x = 0$  in tempo finito. Questo non contraddice il teorema di esistenza e unicità, dato che la funzione

$$g(x, y) = \begin{cases} d\sqrt{xy}, & x \neq 0 \\ -cy, & x = 0 \end{cases}$$

non ha derivate parziali rispetto a  $x$  o a  $y$ , per  $x = 0$ .

Infine, menzioniamo che ci sono in natura parecchie interazioni preda-predatore che non possono essere modellate da alcun sistema di equazioni differenziali ordinarie. Queste situazioni si verificano quando le prede sono provviste di un rifugio inaccessibile ai predatori. In questi casi, è impossibile fare qualunque tipo di previsione sul numero futuro di predatori e prede, dato che non siamo in grado di prevedere quante prede saranno abbastanza stupide da lasciare il loro rifugio. In altre parole, questo processo è *casuale*, piuttosto che *deterministico*, e quindi non può essere modellato da alcun sistema di equazioni differenziali ordinarie. Questo è stato verificato direttamente in un famoso esperimento di Gause. Questi mise cinque *Parameci* e tre *Didinium* ciascuno in trenta provette identiche, e dette a ciascun *Paramecio* un rifugio dal *Didinio*. Due giorni dopo, trovò i predatori morti in quattro provette, ed una popolazione mista contenente da due a trentotto *Parameci* nelle restanti ventisei provette.

Traduzione del paragrafo 4.10 del libro:  
Martin Braun, *Differential Equations and Their Applications*, Springer-Verlag,  
New York, 1993.

Per i riferimenti bibliografici vedere il testo originale.

*N.d.T.* I dati utilizzati da D'Ancona, professore dell'Università di Padova, si riferivano in realtà al solo Mare Adriatico.