

Modelli matematici in ecologia

Michele Scardi

L'uso di modelli matematici ha contribuito in maniera significativa allo sviluppo dell'Ecologia ed alla sua affermazione come disciplina autonoma. In particolare, l'impiego di tali strumenti ha rappresentato la diretta conseguenza dell'evoluzione in senso quantitativo degli studi ecologici che si è compiuta intorno alla metà del '900. In effetti, già nell'intervallo fra le due Guerre Mondiali, grazie soprattutto ai contributi contemporanei, ma indipendenti, di A.J. Lotka e di V. Volterra, erano stati formalizzati ed espressi sotto forma di modelli matematici i primi concetti essenziali per la comprensione della dinamica delle popolazioni e delle interazioni fra specie.

Tuttavia, è solo con l'affermarsi di una visione dei processi ecologici basata sull'analisi dei flussi energetici, fra gli anni '40 e '60, che l'uso dei modelli matematici si diffonde in Ecologia non soltanto a fini previsionali, ma soprattutto come strumento di ricerca e di sintesi delle conoscenze. E' del tutto ovvio, al di là delle motivazioni di natura teorica, che la crescente disponibilità di strumenti di calcolo ha poi favorito l'affermazione dell'uso dei modelli matematici in Ecologia non solo da parte di una ristretta cerchia di modellisti, ma anche da parte di un numero crescente di ricercatori.

Oltre a ciò, l'evoluzione degli strumenti di calcolo ha reso possibile anche lo sviluppo di nuovi approcci alla modellizzazione dei sistemi ecologici, che si sono affiancati a quelli più tradizionali, generalmente basati su sistemi di equazioni differenziali. Fra gli approcci più innovativi possono certamente essere annoverati quelli che hanno mutuato tecniche proprie dell'Intelligenza Artificiale, i quali sono favoriti non soltanto dalla crescita delle capacità computazionali, ma anche dalla disponibilità di una sempre più vasta mole di dati ecologici, che si rende disponibile attraverso l'uso diffuso di misurazioni strumentali e di tecniche di telerilevamento.

I modelli matematici utilizzati in Ecologia possono essere divisi in due grandi categorie che differiscono fra di loro sia per i metodi utilizzati sia per le finalità applicative. La prima di tali categorie è quella che comprende i modelli finalizzati alla simulazione dei processi ecologici ed all'analisi della loro dinamica mediante un approccio meccanicistico e riduzionistico, cioè basato sull'analisi e sulla scomposizione dei processi più rilevanti in un certo numero di sottoprocessi più semplici e quindi più adatti ad essere incorporati nelle equazioni differenziali che formano il modello stesso. La seconda categoria, invece, comprende i modelli che consentono di stimare i valori di una o più variabili ecologiche sulla base dei valori noti di un insieme di altre variabili a cui si attribuisce un ruolo predittivo.

I modelli che appartengono alla prima categoria possono essere definiti, in ragione dell'approccio utilizzato e dei metodi di calcolo impiegati, come *modelli analitici*, mentre quelli che appartengono alla seconda, basati spesso su approcci di tipo statistico e, in particolare su approcci regressivi più o meno complessi, possono essere definiti come *modelli empirici*.

Un esempio molto semplice di modello analitico è rappresentato dal modello sviluppato indipendentemente da A.J. Lotka nel 1925 e da V. Volterra nel 1926, a cui si è già fatto cenno, e che simula le interazioni fra le popolazioni di due specie, una delle quali è predatrice

dell'altra. Questo modello è il capostipite di una vastissima schiera di modelli matematici che sono stati utilizzati in Ecologia per simulare processi anche molto più complessi.

La formulazione originale del modello è rappresentata da un semplice sistema di equazioni differenziali ordinarie, ovvero:

$$\frac{dN_1}{dt} = rN_1 - aN_1N_2$$

$$\frac{dN_2}{dt} = baN_1N_2 - mN_2$$

dove N_1 ed N_2 rappresentano il numero degli individui che compongono la popolazione delle prede e dei predatori, r è il tasso di accrescimento della popolazione della specie preda, a è un coefficiente che descrive la capacità del predatore di catturare la preda quando essa viene incontrata, b è un coefficiente che esprime l'efficienza del predatore nel convertire l'energia fornita dalle prede consumate ed m è il tasso di mortalità della popolazione della specie predatrice. N_1 ed N_2 sono dette *variabili di stato*, mentre tutti gli altri tassi e coefficienti sono *parametri* del modello, che si assumono come costanti.

I risultati di una simulazione effettuata mediante un modello come quello appena presentato possono essere rappresentati sia come andamento delle variabili di stato in funzione del tempo, sia come evoluzione dello stato del sistema nel piano definito dalle variabili di stato (detto *spazio delle fasi*). Nel caso specifico del modello di Lotka-Volterra, il primo tipo di rappresentazione mostra le oscillazioni periodiche delle popolazioni delle prede e dei predatori, con i massimi ed i minimi della seconda che seguono quelli della prima con uno sfasamento pari ad un quarto del periodo dell'oscillazione. Nel secondo tipo di rappresentazione l'evoluzione del sistema è descritta dalla traiettoria di un punto le cui coordinate sono le abbondanze delle due specie: le oscillazioni periodiche delle dimensioni delle due popolazioni nel tempo si traducono quindi nell'evoluzione del punto che descrive lo stato del sistema lungo una traiettoria chiusa e sempre uguale.

Un modello analitico anche molto semplice, come quello appena illustrato, si presta ad essere utilizzato come base per la costruzione di modelli di gran lunga più complessi, sia mediante l'introduzione di altri processi e di altre variabili di stato, sia mediante l'espansione del livello di dettaglio utilizzato per quelli già considerati.

Va precisato, a questo proposito, il fatto che in genere i modelli ecologici, così come gli ecosistemi reali che essi simulano, hanno una dinamica strettamente legata alle variazioni di grandezze esterne che non sono controllate da parte delle diverse componenti degli ecosistemi stessi. Fra queste grandezze, dette *funzioni forzanti*, possono essere annoverate, ad esempio, la radiazione solare, la temperatura, le precipitazioni, etc.

Una delle principali difficoltà nello sviluppo di modelli ecologici è da ricercarsi nella definizione di scale spaziali e temporali appropriate, poichè gli ecosistemi reali che vengono simulati spesso non hanno limiti spaziali ben definiti e le loro componenti sono caratterizzate da dinamiche molto eterogenee (es. cicli vitali di ore per le alghe unicellulari o di anni per i pesci).

Non meno delicata è la scelta dei valori dei parametri dei modelli. Molti parametri, ad esempio quelli che traducono dei processi fisiologici, sono noti, almeno in termini di intervalli di variazione, in quanto sono stati misurati direttamente in condizioni naturali o di laboratorio. Tuttavia, data la enorme complessità dei sistemi ecologici, molti altri parametri possono essere stimati soltanto per analogia o in rapporto a considerazioni di tipo teorico.

In funzione del tipo di variabili di stato utilizzate si possono riconoscere almeno tre tipi fondamentali di modelli ecologici: i modelli biodemografici, che simulano la dinamica di popolazioni, i modelli bioenergetici, che simulano i flussi di energia in uno o più ecosistemi, ed i modelli biogeochimici, che simulano i cicli della materia. Le variabili di stato saranno espresse nei diversi casi citati in unità di misura appropriate: nel caso dei modelli biogeochimici, ad esempio, si utilizzeranno unità di massa, eventualmente rapportate a superfici o volumi.

La seconda categoria di modelli matematici utilizzata in Ecologia, ovvero quella dei modelli empirici, comprende una enorme varietà di tipologie, che vanno da semplici regressioni lineari a formulazioni ed algoritmi anche molto complessi. Un semplice esempio di questo tipo di modello è quello che fornisce una stima della produzione primaria del fitoplancton (PP) in un ecosistema acquatico sulla base del fatto che essa è direttamente proporzionale ad altre grandezze, quali la biomassa fitoplanctonica (B), la radiazione solare alla superficie (I_0) e la trasparenza dell'acqua (Z_p):

$$PP = a \cdot B \cdot I_0 \cdot Z_p$$

L'uso di modelli empirici è particolarmente importante in un'epoca in cui la crescita dell'informazione disponibile è più veloce della crescita della nostra comprensione dei processi ecologici. Infatti, su questo tipo di modelli sono basate molte applicazioni pratiche, come, ad esempio, la stima di grandezze di interesse ecologico da dati telerilevati o da misure strumentali.

Lo sviluppo di qualsiasi modello si compie in tre fasi successive, spesso reiterate fino al raggiungimento di un risultato soddisfacente. Tali fasi sono dette, in particolare, di *formulazione*, *calibrazione* e *validazione*.

La *formulazione* di un modello implica essenzialmente la scelta delle variabili di stato, la conversione in funzioni matematiche più o meno complesse dei processi considerati come rilevanti ai fini della simulazione e la selezione dei parametri e delle scale spazio-temporali più appropriati per le finalità della simulazione stessa. La *calibrazione* del modello viene effettuata facendo variare uno o più parametri ed analizzando la risposta del modello, fino ad ottenere un funzionamento realistico di quest'ultimo. Anche se i valori di molti parametri sono effettivamente disponibili, le semplificazioni adottate in fase di formulazione rendono sempre necessari tali aggiustamenti. La *validazione*, infine, è la procedura mediante la quale si verifica se un modello riesce a riprodurre con sufficiente accuratezza il funzionamento del sistema reale, generalmente in rapporto ad un insieme di dati non utilizzati per la calibrazione del modello.

Come già affermato, i modelli matematici sono uno strumento essenziale per lo sviluppo dell'Ecologia. In particolare, si può affermare che, anche se i modelli matematici ecologici possono essere usati in chiave previsionale, è soprattutto quando essi vengono impiegati come strumenti di studio e di formalizzazione di ipotesi e di conoscenze che possono contribuire efficacemente all'avanzamento della nostra comprensione dei processi ecologici.

Una delle vie attraverso le quali questo tipo di uso dei modelli matematici può contribuire ad una migliore comprensione dei processi simulati è quella dell'analisi di sensibilità. Facendo variare opportunamente i parametri o le funzioni forzanti dei modelli analitici o i valori delle variabili predittive dei modelli empirici è possibile analizzare le variazioni dei valori predetti dai modelli, ottenendo utili informazioni sull'importanza relativa dei primi nel determinare i secondi.

In generale, comunque, si può affermare che nessun modello può essere al tempo stesso generalizzabile, semplice ed accurato. Soltanto due di tali proprietà possono essere ottimizzate

simultaneamente ed è quindi possibile sviluppare modelli semplici e generalizzabili, ma scarsamente accurati, oppure modelli semplici ed accurati, ma non generalizzabili.

Come già accennato per ciò che riguarda gli sviluppi più recenti e quelli futuri dell'uso di modelli matematici in Ecologia, va sottolineato il ruolo che può essere giocato da modelli basati su approcci derivati dai campi dell'informatica e dell'Intelligenza Artificiale.

In particolare, sono sempre più frequenti le applicazioni delle reti neurali artificiali, le quali si comportano come degli approssimatori universali, ovvero sono in grado di riprodurre qualsiasi tipo di relazione quantitativa, per quanto complessa, a condizione che siano disponibili dati a sufficienza. La possibilità di estendere facilmente l'insieme delle grandezze predittive nei modelli empirici e di creare modelli complessi senza che il modellista debba definire una particolare formulazione rende l'uso delle reti neurali molto promettente, soprattutto in rapporto al miglior sfruttamento dell'informazione disponibile ed alla semplicità dell'aggiornamento dei modelli. Inoltre, la flessibilità di questi strumenti consente di integrare con facilità dati, elementi di conoscenza ed addirittura altri modelli, in modo tale da generare modelli di sintesi che incorporano efficacemente tutta l'informazione disponibile. Anche l'uso di algoritmi genetici o di automi cellulari è stato sperimentato con successo e sarà alla base di molti dei futuri sviluppi delle applicazioni di modelli matematici in Ecologia.