

Cappio Borlino, Aldo; Di Cola, Giuseppe; Matteucci, Gino (1990) *I Modelli compartimentali nello studio della dinamica delle popolazioni naturali*. Bollettino della Società sarda di scienze naturali, Vol. 27 (1989/90), p. 77-114. ISSN 0392-6710.

<http://eprints.uniss.it/3261/>

ISSN: 0392-6710

VOL. XXVII

S. S. S. N.

1989/90

BOLLETTINO

della

SOCIETÀ SARDA
DI SCIENZE NATURALI

La Società Sarda di Scienze Naturali ha lo scopo d'incoraggiare e stimolare l'interesse per gli studi naturalistici, promuovere e sostenere tutte le iniziative atte alla conservazione dell'ambiente e costituire infine un Museo Naturalistico Sardo.

S.S.S.N.
SOCIETÀ SARDA di SCIENZE NATURALI

Via Muroni, 25 - 07100 Sassari.

CONSIGLIO DIRETTIVO (1989-1991)

Presidente: Bruno Corrias.
Segretario: Malvina Urbani.
Consiglieri: Franca Dalmasso, Alberto Mario Manca, Giacomo Oggiano, Maria Pala e Antonio Torre.
Revisori dei Conti: Aurelia Castiglia, Enrico Pugliatti e Rosalba Villa.
Collegio Probiviri: Tullio Dolcher, Lodovico Mossa e Franca Valsecchi.

Consulenti editoriali per il XXVII Volume:

Prof. Pier Virgilio ARRIGONI (Firenze)
Prof. Antonello CROVETTI (Pisa)
Prof. Riccardo DE BERNARDI (Pallanza)
Prof. Paolo Roberto FEDERICI (Pisa)
Prof. Ireneo FERRARI (Ferrara)
Prof. Paola GASTALDO (Genova)
Prof. Jean Marie GEHU (Parigi)
Prof. Nullo Glauco LEPORI (Sassari)
Prof. Fiorenzo MANCINI (Firenze)
Prof. Enio NARDI (Firenze)
Prof. Walter ROSSI (Firenze)

Direttore Responsabile: Prof. Bruno CORRIAS
Redattore: Prof. Silvana DIANA

Autorizzazione Tribunale di Sassari n. 70 del 29.V.1968

I modelli compartimentali nello studio della dinamica delle popolazioni naturali

ALDO CAPPIO BORLINO¹, GIULIO DI COLA², GIOVANNI MARRAS¹

¹ Istituto di Matematica e Fisica dell'Università
Corso Angioi, 4 - 07100 Sassari

² Dipartimento di Matematica dell'Università
Via Università, 12 - 43100 Parma

Cappio Borlino A., Di Cola G., Marras G., 1990 - **The compartmental models in the study of natural populations dynamics**. Boll. Soc. Sarda Sci. Nat., 27: 77-114.

Compartmental models are in common use in the study of many biological, agricultural and economic systems. The present paper is an attempt for a review of the great potentialities of the compartmental model originally proposed by ARGENTESI, DE BERNARDI and DI COLA (1974 a,b) for the study of the dynamics of single species populations with continuous recruitment.

By means of this mathematical model it is possible to derive a simple methodology for an indirect estimation of some dynamic parameters which are not directly evaluable with experiments but which are essential for the biological interpretation of the biotic and abiotic interactions of the populations.

The examples which are reported of application of the compartmental model to several experimental situations show that the methodology may be used to evidence the regulatory and perturbatory processes acting on fecundity and mortality rates of populations.

In the compartmental framework the population dynamics can also be expressed as biomass in order to evaluate the population production.

The parameters of the ordinary differential equations can be estimated via linear programming, which easily permits the introduction of constraints on the parameter value, and the derivative estimation via base function, that avoids the error amplifications of the numerical derivative.

KEY WORDS: Compartmental models, population dynamics, fecundity and mortality rates.

PREMESSA

Gli studi della dinamica delle popolazioni orientati in senso matematico sono focalizzati essenzialmente sulla ricerca di metodologie idonee alla determinazione ed all'analisi delle fluttuazioni stagionali della densità delle popolazioni naturali, la cui scala temporale è tale da poter considerare ininfluenti o trascurabili gli effetti associati all'insorgenza di mutazioni, alla selezione ed alla deriva genetica.

L'interesse si accentra in particolare sulla possibilità di pervenire ad una stima indiretta di alcuni parametri di dinamica di popolazione, quali i tassi di sviluppo, di natalità e di mortalità che nelle popolazioni naturali per lo più non sono suscettibili di valutazioni sperimentali dirette, ma la cui conoscenza si è rivelata essenziale per un'interpretazione corretta delle interazioni biotiche ed abiotiche che regolano la struttura e la dinamica delle popolazioni.

Le tecniche di calcolo basate sulle così dette «tavole di sopravvivenza» consentono di risolvere il suddetto problema di stima, limitatamente però a quelle popolazioni la cui riproduzione si verifica in intervalli di tempo discreti ed isolabili all'interno del ciclo vitale (Poole, 1974). La valutazione dei parametri dinamici rimane invece una questione aperta nel caso delle popolazioni a reclutamento continuo (anche per questo caso, tuttavia, non mancano contributi teorici di particolare interesse).

In termini matematici, il nucleo teorico del problema della dinamica delle popolazioni può essere riassunto dalla seguente relazione:

$$[1] \quad \Delta N / \Delta t = N r(t)$$

dove $r(t)$ rappresenta il tasso istantaneo del cambiamento della densità della popolazione (N), valutabile a sua volta come:

$$[2] \quad r(t) = b(t) - d(t)$$

in cui $b(t)$ misura il tasso istantaneo di natalità e $d(t)$ il tasso istantaneo di mortalità. Il problema si riduce allora alla ricerca di un metodo atto a valutare i tassi $b(t)$ e $d(t)$ a partire dalle osservazioni sperimentali di $N(t)$.

Tra le diverse strade che sono state indicate a questo scopo le piu' significative sembrano essere quelle originariamente proposte da Elster e da Edmondson. Il metodo suggerito da ELSTER (1954) consiste nel postulare una sorta di coefficiente di rinnovamento della popolazione, da porre eguale al reciproco del tempo di sviluppo dell'uovo e/o dell'embrione (T_e). Moltiplicando tale coefficiente per il numero delle uova e/o degli embrioni (E) presenti nella popolazione si ottiene il numero dei nuovi nati per giorno (BN):

$$[3] \quad E/T_e = B N$$

dove B rappresenta il tasso finito di natalità. In questo modo, per ogni dato intervallo di tempo, può essere calcolato un nuovo valore di (N), che esprime una sorta di «densità potenziale» della popolazione. La differenza tra questo valore potenziale ed il valore di (N) effettivamente osservato permette poi di stimare il tasso di mortalità.

La metodologia proposta da Edmondson (1960, 1968, 1972) si differenzia per la scelta di un modello di crescita continua e di tipo esponenziale, laddove Elster ipotizza un modello di crescita discreta e di tipo lineare. Posto:

$$[4] \quad N(t) = N_0 \exp(rt)$$

il parametro (r) può essere calcolato a partire dalle densità della popolazione misurate in differenti valori del tempo:

$$[5] \quad r = [\ln N(t) - \ln N_0]/t$$

Se poi, seguendo Elster, si pone:

$$[6] \quad B = E/T_e N$$

dove:

B = tasso unitario di natalità

E = numero attuale di uova e/o embrioni

T_e = tempo di sviluppo dell'uovo e/o dell'embrione, generalmente derivato da osservazioni su individui sperimentali

N = densità attuale della popolazione

il metodo di Edmondson consente di stimare il tasso istantaneo di natalità (b), a partire da (B), nel modo seguente:

$$[7] \quad b = \ln(1 + B)$$

Infine, la sostituzione nella relazione [2] dei valori di (r) e di (b) ottenuti dalle equazioni [5] e [7] consente la determinazione del tasso istantaneo di mortalità (d).

Sia il modello di Elster che quello di Edmondson soffrono della limitazione di non considerare la dinamica delle uova, il cui insieme viene trattato esclusivamente come una sorta di «serbatoio» per il reclutamento di nuovi individui nella popolazione; entrambi i modelli, inoltre, sono vincolati dalla necessità di ripetere le osservazioni sperimentali ad intervalli di tempo il più possibile prossimi ai tempi di sviluppo delle uova. Un grosso limite interessa infine l'intero quadro teorico che si costruisce a partire dalla relazione [1]. Essa sottintende, infatti, che la popolazione studiata sia riducibile ad un insieme di individui tutti identici. Mentre nelle popolazioni naturali esiste almeno un parametro le cui variazioni si riflettono in differenze delle proprietà biologiche degli individui, che sono assai significative e determinanti rispetto ai comportamenti dinamici della popolazione: l'età. Si comprende pertanto come rivesta particolare interesse l'approccio alla determinazione dei parametri dinamici in funzione, oltre che del tempo, dell'età degli individui della popolazione.

Se indichiamo con $n(a, t)$ la densità della popolazione di età (a) al tempo (t), la densità della popolazione di età ($a + \Delta a$) al tempo ($t + \Delta t$) può essere espressa dalla seguente equazione alle differenze finite:

$$[8] \quad n(a + \Delta a, t + \Delta t) = n(a, t) [1 - d(a, t)\Delta a]$$

dove $d(a, t)$ è il tasso unitario di mortalità per la popolazione della classe di età (a). E, poiché il termine $[1 - d(a, t)\Delta a]$ rappresenta evidentemente un coefficiente di sopravvivenza, l'equazione [8] si rivela del tutto simile alla matrice di Leslie (1948). Scritta la [8] in forma matriciale, si ottiene infatti:

$$[9] \quad N^{n+1} = M^n N^n$$

dove:

$$N^n = [n(a_1, t_1), n(a_2, t_2), \dots, n(a_r, t_r), \dots]^T$$

e

$$M^n = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & \dots & b_r \\ 1-d_1 & 0 & \dots & \cdot \\ 0 & 1-d_2 & \dots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \dots & \cdot \\ \cdot & \cdot & 1-d_{r-1} & 0 \end{bmatrix}$$

D'altra parte, lo sviluppo dell'equazione [8] in serie ed un semplice passaggio al limite portano alla seguente equazione alle derivate parziali (Rotenberg, 1973):

$$[10] \quad \delta n(a,t)/\delta t + \delta n(a,t)/\delta a = -d(a,t)n(a,t)$$

che è manifestamente equivalente all'equazione originaria [1], scritta in una forma che rende esplicita la strutturazione della popolazione in differenti classi di età e sottoposta ad un passaggio al limite. Essa descrive il processo continuo di sviluppo della popolazione. All'equazione [10] debbono essere associate le seguenti condizioni iniziali e ai bordi:

$$[11] \quad n(a,0) = n_0(a)$$

$$[12] \quad n(0,t) = \int_0^{\infty} b(a',t)n(a',t)da$$

dove $b(a',t)$ esprime il tasso unitario di fecondità.

Nelle popolazioni naturali, però, l'età degli individui non è un parametro facilmente determinabile; per cui pare più opportuno sostituirla con un'altra grandezza (ad esempio l'età fisiologica, le dimensioni, il peso o la stadio di sviluppo) che risulti direttamente misurabile e che possa, a sua volta, essere messa in relazione con l'età. Indicando con (s) la nuova variabile legata all'età e con $(V_s = ds/dt)$ il tasso di variazione di (s) , l'equazione [10] diventa (Sisko e Streifer, 1969):

$$[13] \quad \delta n(s,t)/\delta t = \delta[V_s n(s,t)]/\delta s = -d(s,t)n(s,t)$$

con $0 < s < L$, se (L) rappresenta l'età al di sopra della quale nessun individuo della popolazione sopravvive.

Malgrado la sostituzione del parametro età con la grandezza osservabile (s) , lo studio della dinamica delle popolazioni naturali continua a scontrarsi con la difficoltà di valutare sperimentalmente la variabile $n(s,t)$, in quanto la densità della popolazione in esame può di solito essere osservata solamente in relazione a dei sotto-intervalli finiti della variabile di sviluppo (s) . Ciò pone problemi di campionamento non sempre facili da risolvere.

I MODELLI COMPARTIMENTALI

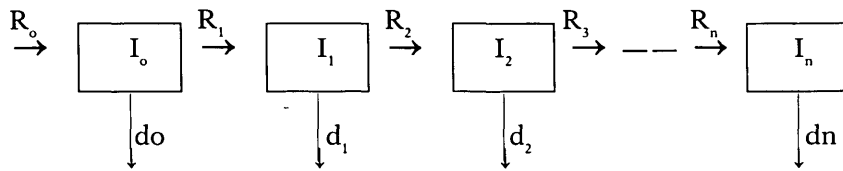
Dal quadro teorico che si è presentato a grandi linee nel paragrafo precedente discende che lo studio della dinamica delle popolazioni naturali a reclutamento continuo può essere facilitato da una metodologia che consenta di stimare i parametri dinamici relativi a ciascuno degli stadi di sviluppo in cui la popolazione possa essere convenientemente suddivisa (ARGENTESI, DE BERNARDI, DI COLA e GIUSANI, 1973; ARGENTESI, DE BERNARDI e DI COLA, 1974 a e b; DE BERNARDI e DI COLA, 1976; ARGENTESI, DE BERNARDI e DI COLA, 1978).

Quando l'intervallo $(0,L)$ viene suddiviso in un insieme di sottointervalli finiti, l'equazione [13] può essere approssimata con il seguente sistema di equazioni differenziali ordinarie, che fanno passare il modello da una struttura a parametri distribuiti ad una struttura a parametri concentrati:

$$[14] \quad \begin{aligned} dN_k/dt &= R_k - R_{k+1} - dk(t)N_k \\ k &= 1, 2, \dots, n \end{aligned}$$

dove (n) è il numero degli stadi di sviluppo o classi di età in cui la popolazione è stata suddivisa, i termini R_k rappresentano i tassi di trasferimento tra i diversi stadi ed R_0 è evidentemente il tasso di riproduzione, infine il termine $dk(t)N_k$ indica il tasso di mortalità relativo allo stadio (k) .

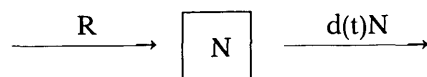
Il modello può essere rappresentato graficamente nel modo seguente:



Si può inoltre porre:

$$[15] \quad R_0 = \sum b_k(t)N_k$$

dove (b_k) è diverso da zero solo per gli stadi riproduttivi. Inoltre, recuperando l'originario suggerimento di Elster ed Edmondson, si può stabilire che R_k sia approssimato da N_k/T_k , in cui T_k misura il tempo medio di permanenza di ciascun individuo della popolazione nello stadio (k) . In tale approssimazione i diversi stadi di sviluppo isolati nell'intera popolazione sono rappresentati da una successione di compartimenti omogenei, mentre i processi di nascita, di sviluppo e morte vengono descritti come flussi di input, di output e di connessione fra i diversi compartimenti. È ovvio che la complessità del modello da utilizzare concretamente nei diversi casi di studio dipende dalla complessità delle popolazioni esaminate. Il caso più semplice è evidentemente quello del modello ad un solo stadio, che si riduce allo schema:

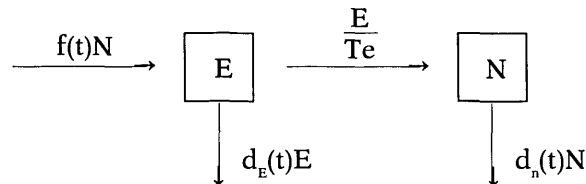


descritto dall'equazione differenziale:

$$[16] \quad dN/dt = R - d(t)N$$

che, quando (R) sia posto eguale a E/T , riporta al metodo di stima suggerito da Edmondson, e può pertanto essere utilizzata proficuamente nella soluzione di problemi di stima simili a quelli affrontati da questo autore: ad esempio, un modello di questo tipo può essere adeguato per la descrizione delle caratteristiche dinamiche di una popolazione di rotiferi.

Una schematizzazione più complessa, in grado tra l'altro di tenere conto della dinamica delle uova, è quella a due compartimenti, del tipo:



che corrisponde al sistema di equazioni:

$$[17] \quad \begin{aligned} dE/dt &= f(t)N - E/Te - d_e(t)E \\ dN/dt &= E/Te - d_n(t)N \end{aligned}$$

A partire dal modello [17] o da una sua estensione è possibile attingere una stima dei più significativi parametri dinamici di una qualsivoglia popolazione naturale con reclutamento continuo sulla base di un semplice algoritmo numerico (ARGENTESI, DE BERNARDI e DI COLA, 1974 a) che si riporta in appendice.

Per quanto specificamente concerne il modello [14], è il caso di notare che esso è suscettibile di successive complicazioni non solo, come è ovvio, nel senso dell'aumento del numero degli stadi di sviluppo, ma anche per quanto riguarda il numero dei parametri rispetto ai quali una popolazione può essere suddivisa in stadi approssimativamente omogenei. La suddivisione per classi di età, o per sottointervalli di una sola variabile (s) legata all'età, rappresenta infatti il caso più semplice di «collasso» in una dimensione di un generale spazio parametrico (S) ad (n) dimensioni, che il modello compartimentale considera suddiviso in (k) celle di volume finito (ARGENTESI, DE BERNARDI e DI COLA, 1978). In questo caso più generale il sistema di equazioni differenziali [14] è sostituito dal sistema:

$$[18] \quad dN_i(t)/dt + \Sigma P_{ij}(t) - \Sigma Q_{ij}(t) = d_i(t)N_i(t)$$

dove le P_{ij} rappresentano i flussi della cella (i) alle celle (j), mentre le Q_{ij} rappresentano i contributi attivi dalle celle (j) alla cella (i). Chiaramente si ha che $P_{ij} = -Q_{ji}$, mentre il caso $P_{ij} = 0$ significa l'assenza di un flusso nella direzione dalla cella (i) alla cella (j).

Un'altra possibile estensione del modello compartimentale, di cui diremo nel seguito, riguarda la sua ridefinizione in termini di biomassa, che consente tra l'altro di valutare la produzione di una popolazione nel senso di WINBERG (1971).

È inoltre il caso di evidenziare che la trasformazione delle equazioni [14] in termini discreti rispetto alla variabile temporale, quale si ottiene con il metodo di Euler, consente una rappresentazione matriciale del modello simile alla matrice di Leslie, che, ponendo per semplicità $t=1$, assume la forma suggerita da Di Cola:

$$[19] \quad N^{(n+1)} = \begin{bmatrix} (1-1/T_1-d_1) & b_2 \dots & b_{2,1} & b_2 \\ 1/T_1 & (1-1/T_2-d_2) & \dots & 0 \\ 0 & 1/T_2 & & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & (1/T_{2,1}) \quad (1-d_2) \end{bmatrix} N^n$$

dove N^n rappresenta il vettore delle densità della popolazione, cioè l'insieme dei valori della densità della popolazione nelle varie classi di età o di dimensione o di peso o di stadio di sviluppo, al tempo (t_n).

Questa forma di schematizzazione del modello compartimentale si rivela di particolare utilità nei casi in cui il modello venga applicato allo studio di popolazioni che presentano una strutturazione stabile in classi di età.

Infine, un ulteriore affinamento del modello compartimentale consente di superare parzialmente il limite imposto all'approssimazione dall'accettazione dell'ipotesi di Elster ed Edmondson, secondo la quale un unico tempo di sviluppo (T_i) è attribuito a tutti gli individui della popolazione presenti nello stadio (i). Si dimostra infatti (MANETSCH, 1976; GUTIERREZ e BAUMGAERTNER, 1984) che, quando lo stadio di sviluppo (i) viene suddiviso in (k) sottostadi, i tempi impiegati dagli individui ad evolvere attraverso lo stadio (i) vengono distribuiti secondo una funzione di densità di Erlang:

$$[20] \quad y(t) = K/T [t^{k-1}/(k-1)!] \exp(-kt/T)$$

con media (T) e varianza (T^2/K). Il valore di (K) può essere stimato sulla base dei dati relativi al tempo di sviluppo (Fig. 1).

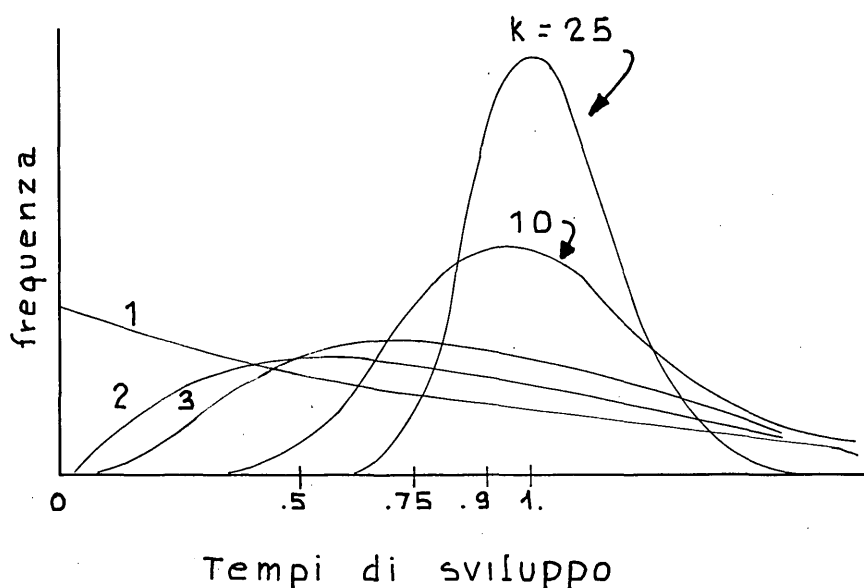


Fig. 1 - Funzioni della densità di probabilità di Erlang per tempi di sviluppo normalizzati, al variare di (k).

APPLICAZIONI DEL MODELLO COMPARTIMENTALE AD ALCUNE SITUAZIONE SPERIMENTALI

Il modello compartimentale [14] ha trovato proficua applicazione in diverse situazioni sperimentali, rispetto alle quali esso è in grado di fornire utili informazioni di interesse biologico, soprattutto riguardo ai fattori di regolazione e di perturbazione che possono agire in modo determinante sui tassi di fecondità e di mortalità delle popolazioni naturali.

Sotto questo aspetto riveste un particolare interesse l'applicazione del modello allo studio della dinamica di una popolazione di *Daphnia hyalina* Leydig del Lago Maggiore (DE BERNARDI, 1974; DE BERNARDI e GIUSSANI, 1975), piccolo crostaceo (cladocero) appartenente allo zooplancton. Con un modello a tre compartimenti sono stati ottenuti i risultati riportati in Fig. 2 sui tassi di mortalità relativi allo stadio giovanile e a quello degli individui adulti. D'altro canto,

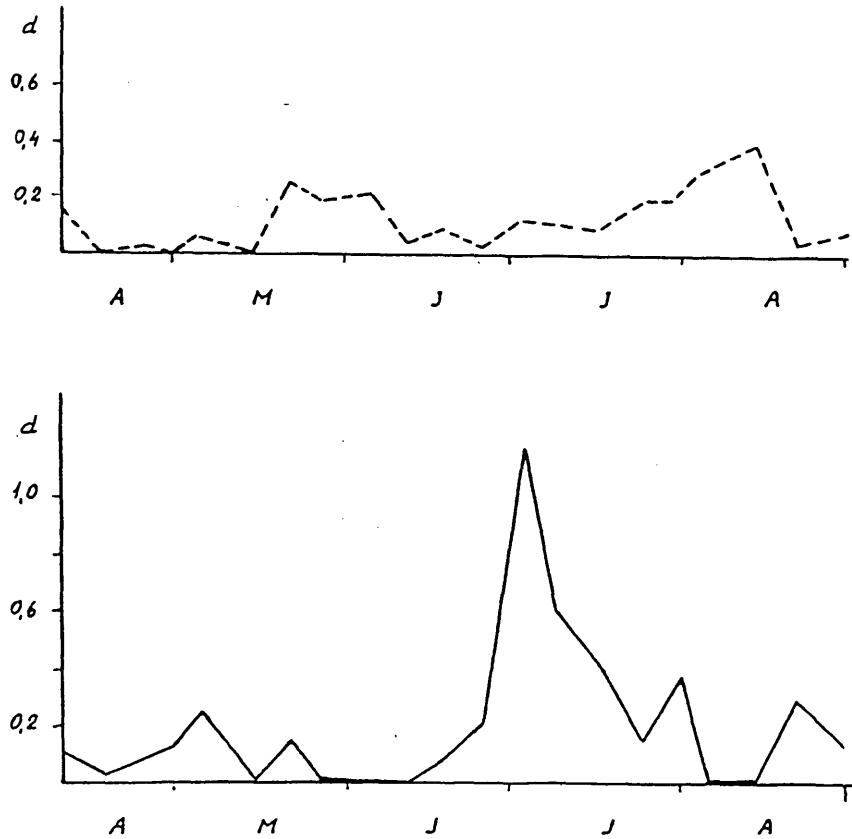


Fig. 2 - Tassi istantanei di mortalità di individui giovani (—) e adulti (-----) di una popolazione di *Daphnia hyalina* nel lago Maggiore (DE BERNARDI, 1974).

il tasso unitario di mortalità della popolazione di *Daphnia* appare legato alla densità delle popolazioni di due predatori invertebrati: *Leptodora kindtii* e *Bythotrephes longimanus* (Fig. 3). L'analisi dei risultati sperimentali consentita dal modello compartimentale non solo mostra che le due specie di predatori agiscono come regolatori della popolazione di *Daphnia*, ma evidenzia anche che la predazione è decisamente selettiva, con un'azione preferenziale sui componenti della popolazione di dimensioni più ridotte. A tale meccanismo di predazione selettiva si deve pertanto attribuire la maggiore responsabilità del calo repentino della densità della popolazione di *Daphnia* che si osserva nei mesi estivi (Fig. 4).

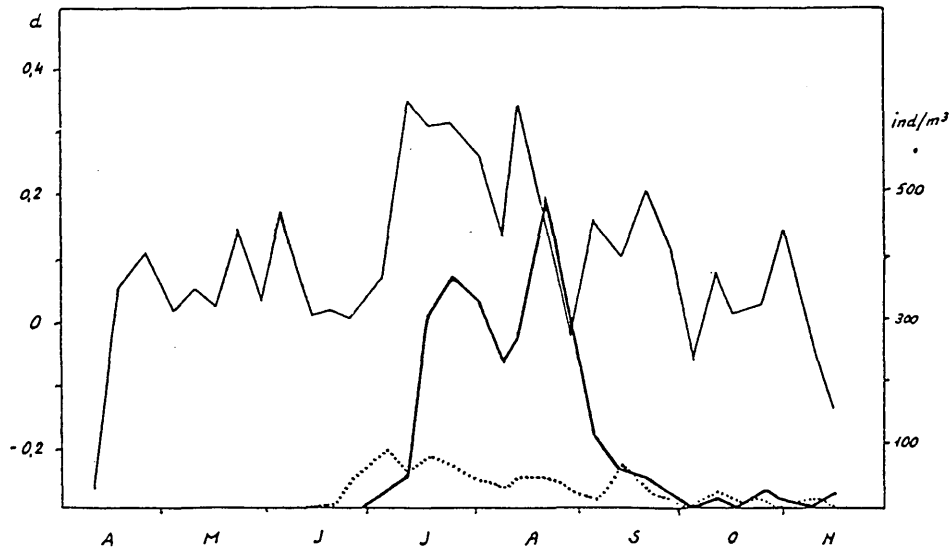


Fig. 3 - Tasso istantaneo di mortalità d (—) di una popolazione di *Daphnia* e densità delle popolazioni di *Leptodora kindtii* (—) e di *Bythotrephes longimanus* (....) nel lago Maggiore (DE BERNARDI, 1974).

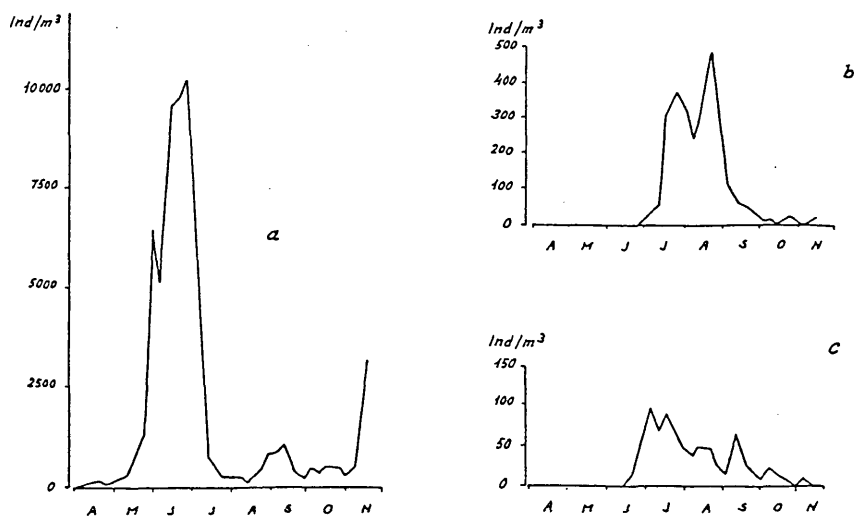


Fig. 4 - Densità delle popolazioni di *Daphnia hyalina* (a), *Leptodora kindtii* (b) e *Bythotrephes longimanus* (c) nel lago Maggiore (DE BERNARDI, 1974).

Le fluttuazioni del tasso istantaneo di fecondità sembrano invece collegate sia alla disponibilità di risorse alimentari che alla temperatura dell'acqua. Questi due fattori determinano pertanto la capacità del sistema di sostenere la popolazione di *Daphnia*; vale a dire che essi si comportano come fattori di perturbazione, nel senso della teoria di WILBERT (1970, 1971).

L'ipotesi formulata originariamente da MILNE (1961) e sviluppata poi da Wilbert considera le popolazioni naturali come dei sistemi controllati, rispetto ai quali i diversi fattori indipendenti dalla densità della popolazione agiscono come effetti di perturbazione dei livelli attuali della densità, sia modificandoli direttamente sia influenzando la «carrying capacity» dell'ecosistema. I meccanismi che dipendono dalla densità della popolazione sono pensati invece come fattori di regolazione, capaci di riportare il sistema alle condizioni di equilibrio.

La teoria di Wilbert si può pertanto considerare come il tentativo di fondere le due ipotesi fondamentali e contrastanti, con le quali si è cercato di comprendere i meccanismi cui imputare le fluttuazioni stagionali subite dalla densità delle popolazioni naturali: l'ipotesi che evidenzia in primo luogo la rilevanza dei fattori abiotici (temperatura, disponibilità di risorse alimentari, etc.) (ANDREWARTHA e BIRCH, 1954) e l'ipotesi che, al contrario, sottolinea il ruolo prevalente dei fattori legati alla densità ed alle interazioni tra popolazioni (tasso di crescita, competizione, predazione, parassitismo) (VOLTERRA, 1926; NICHOLSON, 1933, 1954; LOTKA, 1956).

I risultati derivanti dall'applicazione del modello compartimentale allo studio della popolazione di *Daphnia* sembrano confermare la teoria di Milne e Wilbert circa i ruoli complementari giocati dai fattori biotici e abiotici nella dinamica delle popolazioni naturali.

Un modello compartimentale a quattro stadi si è rivelato particolarmente proficuo nello studio della dinamica di popolazione di insetti polivoltini (CAVALLORO, DELRIO e DI COLA, 1975), per i quali risulta particolarmente difficile definire la struttura interna della popolazione e la sua evoluzione. Infatti, nonostante sia possibile individuare un definito numero di generazioni durante un ciclo annuale, la natura continua della riproduzione e della mortalità ed i sovrapporsi degli stadi di vita rendono difficoltosa la valutazione dei parametri relativi ai processi caratteristici quali la fecondità, lo sviluppo e la mortalità, a partire dalla semplice conoscenza della den-

sità di popolazione. Una popolazione del Dittero Tripetide *Dacus oleae* Gmelin (mosca delle olive) è stata suddivisa in quattro stadi fondamentali di sviluppo: uova, larve, pupe, adulti. Se si indicano con E,L,P,A le densità rispettive dei quattro stadi, la dinamica della popolazione può essere descritta in termini di bilancio continuo col seguente sistema di equazioni differenziali ordinarie:

$$\begin{aligned}
 [21] \quad & dE/dt = F - R_E - M_E \\
 & dL/dt = R_E - R_L - M_L \\
 & dP/dt = R_L - R_P - M_P \\
 & dA/dt = R_P - M_A
 \end{aligned}$$

dove:

F rappresenta il tasso di fecondità (cioè il numero di uova deposte nell'unità di tempo da una data popolazione);

R_E , R_L , R_P rappresentano rispettivamente i tassi di sviluppo delle uova, delle larve e delle pupe (cioè il numero di individui che passano allo stadio successivo nell'unità di tempo);

M_E , M_L , M_P , M_A rappresentano rispettivamente i tassi di mortalità delle uova, delle larve, delle pupe e degli adulti (cioè il numero degli individui che muoiono nell'unità di tempo), intendendo per mortalità quella globale dovuta sia a cause biotiche che abiotiche, al netto del tasso di migrazione per ciò che concerne gli adulti (che evidentemente sono l'unica componente ad essere interessata da fenomeni migratori).

Indicando poi con (H) la fertilità (intesa come tasso di uova che effettivamente si schiudono) data da:

$$H = F - M_E$$

si può porre:

$$H = A \cdot F_p \cdot h$$

dove F_p rappresenta il rapporto dei sessi, (h) il tasso unitario di fertilità (cioè il numero di uova schiuse per femmina nell'unità di tempo) ed (A), come già detto, il numero degli adulti.

Poiché nel caso delle popolazioni di *Dacus oleae* è assai difficile ottenere una rappresentazione adeguata dei tassi di sviluppo relati-

vi ai diversi stadi, pare particolarmente utile accogliere il suggerimento di Elster ed Edmondson, assumendo che la distribuzione per età di uova, larve e pupe in ogni compartimento sia uniforme; onde, indicando rispettivamente con T_E , T_L , T_P i tempi di sviluppo di uova, larve e pupe, i relativi tassi di sviluppo possono essere espressi nel modo seguente:

$$R_E = E/T_E; R_L = L/T_L; R_P = P/T_P$$

Infine, il sistema [21] può essere riscritto come segue:

$$\begin{aligned}
 [22] \quad & dE/dt = A \cdot F_p \cdot h - E/T_E \\
 & dL/dt = E/T_E - L/T_L - m_L \cdot L \\
 & dP/dt = L/T_L - P/T_P - m_P \cdot P \\
 & dA/dt = -P/T_P - m_A \cdot A
 \end{aligned}$$

dove m_L , m_P , m_A rappresentano i tassi unitari di mortalità.

A questo punto lo scopo del modello diventa quello di stimare, a partire da osservazioni ad intervalli discreti di tempo della densità di popolazione dei vari stadi, i parametri dinamici:

$$h, m_L, m_P, m_A$$

che si suppongono dipendere dal tempo, nell'ipotesi che siano noti il rapporto tra i sessi ed i tempi di sviluppo relativi ai diversi stadi.

Una preventiva regolarizzazione dei dati sperimentali, ottenuta con l'uso di funzioni «spline» cubiche naturali (GALLIGANI, 1972), e la successiva stima dei parametri determinata con un metodo differenziale diretto (ARGENTESI, DE BERNARDI e DI COLA 1974a; vedi appendice), hanno condotto ai risultati che vengono riportati in Fig. 5.

La mortalità larvale è dovuta soprattutto alla parassitizzazione da parte degli Imenotteri Calcicidi *Pnigalio mediterraneus* Ferr. et Del. ed *Eupelmus urozonus* Dalm., che agiscono particolarmente sulla seconda generazione del *Dacus oleae*. Questi parassiti, che hanno raggiunto un tasso di parassitizzazione del 70% nella prima generazione, non sono però efficaci sulla terza generazione, probabilmente a causa delle modificate condizioni ambientali in senso a loro sfavorevole.

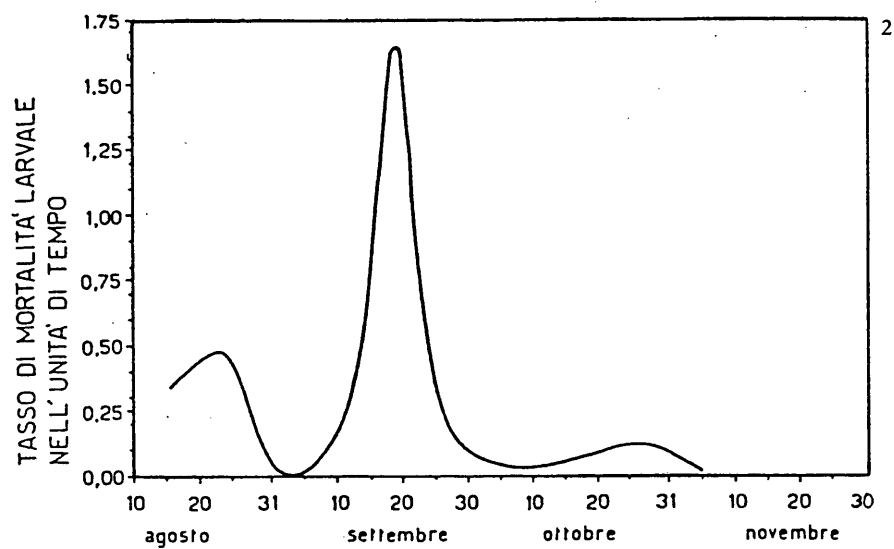
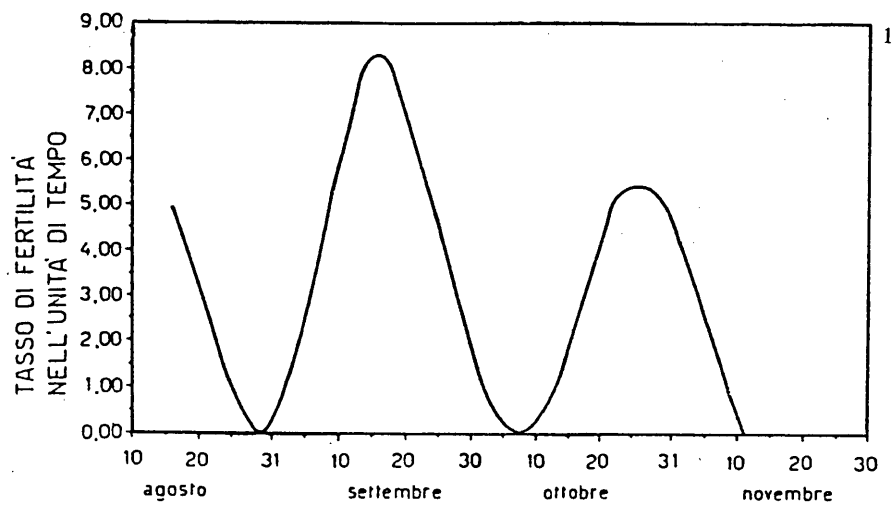


Fig. 5a - Stima dei parametri relativi alla fertilità, alla mortalità della specie (1) delle larve (2), in una popolazione di *Dacus oleae* Gmel. (CAVALLARO, DELRIO e DI COLA, 1975).

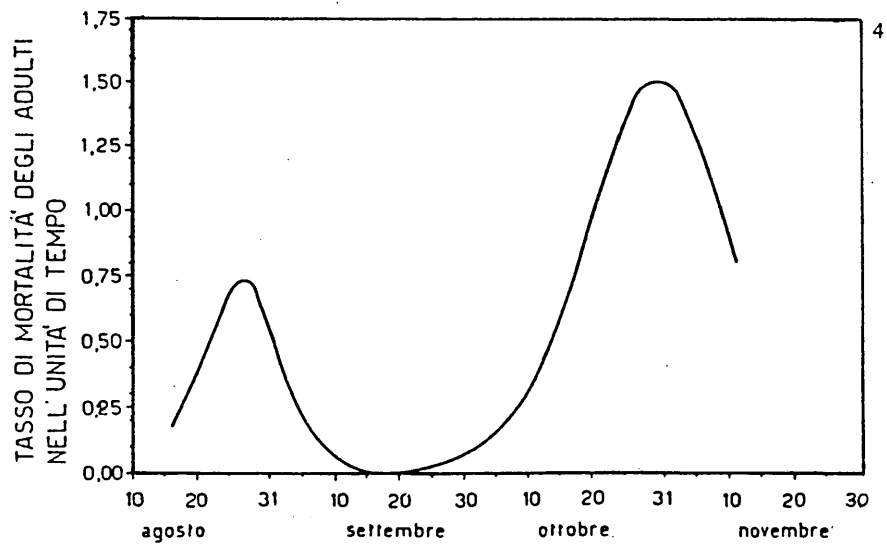
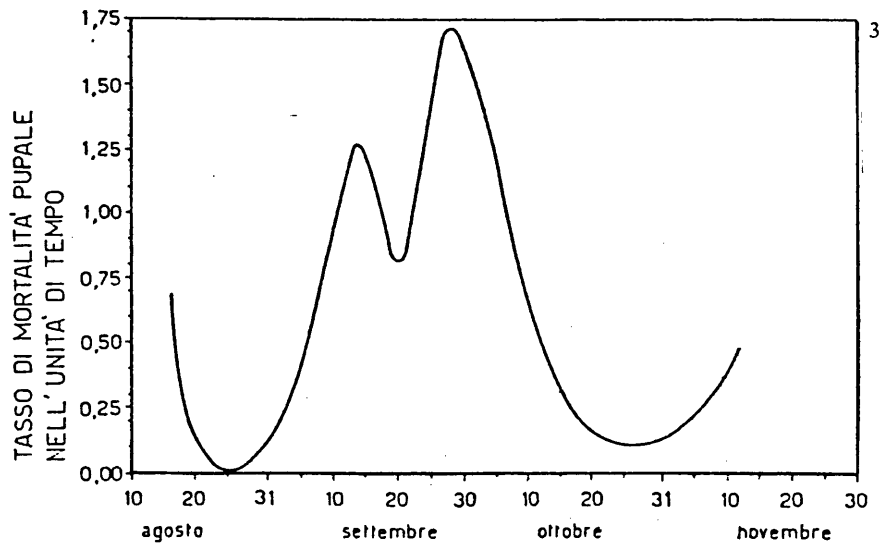


Fig. 5b - Stima dei parametri relativi alla fertilità, alla mortalità delle pupe (3) degli adulti (4), in una popolazione di *Dacus oleae* Gmel. (CAVALLARO, DELRIO e DI COLA, 1975).

Eupelmus urozonus oltre che parassitizzare le larve, è anche parassita delle pupe (nonché iperparassita su *Pnigalio mediterraneus*). Questo fatto spiega sia il picco di mortalità dovuto alla presenza di detto parassita, sia i due picchi di mortalità pupale, di cui il primo è contemporaneo al picco di mortalità larvale ed è dovuto alla stessa causa, mentre il secondo, spostato di circa 15 giorni, è dovuto alla conseguenza della parassitizzazione delle larve che hanno dato origine alle successive pupe.

I due massimi che si osservano nella mortalità degli adulti si possono riferire: il primo, più accentuato, agli adulti sfarfallati dalle pupe del terreno (che hanno quindi vissuto per alcuni mesi) ed il secondo alle peggiorate condizioni ambientali.

Si può infine osservare come la fertilità vari notevolmente nel tempo, con ogni probabilità a causa di diversi fattori ambientali, quali il clima, le possibilità alimentari, la qualità delle olive in cui si sono sviluppate le larve, ecc.

Di notevole interesse è un'applicazione del modello con due compartimenti allo studio dei processi rilevanti della dinamica di popolazione del Dittero Tripetide *Ceratitis capitata* Wied (mosca mediterranea della frutta) (CAVALLORO e DI COLA, 1980), uno degli insetti agrariamente più dannosi, in quanto le sue larve manifestano una larga polifagia, potendosi evolvere a spese di circa duecento specie di piante coltivate.

L'importanza di questa applicazione discende dal fatto che essa costituisce un buon esempio della flessibilità e della potenzialità di sviluppo dei modelli compartimentali: in effetti essa dimostra che le equazioni del modello possono essere adattate a considerare l'effetto di diversi fattori esterni che possono determinare i processi evolutivi della densità di una popolazione naturale, quali l'immigrazione e l'emigrazione; così come possono tenere conto delle situazioni in cui il tasso di crescita relativo ad uno stadio di sviluppo, oltre a dipendere dalla densità dello stadio precedente, risponde con un certo ritardo alle variazioni di tale densità.

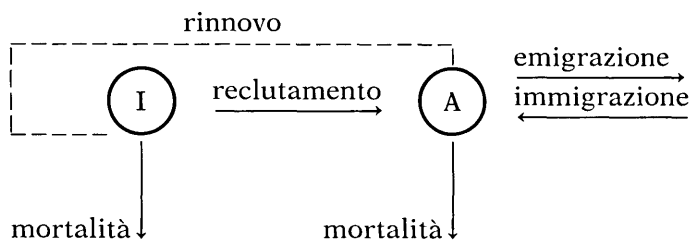
Il modello in parola si riferisce ad una popolazione di ceratite in un ambiente agrumicolo in condizioni naturali e ne descrive la dinamica con riguardo a due stadi fondamentali di sviluppo: lo stadio preimmaginale, che viene a comprendere uova, larve e pupe, e lo stadio adulto.

Indicando con $I(t)$ la popolazione degli stadi preimmaginale e con $A(t)$

la popolazione degli adulti, si possono scrivere le equazioni differenziali:

$$[23] \quad \begin{aligned} dI/dt &= f(t)qA - f(t-\tau)SI(t)qA(t-\tau) - \mu_I(t)I \\ dA/dt &= f(t-\tau)SI(\tau)qA(t-\tau) - \mu_A(t)A(t) - e_A(t) + i_A(t) \end{aligned}$$

che descrivono i processi rappresentati graficamente dalla figura:



con il seguente significato dei simboli:

$f(t)$ è il tasso di fecondità;

q è il rapporto tra i sessi;

$SI(\tau)$ rappresenta la frazione di uova che si sviluppa fino allo stadio adulto;

$e_A(t)$ è il tasso di emigrazione;

$i_A(t)$ è il tasso di immigrazione;

$\mu_s(t)$ è il tasso di mortalità negli stadi preimmaginali;

$\mu_A(t)$ è il tasso di mortalità degli adulti.

La dinamica della popolazione è pertanto descritta da un sistema di equazioni differenziali con ritardo (τ), che esprime il tempo che intercorre tra il processo di ovideposizione ed il processo di reclutamento alla classe adulta.

Il danno causato dall'ovideposizione della ceratite è valutabile in termini di fecondità (numero delle uova deposte); di conseguenza il danno causato dalla popolazione ad ogni istante dipende dalla densità della popolazione femminile, e quindi indirettamente dalla densità iniziale, dai tassi di sviluppo, mortalità e migrazione ed ovviamente dai fattori ambientali che li influenzano.

Per quanto concerne la fecondità, e di conseguenza l'attacco ai frutti, si può adottare un modello specifico che tiene conto dei principali fattori che la influenzano, quali la fertilità e relativi fattori

di contenimento, dovuti all'eventuale impiego di agenti biologici, alla recettività della frutta e alla effettiva quantità di frutta disponibile. Una volta assegnati i parametri e le condizioni iniziali è possibile simulare la dinamica di una popolazione di ceratite con riferimento ad uno specifico ambiente. La Fig. 6 rappresenta l'evoluzione di una popolazione di *Ceratitis capitata* relativa ai due stadi di vita e la relativa infestazione, calcolata in riferimento ad una superficie di 10 are di agrumeto a clementine.

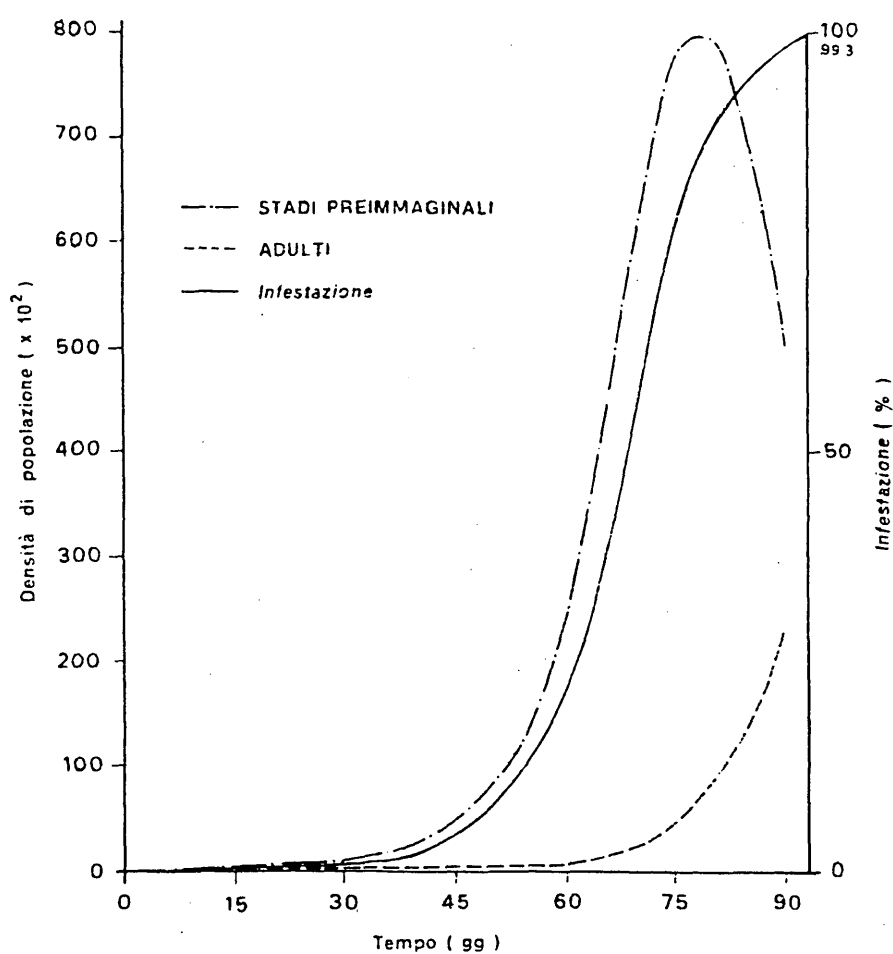


Fig. 6 - *Ceratitis capitata* Wied: andamento della popolazione negli stadi preimmaginale ed adulto in funzione del tempo e relativa infestazione (CAVALLORO e DI COLA, 1980).

Particolarmente nella formulazione in termini matriciali [19], il modello compartimentale può essere applicato con buoni risultati anche allo studio della dinamica interna di alcuni sistemi macroscopici, ad esempio ai sistemi forestali, periodicamente sottoposti al taglio e continuamente rinnovati. Dato che il processo di crescita degli alberi dura svariati anni, la trattazione di un sistema forestale con un modello matematico che ne consente la strutturazione in diverse classi di età pare in effetti di notevole convenienza.

Poiché, d'altro lato, si trova che il volume degli alberi è mediamente legato all'età da una relazione di tipo logistico, gli stadi di sviluppo intermedi possono essere selezionati sulla base del volume, in modo da coprire interamente il periodo in cui la crescita è più rapida; mentre la prima e l'ultima classe di età rappresentano rispettivamente la parte iniziale e quella finale della curva di crescita.

Un modello compartimentale a cinque stadi di sviluppo è stato utilmente applicato all'analisi dei dati relativi alla produzione di un bosco ceduo dell'Italia centrale (DI COLA e CANALI, 1979). La curva di produzione degli alberi è stata suddivisa in cinque stadi, a ciascuno dei quali corrisponde uno specifico valore del tempo di sviluppo, stimato con un semplice procedimento grafico (Fig. 7).

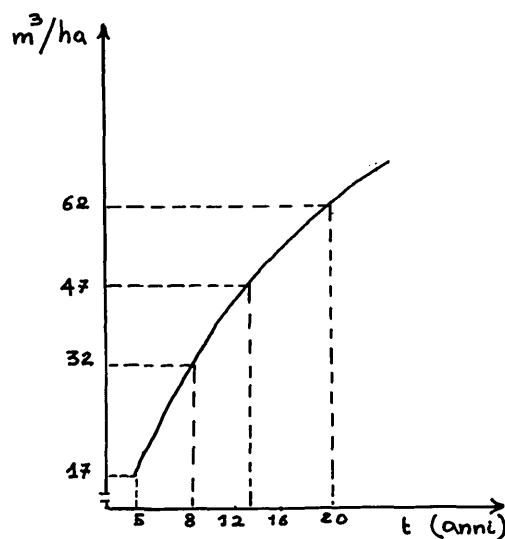


Fig. 7 - Produzione di un bosco ceduo presso Stroncone (TN). Suddivisione in 5 stadi di sviluppo.

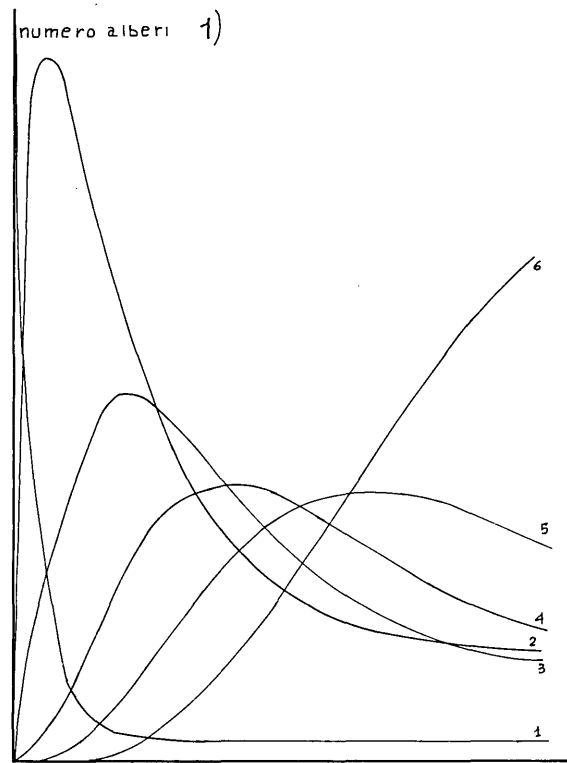


Fig. 8 - Densità della popolazione di alberi nei diversi stadi (vedi Fig. 7).

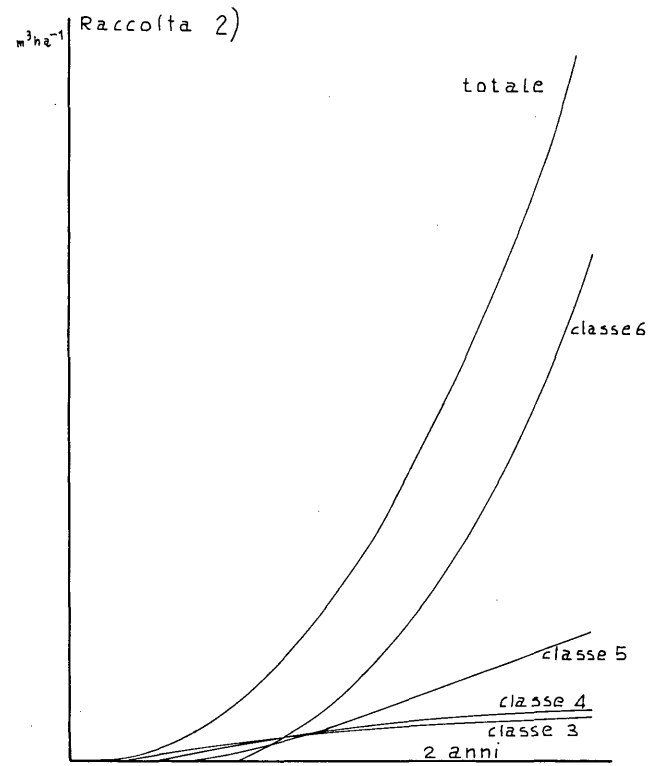


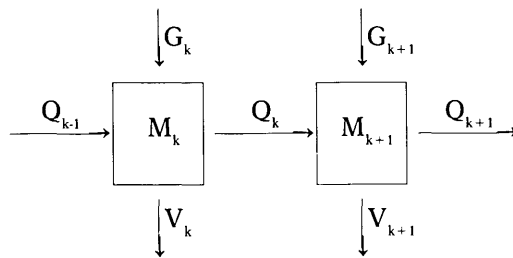
Fig. 9 - Produzione ai tagli. (Vedi Fig. 7).

Il modello ipotizza che non si effettuino tagli di alberi nella prima classe di sviluppo e che, inoltre, il sistema nel suo complesso sia chiuso rispetto al numero delle piante, vale a dire che ogni albero che viene tagliato sia rimpiazzato da un nuovo albero da calcolare nel primo stadio di sviluppo. Queste ipotesi, pur semplificando notevolmente il sistema reale, fanno sì che il modello presenti delle proprietà matematiche importanti, in primo luogo quella di rendere il sistema stabile; vale a dire che, trascorso un certo intervallo di tempo, il sistema si assesta su una distribuzione stazionaria del numero delle piante in ciascuno degli stadi di sviluppo.

La Fig. 8 riporta i risultati della simulazione dei processi di crescita relativi ai diversi stadi di sviluppo, mentre la Fig. 9 rappresenta le previsioni delle raccolte, quella complessiva e quelle relative alle ultime quattro classi di età.

IL MODELLO COMPARTIMENTALE IN TERMINI DI BIOMASSA

Semplici considerazioni consentono di ridefinire il modello compartimentale così da renderlo idoneo a trattare la dinamica di una popolazione naturale in termini di flussi e di produzione di biomassa. In effetti ciò che si richiede è semplicemente l'aggiunta di un ulteriore parametro dinamico che rappresenti il tasso di accrescimento della biomassa in funzione dell'età degli individui. Il nuovo modello può allora essere rappresentato grafico nel modo seguente:



dove M_k rappresenta la massa totale dello stadio (k); Q_k è il tasso di trasferimento di massa dallo stadio (k) allo stadio ($k+1$); V_k esprime la perdita di massa dovuta alla mortalità; e infine G_k è il nuovo

parametro dinamico necessario per tenere conto del tasso di accrescimento della massa degli individui presenti nello stadio (k).

A questa rappresentazione grafica corrisponde il seguente sistema di equazioni differenziali ordinarie:

$$[24] \quad \begin{aligned} dM_k/dt &= Q_{k-1} + G_k - Q_k - V_k \\ k &= 0,1,2,\dots,n \end{aligned}$$

Sommando membro a membro le equazioni [24] ed indicando con M la ΣM_k , cioè la massa totale dell'intera popolazione, si ottiene:

$$[25] \quad dM/dt = Q_0 + \Sigma G_k - \Sigma V_k$$

che descrive la dinamica della massa della popolazione nel suo complesso, e dove Q_0 esprime il contributo alla biomassa imputabile alla fecondità.

A questo punto, se con la grandezza produzione di una popolazione (P) intendiamo l'aumento di massa degli individui della popolazione sommata all'apporto delle nuove uova, è ragionevole porre:

$$[26] \quad P = Q_0 + \Sigma G_k$$

Considerando l'intervallo temporale t_0 -t, la produzione della popolazione in tale intervallo sarà data da:

$$[27] \quad P_{t-t_0} = \int_{t_0}^t P(t)dt$$

Indichiamo con W_k la biomassa individuale finale relativa allo stadio (k), che coincide con il valore della biomassa individuale all'inizio dello stadio successivo; e con g_k il tasso unitario medio di accrescimento nello stadio (k); nell'ipotesi che la massa sia, in ciascuno stadio di sviluppo, distribuita in modo uniforme, si potrà porre:

$$\begin{aligned} Q_k &= R_k W_k \\ V_k &= d_k M_k \\ G_k &= g_k N_k \end{aligned}$$

di modo che le equazioni [24], [25] e [26] diventano rispettivamente:

$$[24'] \quad dM_k/dt = R_{k-1}W_{k-1} + g_k N_k - R_k W_k - d_k M_k$$

$$[25'] \quad dM/dt = R_0 W_0 + \Sigma g_k N_k - \Sigma d_k M_k$$

$$[26'] \quad P = R_0 W_0 + \Sigma g_k N_k$$

L'equazione [25'] consente di derivare una stima asintotica della produzione totale. Integrando tale equazione da t_0 a t si ottiene infatti:

$$M(t) - M(t_0) = P t - t_0 - \int_{t_0}^t (\Sigma d_k M_k) d\tau$$

Per $t \ll t_0$ il primo membro può essere trascurato, per cui vale:

$$[27'] \quad P t - t_0 = \int_{t_0}^t (\Sigma d_k M_k) d\tau$$

Inoltre, se ci si accontenta di una versione approssimata della [25'], si avrà:

$$[27''] \quad P = \Sigma d_k M_k$$

È altrettanto possibile descrivere la dinamica della biomassa in ciascuno degli stadi in termini di biomassa individuale media (m_k). Ponendo infatti:

$$[28] \quad m_k = M_k/N_k$$

e derivando la [28] si ricava:

$$[28'] \quad dm_k/dt = - [(M_k/N_k)^2] (dN_k/dt) + [(1/N_k) * (dM_k/dt)]$$

Sostituendo le [14] e [24] nella [28'] si ricava:

$$[29] \quad dm_k/dt = - m_k (R_{k-1}/N_k) + m_k (R_k/N_k) + W_{k-1} (R_{k-1}/N_k) + g_k - (R_k/N_k) W_k$$

E ponendo:

$$r_{k-1} = R_{k-1}/N_k = N_{k-1}/(T_{k-1}N_k)$$

otterremo infine:

$$[29'] \quad dm_k/dt = -rk^{-1}(m_k - W_k - 1) + g_k + (m_k - W_k)/T_k$$

che rappresenta l'equazione basilare per descrivere la dinamica della biomassa individuale media relativa allo stadio (k).

Dall'equazione [29'] si può ottenere una diversa stima asintotica della produzione totale. Moltiplicando la [29'] per N_k e sommando rispetto a (k) otteniamo:

$$[30] \quad \sum N_k (dm_k/dt) = R_0 W_0 - R_0 m_1 + \sum g_k N_k - \sum R_k (m_k + 1 - m_k)$$

L'integrazione della [30] nell'intervallo (t_0, t) porta alla:

$$[31] \quad \int_{t_0}^t (\sum N_k dm_k/dt) d\tau = P_{t-t_0} - \int_{t_0}^t [R_0 m_1 + \sum R_k (m_k + 1 - m_k)] d\tau$$

Per $t \ll t_0$ è possibile trascurare il termine di sinistra, così da ottenere:

$$[32] \quad P_{t-t_0} = \int_{t_0}^t [R_0 m_1 + \sum R_k (m_k + 1 - m_k)] d\tau$$

Si può peraltro notare che, trascurando il termine di sinistra nella [30], si perviene alla relazione:

$$[32'] \quad P = R_0 m_1 + \sum R_k (m_k + 1 - m_k)$$

che è del tutto equivalente all'equazione suggerita da PETROVICH, SHUSHKINA e PECHEN (1964). In questa formulazione il modello è stato applicato da diversi autori (WINBERG, PECHEN e SHUSHKINA, 1965; IVANOVA, 1973).

Come si è visto, il problema di stimare la produzione (nell'accezione di cui sopra) può essere risolto tramite l'utilizzazione delle relazioni asintotiche [27'] e [32], la prima delle quali richiede la conoscenza dei tassi di mortalità (che possono essere valutati nei modi esposti precedentemente), mentre l'equazione [31] postula la sola co-

noscenza dei tassi di sviluppo. Se si è invece interessati al calcolo del tasso di produzione, si possono usare le relazioni [27'] e [32'], le quali non consentono però un'approssimazione molto buona.

Al fine di valutare in modo più appropriato sia il tasso della produzione che la produzione totale è sempre consigliabile servirsi del sistema di equazioni differenziali [29'], che descrive la dinamica della massa media dei diversi stadi considerati. Tali equazioni consentono di calcolare i tassi di crescita (g_k), utilizzando il metodo differenziale diretto riportato in appendice.

In ogni caso, quando si tratta di esaminare una situazione sperimentale specifica, è necessario, partendo dal modello generale a (k) stadi, scegliere una sua formulazione particolare *ad hoc* che sia nel contempo la più semplice e la più utile.

Un caso particolare di grande interesse è quello delle popolazioni naturali in cui è possibile trascurare l'aumento di massa delle uova, ed in cui lo stadio di sviluppo relativo alle stesse uova si può considerare in una situazione di equilibrio. Il modo più semplice per analizzare il comportamento dinamico di una tale popolazione è quello di considerarla come un unico compartimento, per poi calcolare il tasso medio di aumento ed il tasso della produzione dell'intera popolazione, senza specificare i ruoli giocati dai diversi stadi di sviluppo. In questa approssimazione il modello ad un solo stadio atto a rappresentare la dinamica della biomassa media si riduce alla seguente equazione differenziale:

$$[33] \quad dmN/dt = -rE(mN - WE) + gN$$

dove:

rE = $E/(TEN)$ rappresenta il tasso unitario di natalità;
 WE = massa media degli individui nuovi nati;
 gN = tasso unitario di aumento di biomassa;
 mN = massa media individuale.

Questo modello ultrasemplificato può essere utilizzato non solo per popolazioni che presentano comportamenti dinamici simili nelle differenti classi di età, ma anche in quei casi in cui risulti particolarmente difficile suddividere la popolazione in diversi stadi di sviluppo, oppure quando non è possibile conoscere i tempi di sviluppo relativi a ciascuno stadio.

La produzione totale può essere calcolata, in tali casi, con la relazione:

$$[34] \quad P = REWE + gNN$$

che richiede la stima preventiva del tasso unitario di crescita (gN); oppure con l'espressione approssimata:

$$[35] \quad P = RE_{mN} = [E/(TEN)] * MN$$

Questa approssimazione, che si trova frequentemente in letteratura, è in effetti applicabile solamente a quelle specie in cui la differenza di massa tra gli individui nuovi nati e gli adulti è così piccola da poter essere trascurata (EDMONDSON e WINBERG, 1971).

Nei casi in cui sia necessario tenere conto di due stadi di sviluppo (ad esempio: individui giovani e individui adulti), il modello che rappresenta la dinamica della massa media si riduce al sistema di due equazioni differenziali:

$$[36] \quad \begin{aligned} dm_Y/dt &= YrE(m_Y - WE) + g_Y + 1/T_Y(m_Y - W_Y) \\ dm_A/dt &= -r_Y(m_A - W_Y) + g_A \end{aligned}$$

dove:

$$\begin{aligned} rE &= E/TEY = \text{tasso unitario di natalità;} \\ r_Y &= Y/TYA = \text{tasso unitario di sviluppo;} \\ g_Y, g_A &= \text{tasso unitario di crescita di giovani e adulti;} \\ m_Y, m_A &= \text{massa media rispettivamente di giovani e adulti;} \\ WE, W_Y &= \text{massa media dei nuovi nati e primipari;} \\ Y, A &= \text{densità di individui giovani e adulti.} \end{aligned}$$

La produzione totale può essere calcolata come:

$$[37] \quad P = REWE + g_{YY} + g_{AA}$$

che necessita della preventiva stima dei tassi unitari di crescita; oppure, in analogia col caso precedente, utilizzando una delle seguenti espressioni approssimate:

$$\begin{aligned}
 [38] \quad & P = REmY + RY(mA - mY) \\
 [38'] \quad & P = REWY + RY(WA - WY)
 \end{aligned}$$

Con un modello a due stadi, del tipo appena descritto, è stato possibile analizzare la dinamica in termini di biomassa di una popolazione di *Daphnia hyalina*, già descritta precedentemente in termini di densità.

Fig. 10 riporta la risposta del modello rispetto alle masse medie. I risultati riprodotti in Fig. 11 si riferiscono invece ai tassi unitari di crescita degli individui giovani e degli adulti, i quali, oltre ad avere andamenti differenti tra loro, presentano anche delle accentuate fluttuazioni stagionali, legate con ogni probabilità a fattori ambientali. I valori delle produzioni relative ai differenti stadi di sviluppo ed alla produzione dell'intera popolazione sono rappresentati in Fig. 12.

Fig. 13, infine, mostra l'andamento della produzione relativa ad intervalli di tempo ($t-t_0$), calcolata con metodi diversi. I risultati mostrano che, mentre sussiste un buon accordo con $t \gg t_0$, cioè nella regione di saturazione, le differenze sono invece significative nella fase di crescita rapida. Ciò vale a dire che, quando le osservazioni sperimentali sono limitate a periodi brevi, non è più sufficiente l'uso del metodo di calcolo asintotico e diventa necessario ricorrere all'espressione precisa, che richiede la valutazione preventiva dei tassi unitari di crescita.

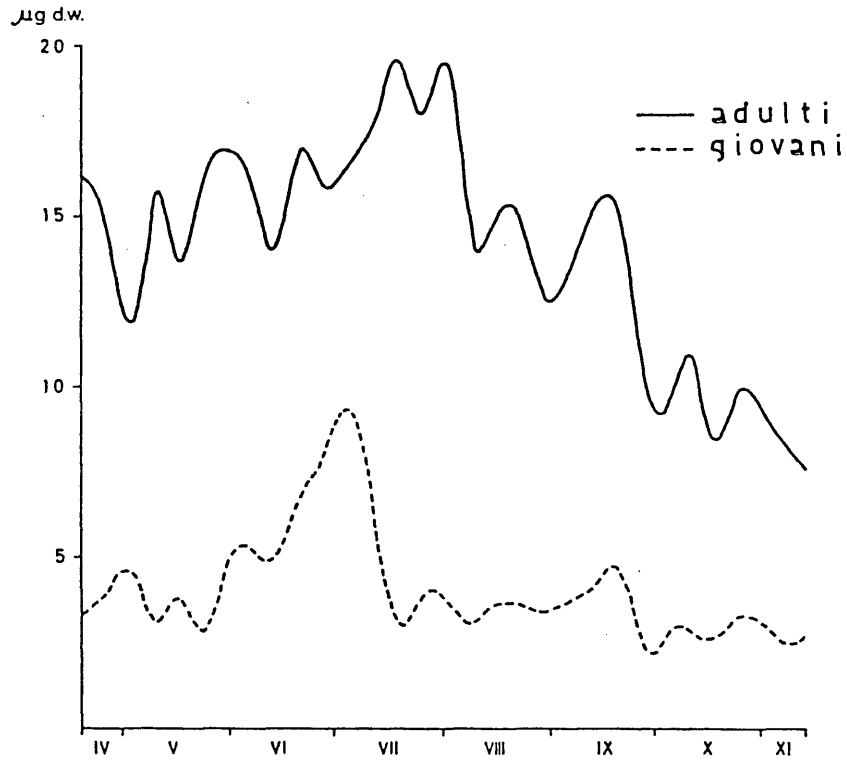


Fig. 10 - Risposta del modello a due compartimenti per le masse medie di individui giovani e adulti, in una popolazione di *Daphnia*. (DE BERNARDI, DI COLA, 1976).

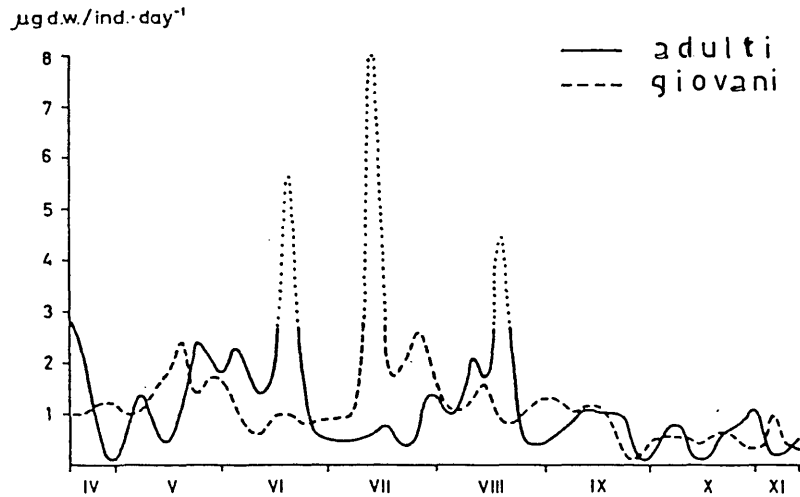


Fig. 11 - Tassi unitari di crescita per giovani e adulti in una popolazione di *Daphnia* (DE BERNARDI, DI COLA, 1976).

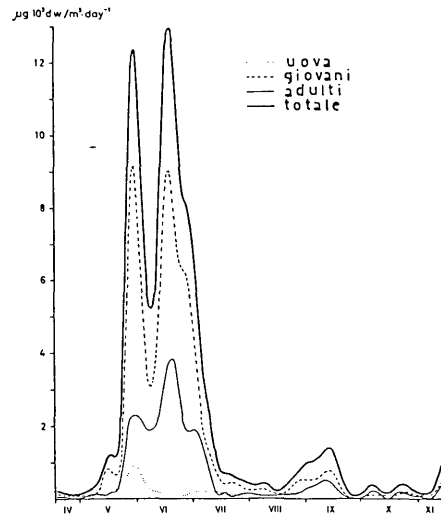


Fig. 12 - Produzione giornaliera di uova, giovani e adulti in *Daphnia hyalina* (DE BERNARDI, DI COLA, 1976).

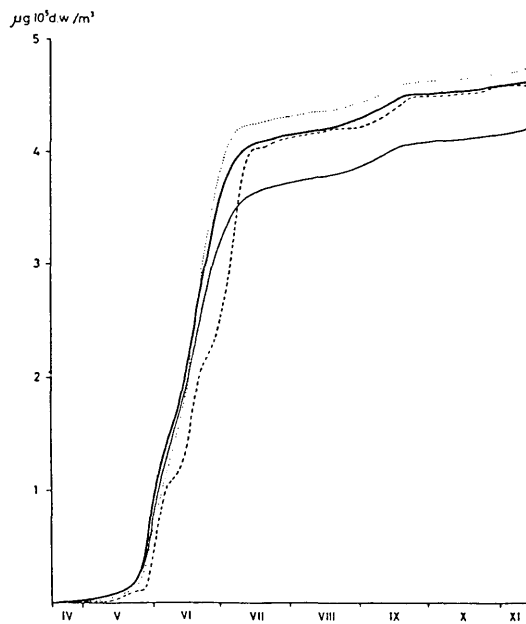


Fig. 13 - Produzione totale $P_{t,t}$ in una popolazione di *Daphnia hyalina*, calcolata con metodi diversi: (—) con l'equazione 37 (---) con l'equazione 38, (.....) con la 38', (-·-·-) con la 27 (DE BERNARDI e DI COLA, 1976).

CONCLUSIONI E PROSPETTIVE

Gli esempi applicativi sopra ricordati dimostrano a sufficienza la grande flessibilità e le notevoli potenzialità analitiche dei modelli compartimentali applicati allo studio della dinamica delle popolazioni naturali con reclutamento continuo; tali modelli sono in grado di evidenziare i meccanismi fondamentali di regolazione e di perturbazione che agiscono sui tassi di fecondità e di mortalità delle popolazioni.

In un'ottica più generale, si può affermare che lo sviluppo della modellistica compartimentale costituisce una conferma ulteriore del ruolo rilevante che i metodi matematici possono avere nello studio di molti problemi biologici, riguardo ai quali il livello di analisi attinto dai modelli matematici ed il raffinamento degli algoritmi numerici consentono una comprensione più profonda di aspetti e processi essenziali.

Certamente bisogna sempre avere presente che un modello matematico, ed in particolare un modello compartimentale, non può andare oltre una rappresentazione teorica approssimata dei fenomeni biologici osservati. Tuttavia, i casi in cui l'approssimazione si rivela più marcata indicano anche le direzioni nelle quali lo sviluppo del modello può riuscire più proficuo. Così, il concetto teorico portante dell'analisi compartimentale implica l'ipotesi che una popolazione naturale possa essere suddivisa in una serie di stadi di sviluppo o compartimenti omogenei. L'eccessivo schematismo di questa ipotesi può essere agevolmente superato sviluppando il modello compartimentale nella direzione di una sua versione stocastica, la quale rende conto del fatto che una distribuzione statistica dei tempi di soggiorno dei diversi individui in ciascuno degli stadi di sviluppo della popolazione è sicuramente più vicina alla realtà. Lo sviluppo della forma stocastica dei modelli compartimentali è già ad uno stadio avanzato nel campo dei problemi che concernono il passaggio di un dato materiale attraverso i vari comparti che si possono isolare in un organismo (MATIS e HARTLEY, 1971); ma alcuni lavori a cui si è fatto cenno nel testo (GUTIERREZ e BAUMGAERTNER, 1984) mostrano che tale direzione di sviluppo è assai fruttuosa anche per i modelli compartimentali applicati alla dinamica delle popolazioni.

Non meno significativa e proficua sembra essere la direzione di sviluppo delineata dall'inclusione nelle equazioni del modello di ter-

mini di «sfasamento» o di ritardo, tali da rendere i modelli compartimentali capaci di trattare i problemi in cui i processi dinamici relativi ad uno stadio di sviluppo sono governati da fenomeni che si verificano in stadi precedenti, qualche tempo prima dell'istante considerato.

APPENDICE

STIMA DEI PARAMETRI DEI MODELLI COMPARTIMENTALI CON IL METODO DIFFERENZIALE DIRETTO

Come è noto, uno dei problemi più importanti che si debbono affrontare quando si propone la descrizione idealizzata di un fenomeno con un modello matematico è quello di pervenire ad una stima dei parametri presenti nelle equazioni del modello tale da rendere le sue previsioni il più possibile vicine ai valori osservati sperimentalmente per le variabili rilevanti del sistema studiato.

Il metodo differenziale diretto della stima dei parametri, noto anche come metodo del *fitting* diretto delle equazioni differenziali (JACQUEZ, 1972), è solitamente considerato come un metodo poco affidabile, in quanto le stime che esso consente sono affette da un errore che risulta amplificato dalla valutazione numerica delle derivate delle variabili di stato. Esso, tuttavia, basandosi sulla stima delle derivate delle variabili di stato, presenta l'indubbio vantaggio di non richiedere la preventiva integrazione delle equazioni differenziali del modello, né una valutazione iniziale dei parametri. D'altro lato, l'amplificazione dell'errore legata al processo della derivazione numerica è notevole soprattutto nei casi in cui i dati sperimentali non sono disposti su di una curva sufficientemente regolare. Questo difetto può quindi essere ridotto in misura apprezzabile qualora risulti possibile procedere ad una preventiva regolarizzazione dei dati sperimentali con l'uso di opportune funzioni di base (ad esempio servendosi delle funzioni «spline» cubiche), che si possano poi derivare analiticamente.

Una volta raggiunta una stima soddisfacente delle derivate delle variabili di stato, il problema diventa quello di ottenere i parametri da un sistema di (m) insiemi di (n) equazioni lineari simultanee. Problema che, a sua volta, può essere risolto in due modi: o con il

metodo dei minimi quadrati (BOX, DAVIES e SWANN, 1968; DRAPER, SMITH, 1966; DAVIES, 1967); oppure con il metodo della programmazione lineare (WAGNER, 1962; FISHER, 1961). Nella maggior parte delle situazioni che si incontrano nella pratica non c'è una differenza significativa tra le stime ottenute con i due metodi, per cui nel seguito ci riferiremo alla sola programmazione lineare.

Il metodo differenziale diretto è applicabile solamente ai sistemi di equazioni differenziali ordinarie che siano lineari nei parametri e postula che le osservazioni sperimentali interessino tutti i compartimenti trattati dal modello. La prima limitazione è comune a molti altri metodi di stima dei parametri, nel senso che il problema della valutazione dei parametri non lineari può essere risolto solamente con metodi di approssimazione successiva, i quali richiedono una buona stima iniziale dei parametri nonché la ripetizione dell'integrazione del sistema di equazioni differenziali ad ogni passo del processo di approssimazione (JOHNSON, 1962). La seconda limitazione è invece più preoccupante, soprattutto quando si ha a che fare con sistemi che richiedono molti compartimenti difficili da raggiungere sperimentalmente. Tuttavia, in molti problemi importanti che concernono sistemi biologici, ecologici o bioeconomici, non si incontrano eccessive difficoltà nell'ottenere informazioni sperimentali relative alla totalità dei compartimenti, in cui il sistema è stato suddiviso.

I passi da seguire nell'applicazione del metodo differenziale diretto alla stima dei parametri possono essere schematizzati come segue:

Sia dato il sistema di equazioni differenziali ordinarie:

$$[A1] \quad dx/dt = g(t,x,k); t_0 < t < T; x(t_0) = C$$

dove (x) è il vettore di stato n-dimensionale,
(k) è un vettore m-dimensionale di parametri,
(g) è un vettore di funzioni note che rappresentano i tassi di variazione delle variabili di stato.

Assumiamo che g(t,x,k) sia lineare rispetto al vettore dei parametri (k), cioè:

$$[A2] \quad g(t,x,k) = \sum k_j g_j(t,x)$$

Possiamo inoltre supporre che il vettore di stato sia direttamente misurabile, cioè che esso coincida col vettore delle osservazioni:

$$q = x$$

Se $x(t)$ è sufficientemente regolare, (dx/dt) può essere rappresentata da una trasformazione lineare (BELLMAN, 1969):

$$[A3] \quad dx(t_k)/dt = \Sigma a_{kj}x(t_k)$$

per esempio utilizzando la derivazione numerica. L'amplificazione dell'errore associata alla derivazione numerica può essere evitata con il seguente algoritmo.

Si ricercano delle funzioni di regolarizzazione dei dati sperimentali $\tilde{x}_j(t)$, tali che:

- 1) $\tilde{x}_j(t)$ sia continua fino alla derivata seconda nel sub-intervallo (t_k, t_{k+1}) ;
- 2) $\tilde{x}_j(t)$ renda minimo il funzionale:

$$\Sigma_K \int_{t_k}^{t_{k+1}} (d^2x(t)/dt^2)^2 dt$$

$$3) \quad \Sigma_K w_k [x_j(t_k) - \tilde{q}_j(t_k)]^2 \leq s$$

Le $\tilde{x}_j(t)$ sono funzioni «spline» naturali cubiche; con una semplice derivazione analitica delle $\tilde{x}_j(t)$ si ottiene una stima delle derivate $d\tilde{x}_j(t)/dt$.

Si può adesso procedere alla stima di (k) rendendo minimo il funzionale:

$$[A4] \quad E(k) = \Sigma_i \Sigma_j | (dx_j(t_i)/dt - g_j(t_i, \tilde{x}, k)) |$$

Il problema di minimo può essere formulato senza difficoltà in termini di programmazione lineare come segue:

$$[A5] \quad \min_{\langle k, e \rangle} \sum_{i=1}^T \sum_{j=1}^n (e_{ij}^1 + e_{ij}^2)$$

soggetto ai vincoli di eguaglianza lineare:

$$g_j(t_i, x, k) + e_{ij}^1 - e_{ij}^2 = d\tilde{x}_j(t_i)/dt$$

ed ai vincoli di diseguaglianza:

$$k_e \geq 0; \quad \text{con} \quad \begin{array}{l} i = 1, \dots, T_k \\ j = 1, \dots, n \\ e = 1, \dots, p \end{array}$$

e_{ij}^1 , e_{ij}^2 rappresentano gli scarti sopra e sotto la j -esima funzione di regressione interpolata per l' i -esimo set di osservazioni; il presentarsi di $e_{ij}^1 > 0$ e di $e_{ij}^2 > 0$ deve essere escluso (WAGNER, 1962).

RIASSUNTO

I modelli compartimentali trovano un largo impiego nello studio dei sistemi di interesse biologico, economico e agricolo. Il presente lavoro sviluppa le potenzialità di un modello compartimentale originariamente suggerito da ARGENTESI, DE BERNARDI e DI COLA (1974 a, b) per lo studio della dinamica di popolazioni con reclutamento continuo.

Il modello consente di sviluppare un metodo assai semplice di stima di alcuni parametri dinamici essenziali per l'interpretazione delle interazioni biotiche ed abiotiche delle popolazioni.

Gli esempi applicativi del modello dimostrano come la metodologia compartimentale riesce ad evidenziare i processi fondamentali che influenzano i tassi di fertilità e di mortalità.

Il modello compartimentale può essere formulato anche in termini di biomassa, così da consentire la stima della produzione di una popolazione.

I parametri delle equazioni differenziali del modello possono essere stimati in programmazione lineare e le derivate possono essere valutate direttamente, in modo da evitare l'amplificazione degli errori conseguente al loro calcolo numerico.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

- ANDREWARTHA H.G., BIRCH L.C., 1954 - *The distribution and abundance of animals*. Univ. of Chicago Press.
- ARGENTESI F., DE BERNARDI R., DI COLA G., GIUSSANI G., 1973 - Numerical study of zooplankton dynamics. *JRC Annual Report*, EUR-5260: 111-118.
- ARGENTESI F., DE BERNARDI R., DI COLA G., 1974a - Mathematical models for the analysis of population dynamics in species with continuous recruitment. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 31: 245-275.
- ARGENTESI F., DE BERNARDI R., DI COLA G., 1974b - Zooplankton population dynamics: a mathematical model. *Ist. International Congress of Ecology*, The Hague, The Netherlands.
- ARGENTESI F., DE BERNARDI R., DI COLA G., 1978 - Some mathematical methods for the study of population dynamics. *Quaderni IAC* n. 77.
- BELLMAN R., 1969 - A new method for the identification of systems. *Math Bioscience*, 5: 201-204.

- BOX M.J., DAVIES D., SWANN W.H., 1968 - *Non linear optimization techniques*. ICI Monograph n. 5.
- CAVALLORO R., DELRIO G., DI COLA G., 1975 - Un modello matematico continuo per la stima dei parametri biologici di una popolazione di insetti polivoltini. *Redia*, **56**: 375-385.
- CAVALLORO R., DI COLA G., 1980 - Alcuni metodi matematici nel controllo di una popolazione di *Ceratitits capitata*. In CAVALLORO R., PROTA R. (eds) - *Standardizzazione di metodologie biotecniche nella lotta integrata in agrumicoltura*.
- DAVIES M., 1967 - Linear approximation using the criterion of least total deviations. *Applied Statistics*, **16**: 116-125.
- DE BERNARDI R., 1974 - The dynamics of a population of *Daphnia hyalina* Leyding in Lago Maggiore. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **31**: 221-243.
- DE BERNARDI R., GIUSSANI G., 1975 - Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, **19**: 2906-2913.
- DE BERNARDI R., DI COLA G., 1976 - Instantaneous growth rates and production estimation in natural zooplanktonic populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **33**: 105-125.
- DI COLA G., CANALI S., 1979 - Mathematical study of biomass growth and harvesting in energy plantations. *Ec. Solar Energy Program Project E-Energy from Biomass*.
- DRAPER N.R., SMITH H., 1966 - Applied regression analysis.
- EDMONDSON W.T., 1960 - Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **12**: 21-77.
- EDMONDSON W.T., 1968 - A graphical model for evaluating the use of egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia*, **1**: 1-37.
- EDMONDSON W.T., 1972 - Instantaneous birth rates of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 791-795.
- EDMONDSON W.T., WINBERG G.G. (Eds.), 1971 - *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters*. IBP Handbook n. 17, Blackwell, Oxford.
- ELSTER H.J., 1954 - Ueber die populations dynamik von Eudiatomus gracilis und Heterocope borealis fischer im Bodensee-Obersee. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, **20**: 477-453.
- FISHER W.D., 1961 - A note on curve fitting with minimum deviations by linear programming. *J. Am. Sta. Ass.*, **56**: 359-362.
- GALLIGANI I., 1972 - Sulla regolarizzazione dei dati sperimentali. *Calcolo*, **7**: 359-376.
- GUTIERREZ A.P., BAUMGAERTNER J.V., 1984 - A realistic model of plantherbivore-parasitoid-predator interactions. *Canadian Entomologist*, **116**: 933-961.
- ISVANOVA M.B., 1973 - Some remarks on the method of production estimation. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **20**: 435-441.
- JOHNSON J., 1962 - *Econometric methods*.
- LESLIE P.H., 1948 - Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, **35**: 213-245.
- LOTKA A.J., 1956 - *Elements of mathematical biology*. Dover Publ. Inc., N.Y.
- MANETSCH T.J., 1976 - Time varying distributed delays and their use in aggregate models of large systems. *IEEE Trans. Systems Man. Cyber.*, **6**: 547-553.
- MATIS J.H., HARTLEY H.O., 1971 - Stochastic compartmental analysis: model and least squares estimation from time series data. *Biometrics*, **27**: 77-102.
- MILNE A., 1961 - Definition of competition among animals. In: MILTHORPE F.L. (Ed.): *Mechanism in biological competition*. Cambridge Univ. Press, London, Symp. Soc. Exp. Biol., n. 15: 40-61.
- NICHOLSON A.J., 1933 - The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, **2**: 132-178.
- NICHOLSON A.J., 1954 - An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.*, **2**: 9-65.
- PETROVICH P.G., SHUSHKINA E.A., PECHEN G.A., 1954 - Computation of zooplankton production. *Dokl. Akad. Nauk., SSSR* **139**, **5**: 1235-1238.
- POOLE R.W., 1974 - *Introduction to quantitative ecology*. Mac Graw Hill, N.Y.
- ROTENBERG M., 1973 - Theory of population transport. *J. Theor. Biol.*, **37**: 291-305.
- SINKO J.W., STREIFER W., 1969 - Applying models incorporating age-size structure of a population to *Daphnia*. *Ecology*, **50**: 608-615.

- VOLTERRA V., 1926 - Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Naz. Lincei, serie 6, 2*: 31-113.
- WAGNER H.M., 1962 - Non linear regression with minimal assumptions. *Journal of the Am. Stat. Ass.*, **57**: 572-578.
- WILBERT H., 1970 - Cybernetic concepts in population dynamics. *Acta Biotheor.*, **19**: 54-81.
- WILBERT H., 1971 - Feedback control by competition. In: DER BOER and GRADWELL (Eds.), *Dynamics of populations*, 174-188.
- WINBERG G.G., 1971 - *Methods for the estimation of production of aquatic animals*. Academic Press, London.
- WINBERG G.G., PECHEN G.A., SHUSCHKINA E.A., 1965 - The production of planktonic crustaceans in three different types of lakes. *Zool. Zh.*, **44**: 676-688; *Transl. NLLRT* 6019.