

Appunti di  
SISTEMI ECOLOGICI



# Indice

<b>1</b>	<b>Che cos'è l'Ecologia?</b>	<b>7</b>
1.1	Qualche cenno storico . . . . .	7
1.1.1	Il nome . . . . .	7
1.1.2	L'oggetto delle ricerche . . . . .	7
1.2	Problemi e metodi dell'Ecologia . . . . .	8
1.2.1	La scala dei tempi . . . . .	8
1.2.2	I livelli di organizzazione . . . . .	9
1.2.3	Quali grandezze studia l'Ecologia . . . . .	10
1.3	Misurare la popolazione . . . . .	11
<b>2</b>	<b>Popolazioni malthusiane - I</b>	<b>13</b>
2.1	Popolazioni malthusiane univoltine . . . . .	13
2.1.1	Modello a tempo continuo . . . . .	14
2.1.2	Modello a tempo discreto . . . . .	15
2.2	E se le popolazioni malthusiane non sono univoltine? . . . . .	16
2.3	Modelli malthusiani deterministici a tassi costanti . . . . .	17
2.3.1	Modello a tempo continuo . . . . .	17
2.3.2	Modello a tempo discreto . . . . .	17
2.4	Introduzione ai modelli stocastici malthusiani . . . . .	18
2.4.1	Il processo lineare di nascita e morte: le ipotesi . . . . .	18
2.4.2	Le equazioni . . . . .	19
2.5	Il processo lineare di pura morte . . . . .	20
2.5.1	Soluzioni delle equazioni . . . . .	20
2.5.2	Valor medio e varianza . . . . .	21
2.5.3	Tempi di attesa e tempo di estinzione . . . . .	22
2.6	Il processo lineare di pura nascita . . . . .	23
2.6.1	Soluzioni delle equazioni . . . . .	23
2.6.2	Valor medio, varianza e tempi di attesa . . . . .	24
2.7	Il processo lineare di nascita e morte: caso generale . . . . .	26
2.7.1	Equazione alle dd.pp. per la funzione generatrice . . . . .	26
2.7.2	*Come risolvere l'equazione alle dd.pp. . . . .	27
2.8	Soluzione del processo lineare di nascita e morte . . . . .	28
2.8.1	Il caso $\nu \neq \mu$ . . . . .	28
2.8.2	Il caso $\nu = \mu$ . . . . .	30
2.8.3	Media e varianza di $N(t)$ . . . . .	30
<b>3</b>	<b>Popolazioni malthusiane - II (modello di Lotka-Von Foerster)</b>	<b>33</b>
3.1	$\mu(x)$ , $\nu(x)$ e grandezze derivate . . . . .	33
3.2	La funzione densità (per età) $n(t, x)$ . . . . .	37
3.3	Le equazioni del modello . . . . .	38
3.4	Soluzione lungo le linee di vita . . . . .	39
3.5	Soluzione con distribuzione di età tempo-invariante . . . . .	41

3.5.1	Distribuzione di età . . . . .	41
3.5.2	Soluzioni con distribuzione invariante . . . . .	42
3.5.3	Equazione di Lotka e determinazione del tasso intrinseco . . . . .	43
3.5.4	Stabilità asintotica della distribuzione invariante . . . . .	44
3.6	Considerazioni conclusive . . . . .	45
3.6.1	ANALISI SINCRONICA VS. ANALISI DIACRONICA . . . . .	45
3.6.2	DISTRIBUZIONE INVARIANTE E TASSO DI NATALITÀ . . . . .	45
3.6.3	DETERMINAZIONE DI $p(x)$ DALLA $\pi(x)$ . . . . .	46
3.6.4	ETÀ MEDIA DELLE MADRI ALLA NASCITA DELLE FIGLIE . . . . .	46
<b>4</b>	<b>Popolazioni malthusiane - III (modello di Leslie - Lewis)</b>	<b>47</b>
4.1	Classi di età e modello di Leslie-Lewis . . . . .	47
4.2	Parametri del modello . . . . .	49
4.3	Analisi del modello di Leslie . . . . .	50
4.3.1	Polinomio caratteristico . . . . .	50
4.3.2	Dinamica asintotica . . . . .	51
4.3.3	Alcuni casi particolari . . . . .	54
4.4	Modello a classi di crescita . . . . .	55
4.5	Matrici non negative e sistemi positivi . . . . .	57
4.5.1	Definizioni e notazioni . . . . .	57
4.5.2	Proprietà combinatorie . . . . .	58
4.5.3	Proprietà spettrali . . . . .	59
4.6	Considerazioni conclusive sul modello di Leslie . . . . .	61
4.6.1	Matrice di Leslie con $\nu_n = 0$ . . . . .	61
4.6.2	Matrice di Leslie irriducibile . . . . .	62
4.6.3	Onde di popolazione . . . . .	62
<b>5</b>	<b>Dinamiche con dipendenza dalla densità</b>	<b>65</b>
5.1	Modellistica della competizione intraspecifica . . . . .	65
5.2	Competizione per interferenza . . . . .	67
5.2.1	Soluzione dell'equazione logistica . . . . .	68
5.2.2	Rilevazioni successive e parametri del modello . . . . .	69
5.3	Competizione per sfruttamento di risorse comuni . . . . .	70
5.3.1	“Serbatoio” di risorse: modelli logistico e di Schöner . . . . .	70
5.3.2	Flusso continuo di risorse . . . . .	72
5.4	Modelli con riproduzione periodica . . . . .	74
5.4.1	Modello di Beverton-Holt . . . . .	74
5.4.2	Modello di Ricker-Moran . . . . .	76
5.5	Movimenti periodici nei sistemi discreti . . . . .	79
5.6	Modello logistico discreto “normalizzato” . . . . .	82
<b>6</b>	<b>Depensazione ed effetto Allee</b>	<b>87</b>
6.1	Tipologie dell'effetto Allee . . . . .	87
6.2	Effetto Allee ed estinzione di una popolazione . . . . .	89
6.3	Un modello matematico . . . . .	90
<b>7</b>	<b>Predazione</b>	<b>93</b>
7.1	Modello preda predatore di Lotka Volterra . . . . .	94
7.1.1	Stati di equilibrio del sistema . . . . .	95
7.1.2	Sulle curve di livello di $V$ . . . . .	96
7.1.3	Movimento sulle curve di livello . . . . .	98
7.1.4	Effetti di un prelievo . . . . .	100
7.2	Predazione con accrescimento logistico delle prede . . . . .	102
7.2.1	Punti di equilibrio . . . . .	102

7.2.2	Stabilità dell'equilibrio . . . . .	103
7.3 *	Modello preda predatore di Kolmogorov . . . . .	104
7.3.1	Struttura del modello . . . . .	105
7.3.2	Stabilità dei punti di equilibrio . . . . .	108
7.3.3	Cicli nella dinamica delle due popolazioni . . . . .	109
7.3.4	Il paradosso dell'arricchimento . . . . .	111
7.4	Predatori di prede non riproduttive (scavengers) . . . . .	111
7.4.1	Stati di equilibrio . . . . .	112
7.4.2	Stabilità dell'equilibrio . . . . .	113
7.4.3	Traiettorie . . . . .	113
7.5	Risposta funzionale del predatore . . . . .	114
7.5.1	Risposta di tipo 1 (animali filtratori) . . . . .	116
7.5.2	Risposta di tipo 2 (ricerca attiva della preda) . . . . .	116
7.5.3	Risposta di tipo 3 (parametri del modello dipendenti da $N_1$ ) . . . . .	117
7.6	Un modello preda-predatore con risposta funzionale . . . . .	118
7.6.1	Stati di equilibrio . . . . .	119
7.6.2	Stabilità degli stati di equilibrio . . . . .	120
7.7	Effetto Allee sulla popolazione delle prede . . . . .	121
7.8	Parassitoidi e ospiti: modello di Nicholson-Bayley . . . . .	121
7.8.1	Derivazione del modello . . . . .	121
7.8.2	Stati di equilibrio . . . . .	122
7.9	Complementi . . . . .	124
7.9.1	Insiemi invarianti e insiemi limite . . . . .	124
7.9.2	Sistemi continui del secondo ordine . . . . .	125
<b>8</b>	<b>Competizione interspecifica</b> . . . . .	<b>129</b>
8.1	Modello di Volterra: sfruttamento di una risorsa comune . . . . .	129
8.1.1	... e rappresentare anche la competizione per interferenza? . . . . .	130
8.1.2	Punti di equilibrio del modello di Volterra . . . . .	131
8.1.3	Il principio di esclusione competitiva . . . . .	132
8.1.4 *	Soluzione delle equazioni . . . . .	133
8.2 *	Una generalizzazione del modello di Volterra . . . . .	136
8.3	Competizione interspecifica per interferenza . . . . .	138
8.3.1	Punti di equilibrio . . . . .	139
<b>9</b>	<b>Nicchia ecologica</b> . . . . .	<b>145</b>
9.1	Una sola specie consumatrice . . . . .	145
9.1.1	Spettro discreto di risorse . . . . .	145
9.1.2	Spettro continuo di risorse . . . . .	147
9.2	Due specie consumatrici . . . . .	148
9.2.1	Spettro discreto di risorse . . . . .	148
9.2.2	Spettro continuo di risorse . . . . .	150
9.3	Quando c'è esclusione competitiva? . . . . .	150
<b>10</b>	<b>Modellistica delle epidemie</b> . . . . .	<b>153</b>
10.1	Cenni storici . . . . .	153
10.2	Diffusione di una malattia e popolazioni interessate . . . . .	154
10.3	Modelli senza natalità e mortalità . . . . .	155
10.3.1	Modello SI . . . . .	155
10.3.2	Modello SIS . . . . .	156
10.3.3	Modello SIR di Kermack e McKendrick . . . . .	158
10.4*	Modelli stocastici senza natalità e mortalità . . . . .	162
10.4.1	Le equazioni . . . . .	162
10.4.2	Modello SI: senza rimozione . . . . .	163

10.4.3	Modello con rimozione . . . . .	167
10.5	Modelli deterministici con natalità e mortalità . . . . .	170
10.5.1	Modello SIR con popolazione costante $\bar{N}$ . . . . .	170
10.5.2	Modello SIN . . . . .	172
10.6	Vaccinazioni . . . . .	174
10.6.1	Vaccinazione di una parte della popolazione . . . . .	174
10.6.2	Vaccinazione di una parte dei nuovi nati . . . . .	174
10.7	Altri modelli di epidemie . . . . .	175
10.7.1	Diffusione per mezzo di un vettore . . . . .	175
<b>11</b>	<b>Genetica di popolazioni: equilibrio</b>	<b>181</b>
11.1	Struttura genetica delle popolazioni diploidi . . . . .	182
11.1.1	Frequenze alleliche e frequenze genotipiche . . . . .	183
11.1.2	Dinamica delle frequenze alleliche e genotipiche . . . . .	184
11.1.3	Equilibrio di Hardy-Weinberg . . . . .	186
11.2	Equilibrio di H-W con generazioni sovrapposte . . . . .	187
11.3	Dinamica delle frequenze alleliche nei cromosomi sessuali . . . . .	189
<b>12</b>	<b>Genetica di popolazioni: fitness e selezione</b>	<b>191</b>
12.1	Fitness e dinamica delle popolazioni diploidi . . . . .	191
12.1.1	Vitalità, fertilità, fitness e frequenza dei genotipi . . . . .	191
12.1.2	Dinamica delle frequenze alleliche . . . . .	193
12.2 *	Fitness genotipiche dipendenti dalla densità . . . . .	198
12.2.1	Curve di fitness . . . . .	198
12.2.2	Aggiornamento ed equilibrio delle frequenze alleliche . . . . .	200
<b>13</b>	<b>Genetica di popolazioni: incrocio non casuale</b>	<b>203</b>
13.1 *	Accoppiamento assortativo . . . . .	203

# Capitolo 1

## Che cos'è l'Ecologia?

### 1.1 Qualche cenno storico

Diversamente da quanto comunemente si pensa, l'Ecologia non è una disciplina recente e non è la disciplina che si occupa di tutte le tematiche legate all'ambiente.

#### 1.1.1 Il nome

Il termine “Ecologia” è stato introdotto nel 1869 dal biologo tedesco Ernst Haeckel e, come “economia”, deriva dalla parola greca *oikos* che significa casa, luogo dove vivere. È stata quindi definita da Haeckel come “lo studio dell'economia della natura, vista nell'insieme delle relazioni che gli animali hanno con l'ambiente e delle relazioni degli animali con l'ambiente inorganico e organico, soprattutto dei rapporti favorevoli e sfavorevoli, diretti e indiretti con le piante e con gli altri animali”. Oggi la definizione è piuttosto obsoleta, non fosse altro che per il suo riferimento esclusivo agli animali, ma contiene comunque tutti gli elementi fondamentali che caratterizzano l'Ecologia come è modernamente intesa.

Negli anni sessanta del secolo scorso l'ecologo australiano Herbert Andrewartha definì l'Ecologia come “lo studio scientifico della distribuzione e dell'abbondanza degli organismi” e l'ecologo americano Lawrence B. Slobodkin come “la scienza che si occupa delle interazioni tra gli organismi viventi e il loro ambiente nel più ampio senso possibile”.

Le ultime definizioni corrispondono abbastanza fedelmente a ciò che intendiamo anche oggi: *lo studio scientifico delle interazioni che determinano la distribuzione e l'abbondanza degli organismi sulla Terra, o in un dato ambiente, e come, in corrispondenza a tali interazioni, le popolazioni si distribuiscono nello spazio ed evolvono nel tempo.*

#### 1.1.2 L'oggetto delle ricerche

Anche se il suo nome è stato coniato un secolo e mezzo fa, questa disciplina ha un'origine molto più remota. Alcune conoscenze di tipo ecologico, infatti, fanno parte del patrimonio culturale dell'uomo da migliaia di anni: basti pensare che la tecnica agricola, da quando esiste la “civiltà” così come la intendiamo oggi, si è sempre occupata, anche se in termini non scientifici, delle leggi della natura e, sulla base di una loro intuizione, di creare ecosistemi artificiali e di mantenerli nel tempo (si pensi, ad esempio, alla messa a dimora di vigne e alla loro difesa dagli agenti infestanti, oppure alla gestione di batterie di alveari, ecc.).

L'ecologia vera e propria nasce all'inizio del 1700, dalla fusione delle competenze dei naturalisti e dei demografi. All'epoca i naturalisti si occupavano delle varie specie animali e della loro classificazione, i demografi di stimare quantitativamente le popolazioni e studiarne la variabilità nel tempo. Già Georges-Louis Leclerc de Buffon, uno dei più famosi naturalisti dell'epoca, si era interessato dei problemi inerenti la dinamica di gruppi di prede e predatori e di come una popolazione di prede ad alto tasso di natalità venisse regolata, nelle sue

dimensioni, da gruppi di predatori.

Verso la fine del '700, il pastore inglese Thomas Robert Malthus nel suo famoso lavoro, *Saggio sul principio della popolazione e i suoi effetti sullo sviluppo futuro della società*, espose la teoria secondo la quale la popolazione umana si stava accrescendo con legge geometrica mentre le risorse naturali disponibili al più secondo una progressione aritmetica; questo avrebbe portato a breve a condizioni di mera sussistenza e all'insorgere di epidemie e carestie, regolatori naturali delle dimensioni delle popolazioni.

Successivamente, nel 1838, Pierre François Verhulst, matematico e statistico olandese, mosse delle critiche all'analisi di Malthus, in particolare evidenziò come essa non tenesse conto della reale dinamica delle popolazioni in presenza di risorse limitate. Presentò quindi un modello alternativo, divenuto poi il più celebre della demografia: il *modello logistico*. Secondo questo modello, una popolazione, crescendo, finisce per raggiungere un livello, detto capacità portante, sul quale si stabilizza, a meno di ulteriori perturbazioni e, nel caso lo superi, a questo si riporta.

Tra il 1925 e il 1926, Lotka negli Stati Uniti e Vito Volterra in Italia ricorsero ad un sistema di equazioni differenziali per descrivere la dinamica di una specie predata e di un'altra predatrice che convivono nel medesimo ambiente.

Negli anni successivi gli studi di Ecologia, e in particolare la messa a punto di modelli matematici per rappresentare e interpretare la dinamica delle popolazioni naturali, si svilupparono continuamente e riuscirono ad affrontare numerosi nuovi problemi.

Vale tuttavia la pena di osservare che attualmente, in ambienti extra-scientifici, al termine Ecologia viene spesso attribuita una portata che eccede l'ambito nel quale si muove chi professa tale disciplina, estendendolo fino a coprire tutto ciò che ha a che fare con l'ambiente. Ad esempio, lo studio e il monitoraggio dell'inquinamento atmosferico o la messa a punto di soluzioni per abbatterlo non rientrano in senso stretto nel campo di interesse dell'Ecologia, se non nella misura in cui l'inquinamento influenzi la dinamica delle specie viventi.

## 1.2 Problemi e metodi dell'Ecologia

Tempo e spazio sono le due dimensioni essenziali alle quali far riferimento per studiare le popolazioni biologiche, indagando le cause che ne determinano la *distribuzione nello spazio* e le *variazioni della consistenza numerica nel tempo*.

### 1.2.1 La scala dei tempi

L'Ecologia delle Popolazioni utilizza una *scala temporale* che esclude tempi "troppo" lunghi, in modo da poter considerare costanti le caratteristiche morfologiche degli individui che compongono le popolazioni e da imputare le variazioni di numerosità nel tempo e nello spazio unicamente all'interazione delle popolazioni fra loro e/o con l'ambiente dal quale traggono sostentamento.

Adottando una scala dei tempi troppo lunga (per molte specie dell'ordine dei millenni o più, ma assai più breve quando intervengono, ad esempio, eventi inquinanti non previsti e a carattere catastrofico) si dovrebbero tenere in conto le variazioni che subisce, per accumulo di mutazioni, il patrimonio genetico di ciascuna popolazione. In questo caso, infatti, la popolazione modifica le sue caratteristiche morfologiche (spesso le modifiche portano anzi alla nascita di più popolazioni, morfologicamente diverse dalla popolazione ancestrale e fra loro): e non si possono più ritenere invarianti le modalità di interazione di ciascuna popolazione con l'ambiente in cui essa vive e con le altre popolazioni.

La scala temporale rispetto alla quale le caratteristiche genetiche rimangono costanti varia da specie a specie: il patrimonio genetico delle popolazioni di batteri varia di solito assai più velocemente di quello degli organismi pluricellulari e anche fra questi ultimi i tempi richiesti perché esso vari in modo apprezzabile dipende dalla specie considerata: la mosca

della frutta può variarlo con cadenza annuale, a differenza di quanto si verifica, ad esempio, per un grande mammifero per il quale una variazione può richiedere millenni.

Al confine con l'*Ecologia delle Popolazioni* troviamo allora l'*Ecologia Evoluzionistica*, che indaga le interazioni delle popolazioni fra loro e con l'ambiente in cui vivono tenendo conto anche delle modifiche subite dal patrimonio genetico<sup>1</sup>. Essa comprende in particolare la Sociobiologia (evoluzione del comportamento sociale), l'evoluzione delle relazioni interspecifiche (predazione, competizione, parassitismo, etc.), l'evoluzione della biodiversità, etc.

Nella *Genetica delle Popolazioni* l'interesse si concentra invece sulla distribuzione spaziale e sul cambiamento nel tempo della struttura del patrimonio genetico, cioè su come selezione, mutazioni, incroci (inbreeding), fenomeni migratori o altri eventi a carattere aleatorio modifichino le proprietà di insieme del materiale genetico posseduto da una o più popolazioni.

### 1.2.2 I livelli di organizzazione

È ben noto che gli oggetti fisici di cui si occupano le discipline biologiche sono caratterizzati tutti da una grande complessità e da livelli di organizzazione "crescenti": dalle molecole organiche (p.es. le proteine) si passa agli organelli costitutivi delle cellule (p.es. i ribosomi), alle cellule, ai tessuti (p.es. il tessuto muscolare cardiaco), agli organi (p.es. il cuore), agli apparati (p.es. l'apparato cardio-vascolare) agli organismi (p.es. un salmone), alle popolazioni, alle comunità e infine agli ecosistemi e alla Biosfera.

L'Ecologia si occupa dei tre livelli immediatamente precedenti la Biosfera, ovvero

- **le popolazioni;**
- **le comunità;**
- **gli ecosistemi.**

– Con "popolazione" si intende l'insieme degli organismi della *stessa specie* che vivono e si riproducono, interagendo fra loro ed eventualmente con individui di altre popolazioni, entro un'area geografica o, più generalmente, entro una porzione di spazio "ben delimitata". Nello studio di una popolazione gli organismi che la compongono non hanno rilevanza individuale, ma soltanto in quanto contribuiscono, con i loro contributi individuali e attraverso il complesso delle interazioni con l'ambiente e con gli altri organismi, a determinare le "proprietà di insieme" della popolazione stessa: la numerosità, la distribuzione per età e per sesso, la densità, la ripartizione in sottoinsiemi biologicamente significativi (p.es. gli infetti e suscettibili nel caso delle epidemie), etc.

La popolazione, o più propriamente la specie, quando si intenda caratterizzare un insieme di organismi attraverso le possibilità riproduttive piuttosto che attraverso l'area geografica in cui è confinato, rappresenta l'unità biologica fondamentale sulla quale si manifesta l'Evoluzione, indotta dalle mutazioni e dalla spinta della selezione naturale. Nella prima parte del corso trascureremo questo aspetto e considereremo popolazioni con struttura genetica invariante.

– Quando si prende in esame l'insieme delle specie (eventualmente di una particolare tipologia) interagenti in un determinato ambiente, si passa al livello successivo, quello dell'Ecologia delle Comunità. In questo caso gli elementi dell'insieme sono le specie (o le popolazioni) presenti e l'interesse si concentra sulla loro numerosità, sulla distribuzione geografica, sulla rete alimentare che si instaura, sulla sua stabilità etc.

– Un "ecosistema" infine è una comunità alla quale si aggiungono gli elementi abiotici con i quali i membri della comunità vengono a contatto. In un Ecosistema possono trovarsi individui

---

<sup>1</sup>in alternativa, enfatizzando l'aspetto evolutivo, essa può essere vista come uno studio dell'Evoluzione che incorpori le interazioni fra le specie

- autotrofi: produttori primari (tipicamente piante che trasformano la materia inorganica in materia organica sfruttando l'energia della radiazione solare);
- eterotrofi:
  - decompositori: funghi, batteri, ... che trasformano materia organica in materia inorganica;
  - consumatori:
    - \* erbivori: consumatori primari;
    - \* carnivori: consumatori secondari;
    - \* carnivori: consumatori terziari (si cibano di carnivori); ...

### 1.2.3 Quali grandezze studia l'Ecologia

Le grandezze, variabili nel tempo, che caratterizzano la struttura di una popolazione in quanto gruppo di organismi (della stessa specie all'interno di una comunità) sono tipicamente

- *la dimensione, o numerosità*: il numero totale degli individui che compongono la popolazione. Talvolta è sostituita dalla biomassa totale, ovvero il numero degli individui moltiplicato per il peso medio di un individuo.
- *la distribuzione per età*, assoluta o relativa: è il numero o la percentuale di individui della popolazione che appartengono alle varie classi di età  $N_1, N_2, \dots$
- *la dispersione spaziale*: come la popolazione si distribuisce nei punti dell'ecosistema. Quantitativamente, siamo interessati alla densità, il numero di individui per unità di superficie/volume, e a come essa varia nello spazio e nel tempo.

Fattori che determinano le variazioni nel tempo e nello spazio delle grandezze di interesse sono:

- natalità;
- mortalità;
- immigrazione;
- emigrazione.

Come quantificare le modalità secondo cui questi fattori influenzano lo stato della popolazione nel tempo? Come caratterizzare la dipendenza di questi fattori dalla/e popolazione/i stessa/e e dall'ambiente biotico a abiotico circostanti? A questo fine, ai fattori sono associate alcuni parametri che specificano le modalità secondo cui i processi di nascita e morte possono avvenire. Ad esempio:

- il tasso di natalità pro capite: numero di individui femmine che un individuo femmina genera nell'unità di tempo;
- la fertilità: tasso di natalità effettivamente realizzato in natura.
- la fecondità: tasso di natalità potenzialmente raggiungibile.

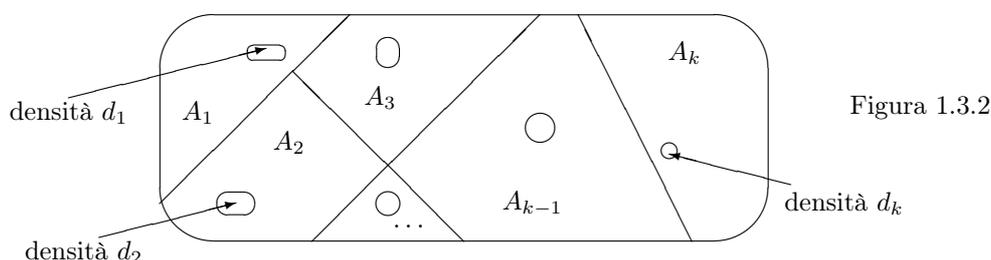
### 1.3 Misurare la popolazione

È molto difficile, e quindi piuttosto raro, censire direttamente la popolazione globale  $N$  di un determinato territorio. Di solito, si ricorre a misure parziali che vengono poi elaborate con metodi statistici.

Ad esempio, si possono effettuare censimenti della popolazione presente in  $k$  areole dell'intero territorio, ottenendovi  $k$  valori di densità

$$d_1, d_2, \dots, d_k$$

come rapporto fra la popolazione e la superficie di ciascuna areola. Assimilando poi le  $k$  areole a punti rispetto alla superficie complessiva, si suddivide l'intero ambiente in  $k$  sottoaree di influenza  $A_j$ , ciascuna delle quali include una delle areole, e si suppone che la densità  $d_j$  si mantenga costante su tutta una sottoarea  $A_j$ .



Si ottiene allora come stima di  $N$  il valore

$$\hat{N} = A_1 d_1 + A_2 d_2 + A_3 d_3 + A_4 d_4.$$

Come si effettua la partizione del territorio nelle  $k$  sottoaree  $A_j$ ?

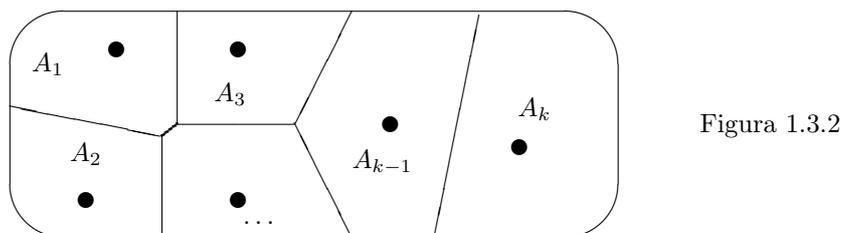
- ipotizzando, sulla base delle informazioni disponibili circa la morfologia del territorio, che ciascuna sottoarea  $A_j$  della partizione abbia caratteristiche omogenee ( sottoarea collinare, sottoarea di alta montagna, etc) in modo da poter assumere che in ogni suo punto sia costante la densità  $d_j$  di popolazione;
- quando queste informazioni non siano disponibili, come sottoaree  $A_j$  si assumono le  $k$  celle del diagramma di Voronoi costruito a partire dai  $k$  punti (= areole nelle quali si è valutata la densità)

DIAGRAMMI DI VORONOI Data un'area<sup>2</sup>  $A$  e in essa  $k$  punti  $P_1, P_2, \dots, P_k$ , per partizionare  $A$  in  $k$  celle di Voronoi si procede nel seguente modo.

La cella  $j$ -esima,  $A_j$ , si definisce come l'insieme di tutti i punti  $P \in A$  per i quali la distanza da  $P_j$  è minore o uguale alla distanza da tutti gli altri punti  $P_i$ , con  $i \neq j$ .

$$A_j = \{P \in A : |PP_j| \leq |PP_i|, \forall i \neq j\}$$

Ciascune delle  $k$  celle che così si ottengono ha una frontiera costituita da tratti rettilinei in comune con un'altra cella ed, eventualmente, da tratti della frontiera di  $A$



<sup>2</sup>definizione e procedimento sono validi anche quando  $A$  è una porzione dello spazio tridimensionale

Se non è possibile effettuare censimenti completi nemmeno in piccole aree, si può ricorrere ai metodi di cattura e ricattura:

- si cattura una piccola parte  $M_1$  della popolazione  $N$ ;
- la si marca e la si rilascia;
- trascorso un intervallo di tempo opportuno, si ricattura un nuovo campione di  $C$  individui e si conta il numero  $M_2$  di individui marcati presenti nel campione.

Se  $N$  è la popolazione incognita, possiamo supporre che risultino eguali il rapporto della popolazione marcata  $M_1$  su quella totale  $N$  e, nel campione ricatturato, della popolazione marcata  $M_2$  sul campione  $C$ :

$$p = \frac{M_1}{N} \sim \frac{M_2}{C} \quad (1.1)$$

e ottenere così una stima di  $N$

$$\hat{N} = \frac{M_1}{M_2} C.$$

Affinché la stima si possa ritenere attendibile, si ipotizza che

- la dimensione  $N$  della popolazione non sia cambiata tra la prima e la seconda cattura;
- nell'intervallo fra cattura e ricattura gli individui marcati si siano mescolati uniformemente con il resto della popolazione;
- il secondo campione sia abbastanza significativo dello stato dell'intera popolazione: che valga dunque la (1.1), ossia che la proporzione fra marcati e non marcati nel secondo campione coincida con quella della popolazione totale.

Ancora più critico è ottenere una **stima diretta** e attendibile della distribuzione d'età. Si tratta talvolta di un problema insormontabile, ad esempio quando la valutazione accurata dell'età di una singola pianta ne richieda l'abbattimento.

Spesso ci si deve accontentare di classificazioni piuttosto rozze, basate sulla correlazione fra le dimensioni degli individui e la loro 'età, oppure sulla presenza di stati fisiologici ben distinti corrispondenti ciascuno a preciso un intervallo di età (ad esempio, negli insetti: uovo, larva, crisalide, adulto).

Sono peraltro possibili determinazioni **indirette** della distribuzione per età, a partire dalla misura dei tassi di natalità e di mortalità.

## Capitolo 2

# Popolazioni malthusiane - I

Thomas Robert Malthus<sup>1</sup> (1766 – 1834) pubblicò nel 1798 il *Saggio sul principio della popolazione e i suoi effetti sullo sviluppo futuro della società*, in cui afferma che

- le popolazioni hanno in sé la capacità di crescere esponenzialmente (o geometricamente)<sup>2</sup>;
- qualora tale crescita non sia possibile, si verificano periodiche carestie e conseguenti epidemie (che esercitano quindi un “controllo a posteriori” del livello di popolazione).

Lo sviluppo esponenziale di una popolazione previsto da Malthus di basa su un insieme di ipotesi, che possiamo schematizzare come segue:

- ogni individuo ha a disposizione una quota di risorse (cibo, spazio, partner per la riproduzione, ...) indipendente dalle dimensioni della popolazione;
- la popolazione è isolata: non c'è emigrazione o immigrazione, per cui gli unici eventi che possono modificare il livello della popolazione sono le nascite e le morti;
- è escluso un reciproco danneggiamento degli individui, ad esempio per atti aggressivi.
- eventuali altre popolazioni presenti nell'ambiente non interagiscono con lo sviluppo della popolazione in esame, nel senso che la loro presenza non modifica la dinamica che si svilupperebbe in loro assenza.

La “malthusianità” è quindi una caratteristica di una popolazione soltanto in un particolare tipo di ambiente. Questo può non essere necessariamente benigno: ad esempio, la disponibilità di ampi spazi per la colonizzazione può comportare risorse pro capite costanti, anche quando sono piuttosto scarse. D'altra parte, se le risorse sono abbondanti, la crescita può essere di tipo malthusiano per un lungo periodo di tempo: poiché c'è un limite superiore alla quantità di risorse che un individuo può consumare, la crescita si mantiene malthusiana finché il numero di individui presenti consente a ciascuno di avere a disposizione tale quantità.

Spesso, nella realtà, le popolazioni non evolvono secondo questo schema: tipicamente sono malthusiane alcune popolazioni di laboratorio, oppure popolazioni naturali durante la fase di colonizzazione in un ambiente costante.

### 2.1 Popolazioni malthusiane univoltine

In questo primo modello supponiamo che gli individui adulti della popolazione abbiano *un unico ciclo vitale* di durata  $T$  (spesso un anno) e che nascite, riproduzione e morti abbiano le seguenti caratteristiche:

---

<sup>1</sup>pastore anglicano, demografo ed economista

<sup>2</sup>L'osservazione partiva dallo studio delle colonie del New England, dove la disponibilità illimitata di nuove terre fertili aveva portato, come “sviluppo naturale”, ad un accrescimento esponenziale degli abitanti.

1. tutti gli adulti presenti all'inizio del ciclo (al tempo  $t = 0$ ) muoiono entro la fine del ciclo (cioè entro l'istante  $t = T$ );
2. gli adulti si riproducono in un periodo breve rispetto alla durata del ciclo (si ipotizza cioè una "covata" per anno);
3. i nuovi nati hanno una fase di maturazione durante il ciclo nel quale sono nati ed emergono come adulti all'inizio del ciclo successivo.

Infine, se la specie è sessuata, si considera solo la popolazione femminile (adulti femmine, nuovi nati femmine) e si ipotizza un rapporto numerico costante tra i sessi, in modo che dalla dinamica delle femmine si possa dedurre quella dei maschi.

Il modello, che descrive lo sviluppo di alcune piante annuali e di numerose specie di insetti con periodo larvale, consta di due parti:



la prima - a tempo continuo - rappresenta la dinamica di una generazione di adulti durante il suo ciclo di vita,

la seconda - a tempo discreto - rappresenta l'evoluzione della popolazione adulta da un ciclo al successivo.

### 2.1.1 Modello a tempo continuo

Con riferimento al ciclo degli adulti che si svolge sull'intervallo  $[0, T]$ , denotiamo con

- $a(t)$  il numero di adulti sopravvissuti fino al tempo  $t$  (una funzione decrescente);
- $\mu(t)$  il tasso di mortalità degli adulti di età<sup>3</sup>  $t$ , ovvero  $\mu(t)dt$  rappresenta la probabilità che un adulto di età  $t$  ha di morire nell'intervallo di età  $[t, t + dt]$ ;
- $\nu(t)$ : il tasso di natalità degli adulti di età  $t$ .  $\nu(t)dt$  è il numero di nuovi nati che una femmina di età  $t$  genera nell'intervallo (di tempo e di età)  $[t, t + dt]$ , ovvero la probabilità che all'età  $t$  una femmina adulta generi un nuovo individuo nell'intervallo  $[t, t + dt]$ ;

Poiché il numero di adulti che muoiono nell'intervallo  $[t, t + dt]$  è  $\mu(t)a(t)dt$ , la dinamica della popolazione adulta soddisfa

$$\begin{aligned} a(t + dt) &= a(t) - a(t)\mu(t)dt \\ \frac{a(t + dt) - a(t)}{dt} &= -a(t)\mu(t) \\ \frac{da}{dt} &= -a(t)\mu(t) \end{aligned}$$

ovvero un'equazione differenziale lineare a coefficienti non costanti, che ha per soluzione

$$a(t) = a(0)e^{\int_0^t -\mu(\xi) d\xi} \quad (2.1)$$

<sup>3</sup>o, equivalentemente, all'istante  $t$ , dal momento che hanno tutti la medesima età  $t$

Tutti gli adulti al tempo  $T$  devono essere morti, quindi deve risultare  $a(T) = 0$  e il tasso  $\mu(\cdot)$  deve divergere in qualche punto dell'intervallo  $[0, T]$ , in modo da rendere infinito l'esponente nella (2.1) quando  $t = T$

$$0 = a(T) = a(0)e^{-\int_0^T \mu(\xi) d\xi} \Rightarrow \int_0^T \mu(\xi) d\xi = \infty$$

In particolare, non è ipotizzabile un tasso costante  $\mu(t) = \mu = \text{cost.}$

Il rapporto  $\frac{a(t)}{a(0)}$  si può interpretare come la frequenza con la quale gli adulti raggiungono

l'età  $t$ . Ponendo  $\frac{a(t)}{a(0)} = p(t)$  e identificando probabilità e frequenza si ottiene la *probabilità* (o *funzione*) di sopravvivenza  $p(t) = e^{-\int_0^t \mu(\xi) d\xi}$ , che considereremo in dettaglio nel prossimo capitolo.

Sempre nell'arco del ciclo, se denotiamo con  $b(t)$  il numero dei nuovi nati generati fino all'istante  $t$ , avremo

$$\begin{aligned} b(t+dt) &= b(t) + \nu(t)a(t)dt \\ \frac{b(t+dt) - b(t)}{dt} &= \nu(t)a(t) \\ \frac{db}{dt} &= \nu(t)a(t) \end{aligned}$$

ed essendo  $b(0) = 0$ , perché all'inizio del ciclo i nati del ciclo precedente sono diventati ormai tutti adulti, si ottiene

$$b(t) = \int_0^t \nu(\xi)a(\xi) d\xi = a(0) \int_0^t \nu(\xi)p(\xi) d\xi \quad (2.2)$$

Introdotta infine la funzione

$$\phi(t) = \nu(t)p(t)$$

detta *funzione "netta"* (cioè "al netto delle morti,.) di *maternità*, di cui approfondiremo le proprietà nel capitolo successivo<sup>4</sup> ricaviamo allora

$$b(T) = a(0) \int_0^T \phi(\xi) d\xi = a(0)\rho$$

dove  $\rho = \int_0^T \phi(\xi) d\xi$  è detto *tasso netto di riproduzione*.

## 2.1.2 Modello a tempo discreto

Denotiamo con:

- $N(k)$  il numero di adulti presenti all'inizio del ciclo  $k$ -esimo;
- $N(k+1)$  il numero di adulti presenti all'inizio del ciclo  $(k+1)$ -esimo

In base al modello continuo appena descritto, identificando  $a(0)$  con il numero  $N(k)$  di adulti presenti all'inizio del ciclo  $k$ -esimo, gli adulti  $N(k+1)$  all'inizio del ciclo  $(k+1)$ -esimo sono i nati durante il ciclo precedente, ovvero

$$b(T) = \rho a(0) = \rho N(k),$$

<sup>4</sup>  $\phi(t)dt$  rappresenta il numero di femmine che una femmina all'istante  $t = 0$  in cui raggiunge l'età adulta può aspettarsi di generare nell'intervallo  $[t, t + dt]$ .

che sono sopravvissuti dal momento della nascita fino a diventare adulti. Se indichiamo con  $\sigma < 1$  il *coefficiente di sopravvivenza* dei nuovi nati fino al raggiungimento dello stadio adulto, si ricava allora

$$N(k+1) = \sigma b(T) = \sigma \rho N(k) = \lambda N(k). \quad (2.3)$$

Il coefficiente

$$\lambda = \sigma \rho = \sigma \int_0^T p(\xi) \nu(\xi) d\xi = \sigma \int_0^T \phi(\xi) d\xi$$

è detto *tasso finito di crescita* della popolazione. Esso regola la dinamica della popolazione, riassumendo in sé mortalità nello stadio larvale e mortalità e natalità nello stadio adulto.

Chiaramente si ha

$$N(k) = \lambda^k N(0)$$

e la popolazione si accresce o si estingue con andamento geometrico a seconda che sia abbia  $\lambda > 1$  o  $\lambda < 1$ .

Qualora si disponga dei dati raccolti periodicamente circa la dimensione della popolazione,

$$N(0), \dots, N(k), N(k+1), \dots, N(K),$$

da (2.3), ponendo

$$y(k) := \ln N(k),$$

si ricava

$$y(k+1) = y(k) + \ln \lambda \quad (2.4)$$

e da una regressione lineare sui dati si può ottenere

$$\ln \lambda = \arg \left\{ \min_x \sum_{i=0}^{K-1} [y(i+1) - y(i) - x]^2 \right\}$$

## 2.2 E se le popolazioni malthusiane non sono univoltine?

Per molte specie non è possibile distinguere, come nel modello precedente, cicli di vita nettamente separati fra loro.

La riproduzione può non avere cadenza periodica oppure, pur avendola, gli adulti non muoiono entro la fine del ciclo riproduttivo o i giovani non hanno una fase di quiescenza che duri fino alla fine del ciclo. Coesistono allora nello stesso istante organismi riproduttivi di età diverse e le varie generazioni si sovrappongono. Possiamo anche supporre che la riproduzione abbia carattere “continuo” (in contrapposizione a “periodico”) intendendo che, pur esistendo un intervallo tra le varie nascite,

- gli individui riproduttori non siano sincronizzati, cioè non si riproducano tutti nel medesimo intervallo di tempo;

- l'intervallo tra i periodi di riproduzione può essere molto breve rispetto alla vita media.

Infine la frequenza delle morti può essere relativamente costante oppure variare nel tempo, ma senza concentrarsi in intervalli particolari.

In queste ipotesi vengono meno le condizioni che giustificano la periodizzazione utilizzata nel paragrafo precedente. Potremo adottare ancora sia una rappresentazione a tempo continuo per i fenomeni di riproduzione e di sopravvivenza sia, quando conveniente, una a tempo discreto, che però non corrisponde più all'esistenza di ciclicità biologiche, ma piuttosto ad esigenze sperimentali, quali ad esempio la cadenza periodica delle misurazioni effettuate sulla popolazione.

Tuttavia nei modelli non univoltini le variabili *indipendenti* sono due:

- $t$ : il **tempo**, che si estende al di là di un singolo ciclo annuale ed è misurato a partire da un istante convenzionale  $t = 0$ ;
- $x$ : l'**età** di ciascun individuo della popolazione.

A differenza di quanto avevamo nel ciclo degli adulti del caso univoltino, ora  $x$  e  $t$  in generale non coincidono: al tempo  $t$  nella popolazione coesistono individui di tutte le età.

Continuano a valere le ipotesi riportate all'inizio del capitolo: assenza di **migrazione**, **malthusianità**, ovvero disponibilità di risorse pro capite indipendente dal numero di organismi, ambiente costante e conseguentemente **tassi di natalità e mortalità** indipendenti da  $t$  o dalla numerosità della popolazione.

I tassi possono dipendere invece dall'età  $x$  degli individui; in particolare, continueremo a indicare con

- $\mu(x)dx$  la probabilità che un individuo di età  $x$  muoia in età compresa in  $[x, x + dx]$ ,
- $\nu(x)dx$  il numero di figlie generate in  $dx$  da una madre di età  $x$ , ovvero la probabilità che una madre di età  $x$  generi una figlia nell'intervallo di ampiezza  $dx$ .

Come vedremo nel prosieguo del capitolo, quando  $\mu$  e  $\nu$  sono indipendenti dall'età la trattazione dei modelli malthusiani non univoltini è semplice nel caso deterministico, ma richiede maggior impegno e offre spunti interessanti nel caso stocastico.

Nei due capitoli successivi considereremo invece, in ambito deterministico, modelli con tassi di natalità e mortalità dipendenti dall'età.

## 2.3 Modelli malthusiani deterministici a tassi costanti

### 2.3.1 Modello a tempo continuo

Se i tassi di mortalità e di natalità non dipendono dall'età

$$\mu(x) = \mu = \text{cost}, \quad \nu(x) = \nu = \text{cost} \quad \forall x,$$

e indichiamo con  $N(t)$  la popolazione (femminile) totale al tempo  $t$ , risulta

$$\begin{aligned} N(t + dt) &= N(t) + \nu N(t)dt - \mu N(t)dt \\ \frac{N(t + dt) - N(t)}{dt} &= \nu N(t) - \mu N(t) \\ \frac{dN}{dt} &= (\nu - \mu)N = rN \end{aligned} \tag{2.5}$$

dove, nell'ultimo passaggio, si è posto  $\nu - \mu = r$ : questo parametro è detto *tasso intrinseco di crescita*.

La soluzione dell'equazione (2.5) è ovviamente:

$$N(t) = N(0)e^{rt}. \tag{2.6}$$

### 2.3.2 Modello a tempo discreto

Se in (2.6) il tempo  $t$  è "campionato" negli istanti interi, si ottiene

$$\begin{aligned} N(k) &= N(0)e^{rk}, \quad k = 0, 1, 2, \dots \\ \frac{N(k+1)}{N(k)} &= \frac{N(0)e^{r(k+1)}}{N(0)e^{rk}} = e^r \\ N(k+1) &= e^r N(k). \end{aligned}$$

Il *tasso finito di crescita*  $\lambda$ , relativo al trascorrere di una unità di tempo, e il *tasso intrinseco*  $r$  sono legati da

$$e^r = \lambda.$$

Anche in questo caso la stima di  $r$  si riduce ad una regressione lineare utilizzando l'equazione  $\log N(k+1) = \log N(k) + r$ .

## 2.4 Introduzione ai modelli stocastici malthusiani

Quando siano noti i livelli delle popolazioni all'istante iniziale, nei modelli deterministici i livelli futuri possono essere individuati con esattezza.

Nei modelli stocastici la popolazione futura non può essere individuata con esattezza da quella attuale: tutto quello che possiamo stabilire è la *frequenza* relativa dei risultati che otterremmo se considerassimo molte repliche della medesima popolazione, inizializzate nello stesso modo, e osservassimo il livello di ciascuna replica in istanti successivi. La dinamica di un modello stocastico è pertanto descritta tramite l'*evoluzione* nel tempo delle sue distribuzioni di probabilità.

Le considerazioni che inducono a utilizzare modelli stocastici in Ecologia delle Popolazioni sono riconducibili genericamente al fatto che i sistemi biologici sono assai complessi e le nostre conoscenze (o il nostro interesse a elementi di dettaglio) rendono problematico il ricorso esclusivo a modelli deterministici. La transizione a un approccio probabilistico è spesso inevitabile quando si modellano fenomeni governati da un grande numero di fattori statisticamente indipendenti, come capita, ad esempio, nello studio delle fluttuazioni di una popolazione.

Al riguardo, notiamo che le fluttuazioni sono riconducibili a due distinte classi di fattori, cui corrispondono

una *stocasticità demografica*, dovuta al fatto che il numero di individui presenti è una quantità intera e i cambiamenti nel livello di una popolazione sono causati da una successione di eventi di nascita e morte dei quali non è predicibile individualmente l'istante di accadimento;

una *stocasticità ambientale*, indotta da variazioni aperiodiche e individualmente non predicibili dell'ambiente in cui la popolazione vive.

Ci limiteremo, qui e in seguito, a considerare la stocasticità demografica, supponendo che l'ambiente sia perfettamente statico.

### 2.4.1 Il processo lineare di nascita e morte: le ipotesi

Le ipotesi alle quali ci atterremo si possono riassumere come segue:

1. la consistenza numerica della popolazione può essere modificata soltanto da eventi di nascita e di morte; sono quindi assenti altri fenomeni (migratori, di colonizzazione etc.) che influiscano sull'evoluzione della popolazione;
2. la riproduzione è di tipo asessuato o, nel caso di una popolazione sessuata, si considera soltanto la sua componente femminile, ipotizzando che la popolazione maschile sia sempre sufficiente;
3. la probabilità che un individuo si riproduca o muoia nell'intervallo  $\Delta t$  non dipende dalla densità della popolazione (ipotesi di malthusianità), né dalle caratteristiche dell'individuo stesso (in particolare dalla sua età  $x$ ), né dall'istante di tempo  $t$  nel quale si considera la popolazione (ambiente costante e individui con caratteristiche morfologiche invarianti)

Indichiamo rispettivamente con

$$\nu\Delta t + o(\Delta t) \quad \text{e} \quad \mu\Delta t + o(\Delta t)$$

le probabilità che un individuo, arbitrariamente scelto nella popolazione, ne generi un altro oppure muoia in un intervallo di ampiezza infinitesima  $\Delta t$ .

Indichiamo inoltre con  $p(N, t)$  la probabilità che al tempo  $t$  la popolazione consista di  $N$  individui. In termini frequentisti, tale probabilità può essere interpretata considerando un grandissimo numero  $k$  di repliche della medesima popolazione e le corrispondenti storie (*realizzazioni*), così da aversi

$$p(N, t) = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{\text{numero delle repliche con } N \text{ individui al tempo } t}{k} \quad (2.7)$$

### 2.4.2 Le equazioni

Per  $N > 0$ , l'eventualità che al tempo  $t + \Delta t$  la popolazione consti di  $N$  individui si presenta se si verifica uno dei casi seguenti

1. al tempo  $t$  sono presenti  $N - 1$  individui e in  $[t, t + \Delta t]$  avviene una nascita;
2. al tempo  $t$  sono presenti  $N$  individui e in  $[t, t + \Delta t]$  non si hanno né nascite, né morti;
3. al tempo  $t$  sono presenti  $N + 1$  individui e in  $[t, t + \Delta t]$  avviene una morte.

Poiché altri eventi possibili in  $[t, t + \Delta t]$  hanno probabilità di verificarsi infinitesima di ordine superiore rispetto a  $\Delta t$ , essendo connessi all'accadimento di almeno due eventi di nascita e/o morte in  $[t, t + \Delta t]$ , i casi 1-3 sono **mutuamente esclusivi ed esaustivi** di tutte le possibilità. allora

$$\begin{aligned} p(N, t + \Delta t) &= p(N - 1, t)(N - 1)\nu\Delta t + p(N, t)(1 - N\nu\Delta t)(1 - N\mu\Delta t) \\ &+ p(N + 1, t)(N + 1)\mu\Delta t + o(\Delta t) \end{aligned} \quad (2.8)$$

e, passando al limite per  $\Delta t \rightarrow 0$  in

$$\frac{p(N, t + \Delta t) - p(N, t)}{\Delta t} = p(N - 1, t)(N - 1)\nu - p(N, t)N(\nu + \mu) + p(N + 1, t)(N + 1)\mu + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t}$$

si ottiene il sistema di equazioni differenziali (per  $N > 0$ )

$$\frac{dp(N, t)}{dt} = \nu(N - 1)p(N - 1, t) - (\nu + \mu)Np(N, t) + \mu(N + 1)p(N + 1, t) \quad (2.9)$$

Per  $N = 0$ , è immediato completare il sistema (2.9) con l'equazione

$$\frac{dp(0, t)}{dt} = \mu p(1, t) \quad (2.10)$$

che si ottiene con un ragionamento analogo al precedente, o semplicemente estendendo il sistema (2.9) ad  $N = 0$  con la posizione  $p(-1, t) = 0$ .

Lo studio della dinamica del modello (2.9 - 2.10) consiste nella determinazione, per ogni valore di  $t > 0$ , della distribuzione di probabilità

$$p(0, t), p(1, t), p(2, t), \dots$$

a partire da una distribuzione iniziale

$$p(0, 0), p(1, 0), p(2, 0), \dots$$

per la quale si suppone valga la condizione di consistenza  $\sum_{N=0}^{\infty} p(N, 0) = 1$ . In particolare, se la popolazione iniziale  $N(0) = i$  è nota con esattezza, è assegnata la distribuzione iniziale

$$\begin{aligned} 0 &= p(0, 0) = p(1, 0) = p(2, 0) = \dots = p(i-1, 0) \\ 1 &= p(i, 0) \\ 0 &= p(i+1, 0) = p(i+2, 0) = \dots \end{aligned}$$

Come vedremo, lo studio del sistema (2.9-2.10) nel caso generale non è banale, perché richiede di risolvere simultaneamente infinite equazioni differenziali. Prima di affrontarlo, considereremo due casi particolari, per i quali il sistema di equazioni può essere risolto ricorrendo al processo di pura morte e quello di pura nascita, le cui equazioni si ottengono dal modello generale ponendovi rispettivamente  $\nu = 0$  oppure  $\mu = 0$ .

## 2.5 Il processo lineare di pura morte

Ponendo in (2.9 - 2.10)  $\nu = 0$  si ottengono le equazioni del processo di pura morte

$$\frac{dp(N, t)}{dt} = -\mu N p(N, t) + \mu(N+1)p(N+1, t) \quad (2.11)$$

Esse possono applicarsi, ad esempio, ad una popolazione isolata il cui ambiente sia stato alterato (dall'inquinamento o altro) in modo da annullare le potenzialità riproduttive e per la quale si possa ritenere indipendente dall'età il tasso di mortalità, come si verifica in varie specie di uccelli o di pesci adulti<sup>5</sup>.

### 2.5.1 Soluzione delle equazioni

Assumiamo che, con probabilità 1, si abbia  $N(0) = i$ . Per ogni  $t > 0$  risulta allora

$$0 = p(i+1, t) = p(i+2, t) = \dots$$

e per  $N = i$  la (2.11) diventa

$$\frac{dp(i, t)}{dt} = -\mu i p(i, t) \quad (2.12)$$

che ha per soluzione

$$p(i, t) = e^{-\mu i t}. \quad (2.13)$$

Ponendo  $N = i-1$  in (2.11) e sostituendovi la soluzione (2.13), si ottiene l'equazione

$$\frac{dp(i-1, t)}{dt} = -\mu(i-1)p(i-1, t) + \mu i e^{-\mu i t}, \quad (2.14)$$

che può essere risolta con il metodo di variazione delle costanti, e iterando il procedimento si perviene in un numero finito di passi alla soluzione completa:

$$p(N, t) = \binom{i}{N} e^{-\mu t N} (1 - e^{-\mu t})^{i-N} \quad N \leq i \quad (2.15)$$

La (2.15) può anche essere ricavata con un ragionamento diverso e molto semplice.

Per (2.13), la probabilità che un individuo singolarmente preso sopravviva fino all'istante  $t$  è pari a  $e^{-\mu t}$ , quindi  $(1 - e^{-\mu t})$  rappresenta la probabilità che lo stesso individuo muoia in qualche istante dell'intervallo  $[0, t]$ .

Se, come abbiamo ipotizzato, la sorte di un individuo non ha alcuna influenza su quella degli altri, l'evento che all'istante  $t$  siano sopravvissuti  $N$  individui degli  $i$  presenti al tempo 0 può

<sup>5</sup>applicazioni si hanno anche all'obsolescenza di macchine, al decadimento radioattivo etc.

essere assimilato al risultato di  $i$  esperimenti bernoulliani<sup>6</sup>, ciascuno dei quali caratterizzato da una probabilità di successo (sopravvivenza) pari a  $p = e^{-\mu t}$  e di insuccesso (morte) pari a  $q = (1 - e^{-\mu t})$ . La probabilità di avere successo  $N$  volte ( $=N$  sopravvissuti) in  $i$  esperimenti è data da  $\binom{i}{N} p^N q^{i-N}$ , da cui segue (2.15).

**OSSERVAZIONE** Nella formula (2.15)  $\mu$  e  $t$  figurano sempre accoppiati nel prodotto  $\mu t$ . Fissata la popolazione iniziale  $i$ , la distribuzione di probabilità dipende soltanto da  $\mu t$ : elevati tassi di mortalità danno luogo in breve tempo alla distribuzione di probabilità prodotta da tassi meno elevati su tempi più lunghi.

- **ESERCIZIO 2.5.1** Si verifichi che per ogni  $t > 0$  risulta  $\sum_{N=0}^i p(N, t) = 1$
- **ESERCIZIO 2.5.2** Derivando rispetto a  $t$  la (2.15) si verifichi che la funzione del tempo  $p(N, \cdot)$  raggiunge il valore massimo per  $\mu t = \ln i - \ln N$
- **ESERCIZIO 2.5.3** La probabilità che al tempo  $t$  la popolazione sia estinta è  $p(0, t) = (1 - e^{-\mu t})^i$ , cioè il prodotto delle probabilità di estinzione di ciascuno degli  $i$  individui.

In figura 2.5.1 è riportato l'andamento di  $p(N, \cdot)$  per  $N = 0, 1, \dots, i$  al variare di  $\mu t$ .

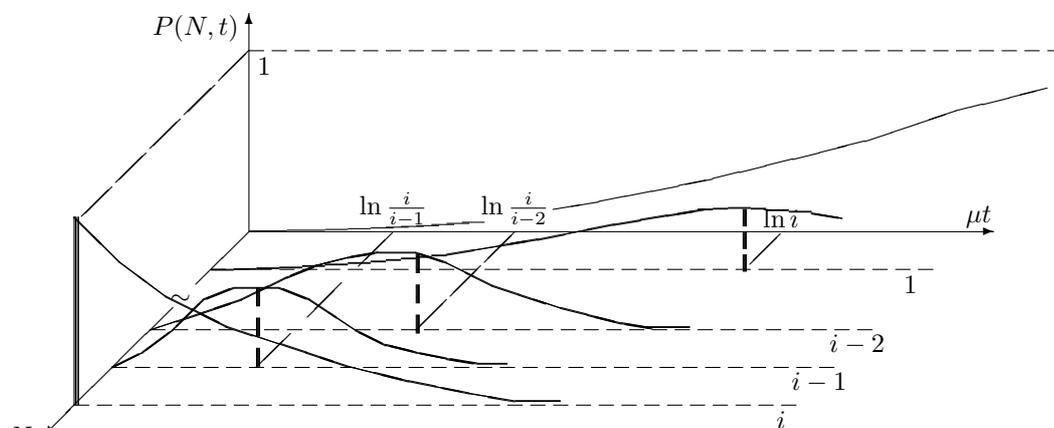


Figura 2.5.1

## 2.5.2 Valor medio e varianza

Per ogni  $t \geq 0$  la successione  $\{p(N, t)\}_{N=0,1,\dots,i}$  soddisfa la condizione  $\sum_{N=0}^i p(N, t) = 1$ , quindi è la distribuzione della variabile casuale  $N(t)$  a valori in  $\{0, 1, 2, \dots, i\}$ . Al tempo  $t$  il valor medio della variabile casuale

$$E[N(t)] := \sum_{N=0}^i N p(N, t)$$

può essere calcolato direttamente sostituendo a  $p(N, t)$  l'espressione (2.15). In alternativa, si può ottenere moltiplicando per  $N$  primo e secondo membro delle (2.11) e sommando per  $N$  variabile da 0 a  $i$ . Si ricava l'equazione differenziale

$$\begin{aligned} \frac{dE[N(t)]}{dt} &= -\mu \sum_{N=1}^i N^2 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} N(N+1) p(N+1, t) \\ &= -\mu \sum_{N=1}^i N^2 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} ((N+1)^2 - (N+1)) p(N+1, t) \\ &= -\mu \sum_{N=1}^i N^2 p(N, t) + \mu \sum_{M=1}^i (M^2 - M) p(M, t) = -\mu \sum_{M=1}^i M p(M, t) \\ &= -\mu E[N(t)] \end{aligned} \quad (2.16)$$

<sup>6</sup> quali il lancio  $i$  volte di una moneta

che ha per soluzione

$$E[N(t)] = ie^{-\mu t} \quad (2.17)$$

Il valor medio della popolazione nel modello stocastico è uguale al valore fornito dal modello deterministico malthusiano  $dN/dt = -\mu N$  inizializzato da  $N(0) = i$ .

Per il calcolo della varianza di  $N(t)$ , valutiamo prima il momento del secondo ordine  $E[N^2(t)] = \sum_{N=0}^i N^2 p(N, t)$ . Moltiplicando per  $N^2$  primo e secondo membro di (2.11) e sommando per  $N$  variabile da 0 a  $i$ , si perviene all'equazione differenziale

$$\begin{aligned} \frac{dE[N^2(t)]}{dt} &= -\mu \sum_{N=1}^i N^3 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} N^2(N+1)p(N+1, t) \\ &= -\mu \sum_{N=1}^i N^3 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} ((N+1)^3 - (2N^2 + 3N + 1))p(N+1, t) \\ &= -\mu \sum_{N=0}^{i-1} (2N^2 + 3N + 1)p(N+1, t) = -\mu \sum_{N=0}^{i-1} ((2(N+1)^2 - (N+1))p(N+1, t) \\ &= -2\mu \sum_{M=1}^i M^2 p(M, t) + \mu \sum_{M=1}^i M p(M, t) = -2\mu E[N^2(t)] + \mu E[N(t)] \\ &= -2\mu E[N^2(t)] + \mu i e^{-\mu t} \end{aligned} \quad (2.18)$$

che può essere integrata per variazione delle costanti. Tenuto conto della condizione iniziale  $E[N^2(0)] = i^2$ , si ricava

$$E[N^2(t)] = i^2 e^{-2\mu t} + i e^{-\mu t} (1 - e^{\mu t}) \quad (2.19)$$

A questo punto, il calcolo della varianza è immediato

$$\text{var}[N(t)] = E[N^2(t)] - E^2[N(t)] = i e^{-\mu t} (1 - e^{-\mu t}) \quad (2.20)$$

e con esso anche quello della derivata:

$$\frac{d \text{var} E[N(t)]}{dt} = i \mu e^{-\mu t} (2e^{-\mu t} - 1),$$

che risulta positiva per  $t < \frac{1}{\mu} \ln 2$  e negativa per  $t > \frac{1}{\mu} \ln 2$ .

La (2.20), come è noto, fornisce una misura di quanto differiranno fra loro al tempo  $t$  i livelli raggiunti in un "grande" insieme di repliche della medesima popolazione, tutte iniziate da  $N(0) = i$ . Inizialmente nulla, cresce raggiungendo il massimo all'istante  $t = \frac{1}{\mu} \ln 2$ , in cui è massima l'incertezza sul valore della popolazione, poi decresce e tende asintoticamente a zero.

Nel fatto, all'istante iniziale e per  $t \rightarrow \infty$  non ci sono incertezze sulla sorte della popolazione: si ha infatti  $N(0) = i$  e  $N(\infty) = 0$ . Appare anche ragionevole aspettarsi che, se il tasso di mortalità  $\mu$  è molto elevato, sia più rapida l'estinzione della popolazione e l'istante di massima incertezza sulla numerosità si verifichi prima.

### 2.5.3 Tempi di attesa e tempo di estinzione

Indichiamo con  $A_N$  tempo di attesa al livello  $N$  l'istante  $t \geq 0$  in cui si verifica il primo evento di morte in una popolazione che all'istante  $t = 0$  si trova al livello  $N$ . Ovviamente  $A_N$  è una variabile casuale, che può assumere valori reali non negativi.

Se indichiamo con  $\pi(t)$  la probabilità che nell'intervallo  $[0, t]$  non abbia avuto luogo alcun evento di morte, abbiamo

$$\pi(t + \Delta t) = \pi(t)(1 - \mu N \Delta t),$$

quindi  $\frac{d\pi}{dt} = -\mu N$  e infine  $\pi(t) = e^{-\mu N t}$ .

Distribuzione cumulativa e densità di probabilità della variabile casuale  $A_N$  sono allora

$$P\{A_N \leq t\} = 1 - e^{-\mu N t} \quad \text{e} \quad P\{t \leq A_N \leq t + dt\} = \mu N e^{-\mu N t} dt$$

e il valor medio del tempo di attesa è

$$E[A_N] = \int_0^\infty t \mu N e^{-\mu N t} dt = \frac{1}{\mu N} \int_0^\infty (\mu N t) e^{-\mu N t} d(\mu N t) = \frac{1}{\mu N} \int_0^\infty \xi e^{-\xi} d\xi = \frac{1}{\mu N}$$

L'istante in cui una popolazione di livello iniziale  $i$  si estingue è una variabile casuale  $\Omega_i$ , detta *tempo di estinzione*, esprimibile come somma dei successivi tempi di attesa al livello  $i$ , al livello  $i - 1, \dots$ , al livello 1, ovvero

$$\Omega_i = A_i + A_{i-1} + \dots + A_1$$

Il valor medio della somma di più variabili casuali è la somma dei valori medi di ciascuna, quindi

$$E[\Omega_i] = \sum_{N=1}^i E[A_n] = \frac{1}{\mu} \left( 1 + \frac{1}{2} + \dots + \frac{1}{i-1} + \frac{1}{i} \right) \sim \frac{1}{\mu} (\ln i + \varepsilon) \quad (2.21)$$

dove l'approssimazione vale asintoticamente per  $i \rightarrow \infty$  e  $\varepsilon = 0,57\dots$  è la costante di Eulero.

- ESERCIZIO 2.5.4 Da (2.15) si ricava la probabilità  $p(0, t) = (1 - e^{-\mu t})^i$  che una popolazione, di livello  $i$  all'istante 0, raggiunga al tempo  $t$  il livello 0 e quindi si sia estinta in qualche istante dell'intervallo  $[0, t]$ . Tenuto conto che la variabile casuale  $\Omega_i$  ha densità di probabilità  $\frac{dp(0, t)}{dt}$ , si riottienga (2.21) mediante la formula

$$E[\Omega_i] = \int_0^{+\infty} t \frac{dp(0, t)}{dt} dt$$

## 2.6 Il processo lineare di pura nascita

Se poniamo in (2.9 - 2.10)  $\mu = 0$  si ottengono le equazioni del processo di pura nascita

$$\frac{dp(N, t)}{dt} = \nu(N - 1)p(N - 1, t) - \nu N p(N, t) \quad (2.22)$$

Esse possono applicarsi alla crescita di alcune popolazioni di organismi unicellulari che si riproducono per divisione, limitatamente a brevi intervalli di tempo e in condizioni ambientali favorevoli che rendano trascurabile la mortalità (p.es. "fioriture" algali in primavera).

### 2.6.1 Soluzione delle equazioni

Assumiamo che si abbia, con probabilità 1,  $N(0) = i$ . Poiché la popolazione non può diminuire, per ogni  $t \geq 0$  risulta

$$p(0, t) = p(1, t) = \dots = p(i - 1, t) = 0 \quad (2.23)$$

mentre le altre probabilità si determinano ricorsivamente risolvendo nell'ordine le equazioni

$$\begin{aligned} \frac{dp(i, t)}{dt} &= -\nu i p(i, t) \\ \frac{dp(i + 1, t)}{dt} &= -\nu(i + 1)p(i + 1, t) + \nu i p(i, t) \\ \frac{dp(i + 2, t)}{dt} &= -\nu(i + 2)p(i + 2, t) + \nu(i + 1)p(i + 1, t) \\ \dots &= \dots \end{aligned} \quad (2.24)$$

Dalla prima delle (2.25) si ricava

$$p(i, t) = e^{-\nu it}. \quad (2.25)$$

Introducendo la funzione (2.25) nella seconda delle (2.25), si ottiene l'equazione

$$\frac{dp(i+1, t)}{dt} = -\nu(i+1)p(i+1, t) + \nu i e^{-\nu it},$$

che si risolve con la formula di variazione delle costanti

$$p(i+1, t) = \int_0^t e^{-\nu(i+1)(t-\sigma)} \nu i e^{-\nu i \sigma} d\sigma = i e^{-\nu t} [1 - e^{-\nu t}] \quad (2.26)$$

Il procedimento ha evidentemente carattere ricorsivo: quando sia stata determinata  $p(N, t)$ , la probabilità  $p(N+1, t)$  si ottiene risolvendo l'equazione differenziale

$$p(N+1, t) = \int_0^t e^{-\nu(N+1)(t-\sigma)} \nu N p(N, \sigma) d\sigma$$

e, per induzione, si dimostra valere per ogni  $N \geq i$  la formula

$$p(N, t) = \binom{N-1}{i-1} e^{-\nu ti} [1 - e^{-\nu t}]^{N-i} \quad (2.27)$$

Analogamente al modello di pura morte, in (2.27)  $\nu$  e  $t$  sono costantemente accoppiate. Fissata la popolazione iniziale  $i$ , la distribuzione di probabilità dipende soltanto dal prodotto  $\nu t$ . In figura 2.6.1 è riportato l'andamento delle funzioni  $p(N, t)$  per diversi valori di  $N$  al variare di  $\nu t$ .

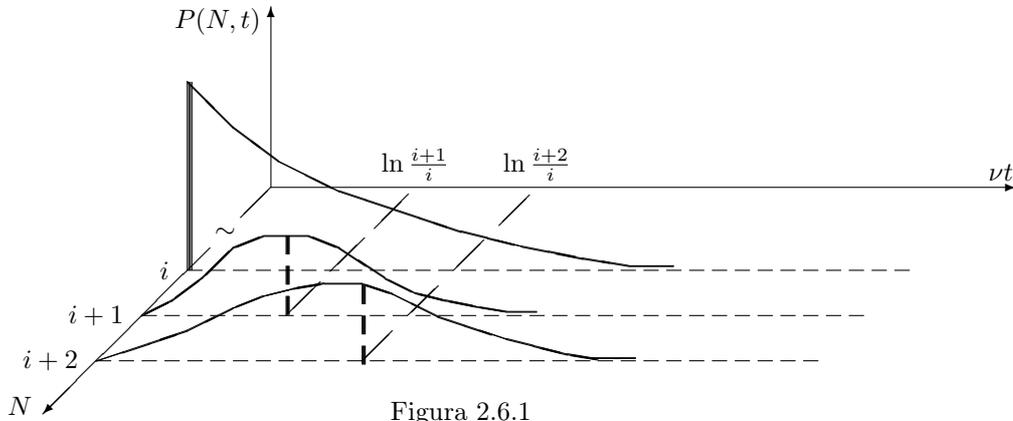


Figura 2.6.1

- ESERCIZIO 2.6.1 Con procedimenti analoghi a quello del processo di pura morte, si verifichi che, per  $N \geq i$  le funzioni  $p(N, t)$  raggiungono il valore massimo per  $\nu t = \ln N - \ln i$ .
- ESERCIZIO 2.6.2\* Qual è l'interpretazione combinatoria di (2.25) ?

## 2.6.2 Valor medio, varianza e tempi di attesa

Procedendo come nella sezione precedente, si verifica che nel caso di pura nascita, la media e il momento del secondo ordine di  $N(t)$  valgono

$$E[N(t)] = \sum_{N=i}^{+\infty} N p(N, t) = i e^{\nu t} \quad (2.28)$$

$$E[N^2(t)] = \sum_{N=i}^{+\infty} N^2 p(N, t) = i^2 e^{2\nu t} + i e^{\nu t} (e^{\nu t} - 1) \quad (2.29)$$

Ancora una volta il valor medio della popolazione nel modello stocastico è uguale al valore del corrispondente modello deterministico malthusiano.

Quanto alla varianza,

$$\text{var}[N(t)] = e[N^2(t)] - E[N(t)]^2 = ie^{\nu t}(e^{\nu t} - 1) \quad (2.30)$$

essa è una funzione crescente del tempo, com'è da attendersi dal momento che quanto più tempo è trascorso dall'istante iniziale, tanto meno precise risultano le previsioni che possono essere formulate circa il livello raggiunto da una popolazione che può soltanto crescere.

Più della varianza, è statisticamente significativa la *dispersione relativa*, ovvero il quoziente della deviazione standard sulla media

$$\delta[N(t)] := \frac{\sqrt{\text{var}[N(t)]}}{E[N(t)]} = \frac{\sqrt{ie^{\nu t}(e^{\nu t} - 1)}}{ie^{\nu t}} \quad (2.31)$$

che asintoticamente per  $t \rightarrow +\infty$  vale

$$\delta[N(\infty)] = \sqrt{\frac{1}{i}} \quad (2.32)$$

Poiché la dispersione relativa misura l'errore medio delle previsioni in rapporto alla dimensione media raggiunta da un gran numero di realizzazioni della popolazione, da (2.32) segue che, quanto più numerosa è la popolazione iniziale, tanto più le previsioni formulate con il modello deterministico forniscono una rappresentazione adeguata dell'evoluzione della popolazione.

In completa analogia con il processo di pura morte, per quello di pura nascita il tempo di attesa  $A_N$  nello stato  $N \geq i$  ha densità di probabilità  $\nu N e^{-\nu N t}$  e il suo valor medio è

$$E[A_N] = \frac{1}{\nu N} \quad (2.33)$$

Di conseguenza, il valor medio del tempo di attesa  $A_i^{2i}$  necessario per il raddoppio di una popolazione di livello iniziale  $i$  è

$$E[A_i^{2i}] = E[A_i] + E[A_{i+1}] + \dots + E[A_{2i-1}] = \frac{1}{\nu} \left( \frac{1}{i} + \frac{1}{i+1} + \dots + \frac{1}{2i-1} \right).$$

Se  $i$  è molto grande, ricordando la formula di Eulero per approssimare la somma delle ridotte di una serie geometrica, il valore medio del tempo di attesa per il raddoppio è dato da

$$\frac{1}{\nu} \sum_{N=i}^{2i-1} \frac{1}{N} = \frac{1}{\nu} \left( \sum_{N=1}^{2i-1} \frac{1}{N} - \sum_{N=1}^{i-1} \frac{1}{N} \right) \sim \frac{1}{\nu} (\ln(2i-1) - \ln(i-1)) \quad (2.34)$$

$$= \frac{1}{\nu} \ln \frac{2i-1}{i-1} \sim \frac{1}{\nu} \ln 2 \quad (2.35)$$

- **ESERCIZIO 2.6.3** Si verifichi che la quantità  $\frac{1}{\nu} \ln 2$  è il tempo necessario perché la media  $E[N(t)] = ie^{\nu t}$  raddoppi, passando dal livello  $i$  al livello  $2i$ , qualunque sia  $i$ .  
Quindi per grandi valori della popolazione iniziale  $i$  il tempo di raddoppio della media  $E[N(t)]$  coincide con il valor medio dell'intervallo di tempo  $E[A_i^{2i}]$  che la popolazione impiega per passare dal livello  $i$  al livello  $2i$ .  
Per piccoli livelli di popolazione iniziale la coincidenza non vale più: ad esempio, per  $i = 1$  abbiamo  $E[A_1^2] = \frac{1}{\nu}$  mentre la media passa dal livello  $E[N(0)] = 1$  al livello  $E[N(t)] = 2$  per  $t = \frac{1}{\nu} \ln 2 < \frac{1}{\nu}$ . Perché?
- **ESERCIZIO 2.6.4** Se la popolazione iniziale  $i$  è molto grande, qual è il tempo medio necessario perché la popolazione raggiunga il livello  $ki$ ,  $k \in \mathbb{N}$  ?

## 2.7 Il processo lineare di nascita e morte: caso generale

Indichiamo con  $G(z, t)$  la *funzione generatrice* della variabile aleatoria  $N$  all'istante  $t$

$$G(z, t) = \sum_{N=0}^{+\infty} z^N p(N, t) \quad (2.36)$$

Fissato l'istante  $t = \bar{t}$ , la successione dei coefficienti  $p(N, \bar{t})$  è per costruzione la distribuzione di probabilità della variabile casuale  $N$  all'istante  $\bar{t}$ , e quindi la soluzione all'istante  $t = \bar{t}$  del sistema di equazioni (2.9 - 2.10).

### 2.7.1 Equazione alle dd.pp. per la funzione generatrice

Derivando rispetto al tempo la (2.36) e tenendo conto di (2.9 - 2.10), si ricava

$$\begin{aligned} \frac{\partial G(z, t)}{\partial t} &= \sum_{N=0}^{+\infty} z^N \frac{dp(N, t)}{dt} \\ &= \sum_{N=2}^{+\infty} z^N \nu(N-1)p(N-1, t) - \sum_{N=1}^{+\infty} z^N (\nu + \mu) N p(N, t) + \sum_{N=0}^{+\infty} z^N \mu(N+1)p(N+1, t) \\ &= \nu z^2 \sum_{N=2}^{+\infty} z^{N-2} (N-1)p(N-1, t) - (\nu + \mu) z \sum_{N=1}^{+\infty} z^{N-1} N p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{+\infty} z^N (N+1)p(N+1, t) \\ &= \nu z^2 \sum_{j=1}^{+\infty} z^{j-1} j p(j, t) - (\nu + \mu) z \sum_{j=1}^{+\infty} z^{j-1} j p(j, t) + \mu \sum_{j=1}^{+\infty} z^{j-1} j p(j, t) \\ &= (\nu z^2 - (\nu + \mu)z + \mu) \frac{\partial G(z, t)}{\partial z}, \end{aligned}$$

quindi la funzione generatrice soddisfa la seguente equazione differenziale lineare omogenea alle derivate parziali

$$\frac{\partial G(z, t)}{\partial t} - [(\nu z - \mu)(z - 1)] \frac{\partial G(z, t)}{\partial z} = 0. \quad (2.37)$$

Abbiamo così ricondotto il problema di risolvere il sistema di infinite equazioni differenziali ordinarie (2.9 - 2.10) con le condizioni iniziali

$$p(i, 0) = 1, \quad p(N, 0) = 0, \quad \forall N \neq i$$

a quello di trovare una soluzione  $G(z, t)$  all'equazione alle dd.pp. (2.37) in corrispondenza alla condizione iniziale

$$G(z, 0) = \sum_{N=0}^{+\infty} z^N p(N, 0) = z^i \quad (2.38)$$

Affinchè la serie di potenze (2.36) converga,  $G(z, t)$  si calcola per  $|z|$  abbastanza piccolo e quindi per valori di  $(z, t)$  appartenenti ad una striscia del piano  $z, t$  quale rappresentata in figura 2.7.1. Per ogni intero non negativo  $N$ , il coefficiente di  $z^N$  nello sviluppo in serie di potenze di  $z$  della soluzione  $G(z, t)$  individua allora la probabilità  $p(N, t)$ .

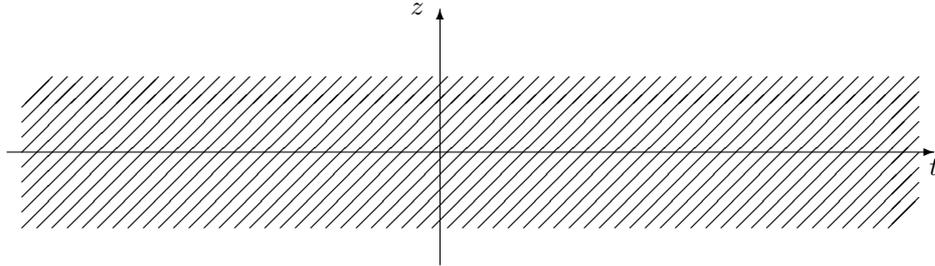


Figura 2.7.1

## 2.7.2 \*Come risolvere l'equazione alle dd.pp.

### Premessa

Per il calcolo della soluzione generale dell'equazione (2.37), conviene considerarla come caso particolare, con  $L(z, t) = 1$  e  $M(z, t) = (\nu z - \mu)(z - 1)$ , della classe di equazioni alle derivate parziali del tipo

$$L(z, t) \frac{\partial G}{\partial t} - M(z, t) \frac{\partial G}{\partial z} = 0 \quad (2.39)$$

Al riguardo, il risultato fondamentale è espresso dal seguente

**Teorema 2.7.1** *Se la forma differenziale*

$$L(z, t)dz + M(z, t)dt, \quad L(z, t) \neq 0 \quad (2.40)$$

ammette una primitiva<sup>7</sup>  $U(z, t)$ , allora

- per ogni funzione regolare  $f$ , la funzione composta  $f(U(z, t))$  è una soluzione di (2.39);
- viceversa, ogni soluzione di (2.39) è del tipo anzidetto, cosicché  $f(U(z, t))$  fornisce, al variare di  $f$ , la soluzione generale di (2.39)

PROVA Affermare che la forma (2.40) ammette primitiva  $U(z, t)$  significa, per definizione, che valgono le uguaglianze

$$L = \frac{\partial U}{\partial z}, \quad M = \frac{\partial U}{\partial t}. \quad (2.41)$$

Allora l'equazione differenziale (2.39) si può riscrivere come

$$\frac{\partial U}{\partial z} \frac{\partial G}{\partial t} - \frac{\partial U}{\partial t} \frac{\partial G}{\partial z} = \det \begin{bmatrix} \frac{\partial G}{\partial t} & \frac{\partial G}{\partial z} \\ \frac{\partial U}{\partial t} & \frac{\partial U}{\partial z} \end{bmatrix} = 0, \quad (2.42)$$

ed è evidente che  $f(U(z, t))$  risolve l'equazione, perché sostituendo  $f(U)$  a  $G$  in (2.42) si ottiene

$$\frac{\partial U}{\partial z} \frac{df}{dU} \frac{\partial U}{\partial t} - \frac{\partial U}{\partial t} \frac{df}{dU} \frac{\partial U}{\partial z} = 0.$$

Viceversa, se la funzione  $G$  è soluzione dell'equazione differenziale (2.39), tenuto conto delle (2.41) si ricava la (2.42). Ne segue che  $G$  ed  $U$  sono funzionalmente dipendenti, essendo nullo il loro jacobiano, e poiché  $\frac{\partial U}{\partial z} = L(z, t)$  è diverso da zero, tale dipendenza è esprimibile nella forma

$$G(z, t) = f(U(z, t))$$

per un'appropriata funzione regolare  $f$  e per  $z$  sufficientemente prossimo all'origine.

Q.E.D.

Se la forma differenziale associata all'equazione (2.39) non è esatta<sup>8</sup> (ed è questo il caso dell'equazione (2.37)), conviene notare che i coefficienti  $L(z, t)$  e  $M(z, t)$  dell'equazione omogenea sono individuati a meno di un fattore moltiplicativo non nullo. Si può scegliere allora un "fattore integrante"  $H(z, t)$  tale da rendere

$$H(z, t)L(z, t)dz + H(z, t)M(z, t)dt$$

un differenziale esatto. La soluzione generale dell'equazione

$$H(z, t)L(z, t) \frac{\partial G}{\partial t} - H(z, t)M(z, t) \frac{\partial G}{\partial z} = 0$$

coincide con la soluzione generale di (2.39).

### Popolazione iniziale unitaria

Tornando ora alla soluzione di (2.37), premettiamo una semplice osservazione, che ci permetterà di semplificare il problema.

Se  $G_1(z, t)$  è la soluzione particolare corrispondente ad una popolazione iniziale unitaria e quindi alle condizioni iniziali  $G(z, 0) = z$ , la soluzione particolare  $G_i(z, t)$  corrispondente a una popolazione iniziale di livello  $i$  è data da

$$G_i(z, t) = G_1(z, t)^i. \quad (2.43)$$

Ciò si verifica immediatamente osservando che, se  $G_1(z, t)$  soddisfa la (2.37) e risulta  $G_1(z, 0) = z$ , allora  $G_1(z, t)^i$  soddisfa ancora la (2.37) e si ha  $G_1(z, 0)^i = z^i$ .

<sup>7</sup>in questo caso si dice che la forma differenziale è "esatta" o "integrabile"

<sup>8</sup>si rammenta che condizione necessaria per l'esattezza della forma differenziale (2.40) in un campo  $A$  è che vi valga la condizione  $\frac{\partial L}{\partial t} = \frac{\partial M}{\partial z}$ ; tale condizione è anche sufficiente se  $A$  è semplicemente connesso

La (2.43) si può anche giustificare per altra via, ricordando che la funzione generatrice della somma di più variabili aleatorie indipendenti è il prodotto delle rispettive funzioni generatrici.

Nel nostro caso, consideriamo le variabili aleatorie costituite dal numero dei discendenti, al tempo  $t$ , dal primo, dal secondo, ..., dall' $i$ -esimo capostipite. Ciascuna ha funzione generatrice  $G_1(z, t)$  e poiché le linee di discesa da ciascun capostipite non interagiscono, la variabile casuale somma, che dà il numero dei discendenti da  $i$  capostipiti al tempo  $t$ , è somma di variabili indipendenti ed uguali. Da cui la (2.43).

D'ora in poi supporremo  $i = 1$  e calcoleremo  $G_1(z, t)$ ; la soluzione di (2.37) per  $i > 1$  si ottiene allora da (2.43).

## Fattore integrante e integrazione della forma differenziale

È immediato verificare che la forma differenziale

$$1 dz + (\nu z - \mu)(z - 1) dt$$

associata all'equazione (2.37) non è esatta. Introducendo il fattore integrante

$$H(z, t) = \frac{1}{(\nu z - \mu)(z - 1)}$$

si ottiene tuttavia una forma esatta

$$dU = H(z, t) dz + H(z, t)(\nu z - \mu)(z - 1) dt = \frac{1}{(\nu z - \mu)(z - 1)} dz + dt, \quad (2.44)$$

il cui integrale è

$$U(z, t) = \int_0^z \frac{1}{(\nu \xi - \mu)(\xi - 1)} d\xi + \int_0^t dt + \text{cost} = \begin{cases} \frac{1}{(\mu + \nu)} \ln \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1} + t + \text{cost} & \text{se } \nu \neq \mu \\ -\frac{z}{\nu(z - 1)} + t + \text{cost} & \text{se } \nu = \mu \end{cases} \quad (2.45)$$

## 2.8 Soluzione del processo lineare di nascita e morte

Una volta ottenuto l'integrale  $U(z, t)$  della forma differenziale (2.44) nei due casi  $\nu \neq \mu$  e  $\mu = \nu$ , si deve individuare una funzione  $f(\cdot)$  tale che  $f(U)$  soddisfi la condizione iniziale  $f(U(z, 0)) = z$ .

### 2.8.1 Il caso $\nu \neq \mu$

Se  $\nu \neq \mu$ ,  $U(z, t)$  è espressa dalla prima delle (2.45), la soluzione generale dell'equazione (2.37) è la famiglia di funzioni

$$\begin{aligned} \left\{ f\left[(\mu - \nu)(U(z, t) + \text{cost})\right], f \text{ regolare} \right\} &= \left\{ f\left[\left(\mu - \nu\right)t + \ln \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1}\right], f \text{ regolare} \right\} \\ &= \left\{ f\left[e^{(\mu - \nu)t} \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1}\right], f \text{ regolare} \right\} \end{aligned}$$

L'ultima espressione consente di valutare la funzione generatrice che soddisfa la condizione  $G(z, 0) = z$ , ossia la funzione  $G_1(z, t)$  corrispondente alla distribuzione iniziale di probabilità  $p_1(N, 0) = 1$ . In questo caso si deve determinare una funzione regolare  $f$  per la quale sia verificata la condizione

$$z = f\left(\frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1}\right) \quad (2.46)$$

Ponendo

$$x = \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1} \quad \text{e quindi} \quad z = \frac{x - \frac{\mu}{\nu}}{x - 1}$$

si ricava immediatamente la struttura di  $f$  :

$$f(x) = \frac{\mu - \nu x}{\nu - \nu x} \quad (2.47)$$

e, posto  $r = \nu - \mu$ , la struttura di  $G_1(z, t)$

$$\begin{aligned} G_1(z, t) &= \frac{\mu - \nu e^{(\mu-\nu)t} \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1}}{\nu - \nu e^{(\mu-\nu)t} \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1}} = \frac{\mu[1 - e^{(\mu-\nu)t}] - z[\mu - \nu e^{(\mu-\nu)t}]}{[\nu - \mu e^{(\mu-\nu)t}] - z[\nu - \nu e^{(\mu-\nu)t}]} \\ &= \frac{\frac{\mu}{\nu} A(t) - B(t)z}{1 - A(t)z} \end{aligned} \quad (2.48)$$

con

$$A(t) := \frac{\nu e^{rt} - \nu}{\nu e^{rt} - \mu}, \quad B(t) := \frac{\mu e^{rt} - \nu}{\nu e^{rt} - \mu} \quad (2.49)$$

Le probabilità  $p(0, t)$ ,  $p(1, t)$ ,  $p(2, t)$ ,  $\dots$  sono i coefficienti dello sviluppo di MacLaurin di  $G_1(z, t)$ , pensata come funzione della variabile  $z$  nell'intorno del valore  $z = 0$ . Dalla espressione finale di (2.48) si ricava

$$\begin{aligned} G_1(z, t) &= \left[ \frac{\mu}{\nu} A(t) - B(t)z \right] [1 + A(t)z + A^2(t)z^2 + A^3(t)z^3 + \dots] \\ &= \frac{\mu}{\nu} A(t) + \left[ \frac{\mu}{\nu} A^2(t) - B(t) \right] z + \left[ \frac{\mu}{\nu} A^3(t) - A(t)B(t) \right] z^2 + \dots \end{aligned}$$

e quindi

$$\begin{aligned} p(0, t) &= \frac{\mu}{\nu} A(t) = \mu \frac{e^{rt} - 1}{\nu e^{rt} - \mu}, \\ p(1, t) &= \frac{\mu}{\nu} A^2(t) - B(t) = \nu \mu \left[ \frac{e^{rt} - 1}{\nu e^{rt} - \mu} \right]^2 - \frac{\mu e^{rt} - \nu}{\nu e^{rt} - \mu} \\ &\dots \quad \dots \end{aligned} \quad (2.50)$$

Per quanto riguarda il comportamento asintotico al divergere del tempo, passando al limite in (2.49) per  $t \rightarrow +\infty$  si ricava

$$A(\infty) = \begin{cases} \frac{\nu}{\mu}, & \text{se } r < 0 \\ 1, & \text{se } r > 0 \end{cases}, \quad B(\infty) = \begin{cases} \frac{\nu}{\mu}, & \text{se } r < 0 \\ \frac{\mu}{\nu}, & \text{se } r > 0 \end{cases}$$

da cui segue la *probabilità di estinzione*

$$p(0, \infty) := \lim_{t \rightarrow \infty} p(0, t) = \begin{cases} 1, & \text{se } r < 0 \\ \frac{\mu}{\nu}, & \text{se } r > 0 \end{cases} \quad (2.51)$$

mentre per ogni altro livello  $N$  si trova

$$p(N, \infty) := \lim_{t \rightarrow \infty} P(N, t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \left[ \frac{\mu}{\nu} A^{N+1}(t) - B(t)A^{N-1}(t) \right] = 0 \quad (2.52)$$

Pertanto, se la probabilità di morte eccede la probabilità di nascita, l'estinzione della popolazione al divergere del tempo ha probabilità unitaria, mentre è nulla la probabilità che la popolazione si trovi asintoticamente a qualche livello  $N > 0$ .

Se invece la probabilità di morte è inferiore a quella di nascita, l'estinzione è possibile, ma con probabilità asintotica  $\frac{\mu}{\nu} < 1$ . Per ogni  $t > 0$  la probabilità complementare a  $p(0, t)$  si distribuisce sui valori positivi della variabile casuale ma, qualunque sia  $M > 0$ , la somma  $\sum_{N=1}^M p(N, t)$  al divergere di  $t$  tende a zero.

Possiamo concludere che la probabilità asintotica complementare a quella di estinzione è la probabilità che avvenga una *esplosione demografica*, ossia che la popolazione ecceda qualsiasi livello finito.

- ESERCIZIO 2.8.1 Se il livello iniziale della popolazione è  $i > 1$ , quando  $t \rightarrow \infty$  la probabilità di estinzione è 1 o  $(\mu/\nu)^i$ , a seconda che sia  $\mu > \nu$  o  $\mu < \nu$ .

## 2.8.2 Il caso $\nu = \mu$

Con procedimento analogo a quello del caso  $\nu \neq \mu$ , a partire dalla seconda espressione di  $U(z, t)$  fornita da (2.45) si ricava una funzione della variabile  $z$  con la medesima struttura di (2.48) quando in essa si ponga  $\nu = \mu$

$$G_1(z, t) = \frac{\nu t + (1 - \nu t)z}{(1 + \nu t) - \nu t z} = \frac{\frac{\nu t}{1 + \nu t} + \frac{1 - \nu t}{1 + \nu t}z}{1 - \frac{\nu t}{1 + \nu t}z} = \frac{A(t) - B(t)z}{1 - A(t)z} \quad (2.53)$$

ma i coefficienti  $A(t)$  e  $B(t)$  sono ora espressi da

$$A(t) = \frac{\nu t}{1 + \nu t}, \quad B(t) = \frac{-1 + \nu t}{1 + \nu t} \quad (2.54)$$

Sviluppando (2.53) in serie di potenze di  $z$

$$\begin{aligned} G_1(z, t) &= [A(t) - B(t)z][1 + A(t)z + A^2(t)z^2 + \dots] \\ &= A(t) + [A^2(t) - B(t)A(t)]z + [A^3(t) - B(t)A^2(t)]z^2 + \dots \end{aligned}$$

dai coefficienti dello sviluppo si ricavano le probabilità  $p(N, t)$  quando  $p(1, 0) = 1$ :

$$p(0, t) = \frac{\nu t}{1 + \nu t} \quad (2.55)$$

$$p(N, t) = A^{N+1}(t) - B(t)A^{N-1}(t) = \frac{(\nu t)^{N-1}}{(1 + \nu t)^{N+1}} \quad N \geq 1 \quad (2.56)$$

Al divergere di  $t$ , si ha  $p(0, t) \rightarrow 1$  e  $p(N, t) \rightarrow 0$ ,  $\forall N \geq 1$ : anche in questo caso si ha probabilità di estinzione unitaria, e si perviene alla medesima conclusione anche quando la popolazione iniziale ha numerosità  $i > 1$ .

## 2.8.3 Media e varianza di $N(t)$

Per il calcolo della media  $E[N(t)] = \sum_{N=0}^{\infty} Np(N, t)$ , come per il processo di pura morte si utilizzano le equazioni differenziali (2.9) che determinano l'evoluzione delle probabilità:

$$\begin{aligned} \frac{dE[N(t)]}{dt} &= \nu \sum_{N=2}^{\infty} N(N-1)p(N-1, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^2 p(N, t) + \mu \sum_{N=1}^{\infty} N(N+1)p(N+1, t) \\ &= \nu \sum_{N=2}^{\infty} [(N-1)^2 + (N-1)]p(N-1, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^2 p(N, t) \\ &+ \mu \sum_{N=0}^{\infty} [(N+1)^2 - (N+1)]p(N+1, t) \\ &= \nu \sum_{M=1}^{\infty} [M^2 + M]p(M, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^2 p(N, t) + \mu \sum_{M=1}^{\infty} [M^2 - M]p(M, t) \\ &= (\nu - \mu)E[N(t)] \end{aligned} \quad (2.57)$$

Ponendo  $E[N(0)] = i$  si ottiene

$$E[N(t)] = ie^{(\nu-\mu)t} = ie^{rt}, \quad (2.58)$$

corrispondente alla soluzione del modello malthusiano deterministico con tassi costanti.

Si osservi che quando i tassi  $\nu$  e  $\mu$  coincidono e quindi il tasso intrinseco di crescita  $r = \nu - \mu$  è nullo, il modello deterministico prevede una popolazione che si mantiene costantemente, e quindi anche asintoticamente, al livello  $i$ . Il modello stocastico, invece, prevede che le fluttuazioni casuali associate alla stocasticità demografica conducano asintoticamente e con probabilità unitaria all'estinzione della popolazione, una conclusione che sembra contraddire quella del modello deterministico. D'altra parte, il modello stocastico sembra accordarsi con quello deterministico quando si guardi al comportamento della media  $E[N(t)]$ , che conserva in ogni istante il valore  $i$ .

Per chiarire questa apparente contraddizione, osserviamo che

- al crescere di  $t$  cresce la probabilità di estinzione  $p(0, t)$ , che tende monotonicamente al valore 1, mentre decresce, tendendo a zero quando  $t \rightarrow \infty$ , la somma  $\sum_{N=1}^{\infty} p(N, t)$ , cioè la probabilità che la popolazione non sia estinta;
- peraltro rimane costante (si veda il successivo esercizio) la somma della serie

$$\sum_{N=1}^{\infty} Np(N, t) = i, \quad \forall t. \quad (2.59)$$

Il vanificarsi progressivo della probabilità distribuita sui valori positivi della variabile casuale viene compensato, nel calcolo della media, dal concentrarsi di tale probabilità su valori via via più grandi della variabile, in modo che per ogni  $t$ , e quindi anche al limite, si abbia  $\sum_{N=1}^{\infty} Np(N, t) = i$ .

- **ESERCIZIO 2.8.2** Si dimostri la formula (2.59)  
 ‡ *Suggerimento: Supponendo  $i = 1$ , si ponga  $x = vt$  in (2.56) e si noti che*

$$\sum_{N=1}^{\infty} N \frac{x^{N-1}}{(1+x)^{N+1}} = \frac{d}{dx} \sum_{N=0}^{\infty} \left( \frac{x}{1+x} \right)^N = \frac{d}{dx} (1+x) = 1$$

*Se  $i > 1$ , basta notare che le "linee di discesa" generate da ciascuno degli  $i$  capostipiti sono variabili casuali indipendenti.*

Considerazioni analoghe possono essere svolte per l'andamento della media quando  $\nu - \mu \neq 0$ .

Anche per il momento del secondo ordine  $E[N^2(t)] = \sum_{N=0}^{\infty} N^2 p(N, t)$  si procede alla determinazione della sua derivata rispetto a  $t$ . È lasciato come esercizio verificare nei dettagli la formula seguente

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \sum_{N=0}^{\infty} N^2 p(N, t) &= \nu \sum_{N=2}^{\infty} N^2 (N-1) p(N-1, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^3 p(N, t) \\ &+ \mu \sum_{N=1}^{\infty} N^2 (N+1) p(N+1, t) \\ &= 2(\nu - \mu) E[N^2(t)] + (\nu + \mu) E[N(t)] \\ &= 2(\nu - \mu) E[N^2(t)] + (\nu + \mu) ie^{(\nu-\mu)t} \end{aligned} \quad (2.60)$$

L'equazione si risolve con la condizione iniziale  $E[N^2(0)] = i^2$  e, ponendo ancora  $r = \nu - \mu$ , si ricava

$$E[N^2(t)] = i^2 e^{2rt} + \int_0^t e^{2r(t-\sigma)} (\nu + \mu) ie^{r\sigma} d\sigma \quad (2.61)$$

$$\text{var}[N(t)] = E[N^2(t)] - E^2[N(t)] = \int_0^t e^{2r(t-\sigma)} (\nu + \mu) ie^{r\sigma} d\sigma \quad (2.62)$$

Si conclude allora, distinguendo i casi  $r \neq 0$  e  $r = 0$

$$\text{var}[N(t)] = \begin{cases} i \frac{\nu + \mu}{r} e^{rt} (e^{rt} - 1), & \text{se } r \neq 0 \\ i(\nu + \mu)t = i2\nu t & \text{se } r = 0 \end{cases} \quad (2.63)$$

La varianza non dipende soltanto dal tasso di accrescimento  $r = \nu - \mu$ , ma è funzione crescente della somma  $\nu + \mu$ . Ciò è spiegabile facilmente: a pari valore di  $r$ , le predizioni sulla dimensione futura della popolazione sono meno precise se le nascite e le morti si succedono con maggiore rapidità ( $\nu + \mu$  grande).

- ESERCIZIO 2.8.3 Se  $r$  è negativo, la varianza assume il suo valore massimo per  $t = \frac{\ln 2}{-r}$ .
- ESERCIZIO 2.8.4 Si supponga  $r < 0$ ,  $i = 1$  e si indichi con  $\Delta p(0, t)$  l'incremento di  $p(0, t)$  in  $[t, t + \Delta t]$ . Allora

$$\Delta p(0, t) \sim \frac{dp(0, t)}{dt} \Delta t$$

rappresenta la probabilità che l'estinzione della popolazione accada in  $[t, t + \Delta t]$ .

Si verifichi che il valor medio del tempo di estinzione di una popolazione originata da un solo capostipite è

$$E[\Omega_1] = \int_0^\infty t \frac{dp(0, t)}{dt} dt = \frac{1}{\nu} \ln \frac{\mu}{\mu - \nu} \quad (2.64)$$

Si supponga invece  $r = 0$  e si verifichi che  $E[\Omega_1] = \infty$ .

‡Suggerimento: Per la prima parte dell'esercizio si utilizzi l'espressione di  $p(0, t)$  fornita da (2.50). Per la seconda, si ponga  $\alpha = \mu/\nu$  e si passi al limite per  $\alpha \rightarrow 1_+$  nella (2.64)

## Capitolo 3

# Popolazioni malthusiane - II (modello di Lotka-Von Foerster)

Quando le generazioni si sovrappongono (popolazioni non univoltine) e i tassi di natalità e di mortalità dipendono dall'età  $x$ , i modelli di popolazione, a tempo continuo o a tempo discreto, devono descrivere come evolve nel tempo  $t$  la distribuzione degli individui nelle varie età  $x$ . Essi costituiranno l'oggetto di questo capitolo e del successivo.

Limitandoci qui al caso in cui l'età  $x$  è vista come una variabile continua<sup>1</sup>, torna utile premettere la definizione e le proprietà di alcune grandezze<sup>2</sup> che si derivano dai tassi di mortalità  $\mu(x)$  e di natalità  $\nu(x)$  e che saranno impiegate ripetutamente nell'analisi del comportamento dinamico delle popolazioni.

### 3.1 $\mu(x)$ , $\nu(x)$ e grandezze derivate

Alcune grandezze dipendono soltanto dal tasso di mortalità  $\mu(x)$ :

a) **Probabilità (o funzione) di sopravvivenza:  $p(x)$**

La probabilità  $p(x)$  che un nuovo nato ha di raggiungere l'età  $x$  viene chiamata "funzione (o probabilità) di sopravvivenza" e chiaramente soddisfa le condizioni  $p(0) = 1$  e  $p(\infty) = 0$ .

La differenza  $1 - p(x)$  fornisce allora la probabilità di morire in  $[0, x]$  ed è una distribuzione cumulativa<sup>3</sup>

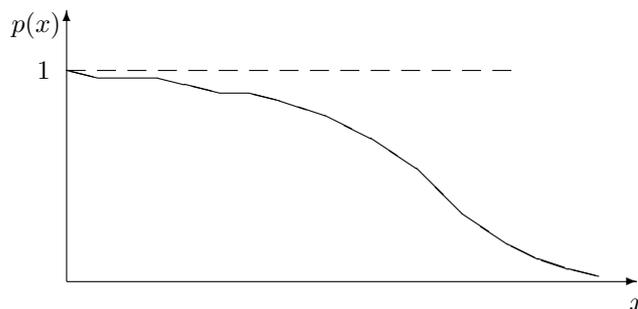


Figura 3.1.1

Il legame fra  $\mu(x)$  e  $p(x)$  si ricava facilmente:  $p(x + \Delta x)$  rappresenta la probabilità di sopravvivere fino all'età  $x + \Delta x$ , quindi di sopravvivere fino ad  $x$  e di non morire in  $[x, x + \Delta x]$ ,

<sup>1</sup>il capitolo successivo è invece dedicato al modello di Leslie, in cui  $x$  è una variabile discreta

<sup>2</sup>alcune sono già state accennate nello studio delle popolazioni univoltine

<sup>3</sup>mentre  $p(x)$  non è una densità né una distribuzione cumulativa di probabilità

da cui, a meno di infinitesimi di ordine superiore rispetto a  $\Delta x$ ,

$$\begin{aligned} p(x + \Delta x) &= p(x)(1 - \mu(x)\Delta x) = p(x) - p(x)\mu(x)\Delta x \\ \frac{p(x + \Delta x) - p(x)}{\Delta x} &= -\mu(x)p(x) \\ \frac{dp}{dx} &= -\mu(x)p(x) \end{aligned} \quad (3.1)$$

Segue allora

$$p(x) = p(0)e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} = e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} \quad (3.2)$$

La funzione di sopravvivenza è decrescente con  $x$  e per essa, in concomitanza con le diverse tipologie del tasso di mortalità  $\mu(x)$ , si evidenziano tre tipi di andamento, riportati in figura 3.1.2

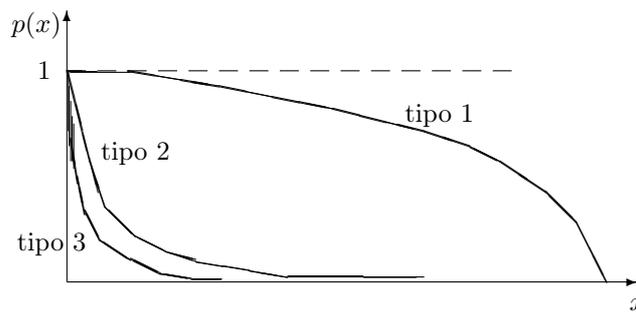


Figura 3.1.2

1.  $\mu(x)$  cresce con  $x$ ; in certi casi, inoltre, per  $x$  piccolo  $\mu(x)$  è praticamente nullo (vedi la popolazione umana nei paesi occidentali);
2.  $\mu(x) = \bar{\mu} = \text{cost}$  è indipendente dall'età (popolazioni di pesci adulti e di molti uccelli);
3.  $\mu(x)$  è molto elevato nella popolazione giovane (p.es. in animali con uno stadio larvale seguito da una metamorfosi allo stadio adulto).

OSSERVAZIONE 1 Dovendo risultare  $0 = p(\infty) = e^{-\int_0^\infty \mu(\xi) d\xi}$ , si deve avere

$$\int_0^\infty \mu(\xi) d\xi = \infty, \quad (3.3)$$

ovvero  $\mu(x)$  deve appartenere alla classe delle funzioni a valori non negativi il cui integrale, valutato su  $[0, \infty)$ , diverge. In particolare, nello studio delle popolazioni univoltine, per le quali deve risultare  $p(t) = 0 \forall t \geq T$ ,  $\mu(x)$  deve divergere almeno per qualche  $T' \leq T$ .

La scelta  $\mu(x) = \bar{\mu} = \text{cost.}$ , che dà luogo alla curva di tipo 2 in figura 3.1.2, corrisponde ad avere

$$p(x) = e^{-\bar{\mu}x}.$$

OSSERVAZIONE 2 Da (3.2) si ottiene

$$\ln p(x) = -\int_0^x \mu(\xi) d\xi,$$

Dall'equazione (3.1) segue che il tasso di mortalità dipende dalla funzione di sopravvivenza secondo la

$$\mu(x) = -\frac{1}{p(x)} \frac{dp}{dx} \quad (3.4)$$

OSSERVAZIONE 3 Se  $n(0)$  è il numero dei nuovi nati di una coorte ed  $n(x)$  il numero di individui della coorte che raggiungono l'età  $x$ , da  $n(x+dx) = n(x) - \mu(x)n(x)dx$  si ricava

$$n(x)/n(0) = e^{-\int_0^x \mu(\xi)d\xi} = p(x).$$

Identificando frequenza e probabilità,  $p(x)$  può essere allora visto come la quota di nuovi nati della coorte che raggiunge l'età  $x$ .

b) **Distribuzione di età alla morte**  $\gamma(x)$

Indichiamo con  $\gamma(x)dx$  la probabilità che, al momento della nascita, un individuo ha di morire nell'intervallo di età  $[x, x+dx]$ .

Tale probabilità è il prodotto della probabilità di sopravvivere fino all'età  $x$  e di morire in età compresa in  $[x, x+dx]$ , ovvero  $\gamma(x)dx = p(x)\mu(x)dx$ .

Tenendo conto di (3.4), si ricava

$$\gamma(x) = p(x)\mu(x) = -\frac{dp}{dx} = \frac{d}{dx}(1-p(x)) \quad (3.5)$$

$\gamma(x)$  è quindi la densità di probabilità<sup>4</sup> corrispondente alla distribuzione cumulativa  $1-p(x)$  che fornisce la probabilità di morire prima dell'età  $x$ . L'integrale

$$\int_{x_1}^{x_2} \gamma(\xi)d\xi = \int_{x_1}^{x_2} \frac{d}{d\xi}(1-p(\xi))d\xi = 1-p(x_2) - (1-p(x_1)) = p(x_1) - p(x_2)$$

rappresenta la probabilità di morire in età compresa nell'intervallo  $[x_1, x_2]$ .

c) **Vita media (o aspettativa di vita) alla nascita:**  $\tilde{e}(0)$

È la durata media della vita che un individuo può attendersi al momento della nascita, ossia il valor medio della età di morte:

$$\tilde{e}(0) = \int_0^\infty x\gamma(x) dx$$

Nell'ipotesi che  $p(x)$  sia un infinitesimo di ordine superiore a  $1/x$  quando  $x \rightarrow \infty$  si ottiene, integrando per parti,

$$\begin{aligned} \tilde{e}(0) &= -\int_0^\infty x \frac{dp}{dx} dx = -\int_0^\infty \frac{d}{dx}(xp(x)) dx + \int_0^\infty p(x) dx \\ &= -xp(x)|_0^\infty + \int_0^\infty p(x) dx = \int_0^\infty p(x) dx \end{aligned} \quad (3.6)$$

OSSERVAZIONE Nel caso particolare in cui  $\mu(x) = \bar{\mu}$  è costante, si ottiene una aspettativa di vita eguale al reciproco del tasso  $\bar{\mu}$ :

$$\tilde{e}(0) = \int_0^\infty e^{-\bar{\mu}x} dx = -\frac{1}{\bar{\mu}} e^{-\bar{\mu}x} \Big|_0^\infty = \frac{1}{\bar{\mu}}. \quad (3.7)$$

- ESERCIZIO 3.1.1 Se esiste una costante  $k > 0$  tale che  $\mu(x) \geq k$  per ogni  $x \geq 0$  (o almeno per ogni  $x$  abbastanza grande), allora  $\lim_{x \rightarrow \infty} xp(x) = 0$ .

# Suggestimento. Chiaramente  $\lim_{x \rightarrow \infty} e^{-\int_0^x \mu(\xi)d\xi} = 0$ , quindi

$$\lim_{x \rightarrow \infty} xp(x) = \lim_{x \rightarrow \infty} x/e^{\int_0^x \mu(\xi)d\xi}$$

è della forma  $\infty/\infty$  e coincide con

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \frac{1}{e^{\int_0^x \mu(\xi)d\xi} \mu(x)} = \lim_{x \rightarrow \infty} \frac{e^{-\int_0^x \mu(\xi)d\xi}}{\mu(x)} = 0$$

<sup>4</sup>A riprova, ricorrendo a (3.5),

$$\int_0^\infty \gamma(x) dx = \int_0^\infty \frac{d}{dx}(1-p(x)) dx = (1-p(x))|_0^\infty = 1-p(\infty) - 1+p(0) = 1.$$

Si noti che, invece,  $\mu(x)$  non è una densità di probabilità: basti pensare che  $\mu(x)$  può essere una costante positiva  $\bar{\mu}$  e quindi  $\int_0^\infty \bar{\mu} dx = \infty$ .

d) **Vita media (o aspettativa di vita) all'età  $x$ :**  $\tilde{e}(x)$

È il tempo che un individuo di età  $x$  si attende di vivere oltre l'età  $x$ .

Per determinarne il valore, valutiamo la probabilità di morire nell'intervallo di età  $[x+u, x+u+du]$ , condizionata dall'essere vissuti fino all'età  $x$ . Essa vale

$$\frac{p(x+u)\mu(x+u)du}{p(x)} = \frac{\gamma(x+u)}{p(x)} du.$$

L'aspettativa di vita all'età  $x$  è allora esprimibile come

$$\tilde{e}(x) = \int_0^\infty u \frac{\gamma(x+u)}{p(x)} du = \frac{1}{p(x)} \int_0^\infty u \gamma(x+u) du$$

ed essendo  $\gamma(x) = -\frac{dp}{dx}$  si ricava, integrando per parti,

$$\begin{aligned} \tilde{e}(x) &= \frac{1}{p(x)} \int_0^\infty u \left( -\frac{dp(x+u)}{du} \right) du = \frac{1}{p(x)} \left( \int_0^\infty p(x+u) du + up(x+u) \Big|_0^\infty \right) \\ &= \frac{1}{p(x)} \int_x^\infty p(\xi) d\xi \end{aligned} \quad (3.8)$$

OSSERVAZIONE Se in particolare  $\mu(x) = \bar{\mu} = \text{costante}$ , si ha  $p(x) = e^{-\bar{\mu}x}$  e da

$$\tilde{e}(x) = \frac{1}{e^{-\bar{\mu}x}} \int_x^\infty e^{-\bar{\mu}\sigma} d\sigma = \frac{1}{e^{-\bar{\mu}x}} \left( -\frac{1}{\bar{\mu}} e^{-\bar{\mu}\sigma} \right) \Big|_x^\infty = \frac{1}{e^{-\bar{\mu}x}} \frac{1}{\bar{\mu}} e^{-\bar{\mu}x} = \frac{1}{\bar{\mu}}. \quad (3.9)$$

Possiamo concludere che, ad ogni età  $x$ , l'aspettativa di "vita rimanente" vale sempre  $\frac{1}{\bar{\mu}}$ .

**Esempio 3.1.1** [LA SPERANZA DI VITA PUÒ CRESCERE CON L'ETÀ] Supponiamo che nei primissimi istanti di vita muoia metà della popolazione, mentre successivamente il tasso di mortalità sia espresso dalla funzione "regolare"  $\mu(x)$ . Dunque, quando  $\varepsilon \rightarrow 0^+$  la probabilità di sopravvivenza è

$$p(\varepsilon) = \frac{n(\varepsilon)}{n(0)} = \frac{1}{2} = 1 - p(\varepsilon)$$

La funzione  $1 - p(x)$  ha una discontinuità pari a  $1/2$  in  $x = 0$  e la sua derivata  $\gamma(x) = p(x)\mu(x)$  ha nell'origine un impulso di ampiezza  $1/2$ :

$$\gamma(0) = p(0)\mu(0) = \mu(0) = \frac{1}{2}\delta$$

Per quanto riguarda le aspettative di vita all'istante della nascita e subito dopo il brevissimo intervallo  $[0, \varepsilon]$  nel quale si concentra la mortalità perinatale, tenendo conto che i valori di  $p(\cdot)$  sono in ogni istante compresi fra 0 e 1, troviamo

$$\begin{aligned} \tilde{e}(0) &= \int_0^\infty p(u) du \approx \int_\varepsilon^\infty p(u) du \\ \tilde{e}(\varepsilon) &= \frac{1}{p(\varepsilon)} \int_\varepsilon^\infty p(u) du = 2 \int_\varepsilon^\infty p(u) du \end{aligned}$$

La speranza di vita raddoppia dopo il periodo perinatale.

Consideriamo ora alcune grandezze che dipendono sia dal tasso di natalità  $\nu(x)$  che da quello di mortalità  $\mu(x)$ .

e) **funzione netta di maternità:**  $\phi(x)$

$\nu(x)dx$  denota il numero di figlie che una femmina di età  $x$  genera in  $[x, x+dx]$ . Quindi  $\phi(x)dx = p(x)\nu(x)dx$  è il numero di figlie che una femmina, alla nascita, si attende di generare quando avrà età in  $[x, x+dx]$ .

Il prodotto

$$\phi(x) = p(x)\nu(x)$$

si chiama "funzione netta di maternità".

OSSERVAZIONE La funzione netta di maternità  $\phi(x)$  non è una densità di probabilità. Perché?

- ESERCIZIO 3.1.2 Se  $\nu(x) = \bar{\nu}$  e  $\mu(x) = \bar{\mu}$  sono costanti, si ha  $\phi(x) = e^{-\bar{\mu}x}\bar{\nu}$ .

f) **Tasso netto di riproduzione:**  $R_0$

È il numero medio di figlie che una femmina genererà nell'arco della sua vita.

Esso è la somma delle “proli femminili elementari” che una femmina genera nei successivi intervalli elementari  $[x, x + dx]$ : in ciascuno essa genera  $p(x)\nu(x)dx = \phi(x)dx$  figlie, quindi

$$R_0 = \int_0^{\infty} \phi(x) dx \quad (3.10)$$

Se  $R_0 > 1$ , ogni femmina della popolazione prima della sua morte viene più che rimpiazzata, perché nell'arco della sua vita lascia un numero complessivo di figlie maggiore di uno.

- ESERCIZIO 3.1.3 Se  $\nu(x) = \bar{\nu}$  e  $\mu(x) = \bar{\mu}$  sono costanti, si verifichi che  $R_0 = \frac{\bar{\nu}}{\bar{\mu}}$

‡ Soluzione  $\int_0^{\infty} \bar{\nu}e^{-\bar{\mu}x} dx = \bar{\nu} \int_0^{\infty} e^{-\bar{\mu}x} dx = \bar{\nu}\bar{\epsilon}(0) = \frac{\bar{\nu}}{\bar{\mu}}$

g) **età media della madre alla nascita delle figlie:**  $T_c$

Poiché  $R_0 = \int_0^{\infty} \phi(x) dx$  è il numero totale delle figlie che una madre genererà nell'arco della sua vita, il rapporto

$$\frac{\phi(x)dx}{R_0} = \frac{\phi(x)dx}{\int_0^{\infty} \phi(x) dx} \quad (3.11)$$

rappresenta la quota di figlie che genererà all'età  $[x, x + dx]$  rispetto al totale delle figlie generate sull'intero arco della sua vita.

Pertanto (3.11) è la probabilità, valutata al momento della sua nascita, che una madre ha di generare una figlia quando la sua età sarà compresa in  $[x, x + dx]$ , ovvero è la probabilità che, alla nascita di una figlia, la madre abbia età compresa in  $[x, x + dx]$ . Tenendo conto di quest'ultima interpretazione,

$$T_c = \int_0^{\infty} x \frac{\phi(x)}{\int_0^{\infty} \phi(x) dx} dx = \frac{\int_0^{\infty} x\phi(x) dx}{R_0}$$

è l'età media alla quale vengono generate le figlie,

$T_c$  si assume spesso come **durata di una generazione**. Una diversa definizione per la durata di una generazione sarà considerata alla fine del capitolo.

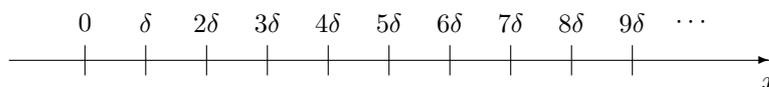
- ESERCIZIO 3.1.4 Se  $\nu(x) = \bar{\nu}$  e  $\mu(x) = \bar{\mu}$  sono costanti, si verifichi che  $T_c = \frac{1}{\bar{\mu}}$

‡ Soluzione Essendo  $\phi(x) = \bar{\nu}e^{-\bar{\mu}x}$  e  $R_0 = \frac{\bar{\nu}}{\bar{\mu}}$ , si ottiene

$$T_c = \frac{\int_0^{\infty} \phi(x)x dx}{R_0} = \frac{\bar{\mu}}{\bar{\nu}} \int_0^{\infty} \bar{\nu}e^{-\bar{\mu}x} x dx = \bar{\mu} \int_0^{\infty} xe^{-\bar{\mu}x} dx = \frac{1}{\bar{\mu}}$$

## 3.2 La funzione densità (per età) $n(t, x)$

Consideriamo una popolazione suddivisa, all'istante  $t$ , in classi di età di ampiezza  $\delta$ .



La possibilità di definire il concetto di *densità di popolazione (per classi di età)* dipende dall'aver scelto  $\delta$  in modo tale che le classi di età siano

- abbastanza ampie da contenere ciascuna un numero di individui rispetto al quale sono trascurabili le fluttuazioni dovute alla stocasticità demografica,
- sufficientemente ristrette da poter considerare grandezze continue le variazioni di popolazione fra classi adiacenti.

Implicita nelle considerazioni precedenti è quindi l'ipotesi che la popolazione complessiva abbia una numerosità  $N(t)$  molto grande.

Possiamo allora definire la densità  $n(t, x)$  della popolazione di età  $x$  e al tempo  $t$  come

$$n(t, x) = \frac{1}{\delta} \times \{\text{la popolazione contenuta al tempo } t \text{ nella classe di età } [x, x + \delta)\} \quad (3.12)$$

Assimilandola ad una funzione continua di  $x$ , da  $n(t, x)$  si recupera la popolazione totale al tempo  $t$  come

$$N(t) = \int_0^{\infty} n(t, x) dx \quad (3.13)$$

Se esiste (come accade di norma) un'età massima  $\omega$  che non può essere superata dagli individui della popolazione, (3.13) diventa

$$N(t) = \int_0^{\omega} n(t, x) dx.$$

### 3.3 Le equazioni del modello

Cerchiamo di costruire un modello matematico che ci permetta di valutare la densità  $n(t, x)$  per ogni valore di  $t \geq 0$  e di  $x \geq 0$  quando ne siano noti i valori all'istante  $t = 0$ .

Il modello, come vedremo, consta di due equazioni "accoppiate":

- un'equazione alle derivate parziali, basata sul processo di morte,
- un'equazione integrale, detta equazione di rinnovamento, che rende conto di come il processo di nascita fornisca i "livelli di partenza" delle nuove classi di età e quindi i valori di  $n(t, 0)$ .

Si suppongono assegnati per ogni valore di  $x$

- $\mu(x)dx$ : la probabilità che un individuo di età  $x$  muoia in età compresa in  $[x, x + dx]$  (tasso di mortalità all'età  $x$ );
- $\nu(x)dx$ : il numero di figlie che una femmina di età  $x$  genera in  $[x, x + dx]$

L'equazione alle derivate parziali descrive come evolve la densità della popolazione  $n(t, x)$  quando  $x$  è maggiore di zero.

Consideriamo infatti all'istante  $t$  una *coorte elementare*  $n(t, x) dx$ , ovvero l'insieme di individui della popolazione che al tempo  $t$  condividono l'intervallo infinitesimo di età<sup>5</sup>  $[x, x + dx]$ .

---

<sup>5</sup>e quindi la data di nascita in  $[t - x, t - x + dx]$

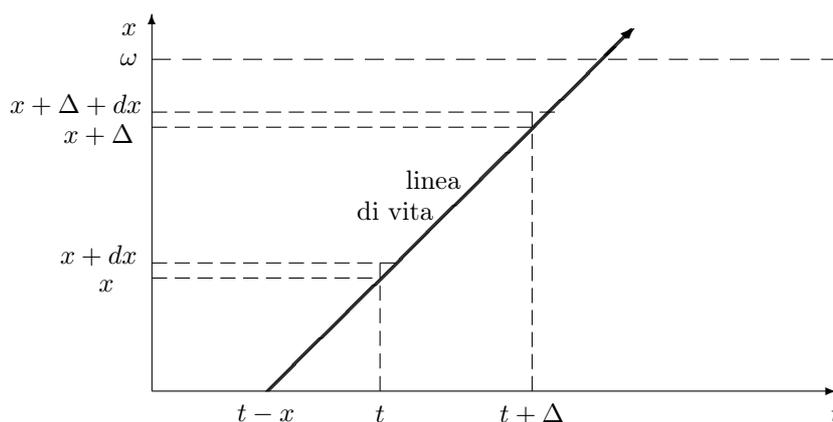


Figura 3.2.1

Al tempo  $t + \Delta$ , la coorte consta di  $n(t + \Delta, x + \Delta) dx$  individui, che hanno età in  $[x + \Delta, x + \Delta + dx]$  e il suo numero coincide con il valore precedente  $n(t, x) dx$  diminuito del numero dei morti della coorte durante l'intervallo di tempo di ampiezza  $\Delta$ . Il numero dei morti, se  $dx$  e  $\Delta$  sono piccoli, è  $\Delta\mu(x)n(t, x) dx$ , da cui segue

$$\begin{aligned} n(t + \Delta, x + \Delta) dx &\sim n(t, x) dx - \Delta\mu(x)n(t, x) dx \\ n(t + \Delta, x + \Delta) &\sim n(t, x) - \Delta\mu(x)n(t, x) \\ \frac{n(t + \Delta, x + \Delta) - n(t, x)}{\Delta} &\sim -\mu(x)n(t, x) \\ \frac{n(t + \Delta, x + \Delta) - n(t + \Delta, x)}{\Delta} + \frac{n(t + \Delta, x) - n(t, x)}{\Delta} &\sim -\mu(x)n(t, x) \end{aligned}$$

e, passando al limite per  $\Delta \rightarrow 0$ ,

$$\frac{\partial n}{\partial x} + \frac{\partial n}{\partial t} = -\mu(x)n(x, t) \quad (3.14)$$

La (3.14) va sotto il nome di **equazione di Lotka - Von Foerster**<sup>6</sup>.

Essa non descrive compiutamente la dinamica della popolazione (come si può intuire dal fatto che in essa non gioca alcun ruolo il tasso di natalità  $\nu(x)$ ).

Questo entra in gioco quando si considera, al variare di  $t$ , la numerosità iniziale della varie coorti, ossia qual è il numero di nuovi nati in un intervallo infinitesimo  $[t, t + \Delta]$ .

In una popolazione chiusa (cioè priva di migrazione) le numerosità dei nuovi nati non possono essere assegnate arbitrariamente. Infatti, fissato l'intervallo di tempo  $[t, t + \Delta]$ , la coorte infinitesima  $n(t, x)$  costituita dagli individui in età  $[x, x + dx]$  nell'intervallo  $[t, t + \Delta]$  genera  $\nu(x)n(t, x) dx \Delta$  nuovi individui.

Al variare dell'età  $x$  in  $(0, \infty)$ <sup>7</sup>, si ottiene il numero complessivo  $n(t, 0)\Delta$  dei nuovi nati in  $[t, t + \Delta]$  come funzione dalla numerosità di tutte le coorti presenti al tempo  $t$

$$n(t, 0)\Delta = \int_0^\infty \nu(x)n(t, x) dx \Delta \quad (3.15)$$

Eliminato il fattore comune  $\Delta$ , l'equazione risultante da (3.15) è detta **equazione di rinnovamento**.

### 3.4 Soluzione lungo le linee di vita

Vogliamo ottenere la soluzione dell'equazione (3.14) quando si suppongano noti i valori di  $n(t, x)$  sulla frontiera del quadrante positivo del piano  $t, x$ , ossia quando si conoscano  $n(0, x)$  e  $n(t, 0)$ .

<sup>6</sup>che indicheremo con l'acronimo LVF

<sup>7</sup> l'estremo superiore  $\infty$  può essere sostituito dal confine superiore  $\omega$  all'età raggiungibile

Consideriamo dapprima la coorte elementare di individui che all'istante  $t = 0$  hanno età compresa in  $[0, dx]$  e indichiamo la numerosità di tale coorte al generico tempo  $t \geq 0$  come  $\tilde{n}(x) dx = \tilde{n}(t) dx$  (i componenti della coorte al tempo  $t$  hanno età  $x = t$ ). La coorte elementare iniziale  $\tilde{n}(0) dx$  dà luogo, al netto delle morti intervenute in  $[0, t]$ , ai  $\tilde{n}(t) dx$  individui che al tempo  $t$  hanno età nell'intervallo  $[t, t + dx]$ .

Nel piano  $t, x$  la dinamica della coorte elementare si svolge lungo una *una linea di vita*, ossia lungo una semiretta inclinata di 45 gradi, con origine nel punto  $(0, 0)$ . Nel fatto, le coppie tempo/età rappresentate dai punti della semiretta sono il dominio al quale restringere lo studio della funzione densità  $n(t, x)$  quando si analizza l'evoluzione della coorte, perché, grazie all'ipotesi di malthusianità, nessun valore di  $n(t, x)$  relativo a punti  $(t, x)$  fuori dalla semiretta influenza la dinamica della coorte.

Identificando quando conveniente il tempo  $t$  con l'età  $x$  dei componenti della coorte, si ottiene

$$\begin{aligned} \tilde{n}(t + \Delta t) dx &= \tilde{n}(t) dx - \mu(t) \tilde{n}(t) dx \Delta t \\ \frac{\tilde{n}(t + \Delta t) - \tilde{n}(t)}{\Delta t} dx &= -\mu(t) \tilde{n}(t) dx \\ \frac{d\tilde{n}(t)}{dt} &= -\mu(t) \tilde{n}(t) \\ \tilde{n}(x) = \tilde{n}(t) &= \tilde{n}(0) e^{-\int_0^t \mu(\xi) d\xi} = \tilde{n}(0) p(x) \end{aligned} \quad (3.16)$$

e si conclude che nella coorte elementare che inizia con  $\tilde{n}(0) dx$  nuovi nati l'età  $x$  è raggiunta da  $\tilde{n}(0) p(x) dx$  individui. Se inoltre  $0 < \bar{x} < x$ , da (3.16) e da  $\tilde{n}(x) = \tilde{n}(0) p(\bar{x})$  segue

$$\tilde{n}(x) = \tilde{n}(\bar{x}) \frac{p(x)}{p(\bar{x})} \quad (3.17)$$

che individua la numerosità della coorte al raggiungimento dell'età  $x$  in funzione della numerosità della stessa coorte quando i suoi componenti avevano età  $\bar{x}$ .

Il ragionamento che abbiamo applicato alla coorte elementare la cui linea di vita inizia nell'origine del piano  $t, x$  si applica ad ogni altra coorte elementare la cui linea di vita passi per un generico punto  $(t, x)$  con  $t > 0$  e  $x > 0$ .

**a)** Se è  $t > x$ , la coorte elementare di  $n(t, x) dx$  individui con età  $[x, x + dx]$  al tempo  $t$  proviene dalla coorte elementare di nuovi nati al tempo  $t - x$ , coorte che al momento della nascita aveva numerosità  $n(t - x, 0) dx$ . Se i valori di  $n(\cdot, 0)$  (condizioni "al contorno") sono noti, dalla conoscenza di  $n(t - x, 0)$  si ricava

$$n(t, x) = n(t - x, 0) p(x) = n(t - x, 0) e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} \quad (3.18)$$

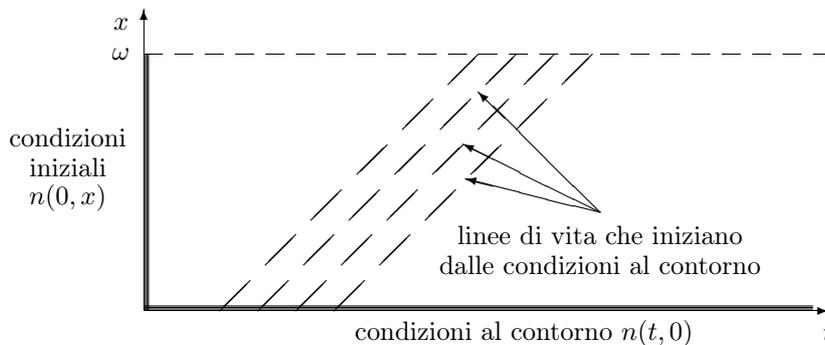


Figura 3.4.1

**b)** Se è  $x > t$ , la coorte elementare che al tempo  $t$  ha numerosità  $n(t, x) dx$  proviene dalla coorte elementare costituita da  $n(0, x - t) dx$  individui che al tempo 0 avevano età

$[x - t, x - t + dx]$ . Se sono noti i valori di  $n(0, \cdot)$  (condizioni “iniziali”), in particolare è noto  $n(0, x - t)$  e basta applicare (3.17) per ottenere

$$n(t, x) = n(0, x - t) \frac{p(x)}{p(x - t)} = n(0, x - t) e^{-\int_{x-t}^x \mu(\xi) d\xi} \quad (3.19)$$

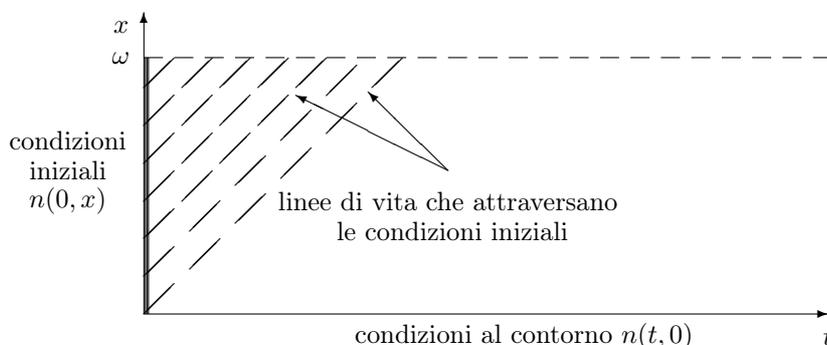


Figura 3.4.2

- ESERCIZIO 3.4.1 Si verifichi che le funzioni (3.18) e (3.19) soddisfano l'equazione (3.14)

### 3.5 Soluzione con distribuzione di età tempo-invariante

Le condizioni iniziali  $n(0, x)$ , che consentono di ottenere la soluzione dell'equazione LVF nelle posizioni  $x \geq t$  del quadrante positivo<sup>8</sup>, si possono assegnare liberamente perché i valori di  $n(0, x)$  non sono a loro volta funzione dei valori di  $n(\cdot, \cdot)$  in punti interni al primo quadrante. Le condizioni al contorno, invece, non possono essere assegnate liberamente, perché per ogni fissato valore  $t = \bar{t} > 0$ , la densità al contorno  $n(\bar{t}, 0)$  è funzione, tramite l'equazione di rinnovamento

$$n(\bar{t}, 0) = \int_0^\infty \nu(x) n(\bar{t}, x) dx,$$

dei valori  $n(\bar{t}, x)$ ,  $x > 0$ . Ma l'integrazione richiede di conoscere tutti i valori di  $n(\bar{t}, x)$ , mentre dalle condizioni iniziali sono direttamente calcolabili con LVF soltanto quelli relativi alle età  $x > \bar{t}$ .

In conclusione (3.15) e (3.14) per  $t > x$  non possono essere risolte separatamente, e la procedura da seguire per ottenere la soluzione simultanea delle due equazioni è piuttosto ostica.

In questo paragrafo cercheremo di determinare una soluzione dell'equazione di LVF particolare, ma, come vedremo, di grande interesse. Essa non si ottiene imponendo specifiche condizioni iniziali, ma richiedendo che, per ogni fissata coppia di istanti  $t_1$  e  $t_2$ , le funzioni dell'età  $n(t_1, x)$  e  $n(t_2, x)$  differiscano fra loro per una costante moltiplicativa.

Una soluzione siffatta ha il pregio di rappresentare il comportamento per  $t \rightarrow \infty$  di ogni altra soluzione di LVF, e quindi la dinamica asintotica della popolazione allo studio, qualunque ne siano le condizioni iniziali.

#### 3.5.1 Distribuzione di età

Se indichiamo con  $n(t, x) dx$  il numero di individui che al tempo  $t$  hanno età in  $[x, x + dx]$  e con  $N(t) = \int_0^\infty n(t, x) dx$  la popolazione totale al tempo  $t$ , per ogni fissato valore di  $t$  la funzione di  $x$

$$\pi(t, x) = \frac{n(t, x)}{N(t)} = \frac{n(t, x)}{\int_0^\infty n(t, x) dx} \quad (3.20)$$

<sup>8</sup> In realtà basta riferirsi al triangolo  $\{(t, x) : \omega \geq x \geq t, t \geq 0\}$ , dal momento che, per  $x > \omega$ , è certamente  $p(x) = 0 = n(t, x)$

è detta la *distribuzione per età* (o *di età*) al tempo  $t$ . Si noti che, risultando

$$\int_0^\infty \pi(t, x) dx = \frac{\int_0^\infty n(t, x) dx}{\int_0^\infty n(t, x) dx} = 1,$$

$\pi(t, x)dx$  rappresenta la frequenza relativa (ovvero la probabilità) secondo la quale al tempo  $t$  un individuo estratto dalla popolazione ha età compresa in  $[x, x + dx]$ .

Ovviamente, la densità di popolazione  $n(t, x)$  si recupera dalla distribuzione per età moltiplicandola per la popolazione totale:

$$n(t, x) = N(t)\pi(t, x). \quad (3.21)$$

Una distribuzione per età  $\pi(t, x)$  è *invariante (nel tempo)* se i suoi valori non dipendono da  $t$ , ovvero se è esprimibile come funzione della sola variabile  $x$ :

$$\pi(t, x) = \pi(x), \quad \forall t.$$

In corrispondenza a una distribuzione invariante di età  $\pi(x)$ , la densità di popolazione

$$n(t, x) = N(t)\pi(t, x) = N(t)\pi(x) \quad (3.22)$$

è una funzione “separabile” delle variabili  $x$  e  $t$ . Per trovare una distribuzione invariante dovremo quindi cercare una soluzione separabile dell’equazione di LVF, ovvero una soluzione in cui i rapporti<sup>9</sup> di numerosità fra le varie classi di età rimangono i medesimi ad ogni istante di tempo  $t$ .

### 3.5.2 Soluzioni con distribuzione invariante

Se la densità  $n(t, x)$  fattorizza nella forma (3.22), imponendo che essa risolva l’equazione di LVF si ricava<sup>10</sup>

$$N(t)\pi'(x) + \pi(x)\dot{N}(t) = -\mu(x)\pi(x)N(t)$$

ovvero, dividendo per  $\pi(x)N(t)$ ,

$$\frac{\pi'(x)}{\pi(x)} + \frac{\dot{N}(t)}{N(t)} = -\mu(x). \quad (3.23)$$

Il secondo membro dipende solo da  $x$ , quindi lo stesso vale per il primo membro e ciò implica che sia costante rispetto a  $t$  il termine  $\dot{N}(t)/N(t)$ , ovvero che si abbia

$$\dot{N}(t) = kN(t) \quad (3.24)$$

per qualche  $k \in \mathbb{R}$ . La popolazione totale evolve quindi nel tempo con legge esponenziale, conformemente a un modello malthusiano con tasso istantaneo di accrescimento pari a  $k$

$$N(t) = N(0)e^{kt}$$

Riservandoci di ricorrere in un secondo momento all’equazione di rinnovamento per precisare il valore della costante  $k$ , in (3.23) sostituiamo  $k$  al rapporto  $\dot{N}(t)/N(t)$  e risolviamo l’equazione alle derivate ordinarie

$$\frac{d\pi}{dx} = -[k + \mu(x)]\pi(x). \quad (3.25)$$

<sup>9</sup>Si noti bene: non si chiede che le numerosità siano costanti nel tempo, ma che siano costanti nel tempo i **rapporti fra le numerosità** delle classi di età

<sup>10</sup>con l’apice denotiamo la derivata rispetto a  $x$ , con il punto la derivata rispetto al tempo

La sua soluzione generale è

$$\pi(x) = \pi(0)e^{-\int_0^x (k + \mu(\xi)) d\xi} = \pi(0)e^{-kx} e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi} = \pi(0)e^{-kx} p(x).$$

in cui il valore di  $\pi(0)$  si ricava imponendo la condizione  $\int_0^\infty \pi(x) dx = 1$ :

$$1 = \int_0^\infty \pi(x) dx = \pi(0) \int_0^\infty p(x)e^{-kx} dx \Rightarrow \pi(0) = \frac{1}{\int_0^\infty p(x)e^{-kx} dx} \quad (3.26)$$

Quindi la distribuzione stazionaria per età dipende dal valore (da determinare) di  $k$  e dalla funzione di sopravvivenza  $p(x)$  secondo la formula

$$\pi(x) = \frac{p(x)e^{-kx}}{\int_0^\infty p(x)e^{-kx} dx} \quad (3.27)$$

### 3.5.3 Equazione di Lotka e determinazione del tasso intrinseco

Per conoscere completamente  $\pi(x)$  rimane da determinare la costante  $k$  e ciò si fa introducendo nella equazione di rinnovamento

$$n(t, 0) = \int_0^\infty \nu(x)n(t, x) dx$$

la condizione  $n(t, x) = N(t)\pi(x)$ . Da

$$N(t)\pi(0) = \int_0^\infty \nu(x)N(t)\pi(x) dx = \int_0^\infty \nu(x)N(t)\pi(0)e^{-kx}p(x) dx$$

cancellando nel primo e nell'ultimo membro il fattore  $N(t)\pi(0)$  e tenuto conto che  $\nu(x)p(x)$  coincide con la funzione netta di maternità  $\phi(x)$ , si ottiene l'*equazione di Lotka*

$$1 = \int_0^\infty \phi(x)e^{-kx} dx \quad (3.28)$$

nell'incognita  $k \in \mathbb{R}$ . Per risolverla, introduciamo la funzione:

$$\psi : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}_+ : k \mapsto \int_0^\infty \phi(x)e^{-kx} dx$$

Dalla definizione del tasso netto di riproduzione  $R_0$ , si ha  $\psi(0) = R_0$ . Inoltre  $\psi$  è una funzione continua di  $k$ , strettamente decrescente e soddisfacente le condizioni  $\psi(-\infty) = +\infty$  e  $\psi(+\infty) = 0$ . Tali proprietà discendono dal fatto che la funzione netta di maternità  $\phi(\cdot)$  è non negativa, assume valori positivi su un insieme di misura positiva ed è definita tramite un integrale.

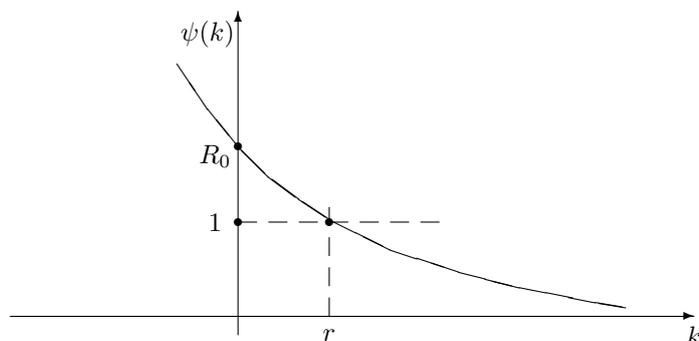


Figura 3.5.1

Esiste allora un unico valore  $k = r$ , detto *tasso intrinseco di crescita*, in corrispondenza al quale l'equazione di Lotka è soddisfatta, e quindi un'unica distribuzione di età invariante

$$\pi(x) = \frac{e^{-rx}p(x)}{\int_0^\infty e^{-rx}p(x) dx} \quad (3.29)$$

La popolazione totale  $N(t)$  evolve secondo l'equazione (3.24), nella quale il parametro incognito  $k$  è sostituito ora dal tasso intrinseco  $r$ ,

$$\dot{N}(t) = rN(t) \Rightarrow N(t) = N(0)e^{rt}$$

e la soluzione dell'equazione di LVF corrispondente alla distribuzione invariante è

$$n(t, x) = N(t)\pi(x) = N(0)e^{rt} \frac{e^{-rx}p(x)}{\int_0^\infty e^{-rx}p(x) dx} = N(0)e^{r(t-x)} \frac{p(x)}{\int_0^\infty e^{-rx}p(x) dx} \quad (3.30)$$

È chiaro che la popolazione totale cresce se  $r > 0$ . Ciò richiede che sia positivo il valore di  $k$  in corrispondenza al quale si ha  $\psi(k) = 1$ , ovvero, essendo  $\psi(\cdot)$  strettamente decrescente, che si abbia la situazione rappresentata in figura 3.5.1

$$1 < \psi(0) = \int_0^\infty \phi(x)e^{-kx} dx \Big|_{k=0} = \int_0^\infty \phi(x) dx = R_0$$

Ritroviamo così la condizione sul tasso netto di riproduzione  $R_0 = \int_0^\infty \phi(x) dx$  che, su base intuitiva, avevamo affermato dovesse essere maggiore di 1 per garantire un accrescimento della popolazione globale.

### 3.5.4 Stabilità asintotica della distribuzione invariante

Si può dimostrare che la distribuzione invariante (3.29) è stabile asintoticamente. Più precisamente, data un'arbitraria distribuzione iniziale  $\pi(0, x)$  della popolazione<sup>11</sup>, si verifica che

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \pi(t, x) = \pi(x) = \frac{e^{-rx}p(x)}{\int_0^\infty e^{-rx}p(x) dx}$$

nel senso che

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left\{ \sup_x |\pi(t, x) - \pi(x)| \right\} = 0. \quad (3.31)$$

In altri termini, qualunque sia la distribuzione per età della popolazione al tempo  $t = 0$ , al divergere di  $t$  la distribuzione tende a  $\pi(x)$ : ciò giustifica l'appellativo di “*distribuzione stabile*” per età che viene attribuito a  $\pi(x)$ .

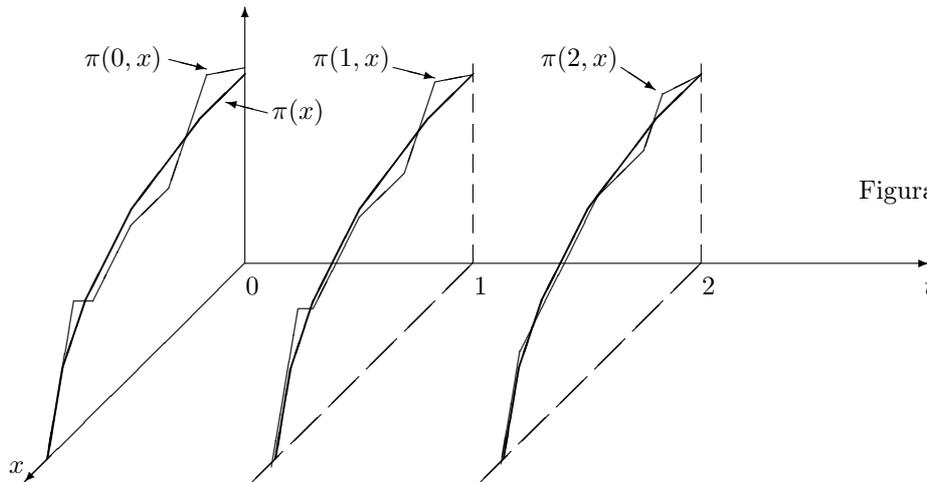


Figura 3.5.3

<sup>11</sup>non si considerano le situazioni in cui, avendo  $\phi(x)$  e  $n(0, x)$  carattere impulsivo, risulti applicabile la modellistica di Leslie del capitolo successivo

OSSERVAZIONE (3.31) equivale alla condizione

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left\{ \sup_x \left| \frac{n(t, x) - \pi(x)N(t)}{N(t)} \right| \right\} \rightarrow 0$$

che **non** implica (perché?) che al divergere di  $t$  si abbia anche

$$\sup_x |n(t, x) - \pi(x)N(t)| \rightarrow 0$$

## 3.6 Considerazioni conclusive

La distribuzione invariante di età

$$\pi(x) = \frac{p(x)e^{-rx}}{\int_0^\infty p(x)e^{-rx} dx}$$

è proporzionale alla funzione di sopravvivenza “pesata” per il fattore correttivo  $e^{-rx}$ . Esaminiamo alcune conseguenze:

### 3.6.1 ANALISI SINCRONICA VS. ANALISI DIACRONICA

Se il tasso intrinseco di crescita  $r$  è positivo,  $e^{-rx}$  è minore di 1 ed è tanto più piccolo quanto più è elevata l'età  $x$ . Quindi in una popolazione che ha raggiunto la distribuzione invariante il censimento per età effettuato ad un determinato istante (analisi “sincronica” della popolazione) fornisce una percentuale più alta di giovani di quella che si ottiene basandosi sulla tabella di vita di una coorte allo scorrere del tempo (analisi “diacronica”).

- **Esempio 3.6.1** Si consideri una popolazione con  $\mu(x)$  costante e pari a  $\ln 2$ . Nell'unità di tempo (un anno) una coorte di età  $x$  e numerosità  $n$  transita nell'età  $x + 1$  e la sua numerosità si riduce a  $ne^{-\ln 2} = n/2$ . Quindi un censimento effettuato in anni successivi rileva che gli individui dimezzano passando da una classe alla successiva. D'altra parte, una volta raggiunta la distribuzione invariante con tasso intrinseco  $r > 0$ , ogni anno la popolazione risulta moltiplicata per  $\alpha := e^r > 1$  e in particolare risulta moltiplicata per  $\alpha$  rispetto all'anno precedente la popolazione dei nuovi nati. La situazione è schematizzata nella tabella seguente

$\frac{\text{età}}{\text{anno}}$	[0, 1]	[1, 2]	[2, 3]	[3, 4]	[4, 5]
0	32				
	⋮				
1	$\alpha 32$	16			
		⋮			
2	$\alpha^2 32$	$\alpha 16$	8		
			⋮		
3	$\alpha^3 32$	$\alpha^2 16$	$\alpha 8$	4	
				⋮	
4	$\alpha^4 32$	$\alpha^3 16$	$\alpha^2 8$	$\alpha 4$	2

Un censimento effettuato in un particolare anno rileverà un rapporto fra classi di età successive ( $\rightarrow$ ) pari a  $2\alpha$  e quindi una prevalenza delle classi più giovani più marcata di quella rilevata seguendo nel corso degli anni (...) una singola coorte.

### 3.6.2 DISTRIBUZIONE INVARIANTE E TASSO DI NATALITÀ

Mentre la funzione di sopravvivenza  $p(x) = e^{-\int_0^x \mu(\xi) d\xi}$  dipende solo dal tasso di mortalità  $\mu(x)$ , la distribuzione invariante  $\pi(x)$  dipende anche, attraverso il fattore correttivo  $e^{-rx}$ , dal tasso intrinseco di crescita  $r$  e quindi dalla natalità. Se consideriamo due popolazioni con uguali curve di sopravvivenza ma con tassi di fertilità diversi, quella con tasso di natalità  $\nu(x)$  più alto ha le classi giovani percentualmente più “affollate”: il tasso intrinseco  $r$  risulta più elevato, quindi  $e^{-rx}$  decresce più rapidamente, quindi la curva  $p(x)e^{-rx}$  decresce più rapidamente.

### 3.6.3 DETERMINAZIONE DI $p(x)$ DALLA $\pi(x)$

Supponiamo che la popolazione abbia raggiunto la distribuzione invariante  $\pi(x)$ .

- Se il tasso intrinseco di crescita  $r$  è nullo, si ha

$$\pi(x) = \frac{p(x)e^{-rx}}{\int_0^\infty p(\xi)e^{-r\xi} d\xi} = \frac{p(x)}{\bar{e}(0)}$$

e la funzione di sopravvivenza della coorte è proporzionale alla distribuzione stazionaria.

- Se  $r \neq 0$  e non si dispone della *tabella di vita di una coorte* dalla quale ricavare  $p(x)$ , si può

- costruire una *tabella di vita statica* censendo le classi di età ad un certo istante, e ottenerne  $\pi(x)$ .
- stimare  $r$  dall'andamento nel tempo della popolazione totale, che soddisfa  $N(t) = N(0)e^{rt}$ , comparando  $N(0), N(\tau), N(2\tau), \dots$ .

Dalla relazione di proporzionalità  $\pi(x) \sim p(x)e^{-rx}$  si ottiene

$$p(x) \sim e^{rx}\pi(x)$$

che si normalizza per avere  $p(0) = 1$ .

### 3.6.4 ETÀ MEDIA DELLE MADRI ALLA NASCITA DELLE FIGLIE

Si è visto nel paragrafo 3.1 che l'età media alla quale le madri generano le figlie

$$\frac{\int_0^\infty x\phi(x) dx}{\int_0^\infty \phi(x) dx} = T_c$$

viene interpretata come "lunghezza di una generazione".

In connessione con la distribuzione invariante  $\pi(x)$ , si può assumere come definizione di lunghezza di una generazione il parametro  $T_0$  ottenuto considerando l'età media delle madri di una coorte di nuovi nati.

Se all'istante di nascita di una coorte la distribuzione di età è quella invariante  $\pi(x)$ ,

- $\pi(x)dx$  è la probabilità che una femmina estratta a caso entro una popolazione con distribuzione invariante  $\pi(x)$  abbia età in  $[x, x + dx)$ .
- $\pi(x)\nu(x) dx$  è proporzionale alla probabilità che una neonata estratta a caso dalla popolazione abbia una madre di età compresa in  $[x, x + dx)$
- tale probabilità vale, normalizzando,

$$\frac{\pi(x)\nu(x) dx}{\int_0^\infty \nu(x)\pi(x)dx} = \frac{\pi(0)e^{-rx}p(x)\nu(x) dx}{\int_0^\infty \pi(0)e^{-rx}p(x)\nu(x)dx} = \frac{e^{-rx}\phi(x) dx}{\int_0^\infty e^{-rx}\phi(x)dx} = e^{-rx}\phi(x) dx$$

dove l'ultima eguaglianza segue dal fatto che  $r$  risolve l'equazione di Lotka.

Poiché  $\phi(x)e^{-rx} dx$  è la probabilità che una nuova nata abbia la madre di età compresa in  $[x, x + dx)$ , l'età delle madri, mediata rispetto a tale densità di probabilità, vale

$$\int_0^\infty x\phi(x)e^{-rx} dx := T_0$$

Anche  $T_0$  è interpretata come età media delle madri alla nascita delle figlie.

In generale i parametri  $T_0$  e  $T_c$  non coincidono, come ci si può aspettare osservando che sono diverse le densità di probabilità rispetto alle quali si calcola il valore medio:

$$T_0 = \int_0^\infty x[\phi(x)e^{-rx}] dx \neq \int_0^\infty x \frac{\phi(x)}{\int_0^\infty \phi(x)dx} dx = T_c.$$

In proposito, si noti che

- $\phi(x)e^{-rx} dx = \pi(x)\nu(x) dx$ , ovvero il numero di figlie generate da una madre che nella distribuzione invariante ha età in  $[x, x + dx)$ , è una proprietà che dipende dalla strutturazione per classi di età dell'intera popolazione,
- $\frac{\phi(x) dx}{\int_0^\infty \phi(\sigma) d\sigma}$ , ovvero la probabilità che una madre abbia età  $x$  alla nascita delle figlie, è una proprietà intrinseca della "fisiologia" della madre.

## Capitolo 4

# Popolazioni malthusiane - III (modello di Leslie - Lewis)

Questo capitolo è dedicato a un modello di popolazione a tempo discreto e con una scala discreta delle età. Si assumerà come unità di misura di età l'intervallo di tempo che separa due istanti successivi nei quali viene campionata la popolazione (un anno, una settimana, ...). Nel seguito supporremo, per fissare le idee, che tale intervallo abbia la durata di un anno.

La probabilità di morte e il numero di figlie generate pro capite non dipendono dal particolare istante  $t$  in cui la popolazione viene descritta, né dal numero di individui presenti nelle diverse classi di età, ma possono differire da un'età all'altra.

Infine, si suppongono assenti fenomeni di migrazione.

### 4.1 Classi di età e modello di Leslie-Lewis

In ciascun istante  $t = 0, 1, 2, \dots$  nel quale la valutiamo, partizioniamo la popolazione in classi di età:

- $x_1(t)$  è il numero di individui<sup>1</sup> che all'istante  $t$  hanno un'età compresa nell'intervallo  $[1, 2)$ , cioè che hanno compiuto un anno di età;
- $x_2(t)$  è il numero di individui che all'istante  $t$  hanno un'età compresa in  $[2, 3)$ ;
- ...
- $x_n(t)$  è il numero di individui che all'istante  $t$  hanno compiuto l' $n$ -esimo anno di età.

Si ipotizza che gli individui dell'ultima classe non raggiungano l' $(n + 1)$ -esimo anno di età<sup>2</sup>. La popolazione all'istante  $t$  è allora rappresentata dal *vettore di popolazione* (privo degli individui di età minore di 1):

$$\mathbf{x}(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{bmatrix} \in \mathbb{R}_+^n \quad t \in \mathbb{Z}$$

---

<sup>1</sup> $x_i(t)$  sarà chiamata indifferentemente “numerosità della classe  $i$ -esima”, oppure “classe  $i$ -esima”, oppure “coorte  $i$ -esima”

<sup>2</sup>in alternativa, si può ipotizzare che possano raggiungerla e superarla, ma comunque non siano più fecondi e quindi non contribuiscano alla nascita delle successive generazioni. In entrambe le ipotesi  $x_n(t)$  fornisce la numerosità della classe di età  $[n, n + 1)$ , ma nel secondo caso possono esistere - e si trascurano - individui che hanno raggiunto o superato l' $(n + 1)$ -esimo anno di età.

e l'obiettivo che ci proponiamo è quello di descriverne l'evoluzione al crescere di  $t$ .

Indichiamo con  $\mu_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  la probabilità che un individuo della classe  $i$ -esima al tempo  $t$  muoia in  $[t, t + 1)$  e quindi non appartenga alla classe  $(i + 1)$ -esima al tempo  $t + 1$ . Per le ipotesi fatte risulta  $\mu_n = 1$  e si ha

$$x_{i+1}(t + 1) = x_i(t) - \mu_i x_i(t) = (1 - \mu_i)x_i(t) = \sigma_i x_i(t) \quad i = 1, 2, \dots, n - 1 \quad (4.1)$$

dove si è indicato con  $\sigma_i = 1 - \mu_i$  il *coefficiente di sopravvivenza* della classe  $i$ -esima, ossia la quota di individui di età  $i$  che sopravvive per un anno, raggiungendo l'età  $i + 1$ .

Indichiamo poi con  $\nu_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n - 1, n$  il numero di figlie nate nell'intervallo unitario ad una femmina di età  $i$ . Supponiamo che la riproduzione avvenga in un breve intervallo immediatamente prima del "censimento" attuato al tempo  $t$ , per cui all'istante  $t$  i nuovi nati sono

$$b(t) = \nu_1 x_1(t) + \dots + \nu_n x_n(t) \quad (4.2)$$

e al tempo  $t + 1$ , indicando con  $\sigma_0 = 1 - \mu_0$  il coefficiente di sopravvivenza dei nuovi nati per un intervallo di ampiezza unitaria,

$$x_1(t + 1) = \sigma_0 \sum_{i=1}^n \nu_i x_i(t) = \sigma_0 b(t). \quad (4.3)$$

**OSSERVAZIONE** Con questo approccio (riproduzione immediatamente prima del censimento)



il vettore di popolazione  $\mathbf{x}(t)$  non include l'informazione circa i  $b(t)$  nuovi nati effettivamente presenti, mentre riporta correttamente i valori delle classi costituite da individui che al tempo  $t$  hanno compiuto un anno, due anni, ...

In alternativa, si può supporre che la riproduzione avvenga immediatamente dopo l'istante  $t$  in cui si censisce la popolazione



In questo modo all'istante  $t$  i nuovi nati  $b(t)$  non sono ancora presenti, ma alle classi  $1, 2, \dots$  vengono attribuiti individui che stanno per compiere 1 anno, 2 anni, ..., ma non li hanno ancora compiuti.

In entrambi i casi  $x_1(t)$  rappresenta la numerosità degli individui la cui età è molto prossima a 1, censiti in un istante  $t$  molto vicino (dopo o prima) all'istante in cui la popolazione si riproduce.

L'equazione (4.2) tiene comunque conto dei contributi alle nascite dovuti a tutte le classi di età, poiché si presume che, appena nati, gli individui  $b(t)$  di età  $\approx 0$  non siano ancora in grado di riprodursi.

Riunendo in un'unica equazione vettoriale le equazioni scalari precedentemente introdotte, otteniamo il modello

$$\mathbf{x}(t + 1) = \begin{bmatrix} x_1(t + 1) \\ x_2(t + 1) \\ \vdots \\ x_n(t + 1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_0 \nu_1 & \sigma_0 \nu_2 & \dots & \sigma_0 \nu_{n-1} & \sigma_0 \nu_n \\ \sigma_1 & & & & \\ & \sigma_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \sigma_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{bmatrix} = F \mathbf{x}(t) \quad (4.4)$$

nel quale la matrice  $F \in \mathbb{R}_+^{n \times n}$  è chiamata *matrice di Leslie* o *matrice di proiezione*.

## 4.2 Parametri del modello

Introduciamo alcuni parametri derivati dai tassi di mortalità e di natalità delle classi, che rappresentano l'equivalente "discreto" delle grandezze considerate nel paragrafo 3.1.

a) **Probabilità di sopravvivenza:**  $p_i$

È la probabilità di vivere almeno fino a transitare nella  $i$ -esima classe di età. Abbiamo:

$$\begin{aligned} p_0 &= 1 \\ p_1 &= (1 - \mu_0) = p_0 \sigma_0 = \sigma_0 \\ p_2 &= (1 - \mu_1) \sigma_0 = p_1 \sigma_1 = \sigma_0 \sigma_1 \\ &\vdots \\ p_n &= (1 - \mu_{n-1}) p_{n-1} = p_{n-1} \sigma_{n-1} = \prod_{i=0}^{n-1} \sigma_i \\ p_{n+1} &= 0 \end{aligned}$$

Ovviamente  $\sigma_i$  può essere espresso come  $\frac{p_{i+1}}{p_i}$ .

All'equazione  $\frac{dp}{dx} = -\mu(x)p(x)$  del caso continuo corrisponde l'equazione alle differenze

$$p_{i+1} - p_i = p_i \sigma_i - p_i = -p_i(1 - \sigma_i) = -\mu_i p_i = \prod_{k=0}^i \sigma_k - \prod_{k=0}^{i-1} \sigma_k.$$

b) **Distribuzione di età alla morte:**  $\gamma_i$

La probabilità (alla nascita) di morire all'età  $i$ , ossia nell'intervallo  $[i, i+1)$  è data da

$$\gamma_i = p_i \mu_i = p_i(1 - \sigma_i) = p_i - p_i \sigma_i = p_i - p_{i+1}$$

Si noti che  $\gamma_0$  coincide con  $\mu_0$ .

$\gamma_i$  è una densità discreta di probabilità. Infatti da  $\gamma_i = p_i - p_{i+1}$  segue

$$\sum_{i=0}^n \gamma_i = (p_0 - p_1) + (p_1 - p_2) + (p_2 - p_3) + \dots + (p_n - p_{n+1}) = p_0 = 1.$$

c) **Attesa di vita alla nascita:**  $\tilde{e}(0)$

È il valor medio dell'età di morte, valutato al momento della nascita:

$$\begin{aligned} \tilde{e}(0) &= \sum_{i=1}^n i \gamma_i \\ &= p_1 - p_2 + 2p_2 - 2p_3 + 3p_3 - 3p_4 + \dots + (n-1)p_{n-1} - (n-1)p_n + np_n \\ &= p_1 + p_2 + p_3 + \dots + p_n \end{aligned}$$

(si ricordi che  $p_{n+1} = 0$ ). Le formule corrispondono, nel caso continuo, agli integrali  $\tilde{e}(0) = \int_0^\infty x \gamma(x) dx = \int_0^\infty p(x) dx$ .

d) **Attesa di vita all'età  $i$ :**  $\tilde{e}(i)$

La probabilità di sopravvivere fino all'età  $i+k$  quando si è compiuto l' $i$ -esimo anno è  $\frac{p_{i+k}}{p_i}$ , mentre la probabilità di morire all'età  $i+k$  quando si è vissuti fino all'età  $i$  è  $\frac{\gamma_{i+k}}{p_i}$ .

Allora il valor medio della vita residua attesa quando si è raggiunta l'età  $i$  è

$$\begin{aligned} \tilde{e}(i) &= \frac{1}{p_i} \sum_{k=1}^{n-1} k \gamma_{i+k} \\ &= \frac{1}{p_i} [(p_i - p_{i+1}) + 2(p_{i+1} - p_{i+2}) + \dots + (n-i)(p_n - p_{n+1})] \\ &= \frac{1}{p_i} (p_i + p_{i+1} + \dots + p_n). \end{aligned}$$

Tale parametro corrisponde, nel caso continuo, a  $\tilde{e}(x) = \frac{1}{p(x)} \int_x^\infty p(\sigma) d\sigma$ .

e) **Funzione netta di maternità:**  $\phi_i$

Il valore  $\phi_i$  della funzione netta di maternità è il numero di figlie che, alla nascita, una femmina si aspetta di generare all'età  $i$ . È espressa da

$$\phi_i = p_i \nu_i$$

Riscrivendo  $\phi_i$  nella forma  $(\sigma_i \sigma_2 \cdots \sigma_{i-1} \nu_i) \sigma_0$ , esso si può anche interpretare come il numero di figlie che una madre di età 1 si aspetta di generare all'età  $i$  e che raggiungeranno l'età 1.

f) **Tasso netto di riproduzione:**  $R_0$

$$p_1 \nu_1 + \cdots + p_n \nu_n = \sum_{i=0}^n p_i \nu_i = R_0 = \sum_{i=0}^n \phi_i$$

È la somma del numero di femmine  $\nu_i p_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  che una femmina genera nelle successive classi di età.

g) **Età media (della madre) alla nascita delle figlie:**  $T_c$

La probabilità di aver compiuto l'età  $i$  (ma non l'età  $i + 1$ ) alla nascita di una figlia è

$$\frac{\phi_i}{\sum_{i=0}^n \phi_i},$$

quindi il valore medio dell'età di una madre alla nascita di una figlia è

$$\sum_{i=1}^n \frac{i \phi_i}{\sum_j \phi_j} = \sum_{i=1}^n \frac{i \phi_i \nu_i}{R_0}$$

Come nel caso continuo,  $T_c$  viene assunto come una stima della lunghezza media di una generazione.

## 4.3 Analisi del modello di Leslie

### 4.3.1 Polinomio caratteristico

Se si assume una nuova base nello spazio di stato prendendo

$$T = \begin{bmatrix} 1 & & & & \\ & \sigma_1 & & & \\ & & \sigma_1 \sigma_2 & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & \sigma_1 \sigma_2 \dots \sigma_{n-1} \end{bmatrix} = \frac{1}{p_1} \begin{bmatrix} p_1 & & & & \\ & p_2 & & & \\ & & p_3 & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & p_n \end{bmatrix}$$

come matrice di cambiamento di base,  $T$  induce una similarità su  $F$ , che assume la forma

$$\hat{F} = T^{-1} F T = \begin{bmatrix} p_1 \nu_1 & p_2 \nu_2 & p_3 \nu_3 & \dots & p_n \nu_n \\ 1 & & & & \\ & 1 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & 1 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \phi_1 & \phi_2 & \phi_3 & \dots & \phi_n \\ 1 & & & & \\ & 1 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & 1 & 0 \end{bmatrix} \quad (4.5)$$

OSSERVAZIONE Il vettore di popolazione nella nuova base diventa

$$\hat{\mathbf{x}}(t) = T^{-1} \mathbf{x}(t) = p_1 \begin{bmatrix} p_1^{-1} x_1(t) \\ p_2^{-1} x_2(t) \\ \vdots \\ p_n^{-1} x_n(t) \end{bmatrix}$$

Per comprendere qual è il significato delle componenti del vettore  $\hat{\mathbf{x}}$ , si noti che dalla relazione

$$\hat{x}_i(t) = p_1 p_i^{-1} x_i(t) = \sigma_1^{-1} \sigma_2^{-1} \dots \sigma_{i-1}^{-1} x_i(t)$$

segue

$$\begin{aligned}\sigma_{i-1}^{-1}x_i(t) &= x_{i-1}(t-1) \\ \sigma_{i-2}^{-1}x_{i-1}(t) &= x_{i-2}(t-2) \\ &\vdots \\ \sigma_1^{-1}x_2(t-i+2) &= x_1(t-i+1).\end{aligned}$$

Perciò  $\hat{x}_i(t)$  fornisce la numerosità della prima classe di età al tempo  $t-i+1$ , ossia la numerosità iniziale della coorte alla quale, al tempo  $t$ , appartengono gli individui di età  $i$ . Risulta quindi

$$\hat{\mathbf{x}}(t) = \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_1(t-1) \\ x_1(t-2) \\ \vdots \\ x_1(t-n+1) \end{bmatrix} \quad (4.6)$$

e l'equazione di aggiornamento nella nuova base  $\hat{\mathbf{x}}(t+1) = \hat{F}\hat{\mathbf{x}}(t)$  trova immediata giustificazione quando si tenga conto di (4.6). Infatti la relazione che ne risulta

$$\hat{\mathbf{x}}(t+1) = \begin{bmatrix} x_1(t+1) \\ x_1(t) \\ x_1(t-1) \\ \vdots \\ x_1(t-n+3) \\ x_1(t-n+2) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \nu_1 p_1 & \nu_2 p_2 & \nu_3 p_3 & \dots & \nu_{n-1} p_{n-1} & \nu_n p_n \\ 1 & & & & & \\ & 1 & & & & \\ & & \ddots & & & \\ & & & \ddots & & \\ & & & & 1 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_1(t-1) \\ x_1(t-2) \\ \vdots \\ x_1(t-n+2) \\ x_1(t-n+1) \end{bmatrix}$$

è ovvia per quanto riguarda le ultime  $n-1$  componenti di  $\hat{\mathbf{x}}(t+1)$ , mentre per la prima componente

$$x_1(t+1) = \nu_1 p_1 x_1(t) + \nu_2 p_2 x_1(t-1) + \dots + \nu_n p_n x_1(t-n+1),$$

basta notare che  $p_i x_i(t-i+1)$  è il numero degli individui nati al tempo  $t-i$  e sopravvissuti fino al tempo  $t$ , che al tempo  $t$  costituiscono la  $i$ -esima classe di età.

Poiché  $\hat{F}$  è una matrice compagna, il suo polinomio caratteristico (che coincide con quello di  $F$ ) è di immediata determinazione:

$$\begin{aligned}\Delta_{\hat{F}}(z) = \Delta_F(z) &= z^n - \nu_1 p_1 z^{n-1} - \nu_2 p_2 z^{n-2} - \dots - \nu_n p_n \\ &= z^n - \phi_1 z^{n-1} - \phi_2 z^{n-2} - \dots - \phi_n\end{aligned} \quad (4.7)$$

### 4.3.2 Dinamica asintotica

Nella discussione che segue, supporremo che nella matrice di Leslie esistano almeno due tassi di natalità non nulli e consecutivi,  $\nu_i \neq 0$  e  $\nu_{i+1} \neq 0$ .

Come conseguenza di tale ipotesi, valgono alcune importanti proprietà:

- l'esistenza di un autovalore (detto "dominante") positivo, semplice e di modulo massimo,
- la positività di tutte le componenti del corrispondente autovettore "dominante",
- l'allineamento asintotico del vettore di popolazione  $\mathbf{x}(t)$  con l'autovettore dominante, qualunque sia il vettore iniziale di popolazione  $\mathbf{x}(0)$ .

Le stesse conseguenze si possono trarre se  $F$  è una matrice primitiva, ovvero se, per qualche  $h > 0$ , tutti gli elementi della matrice  $F^h$  sono positivi<sup>3</sup>. Nei paragrafo 6 vedremo anche quali siano le caratteristiche dinamiche asintotiche della popolazione quando la matrice di Leslie sia irriducibile.

a) Verifichiamo anzitutto che  $F$  ha un *autovalore dominante positivo*  $\lambda_0$ , semplice e maggiore in modulo di ogni altro autovalore.

Per  $z \neq 0$ , risolvere l'equazione  $\Delta_F(z) = 0$  equivale a risolvere l'equazione

$$1 = \frac{\phi_1}{z} + \frac{\phi_2}{z^2} + \dots + \frac{\phi_n}{z^n} =: f(z). \quad (4.8)$$

<sup>3</sup>si noti che una condizione necessaria perché la matrice di Leslie sia primitiva è che  $\phi_n$  non sia nullo (perciò la matrice di Leslie  $F$  che stiamo qui considerando può non essere primitiva). D'altra parte  $F$  può essere primitiva anche se non vale la condizione  $\phi_i \phi_{i+1} > 0$

Quando  $z$  è reale e positivo, la funzione  $f(z)$  assume valori positivi, è strettamente decrescente (la derivata è negativa ovunque) e tende a  $+\infty$  quando  $z \rightarrow 0^+$ , mentre tende a  $0^+$  quando  $z \rightarrow +\infty$ .

Quindi l'equazione  $1 = f(z)$  ha un'unica soluzione reale e positiva  $z = \lambda_0$ , e  $\lambda_0$  è uno zero del polinomio caratteristico  $\Delta_F(z)$ , ossia un autovalore di  $F$ .

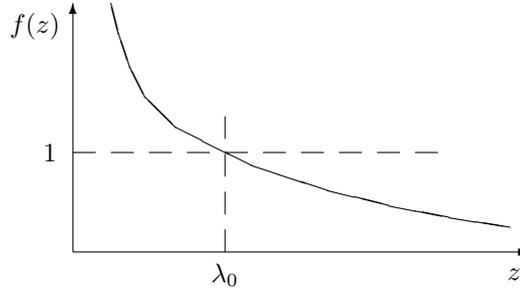


figura 5.3.1

- ESERCIZIO 4.3.1 Mostrare che  $\lambda_0$  è uno zero semplice di  $\Delta_F(z)$

‡ Suggestione Se  $\lambda_0$  fosse uno zero (almeno) doppio, si avrebbe

$$\Delta_F(z) = z^n(1 - f(z)) = (z - \lambda_0)^2 p_{n-2}(z)$$

con  $p_{n-2}(z)$  polinomio di grado  $n-2$ . La derivata in  $\lambda_0$  di  $\Delta_F(z)$  sarebbe nulla, quindi si annullerebbe in  $\lambda_0$  la derivata di  $f(z)$ , in disaccordo col fatto che in (4.8) gli addendi non nulli di  $f(z)$  hanno in  $\lambda_0$  derivata negativa.

Per verificare che ogni altro autovalore  $\lambda$  di  $F$  ha modulo minore di  $\lambda_0$ , si ponga  $\lambda = re^{-j\theta}$ . L'eguaglianza  $\Delta_F(\lambda) = 0$  si può riscrivere come

$$1 = f(re^{-j\theta}) = \phi_1 r^{-1} e^{j\theta} + \phi_2 r^{-2} e^{2j\theta} + \dots + \phi_n r^{-n} e^{nj\theta}.$$

Affinché sia soddisfatta, si deve avere

$$1 = \phi_1 r^{-1} \cos \theta + \phi_2 r^{-2} \cos 2\theta + \dots + \phi_n r^{-n} \cos n\theta, \quad (4.9)$$

che implica

$$1 \leq \phi_1 r^{-1} + \phi_2 r^{-2} + \dots + \phi_n r^{-n} = f(r) \quad (4.10)$$

Ma  $f$  è strettamente decrescente, quindi deve essere  $r \leq \lambda_0$ , ovvero  $|\lambda| \leq \lambda_0$ .

Se fosse  $r = \lambda_0$  la (4.10) varrebbe come eguaglianza e, sottraendo (4.9) da (4.10), si otterrebbe

$$0 = \phi_1 r^{-1} (1 - \cos \theta) + \phi_2 r^{-2} (1 - \cos 2\theta) + \dots + \phi_n r^{-n} (1 - \cos n\theta). \quad (4.11)$$

nella quale gli addendi di destra sono non negativi e quindi devono essere tutti nulli. Poiché due valori consecutivi  $\phi_i$  e  $\phi_{i+1}$  sono positivi, deve essere

$$\begin{aligned} 1 - \cos i\theta &= 1 - \cos(i+1)\theta = 0 \\ \cos i\theta &= \cos(i+1)\theta = 1 \\ i\theta &= 2k\pi & (i+1)\theta &= 2h\pi \\ \theta &= 2(h-k)\pi \\ \lambda &= re^{-j\theta} = \lambda_0 e^{-j2(h-k)\pi} = \lambda_0 \end{aligned}$$

In conclusione, ogni autovalore di  $F$  diverso da  $\lambda_0$  ha modulo minore di  $\lambda_0$ .

b) L'autovettore dominante  $\mathbf{v}_0$  corrispondente a  $\lambda_0$  ha componenti  $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_n$  che soddisfano l'equazione:

$$F\mathbf{v}_0 = \begin{bmatrix} \sigma_0 \nu_1 & \sigma_0 \nu_2 & \dots & \dots & \sigma_0 \nu_n \\ \sigma_1 & & & & \\ & \sigma_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \sigma_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \xi_3 \\ \vdots \\ \xi_n \end{bmatrix} = \lambda_0 \begin{bmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \xi_3 \\ \vdots \\ \xi_n \end{bmatrix}$$

ovvero

$$\sigma_{n-1}\xi_{n-1} = \lambda_0\xi_n, \quad \sigma_{n-2}\xi_{n-2} = \lambda_0\xi_{n-1}, \quad \sigma_{n-3}\xi_{n-3} = \lambda_0\xi_{n-2} \quad \dots \quad \sigma_1\xi_1 = \lambda_0\xi_2.$$

Poiché un autovettore è definito a meno di una costante moltiplicativa, possiamo scegliere  $\xi_n = 1$  ricavando

$$\mathbf{v}_0 = \begin{bmatrix} \lambda_0^{n-1}\sigma_1^{-1}\sigma_2^{-1} \dots \sigma_{n-1}^{-1} \\ \vdots \\ \lambda_0^2\sigma_{n-2}^{-1}\sigma_{n-1}^{-1} \\ \lambda_0\sigma_{n-1}^{-1} \\ 1 \end{bmatrix}$$

o, moltiplicandolo per  $p_n\lambda_0^{-n} = \sigma_0\sigma_1 \dots \sigma_{n-1}\lambda_0^{-n}$ ,

$$\mathbf{v}_0 = \begin{bmatrix} p_1\lambda_0^{-1} \\ p_2\lambda_0^{-2} \\ p_3\lambda_0^{-3} \\ \vdots \\ p_n\lambda_0^{-n} \end{bmatrix}.$$

o ancora, normalizzandolo rispetto alla somma delle componenti,

$$\mathbf{v}_0 = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i\lambda_0^{-i}} \begin{bmatrix} p_1\lambda_0^{-1} \\ p_2\lambda_0^{-2} \\ p_3\lambda_0^{-3} \\ \vdots \\ p_n\lambda_0^{-n} \end{bmatrix}. \quad (4.12)$$

(4.6.1) rappresenta l'autovettore dominante come un vettore stocastico<sup>4</sup> ossia come vettore di distribuzione<sup>5</sup> le cui componenti esprimono le quote dell'intera popolazione che appartengono alle varie classi di età.

c) Verifichiamo, infine, che qualunque sia la popolazione iniziale  $\mathbf{x}(0)$ , asintoticamente il vettore di popolazione  $\mathbf{x}(t)$  si allinea con l'autovettore dominante  $\mathbf{v}_0$ . Il risultato è affatto generale, come vedremo nel paragrafo 6, ma ci limitiamo qui a supporre che  $F$  sia diagonalizzabile.

Sia  $\mathbf{v}_0, \mathbf{v}_1, \dots, \mathbf{v}_{n-1}$  una base di autovettori relativi agli autovalori  $\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1}$ , dove, come si è visto,  $|\lambda_i| < \lambda_0$  per  $i = 1, 2, \dots, n-1$  e siano  $\alpha_i, i = 0, 1, \dots, n-1$  le componenti del vettore di popolazione  $\mathbf{x}(0)$  nella nuova base

$$\mathbf{x}(0) = \alpha_0\mathbf{v}_0 + \alpha_1\mathbf{v}_1 + \dots + \alpha_{n-1}\mathbf{v}_{n-1}$$

Allora la componente  $\alpha_0$  è positiva<sup>6</sup> e la popolazione al tempo  $t$  si può esprimere nella forma

$$\begin{aligned} \mathbf{x}(t) = F^t\mathbf{x}(0) &= \alpha_0F^t\mathbf{v}_0 + \alpha_1F^t\mathbf{v}_1 + \dots + \alpha_{n-1}F^t\mathbf{v}_{n-1} \\ &= \alpha_0\lambda_0^t\mathbf{v}_0 + \alpha_1\lambda_1^t\mathbf{v}_1 + \dots + \alpha_{n-1}\lambda_{n-1}^t\mathbf{v}_{n-1} \\ &= \lambda_0^t \left\{ \alpha_0\mathbf{v}_0 + \alpha_1 \left(\frac{\lambda_1}{\lambda_0}\right)^t \mathbf{v}_1 + \dots + \alpha_{n-1} \left(\frac{\lambda_{n-1}}{\lambda_0}\right)^t \mathbf{v}_{n-1} \right\}. \end{aligned} \quad (4.13)$$

Risultando

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \left(\frac{\lambda_i}{\lambda_0}\right)^t = 0 \quad \text{per } i = 1, 2, \dots, n-1$$

<sup>4</sup>un vettore positivo con somma delle componenti pari a 1

<sup>5</sup>si confronti la distribuzione discreta (4.6.1) con la distribuzione invariante continua del modello di

Lotka-Von Foerster :  $\pi(x) = \frac{p(x)e^{-rx}}{\int p(x)e^{-rx} dx}$

<sup>6</sup>per la dimostrazione si veda il paragrafo 4.6

il vettore di distribuzione diventa parallelo a  $\mathbf{v}_0$

$$\begin{aligned} \boldsymbol{\pi}(t) = \begin{bmatrix} \pi_1(t) \\ \pi_2(t) \\ \vdots \\ \pi_n(t) \end{bmatrix} &:= \frac{\mathbf{x}(t)}{\sum_i x_i(t)} = \frac{\lambda_0^t}{\sum_i x_i(t)} \left\{ \alpha_0 \mathbf{v}_0 + \alpha_1 \left( \frac{\lambda_1}{\lambda_0} \right)^t \mathbf{v}_1 + \dots + \alpha_{n-1} \left( \frac{\lambda_{n-1}}{\lambda_0} \right)^t \mathbf{v}_{n-1} \right\} \\ &\longrightarrow \frac{1}{N(t)} \lambda_0^t \alpha_0 \mathbf{v}_0. \end{aligned} \quad (4.14)$$

Se si prende per  $\mathbf{v}_0$  un vettore stocastico, la distribuzione  $\boldsymbol{\pi}(t)$  tende proprio a  $\mathbf{v}_0$ , mentre la dinamica della popolazione totale  $\sum_i x_i(t) = N(t)$  è approssimata asintoticamente da una crescita (o decrescita) esponenziale  $N(t) \cong \alpha_0 \lambda_0^t$  con tasso di crescita  $\lambda_0$ .

Poiché  $f(z)$  è strettamente decrescente (cfr la figura 5.3.1) è immediato che  $\lambda_0$  è maggiore di uno se  $f(1) = \phi_1 + \phi_2 + \dots + \phi_n = R_0$  è maggiore di 1, ovvero se è maggiore di 1 il tasso netto di riproduzione.

### 4.3.3 Alcuni casi particolari

- Quanto abbiamo ricavato nel paragrafo precedente dipende fortemente dall'ipotesi che ci siano due tassi di natalità consecutivi diversi da zero (o, come vedremo più avanti, dal fatto che  $F$  sia una matrice primitiva).

Se tutti i tassi di natalità sono nulli, eccetto l'ultimo, la matrice di Leslie diventa

$$F = \begin{bmatrix} 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & \sigma_0 \nu_n \\ \beta_1 & & & & & \\ & \beta_2 & & & & \\ & & \ddots & & & \\ & & & \ddots & & \\ & & & & \beta_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \quad (4.15)$$

con polinomio caratteristico

$$\Delta_F(z) = z^n - \phi_n, \quad (\phi_n = p_n \nu_n).$$

In questo caso si ha  $\lambda_0 = \sqrt[n]{\phi_n}$ , ma  $\lambda_0$  non è dominante perché gli altri autovalori sono  $\lambda_k = \lambda_0 e^{j \frac{2\pi k}{n}}$ ,  $k = 1, 2, \dots, n-1$ .

Per il teorema di Cayley-Hamilton si ha  $F^n = \phi_n I$  quindi, per ogni  $t \geq 0$ ,

$$\mathbf{x}(t+n) = F^{t+n} \mathbf{x}(0) = F^n F^t \mathbf{x}(0) = F^n \mathbf{x}(t) = \phi_n \mathbf{x}(t).$$

È chiaro che se

$$\mathbf{x}(0), \quad \mathbf{x}(1) = F \mathbf{x}(0), \quad \dots, \quad \mathbf{x}(n-1) = F^{n-1} \mathbf{x}(0)$$

sono i vettori di popolazione nei primi  $n$  istanti di rilevazione, nei successivi avremo

$$\begin{aligned} \mathbf{x}(n) &= \phi_n \mathbf{x}(0) & \mathbf{x}(n+1) &= \phi_n \mathbf{x}(1) & \dots & \mathbf{x}(2n-1) &= \phi_n \mathbf{x}(n-1) \\ \mathbf{x}(2n) &= \phi_n^2 \mathbf{x}(0), & \mathbf{x}(2n+1) &= \phi_n^2 \mathbf{x}(1) & \dots & \mathbf{x}(3n-1) &= \phi_n^2 \mathbf{x}(n-1) \\ \dots & & \dots & & \dots & \dots & \dots \end{aligned}$$

In altri termini, il comportamento della popolazione è “pseudoperiodico” e una crescita geometrica con tasso  $\phi_n$  può essere rilevata campionando i valori di popolazione ogni  $n$  istanti. Vedremo nel seguito come ogni matrice  $F$  irriducibile induca nella popolazione un comportamento asintoticamente pseudoperiodico; in (4.15) la matrice è un caso molto particolare di matrice irriducibile, e la pseudoperiodicità si instaura fin dall'istante iniziale.

•• Quando si modella una popolazione bisessuata con rapporto numerico unitario tra i sessi, è identica la distribuzione di età nei due sessi e nel modello di Leslie non è necessario trattarli separatamente. Se l'ipotesi di rapporto unitario non vale, è stato proposto un modello (Williamson 1959, riportato da Piélou) che può ancora essere visto come una modesta modifica del modello di Leslie:

1. Il vettore di popolazione al tempo  $t$  ha dimensione  $2n$ :

$$\begin{bmatrix} f_1(t) \\ m_1(t) \\ f_2(t) \\ m_2(t) \\ \vdots \\ f_n(t) \\ m_n(t) \end{bmatrix}$$

dove con  $f_i$  e con  $m_i$  si indicano rispettivamente le numerosità delle femmine e dei maschi nelle classi di età  $i = 1, 2, \dots, n$ .

2. Si ipotizza che il numero di maschi sia sempre sufficiente per garantire i tassi di fertilità delle femmine.
3. Si indicano con  $\nu_i^{(f)}$  e  $\nu_i^{(m)}$  i nati, femmine e maschi, a una femmina nella  $i$ -esima classe di età e sopravvissuti fino all'inizio dell'intervallo successivo.
4. Si indicano con  $\sigma_i^{(f)}$  e  $\sigma_i^{(m)}$  i tassi di sopravvivenza di femmine e maschi nell' $i$ -esima classe di età.

ottenendo

$$\begin{bmatrix} f_1(t+1) \\ m_1(t+1) \\ f_2(t+1) \\ m_2(t+1) \\ \vdots \\ f_n(t+1) \\ m_n(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_0^{(f)}\nu_1^{(f)} & 0 & \sigma_0^{(f)}\nu_2^{(f)} & 0 & \dots & \dots & \sigma_0^{(f)}\nu_n^{(f)} & 0 \\ \sigma_0^{(m)}\nu_1^{(m)} & 0 & \sigma_0^{(m)}\nu_2^{(m)} & 0 & \dots & \dots & \sigma_0^{(m)}\nu_n^{(m)} & 0 \\ \sigma_1^{(f)} & & & & & & & \\ & \sigma_1^{(m)} & & & & & & \\ & & \ddots & & & & & \\ & & & \ddots & & & & \\ & & & & \sigma_{n-1}^{(f)} & & 0 & 0 \\ & & & & & \sigma_{n-1}^{(m)} & 0 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} f_1(t) \\ m_1(t) \\ f_2(t) \\ m_2(t) \\ \vdots \\ f_n(t) \\ m_n(t) \end{bmatrix}$$

## 4.4 Modello a classi di crescita

Quando si studia una popolazione di piante, in genere è difficile determinarne l'età prima dell'abbattimento. Altre grandezze correlate con l'età, quali il diametro di un albero o la sua biomassa, possono essere valutate più facilmente nel corso della sua vita e dal punto di vista economico in generale sono più interessanti.

Il modello che considereremo in questo paragrafo e che assume come variabili di stato le "classi di crescita", anziché le classi di età, si basa sulle ipotesi seguenti:

1. alla classe 1 appartengono le piante di dimensione più piccola, e alle classi successive piante di dimensioni via via crescenti;
2. con il trascorrere del tempo le piante transitano attraverso classi di indice crescente (non si considera l'eventualità che una pianta possa ridurre le sue dimensioni).

3. nell'unità di tempo, una pianta può transitare alla classe immediatamente successiva, oppure rimanere nella classe a cui appartiene, ma non è contemplato il caso che, nell'unità di tempo, una pianta compia il passaggio alle altre classi superiori.

Se  $x_i(t)$ ,  $i = 1, \dots, n - 1$  denota il numero di piante che all'istante  $t$  appartengono alla classe  $i$ -esima, indichiamo con

- $\sigma_i$  il tasso di sopravvivenza nella classe  $i$ , ossia la frazione di individui che all'inizio dell'intervallo di tempo appartengono alla classe  $i$  e che, essendo sopravvissuti durante tutto l'intervallo, risultano in vita all'inizio dell'intervallo successivo;
- $c_i$ , con  $0 < c_i \leq 1$  la frazione dei sopravvissuti della classe  $i$ -esima che appartengono alla classe  $i$  all'inizio dell'intervallo e che transitano nella classe  $i + 1$ , appartenendovi all'inizio dell'intervallo successivo.

L'equazione di aggiornamento è allora, per  $i = 1, \dots, n - 1$

$$x_{i+1}(t+1) = c_i \sigma_i x_i(t) + (1 - c_{i+1}) \sigma_{i+1} x_{i+1}(t).$$

Per quanto riguarda la classe  $n$ -esima, che comprende tutti gli alberi di dimensione massima, da essa un albero esce solo per morte naturale o per taglio:

$$x_n(t+1) = c_{n-1} \sigma_{n-1} x_{n-1}(t) + \sigma_n x_n(t) \quad (c_n = 0).$$

Infine la classe iniziale  $x_1$  comprende al tempo  $t + 1$

- gli individui che al tempo  $t$  appartengono alla classe  $x_1(t)$  e sopravvivono fino a  $t + 1$  senza transitare nella classe di taglia successiva, ovvero  $\sigma_1(1 - c_1)x_1(t)$ ;
- i nuovi nati al tempo  $t$ , ai quali le varie classi di crescita contribuiscono con tassi pro capite  $\nu_1, \nu_2, \dots, \nu_n$ : la quantità  $\nu_i x_i(t)$  comprende gli individui generati in  $[t, t + 1)$  dalla  $i$ -esima classe di crescita e che sopravvivono<sup>7</sup> fino all'istante  $t + 1$ .

Complessivamente

$$x(t+1) = [\sigma_1(1 - c_1) + \nu_1]x_1(t) + \nu_2 x_2(t) + \dots + \nu_n x_n(t)$$

Il modello lineare  $\mathbf{x}(t+1) = F\mathbf{x}(t)$  assume allora la forma

$$\begin{bmatrix} x_1(t+1) \\ x_2(t+1) \\ x_3(t+1) \\ \vdots \\ x_n(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (1 - c_1)\sigma_1 + \nu_1 & \nu_2 & \nu_3 & \dots & \nu_n \\ c_1\sigma_1 & (1 - c_2)\sigma_2 & & & \\ & c_2\sigma_2 & (1 - c_3)\sigma_3 & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & c_{n-1}\sigma_{n-1} & \sigma_n \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1(t) \\ x_2(t) \\ x_3(t) \\ \vdots \\ x_n(t) \end{bmatrix}$$

A differenza del modello di Leslie, la diagonale di  $F$  può contenere elementi positivi oltre il primo: quando un'unità di tempo è trascorsa, una pianta può mantenere invariata la classe di crescita (ovviamente non la classe di età!). Inoltre i tassi di sopravvivenza  $\sigma_i$ , di crescita  $c_i$  e di natalità  $\nu_i$  sono riferiti alle classi di crescita, non a quelle di età.

La matrice  $F$  può risciversi come combinazione di tre matrici, ciascuna contenente i parametri che caratterizzano i tre fenomeni fondamentali della crescita, della sopravvivenza e della rigenerazione:

<sup>7</sup> per semplicità, il coefficiente  $\sigma_0$  è qui riassorbito nei tassi di natalità  $\nu_i$

$$F = \underbrace{\begin{bmatrix} 1 - c_1 & & & & \\ c_1 & 1 - c_2 & & & \\ & c_2 & \ddots & & \\ & & \ddots & \ddots & \\ & & & c_{n-1} & 1 \end{bmatrix}}_{\text{matrice di crescita}} + \underbrace{\begin{bmatrix} \sigma_1 & & & & \\ & \sigma_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & \sigma_n \end{bmatrix}}_{\text{matrice di sopravvivenza}} + \underbrace{\begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \nu_1 & \nu_2 & \dots & \dots & \nu_n \end{bmatrix}}_{\text{matrice di rigenerazione}}$$

## 4.5 Matrici non negative e sistemi positivi

Il modello di Leslie costituisce un esempio molto significativo di un sistema positivo.

Chiamiamo "positivi" i sistemi dinamici nei quali le variabili di stato, così come quelle di ingresso e di uscita, se presenti, possono assumere soltanto valori non negativi. I sistemi lineari positivi a tempo discreto sono descritti da matrici non negative e, in particolare, l'aggiornamento del loro vettore di stato in evoluzione libera è indotto da matrici quadrate non negative.

Si intuisce perciò che lo studio delle proprietà<sup>8</sup> delle matrici quadrate non negative consenta di trarre interessanti conclusioni circa l'evoluzione di popolazioni la cui dinamica possa essere rappresentata da un modello lineare discreto.

### 4.5.1 Definizioni e notazioni

Nel seguito ricorremo ad una nomenclatura apposita per matrici e vettori i cui elementi siano non negativi. Se  $M = [m_{ij}] \in \mathbb{R}_+^{p \times m}$ , porremo

- $M \gg 0$  se  $m_{ij} > 0$  per ogni  $i, j$ : in questo caso diremo che la matrice è *strettamente positiva*;
- $M > 0$  se  $m_{ij} \geq 0$  per ogni  $i, j$  e almeno un elemento della matrice è positivo: in questo caso la matrice  $M$  è *positiva*;
- $M \geq 0$  se  $m_{ij} \geq 0$  per ogni  $i, j$ , senza escludere il caso che possa aversi  $M = 0$ : la matrice  $M$  è in questo caso *non negativa*.

Se  $M$  ed  $N$  sono matrici (in particolare vettori) di eguali dimensioni, porremo  $M \gg N$ , oppure  $M > N$ , oppure  $M \geq N$ , a seconda che  $M - N$  sia strettamente positiva, positiva o non negativa.

Se  $F$  è una matrice in  $\mathbb{R}_+^{n \times n}$ , il ricorso a trasformazioni di similarità non conserva in generale il suo carattere non negativo. La classe delle trasformazioni che possono applicarsi a  $F$  per indagarne la struttura è perciò molto meno generale del gruppo di similarità e include (ma non coincide con) la classe delle trasformazioni indotte da matrici di permutazione.

Alla permutazione

$$\sigma = \begin{pmatrix} 1 & 2 & \dots & n-1 & n \\ i_1 & i_2 & \dots & i_{n-1} & i_n \end{pmatrix}$$

si può associare la *matrice di permutazione*

$$\Pi_\sigma := [\mathbf{e}_{i_1} \mathbf{e}_{i_2} \dots \mathbf{e}_{i_n}]$$

nella quale  $\mathbf{e}_i$  è l' $i$ -esimo vettore della base canonica di  $\mathbb{R}^n$ . Essa trasforma la base "vecchia"  $(\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_n)$  nella base "nuova"

$$(\mathbf{v}_{i_1}, \mathbf{v}_{i_2}, \dots, \mathbf{v}_{i_n}) = (\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_n) \Pi_\sigma.$$

L'inversa di una matrice di permutazione coincide con la trasposta (una matrice di permutazione è ortogonale), quindi il vettore rappresentato nella base vecchia dalla colonna  $\mathbf{x} = [\xi_1 \ \xi_2 \ \dots \ \xi_n]^T$  è rappresentato nella base nuova (o "permutata") dalla colonna

$$\Pi_\sigma^{-1} [\xi_1 \ \xi_2 \ \dots \ \xi_n]^T = \Pi_\sigma^T [\xi_1 \ \xi_2 \ \dots \ \xi_n]^T = [\xi_{i_1} \ \xi_{i_2} \ \dots \ \xi_{i_n}]^T.$$

Analogamente, la trasformazione lineare rappresentata nella base  $(\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_n)$  dalla matrice  $F = [f_{ij}] \in \mathbb{R}^{n \times n}$ , nella base permutata è rappresentata dalla matrice

$$\Pi_\sigma^T F \Pi_\sigma = \begin{bmatrix} f_{i_1, i_1} & f_{i_1, i_2} & \dots & f_{i_1, i_n} \\ f_{i_2, i_1} & f_{i_2, i_2} & \dots & f_{i_2, i_n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ f_{i_n, i_1} & f_{i_n, i_2} & \dots & f_{i_n, i_n} \end{bmatrix}$$

<sup>8</sup>per informazioni più dettagliate, e per le dimostrazioni dei teoremi e per alcuni approfondimenti si rinvia ai capitoli 10-12 degli Appunti di Teoria dei Sistemi, che contengono anche una bibliografia sull'argomento



### 4.5.3 Proprietà spettrali

Molte proprietà spettrali di una matrice non negativa dipendono dalla sua struttura “combinatoria”. Nelle proposizioni a seguire vedremo come esse si modifichino, indebolendosi, quando si passa dalla classe delle matrici primitive a quella più ampia delle matrici irriducibili e infine a quella delle matrici non negative generiche.

**Proposizione 4.5.4** Se  $F \in \mathbb{R}_+^{n \times n}$  è una matrice primitiva, allora

- i) [AUTOVETTORE E AUTOVALORE STRETTAMENTE POSITIVI]<sup>10</sup> esistono un numero reale  $\lambda_0 > 0$  e un vettore  $\mathbf{v}_0 \gg \mathbf{0}$ ,

$$F\mathbf{v}_0 = \lambda_0\mathbf{v}_0;$$

- ii) [MASSIMALITÀ DI  $\lambda_0$ ] per ogni altro autovalore  $\lambda \in \Lambda(F)$  si ha  $|\lambda| < \lambda_0$ ;
- iii) [SPETTRO PERIFERICO]  $\lambda_0$  è radice semplice del polinomio caratteristico di  $F$ , ossia è un autovalore con molteplicità algebrica 1;
- iv) [UNICITÀ DELL'AUTOVETTORE POSITIVO E BASE DI JORDAN]  $\mathbf{v}_0$  è, a meno di un fattore di proporzionalità positivo, l'unico autovettore positivo della matrice  $F$ . Rispetto alla base di Jordan, ogni vettore  $\mathbf{x} > \mathbf{0}$  ha componente positiva su  $\mathbf{v}_0$ ;
- v) [MONOTONICITÀ DELL'AUTOVALORE DOMINANTE] Se  $\bar{F}$  è maggiore di  $F$ , ossia  $\bar{F} - F > 0$ , il corrispondente autovalore positivo massimale  $\bar{\lambda}_0$  soddisfa la diseuguaglianza  $\bar{\lambda}_0 > \lambda_0$ .

Nel caso di matrici irriducibili, l'enunciato è più articolato: lo spettro “periferico”, ovvero l'insieme degli autovalori aventi modulo eguale al raggio spettrale, può non contenere un solo elemento, ma ha una configurazione assai particolare.

**Proposizione 4.5.5** Se  $F \in \mathbb{R}_+^{n \times n}$  è una matrice irriducibile, allora

- i) [AUTOVETTORE E AUTOVALORE STRETTAMENTE POSITIVI]<sup>11</sup> esistono un numero reale  $\lambda_0 > 0$  e un vettore  $\mathbf{v}_0 \gg \mathbf{0}$  tali che

$$F\mathbf{v}_0 = \lambda_0\mathbf{v}_0;$$

- ii) [MASSIMALITÀ DI  $\lambda_0$ ] per ogni altro autovalore  $\lambda \in \Lambda(F)$  si ha  $|\lambda| \leq \lambda_0$ ;
- iii) [SPETTRO PERIFERICO E STRUTTURA GENERALE DELLO SPETTRO] ogni autovalore  $\lambda$  con  $|\lambda| = \lambda_0$  è radice semplice del polinomio caratteristico; inoltre esiste un intero positivo  $\eta$ , detto “indice di imprimitività di  $F$ ”, per cui
- gli autovalori a modulo  $\lambda_0$  sono i numeri complessi

$$\lambda_0 e^{j \frac{2\pi k}{\eta}}, \quad k = 0, 1, \dots, \eta - 1,$$

- l'intero spettro di  $F$  è invariante (molteplicità incluse) rispetto alla moltiplicazione per  $e^{j \frac{2\pi}{\eta}}$ ;
- la matrice irriducibile  $F$  è primitiva se e solo se il suo indice di imprimitività  $\eta$  vale 1;

- iv) [UNICITÀ DELL'AUTOVETTORE POSITIVO E BASE DI JORDAN]  $\mathbf{v}_0$  è, a meno di un fattore di proporzionalità positivo, l'unico autovettore positivo della matrice  $F$ . Rispetto alla base di Jordan, ogni vettore  $\mathbf{x} > \mathbf{0}$  ha componente positiva su  $\mathbf{v}_0$ ;
- v) [MONOTONICITÀ DELL'AUTOVALORE DOMINANTE] Se  $\bar{F}$  è maggiore di  $F$ , ovvero  $\bar{F} - F > 0$ , il corrispondente autovalore positivo  $\bar{\lambda}_0$  soddisfa la diseuguaglianza  $\bar{\lambda}_0 > \lambda_0$ .

**Proposizione 4.5.6** Se  $F \in \mathbb{R}_+^{n \times n}$  è irriducibile, sia

$$\det(zI - F) = z^n + c_{n_{k-1}} z^{n_{k-1}} + c_{n_{k-2}} z^{n_{k-2}} + \dots + c_{n_1} z^{n_1} + c_{n_0} z^{n_0}$$

il suo polinomio caratteristico, con  $n = n_k > n_{k-1} > \dots > n_2 > n_1 > n_0$ .

Allora coincidono il numero degli autovalori periferici (ossia l'indice di imprimitività  $\eta$ ) e il massimo comune divisore delle differenze di grado  $n_i - n_{i-1}$

$$\eta = \text{MCD}\{n_1 - n_0, n_2 - n_1, \dots, n_{k-1} - n_{k-2}, n_k - n_{k-1}\}.$$

Quando per una matrice non negativa vien meno la condizione di irriducibilità, vale la seguente

**Proposizione 4.5.7** Se  $F \in \mathbb{R}_+^{n \times n}$  è non negativa,

<sup>10</sup>detti autovettore e autovalore di Perron

<sup>11</sup>detti anch'essi autovettore e autovalore di Perron

- i) [AUTOVALORE MASSIMALE NON NEGATIVO, CON AUTOVETTORE POSITIVO] esistono un numero reale  $\lambda_0 \geq 0$  e un vettore  $\mathbf{v}_0 > \mathbf{0}$  tali che  $F\mathbf{v}_0 = \lambda_0\mathbf{v}_0$ ;
- ii) [STRUTTURA GENERALE DELLO SPETTRO] per ogni altro autovalore  $\lambda \in \Lambda(F)$  si ha  $|\lambda| \leq \lambda_0$ ;
- iii) [SPETTRO PERIFERICO] esistono interi  $\eta_1, \dots, \eta_g$ ,  $g \leq n$  e radici dell'unità  $\theta_1 = e^{j\frac{2\pi}{\eta_1}}, \theta_2 = e^{j\frac{2\pi}{\eta_2}}, \dots, \theta_g = e^{j\frac{2\pi}{\eta_g}}$  per cui gli autovalori periferici (cioè a modulo  $\lambda_0$ ) sono i numeri complessi  $\lambda_0\theta_1^{\nu_1}, \nu_1 = 0, 1, \dots, \eta_1 - 1$ ;  $\lambda_0\theta_2^{\nu_2}, \nu_2 = 0, 1, \dots, \eta_2 - 1$ ;  $\dots$ ;  $\lambda_0\theta_g^{\nu_g}, \nu_g = 0, 1, \dots, \eta_g - 1$
- iv) [QUANDO ESISTE UN AUTOVETTORE MASSIMALE STRETTAMENTE POSITIVO?] l'autospazio  $U_{\lambda_0}$ , corrispondente all'autovalore massimale  $\lambda_0$ , comprende un autovettore  $\mathbf{v}_0$  strettamente positivo se e solo se, nella forma normale (4.16),  $\lambda_0$  è autovalore di tutti i blocchi isolati  $\bar{F}_{i,i}$ ,  $i = 1, 2, \dots, h$ , ma non è autovalore degli altri blocchi diagonali  $\bar{F}_{i,i}$ ,  $i > h$ ;
- v) [MONOTONICITÀ DELL'AUTOVALORE MASSIMALE] se  $\bar{F}$  è maggiore di  $F$ , ovvero  $\bar{F} - F > \mathbf{0}$ , i corrispondenti autovalori massimali non negativi  $\bar{\lambda}_0$  e  $\lambda_0$  soddisfano la disuguaglianza  $\bar{\lambda}_0 \geq \lambda_0$ .

L'autovalore massimale  $\lambda_0$  di una matrice non negativa  $F$  è essenziale per verificare la stabilità asintotica del sistema positivo associato. Esso può essere stimato, e in taluni casi determinato con esattezza, a partire dalle somme degli elementi di riga o di colonna.

**Proposizione 4.5.8** [SOMME DI RIGA O DI COLONNA E AUTOVALORE MASSIMALE] Se  $F = [f_{ij}] \in \mathbb{R}_+^{n \times n}$  e se

$$c_j = \sum_{i=1}^n f_{ij}, \quad j = 1, 2, \dots, n \quad \text{e} \quad r_i = \sum_{j=1}^n f_{ij}, \quad i = 1, 2, \dots, n$$

sono le somme degli elementi che costituiscono rispettivamente la colonna  $j$ -esima e la riga  $i$ -esima di  $F$ , allora l'autovalore massimale non negativo  $\lambda_0$  soddisfa le disuguaglianze

$$\min_j c_j \leq \lambda_0 \leq \max_j c_j; \quad \min_i r_i \leq \lambda_0 \leq \max_i r_i \quad (4.17)$$

PROVA Non è restrittivo supporre che l'autovettore

$$\mathbf{v}_0 = \begin{bmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \\ \vdots \\ \xi_n \end{bmatrix} > \mathbf{0}$$

corrispondente all'autovalore  $\lambda_0$  sia stocastico, ovvero soddisfi  $\sum_{i=1}^n \xi_i = 1$ . Allora da

$$\begin{aligned} f_{11}\xi_1 + f_{12}\xi_2 + \dots + f_{1n}\xi_n &= \lambda_0\xi_1 \\ f_{21}\xi_1 + f_{22}\xi_2 + \dots + f_{2n}\xi_n &= \lambda_0\xi_2 \\ &\dots \dots \dots \\ f_{n1}\xi_1 + f_{n2}\xi_2 + \dots + f_{nn}\xi_n &= \lambda_0\xi_n \end{aligned}$$

sommando per colonne si ottiene

$$\sum_{i=1}^n f_{i1}\xi_1 + \sum_{i=1}^n f_{i2}\xi_2 + \dots + \sum_{i=1}^n f_{in}\xi_n = c_1\xi_1 + c_2\xi_2 + \dots + c_n\xi_n = \lambda_0 \sum_{j=1}^n \xi_j = \lambda_0 \quad (4.18)$$

Dalle disuguaglianze

$$\min_j c_j [\xi_1 + \xi_2 + \dots + \xi_n] \leq c_1\xi_1 + c_2\xi_2 + \dots + c_n\xi_n \leq \max_j c_j [\xi_1 + \xi_2 + \dots + \xi_n]$$

tenendo conto di (4.18) e del fatto che  $\mathbf{v}_0$  è stocastico, segue

$$\min_j c_j \leq \lambda_0 \leq \max_j c_j .$$

Analogamente, ragionando sull'autovettore sinistro (o considerando la matrice  $F^T$ ), si perviene a  $\min_i r_i \leq \lambda_0 \leq \max_i r_i$ .  $\square$

**ESEMPIO 4.5.1** Nel modello di Leslie la matrice  $\hat{F}$  in (4.5) ha tutte le righe a somma unitaria, eccetto la prima che ha per somma  $\sum_{i=1}^n \phi_i$ , ossia il tasso netto di riproduzione  $R_0$ . Quindi la condizione  $\lambda_0 > 1$  può essere soddisfatta solo se il tasso netto di riproduzione  $R_0$  è maggiore di 1.

- **ESERCIZIO 4.5.1** Nell'esempio precedente, si verifichi che  $R_0 > 1$  è anche condizione sufficiente per avere  $\lambda_0 > 1$ .

‡ *Suggerimento:* se  $\phi_n > 0$ ,  $\hat{F}$  è irriducibile. Si riduca allora  $\phi_n$  di una quantità  $\epsilon > 0$  così piccola da mantenere  $R_0 > 1$  e  $\phi_n - \epsilon > 0$ . La nuova matrice è ancora irriducibile e per essa l'autovalore dominante è maggiore o eguale a 1. Si applichi allora la proprietà (v) della proposizione 4.5.5.

Se  $\phi_n = 0$  e  $\phi_k$  è l'ultimo valore positivo della funzione netta di maternità, si partizioni  $\hat{F}$  e se ne consideri il sottoblocco  $\hat{F}_{11}$  di dimensione  $k \times k$ .



Se in (4.19) il primo blocco diagonale della matrice di Leslie è primitivo,  $\lambda_0$  ha modulo strettamente maggiore di quello degli altri autovalori, perciò al divergere di  $t$  i vettori  $\frac{F^t \mathbf{v}_i}{\lambda_0^t}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n-1$  sono infinitesimi. Il vettore di popolazione diventa asintoticamente parallelo a  $\mathbf{v}_0$  e può essere approssimato come segue

$$\mathbf{x}(t) = F^t \mathbf{x}(0) = \alpha_0 \lambda_0^t \mathbf{v}_0 + \sum_{i=1}^{n-1} \alpha_i F^t \mathbf{v}_i = \lambda_0^t \left\{ \alpha_0 \mathbf{v}_0 + \sum_{i=1}^{n-1} \alpha_i \frac{F^t \mathbf{v}_i}{\lambda_0^t} \right\} \sim \lambda_0^t \alpha_0 \mathbf{v}_0$$

- ESERCIZIO 4.6.2 Se due tassi di natalità consecutivi  $\nu_i$  e  $\nu_{i+1}$  sono positivi, il primo blocco diagonale della matrice di Leslie (4.19) è primitivo.

## 4.6.2 Matrice di Leslie irriducibile

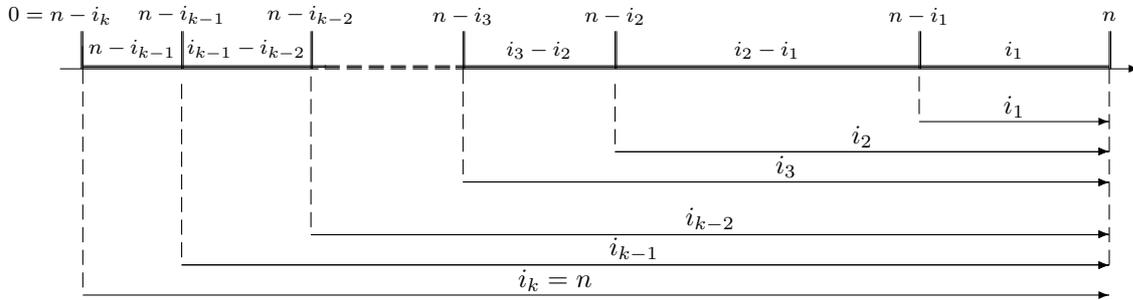
Supponiamo che nella matrice di Leslie si abbia  $\nu_n > 0$ , ossia  $\phi_n > 0$ . Allora

- $F$  è irriducibile<sup>12</sup> e  $\Delta_F(z) = z^n - \phi_1 z^{n-1} - \phi_2 z^{n-2} - \dots - \phi_{n-1} z - \phi_n$  ottenuto in (4.7) ha negativo il termine costante;
- per la proposizione 4.5.7, l'indice di imprimitività di  $F$  si può calcolare a partire dai gradi dei monomi non nulli di  $\Delta_F(z)$ : se  $\phi_{i_1}, \phi_{i_2}, \dots, \phi_{i_k} = \phi_n$  sono i valori non nulli della funzione netta di maternità, con  $i_1 < i_2 < \dots < i_k = n$ , il polinomio caratteristico è

$$\det(zI - F) = z^n - \phi_{i_1} z^{n-i_1} - \phi_{i_2} z^{n-i_2} - \dots - \phi_{i_{k-1}} z^{n-i_{k-1}} - \phi_{i_k} z^{n-n}$$

e di conseguenza abbiamo

$$\begin{aligned} \eta &= \text{M.C.D.}\{n - (n - i_1), (n - i_1) - (n - i_2), (n - i_2) - (n - i_3), \dots, (n - i_{k-1}) - (n - i_k)\} \\ &= \text{M.C.D.}\{i_1, i_2 - i_1, i_3 - i_2, \dots, i_k\} \\ &= \text{M.C.D.}\{i_1, i_2, \dots, i_{k-1}, i_k = n\} \end{aligned} \quad (4.22)$$



ovvero l'indice di imprimitività è il M.C.D. (degli indici) dei tassi di natalità positivi. La matrice di Leslie è primitiva se e solo se il M.C.D. in (4.22) è unitario, quindi, in particolare, quando sono non nulli due tassi di natalità consecutivi.

## 4.6.3 Onde di popolazione

Quando l'indice di imprimitività  $\eta$  di  $F$  è maggiore di 1, si innescano, come vedremo, *onde di popolazione*, cioè distribuzioni di popolazione periodiche (se  $\lambda_0 = 1$ ) o pseudoperiodiche.

Sia  $\mathbf{v}_0$  è l'autovettore di Perron della matrice di Leslie, irriducibile e con indice di imprimitività  $\eta > 1$ .

Poniamo  $\theta := e^{j2\pi/\eta}$  e indichiamo con  $\mathbf{v}_h$ ,  $h = 0, 1, \dots, \eta - 1$ , gli autovettori corrispondenti agli autovalori periferici  $\theta^h \lambda_0$ .

Denotiamo con  $\mathbf{v}_h$ ,  $h = \eta, \eta + 1, \dots, n - 1$ , gli altri autovettori e autovettori generalizzati

<sup>12</sup>se sono soddisfatte ulteriori ipotesi, che preciseremo nel seguito,  $F$  può essere anche primitiva

della base di Jordan, relativi quindi ad autovalori con modulo minore di  $\lambda_0$ .  
Qualsiasi sia la popolazione iniziale

$$\mathbf{x}(0) = \mathbf{x}_0 = \sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h + \sum_{k=\eta}^n \alpha_k \mathbf{v}_k,$$

la popolazione  $\mathbf{x}(t)$  al divergere del tempo soddisfa la relazione

$$\frac{\mathbf{x}(t)}{\lambda_0^t} \simeq \sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h \theta^{ht}.$$

dal momento che tutti gli addendi della somma  $\sum_{k=\eta}^n \alpha_k \mathbf{v}_k$  vengono trasformati da  $F^t$  in vettori di norma trascurabile rispetto a quella dei trasformati della somma  $\sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h$ . Poichè risulta  $\theta^{ht} = \theta^{ht+\nu\eta}$  per ogni intero  $\nu$ , se  $t$  è sufficientemente grande si ha

$$\frac{\mathbf{x}(t+\eta)}{\lambda_0^{t+\eta}} \simeq \sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h \theta^{h(t+\eta)} = \sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h \theta^{ht} \simeq \frac{\mathbf{x}(t)}{\lambda_0^t}$$

e quindi  $\mathbf{x}(t+\eta) \simeq \lambda_0^\eta \mathbf{x}(t)$ .

Sempre per grandi valori di  $t$ , in ciascun pseudoperiodo di durata  $\eta$  i vettori di stato descritti dalla popolazione sono proporzionali ai vettori

$$\sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h, \quad \sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h \theta^h, \quad \sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h \theta^{2h}, \quad \dots, \quad \sum_{h=0}^{\eta-1} \alpha_h \mathbf{v}_h \theta^{(\eta-1)h},$$

quindi la distribuzione della popolazione nelle  $n$  classi di età ritorna ciclicamente (ogni  $\eta$  istanti) nella medesima configurazione. D'altra parte il livello della popolazione complessiva (i.e. la somma degli individui presenti nelle  $n$  classi di età) si accresce in un periodo secondo un fattore pari  $\lambda_0^\eta$ .

**OSSERVAZIONE** Sebbene il vettore di popolazione e il livello complessivo di popolazione dopo un periodo siano pari a  $\lambda_0^\eta$  volte il vettore e il livello raggiunti all'inizio del periodo, non è necessariamente vero che in un passo il vettore o il livello di popolazione si accrescano di un fattore pari a  $\lambda_0$  rispetto a quelli del passo precedente.



## Capitolo 5

# Dinamiche con dipendenza dalla densità

Abbiamo visto come il livello di una popolazione che soddisfi le condizioni di malthusianità abbia essenzialmente una dinamica di crescita (o decrescita) esponenziale

$$\begin{aligned}N(t) &= N(0)e^{rt}, & r \text{ tasso istantaneo (intrinseco) di crescita} \\N(t) &= N(0)\lambda^t, & \lambda \text{ tasso finito di crescita}\end{aligned}$$

D'altra parte, è facile constatare che moltissime popolazioni non si accrescono esponenzialmente, ma piuttosto raggiungono un valore asintotico al divergere di  $t$  oppure fluttuano, periodicamente o non, e quindi non seguono un modello malthusiano. Perché?

Le ragioni sono molte, ma la dipendenza dei tassi pro capite dalla densità della popolazione è una delle più significative.

Nei modelli malthusiani si ipotizza che ogni individuo non influenzi e non sia influenzato dagli altri individui della popolazione. Ora, sulla base di osservazioni e di sperimentazioni, si può affermare che questa ipotesi è verificata assai raramente.

Di solito, l'influenza reciproca è negativa, perché riduce le probabilità di sopravvivere e di riprodursi a causa della competizione per le risorse: al crescere del numero di individui nella popolazione che vive in un dato ambiente, si rendono disponibili pro capite meno cibo, meno partner sessuali, meno luce, etc. Si parla in questo caso di *competizione intraspecifica* perché essa si sviluppa all'interno ("intra") di una medesima popolazione.

In taluni casi, d'altra parte, possono diventare rilevanti i fenomeni di socialità: l'inserimento di ulteriori individui può rendere più efficace la difesa dai predatori, o più efficiente la ricerca del cibo, o migliori le cure della prole. In queste situazioni, possono aumentare la natalità o ridursi la mortalità (si veda, più avanti la discussione dell'effetto Allee).

È comunque regola che, quando la densità supera certi valori, l'effetto della competizione sovrasti quello della socialità.

### 5.1 Modellistica della competizione intraspecifica

Considereremo in questo capitolo modalità ed effetti della competizione intraspecifica. Prenderemo in esame soltanto dinamiche per le quali non sia rilevante la struttura di età della popolazione: gli individui delle varie classi di età hanno le medesime probabilità di morte, i medesimi tassi di natalità e risentono egualmente gli effetti della densità.

I caratteri peculiari della competizione si traducono in condizioni sulla struttura dei modelli matematici che vengono introdotti per descriverla. La variabile  $N(t)$ , che rappresenta

- il *numero totale* di individui presenti entro i confini di un ambiente assegnato oppure
- la *densità* della popolazione, ossia il numero di individui che vivono in un volume o su una superficie unitari<sup>1</sup>,

evolve secondo equazioni differenziali o alle differenze del tipo

$$\dot{N}(t) = R(N(t))N(t) \quad (5.1)$$

$$N(t+1) = \Lambda(N(t))N(t), \quad (5.2)$$

nelle quali i tassi di accrescimento pro capite, “istantaneo”  $R$  nei modelli a tempo continuo o “intero”  $\Lambda$  in quelli a tempo discreto, sono ad ogni istante funzione del valore raggiunto dalla variabile  $N$ .

Almeno nei casi più semplici, i modelli (5.1) e (5.2) condividono alcune proprietà che possiamo così riassumere:

- $R(N)$  e  $\Lambda(N)$  sono funzioni decrescenti di  $N$ ;
- al divergere di  $N$  il tasso istantaneo  $R(N)$  diventa negativo e quello intero  $\Lambda(N)$  diventa minore di 1, mentre, per piccoli valori di  $N$ ,  $R(N)$  è positivo e  $\Lambda(N)$  è maggiore di 1;
- esiste un livello di popolazione  $N = K$ , chiamato *capacità portante*, in corrispondenza al quale risulta  $R(K) = 0$  e  $\Lambda(K) = 1$ . Tale livello costituisce un punto di equilibrio nel quale, in assenza di perturbazioni, la popolazione permane indefinitamente, risultando

$$\left. \frac{dN}{dt} \right|_{N=K} = R(K)K = 0$$

$$N(t+1) = \Lambda(K)K = K = N(t)$$

Quali condizioni devono essere soddisfatte da  $R(K)$  e da  $\Lambda(K)$  affinché l'equilibrio al livello  $K$  sia asintoticamente stabile?

È noto che, se i sistemi

$$\dot{N} = f(N)$$

$$N(t+1) = g(N(t))$$

hanno un equilibrio in  $K$ , esso è asintoticamente stabile se  $f'(K) < 0$  nel primo caso, se  $|g'(K)| < 1$  nel secondo<sup>2</sup>.

Con riferimento all'equazione (5.1), la derivata nel punto di equilibrio  $N = K$  vale

$$f'(K) = f'(N)|_{N=K} = [R'(N)N + R(N)]|_{N=K} = R'(K)K \quad (5.3)$$

e la condizione di stabilità asintotica  $f'(K) < 0$  si traduce nella condizione che il tasso  $R(N)$  sia decrescente nell'intorno di  $K$ :

$$R'(K) < 0 \quad (5.4)$$

Nel caso discreto, con riferimento all'equazione (5.2), la derivata nel punto di equilibrio  $N = K$  vale

$$g'(K) = g'(N)|_{N=K} = [\Lambda'(N)N + \Lambda(N)]|_{N=K} = \Lambda'(K)K + 1 \quad (5.5)$$

e la condizione di stabilità asintotica  $|g'(K)| < 1$  si può riscrivere nella forma

$$-2 < \Lambda'(K)K < 0 \quad (5.6)$$

<sup>1</sup>in un ambiente uniforme le due interpretazioni per  $N$  sono sostanzialmente equivalenti

<sup>2</sup>L'analisi della stabilità nei “casi critici” in cui si abbia  $f'(K) = 0$  oppure  $g'(K) = 1$  in generale richiede ulteriori informazioni circa la struttura di  $f$  e di  $g$

Si noti che, in generale, le condizioni (5.4) e (5.6) garantiscono la stabilità asintotica soltanto localmente, nel senso che, se la popolazione ad un certo istante si trova ad un livello  $\bar{N}$  sufficientemente prossimo a  $K$ , allora l'evoluzione successiva soddisfa

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K.$$

**OSSERVAZIONE** Supponiamo che  $K$  sia un punto di equilibrio asintoticamente stabile e che la popolazione iniziale  $N(0)$  sia abbastanza prossima a  $K$ . Nel caso continuo, se  $N(0) < K$  (rispettivamente  $N(0) > K$ ), allora  $N(t)$  è una funzione crescente (rispettivamente decrescente) del tempo, che tende a  $K$  senza attraversarlo.

Nel caso discreto, invece, è possibile che  $N(t)$  tenda a  $K$  oscillando attorno al valore  $K$ . Infatti, se poniamo  $\Delta N(t) = N(t) - K$  la dinamica è descritta da

$$\begin{aligned} \Delta N(t+1) &= N(t+1) - K = \Lambda(N(t))N(t) - K = \Lambda(K)K + (\Lambda'(K)K + 1)\Delta N(t) + \varepsilon - K \\ &= (\Lambda'(K)K + 1)\Delta N(t) + \varepsilon \end{aligned}$$

dove si è ricorsi allo sviluppo di Taylor di  $\Lambda(N)N$  nell'intorno di  $K$  e  $\varepsilon$  è un infinitesimo di ordine superiore rispetto a  $\Delta N$ .

Se la derivata  $\Lambda'(K)K + 1$  è negativa e maggiore di  $-1$ , e ciò si verifica se  $-2 < \Lambda'(K)K < -1$ , allora  $\Delta(N)$  decresce in modulo, ma assume valori alternativamente positivi e negativi.

Questa osservazione ci fa intravedere un fatto che avremo modo di approfondire nel seguito e cioè che il comportamento dinamico dei modelli a tempo discreto in una sola variabile può essere piuttosto complicato (anzi, come avremo modo di constatare, molto complicato).

Distingueremo due tipologie di competizione intraspecifica:

1. la competizione per *interferenza*, in cui gli individui interagiscono direttamente per contatto fisico; essa può comportare
  - uno scontro vero e proprio o almeno la manifestazione di disponibilità a scontrarsi (ostentazione di forza),
  - la difesa del proprio territorio dall'intrusione,
  - la difesa diretta di una risorsa alimentare, etc
2. la competizione per *sfruttamento di risorse comuni*, o competizione indiretta, in cui
  - gli individui si influenzano negativamente sottraendosi l'un l'altro parte delle risorse con l'atto stesso di fruirne,
  - la risorsa è limitata (se fosse sovrabbondante, l'utilizzo da parte di un individuo non diminuirebbe la disponibilità per gli altri individui)

L'effetto più rilevante della prima è quello di *ridurre il tempo disponibile* agli individui per svolgere le attività di nutrirsi, accoppiarsi, . . . , la seconda invece *riduce l'energia disponibile* pro capite.

## 5.2 Competizione per interferenza

Per costruire il modello, ipotizziamo che gli individui - tipicamente animali - si muovano casualmente e che ogni incontro si traduca in una diminuita capacità di sopravvivenza o di riproduzione. Poiché il numero di incontri è proporzionale al quadrato della densità ovvero, a volume fisso, della popolazione totale  $N$ , si ricava l'equazione

$$\frac{dN}{dt} = rN - \beta N^2$$

Il coefficiente  $\beta$  dipende dalla mobilità della popolazione e dalla dannosità di ciascun incontro,  $r$  è il tasso istantaneo di crescita del modello malthusiano che descrive la dinamica della popolazione quando, a causa del basso livello di  $N$ , la competizione diventa trascurabile.

Il modello è detto *logistico*, o *modello di Verhulst*, che lo introdusse nel 1838. Raccogliendo  $rN$  si ottiene

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{\beta}{r} N\right) N = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N \quad (5.7)$$

in cui  $K = \frac{r}{\beta}$  è un livello di equilibrio per la popolazione, detto *capacità portante*.

Il tasso di accrescimento pro capite è una funzione lineare di  $N$

$$R(N) = r \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

ovunque decrescente, nulla per  $N = K$  e pari a  $r$  per  $N = 0$ .

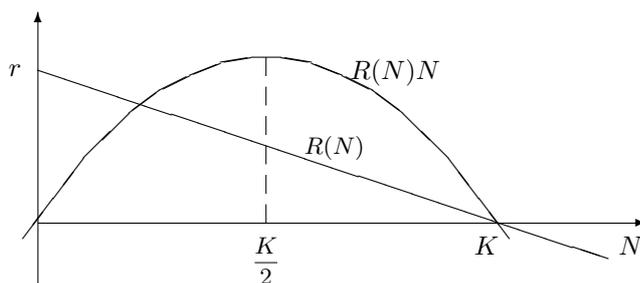


figura 5.2.1

D'altra parte, il tasso di accrescimento globale, ossia  $R(N)N$  ha andamento parabolico con un massimo dove si annulla la sua derivata, i.e. per  $N = \frac{K}{2}$ .

- ESERCIZIO 5.1 La derivata prima di  $R(N)$  nel punto di equilibrio  $N = K$  vale  $-\frac{r}{K}$ . Che cosa si può concludere circa la stabilità asintotica del punto di equilibrio?

## 5.2.1 Soluzione dell'equazione logistica

La soluzione si ottiene per separazione di variabili

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \frac{K-N}{K} \\ \frac{K}{N(K-N)} dN &= \left( \frac{1}{N} - \frac{1}{N-K} \right) dN = r dt \\ \ln N - \ln |N-K| &= \ln \frac{N}{|N-K|} = rt + c \\ \frac{N}{|N-K|} &= \tilde{c} e^{rt} \end{aligned}$$

dove  $c \in \mathbb{R}$  e  $\tilde{c} \in \mathbb{R}_+$  sono costanti. Se è noto  $N(0)$ , allora  $\tilde{c}$  è determinabile come  $\tilde{c} = \frac{N(0)}{|N(0) - K|}$ , dunque<sup>3</sup>

$$\begin{aligned} \frac{N(t)}{|N(t) - K|} &= \frac{N(0)}{|N(0) - K|} e^{rt} \\ N(t) &= \frac{N(0)K e^{rt}}{K + N(0)(e^{rt} - 1)} \end{aligned} \quad (5.8)$$

Se, come ipotizziamo,  $r$  è positivo, da (5.8) segue  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$  qualunque sia  $N(0) > 0$ . Gli andamenti di  $N(t)$  per valori diversi della condizione iniziale  $N(0)$  sono riportati nella figura seguente.

<sup>3</sup>nella prima eguaglianza entrambi i termini entro il simbolo di modulo hanno il medesimo segno, perché  $N(t)$  rimane indefinitamente sopra oppure sotto il livello  $K$ ; pertanto è possibile eliminare il segno di modulo

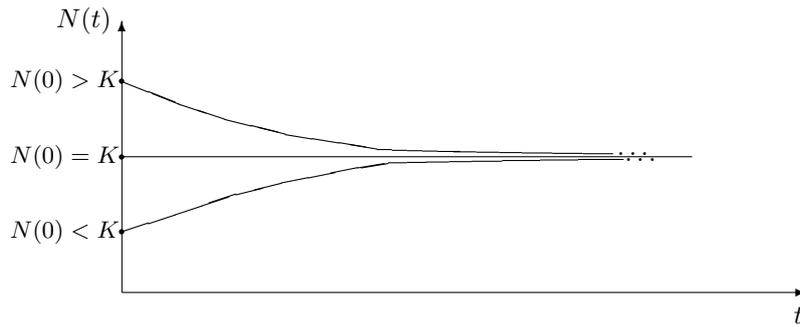


figura 5.2.2

- **ESERCIZIO 5.2.1** Per  $N = 0$  la derivata  $\frac{dN}{dt}$  è nulla. Se la condizione iniziale  $N(0)$  è molto prossima al valore zero, la curva della soluzione  $N(t)$  per  $t = 0$  ha tangente parallela all'asse dei tempi.
- **ESERCIZIO 5.2.2** Si determini la presenza di punti di flesso nella soluzione  $N(t)$  dell'equazione logistica  
 ‡ *Soluzione.* La derivata seconda (rispetto a  $t$ ) della funzione  $N(t)$  è

$$\frac{d^2N}{dt^2} = r\dot{N} \left(1 - \frac{N}{K}\right) - rN \frac{\dot{N}}{K} = r\dot{N} \left(1 - \frac{2N}{K}\right)$$

Quindi la funzione  $N(t)$  ha un flesso per  $N = \frac{K}{2}$ , ossia quando viene raggiunto un livello di popolazione pari a metà della capacità portante (che è il valore in corrispondenza al quale è massimo il tasso di crescita globale).

## 5.2.2 Rilevazioni successive e parametri del modello

Se nel modello logistico il livello della popolazione viene rilevato con un passo di campionamento  $T$  negli istanti  $0, T, 2T, \dots$ , dalla (5.8) si ricava l'equazione di aggiornamento

$$N((h+1)T) = \frac{N(hT)Ke^{rT}}{K + N(hT)(e^{rT} - 1)} = \frac{N(hT)e^{rT}}{1 + N(hT)\frac{e^{rT}-1}{K}}$$

ovvero, ponendo

$$\lambda = e^{rT}, \quad \alpha = \frac{e^{rT} - 1}{K}, \quad (5.9)$$

l'equazione di un modello a tempo discreto

$$N((h+1)T) = \frac{N(hT)\lambda}{1 + N(hT)\alpha} \quad (5.10)$$

analogo a quello di Beverton-Holt che incontreremo nel seguito. Passando ai reciproci nella (5.10) e ponendo

$$x_h = \frac{1}{N(hT)}$$

si ottiene il sistema lineare

$$x(h+1) = \frac{1}{N((h+1)T)} = \frac{1}{\lambda} \frac{1}{N(hT)} + \frac{\alpha}{\lambda} = \frac{1}{\lambda} x_h + \frac{\alpha}{\lambda}, \quad (5.11)$$

del quale, se si dispone della serie storica dei dati  $x(0), x(T), x(2T), \dots$  si possono stimare per regressione lineare i coefficienti  $\frac{\alpha}{\lambda}$  e  $\frac{1}{\lambda}$ . Da essi, mediante (5.9), si deducono i parametri  $r$  e  $K$  del modello logistico.

## 5.3 Competizione per sfruttamento di risorse comuni

Si danno varie possibilità, perché lo sfruttamento può avvenire secondo modalità diverse, a seconda della fisiologia delle specie, del tipo di risorse, etc. . . .

Come formula generale possiamo assumerne una del tipo

$$\frac{dN}{dt} = -\mu N + \psi(E)N \quad (5.12)$$

nella quale

$N$  è il numero (o la densità) degli individui della popolazione;

$\mu$  è il tasso di mortalità in assenza di risorsa;

$E$  è la quantità di energia, ricavata dalle risorse complessivamente disponibili, che nell'unità di tempo ciascun individuo utilizza per l'accrescimento; ;

$\psi(\cdot)$  è il "guadagno", ovvero l'incremento del tasso di crescita in funzione dell'energia utilizzata pro capite. Se  $E = 0$  si ha  $\psi(0) = 0$  e, in generale,  $\psi(\cdot)$  è una funzione crescente di  $E$ .

### 5.3.1 "Serbatoio" di risorse: modelli logistico e di Schöner

Come primo esempio, considereremo la tipologia di sfruttamento connessa all'utilizzo di un "serbatoio" di risorse.

Ci riferiremo

- a specie animali costituire da individui filtratori oppure da predatori che battono attivamente un certo ambiente alla ricerca della preda;
- a risorse distribuite uniformemente con una certa concentrazione  $c$  nel serbatoio.

Inoltre, supporremo che

- l'energia  $E$  utilizzata dal singolo individuo nel processo di accrescimento sia proporzionale alla concentrazione  $c$  delle risorse

$$E = fc$$

- la concentrazione  $c$  diminuisca quando cresce il numero  $N$  degli individui che prelevano le risorse, e al riguardo considereremo due tipologie di dipendenza di  $c$  dalla numerosità  $N$  della popolazione:

$$c = c_0 - \gamma N \quad (5.13)$$

oppure

$$c = \frac{c_0}{1 + \delta N} \quad (5.14)$$

Nel **primo caso**, formula (5.13), la specie consumatrice riduce la concentrazione della risorsa in modo proporzionale alla propria numerosità, cosicché una numerosità elevata può esaurire la risorsa stessa. Ciò si verifica se nell'unità di tempo la quantità di risorse che un individuo preleva dall'ambiente è una costante  $\gamma$ , indipendente dalla concentrazione<sup>4</sup>.

Se l'energia dedicata all'accrescimento rimane proporzionale alla concentrazione,  $E = fc$ , e il guadagno è funzione lineare dell'energia utilizzata, da

$$\psi(E) = \eta E = \eta fc \quad (\eta \text{ "coefficiente di trasformazione"})$$

---

<sup>4</sup>Si può ipotizzare, ad esempio, che l'individuo compensi la riduzione di  $c$  con un'attività di filtrazione più intensa e che dell'energia costante contenuta nella risorsa prelevata, la quota destinata all'attività di filtrazione cresca al decrescere di  $c$ , in modo che l'energia utilizzata per la conversione in biomassa rimanga proporzionale a  $c$

e da (5.12) si ricava

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= -\mu N + \psi(E)N = -\mu N + \eta f c N = -\mu N + \eta f (c_0 - \gamma N)N \\ &= (-\mu + f \eta c_0)N - \eta f \gamma N^2 = (-\mu + \eta f c_0)N \left(1 - N \frac{\eta f \gamma}{-\mu + \eta f c_0}\right)\end{aligned}\quad (5.15)$$

ovvero un'equazione logistica con capacità portante e tasso di accrescimento

$$K_L = \frac{-\mu + \eta f c_0}{\eta f \gamma} = \frac{c_0}{\gamma} - \frac{\mu}{\eta f \gamma}, \quad r_L = -\mu + \eta f c_0. \quad (5.16)$$

Per avere  $K_L > 0$  e  $r_L > 0$ , la concentrazione  $c_0$  della risorsa in assenza del consumatore deve soddisfare la disuguaglianza

$$c_0 > \frac{\mu}{\eta f}. \quad (5.17)$$

La derivata rispetto a  $N$  del secondo membro di (5.15) valutata per  $N = K_L$  vale l'opposto del tasso di accrescimento  $r_L = -\mu + \eta f c_0$ , in accordo con l'Esercizio 5.1.

Nel **secondo caso**, formula (5.14), ipotizziamo invece che la quantità di risorsa che ciascun individuo preleva dall'ambiente nell'unità di tempo sia proporzionale alla concentrazione e quindi la specie consumatrice riduca la concentrazione  $c$  in modo proporzionale alla concentrazione stessa:

$$c = c_0 - (\delta c)N$$

Si ha pertanto

$$c = \frac{c_0}{1 + \delta N},$$

In queste condizioni, per quanto riguarda l'energia dedicata all'accrescimento nulla cambia se la riteniamo proporzionale al prelievo individuale della risorsa oppure alla sua concentrazione nell'ambiente:  $E = fc$ . Supponendo ancora che il guadagno  $\psi$  sia funzione lineare dell'energia  $E$  si ricava l'equazione di Schoener:

$$\dot{N} = -\mu N + \psi(E)N = -\mu N + \eta EN = -\mu N + \eta f c N = -\mu N + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} N \quad (5.18)$$

Oltre all'ovvio equilibrio nell'origine, un ulteriore punto di equilibrio si ottiene risolvendo l'equazione

$$-\mu + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} = 0$$

Esso è

$$K_S = \frac{-\mu + \eta f c_0}{\delta \mu} = \frac{1}{\delta} \left( \frac{\eta f c_0}{\mu} - 1 \right) \quad (5.19)$$

ed è positivo, e quindi significativo, se  $c_0 > \frac{\mu}{\eta f}$ , come nella (5.17).

La derivata rispetto a  $N$  dell'ultimo membro di (5.18)

$$\frac{d}{dN} \left[ \left( -\mu + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} \right) N \right] = -\mu + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} - N \frac{\eta f c_0 \delta}{(1 + \delta N)^2} \quad (5.20)$$

valutata per  $N = K_S$  è negativa<sup>5</sup>, quindi l'equilibrio in  $N = K_S$  è asintoticamente stabile.

<sup>5</sup>si ha infatti  $-\mu + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta K_S} = 0$  perché è  $K_S$  è punto di equilibrio

OSSERVAZIONE Confrontiamo le equazioni (5.15) e (5.18)

(i) Il tasso di accrescimento pro capite a bassi livelli<sup>6</sup> di  $N$  è il medesimo nei due modelli,  $-\mu + f c_0 \eta$ , ed è funzione crescente di  $c_0$ .

$$\begin{aligned} \text{logistico:} & \quad (-\mu + f \eta c_0) - f \eta \gamma N \sim -\mu + f \eta c_0 \\ \text{Schoener:} & \quad -\mu + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} \sim -\mu + f \eta c_0 \end{aligned}$$

(ii) In (5.15), la funzione  $N(t)$  ha un flesso in  $\frac{K_L}{2}$ , dove è massima la derivata.

In (5.18) i punti di flesso si ottengono ricercando i valori di  $N$  che annullano il secondo membro di (5.20):

$$\begin{aligned} -\mu(1 + \delta N)^2 + \eta f c_0(1 + \delta N) - N \eta f c_0 \delta &= 0 \\ N^2 + \frac{2}{\delta} N + \frac{\mu - \eta f c_0}{\mu \delta^2} &= N^2 + \frac{2}{\delta} N - \frac{K_S}{\delta} = 0 \end{aligned}$$

Le radici dell'equazione, una positiva  $z_+$  e l'altra negativa  $z_-$ , soddisfano

$$\begin{aligned} \frac{1}{z_-} + \frac{1}{z_+} &= \frac{z_+ + z_-}{z_+ z_-} = \left(-\frac{2}{\delta}\right) \left(-\frac{\delta}{K_S}\right) = \frac{2}{K_S} \\ \frac{1}{z_+} &= \frac{2}{K_S} - \frac{1}{z_-} > \frac{2}{K_S} \end{aligned}$$

Il livello  $z_+$  di popolazione in corrispondenza al quale si ha il massimo tasso globale di crescita è inferiore a  $\frac{K_S}{2}$ , ovvero la crescita globale (la derivata di  $N$ ) inizia a diminuire a livelli più bassi nel modello di Schoener piuttosto che nel modello logistico.

(iii) Essendo

$$K_L = \frac{-\mu + f \eta c_0}{\gamma f \eta} = \frac{1}{\gamma} c_0 - \frac{1}{\gamma f \eta} \mu \quad K_S = \frac{-\mu + f \eta c_0}{\delta \mu} = \frac{f \eta}{\delta} \frac{c_0}{\mu} - \frac{1}{\delta},$$

- una crescita di  $c_0$  influenza similmente la capacità portante in entrambi i modelli;
- una riduzione del tasso di mortalità  $\mu$  incide in modo più marcato sulla capacità portante  $K_S$  del modello di Schoener rispetto alla  $K_L$  del modello logistico;
- nel modello di Schöner una crescita della popolazione oltre la capacità portante ha un effetto meno drammatico sul consumo di risorse, che non possono mai esaurirsi completamente.

### 5.3.2 Flusso continuo di risorse

In questi modelli si suppone che la risorsa non vada cercata né filtrata, ma sia invece immediatamente disponibile. È il caso tipico delle specie autotrofe (piante, alghe, molti batteri) che sono in grado di sintetizzare le proprie molecole organiche da sostanze inorganiche, utilizzando energia (di norma la luce) che non deriva da sostanze organiche assimilate.

Denotiamo con

- $I$  il flusso di energia disponibile (per unità di tempo);
- $E_{\max}$  la “razione” massima di energia che ciascun individuo è in grado di assumere nell'unità di tempo;
- $N$  il numero degli individui della popolazione.

Finché si ha  $N \leq \frac{I}{E_{\max}}$  la crescita è di tipo malthusiano: ciascun individuo utilizza  $E_{\max}$  e perciò nella (5.12), ponendo  $\psi(E) = \psi(E_{\max}) = \eta E_{\max}$ , si ricava

$$\frac{dN}{dt} = -\mu N + \psi(E_{\max}) N = -\mu N + \eta E_{\max} N = r N. \quad (5.21)$$

È il caso, ad esempio, di un appezzamento coperto da piante per le quali la risorsa è costituita dalla luce solare incidente: finché ciascuna pianta non è limitata dall'ombra di un'altra, la crescita è governata dalla (5.21).

<sup>6</sup> cfr. M. Gatto, [1], pp 144 e segg

Quando  $N > \frac{I}{E_{max}}$  si distinguono due situazioni di competizione:

- i) *contests competition* (=scontri) : gli individui più forti eliminano i più deboli mediante scontri e sopravvivono soltanto  $\bar{N} = \frac{I}{E_{max}}$  individui, che hanno comunque a disposizione pro capite  $E_{max}$ ;
- ii) *scramble competition* (=mischia) : ognuno arraffa quel che può e la porzione di energia pro capite diventa  $E = \frac{I}{N}$

(i) Nella **contests competition** le curve di crescita sono riportate nella figura 5.3.1:

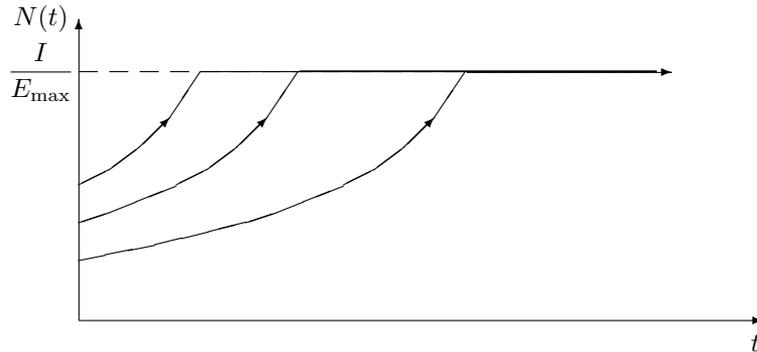


figura 5.3.1

Qualunque sia il livello iniziale  $N(0) > 0$ , la popolazione si accresce esponenzialmente secondo un modello malthusiano con tasso istantaneo di crescita  $-\mu + \eta E_{max}$ , fino a raggiungere in un tempo finito la capacità portante  $K_C = \frac{I}{E_{max}}$ , sulla quale il livello  $N(t)$  si stabilizza.

(ii) Nella **scramble competition**, invece, si hanno le equazioni

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -\mu N + \eta E N = -\mu N + \underbrace{\eta E_{max}}_{\psi(E_{max})} N = [-\mu + \eta E_{max}] N = r N & \text{se } N \leq \frac{I}{E_{max}} := \bar{N} \\ -\mu N + \eta E N = -\mu N + \eta \left( E_{max} \frac{\bar{N}}{N} \right) N = -\mu N + \eta I & \text{se } N \geq \bar{N} \end{cases} \quad (5.22)$$

La quota  $E$  utilizzata da ciascun individuo è limitata dalla sua massima capacità  $E_{max}$  di assumere risorse finché la popolazione rimane sotto il livello  $\bar{N}$ , mentre è limitata dal flusso  $I$  di risorse disponibili quando  $N$  supera  $\bar{N}$ . Se  $r > 0$ , l'equilibrio si ottiene al raggiungimento di una capacità portante superiore a  $\bar{N}$  e pari a

$$K_M = \frac{\eta E_{max} \bar{N}}{\mu} = \frac{\eta I}{\mu}.$$

**OSSERVAZIONE 1** Quando nel modello di scramble competition si pone  $N = \bar{N}$ , la derivata  $\dot{N}$  nella prima equazione vale  $-\mu \bar{N} + \eta E_{max} \bar{N}$  e coincide con il valore della derivata nella seconda equazione. Quindi la funzione  $N(\cdot)$  attraversa il livello  $\bar{N}$  con derivata prima continua.

- **ESERCIZIO 5.3.1** Si valuti in  $\bar{N}$  la derivata seconda di  $N(\cdot)$ , concludendo che  $\ddot{N}$ , la pendenza di  $N(t)$ , aumenta fino a  $\bar{N}$  e decresce oltre  $\bar{N}$ .

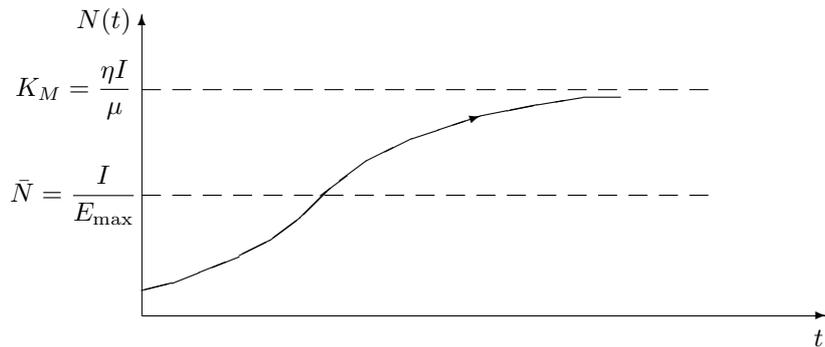


figura 5.3.2

‡ Soluzione Dalla prima equazione, si ottiene  $\dot{N} = -\mu\dot{N} + \eta E_{max}\dot{N} = (-\mu + \eta E_{max})^2 > 0$ , dalla seconda  $\dot{N} = -\mu\dot{N} = -\mu\dot{N}|_{N=\bar{N}} = -\mu(-\mu\bar{N} + \eta I) < 0$ .

OSSERVAZIONE 2 In entrambi i modelli (contests e scramble)

- la capacità portante cresce linearmente con l'intensità  $I$ ;
- il tasso di accrescimento pro capite per bassi valori di  $N$  è dato da  $\eta E_{max} - \mu$ , ed è quindi indipendente da  $I$ : con bassi livelli di popolazione la crescita pro capite non risente della quantità di risorse disponibili.

## 5.4 Modelli con riproduzione periodica

Nei due modelli di popolazione che analizzeremo in questo paragrafo è individuabile una precisa stagione riproduttiva. Nel primo modello, di Berton-Holt, i fattori di dipendenza dalla densità agiscono sul tasso di mortalità pro capite fra un periodo riproduttivo e il successivo, nel secondo, di Ricker-Moran, agiscono invece durante il periodo riproduttivo.

### 5.4.1 Modello di Beverton-Holt

La probabilità che un individuo appartenente a una popolazione di livello  $N$  muoia nell'intervallo  $[t, t + dt]$  situato fra una stagione riproduttiva e la successiva si assume pari a  $(\mu_0 + \mu_1 N) dt$  (entrambe le costanti  $\mu_0$  e  $\mu_1$  sono positive).

Quindi il tasso di mortalità pro capite al di fuori delle stagioni riproduttive cresce linearmente con la densità e la dinamica della popolazione soddisfa l'equazione

$$\dot{N} = -(\mu_0 + \mu_1 N)N = (-\mu_0 - \mu_1 N)N = -\mu_0 \left( 1 - \frac{N}{\frac{-\mu_0}{\mu_1}} \right) N \quad (5.23)$$

La (5.23) è ancora un'equazione logistica, ma con tasso intrinseco di crescita negativo  $-\mu_0$ , e la soluzione è la stessa calcolata nel paragrafo 5.2, ovvero

$$N(t) = \frac{N(0)K e^{-\mu_0 t}}{K + N(0)(e^{-\mu_0 t} - 1)} = \frac{N(0) \frac{\mu_0}{\mu_1} e^{-\mu_0 t}}{\frac{\mu_0}{\mu_1} + N(0)(1 - e^{-\mu_0 t})}$$

dove  $K = -\frac{\mu_0}{\mu_1}$  è una costante negativa. Se  $[0, T]$  è l'intervallo tra le due stagioni riproduttive ed  $N(0)$  è la popolazione riproduttiva ( $\equiv$  adulta) all'inizio dell'intervallo, alla fine essa sarà

$$N(T) = \frac{N(0)e^{-\mu_0 T}}{1 + N(0) \frac{\mu_1}{\mu_0} (1 - e^{-\mu_0 T})} = \frac{N(0)\lambda'}{1 + N(0)\alpha} \quad \text{con } \lambda' = e^{-\mu_0 T}, \quad \alpha = \frac{\mu_1}{\mu_0} (1 - e^{-\mu_0 T})$$

Assumiamo un ciclo riproduttivo (stagione preriproduttiva + stagione riproduttiva) come unità di tempo e supponiamo che

- degli  $N(k)$  adulti (*lo stock dei riproduttori*) presenti all'inizio del  $k$ -esimo intervallo, ciascuno di quelli che raggiungono il momento della riproduzione genera alcuni figli, dei quali  $f$  sono in grado di sopravvivere fino all'inizio dell'intervallo successivo;
- l'insieme dei figli così generati rappresenta (*il reclutamento*)  $N(k+1)$ , i.e. il numero dei nuovi adulti all'inizio dell'intervallo  $(k+1)$ -esimo;
- concluso il momento della riproduzione, tutti gli adulti del  $k$ -esimo stock muoiono<sup>7</sup> entro la fine dell'intervallo  $k$ -esimo.

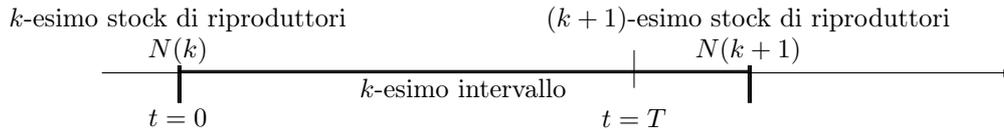


figura 5.4.1

Si ottiene così l'equazione di Beverton-Holt,

$$N(k+1) = f \frac{N(k)\lambda'}{1 + N(k)\alpha} = \frac{\lambda N(k)}{1 + \alpha N(k)}, \quad \text{con} \quad \lambda = f\lambda'$$

che è comunemente impiegata per rappresentare l'evoluzione degli stock ittici ed è analoga alla discretizzazione del modello logistico ottenuta in precedenza. In questo caso, però, l'unità di tempo ha un preciso significato biologico (quello dell'intervallo fra due stagioni riproduttive consecutive), mentre nell'altro essa rappresentava l'intervallo arbitrario tra due censimenti.

Risolvendo l'equazione

$$N = \frac{\lambda N}{1 + \alpha N}$$

si ottengono i punti di equilibrio:

$$N = 0 \quad \text{e} \quad N = \frac{\lambda - 1}{\alpha} := K_B$$

Se  $\lambda \geq 1$ ,  $K_B$  è asintoticamente stabile, mentre l'origine, quando diversa da  $K_B$ , è instabile.

- ESERCIZIO 5.4.1 Studiare la stabilità dei due punti di equilibrio 0 e  $K_B$  al variare di  $\lambda$ .

‡ *Soluzione*

$$\begin{aligned} \frac{d}{dN} \left( \frac{\lambda N}{1 + \alpha N} \right)_{N = \frac{\lambda-1}{\alpha}} &= \frac{\lambda}{(1 + \alpha N)^2} \Big|_{N = \frac{\lambda-1}{\alpha}} = \frac{1}{\lambda} \\ \frac{d}{dN} \left( \frac{\lambda N}{1 + \alpha N} \right)_{N=0} &= \frac{\lambda}{(1 + \alpha N)^2} \Big|_{N=0} = \lambda \end{aligned}$$

Dunque  $K_B$  è asintoticamente stabile (e 0 è instabile) se  $\lambda > 1$ , mentre 0 è asintoticamente stabile (e  $K_B$  è instabile, ma negativo) se  $\lambda < 1$ .

Se  $\lambda = 1$  si ha un unico punto di equilibrio nell'origine, asintoticamente stabile perché la successione degli stati del sistema

$$N(k+1) = \frac{1}{1 + \alpha N(k)} \tag{5.24}$$

è strettamente decrescente e converge a zero per ogni  $N(0) > 0$ . Si noti che la derivata seconda di  $\frac{1}{1 + \alpha N}$  rispetto a  $N$  non è nulla nell'origine e quindi è instabile<sup>8</sup> l'origine di (5.24), se considerato come sistema su  $\mathbb{R}$  anziché su  $\mathbb{R}_+$ .

La convergenza a  $K_B$  non è oscillatoria, poiché la derivata  $1/\lambda$  nel punto di equilibrio è positiva.

<sup>7</sup>oppure, trattandosi di pesci in un allevamento, vengono pescati

<sup>8</sup>cfr Proposizione 3.7.1 in E.F. "Appunti di Teoria dei Sistemi"

OSSERVAZIONE Riscriviamo l'equazione di aggiornamento nella forma

$$N(k+1) = \frac{\frac{\lambda}{\alpha}}{1 + \frac{1}{\alpha N(k)}}$$

Se  $\lambda$  è molto elevato, così da poter ritenere  $\frac{\lambda}{\alpha} \sim \frac{\lambda-1}{\alpha} = K_B$ , quando alla generazione  $k$ -esima è soddisfatta la condizione  $\alpha N(k) \gg 1$  vale l'espressione approssimata

$$N(k+1) \sim \frac{\lambda}{\alpha} \sim \frac{\lambda-1}{\alpha} = K_B$$

Il reclutamento  $N(k+1)$  risulta allora praticamente indipendente dallo stock riproduttore  $N(k)$ : la limitazione sul livello della popolazione all'inizio del ciclo  $k+1$  non è dovuta alla dimensione dello stock riproduttore all'inizio del ciclo  $k$ , ma a quale frazione di esso sopravvive fino al momento della riproduzione. Tale frazione è determinata dall'equazione logistica.

Si tratta di un fenomeno comune fra le specie ittiche *demersali*<sup>9</sup>.

### 5.4.2 Modello di Ricker-Moran

Come nel modello precedente, supponiamo che nei successivi intervalli si alternino il periodo in cui c'è attività riproduttiva (di deposizione delle uova e di sviluppo dei nuovi individui) e quello durante il quale essa è assente. Ora però assumiamo che

- durante l'intervallo non riproduttivo (compreso fra due stagioni riproduttive consecutive) il tasso di mortalità degli adulti non dipende dalla loro densità,
- le uova vengono deposte istantaneamente (cioè in un intervallo di durata trascurabile)
- il seguente periodo riproduttivo in cui esse si sviluppano abbia durata abbastanza breve da poter ritenere costante il numero degli adulti presenti;
- la mortalità dei giovani (uova, larve, ...) durante il periodo riproduttivo dipende dal numero degli adulti presenti<sup>10</sup>;

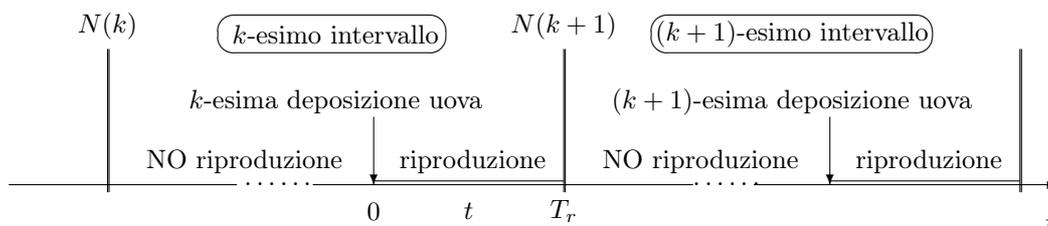


Figura 5.4.1

- alla fine del  $k$ -esimo periodo riproduttivo, tutti gli adulti della generazione  $k$ -esima muoiono (o vengono pescati), cosicché nel successivo intervallo non riproduttivo che precede la  $(k+1)$ -esima deposizione è presente soltanto la nuova generazione di adulti, emersa dalle uova della  $k$ -esima deposizione.

Con riferimento al  $k$ -esimo intervallo, indichiamo con

- $A$  il numero degli adulti presenti al momento della deposizione delle uova, numero che si mantiene praticamente costante durante il  $k$ -esimo periodo riproduttivo,

<sup>9</sup>specie che nuotano attivamente, restando prossime al fondale dove trovano nutrimento. Si distinguono dalle specie *bentoniche*, che stanno sul fondale e dalle specie *pelagiche*, che vivono nell'acqua aperta e instaurano rari rapporti con il fondale. Sono specie demersali merluzzi, naselli, triglie, seppie ..., oggetto di larga parte della pesca costiera con reti a strascico, palamiti, reti da posta etc.)

<sup>10</sup> tra i salmoni, ad esempio, ciò è dovuto al cannibalismo delle uova da parte degli adulti

- $y(t)$  il numero, all'istante  $t$ , dei giovani provenienti dalla deposizione all'istante  $t = 0$ . La dinamica della popolazione dei giovani è rappresentata dall'equazione

$$\frac{dy}{dt} = -\mu y(t) - pAy(t) = -(\mu + pA)y(t) \quad t \in [0, T_r]$$

dove  $\mu$  è il tasso naturale di mortalità dei giovani e il prodotto  $Ay(t)dt$  è proporzionale al numero di incontri tra adulti e giovani in  $[t, t + dt]$ .

Alla fine del periodo riproduttivo  $[0, T_r]$ , e quindi all'inizio del  $(k + 1)$ -esimo intervallo, i giovani sono diventati adulti e sono in numero pari a

$$y(T_r) = y(0)e^{-(\mu+pA)T_r}$$

D'altra parte, indicando con  $f$  la fertilità degli adulti, ossia il numero di nuovi nati (vivi) che ciascun adulto genera all'istante  $t = 0$ , i nuovi nati all'inizio del periodo riproduttivo sono proporzionali al numero degli adulti presenti all'istante  $t = 0$

$$y(0) = fA.$$

Poichè tutti gli adulti della  $k$ -esima generazione risultano morti (o pescati) alla fine del  $k$ -esimo periodo riproduttivo<sup>11</sup>, all'inizio del  $(k + 1)$ -esimo intervallo sono presenti soltanto

$$N(k + 1) = fAe^{-(\mu+pA)T_r}$$

adulti, sviluppatasi dai nati durante il  $k$ -esimo intervallo.

Nel periodo che intercorre tra la fine di un intervallo riproduttivo e l'inizio del successivo la dinamica degli adulti è malthusiana, quindi esiste un il tasso di sopravvivenza (costante)  $\sigma < 1$  tale che gli adulti presenti all'inizio del  $k$ -esimo intervallo in numero di  $N(k)$  si riducono momento di deposizione delle uova ad  $A = \sigma N(k)$ .

Possiamo concludere che alla fine del periodo riproduttivo, i giovani che maturano lo stadio di adulti sono

$$N(k + 1) = f\sigma N(k)e^{-(\mu+p\sigma N(k))T_r} = f\sigma N(k)e^{-\mu T_r} e^{-p\sigma T_r N(k)} = \lambda N(k)e^{-\beta N(k)} \quad (5.25)$$

dove si è posto

$$\lambda = f\sigma e^{-\mu T_r}, \quad \beta = p\sigma T_r.$$

La (5.25) è l'equazione di Ricker (1954), già considerata da Moran nel 1950.

Nella seguente figura 5.4.2 è riportato il grafico di  $N(k + 1)$  in funzione di  $N(k)$ .

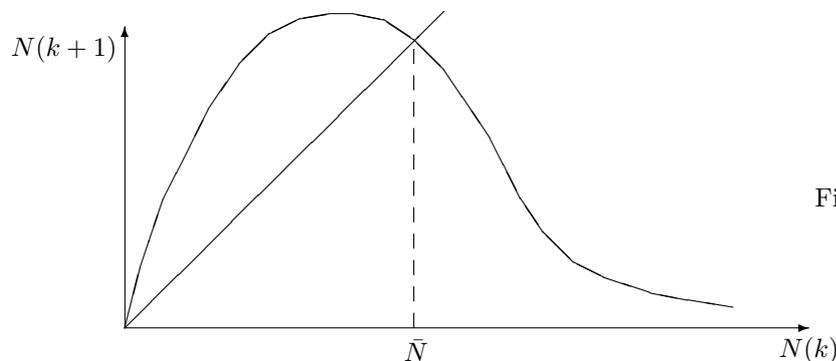


Figura 5.4.2

- ESERCIZIO 5.4.2 Per giustificare il grafico di figura, si verifichi che la derivata nell'origine della funzione  $f(N) = \lambda N e^{-\beta N}$  è uguale a  $\lambda$  e che per  $N > 0$  si ha  $df/dN = \lambda e^{-\beta N} (1 - \beta \lambda N) < \lambda$

<sup>11</sup>si veda, p.es., il salmone del Pacifico

Per avere un punto di equilibrio diverso dall'origine, deve essere  $\lambda > 1$ . La coordinata di tale punto, che si ottiene risolvendo l'equazione

$$1 = \lambda e^{-\beta N},$$

è data allora da

$$\bar{N} = \frac{\ln \lambda}{\beta} \quad (5.26)$$

Per quanto riguarda la stabilità dell'equilibrio in  $\bar{N}$ , si può linearizzare il sistema nell'intorno di  $\bar{N}$  calcolando la derivata

$$\left( \frac{d}{dN} (\lambda N e^{-\beta N}) \right)_{N=\bar{N}} = (\lambda e^{-\beta N} (1 - \beta N))_{N=\bar{N}} = 1 - \ln \lambda$$

L'equilibrio in  $\bar{N}$  è asintoticamente stabile se  $|1 - \ln \lambda| < 1$  o, equivalentemente, se  $0 < \ln \lambda < 2$  o infine, eliminando il logaritmo, se

$$1 < \lambda < e^2 \quad (5.27)$$

- ESERCIZIO 5.4.3 La dinamica di  $\Delta N = N - \bar{N}$  è approssimata da

$$\Delta N(k+1) = f'(\bar{N}) \Delta N(k)$$

- (i) Se  $1 < \lambda < e$ , lo scarto  $\Delta N$  converge a zero senza oscillazioni.
- (ii) Se  $e < \lambda < e^2$  la convergenza avviene con oscillazioni ( $\Delta N$  è alternativamente positivo e negativo).
- (iii) Che cosa si può affermare se  $\lambda = e$ ? e se  $\lambda = 1$ ? e se  $\lambda = e^2$ ?

‡ *Soluzione per (iii):* Se  $\lambda = e$ , ponendo  $\nu(k) := \beta N(k)$  in  $\beta N(k+1) = e(\beta N(k))e^{-\beta N(k)}$  otteniamo  $\nu(k+1) = \nu(k)e^{1-\nu(k)}$ . Il moto intorno a  $\nu = 1$  è oscillatorio [se  $\nu(k) > 1$  ( $< 1$ ) allora  $\nu(k+1) < 1$  ( $> 1$ ), e convergente verso  $\nu = 1$  perché sappiamo dalla linearizzazione che l'equilibrio per  $\lambda = e$  è asintoticamente stabile.

Se  $\lambda = 1$  e quindi  $\bar{N} = 0$ , la dinamica è retta dall'equazione  $N(k+1) = N(k)e^{-\beta N(k)}$  e l'equilibrio in  $\bar{N}$  è asintoticamente stabile.

Se  $\lambda = e^2$ , si ha  $\bar{N} = 2/\beta$ ,  $f'(\bar{N}) = -1$  e si applica il criterio di stabilità asintotica per i sistemi unidimensionali<sup>12</sup> quando la derivata prima nel punto di equilibrio  $\bar{N}$  vale  $-1$ :

$$f'''(\bar{N}) + \frac{3}{2}f''(\bar{N}) > 0 \quad (5.28)$$

Si vede immediatamente che, per  $\bar{N} = e^2$ , il valore di (5.28) è  $\beta^2/2$  e quindi si ha stabilità asintotica.

Quando il parametro  $\lambda$  supera il valore  $e^2$ , la dinamica della popolazione può diventare assai complicata. Rinviamo alla letteratura (cfr May et al.) per un'analisi dettagliata di come, al crescere di  $\lambda$  oltre il valore  $e^2$ , la popolazione presenti movimenti periodici di diversa frequenza, ci limitiamo qui a rilevare un'interessante conseguenza del teorema 5.5.5 dimostrato nel paragrafo seguente.

Poniamo  $x(k) = \beta N(k)$ , così da ridurre l'equazione di aggiornamento alla forma

$$x(k+1) = \lambda x(k)e^{-x(k)},$$

e scegliamo  $\lambda = 30$ . Se assumiamo come condizione iniziale  $x(0) = 0,02$ , otteniamo

$$x(1) = 0,5881 > x(0) \quad x(2) = 9,8102 > x(1) \quad x(3) = 0,016 < x(0).$$

È quindi soddisfatta la condizione perché siano presenti un movimento di periodo 3 e, con esso, movimenti periodici di qualsiasi periodo.

In termini qualitativi, se  $\lambda$  è abbastanza elevato, il comportamento della popolazione ha un carattere "caotico".

<sup>12</sup>si veda il riferimento alla nota 8

## 5.5 Movimenti periodici nei sistemi discreti

Riportiamo qui di seguito alcuni risultati<sup>13</sup> relativi ai movimenti periodici nei sistemi a tempo discreto del primo ordine, descritti cioè da un'equazione del tipo

$$x(t+1) = f(x(t)). \quad (5.29)$$

nella quale assumeremo che  $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  sia una funzione continua.

Denoteremo con il simbolo  $f^{(k)}$ ,  $k \geq 1$ , la  $k$ -esima iterazione di  $f$ , ovvero la mappa che associa allo stato iniziale  $x$  lo stato raggiunto dopo  $k$  istanti:

$$f^{(k)}(x) = \underbrace{f(f(\dots(f(x)\dots)))}_{k \text{ volte}}.$$

Come vedremo, se sono soddisfatte particolari condizioni, i sistemi non lineari del primo ordine presentano comportamenti dinamici estremamente complicati. Il fatto probabilmente più strano<sup>14</sup> consiste nell'esistenza di infinite traiettorie periodiche, ciascuna di periodo minimo diverso da quello delle altre, in concomitanza con l'esistenza per il sistema (5.29) di una traiettoria con periodo minimo tre.

All'enunciazione precisa di questa proprietà e alla sua dimostrazione premettiamo quattro lemmi, che contengono alcune proprietà elementari di una funzione continua e delle sue iterazioni.

**DEFINIZIONE** Un intervallo  $I \subset \mathbb{R}$   $f$ -copre un intervallo  $J \subset \mathbb{R}$  se  $I$  appartiene al dominio di  $f$  e  $f(I) \supseteq J$ , ovvero se ogni punto di  $J$  è immagine di almeno un punto di  $I$ . Scriveremo in tal caso  $I \xrightarrow{f} J$  o, quando non vi sia ambiguità circa la funzione,  $I \rightarrow J$ .

**Lemma 5.5.1** [ $f$ -COPERTURA E  $f$ -COPERTURA ESATTA] Siano  $I$  e  $J$  intervalli chiusi, limitati e di lunghezza positiva. Se  $I \xrightarrow{f} J$ , allora esiste un sottointervallo chiuso  $I' \subseteq I$  tale che

- i)  $f(I') = J$ ;
- ii)  $f(\text{int}(I')) = \text{int}J$ , cioè  $f$  mappa i punti interni di  $I'$  nei punti interni di  $J$ ;
- iii)  $f$  mappa gli estremi di  $I'$  negli estremi di  $J$ .

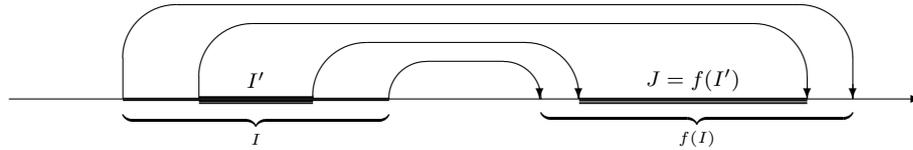


Figura 5.5.1

**PROVA** Se  $J = [b_1, b_2]$ , esistono  $a_1, a_2 \in I$  nei quali risulta  $f(a_1) = b_1$  e  $f(a_2) = b_2$ . Non è restrittivo<sup>15</sup> supporre  $a_1 < a_2$ .

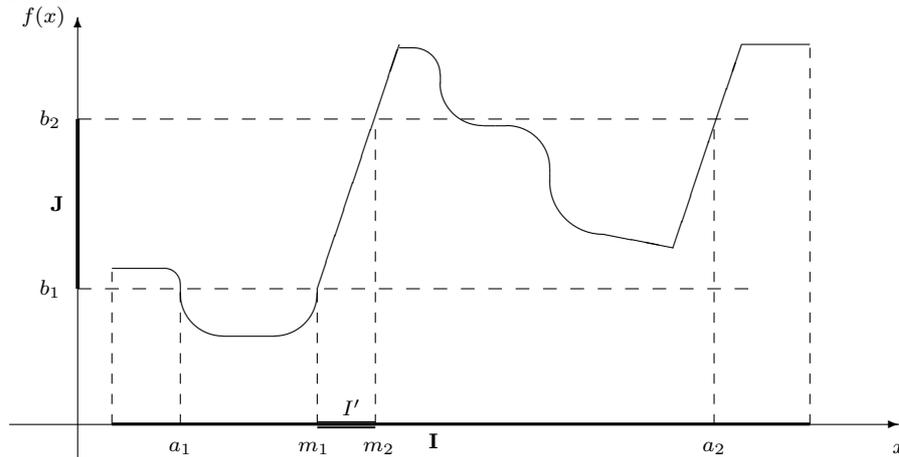


Figura 5.5.2

Poniamo  $m_1 := \sup\{x : a_1 \leq x \leq a_2, f(x) = b_1\}$ . Per la continuità di  $f$  e per le proprietà dell'estremo superiore risulta

<sup>13</sup>per le dimostrazioni omesse si rinvia al capitolo IV di E.F. "Appunti di Teoria dei Sistemi"

<sup>14</sup>espresso suggestivamente dal titolo di un lavoro di Li e Yorke del 1975, "Period three implies chaos"

<sup>15</sup>nel caso opposto la dimostrazione può essere svolta scambiando estremo inferiore e estremo superiore

$$f(m_1) = b_1, \quad a_1 \leq m_1 < a_2.$$

Poniamo poi  $m_2 := \inf\{x : m_1 \leq x \leq a_2, f(x) = b_2\}$ . Abbiamo allora

$$f(m_2) = b_2, \quad a_1 \leq m_1 < m_2 \leq a_2.$$

È chiaro che l'intervallo  $I' := [m_1, m_2]$  soddisfa la (iii).

Per verificare la (ii), si noti che se  $\bar{x}$  è un punto interno di  $I'$ ,  $f(\bar{x})$  non coincide con  $b_1$  o con  $b_2$ , per la costruzione di  $m_1$  e di  $m_2$ ; d'altra parte  $f(\bar{x})$  non può essere esterno a  $[b_1, b_2]$ , altrimenti in un punto di  $(m_1, \bar{x})$  la  $f$  assumerebbe il valore  $b_2$  o in un punto di  $(\bar{x}, m_2)$  assumerebbe il valore  $b_1$ .

Ciò prova la (ii) e quindi la (i).  $\square$

**Lemma 5.5.2** [CATENA DI  $f$ -COPERTURE] *Siano  $I_h$ ,  $h = 0, 1, \dots, n$ , intervalli chiusi, limitati, di lunghezza positiva e non necessariamente tutti distinti l'uno dall'altro. Una catena<sup>16</sup> di  $f$ -coperture*

$$I_0 \rightarrow I_1 \rightarrow \dots \rightarrow I_n$$

implica l'esistenza di un intervallo chiuso non degenere  $I' \subseteq I_0$  per cui risulta

- a)  $f^{(n)}(I') = I_n$
- b)  $f^{(n)}(\text{int}(I')) = \text{int}(I_n)$  e  $f^{(n)}(\partial I') = \partial I_n$
- c)  $f^{(h)}(I') \subseteq I_h$ ,  $h = 1, 2, \dots, n-1$

PROVA Dobbiamo verificare l'esistenza di un sottointervallo  $I'$  del primo intervallo  $I_0$  della catena, tale che

- la funzione  $f$ , iterata  $n$  volte, mappi esattamente il sottointervallo  $I'$  sull'intervallo  $I_n$ , portando punti interni e di frontiera di  $I'$  rispettivamente in punti interni e di frontiera di  $I_n$ ;
- la funzione  $f$ , iterata  $h$  volte con  $h < n$ , mappi i punti del sottointervallo  $I'$  in punti dell'intervallo  $I_h$ .

Per il lemma 5.5.1, il risultato è vero se  $n = 1$ . Quindi esiste un intervallo chiuso  $I'' \subseteq I_{n-1}$  per cui risulta

$$f(I'') = I_n \tag{5.30}$$

e punti interni (di frontiera) di  $I''$  vengono mappati da  $f$  in punti interni (di frontiera) di  $I_n$ .

Assumiamo induttivamente che il lemma 5.5.2 valga per catene di lunghezza  $n-1$ . L'ipotesi induttiva applicata alla catena

$$I_0 \rightarrow I_1 \rightarrow \dots \rightarrow I_{n-2} \rightarrow I'', \tag{5.31}$$

implica l'esistenza di un intervallo chiuso  $I' \subseteq I_0$  per il quale risulta

- a)  $f^{(n-1)}(I') = I''$
- b)  $f^{(n-1)}(\text{int}(I')) = \text{int}(I'')$  e  $f^{(n-1)}(\partial I') = \partial I''$
- c)  $f^{(h)}(I') \subseteq I_h$ ,  $h = 1, 2, \dots, n-2$

Ma allora, da (5.30) segue

$$f^{(n)}(I') = f\left(f^{(n-1)}(I')\right) = f(I'') = I_n, \tag{5.32}$$

che rappresenta il punto (a) nel passo  $n$ -esimo dell'induzione. Gli altri punti sono ovvi.  $\square$

**Lemma 5.5.3** [PUNTI DI EQUILIBRIO] *Se  $I \neq \emptyset$  è un intervallo chiuso e limitato di  $\mathbb{R}$  e  $I \xrightarrow{f} I$ , allora  $I$  contiene un punto di equilibrio di (5.29).*

PROVA Se  $I$  si riduce a un punto, il risultato è banale.

Altrimenti, se  $I = [a_1, a_2]$   $f$ -copre se stesso, esistono  $c_1, c_2$  in  $I$  nei quali risulta

$$f(c_1) = a_1 \leq c_1, f(c_2) = a_2 \geq c_2 \tag{5.33}$$

Quindi la funzione continua  $g(x) = f(x) - x$  assume valori di segno opposto nei punti  $c_1$  e  $c_2$  oppure in almeno uno dei due punti  $g(x)$  si annulla. In entrambi i casi  $g(x)$  ha almeno uno zero, e il sistema (5.29) ha almeno un punto di equilibrio, compreso fra  $c_1$  e  $c_2$ .  $\square$

**Lemma 5.5.4** [CICLI DI  $f$ -COPERTURE E STATI PERIODICI] *Siano  $I_h$ ,  $h = 0, 1, \dots, n$ , intervalli chiusi, limitati, di lunghezza positiva e non necessariamente tutti distinti l'uno dall'altro. Se risulta*

$$I_0 \xrightarrow{f} I_1 \xrightarrow{f} I_2 \xrightarrow{f} \dots \xrightarrow{f} I_n = I_0. \tag{5.34}$$

<sup>16</sup>Se  $I_0 = I_n$ , la catena si dice un *ciclo*.

<sup>17</sup>Se  $I$  è un intervallo,  $\partial I$  ne denota la frontiera.

allora il sistema (5.29) ha uno stato  $n$  periodico  $x_0 \in I_0$  tale che

$$f^{(h)}(x_0) \in I_h, \quad h = 0, 1, \dots, n-1; \quad (5.35)$$

PROVA Per il lemma 5.5.2, in cui si assuma  $I_n = I_0$ , esiste un intervallo  $I' \subseteq I_0$  per cui

$$\begin{aligned} f^{(n)}(I') &= I_n = I_0 \supseteq I', \\ f^{(h)}(I') &\subseteq I_h, \quad h = 1, 2, \dots, n-1 \end{aligned} \quad (5.36)$$

Poiché  $I'$   $f^{(n)}$ -copre se stesso, per il Lemma 5.5.3  $f^{(n)}$  ha in  $I' \subseteq I_0$  un punto fisso  $x_0$ . Quindi il sistema (5.29) ha in  $I' \subseteq I_0$  uno stato  $n$ -periodico  $x_0$  e i punti della traiettoria con inizio in  $x_0$  soddisfano (5.35).  $\square$

Siamo ora in condizione di provare il seguente teorema, di Li e Yorke.

**Teorema 5.5.5** Si supponga che in (5.29)  $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  sia continua ed esista un punto  $a$  tale che

$$f^{(3)}(a) \leq a < f(a) < f^{(2)}(a) \quad (5.37)$$

oppure

$$f^{(3)}(a) \geq a > f(a) > f^{(2)}(a). \quad (5.38)$$

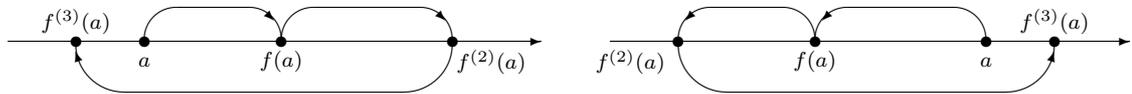


Figura 5.5.3

Allora, per ogni  $n > 0$  il sistema ha traiettorie periodiche di periodo minimo  $n$ .

PROVA Supponiamo valga la (5.37): l'altro caso può essere studiato in modo analogo. Sia quindi

$$b = f(a) > a, \quad c = f(b) > b, \quad d = f(c) \leq a$$

e poniamo

$$I_0 = [a, b], \quad I_1 = [b, c]$$

Allora  $I_0$   $f$ -copre  $I_1$ , mentre  $I_1$   $f$ -copre  $[d, c]$ , quindi  $f$ -copre sia  $I_0$  che  $I_1$ .

Poiché  $I_1$   $f$ -copre se stesso, esso contiene un punto di equilibrio, ossia uno stato periodico di periodo 1 (cfr Lemma 5.5.3).

Proviamo ora che, per ogni  $n \geq 2$ , il sistema (5.29) ha uno stato periodico di periodo minimo  $n$ . Si consideri, a tale scopo, il seguente ciclo di lunghezza  $n$ , contenente  $n-1$  copie consecutive di  $I_1$

$$I_0 \xrightarrow{f} I_1 \xrightarrow{f} I_1 \xrightarrow{f} \dots \xrightarrow{f} I_1 \xrightarrow{f} I_n = I_0.$$

Per il Lemma 5.5.4, esiste in  $I_0$  uno stato  $n$ -periodico  $x_0$ , tale che

$$f^{(h)}(x_0) \in I_1, \quad h = 1, 2, \dots, n-1.$$

Se  $n$  non rappresentasse il periodo minimo di  $x_0$ , si avrebbe  $x_0 = f^{(h)}(x_0) \in I_1$  per qualche  $h < n$ . Ma allora, dovendo  $x_0$  appartenere a  $I_0 \cap I_1$ , si avrebbe necessariamente

$$x_0 = b. \quad (5.39)$$

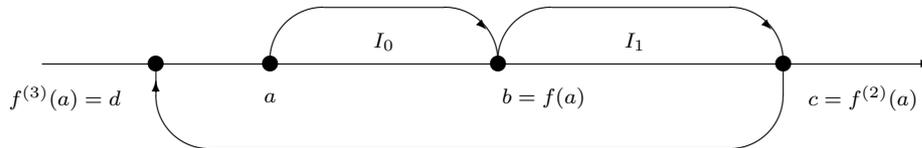


Figura 5.5.4

Per verificare che (5.39) è impossibile, distinguiamo due casi.

per  $n = 2$ : si ottiene l'assurdo

$$d = f^{(2)}(b) = f^{(2)}(x_0) = x_0 = b.$$

per  $n > 2$ : si ottiene

$$d = f^{(2)}(b) = f^{(2)}(x_0) \in I_1 = [b, c],$$

assurdo perché  $d$  è strettamente minore di ogni punto di  $[b, c]$ .  $\square$

Se in (5.37) e in (5.38) si pone  $f^{(3)}(a) = a$ , si ottiene immediatamente il seguente

**Corollario 5.5.6** [“UN PERIODO 3 IMPLICA IL CAOS”] *Se in (5.29)  $f$  è continua, la presenza di una traiettoria di periodo minimo 3 equivale al fatto che il sistema abbia movimenti periodici di periodo minimo arbitrario.*  $\square$

Il Corollario 5.5.6 è un caso particolare di un teorema più generale, dovuto a Sharkowskii, che ci limitiamo ad enunciare e che stabilisce, in corrispondenza ad uno stato  $k$ -periodico posseduto dal sistema (5.29), quali altri periodi siano necessariamente presenti nella dinamica di (5.29).

La formulazione del teorema richiede di introdurre nell'insieme degli interi positivi un ordinamento particolare, detto *di Sharkowskii*. In tale ordinamento vengono prima (sono più “alti”) gli interi dispari e maggiori di 1, disposti secondo l'ordine naturale crescente

$$3 \triangleright 5 \triangleright 7 \triangleright 9 \triangleright \dots,$$

seguiti dagli interi dispari moltiplicati per il fattore 2, pure essi disposti secondo l'ordine naturale crescente,

$$\dots 3 \cdot 2 \triangleright 5 \cdot 2 \triangleright 7 \cdot 2 \triangleright 9 \cdot 2 \triangleright \dots$$

poi dagli interi dispari moltiplicati per il fattore  $2^2$  e disposti secondo l'ordine naturale crescente, etc. Ultime vengono le potenze di 2, disposte secondo l'ordine naturale decrescente. Si ottiene così

$$3 \triangleright 5 \triangleright 7 \triangleright \dots \triangleright 3 \cdot 2 \triangleright 5 \cdot 2 \triangleright 7 \cdot 2 \triangleright \dots \triangleright 3 \cdot 2^2 \triangleright 5 \cdot 2^2 \triangleright 7 \cdot 2^2 \triangleright \dots \triangleright 2^3 \triangleright 2^2 \triangleright 2 \triangleright 1 \quad (5.40)$$

**Teorema 5.5.7** [SHARKOWSKII (ET AL.)] *Se  $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  è una funzione continua e se (5.29) ha uno stato  $x_0$  di periodo minimo  $n$ , allora esso ha stati di periodo minimo  $k$  per ogni intero positivo  $k$  con  $n \triangleright k$ .*

*Viceversa, se  $I$  è un intervallo chiuso di misura positiva ed  $n$  un arbitrario intero  $n > 0$ , esiste una funzione continua  $f : I \rightarrow I$  tale che il sistema (5.29)*

- *ha in  $I$  uno stato di periodo minimo  $n$ ,*
- *non ha stati di periodo minimo  $k$  per nessun intero  $k \triangleright n$ .*  $\square$

Concludiamo questo paragrafo riportando un risultato che estende ad una traiettoria periodica concetti e criteri di stabilità e di instabilità validi per un punto di equilibrio. Per la dimostrazione si rinvia al capitolo 4 di E.F. “Appunti di teoria dei Sistemi”.

**Proposizione 5.5.8** *Sia  $\bar{x}$  uno stato  $k$ -periodico per il sistema (5.29) e si supponga  $f$  dotata di derivata prima nei punti*

$$\bar{x}, f(\bar{x}), f^{(2)}(\bar{x}), \dots, f^{(k-1)}(\bar{x})$$

*che costituiscono la traiettoria periodica del sistema.*

*La traiettoria periodica per  $\bar{x}$  è asintoticamente stabile se*

$$\left| f'(\bar{x}) \cdot f'(f(\bar{x})) \cdot f'(f^{(2)}(\bar{x})) \dots f'(f^{(k-1)}(\bar{x})) \right| < 1 \quad (5.41)$$

*ed è instabile se*

$$\left| f'(\bar{x}) \cdot f'(f(\bar{x})) \cdot f'(f^{(2)}(\bar{x})) \dots f'(f^{(k-1)}(\bar{x})) \right| > 1 \quad (5.42)$$

## 5.6 Modello logistico discreto “normalizzato”

La crescita di alcune popolazioni è, come abbiamo avuto occasione di vedere, un fenomeno marcatamente discontinuo e per la descrizione della loro evoluzione demografica i sistemi a tempo discreto forniscono i modelli più appropriati.

In questo ambito, i modelli di Beverton-Holt e di Ricker-Moran, che abbiamo descritto nel paragrafo precedente, rappresentano dinamiche di popolazioni nelle quali la crescita risente, rispettivamente, della carenza di risorse indotta da un aumento della densità  $N$  e della predazione esercitata dalla classe degli adulti su quella dei nuovi nati. Si sono ottenute

equazioni di aggiornamento il cui secondo membro è nel primo caso una funzione razionale e nel secondo una funzione esponenziale:

$$\begin{aligned} N(k+1) &= \frac{\lambda N(k)}{1 + \alpha N(k)} \\ N(k+1) &= \lambda N(k) e^{-\beta N(k)} \end{aligned}$$

In questo paragrafo considereremo un “modello logistico discreto” che, in analogia con il modello logistico a tempo continuo studiato nel paragrafo 5.2, prevede limitazioni sul tasso di accrescimento pro capite tanto più severe quanto più elevato è il livello di popolazione raggiunto, e l’esistenza di una soglia oltre la quale la popolazione decresce.

L’equazione di aggiornamento è caratterizzata da un secondo membro polinomiale, e ciò consente di studiare, al crescere di un parametro, l’insorgere di fenomeni (biforcazione delle frequenze, passaggio dalla stabilità all’instabilità di traiettorie periodiche in corrispondenza alla nascita di nuove traiettorie periodiche stabili, instaurarsi del caos) che, pur verificandosi anche nel modello di Ricker-Moran, sono in questo caso più facilmente individuabili. Quando il livello di popolazione eccede una certa soglia, al passo successivo la popolazione prevista dal modello logistico assume valori negativi, il che riduce alquanto il suo ambito di applicabilità, ma non la capacità di rappresentare in modo particolarmente semplice e convincente i fenomeni sopra accennati.

Denotiamo con  $N(k)$  il livello raggiunto dalla popolazione al tempo  $k$ .

Quando il livello di popolazione è molto basso, indichiamo con  $r > 0$  il tasso finito di accrescimento, ovvero il numero medio di discendenti che un singolo individuo lascia al tempo  $k+1$  (contando eventualmente l’individuo stesso, se è possibile la sua sopravvivenza nel passaggio da una generazione alla successiva) ed ipotizziamo che *livelli  $N$  più elevati* determinino una diminuzione del tasso di accrescimento secondo una legge lineare del tipo

$$\Lambda(N) = r \left( 1 - \frac{N}{M} \right).$$

Si perviene così all’equazione alle differenze

$$N(k+1) = r \left( 1 - \frac{N(k)}{M} \right) N(k)$$

ovvero, ponendo  $x = N/M$  e  $f_r(x) = rx(1-x)$  a

$$x(k+1) = rx(k)(1-x(k)) = f_r(x(k)), \quad (5.43)$$

che chiameremo *modello logistico discreto normalizzato*<sup>18</sup>.

Dal punto di vista della significatività biologica del modello, conviene notare che se all’istante  $k$  si ha  $x(k) = 1$  (ossia  $N(k) = M$ ), all’istante  $k+1$  la popolazione risulta estinta, mentre se si ha  $x(k) > 1$  (ossia  $N(k) > M$ ), all’istante successivo si trova  $x(k+1) < 0$ , che ovviamente non rappresenta un valore possibile per una popolazione.

Poiché sull’intervallo  $[0, 1]$  la funzione  $x(1-x)$  ha valor massimo  $1/4$  (raggiunto in  $x = 1/2$ ), scegliendo per il tasso finito valori  $0 \leq r \leq 4$  si garantisce che l’intervallo  $[0, 1]$  sia un insieme invariante per il sistema (5.43): tutti gli stati raggiunti a partire da qualsiasi punto di  $[0, 1]$  sono ancora compresi fra 0 e 1, quindi sono interpretabili come livelli di popolazione, dotati di significato biologico.

È quasi immediato verificare che per alcuni valori di  $r \in (0, 4]$  il comportamento dinamico risulta estremamente complicato. Infatti, scegliendo  $r = 4$  e assumendo come popolazione iniziale  $a = \frac{1}{2} - \sqrt{\frac{1}{8}}$ , si ha

$$f_4(a) = \frac{1}{2} > a, \quad \text{poi } f_4^{(2)}(a) = 1 > f_4(a) \quad \text{e infine } f_4^{(3)}(a) = 0 < a.$$

<sup>18</sup>rispetto al livello  $M$

Sono quindi soddisfatte le condizioni (5.37) e il sistema ha traiettorie periodiche di ogni periodo. Poiché  $f_r$  dipende da  $r$  con continuità, la condizione (5.37) è soddisfatta anche per tutti i valori di  $r$  appartenenti a un opportuno intorno sinistro di 4 e per tali valori si hanno ancora traiettorie periodiche di ogni periodo.

Si può dimostrare che il sistema ammette traiettorie di periodo tre a partire dal valore  $\bar{r} = 1 + \sqrt{8}$  del parametro e per ogni  $r \in [\bar{r}, 4]$ , quindi questi (e solo questi) sono i valori del parametro  $r \in (0, 4]$  in corrispondenza ai quali il sistema possiede traiettorie di ogni periodo.

Per studiare in maggiore dettaglio il comportamento dinamico della popolazione al variare del parametro  $r \in (0, 4]$ , evidenziamo i punti di equilibrio e la comparsa di dinamiche periodiche.

#### Livelli di equilibrio della popolazione e stabilità

Sono livelli di equilibrio le soluzioni dell'equazione  $x = f_r(x)$ , quindi

$$x = 0 \quad x = \frac{r-1}{r} := K$$

- L'origine è asintoticamente stabile per  $0 < r < r_0 := 1$ : ogni livello iniziale di popolazione  $x(0) \in [0, 1]$  induce un movimento convergente nell'origine. L'origine è invece instabile per  $r > 1$ . Infine, Per  $r = 1$  livelli  $x(0) \in [0, 1]$  inducono movimenti convergenti all'origine (mentre non convergono all'origine i movimenti che iniziano da livelli  $x(0) < 0$ , privi di significato biologico).
- $K$  è non negativo solo se  $r \geq 1$  e l'equilibrio in  $K$  è asintoticamente stabile per  $r_0 < r \leq r_1 := 3$ . Quindi, per tali valori di  $r$  rappresenta la *capacità portante* della popolazione e la convergenza alla capacità portante si ha per ogni popolazione iniziale  $x(0) \in (0, 1]$ . Per  $r > r_1$  non esistono livelli di equilibrio asintoticamente stabili. .

#### Movimenti periodici e stabilità

Se  $r \leq r_1$  non sono possibili movimenti periodici di periodo maggiore o eguale a 2, perché tutti i livelli iniziali  $x(0) \in [0, 1]$  determinano movimenti che convergono ad uno dei due livelli di equilibrio. Per verificare l'esistenza di movimenti periodici, supponiamo quindi  $r > r_1 = 3$ .

- I livelli periodici di periodo due si ottengono risolvendo l'equazione

$$x = f_r^{(2)}(x) = r^2 x(1-x)(1-rx(1-x)). \quad (5.44)$$

L'insieme delle soluzioni di (5.44) comprende i livelli di equilibrio 0 e  $K = (r-1)/r$ , quindi il polinomio  $x(x-K)$  è un fattore di  $x - f_r^{(2)}(x)$  e si ha

$$f_r^{(2)}(x) - x = rx\left(x - \frac{r-1}{r}\right)(r^2x^2 - r(r+1)x + (r+1))$$

Gli ulteriori stati 2-periodici sono le radici dell'equazione,

$$x^2 - \frac{r+1}{r}x + \frac{r+1}{r^2} = 0$$

che per  $r > r_1$  ha soluzioni reali e distinte

$$\begin{aligned} x_1 &= \frac{r+1 - \sqrt{(r-3)(r+1)}}{2r} \\ x_2 &= \frac{r+1 + \sqrt{(r-3)(r+1)}}{2r} \end{aligned}$$

Com'è ovvio,  $x_1$  e  $x_2$  appartengono alla medesima traiettoria periodica di periodo minimo 2.

- Per studiare la stabilità della traiettoria 2-periodica  $\{x_1, x_2\}$ , conviene ricorrere alla proposizione 5.5.8 e determinare per quali valori di  $r$

$$\begin{aligned} |f'_r(x_1) \cdot f'_r(x_2)| &= r^2 |1 - 2(x_1 + x_2) + 4x_1x_2| = r^2 \left| 1 - 2\frac{r+1}{r} + 4\frac{r+1}{r^2} \right| \\ &= |r^2 - 2r(r+1) + 4(r+1)| = |-r^2 + 2r + 4| \end{aligned}$$

è minore di 1. Si conclude che la traiettoria 2-periodica  $\{x_1, x_2\}$  è asintoticamente stabile per

$$r_1 < r < r_2 = 1 + \sqrt{6} = 3.44949\dots$$

e instabile per  $r > r_2$ . Si lascia come esercizio verificare essa è asintoticamente stabile anche per  $r = r_2$ .

- La ricerca di stati di periodo minimo  $2^2$  richiede di risolvere l'equazione  $f_r^{(4)}(x) = x$ .  
 Procedendo con metodi numerici, si può dimostrare che un ciclo di periodo minimo  $2^2$  si presenta quando  $r > r_2$ , ovvero quando il ciclo di periodo 2 diventa instabile.  
 Si noti che, in base al teorema di Sharkowskii, la presenza di un ciclo di periodo 2 è condizione necessaria - ma non sufficiente - perché esista un ciclo di periodo  $2^2$ .  
 Il ciclo di periodo  $2^2$  rimane asintoticamente stabile per valori di  $r$  maggiori ma sufficientemente prossimi a  $r_2$ : infatti diventa instabile per

$$r = r_3 = 3.544\dots,$$

valore per il quale compare un ciclo asintoticamente stabile di periodo  $2^3$ , etc ...

- Si ottiene così una successione  $r_1 < r_2 < r_3 < \dots$ , tale che per  $r_i < r \leq r_{i+1}$  il sistema ha una traiettoria asintoticamente stabile di periodo minimo  $2^i$  e traiettorie instabili di periodo minimo  $2^j$ ,  $j < i$ . La successione  $r_i$  converge a un valore  $r_\infty \sim 3.57\dots$ , in corrispondenza al quale il sistema presenta traiettorie  $2^i$ -periodiche instabili per ogni  $i \in \mathbb{N}$ .
- Al crescere del parametro  $r$  oltre  $r_\infty$  nascono altre traiettorie periodiche, il cui periodo minimo occupa posizioni sempre più alte nell'ordinamento di Sharkowskii, finché per  $r = 1 + \sqrt{8} = 3.828\dots$  si ottiene per la prima volta una traiettoria 3-periodica.



## Capitolo 6

# Depensazione ed effetto Allee

L'aumento della densità di popolazione ha talvolta l'effetto di aumentarne fecondità e sopravvivenza, di solito per fenomeni di socialità. L'aggregazione può infatti favorire la sopravvivenza degli individui e la cooperazione può essere cruciale nell'evoluzione della struttura sociale di una popolazione.

Questo fenomeno va sotto il nome di effetto Allee, dal nome dello studioso che lo evidenziò negli anni 30 del secolo scorso<sup>1</sup>.

Il termine “effetto Allee” fu coniato negli anni 50, quando il punto di vista dominante dell'Ecologia, focalizzata sul ruolo della competizione intra- e inter-specifica, era che la competizione per le risorse induca necessariamente tassi di crescita pro capite decrescenti all'aumentare della popolazione, a causa del ridursi delle risorse disponibili al singolo. Il concetto di effetto Allee introduce l'idea che possa valere invece l'opposto (almeno finché la popolazione è abbastanza limitata): gli individui di una popolazione, per sopravvivere, hanno bisogno della presenza di altri individui per motivi riproduttivi ma anche, ad esempio, per migliorare la difesa dai predatori o, d'altra parte, per migliorare l'efficienza della predazione operando in gruppo.

Possiamo quindi definire l'effetto Allee<sup>2</sup> come una dipendenza “positiva” del tasso di accrescimento pro capite dalla densità o, più in generale, una correlazione positiva fra la densità di una popolazione e la *fitness*<sup>3</sup> degli individui.

### 6.1 Tipologie dell'effetto Allee

Distingueremo

- un effetto Allee limitato a *single componenti della fitness* degli individui;
- un effetto Allee “demografico”, che aumenta la *fitness globale*, i.e. il successo riproduttivo degli individui e quindi il loro tasso di crescita.

Mentre l'effetto a livello demografico implica l'esistenza dell'effetto Allee su una o più componenti della fitness, l'effetto su singole componenti non induce necessariamente quello a livello demografico. Per esempio:

---

<sup>1</sup> Allee trovò che una popolazione di *Carassius auratus* (volg. goldfish, ciprino dorato, pesce rosso) allevata in un serbatoio ha un tasso pro capite di crescita più elevato quando il numero di individui è più elevato

<sup>2</sup> i modelli che lo descrivono sono talvolta denominati modelli con “depensazione”

<sup>3</sup> *fitness*: = idoneità, valore adattativo. Darwin afferma: “Tra gli individui che si riproducono, alcuni avranno una prole più numerosa di altri. Questi sono da considerarsi più adatti (*more fit*) perché contribuiscono maggiormente alle generazioni successive. Gli organismi che non lasciano, o quasi, prole danno un contributo nullo o scarso alle generazioni che seguono, perciò sono meno adatti (*less fit*)”. Quindi la fitness di un individuo si misura sull'entità del contributo che esso riesce a dare alle future generazioni

- la caccia cooperativa e la possibilità di trovare più facilmente partner sessuali sono componenti di effetto Allee che possono cumularsi ed indurre eventualmente un effetto a livello demografico (fitness globale accresciuta, con aumento della densità di popolazione);
- d'altra parte, singole componenti (o anche più d'una) dell'effetto Allee possono essere compensate negativamente dalla competizione per le risorse e non dare luogo ad un effetto demografico.

In termini quantitativi, distingueremo allora uno *strong Allee effect* (che induce il fenomeno demografico della "densazione critica") e un *weak Allee effect*.

Per chiarire la differenza fra le due situazioni, possiamo ipotizzare, ad esempio, che al tasso di accrescimento pro capite del modello logistico  $r(1 - \frac{N}{K})$ , determinato dalla densità delle risorse disponibili, si aggiunga, per livelli di popolazione inferiori ad un livello  $H < K$ , una componente negativa  $s(-1 + \frac{N}{H})$ , ( $s > 0$ ), il cui effetto si estingue quando  $N = H$  e che penalizza la scarsità delle relazioni sociali dovuta a un'insufficiente densità della popolazione. Il tasso di accrescimento pro capite risulta allora

$$R(N) = \begin{cases} r(1 - \frac{N}{K}) + s(-1 + \frac{N}{H}) & \text{se } N < H \\ r(1 - \frac{N}{K}) & \text{se } N \geq H \end{cases} \quad (6.1)$$

Se risulta  $s > r$ , il tasso di accrescimento pro capite si annulla per

$$N = C = \frac{(\frac{s}{r} - 1)K}{\frac{s}{r} \frac{K}{H} - 1} > 0$$

ed ogni popolazione inferiore al livello critico  $C$  è destinata all'estinzione (strong Allee effect: densazione critica).

D'altra parte, se  $s$  è minore di  $r$ , per ogni livello inferiore a  $K$  il tasso di accrescimento è positivo, ma per  $N < H$  esso subisce una riduzione rispetto a quanto previsto dal modello logistico (weak Allee effect).

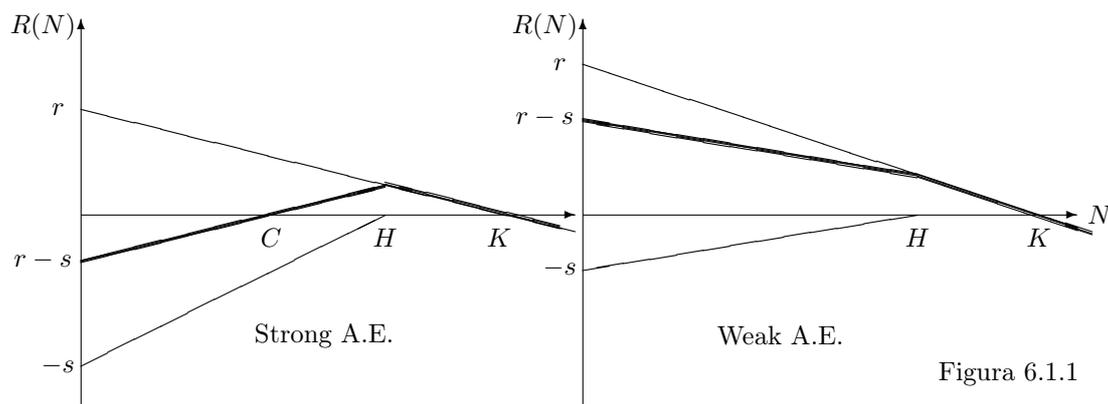


Figura 6.1.1

**OSSERVAZIONE** Se una popolazione costituisce una risorsa economicamente utile e la sua dinamica di crescita presenta la densazione critica, è necessario evitare che la sua numerosità scenda sotto al livello  $C$ , poiché in tale eventualità essa si estinguerebbe anche interrompendo ogni forma di sfruttamento.

## 6.2 Effetto Allee ed estinzione di una popolazione

Una riduzione importante del livello di una popolazione può indurre l'estinzione come conseguenza di una varietà di meccanismi causali diversi. Un primo meccanismo ha carattere eminentemente "ecologico", e riguarda la riduzione dei tassi di accrescimento in popolazioni che, in possesso di un profilo genetico costante, si trovino ad affrontare in condizioni di scarsità numerica l'ambiente in cui vivono; il secondo, "demografico", ha carattere statistico ed è dovuto alla natura intrinsecamente casuale dei singoli eventi di nascita e di morte, il terzo infine fa riferimento alle variazioni che possono verificarsi nel profilo genetico di una popolazione, e quindi nella sua fitness rispetto all'ambiente, quando il livello della popolazione si mantenga sufficientemente basso su un arco temporale molto lungo; lo chiameremo appunto "genetico".

### 1. **Ecologico** Si ha possibilità di estinzione

- per limitazioni nell'accoppiamento, ossia per la difficoltà di trovare un partner quando la densità è bassa. È un problema soprattutto per le specie che utilizzano una riproduzione passiva o possiedono poca mobilità (le piante impollinate dal vento hanno una fitness bassa quando sono sparse sul territorio, dovuta alla scarsa probabilità di ricevere un polline conspecifico).
- per limitazione nella difesa cooperativa, ossia nella protezione dai predatori realizzata mediante un comportamento antipredatorio di gruppo. Molte specie preda, quando si trovano in condizioni di bassa densità, devono investire una consistente porzione del tempo disponibile per dedicarla alla vigilanza, riducendo il tempo disponibile per approvvigionarsi di cibo; altre specie<sup>4</sup> si muovono in sincronia di branco per confondere o evitare i predatori e tale comportamento risulta efficace quando il branco è abbastanza numeroso.
- per limitazioni nel reperimento cooperativo delle risorse: per la sopravvivenza, talune popolazioni devono ricorrere al foraggiamento in gruppo<sup>5</sup>.
- per la difficoltà nel realizzare il "condizionamento ambientale", consistente in un lavoro di gruppo teso a migliorare l'ambiente a beneficio dell'intera popolazione, modificandone le componenti abiotiche (temperatura, ...) o biotiche (tossine, ...) <sup>6</sup>

2. **Demografico.** La variabilità nei tassi istantanei di nascita e di morte dovuta a singoli eventi casuali (nascite, morti, rapporto sessi, etc) può diventare critica in piccole popolazioni. Anche se la probabilità di nascita eccede quella di morte, l'eventualità di una estinzione non è trascurabile quando la popolazione è poco numerosa, perchè è connessa al verificarsi di (improbabili, ma non impossibili) successioni di eventi in cui le morti prevalgono sulle nascite, come si è visto nello studio del processo lineare di nascita e morte ("stocasticità demografica").

3. **Genetico** (su tempi "lunghi"). Una popolazione piccola possiede una variabilità genetica ridotta e alle piccole dimensioni del "pool genico" corrisponde una bassa fitness sul lungo termine per due motivi:

- *genetic drift* (deriva genetica o "Sewall - Wright effect"): consiste nel cambiamento della frequenza di un allele in seno alla popolazione, dovuto al campionamento

---

<sup>4</sup>p.es. le sardine

<sup>5</sup>p.es. per il *Lycaon pictus* africano

<sup>6</sup>ad esempio, il salmone del Pacifico, quando rilascia uova e sperma al momento della riproduzione, trasporta anche nutrienti marini, catturati nell'oceano prima del trasferimento in acqua dolce. Tali nutrienti fertilizzano l'habitat creando un ambiente favorevole per le generazioni future

casuale. Esso può comportare la sparizione di alcune varianti geniche, che riduce la capacità della popolazione di fronteggiare i cambiamenti dell'ambiente.

- *inbreeding depression*<sup>7</sup>: l'incrocio fra consanguinei induce un elevato tasso di geni omozigoti deleteri. La fitness globale si riduce per l'accumulo di mutazioni deleterie e, in un piccolo pool genico, è più alta la probabilità di un evento che fissi un allele nocivo.

### 6.3 Un modello matematico

Un modello utilizzato per rappresentare la dinamica di una popolazione in cui contemporaneamente siano presenti competizione per le risorse ed uno "strong Allee effect" fa riferimento ad un tasso globale di crescita

- nullo nei punti  $0, C, K$ , con  $0 < C < K$
- negativo per  $0 < N < C$  e per  $N > K$ ,
- positivo per  $C < N < K$ .

Per ottenere tale comportamento è sufficiente, ad esempio, rappresentare il tasso globale mediante una funzione polinomiale del terzo ordine:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{N}{C} - 1 \right) \left( 1 - \frac{N}{K} \right) := rf(N), \quad 0 < C < K \quad (6.2)$$

dove con  $C$  si è indicato il livello sotto il quale interviene la depensazione critica, e con essa l'estinzione.

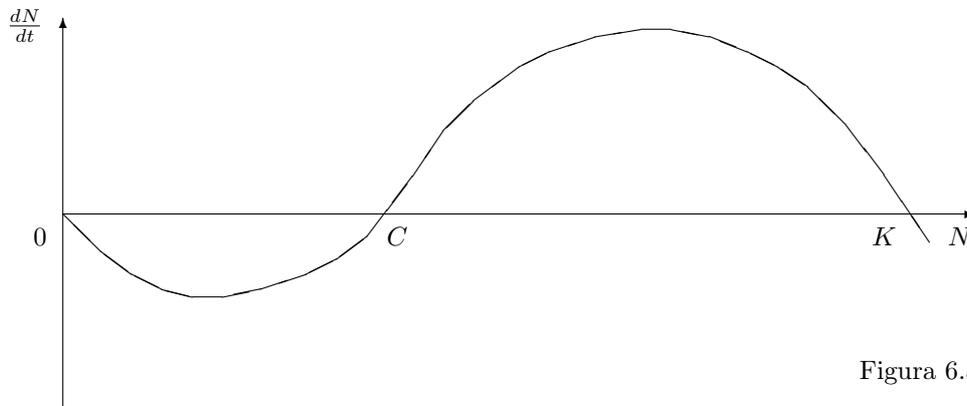


Figura 6.3.1

Dei tre punti di equilibrio,  $0, C$  e  $K$ , i punti  $0$  e  $K$  sono asintoticamente stabili, mentre  $C$  è instabile. Per rendersene conto è sufficiente osservare il segno di  $\dot{N}$  nell'intorno dei punti di equilibrio.

In alternativa, si può calcolare la derivata di  $f(N)$  nel secondo membro di (6.2)

$$\frac{d}{dN} f(N) = -\frac{3}{CK} N^2 + \frac{2(C+K)}{CK} N - 1 = f'(N)$$

da cui segue

$$f'(0) = -1 \quad f'(C) = \frac{K-C}{K} > 0 \quad f'(K) = \frac{C-K}{C} < 0$$

- **ESERCIZIO 6.3.1** Si consideri un tasso di crescita pro capite rappresentato da una funzione polinomiale del secondo  $R(N) = m^2 - (N - \alpha)^2$  con  $\alpha > 0$  e  $m^2 > \alpha^2$ . Si verifichi se è adatta per rappresentare un effetto Allee debole.

<sup>7</sup>riduzione della fitness per incrocio fra consanguinei

Nel caso di una riproduzione periodica, il fenomeno della depensazione critica può essere rappresentato considerando un'equazione di aggiornamento del tipo

$$N(k+1) = f(N(k))$$

in cui si abbia  $N(k+1) < N(k)$  se  $N < C$  e se  $N(k) > K$ , come indicato nel grafico della funzione  $f(\cdot)$  riportato in figura 6.3.2

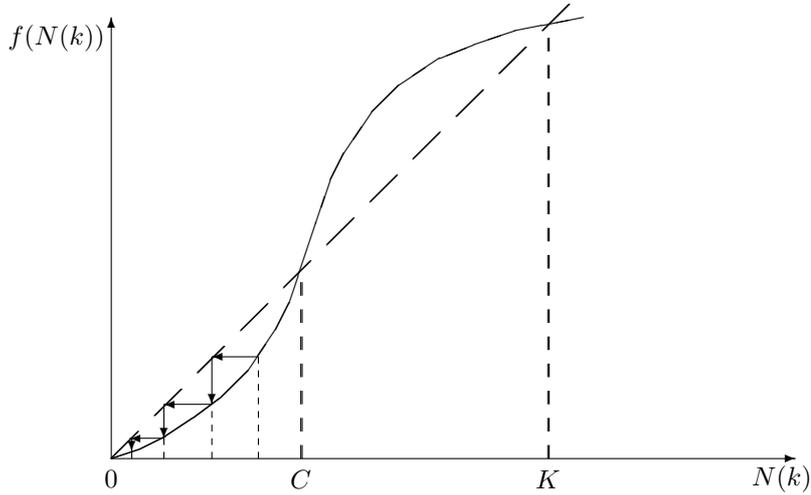


Figura 6.3.2

Le derivate nei tre punti di equilibrio soddisfano  $f'(0) < 1$ ,  $f'(C) > 1$ ,  $f'(K) < 1$ : l'equilibrio per  $N = 0$  e per  $N = K$  è asintoticamente stabile, mentre è instabile l'equilibrio per  $N = C$ .



# Capitolo 7

## Predazione

Nei capitoli precedenti, le risorse disponibili per una popolazione sono state considerate non limitate, in modo da poter ritenere il consumo pro capite indipendente dalla densità, oppure esprimibili ad ogni istante come funzione univoca, generalmente decrescente, della numerosità della popolazione consumatrice presente in quell'istante. Si veda, ad esempio, l'equazione di Schoener, che rappresenta la concentrazione  $c$  all'istante  $t$  nella forma

$$c(t) = \frac{c_0}{1 + \delta N(t)}.$$

Spesso tuttavia le risorse hanno una dinamica propria, nel senso che il loro valore attuale non è funzione soltanto dal carico esercitato attualmente dalla popolazione consumatrice, ma anche dalla storia passata delle risorse e del consumatore. In questo caso sarà necessario ricorrere a modelli matematici che inglobino la dinamica di due (o tre, o più) “protagonisti”, descrivendone le mutue interazioni mediante sistemi di equazioni differenziali o alle differenze.

Limitandoci in questo capitolo al caso in cui una popolazione “predatrice” consumi o danneggi una popolazione (animale o vegetale) di “prede”, possiamo catalogare i modelli sulla base delle diverse tipologie di predatori:

1. **“Predatori” veri e propri:** animali che attaccano, uccidono e divorano altri animali, le “prede”, che sono in condizioni riproduttive. La predazione intacca in tal modo le potenzialità riproduttive della specie predata.
2. **Scavengers** (spazzini): predatori di animali che non sono più in condizioni riproduttive perché vecchi o malati, divoratori di carogne, predatori di sostanze organiche.
3. **Parassiti:** vivono in stretta associazione con un ospite, danneggiandolo e nutrendosene ma, in generale, senza procurarne la morte. Il parassita
  - è privo di vita autonoma, dipende dall'ospite cui è legato da una relazione fisiologica obbligatoria;
  - ha generalmente una struttura morfologica semplificata rispetto all'ospite;
  - ha un ciclo vitale più breve dell'ospite, ciclo che si conclude prima della morte dell'ospite;
  - ha rapporti con un solo ospite, il quale tuttavia può avere rapporti con più parassiti.
4. **Parassitoidi:** spendono gran parte del ciclo vitale “attaccati” ad un singolo ospite ma, a differenza dei parassiti propriamente detti, finiscono per sterilizzare o uccidere e/o consumare l'ospite<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup>non è comunque sempre necessario o possibile distinguere tra parassitoidi e parassiti

5. **Erbivori:** si nutrono di piante, che possono predare divorandole integralmente (ad esempio, i semi) o parassitandole (come tipicamente fanno gli afidi) o consumandone una parte e riducendone così le potenzialità riproduttive.

L'osservazione e la sperimentazione mettono in evidenza dinamiche di interazione fra predatori e prede con varie tipologie. In alcuni casi, le due popolazioni vanno soggette a oscillazioni accoppiate permanenti (il predatore cresce riducendo il livello della preda, il predatore allora diminuisce per carenza di risorse e la preda cresce perché meno consumata dal predatore, il predatore allora cresce per la maggior disponibilità di prede e così via). In altri casi le due popolazioni convergono verso uno stato di equilibrio andando incontro a oscillazioni smorzate. In altri ancora il predatore elimina del tutto la preda e poi si estingue per mancanza di nutrimento. Infine, si danno situazioni in cui le numerosità delle due specie fluttuano in modo estremamente incoerente.

La difficoltà di fornire modelli adeguati che descrivano i molteplici tipi di interazione è aggravata dal fatto che sovente una popolazione predatrice si nutre di più popolazioni di prede e che una popolazione viene predata da varie popolazioni predatrici, il tutto secondo modalità diverse da specie a specie. Situazioni siffatte possono portare all'introduzione di sistemi di equazioni (differenziali o alle differenze) con un elevato numero di variabili.

Cominciamo con il modello base, di Lotka-Volterra<sup>2</sup>, che coinvolge soltanto una specie predata e una predatrice e introduce ipotesi molto semplici sull'accrescimento di ciascuna specie e sulla interazione fra le due specie<sup>3</sup>.

## 7.1 Modello preda predatore di Lotka Volterra

Per le popolazioni delle prede e dei predatori si fanno le ipotesi seguenti:

- per tutti i livelli di popolazione, sia la preda che il suo predatore, se isolati, hanno una dinamica malthusiana: la preda con tasso intrinseco di crescita positivo, il predatore con tasso negativo (quindi, in assenza di prede, il predatore è destinato all'estinzione). Indicando con  $N_1(t)$  e  $N_2(t)$  rispettivamente il numero di prede e predatori al tempo  $t$

$$\begin{aligned}\dot{N}_1(t) &= \varepsilon_1 N_1(t), & \varepsilon_1 > 0 \\ \dot{N}_2(t) &= -\varepsilon_2 N_2(t), & \varepsilon_2 > 0\end{aligned}$$

- quando i predatori vengono a contatto con le prede, le attaccano e una percentuale degli attacchi dà luogo alla morte delle prede. Si ipotizza che il numero degli attacchi nell'unità di tempo sia proporzionale alla frequenza degli incontri e che questa sia proporzionale al prodotto  $N_1(t)N_2(t)$ . Come nella competizione intraspecifica per interferenza, le perdite subite dalle prede per effetto della predazione sono proporzionali al numero degli attacchi

$$\dot{N}_1(t) = \varepsilon_1 N_1(t) - pN_1(t)N_2(t) \quad (7.1)$$

- ipotizzando un appetito senza limiti da parte dei predatori, le prede uccise nell'unità di tempo  $pN_1(t)N_2(t)$  incrementano il numero dei predatori attraverso un coefficiente  $\eta$  di efficienza nella conversione della biomassa

$$\dot{N}_2(t) = -\varepsilon_2 N_2(t) + \eta p N_1(t)N_2(t) \quad (7.2)$$

<sup>2</sup>Per alcuni cenni storici si rinvia a M.Gatto "Introduzione alla dinamica delle popolazioni??, V.Volterra "?? ??", Lotka "??".

<sup>3</sup>. Un esempio in natura nel quale sono soddisfatte ipotesi prossime a quelle qui ipotizzate e la dinamica non è molto discoste da quanto previsto dal conseguente modello matematico è quello della coppia lince canadese/coniglio delle nevi

### 7.1.1 Stati di equilibrio del sistema

Sono quei valori della coppia  $(N_1, N_2)$  in corrispondenza ai quali in (7.1) e (7.2) si ha  $\dot{N}_1 = \dot{N}_2 = 0$ . Risolvendo il sistema

$$\begin{aligned} 0 &= \varepsilon_1 N_1 - p N_1 N_2 = N_1(\varepsilon_1 - p N_2) \\ 0 &= -\varepsilon_2 N_2 + \eta p N_1 N_2 = (-\varepsilon_2 + \eta p N_1) N_2 \end{aligned}$$

si ottengono i punti

$$E_0 = (0, 0) \quad \text{e} \quad E_S = \left( \frac{\varepsilon_2}{\eta p}, \frac{\varepsilon_1}{p} \right) = (\bar{N}_{1S}, \bar{N}_{2S}).$$

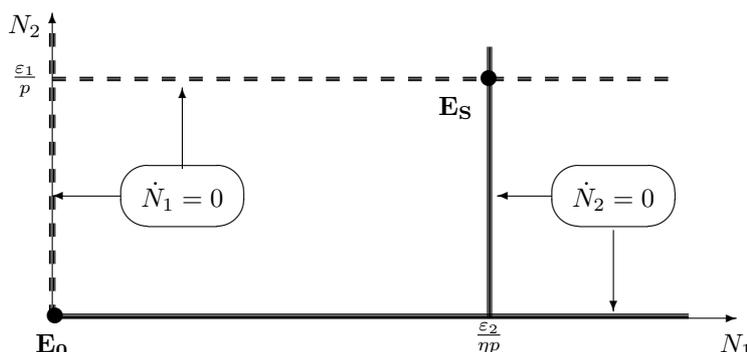


Figura 7.1.1

- L'equilibrio nell'origine non è stabile, dato che lo Jacobiano valutato in  $E_0$

$$\begin{bmatrix} \varepsilon_1 - p N_2 & -p N_1 \\ \eta p N_2 & -\varepsilon_2 + \eta p N_1 \end{bmatrix}_{N_1=N_2=0} = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{bmatrix}$$

ha un autovalore positivo.

- Il criterio di linearizzazione non fornisce risposta circa la stabilità di  $E_S$ , poiché lo Jacobiano valutato in  $E_S$

$$\begin{bmatrix} 0 & -\frac{\varepsilon_2}{\eta} \\ \eta \varepsilon_1 & 0 \end{bmatrix}$$

ha autovalori immaginari.

Per risolvere il problema, possiamo introdurre una funzione di Lyapunov. Allo scopo, dividiamo fra loro le due equazioni

$$\frac{\dot{N}_2}{\dot{N}_1} = \frac{N_2(-\varepsilon_2 + \eta p N_1)}{N_1(\varepsilon_1 - p N_2)},$$

e separiamo le variabili

$$\begin{aligned} \frac{\dot{N}_2}{N_2}(\varepsilon_1 - p N_2) &= \frac{\dot{N}_1}{N_1}(-\varepsilon_2 + \eta p N_1) \\ -\varepsilon_1 \frac{\dot{N}_2}{N_2} + p \dot{N}_2 - \varepsilon_2 \frac{\dot{N}_1}{N_1} + \eta p \dot{N}_1 &= 0 \\ \left[ -\frac{\varepsilon_1}{p} \frac{\dot{N}_2}{N_2} + \dot{N}_2 \right] + \eta \left[ -\frac{\varepsilon_2}{\eta p} \frac{\dot{N}_1}{N_1} + \dot{N}_1 \right] &= 0 \end{aligned}$$

Per integrazione otteniamo

$$\begin{aligned} -\frac{\varepsilon_1}{p} \ln N_2 + N_2 + \eta \left[ -\frac{\varepsilon_2}{\eta p} \ln N_1 + N_1 \right] &= \text{cost} \\ N_2(t) - \bar{N}_{2S} \ln N_2(t) + \eta [N_1(t) - \bar{N}_{1S} \ln N_1(t)] &= \text{cost} \end{aligned}$$

Chiaramente la funzione

$$W(N_1, N_2) := N_2 - \bar{N}_{2S} \ln N_2 + \eta[N_1 - \bar{N}_{1S} \ln N_1]$$

è una costante del moto<sup>4</sup>. Ponendo allora

$$V(N_1, N_2) := W(N_1, N_2) - W(\bar{N}_{1S}, \bar{N}_{2S})$$

si ottiene una funzione  $V(N_1, N_2)$  nulla in  $E_S$  e definita positiva nell'intorno di  $E_S$ . Per convincersene, basterà riscriverla nella forma

$$V(N_1, N_2) = \bar{N}_{2S} \left[ \frac{N_2}{\bar{N}_{2S}} - 1 - \ln \frac{N_2}{\bar{N}_{2S}} \right] + \eta \bar{N}_{1S} \left[ \frac{N_1}{\bar{N}_{1S}} - 1 - \ln \frac{N_1}{\bar{N}_{1S}} \right] \quad (7.3)$$

e osservare che la funzione  $x - 1 - \ln x = 0$  si annulla in  $x = 1$  ed è positiva se  $0 < x < 1$  e se  $x > 1$ .

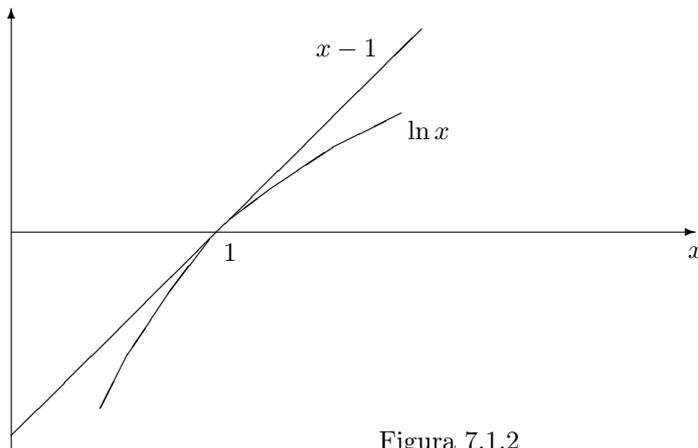


Figura 7.1.2

D'altra parte la funzione  $\dot{V}(N_1, N_2)$  è identicamente nulla, quindi l'equilibrio nel punto  $E_S$  è stabile ma non asintoticamente stabile, dato che il movimento si svolge su una linea di livello di  $V(N_1, N_2)$ , ossia lungo una traiettoria (chiusa), che dipende dalle condizioni iniziali  $(N_1(0), N_2(0))$ .

### 7.1.2 Sulle curve di livello di $V$

Se nella (7.3) poniamo  $y = \frac{N_2}{\bar{N}_{2S}}$  e  $x = \frac{N_1}{\bar{N}_{1S}}$ , il punto di equilibrio  $E_S$  diventa il punto  $(1, 1)$  e le curve di livello soddisfano l'equazione

$$(y - 1 - \ln y) + c(x - 1 - \ln x) = k,$$

con  $c = \eta \frac{\bar{N}_{1S}}{\bar{N}_{2S}} > 0$  e con  $k$  un'arbitraria costante positiva.

Ponendo infine  $Y = y - 1$  e  $X = x - 1$ , nel piano  $X, Y$  l'equilibrio  $E_S$  si sposta nell'origine e le linee di livello vi soddisfano la condizione

$$(Y - \ln(Y + 1)) + c(X - \ln(X + 1)) = k \quad (7.4)$$

<sup>4</sup>ovvero mantiene valore costante lungo ciascuna traiettoria del sistema

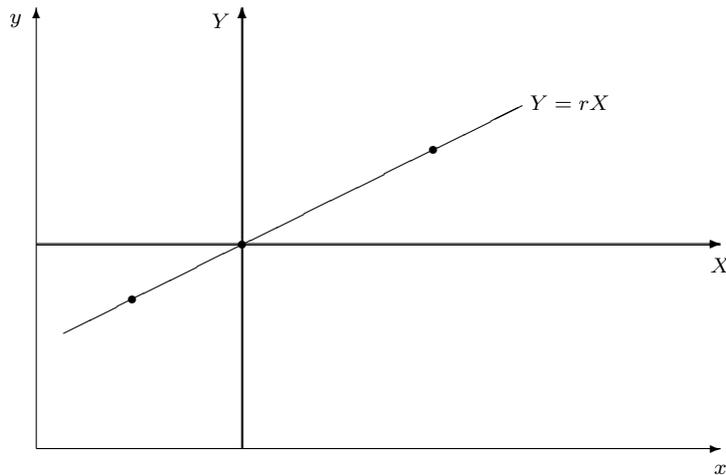


Figura 7.1.3

Vogliamo verificare che ogni retta  $Y = rX$ , con  $r \in \mathbb{R}$ , interseca ciascuna linea di livello esattamente in due punti,

$$(X_1, Y_1) \text{ e } (X_2, Y_2)$$

e in ciascuno di essi entrambe le coordinate hanno segno diverso

$$X_1 X_2 < 0 \text{ e } Y_1 Y_2 < 0.$$

Per verificarlo, sostituiamo  $Y$  con  $rX$  nella (7.4). Si ricava l'equazione nell'incognita  $X$

$$\begin{aligned} (rX - \ln(rX + 1)) + c(X - \ln(X + 1)) &= k > 0 \\ (r + c)X - k &= \ln(rX + 1) + c \ln(X + 1) := \phi(X) \end{aligned} \quad (7.5)$$

Poiché l'argomento dei logaritmi deve essere positivo,

- se  $r > 0$  si ricava

$$X > -1, \quad X > -\frac{1}{r} \quad (7.6)$$

e quindi  $X > \max\{-1, -\frac{1}{r}\} := -m$ ;

- se  $r < 0$ , si ricava invece

$$X > -1, \quad X < -\frac{1}{r} \quad (7.7)$$

e quindi  $-1 < X < -\frac{1}{r}$ .

Nel primo caso, intersecando il grafico della funzione  $\phi(X)$  con quello della retta  $Y = (r + c)X - k$ , tenuto conto che  $c$  è positivo e che la derivata di  $\phi(X)$  è decrescente da  $+\infty$  a 0, si ottiene la situazione di figura 7.1.4

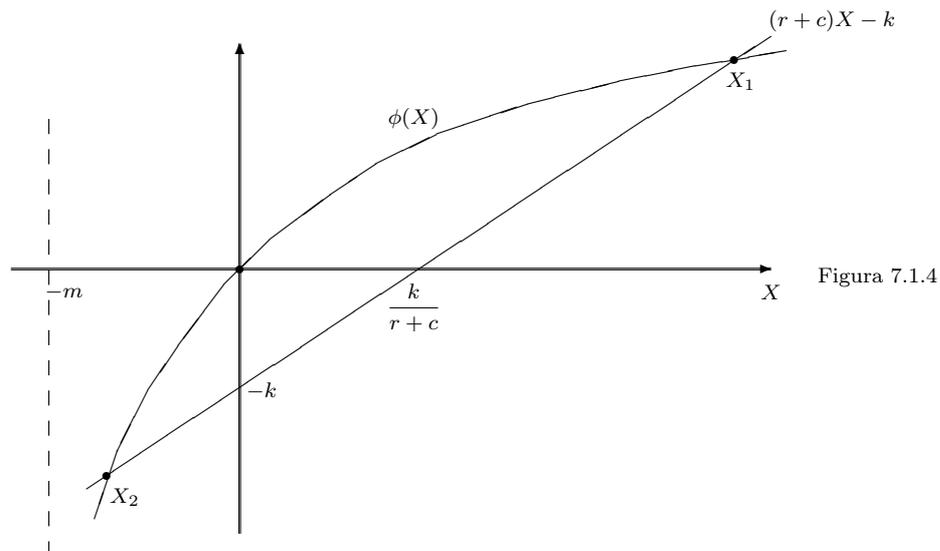


Figura 7.1.4

Nel secondo caso si ha invece la situazione di figura 7.1.5: la funzione  $\phi(X)$  si annulla per  $X = 0$ , tende a  $-\infty$  per  $X \rightarrow -\frac{1}{r}$  e per  $X \rightarrow -1$  e la retta  $Y = (r + c)X - k$  attraversa l'asse delle ordinate in  $-k < 0$ :

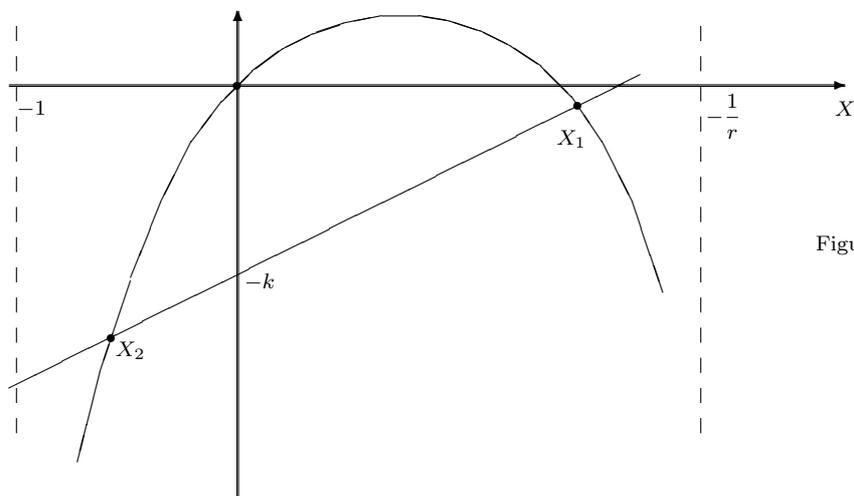


Figura 7.1.5

In entrambi i casi l'equazione (7.5) ha due soluzioni in  $X$  di segno opposto, quindi sono di segno opposto anche le  $Y$  corrispondenti.

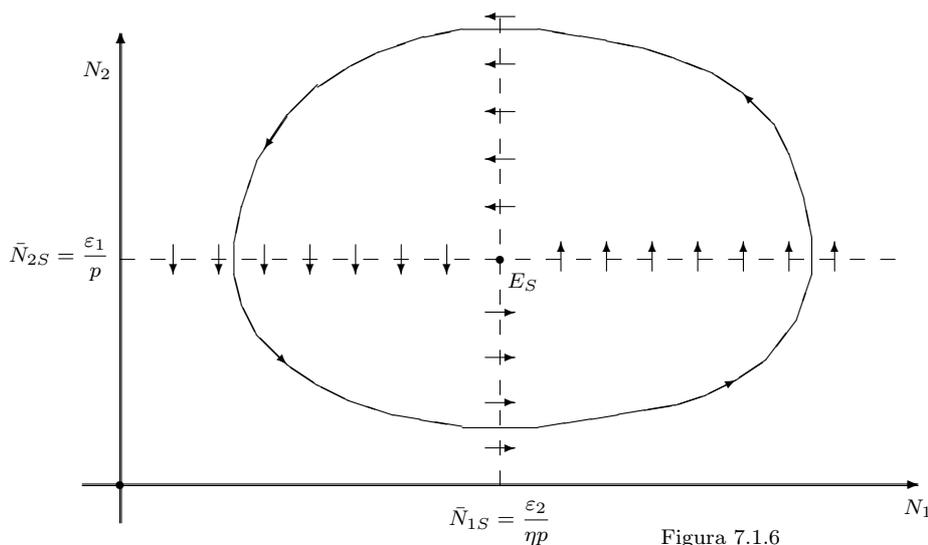


Figura 7.1.6

In conclusione, e riferendoci di nuovo alle coordinate  $N_1, N_2$ , le curve di livello di  $V$  sono curve semplici e chiuse (vedi figura 7.1.6) intorno al punto di equilibrio  $E_S$  e ogni traiettoria con inizio su una curva di livello è tutta contenuta in essa (in realtà, coincide con essa).

### 7.1.3 Movimento sulle curve di livello

Salvo quando lo stato iniziale  $(N_1(0), N_2(0))$  coincide con  $E_S$  o con l'origine, le derivate  $\frac{dN_1}{dt}$  e  $\frac{dN_2}{dt}$  non sono mai simultaneamente nulle, quindi il punto  $(N_1, N_2)$  descriverà la curva di livello chiusa cui appartiene il punto rappresentativo delle popolazioni iniziali, muovendosi sempre nel verso antiorario.

Indichiamo con  $\rho$  la lunghezza del raggio vettore  $\overrightarrow{E_S P}$  e con  $\theta$  l'angolo che esso forma con l'asse delle ascisse. L'area  $\frac{1}{2}\rho^2 d\theta$  che il raggio  $\overrightarrow{E_S P}$  "spazza" nel tempuscolo  $dt$  è la metà

del prodotto scalare fra  $\overrightarrow{E_S P} = \begin{bmatrix} N_1 - \bar{N}_{1S} \\ N_2 - \bar{N}_{2S} \end{bmatrix}$  e il vettore  $d\mathbf{w} = \begin{bmatrix} dN_2 \\ -dN_1 \end{bmatrix}$ , ovvero<sup>5</sup>

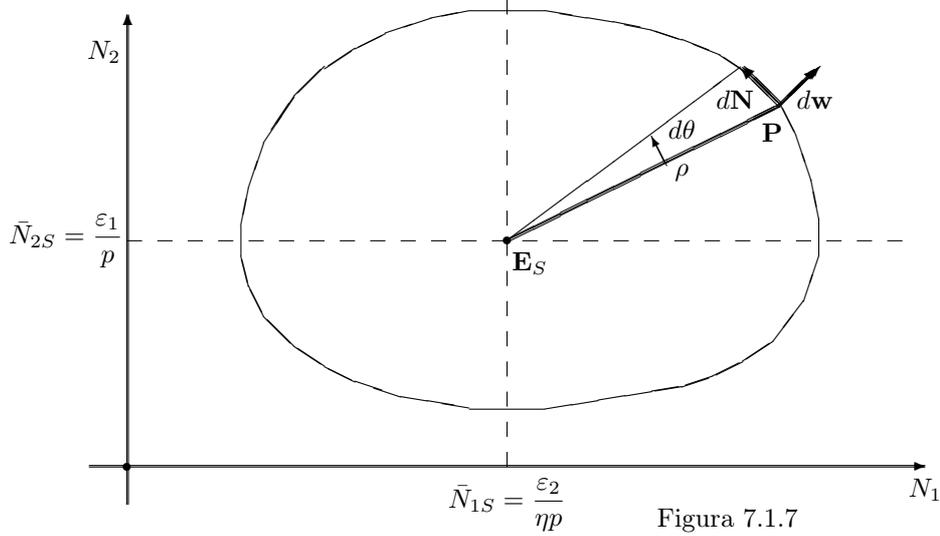


Figura 7.1.7

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} [(N_1 - \bar{N}_{1S})dN_2 - (N_2 - \bar{N}_{2S})dN_1] \\ &= \frac{1}{2} [(N_1 - \bar{N}_{1S})(-\varepsilon_2 + \eta p N_1)N_2 dt - (N_2 - \bar{N}_{2S})(\varepsilon_1 - p N_2)N_1 dt] \\ &= \frac{1}{2} [(N_1 - \bar{N}_{1S})\eta p (N_1 - \bar{N}_{1S})N_2 - (N_2 - \bar{N}_{2S})p (N_2 - \bar{N}_{2S})N_1] dt \end{aligned}$$

Quindi la velocità areale, ovvero la derivata rispetto al tempo dell'area spazzata dal raggio vettore, è data da

$$\frac{1}{2}\rho^2 \frac{d\theta}{dt} = \frac{1}{2} [(N_1(t) - \bar{N}_{1S})^2 N_2(t) \eta p + (N_2(t) - \bar{N}_{2S})^2 N_1(t) p] \quad (7.8)$$

Qualsiasi traiettoria inizializzata con entrambe le specie presenti e fuori dall'equilibrio  $E_S$  è una curva chiusa che contiene al proprio interno  $E_S$ . Ma allora esistono due costanti positive  $k$  ed  $m$  tali che ad ogni istante risulta  $N_1(t)p \geq k$ ,  $N_2(t)\eta p > k$  e  $m < \rho(t)$ . e (7.8) è un'espressione sempre positiva soddisfacente

$$\frac{1}{2}\rho^2 \frac{d\theta}{dt} > \frac{1}{2}k\rho^2$$

Pertanto la traiettoria viene descritta con velocità angolare

$$\frac{d\theta}{dt} > k \quad (7.9)$$

e dopo un tempo finito il sistema ritorna alla configurazione iniziale: c'è periodicità.

Per piccoli valori di  $\rho$ , cioè per traiettorie sufficientemente prossime a  $E_S$ , il valore  $T$  del periodo si può ottenere semplicemente a partire dal sistema linearizzato, che risulta essere un oscillatore puro

$$\frac{d}{dt}(\Delta N) = \begin{bmatrix} 0 & -\varepsilon_2 \\ \varepsilon_1 \eta & 0 \end{bmatrix} (\Delta N)$$

Gli autovalori dell'oscillatore sono  $\pm j\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} := \pm j\omega$ , quindi il periodo ha durata

$$T = \frac{2\pi}{\omega} = \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}$$

<sup>5</sup>si tenga conto dell'uguaglianza  $-\varepsilon_2 + \eta p N_1 = (-\varepsilon_2 + \eta p \bar{N}_{1S}) - \eta p \bar{N}_{1S} + \eta p N_1 = \eta p (N_1 - \bar{N}_{1S})$

indipendentemente dalla traiettorie descritte dal sistema<sup>6</sup> (purché prossima a  $E_S$ : isocronismo delle piccole oscillazioni).

Possiamo riassumere i risultati fin qui ottenuti nella

### 1. Legge del ciclo periodico

*Le fluttuazioni delle due specie sono periodiche.*

*Per movimenti prossimi a  $E_S$  il periodo  $T \approx \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}$  dipende solo dai tassi intrinseci di accrescimento delle due specie.*

*L'equilibrio in  $E_S$  è stabile ma non asintoticamente stabile (funzione di Lyapunov  $V$  con  $\dot{V} \equiv 0$ ).*

Un'ulteriore caratteristica del movimento riguarda il fatto che i valori medi di  $N_1(t)$  e  $N_2(t)$  su un periodo non dipendono dalla traiettoria percorsa. Infatti da

$$\begin{aligned}\frac{\dot{N}_1}{N_1} &= \frac{d}{dt} \ln N_1 = \varepsilon_1 - pN_2 \\ \frac{\dot{N}_2}{N_2} &= \frac{d}{dt} \ln N_2 = -\varepsilon_2 - \eta p N_1\end{aligned}$$

si ricava, integrando su un periodo  $T$

$$\begin{aligned}\int_0^T \frac{d}{dt} \ln N_1(t) dt &= \ln(N_1(T)) - \ln(N_1(0)) = 0 = \varepsilon_1 T - p \int_0^T N_2(t) dt \\ \int_0^T \frac{d}{dt} \ln N_2(t) dt &= \ln(N_2(T)) - \ln(N_2(0)) = 0 = -\varepsilon_2 T - \eta p \int_0^T N_1(t) dt\end{aligned}$$

Da ciò segue

$$\begin{aligned}\bar{N}_{2S} &= \frac{\varepsilon_1}{p} = \frac{1}{T} \int_0^T N_2(t) dt \\ \bar{N}_{1S} &= \frac{\varepsilon_2}{\eta p} = \frac{1}{T} \int_0^T N_1(t) dt\end{aligned}$$

e quindi la

### 2. Legge di conservazione delle medie

*I valori medi di  $N_1(t)$  e  $N_2(t)$  su un periodo non dipendono dalle condizioni iniziali e valgono rispettivamente  $\bar{N}_{1S}$  e  $\bar{N}_{2S}$ .*

#### 7.1.4 Effetti di un prelievo

Si supponga di prelevare<sup>7</sup> nell'unità di tempo un numero di individui della specie preda proporzionale a  $N_1$ , cioè  $\alpha_1 N_1$ , e un numero di individui della specie predatrice proporzionale a  $N_2$ , cioè  $\alpha_2 N_2$ . Le equazioni diventano allora

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (\varepsilon_1 - \alpha_1)N_1 - pN_1N_2 & = \bar{\varepsilon}_1 N_1 - pN_1N_2 \\ \dot{N}_2 = (-\varepsilon_2 - \alpha_2)N_2 + \eta p N_1N_2 & = -\bar{\varepsilon}_2 N_2 + \eta p N_1N_2 \end{cases}$$

in cui si è sostituito  $\varepsilon_1$  con  $\bar{\varepsilon}_1 = \varepsilon_1 - \alpha_1$  e  $-\varepsilon_2$  con  $-(\varepsilon_2 + \alpha_2) = -\bar{\varepsilon}_2$ .

Supponendo che il prelievo delle prede non sia troppo intenso, si può ipotizzare  $\alpha_1 < \varepsilon_1$ ,

<sup>6</sup>Nella monografia di Volterra "....." è indicato un procedimento per determinare il valore  $T$  del periodo quando le traiettorie si allontanano sensibilmente da  $E_S$

<sup>7</sup>ad esempio, con attività di pesca o di caccia, con abbattimenti programmati, etc.

ovvero  $\bar{\varepsilon}_1 > 0$ . Continuiamo così ad avere un modello di Lotka-Volterra, ma con punti di equilibrio

$$\begin{aligned}\bar{N}_{1S} &= \frac{\bar{\varepsilon}_2}{\eta p} = \frac{\varepsilon_2 + \alpha_2}{\eta p} \\ \bar{N}_{2S} &= \frac{\bar{\varepsilon}_1}{p} = \frac{\varepsilon_1 - \alpha_1}{p}\end{aligned}$$

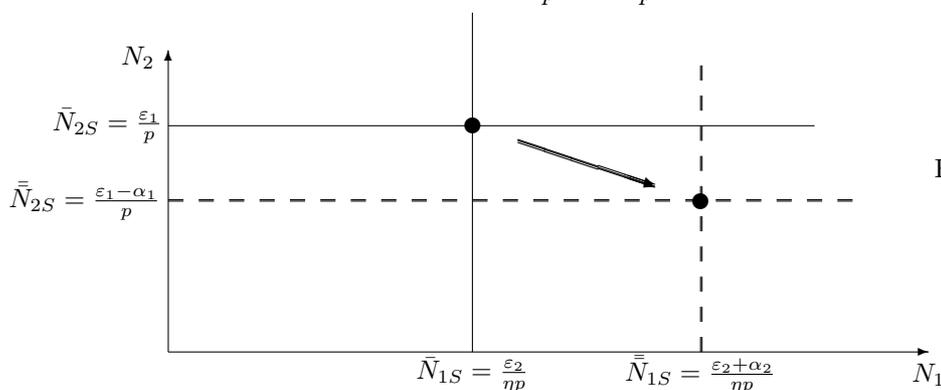


Figura 7.1.8

Poiché le coordinate del punto di equilibrio rendono conto dei valori medi delle due popolazioni nel movimento lungo una traiettoria, possiamo enunciare una terza legge

### 3. Legge di perturbazione delle medie

*Se si prelevano entrambe le specie, ciascuna proporzionalmente al numero degli individui che la compongono, il valor medio della specie preda aumenta e quello della specie predatrice diminuisce (purché il prelievo della preda non ecceda il suo tasso naturale di crescita).*

*Se si esegue un prelievo solo sulla specie predatrice ( $\alpha_1 = 0$ ,  $\alpha_2 > 0$ ) il livello medio dei predatori non cambia*

$$\bar{N}_{2S} = \bar{N}_{2S} = \frac{\varepsilon_1}{p}$$

*mentre cresce il livello medio delle prede*

$$\bar{N}_{1S} = \frac{\varepsilon_2 + \alpha_2}{\eta p}$$

*Se si esegue un prelievo soltanto sulla specie preda ( $\alpha_1 > 0$ ,  $\alpha_2 = 0$ ), con un tasso di prelievo inferiore al tasso naturale di crescita ( $\alpha_1 < \varepsilon_1$ ), il livello medio della preda non cambia e diminuisce quello della specie predatrice.*

*Se il tasso di prelievo della preda eccede il suo tasso naturale di crescita ( $\alpha_1 > \varepsilon_1$ ) entrambe le specie sono destinate all'estinzione.*

**OSSERVAZIONE** Il livello di equilibrio e il valor medio delle prede in un periodo non dipendono dal prelievo operato sulle prede, ma crescono all'aumentare del prelievo  $\alpha_2$  operato sui predatori.

Il livello di equilibrio e il valor medio dei predatori in un periodo non dipendono dal prelievo operato sui predatori, ma diminuiscono al crescere del prelievo  $\alpha_1$  operato sulle prede.

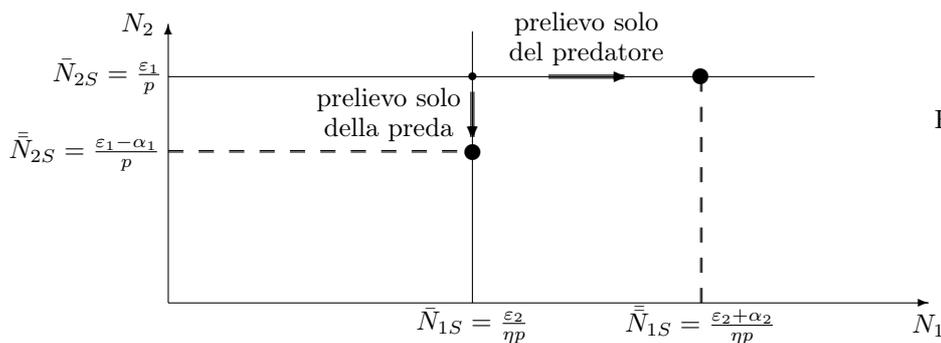


Figura 7.1.9

## 7.2 Predazione con accrescimento logistico delle prede

Ipotizziamo ora che, in assenza di predatori, la preda si accresca secondo un modello logistico

$$\dot{N}_1 = \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) N_1,$$

dove  $K_1$  indica la capacità portante. Il predatore, isolato dalla preda, segue invece una dinamica malthusiana

$$\dot{N}_2 = -\varepsilon_2 N_2.$$

Introducendo il medesimo tipo di interazione preda/predatore del modello di Volterra, ricaviamo le equazioni

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) N_1 - pN_1N_2 \\ \dot{N}_2 = -\varepsilon_2 N_2 + \eta p N_1 N_2 \end{cases} \quad (7.10)$$

### 7.2.1 Punti di equilibrio

Si ottengono risolvendo il sistema di equazioni

$$\begin{aligned} N_1 \left[ \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - pN_2 \right] &= 0 \\ N_2 [-\varepsilon_2 + \eta p N_1] &= 0 \end{aligned}$$

**Caso “3”** Se  $K_1 > \frac{\varepsilon_2}{\eta p}$ , si hanno **tre** punti di equilibrio nel quadrante positivo:

$$\begin{aligned} \bar{P}_0 &= (0, 0) \\ \bar{P}_{K_1} &= (K_1, 0) \\ \bar{P}_1 &= \left( \frac{\varepsilon_2}{\eta p}, \frac{\varepsilon_1}{p} \left(1 - \frac{\varepsilon_2}{\eta p K_1}\right) \right) \end{aligned}$$

**Caso “2”** Se  $K_1 < \frac{\varepsilon_2}{\eta p}$ , i punti di equilibrio nel quadrante positivo sono **due**:

$$\begin{aligned} \bar{P}_0 &= (0, 0) \\ \bar{P}_{K_1} &= (K_1, 0) \end{aligned}$$

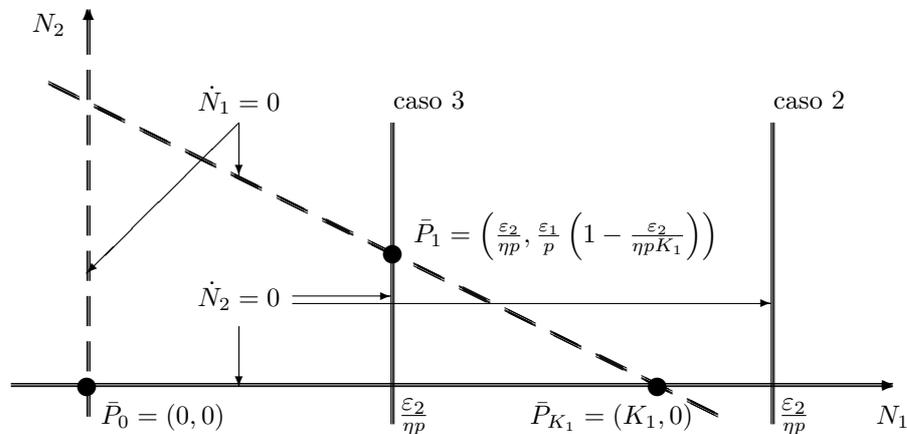


figura 7.2.1

## 7.2.2 Stabilità dell'equilibrio

La matrice jacobiana del sistema (7.10) è

$$J = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\varepsilon_1 \frac{N_1}{K_1} - pN_2 & -pN_1 \\ \eta p N_2 & -\varepsilon_2 + \eta p N_1 \end{bmatrix}$$

Valutandola nell'origine, otteniamo

$$J(\bar{P}_0) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & -\varepsilon_2 \end{bmatrix},$$

quindi, sia nel caso 1 che nel caso 2, l'equilibrio nell'origine è instabile perché  $J(\bar{P}_0)$  presenta un autovalore positivo.

Valutandola in  $\bar{P}_{K_1}$ , si ricava

$$J(\bar{P}_{K_1}) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\varepsilon_1 & -pK_1 \\ 0 & -\varepsilon_2 + \eta p K_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -pK_1 \\ 0 & \varepsilon_2 \left( -1 + \frac{\eta p K_1}{\varepsilon_2} \right) \end{bmatrix}$$

Se  $\frac{\eta p K_1}{\varepsilon_2} < 1$  (due punti di equilibrio), la matrice  $J(\bar{P}_{K_1})$  ha entrambi gli autovalori negativi, quindi  $\bar{P}_{K_1}$  è punto di equilibrio asintoticamente stabile. Se invece  $\frac{\eta p K_1}{\varepsilon_2} > 1$  (tre punti di equilibrio), l'equilibrio in  $\bar{P}_{K_1}$  è instabile.

Infine, quando  $\frac{\eta p K_1}{\varepsilon_2} > 1$ , nel primo quadrante si ha un terzo punto di equilibrio in  $\bar{P}_1$ . La matrice jacobiana valutata in  $\bar{P}_1$

$$J(\bar{P}_1) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\varepsilon_1 \frac{\varepsilon_2}{\eta p K_1} - p \frac{\varepsilon_1}{p} \left( 1 - \frac{\varepsilon_2}{\eta p K_1} \right) & -\frac{p\varepsilon_2}{\eta p} \\ \eta p \frac{\varepsilon_1}{p} \left( 1 - \frac{\varepsilon_2}{\eta p K_1} \right) & -\varepsilon_2 + \eta p \frac{\varepsilon_2}{\eta p} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\eta p K_1} & -\frac{\varepsilon_2}{\eta} \\ \eta \varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{p K_1} & 0 \end{bmatrix}$$

ha polinomio caratteristico

$$\Delta_{J(\bar{P}_1)}(s) = s^2 + \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\eta p K_1} s + \varepsilon_1 \varepsilon_2 \left( 1 - \frac{\varepsilon_2}{\eta p K_1} \right),$$

i cui coefficienti sono tutti positivi. Quindi gli autovalori di  $J(\bar{P}_1)$  hanno parte reale negativa e  $\bar{P}_1$  è di equilibrio asintoticamente stabile.

OSSERVAZIONE Nel caso "3", il discriminante dell'equazione  $\Delta_{J(\bar{P}_1)}(s) = 0$

$$\frac{\varepsilon_1^2 \varepsilon_2^2}{\eta^2 p^2 K_1^2} - 4\varepsilon_1 \varepsilon_2 \left( 1 - \frac{\varepsilon_2}{\eta p K_1} \right)$$

è negativo se

$$\frac{\varepsilon_2}{\eta p K_1} \left( \frac{\varepsilon_1}{\eta p K_1} + 4 \right) < 4.$$

Tale condizione si verifica se

$$\eta p K_1 > \frac{\varepsilon_2}{2} + \sqrt{\frac{\varepsilon_2^2}{4} + \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{4}},$$

cioè se  $K_1$  è abbastanza grande.

Quando il discriminante è negativo, la matrice  $J(\bar{P}_1)$  ha due autovalori complessi coniugati  $\sigma \pm j\omega$  con  $\sigma < 0$ , ed è quindi simile ad un miniblocco asintoticamente stabile, del tipo  $\begin{bmatrix} \sigma & \omega \\ -\omega & \sigma \end{bmatrix}$ , nella forma reale di Jordan. Le traiettorie intorno a  $\bar{P}_1$  sono allora quelle caratteristiche di un fuoco stabile.

- Nodo in  $P_1$  se

$$\varepsilon_2 < p\eta K_1 < \frac{\varepsilon_2}{2} + \sqrt{\frac{\varepsilon_2^2}{4} + \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{4}}$$

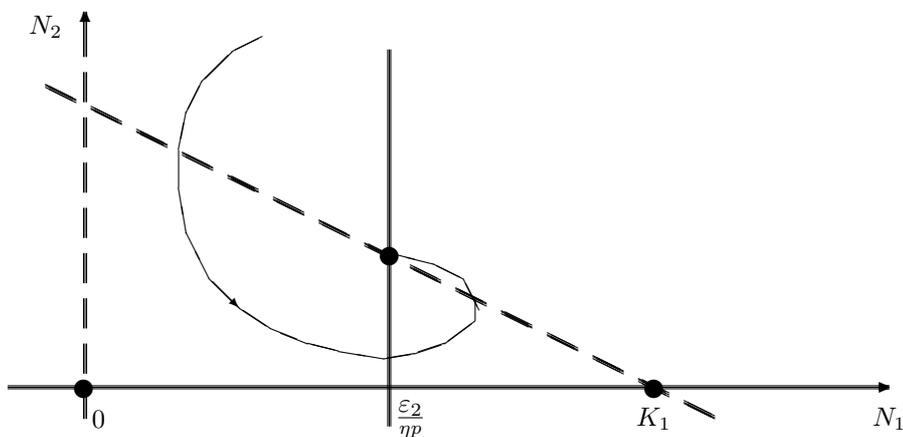


figura 7.2.2

- Fuoco in  $P_1$  se

$$p\eta K_1 > \frac{\varepsilon_2}{2} + \sqrt{\frac{\varepsilon_2^2}{4} + \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{4}}$$

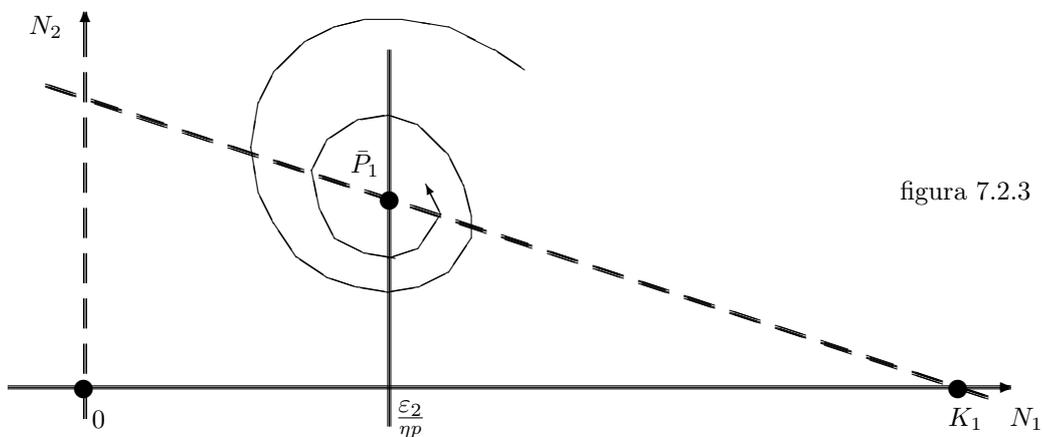


figura 7.2.3

### 7.3 \* Modello preda predatore di Kolmogorov

Kolmogorov<sup>8</sup> introdusse un modello matematico alquanto generale per l'interazione preda/predatore, descritto da una coppia di equazioni differenziali del tipo

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1 F(N_1, N_2) = f(N_1, N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 G(N_1, N_2) = g(N_1, N_2) \end{cases} \quad (7.11)$$

con  $F(\cdot, \cdot)$  e  $G(\cdot, \cdot)$  continue e dotate di derivate parziali prime continue, ed enucleò alcune condizioni che garantiscono per (7.11) la presenza di un ciclo limite asintoticamente stabile.

<sup>8</sup>nel 1936, sulla "Rivista Italiana degli Attuari"

### 7.3.1 Struttura del modello

• **Ipotesi su  $F$  (tasso di accrescimento pro capite della preda)**

1.  $\frac{\partial F}{\partial N_2} < 0$  :

fissato il livello  $N_1$  della preda, il suo tasso di accrescimento pro capite diminuisce al crescere del numero dei predatori.

2.  $N_1 \frac{\partial F}{\partial N_1} + N_2 \frac{\partial F}{\partial N_2} < 0$  :

la derivata di  $F$  nella direzione della retta passante per 0 e per  $(N_1, N_2)$  è negativa, quindi il tasso di accrescimento pro capite della preda diminuisce quando entrambe le popolazioni aumentano conservando costante la distribuzione di una rispetto all'altra.

OSSERVAZIONE La condizione (2) e la condizione "speculare" (2') sulla dinamica del predatore si possono giustificare immaginando che un habitat venga improvvisamente ristretto per effetto di qualche causa esterna. Allora le densità  $N_1$  e di  $N_2$  aumentano, rimanendo costante il loro rapporto e, come conseguenza, i predatori hanno da percorrere distanze più piccole per cacciare le prede e ciascuna di queste verrà inseguita da un maggior numero di predatori. Le prede risulteranno svantaggiate dall'aumento della densità mentre i predatori ne trarranno beneficio.

3.  $F(0, H_2) = 0$  con  $H_2 > 0$ .

Applicando il teorema della funzione implicita<sup>9</sup>, e tenuto conto della condizione (1), consegue l'esistenza di un intorno di  $(0, H_2)$  in cui l'equazione  $F(N_1, N_2) = 0$  ammette come soluzione i punti del grafico di una funzione continua  $N_2 = \psi(N_1)$  soddisfacente  $\psi(0) = H_2$ . Significato ecologico: se la popolazione dei predatori è grande, essa è in grado di bloccare la crescita della preda anche quando questa è rara.

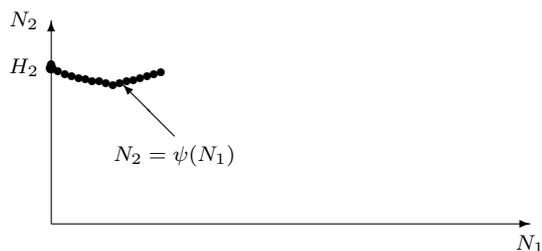


figura 7.3.1

4.  $F(0, 0) > 0$ :

quando le popolazioni sono piccole, per continuità il segno di  $F(N_1, N_2)$  si conserva e la preda ha un tasso di accrescimento positivo.

5.  $F(K_1, 0) = 0$  con  $K_1 > 0$ :

in assenza di predatori c'è una capacità portante per la preda.

Sulla base delle ipotesi fin qui introdotte, siamo in grado di procedere in figura 7.3.2 ad un tracciamento qualitativo della **curva isoclina**  $F(N_1, N_2) = 0$

- a) Lungo la semiretta  $s$ , essendo  $\frac{\partial F}{\partial N_2} < 0$ , la funzione  $F$  assume valori negativi.
- b) Lungo il raggio  $r$  uscente dall'origine. la funzione  $F$  è decrescente, positiva nell'origine e negativa all'intersezione fra  $r$  e  $s$ : quindi  $F$  si annulla in unico punto situato fra l'origine e l'intersezione fra  $r$  e  $s$ .
- c) Se  $\theta$  è l'angolo che  $r$  forma con l'asse delle ascisse e  $d(\theta)$  la distanza dall'origine del punto in cui  $F$  si annulla, abbiamo  $d(0) = K$ ,  $d(\frac{\pi}{2}) = H_2$ , con  $d$  funzione continua e derivabile di  $\theta$  e la funzione

$$d : \left[0, \frac{\pi}{2}\right] \rightarrow \mathbb{R} : \theta \mapsto d(\theta)$$

fornisce in coordinate polari l'equazione dell'isoclina  $F(N_1, N_2) = 0$ .

<sup>9</sup>Sia  $F(\cdot, \cdot)$  continua con le derivate parziali prime. Se  $F(\bar{N}_1, \bar{N}_2) = 0$  e  $\frac{\partial F}{\partial N_2} \neq 0$  in  $(\bar{N}_1, \bar{N}_2)$ , nell'intorno di  $(\bar{N}_1, \bar{N}_2)$  il luogo degli zeri di  $F(\cdot, \cdot)$  è il grafico di una funzione  $N_2 = \psi(N_1)$  soddisfacente la condizione  $\psi(\bar{N}_1) = \bar{N}_2$  e dotata di derivata  $\frac{d\psi}{dN_1} = -\frac{\partial F}{\partial N_1} / \frac{\partial F}{\partial N_2}$

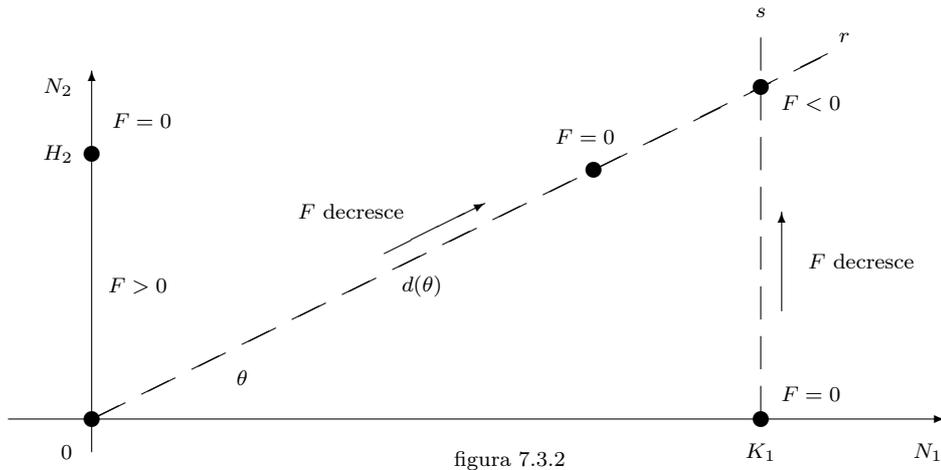


figura 7.3.2

• **Ipotesi su  $G$  (tasso di accrescimento pro capite del predatore)**

1'.  $\frac{\partial G}{\partial N_2} < 0$  e per ogni  $N_1$  esiste  $N_2$  per cui  $G(N_1, N_2) < 0$ :

per un fissato livello  $N_1$  della preda, il tasso di crescita pro capite dei predatori diminuisce al crescere della loro popolazione e diventa negativo quando si superi una capacità portante (effetto di tipo "logistico").

2'.  $\frac{\partial G}{\partial N_1} N_1 + \frac{\partial G}{\partial N_2} N_2 > 0$  per  $N_1 > 0$ :

la derivata di  $G$  nella direzione della retta passante per 0 e per  $(N_1, N_2)$  è positiva, quindi  $G$  cresce quando crescono entrambe le popolazioni mantenendo costante la distribuzione relativa. Ne consegue che la crescita dei predatori è favorita da alti livelli delle popolazioni.

3'.  $G(H_1, 0) = 0$  con  $0 < H_1 < K_1$ :

in un intorno del punto<sup>10</sup>  $(H_1, 0)$  il luogo degli zeri di  $G$  è una curva regolare  $N_2 = \phi(N_1)$ : la crescita dei predatori è impedita, anche se essi sono estremamente rari, quando l'abbondanza della preda scende sotto un valore critico  $H_1$ . Tale valore critico risulta inferiore alla "capacità portante"  $K_1$  dell'ambiente nei riguardi della preda (altrimenti nel sistema i predatori sparirebbero).

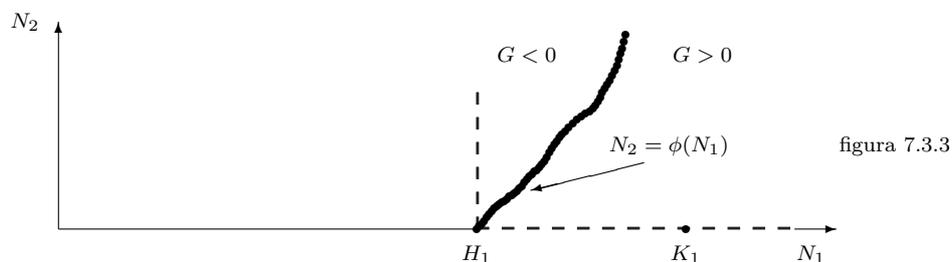


figura 7.3.3

Procediamo in figura 7.3.4 al tracciamento qualitativo della **curva isocline**  $G(N_1, N_2) = 0$

<sup>10</sup>grazie all'ipotesi 1', per il teorema della funzione implicita

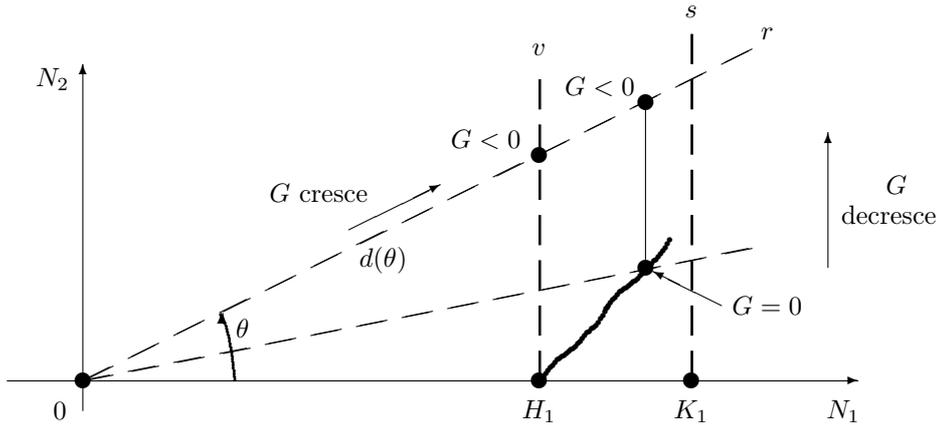


figura 7.3.4

- a) Nella striscia a sinistra della semiretta  $v$  si ha  $G(N_1, N_2) < 0$
- b) Lungo ciascun raggio  $r$  uscente dall'origine la funzione  $G$  è crescente; quindi  $G$  si annulla in al più un punto, situato a destra della semiretta  $v$ , lungo la quale  $G$  assume valori negativi.
- c) Poichè  $\frac{\partial G}{\partial N_2} < 0$ , se indichiamo con  $d(\theta)$  la distanza dall'origine del punto in cui si annulla  $G$  lungo la semiretta di ascissa angolare  $\theta$ ,  $d(\theta)$  è funzione crescente di  $\theta$ . In alternativa, può verificarsi che

$$\text{caso (i)} \quad d \rightarrow \infty \text{ quando } \theta \rightarrow \frac{\pi}{2}$$

oppure

$$\text{caso (ii)} \quad d \rightarrow \infty \text{ quando } \theta \rightarrow \bar{\theta} < \frac{\pi}{2},$$

mentre  $d(\theta)$  non è definito per  $\theta \geq \bar{\theta}$ .

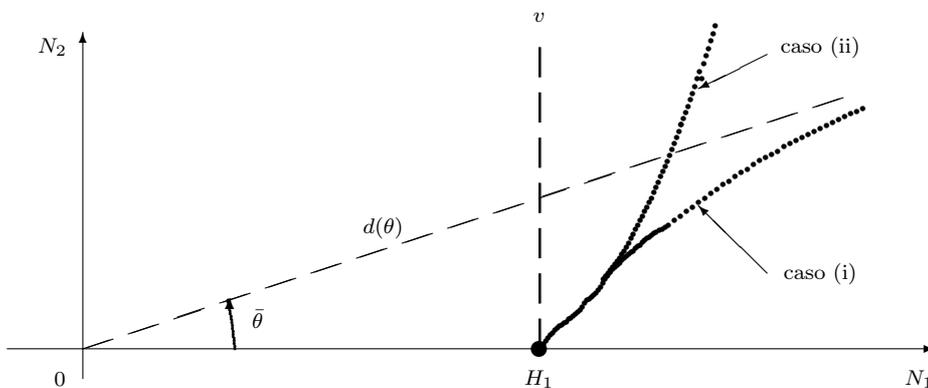


figura 7.3.5

### • Punti di equilibrio

In entrambi i casi di figura 7.3.5, tenuto conto dei caratteri qualitativi che abbiamo attribuito alle curve isocline  $F(N_1, N_2) = 0$  e  $G(N_1, N_2) = 0$ , esse hanno un'unica<sup>11</sup> intersezione nel punto  $E$  (vedi Figura 7.3.6), mentre i punti di equilibrio del sistema sono le soluzioni del sistema di equazioni

$$f(N_1, N_2) = N_1 F(N_1, N_2) = 0 \quad (7.12)$$

$$g(N_1, N_2) = N_2 G(N_1, N_2) = 0 \quad (7.13)$$

ovvero i tre punti  $(0, 0)$ ,  $(K_1, 0)$ ,  $E = (E_1, E_2)$ .

<sup>11</sup> Infatti (per 2 e 2') lungo il raggio uscente dall'origine e passante per  $E$  l'unico punto di intersezione è  $E$ . Ogni altro raggio uscente dall'origine interseca la semiretta verticale di ascissa  $E_1$  in un punto  $(E_1, N_2)$  in cui (per 1 e 1')  $G$  e  $F$  sono diversi da zero ed hanno il medesimo segno: quindi (ancora per 2 e 2') lungo tale raggio  $F$  e  $G$  non hanno punti di annullamento comuni.

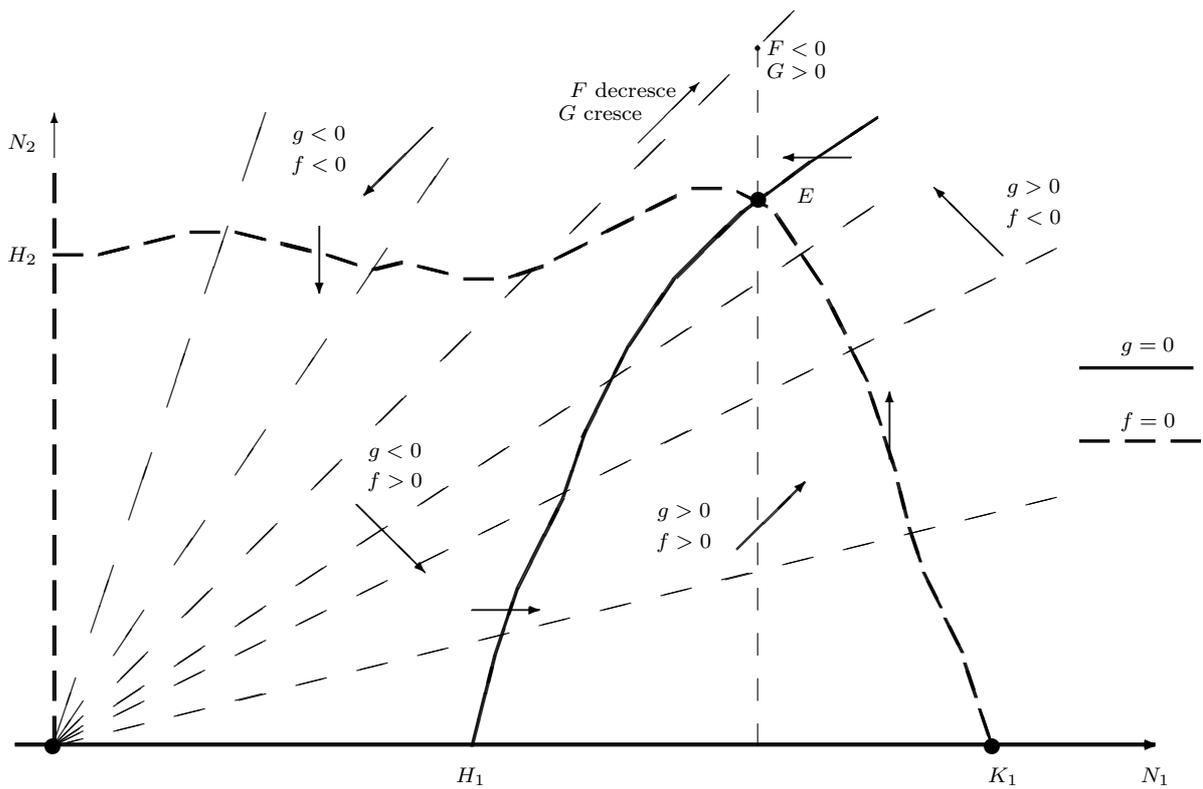


figura 7.3.6

### 7.3.2 Stabilità dei punti di equilibrio

La matrice jacobiana delle funzioni  $f$  e  $g$  è

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} F(N_1, N_2) + N_1 \frac{\partial F}{\partial N_1} & N_1 \frac{\partial F}{\partial N_2} \\ N_2 \frac{\partial G}{\partial N_1} & G(N_1, N_2) + N_2 \frac{\partial G}{\partial N_2} \end{bmatrix}.$$

Abbiamo così

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} F(0, 0) & 0 \\ 0 & G(0, 0) \end{bmatrix}.$$

Per (4),  $F(0, 0)$  è positivo. Per (3'),  $G(H_1, 0)$  è nullo e per (2'), con  $N_2 = 0$ ,  $\frac{\partial G}{\partial N_1}$  è positivo. Quindi  $G(0, 0)$  è negativo e l'origine è un punto di sella (figura 7.3.7), instabile.

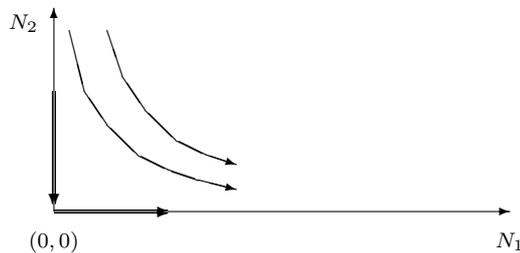


figura 7.3.7

Quanto al punto  $(K_1, 0)$ , abbiamo

$$J(K_1, 0) = \begin{bmatrix} K_1 \frac{\partial F(K_1, 0)}{\partial N_1} & K_1 \frac{\partial F(K_1, 0)}{\partial N_2} \\ 0 & G(K_1, 0) \end{bmatrix}.$$

Per (2'), con  $N_2 = 0$  si ha  $\frac{\partial G}{\partial N_1} > 0$ , quindi da  $G(H_1, 0) = 0$  segue  $G(K_1, 0) > 0$ . D'altra parte, per (2) con  $N_2 = 0$ ,  $\frac{\partial F}{\partial N_1}$  è negativo. Quindi anche il punto  $(K_1, 0)$  è punto di sella, necessariamente instabile.

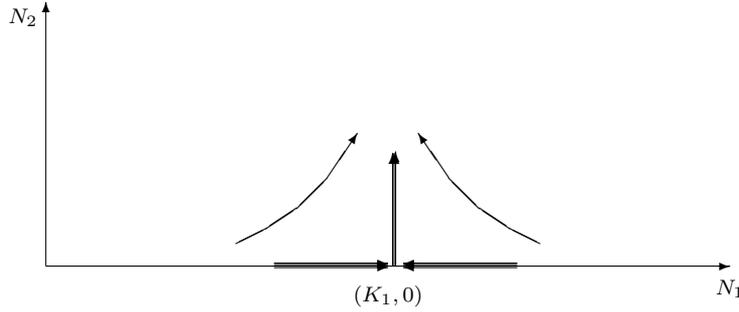


figura 7.3.8

Infine, nel punto  $E = (E_1, E_2)$  la matrice jacobiana

$$J(E_1, E_2) = \begin{bmatrix} E_1 \frac{\partial F(E_1, E_2)}{\partial N_1} & E_1 \frac{\partial F(E_1, E_2)}{\partial N_2} \\ E_2 \frac{\partial G(E_1, E_2)}{\partial N_1} & E_2 \frac{\partial G(E_1, E_2)}{\partial N_2} \end{bmatrix}.$$

ha polinomio caratteristico

$$\Delta(s) = s^2 + \left( -E_1 \frac{\partial F}{\partial N_1} - E_2 \frac{\partial G}{\partial N_2} \right) s + E_1 E_2 \left( \frac{\partial F}{\partial N_1} \frac{\partial G}{\partial N_2} - \frac{\partial F}{\partial N_2} \frac{\partial G}{\partial N_1} \right)$$

e la stabilità asintotica in  $E$  è garantita se sono positivi i coefficienti di  $\Delta(s)$ .

Per l'ipotesi (2) si ha

$$N_1 \frac{\partial F}{\partial N_1} < -N_2 \frac{\partial F}{\partial N_2} \quad (7.14)$$

e dalle ipotesi (1') e (2') segue

$$0 < -N_2 \frac{\partial G}{\partial N_2} < N_1 \frac{\partial G}{\partial N_1}, \quad (7.15)$$

quindi, tenuto conto che  $-N_2 \frac{\partial F}{\partial N_2}$  è positivo per l'ipotesi (1), si conclude facilmente che il termine noto di  $\Delta(s)$  è positivo.

Dobbiamo allora concludere che l'equilibrio in  $E$  è asintoticamente stabile se il coefficiente  $E_1 \frac{\partial F}{\partial N_1} + E_2 \frac{\partial G}{\partial N_2}$  è negativo, mentre è instabile se il coefficiente è positivo. Per l'ipotesi (1'), l'instabilità è quindi legata al verificarsi della condizione

$$\frac{\partial F}{\partial N_1} > \frac{E_2}{E_1} \left( -\frac{\partial G}{\partial N_2} \right) > 0. \quad (7.16)$$

Per il teorema della funzione implicita, la derivata della funzione  $N_2 = \phi(N_1)$  che fornisce gli zeri di  $F(N_1, N_2)$  nell'intorno di  $E$  è data da

$$\frac{d\phi}{dN_1} = -\frac{\frac{\partial F}{\partial N_1}}{\frac{\partial F}{\partial N_2}}$$

Dividendo la (7.16) per  $-\frac{\partial F}{\partial N_2}$  (che è positivo) si ricava allora la condizione

$$\frac{d\phi}{dN_1} = -\frac{\frac{\partial F}{\partial N_1}}{\frac{\partial F}{\partial N_2}} > \frac{E_2}{E_1} \frac{\frac{\partial G}{\partial N_2}}{\frac{\partial F}{\partial N_2}} > 0$$

Perché  $E$  non sia asintoticamente stabile, l'intersezione fra le isocline  $F = 0$  e  $G = 0$  deve avvenire in un punto in cui l'isoclina  $F = 0$  è crescente, e con pendenza sufficientemente elevata.

Si noti infine che, essendo positivo il prodotto delle radici di  $\Delta(s)$ , il punto  $E$  non può essere punto di sella, quindi sarà un nodo o un fuoco, stabile o instabile a seconda del segno del coefficiente del termine di primo grado in  $\Delta(s)$ .

### 7.3.3 Cicli nella dinamica delle due popolazioni

Da quanto abbiamo finora visto e utilizzando le proprietà dell'insieme limite di una traiettoria piana (si veda l'Appendice alla fine del capitolo) possiamo trarre alcune conclusioni.

- C'è soltanto un punto di equilibrio  $E$  all'interno del quadrante positivo. Il quadrante risulta diviso, dalle isocline che si intersecano in  $E$ , in quattro regioni, in ciascuna delle quali  $\dot{N}_1$  e  $\dot{N}_2$  assumono segno costante;

- Per  $t \rightarrow +\infty$  le orbite che convergono nel punto di sella  $(K_1, 0)$  sono due traiettorie rettilinee situate sull'asse  $N_2 = 0$ ; inoltre, per la struttura dell'insieme delle orbite nell'intorno di un punto di sella, ci sono altre due orbite (una delle quali peraltro nel quadrante  $N_1 > 0, N_2 < 0$ ) che convergono in  $(K_1, 0)$  per  $t \rightarrow -\infty$ .

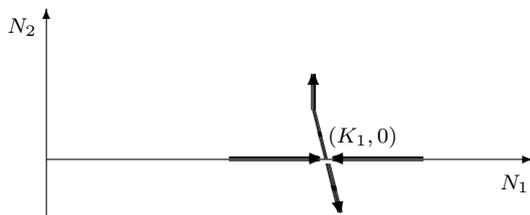


figura 7.3.9

Consideriamo allora, per  $t \rightarrow +\infty$ , l'orbita  $\bar{\gamma}$  che converge a  $(K_1, 0)$  quando  $t \rightarrow -\infty$ .

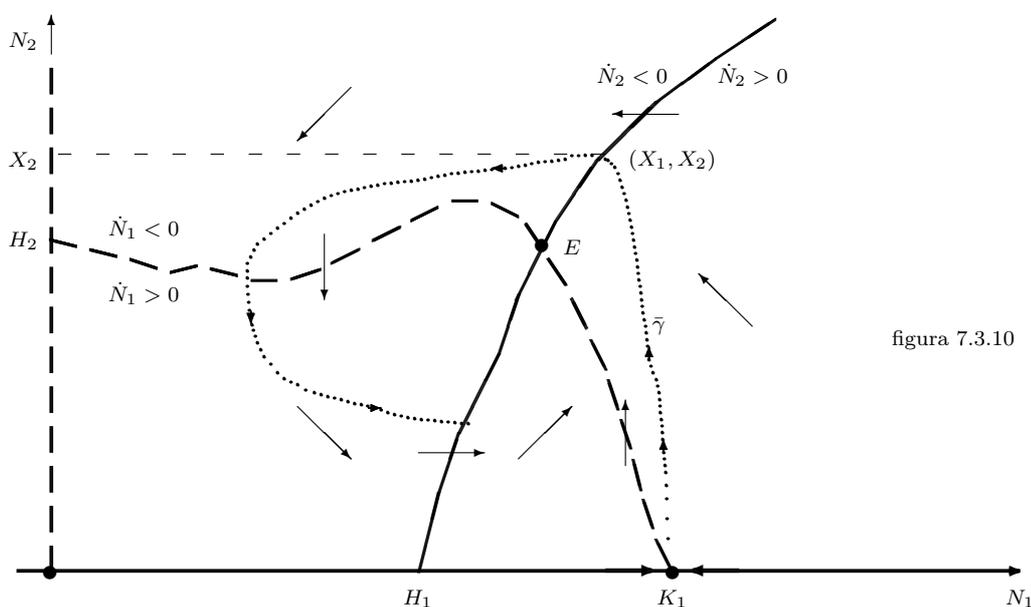


figura 7.3.10

Essa necessariamente incontra una prima volta l'isoclina  $G = 0$ , poi l'isoclina  $F = 0$  (si veda la figura 7.3.10), pertanto la traiettoria è contenuta in un compatto<sup>12</sup> quindi ha un insieme limite  $\omega(\bar{\gamma})$  non vuoto.

Per il teorema di Poincaré-Bendixon, l'insieme limite  $\omega(\bar{\gamma})$  può consistere del solo punto di equilibrio  $E$  (caso (a) del teorema), oppure di una traiettoria chiusa intorno a cui si avvolge a spirale la traiettoria  $\bar{\gamma}$  (seconda ipotesi del caso (b)).

Non è invece possibile che  $\bar{\gamma}$  sia una curva chiusa (prima ipotesi del caso (b)) né che  $\omega(\bar{\gamma})$  soddisfi la condizione del caso (c) (perché?).

- Concludendo, se il coefficiente del termine di primo grado in  $\Delta(s)$  è positivo, il movimento lungo  $\bar{\gamma}$  tende al punto di equilibrio  $E$ .  
 Se il coefficiente è negativo,  $\omega(\bar{\gamma})$  è un ciclo limite per  $\bar{\gamma}$  ed ogni traiettoria originata esternamente a  $\omega(\bar{\gamma})$  si avvolge a spirale intorno a  $\omega(\bar{\gamma})$  restandone all'esterno.  
 Per le traiettorie che iniziano internamente a  $\omega(\bar{\gamma})$  e in punti diversi da  $E$ , non è possibile affermare niente di più di quanto precisato nella alternativa (b) del teorema di Poincaré-Bendixon, a meno di introdurre ulteriori ipotesi su  $F$  e  $G$ . In altre parole, ogni traiettoria entro  $\omega(\bar{\gamma})$  è una traiettoria periodica oppure si avvolge a spirale intorno a una traiettoria periodica, ma quest'ultima può non coincidere con  $\omega(\bar{\gamma})$ .  
 Nel caso in cui  $\omega(\bar{\gamma})$  sia l'unica traiettoria periodica, essa ha carattere globalmente stabile per il sistema: le popolazioni oscillano, raggiungendo asintoticamente una condizione di regime permanente, che si ripristina qualora la dinamica venga perturbata.

<sup>12</sup> delimitato in figura 7.3.10 dal tratto  $(K_1, 0) - (X_1, X_2)$  della curva  $\bar{\gamma}$ , dal tratto  $(0, X_2) - (X_1, X_2)$  e dagli assi coordinati

### 7.3.4 Il paradosso dell'arricchimento

Come si è visto, l'esistenza del ciclo limite è legata alla forma dell'isoclina  $F(N_1, N_2) = 0$ : se esiste un tratto in cui essa ha pendenza positiva e se viene tagliata dall'isoclina  $G(N_1, N_2) = 0$  in un punto dove tale pendenza è abbastanza grande, allora il punto di intersezione non è asintoticamente stabile ed esiste un movimento periodico.

Connesso a queste proprietà è il cosiddetto paradosso dell'arricchimento, che descriviamo brevemente.

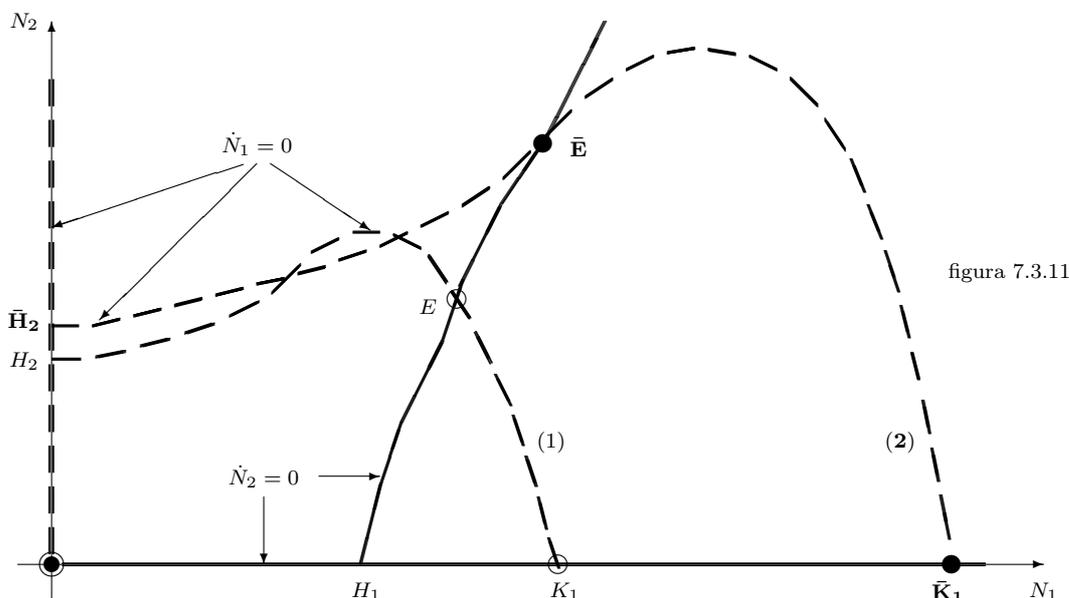


figura 7.3.11

Si supponga che, in corrispondenza a determinate condizioni ambientali, l'isoclina  $F = 0$  abbia l'andamento (1), riportato nella figura 7.3.11 e che l'isoclina  $G = 0$  tagli la (1) in un punto  $E$ , dove la pendenza di  $F = 0$  è negativa. In questo caso, l'equilibrio in  $E$  è asintoticamente stabile e sono assenti movimenti periodici.

Si supponga poi di modificare le condizioni ambientali, rendendole adatte al sostentamento di una maggiore popolazione di prede (arricchimento ambientale). Si può ammettere che la curva (1) si modifichi nella curva (2): è aumentata la capacità portante  $K_1$ , è cresciuta anche la densità di predatori  $\bar{H}_2$  che può inibire la crescita della preda per bassi livelli di preda.

Poichè la curva  $G = 0$  è rimasta immutata (il predatore non è in relazione diretta con l'ambiente ma lo è con la preda), il punto di equilibrio si sposta in  $\bar{E}$ , sul tratto in cui l'isoclina  $F = 0$  ha pendenza positiva. L'arricchimento ambientale può indurre pertanto fenomeni oscillatori persistenti nelle popolazioni.

## 7.4 Predatori di prede non riproduttive (scavengers)

Supponiamo ora che le risorse (= la preda) di cui si nutre il predatore siano individui che hanno superato l'età riproduttiva, oppure carogne di animali morti, oppure detriti di natura organica: in ogni caso, organismi non più in condizione di riprodursi.

La dinamica della preda si modella ipotizzando che questa sia mantenuta da un flusso costante  $\omega$ , proveniente dall'esterno dell'ecosistema o dalle classi di età riproduttive, che il predatore non è in grado di predare.

Se indichiamo con  $N_1$  il livello della preda, in assenza di predatori la sua variazione in  $dt$  è data da

$$dN_1 = \omega dt - \delta N_1 dt$$

dove  $\delta N_1 dt$  rappresenta la quota di preda che degrada verso condizioni che la rendono non più utilizzabile dal predatore (da individui vivi e non riproduttivi in carogne, oppure da carogne in detriti organici, ecc.).

Per il livello  $N_2$  dei predatori manteniamo la dinamica del modello di Volterra, ottenendo quindi le equazioni

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = \omega - \delta N_1 - p N_1 N_2 \\ \dot{N}_2 = -\varepsilon_2 N_2 + \eta p N_1 N_2 \end{cases} \quad (7.17)$$

### 7.4.1 Stati di equilibrio

Sono stati di equilibrio le soluzioni non negative del sistema

$$\begin{cases} 0 = \omega - \delta N_1 - p N_1 N_2 \\ 0 = (-\varepsilon_2 + \eta p N_1) N_2 \end{cases}$$

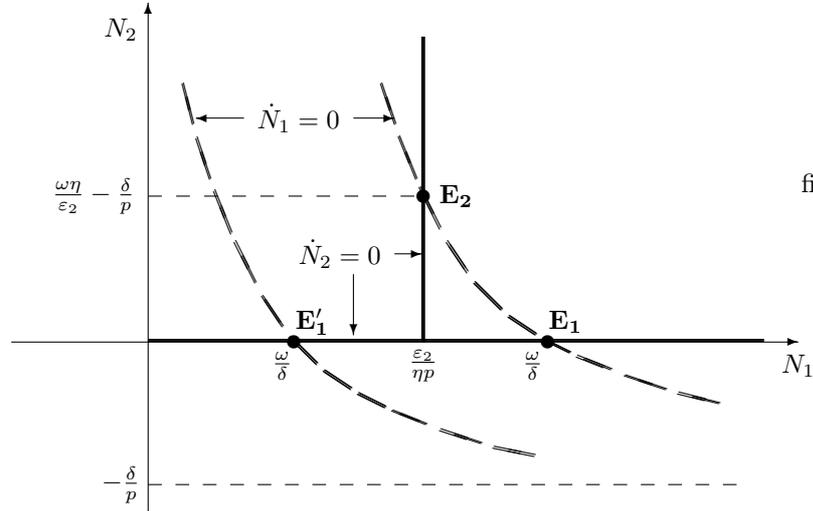


figura 7.4.1

ovvero le coppie  $(N_1, N_2) \in \mathbb{R}_+^2$  che risolvono il sistema di equazioni

$$\begin{cases} N_2 = \frac{\omega}{p N_1} - \frac{\delta}{p} \\ 0 = N_2 \left( N_1 - \frac{\varepsilon_2}{\eta p} \right) \end{cases} .$$

Le soluzioni della seconda equazione sono i punti dell'asse  $N_2 = 0$  e della retta  $N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\eta p}$  che appartengono al primo quadrante, quelle della prima equazione sono i punti di un ramo di iperbole avente per assi la retta  $N_2 = -\frac{\delta}{p}$  e la retta  $N_1 = 0$  e che appartengono al primo quadrante.

Un primo punto di equilibrio è allora l'intersezione fra il ramo di iperbole e l'isoclina  $N_2 = 0$

$$E_1 = \left( \frac{\omega}{\delta}, 0 \right)$$

L'intersezione fra il ramo di iperbole e la retta  $N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\eta p}$  in

$$E_2 = \left( \frac{\varepsilon_2}{\eta p}, \frac{\omega \eta}{\varepsilon_2} - \frac{\delta}{p} \right)$$

è un punto di equilibrio ammissibile se entrambe le sue coordinate sono non negative, ovvero se

$$\frac{\omega}{\delta} \geq \frac{\varepsilon_2}{\eta p} \quad (7.18)$$

ed è distinto da  $E_1$  se la diseuguaglianza (7.18) è stretta.

Si noti che l'origine non è mai punto di equilibrio, a causa del flusso costante  $\omega$  in ingresso al sistema.

## 7.4.2 Stabilità dell'equilibrio

La matrice jacobiana del sistema

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\delta - pN_2 & -pN_1 \\ \eta p N_2 & -\varepsilon_2 + \eta p N_1 \end{bmatrix}.$$

in  $E_1$  è una matrice triangolare

$$J\left(\frac{\omega}{\delta}, 0\right) = \begin{bmatrix} -\delta & -\frac{p\omega}{\delta} \\ 0 & -\varepsilon_2 + \frac{\eta p \omega}{\delta} \end{bmatrix}.$$

L'autovalore  $-\varepsilon_2 + \frac{\eta p \omega}{\delta}$  è negativo se  $\frac{\eta p \omega}{\delta} < \varepsilon_2$ , quindi se (7.18) non è soddisfatta e il sistema ammette  $E_1$  come unico punto di equilibrio.

In questo caso l'equilibrio in  $E_1$  è asintoticamente stabile e il predatore è destinato all'estinzione.

Quanto all'equilibrio in  $E_2 = \left(\frac{\varepsilon_2}{\eta p}, \frac{\omega \eta}{\varepsilon_2} - \frac{\delta}{p}\right)$ , la matrice jacobiana

$$J\left(\frac{\varepsilon_2}{\eta p}, \frac{\omega \eta}{\varepsilon_2} - \frac{\delta}{p}\right) = \begin{bmatrix} -\frac{p\omega\eta}{\varepsilon_2} & -\frac{\varepsilon_2}{p} \\ \eta p \left(\frac{\omega \eta}{\varepsilon_2} - \frac{\delta}{p}\right) & 0 \end{bmatrix}$$

ha polinomio caratteristico

$$\Delta(s) = s^2 + \frac{p\omega\eta}{\varepsilon_2}s + \varepsilon_2 p \left(\frac{\omega \eta}{\varepsilon_2} - \frac{\delta}{p}\right) = s^2 + bs + c. \quad (7.19)$$

Esso è hurwitziano<sup>13</sup> se e solo se  $\frac{\eta \omega p}{\delta} - \varepsilon_2 > 0$ , ossia quando esistono due punti di equilibrio distinti.

In questo caso gli autovalori della matrice jacobiana in  $E_2$  hanno entrambi parte reale negativa e l'equilibrio in  $E_2$  è asintoticamente stabile.

**OSSERVAZIONE** In assenza di predatore, la preda (non riproduttiva!) soddisfa l'equazione  $\dot{N}_1 = \omega - \delta N_1$ , che ha soluzione

$$N_1(t) = N_1(0)e^{-\delta t} + \int_0^t e^{-\delta(t-\sigma)} \omega d\sigma = \left(N_1(0) - \frac{\omega}{\delta}\right) e^{-\delta t} + \frac{\omega}{\delta}$$

Quindi  $\frac{\omega}{\delta}$  è il livello di saturazione della preda in assenza di predatore.

Le due specie coesistono se  $\frac{\omega}{\delta} > \frac{\varepsilon_2}{\eta p}$  cioè se il livello di saturazione della preda supera il livello (di preda) al di sotto del quale il tasso di accrescimento del predatore diventa negativo.

## 7.4.3 Traiettorie

- Caso  $\frac{\omega}{\delta} < \frac{\varepsilon_2}{\eta p}$  (un unico punto di equilibrio).

Le traiettorie, rappresentate in figura 7.4.2, convergono al nodo stabile  $E$

<sup>13</sup>ovvero con coefficienti tutti positivi

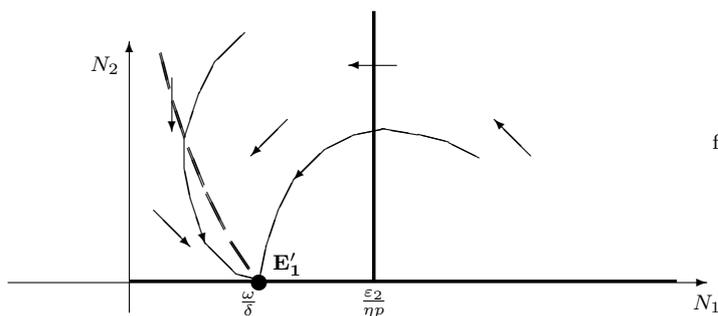


figura 7.4.2

- Caso  $\frac{\omega}{\delta} < \frac{\varepsilon_2}{\eta p}$  (due punti di equilibrio).

Le traiettorie, rappresentate in figura 7.4.3 e 7.4.4, convergono al punto di equilibrio  $E'$ . Esso risulta essere un nodo stabile se in (7.19) si ha  $b^2 - 4c > 0$ , un fuoco stabile se si ha  $b^2 - 4c < 0$ .

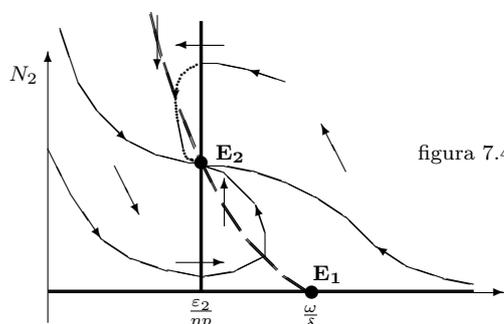


figura 7.4.3

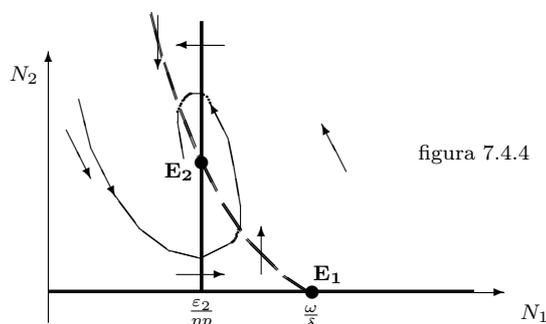


figura 7.4.4

- ESERCIZIO 7.4.1 Si determinino le condizioni perché in  $E_2$  si abbia un fuoco.

‡ *Cenno di soluzione. Il discriminante del polinomio caratteristico vale*

$$\left(\frac{p\omega\eta}{\varepsilon_2}\right)^2 - 4\varepsilon_2\left(\frac{p\omega\eta}{\varepsilon_2}\right) + 4\varepsilon_2\delta$$

e, posto  $x = p\omega\eta/\varepsilon_2$ , si devono determinare i valori di  $x$  in corrispondenza ai quali risulta

$$\phi(x) := x^2 - 4\varepsilon_2x + 4\varepsilon_2\delta < 0. \quad (7.20)$$

Le radici dell'equazione  $\phi(x) = 0$  sono

$$x_{\pm} = 2\varepsilon_2\left(1 \pm \sqrt{1 - \frac{\delta}{\varepsilon_2}}\right)$$

Se  $\delta > \varepsilon_2$  le radici non sono reali e  $\phi(x)$  è comunque positivo.

Se  $\delta < \varepsilon_2$  le radici sono reali e distinte, e la funzione  $\phi(x)$  assume valori negativi se  $x_- < x < x_+$ . Risultando inoltre  $\delta < \frac{p\omega\eta}{\varepsilon_2}$  (per l'esistenza di  $E_2$ ), si ottiene infine la condizione

$$\max\left\{2\varepsilon_2\left(1 + \sqrt{1 - \frac{\delta}{\varepsilon_2}}\right), \delta\right\} < \frac{p\omega\eta}{\varepsilon_2} < 2\varepsilon_2\left(1 + \sqrt{1 - \frac{\delta}{\varepsilon_2}}\right) \quad (7.21)$$

Si noti che vale la disuguaglianza  $\delta < 2\varepsilon_2\left(1 + \sqrt{1 - \frac{\delta}{\varepsilon_2}}\right)$ . Perché?

## 7.5 Risposta funzionale del predatore

Nei modelli considerati finora, eccettuato quello di Kolmogorov, si ipotizza che ciascun predatore nel tempo  $dt$  divori un numero di prede che cresce linearmente con la densità

della preda<sup>14</sup>:

$$\frac{dN_2}{N_2} = (-\varepsilon_2 + \eta p N_1) dt \quad (7.22)$$

Questa ipotesi è inverosimile se  $N_1$  è molto elevato, essendovi un limite al numero di prede che il singolo individuo predatore è in grado di mangiare nell'unità di tempo. In particolare, il numero di prede attaccate e divorate non può essere proporzionale al numero  $N_1$  di prede presenti perché:

- un predatore che sta divorando o digerendo una preda non ne attacca altre;
- un parassitoide, che ha depositato un uovo nella preda, è in grado di depositarne un altro soltanto dopo che è trascorso un opportuno intervallo di tempo.

Si dice *risposta funzionale del predatore* la relazione che esprime il numero di prede  $E$  mangiate nell'unità di tempo da un predatore come funzione della densità<sup>15</sup>  $N_1$  delle prede.

C.S.Holling, studiando la risposta funzionale (negli anni 60 del secolo scorso) individuò tre tipologie di risposta:

- tipo 1: dapprima lineare, poi con plateau brusco;

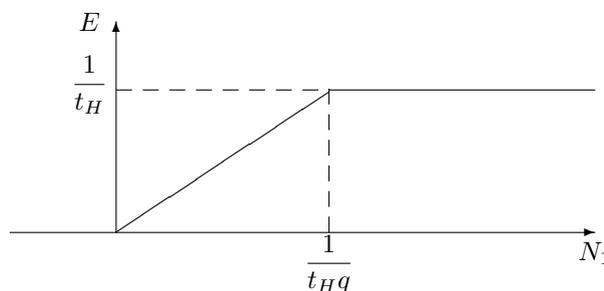


figura 7.5.1

- tipo 2: concava con plateau;

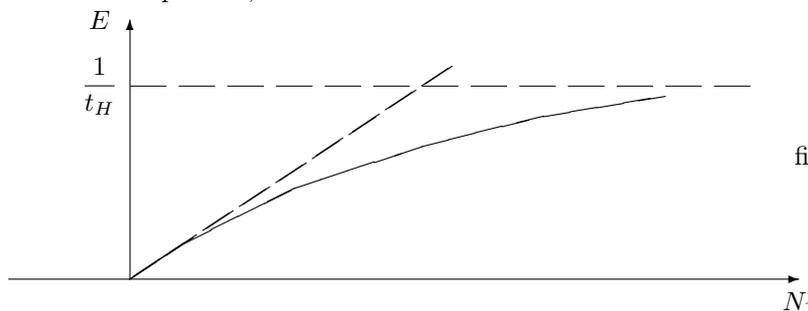


figura 7.5.2

- tipo 3: sigmoide con plateau.

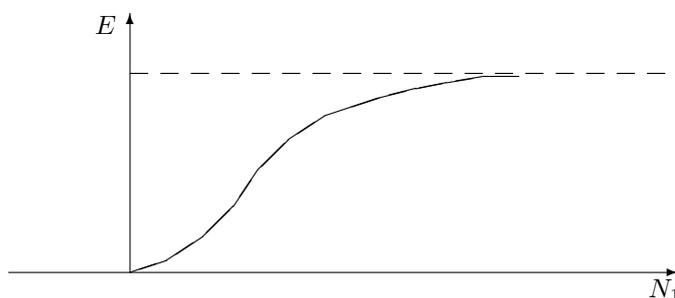


figura 7.5.3

<sup>14</sup> Nel modello di Kolmogorov, in cui risulta  $\frac{dN_2}{N_2} = G(N_1, N_2) dt$ , si richiede che  $G(\cdot, \cdot)$  soddisfi la condizione  $N_1 \frac{\partial G}{\partial N_1} + N_2 \frac{\partial G}{\partial N_2} > 0$ . Nel caso di (7.22) tale condizione si particularizza in  $\eta p N_1 > 0$  ed è ovviamente soddisfatta. La condizione di Kolmogorov è peraltro molto più debole: essa non implica affatto che  $G$  sia una funzione lineare di  $N_1$  e non dipenda da  $N_2$ , ma non implica nemmeno, come ipotizzeremo invece nel resto del paragrafo, che la risposta funzionale  $E = \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} \equiv G(N_1, N_2)$  sia funzione soltanto di  $N_1$

<sup>15</sup> ovvero del numero, se l'ambiente è fissato e di dimensione finita

e i meccanismi che danno luogo a ciascuna delle risposte.

### 7.5.1 Risposta di tipo 1 (animali filtratori)

Il primo tipo di risposta funzionale è tipica di specie filtratrici, che vivono in ambiente acquatico a contatto con il fondo. I filtratori<sup>16</sup> raccolgono il nutrimento rimanendo ancorati al substrato e setacciando le particelle di cibo in sospensione nell'acqua.

Per dedurre la risposta funzionale, consideriamone l'attività di un individuo filtratore in un intervallo di tempo  $T$  fissato.

- Se nell'unità di tempo il volume di acqua filtrato è  $q$  e se  $N_1$  è la concentrazione della preda, nel tempo  $T$  le prede filtrate dal predatore sono pari a

$$F = qN_1T.$$

- Se ciascuna preda richiede un tempo  $t_H$  per essere manipolata<sup>17</sup>, le prede filtrate richiedono un tempo di manipolazione complessivo pari a

$$T_H = t_H F = t_H q N_1 T.$$

- Poiché si suppone che l'azione di manipolazione sia simultanea a quella di filtrazione,

- se il tempo  $T_H$  è inferiore al tempo  $T$ , ossia se  $N_1 \leq \frac{1}{t_H q}$ , tutte le prede filtrate possono essere mangiate. La quantità divorata in  $T$  coincide con la quantità filtrata  $F$  ed è pari a

$$D = qN_1T;$$

- se invece  $N_1 > \frac{1}{t_H q}$ , le prede filtrate  $F$  eccedono quelle che il predatore è in grado di manipolare e la quantità divorata in  $T$  è il rapporto fra il tempo totale  $T$  e il tempo necessario per manipolare una singola preda:

$$D = \frac{T}{t_H}.$$

Nell'unità di tempo le prede divorate dal singolo predatore sono allora (vedi figura 7.5.1)

$$E = \begin{cases} qN_1 & \text{se } N_1 \leq \frac{1}{t_H q} \\ \frac{1}{t_H} & \text{se } N_1 > \frac{1}{t_H q} \end{cases}$$

### 7.5.2 Risposta di tipo 2 (ricerca attiva della preda)

Il secondo tipo di risposta funzionale riguarda il predatore che ricerca attivamente la preda muovendosi sul territorio. Il tempo dedicato dal predatore a nutrirsi risulta allora suddiviso in due parti, che non possono essere simultanee:

- un periodo di ricerca della preda;

<sup>16</sup> I filtratori appartengono a numerosi phyla e sono più numerosi là dove le correnti trasportano particelle nutritive provenienti da grandi aree di raccolta. Utilizzano ciglia, muco adesivo o entrambi per intrappolare le particelle alimentari e trasportarle alla bocca. Gli artropodi, che mancano di ciglia, utilizzano reti costituite da peli e setole

<sup>17</sup>“H(andle)” ~ trattata e ingoiata

- un periodo di “manipolazione” della preda (inseguimento, ingestione e digestione).

Se indichiamo con  $T$  il tempo complessivamente dedicato a nutrirsi, esso è somma di

- un tempo  $T_S$  speso nell’attività di ricerca della preda (search);
- un tempo  $T_H$  speso nell’attività manipolatoria (handling)

ovvero

$$T = T_S + T_H.$$

Deduciamo ora la risposta funzionale

- Denotando con  $N_1$  (la densità del)le prede e  $q$  il volume spazzato nell’unità di tempo dal predatore, nel tempo  $T_S$  le prede che esso incontra sono  $N_1qT_S$ . Se  $p_A$  è la probabilità che una preda, una volta incontrata, sia assalita con successo, il numero di prede trovate e aggredite con successo nel tempo  $T$  è pari a

$$D = p_AqN_1T_S$$

- Se  $t_H$  è il tempo necessario per manipolare (catturare, uccidere, ingerire e digerire) una preda, il tempo necessario per manipolare le  $D$  prede aggredite con successo è pari a

$$T_H = t_H D = t_H p_A q N_1 T_S$$

In definitiva, per nutrirsi delle  $D$  prede il predatore investe

$$T_S + t_H p_A q N_1 T_S = (1 + t_H p_A q N_1) T_S$$

unità del suo tempo. Nell’unità di tempo il numero  $E$  delle prede di cui si nutre è dato dall’**equazione di Holling**:

$$E = \frac{D}{(1 + t_H p_A q N_1) T_S} = \frac{p_A q N_1 T_S}{(1 + t_H p_A q N_1) T_S} = \frac{p_A q N_1}{1 + t_H p_A q N_1}. \quad (7.23)$$

Se  $N_1$  è piccolo, in (7.23) il termine  $t_H p_A q N_1$  è trascurabile rispetto all’unità e si ottiene  $E \sim p_A q N_1$ . Poiché la derivata della funzione  $E(N_1)$  nell’origine è  $p_A q$ , quando la preda è scarsa il numero di prede divorate nell’unità di tempo da ciascun predatore è prodotto di due fattori: la mobilità  $q$  e la probabilità di successo (esperienza)  $p_A$ .

Per grandi valori di  $N_1$ , invece, il livello di saturazione (i.e. il massimo numero di prede che un predatore riesce a divorare nell’unità di tempo) coincide con l’inverso del tempo di manipolazione: se la preda è molto abbondante, il tempo speso per la ricerca diventa trascurabile rispetto a quello speso per la manipolazione.

Per concludere, notiamo infine che i parametri della risposta funzionale nel modello di Holling dipendono:

- dalla qualità della preda: prede di dimensione maggiore possono indurre un  $t_H$  più elevato e una  $p_A$  più piccola;
- dalle condizioni del predatore: predatori più vecchi possono avere una minore mobilità ( $q \downarrow$ ), una maggiore esperienza e/o una minore efficacia nell’aggressione, ecc.).

### 7.5.3 Risposta di tipo 3 (parametri del modello dipendenti da $N_1$ )

In alcune specie, i parametri  $p_A$ ,  $q$  e  $t_H$  considerati sopra possono dipendere da  $N_1$ . Tale dipendenza può essere imputata a cause diverse: al crescere di  $N_1$

- può aumentare l’interesse con cui il predatore guarda alla popolazione delle prede;
- può aumentare il volume  $q$  spazzato nell’unità di tempo (il predatore si muove più velocemente)
- può crescere  $p_A$  (se le prede sono più vicine al predatore, questo ha maggiori probabilità

di successo).

Naturalmente al crescere di  $N_1$  questo effetto “a valanga” è infine controbilanciato da un effetto di saturazione.

Una formula utilizzata per il prodotto  $p_{Aq}$  è del tipo

$$p_{Aq} = \frac{aN_1}{1 + bN_1 + aN_1^2} \text{ con } a, b > 0. \quad (7.24)$$

In essa, per piccoli valori di  $N_1$  il prodotto cresce, per grandi valori tende a zero. Sostituendo (7.24) nell'equazione di Holling, si ottiene che il numero  $E$  di prede delle quali il predatore si nutre nell'unità di tempo:

$$E = \frac{[p_{Aq}]N_1}{1 + t_H[p_{Aq}]N_1} = \frac{\frac{aN_1^2}{1 + bN_1 + aN_1^2}}{1 + t_H \frac{aN_1^2}{1 + bN_1 + aN_1^2}} = \frac{aN_1^2}{1 + bN_1 + a(1 + t_H)N_1^2} \quad (7.25)$$

cui corrisponde una curva sigmoide.

- ESERCIZIO 7.6.1 In (7.25) si ha  $\frac{dE}{dN_1} = \frac{2aN_1}{(1 + bN_1 + a(1 + t_H)N_1^2)^2} > 0, \quad \forall N_1 > 0.$   
Per quale valore di  $N_1$  si ha il flesso  $\frac{d^2E}{dN_1^2} = 0$  ?

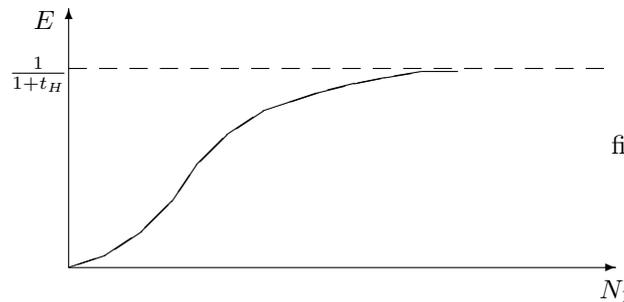


figura 7.5.4

## 7.6 Un modello preda-predatore con risposta funzionale

Consideriamo il caso di un predatore con risposta funzionale di Holling di tipo 2 e di una preda che, in assenza di predatori, soddisfa un'equazione logistica.

Se in (7.23) poniamo  $p := p_{Aq}$  e  $\tau := t_H p_{Aq}$ , la risposta funzionale del predatore assume la forma

$$E = \frac{pN_1}{1 + \tau N_1}$$

e perveniamo al modello

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = \varepsilon_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - \frac{pN_1}{1 + \tau N_1} N_2 = f_1(N_1, N_2) \\ \dot{N}_2 = -\varepsilon_2 N_2 + \eta \frac{pN_1}{1 + \tau N_1} N_2 = f_2(N_1, N_2) \end{cases}$$

### 7.6.1 Stati di equilibrio

I punti di equilibrio nel primo quadrante si trovano risolvendo in  $\mathbb{R}_+^2$  il sistema

$$\begin{cases} 0 = N_1 \left( \varepsilon_1 - \frac{\varepsilon_1}{K_1} - \frac{pN_2}{1 + \tau N_1} \right) \\ 0 = N_2 \left( -\varepsilon_2 + \eta \frac{pN_1}{1 + \tau N_1} \right) \end{cases} \quad (7.26)$$

La prima equazione ha per soluzioni

- i punti dell'asse  $N_1 = 0$
- i punti della parabola  $N_2 = \frac{\varepsilon_1}{p} \left( 1 - \frac{N_1}{K_1} \right) (1 + \tau N_1)$

che appartengono al quadrante positivo.

Per la seconda equazione, dobbiamo considerare

- i punti dell'asse  $N_2 = 0$ ;
- i punti della retta  $-(1 + \tau N_1)\varepsilon_2 + \eta p N_1 = 0$ , ovvero della retta  $N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau}$

nel quadrante positivo. È chiaro che la retta  $N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau}$  interseca il quadrante positivo se e solo se risulta  $\eta p > \varepsilon_2 \tau$ .

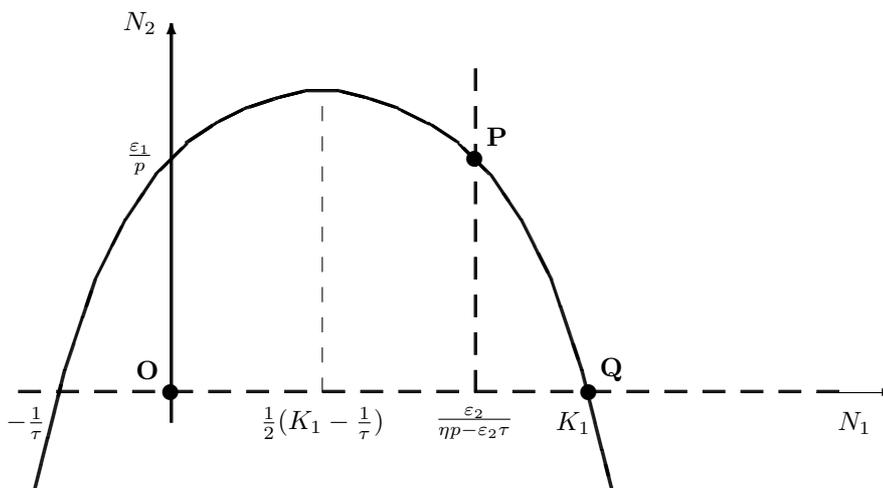


figura 7.6.1

OSSERVAZIONE Per il tracciamento della figura 7.6.1, si noti che

- la parabola ha la concavità verso il basso,
- l'ascissa e l'ordinata del vertice della parabola valgono rispettivamente  $\frac{1}{2}(K_1 - \frac{1}{\tau})$  e  $\frac{\varepsilon_1}{4p}(\tau K_1 + 2 + \frac{1}{\tau K_1})$
- una delle intersezioni (punto **Q**) della parabola con l'asse delle ascisse ha ascissa  $K_1$ , ovviamente positiva, l'altra ha ascissa  $-1/\tau$ , negativa.
- l'intersezione **P** della retta  $N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau}$  con la parabola è nel primo quadrante se  $0 < \frac{\varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau} < K_1$ , ovvero se valgono simultaneamente le disequazioni  $\eta p > \varepsilon_2 \tau$  e  $\varepsilon_2 < K_1(\eta p - \varepsilon_2 \tau)$ , ovvero se

$$\varepsilon_2 < \frac{\eta p K_1}{\tau K_1 + 1}. \quad (7.27)$$

Se vale la disequazione (7.27), nel primo quadrante ci sono tre punti di equilibrio: **P**, **Q** e l'origine **O**, se vale la disequazione opposta soltanto due: **Q** e **O**.

## 7.6.2 Stabilità degli stati di equilibrio

Ricorrendo allo jacobiano:

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - 2\varepsilon_1 \frac{N_1}{K_1} - N_2 \frac{p}{(1 + \tau N_1)^2} & -\frac{pN_1}{1 + \tau N_1} \\ N_2 \frac{\eta p}{(1 + \tau N_1)^2} & -\varepsilon_2 + \frac{\eta p N_1}{1 + \tau N_1} \end{bmatrix} \quad (7.28)$$

si verifica immediatamente che l'origine  $\mathbf{O}$  è sempre instabile.

Se vale la disuguaglianza opposta alla (7.27) e quindi gli unici punti di equilibrio sono  $\mathbf{O}$  e  $\mathbf{Q}$ , nel punto  $\mathbf{Q}$ , lo jacobiano

$$J(K_1, 0) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -\frac{pK_1}{1 + \tau K_1} \\ 0 & -\varepsilon_2 + \frac{\eta p K_1}{1 + \tau K_1} \end{bmatrix} \quad (7.29)$$

ha entrambi gli autovalori negativi e l'equilibrio in  $\mathbf{Q}$  è asintoticamente stabile.

Se invece vale la (7.27), l'equilibrio in  $\mathbf{Q}$  è instabile ed esiste nel quadrante positivo un ulteriore punto di equilibrio,  $\mathbf{P}$ , di coordinate

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau}, \quad N_2 = \frac{\varepsilon_1}{p} \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) (1 + \tau N_1) = \frac{\varepsilon_1}{p} \left(1 - \frac{\varepsilon_2}{(\eta p - \varepsilon_2 \tau) K_1}\right) \left(1 + \frac{\tau \varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau}\right).$$

Lo jacobiano

$$J\left(\frac{\varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau}, \frac{\varepsilon_1}{p} \left(1 - \frac{\varepsilon_2}{(\eta p - \varepsilon_2 \tau) K_1}\right) \left(1 + \frac{\tau \varepsilon_2}{\eta p - \varepsilon_2 \tau}\right)\right) = \begin{bmatrix} * & -\frac{\varepsilon_2}{\eta} \\ N_2 \frac{\eta p}{(1 + \tau N_1)^2} & 0 \end{bmatrix}$$

ha un polinomio caratteristico nel quale il termine noto è positivo. Applicando il criterio di linearizzazione, affinché l'equilibrio in  $\mathbf{P}$  risulti asintoticamente stabile il polinomio caratteristico deve avere tutti i coefficienti positivi, quindi nello jacobiano dovrà essere negativo<sup>18</sup> l'elemento  $*$  in posizione (1,1).

Se invece l'elemento  $*$  è positivo, l'equilibrio in  $\mathbf{P}$  è instabile e  $\mathbf{P}$  non è un punto di sella<sup>19</sup> perché il prodotto degli autovalori è positivo. Si può dimostrare che in questo caso, il sistema esibisce un ciclo limite  $\omega$  al cui interno è contenuto il punto  $\mathbf{P}$  e attorno ad  $\omega$  si avvolgono le traiettorie del sistema, convergendo verso  $\omega$  sia dall'interno che dall'esterno.

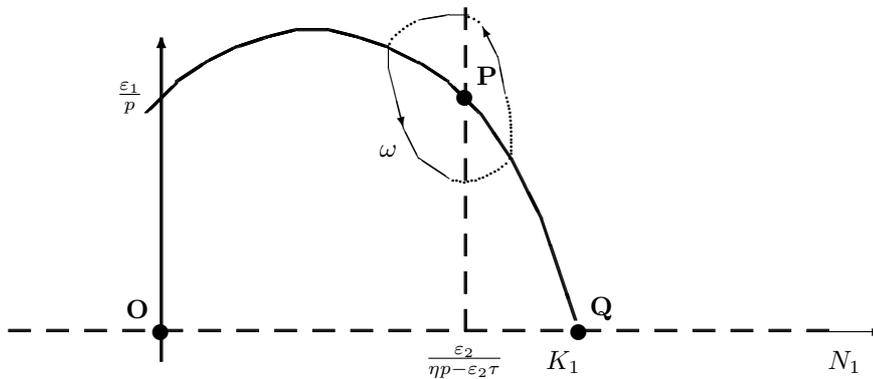


figura 7.6.2

Se invece  $\mathbf{P}$  è stabile l'andamento delle traiettorie è quello illustrato in figura.

<sup>18</sup>non considereremo il caso critico, in cui la matrice jacobiana ha un autovalore nullo e uno negativo.

<sup>19</sup>un punto di sella è caratterizzato da due autovalori di segno opposto

## 7.7 Effetto Allee sulla popolazione delle prede

Consideriamo ora il caso in cui il predatore ha una risposta funzionale  $E(N_1)$  dei tipi 1 o 2 considerati nel paragrafo 7.6, e supponiamo inoltre che il numero dei predatori  $N_2$  rimanga costante nel tempo ( $N_2(t) = P$ ) perché, quando  $N_1$  è scarso, essi possono sostentarsi divorando prede alternative.

Indicando con  $R(N_1)$  il tasso di crescita pro capite delle prede in assenza di predatori, si ottiene

$$\dot{N}_1 = R(N_1)N_1 - E(N_1)P.$$

In una situazione siffatta può insorgere il fenomeno della *depressione critica* della preda. Per rendercene conto, notiamo che  $E(N_1)$  è una funzione che satura e pertanto il “carico” del predatore  $P$  sulla preda non eccede un livello massimo  $E(N_1)P$ . D'altra parte, se ipotizziamo che la preda in isolamento abbia una dinamica a carattere logistico, quando è presente il predatore essa può sopravvivere in corrispondenza ai valori di  $N_1$  per i quali  $R(N_1)N_1$  eccede il carico esercitato dal predatore.

Se in prossimità dell'origine la pendenza della curva  $PE(N_1)$  eccede quella di  $N_1R(N_1)$  (vedi figura 7.7.1), quando le prede sono scarse la derivata  $\dot{N}_1$  risulta negativa e le prede si estinguono (effetto Allee).

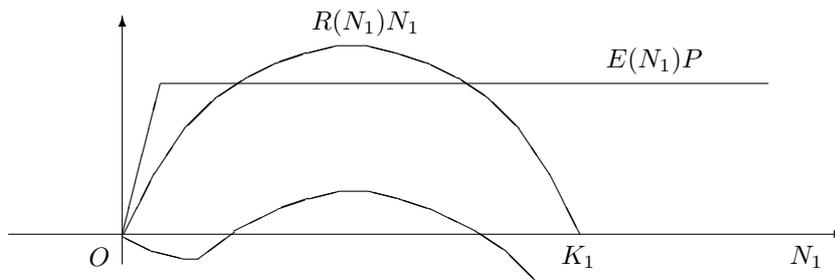


figura 7.7.1

## 7.8 Parassitoidi e ospiti: modello di Nicholson-Bailey

L'evoluzione di una coppia ospiti/parassitoidi è stata studiata da Nicholson e Bailey. Poiché il modello riguarda in generale popolazioni di insetti, la dinamica è caratterizzata dal succedersi di generazioni che non si sovrappongono e può essere adeguatamente rappresentata, a differenza dei modelli di predazione incontrati finora, da equazioni alle differenze.

### 7.8.1 Derivazione del modello

Supponiamo che all'inizio del periodo  $k$ -esimo

- la generazione  $k$ -esima degli ospiti (i.e. delle prede) consista di  $N_1(k)$  individui,
- la generazione  $k$ -esima dei parassitoidi consista di  $N_2(k)$  individui adulti,

e che durante il periodo  $k$ -esimo

- gli ospiti attaccati dai parassitoidi sono una frazione di  $N_1(k)$  pari ad  $A(k)$ .

Le ipotesi che determinano la dinamica del modello sono le seguenti:

- le generazioni degli ospiti, in assenza di parassitoidi, hanno una dinamica malthusiana, con tasso finito di crescita  $\lambda$ :

$$N_1(k+1) = \lambda N_1(k), \quad \lambda > 1; \tag{7.30}$$

– gli ospiti  $A(k)$  attaccati dai parassitoidi muoiono senza riprodursi e ciò porta a modificare la precedente equazione (7.30) in

$$N_1(k+1) = \lambda(N_1(k) - A(k)); \quad (7.31)$$

– i parassitoidi adulti all'inizio del periodo  $(k+1)$ -esimo sono una frazione costante  $\sigma$  ( $0 < \sigma < 1$ ) dei parassitoidi allo stadio larvale che emergono dagli ospiti attaccati alla generazione  $k$ -esima;

– il numero dei parassitoidi emergenti durante il periodo  $k$ -esimo coincide con il numero  $A(k)$  degli ospiti attaccati nel medesimo periodo: anche se un ospite può subire vari attacchi da parte dei parassitoidi, è soltanto il primo uovo deposto che si svilupperà a spese dell'ospite. Abbiamo così

$$N_2(k+1) = \sigma A(k). \quad (7.32)$$

Infine, per individuare la relazione che lega il numero  $A(k)$  di ospiti attaccati al livello complessivo degli ospiti  $N_1(k)$  e dei parassitoidi  $N_2(k)$ ,

– supponiamo che nell'arco di una generazione l'intervallo di attività dei parassitoidi abbia durata  $T$ ;

– per  $0 \leq t \leq T$ , indichiamo con  $p(t)$  la probabilità che al tempo  $t$  un ospite abbia subito almeno un attacco da parte della popolazione dei parassitoidi quando questa è rimasta attiva nell'intervallo  $[0, t]$ . Otteniamo allora

$$A(k) = N_1(k)p(T).$$

Per valutare  $p(T)$ , ipotizziamo che nel tempo infinitesimo  $dt$  la probabilità che un singolo ospite subisca (almeno) un incontro con i parassitoidi sia proporzionale al loro numero e a  $dt$ , ovvero valga  $\alpha N_2(k) dt$ .

Se  $p_0(t)$  è la probabilità che un ospite non incontri i parassitoidi durante l'intervallo  $[0, t]$ , si ha allora

$$\begin{aligned} p_0(t+dt) &= p_0(t)(1 - \alpha N_2(k)) dt \\ \frac{dp_0}{dt} &= \lim_{dt \rightarrow 0} \frac{p_0(t+dt) - p_0(t)}{dt} = -\alpha N_2(k)p_0(t) \end{aligned}$$

e, tenuto conto che  $p_0(0) = 1$ , si ottiene  $p_0(t) = e^{-\alpha N_2(k)t}$ .

Passando all'evento complementare,

$$p(t) = 1 - p_0(t) = 1 - e^{-\alpha N_2(k)t}$$

rappresenta la probabilità che l'ospite abbia incontrato almeno una volta i parassitoidi in  $[0, t]$  e da essa otteniamo la relazione che lega gli ospiti attaccati alla popolazione complessiva degli ospiti e dei parassitoidi

$$A(k) = N_1(k) \left(1 - e^{-\alpha N_2(k)T}\right) \quad (7.33)$$

Sostituendo in (7.31) e (7.32) la (7.33) e ponendo  $\alpha T = \beta$  si ricava il modello

$$\begin{cases} N_1(k+1) = \lambda(N_1(k) - A(k)) = \lambda N_1(k) e^{-\beta N_2(k)} \\ N_2(k+1) = \sigma A(k) = \sigma N_1(k) (1 - e^{-\beta N_2(k)}) \end{cases} \quad (7.34)$$

## 7.8.2 Stati di equilibrio

I punti di equilibrio sono le soluzioni del sistema

$$\begin{cases} N_1 = \lambda N_1 e^{-\beta N_2} \\ N_2 = \sigma N_1 (1 - e^{-\beta N_2}) \end{cases} \quad (7.35)$$

La prima equazione ha come soluzioni

$$N_1 = 0 \quad \text{e} \quad N_2 = \frac{\ln \lambda}{\beta}$$

Introducendo  $N_1 = 0$  nella seconda equazione, si trova  $N_2 = 0$ ; se introduciamo  $N_2 = \frac{\ln \lambda}{\beta}$ , otteniamo

$$\frac{\ln \lambda}{\beta} = \sigma N_1 \left(1 - e^{-\beta \frac{\ln \lambda}{\beta}}\right) = \sigma N_1 \left(1 - \frac{1}{\lambda}\right) = \frac{\sigma}{\lambda} N_1 (\lambda - 1).$$

e infine

$$N_1 = \frac{\lambda \ln \lambda}{\beta \sigma (\lambda - 1)}.$$

I punti di equilibrio sono perciò

$$\begin{aligned} E_0 &= (0, 0) \\ E_1 &= \left( \frac{\lambda \ln \lambda}{\beta \sigma (\lambda - 1)}, \frac{\ln \lambda}{\beta} \right). \end{aligned}$$

La matrice jacobiana del sistema

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \lambda e^{-\beta N_2} & -\beta \lambda N_1 e^{-\beta N_2} \\ \sigma (1 - e^{-\beta N_2}) & \beta \sigma N_1 e^{-\beta N_2} \end{bmatrix} \quad (7.36)$$

in  $E_0$  vale

$$J(E_0) = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Perciò  $E_0$  è instabile, essendo l'autovalore  $\lambda$  maggiore di 1. In  $E_1$  lo jacobiano (7.36) assume il valore<sup>20</sup>

$$J(E_1) = \begin{bmatrix} 1 & -\frac{\lambda \ln \lambda}{\sigma (\lambda - 1)} \\ \sigma \frac{\lambda - 1}{\lambda} & \frac{\ln \lambda}{\lambda - 1} \end{bmatrix}$$

ed ha polinomio caratteristico

$$z^2 - \frac{\lambda - 1 + \ln \lambda}{\lambda - 1} z + (\ln \lambda) \frac{\lambda}{\lambda - 1} = z^2 - a_1 z + a_0$$

Valendo la condizione  $\lambda > 1$ , l'equilibrio in  $E_1$  è sempre instabile. Infatti la stabilità asintotica del sistema linearizzato nell'intorno di  $E_1$  richiede che il polinomio  $z^2 - a_1 z + a_0$  abbia zeri con modulo minore di 1 (ovvero sia un *polinomio di Schur*) e ciò si verifica se e solo se la coppia di coefficienti  $(a_0, a_1)$  appartiene al triangolo (aperto) di figura 7.9.1. Nel caso in questione tale appartenenza non è verificata perché, quando  $\lambda$  è maggiore di 1, vale la diseuguaglianza<sup>21</sup>

$$a_0 = \frac{\lambda \ln \lambda}{\lambda - 1} > 1.$$

<sup>20</sup>si tenga conto che  $e^{-\beta N_2} = e^{-\beta \frac{\ln \lambda}{\beta}} = \frac{1}{\lambda}$ ,

<sup>21</sup>la diseuguaglianza equivale a

$$\lambda \ln \lambda > \lambda - 1 \quad (7.37)$$

Osservando che per  $\lambda = 1$  si ha  $\lambda \ln \lambda = \lambda - 1 = 0$  e tenuto conto che la derivata di  $\lambda \ln \lambda$  vale  $1 + \ln \lambda$  mentre quella di  $\lambda - 1$  vale 1, si verifica immediatamente che (7.37) è soddisfatta per ogni  $\lambda > 1$

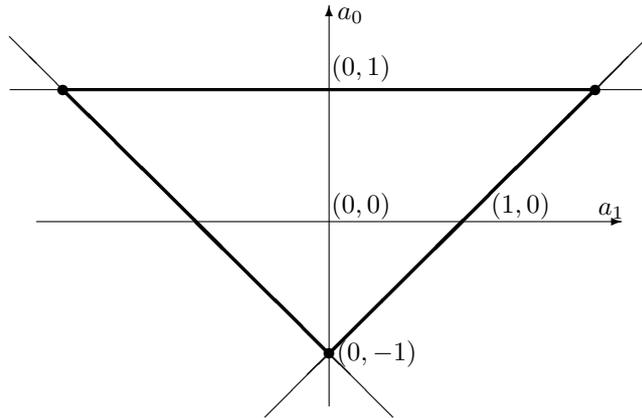


Figura 7.8.1

## 7.9 Complementi

Nello studio di un sistema non lineare discreto

$$\mathbf{x}(t+1) = \mathbf{f}(\mathbf{x}(t)) \quad (7.38)$$

o continuo

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = \mathbf{f}(\mathbf{x}(t)). \quad (7.39)$$

le informazioni riguardanti soltanto la stabilità o la convergenza nei punti di equilibrio sono spesso insufficienti per caratterizzare adeguatamente il comportamento dinamico. In questa appendice accenneremo alle nozioni di *insieme invariante* e di *insieme limite*, che possono rivelarsi utili per studiare la geometria delle traiettorie, e vedremo qual è la struttura degli insiemi limite nei sistemi continui di dimensione 2.

### 7.9.1 Insiemi invarianti e insiemi limite

**Definizione 7.9.1** [INSIEME INVARIANTE] *Un insieme  $\mathcal{I} \subseteq \mathbb{R}^n$  è un insieme invariante del sistema (7.38) o (7.39) se per ogni punto  $\mathbf{x} \in \mathcal{I}$  la traiettoria con inizio in  $\mathbf{x}$  è contenuta in  $\mathcal{I}$ .*

- Esempio 7.9.1**
- (i) L'insieme costituito da uno stato di equilibrio di un sistema è invariante.
  - ii) Una traiettoria è un insieme invariante.
  - iii) L'insieme (eventualmente vuoto) risultante dall'unione o dall'intersezione di un numero finito o infinito di insiemi invarianti è un insieme invariante.
  - iv) Un insieme è invariante se e solo se è unione insiemistica di traiettorie.

**Definizione 7.9.2** [PUNTO LIMITE E INSIEME LIMITE] *Sia  $\gamma \subset \mathbb{R}^n$  una traiettoria del sistema (7.38) o (7.39) e sia  $\mathbf{x}(\cdot)$  il movimento di cui essa è immagine.*

*Un punto  $\mathbf{p} \in \mathbb{R}^n$  è punto limite di  $\gamma$  se esiste una successione di istanti  $0 \leq t_1 < t_2 < \dots$ , con  $t_k \rightarrow +\infty$  quando  $k \rightarrow +\infty$ , tale che:*

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \mathbf{x}(t_k) = \mathbf{p}. \quad (7.40)$$

*L'insieme  $\omega(\gamma)$  dei punti limite della traiettoria  $\gamma$  è detto insieme limite di  $\gamma$ .*

- Esempio 7.9.2**
- (i) La traiettoria costituita da un punto di equilibrio coincide con il proprio insieme limite.

ii) Nel caso continuo, se l'evoluzione di stato del sistema è periodica di periodo  $T$  (i.e.  $\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}(t+T)$  per ogni  $t \geq 0$ ), l'insieme limite della traiettoria è costituito da tutti e soli gli stati raggiunti durante un periodo, i.e.

$$\omega(\gamma) = \{\mathbf{x}(t), t \in [0, T)\}.$$

iii) Nel caso discreto, se la traiettoria  $\gamma$  è costituita da un numero finito di punti allora  $\omega(\gamma)$  consta di un punto di equilibrio o di un sottoinsieme non vuoto di  $\gamma$ , che il sistema descrive periodicamente a partire da un certo istante  $\bar{t} \geq 0$ .

iv) Nel caso discreto, mentre la traiettoria  $\gamma$  ha cardinalità al più numerabile il suo insieme limite può avere la cardinalità del continuo.

L'insieme dei punti limite è dotato di alcune importanti proprietà<sup>22</sup>. Di particolare rilievo è il fatto che, al divergere del tempo, i punti di una traiettoria limitata tendono ad assumere distanza infinitesima da quelli del suo insieme limite, che pertanto rappresenta la "struttura asintotica" dell'evoluzione di stato del sistema.

**Teorema 7.9.3.** *Si supponga che in (7.38) o in (7.39) la funzione  $\mathbf{f}$  sia continua.*

*Per ogni traiettoria  $\gamma$ , l'insieme limite  $\omega(\gamma)$  è chiuso e invariante.*

*Se  $\gamma$  è limitata,  $\omega(\gamma)$  è un insieme non vuoto e compatto ed il movimento  $\mathbf{x}(\cdot)$  tende ad  $\omega(\gamma)$ , nel senso che la distanza  $d(\mathbf{x}(t), \omega(\gamma))$  dello stato  $\mathbf{x}(t)$  dall'insieme limite tende a zero quando  $t \rightarrow +\infty$ .*

*Nel caso di un sistema continuo (7.39), se  $\gamma$  è limitata allora  $\omega(\gamma)$  è un insieme connesso.*

**Esempio 7.9.3** Si consideri il seguente sistema

$$\begin{aligned}\dot{x}_1(t) &= x_1(t)(1 - x_1^2(t) - x_2^2(t)) - x_2(t) \\ \dot{x}_2(t) &= x_2(t)(1 - x_1^2(t) - x_2^2(t)) + x_1(t).\end{aligned}$$

Introducendo le coordinate polari  $r$  e  $\theta$  e ponendo

$$\begin{aligned}x_1 &= r \cos \theta \\ x_2 &= r \sin \theta\end{aligned}$$

le equazioni assumono la forma più semplice

$$\begin{aligned}\dot{r}(t) &= r(t)(1 - r^2(t)) \\ \dot{\theta}(t) &= 1\end{aligned}$$

È facile vedere che l'origine è l'unico stato di equilibrio del sistema e che la circonferenza  $r = 1$  è una traiettoria che il sistema descrive con moto periodico. Ogni stato iniziale diverso dall'origine e dai punti della circonferenza dà luogo ad una traiettoria limitata  $\gamma$  che si avvolge a spirale intorno alla circonferenza, tendendo asintoticamente ad essa. La circonferenza è pertanto l'insieme limite di  $\gamma$  ed è evidentemente un insieme connesso.

## 7.9.2 Sistemi continui del secondo ordine

Nel sistema continuo (7.39) il movimento  $\mathbf{x}(\cdot)$  a partire dallo stato iniziale  $\mathbf{x}(0)$  è *periodico di periodo  $T$*  se

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}(t + T), \quad \forall t \geq 0.$$

In questo caso la traiettoria corrispondente - una curva chiusa semplice  $\gamma$  nello spazio di stato - è detta *traiettoria periodica* o anche *traiettoria chiusa*.

Per un sistema non lineare continuo, il problema di stabilire l'eventuale esistenza di traiettorie periodiche e, più in generale, di insiemi limite costituiti da curve chiuse, è assai arduo. Si dispone di risultati semplici soltanto per sistemi del secondo ordine i.e.

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= f_1(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2 &= f_2(x_1, x_2),\end{aligned}\tag{7.41}$$

con  $f_1$  e  $f_2$  continue con le loro derivate prime, ai quali limitiamo la nostra attenzione.

<sup>22</sup>Per la dimostrazione, si rinvia agli Appunti di Teoria dei Sistemi

Il primo teorema, dovuto a Bendixon, fornisce una classificazione esaustiva della struttura dell'insieme limite delle traiettorie nel piano.

**Teorema 7.9.4** Se l'insieme limite  $\omega(\gamma)$  di una traiettoria  $\gamma$  del sistema (7.41) non è vuoto, allora esso appartiene a una delle seguenti classi, mutuamente esclusive:

1.  $\omega(\gamma)$  è un punto di equilibrio  $\mathbf{x}_e$  del sistema: al divergere di  $t$  la traiettoria  $\gamma$  si avvolge a spirale intorno a  $\mathbf{x}_e$ , oppure tende a  $\mathbf{x}_e$  secondo una direzione asintotica;

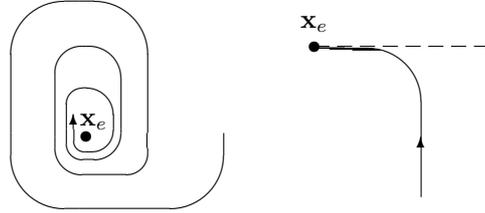


Figura 7.9.1

2.  $\omega(\gamma)$  è una traiettoria chiusa del sistema:  $\gamma$  coincide con  $\omega(\gamma)$ , e in tal caso il movimento del sistema è periodico, oppure si avvolge a spirale intorno a  $\omega(\gamma)$ , restando tutta esterna o tutta interna a  $\omega(\gamma)$ ;

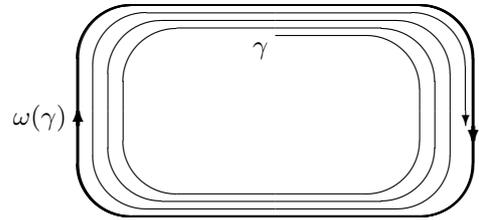


Figura 7.9.2

3.  $\omega(\gamma)$  non è una traiettoria del sistema:  $\omega(\gamma)$  consiste allora di una curva chiusa, frontiera di un insieme omeomorfo a un disco, comprende un insieme finito e non vuoto di punti di equilibrio  $\mathbf{x}_{e1}, \mathbf{x}_{e2}, \dots$  e alcune traiettorie del sistema, descritte quando  $t$  varia da  $-\infty$  a  $+\infty$  e dette *separatrici*, che connettono i punti di equilibrio. La traiettoria  $\gamma$  si avvolge a spirale intorno a  $\omega(\gamma)$ , restando tutta esterna o tutta interna a  $\omega(\gamma)$ .  $\square$

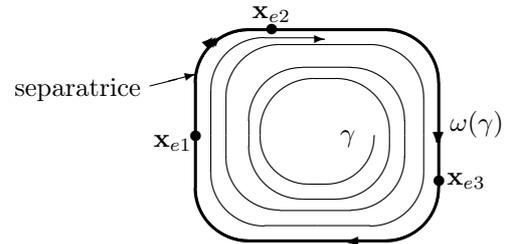


Figura 7.9.3

Conseguenza immediata del teorema di Bendixon è il seguente

**Corollario 7.9.5** Supponiamo che la regione chiusa  $\bar{W}$  sia priva di punti di equilibrio per il sistema (7.41). Se

- i)  $\bar{W}$  contiene una traiettoria limitata  $\gamma$ , oppure
- ii)  $\bar{W}$  è anulare e le traiettorie del sistema (7.41) che attraversano la sua frontiera sono tutte entranti, oppure tutte uscenti,

allora  $\bar{W}$  contiene una traiettoria periodica  $\gamma$ .

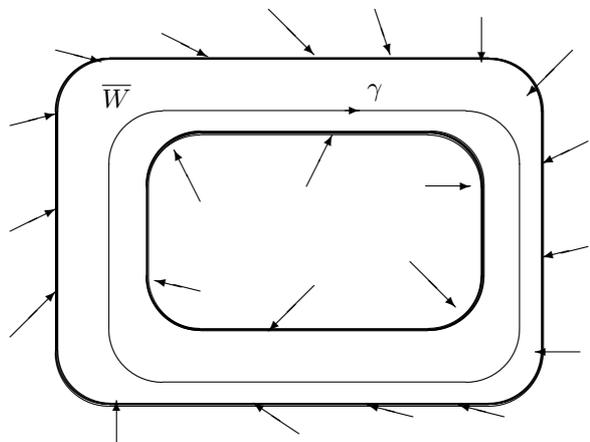


Figura 7.9.4

E' dovuto a Bendixon anche il seguente criterio, che consente di escludere la presenza di una traiettoria chiusa in una regione  $\bar{\Omega}$ .

Si noti che il criterio nega l'esistenza in  $\bar{\Omega}$  di un'intera traiettoria chiusa, non l'eventuale esistenza di traiettorie chiuse contenute parzialmente in  $\bar{\Omega}$ .

**Teorema 7.9.6** *Sia  $\bar{\Omega} \subset^2$  un disco chiuso, o una regione topologicamente omeomorfa a un disco chiuso, sul quale è definito il sistema (7.41). Se in  $\bar{\Omega}$*

$$\operatorname{div} \mathbf{f} = \frac{\partial f_1}{\partial x_1} + \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \quad (7.42)$$

*è ovunque non nulla, allora la regione  $\bar{\Omega}$  non contiene alcuna traiettoria chiusa né, più in generale, alcun insieme limite costituito da una curva chiusa.*

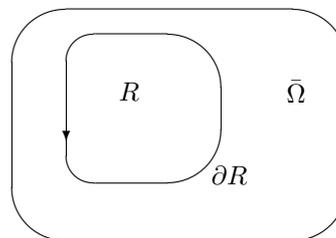


Figura 7.9.5

Riportiamo infine una importante vincolo fra le traiettorie periodiche e i punti di equilibrio

**Teorema 7.9.7** *Una traiettoria periodica  $\gamma$  ( $= \omega(\gamma)$ ) deve circondare almeno un punto di equilibrio. Inoltre, i punti di equilibrio circondati da  $\gamma$  non possono essere tutti punti di sella.*



## Capitolo 8

# Competizione interspecifica

Circa le modalità secondo cui può svolgersi la competizione fra due specie diverse (quindi, la competizione “interspecifica”), si possono ripetere le considerazioni e introdurre le medesime classificazioni che abbiamo visto a proposito della competizione intraspecifica: avremo quindi ancora una competizione per interferenza, una per sfruttamento di risorse comuni, etc.

La differenza essenziale è che gli individui in competizione si ripartiscono in due popolazioni diverse, dotate ciascuna di caratteristiche diverse di riproduzione e di sopravvivenza e di capacità diverse di utilizzare le risorse disponibili. Ciò può modificare nel tempo il rapporto fra le abbondanze delle due popolazioni e addirittura, a regime, può impedire la loro coesistenza.

### 8.1 Modello di Volterra: sfruttamento di una risorsa comune

– Indichiamo con  $c$  il livello della risorsa presente in un determinato ambiente e ipotizziamo che, in assenza di sfruttamento da parte delle specie consumatrici, esso si assesti sul valore  $c_0$ . Ipotizziamo inoltre che, se le due popolazioni consumatrici hanno numerosità  $N_1$  ed  $N_2$ , il livello della risorsa si porti istantaneamente al valore

$$c = c_0 - \gamma_1 N_1 - \gamma_2 N_2 \quad (8.1)$$

dove  $\gamma_1$  e  $\gamma_2$  sono i *tassi di consumo pro capite* degli individui delle due popolazioni. Si noti che, analogamente a quanto fatto nel caso della competizione intraspecifica, si suppone che ad ogni istante la risorsa sia in equilibrio con le popolazioni presenti in quell’istante.

– Indichiamo poi

- con  $E_i$ ,  $i = 1, 2$  la quantità di *risorsa utilizzata nell’unità di tempo* da un singolo individuo della popolazione  $i$ -esima;
- con  $\psi_i(E_i)$ ,  $i = 1, 2$  il *guadagno*, in termini di incremento del tasso di crescita pro capite della popolazione  $i$ -esima, a seguito dell’assunzione di  $E_i$
- con  $\mu_i$ ,  $i = 1, 2$  il tasso di mortalità della popolazione  $i$ -esima in assenza di risorsa.

Se ipotizziamo che  $\psi_i$  sia una funzione lineare di  $E_i$ ,  $i = 1, 2$ , ossia

$$\psi_i(E_i) = \eta_i E_i, \quad (\eta_i \text{ efficienza di trasformazione della specie } i\text{-esima})$$

e che le porzioni  $E_i$  utilizzate nell’unità di tempo da ciascun individuo siano proporzionali al livello delle risorse presenti, ovvero

$$E_i = f_i c$$

otteniamo il modello

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\mu_1 N_1 + \eta_1 f_1 (c_0 - \gamma_1 N_1 - \gamma_2 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = -\mu_2 N_2 + \eta_2 f_2 (c_0 - \gamma_1 N_1 - \gamma_2 N_2) N_2 \end{cases}$$

ovvero

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = (-\mu_1 + \eta_1 f_1 c_0) N_1 - \eta_1 f_1 \gamma_1 N_1^2 - \eta_1 f_1 \gamma_2 N_1 N_2 = [\varepsilon_1 - \chi_1 (\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2)] N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = (-\mu_2 + \eta_2 f_2 c_0) N_2 - \eta_2 f_2 \gamma_1 N_2 N_1 - \eta_2 f_2 \gamma_2 N_2^2 = [\varepsilon_2 - \chi_2 (\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2)] N_2 \end{cases} \quad (8.2)$$

in cui si sono introdotti i *coefficienti di conversione*

$$\chi_i = \eta_i f_i, \quad i = 1, 2.$$

e i *tassi istantanei di crescita*

$$\varepsilon_i = -\mu_i + \eta_i f_i c_0, \quad i = 1, 2,$$

che nel seguito supporremo entrambi positivi (se uno fosse negativo, la corrispondente popolazione sarebbe destinata comunque all'estinzione).

### 8.1.1 ... e rappresentare anche la competizione per interferenza?

Il modello (8.2) è un caso particolare di un modello più generale, in grado, come vedremo, di rappresentare anche la competizione per interferenza:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 N_1 - \beta_{11} N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_2 N_2 - \beta_{21} N_2 N_1 - \beta_{22} N_2^2 \end{cases} \quad (8.3)$$

in cui sono positivi, ma del resto arbitrari, tutti i coefficienti  $\varepsilon_i$  e  $\beta_{ij}$ .

La peculiarità del modello di Volterra è data dal fatto che esso si ottiene da (8.3) quando vale la fattorizzazione

$$\begin{bmatrix} \beta_{11} & \beta_{12} \\ \beta_{21} & \beta_{22} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \chi_1 \\ \chi_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \gamma_1 & \gamma_2 \end{bmatrix}$$

e quindi la matrice dei coefficienti  $\beta_{ij}$  ha rango 1.

Si osservi che nel modello (8.3), e quindi in particolare nel modello di Volterra (8.2),

- se una delle due specie è assente, l'altra ha un accrescimento logistico. La specie  $i$ -esima ha allora *capacità portante*  $K_i = \frac{\varepsilon_i}{\beta_{ii}}$ .
- i rapporti  $\frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}$  e  $\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}$  sono chiamati *coefficienti di competizione interspecifica* perché rappresentano il livello che una popolazione deve superare per inibire la crescita dell'altra, quando quest'ultima è molto scarsa. Ad esempio, se è molto scarsa la popolazione 2, trascurando nella seconda delle (8.3) il termine  $N_2^2$  si ricava che il suo tasso di accrescimento  $dN_2/dt$  è negativo quando  $N_1$  supera il livello  $\frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}$ , coefficiente di competizione interspecifica delle specie 1.

### 8.1.2 Punti di equilibrio del modello di Volterra

I punti di equilibrio di (8.2) si ottengono come soluzioni del sistema

$$\begin{cases} 0 = [\varepsilon_1 - \chi_1(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2)]N_1 = [\varepsilon_1 - \beta_{11}N_1 - \beta_{12}N_2]N_1 \\ 0 = [\varepsilon_2 - \chi_2(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2)]N_2 = [\varepsilon_2 - \beta_{21}N_1 - \beta_{22}N_2]N_2 \end{cases} \quad (8.4)$$

Rappresentando nel primo quadrante con linee tratteggiate le soluzioni della prima equazione e con linee a tratto continuo le soluzioni della seconda, si ottiene la figura 8.1.1

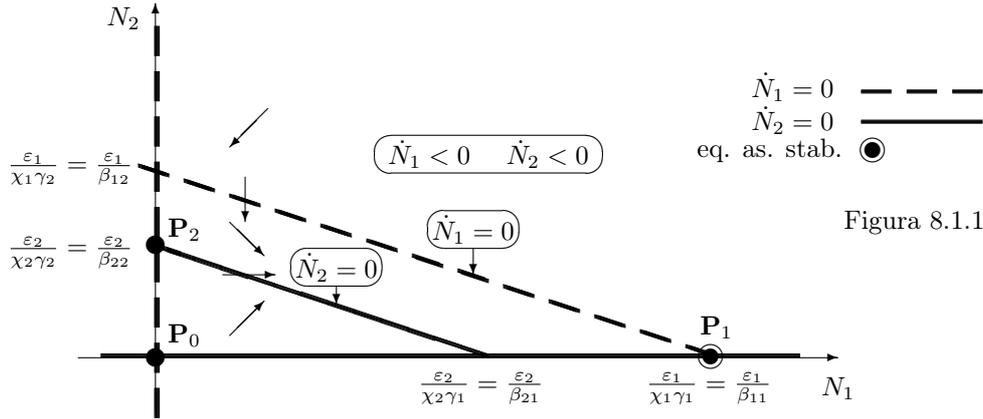


Figura 8.1.1

nella quale le rette isocline di equazioni

$$\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\chi_1}$$

e

$$\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2 = \frac{\varepsilon_2}{\chi_2}$$

risultano ovviamente parallele. Se  $\frac{\varepsilon_2}{\chi_2} \neq \frac{\varepsilon_1}{\chi_1}$

- le due rette isocline sono distinte
- la differenza fra capacità portante e coefficiente di competizione della specie 1 ha segno opposto rispetto alla differenza fra capacità portante e coefficiente di competizione della specie 2:

$$\left( \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} - \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}} \right) \left( \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} - \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \right) < 0$$

Si trovano evidentemente tre punti di equilibrio:

$$\mathbf{P}_0 = (0, 0), \quad \mathbf{P}_1 = \left( \frac{\varepsilon_1}{\chi_1 \gamma_1}, 0 \right) = \left( \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}}, 0 \right), \quad \mathbf{P}_2 = \left( 0, \frac{\varepsilon_2}{\chi_2 \gamma_2} \right) = \left( 0, \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} \right)$$

in nessuno dei quali coesistono entrambe le popolazioni.

La matrice jacobiana

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} (\varepsilon_1 - \beta_{11}N_1 - \beta_{12}N_2) - \beta_{11}N_1 & -\beta_{12}N_1 \\ -\beta_{21}N_2 & (\varepsilon_2 - \beta_{21}N_1 - \beta_{22}N_2) - \beta_{22}N_2 \end{bmatrix} \quad (8.5)$$

valutata in  $\mathbf{P}_0$  è diagonale, con autovalori  $\varepsilon_1$  e  $\varepsilon_2$ , quindi in  $\mathbf{P}_0$  l'equilibrio è instabile.

In  $\mathbf{P}_1$  e in  $\mathbf{P}_2$  la matrice assume i valori

$$J(\mathbf{P}_1) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & * \\ 0 & \varepsilon_2 - \varepsilon_1 \frac{\beta_{21}}{\beta_{11}} \end{bmatrix}, \quad J(\mathbf{P}_2) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - \varepsilon_2 \frac{\beta_{12}}{\beta_{22}} & 0 \\ * & -\varepsilon_2 \end{bmatrix},$$

quindi se risulta

$$\frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} > \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}} \quad (8.6)$$

è asintoticamente stabile l'equilibrio in  $\mathbf{P}_1$  e sopravvive soltanto la popolazione 1, se risulta

$$\frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} > \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \quad (8.7)$$

è asintoticamente stabile  $\mathbf{P}_2$  e sopravvive soltanto la popolazione 2. In conclusione, delle due popolazioni in competizione sopravvive quella per la quale la capacità portante eccede il coefficiente di competizione.

Si noti che (8.6) equivale a  $\frac{\varepsilon_1}{\chi_1} > \frac{\varepsilon_2}{\chi_2}$  e (8.7) alla disuguaglianza opposta: sopravvive perciò la specie per la quale è maggiore il rapporto  $\varepsilon/\chi$  fra tasso istantaneo di crescita e coefficiente di conversione. Se rendiamo espliciti i vari parametri che determinano i tassi istantanei di crescita e i coefficienti di conversione, la disuguaglianza (8.6) assume la forma

$$\begin{aligned} \frac{-\mu_1 + \eta_1 f_1 c_0}{\eta_1 f_1} &> \frac{-\mu_2 + \eta_2 f_2 c_0}{\eta_2 f_2} \\ c_0 - \frac{\mu_1}{\eta_1 f_1} &> c_0 - \frac{\mu_2}{\eta_2 f_2} \\ \frac{\mu_1}{\eta_1 f_1} &< \frac{\mu_2}{\eta_2 f_2} \end{aligned}$$

ovvero sopravvive la popolazione 1 se è in grado di combinare meglio della popolazione 2

- un basso tasso di mortalità  $\mu_1$
- un'elevata efficienza di conversione  $\eta_1$
- un cospicuo prelievo (pro capite) della risorsa disponibile ( $E_1 = f_1 c$ )

Si noti che la dinamica della popolazione  $i$ -esima, quando è assente l'altra popolazione, è quella logistica per sfruttamento di un serbatoio di risorse<sup>1</sup>

$$\frac{dN_i}{dt} = -\mu N_i + \eta_i f_i (c_0 - \gamma_i N_i) N_i.$$

I coefficienti  $\gamma_1$  e  $\gamma_2$ , che descrivono il carico indotto da ciascuna delle due popolazioni sull'ammontare della risorsa disponibile, non hanno rilevanza nello stabilire quale popolazione prevarrà nella competizione, ma nel determinare la capacità portante alla quale essa si attesterà.

- ESERCIZIO 8.1.1 Si determinino i punti di equilibrio e se ne discuta la stabilità nel caso in cui  $\frac{\varepsilon_1}{\chi_1} = \frac{\varepsilon_2}{\chi_2}$

### 8.1.3 Il principio di esclusione competitiva

Il principio di esclusione competitiva, che possiamo dedurre dalla precedente discussione, è stato enunciato da V. Volterra in questi termini:

“Se due specie si contendono il medesimo tipo di risorsa, una soltanto delle due può sopravvivere. La specie destinata all'estinzione è quella per la quale è più piccolo il rapporto  $\varepsilon/\chi$ .” La condizione che le due specie utilizzino un unico tipo di risorsa costituisce il punto cruciale perché valga il principio di esclusione. Nel paragrafo 8.2 vengono rilassate, seguendo Volterra, numerose condizioni riguardanti la struttura delle equazioni: pur rinunciando alla dipendenza lineare della concentrazione  $c$  dai livelli  $N_1, N_2$ , alla linearità della dipendenza di  $E_i$  da  $c$  e alla linearità delle funzioni  $\psi_1$  e  $\psi_2$ , si perviene alla esclusione di una specie purché venga mantenuta l'unicità della risorsa alla quale accedono i due competitori.

<sup>1</sup>considerata nel quinto capitolo

### 8.1.4 \* Soluzione delle equazioni

Per verificare che quando vale la (8.6) l'equilibrio in  $\mathbf{P}_1$  viene raggiunto **qualunque siano i valori iniziali**  $N_1(0) > 0$  e  $N_2(0) > 0$  **delle due popolazioni**, verifichiamo anzitutto che per  $t \in [0, +\infty)$  la traiettoria del modello è contenuta in un compatto. Infatti, siano  $\bar{N}_1$  ed  $\bar{N}_2$  due numeri reali positivi soddisfacenti le condizioni

$$\bar{N}_i > N_i(0), \quad \gamma_i \bar{N}_i > \frac{\varepsilon_i}{\chi_i} \quad i = 1, 2 \quad (8.8)$$

Allora, per ogni  $t \geq 0$ ,  $N_i(t)$  non può superare il valore  $\bar{N}_i$ ,  $i = 1, 2$ .

Se, per assurdo,  $N_1$  potesse superare  $\bar{N}_1$ , esisterebbe un primo istante  $\bar{t}$  in cui si ha  $N_1(\bar{t}) = \bar{N}_1$  e quindi

$$\gamma_1 N_1(\bar{t}) + \gamma_2 N_2(\bar{t}) \geq \gamma_1 N_1(\bar{t}) > \frac{\varepsilon_1}{\chi_1}$$

Ma per la (8.2) ciò implica  $(dN_1/dt)_{t=\bar{t}} < 0$ , quindi il grafico della funzione  $N_1(t)$  attraversa il livello  $\bar{N}_1$  decrescendo, quindi  $N_1(t)$  dovrebbe aver già attraversato il livello  $\bar{N}_1$  in qualche istante precedente  $\bar{t}$ . Analogamente si verifica che  $N_2(t)$  non può superare il valore  $\bar{N}_2$  e la traiettoria è contenuta nel rettangolo avente vertici  $(0, 0)$ ,  $(0, \bar{N}_2)$ ,  $(\bar{N}_1, \bar{N}_2)$ ,  $(\bar{N}_1, 0)$ . Riscriviamo ora le equazioni (8.2) nella forma

$$\begin{cases} \frac{\dot{N}_1}{N_1} = \varepsilon_1 - \chi_1(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2) \\ \frac{\dot{N}_2}{N_2} = \varepsilon_2 - \chi_2(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2) \end{cases} \quad \begin{cases} \chi_2 \frac{d}{dt} \ln N_1 - \varepsilon_1 \chi_2 + \chi_1 \chi_2 (\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2) = 0 \\ \chi_1 \frac{d}{dt} \ln N_2 - \varepsilon_2 \chi_1 + \chi_1 \chi_2 (\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2) = 0 \end{cases} \quad (8.9)$$

sottraiamo membro a membro

$$-\chi_2 \frac{d}{dt} \ln N_1 + \chi_1 \frac{d}{dt} \ln N_2 + \varepsilon_1 \chi_2 - \varepsilon_2 \chi_1 = 0$$

e integriamo:

$$\begin{aligned} \ln \frac{N_2^{\chi_1}}{N_1^{\chi_2}} &= (\varepsilon_2 \chi_1 - \varepsilon_1 \chi_2)t + k & k \in \mathbb{R} \\ \frac{N_2^{\chi_1}}{N_1^{\chi_2}} &= h e^{(\varepsilon_2 \chi_1 - \varepsilon_1 \chi_2)t} & h \in \mathbb{R}_+ \end{aligned} \quad (8.10)$$

Se  $\varepsilon_2 \chi_1 - \varepsilon_1 \chi_2 < 0$ , il rapporto  $N_2^{\chi_1}/N_1^{\chi_2}$  è infinitesimo al divergere di  $t$  e, poiché  $N_1^{\chi_2}$  non diverge, deve essere infinitesimo  $N_2^{\chi_1}$ . Ma allora la popolazione 1 si porta alla sua capacità portante naturale e viene raggiunto l'equilibrio in  $\mathbf{P}_1$ .

OSSERVAZIONE Alle medesime conclusioni si perviene<sup>2</sup> nel caso in cui il livello della risorsa soddisfi una relazione del tipo  $c = c_0 - F(N_1, N_2)$ , dove  $F$  è una funzione non negativa sul primo quadrante, nulla nell'origine, crescente con ciascuna delle variabili e tendente all'infinito con ciascuna di esse. Le (8.2) diventano allora

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = [\varepsilon_1 - \chi_1 F(N_1, N_2)]N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = [\varepsilon_2 - \chi_2 F(N_1, N_2)]N_2 \end{cases}$$

dalle quali si ottiene ancora, con il medesimo procedimento, la (8.10). Si lascia come esercizio verificare che la traiettoria è ancora contenuta in un compatto, qualunque siano le popolazioni iniziali.

Considereremo ora due casi particolari: quello - escluso nella trattazione svolta finora - in cui sia  $\varepsilon_2 \chi_1 - \varepsilon_1 \chi_2 = 0$  e quello in cui sia  $\chi_1 = \chi_2$ .

#### CASO 1: $\varepsilon_2 \chi_1 - \varepsilon_1 \chi_2 = 0$

In questo caso le due isocline

$$\varepsilon_1 - \chi_1(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2) = 0 \quad \text{e} \quad \varepsilon_2 - \chi_2(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2) = 0$$

coincidono, tutti i loro punti sono punti di equilibrio e conseguentemente nessuno di essi può essere di equilibrio convergente.

<sup>2</sup>cfr. Volterra "Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie", Gauthier-Villars, Paris, 1931, pp.9-15

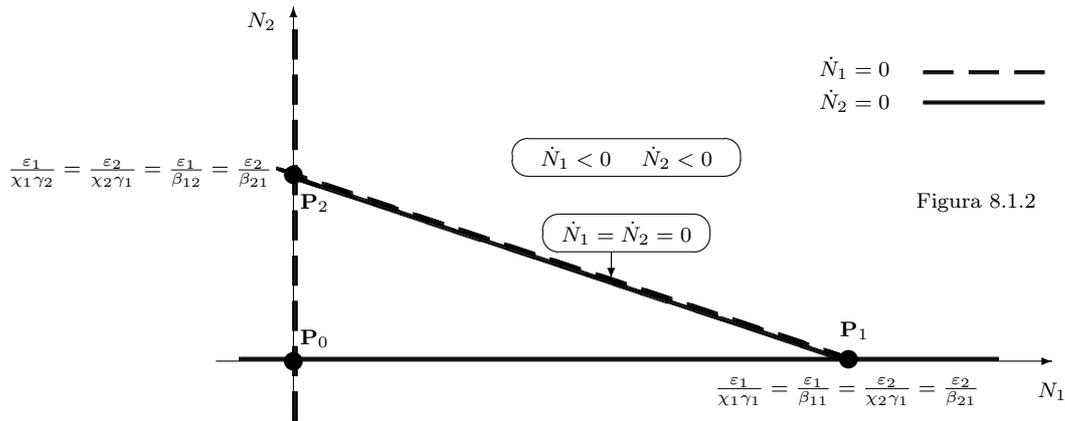


Figura 8.1.2

La (8.10) si particularizza in

$$\frac{N_2(t)^{\chi_1}}{N_1(t)^{\chi_2}} = h, \quad h \in \mathbb{R}_+, \quad (8.11)$$

ovvero per ogni  $t$  rimane costante il rapporto fra  $N_2^{\chi_1}$  e  $N_1^{\chi_2}$ . Da (8.11) si ricava  $N_2 = h^{1/\chi_1} N_1^{\chi_2/\chi_1}$  e la prima delle equazioni (8.2) assume la forma

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 \left[ \varepsilon_1 - \chi_1(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 h^{1/\chi_1} N_1^{\chi_2/\chi_1}) \right] \quad (8.12)$$

da cui segue

$$\int_{N_1(t_0)}^{N_1(t)} \frac{dN_1}{N_1 \left[ \varepsilon_1 - \chi_1(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 h^{1/\chi_1} N_1^{\chi_2/\chi_1}) \right]} = dt \quad (8.13)$$

Se all'istante iniziale  $t_0$  si ha

$$\frac{\varepsilon_1}{\chi_1} \quad (= \frac{\varepsilon_2}{\chi_2}) > \gamma_1 N_1(t_0) + \gamma_2 N_2(t_0)$$

- $\dot{N}_1(t_0)$  e  $\dot{N}_2(t_0)$  sono positivi;
- al crescere di  $t$  crescono il secondo e quindi il primo membro di (8.13), si mantiene positiva la differenza  $\frac{\varepsilon_1}{\chi_1} - (\gamma_1 N_1 + \gamma_2 h^{1/\chi_1} N_1^{\chi_2/\chi_1})$  e  $N_1(t)$  cresce con  $t$ ;
- per la costanza del rapporto (8.11), cresce con  $t$  anche  $N_2(t)$ ;
- al crescere di  $t$ ,  $N_1(t)$  non può divergere (si veda la discussione all'inizio di 8.1.4), quindi nella prima equazione di (8.2) deve essere infinitesimo  $\frac{\varepsilon_1}{\chi_1} - \gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2$ , ovvero

$$\gamma_1 N_1(t) + \gamma_2 N_2(t) \rightarrow \frac{\varepsilon_1}{\chi_1},$$

cioè i livelli delle due popolazioni raggiungono un punto dell'isoclina (che dipende dalle condizioni iniziali).

Analogamente, se

$$\frac{\varepsilon_1}{\chi_1} \quad (= \frac{\varepsilon_2}{\chi_2}) < \gamma_1 N_1(t_0) + \gamma_2 N_2(t_0)$$

$N_1(t)$  e  $N_2(t)$  decrescono, mantenendo costante il rapporto (8.11), e asintoticamente si ha ancora

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \gamma_1 N_1(t) + \gamma_2 N_2(t) = \frac{\varepsilon_1}{\chi_1}.$$

Naturalmente, se  $\frac{\varepsilon_1}{\chi_1} = \gamma_1 N_1(t_0) + \gamma_2 N_2(t_0)$  il sistema è all'equilibrio già all'istante iniziale.

Dalle considerazioni svolte, possiamo concludere che l'isoclina verso cui convergono le traiettorie delle due popolazioni è costituita da punti di equilibrio semplicemente stabili.

Si noti che la situazione qui considerata corrisponde a particolari combinazioni dei parametri  $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \chi_1, \chi_2$  che appartengono ad un sottoinsieme di misura nulla in  $\mathbb{R}^4$  e danno luogo a condizioni di coesistenza che si dissolvono non appena i parametri vengono alterati in modo da uscire dall'insieme di misura nulla. Manca, in altre parole, la stabilità "strutturale" della famiglia di traiettorie.

CASO 2:  $\chi_1 = \chi_2 = \chi$ : INTEGRAZIONE DELLE EQUAZIONI

Il modello di Volterra (8.2) assume la forma

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = [\varepsilon_1 - \chi(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2)]N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = [\varepsilon_2 - \chi(\gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2)]N_2 \end{cases} \quad (8.14)$$

ossia la densità della popolazione 1 ha il medesimo effetto  $-\chi\gamma_1 N_1$  sul tasso di accrescimento pro capite della popolazione 1 e della popolazione 2. Lo stesso dicasi per l'effetto  $-\chi\gamma_2 N_2$  che possiamo ascrivere alla densità della popolazione 2.

Da (8.14) ricaviamo

$$\begin{aligned} \frac{\dot{N}_1}{N_1} - \frac{\dot{N}_2}{N_2} &= \varepsilon_1 - \varepsilon_2 \\ \frac{d}{dt} \left( \ln \frac{N_1(t)}{N_2(t)} \right) &= \varepsilon_1 - \varepsilon_2 \\ \ln \frac{N_1(t)}{N_2(t)} &= (\varepsilon_1 - \varepsilon_2)t + k \quad k \in \mathbb{R} \end{aligned} \quad (8.15)$$

$$\frac{N_1(t)}{N_2(t)} = c e^{(\varepsilon_1 - \varepsilon_2)t} = \frac{N_1(0)}{N_2(0)} e^{(\varepsilon_1 - \varepsilon_2)t} \quad (8.16)$$

Alcune conseguenze:

- la popolazione che ha il tasso intrinseco di accrescimento  $\varepsilon_i$  più alto asintoticamente vincerà la competizione e rimarrà da sola;
- per la (8.15), il logaritmo del rapporto  $N_1(t)/N_2(t)$  al variare di  $t$  descrive una retta di pendenza pari alla differenza fra i tassi di accrescimento delle due popolazioni;
- le equazioni di (8.14) possono essere integrate, con un procedimento proposto dallo stesso Volterra.

Per integrarle, si pone

$$M_i(t) = N_i(t)e^{-\varepsilon_i t}, \quad i = 1, 2$$

e da (8.16) si ricava

$$\frac{M_1(t)}{M_2(t)} = \frac{N_1(t)}{N_2(t)} e^{-(\varepsilon_1 - \varepsilon_2)t} = \frac{N_1(0)}{N_2(0)} := c$$

Perciò la determinazione di  $M_1(t)$  comporta immediatamente quella di  $M_2(t)$ .

Da

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \ln M_1(t) &= \frac{\dot{M}_1(t)}{M(t)} = \frac{1}{N_1(t)e^{-\varepsilon_1 t}} \left( \dot{N}_1(t)e^{-\varepsilon_1 t} - N_1(t)\varepsilon_1 e^{-\varepsilon_1 t} \right) \\ &= \frac{\dot{N}_1(t)}{N(t)} - \varepsilon_1 = -\chi\gamma_1 N_1(t) - \chi\gamma_2 N_2(t) \\ &= \left( -\chi\gamma_1 e^{\varepsilon_1 t} - \frac{\chi\gamma_2}{c} e^{\varepsilon_2 t} \right) M_1(t) \end{aligned}$$

separando le variabili segue

$$\frac{dM_1}{M_1^2} = \left( -\chi\gamma_1 e^{\varepsilon_1 t} - \frac{\chi\gamma_2}{c} e^{\varepsilon_2 t} \right) dt.$$

Integrando si ricava

$$\frac{1}{M_1(t)} = \int \chi\gamma_1 e^{\varepsilon_1 t} dt + \int \frac{\chi\gamma_2}{c} e^{\varepsilon_2 t} dt = \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} e^{\varepsilon_1 t} + \frac{\chi\gamma_2}{c\varepsilon_2} e^{\varepsilon_2 t} + k, \quad k \in \mathbb{R} \quad (8.17)$$

dove  $k$  si ricava dalle condizioni iniziali imponendo

$$\frac{1}{M_1(0)} = \frac{1}{N_1(0)} = \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} + \frac{\chi\gamma_2}{c\varepsilon_2} + k = \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} + \frac{\chi\gamma_2 N_2(0)}{N_1(0)\varepsilon_2} + k$$

Essendo  $1/M_2(t) = c/M_1(t)$ , si ottiene immediatamente

$$\frac{1}{M_2(t)} = \frac{c\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} e^{\varepsilon_1 t} + \frac{\chi\gamma_2}{\varepsilon_2} e^{\varepsilon_2 t} + ck. \quad (8.18)$$

e infine

$$\begin{cases} \frac{1}{N_1(t)} = \frac{e^{-\varepsilon_1 t}}{M_1(t)} = ke^{-\varepsilon_1 t} + \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} + \frac{\chi\gamma_2}{c\varepsilon_2} e^{-(\varepsilon_1 - \varepsilon_2)t} \\ \frac{1}{N_2(t)} = \frac{e^{-\varepsilon_2 t}}{M_2(t)} = \frac{c e^{-(\varepsilon_2 - \varepsilon_1)t}}{N_1(t)} = cke^{-\varepsilon_2 t} + \frac{\chi\gamma_2}{\varepsilon_2} + \frac{c\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} e^{-(\varepsilon_2 - \varepsilon_1)t} \end{cases} \quad (8.19)$$

## CASO 2 : DISCRETIZZAZIONE

La soluzione trovata è in realtà di scarsa utilità per lo sperimentatore. Esso compie infatti le sue osservazioni in corrispondenza ad una successione discreta di istanti che, scegliendo opportunamente la scala dei tempi e ipotizzando di durata costante gli intervalli fra un'osservazione e la successiva, possiamo assimilare agli interi non negativi.

Utilizziamo le (8.1.4) per calcolare  $N_1(t+1)$  e  $N_2(t+1)$  quando siano noti  $N_1(t)$  e  $N_2(t)$ :

$$\begin{cases} \frac{1}{N_1(t+1)} = ke^{-\varepsilon_1}e^{-\varepsilon_1 t} + \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} + \frac{\chi\gamma_2}{c\varepsilon_2}e^{-(\varepsilon_1-\varepsilon_2)}e^{-(\varepsilon_1-\varepsilon_2)t} \\ \frac{1}{N_2(t+1)} = cke^{-\varepsilon_2}e^{-\varepsilon_2 t} + \frac{\chi\gamma_2}{\varepsilon_2} + \frac{c\chi\gamma_1}{\varepsilon_1}e^{-(\varepsilon_2-\varepsilon_1)}e^{-(\varepsilon_2-\varepsilon_1)t} \end{cases}$$

Si ha allora

$$\begin{aligned} \frac{1}{N_1(t+1)} &= e^{-\varepsilon_1} \left[ ke^{-\varepsilon_1 t} + \frac{\chi\gamma_1 e^{\varepsilon_1}}{\varepsilon_1} + \frac{\chi\gamma_2}{c\varepsilon_2} e^{\varepsilon_2} e^{-(\varepsilon_1-\varepsilon_2)t} \right] \\ &= e^{-\varepsilon_1} \left[ \left( ke^{-\varepsilon_1 t} + \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} + \frac{\chi\gamma_2}{c\varepsilon_2} e^{-(\varepsilon_1-\varepsilon_2)t} \right) + \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} (e^{\varepsilon_1} - 1) + \frac{\chi\gamma_2}{c\varepsilon_2} e^{-(\varepsilon_1-\varepsilon_2)t} (e^{\varepsilon_2} - 1) \right] \\ &= e^{-\varepsilon_1} \frac{1}{N_1(t)} + \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} (1 - e^{-\varepsilon_1}) + \frac{\chi\gamma_2}{\varepsilon_2} \frac{e^{\varepsilon_2} - 1}{e^{\varepsilon_1}} \frac{N_2(t)}{N_1(t)} \\ &= \frac{e^{-\varepsilon_1}}{N_1(t)} \left[ 1 + \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} (e^{\varepsilon_1} - 1) N_1(t) + \frac{\chi\gamma_2}{\varepsilon_2} (e^{\varepsilon_2} - 1) N_2(t) \right] \end{aligned}$$

e, analogamente,

$$\frac{1}{N_2(t+1)} = \frac{e^{-\varepsilon_2}}{N_2(t)} \left[ 1 + \frac{\chi\gamma_2}{\varepsilon_2} (e^{\varepsilon_2} - 1) N_2(t) + \frac{\chi\gamma_1}{\varepsilon_1} (e^{\varepsilon_1} - 1) N_1(t) \right]$$

Ponendo infine

$$\alpha_i := \frac{\chi\gamma_i}{\varepsilon_i} (e^{\varepsilon_i} - 1), \quad i = 1, 2$$

ricaviamo le equazioni di un sistema a tempo discreto

$$\begin{cases} N_1(t+1) = \frac{e^{\varepsilon_1} N_1(t)}{1 + \alpha_1 N_1(t) + \alpha_2 N_2(t)} \\ N_2(t+1) = \frac{e^{\varepsilon_2} N_2(t)}{1 + \alpha_1 N_1(t) + \alpha_2 N_2(t)} \end{cases} \quad (8.20)$$

che esprimono come si aggiornano i valori delle popolazioni nell'unità di tempo.

## 8.2 \* Una generalizzazione del modello di Volterra

Le ipotesi sottese dal modello di competizione di Volterra sono alquanto particolari, ed importa quindi capire entro quali limiti la conclusione che abbiamo tratto circa l'esclusione competitiva permanga quando si introducono ipotesi meno restrittive.

Nel modello considerato qui di seguito, e dovuto anch'esso a Volterra,

- i) la concentrazione  $c$  della risorsa è una funzione  $c(N_1, N_2)$  delle popolazioni presenti, che generalizza la funzione  $c = c_0 - \gamma_1 N_1 - \gamma_2 N_2$ , introdotta in (8.1):

$$\begin{aligned} c(0, 0) &= c_0 > 0; & \frac{\partial c}{\partial N_1} < 0 & \text{ e } & \frac{\partial c}{\partial N_2} < 0; \\ c(N_1, N_2) &= 0 & \text{ per } & N_1 + N_2 > M, & \exists M > 0 \end{aligned}$$

- ii) le porzioni di risorsa  $E_i$  utilizzate pro capite nell'unità di tempo dai consumatori della popolazione  $i$  sono funzioni  $E_i(c)$ , non più necessariamente lineari in  $c$ , ma soddisfacenti

$$\frac{\partial E_i}{\partial c} > 0, \quad i = 1, 2$$

- iii) i tassi di crescita pro capite  $\psi_i(E_i)$  sono funzioni crescenti, ma non più necessariamente lineari, delle porzioni utilizzate  $E_i$

$$\frac{\partial \psi_i}{\partial E_i} > 0, \quad i = 1, 2$$

Le equazioni del modello diventano allora

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\mu_1 N_1 + \psi_1(E_1(c(N_1, N_2))) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = -\mu_2 N_2 + \psi_2(E_2(c(N_1, N_2))) N_2 \end{cases} \quad (8.21)$$

iv) Si ipotizza infine

$$\psi_i(E_1(c_0)) > \mu_i, \quad i = 1, 2$$

Quando è assente la popolazione 2, la popolazione 1 soddisfa l'equazione

$$\frac{dN_1}{dt} = [-\mu_1 + \psi_1(E_1(c(N_1, 0)))] N_1$$

che ha un equilibrio instabile nell'origine e, grazie alle ipotesi (i)-(iii), un ulteriore equilibrio asintoticamente stabile per qualche  $N_1 = K_1 < M$ . Lo stesso dicasi per la popolazione 2 quando è assente la popolazione 1. In altre parole, entrambe le popolazioni, quando si sviluppano da sole, hanno una crescita di "carattere logistico".

Per studiare la (8.21), conviene individuare l'isoclina

$$\mu_1 = \psi_1(E_1(c(N_1, N_2))) \quad (8.22)$$

lungo la quale è nulla la derivata  $\dot{N}_1$ . Osserviamo che  $\psi_1(E_1(\cdot))$  è funzione crescente del proprio argomento  $c$ , quindi esiste un unico livello di risorse, diciamolo  $c_1$ , in corrispondenza al quale risulta

$$\mu_1 = \psi_1(E_1(c_1)) \quad (8.23)$$

e l'isoclina (8.22) è il luogo delle coppie  $(N_1, N_2)$  soddisfacenti

$$c(N_1, N_2) = c_1$$

Fissato un livello  $N_1 = \bar{N}_1$ , la funzione  $c(\bar{N}_1, N_2)$  decresce al crescere di  $N_2$ , quindi c'è al più un livello  $N_2$  che soddisfa l'equazione  $c(\bar{N}_1, N_2) = c_1$  e, se  $\bar{N}_1$  è abbastanza grande, non ve n'è alcuno.

Quindi l'isoclina ha l'andamento qualitativo riportato in figura 8.1.3 e il punto  $\mathbf{P}_1$ , corrispondente al livello  $N_1 = K_1$  che soddisfa  $\mu_1 = \psi_1(E_1(c(K_1, 0)))$ , rappresenta la capacità portante della popolazione 1 in assenza della popolazione 2.

Si procede in modo del tutto analogo per individuare l'isoclina

$$\mu_2 = \psi_2(E_2(c(N_1, N_2))) \quad (8.24)$$

In particolare, esiste un unico livello di risorse  $c_2$  in corrispondenza al quale si ha  $\mu_2 = \psi_2(E_2(c_2))$  e (8.24) è il luogo delle coppie  $(N_1, N_2)$  soddisfacenti  $c(N_1, N_2) = c_2$ .

Se ipotizziamo  $c_1 \neq c_2$ , e, per fissare le idee,  $c_1 < c_2$ , le isocline (8.22) e (8.24) con si intersecano e la seconda è più prossima all'origine della prima<sup>3</sup>. Si ottengono allora, come nel modello più elementare, tre punti di equilibrio:  $\mathbf{P}_0 = (0, 0)$ ,  $\mathbf{P}_1 = (K_1, 0)$ ,  $\mathbf{P}_2 = (0, K_2)$

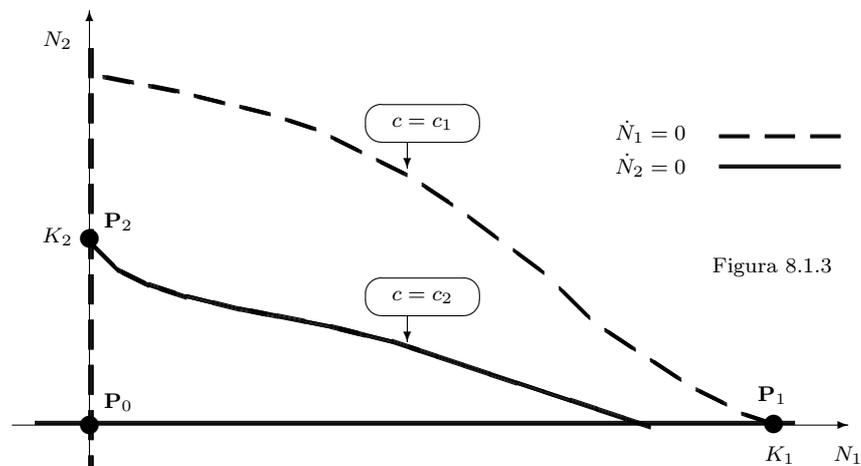


Figura 8.1.3

<sup>3</sup>per  $N_1 = \bar{N}_1 = \text{costante}$ , al crescere di  $N_2$   $c(\bar{N}_1, \cdot)$  decresce: prima si raggiunge il livello  $c_2$ , poi, al crescere di  $N_2$ , il livello  $c_1 < c_2$

La matrice jacobiana

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} -\mu_1 + \psi_1(E_1(c(N_1, N_2))) + N_1 \frac{d\psi_1}{dE_1} \frac{dE_1}{dc} \frac{\partial c}{\partial N_1} & N_1 \frac{d\psi_1}{dE_1} \frac{dE_1}{dc} \frac{\partial c}{\partial N_2} \\ N_2 \frac{d\psi_2}{dE_2} \frac{dE_2}{dc} \frac{\partial c}{\partial N_1} & -\mu_2 + \psi_2(E_2(c(N_1, N_2))) + N_2 \frac{d\psi_2}{dE_2} \frac{dE_2}{dc} \frac{\partial c}{\partial N_2} \end{bmatrix}$$

- valutata in  $\mathbf{P}_0$

$$J(\mathbf{P}_0) = \begin{bmatrix} -\mu_1 + \psi_1(E_1(c_0)) & 0 \\ 0 & -\mu_2 + \psi_2(E_2(c_0)) \end{bmatrix}$$

ha due autovalori positivi [equilibrio instabile];

- valutata in  $\mathbf{P}_1$

$$J(\mathbf{P}_1) = \begin{bmatrix} K_1 \frac{d\psi_1}{dE_1} \frac{dE_1}{dc} \frac{\partial c}{\partial N_1} & K_1 \frac{d\psi_1}{dE_1} \frac{dE_1}{dc} \frac{\partial c}{\partial N_2} \\ 0 & -\mu_2 + \psi_2(E_2(c_1)) \end{bmatrix}$$

ha due autovalori negativi, dato che  $\psi_2(E_2(c_1)) < \psi_2(E_2(c_2)) = \mu_2$  mentre nel prodotto  $\frac{d\psi_1}{dE_1} \frac{dE_1}{dc} \frac{\partial c}{\partial N_1}$  due derivate sono positive e una è negativa [equilibrio asintoticamente stabile];

- valutata in  $\mathbf{P}_2$

$$J(\mathbf{P}_2) = \begin{bmatrix} -\mu_1 + \psi_1(E_1(c_2)) & 0 \\ * & * \end{bmatrix}$$

ha un autovalore positivo, dato che  $\psi_1(E_1(c_2)) > \psi_1(E_1(c_1)) = \mu_1$  [equilibrio instabile].

Valgono quindi le stesse conclusioni del modello (8.2).

### 8.3 Competizione interspecifica per interferenza

Si ha competizione per interferenza nel caso in cui le due specie competano direttamente, danneggiandosi a vicenda (ad esempio, quando ciascuna specie cerca di divorare le uova dell'altra). Per una discussione e per ulteriori esempi, si rinvia alla monografia di M.Gatto<sup>4</sup>. Il modello matematico che consideriamo si basa su alcune ipotesi:

- le due specie, se isolate, hanno una dinamica di crescita di tipo logistico;
- ogni incontro fra individui di specie diverse porta ad un incremento della mortalità di entrambe;
- il numero di tali incontri nell'unità di tempo è proporzionale al prodotto  $N_1 N_2$  delle numerosità delle due specie;

Si ricava il sistema di equazioni

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) N_1 - \beta_{12} N_1 N_2 = \varepsilon_1 N_1 - \beta_{11} N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) N_2 - \beta_{21} N_1 N_2 = \varepsilon_2 N_2 - \beta_{21} N_2 N_1 - \beta_{22} N_2^2 \end{cases} \quad (8.25)$$

in cui si è posto  $\beta_{ii} = \frac{\varepsilon_i}{K_i}$   $i = 1, 2$ . Si tratta evidentemente del modello (8.3), in cui il coefficienti  $\beta_{ij}$  possono ora assumere valori positivi del tutto indipendenti.

<sup>4</sup>Marino Gatto, "Introduzione alla Dinamica delle Popolazioni", CLUP, Milano, 1985, pp.213 e segg.

### 8.3.1 Punti di equilibrio

Come nel paragrafo precedente, i punti di equilibrio sono le soluzioni del sistema

$$\begin{cases} 0 = [\varepsilon_1 - \beta_{11}N_1 - \beta_{12}N_2]N_1 \\ 0 = [\varepsilon_2 - \beta_{21}N_1 - \beta_{22}N_2]N_2 \end{cases} \quad (8.26)$$

ma la retta

$$0 = \varepsilon_1 - \beta_{11}N_1 - \beta_{12}N_2, \text{ di intercette } \left(\frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}}, 0\right) = (K_1, 0) \text{ e } \left(0, \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}\right) \quad (8.27)$$

e la retta

$$0 = \varepsilon_2 - \beta_{21}N_1 - \beta_{22}N_2, \text{ di intercette } \left(0, \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}}\right) = (0, K_2) \text{ e } \left(\frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}, 0\right) \quad (8.28)$$

in generale non sono parallele.

Distingueremo due casi, a seconda che esse abbiano, oppure no, un'intersezione interna al primo quadrante.

#### CASO 1: NON INTERSEZIONE

Le isocline  $\dot{N}_1 = 0$  e  $\dot{N}_2 = 0$  sono riportate in figura 8.2.1. Ovvie considerazioni sulla posizione dei punti di intersezione delle rette (8.27) e (8.28) con gli assi coordinati caratterizzano il caso 1 con la condizione

$$\left(\frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} - \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}\right) \left(\frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} - \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}\right) = \left(K_1 - \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}\right) \left(K_2 - \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}\right) < 0 \quad (8.29)$$

ovvero con la condizione che le differenze fra capacità portante e coefficiente di competizione interspecifica abbiano segno diverso per le due specie.

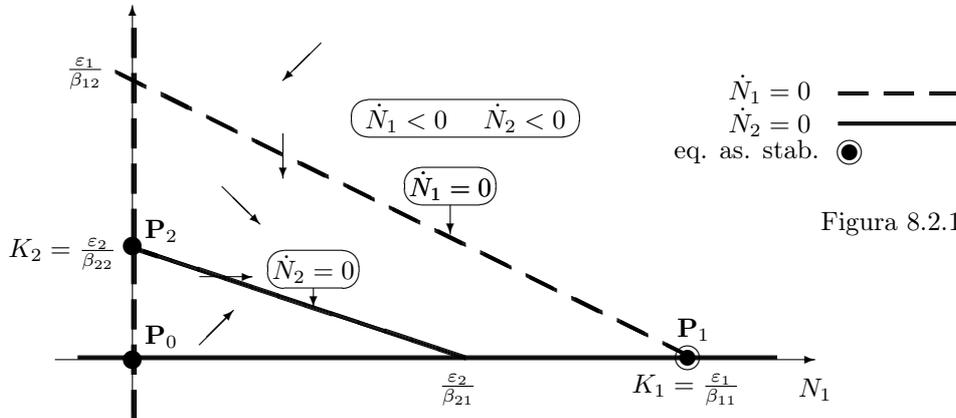


Figura 8.2.1

I punti di equilibrio nel primo quadrante sono, come nel paragrafo precedente,

$$\mathbf{P}_0 = (0, 0), \quad \mathbf{P}_1 = (K_1, 0) = \left(\frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}}, 0\right), \quad \mathbf{P}_2 = (0, K_2) = \left(0, \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}}\right).$$

Valutiamo la matrice jacobiana di (8.25)

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} (\varepsilon_1 - \beta_{11}N_1 - \beta_{12}N_2) - \beta_{11}N_1 & -\beta_{12}N_1 \\ -\beta_{21}N_2 & (\varepsilon_2 - \beta_{21}N_1 - \beta_{22}N_2) - \beta_{22}N_2 \end{bmatrix} \quad (8.30)$$

nei punti di equilibrio.

- In  $\mathbf{P}_0$

$$J(\mathbf{P}_0) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 & 0 \\ 0 & \varepsilon_2 \end{bmatrix}$$

ha due autovalori positivi, quindi l'equilibrio in  $\mathbf{P}_0$  è instabile.

- In  $\mathbf{P}_1$

$$J(\mathbf{P}_1) = \begin{bmatrix} -\varepsilon_1 & -\beta_{12} \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} \\ 0 & \varepsilon_2 - \beta_{21} \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} \end{bmatrix}$$

ha un autovalore negativo  $-\varepsilon_1$ , mentre l'altro è negativo se  $K_1 = \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} > \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}$ , è positivo se vale la disuguaglianza opposta. Pertanto l'equilibrio in  $\mathbf{P}_1$  è asintoticamente stabile se la specie 1 ha una capacità portante maggiore del suo coefficiente di competizione interspecifica, è instabile nel caso opposto.

- In  $\mathbf{P}_2$

$$J(\mathbf{P}_2) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - \beta_{12} \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} & 0 \\ -\beta_{21} \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} & -\varepsilon_2 \end{bmatrix}$$

ha un autovalore negativo  $-\varepsilon_2$ , mentre l'altro è negativo se  $K_2 = \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} > \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}$ , è positivo se vale la disuguaglianza opposta.

Tenuto conto di (8.29), possiamo concludere che la stabilità asintotica di  $\mathbf{P}_1$  (di  $\mathbf{P}_2$ ) comporta l'instabilità di  $\mathbf{P}_2$  (di  $\mathbf{P}_1$ ): si ha quindi anche in questo caso esclusione competitiva.

**OSSERVAZIONE** In figura 8.2.1, la capacità portante alla quale è associato l'equilibrio asintoticamente stabile appartiene all'isoclina più "esterna" in  $\mathbb{R}_+^2$ .

## CASO 2 : INTERSEZIONE

Si ha un equilibrio interno al primo quadrante se

$$\left( \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} - \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}} \right) \left( \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} - \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \right) = \left( K_1 - \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}} \right) \left( K_2 - \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \right) > 0 \quad (8.31)$$

ossia se le differenze fra capacità portante e coefficiente di competizione interspecifica hanno lo stesso segno per le due specie.

Ovviamente tali differenze possono essere entrambe positive, come in figura 8.2.2, oppure entrambe negative, come in figura 8.2.3, e le due situazioni corrispondono a comportamenti radicalmente diversi delle due specie: la prima comporta l'esclusione competitiva di una delle due specie, la seconda, invece, la coesistenza di entrambe.

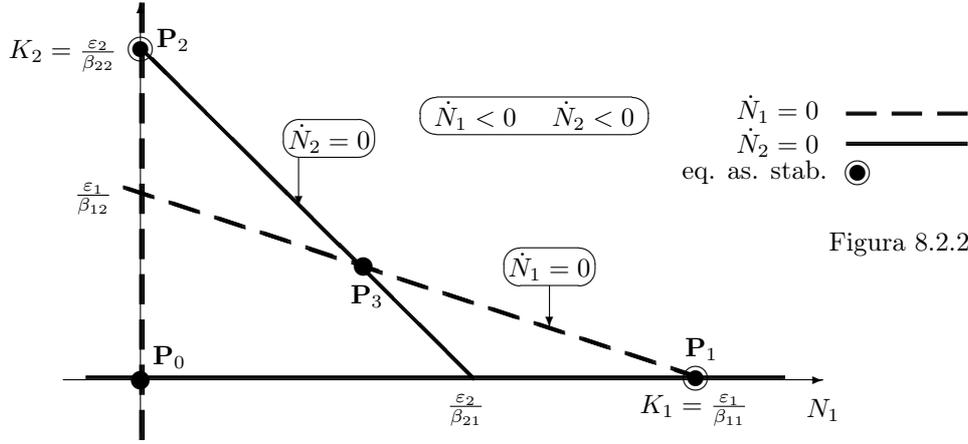


Figura 8.2.2

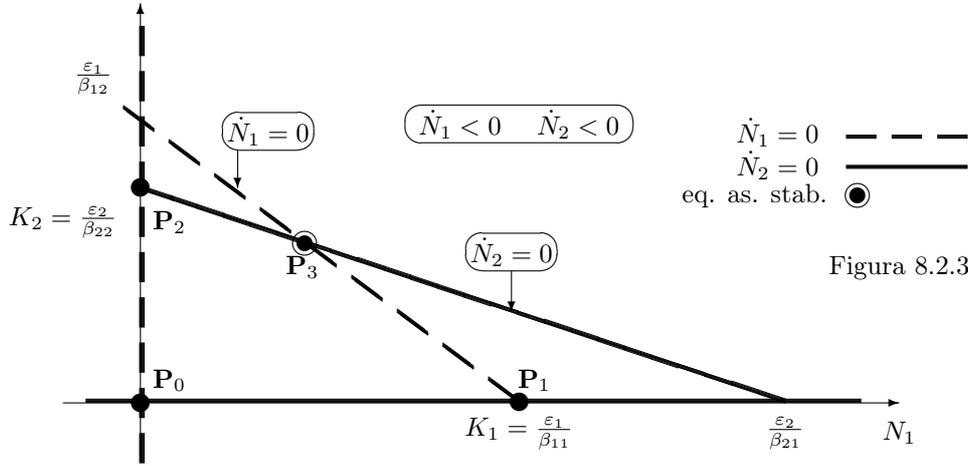


Figura 8.2.3

Risolvendo, ad esempio con la regola di Cramer, il sistema

$$\begin{cases} \varepsilon_1 = \beta_{11}N_1 + \beta_{12}N_2 \\ \varepsilon_2 = \beta_{21}N_1 + \beta_{22}N_2 \end{cases} \quad (8.32)$$

si ottengono le coordinate, entrambe positive<sup>5</sup>, di  $\mathbf{P}_3$ :

$$\mathbf{P}_3 = (P_{31}, P_{32}) = \left( \frac{\varepsilon_1\beta_{22} - \varepsilon_2\beta_{12}}{\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}}, \frac{\varepsilon_2\beta_{11} - \varepsilon_1\beta_{21}}{\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}} \right) \quad (8.33)$$

Lo jacobiano (8.30), valutato in  $\mathbf{P}_3$ ,

$$J(\mathbf{P}_3) = \begin{bmatrix} -\beta_{11}P_{31} & -\beta_{12}P_{31} \\ -\beta_{21}P_{32} & -\beta_{22}P_{32} \end{bmatrix} \quad (8.34)$$

<sup>5</sup> per verificare la positività delle coordinate in (8.33), peraltro ovvia dalla posizione delle intercette nelle figure 8.2.2 e 8.2.3, si noti che:

(a) grazie a (8.31) le coordinate di (8.33),  $\frac{\varepsilon_1\beta_{22} - \varepsilon_2\beta_{12}}{\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}}$  e  $\frac{\varepsilon_2\beta_{11} - \varepsilon_1\beta_{21}}{\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}}$  sono entrambe positive o entrambe negative,

(b) le coordinate hanno gli stessi segni di  $(\beta_{11} + \beta_{21}) \frac{\varepsilon_1\beta_{22} - \varepsilon_2\beta_{12}}{\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}}$  e di  $(\beta_{22} + \beta_{12}) \frac{\varepsilon_2\beta_{11} - \varepsilon_1\beta_{21}}{\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}}$ , la cui somma è  $\varepsilon_1 + \varepsilon_2 > 0$ .

Perciò le coordinate di (8.33) sono positive.

ha polinomio caratteristico

$$\Delta_{J(\mathbf{P}_3)}(s) = s^2 + (\beta_{11}P_{31} + \beta_{22}P_{32})s + P_{31}P_{32}(\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}).$$

Poiché  $P_{31}, P_{32}$  e  $\beta_{ij}$  sono tutti positivi, per la regola dei segni di Cartesio le radici del polinomio hanno parte reale negativa (e l'equilibrio in  $\mathbf{P}_3$  è asintoticamente stabile) se e solo se  $\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}$  è positivo.

L'esistenza di  $\mathbf{P}_3$  nel quadrante positivo è equivalente al verificarsi della disequazione (8.31); se i fattori del prodotto  $(\frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} - \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}})(\frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} - \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}})$  sono entrambi negativi si ha

$$\begin{aligned} \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} < \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}} & \quad \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} < \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \\ \frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}} < \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}} \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} & \Rightarrow \beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21} > 0, \end{aligned} \quad (8.35)$$

se i fattori sono invece entrambi negativi si ha  $\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21} < 0$ .

Possiamo allora concludere che

- quando le differenze fra le capacità portanti e i coefficienti di competizione interspecifica sono entrambe positive (figura 8.2.2),  $\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21}$  è negativo e l'equilibrio in  $\mathbf{P}_3$  è instabile. In questa situazione sono negativi gli autovalori di  $J(\mathbf{P}_1)$  e di  $J(\mathbf{P}_2)$  e quindi sono asintoticamente stabili gli equilibri sia in  $\mathbf{P}_1$  che in  $\mathbf{P}_2$ ;
- nel caso opposto, cioè quando i coefficienti di competizione interspecifica sono maggiori delle capacità portanti (figura 8.2.3), l'equilibrio in  $\mathbf{P}_3$  è asintoticamente stabile, mentre le matrici  $J(\mathbf{P}_1)$  e di  $J(\mathbf{P}_2)$  hanno entrambe un autovalore positivo e gli equilibri in  $\mathbf{P}_1$  e in  $\mathbf{P}_2$  sono entrambi instabili.

Si osservi che nel caso di figura 8.2.1, in cui non si hanno intersezioni fra le isocline, la stabilità dell'unico equilibrio asintoticamente stabile, situato su uno degli assi, ha carattere globale, nel senso che da ogni punto interno al quadrante positivo si ha convergenza verso il punto stabile, ovvero la specie che sopravvive è indipendente dalla condizione iniziale.

Invece, nel caso di figura 8.2.2 la convergenza verso uno dei due punti di equilibrio asintoticamente stabili, situati sugli assi, non può avere carattere globale: al divergere del tempo il movimento delle popolazioni converge verso  $\mathbf{P}_1$  oppure verso  $\mathbf{P}_2$  a seconda delle condizioni iniziali. Vale ancora, cioè, l'esclusione competitiva, ma la specie che vincerà la competizione dipende dalle numerosità delle popolazioni iniziali.

La situazione è illustrata nelle figure che seguono.

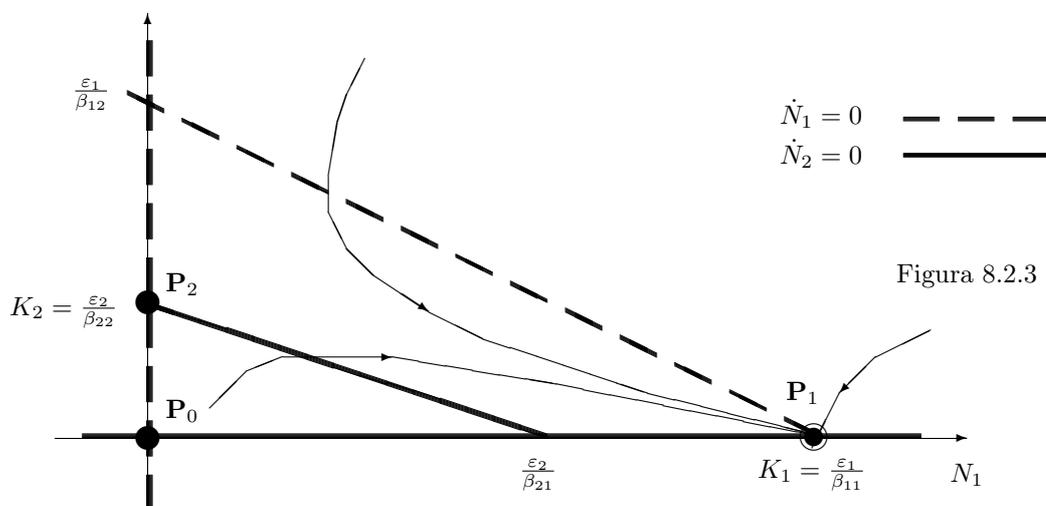


Figura 8.2.3

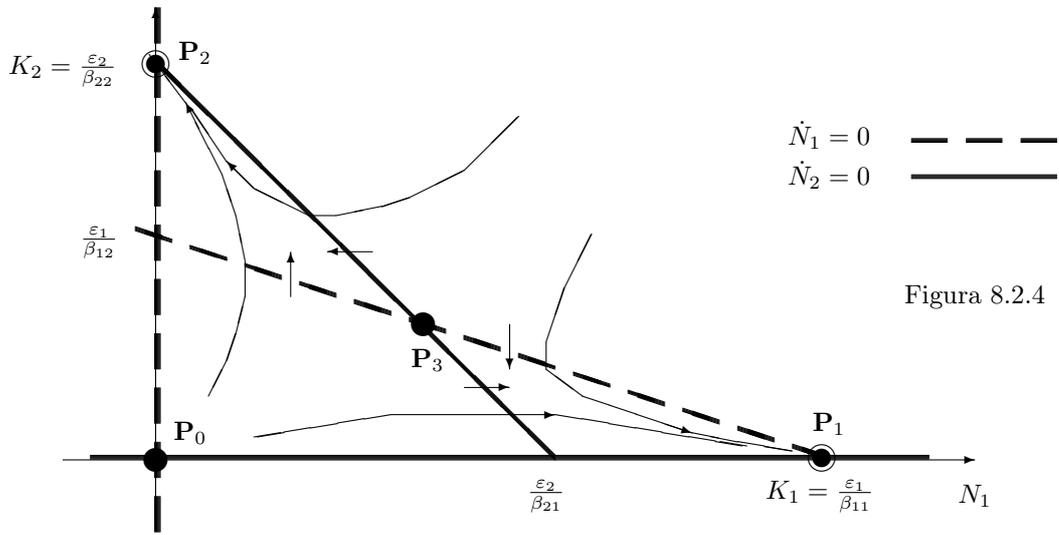


Figura 8.2.4



## Capitolo 9

# Nicchia ecologica

Le conclusioni che abbiamo derivato nel precedente capitolo e riassunte nel principio di esclusione competitiva conseguono delle ipotesi biologiche ed ecologiche introdotte e della loro traduzione in specifici modelli matematici. In natura, tuttavia, una competizione per le risorse non comporta inevitabilmente l'esclusione di uno dei due contendenti, per cui è ragionevole chiedersi entro quali limiti le ipotesi fatte e i modelli che ne conseguono rispecchino le situazioni effettivamente presenti.

Riassumiamo in breve i problemi che si pongono.

- Entro quali limiti si può affermare che la risorsa utilizzata da due specie sia unica? Ad esempio, ci possono essere semi di taglia diversa, oppure situati ad altezze diverse lungo il tronco di una pianta, oppure con grado diverso di maturazione: possiamo ritenere che essi costituiscano la stessa risorsa?
- Ciascun individuo, animale o pianta che sia, può alimentarsi ricorrendo a uno spettro di risorse diverse. Quindi l'esito della competizione dipende anche dalle differenti preferenze dei competitori.

La capacità di specializzarsi nello sfruttamento di elementi nutritivi dotati di qualche carattere che li differenzia dagli elementi utilizzati dalla specie concorrente può consentire, come vedremo, la coesistenza di due specie che si approvvigionano al medesimo bacino di risorse.

Iniziamo la trattazione del problema considerando il caso in cui una sola specie disponga di un paniere di risorse diverse alle quali attingere.

### 9.1 Una sola specie consumatrice

#### 9.1.1 Spettro discreto di risorse

Supponiamo che una popolazione, con livello  $N(t)$ , utilizzi  $n$  risorse distinte, di livelli  $R_1, R_2, \dots, R_n$ . Possiamo vedere la situazione come quella di un predatore che si ciba di  $n$  prede distinte. Ipotizziamo che

- le risorse (i.e. le prede), in assenza della popolazione consumatrice, abbiano una dinamica logistica con tasso intrinseco di crescita  $r_i$  e capacità portante  $K_i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ),
- l'accrescimento logistico della risorsa  $i$ -esima viene ridotto dal consumatore in proporzione al prodotto  $R_i N$ , secondo un tasso di utilizzazione  $p_i$ :

$$dR_i = r_i \left( 1 - \frac{R_i}{K_i} \right) R_i dt - p_i R_i N dt$$

ovvero

$$\dot{R}_i = r_i \left(1 - \frac{R_i}{K_i}\right) R_i - p_i N R_i \quad (9.1)$$

- il consumatore (i.e. il predatore) in assenza di risorse ha un tasso di mortalità  $\mu$ , le risorse che assume hanno valori nutritivi  $v_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  diversi e il tasso di crescita del consumatore ne viene incrementato con un'efficienza di conversione pari ad  $\eta$ :

$$dN = -\mu N dt + \eta \sum_{i=1}^n v_i p_i R_i N dt$$

da cui segue

$$\dot{N} = \left(-\mu + \eta \sum_{i=1}^n v_i p_i R_i\right) N \quad (9.2)$$

(9.1) e (9.2) forniscono un sistema di  $n+1$  equazioni differenziali, di integrazione non banale.

L'analisi del problema è grandemente semplificata se si ipotizza che le risorse abbiano una dinamica molto più veloce di quella del predatore che se ne nutre: nella propria scala dei tempi, le prede “vedono” il livello del predatore sostanzialmente costante e ad esso si adeguano raggiungendo ad ogni istante l'equilibrio.

Con un predatore a livello  $N$ , il livello di equilibrio della  $i$ -esima risorsa si ottiene risolvendo l'equazione  $0 = r_i \left(1 - \frac{R_i}{K_i}\right) - p_i N$  ed è quindi pari a

$$R_i = \frac{K_i}{r_i} (r_i - p_i N) \quad (9.3)$$

Nei limiti di tale approssimazione, la (9.2) diventa un'equazione logistica

$$\begin{aligned} \dot{N} &= -\mu N + \eta \sum_{i=1}^n v_i p_i \frac{K_i}{r_i} (r_i - p_i N) N = \left(-\mu + \eta \sum_{i=1}^n v_i p_i K_i\right) N - \eta \sum_{i=1}^n \frac{v_i p_i^2 K_i}{r_i} N^2 \\ &= \varepsilon N - \beta N^2 = \varepsilon \left(1 - \frac{N}{K}\right) N \end{aligned}$$

con

$$\varepsilon = -\mu + \eta \sum_{i=1}^n v_i p_i K_i \quad \beta = \eta \sum_{i=1}^n \frac{v_i p_i^2 K_i}{r_i} \quad (9.4)$$

La capacità portante è ovviamente  $K = \frac{\varepsilon}{\beta}$ .

Per la discussione e per i modelli che introdurremo nel paragrafo successivo, conviene introdurre alcuni nuovi parametri, e precisamente

- $P := \sum_{i=1}^n p_i$ : il *coefficiente di utilizzazione totale* delle risorse,
- $u_i := \frac{p_i}{P}$ ,  $i = 1, \dots, n$ : coefficiente che rappresenta la *preferenza alimentare* del consumatore per la risorsa  $i$ -esima, ovvero la probabilità che il consumatore si cibi della risorsa  $i$ -esima quando le  $n$  risorse siano egualmente abbondanti.

Le (9.4) assumono ora la forma

$$\varepsilon = \eta P \left( \sum_{i=1}^n v_i u_i K_i - \frac{\mu}{\eta P} \right) \quad \beta = \eta P^2 \sum_{i=1}^n \frac{K_i}{r_i} v_i u_i^2$$

Si noti che affinché il predatore possa sopravvivere si deve avere  $\varepsilon > 0$ , ovvero  $\mu < \eta \sum_{i=1}^n v_i p_i K_i$ : il decremento di popolazione dovuto al tasso intrinseco di mortalità deve risultare inferiore all'incremento dovuto alla somma dei prelievi delle  $n$  risorse, valutate alla loro capacità portante e pesate con i corrispondenti valori nutritivi e con i rispettivi tassi di utilizzazione, nonché con il rendimento di conversione  $\eta$ .

### 9.1.2 Spettro continuo di risorse

Spesso le risorse possono distribuirsi con continuità secondo una o più dimensioni (ad esempio, la quota lungo il tronco di un albero, il diametro dei semi, la distanza dal pelo dell'acqua). Limitiamoci al caso di una specie consumatrice che utilizza una risorsa distribuita lungo un'unica dimensione  $z$  e presente in quantità  $R(z)dz$  nell'intervallo elementare  $[z, z + dz]$  e introduciamo

le *funzioni di abbondanza*

- $k(z) dz$ : quantità di risorsa disponibile, in assenza di consumatori, al livello  $[z, z + dz]$ ,
- $\rho(z)$ : tasso intrinseco di crescita delle risorse di livello  $z$ .

e le *funzioni di utilizzazione*

- $p(z)$ : il tasso di utilizzazione della risorsa di tipo  $z$ ,
- $u(z) dz = \frac{p(z) dz}{\int p(\xi) d\xi} = \frac{p(z)}{P} dz$ : la probabilità che sia scelta la risorsa al livello  $[z, z + dz]$ .  $P$  è il *coefficiente di utilizzazione totale della risorsa*,  $u(z)$  è una densità di probabilità e  $u(z) dz$  denota la preferenza del consumatore per la risorsa localizzata in  $[z, z + dz]$

Indichiamo infine con  $v(z)$  il *valore nutritivo* di una unità di risorsa al livello  $z$ .

La *nicchia ecologica* della specie consumatrice è costituita dalla regione  $\mathcal{N}$  dei valori di  $z$  per i quali si ha  $p(z) \neq 0$ .

La *posizione* e l'*ampiezza* della nicchia si definiscono rispettivamente come

$$\zeta = \int_{\mathcal{N}} z u(z) dz \quad \sigma^2 = \int_{\mathcal{N}} (z - \zeta)^2 u(z) dz$$

ossia rispettivamente come media e varianza di  $u(z)$ .

Se  $\sigma$  è "piccolo" la popolazione consumatrice è detta "specialista", nel caso contrario "generalista".

La dinamica delle risorse  $R(z) dz$  appartenenti all'intervallo  $[z, z + dz]$  è data da

$$\dot{R}(z) dz = \rho(z) \left( 1 - \frac{R(z)}{k(z)} \right) R(z) dz - p(z) N R(z) dz$$

e, ponendo  $\dot{R} = 0$  (dinamica delle risorse molto veloce rispetto a quella del consumatore), il livello di equilibrio in cui esse costantemente si trovano è pari a

$$R(z) = k(z) \left( 1 - \frac{p(z)}{\rho(z)} N \right) = \frac{k(z)}{\rho(z)} (\rho(z) - p(z) N).$$

Se  $\eta$  è il rendimento energetico delle risorse consumate, da

$$dN = -\mu N dt + \eta \int_{\mathcal{N}} v(z) p(z) R(z) dz N dt$$

si ottiene

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= -\mu N + \eta \int_{\mathcal{N}} v(z) p(z) k(z) \left( 1 - \frac{p(z)}{\rho(z)} N \right) dz N \\ &= \left( -\mu + \eta \int_{\mathcal{N}} v(z) p(z) k(z) dz \right) N - \left( \eta \int_{\mathcal{N}} \frac{v(z) p(z)^2 k(z)}{\rho(z)} dz \right) N^2 \end{aligned}$$

ovvero ancora una logistica. Esprimendo  $p(z)$  come prodotto  $Pu(z)$ , si ricava

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= \left( -\mu + \eta P \int_{\mathcal{N}} v(z)u(z)k(z) dz \right) N - \eta P^2 \int_{\mathcal{N}} \frac{v(z)u(z)^2 k(z)}{\rho(z)} dz N^2 \\ &= \underbrace{\eta P \int_{\mathcal{N}} u(z) \left( v(z)k(z) - \frac{\mu}{\eta P} \right) dz}_{\varepsilon} N - \underbrace{\eta P^2 \int_{\mathcal{N}} \frac{v(z)u(z)^2 k(z)}{\rho(z)} dz}_{\beta} N^2\end{aligned}\quad (9.5)$$

dove  $\varepsilon$  è il tasso intrinseco di crescita e  $\beta$  il coefficiente di competizione intraspecifica.

Spesso si suppone che la distribuzione  $u(z)$  sia gaussiana a media nulla<sup>1</sup>

$$u(z) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2\sigma^2}}$$

Ipotizzando inoltre che sia indipendente da  $z$  il prodotto  $\frac{v(z)k(z)}{\rho(z)} =: c$ , in (9.5) i parametri  $\varepsilon$  e  $\beta$  assumono la forma

$$\begin{aligned}\beta &= \eta P^2 c \int_{\mathbb{R}} u^2(z) dz = \frac{\eta P^2 c}{\sigma^2 2\pi} \int_{\mathbb{R}} e^{-\frac{z^2}{\sigma^2}} dz = \frac{\eta P^2 c}{2\tilde{\sigma}^2 \sqrt{2\pi}} \int_{\mathbb{R}} e^{-\frac{z^2}{2\tilde{\sigma}^2}} dz = \frac{\eta P^2 c}{2\sigma\sqrt{\pi}} \\ \varepsilon &= -\mu + \eta P \int_{\mathbb{R}} v(z)k(z) \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{z^2}{2\sigma^2}} dz\end{aligned}$$

$\beta$  è tanto più grande quanto più piccolo è  $\sigma$ , cioè quanto più la specie è *specialista*: la competizione intraspecifica è tanto più intensa quanto più è ristretto lo spettro di risorse cui tutti gli individui della specie accedono.

Per aumentare il tasso intrinseco di crescita  $\varepsilon$ , è chiaro che una specie dovrebbe concentrare la propria funzione di utilizzazione  $u(z)$  sui valori di  $z$  in corrispondenza ai quali è massimo il prodotto  $v(z)k(z)$ . In tal modo però la specie diventerebbe specialista e si accrescerebbe il coefficiente  $\beta$ : in questa situazione, per stabilire se la capacità portante  $K = \frac{\varepsilon}{\beta}$  aumenta o diminuisce si deve disporre e di ulteriori informazioni sui parametri.

## 9.2 Due specie consumatrici

### 9.2.1 Spettro discreto di risorse

Anche qui supponiamo che le risorse, di abbondanza  $R_1, \dots, R_n$ , in assenza delle specie consumatrici siano soggette a una competizione intraspecifica, ma non ad una interspecifica<sup>2</sup>, e soddisfino quindi  $n$  equazioni indipendenti

$$\frac{dR_i}{dt} = r_i R_i \left( 1 - \frac{R_i}{K_i} \right) \quad i = 1, \dots, n \quad (9.6)$$

In presenza delle due specie consumatrici, di abbondanza  $N_1$  e  $N_2$ , si riduce nelle (9.6) l'accrescimento logistico in proporzione ai prodotti  $N_j R_i$ , a seconda dei tassi di utilizzazione  $p_{i1}$  e  $p_{i2}$

$$\frac{dR_i}{dt} = r_i R_i \left( 1 - \frac{R_i}{K_i} \right) - p_{i1} R_i N_1 - p_{i2} R_i N_2 \quad i = 1, \dots, n \quad (9.7)$$

<sup>1</sup>quest'ultima ipotesi non è restrittiva: basta traslare l'asse  $z$

<sup>2</sup> cioè fra una risorsa e l'altra

mentre le specie consumatrici sono descritte dalle equazioni

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\mu_1 N_1 + \eta_1 \sum_{i=1}^n v_i p_{i1} R_i N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = -\mu_2 N_2 + \eta_2 \sum_{i=1}^n v_i p_{i2} R_i N_2 \end{cases} \quad (9.8)$$

Si suppone che, per ogni  $i$ , la risorsa  $R_i$  abbia per entrambe le specie il medesimo valore energetico  $v_i$ , mentre si ammette che l'efficienza di conversione  $\eta_1$  della prima specie consumatrice possa essere diversa da  $\eta_2$  della seconda.

Ancora una volta si suppone che la dinamica delle risorse sia molto veloce rispetto a quella dei due consumatori e che quindi, nella scala dei tempi di questi ultimi, le risorse siano sempre all'equilibrio, con abbondanze

$$R_i = \frac{K_i}{r_i} (r_i - p_{i1} N_1 - p_{i2} N_2) \quad i = 1, \dots, n \quad (9.9)$$

Queste ultime, sostituite in (9.8), consentono di esprimere le dinamiche dei consumatori senza esplicito riferimento alle abbondanze delle risorse:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -\mu_1 N_1 + \eta_1 \sum_{i=1}^n v_i p_{i1} \frac{K_i}{r_i} (r_i - p_{i1} N_1 - p_{i2} N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = -\mu_2 N_2 + \eta_2 \sum_{i=1}^n v_i p_{i2} \frac{K_i}{r_i} (r_i - p_{i1} N_1 - p_{i2} N_2) N_2 \end{cases} \quad (9.10)$$

ovvero, ponendo

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 &:= -\mu_1 + \eta_1 \sum_{i=1}^n v_i p_{i1} K_i, & \beta_{11} &= \eta_1 \sum_{i=1}^n v_i p_{i1}^2 \frac{K_i}{r_i}, & \beta_{12} &= \eta_1 \sum_{i=1}^n v_i p_{i1} p_{i2} \frac{K_i}{r_i} \\ \varepsilon_2 &:= -\mu_2 + \eta_2 \sum_{i=1}^n v_i p_{i2} K_i, & \beta_{21} &= \eta_2 \sum_{i=1}^n v_i p_{i1} p_{i2} \frac{K_i}{r_i}, & \beta_{22} &= \eta_2 \sum_{i=1}^n v_i p_{i2}^2 \frac{K_i}{r_i} \end{aligned}$$

si ricava il modello di competizione (8.3) del capitolo precedente

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 N_1 - \beta_{11} N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = \varepsilon_2 N_2 - \beta_{21} N_1 N_2 - \beta_{22} N_2^2 \end{cases} \quad (9.11)$$

OSSERVAZIONE Risulta

$$\beta_{12} \beta_{21} = \eta_1 \eta_2 \left( \sum_{i=1}^n v_i p_{i1} p_{i2} \frac{K_i}{r_i} \right)^2 \quad \beta_{11} \beta_{22} = \eta_1 \eta_2 \left( \sum_{i=1}^n v_i \frac{K_i}{r_i} p_{i1}^2 \right) \left( \sum_{i=1}^n v_i \frac{K_i}{r_i} p_{i2}^2 \right)$$

Quindi i vettori  $\mathbf{w}_1$  di componenti  $p_{i1} \sqrt{v_i \frac{K_i}{r_i} \eta_1}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  e  $\mathbf{w}_2$  di componenti  $p_{i2} \sqrt{v_i \frac{K_i}{r_i} \eta_2}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$  soddisfano

$$\beta_{12} \beta_{21} = \langle \mathbf{w}_1, \mathbf{w}_2 \rangle^2 \quad \beta_{11} \beta_{22} = \langle \mathbf{w}_1, \mathbf{w}_1 \rangle \langle \mathbf{w}_2, \mathbf{w}_2 \rangle \quad (9.13)$$

e dalla disuguaglianza di Schwartz segue

$$\beta_{11} \beta_{22} - \beta_{12} \beta_{21} \geq 0$$

Ciò implica che non possa verificarsi il caso in cui si ha stabilità asintotica sia in  $\mathbf{P}_1 = (\varepsilon_1 / \beta_{11}, 0)$  che in  $\mathbf{P}_2 = (0, \varepsilon_2 / \beta_{22})$ . Non è quindi possibile che si estingua una specie oppure l'altra a seconda delle condizioni iniziali.

## 9.2.2 Spettro continuo di risorse

All'indice 1, variabile su un insieme finito di risorse, si sostituisce il parametro  $z$  variabile su  $\mathbb{R}$ . Le funzioni di abbondanza sono, come per una specie consumatrice,

- $\kappa(z)dz$  : capacità portante delle risorse allocate in  $[z, z + dz]$
- $\rho(z)$  : tasso intrinseco di crescita della risorsa di livello  $z$ .

Si suppone, come per il caso discreto, che entrambe le specie consumatrici abbiano la medesima funzione “valore nutritivo”  $v(z)$ , mentre le funzioni di utilizzazione possono risultare distinte per le due specie:

- $p_1(z)$  e  $p_2(z)$  sono i tassi di utilizzazione della risorsa con livello  $z$
- $u_1(z)dz$  e  $u_2(z)dz$  sono rispettivamente le probabilità<sup>3</sup> che la prima o la seconda specie scelgano la risorsa nell'intervallo  $[z, z + dz]$

Le nicchie ecologiche delle due specie sono

$$\mathcal{N}_1 = \{z : u_1(z) \neq 0\}, \quad \mathcal{N}_2 = \{z : u_2(z) \neq 0\}.$$

di posizione, rispettivamente,

$$\zeta_1 = \int_{\mathcal{N}_1} zu_1(z)dz, \quad \zeta_2 = \int_{\mathcal{N}_2} zu_2(z)dz$$

e di ampiezza

$$\sigma_1^2 = \int_{\mathcal{N}_1} (z - \zeta_1)^2 u_1(z)dz, \quad \sigma_2^2 = \int_{\mathcal{N}_2} (z - \zeta_2)^2 u_2(z)dz$$

Procedendo analogamente al caso discreto, i coefficienti intrinseci di crescita delle due specie sono

$$\varepsilon_1 = \eta_1 P_1 \int_{\mathcal{N}_1} u_1(z) \left( v(z) \kappa(z) - \frac{\mu_1}{\eta_1 P_1} \right) dz, \quad \varepsilon_2 = \eta_2 P_2 \int_{\mathcal{N}_2} u_2(z) \left( v(z) \kappa(z) - \frac{\mu_2}{\eta_2 P_2} \right) dz,$$

i coefficienti di competizione intraspecifica e interspecifica sono

$$\begin{aligned} \beta_{11} &= \eta_1 P_1^2 \int_{\mathcal{N}_1} v(z) u_1^2(z) \frac{\kappa(z)}{\rho(z)} dz & \beta_{22} &= \eta_2 P_2^2 \int_{\mathcal{N}_2} v(z) u_2^2(z) \frac{\kappa(z)}{\rho(z)} dz \\ \beta_{12} &= \eta_1 P_1 P_2 \int_{\mathcal{N}_1 \cap \mathcal{N}_2} v(z) u_1(z) u_2(z) \frac{\kappa(z)}{\rho(z)} dz & \beta_{21} &= \eta_2 P_1 P_2 \int_{\mathcal{N}_1 \cap \mathcal{N}_2} v(z) u_1(z) u_2(z) \frac{\kappa(z)}{\rho(z)} dz \end{aligned}$$

e si perviene ancora una volta al modello di competizione (8.3).

- **ESERCIZIO 9.2.1** Si verifichi che anche con una distribuzione continua di risorse risulta  $\beta_{11}\beta_{22} - \beta_{12}\beta_{21} \geq 0$  e che di conseguenza i punti di equilibrio  $\mathbf{P}_1$  e  $\mathbf{P}_2$  del modello (8.3) non possono essere entrambi asintoticamente stabili.

## 9.3 Quando c'è esclusione competitiva?

Prendiamo in considerazione il caso di una risorsa dipendente con continuità da un parametro; considerazioni analoghe possono applicarsi a una risorsa le cui caratteristiche dipendano da un parametro discreto (un indice  $i$ ). Esaminiamo dapprima due casi limite.

<sup>3</sup>Si noti che  $u_i(z) = p_i(z) / \int_{\mathbb{R}} p_i(\xi) d\xi$ ,  $i = 1, 2$

**Caso limite 1** Nicchie separate:  $\mathcal{N}_1 \cap \mathcal{N}_2 = \emptyset$ .

In questo caso  $\beta_{12} = \beta_{21} = 0$  e il sistema (8.3) diventa

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = (\varepsilon_1 - \beta_{11}N_1) N_1 \\ \dot{N}_2 = (\varepsilon_2 - \beta_{22}N_2) N_2 \end{cases}$$

che ha un equilibrio asintoticamente stabile nel punto  $\left(\frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}}, \frac{\varepsilon_2}{\beta_{22}}\right) = (K_1, K_2)$ . Entrambe le specie coesistono con livelli corrispondenti alle capacità portanti.

**Caso limite 2** Nicchie coincidenti:  $u_1(z) = u_2(z) = u(z)$

Risulta

$$\begin{aligned} \beta_{12} &= \eta_1 P_1 P_2 \int v(z) u^2(z) \frac{k(z)}{\rho(z)} dz \\ \beta_{21} &= \eta_2 P_1 P_2 \int v(z) u^2(z) \frac{k(z)}{\rho(z)} dz \\ \beta_{11} &= \eta_1 P_1^2 \int v(z) u^2(z) \frac{k(z)}{\rho(z)} dz \\ \beta_{22} &= \eta_2 P_2^2 \int v(z) u^2(z) \frac{k(z)}{\rho(z)} dz \end{aligned}$$

La matrice

$$\begin{bmatrix} \beta_{11} & \beta_{12} \\ \beta_{21} & \beta_{22} \end{bmatrix} = \left( \int v(z) u^2(z) \frac{k(z)}{\rho(z)} dz \right) \begin{bmatrix} \eta_1 P_1^2 & \eta_1 P_1 P_2 \\ \eta_2 P_1 P_2 & \eta_2 P_2^2 \end{bmatrix}$$

ha determinante nullo, dunque le due isocline non banali<sup>4</sup> sono parallele. Ci troviamo nella medesima situazione della competizione per lo sfruttamento di un'unica risorsa discussa in 8.2.1: prevale la specie 1 se  $\frac{\varepsilon_1}{\beta_{11}} > \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}$ , nel caso opposto prevale la specie 2: esclusione competitiva.

Nei casi intermedi possono verificarsi l'esclusione o la coesistenza a seconda di quanto rilevante è la sovrapposizione delle due nicchie.

---

<sup>4</sup>i.e. diverse dagli assi coordinati



## Capitolo 10

# Modellistica delle epidemie

La dinamica delle popolazioni che vivono in un determinato ambiente può risentire, talora in modo assai rilevante, l'effetto delle malattie, perché esse modificano i parametri demografici (tassi di natalità, mortalità, fecondità, etc.) che caratterizzano l'evoluzione in condizioni "normali".

Il deterioramento ambientale, in particolare, induce malattie a diversi livelli della catena trofica, che provocano importanti conseguenze poiché incrementano il tasso di mortalità o riducono la fecondità delle specie in maniera diretta, oppure indirettamente tramite la limitazione delle risorse alimentari provocata dalle malattie nelle specie dei livelli trofici sottostanti.

In questo capitolo considereremo la dinamica di popolazioni in presenza di malattie a carattere infettivo, che si propagano per contatto fra individui ammalati e individui sani. Gli effetti delle epidemie, ricorrenti non solo nei secoli passati ma anche nel tempo presente, e gli sforzi che sono stati compiuti per opporvisi hanno stimolato la messa a punto di un'ampia modellistica, che si propone di migliorare la comprensione dei meccanismi che regolano l'espandersi e l'attenuarsi delle infezioni e di valutare l'efficacia degli interventi di prevenzione e di cura.

### 10.1 Cenni storici

La conoscenza storica delle epidemie riguarda quasi esclusivamente quelle che hanno interessato la popolazione umana.

Essa è corroborata da testimonianze presenti nella storiografia (valga per tutte la descrizione della peste di Atene del 430 a.C. ne "La guerra del Peloponneso" di Tucidide), dalla corrispondenza dei contemporanei e, almeno da un certo momento in poi, dalla documentazione d'archivio.

Sono anche rilevanti, sia per documentare costumi e comportamenti, sia per attestare la pervasività del fenomeno nel corso dei secoli, numerose opere letterarie: l'Iliade si apre con il racconto di una pestilenza che colpisce il campo dei guerrieri achei, il De Rerum Natura di Lucrezio si conclude con l'evocazione drammatica della peste di Atene, Boccaccio ambienta il Decameron in una villa della campagna toscana, dove alcuni giovani si sono ritirati per scampare ad un'epidemia che funestò Firenze nel 1348, Manzoni dedica alcuni capitoli dei Promessi Sposi e la Storia della Colonna Infame alla peste di Milano del 1630, Camus ambienta nella città di Orano (Algeria) negli anni intorno al 1940 il suo romanzo "La Peste", e l'elenco potrebbe continuare...

È oggi difficile valutare l'impatto delle epidemie che si sono succedute nel corso dei secoli: solo in epoca recente disponiamo infatti di statistiche abbastanza attendibili. I dati, assai incerti, riportati nella tabella seguente non hanno lo scopo di stilare un'improbabile gradua-

toria circa la gravità di alcuni episodi, ma piuttosto di far intuire quanto ciascuno di essi possa aver modificato il corso stesso della storia della civiltà<sup>1</sup>

	Data	Stima dei morti
<b>Peste di Giustiniano</b>	541 – 542 d.C.	$100 \times 10^6$
<b>Peste Nera</b>	1346 – 1350 d.C.	$50 \times 10^6$
<b>AIDS</b>		$40 \times 10^6$
<b>Influenza “spagnola”</b>	1918 – 1920 d.C.	$20 \times 10^6$
<b>Peste in Asia</b>	1894 – 1903 d.C.	$10 \times 10^6$
<b>Colera</b>	1899 – 1923 d.C.	$1,5 \times 10^6$

La costruzione di modelli matematici atti a descrivere i diversi aspetti del fenomeno epidemico inizia nel Settecento, secolo nel quale il successo dei modelli nell’area della Fisica Matematica suggerisce di estenderne l’applicazione anche ad altri ambiti:

- nel 1760 Bernoulli modella la dinamica del vaiolo, con l’obiettivo di convincere le autorità ad avviare campagne di prevenzione;
- nel ’900 Hamer mette a punto un modello di diffusione del morbillo;
- negli stessi anni Ross costruisce un modello per la diffusione della malaria;
- nel 1925 Kermack e McKendrick costruiscono un modello generale, in cui appare fra l’altro il concetto di “soglia” per l’insorgenza di un’epidemia.

## 10.2 Diffusione di una malattia e popolazioni interessate

Nello studio di un’epidemia il problema fondamentale riguarda le condizioni, le modalità e i meccanismi secondo cui essa può insorgere e propagarsi e i provvedimenti che possono prevenirne o contrastarne la diffusione. In particolare

1. quando vengono introdotti alcuni individui malati in una popolazione sana
  - in quali condizioni insorge un’epidemia?
  - se l’epidemia insorge, è possibile raggiungere un equilibrio in cui coesistono individui sani e malati (endemia)?
  - quanti individui contrarranno la malattia?
2. quali provvedimenti possono essere adottati e in quale misura per prevenire il propagarsi dell’epidemia? se fra questi è efficace la vaccinazione, quale quota della popolazione dovrà essere vaccinata per contrastare efficacemente la malattia?
3. quali modelli utilizzare per le modalità di diffusione o trasmissione che caratterizzano i diversi tipi di epidemia?

---

<sup>1</sup>al riguardo, ricordiamo che

- la cosiddetta “peste di Giustiniano” fu un’epidemia di peste bubbonica che scoppiò nell’Impero Bizantino e si diffuse in tutto il Mediterraneo, impedendo all’imperatore d’Oriente di portare a termine la riconquista delle terre occupate dai barbari;

- le prime pandemie di colera scoppiarono in India nel corso dell’Ottocento; la settima pandemia ha avuto inizio in Indonesia nel 1961, si è diffusa in Asia, Africa e Medio Oriente ed è ancora in corso;

- le pandemie di influenza sono state numerose; con ogni probabilità, man mano che le mutazioni dei virus danno origine a nuovi ceppi, se ne verificheranno altre;

- l’epidemia di tifo del 1847 causò migliaia di morti in Irlanda; di coloro che cercarono di sfuggire alla malattia e alla carestia emigrando, molti finirono per arrivare già morti negli Stati Uniti o in Canada a bordo delle cosiddette “navi-bare”.

- la grande peste di Londra (1665-1666), ultima di una serie di epidemie di peste bubbonica cominciata nel 1499, uccise circa il 20 per cento dei londinesi; cominciò ad attenuarsi all’inizio del 1666 per poi placarsi del tutto dopo il grande incendio che nel settembre di quell’anno distrusse la città.

- diffusione per mezzo di un vettore (per esempio la zanzara anofele vettore del protozoo plasmodio);
- diffusione per contatto ospite/parassita;
- trasmissione per via sessuale.

Nei modelli matematici che introdurremo nei paragrafi successivi, denoteremo le popolazioni e le sottopopolazioni coinvolte nel contagio con i simboli seguenti:

- $N(t)$  è la popolazione totale interessata alla malattia, che possiamo ripartire in tre sottoclassi
  - i *suscettibili*  $S(t)$  : individui sani che possono contrarre la malattia;
  - gli *infetti*  $I(t)$ : individui portatori della malattia e in grado di trasmetterla;
  - i *rimossi*  $R(t)$  : individui che sono stati isolati/ospedalizzati o sono diventati immuni o sono stati vaccinati
 in modo da avere  $N(t) = S(t) + I(t) + R(t)$ ;
- $m(t)$  sono i microparassiti (batteri, virus), agenti responsabili ultimi della malattia;
- $M(t)$  sono i macroparassiti (per esempio insetti) portatori di agenti infettivi.

## 10.3 Modelli senza natalità e mortalità

Nella prima classe di modelli, che analizzeremo in questo paragrafo, si suppone che la popolazione totale non cambi nel corso dell'epidemia, ovvero  $N(t) = \bar{N} = \text{cost}$ : non si considerano le nascite e le morti, nemmeno quelle dovute alla malattia.

### 10.3.1 Modello SI

Si ipotizza che

- non ci siano rimossi e dunque si abbia  $S(t) + I(t) = \bar{N}$ ,  $\forall t$ ;
- il contagio avvenga per contatto diretto;
- non sia possibile la transizione  $I \rightarrow S$ .

Quindi nel tempo infinitesimo  $dt$  si ha

$$\begin{aligned} dS &= -f(S, I) dt = -f(\bar{N} - I, I) dt \\ dI = -dS &= f(S, I) dt = f(\bar{N} - I, I) dt \end{aligned}$$

dove  $f(S, I)$  rappresenta l'*incidenza della malattia*, cioè il tasso di variazione degli infetti. Se ipotizziamo che l'incidenza sia proporzionale al prodotto  $S \cdot I$  otteniamo  $f(S, I) = \beta SI$ , dove con  $\beta$  indichiamo il *tasso di virulenza*. Segue

$$\frac{dI}{dt} = \beta I(\bar{N} - I) = (\beta \bar{N})I - \beta I^2 \quad (10.1)$$

che è un modello logistico con capacità portante  $\frac{\beta \bar{N}}{\beta} = \bar{N}$  e tasso di accrescimento intrinseco  $\beta \bar{N}$ . La soluzione è

$$I(t) = \frac{\bar{N} I(0) e^{\beta \bar{N} t}}{\bar{N} + I(0)(e^{\beta \bar{N} t} - 1)} \quad (10.2)$$

e per  $t \rightarrow \infty$  si ha  $I(\infty) = \bar{N}$ .

I suscettibili, che si ottengono come  $S(t) = \bar{N} - I(t)$ , al divergere di  $t$  tendono a sparire.

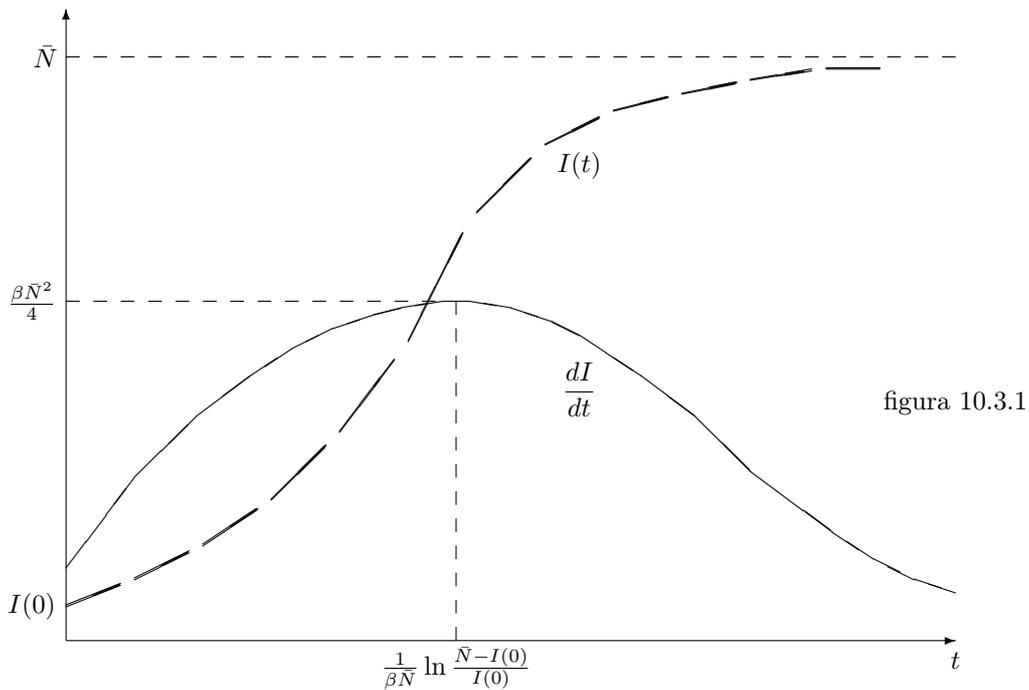
Poiché nei documenti sulle epidemie è spesso riportato il numero di nuovi casi al giorno, o alla settimana, più che alla (10.2) appare appropriato far riferimento all'incidenza  $dI/dt$ , ovvero al tasso secondo cui si accumulano i nuovi casi:

$$\frac{dI}{dt} = \beta \frac{\bar{N}^2(\bar{N} - I(0))I(0)e^{\bar{N}\beta t}}{[\bar{N} + I(0)(e^{\bar{N}\beta t} - 1)]^2}$$

Com'è ovvio, il tasso è sempre positivo e la curva  $I(t)$  è unimodale. Il tasso di crescita degli infettivi raggiunge il suo massimo all'istante

$$\bar{t} = \frac{1}{\beta\bar{N}} \ln \frac{\bar{N} - I(0)}{I(0)} \quad (10.3)$$

Si noti che, quando  $I(0) < \bar{N} - I(0)$  (che è il caso di interesse, perché l'epidemia viene descritta a partire da un istante in cui ancora il contagio interessa una frazione piccola della popolazione) la massima incidenza si verifica per  $t = \frac{1}{\beta\bar{N}} \ln \frac{\bar{N} - I(0)}{I(0)} > 0$ , e precisamente quando  $I = S = \bar{N}/2$ . La forte incidenza all'acme dell'epidemia è conseguenza formale dell'ipotesi che il numero di nuovi casi è rappresentato da una legge quadratica in  $I$ , risultando proporzionale al prodotto  $IS = I(\bar{N} - I)$  fra il numero dei suscettibili e degli infettivi.



### 10.3.2 Modello SIS

Diversamente dal modello SI, in questo caso è prevista la possibilità di guarigione, ma i guariti non acquisiscono l'immunità e quindi tornano ad essere suscettibili (di contrarre la malattia).

Si hanno pertanto le transizioni  $S \rightarrow I \rightarrow S \rightarrow \dots$ , da cui l'acronimo del modello.

Indichiamo ancora con  $f(S, I)$  l'incidenza della malattia e con  $g(I)$  il tasso di guarigione, ottenendo il modello

$$\frac{dI}{dt} = f(S, I) - g(I) = f(\bar{N} - I, I) - g(I). \quad (10.4)$$

Se ipotizziamo per l'incidenza (come nel modello SI) la struttura  $f(S, I) = \beta SI = \beta(\bar{N} - I)I$  e supponiamo che il tasso di guarigione sia proporzionale al numero degli infetti  $g(I) = \gamma I$ , la (10.4) diventa

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - \gamma I = \beta(\bar{N} - I)I - \gamma I = (\beta\bar{N} - \gamma)I - \beta I^2 \quad (10.5)$$

Se  $r := \beta\bar{N} - \gamma \neq 0$ , ovvero  $P_0 := \frac{\beta\bar{N}}{\gamma} \neq 1$ , ricaviamo un'equazione logistica

$$\frac{dI}{dt} = rI - \beta I^2 \quad (10.6)$$

con capacità portante<sup>2</sup>

$$K = \frac{r}{\beta} = \bar{N} - \frac{\gamma}{\beta},$$

mentre per  $r = 0$ , ovvero  $P_0 = 1$ , otteniamo l'equazione

$$\frac{dI}{dt} = -\beta I^2 \quad (10.7)$$

• Se  $P_0 = 1$ , qualunque sia  $I(0)$ , la soluzione di (10.7) corrisponde ad una popolazione di infettivi decrescente che tende asintoticamente a zero, mentre i suscettibili  $\bar{N} - I(t) = S(t)$  crescono e tendono a  $\bar{N}$ .

- ESERCIZIO 10.2.1 Si verifichi che la soluzione di (10.7) è

$$I(t) = \frac{I(0)}{1 + I(0)\beta t}$$

Quando  $P_0 \neq 1$ , si ha l'equazione logistica (10.6), che, indipendentemente dal segno di  $r$  e di  $K$ , ha soluzione

$$I(t) = \frac{I(0)K e^{rt}}{K - I(0)(1 - e^{rt})} \quad (10.8)$$

Dobbiamo qui distinguere due situazioni:

- se  $P_0 > 1$  (e quindi  $K$  è positivo), si ottiene

$$\lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{I(0)K}{K e^{-rt} - I(0)(e^{-rt} - 1)} = K$$

ovvero

$$I(\infty) = K = \bar{N} - \frac{\gamma}{\beta}, \quad S(\infty) = \frac{\gamma}{\beta}$$

L'equilibrio in  $(S(\infty), I(\infty)) = \left(\frac{\gamma}{\beta}, \bar{N} - \frac{\gamma}{\beta}\right)$  è asintoticamente stabile e corrisponde a una *endemia*, ovvero una situazione in cui coesistono suscettibili e infettivi.

- Se  $P_0 < 1$ , si ottiene da (10.8)

$$\lim_{t \rightarrow \infty} I(t) = 0 \quad \text{e} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = \bar{N}.$$

e quindi la scomparsa dell'epidemia.

La richiesta che il parametro  $P_0$  debba essere sufficientemente piccolo perché un'epidemia giunga a estinguersi riassume efficacemente le condizioni da soddisfare (e i provvedimenti da adottare per realizzarle):

- un tasso di virulenza  $\beta$  basso (limitando i contatti fra sani e malati, p.es. con politiche di isolamento);

---

<sup>2</sup>si noti che sia  $r$  che  $K$  possono assumere valori negativi

- un tasso di guarigione elevato (ricorrendo a terapie efficaci: ospedalizzazione, farmaci, ecc.);
- un valore di  $\bar{N}$ , qui da interpretare come la popolazione totale dei non immuni, basso (attivando politiche di prevenzione: vaccinazioni, ecc.).

Per precisare meglio il significato della disequaglianza  $P_0 < 1$ , ovvero  $\beta\bar{N} < \gamma$ , riconsideriamo l'equazione (10.5)

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - \gamma I$$

e supponiamo che in una popolazione iniziale  $\bar{N} \gg 1$  formata da soli suscettibili venga introdotto un singolo individuo infetto.

In queste condizioni l'addendo  $\beta SI$  (l'incidenza) vale  $\beta\bar{N}$  e pertanto il numeratore  $\beta\bar{N}$  di  $P_0$  rappresenta il numero degli individui che vengono contagiati nell'unità di tempo dall'unico infetto posto a contatto con la popolazione di suscettibili.

Per chiarire il significato del denominatore  $\gamma$  di  $P_0$ , interpretiamo  $\gamma dt$  come la probabilità che un individuo infetto guarisca nel tempuscolo  $dt$ . Se denotiamo con  $p(t)$  la probabilità che un individuo infetto al tempo 0 rimanga costantemente infetto fino all'istante  $t$ , la probabilità che lo sia fino all'istante  $t + dt$  è data da

$$p(t + dt) = p(t) (1 - \gamma dt).$$

e da ciò segue

$$\begin{aligned} \frac{dp}{dt} &= -\gamma p(t) \\ p(t) &= p(0)e^{-\gamma t} = e^{-\gamma t} \end{aligned} \quad (10.9)$$

Chiaramente  $1 - e^{-\gamma t}$  è la (distribuzione di) probabilità che, nell'intervallo  $[0, t]$ , l'individuo infetto al tempo 0 ottenga la guarigione almeno una volta<sup>3</sup> e la densità corrispondente,  $\gamma e^{-\gamma t}$ , specifica che in  $[t, t + dt]$  si ha una probabilità pari a  $\gamma e^{-\gamma t} dt$  che avvenga la prima guarigione.

Il valor medio dell'istante di prima guarigione (ossia la lunghezza media dell'intervallo durante il quale l'individuo rimane costantemente infetto) è

$$\begin{aligned} \bar{t} &= \int_0^\infty t (\gamma e^{-\gamma t}) dt = \int_0^\infty t \frac{d}{dt} (-e^{-\gamma t}) dt = -te^{-\gamma t} \Big|_0^\infty + \int_0^\infty e^{-\gamma t} dt \\ &= 0 - \frac{1}{\gamma} e^{-\gamma t} \Big|_0^\infty = \frac{1}{\gamma} \end{aligned}$$

La condizione ( $P_0 < 1$ ) affinché un'epidemia scompaia si interpreta così affermando che nel tempo medio  $1/\gamma$  in cui rimane costantemente infetto, un individuo produce per contagio meno di un nuovo infetto.

### 10.3.3 Modello SIR di Kermack e McKendrick

Nel modello si suppone che, oltre ai suscettibili  $S(t)$  e agli infettivi  $I(t)$ , vi siano i rimossi  $R(t)$ , che non possono più infettare i suscettibili, perchè vengono segregati dalla popolazione o perchè sono guariti acquisendo l'immunità. Le equazioni del modello sono

$$\dot{S} = -\beta SI \quad (10.10)$$

$$\dot{I} = \beta SI - \gamma I \quad (10.11)$$

$$\dot{R} = \gamma I \quad (10.12)$$

Si noti che

<sup>3</sup>ossia la probabilità che in  $[0, t]$  cada il primo evento di guarigione.

- da  $\dot{S} + \dot{I} = -\gamma I = -\dot{R}$  risulta  $\dot{S} + \dot{I} + \dot{R} = 0$ , quindi la popolazione totale  $S(t) + I(t) + R(t) = N(t)$  si mantiene costante:  $N(t) = \bar{N}$ ,  $\forall t \geq 0$ ;
- le prime due equazioni si risolvono autonomamente (senza tenere conto della terza) e  $R(t)$  si ricava come “termine di saldo”  $R(t) = \bar{N} - S(t) - I(t)$ .

Dividendo membro a membro le prime due equazioni

$$\frac{\dot{S}}{\dot{I}} = \frac{-\beta S}{\beta S - \gamma} = \frac{-S}{S - \frac{\gamma}{\beta}}$$

si perviene facilmente a

$$\frac{\dot{S}}{S} \left( S - \frac{\gamma}{\beta} \right) + \dot{I} = 0 \quad (10.13)$$

Il quoziente  $\frac{\gamma}{\beta}$  ha, come vedremo, carattere di soglia per lo scoppio dell’epidemia.

Integrando la (10.13) si trova l’integrale primo del moto

$$S - \frac{\gamma}{\beta} \ln S + I = \text{costante} = S(0) - \frac{\gamma}{\beta} \ln S(0) + I(0)$$

che ci consente di ricavare  $I$  come funzione di  $S$

$$I(S) = \frac{\gamma}{\beta} \ln \frac{S}{S(0)} - S + I(0) + S(0) \quad (10.14)$$

Nel piano  $(S, I)$  possiamo visualizzare le curve corrispondenti all’integrale primo del moto, ossia i grafici delle funzioni  $I(S)$ . Al variare del tempo, il sistema con variabili di stato  $S$  e  $I$  descrive una traiettoria che fa parte della curva individuata dalle condizioni iniziali  $S(0), I(0)$ . Tale curva viene percorsa, per  $t$  crescente, da destra verso sinistra (dal momento che  $\dot{S}$  è negativo).

In figura 10.3.1 è visualizzata una delle “curve epidemiche”, ottenuta componendo i grafici delle funzioni  $-S + I(0) + S(0)$  e  $\frac{\gamma}{\beta} \ln \frac{S}{S(0)}$ .

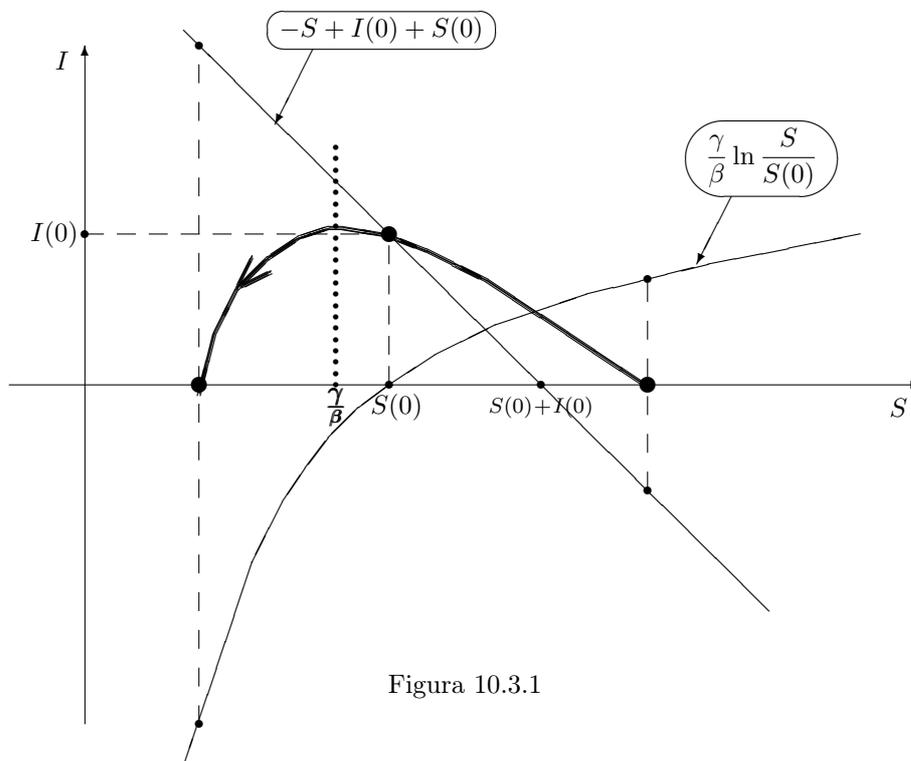


Figura 10.3.1

Il massimo di  $I(S)$  si ottiene annullando la derivata di (10.14) rispetto a  $S$

$$\frac{\gamma}{\beta} \frac{1}{S} - 1 = 0 \Rightarrow S = \frac{\gamma}{\beta}$$

Esso cade, indipendentemente da  $S(0)$  e  $I(0)$ , e quindi indipendentemente dalla curva epidemica considerata, in corrispondenza ad un numero di suscettibili pari a  $S = \frac{\gamma}{\beta}$ . Il numero degli infettivi nel punto di massimo dipende invece traiettoria che il sistema sta descrivendo, ed è dato da

$$I\left(\frac{\gamma}{\beta}\right) = \frac{\gamma}{\beta} \left( \ln \frac{\gamma}{\beta} - 1 - \ln S(0) \right) + I(0) + S(0) \quad (10.15)$$

- ESERCIZIO 10.3.2 Si verifichi che in (10.15) è sempre  $I(\gamma/\beta) \geq I(0)$ .

‡Suggerimento: posto  $c = \gamma/\beta$  e  $p = S(0)$ , si deve verificare che, qualunque siano  $c$  e  $p$  positivi, si ha

$$p \geq c - c \ln c + c \ln p$$

ovvero, posto  $x = c/p$ ,  $1/x \geq 1 - \ln x$ .

Si noti che i due membri della disequazione coincidono se  $x = 1$  e si considerino le derivate dei due membri a destra e a sinistra di  $x = 1$ .

La figura 10.3.2 mostra alcune *curve epidemiche*, sulle quali si svolgono le traiettorie del sistema dinamico descritto dalle prime due equazioni.

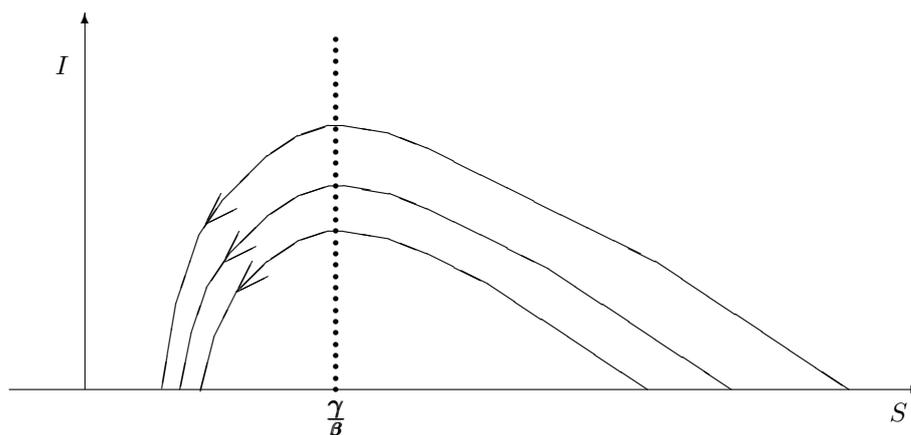


Figura 10.3.2

I punti di equilibrio di (10.10) e (10.11) sono tutte le coppie  $(S, 0) \quad \forall S \geq 0$ , come si vede risolvendo il sistema

$$\begin{aligned} 0 &= \beta SI \\ 0 &= \beta SI - \gamma I = I(\beta S - \gamma) \end{aligned}$$

Lo jacobiano di (10.10) e (10.11)

$$J(S, I) = \begin{bmatrix} \beta I & \beta S \\ \beta I & \beta S - \gamma \end{bmatrix}$$

valutato lungo l'asse  $S$  vale

$$\begin{bmatrix} 0 & \beta S \\ 0 & \beta S - \gamma \end{bmatrix}$$

Quando  $S > \frac{\gamma}{\beta}$  un autovalore è positivo e l'equilibrio è instabile, quando  $S \leq \frac{\gamma}{\beta}$  lo jacobiano ha un autovalore nullo e uno non positivo (caso non decidibile per la linearizzazione).

É chiaro tuttavia che per  $S \leq \frac{\gamma}{\beta}$  l'equilibrio non può essere asintoticamente stabile<sup>4</sup>, ma eventualmente solo stabile, ed effettivamente lo è, come si desume direttamente dall'andamento delle traiettorie.

OSSERVAZIONE Assimilando i rimossi ai guariti e ripetendo il ragionamento svolto per il modello SIS, vediamo che anche per il modello *SIR* il fattore  $1/\gamma$  rappresenta il tempo medio durante il quale un individuo infetto non viene rimosso. Quindi la condizione  $\frac{\beta S}{\gamma} < 1$  affinché non scoppi una epidemia ha la stessa interpretazione che abbiamo derivato per il modello SIS.

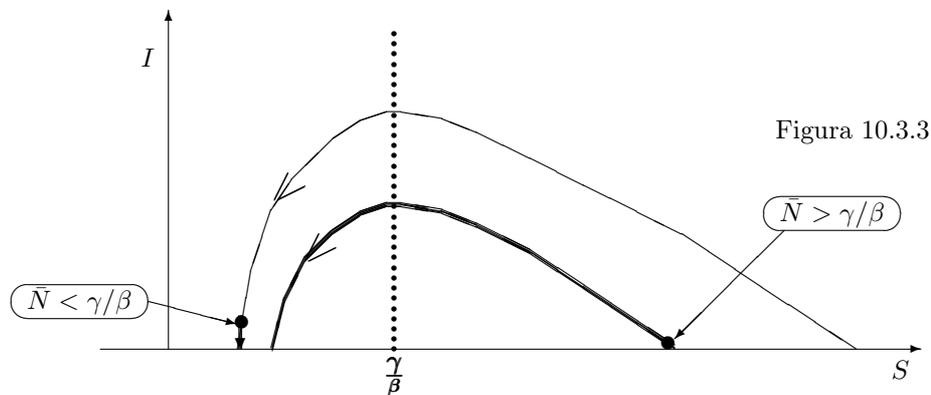
Concludiamo il paragrafo riassumendo in tre “effetti” quanto si deduce dal modello di Kermack-McKendrik; almeno dal punto di vista qualitativo, essi sintetizzano fedelmente quanto si verifica nel corso di un'epidemia.

### 1. EFFETTO SOGLIA

Il numero massimo di infettivi (i.e.l'acme dell'epidemia) si raggiunge sempre quando i suscettibili raggiungono il livello  $\gamma/\beta$ , detto *tasso relativo*<sup>5</sup> di rimozione .

- Supponiamo che la popolazione totale  $\bar{N}$  sia costituita soltanto di suscettibili. Se  $\bar{N} < \gamma/\beta$ , ovvero se  $P_0 := \beta\bar{N}/\gamma < 1$ , e se per  $t = 0$  si inserisce un piccolo numero  $I(0)$  di infetti, il loro numero decresce e tende a zero. La coppia  $(S(t), I(t))$  tende ad un valore  $(S(\infty), 0)$  tanto più prossimo a  $(\bar{N}, 0)$  quanto più piccola è stata la perturbazione  $I(0)$ . In altre parole, in  $(\bar{N}, 0)$  l'equilibrio è stabile.

- Se invece  $\bar{N} > \gamma/\beta$ , ovvero se  $P_0 = \beta\bar{N}/\gamma > 1$ , un piccolo numero di infettivi  $I(0)$  è sufficiente ad innescare un processo di contagio crescente, fino a che i suscettibili si riducono al livello di soglia  $\gamma/\beta$ . Al di là di tale livello l'epidemia si attenua e si estingue in  $(S(\infty), 0)$ . In questo caso l'equilibrio in  $(\bar{N}, 0)$  è instabile.



Il tasso relativo di rimozione  $\frac{\gamma}{\beta}$  rappresenta un valore di soglia: quando la popolazione è inferiore a tale valore, una traccia iniziale di infezione può essere rimossa più velocemente di quanto non sia trasmessa alla popolazione dei suscettibili, mentre l'epidemia si diffonderà se la popolazione lo supera.

Si noti che il valore di soglia può essere aumentato limitando l'efficacia infettiva dei contatti fra suscettibili e infetti ( $\beta \downarrow$ ) e/o aumentando l'efficienza della rimozione ( $\gamma \uparrow$ ).

### 2. EFFETTO DI FUGA

Qualunque siano le condizioni iniziali, è chiaro da (10.14) che  $I(S) \rightarrow -\infty$  per  $S \rightarrow 0$ .

<sup>4</sup>essendo ogni punto di equilibrio di accumulazione per altri punti di equilibrio

<sup>5</sup>relativo alla virulenza  $\beta$

Perciò la curva  $I(S)$  attraversa l'asse  $I = 0$  per valori positivi di  $S$  e si conclude che l'epidemia ha termine per mancanza di infettivi piuttosto che per mancanza di suscettibili. Detto altrimenti, ci sono sempre individui che sfuggono all'epidemia.

### 3. EFFETTO DI SIMMETRIA

Se  $\bar{N} > \frac{\gamma}{\beta}$ , ma  $\bar{N} - \frac{\gamma}{\beta}$  è sufficientemente piccolo, la curva dell'epidemia passante per  $(\bar{N}, 0)$  è (quasi) simmetrica rispetto all'asse  $S = \frac{\gamma}{\beta}$ . Infatti nell'intorno del punto di massimo essa è approssimata, a meno di infinitesimi di ordine superiore rispetto a  $|S - \frac{\gamma}{\beta}|$ , da una parabola con asse verticale  $S = \frac{\gamma}{\beta}$ . Quindi, se la popolazione iniziale è  $\bar{N} = \frac{\gamma}{\beta} + \varepsilon$ ,  $\varepsilon > 0$ , la popolazione suscettibile al termine dell'epidemia sarà (per  $\varepsilon$  non troppo grande)  $S(\infty) = \frac{\gamma}{\beta} - \varepsilon$  e il numero dei rimossi alla fine dell'epidemia sarà  $2\varepsilon$ .

## 10.4 \* Modelli stocastici senza natalità e mortalità

Il modello stocastico che rende conto delle interazioni a livello macroscopico coinvolge due variabili aleatorie:

- il numero  $S$  dei suscettibili,
- il numero  $I$  degli infettivi

mentre i rimossi (segregati o resi immuni) sono ad ogni istante il termine di saldo rispetto alla popolazione totale  $\bar{N}$  che, trascurando nascite e morti, si suppone costante.

### 10.4.1 Le equazioni

Si suppone che, nel tempo elementare  $\Delta t$ ,

- la probabilità di un contatto fra un infettivo e un suscettibile è, nell'ipotesi di un continuo rimescolamento della popolazione che ne assicuri l'omogeneità, proporzionale al prodotto  $SI \Delta t$ ,
- la probabilità di una rimozione, nell'ipotesi che essa coinvolga con le medesime modalità ciascuno degli infettivi, è proporzionale a  $I \Delta t$ .

Se indichiamo con  $p_{S,I}(t)$  la probabilità che al tempo  $t$  siano presenti nella popolazione  $S$  suscettibili e  $I$  infettivi, al tempo  $t + \Delta t$  la popolazione è caratterizzata dalla coppia  $(S, I)$  se si verifica uno degli eventi seguenti:

- i) al tempo  $t$  la coppia è  $(S + 1, I - 1)$  e si è avuto un contagio in  $[t, t + d\Delta t]$ , ma nessuna rimozione;
- ii) al tempo  $t$  la coppia è  $(S, I)$  e in  $[t, t + \Delta t]$  non si sono avuti né contagio e né rimozione;
- iii) al tempo  $t$  la coppia è  $(S, I + 1)$  e in  $[t, t + \Delta t]$  è avvenuta una rimozione.

Ogni altro possibile evento in  $[t, t + \Delta t]$  ha probabilità infinitesima di ordine superiore a  $\Delta t$ , poiché richiede il verificarsi nell'intervallo elementare di almeno due eventi di contagio e/o di rimozione. Possiamo allora ritenere (i), (ii) e (iii) mutuamente esclusivi ed esaustivi di tutte le possibilità, da cui

$$p_{S,I}(t + \Delta t) = p_{S+1,I-1}(t)(S+1)(I-1)\beta \Delta t + p_{S,I}(t)[(1 - SI\beta \Delta t)(1 - I\gamma \Delta t)] + p_{S,I+1}(t)(I+1)\gamma \Delta t + o(\Delta t)$$

e, passando al limite per  $\Delta t \rightarrow 0$ , si ottiene il sistema di equazioni

$$\frac{dp_{S,I}(t)}{dt} = \beta(S+1)(I-1)p_{S+1,I-1}(t) - I(\beta S + \gamma)p_{S,I}(t) + \gamma(I+1)p_{S,I+1}(t) \quad (10.16)$$

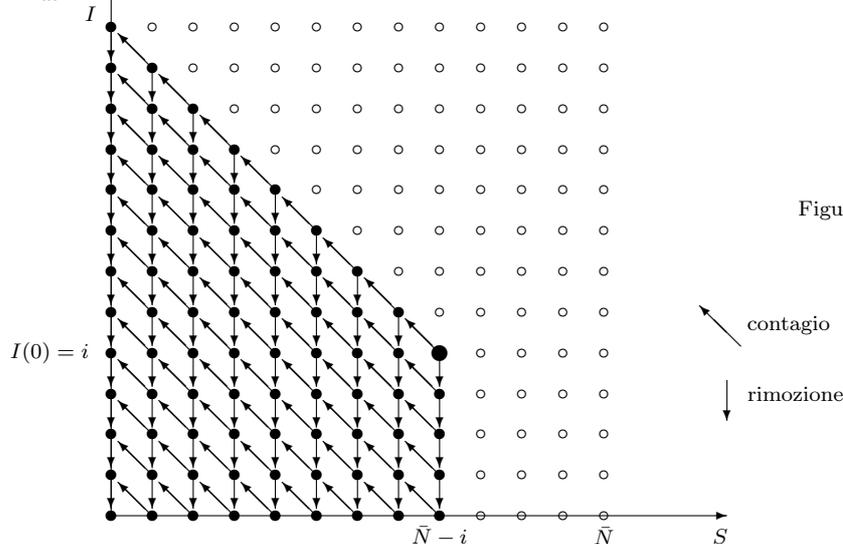


Figura 10.4.1



e l'esponenziale  $e^{\hat{F}t}$  è immediato:

$$e^{\hat{F}t} = \begin{bmatrix} 1 & | & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \hline 0 & | & e^{-a_1 t} & & & \\ 0 & | & & e^{-a_2 t} & & \\ \vdots & | & & & \ddots & \\ 0 & | & & & & e^{-a_n t} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & \mathbf{0}_n^T \\ \mathbf{0}_n & e^{Dt} \end{bmatrix}$$

Ma allora il vettore delle probabilità al tempo  $t$  è

$$\mathbf{x}(t) = e^{Ft} \mathbf{x}(0) = T e^{\hat{F}t} T^{-1} = \begin{bmatrix} 1 & -\mathbf{1}_n^T \\ \mathbf{0}_n & I_n \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 & \mathbf{0}_n^T \\ \mathbf{0}_n & e^{Dt} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 & \mathbf{1}_n^T \\ \mathbf{0}_n & I \end{bmatrix} \mathbf{x}(0) = \begin{bmatrix} 1 & \mathbf{1}_n^T - \mathbf{1}^T e^{Dt} \\ \mathbf{0}_n & e^{Dt} \end{bmatrix} \mathbf{e}_{n+1}$$

e, poiché al divergere di  $t$  la matrice esponenziale  $e^{Dt}$  tende alla matrice nulla,  $\mathbf{x}(t)$  tende asintoticamente al vettore  $\mathbf{e}_1$

Esaminiamo ora alcune variabili aleatorie connesse con il modello che stiamo considerando.

### a) Tempo di attesa e tempo di estinzione

Se la popolazione suscettibile al tempo 0 si trova al livello  $S$ , indichiamo con  $A_S$  il "tempo di attesa al livello  $S$ ", ossia l'istante in cui la popolazione suscettibile scende al livello  $S-1$ . La probabilità che la popolazione suscettibile si mantenga al livello  $S$  durante l'intervallo  $[0, t]$  si ottiene risolvendo l'equazione

$$\frac{dp(S, t)}{dt} = -\beta S(\bar{N} - S)p(S, t) = -M(S)p(S, t), \quad p(S, 0) = 1.$$

Si ottiene  $p(S, t) = e^{-M(S)t}$ , quindi

$$P\{A_S \leq t\} = 1 - P\{A_S > t\} = 1 - e^{-M(S)t},$$

e la densità di probabilità della variabile  $A_S$  è  $M(S)e^{-M(S)t}$ .

Allora il tempo medio di attesa nello stato  $S$  è dato da

$$E[A_S] = \int_0^\infty t M(S) e^{-M(S)t} dt = \frac{1}{M(S)} = \frac{1}{\beta S(\bar{N} - S)} \quad (10.21)$$

Il momento del secondo ordine di  $A_S$  si ottiene integrando per parti

$$E[A_S^2] = \int_0^\infty t^2 M(S) e^{-M(S)t} dt = \frac{2}{M(S)^2} \quad (10.22)$$

e conseguentemente la varianza è data da

$$\text{var}[A_S] = E[A_S^2] - E[A_S]^2 = \frac{2}{M(S)^2} - \frac{1}{M(S)^2} = \frac{1}{M(S)^2} \quad (10.23)$$

Se la popolazione suscettibile al tempo 0 è al livello  $\bar{N} - i$ , il tempo di estinzione dei suscettibili

$$\Omega_{\bar{N}-i} = A_{\bar{N}-i} + A_{\bar{N}-1} + \dots + A_2 + A_1$$

la come valor medio

$$E[\Omega_{\bar{N}-i}] = \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} E[A_S] = \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \frac{1}{M(S)} = \frac{1}{\beta} \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{\bar{N}-S} \right) \quad (10.24)$$

Se  $\bar{N} - i$  è grande, si ha

$$\sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \frac{1}{S} \sim \ln(\bar{N} - i) + \varepsilon$$

dove  $\varepsilon$  denota la costante di Eulero e

$$\sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \frac{1}{\bar{N}-S} \sim \ln(\bar{N} - 1) + \varepsilon - \left( \frac{1}{i-1} + \frac{1}{i-2} + \dots + 1 \right)$$

In una grande popolazione costituita da  $\bar{N}$  suscettibili l'ingresso di un infettivo<sup>6</sup> induce un'epidemia che porta all'infezione di tutta la popolazione in un tempo medio pari a

$$E[\Omega_{\bar{N}}] \sim \frac{2}{\beta \bar{N}} (\ln \bar{N} + \varepsilon) \quad (10.25)$$

Esso risulta circa doppio del tempo  $\bar{t} = \frac{1}{\beta \bar{N} + 1} \ln \bar{N}$  richiesto dall'analogo modello deterministico SI perchè venga raggiunto l'acme del contagio in una popolazione iniziale di  $\bar{N}$  suscettibili e un infettivo.

<sup>6</sup>quindi la condizione iniziale è  $i = 1$  in una popolazione totale di  $\bar{N} + 1$

Poiché i tempi di attesa ai vari livelli sono indipendenti, la varianza del tempo di estinzione è la somma delle varianze dei tempi di attesa, ossia

$$\begin{aligned}\text{var}[\Omega_{\bar{N}-i}] &= \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \text{var}[A_S] = \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \frac{1}{M(S)^2} = \frac{1}{\beta^2} \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \frac{1}{S^2(\bar{N}-S)^2} \\ &= \frac{1}{(\beta\bar{N})^2} \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \left( \frac{1}{S^2} + \frac{1}{(\bar{N}-S)^2} + \frac{2}{S(\bar{N}-S)} \right) \\ &= \frac{1}{(\beta\bar{N})^2} \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} \left( \frac{1}{S^2} + \frac{1}{(\bar{N}-S)^2} + \frac{2/\bar{N}}{S} + \frac{2/\bar{N}}{\bar{N}-S} \right)\end{aligned}$$

La serie  $\sum_1^\infty \frac{1}{S^2}$  ha per somma<sup>7</sup>  $\pi^2/6$ , quindi se  $\bar{N}$  è molto elevato e  $i = 1$  si ottiene

$$\text{var}[\Omega_{\bar{N}-1}] \sim \frac{1}{(\beta\bar{N})^2} \left( \frac{\pi^2}{3} + \frac{4}{\bar{N}}(\ln(\bar{N}-1) + \varepsilon) \right) \sim \frac{1}{(\beta\bar{N})^2} \frac{\pi^2}{3} \quad (10.26)$$

Al divergere di  $\bar{N}$ , decrescono sia la durata media della epidemia, proporzionalmente a  $\frac{\ln \bar{N}}{\bar{N}}$ , sia la varianza della sua durata, proporzionalmente a  $\bar{N}^2$ . Anche la dispersione relativa per grandi  $\bar{N}$

$$\frac{\text{var}[\Omega_{\bar{N}-1}]^{1/2}}{E[\Omega_{\bar{N}-1}]} \sim \frac{\pi}{\sqrt{3}\beta\bar{N}} \frac{\beta\bar{N}}{2\ln \bar{N}} = \frac{\pi}{2\sqrt{3}\ln \bar{N}}$$

decresce, ma in proporzione all'inverso del logaritmo di  $\bar{N}$ , cosicché risulta non trascurabile anche per valori di  $\bar{N}$  piuttosto elevati.

#### b) Valore atteso dei suscettibili

Se per determinare come evolve il valor medio  $E[S(t)] = \sum_{S=0}^{\bar{N}-I(0)} Sp(S, t)$  si prova ad utilizzare il procedimento seguito per il processo lineare di morte, dalle equazioni differenziali (10.17) si ricava

$$\begin{aligned}\frac{dE[S(t)]}{dt} &= \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} S \frac{dp(S, t)}{dt} = \beta \sum_{S=1}^{\bar{N}-i-1} S(S+1)(\bar{N}-S-1)p(S+1, t) - \beta \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} S^2(\bar{N}-S)p(S, t) \\ &= \beta \sum_{S=1}^{\bar{N}-i-1} (S+1)^2(\bar{N}-S-1)p(S+1, t) - \beta \sum_{S=1}^{\bar{N}-i-1} (S+1)(\bar{N}-S-1)p(S+1, t) \\ &\quad - \beta\bar{N} \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} S^2p(S, t) + \beta \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} S^3p(S, t) \\ &= -\beta \sum_{\sigma=1}^{\bar{N}-i} \sigma^3p(\sigma, t) + \beta p(1, t) + \beta\bar{N} \sum_{\sigma=1}^{\bar{N}-i} \sigma^2p(\sigma, t) - \beta p(1, t) - \beta\bar{N} \sum_{\sigma=1}^{\bar{N}-i} \sigma p(\sigma, t) + \beta p(1, t) \\ &\quad + \beta \sum_{\sigma=1}^{\bar{N}-i} \sigma^2p(\sigma, t) - \beta p(1, t) - \beta\bar{N} \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} S^2p(S, t) + \beta \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} S^3p(S, t) \\ &= \beta \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} S^2p(S, t) - \beta\bar{N} \sum_{S=1}^{\bar{N}-i} Sp(S, t) \\ &= \beta E[S^2(t)] - \beta\bar{N} E[S(t)]\end{aligned} \quad (10.27)$$

<sup>7</sup>Per provare la convergenza della serie armonica generalizzata  $\sum_{h=1}^\infty \frac{1}{h^2}$  si maggiore la somma

$$1 + \left(\frac{1}{2^2} + \frac{1}{3^2}\right) + \left(\frac{1}{4^2} + \frac{1}{5^2} + \frac{1}{6^2} + \frac{1}{7^2}\right) + (\text{otto termini}) + (\text{sedici termini}) + \dots$$

Per calcolare il valore esatto della somma, si considera lo sviluppo in serie di Fourier sull'intervallo  $[-\pi, \pi]$  della funzione  $f(x) = x^2$  è

$$f(x) = \frac{\pi^2}{3} - \frac{4}{1^2} \cos x + \frac{4}{2^2} \cos(2x) - \frac{4}{3^2} \cos(3x) + \dots$$

Per  $x = \pi$  si ha

$$\pi^2 = \frac{\pi^2}{3} - \frac{4}{1^2} \cos \pi + \frac{4}{2^2} \cos(2\pi) - \frac{4}{3^2} \cos(3\pi) + \dots = \frac{\pi^2}{3} + 4 \left[ \frac{1}{1^2} + \frac{1}{2^2} + \frac{1}{3^2} + \dots \right]$$

da cui segue la somma della serie.

Quindi per determinare il momento del primo ordine  $E[S(t)]$  è necessario conoscere quello del secondo ordine  $E[S^2(t)]$ . Similmente si verifica che il momento del secondo ordine soddisfa un'equazione che coinvolge il momento del terzo ordine

$$\frac{dE[S^2(t)]}{dt} = f(E[S(t)], E[S^2(t)], E[S^3(t)])$$

e così via. La non linearità del modello SI non consente più di risolvere ricorsivamente le equazioni dei momenti, come succede invece per il processo lineare di morte.

Per la soluzione esatta di (10.27) si rinvia alla monografia di Bayley<sup>8</sup>. Qui, alla ricerca di una soluzione approssimata, sostituiamo al momento del secondo ordine il quadrato della media. Ciò equivale, una volta riscritta (10.27) nella forma

$$\frac{dE[S(t)]}{dt} = -\beta\bar{N}E[S(t)] + \beta E[S(t)]^2 + \beta\text{var}[E(S(t))], \quad (10.28)$$

a supporvi costantemente nulla la varianza. L'equazione che ne risulta

$$\frac{dE[S(t)]}{dt} = -\beta\bar{N}E[S(t)] + \beta E[S(t)]^2 \quad (10.29)$$

coincide con quella dei suscettibili nel modello SI deterministico:

$$\frac{dS}{dt} = -\frac{dI}{dt} = \beta I^2 - \beta\bar{N}I = \beta(\bar{N} - S)^2 - \beta\bar{N}(N - S) = -\beta\bar{N}S + \beta S^2$$

e dal confronto fra (10.28) e (10.29) si conclude che la soluzione deterministica sottostima il livello medio dei suscettibili, ottenibile risolvendo la (10.28).

OSSERVAZIONE Nel modello stocastico il tempo medio di attesa fra un contagio e il successivo al livello  $S$  è  $E[A_S] = \frac{1}{\beta S(\bar{N} - S)} = \frac{1}{\beta(\bar{N} - I)I}$ .

Nel modello deterministico, essendo  $I$  funzione strettamente crescente del tempo, si ha

$$\frac{dt}{dI} = \frac{1}{\beta(\bar{N} - I)I} = \frac{1}{\beta\bar{N}} \left( \frac{1}{\bar{N} - I} + \frac{1}{I} \right),$$

quindi

$$t(I) = \frac{1}{\beta\bar{N}} \ln \frac{I}{\bar{N} - I} + \text{cost}$$

Supponendo  $t(i) = 0$ , si determina la costante, ottenendo

$$t(I) = \frac{1}{\beta\bar{N}} \left( \ln \frac{\bar{N} - i}{i} - \ln \frac{\bar{N} - I}{I} \right)$$

e quindi

$$\Delta t = t(I + 1) - t(I) = \frac{1}{\beta\bar{N}} \left( \ln \frac{\bar{N} - I}{I} - \ln \frac{\bar{N} - I - 1}{I + 1} \right) = \frac{1}{\beta\bar{N}} \ln \left( 1 + \frac{\bar{N}}{I(\bar{N} - I - 1)} \right)$$

Se  $\bar{N}$  è grande e l'epidemia è al suo acme  $S \sim I \sim \bar{N}/2$ , il modello deterministico prevede un intervallo

$$\Delta t \sim \frac{1}{\beta\bar{N}} \frac{\bar{N}}{I(\bar{N} - I)} = \frac{1}{\beta I(\bar{N} - I)}$$

eguale al valor medio del tempo di attesa nel modello stocastico.

Se la popolazione  $\bar{N}$  è piccola, oppure se è grande ma l'epidemia è all'inizio ( $I$  prossimo a 1) o al termine ( $I$  prossimo a  $\bar{N}$ ) l'a concordanza fra il modello stocastico e quello deterministico vien meno.

Ad esempio, se  $I = 1 \ll \bar{N}$ , abbiamo  $E[A_{\bar{N}-1}] = \frac{1}{\beta(\bar{N} - 1)} \sim \frac{1}{\beta\bar{N}}$  mentre il modello deterministico prevede

$$\Delta t = \frac{1}{\beta\bar{N}} \ln \left( 1 + \frac{\bar{N}}{\bar{N} - 2} \right) \sim \frac{1}{\beta\bar{N}} \ln 2. \text{ Quindi}$$

$$\frac{E[A_{\bar{N}-1}]}{\Delta t} \sim \frac{1}{\ln 2} \sim 1,44.$$

Ciò è in accordo con il fatto che il numero medio di infettivi nel modello stocastico è minore ad ogni istante rispetto a quello ottenuto con il modello deterministico.

<sup>8</sup>The elementas of stochastic processes, with applications to the natural sciences, J.Wiley,N.Y, 1964

### 10.4.3 Modello con rimozione

Se il tasso  $\gamma$  di rimozione è positivo, ci limiteremo a considerare due problemi: quello di determinare la probabilità che il contagio si diffonda e quello di determinare, quando il contagio non si diffonde, il tempo medio per l'estinzione completa degli infettivi (e quindi del rischio epidemico).

#### a) Probabilità di diffusione

Supponiamo che all'istante iniziale si abbia un piccolo nucleo di infettivi  $I(0) = i \ll \bar{N}$ . Nell'ipotesi<sup>9</sup> che la popolazione  $\bar{N}$  sia sufficientemente numerosa, finché  $I(t) + R(t)$  rimane piccolo nell'equazione (10.16) il numero dei suscettibili  $S$  può essere approssimato da  $\bar{N}$ . Allora  $p_{S,I}(t)$  dipende solo dall'indice  $I$ , può scriversi come  $P(I, t)$  e soddisfa le equazioni di un processo univariato lineare di nascita e morte

$$\begin{aligned}\frac{dp(I, t)}{dt} &= \beta\bar{N}(I-1)p(I-1, t) - I(\bar{N} + \gamma)p(I, t) + \gamma(I+1)p(I+1, t), \quad I \geq 1 \\ \frac{dp(0, t)}{dt} &= \gamma p(1, t)\end{aligned}\tag{10.30}$$

Esso si riconduce a quello studiato nel secondo capitolo ponendovi  $\nu = \beta\bar{N}$  e  $\mu = \gamma$ .

Vogliamo determinare la probabilità che la popolazione degli infettivi passi dal livello iniziale  $i$  ad un livello superiore  $I > i$ , un problema che si riduce a studiare la *probabilità di transizione* fra due livelli assegnati.

Poiché la soluzione del problema è la stessa, ci riferiremo alla situazione più generale di un processo non lineare di nascita e morte

$$\frac{dp(N, t)}{dt} = B(N-1)p(N-1, t) - (B(N) + M(N))p(N, t) + M(N+1)p(N+1, t)\tag{10.31}$$

per il quale assumeremo che i coefficienti  $M(N)$  e  $B(N)$  siano positivi per  $N > 0$  e nulli altrimenti.

Se la popolazione al tempo  $t$  si trova al livello  $N$ , nel successivo intervallo  $[t, t + \Delta t]$  ha probabilità  $B(N)\Delta + o(\Delta t)$  di effettuare la transizione  $N \rightarrow N+1$  e  $M(N)\Delta + o(\Delta t)$  di effettuare la transizione  $N \rightarrow N-1$ . È allora intuitivo assumere<sup>10</sup> che le probabilità  $\tau(N, N+1)$  e  $\tau(N, N-1)$  che il primo evento sia la transizione dal livello  $N$  a  $N+1$  oppure quella dal livello  $N$  a  $N-1$  soddisfino la proporzione

$$\tau(N, N+1) : \tau(N, N-1) = B(N) : M(N)$$

Se imponiamo la condizione di normalizzazione  $\tau(N, N+1) + \tau(N, N-1) = 1$ , otteniamo allora le *probabilità di transizione in un passo*

$$\tau(N, N+1) = \frac{B(N)}{B(N) + M(N)}, \quad \tau(N, N-1) = \frac{M(N)}{B(N) + M(N)}\tag{10.32}$$

Indichiamo ora con  $T(i, N)$  la probabilità che la popolazione, che all'istante iniziale si trova al livello  $i > 0$ , in qualche istante successivo raggiunga il livello  $N \neq i$ .

Il passaggio dal livello  $i$  al livello  $N$  può verificarsi secondo due modalità mutuamente esclusive, ed esaustive di tutte le possibilità:

1. la prima transizione è  $i \rightarrow i+1$  e dal livello  $i+1$  la popolazione passa al livello  $N$ ;
2. la prima transizione è  $i \rightarrow i-1$  e dal livello  $i-1$  la popolazione passa al livello  $N$

quindi, per ogni  $i > 0$  e ogni  $f \geq 0$  e tenendo conto di (10.32)

$$\begin{aligned}T(i, N) &= \tau(i, i+1)T(i+1, N) + \tau(i, i-1)T(i-1, N) \\ T(i, N) &= \frac{B(i)}{B(i) + M(i)}T(i+1, N) + \frac{M(i)}{B(i) + M(i)}T(i-1, N)\end{aligned}\tag{10.33}$$

e infine

$$B(i) [T(i+1, N) - T(i, N)] = M(i) [T(i, N) - T(i-1, N)]\tag{10.34}$$

Consideriamo qui il caso  $N > i$ , cioè quello di interesse per risolvere il problema.

Osserviamo preliminarmente che, per determinare  $T(i, N)$ , ci basta aver determinato  $T(1, N)$  al variare di  $N$ . Infatti per passare dal livello 1 ai livelli  $N$  la popolazione deve transitare per il livello  $i < N$  e da questo al livello  $N$ , quindi

$$T(1, N) = T(1, i)T(i, N)$$

<sup>9</sup>che assumeremo costantemente

<sup>10</sup>per la prova si rinvia a Karlin "???"

D'altra parte, per determinare  $T(1, N)$ ,  $N = 1, 2, \dots$  da (10.34) ricaviamo

$$\begin{aligned}
B(i)T(2, N) - T(1, N) &= \frac{M(1)}{B(1)}T(1, N) \\
T(3, N) - T(2, N) &= \frac{M(2)}{B(2)}[T(2, N) - T(1, N)] \\
&\dots \\
T(N-1, N) - T(N-2, N) &= \frac{M(N-2)}{B(N-2)}[T(N-2, N) - T(N-3, N)] \\
1 - T(N-1, N) &= \frac{M(N-1)}{B(N-1)}[T(N-1, N) - T(N-2, N)]
\end{aligned} \tag{10.35}$$

Sostituendo iteratamente in (10.35) nel secondo membro di ciascuna equazione il primo membro dell'equazione precedente e ponendo

$$\theta_k := \frac{M(k)M(k-1)\dots M(2)M(1)}{B(k)B(k-1)\dots B(2)B(1)}$$

si ottiene

$$\begin{aligned}
T(2, N) - T(1, N) &= \theta_1 T(1, N) \\
T(3, N) - T(2, N) &= \theta_2 T(1, N) \\
&\dots \\
T(N-1, N) - T(N-2, N) &= \theta_{N-2} T(1, N) \\
1 - T(N-1, N) &= \theta_{N-1} T(1, N)
\end{aligned} \tag{10.36}$$

Sommando membro a membro i termini di (10.36) si perviene ad una equazione in  $T(1, N)$

$$1 - T(1, N) = (\theta_1 + \theta_2 + \dots + \theta_{N-1})T(1, N)$$

e infine a

$$T(1, N) = \frac{1}{1 + \theta_1 + \theta_2 + \dots + \theta_{N-1}} \tag{10.37}$$

Quindi, per ogni  $i$  si ha

$$T(i, N) = \frac{1 + \theta_1 + \theta_2 + \dots + \theta_{i-1}}{1 + \theta_1 + \theta_2 + \dots + \theta_{N-1}} \tag{10.38}$$

In particolare, ponendo in (10.30)  $B(I) = \beta \bar{N} I$  e  $M(I) = \gamma I$ , troviamo che i parametri  $\theta_k$  sono

$$\theta_k = \frac{k! \gamma^k}{k! \bar{N}^k \beta^k} = \left( \frac{\gamma}{\beta \bar{N}} \right)^k$$

La probabilità di transizione degli infettivi dal livello  $i$  al livello  $\bar{I}$  è quindi data da

$$T(i, \bar{I}) = \frac{\sum_{k=0}^{i-1} (\gamma/\beta \bar{N})^k}{\sum_{k=0}^{\bar{I}-1} (\gamma/\beta \bar{N})^k} = \frac{1 - \left( \frac{\gamma}{\beta \bar{N}} \right)^i}{1 - \left( \frac{\gamma}{\beta \bar{N}} \right)^{\bar{I}}} \tag{10.39}$$

Diciamo che un livello  $I_C \ll \bar{N}$  di infettivi è un *livello critico per la diffusione del contagio* se la probabilità di transizione  $T(1, I)$  è praticamente costante per  $I > I_C$ , ma non per  $I < I_C$ . Si noti che, se gli infettivi raggiungono il livello critico  $I_C$ , la probabilità di raggiungere livelli  $I > I_C$

$$T(I_C, I) = \frac{T(1, I)}{T(1, I_C)} \sim 1$$

è pressoché unitaria, ossia è pressoché certo il raggiungimento di livelli elevati di contagio.

Consideriamo due situazioni possibili:

$$(i) \quad \bar{N} < \frac{\gamma}{\beta} \quad \text{ovvero} \quad \frac{\gamma}{\beta \bar{N}} = 1 + \varepsilon, \quad \text{con } \varepsilon > 0$$

Per ogni valore di  $I$  si ha

$$\frac{1}{T(I, I+1)} = \frac{(1+\varepsilon)^{I+1} - 1}{(1+\varepsilon)^I - 1} > 1 + \varepsilon$$

e quindi non esiste alcun valore critico  $I_C$  oltre il quale  $T(I_C, I)$  si possa ritenere unitario.

Se al livello  $I$  risulta<sup>11</sup>

$$(1 + \varepsilon)^I = \left( \frac{\gamma}{\beta \bar{N}} \right)^I \gg 1, \tag{10.40}$$

<sup>11</sup>la condizione che il livello  $I$  (e il livello  $I_C$  al punto (ii)) sia molto piccolo rispetto alla popolazione totale  $\bar{N}$  giustifica la applicabilità della approssimazione (10.30) e della formula (10.39)

tale livello di infettivi ha probabilità molto bassa di essere raggiunto dai livelli inferiori. Ad esempio, a partire da un livello  $i = I/2$ , la probabilità di raddoppio degli infettivi è data da

$$T(I/2, I) = \frac{\left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{I/2} - 1}{\left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^I - 1} \sim \left[ \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{I/2} - 1 \right] \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{-I} < \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{-I/2} \sim 0$$

(ii)  $\bar{N} > \frac{\gamma}{\beta}$  ovvero  $\frac{\gamma}{\beta\bar{N}} = 1 - \varepsilon$ , con  $0 < \varepsilon < 1$

Se per il livello  $I_C \ll \bar{N}$  risulta

$$(1 - \varepsilon)^{I_C} = \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{I_C} \ll 1, \quad (10.41)$$

$I_C$  potrà essere assunto come livello critico per la diffusione dell'epidemia. Infatti, se vale (10.41),

- per ogni  $\bar{I} > I_C$ , si ha  $\left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{\bar{I}} \ll 1$  e da (10.39) segue  $T(I_C, \bar{I}) \sim 1$ : una volta raggiunto il livello  $I_C$  è quasi certo il raggiungimento dei livelli superiori di infettivi;
- se la popolazione iniziale di infettivi è al livello  $i < I_C$ , le probabilità di raggiungere/ di non raggiungere il livello  $I_C$  sono, rispettivamente,

$$T(i, I_C) \sim 1 - \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^i \quad \text{e} \quad \bar{T}(i, I_C) \sim \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^i \quad (10.42)$$

dalle considerazioni precedenti si deduce che il livello di popolazione totale  $\bar{N} = \gamma/\beta$  ha ancora carattere di soglia, anche se in modo meno netto rispetto al modello deterministico di Kermack McKendrick: il suo superamento fa sì che esista una sostanziale certezza di esplosione dell'epidemia quando il contagio interessa una piccola parte  $I_C$  della popolazione.

#### b) Durata media della situazione di pericolo

La presenza di un gruppo di  $i < I_C$  infettivi all'interno di una popolazione la cui numerosità superi il livello di soglia  $\gamma/\beta$  costituisce comunque una concreta situazione di pericolo, perché rende possibile il raggiungimento del livello critico  $I_C$ .

In questa situazione, comportamento della popolazione degli infettivi può essere studiato come un processo a tempo continuo, che si svolge in uno spazio di stati (i livelli) finito  $0, 1, 2, \dots, I_C$ , per il quale i livello 0 e  $I_C$  sono stati "assorbenti" (una volta raggiunti, il processo non può uscirne).

Supponendo che al tempo  $t = 0$  sia  $i = 1$ , da (10.42) si ricava la probabilità  $1 - \gamma/\beta\bar{N}$  che la popolazione degli infettivi sia assorbita dal livello  $I_C$  e la probabilità  $\gamma/\beta\bar{N}$  che l'assorbimento avvenga al livello 0 (e quindi che l'epidemia si estingua).

Se denotiamo con  $\mathcal{T}_{1,I}$  il tempo di primo passaggio per il livello  $I$ ,  $I = 0, 1, 2, \dots, I_C$  quando il livello iniziale degli infettivi è  $i = 1$  e con  $\pi_{1,I}(t)$  la sua densità di probabilità, la funzione

$$\pi_{1,I}^*(t) := \frac{\pi_{1,0}(t)}{(\gamma/\beta\bar{N})}$$

rappresenta la densità di probabilità di  $\mathcal{T}_{1,0}$  condizionata dall'assorbimento al livello 0.

Il tempo medio durante il quale il gruppo degli infettivi permane all'interno della popolazione, sotto la condizione che esso non venga assorbito dal livello  $I_C$ , è allora dato da

$$E[\mathcal{T}_{1,0}] = \int_0^\infty t \pi_{1,0}^*(t) dt = \frac{\gamma}{\beta\bar{N}} \int_0^\infty t \pi_{1,0}(t) dt$$

La determinazione di  $\pi_{1,0}$  e il calcolo della media di  $\mathcal{T}_{1,0}$  a partire dalle equazioni (10.30) sono alquanto laboriosi<sup>12</sup>. ma la soluzione è piuttosto semplice:

$$\begin{aligned} E[\mathcal{T}_{1,0}] &= \frac{1}{\beta\bar{N}} \left[ 1 + \frac{1}{2} \frac{\gamma}{\beta\bar{N}} + \frac{1}{3} \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^2 + \dots + \frac{1}{I_C} \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{I_C-1} \right] \\ &= \frac{1}{\gamma} \left[ \frac{\gamma}{\beta\bar{N}} + \frac{1}{2} \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^2 + \frac{1}{3} \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^3 + \dots + \frac{1}{I_C} \left(\frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right)^{I_C} \right] \\ &\sim \frac{1}{\gamma} \left[ -\ln\left(1 - \frac{\gamma}{\beta\bar{N}}\right) \right] = \frac{1}{\gamma} \ln \frac{\beta\bar{N}}{\beta\bar{N} - \gamma} \end{aligned} \quad (10.43)$$

Poiché la probabilità che il processo epidemico innescato da un infettivo si estingua è  $\gamma/\beta\bar{N}$ , è chiaro che le misure da prendere mirano a diminuire il valore di  $\gamma/\beta$ . La (10.43) può suggerire la convenienza di agire su  $\gamma$ , aumentando l'efficacia della rimozione, piuttosto che su  $\beta$ , riducendo le interazioni fra i membri della popolazione.

<sup>12</sup>si veda Goel Richter-Dyn "Stochastic Models in Biology", Academic Press, 1974

## 10.5 Modelli deterministici con natalità e mortalità

Introduciamo ora nelle equazioni che reggono la dinamica di un'epidemia termini che rendano conto degli eventi di nascita e di morte.

Considereremo due situazioni:

1.
  - la natalità e la mortalità hanno dinamica malthusiana e sono imputabili soltanto a cause naturali (quindi l'epidemia non provoca ulteriori eventi di morte né pregiudica la possibilità di avere figli);
  - suscettibili, infettivi e rimossi hanno quindi il medesimo tasso di mortalità  $\mu$  e il medesimo tasso di natalità  $\varepsilon$ ;
  - $\varepsilon = \mu$ , quindi la popolazione totale mantiene un livello costante  $\bar{N}$ ;
  - i nuovi nati sono tutti suscettibili;
2.
  - c'è un numero costante di nuovi nati nell'unità di tempo;
  - la mortalità ha una dinamica malthusiana con tasso  $\mu$ , ma per effetto della malattia epidemica gli infetti incrementano il tasso naturale di mortalità a  $\mu + \delta$ .

### 10.5.1 Modello SIR con popolazione costante $\bar{N}$

La popolazione totale rimane costante, come nel modello di Kermack-McKendrick, ma la costanza della popolazione totale è dovuta a un bilanciamento fra gli eventi di nascita e di morte, non alla loro assenza. La conseguenza immediata è che nella popolazione entrano costantemente nuovi nati, tutti suscettibili.

Se indichiamo con  $dS$ ,  $dI$  e  $dR$  le variazioni nel numero dei suscettibili, degli infettivi e dei rimossi nel tempuscolo  $dt$

- $dS$  comprende una componente negativa  $-\beta SI dt$  per il contagio conseguente agli incontri fra infettivi e suscettibili, una componente positiva  $\varepsilon(S + I + R)dt$  dovuta all'ingresso dei nuovi nati, e una componente negativa  $-\mu S dt = -\varepsilon S dt$  dovuta alle morti nel gruppo dei suscettibili; quindi

$$dS = -\beta SI dt + \varepsilon(S + I + R) dt - \varepsilon S dt$$

- $dI$  comprende una componente positiva  $\beta SI dt$ , costituita dai nuovi contagiati, e due componenti negative: la prima,  $-\gamma I dt$ , dovuta alle rimozioni e la seconda  $-\mu I dt = -\varepsilon I dt$  dovuta alle morti nel gruppo degli infettivi; quindi

$$dI = \beta SI dt - \gamma I dt - \varepsilon I dt$$

- $dR$  comprende una componente positiva,  $\gamma I dt$ , costituita dai rimossi e una negativa,  $-\mu R dt = -\varepsilon R dt$  dovuta alle morti nel gruppo dei rimossi; quindi

$$dR = \gamma I dt - \varepsilon R dt$$

Sommando membro a membro le tre equazioni, si verifica, come conseguenza ovvia dell'ipotesi  $\varepsilon = \mu$ , che la popolazione totale  $N(t) = S(t) + I(t) + R(t)$  ha derivata nulla. Quindi essa mantiene un livello costante  $N(t) = \bar{N}$ ,  $\forall t$  e il modello

$$\frac{dS}{dt} = -\beta SI + \varepsilon \bar{N} - \varepsilon S \quad (10.44)$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - (\gamma + \varepsilon)I \quad (10.45)$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma I - \varepsilon R \quad (10.46)$$

appare così una variante di quello di Kermack-McKendrick, al quale si riduce ponendo  $\varepsilon = 0$ . Anche in questo caso le prime due equazioni<sup>13</sup> possono essere risolte indipendentemente dalla terza ed  $R$  può ottenersi dall'equazione di bilancio  $R = \bar{N} - S - I$ .

I punti di equilibrio della coppia (10.44)-(10.45) sono le soluzioni del sistema

$$\begin{cases} -\beta SI + \varepsilon \bar{N} - \varepsilon S = 0 \\ \beta SI - \gamma I - \varepsilon I = 0 \end{cases}$$

La seconda equazione è soddisfatta se  $I = 0$  oppure se  $S = \frac{\gamma + \varepsilon}{\beta}$ .

□ Se  $I = 0$ , la prima equazione è soddisfatta per  $S = \bar{N}$  e un primo punto di equilibrio è

$$(S_1, I_1) = (\bar{N}, 0) \quad (10.47)$$

ovvero tutta la popolazione è costituita da suscettibili.

□ Se  $S = \frac{\gamma + \varepsilon}{\beta}$ , dalla prima equazione si ricava

$$\begin{aligned} 0 &= -(\gamma + \varepsilon)I + \varepsilon \bar{N} - \varepsilon \frac{\gamma + \varepsilon}{\beta} \\ I &= \frac{\varepsilon}{\gamma + \varepsilon} \bar{N} - \frac{\varepsilon}{\beta} = \varepsilon \left( \frac{\bar{N}}{\gamma + \varepsilon} - \frac{1}{\beta} \right) \end{aligned}$$

Un secondo punto di equilibrio è perciò

$$(S_2, I_2) = \left( \frac{\gamma + \varepsilon}{\beta}, \varepsilon \left( \frac{\bar{N}}{\gamma + \varepsilon} - \frac{1}{\beta} \right) \right) = \left( \frac{\bar{N}}{P_0}, \frac{\varepsilon}{\beta} (P_0 - 1) \right) \quad (10.48)$$

dove si è posto

$$P_0 = \frac{\beta \bar{N}}{\gamma + \varepsilon}.$$

Il punto  $(S_2, I_2)$  appartiene al primo quadrante se  $P_0 \geq 1$  e coincide con  $(\bar{N}, 0)$  se  $P_0 = 1$ .

Per studiare la stabilità dell'equilibrio, calcoliamo lo jacobiano

$$J(S, I) = \begin{bmatrix} -\beta I - \varepsilon & -\beta S \\ \beta I & \beta S - \gamma - \varepsilon \end{bmatrix} \quad (10.49)$$

Nel punto  $(\bar{N}, 0)$  esso ha autovalori  $-\varepsilon$  e  $\beta \bar{N} - (\gamma + \varepsilon) = (\gamma + \varepsilon)(P_0 - 1)$ , e l'equilibrio è asintoticamente stabile se vale la condizione  $P_0 < 1$ , instabile se  $P_0 > 1$ .

Quando si ha  $P_0 > 1$ , lo jacobiano

$$J(S_2, I_2) = \begin{bmatrix} -\beta \frac{\varepsilon}{\beta} (P_0 - 1) - \varepsilon & -\frac{\beta \bar{N}}{P_0} \\ \varepsilon (P_0 - 1) & \beta \frac{\bar{N}}{P_0} - \gamma - \varepsilon \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\varepsilon P_0 & -\frac{\beta \bar{N}}{P_0} \\ \varepsilon (P_0 - 1) & 0 \end{bmatrix}$$

ha polinomio caratteristico

$$\Delta_J(s) = s^2 + \varepsilon P_0 s + \varepsilon \beta \bar{N} \frac{P_0 - 1}{P_0}.$$

<sup>13</sup>il modello costituito dalle prime due equazioni è formalmente uguale a (7.17), il modello di predazione con prede non riproduttive

Perciò la condizione  $P_0 > 1$ , necessaria e sufficiente affinché l'equilibrio  $(S_2, I_2)$  sia interno al primo quadrante, garantisce anche che esso sia asintoticamente stabile.

$P_0$  ha un significato analogo a quello dell'omonimo parametro del modello SIS (in quel caso con  $\varepsilon = 0$ ). Se  $P_0$  è minore di 1, ossia  $\beta\bar{N} - \gamma - \varepsilon < 0$ , risulta  $\beta S - \gamma - \varepsilon < 0$  per ogni  $S \leq \bar{N}$ , quindi qualunque sia  $I(0)$  si ha  $\dot{I} < 0$  e l'epidemia non può scoppiare. D'altra parte la condizione  $P_0 > 1$  corrisponde ad una costante presenza della malattia, ossia ad una "endemia".

OSSERVAZIONE  $\frac{1}{\varepsilon + \gamma}$  rappresenta il tempo medio nel quale un individuo rimane costantemente infetto (considerando l'eventuale morte come un evento che induce l'uscita dall'infezione).

- ESERCIZIO 10.5.1 Se  $I(0) = 0$  e  $S(0) < \bar{N}$ , quale sarà l'andamento di  $S(t)$  e di  $R(t)$  al divergere di  $t$ ?
- ESERCIZIO 10.5.2 la stabilità di  $(S_2, I_2)$  ha carattere solo locale? Ci sono cicli?

## 10.5.2 Modello SIN

In questo caso, la popolazione totale  $N$  può effettivamente variare nel tempo e il numero dei rimossi è in ogni istante espresso dalla differenza  $R = N - S - I$ .

La struttura del modello si desume ipotizzando che il tasso naturale di mortalità  $\mu$  (i.e. in assenza dell'epidemia) si incrementi e diventi  $\mu + \delta$  per la sola classe degli infettivi; e che le nascite siano costanti nell'unità di tempo e pari a  $B$ .

Se si assumono come variabili di stato  $S, I$  e  $N$ , si ottiene il modello

$$\begin{cases} \frac{dS}{dt} = -\beta SI + B - \mu S \\ \frac{dI}{dt} = \beta SI - \gamma I - (\mu + \delta)I \\ \frac{dN}{dt} = B - \mu N - \delta I \end{cases} \quad (10.50)$$

Un primo punto di equilibrio si ricava quando si ipotizzi che all'istante iniziale siano assenti gli infetti ( $I(0) = 0$ ). La seconda equazione ha per soluzione  $I(t) = 0, \forall t \geq 0$  e, imponendo che siano nulle le derivate di  $S$  e di  $R$ , si trova un equilibrio in

$$\mathbf{P}^* = (S^*, I^*, N^*) = \left( \frac{B}{\mu}, 0, \frac{B}{\mu} \right)$$

La sua esistenza è ovvia: se non vengano introdotti infettivi dall'esterno, asintoticamente l'intera popolazione consta soltanto di suscettibili, perché gli eventuali rimossi inizialmente presenti muoiono, e la consistenza dell'intera popolazione a regime è pari al numero dei nati nell'unità di tempo diviso per il tasso di mortalità: nell'unità di tempo i morti  $\mu N^* = \mu S^* = \mu \frac{B}{\mu} = B$  bilanciano i nuovi nati.

Lo jacobiano

$$J(S, I, N) = \begin{bmatrix} -\beta I - \mu & -\beta S & 0 \\ \beta I & \beta S - \gamma - \mu - \delta & 0 \\ 0 & -\delta & -\mu \end{bmatrix} \quad (10.51)$$

valutato nel punto<sup>14</sup> di equilibrio  $(S^*, 0, S^*)$

$$\begin{bmatrix} -\mu & -\beta S^* & 0 \\ 0 & \beta S^* - \gamma - \mu - \delta & 0 \\ 0 & -\delta & -\mu \end{bmatrix}$$

<sup>14</sup>si suppone  $S^*$  molto grande e quindi  $S^* \sim S^* + 1$

ha tutti gli autovalori negativi se risulta  $\beta S^* < \gamma + \mu + \delta$ , ovvero se

$$P_0 = \frac{\beta B}{\mu} \frac{1}{\gamma + (\mu + \delta)} < 1 \quad (10.52)$$

Ripetendo il ragionamento svolto per il modello SIS, supponiamo di perturbare l'equilibrio in  $\mathbf{P}^*$  introducendo un infettivo. Lo stato della popolazione diventa  $(S, I, N) = (S^*, 1, S^* + 1)$  e la derivata degli infetti è espressa da

$$\frac{dI}{dt} = \beta S^* - \gamma - \mu - \delta$$

in cui  $\beta S^* = \frac{\beta B}{\mu}$  è il numero dei casi di contagio provocati nell'unità di tempo da un individuo infetto nella popolazione  $S^*$ . D'altra parte, poiché  $[\gamma + (\mu + \delta)] dt$  rappresenta la probabilità che nel tempuscolo  $dt$  un infetto esca dalla classe degli infetti (per passaggio nella classe dei rimossi o per morte), e la durata media del tempo durante il quale l'individuo rimane infetto è

$$\bar{t} = \frac{1}{\gamma + \mu + \delta}. \quad (10.53)$$

La condizione (10.52) indica perciò che il numero di contagi indotti dall'individuo infetto nell'intervallo (medio) in cui rimane tale è inferiore all'unità: se essa è soddisfatta la popolazione ritorna all'equilibrio in  $\mathbf{P}^*$ .

Il modello costituito dalle prime due equazioni è analogo al modello SIR: nella prima equazione il termine costante  $B$  sostituisce  $\varepsilon \bar{N}$ , nella seconda  $-(\gamma + \mu + \delta)I$  sostituisce  $-(\gamma + \varepsilon)I$ . Esisterà quindi, sotto opportune ipotesi, un altro punto di equilibrio, nel quale non tutta la popolazione è formata da suscettibili. Per trovarlo, dalla condizione  $\dot{I} = 0$  si ricava

$$\dot{I} = 0 = \beta SI - (\gamma + \mu + \delta)I$$

e quindi, per  $I \neq 0$ ,

$$\beta S = \gamma + \mu + \delta \quad (10.54)$$

Sostituendo (10.54) in

$$\dot{S} = 0 = B - \beta SI - \mu S = B - (\mu + \gamma + \delta)I - \frac{\mu}{\beta}(\gamma + \mu + \delta)$$

si ottiene infine

$$\begin{aligned} \tilde{I} &= \frac{B}{\mu + \gamma + \delta} - \frac{\mu}{\beta} = \frac{\mu}{\beta} (P_0 - 1) \\ \tilde{S} &= \frac{\gamma + \mu + \delta}{\beta} = \frac{B}{\mu} \frac{1}{P_0} \\ \tilde{N} &= \frac{B}{\mu} - \frac{\delta \tilde{I}}{\mu} = \frac{B}{\mu} - \frac{\delta}{\beta} (P_0 - 1) \end{aligned} \quad (10.55)$$

Affinchè esista un equilibrio endemico, in cui coesistono suscettibili e infettivi, si deve avere  $P_0 > 1$  (si noti che in queste condizioni risulta positivo anche il valore di  $\tilde{N}$ ), ovvero deve essere instabile la situazione in cui sono assenti gli infetti.

Per studiarne la stabilità, si procede come per il modello SIR con popolazione costante  $\bar{N}$ : lo jacobiano (10.51) è una matrice triangolare, con l'elemento in posizione (3,3) negativo, ed è quindi sufficiente studiarne il blocco relativo alle prime due variabili.

$$J(\tilde{S}, \tilde{I}) = \begin{bmatrix} -\beta \tilde{I} - \mu & -\mu \tilde{S} \\ \beta \tilde{I} & \beta \tilde{S} - \gamma - \mu - \delta \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\beta \tilde{I} - \mu & -\mu \tilde{S} \\ \beta \tilde{I} & 0 \end{bmatrix}$$

ha polinomio caratteristico

$$\Delta_J(s) = s \left( s + \beta \tilde{I} + \mu \right) + \beta \mu \tilde{S} \tilde{I}$$

hurwitziano se e solo se  $\tilde{S}$  e  $\tilde{I}$  sono entrambi positivi, ossia se  $P_0 > 1$ . Concludendo, se  $P_0 > 1$  l'equilibrio della popolazione nel punto  $(\tilde{S}, \tilde{I}, \tilde{N})$  è asintoticamente stabile e si instaura una endemia.

## 10.6 Vaccinazioni

Per semplicità, considereremo soltanto due opzioni:

1. vaccinare una parte dell'intera popolazione;
2. vaccinare una parte dei nuovi nati.

e per ciascuna di esse faremo riferimento a uno dei modelli epidemici visti sopra.

### 10.6.1 Vaccinazione di una parte della popolazione

Riprendiamo il modello di Kermack-McKendrick

$$\begin{aligned} \dot{S} &= -\beta SI \\ \dot{I} &= \beta SI - \gamma I \\ \dot{R} &= \gamma I \end{aligned}$$

il quale prevede che l'introduzione di infettivi in una popolazione iniziale  $\bar{N}$  costituita da soli suscettibili induca un'epidemia se  $\bar{N} = S(0)$  supera il livello di soglia  $\frac{\gamma}{\beta}$ .

La vaccinazione di una parte della popolazione riduce il numero dei suscettibili. In particolare, se la quota dei vaccinati è  $p$ , con  $0 < p < 1$ , la popolazione iniziale di soli suscettibili dalla numerosità  $\bar{N}$  si riduce a  $\bar{N}(1-p)$  e l'epidemia si scatena se  $\bar{N}(1-p) > \frac{\gamma}{\beta}$ , ovvero se

$$\bar{N} > \frac{\gamma}{\beta} \frac{1}{1-p}.$$

Se viene vaccinata una quota  $p$  della popolazione, la popolazione suscettibile rimane sotto il valore di soglia se  $\bar{N}(1-p) < \frac{\gamma}{\beta}$ , quindi se la quota  $p$  dei vaccinati soddisfa

$$p > 1 - \frac{\gamma}{\beta} \frac{1}{\bar{N}}.$$

### 10.6.2 Vaccinazione di una parte dei nuovi nati

Possiamo ipotizzare che, nell'unità di tempo, in una popolazione di  $N$  individui entrino  $\varepsilon N$  nuovi nati. Di questi, se  $p$  è il tasso di vaccinazione e se si pone  $q := 1 - p$ , nella classe dei suscettibili entrano  $q\varepsilon N$  nuovi nati e  $p\varepsilon N$  entrano direttamente nella classe dei rimossi.

Facciamo riferimento al modello SIR del paragrafo 10.5.1, in cui  $\mu = \varepsilon$ , ovvero il tasso di mortalità, a qualsiasi causa sia imputabile, bilancia esattamente quello di natalità e la popolazione complessiva rimane quindi costantemente al valore  $N = \bar{N}$ . Con le vaccinazioni, le equazioni diventano

$$\begin{aligned} \frac{dS}{dt} &= q\varepsilon \bar{N} - \beta SI - \varepsilon S \\ \frac{dI}{dt} &= \beta SI - \gamma I - \varepsilon I \\ \frac{dR}{dt} &= p\varepsilon \bar{N} + \gamma I - \varepsilon R \end{aligned}$$

e risultando  $\frac{d}{dt}(S + I + R) = 0$ , la popolazione totale rimane ancora costante, con  $R = \bar{N} - S - I$ .

Le prime due equazioni sono le stesse del modello SIR nel quale la popolazione costante  $\bar{N}$  è sostituita da  $q\bar{N}$ , il livello sul quale si assesta asintoticamente la popolazione dei non immunizzati.

La discussione si può condurre sulla stessa linea<sup>15</sup> di 10.5.1.

- Un punto di equilibrio nel piano  $(S, I)$  appartiene all'asse dei suscettibili

$$(S_1, I_1) = (q\bar{N}, 0)$$

e corrisponde alla situazione in cui l'epidemia è assente.

- Nel primo quadrante si trova un secondo punto di equilibrio se  $\beta q\bar{N} > \gamma + \varepsilon$ , ovvero se

$$P_0 := \frac{\beta q\bar{N}}{\gamma + \varepsilon} > 1,$$

e il punto ha coordinate

$$(S_2, I_2) = \left( \frac{q\bar{N}}{P_0}, \frac{\varepsilon}{\beta}(P_0 - 1) \right)$$

Quanto alla stabilità, lo jacobiano è il medesimo di (10.49)

$$J(S, I) = \begin{bmatrix} -\beta I - \varepsilon & -\beta S \\ \beta I & \beta S - \gamma - \varepsilon \end{bmatrix}$$

In  $(S_1, I_1) = (q\bar{N}, 0)$  gli autovalori sono entrambi negativi se  $P_0 < 1$ .

In  $(S_2, I_2)$ , gli autovalori sono negativi se  $P_0 > 1$ : se la quota  $q$  dei nuovi nati che non viene vaccinata soddisfa la condizione

$$q > \frac{\gamma + \varepsilon}{\beta\bar{N}}$$

nella popolazione si instaura asintoticamente una endemia.

## 10.7 Altri modelli di epidemie

### 10.7.1 Diffusione per mezzo di un vettore

Nel modello che considereremo ora si suppone che l'infezione non avvenga per contatto diretto fra un suscettibile e un infettivo, durante il quale venga trasmesso l'agente infettivo (batterio, virus, etc.) ma sia indotta in un "ospite" suscettibile (e.g. l'uomo) da parte di un "vettore" infetto (e.g. un insetto) che trasporta un "agente infettivo" (e.g. un batterio) e lo trasmette all'ospite (e.g. inoculandolo nel sangue).

L'ospite infettato è a sua volta capace di creare nuovi vettori infetti (cioè portatori dell'agente infettivo) quando vettori "sani" entrano in contatto con lui (per esempio succhiandone il sangue).

L'esempio pi? tipico è quello della diffusione della malaria: l'ospite è l'uomo, il vettore è la zanzara anofele, l'agente infettivo è un protozoo (il plasmodio della malaria). Il ciclo infettivo può essere schematizzato come segue:

1. una zanzara infetta, che contiene nelle ghiandole salivari la forma infettante del plasmodio (gli sporozoi), la inocula nell'uomo durante il pasto di sangue;

<sup>15</sup>ancora una volta, il modello costituito dalle prime due equazioni del sistema è l'analogo del modello di predazione con prede non riproduttive

2. nell'uomo, il plasmodio invade le cellule del fegato (epatociti) moltiplicandosi per via asessuata. Tale fase ha termine con la rottura degli epatociti, che rilasciano nel flusso sanguigno migliaia di "merozoiti". Questi subiscono ulteriori cicli di trasformazione alla fine dei quali nel sangue si differenziano i gametociti (maschio e femmina) del plasmodio;
3. una zanzara non infetta assorbe mediante una puntura i gametociti contenuti nel suo pasto di sangue;
4. nello stomaco della zanzara i gametociti escono dai globuli rossi che li contengono e vanno incontro a un ciclo di trasformazioni, al termine delle quali gli sporozoiti raggiungono le ghiandole salivari della zanzara. La zanzara ora è infetta e il ciclo si reitera.

## Il modello

Nella popolazione umana indichiamo con:

- $N_1$  la popolazione totale;
- $S_1$  i suscettibili;
- $I_1$  gli infetti;
- $\gamma_1$  il tasso di guarigione;
- $\mu_1$  il tasso di mortalità;
- $\varepsilon_1$  il tasso di natalità.

Per la popolazione delle anofele si utilizzano notazioni analoghe, ma con pedice 2.

Si ipotizza che:

- al termine della malattia ospiti e vettori sopravvissuti vengono "recuperati" come nuovamente suscettibili: non ci sono individui immunizzati (i.e. non ci sono rimossi) né nella popolazione umana, né in quella delle anofele.

- nella popolazione umana in assenza di infetti natalità e mortalità si bilanciano ( $N_1 = \bar{N}_1 = \text{cost}$ ) e l'eventuale presenza di infetti sia modesta, così da non alterare la situazione di bilanciamento: possiamo quindi supporre  $\varepsilon_1 = \mu_1$

- la popolazione totale delle zanzare rimanga costante, imponendo che la mortalità  $\mu_2$  (dovuta anche al batterio) sia bilanciata esattamente dalla natalità  $\varepsilon_2$ : quindi  $N_2(t) = \bar{N}_2 = \text{cost}$ .

- nelle anofele i nuovi nati sono tutti suscettibili, mentre nella popolazione umana i nati dai suscettibili o dagli infettivi sono a loro volta suscettibili o infettivi.

Poiché nascite e morti si bilanciano all'interno di ciascuna sottopopolazione, la dinamica della popolazione umana è rappresentata dal modello

$$\begin{aligned}\dot{S}_1 &= -f_1(S_1, I_2) + \gamma_1 I_1 \\ \dot{I}_1 &= f_1(S_1, I_2) - \gamma_1 I_1\end{aligned}\tag{10.56}$$

La dinamica delle anofele è invece data da

$$\begin{aligned}\dot{S}_2 &= -f_2(S_2, I_1) + \varepsilon_2 N_2 + \gamma_2 I_2 - \mu_2 S_2 \\ \dot{I}_2 &= f_2(S_2, I_1) - \gamma_2 I_2 - \mu_2 I_2\end{aligned}\tag{10.57}$$

$f_1(S_1, I_2)$  e  $f_2(S_2, I_1)$  sono rispettivamente i *tassi di incidenza* sugli uomini da parte delle zanzare e sulle zanzare da parte degli uomini, ossia, rispettivamente, i casi di infezione che nell'unità di tempo si verificano nella popolazione umana per le punture di anofele e nella

popolazione delle anofele per le punture che infiggono agli uomini.  
 Il primo tasso di incidenza si suppone abbia la forma

$$f_1(S_1, I_2) = p_1 a \frac{S_1}{N_1} I_2$$

dove

- $a$  è il *tasso di pungitura*, i.e. il numero di punture che una zanzara effettua nell'unità di tempo sulla popolazione degli ospiti (suscettibili o infetti che siano);
- $a \frac{S_1}{N_1} I_2$  è il numero di punture che la popolazione  $I_2$  di zanzare infette infigge nell'unità di tempo alla popolazione degli ospiti suscettibili;
- $p_1$  è la probabilità che una puntura da parte di un'anofele infetta induca l'infezione in un ospite suscettibile, da cui

$$dS_1 = - \left( p_1 a \frac{S_1}{N_1} I_2 \right) dt$$

Analogamente per il secondo tasso di incidenza si introduce la formula

$$f_2(S_2, I_1) = a p_2 S_2 \frac{I_1}{N_1}$$

- $a S_2$  è il numero di punture che la popolazione di zanzare suscettibili (i.e. sane) infigge all'intera popolazione umana;
- $a S_2 \frac{I_1}{N_1}$  è il numero di punture che la popolazione di zanzare sane infigge agli ospiti infetti;
- $p_2$  è la probabilità che la puntura di un'anofele sana su un ospite infetto induca l'infezione nella anofele.

### Un ospite infetto ( $S_1 = 1$ ) in una popolazione di vettori suscettibili ( $S_2 = \bar{N}_2$ )

Supponiamo ora che una popolazione costituita soltanto di vettori suscettibili (quindi non in grado di trasmettere il contagio) interagisca con una popolazione "ospite" che include un solo infettivo. Alcune punture avranno per bersaglio l'individuo infettivo e potranno così infettare qualche zanzara che, a sua volta, trasmetterà l'infezione ad altri ospiti. Nel complesso, il numero di ospiti infetti tenderà in questo modo a crescere. Contemporaneamente, tuttavia, nelle due popolazioni, possono intervenire eventi di guarigione e di morte che riducono i livelli di infezione e contrastano il contagio. Per chiarire quale dei due effetti finirà per prevalere, consideriamo

- il numero di anofele infettate nell'unità di tempo dall'ospite infettivo :

$$f_2(\bar{N}_2, 1) = a p_2 \frac{\bar{N}_2}{N_1}$$

- l'intervallo medio di tempo  $\bar{t}_1$  durante il quale l'ospite rimane infetto: se  $\gamma_1 dt$  è la probabilità che in  $dt$  l'ospite guarisca, ricorrendo al solito ragionamento si ottiene

$$\bar{t}_1 = \frac{1}{\gamma_1}$$

Quindi il numero di anofele che l'ospite infetta nell'intervallo  $\bar{t}_1$  durante il quale rimane infettivo è pari a

$$\left( ap_2 \frac{\bar{N}_2}{\bar{N}_1} \right) \frac{1}{\gamma_1} \quad (10.58)$$

D'altra parte, essendo  $S_1 \approx \bar{N}_1$ ,

- il numero di ospiti infettati nell'unità di tempo da una anofele infettiva è pari a

$$ap_1 \frac{S_1}{\bar{N}_1} 1 \approx ap_1$$

- l'intervallo medio  $\bar{t}_2$  durante il quale una anofele rimane infetta è

$$\bar{t}_2 = \frac{1}{\gamma_2 + \mu_2}.$$

Allora il numero di ospiti che una anofele infetta nell'intervallo  $t_2$  durante il quale essa rimane infettiva è pari a

$$\frac{ap_1}{\gamma_2 + \mu_2}. \quad (10.59)$$

Possiamo concludere che un singolo ospite infetto produce nell'intervallo in cui si mantiene infettivo

$$P_0 = \left( ap_2 \frac{\bar{N}_2}{\bar{N}_1} \frac{1}{\gamma_1} \right) \left( \frac{ap_1}{\gamma_2 + \mu_2} \right) = a^2 p_1 p_2 \frac{\bar{N}_2}{\bar{N}_1} \frac{1}{\gamma_1 (\gamma_2 + \mu_2)} \quad (10.60)$$

ospiti infetti e la malattia si sviluppa se  $P_0 > 1$  mentre si estingue se  $P_0 < 1$ .

## Endemie

Se normalizziamo le variabili rispetto alle popolazioni totali

$$\begin{aligned} s_1 &= \frac{S_1}{\bar{N}_1} & i_1 &= \frac{I_1}{\bar{N}_1} & s_1 + i_1 &= 1 \\ s_2 &= \frac{S_2}{\bar{N}_2} & i_2 &= \frac{I_2}{\bar{N}_2} & s_2 + i_2 &= 1 \end{aligned}$$

possiamo riscrivere le dinamiche degli infetti nella forma

$$\begin{cases} \frac{di_1}{dt} \bar{N}_1 = ap_1 s_1 i_2 \bar{N}_2 - \gamma_1 \bar{N}_1 i_1 \\ \frac{di_2}{dt} \bar{N}_2 = ap_2 s_2 i_1 \bar{N}_2 - \gamma_2 \bar{N}_2 i_2 - \mu_2 \bar{N}_2 i_2 \end{cases}$$

e ricavarne le equazioni nelle sole variabili  $i_1$  e  $i_2$

$$\begin{cases} \frac{di_1}{dt} = ap_1 \frac{\bar{N}_2}{\bar{N}_1} s_1 i_2 - \gamma_1 i_1 = ap_1 \frac{\bar{N}_2}{\bar{N}_1} (1 - i_1) i_2 - \gamma_1 i_1 \\ \frac{di_2}{dt} = ap_2 s_2 i_1 - (\gamma_2 + \mu_2) i_2 = ap_2 (1 - i_2) i_1 - (\gamma_2 + \mu_2) i_2 \end{cases}$$

o anche, ponendo  $\alpha_1 = \frac{ap_1 \bar{N}_2}{\gamma_1 \bar{N}_1}$  e  $\alpha_2 = \frac{ap_2}{\gamma_2 + \mu_2}$ ,

$$\begin{cases} \frac{di_1}{dt} = \gamma_1 \left\{ \frac{ap_1 \bar{N}_2}{\gamma_1 \bar{N}_1} (1 - i_1) i_2 - i_1 \right\} = \gamma_1 \{ \alpha_1 (1 - i_1) i_2 - i_1 \} \\ \frac{di_2}{dt} = (\gamma_2 + \mu_2) \left\{ \frac{ap_2}{\gamma_2 + \mu_2} (1 - i_2) i_1 - i_2 \right\} = (\gamma_2 + \mu_2) \{ \alpha_2 (1 - i_2) i_1 - i_2 \} \end{cases} \quad (10.61)$$

I punti di equilibrio si ottengono risolvendo il sistema

$$\begin{cases} 0 = \alpha_1(1 - i_1)i_2 - i_1 \\ 0 = \alpha_2(1 - i_2)i_1 - i_2 \end{cases}$$

Il punto  $(i_1, i_2) = (0, 0)$  è l'unica soluzione possibile sugli assi coordinati. Per trovare le altre, si pone allora  $z_1 = \frac{1}{i_1}$  e  $z_2 = \frac{1}{i_2}$  e si perviene al sistema lineare

$$\begin{cases} \alpha_1 z_1 - z_2 = \alpha_1 \\ -z_1 + \alpha_2 z_2 = \alpha_2 \end{cases}$$

che, per  $\alpha_1\alpha_2 \neq 1$ , ha come unica soluzione  $z_1 = \frac{\alpha_1\alpha_2 + \alpha_2}{\alpha_1\alpha_2 - 1}$  e  $z_2 = \frac{\alpha_1\alpha_2 + \alpha_1}{\alpha_1\alpha_2 - 1}$ .

Se il prodotto  $\alpha_1\alpha_2$  è maggiore di 1, i numeri  $z_1$  e  $z_2$  sono entrambi positivi e si ottiene un punto di equilibrio con quote di infettivi nelle due popolazioni date da

$$i_1 = \frac{\alpha_2(\alpha_1 + 1)}{\alpha_1\alpha_2 - 1}, \quad i_2 = \frac{\alpha_1(\alpha_2 + 1)}{\alpha_1\alpha_2 - 1}. \quad (10.62)$$

Ricordando le espressioni di  $\alpha_1$  e  $\alpha_2$ , il prodotto  $\alpha_1\alpha_2 > 1$  coincide con il parametro  $P_0$

$$\alpha_1\alpha_2 = \frac{a^2 p_1 p_2}{\gamma_1(\gamma_2 + \mu_2)} \frac{N_2}{N_1} = P_0$$

e la condizione  $\alpha_1\alpha_2 = P_0 > 1$  significa che nella popolazione si instaura una endemia se durante il tempo medio della sua infezione un singolo ospite infetto è in grado di "indurre" più di un nuovo ospite infetto.



## Capitolo 11

# Genetica di popolazioni: equilibrio

In una larga parte degli organismi l'informazione genetica è racchiusa nei *cromosomi*, corpuscoli a struttura sequenziale contenuti nel nucleo della cellula.

La struttura di ogni cromosoma consiste di una successione di *locazioni* (= "loci"), ciascuno dei quali è occupato da un *gene* specifico per quel locus e responsabile, da solo o con altri geni presenti in loci diversi, per un carattere elementare dell'organismo (il colore degli occhi, la rugosità dei semi, etc).

La variabilità dei caratteri in organismi diversi della stessa specie si riconnette al fatto che ogni gene può presentare diverse varianti: ciascuna di esse è detta un *allele* (del gene), e la variante che occupa effettivamente un locus lungo il cromosoma rappresenta quindi una scelta all'interno di un insieme di possibili alleli.

Per gli organismi dei quali ci occuperemo, le cellule (eccettuate quelle deputate alla riproduzione, i *gameti*, di cui diremo poi) contengono un corredo cromosomico *diploide*. I cromosomi della cellula sono presenti in *coppie omologhe*: ognuno dei due cromosomi della coppia contiene una progressione di loci che codifica la stessa sequenza di caratteri del suo omologo, arrangiata nel medesimo ordine<sup>1</sup>. Un determinato locus lungo cromosomi omologhi è occupato in entrambi dal medesimo gene, ma è possibile che esso sia presente in ciascuno dei due cromosomi con alleli diversi, entrambi appartenenti alla varietà di alleli specifica per quel gene.

Il *genotipo* che di un individuo diploide può essere visto come l'insieme delle coppie alleliche presenti nel suo corredo cromosomico. Diremo che un individuo è *omozigote* per il locus *i*-esimo<sup>2</sup> se il locus *i*-esimo contiene lo stesso allele su entrambi i cromosomi omologhi; in caso contrario l'individuo si dirà *eterozigote*.



figura 11.1.1

La diploidia non è una caratteristica universale del corredo cromosomico delle cellule viventi. Una cellula che contiene una sola copia di ciascun cromosoma viene detta *aploide*.

Vi sono specie viventi, in particolare quelle costituite da organismi dalla struttura meno

<sup>1</sup>fa eccezione la coppia dei cromosomi sessuali, formata da due cromosomi omologhi *XX* nella femmina e da due cromosomi distinti *XY* nel maschio

<sup>2</sup>quando è ovvio a quale locus si faccia riferimento, si dirà semplicemente che l'individuo è omozigote

evoluta (muschi, funghi, etc.), il cui ciclo di vita include stadi di sviluppo in cui tutte le cellule sono aploidi. Tuttavia, anche gli organismi diploidi producono alcune cellule aploidi: i *gameti* per la riproduzione sessuata.

La riproduzione sessuata comporta una particolare “fusione” del materiale genetico proveniente da due organismi genitori .

A partire dalle cellule diploidi, ciascun genitore produce cellule aploidi (i gameti: uova o spermatozoi) mediante un processo di divisione cellulare detto meiosi. La fisiologia della meiosi è alquanto complessa e comprende diversi stadi. Per una prima modellizzazione, assai semplificata, possiamo supporre che se una cellula diploide contiene  $n$  coppie di cromosomi omologhi

$$\left\{ \{C'_1, C''_1\}, \{C'_2, C''_2\}, \dots, \{C'_n, C''_n\} \right\}$$

- ogni gamete aploide risultante dalla meiosi abbia un corredo cromosomico

$$\left\{ C_1, C_2, \dots, C_n \right\}$$

con  $C_i \in \{C'_i, C''_i\}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$

- la probabilità che in un gamete aploide sia presente il cromosoma  $C_i = C'_i$  è uguale alla probabilità che sia presente il cromosoma  $C_i = C''_i$
- quando la meiosi in un genitore interessa un numero di cellule estremamente elevato rispetto al numero  $n$  delle coppie cromosomiche contenute in una cellula diploide, possiamo supporre che la popolazione di gameti prodotta dal genitore comprenda, con eguale frequenza, tutti i  $2^n$  gameti aploidi che possono derivare dal suo corredo diploide.

**OSSERVAZIONE** In realtà il processo di meiosi ha come risultato una popolazione di gameti ancora più complessa di quella risultante dalla pura estrazione casuale di un cromosoma da ciascuna coppia di cromosomi omologhi presenti nel genitore.

Infatti fra due cromosomi omologhi  $C'_i$  e  $C''_i$  del genitore può, in un particolare stadio<sup>3</sup> della meiosi, avvenire il *crossing over*, che porta allo scambio di materiale genetico e quindi alla creazione di un cromosoma la cui configurazione allelica è intermedia fra quella di  $C'_i$  e di  $C''_i$

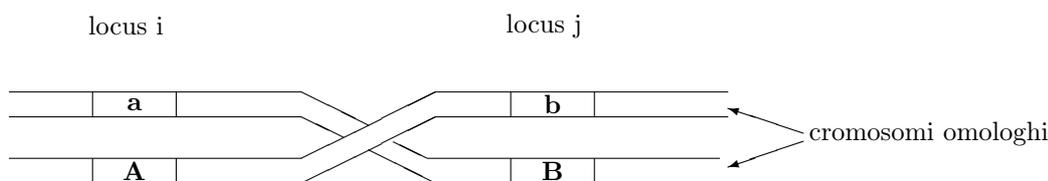


figura 11.1.2

Nei primi paragrafi del capitolo ci limiteremo a studiare la dinamica di un singolo locus presente in una coppia di cromosomi omologhi. Per questo, potremo trascurare sia le  $n - 1$  coppie cromosomiche che non contengono il locus, sia l'effetto del crossing over sulla coppia cromosomica contenente il locus.

## 11.1 Struttura genetica delle popolazioni diploidi

Il concetto di frequenza allelica si riferisce alla abbondanza di un particolare allele in una popolazione.

Si noti che in un individuo sono presenti, in un locus, al massimo due alleli distinti e quindi ciascuno dei suoi gameti, per quanto numeroso sia il loro insieme, potrà includere soltanto uno dei due alleli.

Una popolazione, invece, comprende molti individui fra loro diversi e, se gli alleli del locus

<sup>3</sup>la “profase 1” della prima divisione meiotica

sono suscettibili di assumere  $k$  valori, nella popolazione potranno essere rappresentati tutti i  $k$  valori, ciascuno con una sua frequenza caratteristica.

Per quanto riguarda le coppie alleliche presenti nelle cellule diploidi e riferendoci ad uno specifico locus

- se nella popolazione esiste per esso un solo allele  $A$ , tutti gli individui saranno omozigoti (con genotipo  $AA$ );
- se nella popolazione esistono due alleli,  $A_1$  e  $A_2$ , i genotipi possibili saranno tre, ovvero due omozigoti  $A_1A_1$ ,  $A_2A_2$  e un eterozigote  $A_1A_2$ ;
- se nella popolazione esistono tre alleli,  $A_1$ ,  $A_2$  e  $A_3$ , i genotipi possibili saranno sei, ovvero tre omozigoti  $A_1A_1$ ,  $A_2A_2$ ,  $A_3A_3$  e tre eterozigoti  $A_1A_2$ ,  $A_2A_3$ ,  $A_3A_1$  ....

Al crescere del numero degli alleli, cresce rapidamente il numero dei genotipi e i genotipi più rappresentati sono gli eterozigoti.

- ESERCIZIO 11.1.1 In una popolazione diploide con  $k$  alleli i genotipi possibili sono  $\binom{k+1}{2} = \frac{k(k+1)}{2}$ . Quanti sono i genotipi eterozigoti?

Nel seguito di questo paragrafo, supporremo che le generazioni che si succedono nella popolazione abbiano carattere “discreto” : la generazione  $k$ -esima dà origine alla  $(k + 1)$ -esima e, da quel momento, smette di riprodursi e i suoi componenti non vengono contati nella generazione  $(k + 1)$ -esima.

### 11.1.1 Frequenze alleliche e frequenze genotipiche

Riferiamoci ad uno specifico locus, caratterizzato da una varietà di alleli  $A, a, \dots$ , nella generazione  $k$ -esima di una popolazione

- una *frequenza allelica* è il rapporto fra il numero di alleli di un particolare tipo (p.es.  $A$ ) che la totalità degli individui di una popolazione detiene in uno specifico locus e il numero totale di alleli ( $A, a, \dots$ ), uguali o diversi, che essa detiene in quel locus.
- una *frequenza genotipica* è il rapporto fra il numero di individui con un particolare genotipo (p.es.  $Aa$ ) e il numero totale di individui che costituiscono la popolazione.

Per semplicità, d’ora in poi supporremo che nel locus possono essere presenti due alleli,  $A$  e  $a$ , e indicheremo con

$$p = p_A \text{ la frequenza allelica di } A, \quad p_a = 1 - p := q \text{ la frequenza allelica di } a$$

e con

$$P_{AA}, \quad P_{Aa}, \quad P_{aa} = 1 - P_{AA} - P_{Aa} \text{ le frequenze genotipiche nella popolazione.}$$

Le frequenze alleliche e genotipiche possono variare al variare della generazione<sup>4</sup> e, quando opportuno, specificheremo la loro dipendenza da  $k$  scrivendo  $p(k), q(k), P_{AA}(k), \dots$

OSSERVAZIONE All’interno della generazione  $k$ -esima, le frequenze possono variare nel corso della sua vita<sup>5</sup> Per confrontare le frequenze in generazioni diverse, dovremo valutarle tutte nel medesimo momento “standard”: ad esempio nel momento in cui la generazione di adulti si riproduce, oppure nel momento in cui ha inizio la popolazione degli embrioni con la formazione degli *zigoti*, le cellule diploidi derivanti dall’unione dei gameti aploidi materno e paterno.

<sup>4</sup>e l’obiettivo del capitolo è quello di studiare gli aspetti dinamici di tale variazione

<sup>5</sup>ad esempio, genotipi diversi che compongono la popolazione possono avere parametri vitali diversi e quindi la frequenza dei genotipi con vitalità più elevata cresce con il crescere del tempo

Un ragionamento puramente algebrico (indipendente dalle modalità secondo le quali la  $k$ -esima generazione di genotipi è determinata dalle generazioni precedenti) ci consente di stabilire che **le frequenze genotipiche della generazione  $k$ -esima individuano univocamente le frequenze alleliche della medesima generazione.**

Infatti, se nella  $k$ -esima generazione la popolazione è costituita da  $N$  individui, gli alleli  $A$  complessivamente presenti sono  $2NP_{AA} + NP_{Aa}$ , gli alleli  $a$  sono  $2NP_{aa} + NP_{Aa}$ , gli alleli totali sono  $2N$  e le frequenze alleliche risultano

$$p := p_A = \frac{2NP_{AA} + NP_{Aa}}{2N} = P_{AA} + \frac{1}{2}P_{Aa} \quad (11.1)$$

$$q = 1 - p = \frac{2NP_{aa} + NP_{Aa}}{2N} = P_{aa} + \frac{1}{2}P_{Aa} \quad (11.2)$$

Quindi, nell'ambito di una particolare generazione, le frequenze genotipiche (p.es. quelle di entrambi i tipi di omozigoti, oppure quella degli eterozigoti e quella di un tipo di omozigoti) determinano sempre le frequenze alleliche.

**Esempio 11.1.1** Generazioni con frequenze genotipiche diverse possono avere le medesime frequenze alleliche. Una popolazione costituita di soli eterozigoti (ad esempio selezionati con qualche procedura ad hoc) ha frequenza allelica  $p = 1/2$ , uguale alla frequenza allelica di una popolazione costituita di soli omozigoti in proporzioni uguali  $P_{AA} = P_{aa} = 1/2$  (anch'essi selezionati con qualche procedura ad hoc).

### 11.1.2 Dinamica delle frequenze alleliche e genotipiche

Come vedremo, quando si esplicitino le modalità secondo le quali avviene il passaggio da una generazione alla successiva, sotto opportune ipotesi è possibile stabilire come le frequenze alleliche determinino (trascorsa una o più generazioni) quelle genotipiche. Consideriamo due situazioni tipiche.

#### a) Popolazioni panmittiche

- in molte piante i gameti maschili (i granuli pollinici) fecondano quelli femminili dopo essere stati trasportati dal vento;

- nelle aringhe, al tempo della riproduzione maschi e femmine si separano in banchi che nuotano a profondità differenti, i maschi più prossimi alla superficie, le femmine più in profondità. Durante il movimento migratorio maschi e femmine rilasciano gameti nell'ambiente: per motivi di peso specifico, le uova, leggermente meno dense dell'acqua, tendono a risalire, gli spermatozoi a discendere e quando il seme incontra le uova si formano gli zigoti che, dotati di una densità eguale a quella dell'acqua, restano in equilibrio inerte in prossimità della superficie, fino a che non sviluppano le larve. Anche in questo caso l'incontro fra i gameti dei due sessi è indipendente dagli organismi che li hanno prodotti ed è sostanzialmente casuale.

In entrambi gli esempi, l'incontro fra un gamete maschile e uno femminile non è mediato dalla formazione preliminare di una coppia di organismi "genitori".

Se la frequenza  $p(k)$  dell'allele  $A$  è la medesima nella popolazione dei gameti maschili e in quella dei femminili della generazione  $k$ -esima e se tutti gli incontri fra i gameti hanno la medesima probabilità di successo, nella successiva generazione  $k+1$  le **frequenze genotipiche degli zigoti** sono

$$\begin{aligned} P_{AA}(k+1) &= p^2(k), \\ P_{Aa}(k+1) &= 2p(k)q(k), \\ P_{aa}(k+1) &= q^2(k) \end{aligned} \quad (11.3)$$

e le **frequenze alleliche degli zigoti** coincidono con quelle dei gameti della generazione precedente:

$$\begin{aligned} p(k+1) &= P_{AA}(k+1) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k+1) = p^2(k) + p(k)q(k) = p(k), \\ q(k+1) &= q(k) \end{aligned} \quad (11.4)$$

Si noti che  $p(k)$  e  $q(k)$  possono essere interpretate anche come frequenze alleliche della  $k$ -esima generazione di adulti quando gli adulti di tutti i genotipi abbiano la medesima fertilità, ossia rilascino il medesimo numero di gameti. Da (11.4) e (11.5), si conclude che le frequenze genotipiche degli zigoti della generazione  $k + 1$  si deducono dalle frequenze alleliche degli zigoti della medesima generazione:

$$\begin{aligned} P_{AA}(k+1) &= p^2(k+1), \\ P_{Aa}(k+1) &= 2p(k+1)q(k+1), \\ P_{aa}(k+1) &= q^2(k+1) \end{aligned} \quad (11.5)$$

Infine, se gli zigoti di tutti genotipi hanno la medesima vitalità, le (11.5) valgono anche per la  $(k + 1)$ -esima generazione di adulti.

### b) Unione casuale (= random mating) di coppie di individui

La *formazione casuale* di coppie che danno origine alla generazione successiva presuppone che individui di sesso diverso si uniscano senza alcun criterio di scelta del partner che non sia quello della diversità di sesso. Pertanto, la frequenza dell'unione di un genotipo con un altro dipende soltanto dalle frequenze dei genotipi che concorrono nell'unione.

Se nella generazione  $k$ -esima di adulti riproduttivi

- la frequenza dei tre genotipi è la medesima nella popolazione femminile e in quella maschile
- hanno eguale probabilità di concorrere alla formazione di uno zigote ciascuno dei due gameti materni che segregano dalla coppia di cromosomi omologhi della madre; lo stesso dicasi per i gameti paterni.
- la fertilità delle coppie (ovvero il *numero di zigoti* che ciascuna coppia genera a seguito delle fusioni di un gamete materno e di uno paterno) è indipendente dal tipo di coppia;

una volta note le frequenze delle coppie di genotipi nella generazione  $k$ -esima, si determinano quelle dei genotipi, e quindi degli alleli, negli zigoti della generazione  $(k + 1)$ -esima.

Tabella 11.1.1

coppia di genotipi padre/madre	frequenze di coppia nella generazione $k$	genotipi degli zigoti nella generazione $k + 1$ e relative frequenze		
		<b>AA</b>	<b>Aa</b>	<b>aa</b>
$AA \times AA$	$P_{AA}^2(k)$	$P_{AA}^2(k)$		
$AA \times Aa$	$P_{AA}(k)P_{Aa}(k)$	$\frac{1}{2}P_{AA}(k)P_{Aa}(k)$	$\frac{1}{2}P_{AA}(k)P_{Aa}(k)$	
$AA \times aa$	$P_{AA}(k)P_{aa}(k)$		$P_{AA}(k)P_{aa}(k)$	
$Aa \times AA$	$P_{Aa}(k)P_{AA}(k)$	$\frac{1}{2}P_{AA}(k)P_{Aa}(k)$	$\frac{1}{2}P_{AA}(k)P_{Aa}(k)$	
$Aa \times Aa$	$P_{Aa}^2(k)$	$\frac{1}{4}P_{Aa}^2(k)$	$\frac{1}{2}P_{Aa}^2(k)$	$\frac{1}{4}P_{Aa}^2(k)$
$Aa \times aa$	$P_{Aa}(k)P_{aa}(k)$		$\frac{1}{2}P_{Aa}(k)P_{aa}(k)$	$\frac{1}{2}P_{Aa}(k)P_{aa}(k)$
$aa \times AA$	$P_{aa}(k)P_{AA}(k)$		$P_{aa}(k)P_{AA}(k)$	
$aa \times Aa$	$P_{aa}(k)P_{Aa}(k)$		$\frac{1}{2}P_{aa}(k)P_{Aa}(k)$	$\frac{1}{2}P_{aa}(k)P_{Aa}(k)$
$aa \times aa$	$P_{aa}^2(k)$			$P_{aa}^2(k)$

La seconda colonna ha somma unitaria, essendo  $(P_{AA}(k) + P_{Aa}(k) + P_{aa}(k))^2 = 1$  ed è quindi unitaria la somma di tutti i termini contenuti nelle ultime tre colonne. Dalle ultime tre colonne si ricavano le **frequenze genotipiche degli zigoti** nella generazione  $(k + 1)$ -esima dalle frequenze alleliche della  $k$ -esima generazione adulta

$$\begin{aligned} P_{AA}(k+1) &= P_{AA}^2(k) + P_{AA}(k)P_{aa}(k) + \frac{1}{4}P_{Aa}^2(k) = \left(P_{AA}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k)\right)^2 = p^2(k) \\ P_{Aa}(k+1) &= P_{AA}(k)P_{Aa}(k) + 2P_{AA}(k)P_{aa}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}^2(k) + P_{aa}(k)P_{Aa}(k) \quad (11.6) \\ &= 2\left(P_{AA}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k)\right)\left(P_{aa}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k)\right) = 2p(k)q(k) \\ P_{aa}(k+1) &= P_{aa}^2(k) + P_{AA}(k)P_{aa}(k) + \frac{1}{4}P_{Aa}^2(k) = \left(P_{aa}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k)\right)^2 = q^2(k) \end{aligned}$$

È immediato, tenuto conto di (11.6), derivare le **frequenze alleliche degli zigoti** nella generazione  $(k + 1)$ -esima dalle frequenze alleliche degli adulti nella generazione  $k$

$$\begin{aligned} p(k+1) &= P_{AA}(k+1) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k+1) = p^2(k) + p(k)q(k) = p(k) \\ q(k+1) &= P_{aa}(k+1) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k+1) = q^2(k) + p(k)q(k) = q(k) \end{aligned}$$

e concludere che anche in questo caso nella generazione  $(k + 1)$ -esima le frequenze genotipiche degli zigoti si ricavano da quelle alleliche:

$$\begin{aligned} P_{AA}(k+1) &= p^2(k+1), \\ P_{Aa}(k+1) &= 2p(k+1)q(k+1), \quad (11.7) \\ P_{aa}(k+1) &= q^2(k+1) \quad (11.8) \end{aligned}$$

Se supponiamo infine che gli zigoti dei tre genotipi, una volta formati, abbiano tutti la stessa vitalità, ovvero la stessa probabilità di raggiungere lo stadio riproduttivo adulto, possiamo riferire anche le frequenze genotipiche  $P_{AA}(k + 1), P_{Aa}(k + 1), P_{aa}(k + 1)$  e le frequenze alleliche  $p(k + 1), q(k + 1)$  agli adulti della generazione  $(k + 1)$ -esima e concludere con la *legge di Hardy Weinberg*

### 11.1.3 Equilibrio di Hardy-Weinberg

In condizioni di panmissia o di unione casuale, quando vitalità e fertilità sono le stesse per tutti i genotipi,

- 1 IN OGNI GENERAZIONE LE FREQUENZE ALLELICHE COINCIDONO CON QUELLE  $\bar{p}$  E  $\bar{q} = 1 - \bar{p}$  DELLA GENERAZIONE INIZIALE:

$$\mathbf{p}(\mathbf{k}) = \bar{\mathbf{p}}, \quad \mathbf{q}(\mathbf{k}) = \bar{\mathbf{q}} = \mathbf{1} - \bar{\mathbf{p}}, \quad \forall \mathbf{k}$$

- 2 LE FREQUENZE GENOTIPICHE DI OGNI GENERAZIONE (SALVO LA INIZIALE) SI OTTENGONO DALLE FREQUENZE ALLELICHE E ASSUMONO VALORI

$$\mathbf{P}_{AA}(\mathbf{k} + 1) = \bar{\mathbf{p}}^2, \quad \mathbf{P}_{Aa}(\mathbf{k} + 1) = 2\bar{\mathbf{p}}\bar{\mathbf{q}}, \quad \mathbf{P}_{aa}(\mathbf{k} + 1) = \bar{\mathbf{q}}^2$$

Si noti che, anche se nella prima generazione le frequenze genotipiche sono “imposte”, scegliendo *ad hoc* i genotipi in modo da non soddisfare le proporzioni della legge di H.W., queste sono costantemente soddisfatte dalla seconda generazione in poi.

- ESERCIZIO 11.1.2 Quando vale la legge di Hardy-Weinberg, la frequenza degli eterozigoti, espressa da  $P_{Aa} = 2p(1 - p)$ , raggiunge il valor massimo, pari a  $\frac{1}{2}$ , quando  $p = q = 1/2$ .

## Quali ipotesi per l'equilibrio di Hardy-Weinberg?

Per la validità delle conclusioni che abbiamo tratto, devono valere varie condizioni, alcune delle quali abbiamo assunto soltanto in modo tacito nella discussione precedente e che qui menzioniamo in modo esplicito:

1. la popolazione ha **numerosità infinita**, così da identificare frequenze e probabilità;
2. **eguali frequenze genotipiche nei due sessi**;  
OSSERVAZIONE 1 Ciò non significa che la sottopopolazione femminile dotata di un particolare genotipo (p.es.  $Aa$ ) abbia la stessa numerosità della popolazione maschile con il genotipo  $Aa$ , ma che il rapporto fra il numero dei portatori del genotipo  $Aa$  e la numerosità totale è il medesimo nella popolazione femminile e in quella maschile. In particolare, la probabilità che uno zigote sia femminile o maschile non dipende dal suo genotipo.
3. **casualità** nella formazione delle coppie di genotipi o, per la panmissia, nell'incontro dei gameti femminile e maschile;
4. **non esiste fertilità differenziale** fra i genotipi: il contributo dei vari tipi di unione alla generazione successiva sono determinati solo dalla frequenza dei tipi di unione;  
OSSERVAZIONE 2 Non è raro che il numero medio di gameti prodotti dagli individui dei due sessi siano drammaticamente diversi. Quello che si richiede è che il numero medio di gameti prodotti da un individuo femminile ("gameti femminili") non dipenda dal suo genotipo; lo stesso per i gameti maschili.
5. all'interno dei due sessi, **non c'è vitalità (viability) differenziale** fra i genotipi,; la mortalità fra lo stadio di zigote e quello di adulto riproduttivo è la stessa per tutti i genotipi;
6. **non c'è immigrazione**: tutti i membri di una generazione provengono da quelli della generazione precedente;
7. **non c'è emigrazione differenziale**: eventuali uscite dalla popolazione non alterano le frequenze genotipiche;
8. **non ci sono mutazioni** nel patrimonio genetico.

## 11.2 Equilibrio di H-W con generazioni sovrapposte

Nel modello considerato finora le generazioni sono separate una dall'altra: ciascuna dà origine alla successiva riproducendosi una sola volta. Dopo la riproduzione, i suoi componenti non sono più riproduttivi e non vengono più contati come componenti della popolazione. Come abbiamo visto, quando ciò si verifica i genotipi della popolazione raggiungono le proporzioni di Hardy-Weinberg nella generazione immediatamente successiva a quella iniziale. Un modello di questo tipo è accettabile solo per organismi che si accoppiano in sincronia e soltanto una volta nella vita (p.es. le piante annuali). Se c'è una riproduzione ripetuta, in momenti casuali, e se generazioni diverse possono sovrapporsi conviene ricorrere a un modello a tempo continuo. Proponendoci ancora di studiare la dinamica delle frequenze alleliche e genotipiche di un locus con due alleli  $A$  e  $a$ , le ipotesi semplificative che introdurremo sono

- la fertilità non dipende dall'età degli individui, né dai genotipi della coppia;
- in ciascun intervallo infinitesimo  $dt$  una frazione  $\mu dt$  degli individui muore, indipendentemente dall'età e dal genotipo posseduto;
- tale frazione viene sostituita da un eguale numero di nuovi nati, già riproduttivi, con frequenze genotipiche nei nuovi nati corrispondenti all'unione casuale degli individui presenti

Rimangono valide le altre ipotesi elencate in 11.1.2 .

La frequenza al tempo  $t + dt$  del genotipo  $AA$  nella popolazione sarà espressa da

- la frequenza dei genotipi  $AA$  al tempo  $t$ ,
- diminuita della frequenza (sulla popolazione totale) dei genotipi  $AA$  morti in  $dt$ ,
- aumentata della frequenza (sulla popolazione totale) dei genotipi  $AA$  formati in  $dt$  dall'unione di un gamete  $A$  materno e uno  $A$  paterno.

Tenuto conto che in  $dt$  la frequenza complessiva dei nuovi nati è  $\mu dt$  e che fra i nuovi nati la quota con genotipo  $AA$  è data da<sup>6</sup>  $p_A(t)^2$ , si ottiene

$$\begin{aligned} P_{AA}(t + dt) &= P_{AA}(t) - \mu P_{AA}(t)dt + \mu p_A(t)^2 dt \\ \frac{dP_{AA}}{dt} &= -\mu P_{AA}(t) + \mu p_A(t)^2 \end{aligned} \quad (11.9)$$

In modo analogo, per la frequenza dell'eterozigote si ottiene l'equazione

$$\frac{dP_{Aa}}{dt} = -\mu P_{Aa}(t) + 2\mu p_A(t)p_a(t) \quad (11.10)$$

Ad ogni istante, la derivata della frequenza allelica  $p_A(t) = P_{AA}(t) + \frac{1}{2}P_{Aa}(t)$  si ottiene dai secondi membri di (11.9) e (11.10)

$$\begin{aligned} \frac{dp_A}{dt} &= \frac{dP_{AA}}{dt} + \frac{1}{2} \frac{dP_{Aa}}{dt} \\ &= -\mu \left( P_{AA}(t) + \frac{1}{2}P_{Aa}(t) \right) + \mu p_A(t)(p_A(t) + p_a(t)) = -\mu p_A(t) + \mu p_A(t) = 0 \end{aligned}$$

Anche nel modello con generazioni sovrapposte la frequenza allelica è costante nel tempo e coincide quindi con la frequenza iniziale  $p_A(0) := \bar{p}$ .

Le equazioni (11.9) e (11.10) si risolvono ora con la formula di variazione delle costanti

$$P_{AA}(t) = P_{AA}(0)e^{-\mu t} + \int_0^t e^{-\mu(t-\sigma)} \mu \bar{p}^2 d\sigma = P_{AA}(0)e^{-\mu t} + \bar{p}^2(1 - e^{-\mu t}) \quad (11.11)$$

$$P_{Aa}(t) = P_{Aa}(0)e^{-\mu t} + 2\bar{p}(1 - \bar{p})(1 - e^{-\mu t}) \quad (11.12)$$

Tenuto conto che al tempo  $t$  la frazione dei sopravvissuti della popolazione iniziale è pari a  $e^{-\mu t}$  e quella dei nati successivamente è pari a  $1 - e^{-\mu t}$ , i due addendi (di evoluzione libera e forzata) che compongono la soluzione (11.11) corrispondono

- il primo alla quota del genotipo iniziale  $P_{AA}(0)$  sopravvissuta fino al tempo  $t$ ,
- il secondo alla quota degli individui con genotipo  $AA$  nati dopo l'istante iniziale, quota che rispetta le proporzioni di Hardy Weinberg.

Analogo discorso vale per (11.12).

Possiamo quindi concludere che le proporzioni di Hardy Weinberg sono raggiunte immediatamente dai nati successivamente alla popolazione iniziale, mentre l'intera popolazione le raggiunge asintoticamente, con l'azzerarsi dei sopravvissuti della popolazione iniziale.

<sup>6</sup>basta ripetere il procedimento della tabella 11.1

### 11.3 Dinamica delle frequenze alleliche nei cromosomi sessuali

Ricordiamo che le cellule degli organismi femminile e maschile differiscono fra loro per una coppia di “cromosomi sessuali”: nella femmina esiste una coppia omologa di cromosomi  $X$ , mentre nel maschio la coppia di cromosomi sessuali consta di due cromosomi diversi,  $X$  e  $Y$ . Conseguentemente, se nel locus  $i$ -esimo del cromosoma  $X$  il gene può presentarsi con due alleli,  $A$  oppure  $a$ , nei cromosomi omologhi  $XX$  della femmina il genotipo può includere le coppie  $AA$ ,  $Aa$ , oppure  $aa$ , mentre il genotipo del maschio nel locus  $i$ -esimo dell’unico cromosoma  $X$  potrà avere un allele soltanto,  $A$  oppure  $a$ .

Se indichiamo rispettivamente con  $p_f(k)$  e con  $p_m(k)$  le frequenze alleliche dell’allele  $A$  nella generazione  $k$ -esima della popolazione femminile e della popolazione maschile, è chiaro che nella popolazione maschile la frequenza allelica coincide con la genotipica, mentre nella popolazione femminile dobbiamo distinguere fra frequenze genotipiche (che indicheremo<sup>7</sup> con  $P_{AA}$ ,  $P_{Aa}$ ,  $P_{aa}$ ) e frequenze alleliche. Ovviamente nella popolazione femminile vale ad ogni generazione la formula

$$p_f(k) = P_{AA}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k)$$

che consente di ricavare la frequenza allelica dalle frequenze genotipiche.

Come abbiamo visto nel paragrafo precedente, l’unione casuale di una coppia di genotipi è equivalente alla combinazione casuale di un gamete femminile e di un gamete maschile:

- nella  $(k+1)$ -esima generazione maschile il cromosoma  $Y$  proviene necessariamente dal gamete paterno, quindi il cromosoma  $X$  proviene dal gamete materno ed l’allele  $A$  ha frequenza

$$p_m(k+1) = p_f(k) \tag{11.13}$$

- nella  $(k+1)$ -esima generazione femminile i cromosomi omologhi  $X$  provengono uno dal primo genitore e l’altro dal secondo genitore e le frequenze genotipiche si deducono dalle frequenze alleliche della generazione  $k$ -esima in base alle seguente tabella

			gameti femminili nella generazione $k$	
			$A$	$a$
			$p_f(k)$	$1 - p_f(k)$
gameti maschili nella generazione $k$				
$A$	$p_m(k)$		$p_f(k)p_m(k)$	$p_m(k)(1 - p_f(k))$
$a$	$1 - p_m(k)$		$p_f(k)(1 - p_m(k))$	$(1 - p_f(k))(1 - p_m(k))$

Le frequenze dei genotipi femminili nella generazione  $(k+1)$ -esima sono allora

$$\begin{aligned} P_{AA}(k+1) &= p_f(k)p_m(k) \\ P_{Aa}(k+1) &= p_m(k)(1 - p_f(k)) + p_f(k)(1 - p_m(k)) = p_f(k) + p_m(k) - 2p_f(k)p_m(k) \\ P_{aa}(k+1) &= (1 - p_f(k))(1 - p_m(k)) \end{aligned}$$

alle quali corrisponde una frequenza allelica

$$\begin{aligned} p_f(k+1) &= p_f(k)p_m(k) + \frac{1}{2}(p_m(k) + p_m(k) - 2p_f(k)p_m(k)) \\ &= \frac{1}{2}p_f(k) + \frac{1}{2}p_m(k) \end{aligned} \tag{11.14}$$

<sup>7</sup>nella notazione non è necessario introdurre il pedice “f”, poiché le coppie alleliche sono presenti solo nel genotipo femminile

Ne consegue che il vettore delle frequenze dell'allele  $A$

$$\mathbf{p} = \begin{bmatrix} p_f \\ p_m \end{bmatrix},$$

nel passaggio da una generazione alla successiva evolve secondo le equazioni di un sistema lineare positivo

$$\mathbf{p}(k+1) = \begin{bmatrix} p_f(k+1) \\ p_m(k+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} p_f(k) \\ p_m(k) \end{bmatrix} = F\mathbf{p}(k) \quad (11.15)$$

Poiché la matrice

$$F := \begin{bmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

ha autovalori 1 e  $-1/2$ , ai quali corrispondono gli autovettori

$$\mathbf{v}_1 = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{v}_{-1/2} = \begin{bmatrix} 1 \\ -2 \end{bmatrix}, \quad (11.16)$$

proiettando il vettore delle frequenze iniziali sugli autovettori

$$\mathbf{p}(0) = \alpha\mathbf{v}_1 + \beta\mathbf{v}_{-1/2}$$

otteniamo, alla generica generazione  $k$ -esima,

$$\mathbf{p}(k) = F^k\mathbf{p}(0) = \alpha F^k\mathbf{v}_1 + \beta F^k\mathbf{v}_{-1/2} = \alpha\mathbf{v}_1 + \beta\left(-\frac{1}{2}\right)^k\mathbf{v}_{-1/2}$$

Asintoticamente:

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbf{p}(k) = \alpha\mathbf{v}_1$$

Se poniamo  $y(k) := p_f(k) - p_m(k) = [1 \ -1] \mathbf{p}(k)$ , otteniamo anche

$$y(k+1) = [1 \ -1] \begin{bmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \mathbf{p}(k) = \begin{bmatrix} -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{bmatrix} \mathbf{p}(k) = -\frac{1}{2}y(k) \quad (11.17)$$

Possiamo allora concludere che

- asintoticamente le frequenze alleliche femminile e maschile diventano uguali:  $p_f(\infty) = p_m(\infty) = \bar{p}$
- da una generazione alla successiva la differenza fra le frequenze alleliche maschile e femminile cambia di segno e il suo valore assoluto si riduce a metà;
- le frequenze dei genotipi femminili raggiungono asintoticamente i valori previsti dall'equilibrio di Hardy Weinberg:  $P_{AA}(\infty) = \bar{p}^2, P_{Aa}(\infty) = 2\bar{p}(1 - \bar{p}), P_{aa}(\infty) = (1 - \bar{p})^2$ .

## Capitolo 12

# Genetica di popolazioni: fitness e selezione

In questo capitolo e nel successivo ci proponiamo di individuare come e in qual misura la mancata validità di alcune ipotesi che garantiscono (il raggiungimento del)l'equilibrio di Hardy Weinberg comporti una modifica nel tempo del patrimonio genetico della popolazione.

### 12.1 Fitness e dinamica delle popolazioni diploidi

In particolare, in questo paragrafo studieremo come variano le frequenze alleliche da una generazione alla successiva (limitandoci ancora una volta ad un locus con due alleli  $A$  ed  $a$ ) quando si lascino cadere le ipotesi 4 e 5 di 11.1.2. Supporremo cioè che individui di genotipi diversi abbiano una diversa vitalità ed una diversa fertilità.

Per comodità, le frequenze sono valutate sulle generazioni di zigoti.

#### 12.1.1 Vitalità, fertilità, fitness e frequenza dei genotipi

Si supponga che la generazione  $k$ -esima sia formata da  $N$  zigoti, che  $N$  sia molto grande e che i genotipi degli zigoti abbiano proporzioni<sup>1</sup>

$$P_{AA}(k), P_{Aa}(k), P_{aa}(k)$$

così da avere  $N(2P_{AA}(k) + P_{Aa}(k))$  alleli di tipo  $A$ ,  $N(2P_{aa}(k) + P_{Aa}(k))$  alleli di tipo  $a$  e perciò frequenze alleliche  $p(k)$  di  $A$  e  $q(k)$  di  $a$  pari a

$$p(k) = P_{AA}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k) \quad q(k) = 1 - p(k).$$

Si supponga inoltre che

- la *vitalità* dei vari genotipi, ossia la quota di zigoti che raggiungono l'età riproduttiva, sia  $v_{AA}$  per i genotipi  $AA$ ,  $v_{Aa}$  per i genotipi  $Aa$ ,  $v_{aa}$  per i genotipi  $aa$ , cosicché al momento della riproduzione sono presenti

$NP_{AA}(k)v_{AA}$	genotipi $AA$
$NP_{Aa}(k)v_{Aa}$	genotipi $Aa$
$NP_{aa}(k)v_{aa}$	genotipi $aa$

<sup>1</sup>nella generazione  $k$ -esima, se considerata come iniziale, non si ipotizza che le proporzioni siano quelle della legge di Hardy-Weinberg

- al momento della riproduzione i genotipi siano caratterizzati da *coefficienti di fertilità*  $f_{AA}$ ,  $f_{Aa}$  e  $f_{aa}$  e la *fertilità* di una coppia di genotipi, ovvero il numero di zigoti che essa lascia alla generazione successiva, sia il prodotto<sup>2</sup> dei coefficienti di fertilità dei due “partner”. Ad esempio, una coppia  $AA \times Aa$  si suppone abbia fertilità  $f_{AA}f_{Aa}$ .

Poiché ci sono  $N$  zigoti nella generazione  $k$ -esima, se scegliamo arbitrariamente  $X, Y, Z, U$  in  $\{A, a\}$ ,

- nella generazione  $k$ -esima gli adulti con genotipi  $XY$  e  $ZU$  sono rispettivamente

$$NP_{XY}(k)v_{XY} \quad NP_{ZU}(k)v_{ZU},$$

- poiché le coppie si formano in modo casuale, il numero delle coppie di tipo  $XY \times ZU$  che intervengono nella riproduzione è proporzionale al prodotto delle numerosità dei genotipi  $XY$  e  $ZU$  adulti ovvero, indicando con  $\gamma$  il coefficiente di proporzionalità,

$$\gamma N^2 P_{XY}(k)P_{ZU}(k)v_{XY}v_{ZU},$$

- il numero degli zigoti della generazione  $(k+1)$ -esima creati da tali coppie è prodotto del numero delle coppie per la fecondità corrispondente

$$\gamma N^2 P_{XY}(k)P_{ZU}(k)v_{XY}v_{ZU}f_{XY}f_{ZU} = \gamma N^2 \left( P_{XY}(k)v_{XY}f_{XY} \right) \left( P_{ZU}(k)v_{ZU}f_{ZU} \right).$$

Introduciamo ora i *coefficienti di fitness*<sup>3</sup> dei tre genotipi

$$w_{AA} = v_{AA}f_{AA}, \quad w_{Aa} = v_{Aa}f_{Aa}, \quad w_{aa} = v_{aa}f_{aa} \quad (12.1)$$

e la *fitness media* della generazione  $k$ -esima

$$w(k) = P_{AA}(k)w_{AA} + P_{Aa}(k)w_{Aa} + P_{aa}(k)w_{aa}.$$

Se poniamo

$$\tilde{P}_{AA}(k) = \frac{P_{AA}(k)w_{AA}}{w(k)}, \quad \tilde{P}_{Aa}(k) = \frac{P_{Aa}(k)w_{Aa}}{w(k)}, \quad \tilde{P}_{aa}(k) = \frac{P_{aa}(k)w_{aa}}{w(k)} \quad (12.2)$$

abbiamo

$$\tilde{P}_{AA} + \tilde{P}_{Aa} + \tilde{P}_{aa} = 1$$

e gli zigoti della generazione  $k+1$  creati dalla coppie  $XY \times ZU$  della generazione  $k$  sono in numero pari a

$$\gamma N^2 \tilde{P}_{XY}(k)\tilde{P}_{ZU}(k).$$

Ripetendo il procedimento della tabella 11.1.1, si conclude che **nella  $(k+1)$ -esima generazione di zigoti**

- le **frequenze genotipiche** sono

$$\begin{aligned} P_{AA}(k+1) &= \left( \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right)^2 \\ P_{Aa}(k+1) &= 2 \left( \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right) \left( \tilde{P}_{aa}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right) \\ P_{aa}(k+1) &= \left( \tilde{P}_{aa}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right)^2 \end{aligned} \quad (12.3)$$

<sup>2</sup>l'ipotesi è dettata da motivi di semplicità; se ne possono introdurre altre

<sup>3</sup>il sostantivo di solito non viene tradotto: in italiano il sostantivo più prossimo è “adeguatezza” (piuttosto brutto...) o, meglio, la locuzione “ successo riproduttivo”

- la frequenza allelica di  $A$  è

$$\begin{aligned}
p(k+1) &= P_{AA}(k+1) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k+1) \\
&= \left( \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right)^2 + \left( \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right) \left( \tilde{P}_{aa}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right) \quad (12.4) \\
&= \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k)
\end{aligned}$$

Tenuto conto di (12.3) e (12.5), si verifica che le frequenze genotipiche degli zigoti nella generazione  $k+1$  si ottengono dalle frequenze alleliche della medesima generazione:

$$\begin{aligned}
P_{AA}(k+1) &= \left( \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right)^2 = p^2(k+1) \\
P_{Aa}(k+1) &= 2 \left( \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right) \left( \tilde{P}_{aa}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right) = 2p(k+1)q(k+1) \quad (12.5) \\
P_{aa}(k+1) &= \left( \tilde{P}_{aa}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) \right)^2 = q^2(k+1)
\end{aligned}$$

Possiamo così enunciare il secondo punto della legge di H.W. con un contenuto più restrittivo rispetto al capitolo precedente, ovvero

LE FREQUENZE GENOTIPICHE  $P_{AA}(k)$ ,  $P_{Aa}(k)$ ,  $P_{aa}(k)$  DI OGNI GENERAZIONE DI ZIGOTI, SALVO QUELLA INIZIALE, SI OTTENGONO DALLE FREQUENZE ALLELICHE  $p(k)$  E  $q(k)$  DEGLI ZIGOTI DELLA STESSA GENERAZIONE E ASSUMONO VALORI

$$\mathbf{P}_{AA}(\mathbf{k}) = \mathbf{p}^2(\mathbf{k}), \quad \mathbf{P}_{Aa}(\mathbf{k}) = 2\mathbf{p}(\mathbf{k})\mathbf{q}(\mathbf{k}), \quad \mathbf{P}_{aa}(\mathbf{k}) = \mathbf{q}^2(\mathbf{k}).$$

## 12.1.2 Dinamica delle frequenze alleliche

Quando vitalità e di fertilità dipendono dal genotipo, non rimane più vero il primo dei punti della legge di Hardy-Weinberg enunciata nel capitolo precedente, ovvero la costanza delle frequenze alleliche (e genotipiche) quando si passa da una generazione alla successiva.

### Aggiornamento ed equilibrio delle frequenze alleliche

Se attribuiamo indice 0 alla generazione iniziale, per  $k > 0$  frequenze alleliche e genotipiche degli zigoti appartenenti alla medesima generazione  $k$ -esima sono legati dalle proporzioni di Hardy-Weinberg e le frequenze alleliche della generazione  $(k+1)$ -esima si ottengono, grazie a (12.2) e (12.5), da quelle della generazione  $k$ -esima

$$\begin{aligned}
p(k+1) &= \tilde{P}_{AA}(k) + \frac{1}{2}\tilde{P}_{Aa}(k) = \frac{P_{AA}(k)w_{AA} + \frac{1}{2}P_{Aa}(k)w_{Aa}}{P_{AA}(k)w_{AA} + P_{Aa}(k)w_{Aa} + P_{aa}(k)w_{aa}} \\
&= \frac{p^2(k)w_{AA} + p(k)q(k)w_{Aa}}{p^2(k)w_{AA} + 2p(k)q(k)w_{Aa} + q^2(k)w_{aa}} \quad (12.7)
\end{aligned}$$

La (12.7), ponendo  $q(k) = 1 - p(k)$ , indica come la dinamica di  $p$  sia quella di un sistema non lineare discreto del primo ordine, i cui punti di equilibrio si ottengono risolvendo l'equazione in  $p$

$$p [p^2w_{AA} + 2p(1-p)w_{Aa} + (1-p)^2w_{aa}] - [p^2w_{AA} + p(1-p)w_{Aa}] = 0 \quad (12.8)$$

Le soluzioni  $p = 0$  e  $p = 1$  sono ovvie e ciò consente di riscrivere l'equazione nella forma

$$p(p-1)\left((2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})p - (w_{Aa} - w_{aa})\right) = 0$$

- Se  $2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa} = 0$  il grado del polinomio a primo membro è 2, e le soluzioni sono soltanto  $p = 0$  e  $p = 1$ , salvo nel caso in cui sia nulla anche la costante  $w_{Aa} - w_{aa}$ , perché allora il polinomio è nullo ed ogni valore di  $p$  risolve l'equazione.

Si noti che il simultaneo annullamento di  $2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}$  e di  $w_{Aa} - w_{aa}$  corrisponde ad avere  $w_{AA} = w_{Aa} = w_{aa}$ , quindi alle condizioni per le quali vale l'equilibrio di Hardy Weinberg, che può sussistere per ogni frequenza allelica.

- Se invece si ha  $2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa} \neq 0$ , l'equazione

$$(2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa})p - (w_{Aa} - w_{aa}) = 0 \quad (12.9)$$

ha soluzione

$$\bar{p} = \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}} \quad (12.10)$$

che può essere interpretata come una ulteriore frequenza allelica di equilibrio se

$$0 < \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}} < 1$$

ovvero se

$$\frac{(w_{Aa} - w_{AA}) + (w_{Aa} - w_{aa})}{w_{Aa} - w_{aa}} = \frac{w_{Aa} - w_{AA}}{w_{Aa} - w_{aa}} + 1 > 1$$

e quindi se

$$\frac{w_{Aa} - w_{AA}}{w_{Aa} - w_{aa}} > 0 \quad (12.11)$$

La diseuguaglianza (12.11), che garantisce l'esistenza del terzo equilibrio in  $\bar{p}$ , è verificata se la fitness dell'eterozigote  $Aa$  è superiore, oppure è inferiore, alle fitness di entrambi gli omozigoti  $AA$  e  $aa$ .

### Monotonicità della fitness media

Il denominatore di (12.7)

$$w(p) = p^2 w_{AA} + 2p(1-p)w_{Aa} + (1-p)^2 w_{aa}$$

è la *fitness media della popolazione*, ovvero è la media delle fitness dei tre genotipi, pesate con le frequenze  $p^2$ ,  $2p(1-p)$  e  $(1-p)^2$  secondo cui essi sono rappresentati nella popolazione. La fitness media è perciò una funzione quadratica della frequenza allelica  $p$  e, in generale, dipende tramite la frequenza allelica  $p$  dalla generazione  $k$  che si sta considerando.

Ci sarà utile considerare anche le seguenti grandezze:

$$\begin{aligned} w_A &= p w_{AA} + q w_{Aa} \\ w_a &= p w_{Aa} + q w_{aa}. \end{aligned}$$

La prima rappresenta il valore medio della fitness degli individui che portano almeno un allele  $A$ , pesata con il numero di alleli  $A$  di cui sono portatori.

Infatti, in una popolazione di  $N$  individui, gli alleli  $A$  portati dai genotipi  $AA$  sono  $2Np^2$ , quelli portati dai genotipi  $Aa$  sono  $N2p(1-p)$ , quindi una frazione  $p$  di tutti gli alleli  $A$  è portata dai genotipi  $AA$  e una frazione  $q = 1-p$  dai genotipi  $Aa$ .

La seconda rappresenta il valore medio della fitness degli individui che portano almeno un allele  $a$ , pesata con il numero di alleli  $a$  di cui sono portatori. Anche  $w_A$  e  $w_a$  dipendono, tramite  $p$  e  $q$ , dalla generazione  $k$  ed è immediato verificare che la fitness media  $w$  si esprime come

$$w = pw_A + qw_a \quad (12.12)$$

L'equazione di aggiornamento delle frequenze alleliche  $p$  e  $q$  si può allora riscrivere nella forma

$$p(k+1) = \frac{p(k)w_A(k)}{w(k)}, \quad q(k+1) = \frac{q(k)w_a(k)}{w(k)} \quad (12.13)$$

- ESERCIZIO 12.1.1 Il rapporto fra le frequenze alleliche  $p/q = p/(1-p)$ 
  - si aggiorna secondo l'equazione

$$\frac{p(k+1)}{q(k+1)} = \frac{p(k)w_A(k)}{q(k)w_a(k)} \quad (12.14)$$

- soddisfa l'equivalenza

$$\frac{p(k+1)}{q(k+1)} > \frac{p(k)}{q(k)} \Leftrightarrow p(k+1) > p(k) \quad (12.15)$$

**Proposizione** La fitness media  $w(p(k))$  è una funzione non decrescente di  $k$ .

PROVA La variazione della frequenza dell'allele  $A$  passando dalla generazione  $k$  alla  $k+1$  è

$$\begin{aligned} \Delta p(k) := p(k+1) - p(k) &= p(k) \frac{w_A(k) - w(k)}{w(k)} = p(k) \frac{w_A(k) - p(k)w_A(k) - q(k)w_a(k)}{w(k)} \\ &= p(k)q(k) \frac{w_A(k) - w_a(k)}{w(k)} \end{aligned}$$

Poichè  $w$  è una funzione quadratica di  $p$ , la variazione corrispondente della fitness media  $w(p(k+1)) - w(p(k))$  è esprimibile come

$$\Delta w(k) := w(p(k+1)) - w(p(k)) = \frac{dw}{dp} \Delta p(k) + \frac{1}{2} \frac{d^2w}{dp^2} (\Delta p(k))^2 \quad (12.16)$$

Le derivate di  $w$  valgono

$$\begin{aligned} \frac{dw}{dp} &= 2pw_{AA} + 2w_{Aa} - 4pw_{Aa} - 2w_{aa} + 2pw_{aa} = 2(w_A - w_a) \\ \frac{d^2w}{dp^2} &= 2(w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa}) \end{aligned}$$

e da (12.16) si ricava infine (tutte le grandezze variabili sono valutate sulla generazione  $k$ )

$$\begin{aligned} \Delta w(k) &= 2(w_A - w_a)\Delta p(k) + (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})(\Delta p)^2 \\ &= 2pq \frac{(w_A - w_a)^2}{w} + (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})p^2q^2 \frac{(w_A - w_a)^2}{w^2} \\ &= pq \frac{(w_A - w_a)^2}{w^2} [2w + (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})pq] \\ &= pq \frac{(w_A - w_a)^2}{w^2} [w + w_{AA}p^2 + 2w_{Aa}pq + w_{aa}q^2 + (w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})pq] \\ &= pq \frac{(w_A - w_a)^2}{w^2} [w + w_{AA}p + w_{aa}q] \end{aligned} \quad (12.17)$$

(12.17) è certamente non negativa e si annulla solo se la frequenza allelica  $p$  soddisfa una delle tre condizioni

$$p = 0, \quad (12.18)$$

$$p = 1, \quad (12.19)$$

$$pw_{AA} + (1-p)w_{Aa} = pw_{Aa} + (1-p)w_{aa} \quad (12.20)$$

Ma (12.20) coincide con l'equazione (12.9), che fornisce la terza frequenza allelica di equilibrio  $\bar{p}$ : quindi per ogni valore di  $p$  la fitness media cresce (in senso stretto) con  $k$ , salvo nei tre punti di equilibrio che abbiamo determinato, ove evidentemente rimane stazionaria.  $\square$

### Carattere di stabilità delle frequenze di equilibrio

A seconda dei valori delle fitness  $w_{AA}$ ,  $w_{Aa}$  e  $w_{aa}$  e della frequenza allelica iniziale (= lo stato iniziale) la frequenza allelica  $p(k)$  può convergere verso uno dei punti di equilibrio.

**1.** Nel caso in cui si abbiano tre frequenze di equilibrio, ossia  $0 < \bar{p} < 1$  (situazione verificata quando la fitness dell'eterozigote supera quella di entrambi gli omozigoti, o ne è superata) la funzione  $w(p)$  ha in  $\bar{p} = \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}$  (ovvero  $\bar{q} = \frac{w_{Aa} - w_{AA}}{2w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}}$ ) derivata prima

$$\begin{aligned} \frac{dw(p)}{dp} &= 2[\bar{p}w_{AA} + \bar{q}w_{Aa} - \bar{p}w_{Aa} - \bar{q}w_{aa}] = 2(w_A(\bar{p}) - w_a(\bar{p})) \\ &= 2 \left[ \frac{w_{Aa} - w_{aa}}{w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}} (w_{AA} - w_{Aa}) + \frac{w_{Aa} - w_{AA}}{w_{Aa} - w_{AA} - w_{aa}} (w_{Aa} - w_{aa}) \right] = 0 \end{aligned}$$

nulla, mentre la derivata seconda è la costante  $(w_{AA} - 2w_{Aa} + w_{aa})$ .

Quando questa è negativa, ossia quando la fitness dell'eterozigote  $Aa$  supera quella di entrambi gli omozigoti  $AA$  e  $aa$ , la fitness media  $w(p)$  ha un massimo in  $\bar{p}$ : il suo grafico è una parabola con la concavità verso il basso e vertice in  $\bar{p}$ .

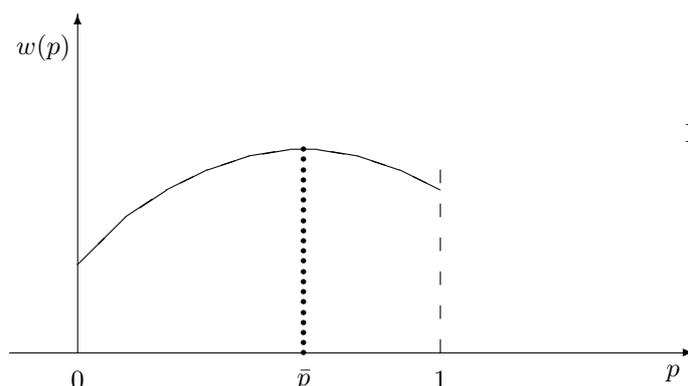


Figura 12.1.1

In questa condizione, tenuto conto che la fitness aumenta da una generazione alla successiva, la frequenza  $\bar{p}$  è l'unico punto di equilibrio asintoticamente stabile del sistema.

Nel caso in cui la fitness media abbia invece un minimo in  $\bar{p}$ , ovvero la fitness degli eterozigoti sia inferiore a quelle di entrambi gli omozigoti,

- se  $p(0) > \bar{p}$  la frequenza allelica di  $A$  converge a  $p(\infty) = 1$ ,

- se  $p(0) < \bar{p}$  la frequenza di  $A$  converge a  $p(\infty) = 0$ .

Gli esercizi a seguire forniscono una dimostrazione formale di queste affermazioni.

- **ESERCIZIO 12.1.2** Quando esiste la terza frequenza di equilibrio  $\bar{p}$  con  $\bar{p} \in (0, 1)$ , si verifichi che  $p(0) > \bar{p}$  implica  $p(k) > \bar{p}$ ,  $\forall k \geq 0$  e che  $p(0) < \bar{p}$  implica  $p(k) < \bar{p}$ ,  $\forall k \geq 0$ .

‡ *Soluzione. Limitiamoci alla prima parte (la seconda è analoga). Poniamo*

$$x(k) := \frac{p(k)}{q(k)} = \frac{p(k)}{1 - p(k)}, \quad \forall k \geq 0; \quad \bar{x} := \frac{\bar{p}}{\bar{q}} = \frac{\bar{p}}{1 - \bar{p}}$$

Tenendo conto di (12.15), basterà verificare che

$$x(k) > \bar{x} = \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}} \quad \text{implica} \quad x(k+1) > \bar{x} \quad (12.21)$$

Si noti che per (12.11) l'esistenza di  $\bar{p} \in (0, 1)$ , ovvero di  $\bar{x} \in (0, \infty)$ , comporta che abbiano lo stesso

segno entrambe le differenze  $(w_{aa} - w_{Aa})$  e  $(w_{AA} - w_{Aa})$ .  
Da (12.14), ponendo per semplicità  $x(k) = x$ , si ricava

$$x(k+1) = x \frac{w_A(k)}{w_a(k)} = x \frac{xw_{AA} + w_{Aa}}{xw_{Aa} + w_{aa}},$$

e (12.15) assume la forma

$$x > \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}} \quad \text{implica} \quad x \frac{xw_{AA} + w_{Aa}}{xw_{Aa} + w_{aa}} > \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}} \quad (12.22)$$

Tenuto conto che  $xw_{AA} + w_{Aa}$  è una quantità positiva, la disequazione a secondo membro di (12.22) si può riscrivere nella forma

$$\begin{aligned} \frac{x(xw_{AA} + w_{Aa})(w_{AA} - w_{Aa}) - (w_{aa} - w_{Aa})(xw_{Aa} + w_{aa})}{w_{AA} - w_{Aa}} &> 0 \\ \frac{x^2w_{AA}(w_{AA} - w_{Aa}) + xw_{Aa}(w_{AA} - w_{aa}) - w_{aa}(w_{aa} - w_{Aa})}{w_{AA} - w_{Aa}} &> 0 \end{aligned}$$

ovvero

$$x^2w_{AA} > xw_{Aa} \frac{w_{aa} - w_{AA}}{w_{AA} - w_{Aa}} + w_{aa} \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}} \quad (12.23)$$

Ma la diseuguaglianza a primo membro di (12.22) è assunta vera per ipotesi, quindi la diseuguaglianza (12.23) è certamente soddisfatta qualora sia

$$x^2w_{AA} > xw_{Aa} \frac{w_{aa} - w_{AA}}{w_{AA} - w_{Aa}} + xw_{aa} = xw_{AA} \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}} \quad (12.24)$$

ovvero se

$$x > \frac{w_{aa} - w_{Aa}}{w_{AA} - w_{Aa}}. \quad (12.25)$$

Ma questa è appunto l'ipotesi.

- ESERCIZIO 12.1.3 Si dimostri che, se nella popolazione iniziale sono presenti entrambi gli alleli e la fitness dell'eterozigote supera quella degli omozigoti, asintoticamente  $p(k)$  può tendere solo a  $\bar{p}$ .

‡ Suggestimento. Per ipotesi  $p(0)$  è diverso da 0 e 1 e, per l'esercizio precedente, per ogni  $k > 0$  la frequenza  $p(k)$  è superiore o inferiore a  $\bar{p}$  se lo è la frequenza  $p(0)$ . Si supponga, ad esempio,  $p(0) < \bar{p}$ . Allora

- per ogni  $k \geq 0$ ,  $p(k) < \bar{p}$

- in  $[0, \bar{p}]$   $w(p)$  è funzione crescente di  $p$

- la successione  $w(p(k))$  è crescente con  $k$ , quindi tale è anche la successione  $p(k)$ .

Supponiamo che, per assurdo, sia  $\lim_{k \rightarrow \infty} p(k) = p^* < \bar{p}$ . Allora in qualche intorno  $(p^* - \delta, p^* + \delta)$  la funzione (12.17) assume valori positivi tutti maggiori di un opportuno  $\varepsilon > 0$ , quindi finché la frequenza allelica  $p(k)$  rimane nell'intorno, la fitness media si incrementa di almeno di  $\varepsilon > 0$  ad ogni generazione. Ciò è manifestamente impossibile.

- ESERCIZIO 12.1.4 Si verifichi che, se la fitness media ha un minimo in  $\bar{p}$  con  $\bar{p} \in (0, 1)$ , allora  $p(0) > \bar{p}$  implica  $p(k) > \bar{p}$ ,  $\forall k \geq 0$ .

‡ Suggestimento. Si adatti in modo opportuno la soluzione dell'esercizio precedente

**2.** Se  $\bar{p}$  non appartiene all'intervallo  $(0, 1)$ , il grafico di  $w(p)$  è una curva strettamente monotona in  $(0, 1)$  e la frequenza allelica  $p(k)$ , quando  $p(0)$  non si trovi già all'equilibrio, converge a  $p(\infty) = 0$  oppure a  $p(\infty) = 1$ , a seconda che  $w(p)$  assuma il suo massimo in  $p = 0$  o in  $p = 1$ .

Da ciò possiamo trarre la conclusione che, affinché in una popolazione si abbia una **distribuzione asintoticamente stabile comprendente più genotipi, la fitness del genotipo eterozigote deve superare quelle di entrambi gli omozigoti.**

**Esempio 11.4.1** Si supponga che il genotipo  $aa$  abbia vitalità  $v_{aa} = 0$  e che per gli altri genotipi si abbia  $v_{Aa} = v_{AA}(1 + \varepsilon)$ , con  $v_{AA}$  ed  $\varepsilon$  entrambi positivi.

Supponendo che la fertilità dei genotipi  $Aa$  e  $AA$  sia la medesima (e normalizzandola a 1) abbiamo allora  $w_{Aa} = w_{AA}(1 + \varepsilon)$  e  $w_{aa} = 0$ .

In queste condizioni esiste un equilibrio asintoticamente stabile in

$$\bar{p} = \frac{1 + \varepsilon}{1 + 2\varepsilon}, \quad \bar{q} = \frac{\varepsilon}{1 + 2\varepsilon}$$

Le tre frequenze genotipiche negli zigoti si assestano sui valori previsti dalla legge di Hardy Weinberg: in particolare continua ad esserci una quota  $\bar{q}^2 = 4\varepsilon^2$  di omozigoti con genotipo  $aa$ .

A livello di adulti riproduttivi, invece, gli omozigoti  $aa$  sono scomparsi e le frequenze dei genotipi presenti diventano

$$\begin{aligned} P_{AA} &= \frac{\bar{p}^2}{\bar{p}^2 + 2\bar{p}\bar{q}} = \frac{\bar{p}}{1 + \bar{q}} = \frac{1 + \varepsilon}{1 + 3\varepsilon} \\ P_{Aa} &= \frac{2\bar{p}\bar{q}}{\bar{p}^2 + 2\bar{p}\bar{q}} = \frac{2\bar{q}}{1 + \bar{q}} = \frac{2\varepsilon}{1 + 3\varepsilon} \end{aligned}$$

Se  $\varepsilon$  è molto piccolo rispetto all'unità, le frequenze alleliche si attestano su valori  $\bar{p} \sim 1 - 2\varepsilon$  e  $\bar{q} \sim 2\varepsilon$ , e quelle dei genotipi riproduttivi diventano

$$P_{AA} \sim 1 - 2\varepsilon \quad P_{Aa} \sim 2\varepsilon$$

Se  $\varepsilon$  è molto grande rispetto all'unità, le frequenze alleliche si attestano su valori  $\bar{p} \sim 1/2 \sim \bar{q}$  e quelle dei genotipi riproduttivi diventano

$$P_{AA} \sim \frac{1}{3} \quad P_{Aa} \sim \frac{2}{3}$$

## 12.2 \* Fitness genotipiche dipendenti dalla densità

Nel paragrafo precedente abbiamo ipotizzato che le fitness dei genotipi siano indipendenti dalla densità (o dalla numerosità complessiva in un ambiente fisso e molto grande<sup>4</sup>) della popolazione e ne abbiamo dedotto l'equazione che aggiorna le frequenze alleliche da una generazione alla successiva.

In realtà, nulla sarebbe cambiato nella determinazione della legge di aggiornamento se avessimo ipotizzato che i coefficienti di fitness  $w_{XY} = v_{XY} f_{XY}$ , con  $X, Y \in \{A, a\}$ , fossero dipesi dalla popolazione  $N$  secondo una legge del tipo

$$w_{XY} = v_{XY} f_{XY} d(N) \quad (12.26)$$

in cui il fattore correttivo  $d(N)$  fosse il medesimo per i tre genotipi<sup>5</sup>.

La dipendenza dalla numerosità evidenziata dalla (12.26) diventerebbe rilevante soltanto se si volessero calcolare, al trascorrere delle generazioni, le *numerosità dei genotipi*, mentre non ha effetto quando ci si limiti a studiare, come abbiamo fatto finora, le *frequenze dei genotipi*, ossia i mutui rapporti fra le numerosità.

In questo paragrafo supporremo invece che i tre coefficienti di fitness della generazione  $k$ -esima siano ciascuno una arbitraria funzione decrescente e a valori non negativi della numerosità  $N$  della medesima generazione<sup>6</sup>.

### 12.2.1 Curve di fitness

Più precisamente supponiamo che, nella  $k$ -esima generazione costituita da  $N = N_{AA} + N_{Aa} + N_{aa}$  individui adulti,

- ciascuno di essi sia caratterizzato, a seconda del genotipo, da una fitness "assoluta"

$$W_{AA}(N), W_{Aa}(N), W_{aa}(N), \quad (12.27)$$

tale che le coppie adulte  $XY \times ZU$  lascino alla generazione  $(k + 1)$ -esima adulti in numero pari a

$$W_{XY}(N)W_{ZU}(N)N_{XY}N_{ZU} \quad (12.28)$$

<sup>4</sup>per poter ritenere praticamente infinita la numerosità

<sup>5</sup>in modo che i rapporti fra i coefficienti di fitness non dipendono dalla numerosità della popolazione

<sup>6</sup>potremmo anche supporre che i coefficienti siano funzioni delle numerosità  $N_{AA}, N_{Aa}, N_{aa}$  dei tre genotipi, ma ci atterremo all'ipotesi più semplice che le fitness risentano soltanto del livello della popolazione totale, a prescindere cioè dalla sua partizione in genotipi

- gli adulti (12.28) della generazione  $(k + 1)$ -esima provenienti dalle coppie  $XY \times ZU$  si ripartiscano fra i diversi genotipi secondo le proporzioni previste dalla segregazione degli alleli delle coppie parentali

Ad esempio, dalle coppie adulte  $Aa \times Aa$  della generazione  $k$ -esima traggono origine  $\frac{1}{4}W_{Aa}^2(N)N_{Aa}^2$  genotipi adulti  $AA$ ,  $\frac{1}{2}W_{Aa}^2(N)N_{Aa}^2$  genotipi adulti  $Aa$ ,  $\frac{1}{4}W_{Aa}^2(N)N_{Aa}^2$  genotipi adulti  $aa$  nella generazione  $(k + 1)$ -esima

- per ciascuno dei coefficienti (12.27) esista un valore di densità  $K_{AA}$ ,  $K_{Aa}$ ,  $K_{aa}$  al di sopra del quale la fitness corrispondente è nulla, mentre è positiva per le densità inferiori. In figura 12.2.1 è riportato un esempio.

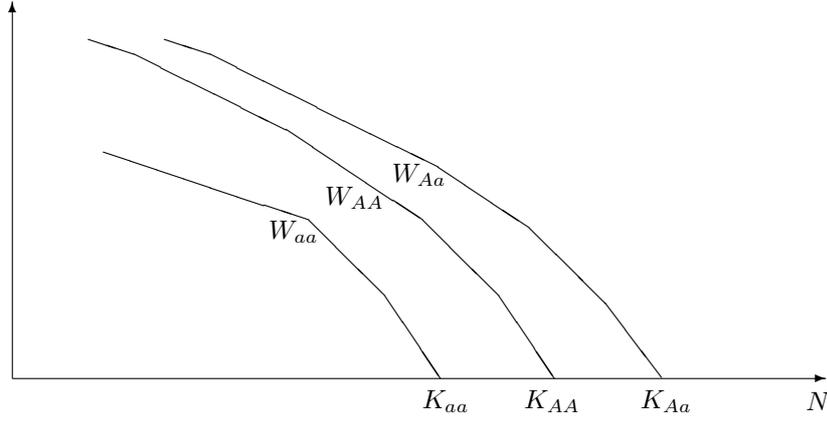


Figura 12.2.1

Dalle ipotesi fatte, possiamo concludere che, salvo nella generazione iniziale, le frequenze genotipiche di una arbitraria generazione di adulti sono legate alla frequenza allelica della medesima generazione secondo le proporzioni di H-W

Se i genotipi nella generazione iniziale hanno frequenze  $P_{AA}, P_{Aa}, P_{aa}$  e numerosità  $N_{AA} + N_{Aa} + N_{aa} = N$ , ripetendo il procedimento della Tabella 11.1.1 troviamo che la generazione successiva comprende

$$\begin{aligned} & W_{AA}^2(N)N_{AA}^2 + W_{AA}(N)W_{Aa}(N)N_{AA}N_{Aa} + \frac{1}{4}W_{Aa}^2(N)N_{Aa}^2 \\ &= \left[ W_{AA}(N)N_{AA} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa} \right]^2 \end{aligned} \quad (12.29)$$

adulti con  $AA$  e, analogamente,

$$2 \left[ W_{AA}(N)N_{AA} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa} \right] \left[ W_{aa}(N)N_{aa} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa} \right] \quad (12.30)$$

adulti con genotipo  $Aa$  e

$$\left[ W_{aa}(N)N_{aa} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa} \right]^2 \quad (12.31)$$

adulti con genotipo  $aa$ . Quindi la frequenza dell'allele  $A$  nella nuova generazione è

$$\begin{aligned} p &= \frac{\left[ W_{AA}(N)N_{AA} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa} \right]^2 + \left[ W_{AA}(N)N_{AA} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa} \right] \left[ W_{aa}(N)N_{aa} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa} \right]}{\left[ W_{AA}(N)N_{AA} + W_{Aa}(N)N_{Aa} + W_{aa}(N)N_{aa} \right]^2} \\ &= \frac{W_{AA}(N)N_{AA} + \frac{1}{2}W_{Aa}(N)N_{Aa}}{W_{AA}(N)N_{AA} + W_{Aa}(N)N_{Aa} + W_{aa}(N)N_{aa}} \end{aligned} \quad (12.32)$$

Introducendo, per chiarezza di notazione, le generazioni alle quali le grandezze si riferiscono, le numerosità (12.29-12.31) dei genotipi adulti della nuova generazione soddisfano le proporzioni di Hardy Weinberg:

$$\begin{aligned} N_{AA}(k+1) &= p^2(k+1) \left[ W_{AA}(N(k))N_{AA}(k) + W_{Aa}(N(k))N_{Aa}(k) + W_{aa}(N(k))N_{aa}(k) \right]^2 \\ N_{Aa}(k+1) &= 2p(k+1)q(k+1) \left[ W_{AA}(N(k))N_{AA}(k) + W_{Aa}(N(k))N_{Aa}(k) + W_{aa}(N(k))N_{aa}(k) \right]^2 \\ N_{aa}(k+1) &= q^2(k+1) \left[ W_{AA}(N(k))N_{AA}(k) + W_{Aa}(N(k))N_{Aa}(k) + W_{aa}(N(k))N_{aa}(k) \right]^2 \end{aligned}$$

con  $p(k+1)$  dato da (12.32).

## 12.2.2 Aggiornamento ed equilibrio delle frequenze alleliche

Se in una generazione  $k$  successiva a quella iniziale la frequenza allelica è  $p(k)$  e la popolazione totale è  $N(k)$ , le numerosità dei genotipi sono

$$N_{AA}(k) = p^2(k)N(k), \quad N_{Aa}(k) = 2p(k)(1 - p(k))N(k), \quad N_{aa}(k) = (1 - p(k))^2N(k)$$

Allora, tenendo conto di (12.32), frequenza allelica e popolazione si aggiornano secondo le equazioni

$$p(k+1) = \frac{W_{AA}(N(k))p^2(k) + W_{Aa}(N(k))p(k)q(k)}{W_{AA}(N(k))p^2(k) + 2W_{Aa}(N(k))p(k)q(k) + W_{aa}(N(k))q^2(k)}$$

$$N(k+1) = [W_{AA}(N(k))p^2(k) + 2W_{Aa}(N(k))p(k)q(k) + W_{aa}(N(k))q^2(k)]N(k)$$

Se poniamo  $W_{XY} := 1 + s_{XY}$ , cosicché  $s_{XY} = W_{XY} - 1$  rappresenta lo scostamento dall'unità della fitness assoluta del genotipo  $XY$ , le formule precedenti si riscrivono

$$p(k+1) = p(k) \frac{1 + s_{AA}(N(k))p(k) + s_{Aa}(N(k))q(k)}{1 + s_{AA}(N(k))p^2(k) + 2s_{Aa}(N(k))p(k)q(k) + s_{aa}(N(k))q^2(k)} \quad (12.33)$$

$$N(k+1) = N(k) [1 + s_{AA}(N(k))p^2(k) + 2s_{Aa}(N(k))p(k)q(k) + s_{aa}(N(k))q^2(k)] \quad (12.34)$$

I punti di equilibrio si ottengono risolvendo il sistema nelle incognite  $p$  e  $N$

$$\begin{cases} p = p \frac{1 + s_{AA}(N)p + s_{Aa}(N)q}{1 + s_{AA}(N)p^2 + 2s_{Aa}(N)pq + s_{aa}(N)q^2} \\ N = N [1 + s_{AA}(N)p^2 + 2s_{Aa}(N)pq + s_{aa}(N)q^2] \end{cases} \quad (12.35)$$

Dalla prima equazione di (12.35) si ricava

$$p [s_{AA}(N)p^2 + 2s_{Aa}(N)pq + s_{aa}(N)q^2 - s_{AA}(N)p - s_{Aa}(N)q] = 0$$

$$pq [p(2s_{Aa}(N) - s_{aa}(N) - s_{AA}(N)) + (s_{Aa}(N) - s_{aa}(N))] = 0$$

In corrispondenza alle soluzioni ovvie  $p = 0$  e  $p = 1$ , ovvero all'esistenza di un unico genotipo omozigote, i livelli  $N$  sui quali si attesta la popolazione sono, rispettivamente, la soluzione di  $s_{aa}(N) = 0$  e di  $s_{AA}(N) = 0$ , quindi le capacità portanti  $K_{aa}$  e  $K_{AA}$

Un'ulteriore soluzione, al variare di  $N$  e purchè risulti  $2s_{Aa}(N) \neq s_{AA}(N) + s_{aa}(N)$ , è

$$\bar{p} = \frac{s_{Aa}(N) - s_{aa}(N)}{2s_{Aa}(N) - s_{AA}(N) - s_{aa}(N)}, \quad \text{ovvero} \quad \bar{q} = \frac{s_{Aa}(N) - s_{AA}(N)}{2s_{Aa}(N) - s_{AA}(N) - s_{aa}(N)} \quad (12.36)$$

A causa del significato dell'incognita, la soluzione è accettabile quando  $\bar{p} \in (0, 1)$ .

La seconda equazione di (12.35), oltre alla soluzione  $N = 0$ , ha per soluzioni quelle di

$$0 = s_{AA}(N)p^2 + 2s_{Aa}(N)pq + s_{aa}(N)q^2 \quad (12.37)$$

dal cui, si rivava, sostituendo (12.36) in (12.37),

$$0 = s_{AA}(N) [s_{Aa}(N) - s_{aa}(N)]^2 + 2s_{Aa}(N) [s_{Aa}(N) - s_{aa}(N)][s_{Aa}(N) - s_{AA}(N)] + s_{aa}(N) [s_{Aa}(N) - s_{AA}(N)]^2$$

e si ottiene la condizione

$$[2s_{Aa}(N) - s_{AA}(N) - s_{aa}(N)] [s_{Aa}^2(N) - s_{AA}(N)s_{aa}(N)] = 0 \quad (12.38)$$

Infine, dovendo risultare  $2s_{Aa}(N) - s_{AA}(N) - s_{aa}(N)$  diverso da zero, i livelli di equilibrio  $\bar{N}$  sono quelli in corrispondenza ai quali risulta

$$s_{Aa}^2(\bar{N}) = s_{AA}(\bar{N})s_{aa}(\bar{N}), \quad (12.39)$$

purché l'inserimento di  $\bar{N}$  in (12.36) fornisca per  $\bar{p}$  un valore compreso in  $(0, 1)$ .

Si noti che  $s_{AA}(\bar{N})$  e  $s_{aa}(\bar{N})$  hanno lo stesso segno e che questo, grazie alla (12.37), è l'opposto del segno di  $s_{Aa}(\bar{N})$ . Quindi, all'equilibrio in  $\bar{N}$ , le fitness degli omozigoti e la fitness degli eterozigoti si collocano in posizioni opposte rispetto all'unità.

**Esempio 12.2.1** Si supponga che nell'intorno del valore  $\bar{N} = 1/2$  si abbia  $S_{Aa}(N) = (1 - N)$  e quindi  $S_{AA}(\bar{N}) = 1/2$ . Si supponga inoltre che nell'intorno di  $\bar{N}$  le funzioni  $s_{AA}(N)$  e  $S_{aa}(N)$  abbiano equazioni

$$s_{AA}(N) = (N - 1)^3, \quad s_{aa}(N) = \frac{(1 - N)^2}{(N - 1)^3} = \frac{1}{N - 1}$$

In un conveniente intorno di  $\bar{N}$ ,

- le tre funzioni sono decrescenti, essendovi negative le derivate;

- risulta soddisfatta l'equazione  $s_{Aa}^2(N) = s_{aa}(N)s_{AA}(N)$ ;

- risulta  $s_{Aa}(N) > 0$ ,  $s_{aa}(N) < 0$ ,  $S_{AA}(N) < 0$ .

In particolare, per  $\bar{N} = 1/2$  risulta  $s_{aa}(\bar{N}) = -2$ ,  $s_{AA}(\bar{N}) = -1/8$  e si ha equilibrio alla frequenza allelica  $\bar{p} = 4/5$ .

Poiché per ogni valore di  $N$  prossimo a  $\bar{N}$  esiste un valore di  $p$  prossimo a  $\bar{p}$  tale che la coppia  $(N, p)$  sia un punto di equilibrio, i punti di equilibrio hanno un'accumulazione in  $(\bar{N}, \bar{p})$  e quest'ultimo non è asintoticamente stabile.

Pertanto, quando le fitness dei genotipi dipendono dalla densità, un punto di equilibrio nel quale la fitness degli eterozigoti superi quella di entrambi gli omozigoti può non essere asintoticamente stabile



## Capitolo 13

# Genetica di popolazioni: incrocio non casuale

Finora abbiamo ipotizzato che nel processo riproduttivo la formazione delle coppie avvenga in modo casuale. I due casi più importanti nei quali tale ipotesi non è soddisfatta sono

- l'incrocio assortativo
- l'inincrocio (inbreeding) o endogamia

Nel primo caso una particolare sottopopolazione genotipica si unisce preferenzialmente ad altri membri della medesima sottopopolazione (accoppiamento assortativo positivo) o con membri di sottopopolazioni genotipiche diverse (accoppiamento assortativo negativo).

Ad esempio i genotipi  $aa$  si uniscono esclusivamente (o, almeno, preferenzialmente) con i genotipi  $aa$ , oppure i genotipi  $AA$  si uniscono soltanto con genotipi portatori di almeno un allele  $a$

Nel secondo caso l'unione avviene preferenzialmente fra "parenti", cioè fra individui che hanno qualche antenato in comune.

### 13.1 \* Accoppiamento assortativo

Per semplicità, considereremo soltanto alcune situazioni estreme, anche se in generale, si può ipotizzare che ogni genotipo abbia soltanto una maggiore o minore propensione ad accoppiarsi con i diversi genotipi della popolazione.

#### Tre "caste" genotipiche

Consideriamo una prima situazione "estrema" di accoppiamento assortativo positivo, supponendo che in una popolazione diploide di numerosità praticamente infinita le uniche coppie che si formano siano composte da individui del medesimo genotipo.

Si formano quindi soltanto le coppie  $AA \times AA$ ,  $Aa \times Aa$ ,  $aa \times aa$ , con frequenze proporzionali rispettivamente a  $P_{AA}^2$ ,  $P_{Aa}^2$  e  $P_{aa}^2$ . Se le coppie hanno tutte la medesima fertilità e gli individui la stessa vitalità, è immediato che, passando da una generazione alla successiva, le frequenze genotipiche si aggiornano secondo le equazioni

$$P_{AA}(k+1) = \frac{P_{AA}^2(k) + \frac{1}{4}P_{Aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k)} \quad (13.1)$$

$$P_{Aa}(k+1) = \frac{\frac{1}{2}P_{Aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k)} \quad (13.2)$$

$$P_{aa}(k+1) = \frac{P_{aa}^2(k) + \frac{1}{4}P_{Aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k)} \quad (13.3)$$

in cui il denominatore  $P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k)$  è un fattore di normalizzazione tale che in  $k+1$  risulti  $P_{AA} + P_{Aa} + P_{aa} = 1$ .

È chiaro da (13.2) che qualunque siano le frequenze genotipiche della generazione iniziale, nella generazione successiva alla iniziale, e quindi anche negli eventuali punti di equilibrio, la frequenza degli eterozigoti non supera  $1/2$ .

Se indichiamo con  $x, y, z$  i **valori all'equilibrio** delle frequenze genotipiche  $P_{AA}, P_{Aa}, P_{aa}$ , per determinarli dobbiamo risolvere il sistema con variabili non negative e a somma unitaria

$$x = \frac{x^2 + \frac{1}{4}y^2}{x^2 + y^2 + z^2} \quad (13.4)$$

$$y = \frac{\frac{1}{2}y^2}{x^2 + y^2 + z^2} \quad (13.5)$$

$$z = \frac{z^2 + \frac{1}{4}y^2}{x^2 + y^2 + z^2} \quad (13.6)$$

Dovendo risultare  $0 \leq y \leq \frac{1}{2}$  e  $x + y + z = 1$  è facile ottenere da (13.5) che  $0$  è l'unico valore possibile per  $y$ . Poiché vale allora la condizione  $z = 1 - x$ , ci si riduce infine all'equazione

$$x = \frac{x^2}{x^2 + (1-x)^2} \quad (13.7)$$

che ha per soluzioni  $x = 0$ ,  $x = 1$  e  $x = 1/2$ .

Pertanto i punti di equilibrio di (13.1-13.3) sono

$$(1, 0, 0), \quad \left(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2}\right), \quad (0, 0, 1)$$

Possiamo concludere che

- la frequenza degli eterozigoti decresce con il trascorrere delle generazioni (o rimane costantemente  $0$  se essi sono assenti nella generazione iniziale),
- già nella prima generazione successiva alla iniziale la frequenza degli eterozigoti risulta non superiore a  $1/2$ , e inferiore se  $y \neq 1$
- essendo  $y = 0$  l'unico punto di equilibrio, la successione delle frequenze degli eterozigoti converge a zero (perché?!). Quindi gli eterozigoti sono destinati comunque all'estinzione o, più precisamente, a ridurre a zero la loro incidenza rispetto agli altri genotipi.

Linearizzando il sistema nell'intorno dei punti di equilibrio, si trova infine che sono asintoticamente stabili i punti  $(0, 0, 1)$  e  $(1, 0, 0)$ , mentre è instabile il punto  $(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$ : salvo situazioni eccezionali (con "probabilità nulla", potremo dire), la frequenza di uno dei due alleli converge a  $1$ , quella dell'altro a  $0$ .

Si verifica infine che, se nella generazione iniziale l'omozigote  $AA$  (risp.  $aa$ ) ha una frequenza maggiore dell'omozigote  $aa$  (risp.  $AA$ ), allora la distribuzione finale di frequenze è  $(1, 0, 0)$  (risp.  $(0, 0, 1)$ ) mentre l'equilibrio in  $(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$  si consegue esattamente quando sia  $P_{AA}(0) = P_{aa}(0)$ . La prova è lasciata per esercizio.

- ESERCIZIO 13.1.1 Si dimostri che
  - i) l'equilibrio in  $(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$  si consegue esattamente quando  $P_{AA}(0) = P_{aa}(0)$
  - ii) ogni condizione iniziale in cui l'omozigote  $AA$  abbia una frequenza maggiore dell'omozigote  $aa$  induce la distribuzione finale  $(1, 0, 0)$ .

‡ Per la prima affermazione si osservi che, nelle condizioni ipotizzate, risulta (per un ovvio argomento induttivo)  $P_{AA}(k) = P_{aa}(k)$ ,  $\forall t \geq 0$  e che al divergere di  $t$  la frequenza degli eterozigoti si

annulla.

Per la seconda, si consideri la differenza  $P_{AA}(k) - P_{aa}(k)$  fra le frequenze degli omozigoti. Supponiamo che nella generazione iniziale risulti  $P_{AA}(0) - P_{aa}(0) > 0$  e si assuma, su base induttiva,  $P_{AA}(k) - P_{aa}(k) > 0$ . Allora è maggiore di zero anche la differenza

$$P_{AA}(k+1) - P_{aa}(k+1) = \frac{P_{AA}^2(k) - P_{aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k)} \quad (13.8)$$

$$= (P_{AA}(k) - P_{aa}(k)) \frac{P_{AA}(k) + P_{aa}(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k)}. \quad (13.9)$$

e si può concludere che  $P_{AA}(k) - P_{aa}(k) > 0$  per ogni  $k$ ; d'altra parte, al divergere di  $k$ ,  $P_{Aa}(k)$  tende a zero cosicché per  $k$  abbastanza grande è maggiore di 1 il rapporto in (13.9) e la differenza  $P_{AA}(k) - P_{aa}(k)$  è strettamente crescente. Ne consegue che per grandi valori di  $k$  la successione

$$P_{AA}(k) - P_{aa}(k) = 2P_{AA}(k) + P_{Aa}(k) - 1$$

è positiva, crescente e superiormente limitata, quindi converge a un limite  $M > 0$ , mentre l'infinitesimalità di  $P_{Aa}(k)$  implica  $P_{AA}(\infty) = (1 + M)/2 > 1/2$ . Quindi le frequenze genotipiche convergono verso l'equilibrio in  $(1, 0, 0)$ .

- ESERCIZIO 13.1.2 (i) Si supponga che nella generazione iniziale le frequenze genotipiche siano

$$P_{AA}(0) = 2\varepsilon, \quad P_{Aa}(0) = 1 - 3\varepsilon, \quad P_{aa}(0) = \varepsilon$$

con  $0 < \varepsilon \ll 1$ . Si verifichi che

$$\begin{aligned} P_{AA}(1) &\sim \frac{1}{4} + \frac{11}{4}\varepsilon^2, & P_{aa}(1) &\sim \frac{1}{4} - \frac{1}{4}\varepsilon^2, & P_{Aa}(1) &\sim \frac{1}{2} - \frac{5}{2}\varepsilon^2 \\ P_{AA}(2) &\sim \frac{1}{3} + \frac{28}{9}\varepsilon^2, & P_{aa}(2) &\sim \frac{1}{3} - \frac{8}{9}\varepsilon^2, & P_{Aa}(2) &\sim \frac{1}{3} - \frac{20}{9}\varepsilon^2 \end{aligned}$$

e quindi

$$P_{AA}(0) - P_{aa}(0) = \varepsilon, \quad P_{AA}(1) - P_{aa}(1) \sim 3\varepsilon^2, \quad P_{AA}(2) - P_{aa}(2) \sim \frac{20}{9}\varepsilon^2$$

(ii) Ricorrendo a (13.6), si verifichi che, se alla generazione  $k$ -esima risulta  $P_{Aa}(k) < \frac{1}{2}$  e  $P_{AA}(k) - P_{aa}(k) > 0$ , allora  $P_{AA}(k+1) - P_{aa}(k+1) > P_{AA}(k) - P_{aa}(k)$ .

‡ Suggestione per (ii). Posto  $x = P_{AA}$ ,  $\bar{y} = P_{Aa}$  e quindi  $P_{aa} = 1 - x - \bar{y}$ , basta verificare che  $\bar{y} < \frac{1}{2}$  implica

$$\frac{x + 1 - x - \bar{y}}{x^2 + \bar{y}^2 + (1 - x - \bar{y})^2} = \frac{1 - \bar{y}}{2x^2 - 2x(1 - \bar{y}) + 2\bar{y}^2 - 2\bar{y} + 1} > 1 \quad (13.10)$$

quando  $0 \leq x \leq 1 - \bar{y}$ .

Nel campo di variazione di  $x$  la somma  $2x^2 - 2x(1 - \bar{y})$  è negativa, salvo in  $x = 0$  e in  $x = 1 - \bar{y}$ , dove si annulla; quindi nel campo di variazione di  $x$  il denominatore di (13.10) è maggiorato da  $2\bar{y}^2 - 2\bar{y} + 1$ .

È immediato verificare che  $\frac{1 - \bar{y}}{2\bar{y}^2 - 2\bar{y} + 1} > 1$  è soddisfatta se  $\bar{y} < \frac{1}{2}$ .

## Una "casta" di omozigoti

Consideriamo un'altra situazione, nella quale i genotipi  $AA$  si uniscono soltanto con i loro pari, mentre gli altri genotipi  $Aa$  e  $aa$  si uniscono casualmente. Come in precedenza, continuiamo a supporre che le coppie abbiano tutte la medesima fertilità e gli individui la stessa vitalità. Le coppie possibili sono  $AA \times AA$ ,  $Aa \times Aa$ ,  $Aa \times aa$  e  $aa \times Aa$ ,  $aa \times aa$  e, se le frequenze nella generazione  $k$ -esima sono  $P_{AA}(k), P_{Aa}(k), P_{aa}(k)$ , è facile stabilire che nella generazione successiva si avrà

$$P_{AA}(k+1) = \frac{P_{AA}^2(k) + \frac{1}{4}P_{Aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + (P_{Aa}(k) + P_{aa}(k))^2} \quad (13.11)$$

$$P_{Aa}(k+1) = \frac{P_{Aa}(k)\left(\frac{1}{2}P_{Aa}(k) + P_{aa}(k)\right)}{P_{AA}^2(k) + (P_{Aa}(k) + P_{aa}(k))^2} \quad (13.12)$$

$$P_{aa}(k+1) = \frac{(P_{aa}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}(k))^2}{P_{AA}^2(k) + (P_{Aa}(k) + P_{aa}(k))^2} \quad (13.13)$$

Ponendo ancora una volta  $x = P_{AA}$ ,  $y = P_{Aa}$ ,  $z = P_{aa}$ , le frequenze di equilibrio si ottengono risolvendo le equazioni

$$x[x^2 + (y + z)^2] = x^2 + \frac{1}{4}y^2 \quad (13.14)$$

$$y[x^2 + (y + z)^2] = y(z + \frac{1}{2}y) \quad (13.15)$$

$$z[x^2 + (y + z)^2] = (z + \frac{1}{2}y)^2 \quad (13.16)$$

Ci sono tre punti di equilibrio, e precisamente

$$(P_{AA}, P_{Aa}, P_{aa}) = (1, 0, 0), \quad (0, 0, 1), \quad (\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2}),$$

corrispondenti alla situazione in cui rimane soltanto un omozigote ( $AA$  o  $aa$ ) oppure rimangono entrambi gli omozigoti, con eguale frequenza. All'equilibrio è nulla la frequenza degli eterozigoti.

- ESERCIZIO 13.1.3 Si risolva il sistema di equazioni (13.14-13.16).

‡ *Soluzione.* (13.15) ha per soluzione

$$y = 0 \quad (13.17)$$

oppure

$$x^2 + (y + x)^2 = z + \frac{1}{2}y \quad (13.18)$$

Caso 1 Se vale (13.17), ponendo  $y = 0$  in (13.14) e (13.16) e sottraendole membro a membro si ottiene l'equazione

$$(x - z)[(x^2 + z^2) - (x + z)] = 0$$

che ha come soluzione  $x = z = \frac{1}{2}$  oppure le soluzioni di  $x^2 + z^2 = z + x$ . Ponendo  $z = 1 - y$ , ci si riduce a risolvere l'equazione  $x(x - 1) = 0$  e ad ottenere  $(x, z) = (0, 1)$  oppure  $(x, z) = (1, 0)$ .

Caso 2 Se vale (13.18), sostituendone il secondo membro in (13.16) si perviene all'equazione

$$z(z + \frac{1}{2}y) = (z + \frac{1}{2}y)^2$$

che ha per soluzioni  $z + \frac{1}{2}y = 0$ , da cui segue  $z = y = 0$  e  $x = 1$  oppure  $y = 0$ , che ci riporta al caso 1.

- ESERCIZIO 13.1.4 Se valgono (13.14-13.16) e se  $1 > P_{AA}(0) > 1/2$  allora
  - $P_{AA}(k)$  è funzione crescente di  $k$ ;
  - $P_{Aa}(k)$  è funzione decrescente di  $k$ , salvo se  $P_{Aa}(0) = 0$ ;
  - $P_{AA}(k) \rightarrow 1$  quando  $k \rightarrow \infty$ : se nella generazione iniziale il genotipo  $AA$  prevale sulla somma degli altri due, asintoticamente tutta la popolazione avrà quel genotipo

‡ *Soluzione (con le solite notazioni).* (i) Basterà provare la disuguaglianza

$$\frac{x + \frac{1}{4}y^2}{x^2 + (y + z)^2} = \frac{x + \frac{1}{4}y^2}{x^2 + (1 - x)^2} > x$$

ovvero

$$\frac{1}{4}y^2 > x[x^2 + (1 - x)^2] - x^2 = x[2x^2 - 3x + 1]$$

certamente verificata perché il secondo membro della disuguaglianza è negativo se  $x \in (\frac{1}{2}, 1)$ .

(ii) La disuguaglianza da verificare è

$$\frac{\frac{1}{2}y^2 + yz}{x^2 + (1 - x)^2} = \frac{-\frac{1}{2}y^2 + y - yx}{x^2 + (1 - x)^2} < y$$

Quando  $y \neq 0$  essa equivale a  $-\frac{y}{2} + 1 - x < x^2 + (1 - x)^2$ , ovvero a

$$-\frac{y}{2} < [x^2 + (1 - x)^2] + [x - 1] \quad (13.19)$$

La condizione  $x > \frac{1}{2}$  implica  $[x - 1] > -\frac{1}{2}$  e  $[x^2 + (1 - x)^2] > \frac{1}{2}$ ; quindi il secondo membro di (13.19) è positivo e (13.19) è soddisfatta.

(iii) Si noti preliminarmente che lo stato del sistema

$$\tilde{x}(k + 1) = \frac{\tilde{x}(k)}{\tilde{x}(k) + (1 - \tilde{x}(k))^2}, \quad \tilde{x}(0) \in (\frac{1}{2}, 1)$$

al divergere di  $k$  converge a 1, perchè  $\tilde{x}(k)$  è crescente (vedi (i)) e i punti di equilibrio sono 0 e 1. Si consideri poi il sistema

$$x(k+1) = \frac{x(k) + \frac{1}{4}y^2(k)}{x(k) + (1-x(k))^2}$$

che esprime la dinamica di  $P_{AA}$  e lo si inizializzi con  $x(0) = \tilde{x}(0)$ . Allora  $x(k) \geq \tilde{x}(k) \Rightarrow x(k+1) \geq \tilde{x}(k+1)$  e pertanto  $x(k) \rightarrow 1$

### Una “casta” di eterozigoti

Consideriamo infine la situazione nella quale i genotipi  $Aa$  si uniscono soltanto con i loro pari, mentre gli altri genotipi  $AA$  e  $aa$  si uniscono casualmente. Come in precedenza, continuiamo a supporre che le coppie abbiano tutte la medesima fertilità e gli individui la stessa vitalità. Le coppie possibili sono  $AA \times AA$ ,  $AA \times aa$ ,  $aa \times AA$ ,  $aa \times aa$ ,  $Aa \times Aa$  e, se le frequenze nella generazione  $k$ -esima sono  $P_{AA}(k)$ ,  $P_{Aa}(k)$ ,  $P_{aa}(k)$ , è facile stabilire che nella generazione successiva si avrà

$$P_{AA}(k+1) = \frac{P_{AA}^2(k) + \frac{1}{4}P_{Aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k) + 2P_{AA}(k)P_{aa}(k)} \quad (13.20)$$

$$P_{Aa}(k+1) = \frac{2P_{AA}(k)P_{aa}(k) + \frac{1}{2}P_{Aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k) + 2P_{AA}(k)P_{aa}(k)} \quad (13.21)$$

$$P_{aa}(k+1) = \frac{P_{aa}^2(k) + \frac{1}{4}P_{Aa}^2(k)}{P_{AA}^2(k) + P_{Aa}^2(k) + P_{aa}^2(k) + 2P_{AA}(k)P_{aa}(k)} \quad (13.22)$$

Per determinare i punti di equilibrio, ponendo al solito  $P_{AA} = x$ ,  $P_{Aa} = y$ ,  $P_{aa} = z$  e tenendo conto che deve costantemente risultare  $x + y + z = 1$ , si ricercano le soluzioni del sistema

$$x^2 + \frac{1}{4}y^2 = x(2xz + x^2 + y^2 + z^2) \quad (13.23)$$

$$y = 1 - x - z \quad (13.24)$$

$$z^2 + \frac{1}{4}y^2 = z(2xz + x^2 + y^2 + z^2) \quad (13.25)$$

Risolvendo il sistema, si trovano tre punti di equilibrio

$$E_1 = (P_{AA}, P_{Aa}, P_{aa}) = \left(\frac{1}{4}, \frac{1}{2}, \frac{1}{4}\right), \quad E_2 = (1, 0, 0), \quad E_3 = (0, 0, 1)$$

- ESERCIZIO 13.1.5 Si determinino le soluzioni del sistema (13.23-13.25)

*Soluzione.* Sottraendo membro a membro (13.23) e (13.25) ed eliminando  $y$  mediante la (13.24), si ottiene l'equazione

$$x^2 - z^2 = (x-z)(2(x+z)^2 - 2(x+z) + 1)$$

che si spezza nelle equazioni

$$x - z = 0 \quad (13.26)$$

$$x + z = 2(x+z)^2 - 2(x+z) + 1 \quad (13.27)$$

Utilizzando (13.26) e sostituendo quindi  $z$  con  $x$  e  $y$  con  $1 - 2x$  in (13.23), si ricava la condizione

$$0 = 8x^3 - 6x^2 + 2x - \frac{1}{4} = (8x^2 - 4x + 1)\left(x - \frac{1}{4}\right)$$

che è soddisfatta soltanto se  $x = 1/4$ , dal momento che il polinomio  $x^2 - 4x + 1$  non ha zeri reali. Quindi, un primo punto di equilibrio è

$$E_1 = (P_{AA}, P_{Aa}, P_{aa}) = \left(\frac{1}{4}, \frac{1}{2}, \frac{1}{4}\right)$$

Se vale la (13.27), deve essere invece  $x + z = 1$  oppure  $x + z = \frac{1}{2}$ . Sostituendo  $z$  con  $1 - x$  e ponendo perciò  $y = 0$ , da (13.23) si ricava l'equazione

$$x^2 = x$$

cui corrispondono due punti di equilibrio

$$E_2 = (P_{AA}, P_{Aa}, P_{aa}) = (1, 0, 0) \quad \text{e} \quad E_3 = (P_{AA}, P_{Aa}, P_{aa}) = (0, 0, 1)$$

Sostituendo invece  $z$  con  $\frac{1}{2} - x$ , e quindi  $y$  con  $\frac{1}{2}$ , si ricava l'equazione

$$\left(x - \frac{1}{4}\right)^2 = 0$$

alle quale corrisponde ancora una volta il punto di equilibrio  $E_1$ .

- ESERCIZIO 13.1.6 Si verifichi che la matrice jacobiana valutata in  $E_1$  ha autovalori 0 e 1, valutata in  $E_2$  e in  $E_3$  ha entrambi gli autovalori nulli.