

## 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.

Nella teoria malthusiana si è ipotizzato 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

$$\dot{N}(t) = R(N)N(t) \quad (5.1)$$

$$N(t+1) = \Lambda(N)N(t), \quad (5.2)$$

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 che la variabile  $N$  ha raggiunto.

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 (5.1) e da (5.2) 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  $f'(K) < 0$  comporta 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. Nel caso continuo, se la popolazione iniziale è  $N(0) < K$  (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*.

- **Esercizio 5.1** Si verifichi che la derivata prima di  $rN(1 - \frac{N}{K})$  nel punto di equilibrio  $N = K$  vale  $-r$ . Che cosa si può concludere circa la stabilità asintotica del punto di equilibrio?

Si noti che 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  $N = 0$ .

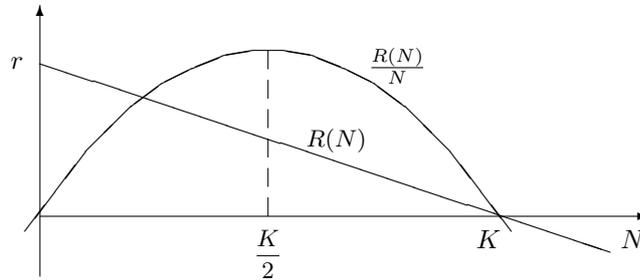


figura 5.2.1

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  $N = \frac{K}{2}$ .

### 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>

$$\begin{aligned} \frac{N(t)}{|N(t) - K|} &= \frac{N(0)}{|N(0) - K|} e^{rt} \\ N(t) &= \frac{N(0)K e^{rt}}{K + N(0)(e^{rt} - 1)} \end{aligned} \quad (5.8)$$

<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

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.

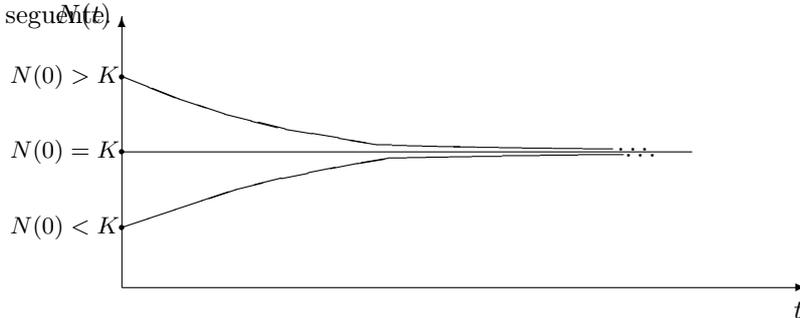


figura 5.2.2

- **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 al tempo 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

Passando ai reciproci, dalla (5.8) ricaviamo come evolve nel tempo il rapporto fra popolazione asintotica  $K$  e popolazione attuale  $N(t)$

$$1 - \frac{K}{N(t)} = \left(1 - \frac{K}{N(0)}\right) e^{-rt}.$$

In particolare, se  $T$  è l'intervallo di tempo che intercorre fra due rilevazioni successive, i valori del rapporto in  $(h+1)T$  e in  $hT$  sono legati da

$$\frac{K}{N((h+1)T)} = 1 + \left(\frac{K}{N(hT)} - 1\right) e^{-rT} = (1 - e^{-rT}) + e^{-rT} \frac{K}{N(hT)}.$$

Ne segue

$$\frac{1}{N((h+1)T)} = e^{-rT} \frac{1}{N(hT)} + \frac{e^{rT} - 1}{K e^{rT}} = \frac{1}{\lambda} \frac{1}{N(hT)} + \frac{\alpha}{\lambda}, \quad (5.9)$$

ovvero

$$x_{h+1} = \frac{1}{\lambda} x_h + \frac{\alpha}{\lambda},$$

dove si è posto

$$x_h = \frac{1}{N(hT)}, \quad e^{rT} = \lambda, \quad \alpha = \frac{e^{rT} - 1}{K}. \quad (5.10)$$

Dalla successione  $x_h, x_{h+1}, \dots$ , ossia da  $1/N(hT), 1/N((h+1)T), \dots$ , si possono determinare, per regressione lineare,  $\frac{\alpha}{\lambda}$  e  $\frac{1}{\lambda}$  e da essi  $r$  e  $K$ .

**OSSERVAZIONE** Dalla (5.8) e (5.10) si ricava direttamente

$$N((h+1)T) = \frac{N(hT)K e^{rT}}{K + N(hT)(e^{rT} - 1)} = \frac{N(hT)\lambda}{1 + N(hT)\frac{e^{rT} - 1}{K}} = \frac{N(hT)\lambda}{1 + N(hT)\alpha},$$

che coincide con l'equazione di Beverton-Holt, che reincontreremo in seguito.

## 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

$$\frac{dN}{dt} = -\mu N + \psi(E)N \quad (5.11)$$

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 viene utilizzata da ciascun individuo nell'unità di tempo;

$\psi(\cdot)$  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 costituite 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:

$$c = c_0 - \gamma N \quad (5.12)$$

oppure

$$c = \frac{c_0}{1 + \delta N} \quad (5.13)$$

Nel **primo caso**, formula (5.12), 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 (5.11) si ricava

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= -\mu N + \psi(E)N = -\mu N + \eta f c N = -\mu N + \eta f (c_0 - \gamma N)N \\ &= (-\mu + f\eta c_0)N - \eta f \gamma N^2 = (-\mu + \eta f c_0)N \left(1 - N \frac{\eta f \gamma}{-\mu + \eta f c_0}\right)\end{aligned}\quad (5.14)$$

ovvero un'equazione logistica con capacità portante e tasso di accrescimento

$$K_L = \frac{-\mu + \eta f c_0}{\eta f \gamma} = \frac{c_0}{\gamma} - \frac{\mu}{\eta f \gamma}, \quad r_L = -\mu + \eta f c_0. \quad (5.15)$$

Per avere  $K_L > 0$  e  $r_L > 0$ , la concentrazione  $c_0$  della risorsa in assenza del consumatore deve soddisfare la disuguaglianza

$$c_0 > \frac{\mu}{\eta f}. \quad (5.16)$$

La derivata rispetto a  $N$  del secondo membro di (5.14) 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 (5.13), 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 sia funzione lineare dell'energia  $E$  si ricava l'equazione di Schoener:

$$\dot{N} = -\mu N + \psi(E)N = -\mu N + \eta EN = -\mu N + \eta f c N = -\mu N + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} N \quad (5.17)$$

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

$$K_S = \frac{-\mu + \eta f c_0}{\delta \mu} = \frac{1}{\delta} \left( \frac{\eta f c_0}{\mu} - 1 \right) \quad (5.18)$$

ed è positivo, e quindi significativo, se  $c_0 > \frac{\mu}{\eta f}$ , come nella (5.16).

La derivata rispetto a  $N$  dell'ultimo membro di (5.17)

$$\frac{d}{dN} \left[ \left( -\mu + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} \right) N \right] = -\mu + \eta f \frac{c_0}{1 + \delta N} - N \frac{\eta f c_0 \delta}{(1 + \delta N)^2} \quad (5.19)$$

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 (5.14) e (5.17)

(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 (5.14), la funzione  $N(t)$  ha un flesso in  $\frac{K_L}{2}$ , dove è massima la derivata.

In (5.17) i punti di flesso si ottengono ricercando i valori di  $N$  che annullano il secondo membro di (5.19):

$$\begin{aligned} -\mu(1 + \delta N)^2 + \eta f c_0(1 + \delta N) - N \eta f c_0 \delta &= 0 \\ N^2 + \frac{2}{\delta} N + \frac{\mu - \eta f c_0}{\mu \delta^2} &= N^2 + \frac{2}{\delta} N - \frac{K_S}{\delta} = 0 \end{aligned}$$

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

$$K_L = \frac{-\mu + f \eta c_0}{\gamma f \eta} = \frac{1}{\gamma} c_0 - \frac{1}{\gamma f \eta} \mu \quad \frac{-\mu + f \eta c_0}{\delta \mu} = \frac{f \eta c_0}{\delta \mu} - \frac{1}{\delta},$$

- 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 (5.11), ponendo  $\psi(E) = \psi(E_{\max}) = \eta E_{\max}$ , si ricava

$$\frac{dN}{dt} = -\mu N + \psi(E_{\max})N = -\mu N + \eta E_{\max} N = rN. \quad (5.20)$$

È il caso, ad esempio, di un appezzamento coperto da piante per le quali la risorsa è costituita della luce solare incidente: finché ciascuna pianta non è limitata dall'ombra di un'altra, la crescita è governata dalla (5.20).

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

<sup>6</sup> cfr. M. Gatto, [1], pp 144 e segg

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:

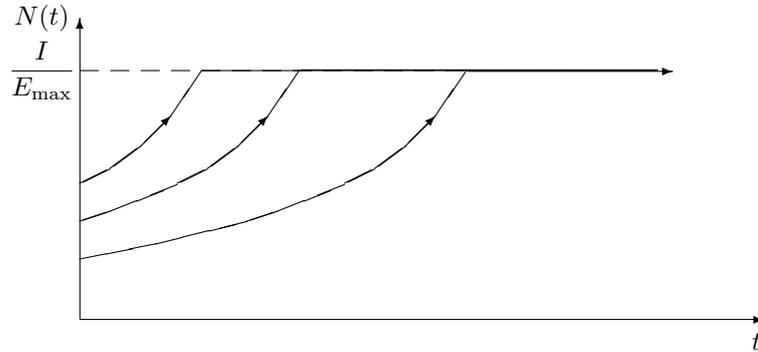


figura 5.3.1

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

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -\mu N + \eta EN = -\mu N + \underbrace{\eta E_{max}}_{\psi(E_{max})} N = [-\mu + \eta E_{max}]N = rN & \text{se } N \leq \frac{I}{E_{max}} := \bar{N} \\ -\mu N + \eta EN = -\mu N + \eta \left( E_{max} \frac{\bar{N}}{N} \right) N = -\mu N + \eta I & \text{se } N \geq \bar{N} \end{cases} \quad (5.21)$$

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  $\dot{N}$ , la pendenza di  $N(t)$ , aumenta fino a  $\bar{N}$  e decresce oltre  $\bar{N}$ .

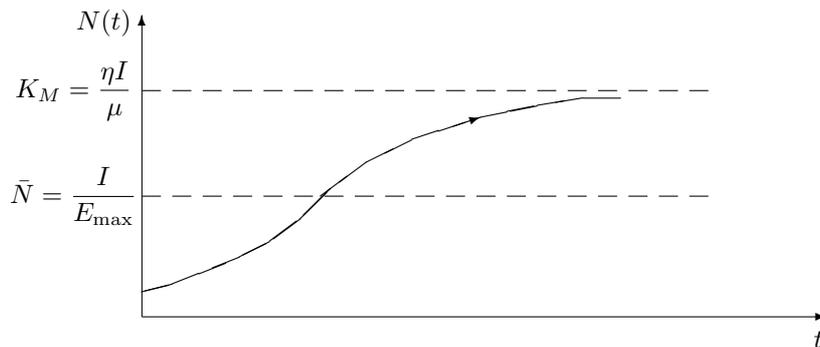


figura 5.3.2

‡ 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 agiscono invece durante il periodo.

### 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

$$\dot{N} = -(\mu_0 + \mu_1 N)N = (-\mu_0 - \mu_1 N)N. \quad (5.22)$$

La (5.22) 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.

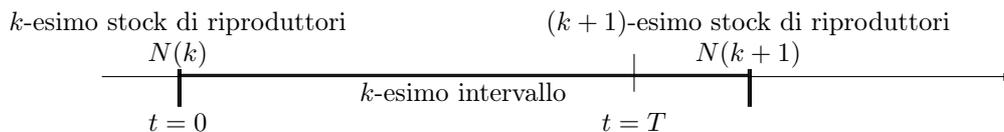


figura 5.4.1

<sup>7</sup>oppure, trattandosi di pesci in un allevamento, vengono pescati

Si ottiene così l'equazione di Beverton-Holt, comunemente impiegata per rappresentare l'evoluzione degli stock ittici:

$$N(k+1) = f \frac{N(k)\lambda'}{1 + N(k)\alpha} = \frac{\lambda N(k)}{1 + \alpha N(k)}, \quad \text{con} \quad \lambda = f\lambda'$$

Essa è analoga alla discretizzazione del modello logistico ottenuta in precedenza, ma in questo caso 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*

$$\begin{aligned} \frac{d}{dN} \left( \frac{\lambda N}{1 + \alpha N} \right) \Big|_{N=\frac{\lambda-1}{\alpha}} &= \frac{\lambda}{(1 + \alpha N)^2} \Big|_{N=\frac{\lambda-1}{\alpha}} = \frac{1}{\lambda} \\ \frac{d}{dN} \left( \frac{\lambda N}{1 + \alpha N} \right) \Big|_{N=0} &= \frac{\lambda}{(1 + \alpha N)^2} \Big|_{N=0} = \lambda \end{aligned}$$

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

$$N(k+1) = \frac{1}{1 + \alpha N(k)} \tag{5.23}$$

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 (5.23), 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.

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>.

<sup>8</sup>cfr Proposizione 3.7.1 in E.F. "Appunti di Teoria dei Sistemi"

<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.)

## 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

- il tasso di mortalità degli adulti nell'intervallo fra due stagioni riproduttive non dipenda dalla loro densità, che le uova vengano tutte deposte in un intervallo di durata trascurabile e che nel seguente (breve) periodo riproduttivo in cui esse si sviluppano il numero degli adulti possa essere ritenuto costante;
- la mortalità dei giovani (uova, larve, ...) durante il periodo riproduttivo dipenda dalla densità degli adulti<sup>10</sup>;

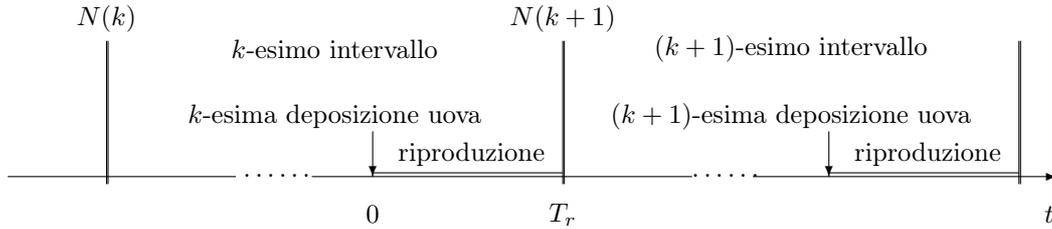


Figura 5.4.1

- Alla fine del  $k$ -esimo periodo riproduttivo, tutti gli adulti della generazione  $k$ -esima muoiono o vengono pescati e nel successivo intervallo che precede la  $(k + 1)$ -esima deposizione si sviluppa 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, e con  $y(t)$  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  $f$  è 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

<sup>10</sup> tra i salmoni, ad esempio, ciò è dovuto al cannibalismo delle uova da parte degli adulti

<sup>11</sup>si veda, p.es., il salmone del Pacifico

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

$$N(k+1) = f\sigma N(k)e^{-(\mu+p\sigma N(k))T_r} = f\sigma N(k)e^{-\mu T_r} e^{-p\sigma T_r N(k)} = \lambda N(k)e^{-\beta N(k)} \quad (5.24)$$

dove si è posto

$$\lambda = f\sigma e^{-\mu T_r}, \quad \beta = p\sigma T_r.$$

La (5.24) 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  $N(k)$ .

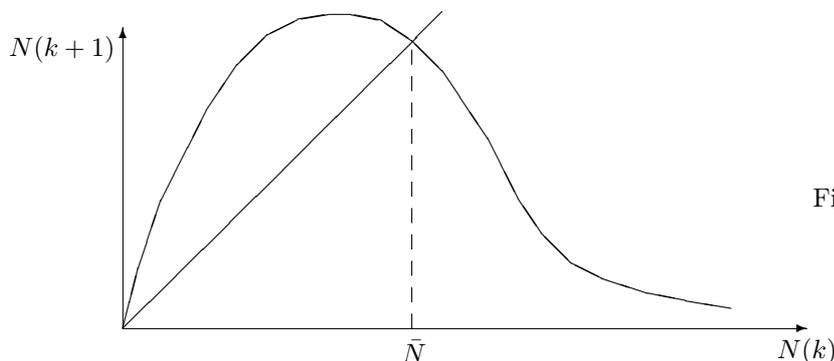


Figura 5.4.2

- **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  $df/dN = \lambda e^{-\beta N}(1 - \beta \lambda N) < \lambda$

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

$$\bar{N} = \frac{\ln \lambda}{\beta} \quad (5.25)$$

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

$$1 < \lambda < e^2 \quad (5.26)$$

- **ESERCIZIO 5.4.3** La dinamica di  $\Delta N = N - \bar{N}$  è approssimata da

$$\Delta N(k+1) = f'(\bar{N}) \Delta N(k)$$

- Se  $1 < \lambda < e$ , lo scarto  $\Delta N$  converge a zero senza oscillazioni.
- Se  $e < \lambda < e^2$  la convergenza avviene con oscillazioni ( $\Delta N$  è alternativamente positivo e negativo).
- 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  $-1$ :

$$f'''(\bar{N}) + \frac{3}{2}f''(\bar{N}) > 0 \quad (5.27)$$

Si vede immediatamente che, per  $\bar{N} = e^2$ , il valore di (5.27) 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. Rinviando 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".

## 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

$$x(t+1) = f(x(t)). \quad (5.28)$$

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 (5.28) 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  $J$ ;

<sup>12</sup>si veda il riferimento alla nota 8

<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"

iii)  $f$  mappa gli estremi di  $I'$  negli estremi di  $J$ .

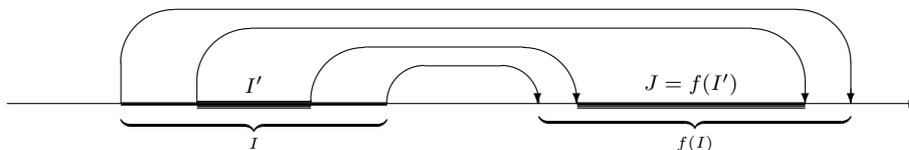


Figura 5.5.1

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  $a_1 < a_2$ .

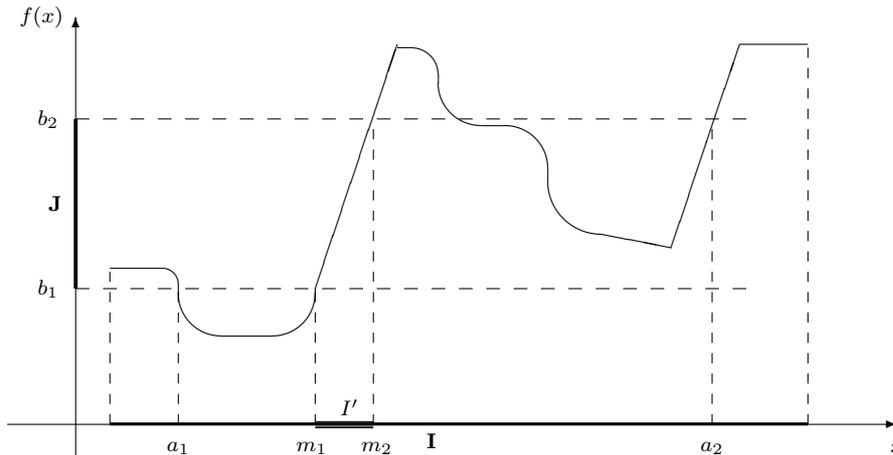


Figura 5.5.2

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

$$f(m_1) = b_1, \quad a_1 \leq m_1 < a_2.$$

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)  $f^{(n)}(\text{int}(I')) = \text{int}(I_n) \quad e^{17} \quad f^{(n)}(\partial I') = \partial I_n$
- c)  $f^{(h)}(I') \subseteq I_h, \quad h = 1, 2, \dots, n-1$

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  $I_h$ .

<sup>15</sup>nel caso opposto la dimostrazione può essere svolta scambiando estremo inferiore e estremo superiore

<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.

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

$$f(I'') = I_n \quad (5.29)$$

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

$$I_0 \rightarrow I_1 \rightarrow \dots \rightarrow I_{n-2} \rightarrow I'', \quad (5.30)$$

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 (5.29) segue

$$f^{(n)}(I') = f\left(f^{(n-1)}(I')\right) = f(I'') = I_n, \quad (5.31)$$

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 (5.28).*

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

$$f(c_1) = a_1 \leq c_1, f(c_2) = a_2 \geq c_2 \quad (5.32)$$

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 (5.28) 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*

$$I_0 \xrightarrow{f} I_1 \xrightarrow{f} I_2 \xrightarrow{f} \dots \xrightarrow{f} I_n = I_0. \quad (5.33)$$

allora il sistema (5.28) ha uno stato  $n$  periodico  $x_0 \in I_0$  tale che

$$f^{(h)}(x_0) \in I_h, \quad h = 0, 1, \dots, n - 1; \quad (5.34)$$

PROVA Per il lemma 4.4.6, in cui si assuma  $I_n = I_0$ , esiste un intervallo  $I' \subseteq I_0$  per cui

$$\begin{aligned} f^{(n)}(I') &= I_n = I_0 \supseteq I', \\ f^{(h)}(I') &\subseteq I_h, \quad h = 1, 2, \dots, n - 1 \end{aligned} \quad (5.35)$$

Poiché  $I'$   $f^{(n)}$ -copre se stesso, per il Lemma 4.4.7  $f^{(n)}$  ha in  $I' \subseteq I_0$  un punto fisso  $x_0$ . Quindi il sistema (5.28) ha in  $I' \subseteq I_0$  uno stato  $n$ -periodico  $x_0$  e i punti della traiettoria con inizio in  $x_0$  soddisfano (5.34).  $\square$

Siamo ora in condizione di provare il seguente teorema, di Li e Yorke.

**Teorema 5.5.5** *Si supponga che in (5.28)  $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  sia continua ed esista un punto  $a$  tale che*

$$f^{(3)}(a) \leq a < f(a) < f^{(2)}(a) \quad (5.36)$$

oppure

$$f^{(3)}(a) \geq a > f(a) > f^{(2)}(a). \quad (5.37)$$

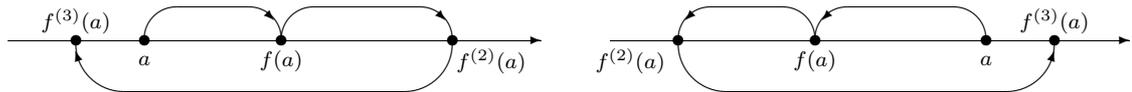


Figura 5.5.3

Allora, per ogni  $n > 0$  il sistema ha traiettorie periodiche di periodo minimo  $n$ .

PROVA Supponiamo valga la (5.36); 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 (5.28) 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

$$x_0 = b. \tag{5.38}$$

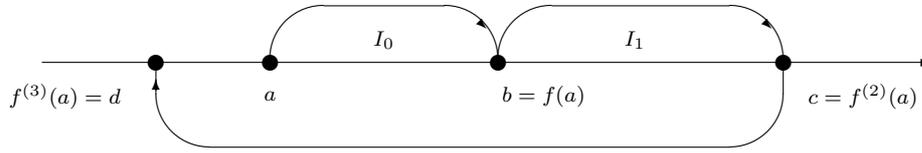


Figura 5.5.4

Per verificare che (5.38) 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  $[b, c]$ . □

Se in (5.36) e in (5.37) si pone  $f^{(3)}(a) = a$ , si ottiene immediatamente il seguente

**Corollario 5.5.6** ["UN PERIODO 3 IMPLICA IL CAOS"] *Se in (5.28)  $f$  è continua, la presenza di una traiettoria di periodo minimo 3 equivale al fatto che il sistema abbia movimenti periodici di periodo minimo arbitrario.* □

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 (5.28), quali altri periodi siano necessariamente presenti nella dinamica di (5.28).

La formulazione del teorema richiede di introdurre nell'insieme degli interi positivi un ordinamento particolare, detto *di Sharkowskii*. In tale ordinamento vengono prima 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

$$3 \triangleright 5 \triangleright 7 \triangleright \dots \triangleright 3 \cdot 2 \triangleright 5 \cdot 2 \triangleright 7 \cdot 2 \triangleright \dots \triangleright 3 \cdot 2^2 \triangleright 5 \cdot 2^2 \triangleright 7 \cdot 2^2 \triangleright \dots \triangleright 2^3 \triangleright 2^2 \triangleright 2 \triangleright 1 \tag{5.39}$$

**Teorema 5.5.7** [SHARKOWSKII (ET AL.)] *Se  $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  è una funzione continua e se (5.28) 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 (5.28)*

- *ha in  $I$  uno stato di periodo minimo  $n$ ,*

- non ha stati di periodo minimo  $k$  per nessun intero  $k \triangleright n$ . □

Concludiamo questo paragrafo riportando un risultato che estende ad una traiettoria periodica 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 (5.28) 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.

Lo stato  $\bar{x}$  è asintoticamente stabile se

$$\left| f'(\bar{x}) \cdot f'(f(\bar{x})) \cdot f'(f^{(2)}(\bar{x})) \dots f'(f^{(k-1)}(\bar{x})) \right| < 1 \quad (5.40)$$

ed è instabile se

$$\left| f'(\bar{x}) \cdot f'(f(\bar{x})) \cdot f'(f^{(2)}(\bar{x})) \dots f'(f^{(k-1)}(\bar{x})) \right| > 1 \quad (5.41)$$

## 5.6 Modello logistico discreto

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.

I modelli di Beverton-Holt e di Ricker-Moran ci hanno consentito di rappresentare dinamiche di crescita che risentono negativamente della carenza di risorse indotta da un aumento della densità  $N$ , ricorrendo ad equazioni di aggiornamento il cui secondo membro è, rispettivamente, una funzione razionale e 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 a tempo continuo studiato nel paragrafo 5.2, prevede limitazioni sul tasso di accrescimento pro capite tanto più severo 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

$$x(k+1) = rx(k)(1-x(k)) = f_r(x(k)), \quad (5.42)$$

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  $s = 1/2$ ), 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 (5.42): 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. Scegliendo  $r = 4$  e assumendo come popolazione iniziale  $a = \frac{1}{2} - \sqrt{\frac{1}{8}}$ , si ha

$$f_4(a) = \frac{1}{2} > a, \quad \text{poi } f_4^{(2)}(a) = 1 > f(a) \quad \text{e infine } f_4^{(3)}(a) = 0 < a.$$

Sono quindi soddisfatte le condizioni (5.36) e il sistema ha traiettorie periodiche di ogni periodo. Poiché  $f_r$  dipende da  $r$  con continuità, la condizione (5.36) 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

$$x = f_r^{(2)}(x) = r^2x(1-x)(1-rx(1-x)). \quad (5.43)$$

L'insieme delle soluzioni di (5.43) 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

$$x - f_r^{(2)}(x) = rx\left(x - \frac{r-1}{r}\right)(r^2x^2 - r(r+1)x + (r+1))$$

<sup>18</sup>rispetto al livello  $M$

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 2.

- Per la stabilità della traiettoria periodica, 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 che la traiettoria 2-periodica è asintoticamente stabile anche per  $\mu = \mu_2$ .

- 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  $2^i$  periodica asintoticamente stabile 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 basse nell'ordinamento di Sharkowskii, finché per  $r = 1 + \sqrt{8}$  si ottiene per la prima volta una traiettoria 3-periodica.