

Chapter 1

La descrizione dell'ecosistema

Nella vita del signor Palomar c'è stata un'epoca in cui la sua regola era questa: primo, costruire nella sua mente un modello, il più perfetto, logico, geometrico possibile; secondo, verificare se il modello s'adatta ai casi pratici osservabili nell'esperienza; terzo, apportare le correzioni necessarie perché modello e realtà coincidano. Il modello è per definizione quello in cui non c'è niente da cambiare, quello che funziona alla perfezione; mentre la realtà vediamo bene che non funziona e che si spappola da tutte le parti; dunque non resta che costringerla a prendere la forma del modello, con le buone o con le cattive.

Italo Calvino

"Il modello dei modelli", 1983

L'impostazione che adottiamo in questo capitolo e nei successivi, si riferisce a quel primo livello di modellizzazione, introdotto nel paragrafo ?? che prevede la suddivisione della popolazione da studiare in un numero finito di **classi omogenee**. In realtà, una popolazione è un insieme di organismi viventi la cui caratteristica peculiare è la complessità di struttura e di funzioni, ma per procedere ad una modellizzazione efficace occorre operare una semplificazione che faccia risaltare solo le caratteristiche fondamentali degli individui che costituiscono la popolazione stessa. La suddivisione in classi omogenee è il modo più immediato per raggiungere questo scopo. Il termine "omogeneo" si riferisce al fatto che gli individui di una determinata classe si considerano indifferenziati nella loro interazione all'interno della classe stessa come nell'interazione con le altre classi. Classi differenti possono essere determinate da organismi di specie differenti ma anche da differenti stati di organismi di una stessa specie, come ad esempio maschi e femmine, infetti e sani, adulti e giovani. Una classe comprende quindi individui uniformemente distribuiti dal punto di vista spaziale, la cui interazione non dipende dalle differenze geografiche, il cui comportamento non è influenzato dall'età né dalle loro dimensioni e così via. Il modello matematico dell'ecosistema che così si ottiene non è proprio il modello dei modelli sognato dal signor Palomar e, per ciò che ci riguarda, se la realtà si spappola da tutte le parti siamo pronti a modificarlo quando necessario.

1.1 L'impostazione generale

Una volta operata la suddivisione in classi omogenee, per ciascuna di esse, l'unica quantità in gioco è il numero di individui che ne fanno parte, lo stato dell'ecosistema è descritto in R^n da un punto del quadrante:

$$Q = \{(N_1, \dots, N_n) \mid N_i \geq 0 \quad i = 1, \dots, n\}$$

e l'evoluzione della popolazione è descritta quantitativamente dalla n-pla

$$(N_1(t), N_2(t), \dots, N_n(t))$$

dove $N_i(t)$ è il numero di individui presenti al tempo t , nella classe i -sima.

Come già visto in precedenza dobbiamo considerare il **tasso di natalità** (**birth rate**) e il **tasso di mortalità** (**death rate**) di ciascuna popolazione, definiti rispettivamente come

- $B_i(t)$ = numero di individui della classe i che nascono nell'unità di tempo, al tempo t
- $D_i(t)$ = numero di individui della classe i che muoiono nell'unità di tempo, al tempo t

e, accanto a questi, i tassi di **immigrazione** ed **emigrazione**:

- $M_i^+(t)$ = numero di individui che immigrano nella classe i nell'unità di tempo, al tempo t
- $M_i^-(t)$ = numero di individui che emigrano dalla classe i nell'unità di tempo, al tempo t

Così come già fatto nel paragrafo ??, con le quantità appena introdotte, descriviamo l'evoluzione di ciascuna delle popolazioni del modello con le equazioni

$$N_i'(t) = B_i(t) + I_i(t) - D_i(t) - E_i(t), \quad i = 1, \dots, n$$

e la dinamica della popolazione viene definita nel momento in cui si formulano *ipotesi costitutive* sui tassi $B_i(t)$, $D_i(t)$, $I_i(t)$, $E_i(t)$. La definizione delle leggi costitutive, che corrisponde ad interpretare i meccanismi di variazione dell'ecosistema e dell'interazione delle specie che lo compongono, porta in questo contesto allo studio di sistemi equazioni ordinarie che possono essere anche di tipo funzionale. Rinviamo ad un'altra occasione l'uso di equazioni integro-differenziali di Volterra, per lo studio degli "ecosistemi con memoria", ci occuperemo ora dei modelli nei quali l'evoluzione del sistema è descritta da una equazione differenziale in R^n :

$$\begin{cases} \vec{N}'(t) = \vec{F}(t, \vec{N}(t)) \\ \vec{N}(0) = \vec{N}_0 \end{cases} \quad (1.1)$$

dove $\vec{N}_0 \in Q$ ed $\vec{F} : [0, \infty) \times Q \rightarrow R^n$. La componente i -sima della $\vec{F}(t, \vec{N})$, che indicheremo con $F_i(t, N_1, \dots, N_n)$, descrive l'effetto della interazione sulla crescita della specie i -sima, al tempo t . La dipendenza esplicita da t tiene conto

dell'influenza delle variazioni ambientali sulla interazione e crescita delle varie classi di individui. Sulla \vec{F} porremo sempre le seguenti ipotesi:

$$\vec{F} \in C^1([0, \infty) \times Q; R^n) \quad (1.2)$$

$$F_i(t, N_1, \dots, N_n) \geq 0 \quad \text{per} \quad N \in \{N \in Q \mid N_i = 0\}, \quad i=1, \dots, n \quad (1.3)$$

sotto le quali il problema (1.1) ha una unica soluzione massimale

$$\vec{N} \in C^1([0, \tau); Q).$$

La condizione (1.3) garantisce in particolare che sia

$$\vec{N}(t) \in Q$$

ed è necessaria affinché ciò avvenga.

Nei modelli che si considerano in pratica, \vec{F} assume spesso la forma seguente:

$$F_i(t, N_1, \dots, N_n) = \varepsilon_i[t, N_1, \dots, N_n] N_i \quad (1.4)$$

dove

$$\varepsilon_i \in C^1([0, \infty) \times Q; R^n)$$

ha il significato di tasso specifico di crescita della classe i . Nel caso in cui valga la (1.4), si ha

$$N_i(t) = N_i(0) e^{\int_0^t \varepsilon_i[\sigma, N_1(\sigma), \dots, N_n(\sigma)] d\sigma}$$

e le condizioni (1.2) e (1.3) sono verificate entrambe. Si ha anche che

$$\text{se } \vec{N}_0 \in Q^\circ \quad \text{allora} \quad \vec{N}(t) \in Q^\circ.$$

Se le variazioni ambientali esogene sono trascurabili rispetto ai tempi di evoluzione dell'ecosistema, si può adottare l'ipotesi costitutiva che la \vec{F} non dipenda esplicitamente da t , e in questo caso il problema (1.1) è un problema autonomo.

Dalle sole condizioni (1.2) e (1.3) non è possibile trarre altre conclusioni sulla soluzione. In particolare non è possibile affermare che la soluzione è globale, caratteristica importante affinché un modello sia valido. I modelli concreti contengono usualmente ulteriori informazioni mediante le quali si può stabilire una maggiorazione a priori per la soluzione massimale e concludere quindi che tale soluzione è globale.

1.2 Coesistenza e stabilità

Una volta formulato un modello che possenga i requisiti matematici "minimi" discussi prima, nel caso di modelli autonomi, l'attenzione si rivolge anzitutto all'analisi dei punti critici (soluzioni stazionarie) del sistema (1.1), cioè alle soluzioni dell'equazione

$$\vec{F}(\vec{N}) = 0 \quad (1.5)$$

Ogni soluzione di (1.5) corrisponde ad una configurazione di equilibrio e di coesistenza tra le specie dell'ecosistema. Affinché queste configurazioni corrispondano ad una situazione realistica, è necessario che abbiano il carattere di

soluzioni stabili, per cui un primo strumento di analisi è la matrice Jacobiana del sistema (1.1), calcolata nel punto critico $\vec{E}^* = (N_1^*, \dots, N_n^*)$ che stiamo esaminando

$$J[\vec{E}^*] = \left(\left(\frac{\partial F_i}{\partial N_j}[\vec{E}^*] \right) \right) \quad (1.6)$$

Infatti la stabilità di \vec{E}^* è legata agli autovalori di $J[\vec{E}^*]$, ossia alle radici dell'equazione caratteristica

$$\det(\lambda I - J[\vec{E}^*]) = 0 \quad (1.7)$$

Si ha infatti:

Se le radici λ_i dell'equazione caratteristica (1.7) hanno tutte parte reale negativa, il punto di equilibrio \vec{E}^ è asintoticamente stabile. Se almeno una radice ha parte reale positiva \vec{E}^* è instabile.*

La matrice $J[\vec{E}^*]$ ha un significato biologico diretto e spesso viene denominata **matrice di comunità**. In effetti, il coefficiente

$$\frac{\partial F_i}{\partial N_j}(\vec{E}^*)$$

descrive l'effetto della specie j sulla specie i nelle vicinanze dell'equilibrio. Le varie combinazioni tra i segni dei coefficienti simmetrici corrispondono ai diversi rapporti ecologici tra le due specie i e j . Si ha infatti la seguente nomenclatura

	$\text{sign}\left(\frac{\partial F_i}{\partial N_j}(\vec{E}^*)\right)$	$\text{sign}\left(\frac{\partial F_j}{\partial N_i}(\vec{E}^*)\right)$
Competizione tra (i) e (j)	-	-
Preda (i)- Predatore (j)	-	+
Simbiosi tra (i) e (j)	+	+

Table 1.1: Le interazioni tra specie e i coefficienti della matrice di comunità

Nel caso di due specie in interazione, l'analisi della stabilità degli equilibri si esegue immediatamente. Infatti la (1.7) diviene

$$\lambda^2 - \text{Tr}J[\vec{E}^*]\lambda + \det J[\vec{E}^*] = 0$$

e si ha

Se risulta

$$\text{Tr}J[\vec{E}^*] < 0 \text{ e } \det J[\vec{E}^*] > 0$$

allora \vec{E}^ è asintoticamente stabile. Se invece*

$$\text{Tr}J[\vec{E}^*] > 0 \text{ e/o } \det J[\vec{E}^*] < 0$$

allora \vec{E}^ è instabile.*

Nel caso di più di due specie in interazione, uno strumento utilizzato di frequente per studiare la posizione delle radici della equazione caratteristica (1.7) è il seguente

Theorem 1 (*criterio di Ruth-Hurwitz*) Consideriamo il polinomio

$$a_0\lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + \dots + a_n$$

e la matrice $n \times n$ $((A_{ij}))$, dove

$$\begin{cases} A_{ij} = a_{2i-j} & \text{se } 0 \leq 2i - j \leq n \\ A_{ij} = 0 & \text{altrimenti} \end{cases} \quad (1.8)$$

Allora le radici del polinomio hanno tutte parte reale negativa, se e solo se i minori principali della matrice sono tutti positivi.

■

Come esempio di questo criterio possiamo considerare il caso di $n = 3$ per il quale si ha:

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & a_0 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ 0 & 0 & a_3 \end{pmatrix}$$

e le condizioni del criterio si traducono in

$$a_1 > 0, \quad a_1a_2 - a_0a_3 > 0, \quad a_3(a_1a_2 - a_0a_3) > 0 \quad (1.9)$$

Chapter 2

L'evoluzione di una specie singola

Il villaggio di Arunde ospitava gli ultimi resti della tribù degli Arunde: ne avevano appreso l'esistenza casualmente, da un articolo comparso su una rivista di antropologia. Gli Arunde, un tempo estesi su di un territorio vasto quanto il Belgio, si erano ristretti entro confini sempre più angusti perché il loro numero era in continuo declino. Questo non era effetto di malattie, né di guerre con le tribù confinanti, e neppure di alimentazione insufficiente, ma soltanto del tasso enorme di suicidi ...

... ..

... [il messaggio] diceva così: - Il popolo degli Arunde, presto non più popolo, vi saluta e ringrazia ... noi preferiamo la libertà alla droga, e la morte all'illusione.

Primo Levi

"Verso occidente", in "Vizio di Forma", 1971

Il cosiddetto *effetto logistico* che abbiamo introdotto nel capitolo ?? rende conto di un fenomeno immanicabile nei processi di crescita di una popolazione. Come si è già detto, sono molti i fattori che concorrono all'autolimitazione di una specie e anche nella popolazione umana si può riscontrare un rallentamento della crescita, anche se non così direttamente guidato e voluto come nella malinconica e lucida vicenda degli immaginari Arunde.

In ogni caso, l'effetto logistico non è l'unico meccanismo che agisce nella crescita di una popolazione e in questo capitolo ci occuperemo della modellizzazione di una specie singola, la cui dinamica è retta da una singola equazione

$$\begin{cases} N'(t) = \varepsilon[N(t)]N(t) \\ N(0) = N_0 \end{cases} \quad (2.1)$$

traducendo in ipotesi costitutive sul tasso $\varepsilon[N]$ i diversi possibili fenomeni intraspecifici e di interazione con altre specie. Ne esamineremo sia le implicazioni qualitative generiche che le peculiarità relative ad alcune realizzazioni specifiche significative.

2.1 L'effetto logistico

Con l'idea dell'effetto logistico, introdotto da Verhulst e modellizzato attraverso la forma specifica (??) del tasso di crescita, si riassumono tutti i meccanismi attraverso cui si attua la competizione intraspecifica. Il principio fenomenologico che lo definisce si enuncia semplicemente:

ad alte densità di popolazione, un aumento del numero di individui produce un peggioramento delle condizioni di crescita;

ma della forma specifica del tasso di crescita si possono adottare molte varianti. Supponiamo come nel capitolo precedente che l'habitat in cui la specie si evolve

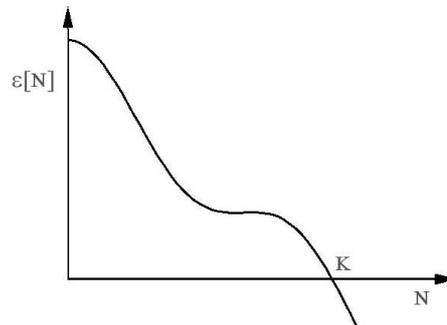


Figure 2.1: Possibile andamento del tasso di crescita nel caso logistico

non vari per cause esogene e che la specie sia isolata. Il principio sopra enunciato si traduce genericamente nelle seguenti proprietà costitutive di $\varepsilon[N]$ (vedi figura 2.1)

$$\begin{aligned} i) \quad & \varepsilon'[N] < 0 \\ ii) \quad & \text{esiste } K > 0 \text{ tale che } \varepsilon[K] = 0 \end{aligned} \tag{2.2}$$

dove $\varepsilon[0] > 0$ assume il ruolo di *coefficiente malthusiano intrinseco* e K il ruolo di *capacità portante*. Infatti, le soluzioni dell'equazione (2.1) sotto le ipotesi (2.2)

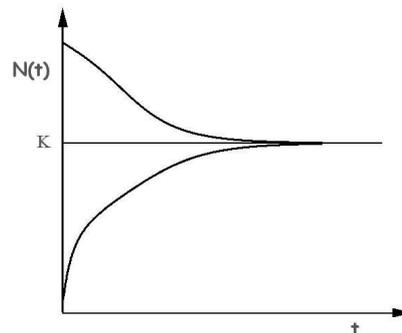


Figure 2.2: Andamento generico della soluzione nel caso logistico

hanno un comportamento asintotico del tutto analogo al caso dell'equazione di Verhulst. Precisamente si ha

$$\text{se } 0 < N_0 < K \quad \text{allora } N'(t) > 0 \quad \text{e } \lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = K$$

$$\text{se } K < N_0 \quad \text{allora } N'(t) < 0 \quad \text{e } \lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = K$$

come è illustrato genericamente in Figura 2.2.

Forme costitutive più specifiche del tasso di crescita, tutte soddisfacenti la condizione (2.2), sono state proposte per ottenere risultati più aderenti ai dati.

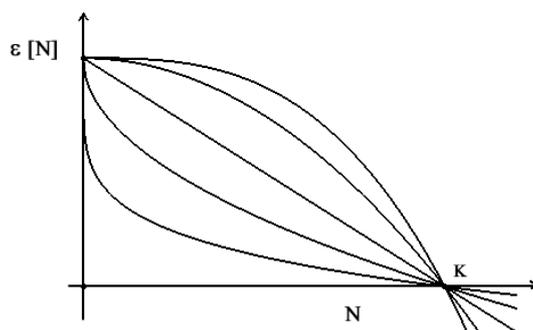


Figure 2.3: Tasso di crescita nel caso θ -logistico

Una classe particolare è la cosiddetta forma *teta-logistica*

$$\varepsilon[N] = \varepsilon_0 \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\theta \right)$$

mostrata in Figura 2.3, le cui curve soluzione sono tracciate in Figura 2.4 per i diversi valori di θ .

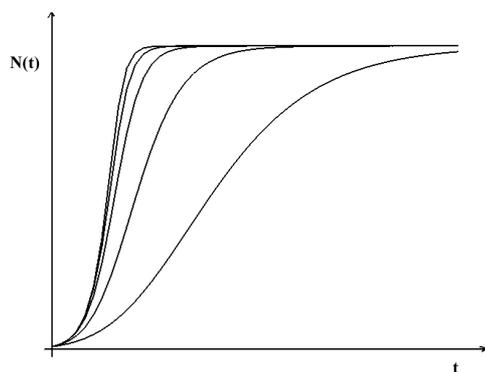


Figure 2.4: Soluzioni del modello θ -logistico per vari valori di θ

2.2 L'effetto Allee

In questo paragrafo prendiamo in considerazione la possibilità di un fenomeno denominato **effetto Allee** secondo cui:

A basse densità di popolazione, un aumento del numero di individui produce un miglioramento delle condizioni di vita.

Il fenomeno, che viene spesso rilevato in natura, corrisponde ad effetti di cooperazione tra gli individui della popolazione che a bassissime densità potrebbe anche trovarsi in condizioni di crescita sfavorevoli. Naturalmente questo mec-

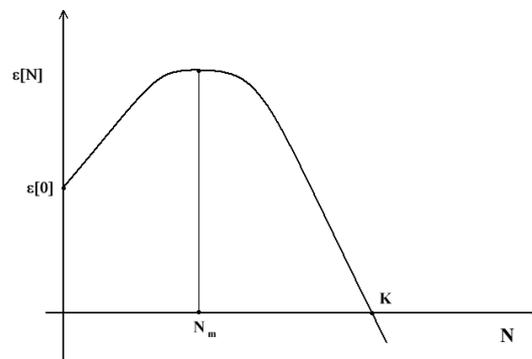


Figure 2.5: Il tasso di crescita nel caso dell'effetto Allee (debole)

canismo interessa la situazione in cui la popolazione ha un numero basso di individui e per definire un tasso di crescita complessivo occorre tener anche

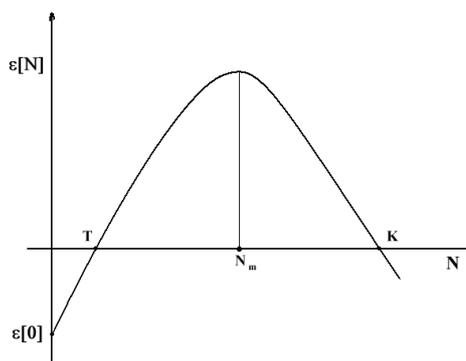


Figure 2.6: Il tasso di crescita nel caso dell'effetto Allee forte

conto dell'effetto logistico che interviene ad alte densità e impone una capacità portante finita. La fenomenologia descritta si traduce nelle seguenti ipotesi sul

tasso $\varepsilon[N]$

$$\left\{ \begin{array}{l} i) \text{ Esiste } N_m \text{ tale che } \varepsilon'[N](N - N_m) < 0 \\ ii) \text{ Esiste } K > N_m \text{ tale che } \varepsilon[K] = 0 \end{array} \right. \quad (2.3)$$

un cui possibile grafico è illustrato nella figura 2.5 nel caso in cui $\varepsilon[0] > 0$ (effetto Allee debole). In questo caso le conclusioni che si traggono dallo studio del problema (2.1), sono qualitativamente analoghe a quelle dell'equazione di Verhulst, mentre il caso in cui $\varepsilon[0] < 0$ (effetto Allee forte), mostrato in figura 2.6, è sostanzialmente differente perchè è caratterizzato dalla presenza di un ulteriore punto critico $N = T$ dove T soddisfa $\varepsilon[T] = 0$. In questo caso le

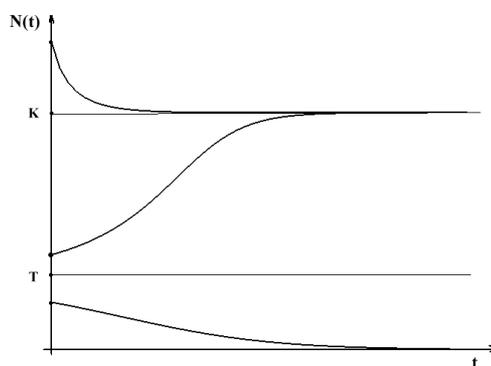


Figure 2.7: Effetto di soglia nel caso Allee forte

conclusioni sono illustrate in figura 2.7, dove si nota che la popolazione non è in grado di svilupparsi se, inizialmente, si trova al di sotto del valore di soglia T .

Una espressione analitica polinomiale del tasso di crescita, spesso adottata in corrispondenza all'effetto Allee forte è la seguente

$$\varepsilon[N] = -\varepsilon_0 \left(1 - \frac{N}{T}\right) \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (2.4)$$

La situazione si presenta più ricca e complessa quando si introducano altri meccanismi che influenzano la crescita di una specie. Nel prossimo paragrafo considereremo l'effetto della presenza di un predatore.

2.3 Predatore generalista

Nel Capitolo ?? abbiamo presentato il modello di Volterra per il sistema preda-predatore nel quale, poiché la sopravvivenza del predatore dipende fortemente dalla preda, la presenza del predatore varia in relazione alla presenza della preda stessa. Il predatore in questione è un predatore cosiddetto *specialista* poiché è estremamente selettivo nella scelta della preda, in contrapposizione ad un predatore cosiddetto *generalista*, che invece non seleziona particolari prede e quindi reperisce risorse sufficienti a mantenersi ad un livello di equilibrio.

L'azione di un predatore generalista sulla popolazione di una particolare preda si può modellizzare con una sola equazione (relativa alla preda). Supponendo infatti che il numero dei predatori sia assestato ad un livello costante P^* , i modelli considerati nei paragrafi precedenti possono essere modificati introducendo nell'equazione (2.1) un termine che tenga conto della sottrazione di individui dovuta alla predazione. Ad esempio, il modello di Verhulst si trasforma nel seguente

$$\begin{cases} N'(t) = F[N(t)] = \varepsilon_0 \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) N(t) - aP^*N(t) \\ N(0) = N_0 \end{cases} \quad (2.5)$$

dove il termine

$$-aP^*N(t) \quad (2.6)$$

indica la sottrazione di prede secondo una risposta funzionale di tipo *Holling I* (il parametro a è il *coefficiente di attacco*), nel caso in cui il predatore sia costante. Il parametro $\rho = aP^*$ indica la frazione di prede che muore nell'unità di tempo ad opera della predazione.

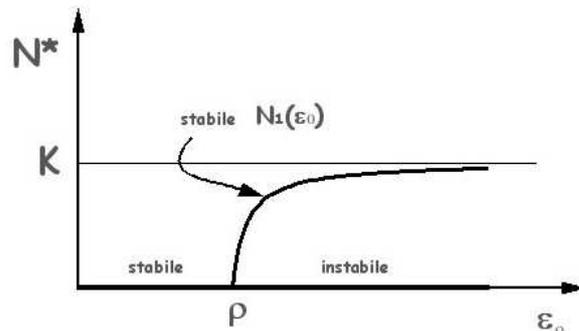


Figure 2.8: Predatore generalista: risposta funzionale lineare

Con il modello (2.5) studiamo l'azione di un predatore generalista su una preda soggetta a crescita logistica. Gli stati di equilibrio del sistema si calcolano facilmente e, adottando ε_0 come parametro di biforcazione, vediamo che esistono i due rami

$$N_0^*(\varepsilon_0) = 0, \quad N_1^*(\varepsilon_0) = \left(1 - \frac{\rho}{\varepsilon_0}\right) K, \quad (2.7)$$

il secondo dei quali, quello non banale di sopravvivenza della preda, ha senso solo per $\varepsilon_0 > \rho$. Poiché inoltre

$$F'[N_0^*(\varepsilon_0)] = \varepsilon_0 - \rho, \quad F'[N_1^*(\varepsilon_0)] = -(\varepsilon_0 - \rho)$$

abbiamo il grafico di biforcazione di Figura 2.8. Dunque, si vede che la preda riesce a colonizzare l'habitat quando il suo potenziale malthusiano intrinseco supera il tasso di predazione ρ , altrimenti è destinata all'estinzione. A causa

della predazione la sua densità di equilibrio risulta minore della sua capacità portante K .

Il modello appena esaminato fornisce conclusioni piuttosto semplici (e forse ovvie) sull'effetto della predazione su una specie in crescita logistica. D'altra parte la risposta funzionale lineare adottata non risponde ai requisiti di realismo che vorremmo soddisfare mentre l'azione di un predatore generalista è molto

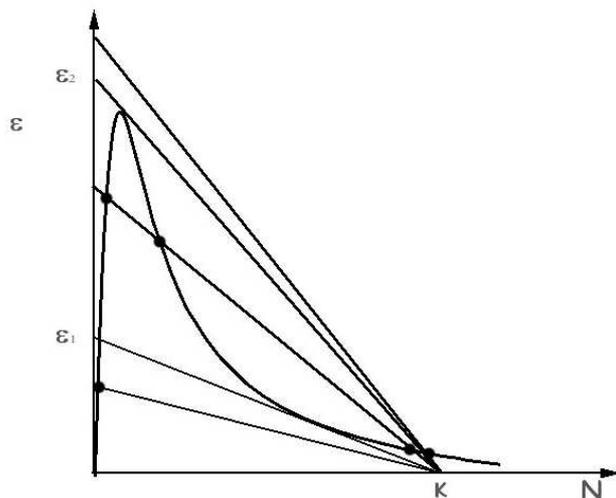


Figure 2.9: Determinazione grafica degli equilibri nel modello (2.8)

meglio rappresentata da una risposta funzionale *sigmoidale* quale quella discussa nel Capitolo ???. In effetti, come si vede nella Figura 2.9, l'andamento di $\pi(H)$ relativo ad un esponente $\theta = 2$ produce l'effetto di ridurre la predazione a basse densità di preda, come ci si aspetta nel caso di un predatore generalista che avendo a disposizione altre risorse non si accorge della preda fino a che quest'ultima non raggiunge una densità sufficiente ad essere "visibile".

Adottando dunque una risposta funzionale tipo *Holling III* (con $\theta = 2$), l'equazione del modello si trasforma nella seguente

$$\begin{cases} N'(t) = F[N(t)] = \varepsilon_0 \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) N(t) - \frac{\rho N^2(t)}{1 + a\tau N^2(t)} \\ N(0) = N_0 \end{cases} \quad (2.8)$$

e la ricerca di stati stazionari non banali conduce allo studio dell'equazione

$$\varepsilon_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{\rho N}{1 + a\tau N^2} = 0 \quad (2.9)$$

ossia alla ricerca delle intersezioni tra i grafici delle due curve

$$y = \varepsilon_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad y = \frac{\rho N}{1 + a\tau N^2}$$

Se, come nel caso precedente, adottiamo ε_0 come parametro di biforcazione, la situazione è descritta graficamente in Figura 2.9 da dove si può capire il grafico di biforcazione di Figura 2.10. Peraltro, la curva che in Figura 2.10 traccia gli

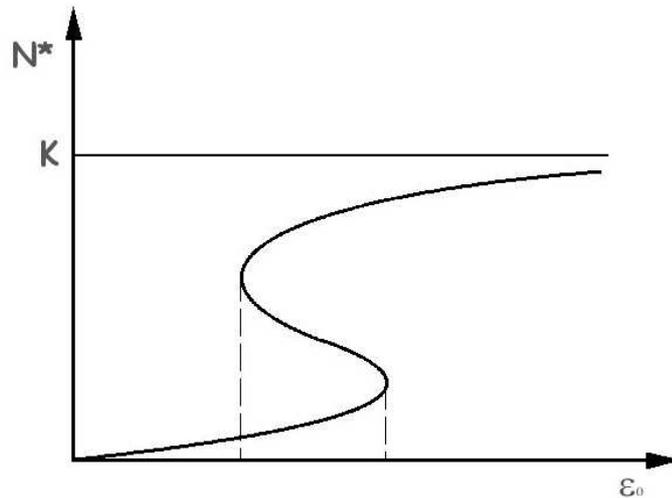


Figure 2.10: biforcazione e stabilità per il modello (2.8)

stati stazionari in funzione di ε_0 , definita implicitamente dall'equazione (2.9), si può esplicitare rispetto a ε_0 in funzione dello stato stazionario N_* come

$$\varepsilon_0(N^*) = \frac{\rho K N_*}{(1 + a\tau N_*^2)(K - N_*)}.$$

Nella stessa figura è indicata la stabilità asintotica dei vari stati stazionari.

2.4 Esercizi e applicazioni

- 1 Studiare il caso di un predatore generalista con risposta funzionale di tipo *Holling II* e di una preda che cresce con effetto logistico. Discutere la biforcazione al variare di alcuni parametri
- 2 Considerare il caso di una preda che si avvantaggia di un effetto Allee debole e di un predatore generalista con risposta funzionale di tipo lineare.
- 3 Studiare lo stesso caso dell'esercizio precedente con risposta funzionale tipo *Holling II*
- 4 considerare ancora la stessa situazione precedente con risposta *Holling III*
- 5 Studiare il caso di una preda con effetto Allee forte e di un predatore generalista con le tre risposte funzionali adottate nei casi precedenti