



UNIVERSITÀ
DEGLI STUDI
DI PADOVA

FACOLTÀ DI INGEGNERIA
DIPARTIMENTO DI INGEGNERIA DELL'INFORMAZIONE
CORSO DI LAUREA IN INGEGNERIA ELETTRONICA

TESI DI LAUREA

MODELLIZZAZIONE DELLA DINAMICA DEL FITOPLANCTON NELL'ALTO ADRIATICO

RELATORE: Ch.mo Prof. Giovanni Marchesini

CORRELATORE: Dott. Ivica Janeković

LAUREANDO: Svebor Smodlaka

Padova, 4 Ottobre 2010

Anno Accademico 2009/2010

Indice

Sommario	1
Introduzione	3
1 Crescita fitoplanctonica e fattori limitanti.....	7
1.1 Produzione primaria	7
1.2 Il fitoplancton	10
1.2.1 Ecologia del fitoplancton.....	11
1.3 Fattore limitante.....	13
1.4 Il rapporto di Redfield	14
1.5 Produzione primaria in ambiente acquatico	15
1.6 Eutrofizzazione.....	18
2 Dinamica delle popolazioni.....	25
2.1 Popolazioni malthusiane.....	25
2.1.1 Il modello di crescita malthusiana nel caso continuo	29
2.2 Popolazioni con dipendenza da densità.....	33
2.2.1 Il modello logistico	34
2.3 Risorse e consumatori, prede e predatori	37
2.3.1 Il modello di Lotka-Volterra.....	39
3 Modelli di dinamica del fitoplancton.....	47
3.1 Modello di crescita del fitoplancton in un lago	48
3.2 Tasso di assorbimento e tasso di crescita	50
3.3 Tasso di mortalità	51

4	Dinamica del fitoplancton nell'Alto Adriatico.....	53
4.1	Introduzione.....	53
4.2	Applicazione del “modello del lago” all'Alto Adriatico.....	56
4.3	Simulazioni al computer.....	62
4.3.1	Anni 2002 e 2003.....	64
4.3.2	Anni 2004, 2005 e 2006.....	83
	Conclusioni.....	109
	Bibliografia	111

Sommario

L'eutrofizzazione è un problema che accomuna molti mari semichiusi nel mondo, tra i quali l'Alto Adriatico. Si tratta di un fenomeno di origine principalmente antropica che può avere conseguenze deleterie per l'ambiente. L'eutrofizzazione consiste in un abnorme sviluppo di fitoplancton dovuto ad un eccesso di nutrienti portati a mare soprattutto grazie agli apporti fluviali.

In questa tesi, partendo dal *modello preda-predatore*, si è costruito un modello matematico della dinamica del fitoplancton in un lago. La "preda" in tale modello è rappresentata da quel nutriente che è limitante per la crescita del fitoplancton. Il modello si è poi applicato all'Alto Adriatico come se si trattasse di un lago, considerando come l'unica fonte di nutrienti il fiume Po. In questo modo si è voluto verificare se fosse possibile predire la dinamica del fitoplancton dalla sola conoscenza dei carichi di nutrienti veicolati in mare dal Po e controllare l'eutrofizzazione nell'Alto Adriatico controllando tali carichi.

Simulazioni al computer hanno confermato la bontà del modello e ci hanno permesso di identificare dei valori universali, applicabili a tutto l'Alto Adriatico, per i parametri del modello.

Introduzione

L'interesse per lo studio del fitoplancton deriva dall'importanza che questo riveste quale principale produttore primario in ambiente acquatico. Come tale, il fitoplancton si trova alla base della catena alimentare e permette il sostentamento dell'intera comunità biologica dell'ecosistema di cui fa parte. La crescita del fitoplancton dipende dalla disponibilità di nutrienti. Grandi quantità di nutrienti hanno un effetto positivo fintantoché la biomassa fitoplanctonica prodotta viene consumata provocando un aumento proporzionale di biomassa nei livelli trofici successivi. Quando però la crescita del fitoplancton non è più controbilanciata dal consumo zooplanctonico ci possono essere gravi conseguenze per l'ecosistema. Il fitoplancton che non è stato utilizzato come nutrimento, terminato il proprio ciclo vitale, muore e si deposita sul fondo. Decomponendosi sottrae ossigeno dalle acque di fondo e ciò può causare svariati effetti negativi per gli organismi bentonici (organismi che vivono a stretto contatto con il fondo). Gli effetti conseguenti alla mancanza di ossigeno nelle acque di fondo sono, oltre alle morie degli organismi bentonici, i cambiamenti nella composizione delle comunità biologiche e lo sviluppo di specie fitoplanctoniche tossiche. Eccessive concentrazioni di nutrienti immesse nelle acque favoriscono un'abnorme proliferazione di biomassa fitoplanctonica. Tale fenomeno, chiamato eutrofizzazione, si manifesta quando in mari semichiusi vengono scaricate le acque di bacini idrografici che attraversano aree caratterizzate da una forte antropizzazione. È questo il caso dell'Alto Adriatico su cui grava il bacino del fiume Po, una delle zone con la maggiore densità demografica e la maggiore produzione agricola d'Europa. Risulta quindi chiaro quanto sia importante lo studio dell'effetto eutrofizzante che il carico di nutrienti proveniente dal Po ha sulle acque dell'Alto Adriatico. In tale contesto si inserisce questa tesi nella quale viene proposto un modello matematico che descrive la dinamica del fitoplancton nell'Alto Adriatico in funzione della quantità di nutrienti portati a mare dal Po.

Il modello proposto si basa sul *modello risorsa-consumatore* che descrive la dinamica accoppiata di due popolazioni appartenenti a due livelli trofici successivi, una rappresentante la risorsa (o la preda) e l'altra il consumatore (o il predatore). Il

modello risorsa-consumatore è applicabile anche ai produttori primari. In questo caso, la risorsa non è un'altra popolazione ad un inferiore livello trofico, ma il nutriente che limita la crescita del produttore primario. Il più noto modello risorsa-consumatore è il modello preda-predatore di Lotka-Volterra.

L'applicabilità del modello risorsa-consumatore al fitoplancton è comunemente accettata dal punto di vista teorico, però sono pochi i contributi in letteratura che trattano dell'implementazione di tale idea. Non esiste un unico modello risorsa-consumatore per il sistema nutriente-fitoplancton, ma questo deve essere costruito tenendo conto delle specificità del particolare problema trattato. In questo lavoro di tesi è stato ricavato un *modello di crescita del fitoplancton in un lago* provvisto di un immissario e un emissario. Tale modello è applicabile a un corpo d'acqua in cui la crescita della disponibilità di risorsa è essenzialmente dovuta agli apporti dall'esterno del corpo d'acqua e la diminuzione della disponibilità è dovuta essenzialmente ai deflussi e al consumo da parte del fitoplancton. Il modello è stato poi applicato all'Alto Adriatico che, a tal fine, può essere considerato un lago. Come l'unico immissario è stato preso il Po dato che la maggior parte dei nutrienti immessi nell'Alto Adriatico provengono da esso. Un emissario vero e proprio ovviamente non esiste e perciò, sapendo che il volume dell'Alto Adriatico non varia in seguito all'afflusso del Po essendovi uno scambio d'acque con il resto dell'Adriatico, è stata immaginata l'esistenza di un emissario con la stessa portata del Po.

Le simulazioni del modello applicato all'Alto Adriatico, eseguite in *Matlab*, hanno dato dei risultati che approssimano bene i dati reali. I valori scelti per i parametri del modello sono stati utilizzati per tutto l'Alto Adriatico con lo scopo di attribuirvi una validità generale. Ovviamente, facendo variare alcuni parametri, si è riscontrato che, con valori diversi, il modello può approssimare meglio il sistema reale in qualche punto particolare dell'Alto Adriatico.

Il modello sviluppato in questa tesi può essere utilizzato per predire la dinamica del fitoplancton nell'Alto Adriatico dalla conoscenza della quantità di fosforo (il nutriente che è limitante per la crescita del fitoplancton in Adriatico [1]) che il Po immette nel bacino. Ne consegue che, controllando il fosforo scaricato in

mare dal fiume Po, si potrebbe controllare la crescita del fitoplancton e quindi l'eutrofizzazione.

Rispetto ai modelli presenti in letteratura [2], [3] la presente tesi introduce dei miglioramenti. In primo luogo, viene fatta una distinzione tra *tasso di assorbimento del nutriente da parte del fitoplancton* e *tasso di crescita del fitoplancton*. In letteratura invece, senza alcun chiarimento, viene utilizzato il tasso di crescita anche laddove andrebbe utilizzato il tasso di assorbimento. Si potrebbe concludere che gli autori considerano uguali i due tassi, il che non è certamente vero. Il rapporto tra il tasso di crescita e il tasso di assorbimento rappresenta l'*efficienza di produzione*. Un altro contributo dato da questo lavoro alla materia consiste in un metodo per ricavare l'efficienza di produzione quando non si hanno a disposizione entrambi i tassi.

Il corpo della tesi è suddiviso in quattro capitoli. Il primo capitolo introduce i concetti fondamentali legati alla produzione primaria in ambiente acquatico, quali fitoplancton, fattore limitante e eutrofizzazione. Nel secondo capitolo vengono presentati dapprima i modelli, malthusiano e logistico, che descrivono la dinamica di una singola popolazione e poi il modello risorsa-consumatore nella sua forma generale e in quella che è stata storicamente la prima, ovvero il modello di Lotka-Volterra. Nel terzo capitolo viene costruito il modello risorsa-consumatore che descrive la dinamica del fitoplancton in un lago. In tale modello il nutriente limitante la crescita del fitoplancton, cioè la risorsa, proviene esclusivamente da un immissario, mentre la sua diminuzione è dovuta ad un emissario e al consumo da parte del fitoplancton. Nel quarto capitolo il modello costruito viene applicato all'Alto Adriatico come se si trattasse di un lago avente come immissario il Po e ne viene verificata la bontà confrontando i risultati delle simulazioni con i dati reali.

CAPITOLO 1

Crescita fitoplanctonica e fattori limitanti

1.1 Produzione primaria

La *produzione primaria* è la produzione di composti organici dall'anidride carbonica (CO₂) presente nell'atmosfera o in acqua che avviene principalmente mediante processi fotosintetici.

Tutta la vita sulla Terra è direttamente o indirettamente dipendente dalla produzione primaria.

Gli organismi responsabili della produzione primaria, chiamati *produttori primari* o *autotrofi*, sono alla base della catena alimentare. Negli ambienti terrestri essi sono soprattutto piante, mentre in ambienti acquatici sono le alghe a svolgere un ruolo preponderante. Gli autotrofi sono organismi capaci di costruirsi la sostanza organica dalla quale sono costituiti e che è la loro riserva energetica a partire da sostanze inorganiche ed energia solare.

Fondamentalmente la produzione primaria consiste nella conversione dell'energia proveniente dalle radiazioni elettromagnetiche in energia chimica da parte degli organismi viventi.

La principale fonte di questa energia è il sole. Una piccola frazione della produzione primaria è affidata ad organismi capaci di utilizzare l'energia chimica di composti inorganici.

Qualunque sia la fonte, l'energia è usata per sintetizzare composti organici complessi a partire da composti inorganici più semplici come anidride carbonica (CO₂) e acqua (H₂O). Una forma semplificata di fotosintesi è espressa dall'equazione seguente:



L'anidride carbonica (CO_2) e l'acqua (H_2O) si combinano in presenza di luce, liberando ossigeno come prodotto di scarto, e si ha la formazione di un carboidrato ridotto (CH_2O), in genere molecole come glucosio o altri zuccheri. Queste molecole relativamente semplici vengono poi utilizzate per la sintesi di molecole più complesse quali proteine, carboidrati complessi, lipidi e acidi nucleici, o vengono usate nella respirazione cellulare per produrre lavoro.

La fotosintesi avviene in specifici corpuscoli cellulari chiamati cloroplasti. Questi corpuscoli contengono pigmenti fotorecettori per catturare l'energia dei fotoni costituenti la radiazione solare. I più importanti pigmenti fotosintetici sono le clorofille, ed in particolare la clorofilla *a*, che conferiscono ai vegetali il colore verde. Infatti le clorofille non assorbono la luce della banda verde dello spettro visibile e perciò le foglie appaiono verdi. Ci sono poi altri numerosi pigmenti accessori, come i carotenoidi e le xantofille, capaci di captare solamente radiazioni di particolari lunghezze d'onda. Perciò ogni pigmento ha uno spettro di assorbimento caratteristico.

La predazione dei produttori primari da parte di organismi eterotrofi, come per esempio gli animali, trasferisce queste molecole e l'energia in esse immagazzinata ai livelli trofici superiori.

Riassumendo possiamo dire che la materia non vivente, inorganica, diventa vivente, organica, perché i vegetali, utilizzando la luce come sorgente di energia, uniscono elementi e molecole inorganiche per costruire le complesse molecole organiche che costituiscono gli organismi viventi.

La Figura 1.1 illustra la produzione primaria in ambiente acquatico che, come abbiamo detto, è dovuta quasi completamente alle alghe.

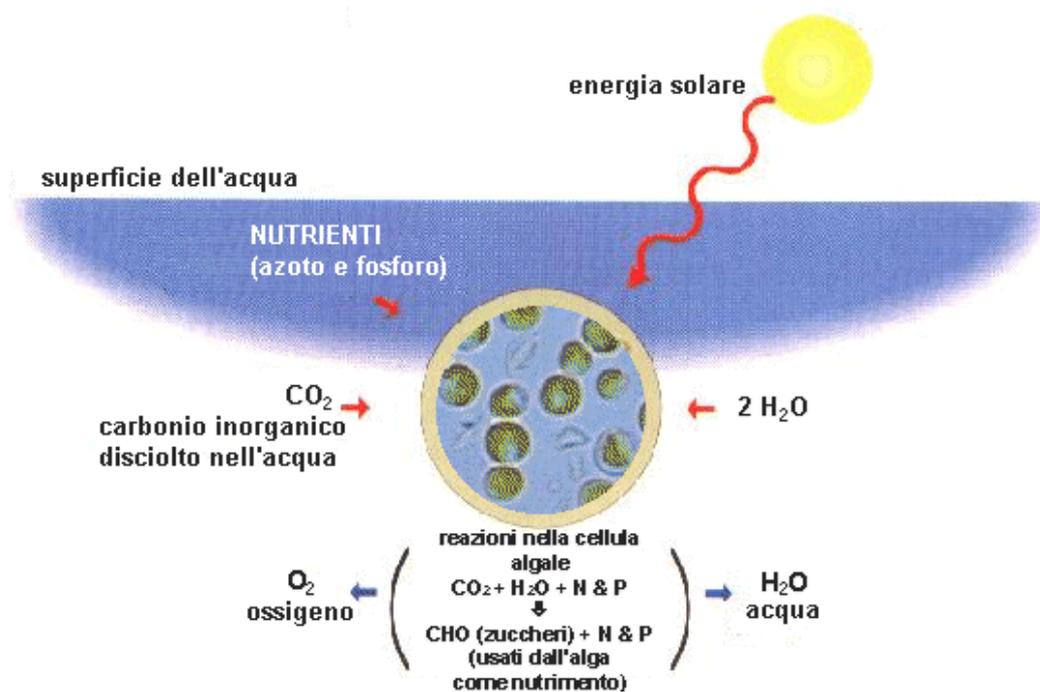


Figura 1.1 Produzione primaria algale.

La fotosintesi, e quindi la crescita delle alghe, dipende moltissimo dalla luce e dalla temperatura come succede anche ai vegetali terrestri. Per questo la crescita algale avviene solamente nella zona eufotica (strato superiore di una massa d'acqua che si estende fino a quella profondità alla quale arriva una quantità di radiazione solare sufficiente a consentire i processi fotosintetici) ed è massima nei mesi caldi.

La produzione di sostanza organica dipende anche dalla disponibilità di materia inorganica, e in particolare di carbonio, ossigeno, idrogeno, azoto e fosforo.

I nutrienti azoto (N) e fosforo (P) sono molto importanti perché l'azoto serve per costruire le molecole (amminoacidi e proteine) che costituiscono la struttura degli organismi, mentre il fosforo per fare delle sostanze capaci di realizzare trasferimenti e conversioni di energia nelle cellule.

1.2 Il fitoplancton

Tutti gli ambienti acquatici in cui l'acqua non scorre troppo velocemente, sono popolati da plancton. Con questo termine si intendono quegli organismi vegetali (fitoplancton) e animali (zooplancton), di dimensioni piccole o microscopiche, che vivono sospesi nelle acque libere e non sono in grado di opporsi al moto delle correnti. Essi si lasciano passivamente trasportare poiché, date le loro piccole dimensioni e la loro semplice struttura corporea, sono sprovvisti di efficienti sistemi di locomozione e tendono a cadere verso il fondo. Pertanto la vita planctonica pone il problema del galleggiamento: pur essendo relativamente più pesanti dell'acqua, gli organismi devono mantenersi negli strati superficiali dove trovano la luce e il loro nutrimento. Il problema viene risolto generalmente con una superficie corporea ampia rispetto al volume del corpo stesso, ottenuta con estroflessioni, spine o altro, in modo da creare un "effetto paracadute", oppure con guaine gelatinose, goccioline di grasso, vesciche gassose, che consentono all'organismo di avere un peso specifico uguale a quello dell'acqua.

Il *fitoplancton* è costituito da organismi unicellulari o coloniali con dimensioni di pochi millesimi di millimetro, chiamati comunemente *alghe*. Tutte le specie di fitoplancton, come del resto i vegetali terrestri, contengono la clorofilla *a* che ha il compito di assorbire la luce necessaria per la fotosintesi. Tale reazione chimica consiste, come si è visto, nella trasformazione di acqua e anidride carbonica in glucosio. Da questo composto organico di base si passa poi, attraverso complicate reazioni chimiche, che avvengono nella cellula, alla sintesi di tutti i composti che caratterizzano i viventi. Il monopolio della vita è detenuto quindi dagli organismi produttori primari, perché solo loro sono in grado di produrre materiale organico da quello inorganico. Il mondo animale deve quindi la propria possibilità di sopravvivenza agli organismi produttori. Sulla terraferma i produttori tendono ad essere relativamente grandi: pensiamo ad esempio alla dimensione degli alberi, al contrario, nell'ambiente acquatico, tendono ad essere estremamente piccoli. Questa notevole differenza strutturale è giustificata dal fatto che i vegetali, per svolgere la loro funzione di sintesi, necessitano di luce, prerogativa che impone ai produttori terrestri di acquisire una struttura robusta in grado di sostenere un apparato fogliare

ad un'altezza favorevole per ottenere una captazione della radiazione luminosa, mentre lo stesso problema impone ai produttori acquatici l'acquisizione di una struttura piccola e leggera per garantirsi la permanenza nelle zone del mare più illuminate e cioè prossime alla superficie. In definitiva il fitoplancton è importante perché costituisce un produttore primario, cioè quella "sorgente" di sostanze nutritive che, attraverso i passaggi della catena alimentare, permette il sostentamento dell'intera comunità biologica del mare.

1.2.1 Ecologia del fitoplancton

Lo sviluppo dei vegetali planctonici dipende soprattutto dall'illuminazione e dalla presenza, nelle acque, di sostanze nutritive quali i sali di azoto e fosforo. Anche lo zooplancton, che di fitoplancton si nutre, gioca un ruolo di base nella dinamica delle popolazioni fitoplanctoniche.

Quando si ha un aumento della biomassa fitoplanctonica in seguito ad un'elevata produzione primaria, si dice che si è verificata una fioritura del fitoplancton (*phytoplankton bloom*).

Vediamo ora in dettaglio tutti i fattori che influiscono sulla dinamica del fitoplancton.

Intensità luminosa

La penetrazione della luce alle varie profondità è uno dei fattori più importanti che influiscono sulla distribuzione delle varie specie lungo la colonna d'acqua. L'intensità luminosa influisce sull'attività fotosintetica, a tal punto che un eccesso di intensità luminosa può anche avere effetti inibitori sulla fotosintesi. Nelle regioni temperate le condizioni favorevoli per lo sviluppo vanno dalla primavera all'autunno.

Temperatura

Entro certi limiti l'aumento di temperatura favorisce i processi metabolici, quindi ad una maggiore temperatura corrisponde generalmente una maggiore produzione di biomassa fitoplanctonica. La temperatura influisce anche su altri fattori importanti per il fitoplancton, quali ad esempio la solubilità dell'ossigeno ed i movimenti delle masse d'acqua, ai quali il plancton è per definizione vincolato.

Disponibilità di nutrienti

La disponibilità di nutrienti è legata alla loro immissione dall'esterno del corpo d'acqua ed alla loro mobilitazione dalle acque più profonde, dove avviene la degradazione della sostanza organica e dove quindi essi tendono ad accumularsi.

Fattori biologici

Le interazioni fra le diverse specie dell'ecosistema acquatico, quali competizione, predazione, parassitismo, hanno una notevole influenza sul fitoplancton, in particolare sulla successione stagionale delle specie che lo compongono. La distribuzione dei popolamenti di fitoplancton si diversifica durante la successione stagionale e solo una minima parte è permanente. In estate si ha in genere una povertà di fitoplancton dovuta alla stratificazione della colonna d'acqua e alla scarsità di nutrienti nello strato superficiale. I silicoflagellati si trovano solamente nei mesi freddi, le cloroficee e le euglenoficee prediligono condizioni estuariali, i coccolitoforidi invece, sempre poco numerosi, aumentano in estate. La distribuzione verticale è legata alle diverse esigenze ecologiche e fisiologiche delle specie in base a fattori ambientali quali luce, temperatura, torbidità e distribuzione dei nutrienti. Circa la distribuzione orizzontale si possono distinguere specie neritiche e pelagiche: di norma le prime hanno pareti più robuste, si adattano meglio al moto ondoso e sono più euriecie delle seconde, cioè hanno una più ampia plasticità ecologica. La quantità di fitoplancton presente nelle acque varia a seconda della stagione e della località. Si osserva infatti un ciclo annuale in cui si alternano fasi di fioriture e periodi in cui si ha una diminuzione di biomassa fitoplanctonica. Il momento di massimo sviluppo si ha in primavera, quando l'intensità e la durata della luce, oltre alle quantità di nitrati e fosfati disponibili, favoriscono la moltiplicazione

del fitoplancton. In conseguenza la maggiore quantità di vegetali facilita lo sviluppo dello zooplancton, che rappresenta il secondo anello della catena alimentare. Questo processo continua sino a quando, in estate, le acque si impoveriscono di sali nutritivi e quindi viene impedito lo sviluppo del fitoplancton, mentre negli strati sottostanti, per la caduta di organismi morti, si ha un arricchimento di nutrienti. In autunno gli strati superficiali si raffreddano mentre quelli più profondi, più ricchi, più caldi e più leggeri, sono portati in superficie. Si determina in questo modo una nuova fioritura del fitoplancton, anche se di entità minore rispetto a quella primaverile. In inverno si ha un calo della biomassa fitoplanctonica ed un rimescolamento delle acque, i sali si distribuiscono uniformemente ed anche la temperatura assume valori uniformi tra superficie e fondo, in attesa che la luce raggiunga valori e tempi ottimali per la nuova fioritura primaverile.

1.3 Fattore limitante

La legge di Liebig

Nell'ottocento il chimico e agronomo Justus von Liebig (Darmstadt 1803 - Monaco 1873), in relazione allo sviluppo vegetale, mise in evidenza che (legge del minimo di Liebig) in genere è uno solo il sale nutriente che limita la crescita di una pianta, in particolare quel nutriente che è presente in minore quantità nell'ambiente (acqua o terreno) rispetto alle necessità della pianta.

Nella formulazione originale, la *legge di Liebig* diceva:

“La crescita dei vegetali è determinata dall'elemento che è presente in quantità minore rispetto ai fabbisogni.”

Successivamente la legge è stata ampliata estendendola alle modalità di crescita di qualsiasi popolazione vivente in un ecosistema:

“La crescita di un individuo (o di una popolazione) in un ecosistema è determinata dal fattore ecologico che è presente in quantità minore rispetto alle necessità.”

Tale fattore è detto *fattore limitante* perché di fatto determina il limite massimo di crescita delle popolazioni.

La legge di Liebig, nella sua accezione più generale, è universalmente accettata in campo ecologico ed è conosciuta anche come “Teoria del Minimo”.

La legge del minimo può essere efficacemente rappresentata con l'esempio del mastello (Figura 1.2): considerando la produzione come il livello dell'acqua di un mastello e i fattori della produzione (luce, temperatura, nutrienti ecc.) come le doghe del mastello stesso, appare evidente che il livello dell'acqua è limitato dalla doga più corta (fattore limitante). La produzione potrà essere incrementata solo aumentando il fattore limitante. Agire sugli altri fattori (non limitanti) non porta ad un aumento della produzione (il livello dell'acqua nel mastello non si alza).

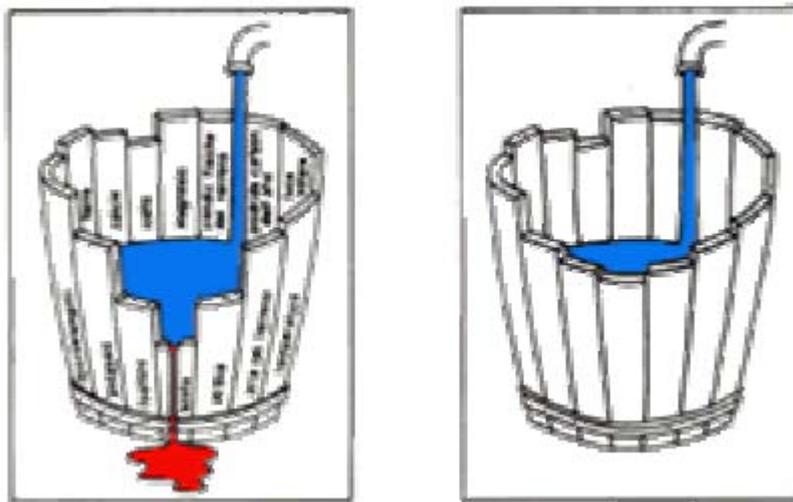


Figura 1.2 Esempio del mastello.

1.4 Il rapporto di Redfield

Il fitoplancton è caratterizzato da rapporti atomici tra carbonio, azoto e fosforo dati dal rapporto di Redfield (*Redfield ratio*): C:N:P=106:16:1 [4], [5], [6]. Il rapporto tra questi elementi nella biomassa fitoplanctonica viene espresso in moli e

ovviamente rimane uguale. Il fitoplancton attinge questi elementi dall'ambiente circostante in questo stesso rapporto e la sua crescita si fermerà quando avrà consumato uno di essi.

Una concentrazione carente, nell'ambiente, di un solo elemento del rapporto di Redfield è sufficiente per limitare la crescita del fitoplancton (legge di Liebig). Il carbonio (C) non costituisce un fattore limitante in quanto le fonti di generazione (rifornimento di CO₂ dall'atmosfera, processi respiratori, carbonati) sono sempre sufficienti a sostenere crescite fitoplanctoniche elevate. Perciò per l'individuazione del fattore nutritivo limitante va esaminato il rapporto N:P. Se il rapporto N:P in un ambiente acquatico è superiore a 16 si afferma che il fosforo è il fattore limitante la crescita algale e l'azoto in eccesso presente nelle acque non può essere utilizzato dalle alghe. Viceversa un rapporto N:P minore di 16 indica che il fattore limitante è l'azoto.

Il mare Adriatico è caratterizzato da concentrazioni molto basse di fosforo inorganico con il rapporto N:P significativamente maggiore al rapporto di Redfield (N:P=16:1) [7] e parecchi studi hanno indicato che sia il mare Mediterraneo [8], [9] che il mare Adriatico [1] sono fosforo limitati.

1.5 Produzione primaria in ambiente acquatico

La profondità alla quale la luce del sole riesce a penetrare nell'acqua di un lago o di un mare è un fattore critico per definire la zona entro cui avviene la produzione primaria, che nelle comunità acquatiche è essenzialmente a carico del fitoplancton (salvo che in corpi d'acqua poco profondi, dove la vegetazione radicata può essere predominante). L'acqua assorbe rapidamente la radiazione solare, per cui la quantità di radiazione che arriva alle diverse quote diminuisce con la profondità. Questa diminuzione è descritta ragionevolmente bene dalla legge di Beer. Indichiamo con z la profondità misurata a partire dal pelo libero dell'acqua e con $I(z)$ la quantità di radiazione solare per unità di area che arriva alla profondità z . La percentuale di radiazione solare che viene assorbita da uno strato d'acqua di altezza dz è approssimativamente proporzionale all'altezza dello strato attraverso una

costante k , detta coefficiente di estinzione. k ovviamente dipende dalla trasparenza dell'acqua ed è tanto più alto quanto più l'acqua è torbida. Possiamo scrivere il seguente bilancio per uno strato d'acqua di altezza dz , di area unitaria e situato alla profondità z :

$$I(z + dz) = I(z) - k dz I(z).$$

Passando al limite otteniamo la legge di Beer

$$\frac{dI}{dz} = -kI.$$

Perciò, se indichiamo con I_0 la radiazione solare incidente sulla superficie dell'acqua si ha una legge di decremento esponenziale della radiazione che perviene alle diverse profondità:

$$I(z) = I_0 \exp(-kz).$$

k vale circa 0.02 m^{-1} per l'acqua pura, 0.1 m^{-1} per l'acqua salata in oceano aperto e 0.3 m^{-1} in acque costiere. L'inverso di k è la profondità media a cui penetra la luce e in corrispondenza di una profondità pari a $5/k$ la radiazione solare si è sostanzialmente estinta.

Tuttavia la produzione primaria alle diverse profondità non segue in generale una legge di decremento esponenziale: il massimo della produzione primaria può verificarsi diversi metri al di sotto della superficie dell'acqua. Questo avviene perché troppa luce inibisce il processo della fotosintesi: in generale l'efficienza fotosintetica non è una costante indipendente da I , ma è una funzione decrescente di I . A seconda dei valori del coefficiente di estinzione, della luce incidente sulla superficie dell'acqua e dell'andamento dell'efficienza fotosintetica si possono avere situazioni molto diversificate nei corpi d'acqua.

Il fattore luce può spiegare l'andamento della produzione primaria nel medesimo corpo d'acqua, ma non può spiegare come mai corpi d'acqua differenti possono avere produzioni primarie medie che differiscono di ordini di grandezza. La

ragione fondamentale è la diversa disponibilità di sali nutrienti. In ambiente acquatico le risorse disponibili in minore quantità rispetto alle necessità del fitoplancton sono in genere azoto e fosforo. In particolare sono carenti nitrati e fosfati, che sono i composti di N e P effettivamente assorbibili dalle alghe. Ciò è particolarmente vero per le acque superficiali. Le acque profonde, che ricevono buona parte del materiale organico morto che lentamente decade e in cui non c'è assorbimento da parte delle alghe, sono invece ricche di nutrienti. D'altra parte la fotosintesi non può che avvenire in superficie e quindi la scarsità dei nutrienti rende gli oceani dei deserti a tutti gli effetti.

Esistono tuttavia delle eccezioni nello spazio e nel tempo a questa situazione. In particolare in oceano aperto esistono zone di *upwelling*, ovvero di risalita delle acque profonde ricche di nutrienti, dovute al regime generale delle correnti marine. Queste zone oceaniche (ad es. al largo delle coste del Perù e lungo una buona parte dell'Antartide) sono particolarmente produttive. Tutta la catena trofica ne riceve un impulso: le popolazioni di pesci e crostacei sono particolarmente abbondanti e sostengono un'importante industria della pesca. Nei laghi profondi delle regioni temperate invece si verifica una volta o due volte all'anno il fenomeno di rottura della stratificazione delle acque con conseguente ricircolo dei nutrienti presenti nelle acque profonde.

Vediamo ora in cosa consiste tale fenomeno. Poiché l'acqua ha la sua massima densità a 4 °C, in inverno la superficie dei laghi è ghiacciata o comunque ha temperature prossime allo zero e l'acqua più fredda galleggia su quella meno fredda (stratificazione invernale). Quando sopraggiunge la primavera, l'acqua superficiale si riscalda, diventa più densa e precipita negli strati sottostanti, che tendono a risalire e a scaldarsi. Con l'aiuto dei venti questi movimenti, che di per sé creerebbero una situazione omogenea di distribuzione termica, vengono accentuati e l'acqua di fondo tende a risalire anch'essa portando con sé nutrienti. Col procedere della primavera e l'arrivo dell'estate, tutta l'acqua diventa più calda di 4 °C e quindi l'acqua più calda galleggia su quella meno calda. Inoltre, poiché, come abbiamo visto, la radiazione solare viene praticamente tutta assorbita dallo strato superficiale, a partire da una certa profondità la temperatura non varia quasi più mentre lo strato superficiale continua a riscaldarsi. Lo strato superficiale, ben illuminato, caratterizzato da acque

calde, si chiama *epilimnio*, mentre le acque più fredde sottostanti prendono il nome di *ipolimnio*. La zona di rapida variazione della temperatura, che divide i due strati in estate, si chiama *termoclinio*. Con l'arrivo dell'autunno le acque superficiali diventano fredde più rapidamente e, quando raggiungono una temperatura inferiore a quella dell'ipolimnio, tendono a precipitare sul fondo distruggendo il termoclinio e la temperatura tende ad uniformarsi al valore di 4 °C. In inverno si riforma la stratificazione opposta a quella dell'estate con acque più fredde che galleggiano al di sopra di quelle meno fredde. I due ricircoli spiegano perché le fioriture algali, cioè periodi di elevata produzione primaria, si verificano prevalentemente in primavera e in autunno. Il ricircolo autunnale di acque è di solito più importante di quello primaverile perché la stratificazione estiva è molto più marcata di quella invernale. Tuttavia esso avviene quando le temperature sono già piuttosto basse e la fotosintesi non è quindi molto favorita. Per questa ragione la fioritura algale autunnale non si verifica sempre.

Tra azoto e fosforo, è sostanzialmente il fosforo ad essere il fattore limitante la produzione primaria in ambienti lacustri. Infatti, in condizioni non perturbate dall'uomo, l'apporto di fosforo ai laghi è piuttosto piccolo, poiché vi è poco fosforo non solo nelle precipitazioni, ma anche negli afflussi superficiali, essendo il fosforo trattenuto dalla vegetazione e da reazioni chimiche nel suolo. È raro che l'azoto diventi limitante: una diminuzione della concentrazione di nitrati può verificarsi a causa del processo di denitrificazione, cioè di riduzione dello ione nitrato ad azoto atmosferico operato da alcuni batteri specializzati.

1.6 Eutrofizzazione

L'*eutrofizzazione* è un'abnorme proliferazione di biomassa fitoplanctonica. Il termine "eutrofizzazione", dal greco *eutrophia* (*eu* = buona, *trophòs* = nutrimento), in origine indicava, in accordo con la sua etimologia, una condizione di ricchezza in sostanze nutritive (nitrati e fosfati) in ambiente acquatico; oggi viene correntemente usato per indicare le fasi successive del processo biologico conseguente a tale

arricchimento e cioè l'abnorme sviluppo di alghe con conseguenze spesso deleterie per l'ambiente.

In ambiente marino il fenomeno dell'eutrofizzazione (Figura 1.3) è dovuto ad un eccesso di nutrienti (principalmente sali di fosforo e sali di azoto) portati a mare soprattutto grazie agli apporti fluviali. Le principali fonti di generazione sono costituite dal settore agro-zootecnico e da quello civile (insediamenti urbani).

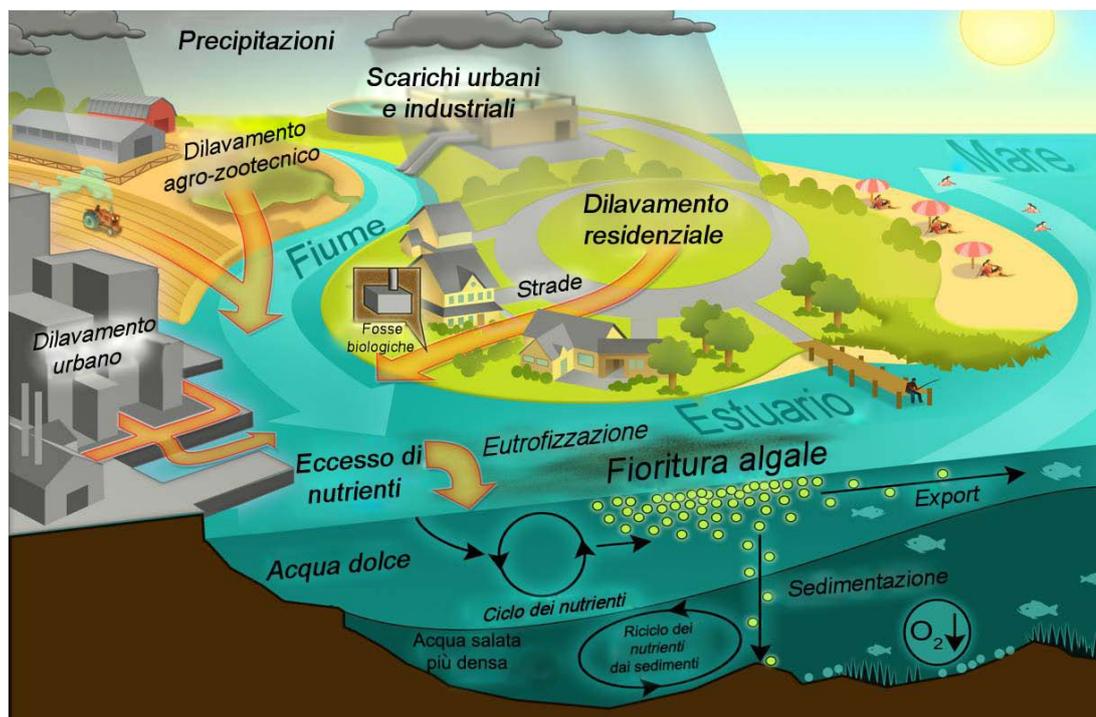


Figura 1.3 Schema del processo di eutrofizzazione.

Cioè, viene effettuata, nei confronti del mare, un'azione involontaria di fertilizzazione che ha origine antropica. Questa forma di fertilizzazione indotta, viene determinata da tre fattori quasi sempre connessi tra loro e direttamente legati all'evoluzione demografica:

- incremento della popolazione e conseguente aumento degli scarichi urbani, uso progressivo di detersivi contenenti polifosfati;
- intensificazione dell'agricoltura e conseguente uso crescente di fertilizzanti, concentrazione degli allevamenti zootecnici;

- rapida industrializzazione e conseguente incremento di scarichi industriali contenenti sostanze nutritive.

Pertanto c'è un forte nesso tra eutrofizzazione ed evoluzione demografica.

Elevate concentrazioni di sali di azoto e di fosforo immessi nelle acque favoriscono un abnorme sviluppo del numero delle microalghe (fitoplancton) normalmente presenti, che possono raggiungere anche milioni di cellule per litro.

Il fitoplancton è il nutrimento dei consumatori primari (il più importante dei quali in mare è lo zooplancton), perciò questa enorme biomassa fitoplanctonica non è un problema fintantoché viene consumata. Anzi, nella prima fase del processo di eutrofizzazione, l'incremento di biomassa vegetale, ha effetti positivi sulla comunità acquatica in quanto provoca un aumento proporzionale di biomassa nei livelli trofici successivi. Tuttavia la crescita del popolamento fitoplanctonico, non più limitata dalla disponibilità di nutrienti, assume un carattere incontrollato e non è più controbilanciata dal consumo zooplanctonico. Il fitoplancton può raggiungere uno sviluppo tale da limitare la trasparenza delle acque a pochi metri di profondità riducendo lo strato d'acqua interessato dalla fotosintesi.

L'eccessivo apporto di nutrienti dai fiumi o dalle acque di scolo sotterranee è una condizione necessaria ma non sufficiente per determinare le fioriture microalgali. Occorre, infatti, che si manifestino condizioni di stabilità marina (assenza di moto ondoso e correnti marine deboli) per facilitare il processo. La stabilità meteo-marina gioca un ruolo fondamentale. Infatti, se ad esempio ad un consistente apporto di nutrienti a mare è associato un campo di moto ondoso tale da diluire e disperdere l'input trofico, gli eventi di sviluppo di biomassa saranno altamente improbabili. L'azione del moto ondoso produce sempre effetti benefici poiché innesca una destratificazione delle colonna d'acqua, instaurando moti convettivi dalla superficie al fondo.

Le conseguenze di queste abnormi fioriture si fanno sentire soprattutto nei periodi estivi e autunnali, quando in contemporanea ad elevate presenze di fitoplancton si associano elevate temperature delle acque e mare calmo. Le alghe che non sono state utilizzate come nutrimento, terminato il loro ciclo vitale, muoiono e si depositano sul fondo. Avviene, quindi, una sedimentazione di enormi masse di

sostanza organica costituita dalle spoglie delle microalghe che, decomponendosi, sottraggono ossigeno alle acque di fondo. Si verificano, così, casi di ipossia (scarsità di ossigeno) o, nei casi peggiori di anossia (assenza di ossigeno) nelle acque di fondo. Questo avviene soprattutto nel periodo estivo-autunnale poiché le condizioni meteo-marine lo permettono e cioè: acque più calde, mare calmo, stratificazione delle acque, situazione idrodinamica statica. La sostanza organica, giunta a livello del fondale, subisce un processo di decomposizione aerobica, che porta alla completa mineralizzazione. Questo processo richiede una ingente quantità di ossigeno, e continua finché l'arrivo di ossigeno dagli strati più superficiali dell'acqua è sufficiente a bilanciarne il consumo. Quando tuttavia, data la quantità di biomassa algale, l'ossigeno non è più sufficiente si instaurano processi di tipo riducente nei quali la decomposizione della sostanza organica procede utilizzando il nitrato che viene prima ridotto a nitrito, e poi ad azoto molecolare e ad ammoniaca. Successivamente, la mineralizzazione procede con il consumo del solfato e la produzione di idrogeno solforato. Si può verificare, ma in misura molto minore, anche la produzione di una certa quantità di idrocarburi (metano).

Le condizioni di anossia si sviluppano in genere in estate in quanto:

- le basse temperature invernali rallentano i processi metabolici di degradazione e aumentano la quantità di ossigeno disciolto nell'acqua di mare;
- in estate le condizioni meteo-marine favoriscono il fenomeno della stratificazione delle acque e il limitato rimescolamento porta all'esaurimento dell'ossigeno sul fondo.

In situazione di anossia gli organismi più vulnerabili sono quelli legati al fondo (celenterati, anellidi, molluschi), le uova e le forme larvali che sono legato alla vita bentonica. Seguono gli organismi che hanno una mobilità limitata, sia verticale che orizzontale. La formazione di zone anaerobiche provoca invece spostamenti di pesci in aree ristrette dove la concentrazione di ossigeno raggiunge livelli accettabili, determinando il fenomeno della "pesca facile".

Gli effetti conseguenti a ricorrenti stati di mancanza di ossigeno nelle acque di fondo determinano modificazioni a livello di ecosistema bentonico, soprattutto tra gli organismi meno mobili, come molluschi, crostacei, ecc., con riduzione dei popolamenti originari.

L'eutrofizzazione è un fenomeno relativamente recente, compare in forma acuta nell'Adriatico Nord-occidentale nella seconda metà degli anni '60. Si manifesta in molti altri mari nel mondo (Chesapeake Bay - USA, Mare del Nord e Mar Baltico, Baia di Tokio, ed altre aree). La condizione che accomuna questi casi è legata da un lato alla forte antropizzazione del territorio conseguente ad un rilevante sviluppo economico e sociale, dall'altro al fatto che i bacini idrografici che attraversano queste aree scaricano le loro acque in mari semichiusi. È in sostanza un fenomeno totalmente attribuibile alla pesante presenza dell'uomo sul territorio.

La situazione dell'Adriatico è critica a causa delle condizioni geomorfologiche e degli apporti fluviali provenienti dall'entroterra:

- l'Adriatico è un mare poco profondo (la massima profondità che si raggiunge nel tragitto tra Rimini e Pola è di soli 50 m);
- bassi fattori di diluizione nei confronti dei carichi d'origine fluviale;
- condizioni idrodinamiche che non garantiscono sufficienti ricambi con acque pelagiche;
- il bacino idrografico del Po riceve 1/3 delle acque dolci che si immettono nel Mediterraneo (abbassamento di salinità) e sulla sua estensione gravita il 70% delle attività industriali italiane.

Per riuscire a ripristinare condizioni equilibrate, tali da ridurre la frequenza dei casi acuti di eutrofizzazione senza incidere sulla produttività/pescosità dell'Adriatico, occorre mettere in atto misure atte a ridurre i carichi delle principali sostanze eutrofizzanti (azoto e fosforo). Dopo l'importante risultato legato all'abbattimento del fosforo nei detersivi occorre ora andare oltre con azioni ed interventi capaci di ridurre ulteriormente i contributi di sostanze ad effetto

eutrofizzante provenienti dal settore agro-zootecnico (per l'azoto) e da quello civile (per il fosforo).

CAPITOLO 2

Dinamica delle popolazioni

Il termine popolazione indica in ecologia un insieme di organismi della stessa specie che vivono in una determinata area. La caratteristica principale di una popolazione è che gli individui che la compongono, pur essendo organismi distinti fra loro, interagiscono in maniera tale da costituire un'unità fondamentale dell'ecosistema. L'ecologia delle popolazioni si occupa di comprendere come e perché una o più popolazioni cambiano le loro caratteristiche nel tempo e nello spazio.

La grandezza principale la cui variazione è a fondamento della dinamica di una popolazione è naturalmente la dimensione della popolazione stessa, ovvero il numero totale di organismi che la compongono. A volte, in alternativa al numero, si considera la biomassa totale, cioè il prodotto tra il numero di organismi e il peso medio di un singolo organismo.

2.1 Popolazioni malthusiane

I fattori che provocano il cambiamento nel tempo della dimensione di una popolazione sono essenzialmente quattro: natalità, mortalità, immigrazione ed emigrazione. Natalità e immigrazione hanno naturalmente l'effetto di aumentare la dimensione della popolazione, mentre mortalità ed emigrazione hanno l'effetto di diminuirla (Figura 2.1).

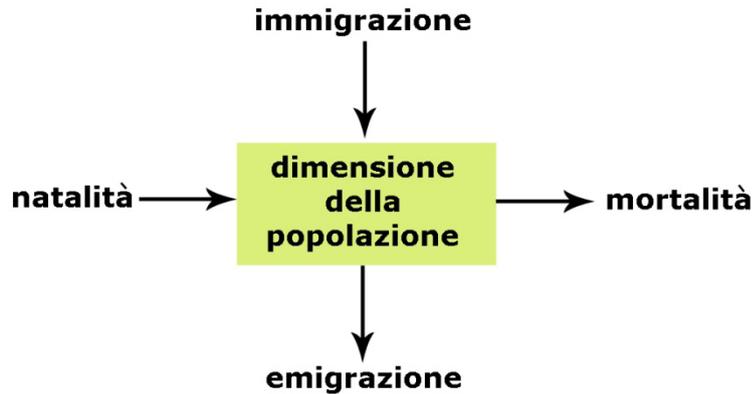


Figura 2.1 Schema dei fattori principali che influenzano lo stato di una popolazione.

Per affrontare lo studio della dinamica di una popolazione è opportuno iniziare da un caso semplice, quello in cui gli individui sono fra loro “sincronizzati”. Questa situazione si verifica quando la stagione riproduttiva, al di fuori della quale nessun individuo è in grado di riprodursi, è particolarmente ristretta. In questo caso si semplifica il problema assumendo che le nascite avvengono tutte nello stesso istante. Il susseguirsi delle varie stagioni riproduttive viene indicato tramite l’indice t : N_t rappresenta quindi il numero di individui della popolazione (o la loro densità o abbondanza) nella stagione t -esima. Con $t = 0$ si usa convenzionalmente indicare l’istante iniziale del periodo di studio. La grandezza N_0 rappresenta pertanto la dimensione iniziale della popolazione, mentre N_1, N_2, \dots, N_t rappresentano le dimensioni nelle stagioni $1, 2, \dots, t$, successive a quella iniziale. La lunghezza di un ciclo riproduttivo dipende dalla specie presa in esame: per moltissime piante e insetti può essere pari ad un anno, ma per specie di piccola taglia e dinamica veloce la lunghezza di una generazione può essere assai più breve, dell’ordine cioè di mesi, settimane, giorni, ore e così via.

Determinare la legge che governa la dinamica di una popolazione significa, in prima approssimazione, individuare un legame matematico tra le dimensioni della popolazione in due istanti successivi, ovvero

$$N_{t+1} = f(N_t).$$

Per fare questo occorre naturalmente tenere conto di tutti i fattori che influenzano la dinamica della popolazione.

Il primo passo per capire come varia nel tempo la densità di una popolazione è quello di scrivere un'equazione di bilancio su N fra la stagione t e la stagione $t + 1$. Questo bilancio può essere formulato nel modo seguente: il numero di individui al tempo $t + 1$ è pari a quello al tempo t cui bisogna

- sottrarre gli individui morti (D_t);
- aggiungere gli individui nati durante la stagione t e sopravvissuti fino alla stagione $t + 1$ (B_t);
- sottrarre gli individui emigrati durante la stagione t (E_t);
- aggiungere gli individui immigrati nello stesso periodo (I_t).

Possiamo quindi scrivere

$$N_{t+1} = N_t - D_t + B_t - E_t + I_t.$$

Sebbene nascite e immigrazioni contribuiscano ad aumentare il numero di individui della popolazione da una stagione a quella successiva, mentre morti ed emigrazioni lo fanno diminuire, la natura di questi processi è profondamente diversa. Il numero di nascite e morti dipende infatti solo dall'abbondanza della popolazione nello specifico ambiente in cui essa si trova. Le immigrazioni, al contrario, dipendono in genere da elementi esterni alla popolazione, come la presenza di un "serbatoio" di individui nelle aree limitrofe alla popolazione in esame. Le emigrazioni possono essere influenzate invece sia da elementi intrinseci, in quanto in condizioni di eccessivo affollamento gli individui possono essere incentivati a emigrare, sia da elementi estrinseci, come la presenza di siti adatti verso cui emigrare facilmente. Per semplicità, nel seguito si assumerà che immigrazione ed emigrazione siano trascurabili rispetto a natalità e mortalità: la popolazione cui faremo riferimento

deve dunque pensarsi come distribuita omogeneamente nello spazio e in condizioni di isolamento rispetto ad eventuali popolazioni limitrofe.

Supponendo D_t e B_t proporzionali a N_t l'equazione di bilancio diventa

$$N_{t+1} = \lambda N_t. \quad (2.1)$$

Questa equazione rappresenta il più semplice modello di popolazione. Tale modello viene detto *modello malthusiano* in onore di Malthus che per primo lo propose per descrivere la crescita della popolazione umana nel suo famoso “Saggio sulla Popolazione” del 1798. L'ipotesi fondamentale per ottenere una crescita malthusiana è che tutti i parametri demografici (fertilità, sopravvivenza, ecc.) siano costanti. Il parametro λ , detto tasso finito intrinseco di crescita, gioca un ruolo fondamentale nel determinare i comportamenti assunti dal modello. Si può infatti affermare che

- se $\lambda < 1$ la popolazione è in declino;
- se $\lambda > 1$ allora la popolazione è in crescita;
- se $\lambda = 1$ la popolazione è in stato stazionario ($N_{t+1} = N_t = \text{costante}$).

Noto che sia il valore del parametro λ , è facile calcolare l'abbondanza della popolazione dopo t generazioni a partire dalla sua abbondanza iniziale N_0 . È sufficiente, infatti, iterare per t volte l'equazione (2.1):

$$\begin{aligned} N_1 &= \lambda N_0 \\ N_2 &= \lambda N_1 = \lambda^2 N_0 \\ N_3 &= \lambda N_2 = \lambda^3 N_0 \\ &\cdot \\ &\cdot \\ &\cdot \\ N_t &= \lambda^t N_0. \end{aligned}$$

Una popolazione a dinamica malthusiana ha pertanto un andamento dell'abbondanza di tipo geometrico. Nel caso in cui il tasso finito di crescita sia inferiore a uno, il

modello prevede quindi l'estinzione della popolazione. Se invece $\lambda > 1$ la popolazione esplode.

2.1.1 Il modello di crescita malthusiana nel caso continuo

Il modello di crescita ricavato in precedenza si basa sull'ipotesi che la riproduzione sia concentrata in una determinata stagione dell'anno. Non per tutte le popolazioni tale approssimazione è corretta, tuttavia. In molti casi, infatti, gli individui si riproducono con continuità nel corso dell'anno e non esiste alcuna stagione preferenziale di accoppiamento. In queste circostanze, occorre formulare il modello partendo dall'idea che il tempo sia una variabile reale e non un numero intero.

Anziché scrivere l'equazione di bilancio fra una generazione e la successiva, è dunque opportuno descrivere cosa accade in un breve intervallo di tempo dt come

$$N(t + dt) = N(t) + nascite(t, t + dt) - morti(t, t + dt)$$

dove $N(t)$ indica il numero di individui al tempo t , mentre $nascite(t, t + dt)$ e $morti(t, t + dt)$ rappresentano rispettivamente il numero di individui nati e morti durante l'intervallo di tempo di durata dt , compreso fra t e $t + dt$. Per calcolare il numero complessivo di nuovi nati durante un certo intervallo di tempo bisogna considerare che esso cresce proporzionalmente a ciascuno dei tre seguenti fattori:

1. il numero totale di individui presenti nella popolazione al tempo t ;
2. il potenziale riproduttivo medio nell'unità di tempo (ν) di ciascun individuo, comunemente chiamato tasso istantaneo di natalità;
3. la durata dell'intervallo di tempo considerato (dt).

Si può pertanto scrivere che

$$nascite(t, t + dt) = \nu N(t) dt.$$

Per quanto riguarda la grandezza $morti(t, t + dt)$ si può seguire un ragionamento analogo al precedente. Il numero totale di morti cresce infatti proporzionalmente a:

1. il numero totale di individui presenti nella popolazione al tempo t ;
2. la probabilità media (μ) che un individuo ha di morire durante l'intervallo di tempo in esame, comunemente detta tasso istantaneo di mortalità;
3. la durata dell'intervallo di tempo considerato (dt).

Ne risulta dunque che:

$$morti(t, t + dt) = \mu N(t)dt.$$

L'equazione di bilancio si può quindi riscrivere nel modo seguente:

$$N(t + dt) = N(t) + \nu N(t)dt - \mu N(t)dt.$$

Fattorizzando opportunamente i vari termini e riordinando i due membri dell'equazione, si ottiene

$$\frac{N(t + dt) - N(t)}{dt} = (\nu - \mu)N(t).$$

Per intervalli di tempo infinitamente brevi, cioè valutando il limite per dt che tende a zero, si riconosce nel primo membro la derivata temporale della grandezza $N(t)$. L'equazione di bilancio, che regola la dinamica della popolazione, diventa dunque la seguente equazione differenziale

$$\frac{dN}{dt} = (\nu - \mu)N = rN \quad (2.2)$$

dove, per semplicità di notazione, è stata omessa la variabile indipendente t della funzione N . Se ν e μ sono costanti (ipotesi malthusiana) il parametro r , che

rappresenta la differenza fra il tasso di natalità e quello di mortalità, viene chiamato tasso istantaneo intrinseco di crescita.

Secondo il *modello malthusiano per popolazioni a dinamica continua*, dunque, la variazione nell'unità di tempo del numero di individui è proporzionale, secondo il tasso intrinseco di crescita r , al numero N di individui presenti nella popolazione, ovvero

$$\frac{dN}{dt} = rN. \quad (2.3)$$

Tale equazione differenziale si può integrare facilmente e la sua soluzione è la seguente

$$N(t) = N(0)e^{rt} \quad (2.4)$$

dove $N(0)$ rappresenta il numero di individui nella popolazione all'istante iniziale $t = 0$. Ne segue che la dinamica di una popolazione a riproduzione continua con accrescimento malthusiano è di tipo esponenziale. Se il tasso di mortalità μ è maggiore del tasso di natalità ν , il flusso di nascite non compensa il flusso di morti e la popolazione è in declino, dato che r è negativo. Viceversa, se ν è maggiore di μ , le nascite superano le morti e la popolazione è in crescita (r è positivo). L'andamento della soluzione in dipendenza del segno del parametro r è riportato in Figura 2.2.

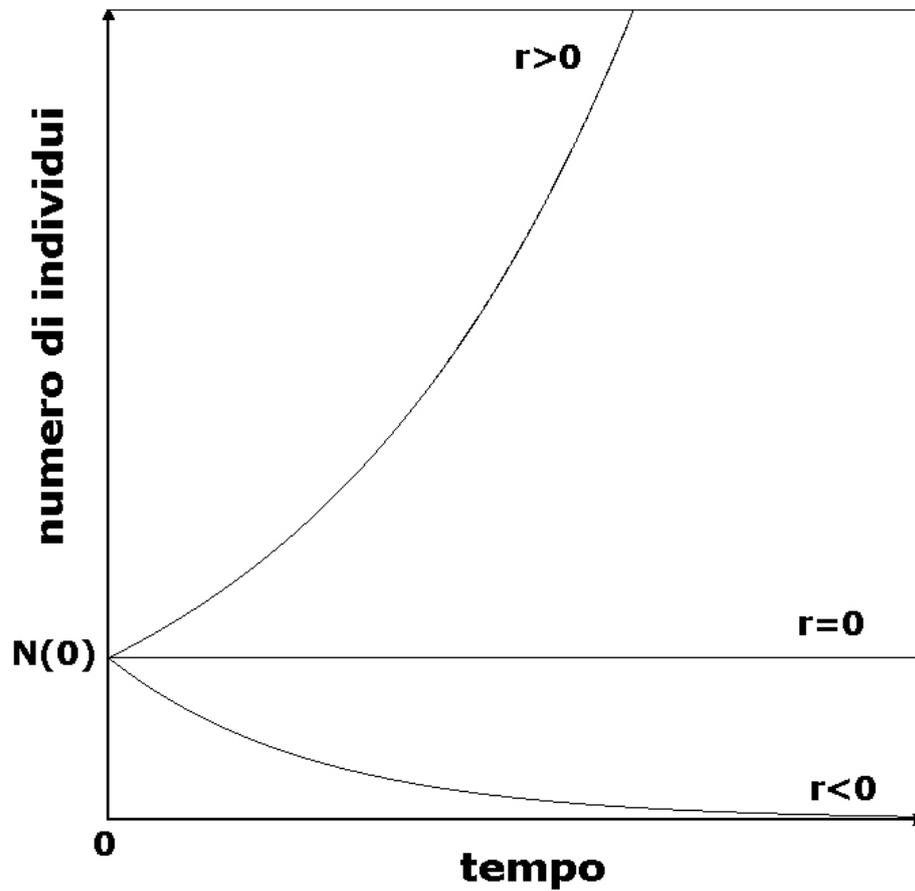


Figura 2.2 Andamento qualitativo dell'abbondanza della popolazione al variare di r .

Riassumendo, dunque, se:

- $r > 0$ la popolazione cresce esponenzialmente;
- $r < 0$ la popolazione decresce esponenzialmente (estinzione certa);
- $r = 0$ la popolazione è in uno stato stazionario ($N(t) = \text{costante}$).

2.2 Popolazioni con dipendenza da densità

Le due ipotesi fondamentali che devono essere verificate perché la dinamica di una popolazione segua un andamento esponenziale, come previsto dal modello malthusiano, sono:

1. l'ambiente in cui la popolazione vive deve garantire a ciascun individuo di poter attingere alla stessa quantità di risorse, indipendentemente dal numero di individui presenti;
2. nessun individuo danneggia o è danneggiato da altri individui della popolazione.

In sintesi, ciò significa che le capacità di sopravvivere e di riprodursi di ciascun individuo non sono influenzate dalla densità di individui presenti. La malthusianità non è dunque una proprietà che riguarda la specie in senso generale, ma ha piuttosto a che fare con una particolare popolazione che vive in specifiche condizioni ambientali. Se viene meno una delle due ipotesi sopra elencate, il modello malthusiano risulta inappropriato a descrivere la dinamica della popolazione ed è necessario modificarlo.

Ipotizzare che gli individui non si influenzino reciprocamente o che sopravvivenza e fertilità non dipendano dal numero di individui nella popolazione è spesso un'approssimazione troppo cruda della realtà. Tale assunzione è infatti realistica solo se la densità della popolazione è bassa, perché in condizioni di affollamento le interazioni fra gli individui diventano sempre più importanti: essi competono fra loro per lo spazio, per le risorse (ad es. acqua, nutrienti e luce per le piante, o cibo di cui si nutrono gli animali), oppure per la riproduzione. Tutte le risorse che diventano scarse e risultano limitanti concorrono naturalmente ad alimentare la cosiddetta competizione intraspecifica. Come conseguenza, i tassi di natalità e di mortalità vengono a dipendere anche dalla densità.

Le forme e i modi con cui fertilità e mortalità possono essere alterate in conseguenza dell'aumentata densità della popolazione possono essere molto diversi a seconda delle popolazioni in esame. Un modo tradizionale di classificare i diversi

meccanismi di competizione è quello di distinguere fra competizione per interferenza e competizione per sfruttamento di risorse comuni.

La competizione per interferenza è una competizione diretta: gli individui della popolazione hanno contatti non mediati tra di loro, contatti che, nel caso animale, si risolvono spesso in veri e propri scontri cruenti. Tale competizione dipende naturalmente dalla densità di individui presenti. Poiché gli animali si muovono attivamente su un determinato territorio, infatti, la probabilità che due individui si scontrino, e quindi si danneggino reciprocamente, cresce con l'abbondanza della popolazione.

La competizione per sfruttamento di risorse comuni è invece una competizione indiretta: gli individui possono al limite non incontrarsi mai, ma nonostante questo si influenzano in maniera negativa. Il motivo di tale interazione risiede nel fatto che, attraverso la propria semplice presenza, ogni individuo sottrae ad ogni altro una parte delle risorse che sono essenziali alla sopravvivenza di entrambi. Animali filtratori che competano per il particolato nella colonna d'acqua, oppure piante ad alto fusto che con le loro chiome si ombreggino reciprocamente sottraendosi la luce necessaria alla fotosintesi, sono solo due degli innumerevoli esempi possibili in tal senso.

Seppure forme e modi della dipendenza da densità siano piuttosto diversificati, la competizione può venire descritta mediante modelli matematici piuttosto generali. È più semplice partire dallo studio relativo a come sia possibile introdurre la dipendenza da densità in modelli a tempo continuo. Per questo, sarà qui di seguito discusso il famoso modello logistico introdotto da Verhulst nel 1838.

2.2.1 Il modello logistico

Si consideri una popolazione animale con riproduzione continua la cui dinamica, in condizioni di non affollamento, possa essere ben descritta da un modello malthusiano continuo (si veda il sottoparagrafo 2.1.1) con tasso intrinseco di crescita positivo, pari ad r . Si assuma inoltre che:

- gli animali si muovono in maniera casuale in un habitat di dimensione fissa;
- la probabilità che due animali si incontrino è proporzionale al quadrato della densità di animali presenti e quindi a N^2 ;
- la probabilità che tre o più individui si incontrino contemporaneamente è trascurabile;
- ogni volta che due individui si incontrano, tale incontro produce una diminuzione della natalità e/o un aumento della mortalità. In altre parole, un aumento nella densità di individui presenti si traduce in una diminuzione del tasso di crescita della popolazione.

Traducendo in equazioni le ipotesi appena avanzate, si ottiene l'equazione

$$\frac{dN}{dt} = rN - bN^2 \quad (2.5)$$

dove b è un coefficiente costante e positivo, detto coefficiente di competizione intraspecifica, che tiene conto in maniera aggregata sia della mobilità di ciascun individuo che del danno prodotto da ciascun incontro.

A basse densità, cioè se N è piccolo, il termine bN^2 è trascurabile rispetto ad rN . Una popolazione costituita da uno sparuto numero di individui tende dunque inizialmente a crescere in maniera esponenziale. Al crescere di N , tuttavia, il termine $-bN^2$ diventa sempre più rilevante e, essendo negativo, provoca una diminuzione del tasso di crescita della popolazione. È facile comprendere che, se N è sufficientemente elevato, tale termine di competizione può prevalere sul termine di accrescimento malthusiano (rN), causando un'inversione nel segno della derivata rispetto al tempo dN/dt . In particolare, il valore di N per cui si annulla dN/dt è

$$N' = \frac{r}{b} = K.$$

Il parametro K , chiamato *capacità portante*, è molto importante da un punto di vista ecologico, poiché rappresenta la densità di equilibrio globalmente stabile per la

popolazione. In altre parole, qualunque sia la densità iniziale non nulla della popolazione, nel lungo periodo essa si assesta a K . Questo spiega anche il termine “capacità portante”: si intende infatti la “capacità portante dell’ambiente”, cioè il massimo numero di individui che un determinato ambiente ospitante la popolazione può contenere nel lungo periodo. Si noti che K è inversamente proporzionale a b , cioè è tanto minore quanto maggiore è la competizione fra gli individui. Nel caso limite di assenza di competizione, il modello logistico si riduce a quello malthusiano.

La forma matematica più popolare del *modello logistico*, introdotta dallo statistico belga Verhulst nel 1838 e riscoperta negli anni venti del XX secolo dai demografi Pearl e Read, è la seguente

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{bN}{r}\right) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (2.6)$$

In analogia con quanto visto per il modello malthusiano, si può individuare nel termine $r(1 - N/K)$ il tasso netto istantaneo di crescita pro capite, $(1/N)(dN/dt)$, ovvero il contributo medio che ogni individuo dà alla crescita della popolazione. A differenza del caso malthusiano, tale parametro non è qui costante, ma dipende dalla densità della popolazione. Esso è massimo per N tendente a zero e decresce linearmente con la densità, fino ad annullarsi per $N = K$.

La soluzione del modello logistico ha andamento sigmoide, come mostrato dalla linea a tratto continuo nella Figura 2.3.

I punti riportati nello stesso grafico rappresentano i dati relativi alla pecora della Tasmania. Dopo l’introduzione della specie all’inizio del 1800 in quest’isola a sud dell’Australia, la popolazione si è accresciuta dapprima in maniera esponenziale rallentando poi la crescita sino a raggiungere un regime stazionario. L’andamento dell’abbondanza è ben approssimato dal modello logistico.

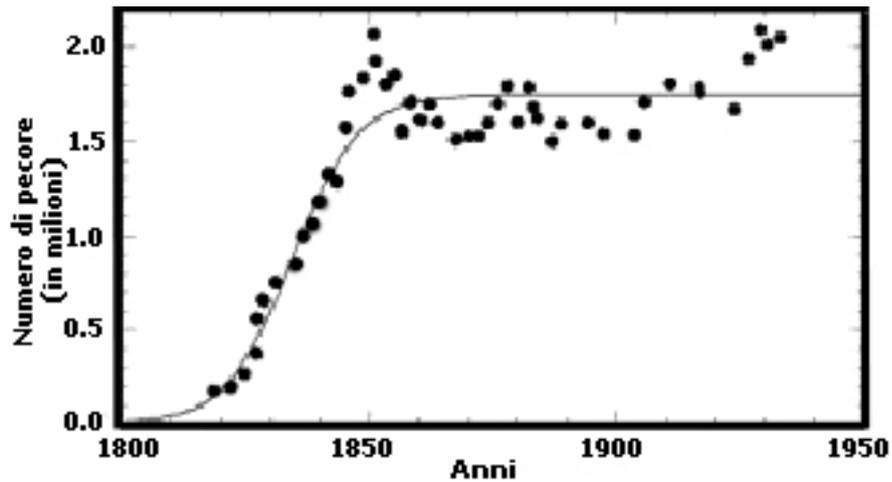


Figura 2.3 Dati relativi all'accrescimento della pecora in Tasmania. A tratto continuo è rappresentata una soluzione del modello logistico.

Per ottenere la soluzione del modello logistico attraverso simulazione si può utilizzare un qualunque software commerciale che integra equazioni differenziali con metodi numerici. Nel caso specifico del modello logistico, tuttavia, è possibile ottenere una soluzione analitica dell'equazione e ricavare così l'espressione che permette di calcolare in maniera esplicita il valore di N al tempo t a partire dalla densità iniziale $N(0) = N_0$:

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K - N_0 + N_0 e^{rt}} = \frac{N_0 e^{rt}}{1 + \frac{e^{rt} - 1}{K} N_0}. \quad (2.7)$$

È facile verificare che per qualsiasi condizione iniziale $N_0 > 0$ si ha che $N(t)$ tende alla capacità portante K per $t \rightarrow \infty$.

2.3 Risorse e consumatori, prede e predatori

Fino ad ora abbiamo analizzato i processi che spiegano la dinamica delle popolazioni animali e vegetali, considerando sia la condizione ideale di crescita

malthusiana sia quella più realistica di crescita con dipendenza da densità. Nel fare questo ci siamo però limitati a considerare una popolazione alla volta, mentre in realtà anche gli ecosistemi più semplici comprendono decine o centinaia di specie tra di loro interagenti. Le principali relazioni tra specie diverse sono la predazione in senso lato (una specie ricava un beneficio dall'altra specie che invece ne ricava un danno), la competizione interspecifica (entrambe le specie ricavano un danno dall'interazione) e la simbiosi (entrambe le specie ricavano un beneficio dall'interazione). Molte di queste relazioni interspecifiche sono deboli e possono essere trascurate, ma altre (la competizione con specie che hanno necessità molto simili, la predazione da parte di efficienti carnivori o l'attacco da parte di pericolosi parassiti) legano tra di loro inestricabilmente le varie popolazioni e determinano in maniera fondamentale l'abbondanza delle varie specie in un determinato habitat e la struttura della comunità ecologica relativa. Un possibile approccio allo studio delle comunità e degli ecosistemi è quello di estendere le tecniche della dinamica di popolazioni a casi molto più complessi di quelli già visti in precedenza, in cui cioè si abbia a che fare non con una popolazione, ma con diverse popolazioni tra di loro interagenti in maniera diversa.

In questa sede ci limiteremo a descrivere la dinamica della più semplice catena trofica, costituita da una risorsa (o una popolazione di prede) e da una popolazione di consumatori (predatori). Nel caso che il consumatore sia un carnivoro i modelli corrispondenti vengono chiamati modelli preda-predatore, mentre nel caso che il consumatore sia un erbivoro si parla di modelli di pascolamento. È utile introdurre modelli risorsa-consumatore anche nel caso dei produttori primari, il cui sostentamento è naturalmente legato alla disponibilità di sali nutrienti.

Nonostante l'energia immagazzinata dalle piante e dalle alghe attraverso il processo di fotosintesi sia fornita dal sole, non è in generale il fattore luce a determinare la produzione primaria netta bensì la diversa disponibilità di sali nutrienti, cioè di sali contenenti tutti gli elementi che permettono alle piante e alle alghe di costruire la propria biomassa. Nel caso dei produttori primari, la risorsa non è un'altra popolazione ad un inferiore livello trofico, ma un composto inorganico. A tale proposito, è bene chiarire che piante e alghe, come tutti gli esseri viventi, richiedono diversi elementi per il proprio sostentamento (quali azoto, fosforo,

carbonio, manganese, ferro, ecc.): per costruire la propria biomassa, esse debbono quindi assorbire un gran numero di sali nutrienti. Tuttavia, come messo in evidenza nel Capitolo 1, è in generale uno solo il sale nutriente che limita la crescita di una pianta o di un'alga e precisamente quello che è presente in minore quantità nel terreno o nell'acqua rispetto alle necessità della pianta o dell'alga (legge del minimo di Liebig). Per utilizzare un modello risorsa-consumatore per i produttori primari è quindi solitamente sufficientemente fare riferimento alla sola risorsa cosiddetta limitante.

2.3.1 Il modello di Lotka-Volterra

Considerando la risorsa e il consumatore come due comparti che interagiscono, ci proponiamo ora di descrivere in maniera quantitativa questa interazione. In particolare, vogliamo descrivere esplicitamente la dinamica accoppiata di prede e predatori, di piante ed erbivori, e di nutrienti e produttori primari.

Le ipotesi alla base dei modelli che illustreremo sono le seguenti:

- In assenza di consumo, la risorsa segue una dinamica dipendente da densità. Come per i modelli di singola popolazione, dunque, la risorsa non sfruttata tende verso un valore di regime. Se la risorsa è una popolazione, tale valore di regime non è altro che la capacità portante; se la risorsa non è una popolazione, come nel caso di particolato organico o sali nutrienti, tale valore rappresenta la concentrazione risultante dall'equilibrio tra flussi entranti ed uscenti nel comparto di questa risorsa.
- In assenza di risorsa, il consumatore si estingue poiché saranno messe in evidenza solo risorse essenziali, ovvero limitanti per la dinamica dei consumatori.
- Il trasferimento di risorsa costituisce la sola interazione tra i due comparti.

La dinamica della risorsa risulta perciò determinata da una crescita densità-dipendente diminuita da un termine di consumo. La dinamica del consumatore risulta invece essere determinata da un processo di mortalità dovuta ai processi metabolici di base e all'assenza della risorsa essenziale cui si somma un termine di "rifornimento" energetico derivante dal consumo. Il consumo (per assorbimento, pascolo, predazione, ecc.) è il legame fra le due dinamiche. In sintesi possiamo scrivere la seguente coppia di equazioni differenziali

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \phi(x) - yp(x) \\ \frac{dy}{dt} = -my + eyp(x) \end{cases} \quad (2.8)$$

dove x è la biomassa della popolazione (oppure la quantità di nutriente) che costituisce la risorsa, mentre y rappresenta la biomassa dei consumatori. Il termine $\phi(x)$ rappresenta il termine di crescita densità-dipendente della risorsa in assenza di consumo (si veda il primo punto discusso sopra), mentre m è il tasso di mortalità del consumatore in assenza della risorsa. Il termine $p(x)$ che compare in entrambe le equazioni rappresenta la cosiddetta *risposta funzionale del consumatore*, ovvero il tasso di consumo della risorsa da parte di una singola unità di biomassa del consumatore. La quantità totale di biomassa (o di nutriente) introitata dai consumatori nell'unità di tempo è quindi $yp(x)$, ma non tutta la biomassa ingerita contribuisce alla biomassa prodotta dai consumatori. Per inserire tale biomassa prodotta nell'equazione dei consumatori dobbiamo moltiplicare $yp(x)$ per l'*efficienza di produzione* e . Nel caso in cui la risorsa non sia una popolazione, ma per esempio nitrato o fosfato, e rappresenta un fattore di conversione che traduce un'unità di risorsa introitata nella corrispondente quantità di biomassa prodotta dai consumatori. Se per esempio la risorsa è costituita da silicati (misurati in $\mu\text{g l}^{-1}$) e i consumatori sono alghe unicellulari (misurate in μg peso secco l^{-1}), $1/e$ non è altro che il numero di μg di silicato necessari per la "fabbricazione" di un μg di fitoplancton.

Il sistema di equazioni differenziali (2.8) rappresenta la forma generale del *modello risorsa-consumatore*. Specifichiamo ora le funzioni $\phi(x)$ e $p(x)$, che compaiono in tale modello, come segue:

- la risorsa, in assenza di consumatori, si accresce in maniera logistica, ovvero $\phi(x) = rx(1 - x/K)$, dove r e K sono rispettivamente il tasso intrinseco di crescita e la capacità portante della risorsa;
- il tasso di consumo della risorsa da parte di una singola unità di biomassa del consumatore è semplicemente proporzionale alla quantità di risorsa disponibile, ovvero $p(x) = px$. La costante p è naturalmente positiva e prende il nome di coefficiente di predazione, di pascolamento o di assorbimento a seconda del contesto.

Si ottiene dunque

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - pyx \\ \frac{dy}{dt} = -my + epxy. \end{cases} \quad (2.9)$$

Questo sistema è il *modello di Lotka-Volterra*. Proposto indipendentemente nel 1924 dal demografo americano Alfred James Lotka e nel 1926 dal matematico italiano Vito Volterra, quello di Lotka-Volterra è stato storicamente il primo modello risorsa-consumatore. Nella versione proposta dagli autori, in verità, l'accrescimento della risorsa era malthusiano ($\phi(x) = rx$) e questa semplificazione matematica produceva alcuni comportamenti singolari.

Il modello (2.9) presenta le seguenti caratteristiche che sono in accordo con le ipotesi che deve soddisfare un modello risorsa-consumatore:

- in assenza di consumatore, cioè per $y = 0$, la risorsa aumenta in maniera logistica;
- in assenza di risorsa, cioè per $x = 0$, il consumatore diminuisce esponenzialmente con un tasso di estinzione m .

Inoltre si può notare che, quando sono presenti sia la risorsa che il consumatore, la frequenza degli incontri è proporzionale al loro prodotto xy . Gli incontri inducono

una diminuzione della quantità di risorsa e un incremento di biomassa del consumatore.

Una delle critiche maggiori che si possono muovere al modello di Lotka-Volterra è che il tasso $p(x)$ di consumo della risorsa da parte di una singola unità di biomassa del consumatore cresce indefinitamente al crescere della quantità di risorsa disponibile. Tale assunzione matematica non trova giustificazione biologica, dal momento che richiede di avere a che fare con un consumatore insaziabile. In natura, si osserva invece che esiste sempre una limitazione nella capacità di assorbire luce o nutrienti, di consumare cibo o di catturare prede.

A partire dalla fine degli anni '50, grazie al fondamentale contributo di Holling (1959), gli ecologi hanno studiato più in dettaglio la *risposta funzionale del consumatore*, come viene chiamata solitamente la funzione che lega il tasso di consumo di un singolo predatore $p(x)$ alla disponibilità di risorsa. Da un punto di vista qualitativo, sono stati codificati tre tipi di risposta funzionale.

Risposta funzionale di tipo 1

In questo tipo di risposta funzionale, il consumo è direttamente proporzionale alla disponibilità di risorsa (come per il modello di Lotka-Volterra) sino al raggiungimento di un limite di saturazione. Superato il limite di saturazione, la quantità di risorsa assorbita è costante con la disponibilità. La discontinuità della risposta funzionale di tipo 1 rappresentata in Figura 2.4 è comprensibile se si tiene conto che essa è tipica degli organismi filtratori, quali ad esempio la pulce d'acqua (genere *Daphnia*, in Figura 2.4), che catturano il cibo in sospensione nell'acqua. La massima capacità di filtrazione e di ingestione, che è legata alle caratteristiche fisiologiche della specie, limita la quantità di cibo assumibile nell'unità di tempo. Dal punto di vista modellistico, si può dunque utilizzare ancora un termine lineare del tipo di quello utilizzato per il sistema di Lotka-Volterra, ma occorrerà imporre una saturazione, ovvero $p(x) = \min(ax, 1/h)$, dove h è il tempo necessario per ingerire e digerire un'unità di risorsa.

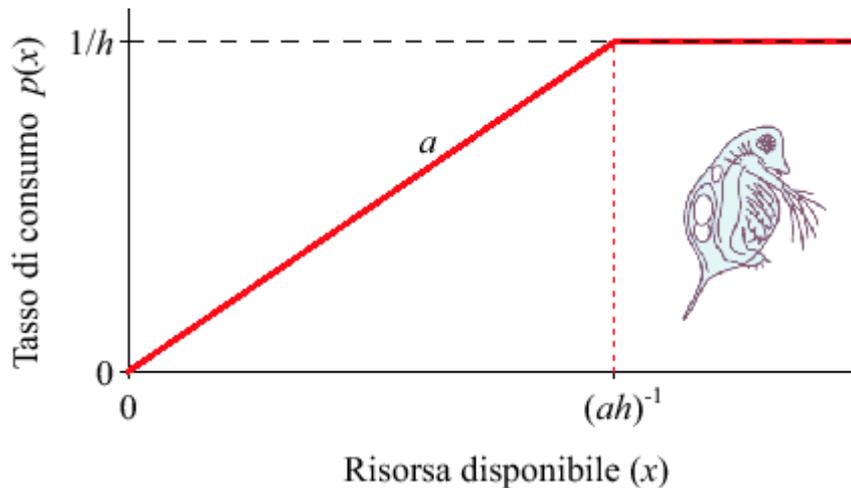


Figura 2.4 Risposta funzionale di tipo 1. Un tipico organismo che può esibire risposta funzionale di tipo 1 è la pulce d'acqua *Daphnia magna*.

Risposta funzionale di tipo 2

Questo tipo di risposta funzionale è decisamente il più diffuso ed è tipico dei consumatori che cercano attivamente la risorsa, quali erbivori e predatori. In questi casi la ricerca della risorsa e il consumo della risorsa sono due attività che non possono essere contemporanee. Contrariamente alla risposta funzionale di tipo 1, nella risposta di tipo 2 non ci sono discontinuità nella derivata. Il fenomeno di sazietà del consumatore avviene in questo caso con continuità al crescere della disponibilità della risorsa. A limitare il consumo della risorsa sono in questo caso alcuni tempi fissi (detti tempi di manipolazione) che riguardano il fenomeno di consumo o di predazione, quali il tempo di ingestione e di digestione, e che non dipendono dalla disponibilità di risorsa nell'ambiente. Ciò che rende davvero generale la risposta funzionale di tipo 2 è che, anche se derivata su diversa base biologica, attraverso lo studio delle reazioni enzimatiche, con i fondamentali contributi di Michaelis e Menten (1913) e di Monod (1942), la si ritrova nella dinamica degli autotrofi, in cui la risorsa limitante può essere la luce oppure un nutriente. Dal punto di vista matematico, l'espressione della risposta funzionale di tipo 2 è

$$p(x) = \frac{\alpha x}{x + \beta} \quad (2.10)$$

e il suo andamento è riportato in Figura 2.5. Il parametro α rappresenta la massima quantità di risorsa prelevabile da ogni consumatore nell'unità di tempo qualora la risorsa disponibile sia davvero molto abbondante, mentre il parametro β , detto *costante di semisaturazione*, determina il valore della risorsa disponibile al quale il tasso di consumo è metà del livello di saturazione. Indicando ancora con h il tempo necessario per ingerire e digerire un'unità di risorsa risulta naturalmente che $\alpha = 1/h$.

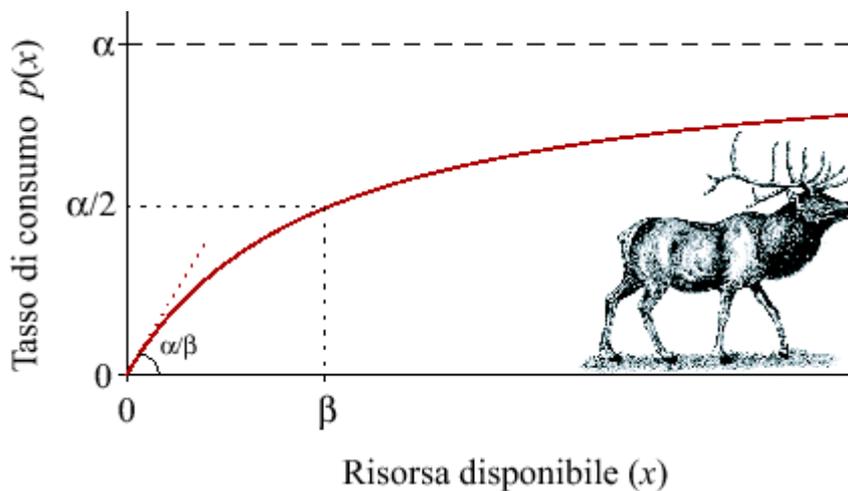


Figura 2.5 Risposta funzionale di tipo 2. Un tipico organismo che può esibire risposta funzionale di tipo 2 è un grande erbivoro, quale il cervo rosso (*Cervus elaphus*).

Risposta funzionale di tipo 3

La risposta funzionale di terzo tipo viene utilizzata per spiegare i casi in cui l'attività ricerca di cibo da parte dei consumatori divenga più frenetica al crescere dell'abbondanza di risorsa oppure sia difficoltosa al di sotto di una certa densità della risorsa. Per esempio, il predatore può incrementare la porzione di tempo dedicata alla ricerca della preda nel caso in cui le prede siano più abbondanti. L'effetto prodotto da tale fenomeno sulla forma della risposta funzionale è illustrato nella Figura 2.6. Come si nota, la più vistosa differenza tra la curva sigmoide di Figura 2.6 e la risposta funzionale di tipo 2 riprodotta in Figura 2.5 è che per bassa disponibilità di risorsa il tasso di consumo cresce qui molto più lentamente.

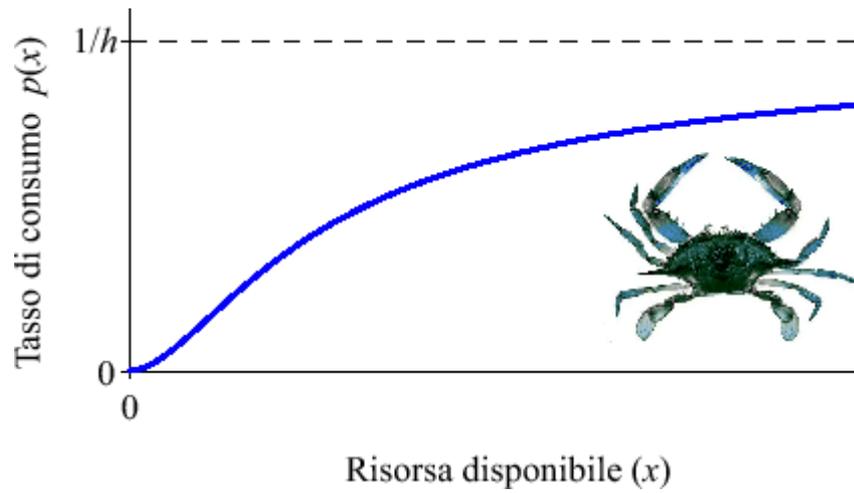


Figura 2.6 Risposta funzionale di tipo 3. I granchi blu (*Callinectes sapidus*) esibiscono risposta funzionale di tipo 3 verso le vongole che predano (*Macoma balthica* e *Mya arenaria*).

CAPITOLO 3

Modelli di dinamica del fitoplancton

Come fatto notare nel paragrafo 2.3, i modelli risorsa-consumatore sono applicabili alla produzione primaria, dove la risorsa è rappresentata da quel nutriente che è limitante per la crescita del produttore primario, il consumatore. La risposta funzionale del consumatore in questo caso è quella di tipo 2 e il modello risorsa-consumatore si può scrivere come segue:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \phi(x) - y \frac{\alpha x}{x + \beta} \\ \frac{dy}{dt} = -my + ey \frac{\alpha x}{x + \beta} \end{cases} \quad (3.1)$$

Il fitoplancton è un produttore primario e quindi il modello (3.1) può essere utilizzato per descriverne la dinamica di crescita limitata da un nutriente (azoto o fosforo).

3.1 Modello di crescita del fitoplancton in un lago

Prendiamo ora in esame un lago con un solo immissario e un solo emissario, rappresentato schematicamente in Figura 3.1.

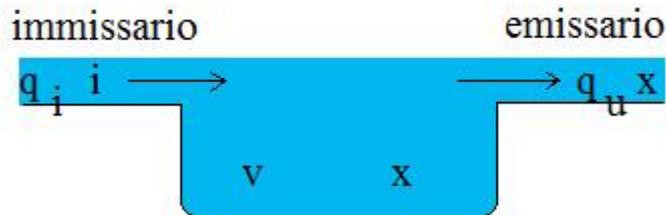


Figura 3.1 Lago con un immissario e un emissario.

Siano $v(t)$ il volume del lago, $x(t)$ la concentrazione nel lago del nutriente che è il fattore limitante per il fitoplancton, $i(t)$ la concentrazione di tale nutriente alla foce dell'immissario, $q_i(t)$ la portata (volumetrica) di afflusso dell'immissario e $q_u(t)$ quella di deflusso dell'emissario. La variazione della quantità totale di nutriente presente nel lago può allora essere descritta dall'equazione

$$\frac{d(xv)}{dt} = q_i i - q_u x. \quad (3.2)$$

Supponendo il volume del lago costante, cioè

$$v(t) = V, \quad \forall t,$$

e trascurabili l'evaporazione, le precipitazioni e le eventuali infiltrazioni (supponendo, cioè, che il lago abbia come l'unica fonte d'acqua l'immissario e perda acqua solo attraverso l'emissario) si ha ovviamente

$$q_i = q_u = q.$$

Quindi la (3.2) diventa

$$\frac{dx}{dt} = \frac{q}{V}(i - x). \quad (3.3)$$

Questa equazione descrive la dinamica del nutriente nel lago in assenza di consumatore, cioè di fitoplancton.

Utilizzando tale risultato possiamo scrivere un modello che descrive la dinamica del sistema nutriente-fitoplancton in un lago. Per fare ciò specifichiamo nella forma generale del modello risorsa-consumatore (2.8) le funzioni $\phi(x)$ e $p(x)$ come segue:

- $\phi(x) = \frac{q}{V}(i - x)$;
- $p(x) = \frac{\alpha x}{x + \beta}$, cioè la risposta funzionale del consumatore è di tipo 2.

Inoltre dobbiamo tenere conto della quantità di fitoplancton che esce dal lago attraverso l'emissario. Perciò introduciamo il termine $-(q/V)y$ (dove y rappresenta la biomassa fitoplanctonica per unità di volume nel lago) nell'equazione del consumatore. In definitiva si ottiene il seguente **modello di crescita del fitoplancton in un lago**:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{q}{V}(i - x) - y \frac{\alpha x}{x + \beta} \\ \frac{dy}{dt} = -my + ey \frac{\alpha x}{x + \beta} - \frac{q}{V}y. \end{cases} \quad (3.4)$$

In seguito ci riferiremo a tale modello semplicemente come al “**modello del lago**”.

Tale modello può essere utilizzato per descrivere la catena ditrofica nutriente-fitoplancton di un qualsiasi corpo d'acqua in cui la crescita della disponibilità di risorsa è essenzialmente dovuta agli apporti dall'esterno del corpo d'acqua e la diminuzione della disponibilità è dovuta essenzialmente ai deflussi e al consumo da parte del livello trofico superiore.

Va notato che, per semplicità, abbiamo tacitamente supposto che, ad un generico istante t , $x(t)$ e $y(t)$ siano costanti in tutto il volume del lago e che $i(t)$ sia costante sulla sezione alla foce dell'immissario.

3.2 Tasso di assorbimento e tasso di crescita

Negli studi sul fitoplancton $p(x) = \alpha x / (x + \beta)$, che rappresenta il *tasso di consumo del nutriente* da parte di una singola unità di biomassa fitoplanctonica, viene chiamato *tasso di assorbimento* (o *tasso di uptake*) del nutriente, mentre $ep(x) = e\alpha x / (x + \beta)$ viene chiamato *tasso di crescita del fitoplancton*. In tali studi vengono utilizzati anche simboli differenti. La quantità di nutriente x viene indicata con N e i due tassi si scrivono come segue:

<i>tasso di assorbimento</i>	$U = U_{max} \frac{N}{N + K}, \quad (3.5)$
<i>tasso di crescita</i>	$\mu = \mu_{max} \frac{N}{N + K} \quad (3.6)$

dove

$$\begin{aligned}
 U_{max} &= \alpha = \text{tasso di assorbimento massimo,} \\
 \mu_{max} &= e\alpha = \text{tasso di crescita massimo,} \\
 K &= \beta = \text{costante di semisaturazione.}
 \end{aligned}$$

È evidente che

$$\mu_{max} = eU_{max}.$$

Ricordiamo che e rappresenta l'*efficienza di produzione*.

Va notato che la costante di semisaturazione K ha un valore diverso a seconda di quale sia il nutriente limitante.

Le osservazioni esposte ci portano a riscrivere il “modello del lago” in uno dei due modi seguenti:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{q}{V}(i-x) - U_{max} \frac{x}{x+K} y \\ \frac{dy}{dt} = -my + \mu_{max} \frac{x}{x+K} y - \frac{q}{V} y, \end{cases} \quad (3.7)$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \frac{q}{V}(i-x) - U_{max} \frac{x}{x+K} y \\ \frac{dy}{dt} = -my + eU_{max} \frac{x}{x+K} y - \frac{q}{V} y. \end{cases} \quad (3.8)$$

3.3 Tasso di mortalità

Il tasso di mortalità m del fitoplancton si riferisce alla mortalità naturale. Quest'ultima non è l'unica causa di estinzione del fitoplancton. Infatti il fitoplancton viene predato dallo zooplancton e, in misura minore, da alcune specie di pesci. Per questo tipo di predazione viene spesso usato il termine inglese *grazing*.

L'interazione tra fitoplancton e zooplancton può essere descritta da un modello risorsa-consumatore nel quale la risposta funzionale del consumatore è di tipo 2. Combinando i due modelli nutriente-fitoplancton e fitoplancton-zooplancton si ottiene un modello che descrive la dinamica della catena trofica nutriente-fitoplancton-zooplancton. Tale modello è ovviamente più completo dei due modelli presi separatamente. Solitamente, però, quando viene studiato il sistema nutriente-fitoplancton, l'equazione relativa allo zooplancton non viene considerata. Allora, per non trascurare il *grazing* operato dallo zooplancton sul fitoplancton, il tasso di mortalità m rappresenta la mortalità complessiva del fitoplancton e non solo quella naturale.

CAPITOLO 4

Dinamica del fitoplancton nell'Alto Adriatico

4.1 Introduzione

L'Alto Adriatico, ovvero l'Adriatico settentrionale, geograficamente è il bacino delimitato a nord dalle coste venete, friulane e istriane, e a sud dalla linea che congiunge Ancona e Zara (Croazia). Negli studi oceanografici, però, è prassi comune considerare come Alto Adriatico quella parte del suddetto delimitata a sud dalla linea che congiunge Rimini e l'estremità meridionale dell'Istria (Figura 4.1). Ciò avviene per le specificità di questo bacino che lo rendono un ecosistema a sé stante. Queste specificità sono la conseguenza di alcune caratteristiche che lo distinguono dal resto dell'Adriatico. In primo luogo l'Alto Adriatico è poco profondo. Poi va ricordato che in esso sfocia il Po, il più importante fiume del Mediterraneo per portata d'acqua. Inoltre possiamo dire che in un certo senso l'Alto Adriatico è separato fisicamente dal resto dell'Adriatico. Questo perché nella stagione fredda, a causa del raffreddamento repentino delle acque (conseguenza della scarsa profondità), si crea un corpo d'acqua più denso, mentre nella stagione calda l'Alto Adriatico è caratterizzato da una circolazione chiusa (vedi Figura 4.2). Pertanto, pur essendo un bacino semichiuso, l'Alto Adriatico può essere equiparato ad un lago. Questa considerazione ci permette di utilizzare il “modello del lago” per descrivere la dinamica del fitoplancton nell'Alto Adriatico.

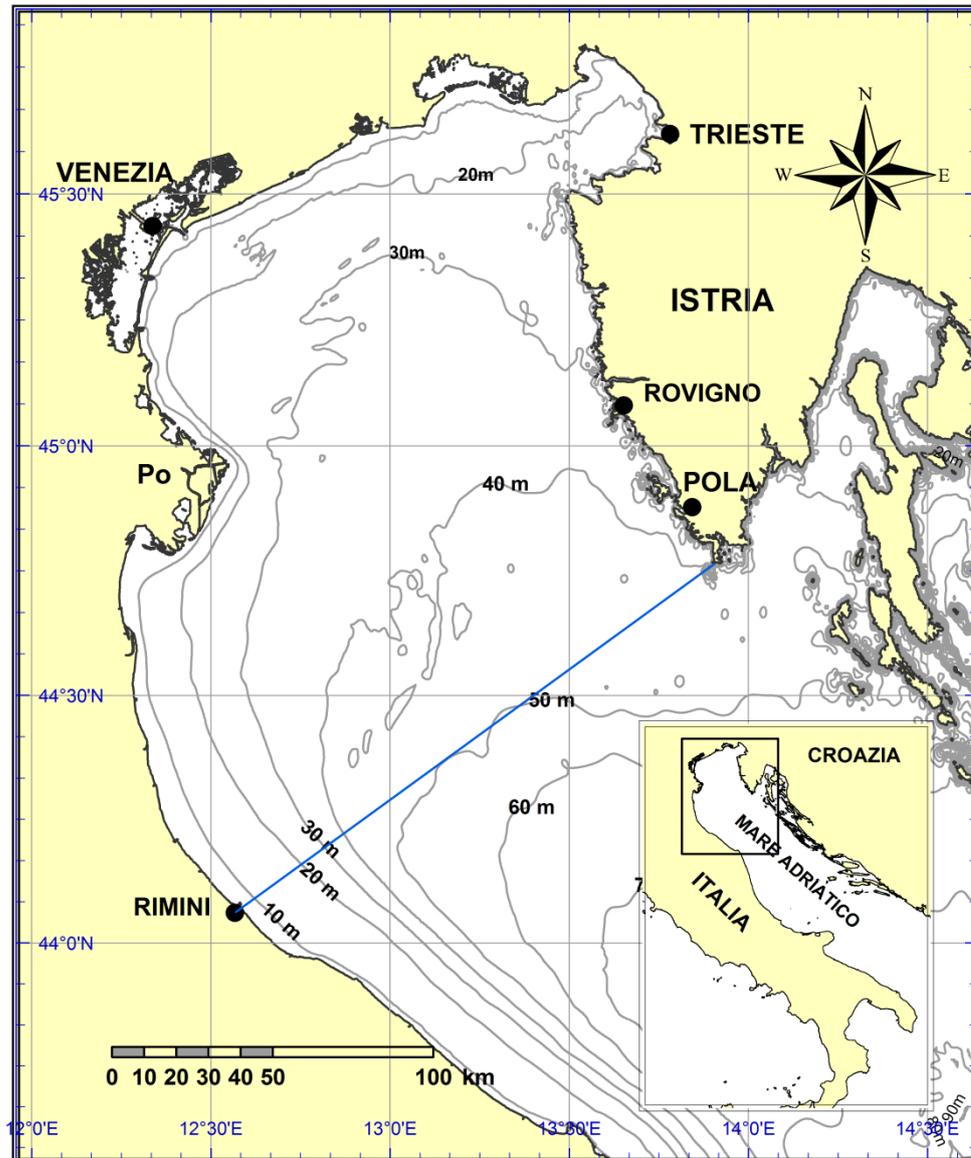


Figura 4.1 Alto Adriatico.

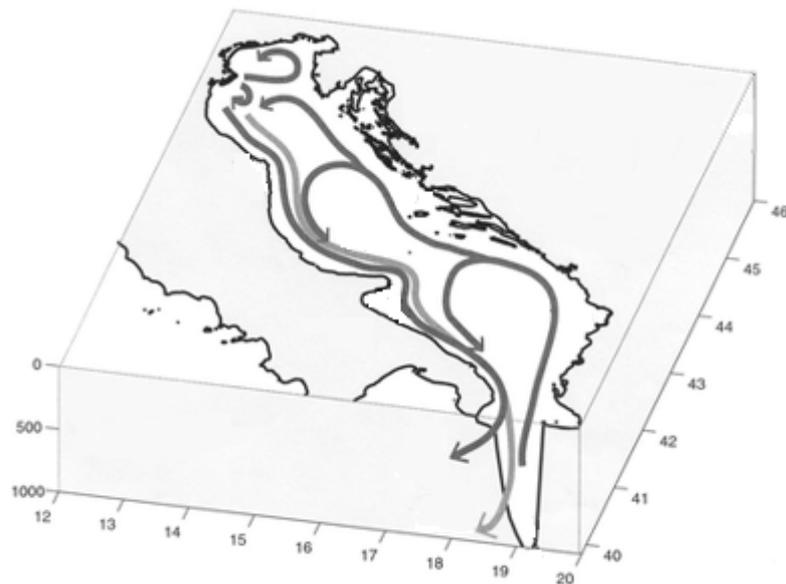


Figura 4.2 Correnti del Mare Adriatico.

Nel “modello del lago” si suppone che il lago abbia un solo immissario e un solo emissario. Possiamo considerare come l’unico immissario dell’Alto Adriatico il fiume Po perché esso scarica in mare circa il 60 % (circa $50 \text{ km}^3/\text{anno}$) di tutta l’acqua dolce che arriva nell’Alto Adriatico. Inoltre, il bacino idrografico del Po, essendo una delle zone con la maggiore densità demografica e la maggiore produzione agricola d’Europa, è la più importante fonte di nutrienti ($> 70 \%$) nell’Alto Adriatico [10], [11].

Ovviamente non esiste un emissario dell’Alto Adriatico. Però, sapendo che il volume dell’Alto Adriatico non varia in seguito all’afflusso del Po essendovi uno scambio di acque con il resto dell’Adriatico, possiamo immaginare l’esistenza di un emissario con la stessa portata del Po.

4.2 Applicazione del “modello del lago” all’Alto Adriatico

Nell’Alto Adriatico il fattore limitante la crescita fitoplanctonica è il fosforo (vedi paragrafo 1.4).

Per poter applicare il “modello del lago” all’Alto Adriatico dobbiamo conoscere:

- il volume V dell’Alto Adriatico;
- il tasso di mortalità m del fitoplancton;
- il tasso di crescita massimo μ_{max} del fitoplancton;
- la costante di semisaturazione K del fitoplancton per il fosforo;
- il tasso di assorbimento massimo U_{max} del fosforo da parte del fitoplancton;
- la funzione $q(t)$ che rappresenta l’andamento nel tempo della portata del Po;
- la funzione $i(t)$ che descrive la variabilità temporale della concentrazione di fosforo nel Po.

Dato che l’Alto Adriatico ha una profondità media di 33.5 m e che la sua superficie ha un’area di 18900 km² possiamo dire che approssimativamente ha un volume di 633.15 km³.

I parametri m , μ_{max} , K e U_{max} variano da specie a specie di fitoplancton. Inoltre, per la stessa specie, possono variare nello spazio e nel tempo. Siccome non è possibile sapere quali specie di fitoplancton sono presenti in ogni punto del mare in ogni istante, abbiamo preso come valori di riferimento per i parametri m , μ_{max} e K quelli riportati in [12] che si riferiscono alla Laguna di Venezia. Questi valori sono:

$$\begin{aligned}m &= 0.005 \text{ h}^{-1}, \\ \mu_{max} &= 0.12 \text{ h}^{-1}, \\ K &= 0.3 \frac{\mu\text{mol}}{\text{l}}.\end{aligned}$$

Manca in tale lavoro U_{max} . In [2] e [3], che sono due articoli nei quali viene proposto il modello risorsa-consumatore per descrivere la dinamica del fitoplancton,

senza nessuna spiegazione in entrambe le equazioni del modello viene utilizzato il tasso di crescita μ del fitoplancton. Possiamo quindi concludere che gli autori considerano erroneamente il tasso di assorbimento U del nutriente da parte del fitoplancton e il tasso di crescita μ del fitoplancton, e di conseguenza U_{max} e μ_{max} , uguali.

Proponiamo ora un ragionamento per ricavare U_{max} . Negli studi che hanno come scopo quello di monitorare la quantità di fitoplancton presente in un determinato luogo ciò che viene effettivamente misurato è la concentrazione di clorofilla a . La quantità di clorofilla a viene usata come stima della biomassa fitoplanctonica perché nella colonna d'acqua solo il fitoplancton contiene clorofilla a e misurare la concentrazione di quest'ultima risulta molto meno laborioso della conta delle cellule di fitoplancton. Perciò nel “modello del lago” y sarà la concentrazione di clorofilla a . Chiamiamo c il rapporto molare tra fosforo e clorofilla a (P:Chl a) nella biomassa fitoplanctonica. Quindi, se il fitoplancton assorbe nell'unità di tempo la quantità di fosforo Uy , la quantità di clorofilla a nella biomassa fitoplanctonica prodotta sarà $\frac{1}{c}Uy$. D'altro canto sappiamo che la quantità di clorofilla a nella biomassa prodotta nell'unità di tempo deve essere uguale a μy e quindi possiamo concludere che

$$\mu = \frac{1}{c}U,$$

ovvero

$$U = c\mu,$$

il che implica

$$U_{max} = c\mu_{max}.$$

Da queste relazioni si vede che $1/c$ è uguale all'efficienza di produzione e .

Per verificare la bontà del “modello del lago” nel caso particolare dell'Alto Adriatico abbiamo eseguito simulazioni al calcolatore e confrontato i risultati ottenuti con i dati reali.

Non avendo a disposizione un valore di c misurato, abbiamo fatto variare c durante le simulazioni con lo scopo di trovare il valore in corrispondenza del quale il

modello approssima bene il sistema reale nella maggior parte dei casi. Tale valore è risultato essere 6.

L'intera simulazione è stata condotta su personal computer in linguaggio *Matlab*. In particolare, per la risoluzione del sistema di equazioni differenziali che rappresenta il "modello del lago", con condizioni iniziali assegnate, è stata utilizzata la funzione *ode45*.

Abbiamo preso in considerazione due intervalli temporali distinti. Il primo comprendente gli anni 2002 e 2003 e il secondo gli anni 2004, 2005 e 2006. Si è fatta questa distinzione perché nel primo caso abbiamo utilizzato una funzione $i(t)$ costante. Il carico medio di fosforo veicolato dal fiume Po al Mare Adriatico risulta pari a circa 7100 t/anno [13]. Dividendo il carico medio per la portata media del Po alla foce $Q = 1500 \text{ m}^3/\text{s}$ [14] si ottiene la concentrazione media di fosforo alla foce che, dopo la conversione dei grammi in moli, risulta $I = 4.84 \text{ } \mu\text{mol}/\text{l}$. Tale valore ci ha permesso di definire $i(t)$ per gli anni 2002 e 2003 come segue:

$$i(t) = I = 4.84 \frac{\mu\text{mol}}{\text{l}}, \quad \forall t.$$

Va precisato che il carico medio di fosforo e la portata media utilizzati non si riferiscono agli anni 2002 e 2003 in particolare, ma sono medie fatte su molti anni di osservazioni e che quindi il valore di I ricavato può essere applicato a qualsiasi periodo. Utilizzando una $i(t)$ costante si è voluto verificare se in mancanza delle concentrazioni di fosforo nel Po è comunque possibile ottenere risultati soddisfacenti dal modello.

Per il secondo periodo preso in esame sono stati utilizzati i dati relativi alle concentrazioni di fosforo nel Po misurate a Pontelagoscuro (Ferrara) e gentilmente concessi dall'Agenzia Regionale Prevenzione e Ambiente dell'Emilia-Romagna (Arpa Emilia-Romagna). La sezione di Pontelagoscuro è posta sulle rive del Po in prossimità di Ferrara, all'altezza della diramazione del Po di Volano, ed è riconosciuta da tempo come sezione di chiusura del bacino del Po. Infatti, sebbene disti più di 90 km circa dall'effettivo sbocco in Adriatico, per le caratteristiche di pensilità dell'alveo e per la mancanza di immissioni di affluenti nell'asta principale, il tratto a valle è privo di sostanziali variazioni quantitative e qualitative in merito

agli apporti a mare. I dati rilevati a Pontelagoscuro sono riportati in tabella 4.1 e come si può notare hanno cadenza mensile. Per questo secondo periodo abbiamo definito una funzione $i(t)$ costante a tratti su intervalli corrispondenti ai mesi (Figura 4.3). In ciascuno di questi intervalli la funzione si mantiene costantemente uguale all'unico valore misurato nel corrispondente mese.

Tabella 4.1 Concentrazioni di fosforo a Pontelagoscuro (Ferrara) (gentile concessione di Arpa Emilia-Romagna).

DATA	FOSFORO ($\mu\text{mol/l}$)	DATA	FOSFORO ($\mu\text{mol/l}$)	DATA	FOSFORO ($\mu\text{mol/l}$)
09/01/2004	1.6129	12/01/2005	2.9032	12/01/2006	3.2258
09/02/2004	2.5806	14/02/2005	2.5806	15/02/2006	3.5484
09/03/2004	2.5806	15/03/2005	1.9355	20/03/2006	2.2581
08/04/2004	1.6129	14/04/2005	2.5806	19/04/2006	2.5806
10/05/2004	1.2903	17/05/2005	1.9355	16/05/2006	1.9355
07/06/2004	1.6129	16/06/2005	0.6452	14/06/2006	1.6129
06/07/2004	0.9677	13/07/2005	2.5806	10/07/2006	2.5806
09/08/2004	1.9355	11/08/2005	1.2903	09/08/2006	2.5806
08/09/2004	1.6129	12/09/2005	2.2581	06/09/2006	2.5806
07/10/2004	2.2581	13/10/2005	2.9032	05/10/2006	1.9355
03/11/2004	1.9355	09/11/2005	5.4839	06/11/2006	2.2581
03/12/2004	4.5161	13/12/2005	3.2258	05/12/2006	3.871

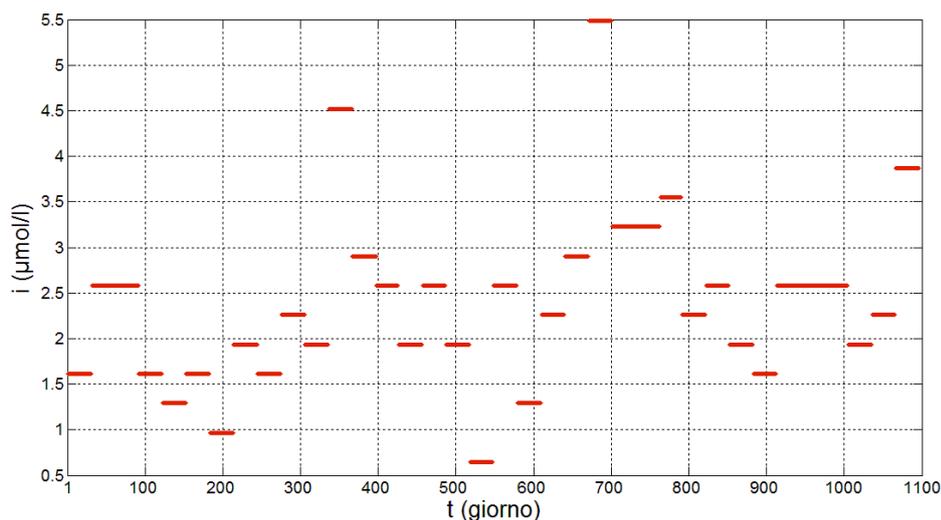


Figura 4.3 Grafico della funzione $i(t)$ utilizzata nell'applicazione del "modello del lago" all'intervallo temporale costituito dagli anni 2004, 2005 e 2006.

La funzione $q(t)$ per entrambi i periodi è stata ricavata dalle portate giornaliere del Po rilevate a Pontelagoscuro (vedi Figura 4.4).

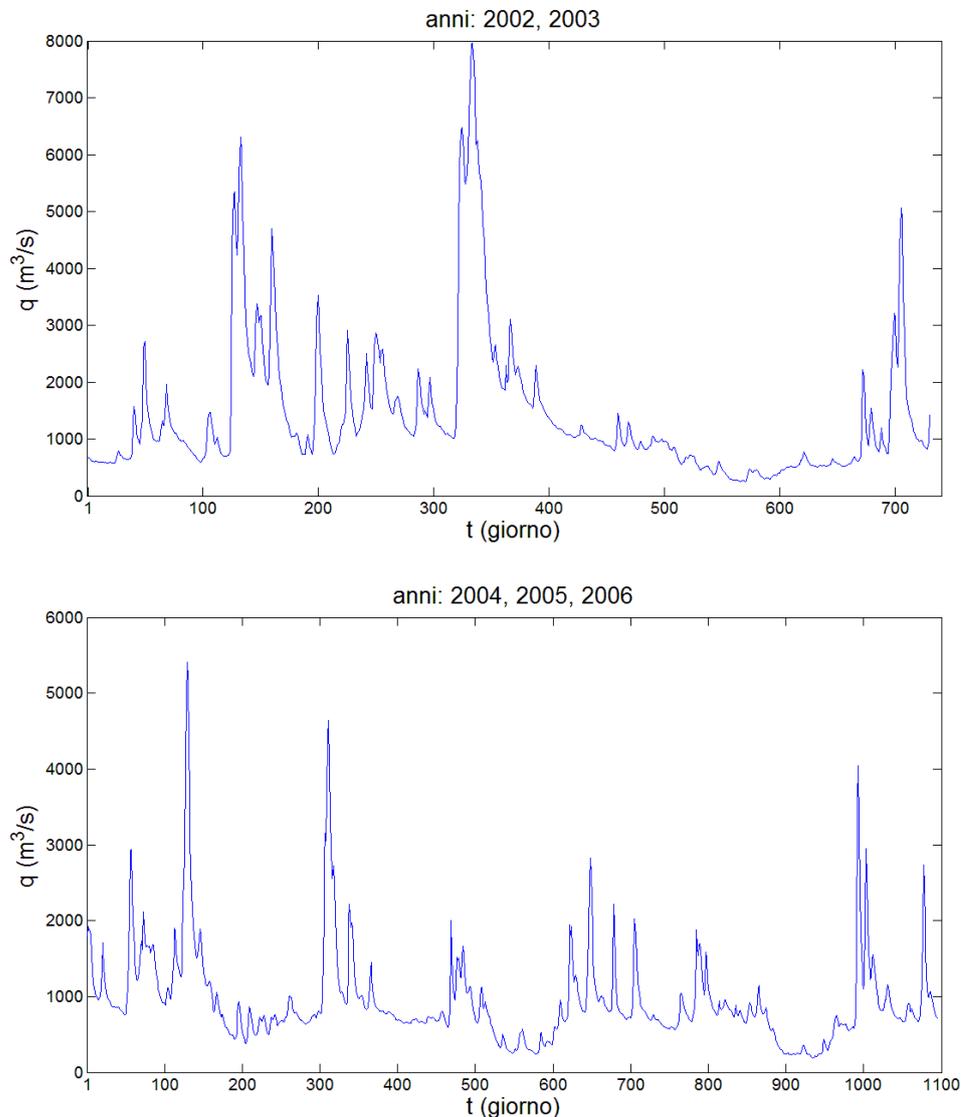


Figura 4.4 Portata del Po a Pontelagoscuro (Ferrara) (fonte: Ministero dei Lavori Pubblici, Servizio Idrografico Parma).

I dati con i quali abbiamo confrontato i risultati delle simulazioni sono frutto del monitoraggio dell'Alto Adriatico che viene effettuato dal Centro per la ricerca del mare di Rovigno dell'Istituto Ruđer Bošković di Zagabria (Croazia). In particolare abbiamo preso in esame i dati relativi alle stazioni di campionamento RV001, ZI032, SJ101, SJ103, SJ105, SJ107 e SJ108 situate nella zona compresa tra

Rovigno e il delta del Po (Figura 4.5). I dati di nostro interesse, e cioè le concentrazioni di fosforo e clorofilla *a*, vengono rilevati con frequenza all'incirca mensile. Abbiamo eseguito il confronto tra risultati delle simulazioni e dati reali per tutte le profondità a cui sono stati eseguiti i campionamenti. Precisiamo a tale proposito che, per una data stazione di campionamento, la profondità massima per la quale sono disponibili i dati rappresenta la profondità del mare in quel punto.

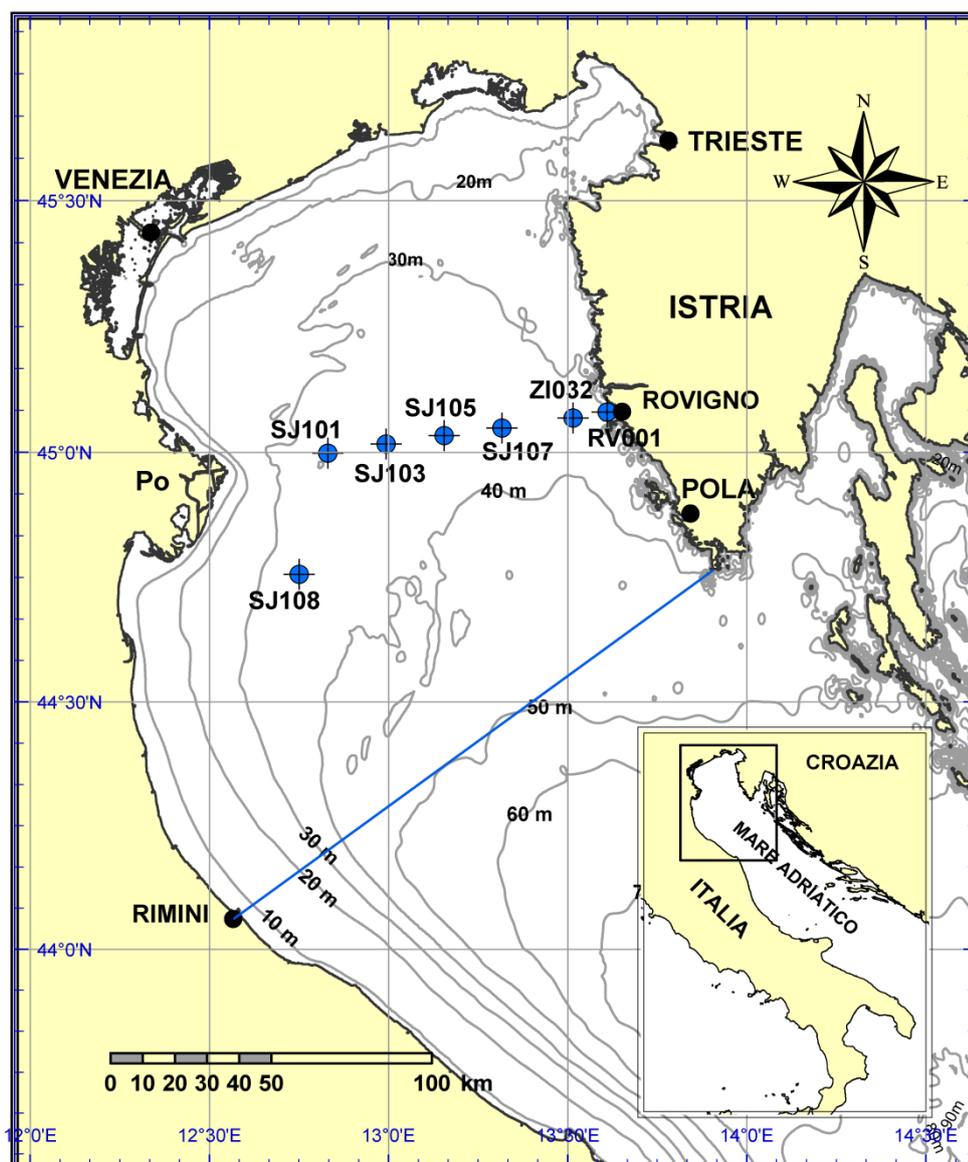


Figura 4.5 Posizione delle stazioni di campionamento.

4.3 Simulazioni al calcolatore

Riportiamo in Tabella 4.2 tutti i parametri del modello.

Tabella 4.2 Parametri del modello.

Parametro	Simbolo	Valore	Unità di misura
Volume	V	633.15	km^3
Tasso di mortalità	m	0.005	h^{-1}
Costante di semisaturazione	K	0.3	$\mu\text{mol/l}$
Tasso di crescita massimo	μ_{max}	0.12	h^{-1}
Tasso di assorbimento massimo	U_{max}	$6\mu_{max} = 0.72$	h^{-1}

I valori scelti per i parametri sono stati utilizzati per tutte le stazioni di campionamento con lo scopo di verificare se possono essere considerati come dei valori universali validi per tutto l'Alto Adriatico. Ovviamente, facendo variare alcuni parametri, si è riscontrato che, con valori diversi, il modello può approssimare meglio il sistema reale in un particolare punto dell'Alto Adriatico in un particolare periodo.

Nelle figure che seguono riportiamo i risultati delle simulazioni messi a confronto con i dati reali. Per ogni caso, oltre alle simulazioni fatte con i valori di riferimento dei parametri, sono riportate quelle fatte con valori diversi che ci sono sembrate interessanti. Nei casi in cui valori dei parametri diversi da quelli di riferimento hanno dato risultati migliori abbiamo riportato solo le simulazioni fatte con tali parametri. I parametri che abbiamo fatto variare sono il tasso di mortalità m e il tasso di assorbimento massimo U_{max} , più precisamente il rapporto c . Di

quest'ultimo abbiamo già parlato, mentre per quanto riguarda m i valori sono stati presi nella gamma di quelli presenti in letteratura [11], [12], [15], [16], [17].

Abbiamo osservato che, con i valori assegnati ai parametri, il modello non può raggiungere concentrazioni di fosforo superiori a circa $0.035 \mu\text{mol/l}$, ma che ciò è possibile aumentando il tasso di mortalità. Quindi, laddove le concentrazioni di fosforo si mantengono costantemente elevate, si dovrebbero utilizzare valori del tasso di mortalità maggiori (vedi Figura 4.6). Andamenti di questo tipo sono caratteristici per la stazione SJ108 a causa della sua vicinanza con il delta del Po, e spesso per il fondo sul quale il riciclo del fosforo dai sedimenti ha un maggiore impatto rispetto agli strati superiori. Dato che lo scopo di questo lavoro è principalmente quello di modellare l'andamento della clorofilla a , nei grafici abbiamo ommesso tutte quelle concentrazioni di fosforo che ci impedivano, a causa del loro valore elevato, una buona visualizzazione della clorofilla a .

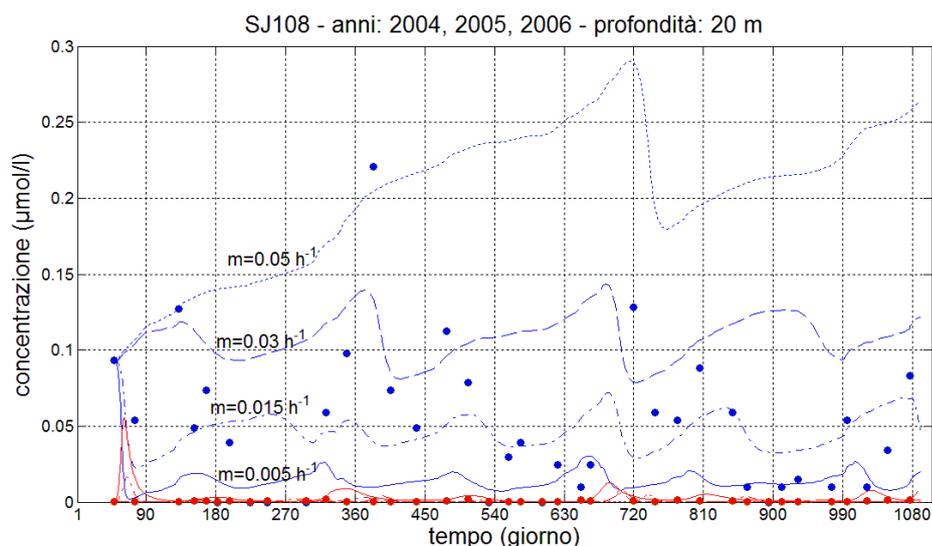


Figura 4.6 Andamenti simulati delle concentrazioni di fosforo (linee blu) e clorofilla a (linee rosse) al variare del tasso di mortalità m .

Nella risoluzione del problema di Cauchy per il “modello del lago” abbiamo utilizzato come condizioni iniziali i primi valori campionati nel periodo considerato. In alcuni casi si è verificato che una concentrazione iniziale elevata di fosforo produceva concentrazioni di clorofilla a immediatamente successive molto maggiori

di quelle reali. Tale valore iniziale non è necessariamente rappresentativo dei valori che la concentrazione di fosforo assume nell'intorno dell'istante iniziale e che noi non conosciamo. Perciò in questi casi abbiamo preso come condizioni iniziali le medie delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* dell'anno precedente al periodo studiato e come istante iniziale il primo giorno di tale periodo.

Le simulazioni relative ai due periodi presi in esame sono state suddivise nei due sottoparagrafi successivi.

4.3.1 Anni 2002 e 2003

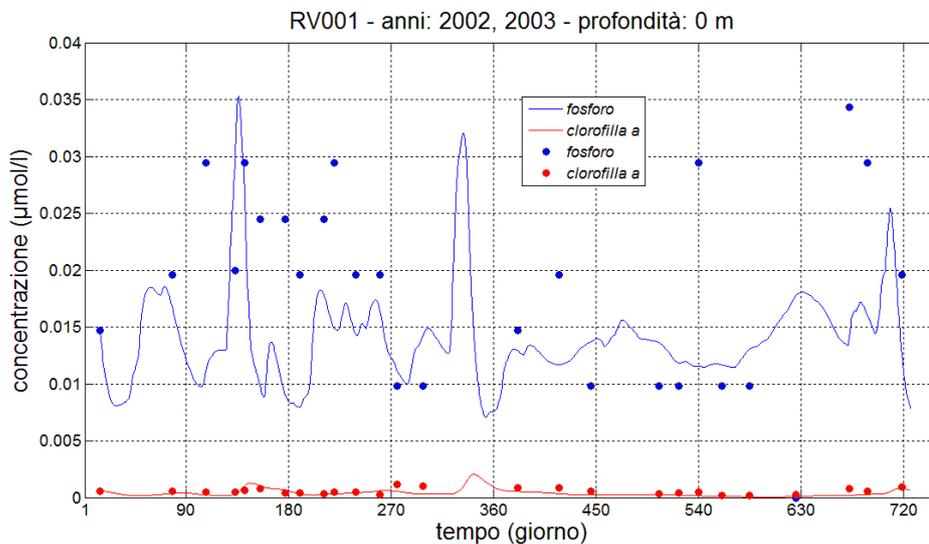


Figura 4.7 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

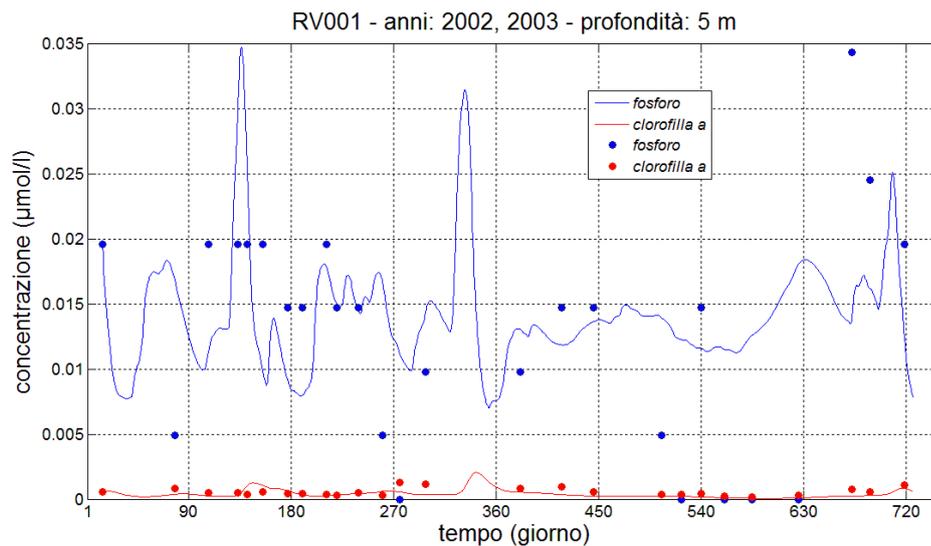


Figura 4.8 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

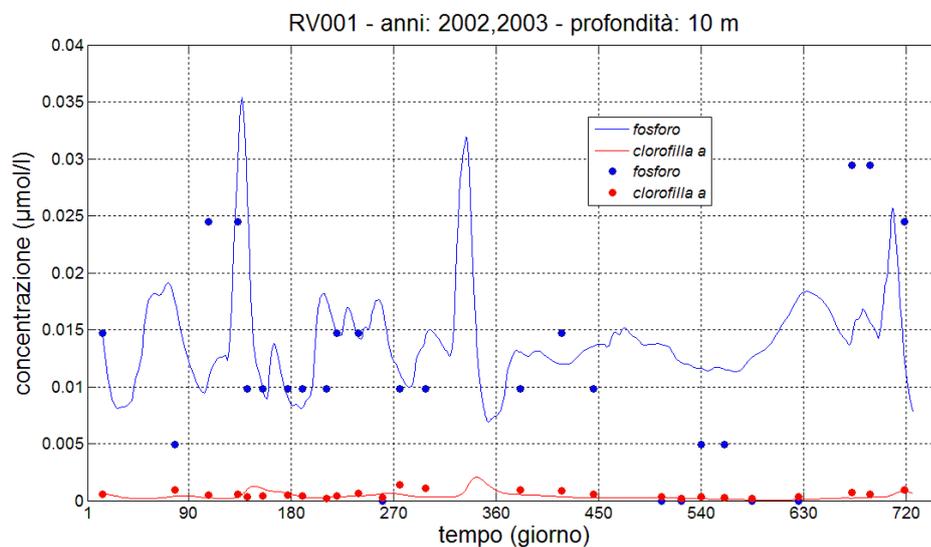


Figura 4.9 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

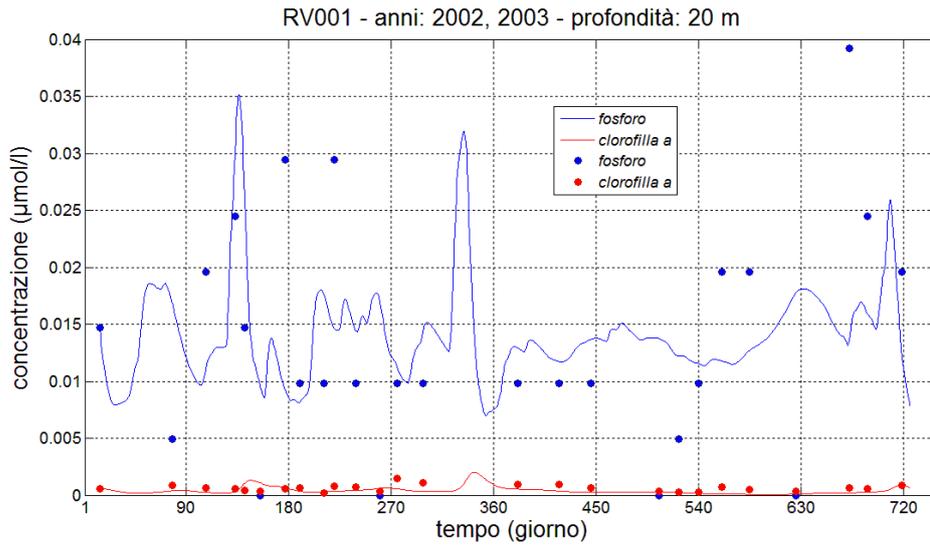


Figura 4.10 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

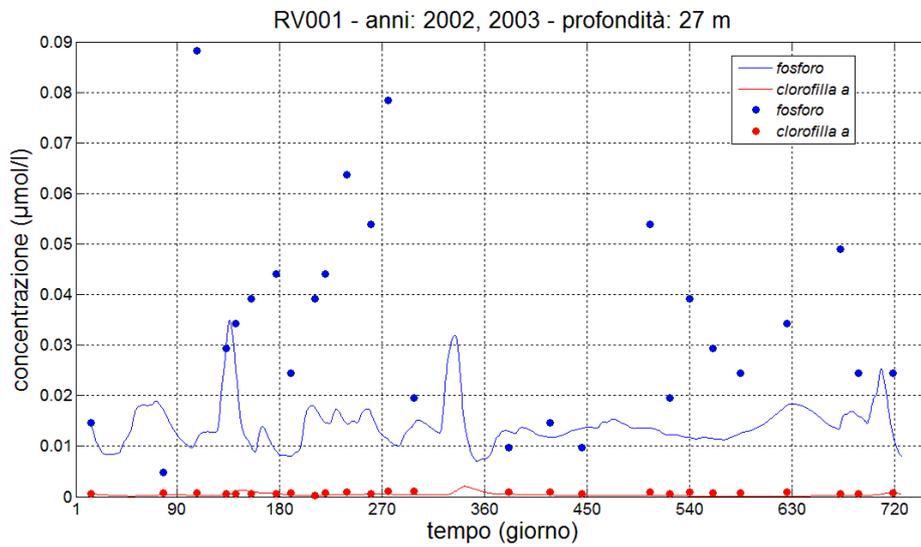


Figura 4.11 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

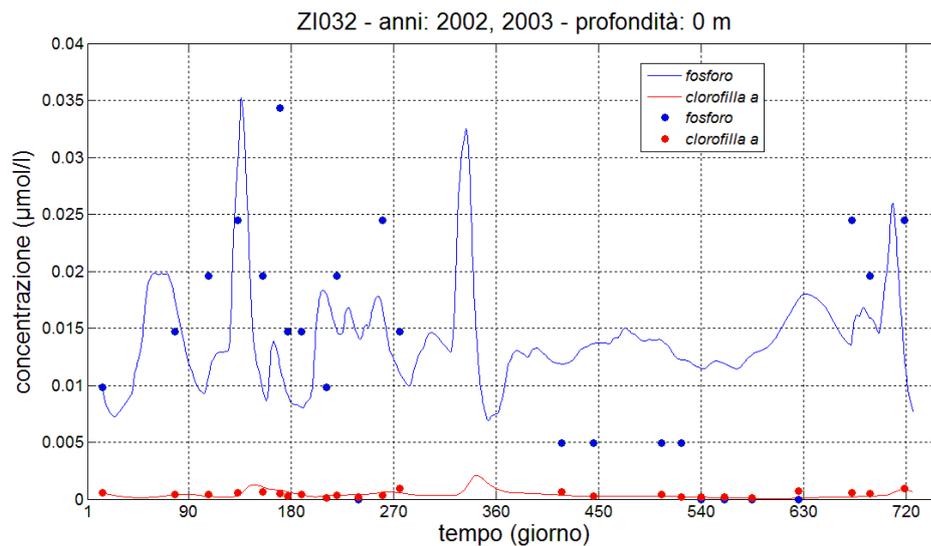


Figura 4.12 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

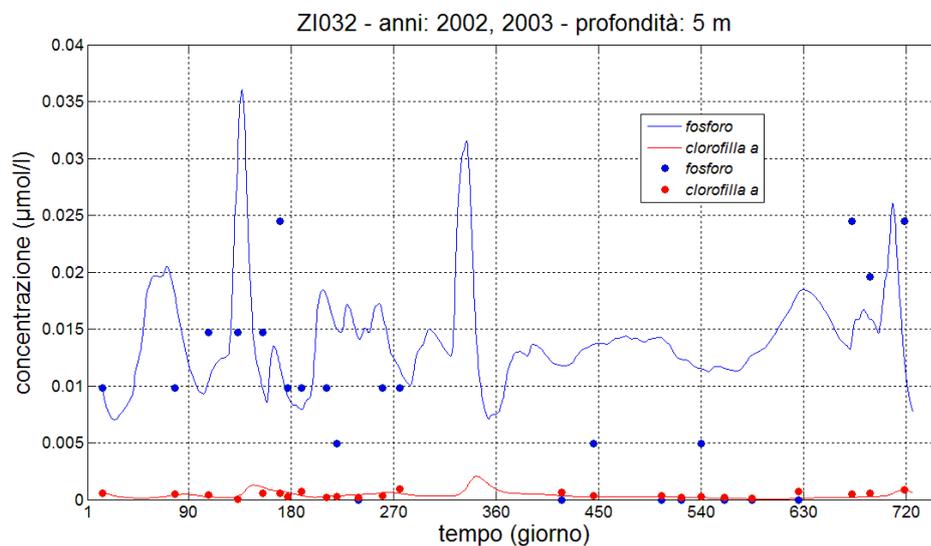


Figura 4.13 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

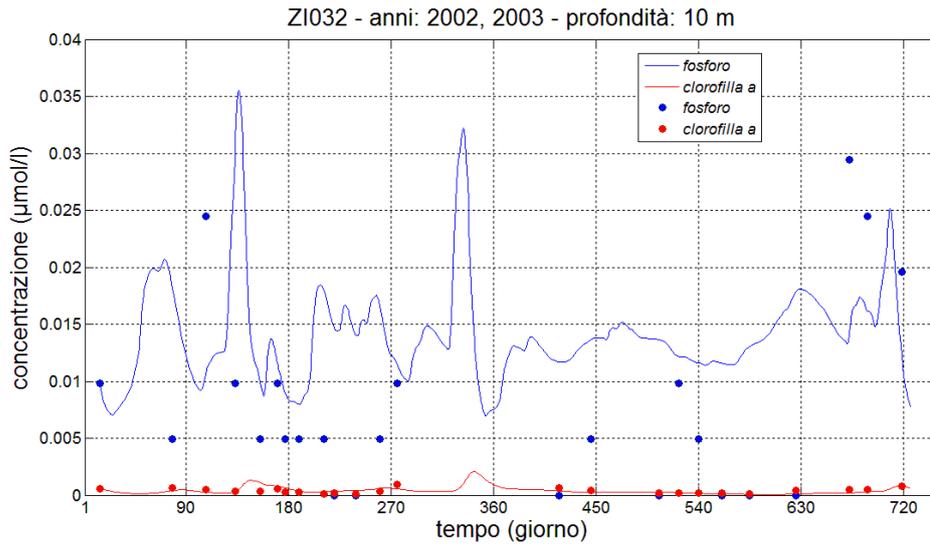


Figura 4.14 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

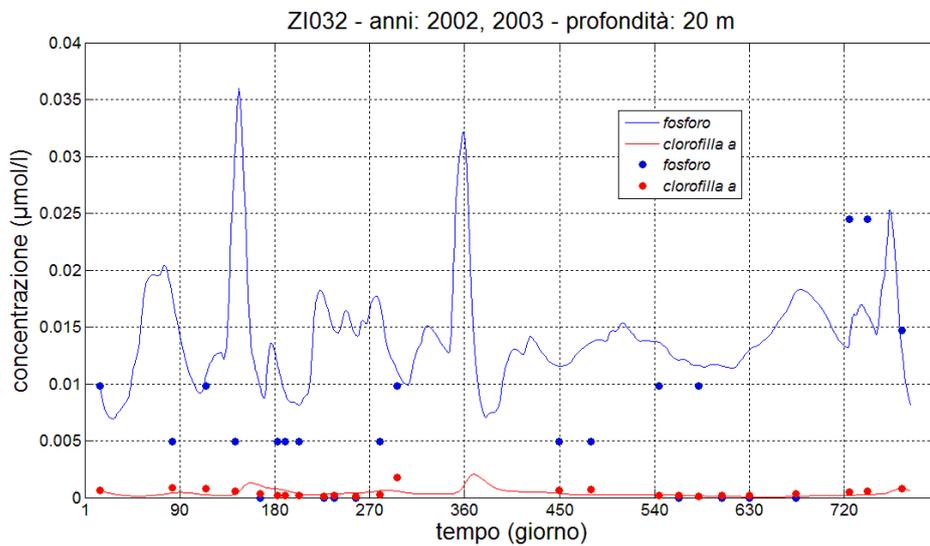


Figura 4.15 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

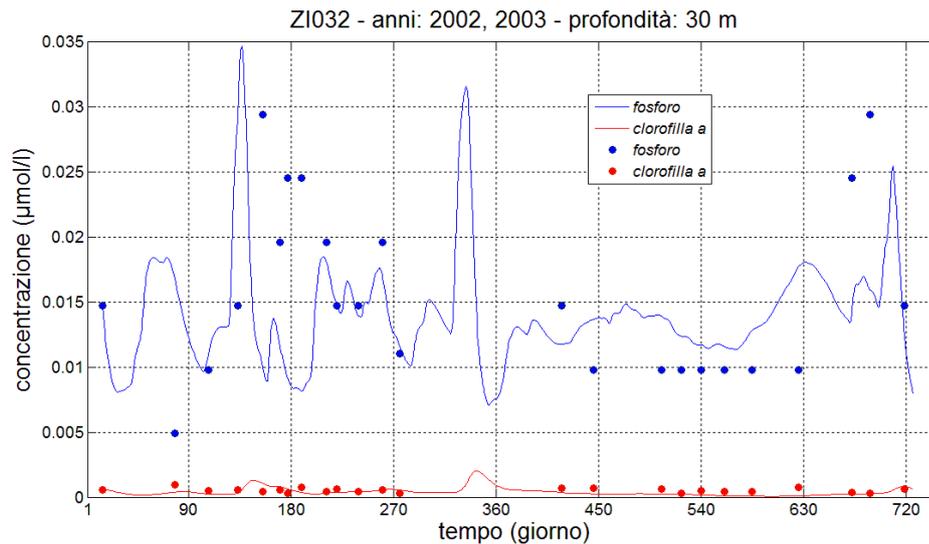


Figura 4.16 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

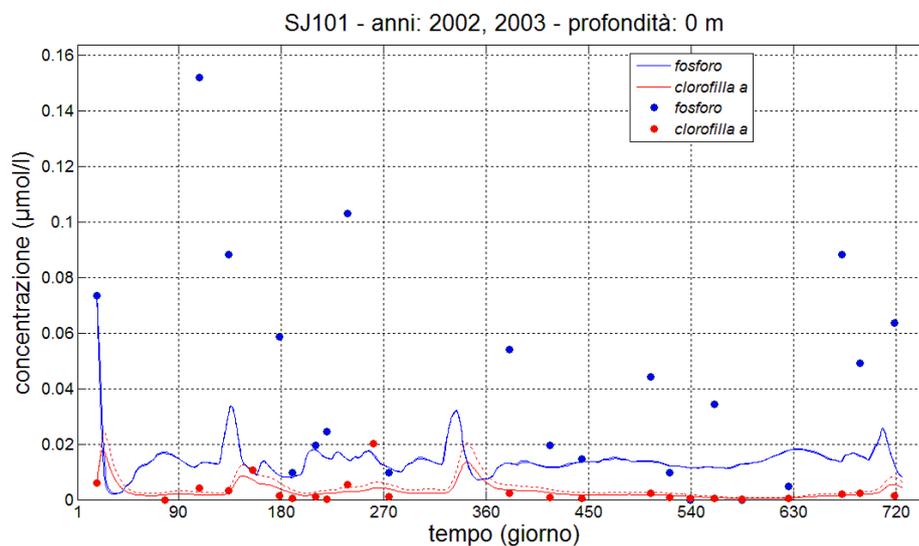


Figura 4.17 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

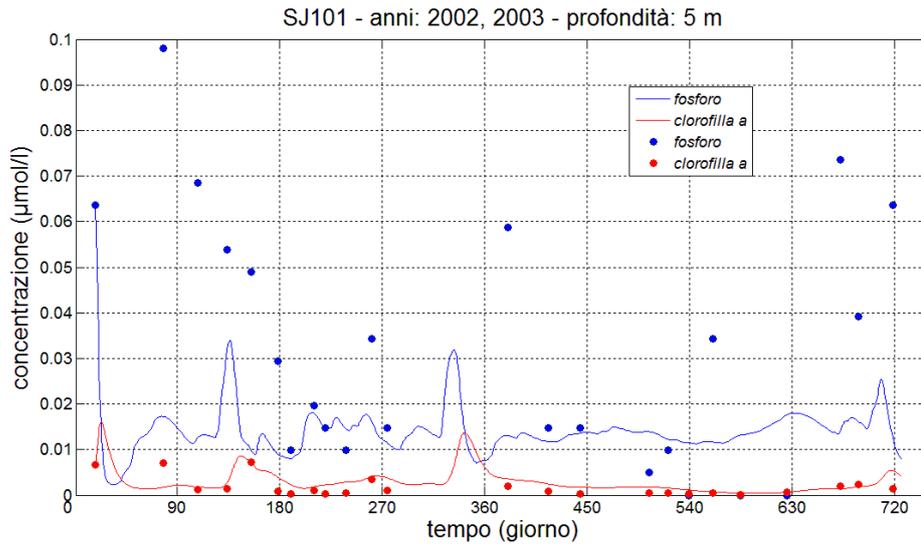


Figura 4.18 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

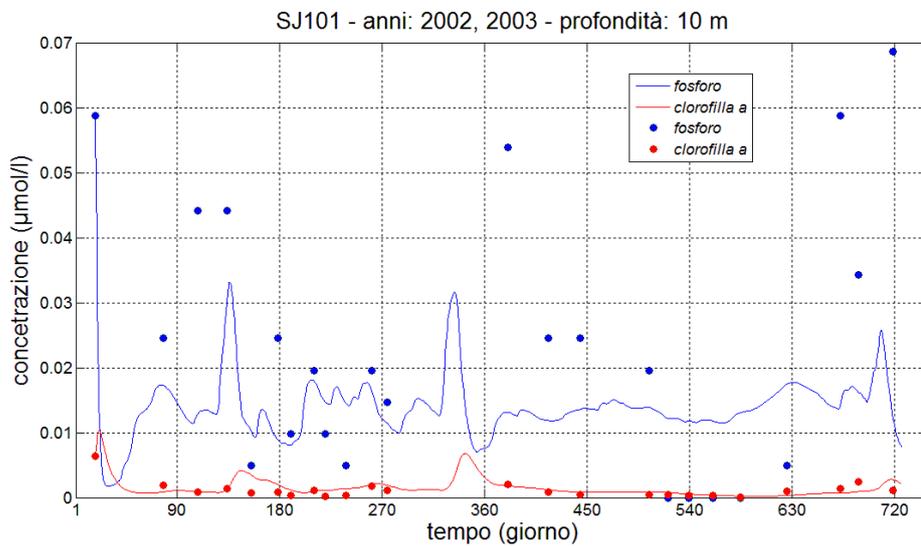


Figura 4.19 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

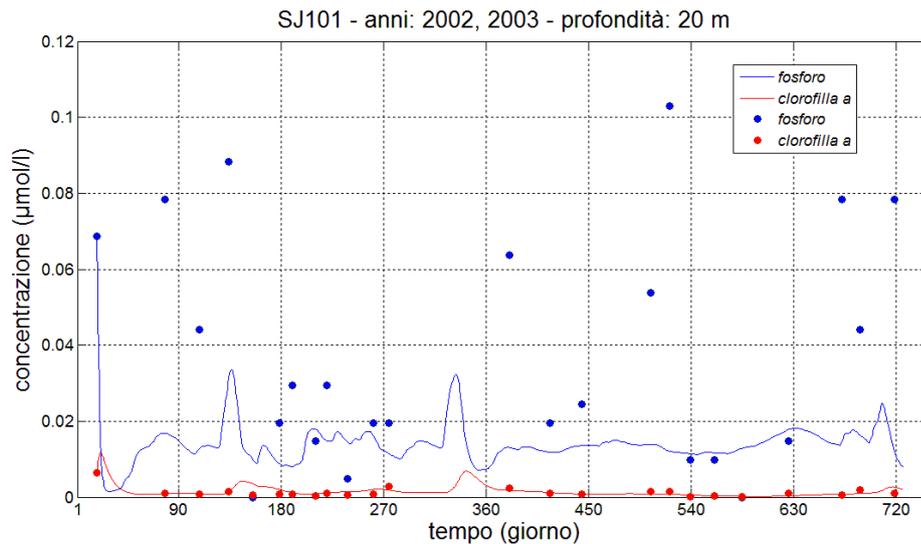


Figura 4.20 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

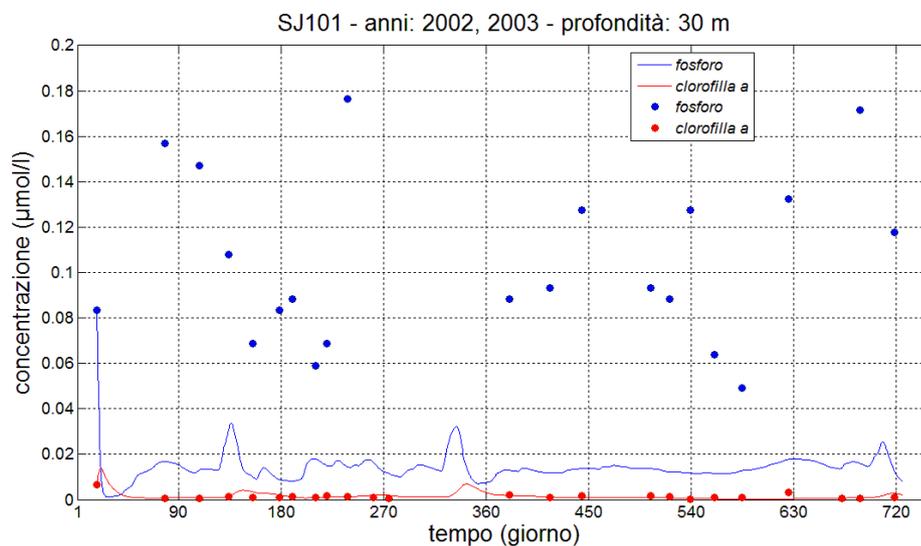


Figura 4.21 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

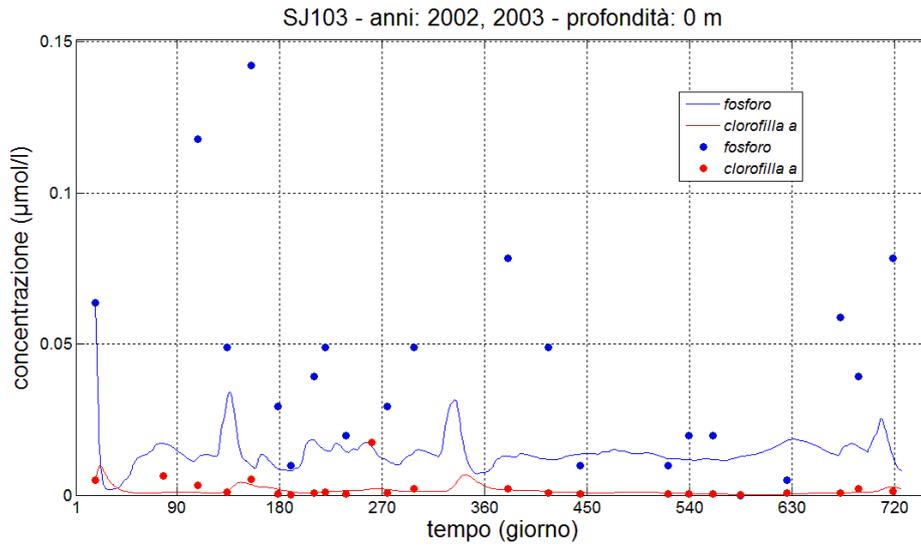


Figura 4.22 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

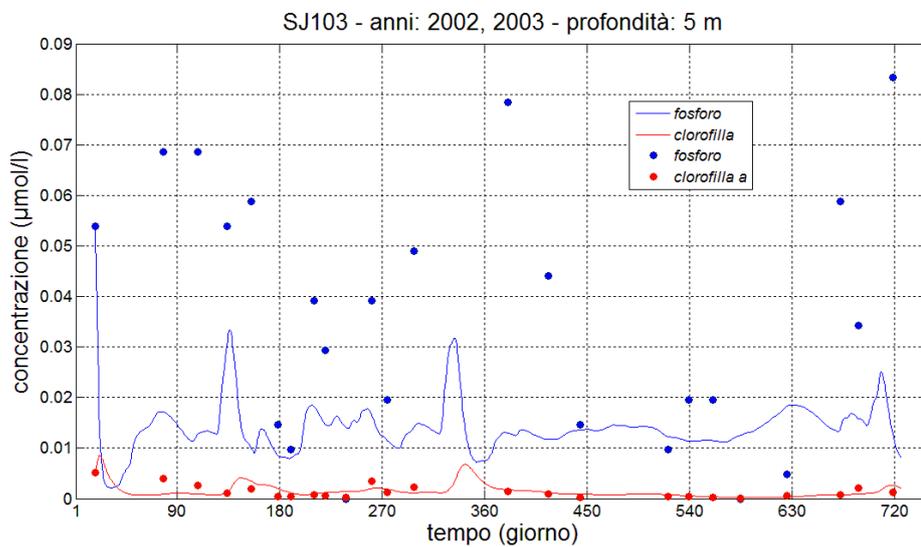


Figura 4.23 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

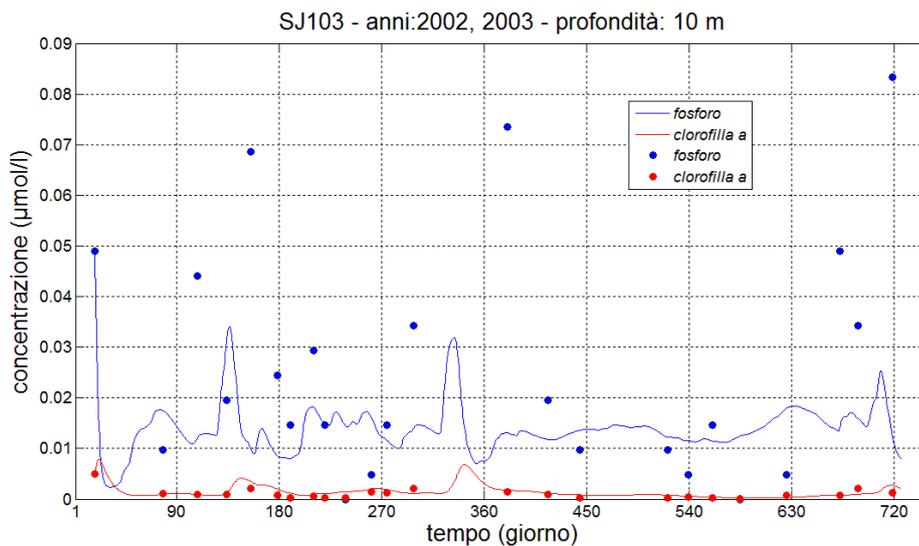


Figura 4.24 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

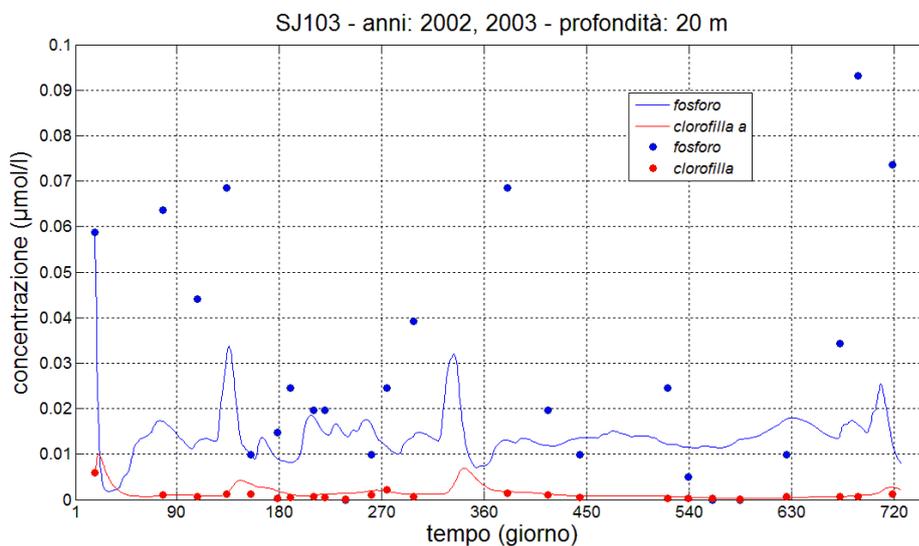


Figura 4.25 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

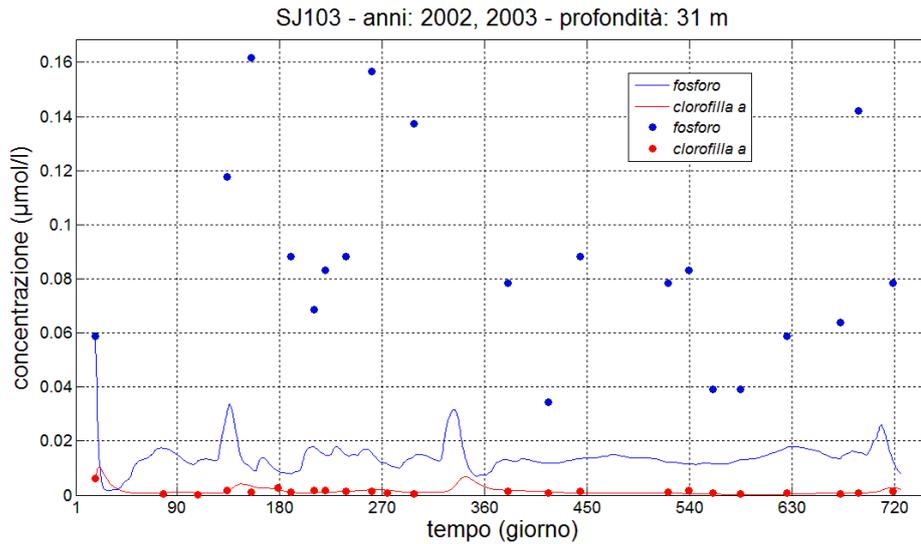


Figura 4.26 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 4 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

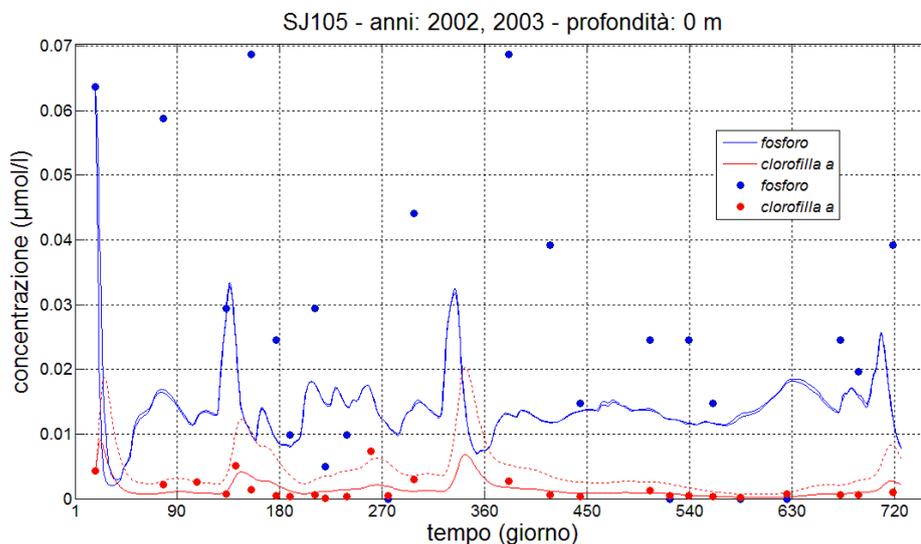


Figura 4.27 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

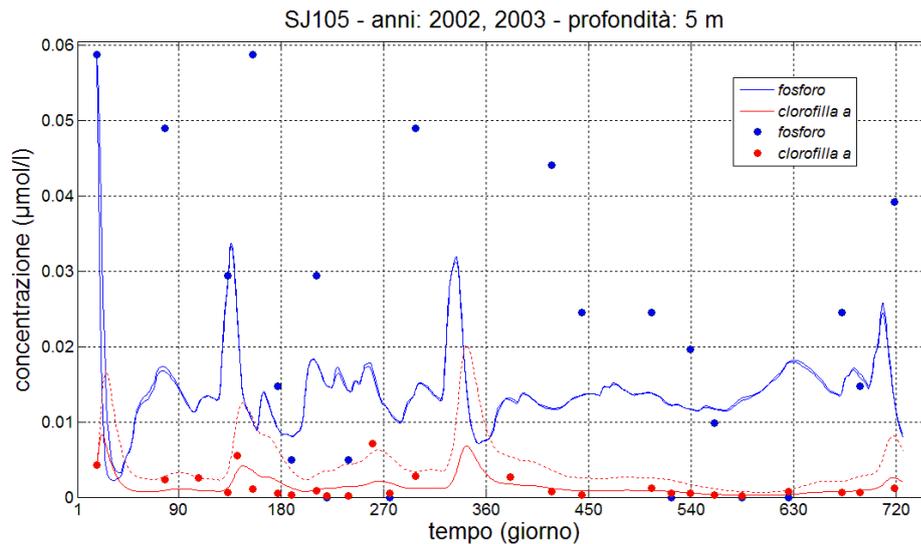


Figura 4.28 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 4 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

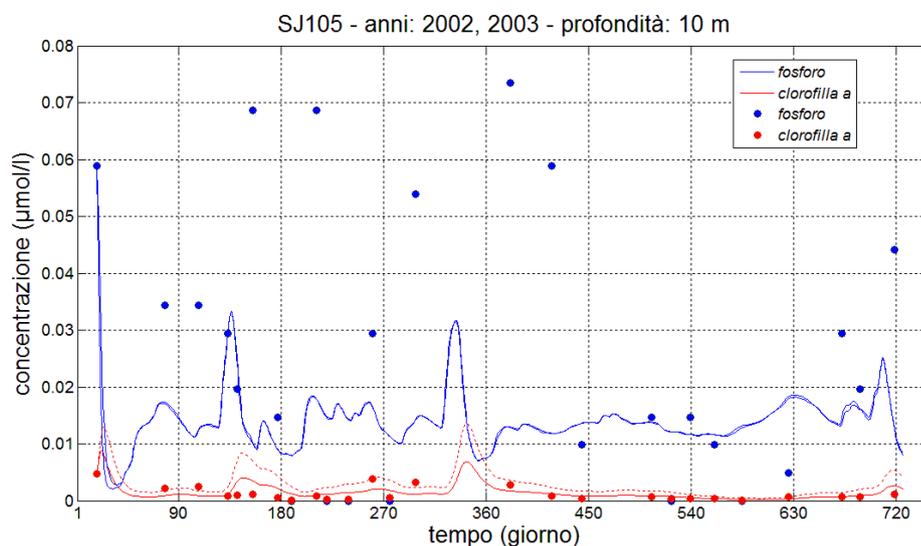


Figura 4.29 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

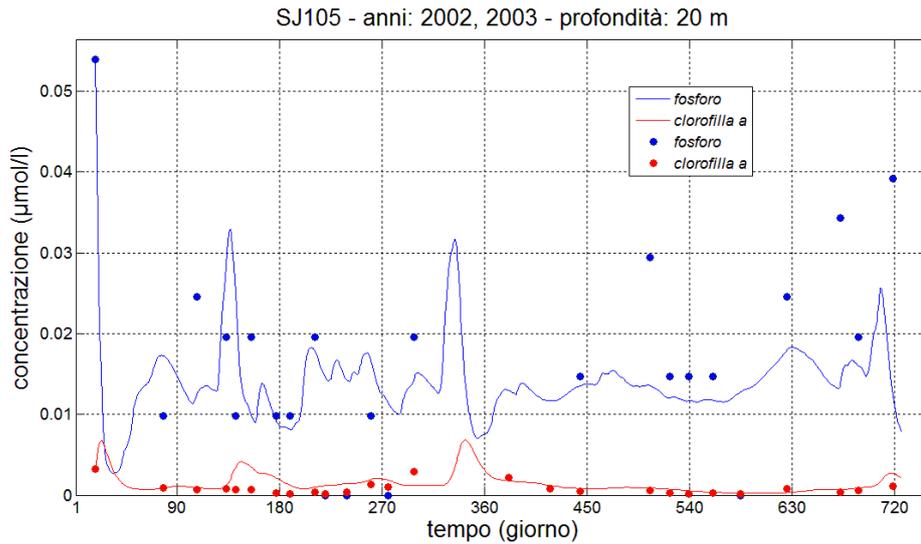


Figura 4.30 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

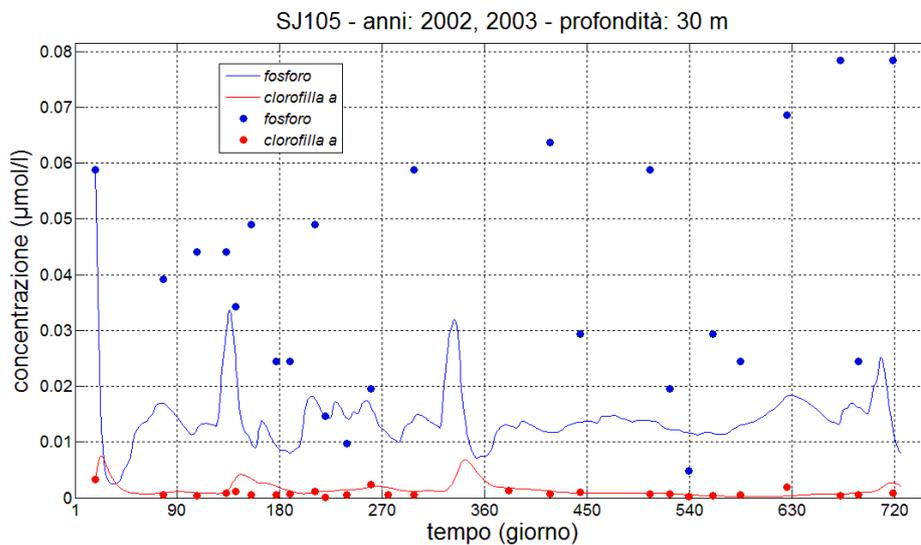


Figura 4.31 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

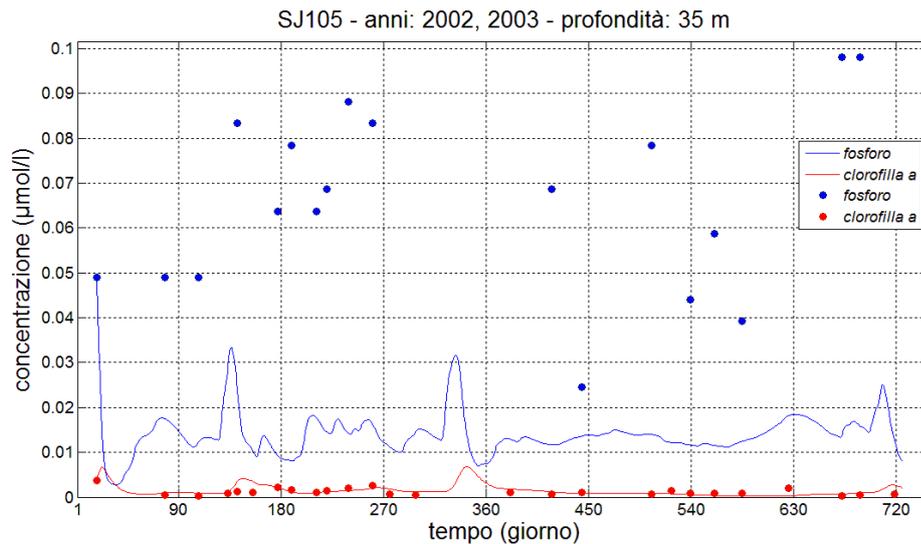


Figura 4.32 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 8 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

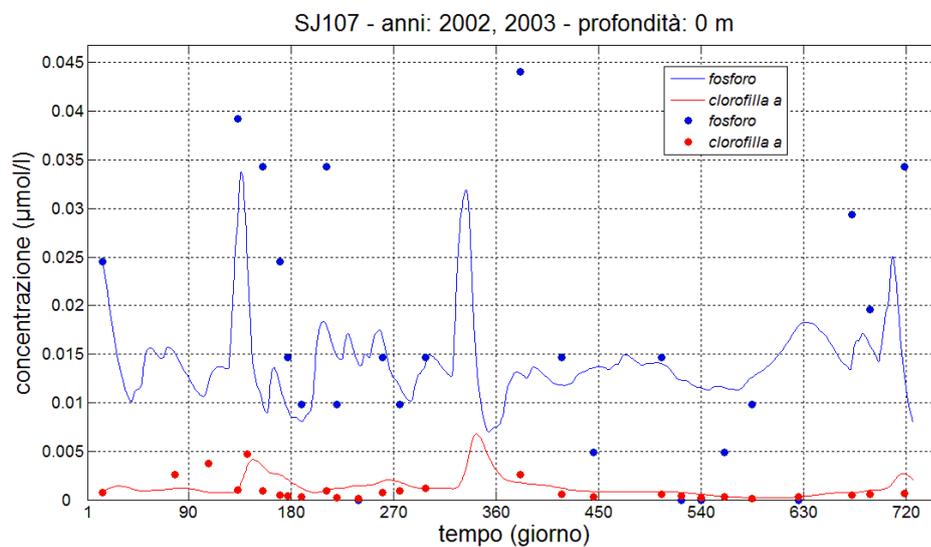


Figura 4.33 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

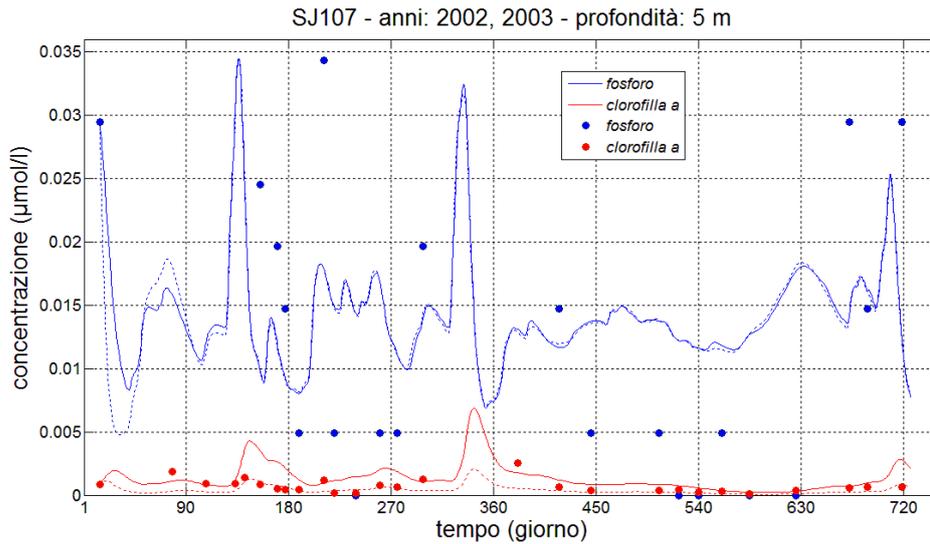


Figura 4.34 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 5 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

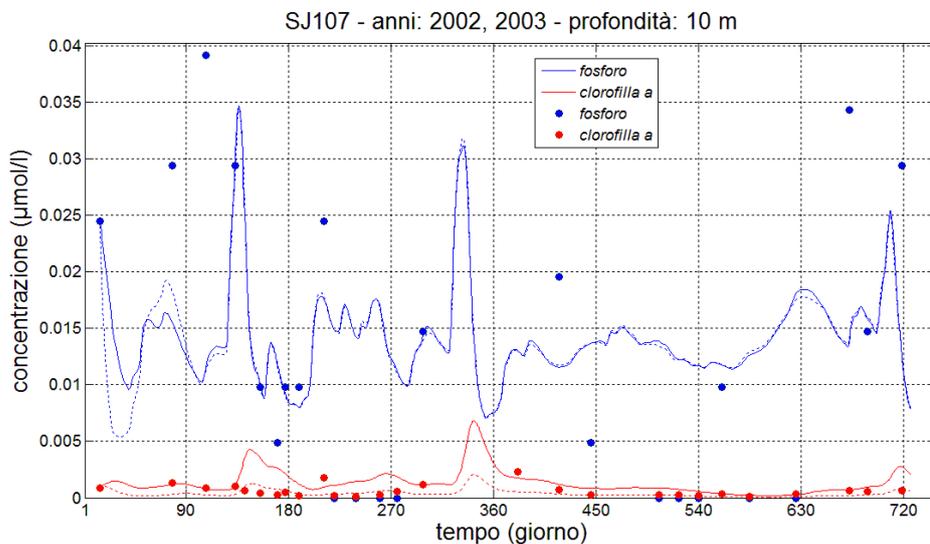


Figura 4.35 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

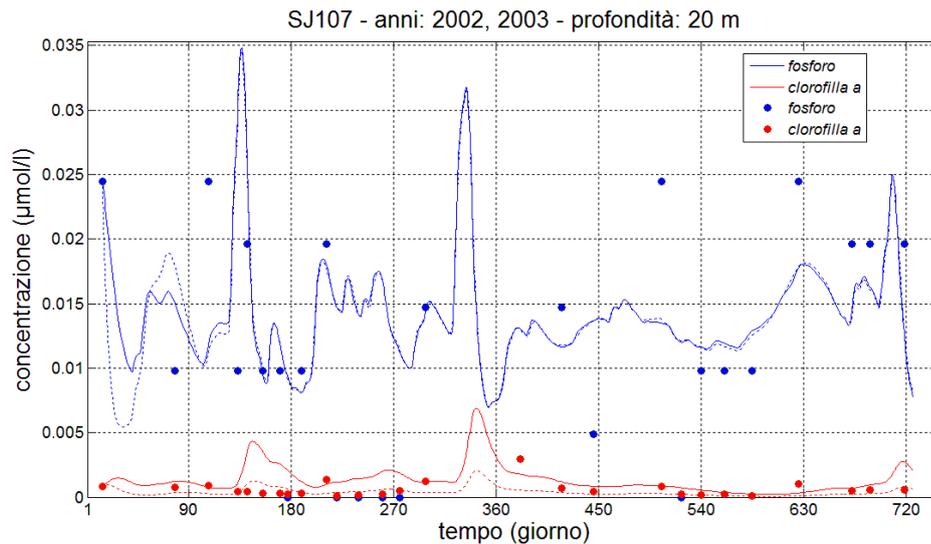


Figura 4.36 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 1 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

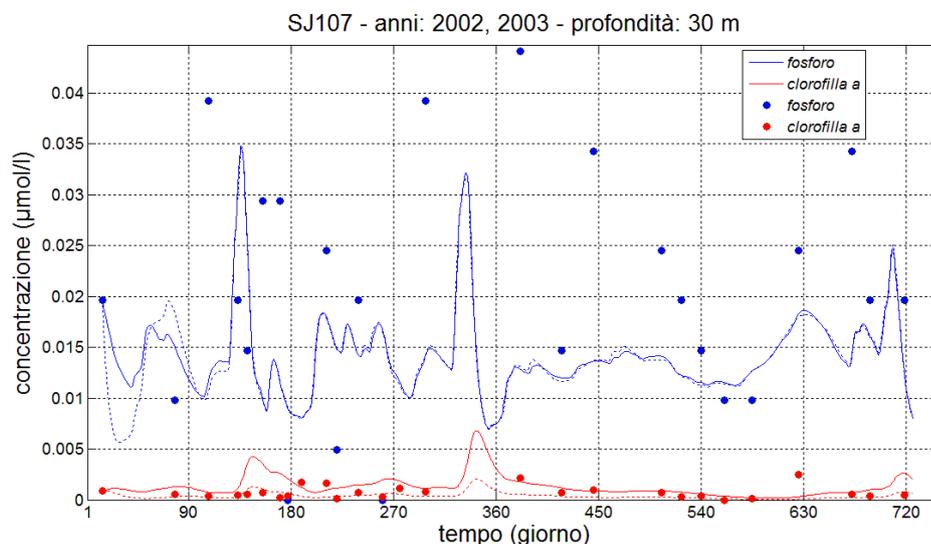


Figura 4.37 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

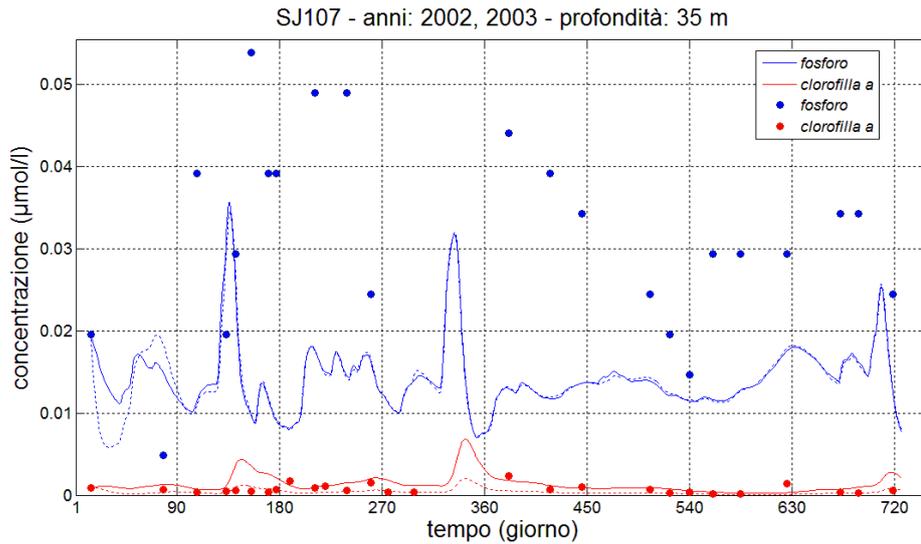


Figura 4.38 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 4 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 20$.

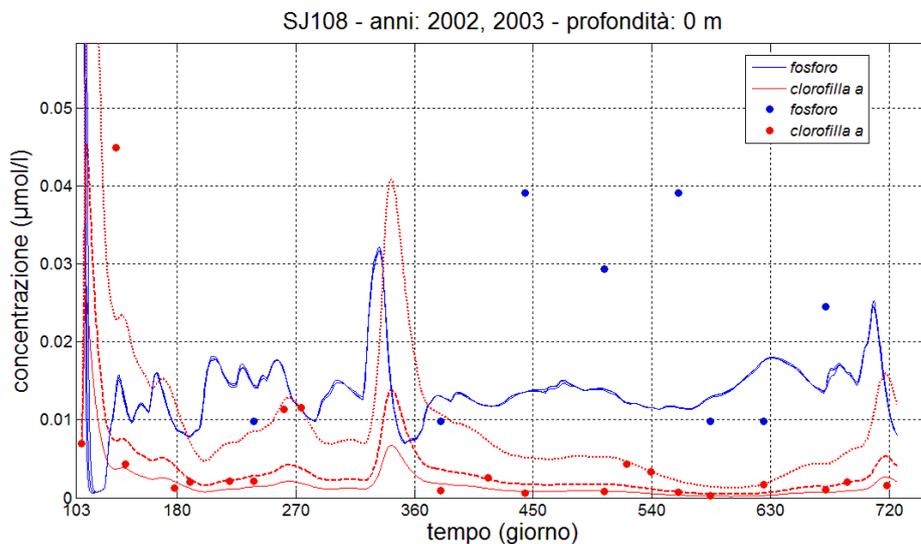


Figura 4.39 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 13 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1$.

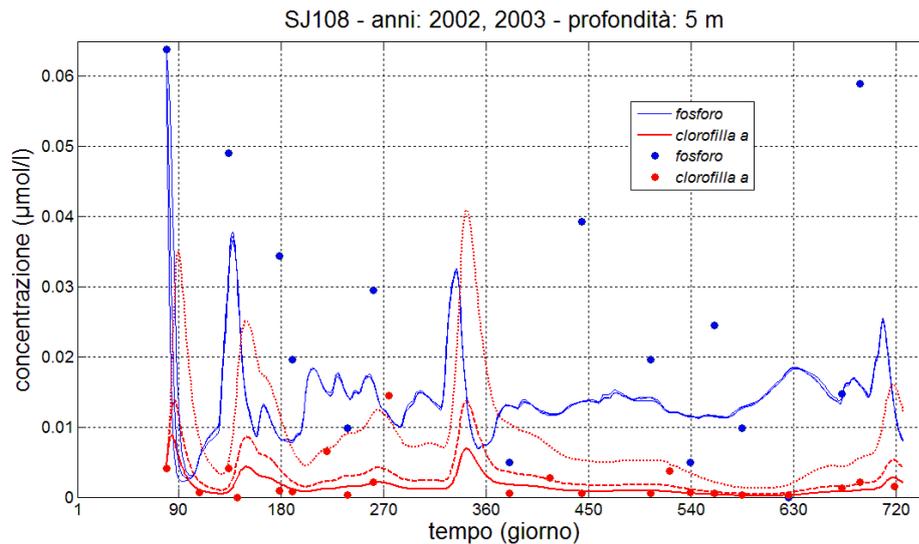


Figura 4.40 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 7 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1$.

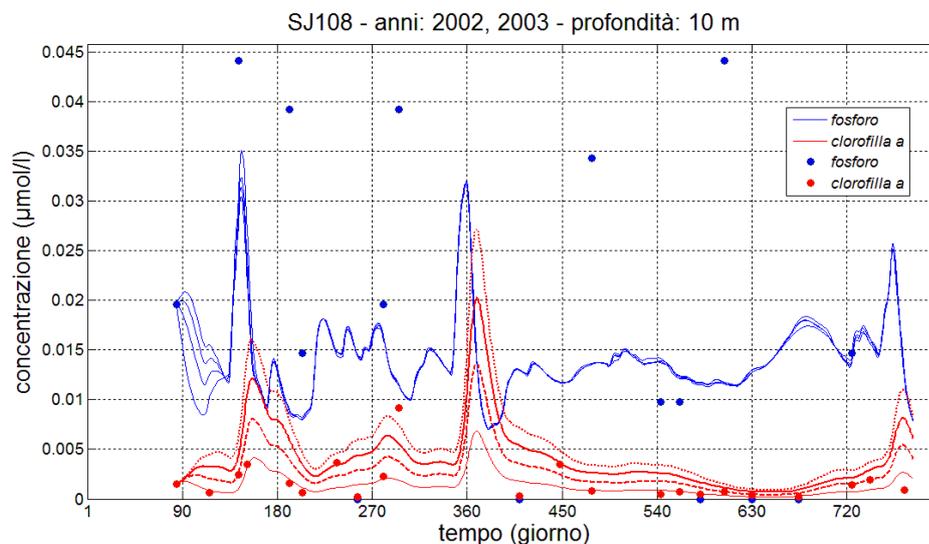


Figura 4.41 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 6 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua fine $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea continua grossa $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1.5$.

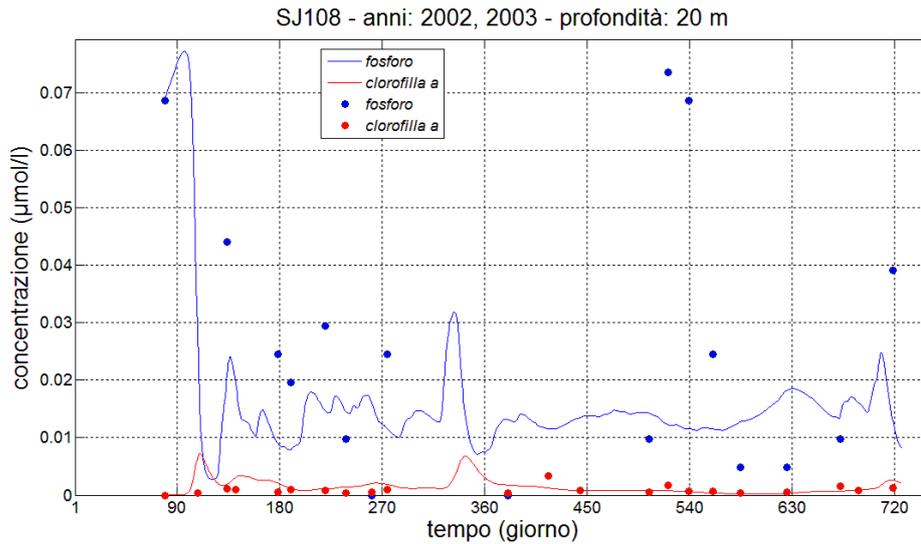


Figura 4.42 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 5 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

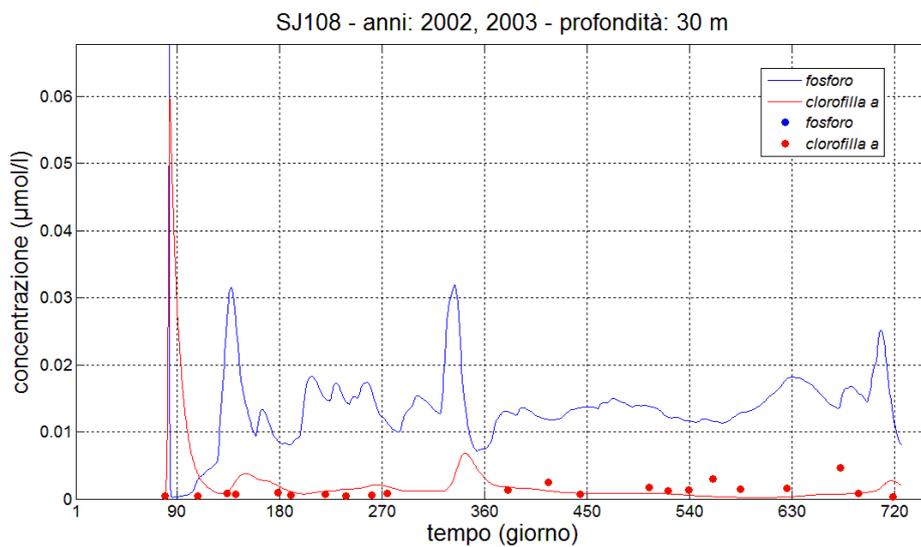


Figura 4.43 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati i dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

4.3.2 Anni 2004, 2005 e 2006

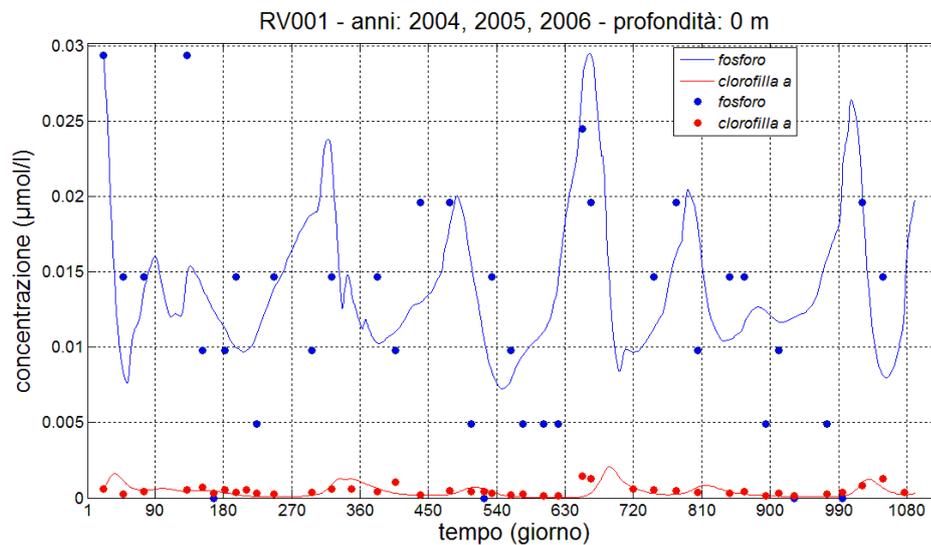


Figura 4.44 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 4 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

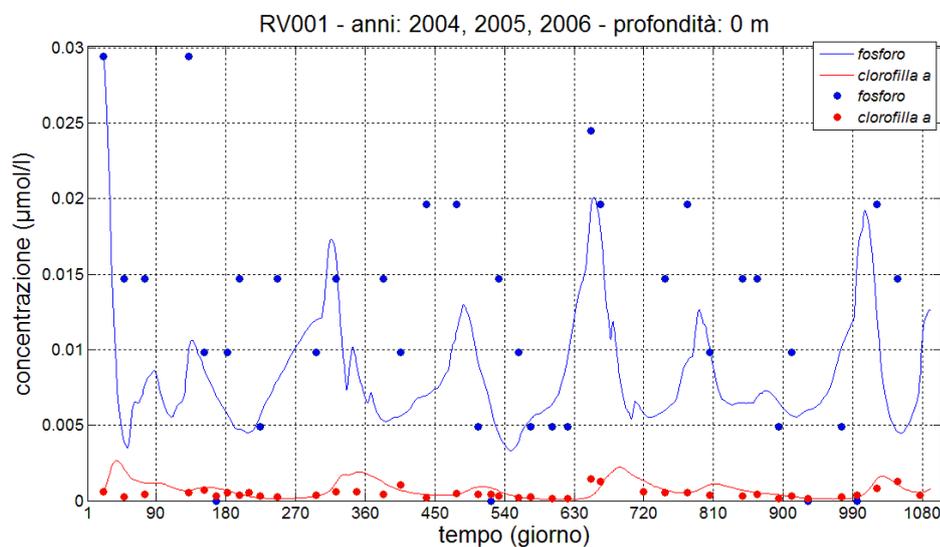


Figura 4.45 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 4 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

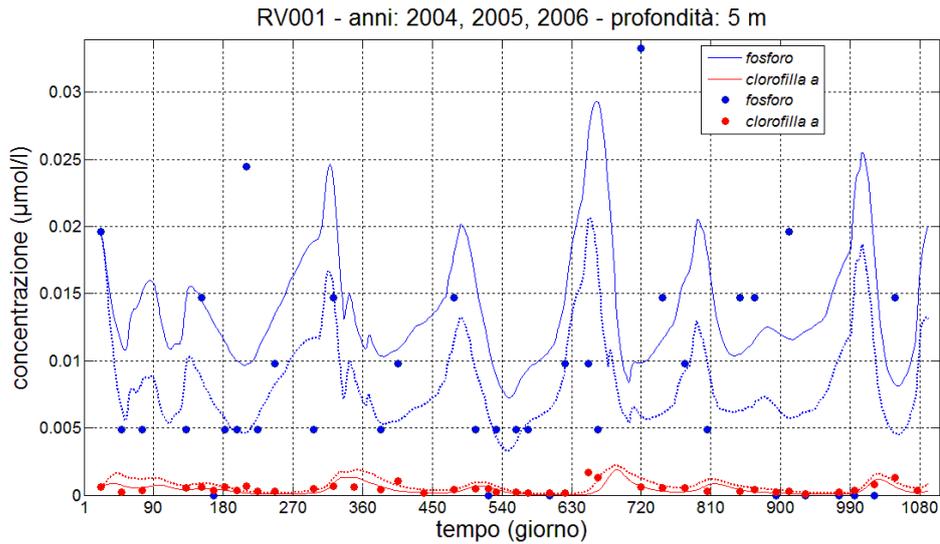


Figura 4.46 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

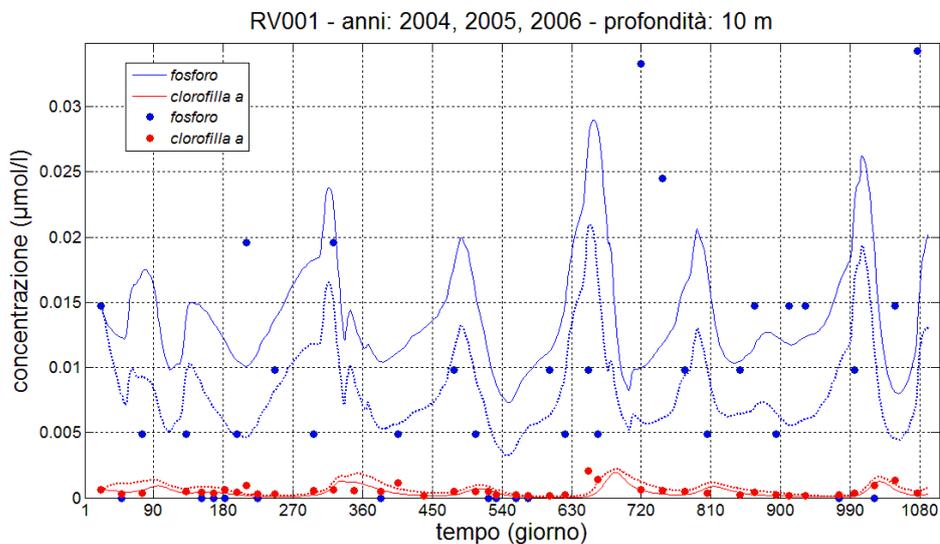


Figura 4.47 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

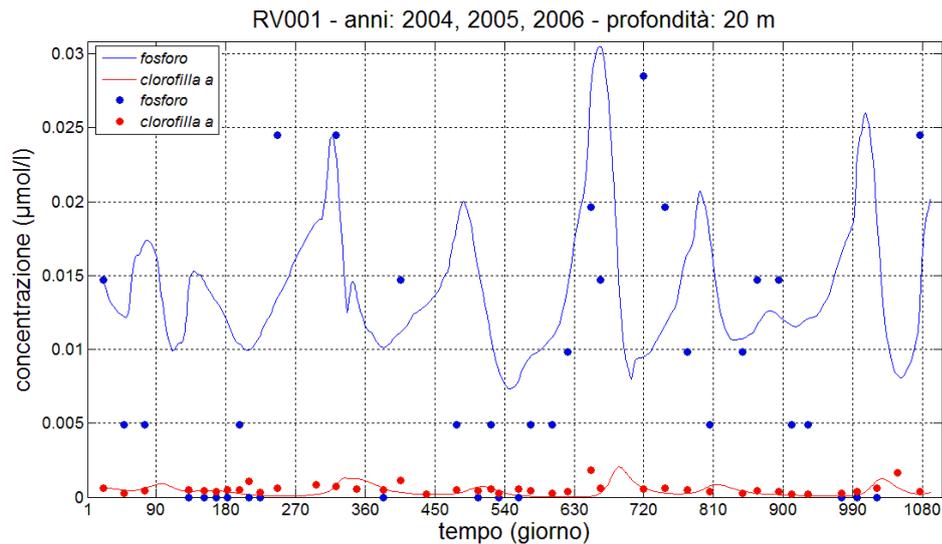


Figura 4.48 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 4 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

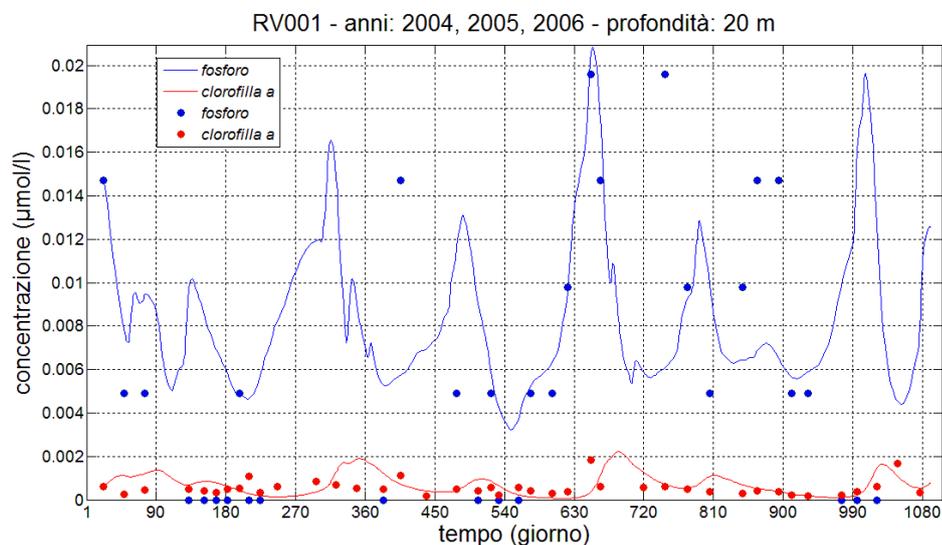


Figura 4.49 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 8 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

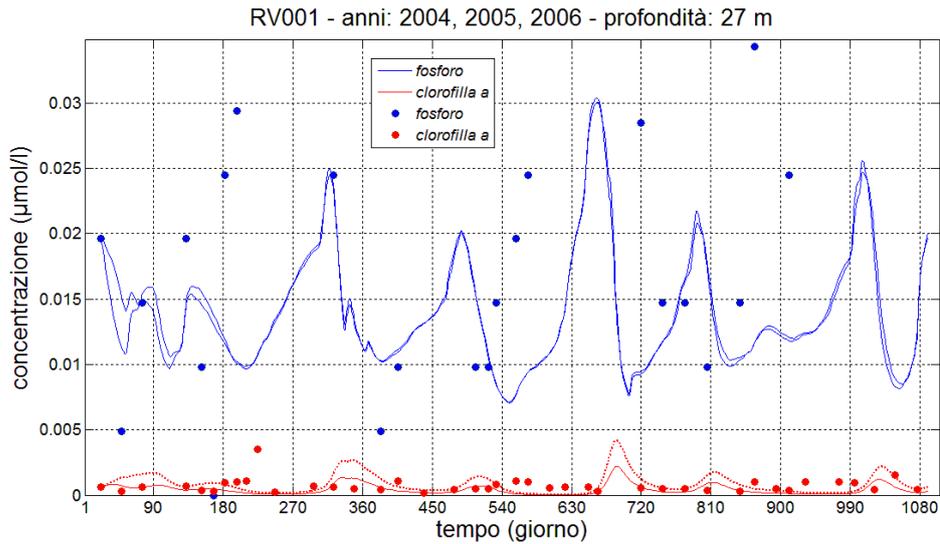


Figura 4.50 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 17 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

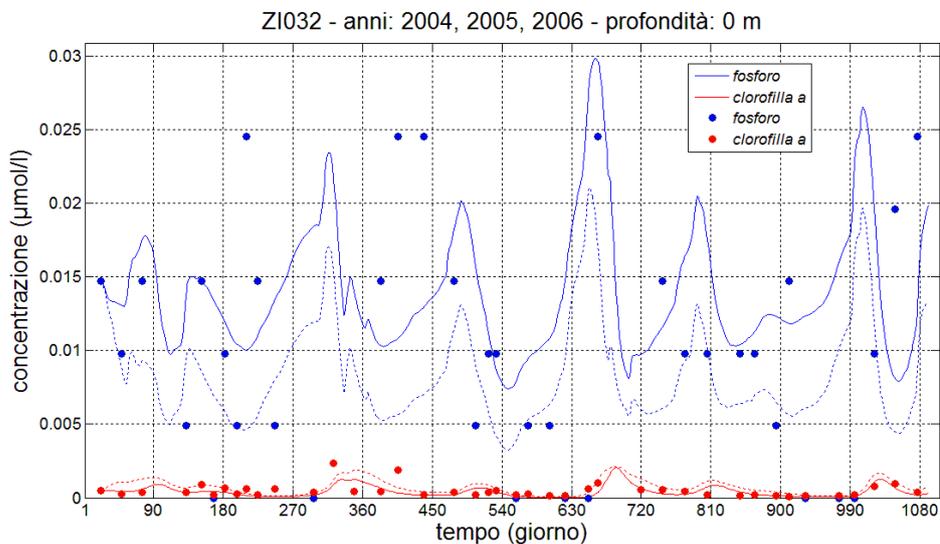


Figura 4.51 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

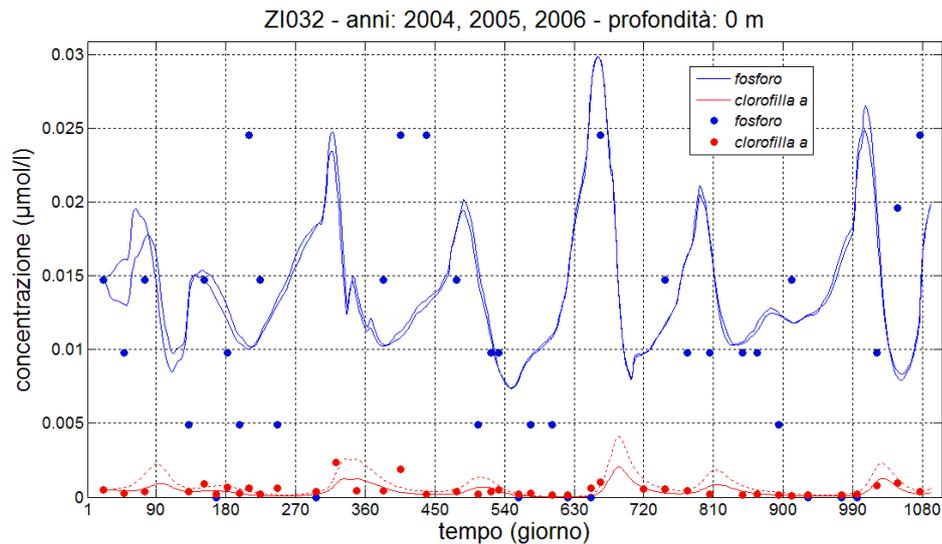


Figura 4.52 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

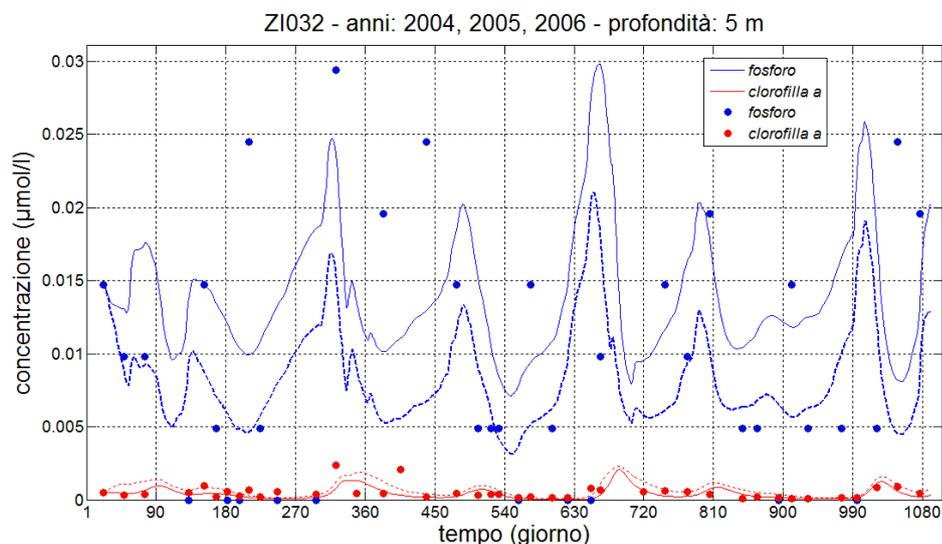


Figura 4.53 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

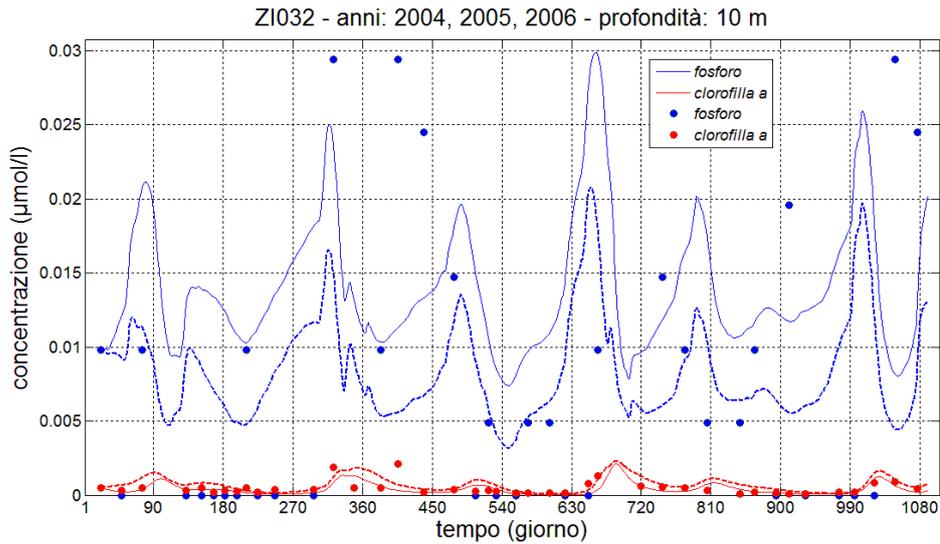


Figura 4.54 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

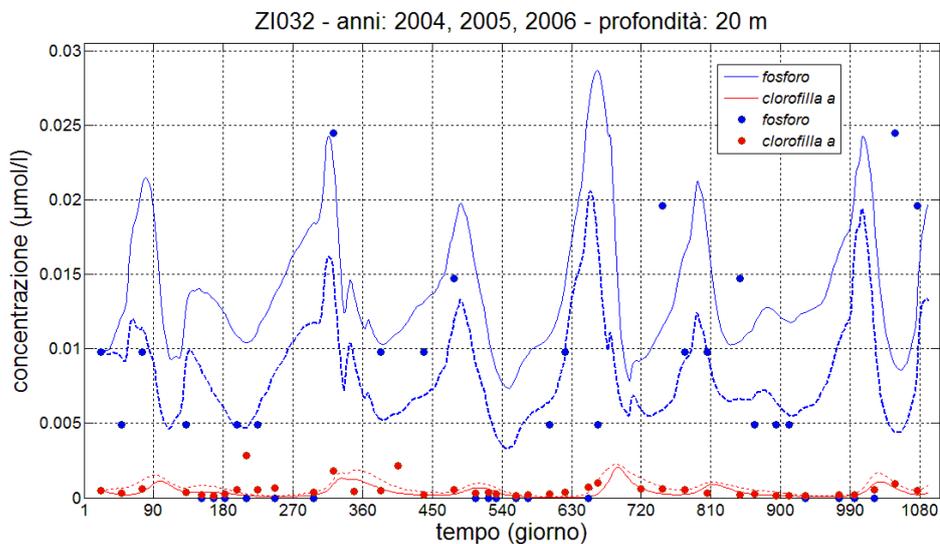


Figura 4.55 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

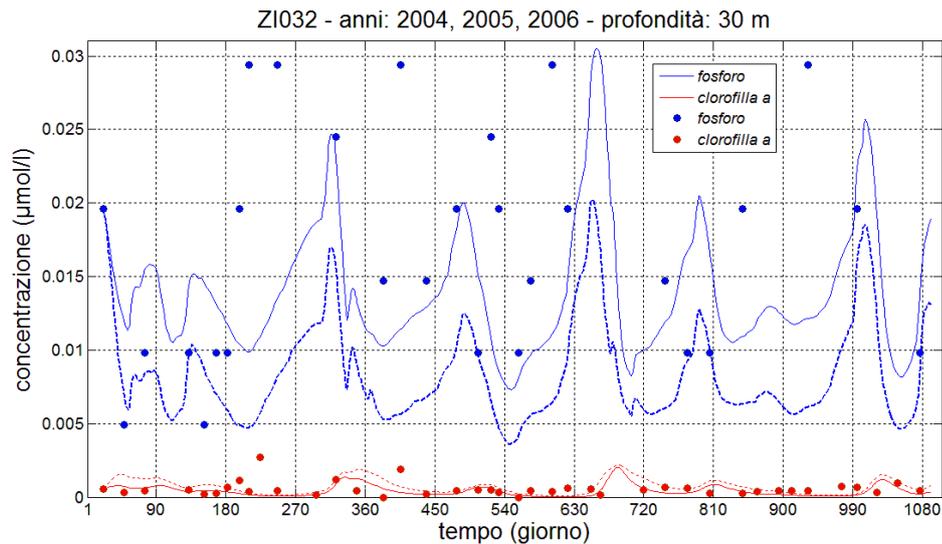


Figura 4.56 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 12 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

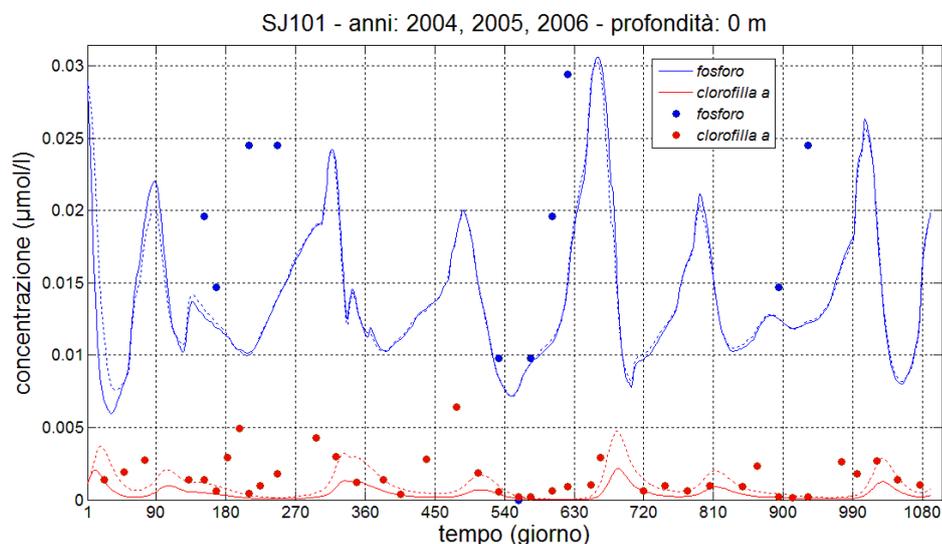


Figura 4.57 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 29 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2.5$.

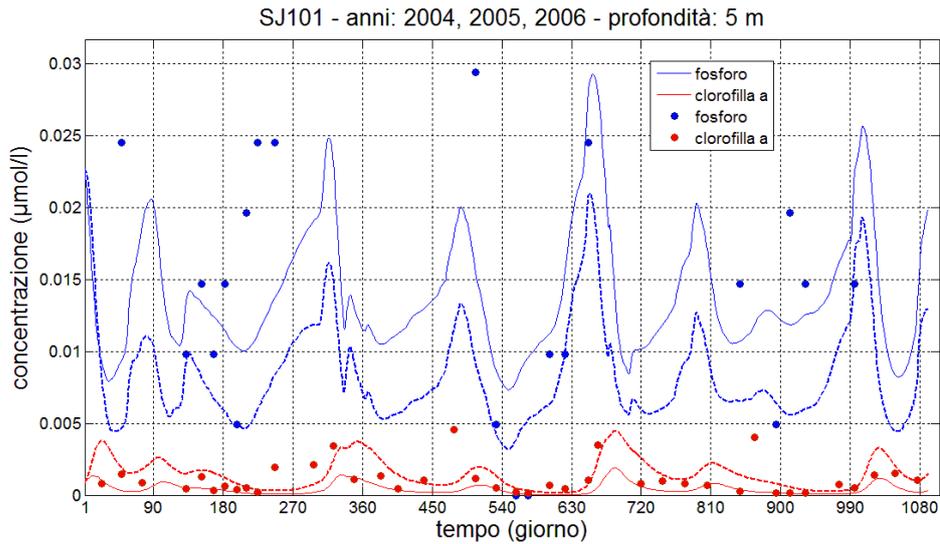


Figura 4.58 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 19 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

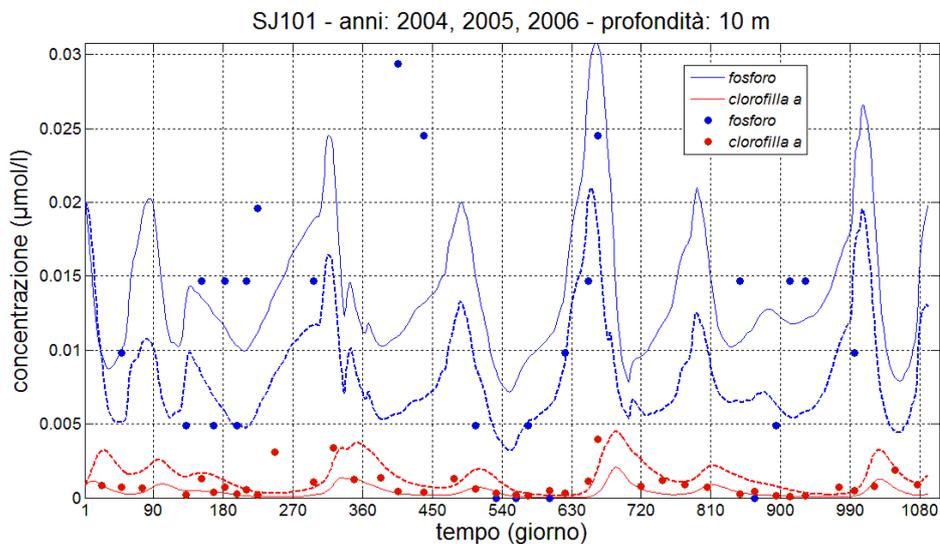


Figura 4.59 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 14 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

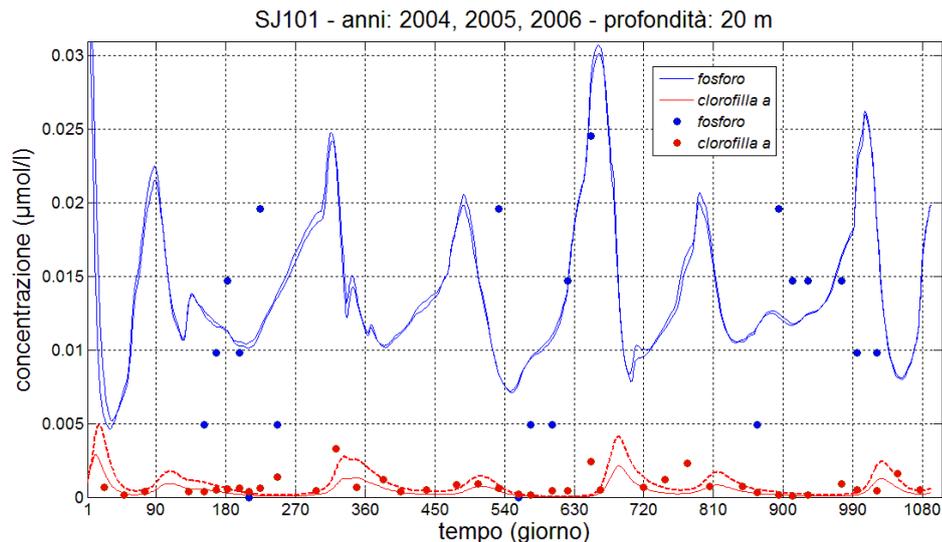


Figura 4.60 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 20 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

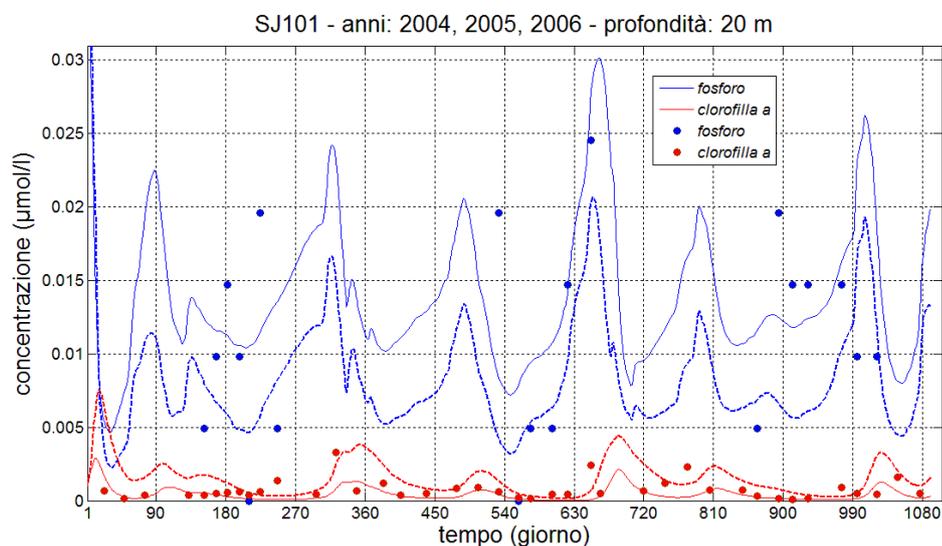


Figura 4.61 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 20 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

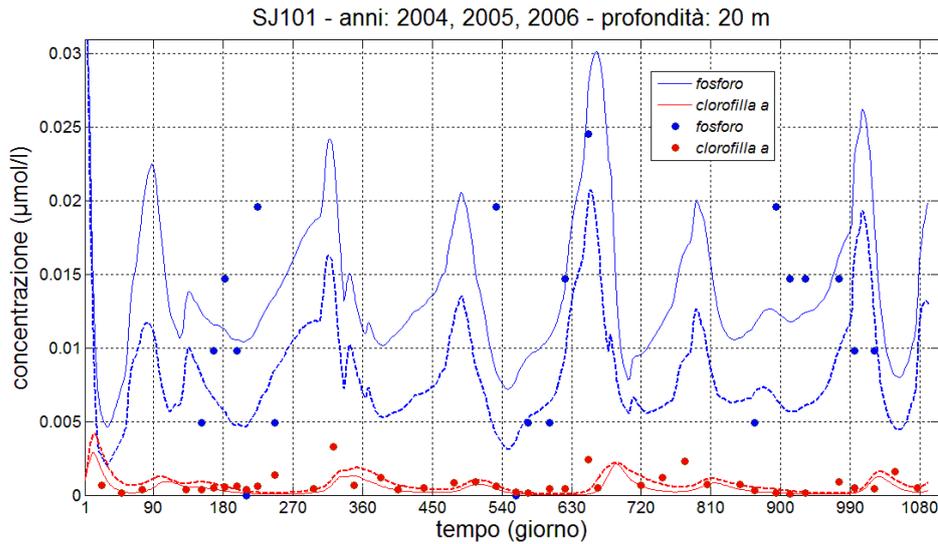


Figura 4.62 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 20 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

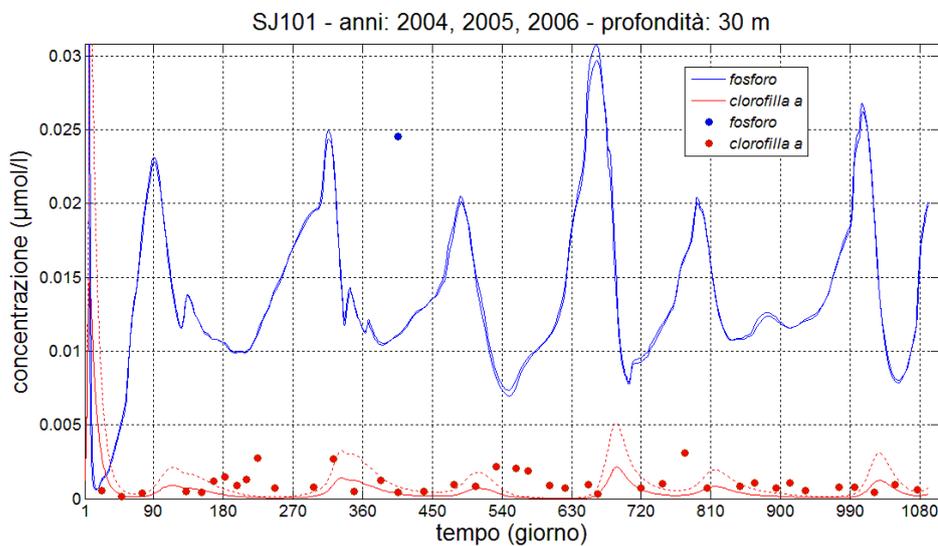


Figura 4.63 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 39 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2.5$.

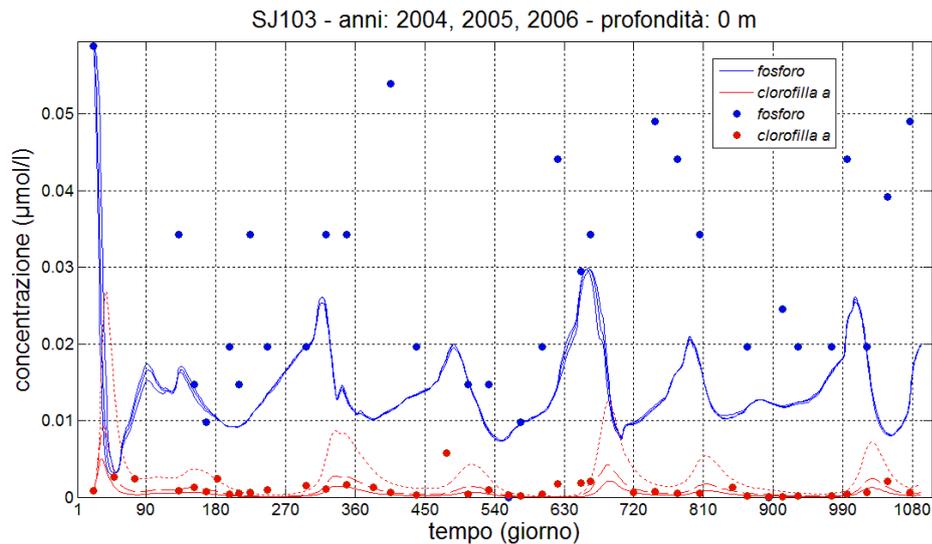


Figura 4.64 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 7 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1$.

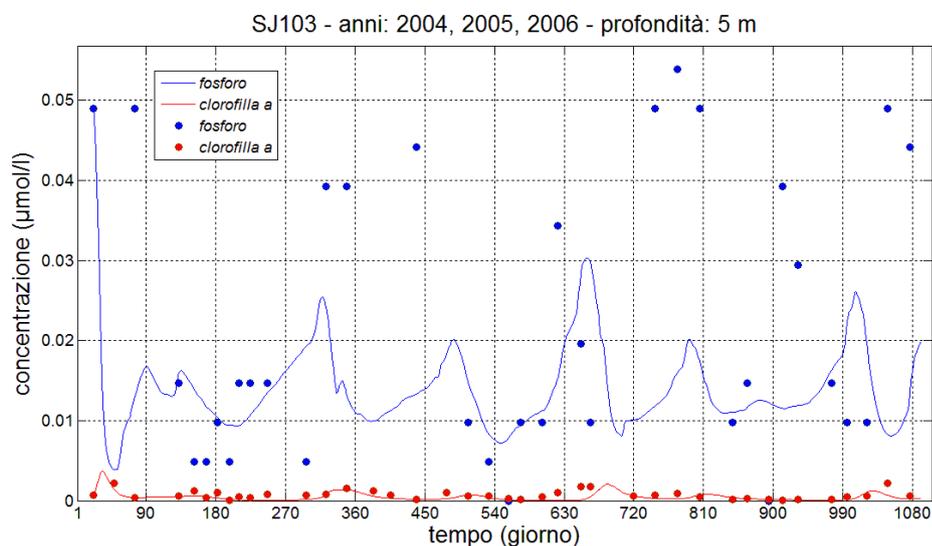


Figura 4.65 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 5 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Valori dei parametri: $m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

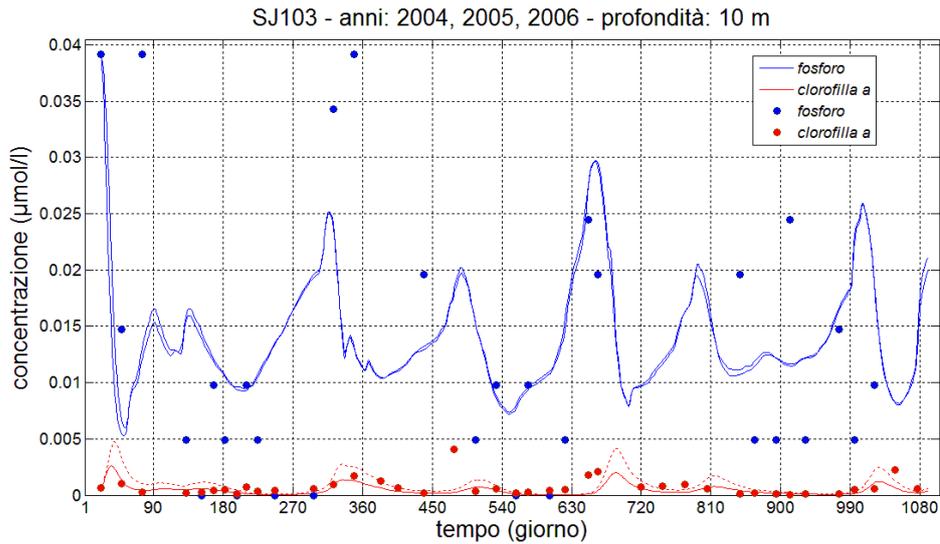


Figura 4.66 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 9 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

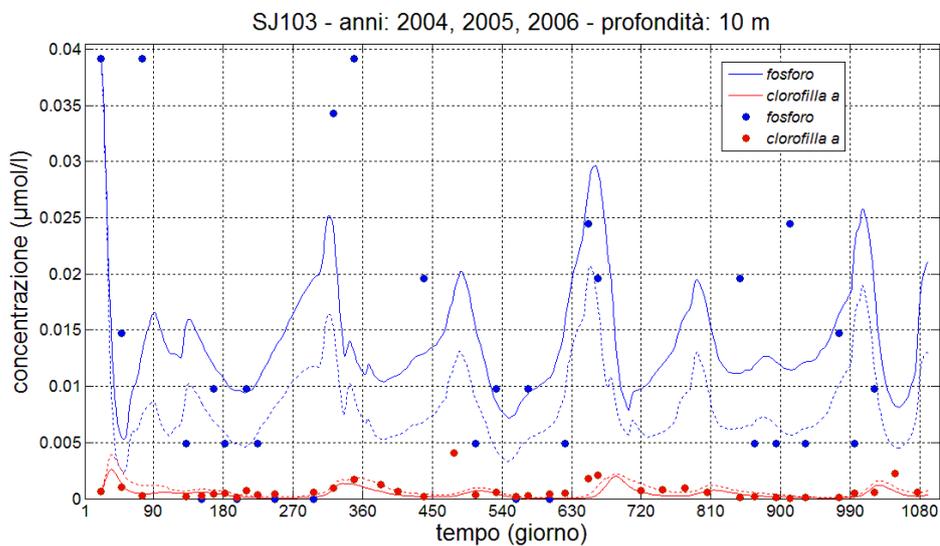


Figura 4.67 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 9 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

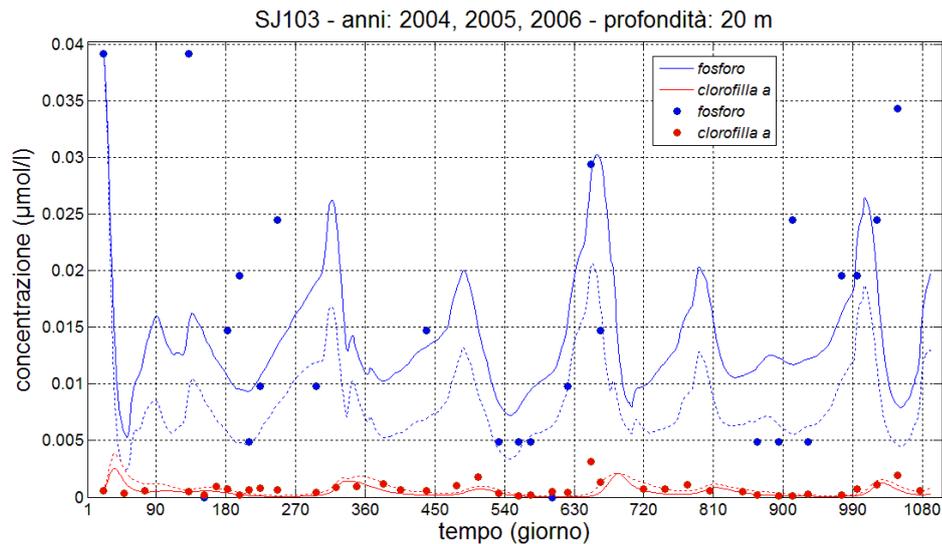


Figura 4.68 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 15 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

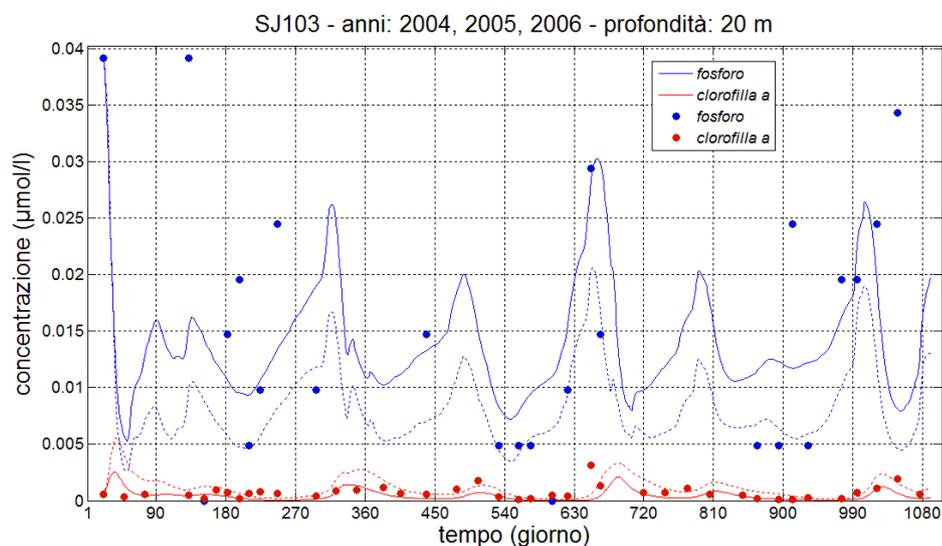


Figura 4.69 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 15 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 4$.

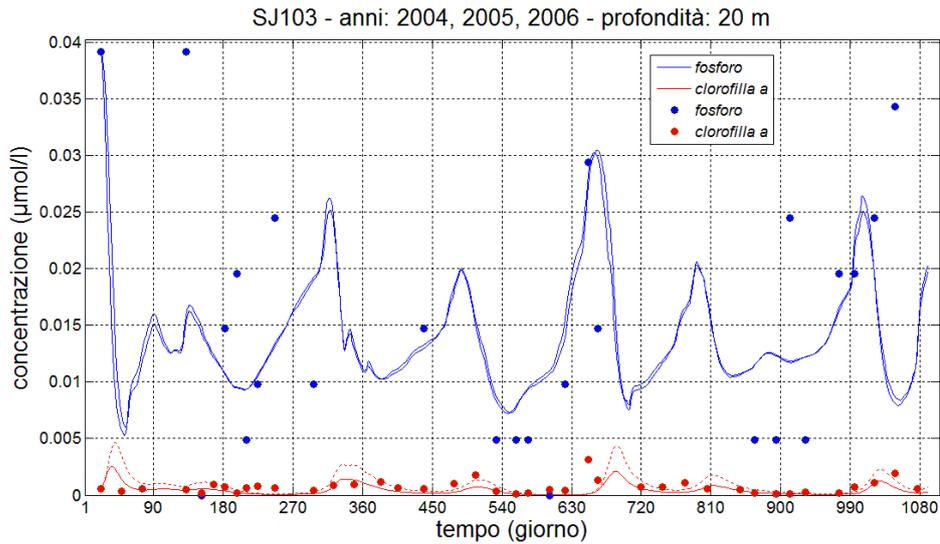


Figura 4.70 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 15 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

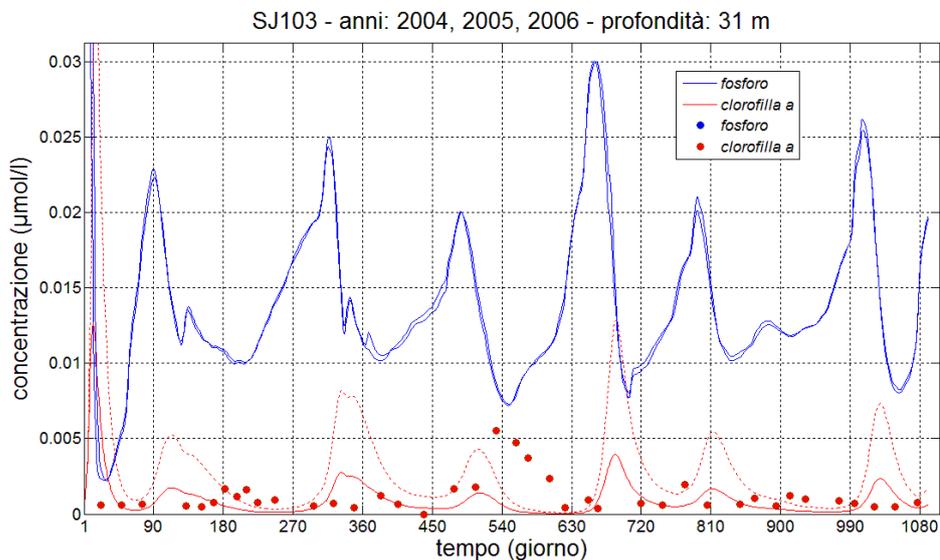


Figura 4.71 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati i dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1$.

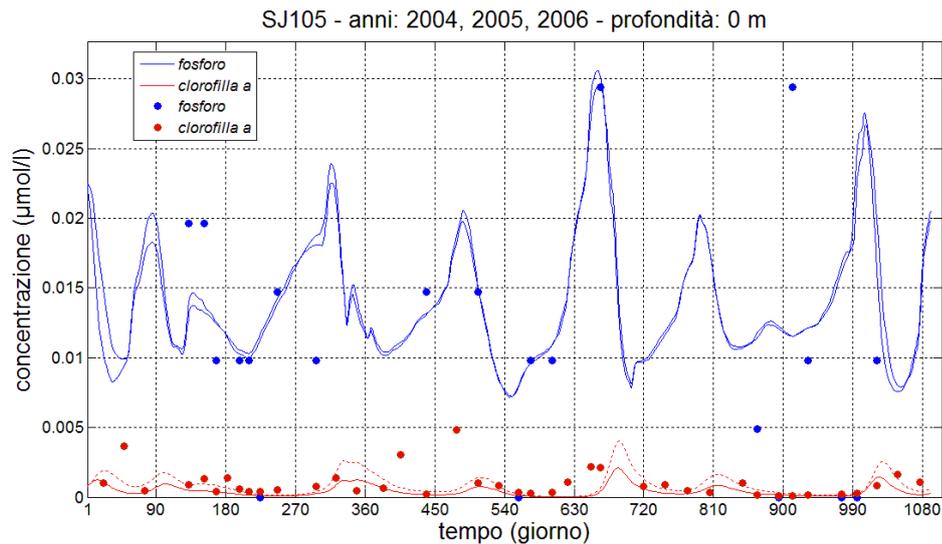


Figura 4.72 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 19 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

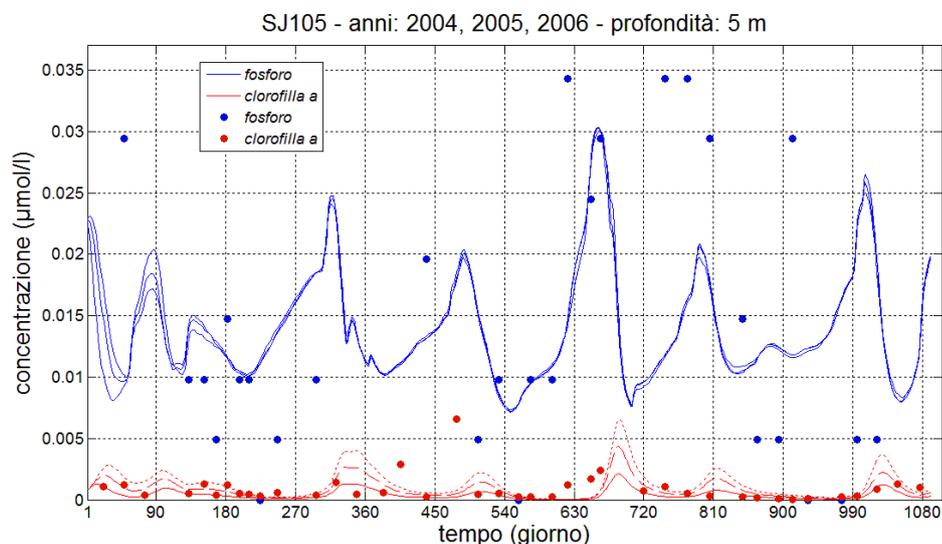


Figura 4.73 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 10 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

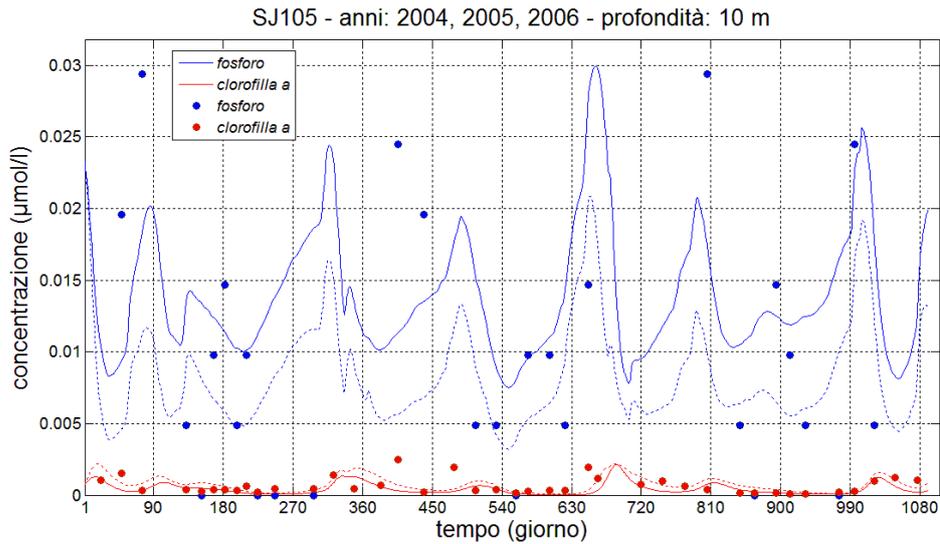


Figura 4.74 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 11 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

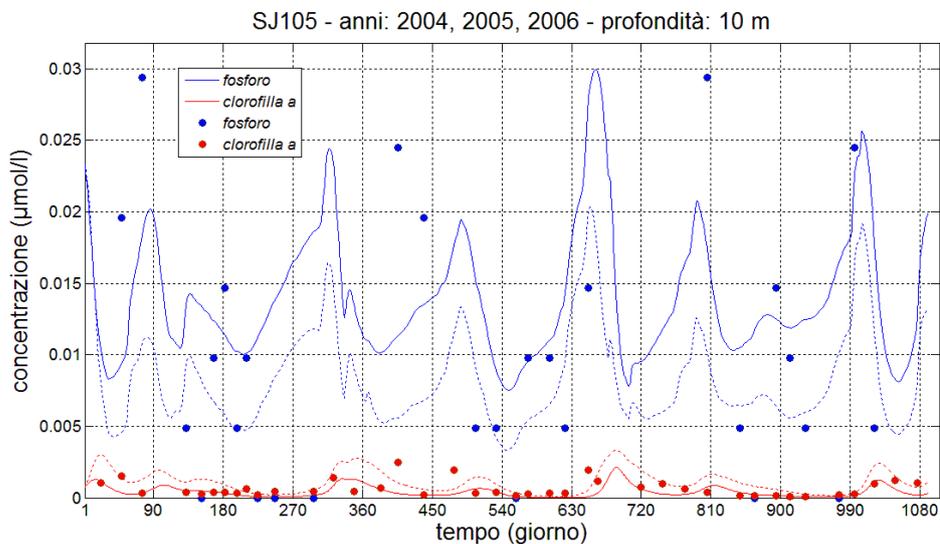


Figura 4.75 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 11 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 4$.

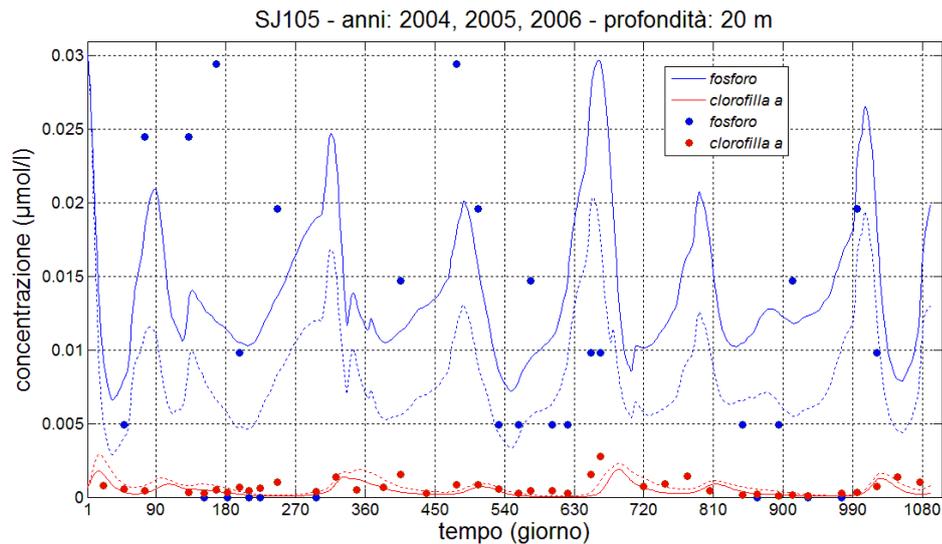


Figura 4.76 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 11 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

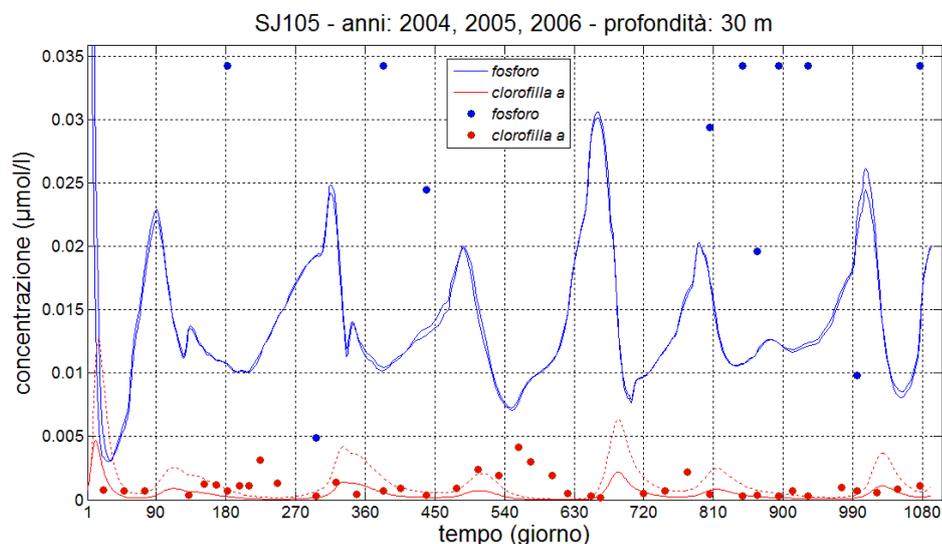


Figura 4.77 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 29 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

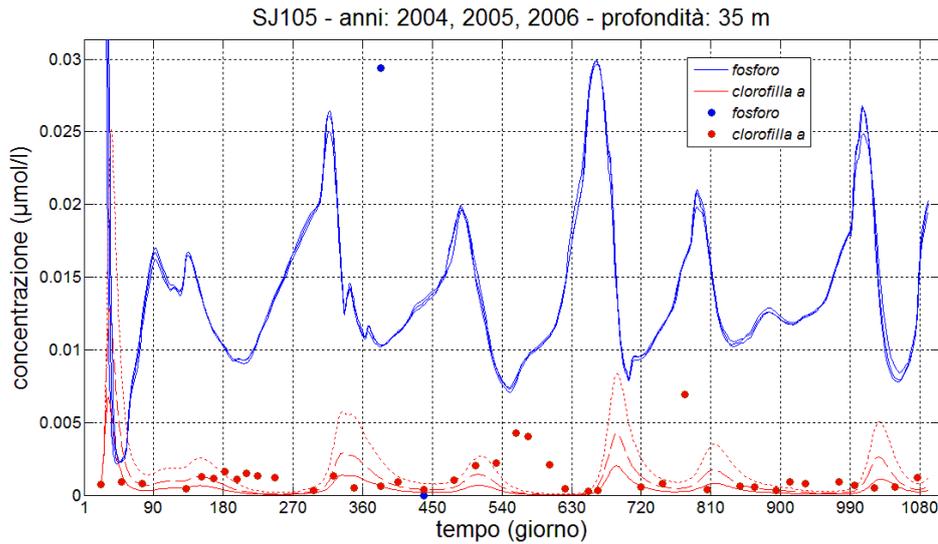


Figura 4.78 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 37 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1.5$.

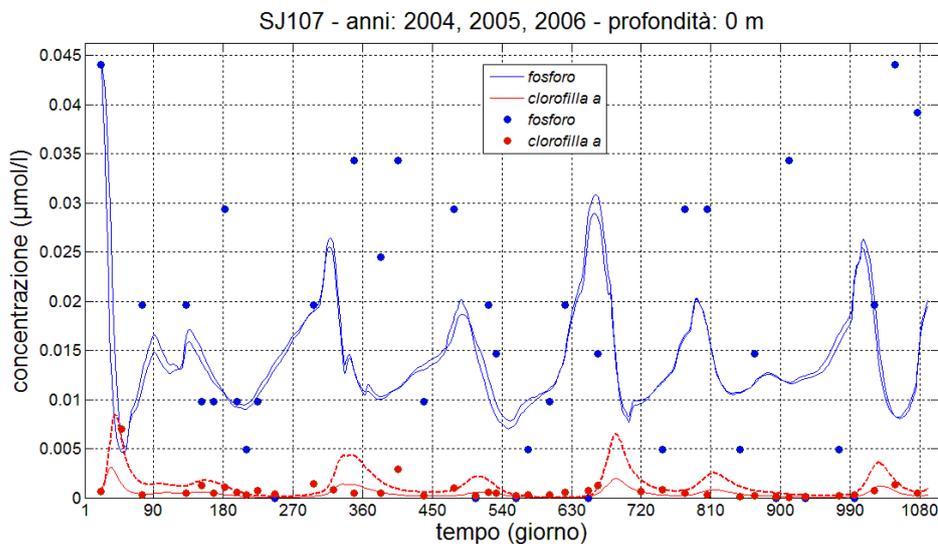


Figura 4.79 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

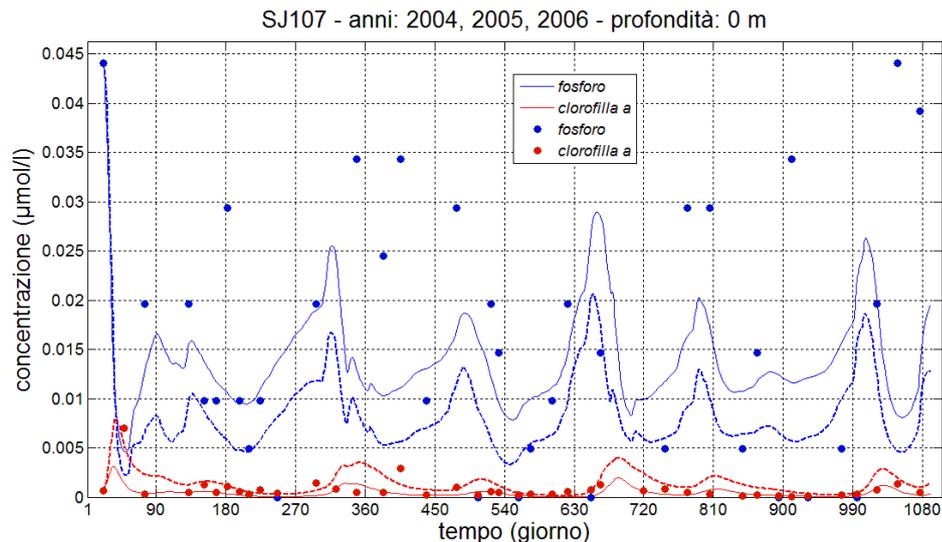


Figura 4.80 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 3 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 3.25$.

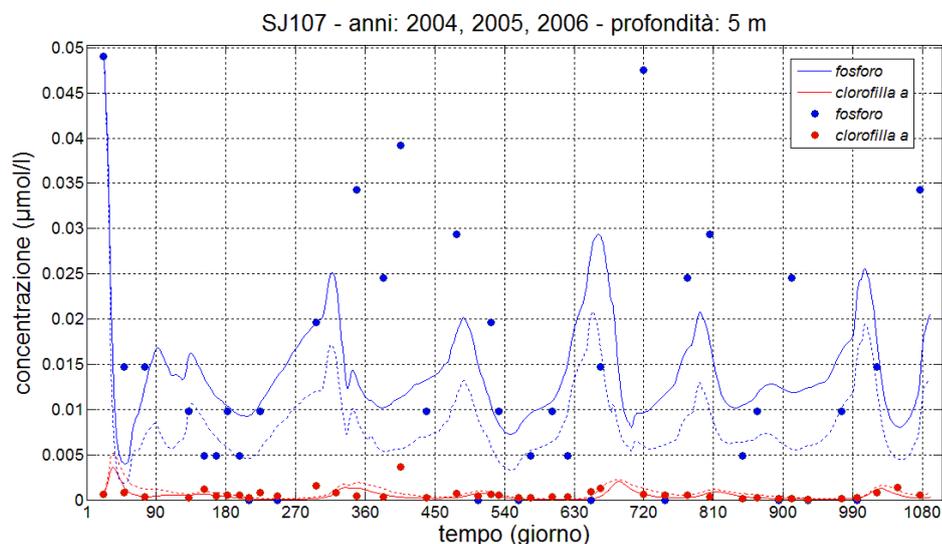


Figura 4.81 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 2 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

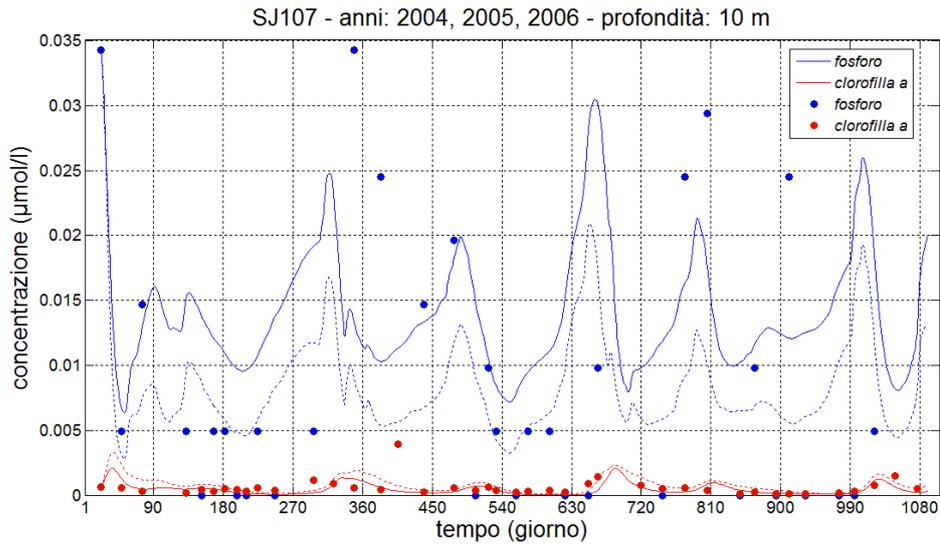


Figura 4.82 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 5 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

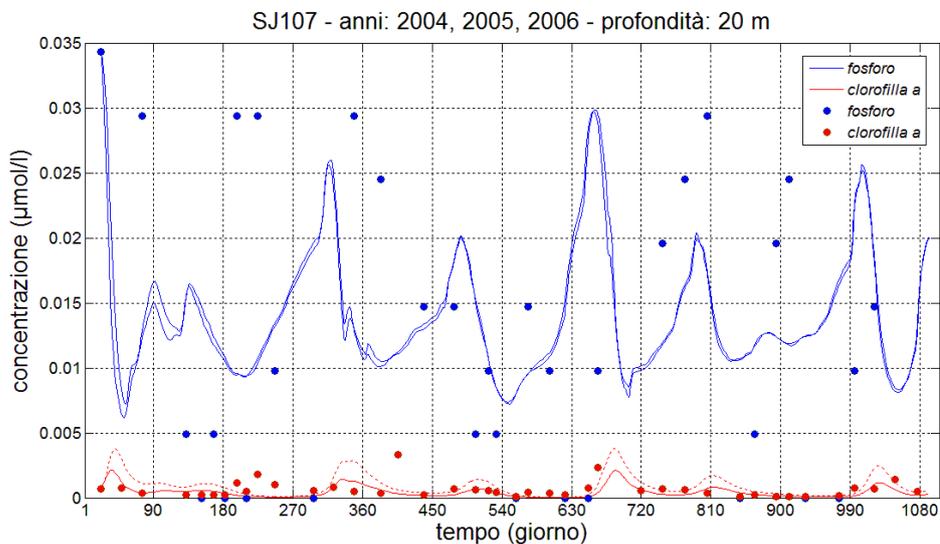


Figura 4.83 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 6 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

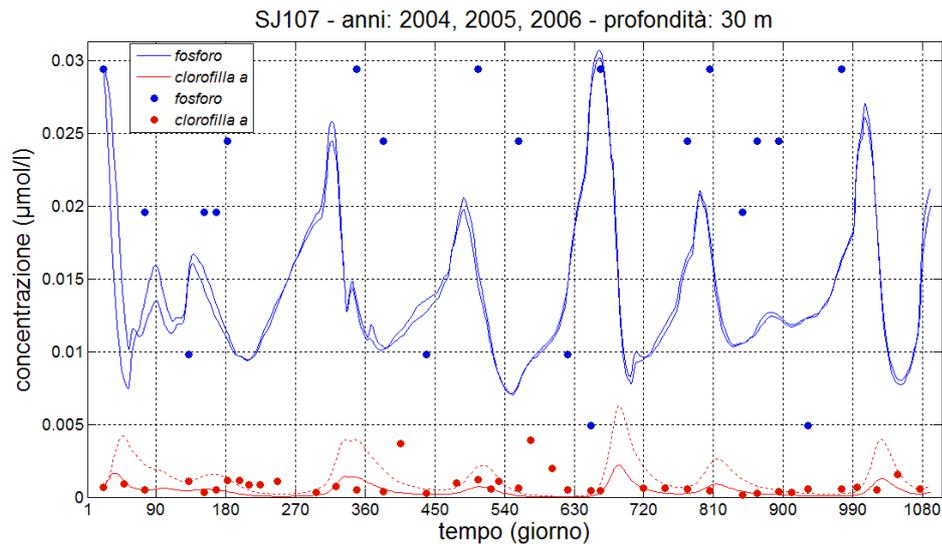


Figura 4.84 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 20 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

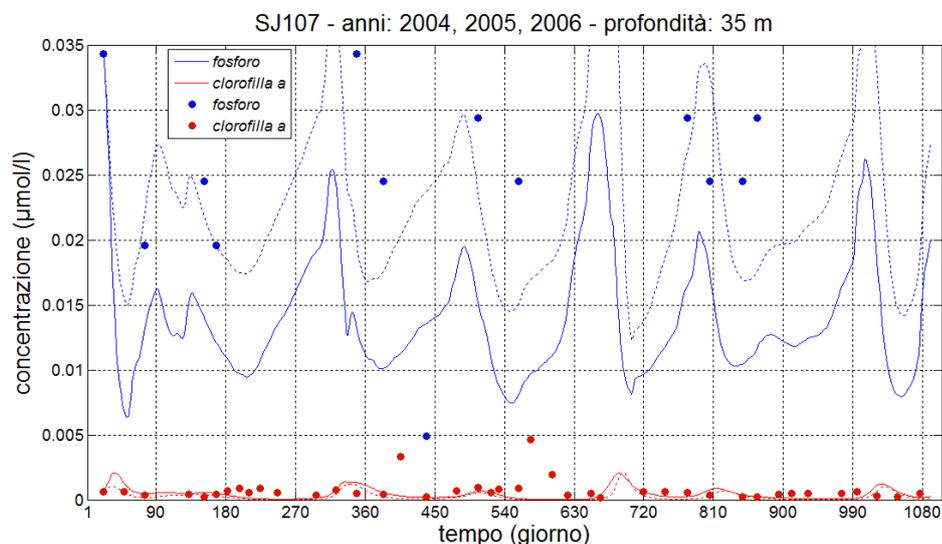


Figura 4.85 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 28 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.003 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$.

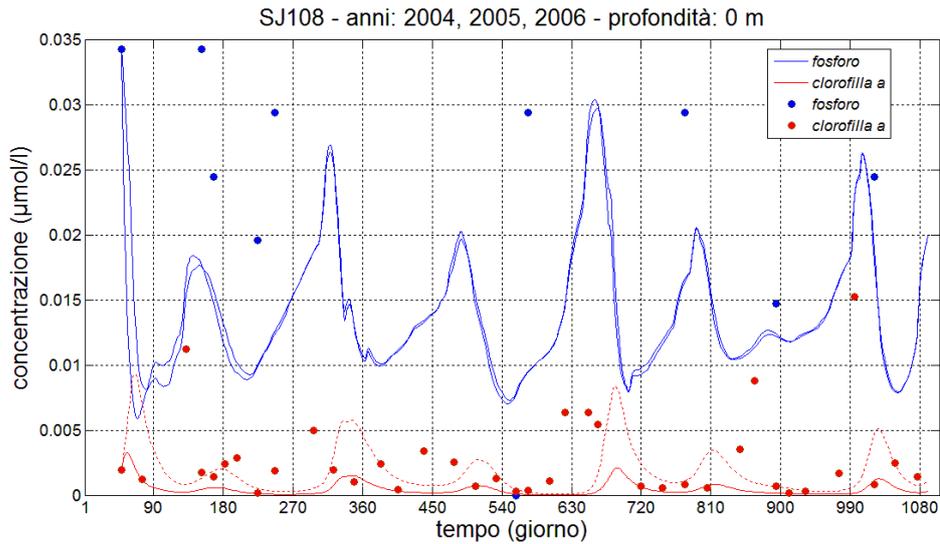


Figura 4.86 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 27 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1.5$.

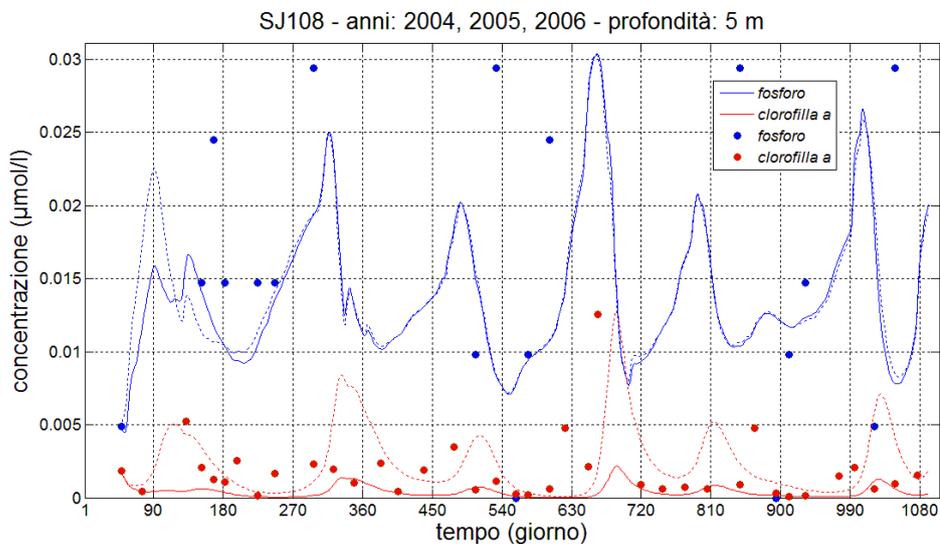


Figura 4.87 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 20 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1$.

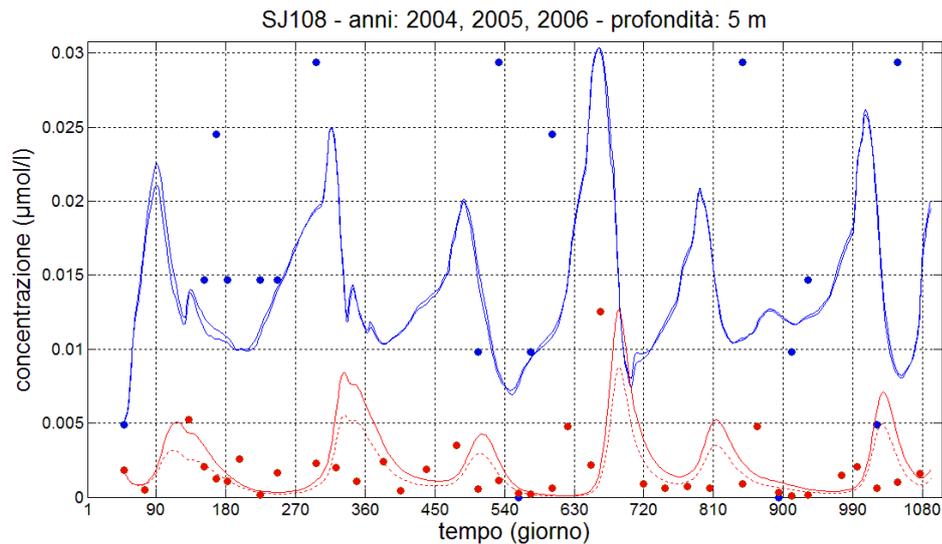


Figura 4.88 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 20 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1.5$.

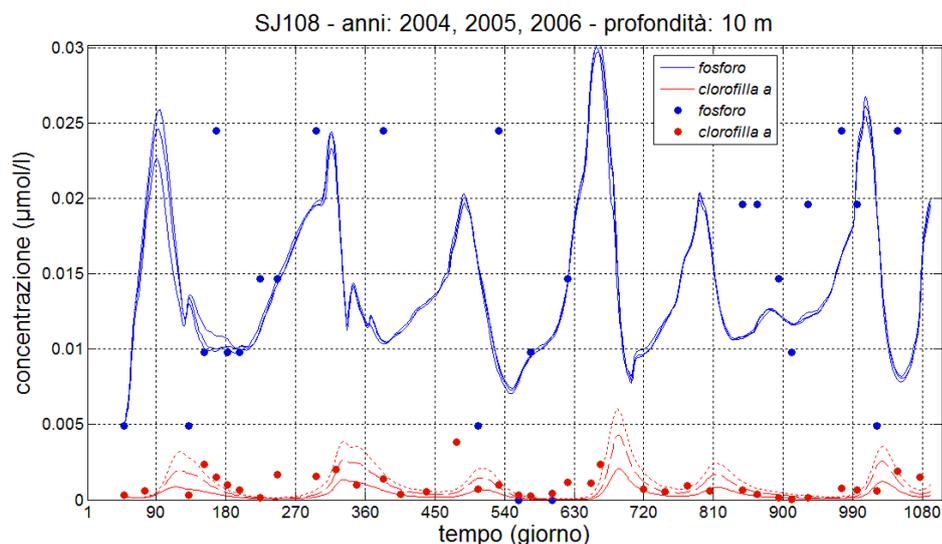


Figura 4.89 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 13 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$.

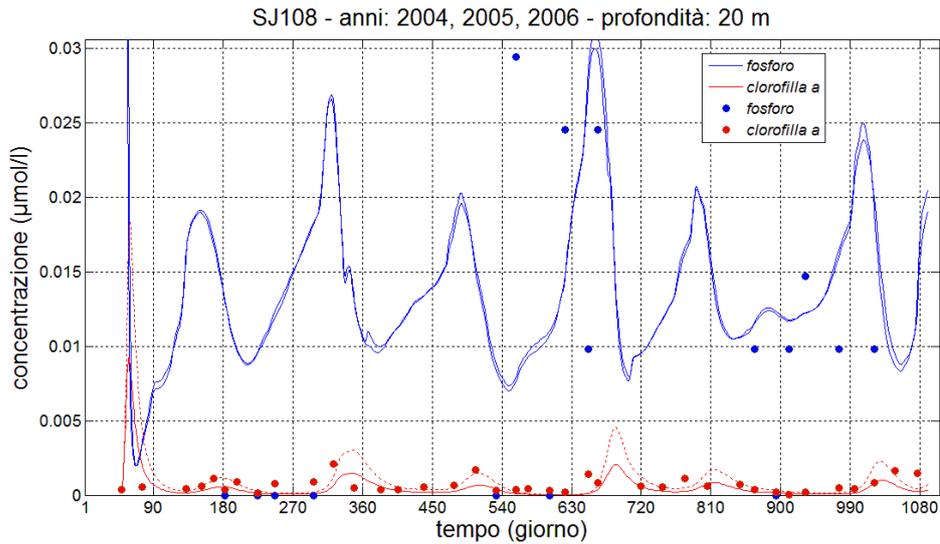


Figura 4.90 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati 21 dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$.

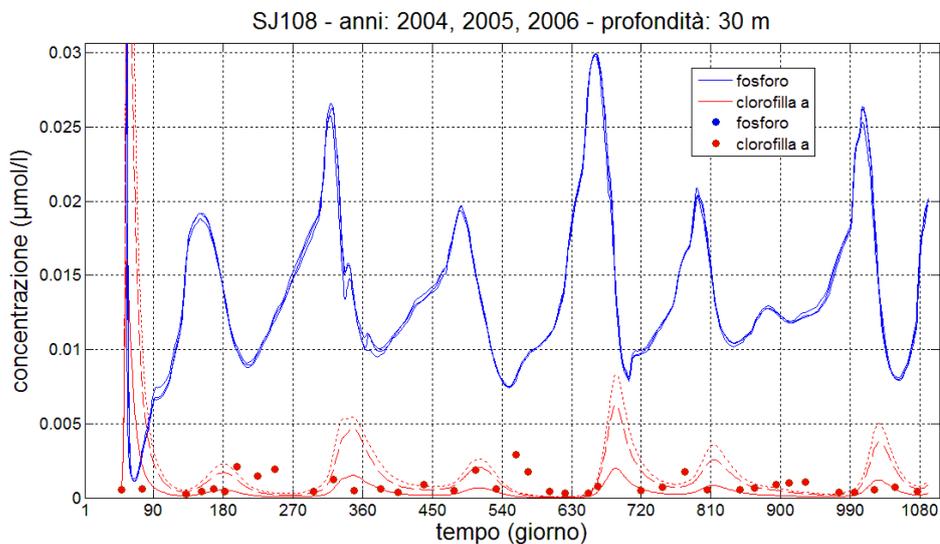


Figura 4.91 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati i dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 2$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1.5$.

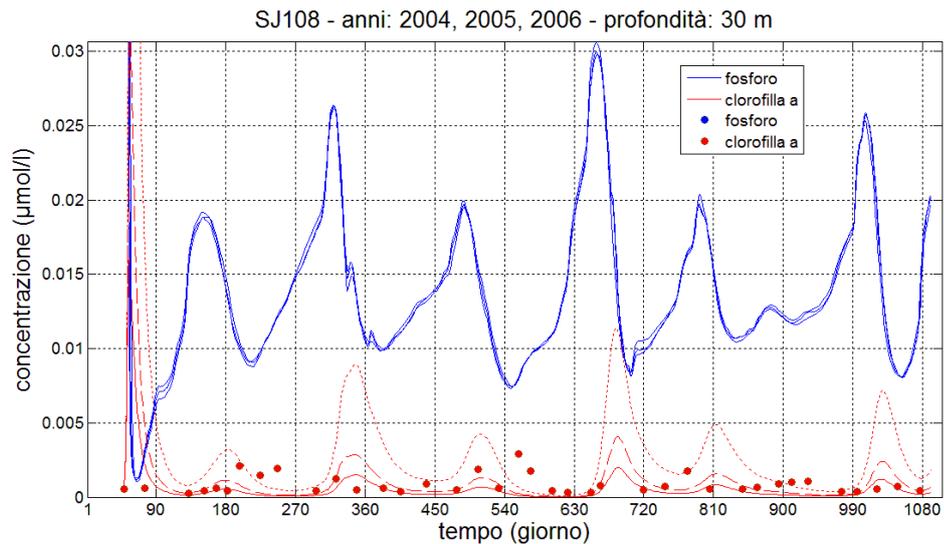


Figura 4.92 Confronto tra gli andamenti delle concentrazioni di fosforo e clorofilla *a* forniti dal modello (linee) e i dati reali (punti). Non sono riportati i dati relativi al fosforo perché maggiori della massima concentrazione rappresentata. Le diverse coppie di linee corrispondono a diversi valori dei parametri m e c : linea continua $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 6$; linea tratteggiata $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 3$; linea tratteggiata a tratti brevi $\rightarrow m = 0.005 \text{ h}^{-1}$, $c = 1$.

Conclusioni

Nella presente tesi abbiamo sviluppato un modello che descrive la dinamica del fitoplancton in un lago. Si tratta di un modello risorsa-consumatore nel quale la risorsa è rappresentata da quel nutriente che è limitante per la crescita del fitoplancton. Il lago è dotato di un immissario e di un emissario. Il primo rappresenta l'unica fonte di nutriente, mentre attraverso il secondo il nutriente esce dal lago. L'estensione al caso con più immissari e più emissari è immediata. Il modello descrive la dinamica del sistema nutriente-fitoplancton in un qualsiasi corpo d'acqua in cui la crescita della disponibilità di nutriente è dovuta agli apporti dall'esterno del corpo d'acqua e la diminuzione della disponibilità è dovuta ai deflussi e al consumo da parte del fitoplancton. Pertanto, oltre ad un lago vero e proprio, il modello può essere applicato, per esempio, ad un chemostato, un dispositivo di laboratorio nel quale il fitoplancton può essere coltivato in maniera controllata. Il modello può anche essere utilizzato per descrivere la dinamica del fitoplancton marino in una laguna oppure in un bacino semichiuso. In questo caso le fonti di nutriente possono essere sia i fiumi che gli scarichi urbani e industriali. L'Alto Adriatico è appunto un bacino semichiuso e perciò abbiamo potuto applicare ad esso il nostro modello. Come l'unico immissario abbiamo preso il fiume Po dato che la maggior parte di nutrienti immessi nell'Alto Adriatico proviene da esso. Il deflusso di nutrienti avviene poiché il bacino è collegato con il resto dell'Adriatico. Abbiamo schematizzato ciò con un emissario avente la stessa portata del Po dato che il volume dell'Alto Adriatico non varia in seguito all'afflusso del Po. Per tutti i parametri del modello, tranne uno, abbiamo trovato i valori in letteratura. Per quanto riguarda il parametro mancante, e cioè il tasso di assorbimento massimo del nutriente da parte del fitoplancton, abbiamo proposto un ragionamento per ricavarne il valore.

Abbiamo verificato la bontà del modello nel caso dell'Alto Adriatico eseguendo simulazioni in *Matlab*. I risultati sono stati confrontati con i dati reali relativi a sette stazioni di campionamento. Siamo giunti alla conclusione che il modello approssima bene il sistema reale. Siccome il confronto è stato fatto con una notevole quantità di dati, possiamo assumere i valori scelti per i parametri del

modello come valori universali per tutto l'Alto Adriatico. Ovviamente, utilizzando valori diversi l'approssimazione è risultata migliore localmente, cioè per una particolare stazione in un particolare periodo.

Il nostro modello può essere utilizzato per predire la dinamica del fitoplancton nell'Alto Adriatico dalla conoscenza dei quantitativi di nutriente limitante portati a mare dal Po, oppure per controllare la crescita del fitoplancton controllando tali quantitativi.

Bibliografia

- [1] I. Pojed, S. Kveder, “Investigation of nutrient limitation of phytoplankton production in northern Adriatic”, *Rapp. P.-V. Reun. Comm. Int. Mer Mediterr.*, vol. 24, pp. 47-48, 1977.
- [2] T. Tyrrell, “The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production”, *Nature*, vol.400, pp. 525-531, August 1999.
- [3] H. S. Findlay, A. Yool, M. Nodale, J. W. Pitchford, “Modelling of autumn plankton bloom dynamics”, *Journal of Plankton Research*, vol. 28, n. 2, pp. 209-220, 2006.
- [4] A. C. Redfield, “On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton”, in *The James Johnstone Memorial Volume*, Liverpool: Liverpool University Press, 1934, pp. 176-192.
- [5] A. C. Redfield, “The biological control of chemical factors in the environment”, *American Scientist*, vol. 46, pp. 205-221, 1958.
- [6] A. C. Redfield, B. H. Ketchum, F. A. Richards, “The influence of organisms on the composition of sea water”, in N. M. Hill (ed.), *The sea*, vol. 2, New York and London: Wiley, 1963, pp. 27-77.
- [7] D. Degobbis, “Stoichiometric Model of Nutrient Cycling in the Northern Adriatic Sea and its Relations to Regeneration Processes”, *Mar. Chem.*, vol. 29: pp. 235-253, 1990.
- [8] M. D. Krom, N. Kress, S. Brenner, L. I. Gordon, “Phosphorus limitation of primary production in the eastern Mediterranean sea”, *Limnol. Oceanogr.*, vol 36, pp. 424-432, 1991.

- [9] T. F. Thingstad, U. L. Zweifel, F. Rassoulzadegan, P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwest Mediterranean”, *Limnol. Oceanogr.*, vol. 43, pp. 88-94, 1998.
- [10] D. Degobbi, M. Gilmartin, “Nitrogen, phosphorus and silicon budgets for the northern Adriatic Sea”, *Oceanol. Acta*, vol. 13, pp. 31-45, 1990.
- [11] D. Degobbi, R. Precali, I. Ivančić, N. Smolaka, D. Fuks, S. Kveder, “Long-term changes in the northern Adriatic ecosystem related to anthropogenic eutrophication”, *Int. J. Environ. Pollut.*, vol. 13, pp. 495-533, 2000.
- [12] R. Pasters, “Application of local sensitivity analysis to the estimation of the maximum permissible load of inorganic nitrogen in the Venice Lagoon”, *Summer school on Sensitivity Analysis*, Venice 12-15 June 2002.
http://statind.jrc.ec.europa.eu/events/SAMO2002/slides/unzipped/Pastres_RRobert/tal_t_pastres.ppt
- [13] Autorità di bacino del fiume Po, “Progetto di Piano stralcio per il controllo dell’Eutrofizzazione (PsE)”, Adottato con deliberazione del Comitato Istituzionale n.15 in data 31.01.2001, Relazione generale, Parma.
- [14] M. Bastianini, “Le indagini dell’ultimo decennio: aspetti climatologici ed analisi dello stato del bacino”, *Archo Oceanogr. Limnol.*, vol. 23, pp. 21-28, 2002.
- [15] C. A. Klausmeier, E. Litchman, T. Daufresne, S. A. Levin, “Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton”, *Nature*, vol. 429, pp. 171-174, May 2004.

-
- [16] D. A. Caron, M. R. Dennett, D. J. Lonsdale, D. M. Moran, L. Shalapyonok, "Microzooplankton herbivory in the Ross Sea, Antarctica", *Deep-sea res., Part 2, Top. stud. oceanogr.*, vol. 47, n. 15-16 (2 p. 1/2), pp. 3249-3272, 2000.
- [17] K. Banse, in *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea* (eds P. G. Falkowski & A. D. Woodhead), New York: Plenum, 1992, pp. 409-439.