

Università degli Studi di Padova

DIPARTIMENTO DI MATEMATICA "TULLIO LEVI-CIVITA"

Corso di Laurea in Matematica

Su alcuni modelli di dinamica delle popolazioni

Relatore:
Prof. Federico Cacciafesta

Laureanda:
Annalisa Maricchio
Matricola: 1187456

Anno Accademico 2021/2022
24 febbraio 2022

Indice

Elenco dei simboli	iv
Elenco delle figure	vi
Introduzione	vii
1 Malthus - la crescita di una singola popolazione	1
1.1 Metodo empirico: dai dati al modello	1
1.2 Il modello di Malthus	2
1.2.1 La costruzione del modello	2
1.2.2 Il confronto con i dati	5
1.3 Estensioni al modello	6
1.3.1 L'effetto logistico	9
2 Volterra - l'interazione tra specie	13
2.1 Il modello preda-predatore	13
2.1.1 La struttura del modello	13
2.1.2 Soluzioni periodiche	14
2.1.3 Perturbazione della popolazione	18
2.2 Il modello di competizione interspecifica	21
2.2.1 L'impostazione del modello	21
2.2.2 L'analisi del modello	22
3 Generalizzazione della competizione tra specie	27
3.1 Competizione per una risorsa statica	27
3.2 Due specie in competizione per due risorse statiche	34
3.3 Caso di un rivale globalmente più efficiente	40
A Equazioni differenziali ordinarie	43
A.1 Equilibri e loro stabilità	43
A.2 Il caso non lineare	46
A.3 Insiemi limite	47
A.4 Funzioni di Lyapunov	51

Elenco dei simboli e nomenclatura

β	Natalità specifica
μ	Mortalità specifica
$\varepsilon = \beta - \mu$	Potenziale biologico o parametro malthusiano
K	Capacità portante dell'ambiente
$H(t)$	Numero di prede al tempo t
$P(t)$	Numero di predatori al tempo t
a	Tasso di attacco
c	Tasso di conversione preda-predatore
λ	Intensità della distruzione
$h\lambda$	Tasso specifico di distruzione della preda
$p\lambda$	Tasso specifico di distruzione del predatore
h_i	Quantità di cibo sottratta da un individuo dell' i -esima specie
γ_i	Effetto dell'occupazione della nicchia sul potenziale biologico dell' i -esima specie
ϱ_i	Misura della disponibilità dell' i -esima risorsa
u_i	Funzione che descrive la dipendenza dalle risorse del potenziale biologico dell' i -esima specie
v_i	Funzione che descrive la disponibilità dell' i -esima risorsa
$\tilde{\mu}_i$	Mortalità della specie i quando le risorse sono occupate e non vi sono nascite

Ω	Insieme delle configurazioni in cui le risorse sono in numero non negativo
ϱ_i^*	Zero della funzione u_i
\mathbf{E}_i	Configurazione di esclusione in cui sopravvive solo la specie i ed essa assume il valore K_i
T_i	Valore di N_i che annulla ε_j quando $N_j = 0$ con $i \neq j$
\mathbf{Q}_i	Configurazione di coordinate $N_i = T_i$ e $N_j = 0$ con $j \neq i$
\mathbf{E}^*	Equilibrio di coesistenza
\mathcal{U}_i	Insieme dei valori delle risorse per cui u_i si annulla
\mathcal{R}_i	Insieme delle configurazioni per cui ε_i si annulla
\mathcal{C}_i	Insieme dei valori assunti dalle risorse quando è presente solo la popolazione i

Con la notazione \mathbf{X} indicheremo un vettore di \mathbb{R}^n a $n \geq 2$ componenti.

Elenco delle figure

1.1	Soluzioni del modello di Malthus	4
1.2	Fit esponenziale (scala logaritmica) della popolazione italiana nel periodo 1870-2010	5
1.3	Fit esponenziale (scala logaritmica) della popolazione italiana nel periodo 1870-1970	6
1.4	Il modello di Malthus con immigrazione	7
1.5	Il modello di Malthus con coefficiente malthusiano periodico	8
1.6	Una possibile forma del potenziale biologico usato per modellizzare l'effetto logistico	10
1.7	Soluzioni del sistema alla base del modello di Verhulst	11
2.1	Tipiche traiettorie del modello preda-predatore di Volterra	16
2.2	Il procedimento grafico di Volterra per disegnare le traiettorie del modello preda-predatore	17
2.3	Costruzione grafica delle traiettorie per diversi valori del dato iniziale (H_0, P_0)	18
2.4	Variazione periodica di pellicce di linci provenienti dalla regione MacKenzie River, Canada durante gli anni 1821-1914	19
2.5	Principio di Volterra: l'equilibrio E^* scende in basso a destra e diventa E^{**}	21
2.6	La competizione: caso $h_2K_2 < h_1K_1$	25
3.1	Esempi di curve di pendenza nulla nel caso di risorse complementari. (a) caso generico, (b) caso della legge del minimo di Liebig	35
3.2	Esempi di curve di pendenza nulla nel caso di risorse sostituibili. (a) caso generico, (b) caso di risorse perfettamente sostituibili	36
3.3	Il potenziale biologico della specie 1 per diversi valori di densità della popolazione 2	38
3.4	Esempio della corrispondenza tra i piani (ϱ_1, ϱ_2) e (N_1, N_2)	39
A.1	Stabilità dell'equilibrio \mathbf{Y}^*	44
A.2	Caso unidimensionale: stabilità e instabilità dell'equilibrio y^*	45

A.3	Costruzione della dimostrazione del Lemma 1 nel Teorema di Poincaré-Bendixson	50
A.4	Costruzione per la dimostrazione del Teorema di Poincaré-Bendixson	51

Introduzione

Negli ultimi decenni, l'impiego della matematica per descrivere i fenomeni biologici ha raggiunto uno sviluppo e un'espansione notevoli. La biomatemática è la disciplina che si occupa dell'analisi di un modello matematico, ovvero un sistema di equazioni differenziali la cui soluzione è in grado di descrivere, con una certa approssimazione, il particolare fenomeno biologico considerato. La branca dominante della biomatemática è costituita dalla *dinamica delle popolazioni* ossia lo studio dei cambiamenti nel numero di individui, nella densità e nella struttura di una o diverse popolazioni, nonché nei processi biologici e ambientali che influenzano questi cambiamenti. Attraverso l'utilizzo di modelli matematici si può (provare a) prevedere l'esito finale di un fenomeno; ad esempio, si è in grado di capire se una popolazione, in determinati ambienti, può sopravvivere e quanto a lungo. In questa tesi introdurremo ed esamineremo alcuni modelli di dinamica delle popolazioni, partendo dai più semplici, in cui è presente un'unica popolazione, e arrivando ad altri che descrivono situazioni più complesse.

Nel primo capitolo, analizzeremo modelli in cui è presente un'unica specie. Attraverso lo studio del primo, ovvero il *modello di Malthus*, introdurremo alcuni termini specifici di dinamica delle popolazioni. Inoltre, esamineremo questo primo modello attraverso l'utilizzo di un procedimento rigoroso: giungeremo all'equazione differenziale caratterizzante il modello partendo dalle ipotesi su cui esso si basa. In seguito, attraverso un confronto con i dati relativi alla popolazione italiana, mostreremo la scarsa applicabilità del modello, dovuta alle eccessive semplificazioni alla base di esso. Dall'applicazione del modello ai dati sperimentali si noterà come esso riesca a descrivere il fenomeno considerato solo per tempi brevi. Nell'ultima sezione del capitolo, allora, introdurremo alcune estensioni che rendono il modello più realistico. Il primo fenomeno che aggiungeremo sarà un flusso d'immigrazione costante; considereremo, quindi, il modello descritto dall'equazione differenziale

$$\frac{d}{dt}N(t) = \varepsilon N(t) + m$$

in cui $\varepsilon \in \mathbb{R}$ indica il *tasso di crescita*, mentre la costante $m \geq 0$ rappresenta il *tasso d'immigrazione* (nel caso in cui $m = 0$, ritroviamo l'equazione caratterizzante il modello di Malthus). All'interno della configurazione con

immigrazione, dimostreremo che nel caso in cui la popolazione sia destinata all'estinzione, la presenza d'immigrazione permette la sopravvivenza della specie.

Considereremo, poi, la presenza delle variazioni autonome dell'ambiente, come le variazioni stagionali o i cicli climatici, attraverso l'utilizzo di una funzione periodica; dedicheremo, infine, qualche pagina al fenomeno di *competizione intraspecifica*. In particolare, analizzeremo il modello di Verhulst il cui scopo è quello di mostrare cosa succede quando la popolazione raggiunge densità tali per cui si verifichi l'*effetto logistico*, ovvero vi sia una diminuzione della natalità ed un aumento della mortalità. Attraverso la dimostrazione del Teorema 1.1 mostreremo ciò che succede in queste condizioni, ossia il fatto che la crescita della popolazione si blocchi e il numero di abitanti si attesti ad un valore asintotico, definito come la *capacità portante dell'ambiente* ovvero il massimo numero di individui che l'habitat può contenere.

Nel secondo capitolo, invece, passeremo alla trattazione delle due principali tipologie di modelli a due specie, entrambe introdotte dal matematico Vito Volterra a metà degli anni '20. Nella prima sezione esamineremo il *modello preda-predatore*, giungendo alla dimostrazione del risultato enunciato nel Teorema 2.1 che caratterizza la limitatezza e la periodicità delle soluzioni. A seguire, mostreremo il comportamento del modello nel caso in cui avvenga una perturbazione indiscriminata di entrambe le popolazioni: analizzeremo, quindi, il problema

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}H(t) = [\varepsilon_1 - h\lambda - aP(t)]H(t), & H(0) = H_0 > 0 \\ \frac{d}{dt}P(t) = [-\varepsilon_2 - p\lambda + acH(t)]P(t), & P(0) = P_0 > 0 \end{cases}$$

in cui $H(t)$ e $P(t)$ indicano rispettivamente il numero di prede e di predatori al tempo t , mentre il parametro $\lambda \geq 0$ indica l'intensità della distruzione (nel caso in cui $\lambda = 0$ ritroviamo le equazioni alla base del modello preda-predatore analizzato nella sezione precedente). Attraverso il Teorema 2.2 dimostreremo come varia l'equilibrio del sistema nel caso in cui valga $\varepsilon_1 > h\lambda$ ossia se le prede riescono a svilupparsi più velocemente rispetto all'effetto della distruzione su di esse. All'interno della stessa sezione, infine, enunceremo le tre leggi di Volterra riassuntive dei risultati ottenuti, tra cui il cosiddetto *principio di Volterra*, attraverso il quale mostreremo, con un paio di esempi, gli effetti dell'azione dell'uomo sull'ecosistema.

Il secondo modello a due specie che considereremo sarà quello tra due popolazioni che competono per la stessa risorsa; si parla, quindi, di *modello di competizione interspecifica*. Tratteremo le equazioni differenziali

$$\begin{cases} N_1'(t) = [\varepsilon_1 - \gamma_1(h_1N_1(t) + h_2N_2(t))]N_1(t) \\ N_2'(t) = [\varepsilon_2 - \gamma_2(h_1N_1(t) + h_2N_2(t))]N_2(t) \end{cases}$$

in cui il termine $(h_1N_1 + h_2N_2)$ misura il tasso di occupazione complessiva della nicchia ecologica, mentre i parametri γ_i indicano l'effetto che tale occupazione ha sul tasso di crescita dell' i -esima specie. Per queste equazioni dimostreremo il Teorema 2.3 che descrive il verificarsi del *principio di esclusione* enunciato da Volterra, secondo cui, nel lungo periodo, una popolazione si estinguerà mentre l'altra tenderà a saturare la nicchia ecologica inizialmente condivisa. In particolare, il teorema fornisce la condizione necessaria a stabilire quale popolazione sopravviverà: quella per cui risulta maggiore il bilancio (prodotto) tra occupazione della nicchia e capacità portante dell'ambiente (ref. modello di Verhulst).

Nel terzo capitolo studieremo modelli di competizione interspecifica in casi più generali. Nella prima sezione, infatti, analizzeremo il caso in cui non vi siano più solo due specie a competere per la stessa risorsa, ma esse siano un numero arbitrario n . Analizzeremo il sistema di equazioni

$$\begin{cases} N_i'(t) = u_i(\varrho(t))N_i(t) & i = 1, \dots, n; \\ \varrho(t) = v(N_1(t), \dots, N_n(t)) \end{cases}$$

in cui $\varrho(t)$ indica la quantità di risorse al tempo t , mentre le funzioni $u_i(\varrho(t))$ rappresentano la dipendenza dei tassi di crescita delle specie dalla disponibilità della risorsa; per rispettare le proprietà del modello, le funzioni dovranno verificare le seguenti condizioni

$$\begin{aligned} i) \quad & u_i'(\varrho) > 0, \quad u_i(0) < 0, \quad \lim_{\varrho \rightarrow +\infty} u_i(\varrho) > 0, \\ ii) \quad & \frac{\partial v}{\partial N_i} < 0, \quad v(0, \dots, 0) > 0, \quad \lim_{N_i \rightarrow +\infty} v(0, \dots, N_i, \dots, 0) \leq 0. \end{aligned}$$

Attraverso lo studio del modello, si noterà che è rispettato il principio di esclusione di Volterra anche nel caso generalizzato; il Teorema 3.1, infatti, fornisce la condizione necessaria ad individuare l'unica specie che sopravviverà, ossia quella che necessita di meno nutrimento per arrivare al proprio valore di capacità portante. La dimostrazione di questo risultato fornirà un esempio di come la dinamica delle popolazioni faccia uso di concetti e teoremi della teoria delle equazioni differenziali.

Dopo il caso di competizione per una risorsa, passeremo al modello in cui risultino disponibili due diverse risorse (ϱ_1, ϱ_2) , ma ci restringeremo alla situazione in cui siano presenti solo due specie, analizzando quindi il sistema

$$\begin{cases} N_1'(t) = u_1(\varrho_1(t), \varrho_2(t))N_1(t) \\ N_2'(t) = u_2(\varrho_1(t), \varrho_2(t))N_2(t) \\ \varrho_1(t) = v_1(N_1(t), N_2(t)) \\ \varrho_2(t) = v_2(N_1(t), N_2(t)) \end{cases}$$

in cui le funzioni presenti verificheranno delle condizioni equivalenti a quelle mostrate sopra. Dopo aver distinto i casi di *risorse complementari* e *sostituibili*, mostreremo il significato del concetto di *risorsa limitante* attraverso lo studio di curve a pendenza nulla del sistema, ovvero gli insiemi definiti nel modo seguente

$$\mathcal{U}_i = \{ (\varrho_1, \varrho_2) \mid u_i(\varrho_1, \varrho_2) = 0 \}.$$

Inoltre, mentre nello studio del modello a n specie avremo focalizzato la nostra attenzione sulla dipendenza dei tassi di crescita delle popolazioni dalla disponibilità delle risorse $u_i(\varrho_1(t), \varrho_2(t))$, in questa sezione ci occuperemo di analizzare il comportamento delle funzioni che rappresentano le due risorse in relazione al numero di individui presenti $v_i(N_1(t), N_2(t))$. Come conseguenza delle ipotesi alla base del modello, quindi, noteremo che nel caso di competizione interspecifica ogni specie è soggetta anche al fenomeno di competizione intraspecifica, ovvero vale $\frac{\partial \varepsilon_i}{\partial N_i} < 0$ per $i = 1, 2$.

Per concludere questa sezione, oltre ad introdurre i possibili equilibri del sistema, definiremo, per ogni specie, dei valori soglia T_i oltre i quali il numero di individui dell'altra popolazione comincia a diminuire. Questi valori hanno un ruolo fondamentale nel tradurre in linguaggio matematico il caso in cui vi sia una specie globalmente più efficiente dell'altra. Analizzeremo questa situazione nell'ultima sezione; con il termine *rivale globalmente più efficiente* s'intende la specie che necessita di una quantità minore di entrambe le risorse per sopravvivere, ovvero quella che raggiunge il suo valore soglia prima di arrivare al numero massimo di individui che l'ambiente può sostenere (ref. modello di Verhulst); la condizione affinché la popolazione i sia il rivale più efficiente sarà, quindi,

$$T_i < K_i$$

con K_i valore della capacità portante dell'ambiente. La popolazione, quindi, prima di stabilizzarsi riuscirà a far invertire il senso di crescita dell'altra specie, ovvero far sì che per quest'ultima vi siano più morti che nascite. Dimostreremo il risultato centrale di questa sezione attraverso il Teorema 3.2 che afferma che l'unico equilibrio globalmente attrattivo del sistema è costituito dalla configurazione in cui è presente solo la specie efficiente.

Concluderemo questa tesi con un'appendice in cui enunceremo e in parte dimostreremo tutti i risultati di teoria delle equazioni differenziali di cui avremo fatto uso durante la trattazione. Oltre a definire le nozioni più elementari (equilibri e loro stabilità, insieme ω -limite) forniremo condizioni sufficienti a determinare la stabilità di equilibri di sistemi lineari e non lineari. All'interno dell'appendice, inoltre, enunceremo il Teorema di Poincaré-Bendixson, utile a stabilire quando l'insieme ω -limite coincide con un'orbita periodica del sistema planare considerato. Si comprende l'importanza di questo risultato nella dimostrazione del Teorema 3.2 caratterizzante gli equilibri

del modello di competizione con un rivale più efficiente. Infine definiremo le funzioni di Lyapunov che, attraverso il risultato enunciato nell'omonimo Teorema, forniscono un metodo alternativo per studiare la stabilità di un equilibrio di un'equazione differenziale in n variabili. Per concludere, dimostreremo il Teorema di La Salle che, attraverso l'uso della funzione di Lyapunov, fornisce una condizione soddisfatta dai punti dell'insieme ω -limite di una soluzione. Si può notare l'utilità di questo Teorema all'interno della dimostrazione del risultato di competizione esclusiva tra n specie, analizzato nella sezione 3.1.

Alla fine della trattazione, quindi, ci si renderà conto dell'importanza e della necessità dell'analisi, e in particolare della teoria delle equazioni differenziali, nello studio dei modelli biologici.

Capitolo 1

Malthus - la crescita di una singola popolazione

Il demografo Thomas Robert Malthus, attraverso la pubblicazione nel 1798 del *Saggio sul principio di popolazione*¹, fu il primo ad aver posto in discussione i problemi legati all'espansione demografica.

L'autore, attraverso il suo principio, afferma che la popolazione umana aumenta in modo geometrico, mentre le risorse a sua disposizione aumentano solo in maniera aritmetica. Questa teoria, che proiettata nel futuro porta a scenari catastrofici, fu oggetto di discussione tra due diverse correnti di pensiero: da una parte l'opinione conservatrice (condivisa da Malthus) e dall'altra l'ottimismo dei filosofi illuministi e le "teorie del progresso".

Dalla pubblicazione del saggio, il nome di Malthus viene associato alla *crescita esponenziale*; in realtà, nel contesto dell'opera, l'uso di una curva esponenziale per descrivere i dati sperimentali è un'operazione empirica. Nel primo paragrafo mostreremo questo metodo di costruzione del modello, mentre nel paragrafo successivo creeremo un modello che mira ad ottenere una crescita esponenziale come conseguenza di ipotesi costitutive definite a priori.

1.1 Metodo empirico: dai dati al modello

L'approccio empirico alla descrizione dei dati può essere mostrato attraverso un esempio, considerando i dati relativi alla popolazione italiana riportati nella tabella 1.1². In essa vengono indicati gli anni in cui sono avvenuti censimenti e valutazioni significative e il corrispondente numero di individui. Nella terza colonna viene riportato il *tasso di crescita* (medio) annuo definito come la variazione relativa nel passaggio da un anno al successivo; se denotiamo con N_i il numero di individui all' i -esimo intervallo di tempo

¹Si veda [7] per maggiori informazioni.

²Fonte: Istat, Ricostruzione della popolazione residente e del bilancio demografico.

anno	milioni	tasso
1870	27,974	
1880	29,552	0,0056
1890	31,792	0,0076
1900	33,739	0,0061
1910	36,774	0,0090
1920	37,491	0,0019
1930	40,987	0,0093
1940	44,562	0,0087
1950	47,295	0,0061
1960	50,374	0,0065
1970	53,958	0,0071
1980	56,479	0,0047
1990	56,744	0,0005
2000	56,961	0,0004
2010	59,365	0,0042

Tabella 1.1: popolazione italiana

h , il tasso di crescita α può essere rappresentato dalla formula

$$\alpha = \frac{N_{i+1} - N_i}{hN_i}. \quad (1.1)$$

Dai dati riportati nella tabella, si può notare che il tasso di crescita decresce notevolmente nel decennio 1910-1920, ma nel complesso lo si può considerare costante, a parte una modesta diminuzione alla fine del secolo. Con questa assunzione, possiamo rappresentare i dati attraverso una curva esponenziale. Infatti, iterando da $i = 0$, la formula (1.1) diventa

$$N_i = (1 + \alpha h)^i N_0$$

da cui osserviamo che la popolazione subisce un incremento o una decrescita a seconda che α sia positivo o negativo. Fissando un tempo t , il numero di individui a quell'istante $N(t)$ si scrive come

$$N(t) = N_{\frac{t}{h}} = \exp\left(\frac{t}{h} \cdot \ln(1 + \alpha h)\right) N_0 \cong e^{\alpha t} N_0$$

e l'esponenziale è meglio approssimato quanto più è piccolo h .

1.2 Il modello di Malthus

1.2.1 La costruzione del modello

Ciò che abbiamo fatto nel precedente paragrafo è aver creato un modello che potesse spiegare il fenomeno, partendo da osservazioni fatte sui dati

raccolti; questa è un'operazione empirica e poco rigorosa. Vorremmo, invece, costruire un modello teorico partendo da poche assunzioni e verificare che esso sia in accordo con i dati raccolti.

Il modello di Malthus, utilizzato per descrivere la crescita di una singola popolazione, si basa sulle seguenti ipotesi:

1. la popolazione è *omogenea*: gli individui sono tutti uguali,
2. la popolazione è *isolata*: non vi sono fenomeni di migrazione,
3. l'habitat è *invariante*: la quantità di risorse a disposizione e le condizioni di vita della popolazione non sono influenzate da fattori esterni o dalla popolazione stessa,
4. la popolazione è molto *numerosa*: piccole fluttuazioni possono essere trascurate.

Sotto queste ipotesi, ci basta un'unica funzione $N(t)$ reale di variabile reale³ per descrivere l'evoluzione della popolazione ed essa può variare solo a causa dei fenomeni di natalità o mortalità, i quali possiamo considerare costanti. In termini di formule, quindi, il processo può essere descritto dall'equazione

$$\frac{d}{dt}N(t) = \beta N(t) - \mu N(t) = (\beta - \mu)N(t) \quad (1.2)$$

dove i parametri $\beta \geq 0$ e $\mu \geq 0$, detti rispettivamente *natalità specifica* e *mortalità specifica*, sono così definiti:

- β = numero di individui nati nell'unità di tempo, per singolo individuo
- μ = frazione di individui che muore nell'unità di tempo

L'equazione (1.2) rappresenta il modello di Malthus e il parametro

$$\varepsilon = \beta - \mu$$

è detto *parametro di Malthus* o *potenziale biologico* della popolazione.

Considerando la condizione iniziale $N(0) = N_0$, l'equazione (1.2) ammette un'unica soluzione

$$N(t) = N_0 e^{\varepsilon t} \quad (1.3)$$

e la popolazione è destinata alla crescita illimitata, all'estinzione o a rimanere costante a seconda che ε sia > 0 , < 0 o $= 0$.

Il *principio di popolazione* di Malthus discende dalle ipotesi poste alla base del modello; esse sono molto semplificate e quindi verificate da una

³Nonostante $N(t)$ sia intrinsecamente una funzione discreta, la possiamo considerare reale di variabile reale poiché, per ipotesi, la popolazione è molto numerosa.

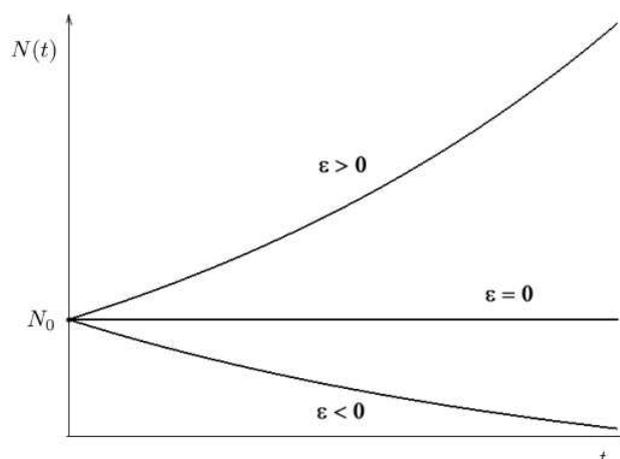


Figura 1.1: Soluzioni del modello di Malthus

popolazione di organismi molto semplici, come cellule o batteri, che invade o colonizza un nuovo ambiente.

Durante l'impostazione del modello abbiamo introdotto il parametro μ come il tasso di mortalità; notiamo, però, che esso determina anche la *vita media* di un individuo. Infatti, se consideriamo il caso in cui non vi siano nuove nascite e tutti gli individui presenti siano appena nati, ricaviamo la funzione

$$\Pi(a) = e^{-\mu a}$$

che può essere interpretata come la probabilità che un individuo di età a sopravviva. Allora la vita media della popolazione è data da⁴

$$\tau = \int_0^{\infty} \Pi(a) da = \frac{1}{\mu}.$$

Considerando anche il parametro β , definiamo il numero a-dimensionale

$$R_0 = \frac{\beta}{\mu}$$

chiamato *numero di riproduzione di base*, il quale indica quanti individui vengono prodotti da un singolo, durante tutta la sua vita. Ora, utilizzando come unità di tempo la vita media τ ⁵, l'equazione (1.2) diventa

$$\frac{d}{dt}N(t) = (R_0 - 1)N(t)$$

⁴Per una generica variabile casuale $X \geq 0$, il suo valor medio è dato da $\mathbb{E}(X) = \int_0^{\infty} P(X \geq a) da$ e nel nostro caso X è l'età in cui si muore e $P(X \geq a) = \Pi(a)$.

⁵Eseguendo cioè la trasformazione $t \rightarrow \tilde{t} = \frac{t}{\tau}$.

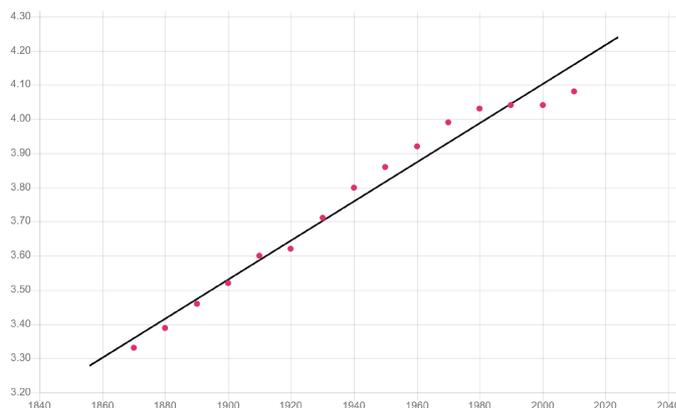


Figura 1.2: Fit esponenziale (scala logaritmica) della popolazione italiana nel periodo 1870-2010

mostrando quindi che la popolazione si svilupperà se $R_0 > 1$ o si estinguerà se $R_0 < 1$. L'interesse di introdurre il parametro R_0 è che esso non dipende dall'unità di misura del tempo, è intrinseco al modello e permette di prevedere se la popolazione sarà o meno in grado di invadere il territorio e stabilirvisi.

1.2.2 Il confronto con i dati

Abbiamo visto che le quattro assunzioni poste alla base del modello di Malthus portano alla rappresentazione del fenomeno di evoluzione della popolazione attraverso una curva esponenziale. Controlliamo ora se il modello teorico che abbiamo costruito è coerente con i dati sperimentali, stimando il valore del parametro ε dai dati stessi.

Come esempio di base prendiamo in considerazione i dati riportati nella tabella 1.1 a pagina 2 e consideriamoli in scala logaritmica per poterli confrontare con il grafico di una retta. Infatti, in questa scala, l'esponenziale (1.3) si trasforma nella funzione lineare

$$y(t) = \ln N(t) = \varepsilon t + \ln N_0$$

il cui coefficiente angolare ε e l'intersezione con l'asse delle ordinate $y_0 = \ln N_0$ stimeremo con il metodo dei minimi quadrati.

Utilizzando il procedimento indicato, i dati della tabella 1.1 portano ad identificare i valori

$$\varepsilon^* = 0.0057, \quad \ln N_0 = -7.33,$$

ma il risultato del fit, mostrato qualitativamente nella figura 1.2 non è molto soddisfacente; limitandoci, invece, a considerare i dati relativi ai soli primi

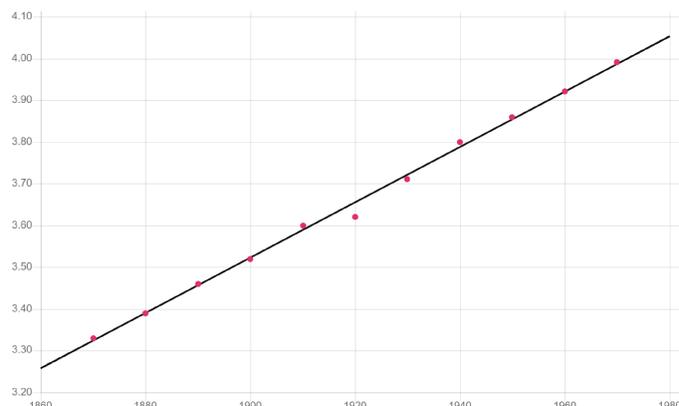


Figura 1.3: Fit esponenziale (scala logaritmica) della popolazione italiana nel periodo 1870-1970

valori (fino all'anno 1970), troviamo

$$\varepsilon^* = 0.0066, \quad \ln N_0 = -9.07$$

e abbiamo un accordo decisamente migliore con i dati sperimentali (figura 1.3).

1.3 Estensioni al modello

Il modello di Malthus descrive il fenomeno di crescita di una popolazione solo per tempi brevi poiché le ipotesi su cui si basa sono troppo semplificate e questo ne limita l'applicabilità. Cerchiamo quindi di modificare le assunzioni precedentemente enunciate al fine di rendere il modello più realistico.

Per prima cosa possiamo supporre vi sia un flusso migratorio; in questo caso otteniamo il seguente risultato

Proposizione 1.3.1. *Consideriamo il sistema*

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}N(t) = \varepsilon N(t) + m \\ N(0) = N_0 \end{cases}$$

in cui $\varepsilon < 0$ e $m \in \mathbb{R}$ è una costante positiva. Allora si ha

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = -\frac{\varepsilon}{m} > 0.$$

Commento 1.1. Notiamo che nel caso in cui $m = 0$ il sistema considerato è quello alla base del modello di Malthus e l'ipotesi $\varepsilon < 0$ indica che la popolazione è destinata all'estinzione. Se interpretiamo la costante m come

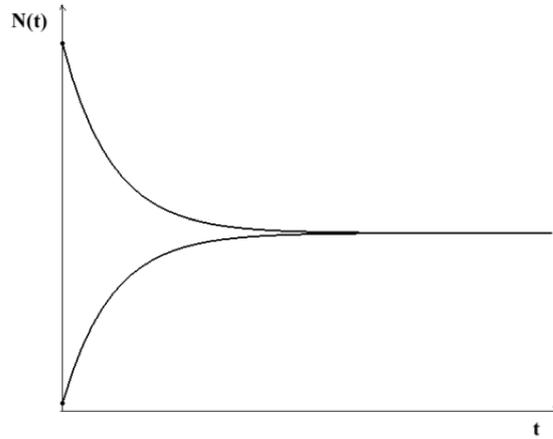


Figura 1.4: Il modello di Malthus con immigrazione

un flusso di immigrazione costante, ovvero il numero di individui che si aggiungono alla popolazione in un'unità di tempo, possiamo interpretare la proposizione nel modo seguente: il fenomeno di immigrazione consente la sopravvivenza della popolazione, altrimenti destinata all'estinzione.

Dimostrazione. Notiamo che il sistema considerato ammette la soluzione esplicita

$$N(t) = \left(N_0 + \frac{m}{\varepsilon}\right) e^{\varepsilon t} - \frac{m}{\varepsilon}$$

da cui osserviamo che, se $\varepsilon < 0$ e $m = 0$ risulta

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = 0,$$

mentre se $\varepsilon < 0$ e $m > 0$ abbiamo

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = -\frac{m}{\varepsilon} > 0. \quad \square$$

Per rendere il modello ancor più realistico possiamo considerare la variabilità dell'ambiente e suddividere i fattori responsabili della modifica delle condizioni di vita degli individui in due classi: quelli indipendenti dagli individui e quelli che si manifestano quando la densità di popolazione raggiunge un certo livello.

Possiamo rappresentare i primi, ovvero le variazioni autonome dell'habitat, attraverso la dipendenza da t del parametro ε ; in questo caso l'equazione che descrive il modello risulta

$$\frac{d}{dt}N(t) = \varepsilon(t)N(t)$$

e troviamo come soluzione del problema associato

$$N(t) = e^{\int_0^t \varepsilon(s) ds} N_0.$$

8CAPITOLO 1. MALTHUS - LA CRESCITA DI UNA SINGOLA POPOLAZIONE

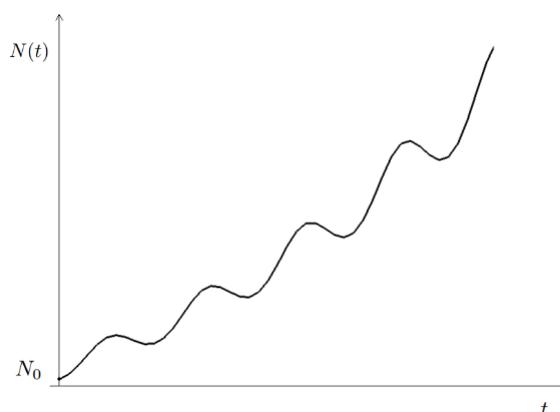


Figura 1.5: Il modello di Malthus con coefficiente malthusiano periodico

In particolare, possiamo descrivere la crescita della popolazione nel caso in cui vi siano variazioni stagionali o cicli climatici; infatti se ε è una funzione periodica di periodo T e denotiamo con $\bar{\varepsilon}$ la media in un periodo del potenziale biologico

$$\bar{\varepsilon} = \frac{1}{T} \int_0^T \varepsilon(s) ds,$$

la crescita o l'estinzione della popolazione è approssimativamente rappresentata da una curva esponenziale di coefficiente $\bar{\varepsilon}$

$$N(t) = e^{\bar{\varepsilon}t} N_\pi(t)$$

con $N_\pi(t)$ una funzione periodica.

Se, invece, vogliamo considerare gli effetti causati dalla presenza della popolazione sull'ambiente, dobbiamo assumere che i parametri vitali β e μ siano funzioni di $N(t)$; in questo modo l'equazione differenziale

$$\frac{d}{dt} N(t) = \varepsilon(N(t)) N(t) = F(N(t)) \quad (1.4)$$

descrive un modello sufficientemente realistico della crescita di una singola specie.

Analizzando gli equilibri dell'equazione⁶, oltre ai valori corrispondenti agli zeri del tasso di crescita $\varepsilon(N_i^*) = 0$, troviamo la soluzione banale

$$\bar{N} = 0$$

detta *equilibrio di estinzione*.

La stabilità di quest'ultimo è legata al segno del *parametro malthusiano intrinseco* $\varepsilon(0)$ ⁷, ovvero il tasso di crescita quando la densità di popolazione è bassa per poter influenzare l'ambiente.

⁶Per maggiori dettagli si veda la definizione A.1 a pagina 43.

⁷Infatti $F'(0) = \varepsilon(0)$; per maggiori dettagli si consulti la prima sezione dell'appendice.

Osservazione 1.1. Nel caso in cui N_0 assuma un valore abbastanza piccolo, la popolazione seguirà una crescita malthusiana nel primo periodo (ovvero per valori piccoli della variabile t).

Infatti, se $N_0 \ll 1$, in un primo periodo avremo $N(t) \approx 0$ e di conseguenza la soluzione sarà approssimata dall'esponenziale

$$N(t) \approx N_0 e^{\varepsilon(0)t}.$$

Per avere un modello coerente con la situazione reale, vogliamo che i problemi di Cauchy associati alle equazioni che consideriamo ammettano soluzioni e che esse siano uniche, non negative e definite globalmente. Nel caso dell'equazione (1.4), ogni soluzione soddisfa

$$N(t) = N_0 e^{\int_0^t \varepsilon(N(s)) ds}$$

da cui discende la non-negatività; l'assumere che $\varepsilon(N)$ sia differenziabile e limitata dall'alto ci garantisce, oltre a esistenza e unicità delle soluzioni, continuità nel dato iniziale e limitatezza in intervalli finiti.

1.3.1 L'effetto logistico

Tra i fattori che intervengono nella modifica dell'ambiente quando la popolazione raggiunge una certa densità citiamo la limitatezza delle risorse, l'inquinamento prodotto, l'aumento della predazione; questi fenomeni causano la cosiddetta *competizione intraspecifica*. La popolazione, quindi, subisce una trasformazione delle condizioni di vita in accordo con il principio nominato *effetto logistico* che afferma che ad alte densità, un aumento della popolazione provoca una diminuzione della natalità ed un aumento della mortalità. Questo risultato è illustrato nel seguente teorema

Teorema 1.1. *Si consideri il sistema*

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} N(t) = \varepsilon(N(t))N(t) \\ N(0) = N_0 \end{cases}$$

con le seguenti ipotesi sulla funzione $\varepsilon(N)$

$$\varepsilon(0) > 0, \quad \varepsilon'(N) < 0, \quad \lim_{N \rightarrow +\infty} \varepsilon(N) < 0. \quad (1.5)$$

Allora il comportamento asintotico della soluzione è il seguente

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = K < +\infty$$

con K unico equilibrio non banale del sistema.

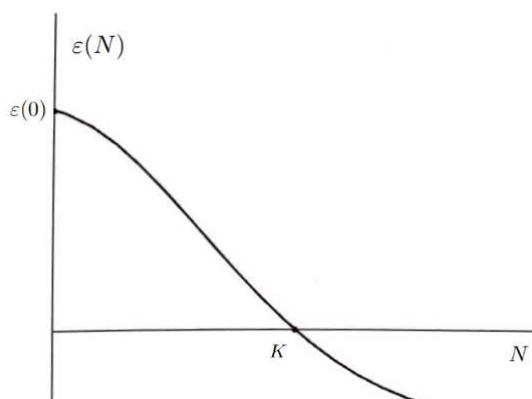


Figura 1.6: Una possibile forma del potenziale biologico usato per modellizzare l'effetto logistico

Commento 1.2. Notiamo che questo sistema con le relative ipotesi è in grado di descrivere il modello di competizione intraspecifica poiché stiamo considerando l'equazione differenziale (1.4) ed infatti, con lo studio della competizione intraspecifica, stiamo analizzando gli effetti causati dalla presenza della popolazione sull'ambiente. Inoltre, le ipotesi (1.5) sono proprio la traduzione del principio dell'effetto logistico all'interno del modello. Possiamo, allora, interpretare la tesi nel seguente modo: nel caso in cui si verifichi la competizione intraspecifica, la popolazione smetterà di crescere illimitatamente e andrà ad attestarsi all'equilibrio K , chiamato *capacità portante dell'ambiente*⁸.

Dimostrazione. Affinché la funzione $\varepsilon(N)$ soddisfi le ipotesi (1.5), assumiamo che sia della forma

$$\varepsilon(N) = \varepsilon - \xi N$$

con ε e ξ costanti positive⁹.

Dalle ipotesi (1.5), segue che esiste un unico equilibrio non banale N^* che risulta asintoticamente stabile poiché, chiamata $F(N) = \varepsilon(N)N$, risulta

$$\frac{dF}{dN}(N^*) = \varepsilon'(N^*)N^* + \varepsilon(N^*) = \varepsilon'(N^*)N^* < 0.$$

Tenendo conto dell'espressione della funzione $\varepsilon(N)$, possiamo riscrivere l'equazione differenziale del sistema nel seguente modo

$$N'(t) = \varepsilon \left(1 - \frac{\xi}{\varepsilon} N(t) \right) N(t)$$

⁸Con questo termine, s'intende il massimo numero d'individui che l'ambiente può contenere in funzione della disponibilità delle risorse.

⁹Si noti che deve valere $\varepsilon = \varepsilon(0) > 0$ e $\xi > 0$ affinché siano verificate le ipotesi del teorema.

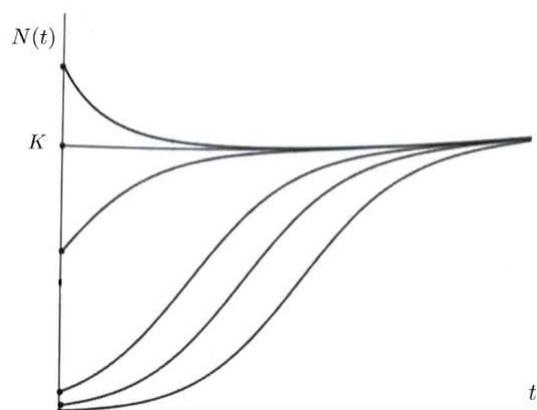


Figura 1.7: Soluzioni del sistema (1.6) di Verhulst

da cui deduciamo che, chiamato

$$K = \frac{\varepsilon}{\xi},$$

esso coincide con l'unico equilibrio non banale $N^* = K$.

Dimostriamo, ora, che qualunque sia il valore del dato iniziale $N_0 > 0$, si ha

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = K < +\infty.$$

Essendo $K = \varepsilon/\xi$, possiamo riscrivere il sistema considerato nel seguente modo

$$\begin{cases} N'(t) = \varepsilon \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) N(t) \\ N(0) = N_0 \end{cases} \quad (1.6)$$

ed essendo costituito da un'equazione di Bernoulli¹⁰, può essere risolto esplicitamente ottenendo la soluzione

$$N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-\varepsilon t}}.$$

Quest'ultima segue il seguente comportamento asintotico:

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

e questo conclude la dimostrazione. \square

Il grafico della funzione $N(t)$, per diversi valori di N_0 , è mostrato nella figura 1.7.

¹⁰Si veda [4] p. 285-287 per maggiori informazioni.

Osservazione 1.2. Come ci si aspetterebbe, quando la capacità portante K è molto grande rispetto alla densità di popolazione N si ha

$$\varepsilon \left(1 - \frac{N}{K}\right) \approx \varepsilon$$

quindi l'andamento della popolazione può essere approssimato con una crescita malthusiana

$$N(t) \approx N_0 e^{\varepsilon t}.$$

Il modello (1.6) è il prototipo di tutti i modelli basati sull'effetto logistico e prende il nome di *modello logistico* o *modello di Verhulst*. Notiamo che in questo modello il parametro ε è supposto positivo; si considera, quindi, il caso in cui la popolazione sia in grado di invadere l'habitat. Lo scopo del modello è mostrare come il meccanismo logistico blocca l'andamento esponenziale quando la popolazione raggiunge un certo valore.

Capitolo 2

Volterra - l'interazione tra specie

In questo capitolo analizzeremo i due meccanismi fondamentali di interazione tra specie e li studieremo attraverso due modelli entrambi formulati dal grande matematico Vito Volterra. Prima ci occuperemo dell'interazione tra preda e predatore, mentre nel successivo paragrafo tratteremo il meccanismo di competizione tra due specie, mettendone in luce le differenze.

2.1 Il modello preda-predatore

Pochi anni dopo la Prima Guerra Mondiale, un ricercatore italiano, Umberto d'Ancona, notò che le percentuali dei vari pesci pescati nel Mar Mediterraneo erano soggette a variazioni. Partendo da questa osservazione, Volterra sviluppò un modello in grado di spiegare il fenomeno; esso divenne noto come il *modello preda-predatore* o *modello Lotka-Volterra* poiché, un anno prima di Volterra, il biofisico americano Alfred Lotka giunse allo stesso risultato.

2.1.1 La struttura del modello

In questo paragrafo illustreremo un modello semplificato e irrealistico che è però in grado di rappresentare un fondamentale meccanismo di interazione tra specie, quello tra preda e predatore, che rappresenta un drammatico aspetto della *lotta per la vita* sostenuta da Darwin.

Consideriamo due specie che vivono nello stesso ambiente e di cui una costituisce il cibo dell'altra; chiamiamo la prima *preda* e la seconda *predatore*. Supponiamo che la preda, in assenza di predatori, seguirebbe una crescita malthusiana con potenziale biologico $\varepsilon_1 > 0$, mentre il predatore, in assenza di prede, si estinguerebbe con un coefficiente negativo $-\varepsilon_2 < 0$. Inoltre trattiamo il caso di *predatori specialisti*, ossia tali che la loro unica fonte di nutrimento sia costituita dalle prede; di conseguenza la sopravvivenza dei

predatori dipende dall'abbondanza delle prede e quest'ultime hanno come unico fattore di controllo i predatori.

Assumiamo poi che il meccanismo di predazione sia rappresentabile nel seguente modo

- nell'unità di tempo, una frazione costante a dei possibili incontri tra prede e predatori avviene con successo e si conclude con la sottrazione della preda
- nell'unità di tempo, ogni incontro efficace produce c nuovi predatori

e chiamiamo il parametro a *tasso di attacco* e il parametro c *tasso di conversione preda-predatore*. Otteniamo, allora, le equazioni

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}H(t) = \varepsilon_1 H(t) - aH(t)P(t), & H(0) = H_0 > 0 \\ \frac{d}{dt}P(t) = -\varepsilon_2 P(t) + acH(t)P(t), & P(0) = P_0 > 0 \end{cases} \quad (2.1)$$

dove $H(t)$ e $P(t)$ indicano rispettivamente il numero di prede e il numero di predatori al tempo t . In questo modo, tenendo conto dell'interazione, i coefficienti malthusiani delle due specie diventano

$$F(H, P) = \varepsilon_1 - aP, \quad G(H, P) = acH - \varepsilon_2$$

e deduciamo che entrambi i numeri di riproduzione di base delle specie dipendono dal numero di individui presenti nell'altra rispettiva popolazione.

2.1.2 Soluzioni periodiche

Il risultato centrale nel modello preda-predatore è la periodicità delle soluzioni del sistema (2.1); fatto enunciato e dimostrato nel seguente teorema

Teorema 2.1. *La soluzione $(H(t), P(t))$ del sistema di equazioni differenziali (2.1) è costituita da funzioni strettamente positive e limitate e risulta periodica, ovvero esiste $T > 0$ tale che*

$$(H(t + T), P(t + T)) = (H(t), P(t))$$

per ogni $t > 0$.

Dimostrazione. Il Teorema di Cauchy garantisce l'esistenza e l'unicità di una soluzione locale del sistema e poiché

$$H(t) = H_0 \exp\left(\int_0^t (\varepsilon_1 - aP(s)) ds\right), \quad P(t) = P_0 \exp\left(\int_0^t (-\varepsilon_2 + acH(s)) ds\right),$$

essendo $H_0 > 0$ e $P_0 > 0$, risulta $H(t) > 0$ e $P(t) > 0$.

Manipoliamo, ora, le equazioni (2.1) per avere un'intuito della soluzione e verificarne la limitatezza:

- moltiplichiamo la prima per ε_2 e la seconda per ε_1 e, sommando, otteniamo

$$\frac{\varepsilon_2}{H(t)}H'(t) + \frac{\varepsilon_1}{P(t)}P'(t) = -a\varepsilon_2P(t) + \varepsilon_1acH(t)$$

- moltiplichiamo la prima per ca e la seconda per a e, sommando, otteniamo

$$caH'(t) + aP'(t) = -a\varepsilon_2P(t) + \varepsilon_1caH(t)$$

quindi

$$\frac{d}{dt}[caH(t) - \varepsilon_2 \ln H(t) + aP(t) - \varepsilon_1 \ln P(t)] = 0$$

da cui, passando agli esponenziali, otteniamo

$$(H(t))^{\varepsilon_2} \exp(-caH(t))(P(t))^{\varepsilon_1} \exp(-aP(t)) = C$$

dove C è una costante che dipende da H_0 e P_0 . Dunque la traiettoria della soluzione giace sulla curva definita dall'equazione

$$H^{\varepsilon_2} e^{-caH} P^{\varepsilon_1} e^{-aP} = C \quad (2.2)$$

ed essendo contenuta in un rettangolo (il limite per $H + P$ che tende all'infinito fa 0), risulta limitata.

Per dimostrare la periodicità della soluzione, invece, consideriamo l'equilibrio non banale

$$E^* = (H^*, P^*) = \left(\frac{\varepsilon_2}{ca}, \frac{\varepsilon_1}{a} \right)$$

e il vettore $(H(t) - H^*, P(t) - P^*)$ con la sua anomalia

$$\Theta(t) = \arctan \left(\frac{P(t) - P^*}{H(t) - H^*} \right)$$

per la quale si ha

$$\begin{aligned} & \left[(H(t) - H^*)^2 + (P(t) - P^*)^2 \right] \frac{d}{dt} \Theta(t) = \\ & = P'(t)(H(t) - H^*) - H'(t)(P(t) - P^*) = \\ & = \left(H(t) - \frac{\varepsilon_2}{ca} \right)^2 caP(t) + \left(P(t) - \frac{\varepsilon_1}{a} \right)^2 aH(t) \geq \\ & \geq \left[(H(t) - H^*)^2 + (P(t) - P^*)^2 \right] \min\{caP_m, aH_m\}^1, \end{aligned}$$

e quindi

$$\frac{d}{dt} \Theta(t) \geq \min\{caP_m, aH_m\} > 0$$

¹I punti H_m e P_m corrispondono ai minimi delle funzioni $H(t)$ e $P(t)$ rispettivamente; per maggiori dettagli si veda la figura 2.3 a pagina 18.

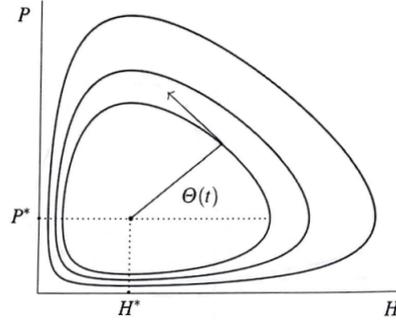


Figura 2.1: Tipiche traiettorie del modello preda-predatore di Volterra

cosicché il vettore $(H(t) - H^*, P(t) - P^*)$ compie un giro completo in un tempo finito e quindi la soluzione è periodica. \square

Corollario 2.1.1. *Detto T il periodo della soluzione del sistema (2.1), si ha che le medie di H e P in tale periodo coincidono con le coordinate dell'unico equilibrio non banale $E^* = \left(\frac{\varepsilon_2}{ca}, \frac{\varepsilon_1}{a}\right)$ e non dipendono dal dato iniziale (H_0, P_0) .*

Commento 2.1. Possiamo interpretare questo risultato nel seguente modo: il numero medio di prede e quello di predatori non dipendono dalla configurazione iniziale, ma solamente dai parametri che descrivono l'interazione tra le specie.

Dimostrazione. Chiamiamo \bar{H} e \bar{P} le medie nel periodo T di H e P rispettivamente

$$\bar{H} = \frac{1}{T} \int_0^T H(s) ds, \quad \bar{P} = \frac{1}{T} \int_0^T P(s) ds. \quad (2.3)$$

Dalle equazioni del sistema (2.1) otteniamo

$$0 = \ln \frac{H(T)}{H(0)} = \int_0^T (\varepsilon_1 - aP(s)) ds = \varepsilon_1 T - a\bar{P}T$$

$$0 = \ln \frac{P(T)}{P(0)} = \int_0^T (-\varepsilon_2 + caH(s)) ds = -\varepsilon_2 T + ca\bar{H}T$$

e quindi abbiamo

$$\bar{H} = \frac{\varepsilon_2}{ca}, \quad \bar{P} = \frac{\varepsilon_1}{a}. \quad (2.4)$$

Si vede così che le medie (2.3) coincidono con le coordinate di E^* e non dipendono dal dato iniziale (H_0, P_0) . \square

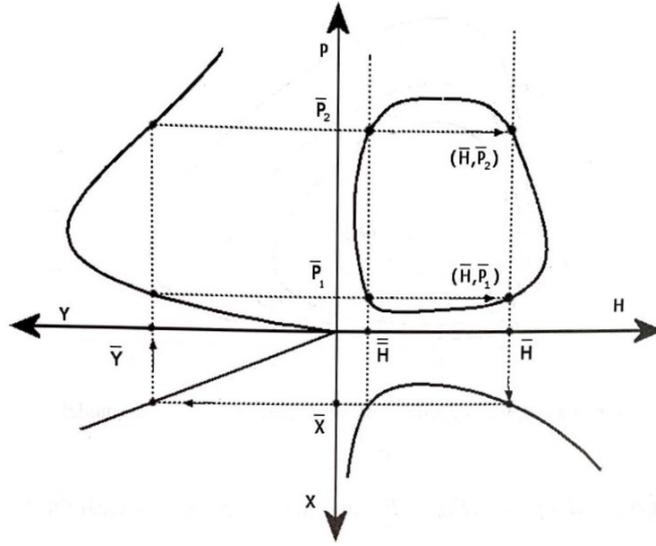


Figura 2.2: Il procedimento grafico di Volterra per disegnare le traiettorie del modello (2.1). Per un fissato \bar{H} , scelto sull'asse delle ascisse del quadrante (H, P) , per identificare i due punti della curva (\bar{H}, P_1) e (\bar{H}, P_2) seguiamo le frecce sulle linee tratteggiate: partiamo dal quadrante (H, X) per identificare il punto $\bar{X} = \bar{H}^{-\varepsilon_2} e^{ca\bar{H}}$, poi nel quadrante (X, Y) calcoliamo $\bar{Y} = C\bar{X}$ ed infine in (P, Y) identifichiamo le preimmagini di \bar{Y} tramite la curva $Y = P^{\varepsilon_1} e^{-aP}$. In conclusione, troviamo i punti cercati

Ora, usiamo il procedimento grafico illustrato da Volterra² per disegnare la curva definita dall'equazione (2.2) e dimostriamo così che si tratta di una curva chiusa. Poniamo

$$X = H^{-\varepsilon_2} e^{acH}, \quad Y = P^{\varepsilon_1} e^{-aP}, \quad (2.5)$$

in modo che la curva (2.2) venga trasformata nella retta di equazione

$$Y = CX$$

riportata nel quadrante (X, Y) della figura 2.2 in cui, nei rispettivi quadranti (H, X) e (P, Y) , sono raffigurate anche le curve definite in (2.5). All'interno della descrizione della figura viene illustrato il procedimento che permette per disegnare la curva di equazione (2.2).

Nella figura 2.3 nella pagina successiva, i punti H_m e H_M corrispondono al massimo della curva Y che si verifica per $P^* = \frac{\varepsilon_1}{a}$, mentre i punti P_m e P_M corrispondono al minimo della curva X che si verifica per $H^* = \frac{\varepsilon_2}{ca}$.

Capiamo anche come i cicli del piano (H, P) variano al variare della costante C , la quale è a sua volta determinata dai valori iniziali della traiettoria. I vari cicli si stringono attorno all'unico equilibrio non banale del

²Per maggiori dettagli consultare [9] capitolo 2.

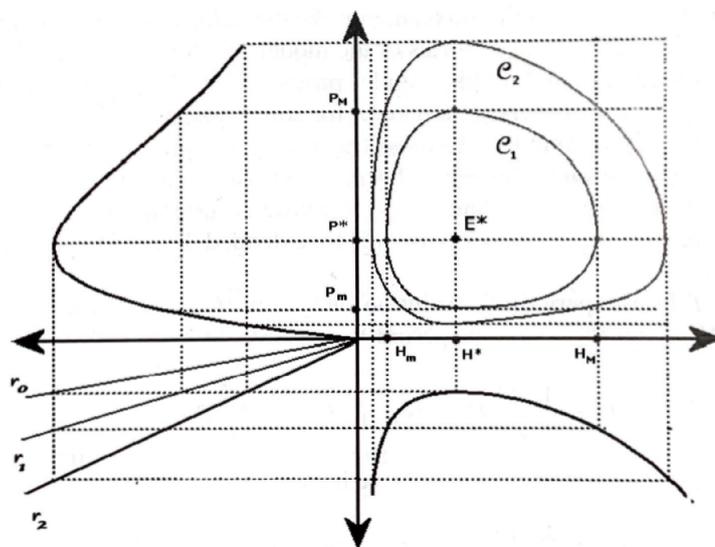


Figura 2.3: Costruzione grafica delle traiettorie per diversi valori del dato iniziale (H_0, P_0) . Le rette r_0 , r_1 e r_2 corrispondono a diversi valori della costante C , ovvero a diversi dati iniziali. Per la curva \mathcal{C}_1 , corrispondente a r_1 , raffiguriamo i minimi H_m , P_m e i massimi H_M e P_M

sistema (2.1) corrispondente al punto

$$E^* = \left(\frac{\varepsilon_2}{ca}, \frac{\varepsilon_1}{a} \right)$$

e la traiettoria rappresentata dal singolo punto E^* corrisponde al valore di C che individua la retta r_0 .

Poiché E^* è l'unico punto in cui $H'(t)$ e $P'(t)$ si annullano contemporaneamente, ogni soluzione percorre un ciclo attorno all'equilibrio senza cambiare direzione.

Guardando i dati mostrati nella figura 2.4 a fronte riguardanti il numero di pellicce di lince prodotte alla Hudson Bay Company, ci rendiamo conto che il modello analizzato è in grado di spiegare il meccanismo che sta alla base delle variazioni periodiche, osservate in natura, di alcune specie di animali.

2.1.3 Perturbazione della popolazione

In questo paragrafo analizzeremo gli effetti di una perturbazione del sistema preda-predatore, utili per interpretare le conseguenze che l'azione dell'uomo provoca sugli ecosistemi.

Le formule (2.4) sono uno strumento chiave per valutare l'effetto sulle medie di un'azione costante di perturbazione della popolazione, come ad

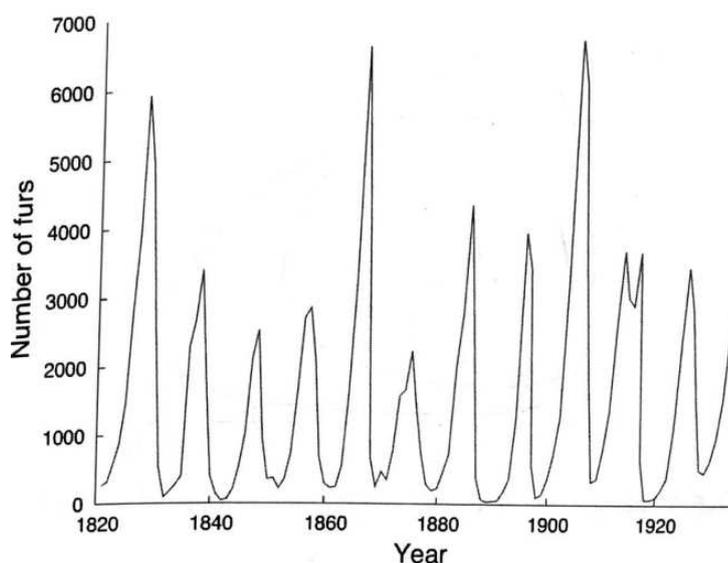


Figura 2.4: Variazione periodica di pellicce di linci provenienti dalla regione MacKenzie River, Canada durante gli anni 1821-1914

esempio la pesca, la caccia, l'inquinamento o l'uso di pesticidi. Introduciamo, allora, dei parametri utili per modellizzare l'azione di distruzione: sia $h\lambda$ il *tasso specifico di distruzione della preda* e sia $p\lambda$ il *tasso specifico di distruzione del predatore*; il parametro λ misura l'intensità della distruzione, mentre h e p ne misurano l'effetto sulle rispettive specie. Allora il sistema (2.1) viene modificato nel seguente modo

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}H(t) = [\varepsilon_1 - h\lambda - aP(t)]H(t), & H(0) = H_0 > 0 \\ \frac{d}{dt}P(t) = [-\varepsilon_2 - p\lambda + acH(t)]P(t), & P(0) = P_0 > 0 \end{cases} \quad (2.6)$$

Dimostriamo, quindi, il seguente teorema

Teorema 2.2. *Consideriamo il sistema di equazioni differenziali (2.6) e supponiamo valga*

$$\varepsilon_1 > h\lambda, \quad (2.7)$$

allora per la soluzione periodica $(H(t), P(t))$ del sistema esistono c_1, c_2, k_1, k_2 costanti positive tali che

$$\bar{H} = c_1 + k_1\lambda \quad e \quad \bar{P} = c_2 - k_2\lambda,$$

dove \bar{H} e \bar{P} indicano le medie nel periodo T delle componenti della soluzione.

Commento 2.2. L'interpretazione di questo risultato all'interno del modello è la seguente: se il tasso di crescita delle prede è maggiore dell'effetto della distruzione su quest'ultime, un aumento dell'intensità di distruzione provoca un aumento del numero delle prede e una diminuzione del numero di predatori.

Dimostrazione. Consideriamo il sistema (2.6); se vale la condizione (2.7), i termini aggiunti $h\lambda$ e $p\lambda$ non modificano il comportamento del sistema rispetto al modello (2.1) in cui risulta $\lambda = 0$. La soluzione del sistema (2.6) sarà, quindi, ancora una funzione periodica di periodo T ; le coordinate dell'equilibrio E^{*3} , però, diventano

$$H^{**} = \frac{\varepsilon_2 + p\lambda}{ca}, \quad P^{**} = \frac{\varepsilon_1 - h\lambda}{a}$$

e da queste segue la tesi. □

Volterra riassunse i risultati ottenuti dall'analisi del modello in tre semplici leggi

1. *legge dei cicli periodici:* le fluttuazioni a cui sono soggette le popolazioni sono periodiche;
2. *legge di conservazione delle medie:* le medie in un periodo del numero di individui di entrambe le specie sono costanti e non dipendono dal dato iniziale;
3. *legge di perturbazione delle medie:* un prelievo indiscriminato di prede e predatori favorisce l'aumento della percentuale di prede⁴;

la terza legge viene anche chiamata *il principio di Volterra*, di cui proponiamo l'interpretazione grafica nella figura 2.5 nella pagina successiva.

I dati sulla pesca nell'Adriatico, raccolti da Umberto D'Ancona, mostravano che durante il Primo Conflitto Mondiale il rapporto tra pesci predatori e pesci prede subì un aumento. Attraverso il suo principio, Volterra propose una spiegazione al fenomeno: la diminuzione dell'attività di pesca, dovuta alla guerra, modificò l'equilibrio in favore del predatore, tornando indietro dal punto E^{**} a E^* .

Un altro importante problema, di cui il principio di Volterra fornisce il chiarimento della fenomenologia, riguarda l'uso di insetticidi su popolazioni di insetti che costituiscono le prede di sistemi preda-predatore. Infatti, l'insetticida può causare uno spostamento dell'equilibrio del sistema, favorendo un aumento indesiderato della preda.

³Per il corollario 2.1.1 sappiamo che esse coincidono con i valori delle medie delle componenti della soluzione.

⁴Purché valga l'ipotesi (2.7).

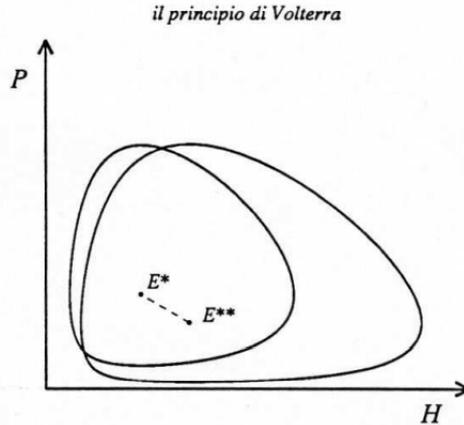


Figura 2.5: Principio di Volterra: l'equilibrio E^* scende in basso a destra e diventa E^{**}

Nonostante il successo del modello nel chiarire importanti aspetti dell'interazione preda-predatore, dobbiamo sottolineare che le semplificazioni su cui si basa lo rendono facilmente esposto ad osservazioni e critiche.

2.2 Il modello di competizione interspecifica

Il modello che andremo a presentare descrive in modo semplice la competizione tra due specie che sfruttano la stessa *nicchia ecologica*; con questo termine intendiamo tutti i tipi di fattori da cui dipende la vita della specie.

Da questo modello, Volterra trasse il cosiddetto *principio di esclusione*, secondo cui due specie differenti non possono occupare per molto tempo la stessa nicchia ecologica, ma necessariamente una delle due si estinguerà mentre l'altra tenderà a saturare la nicchia.

2.2.1 L'impostazione del modello

In questo modello consideriamo due specie che vivono nello stesso ambiente e interagiscono tra loro poiché competono per le stesse risorse; queste sono le assunzioni che dobbiamo fare per poter parlare di *stessa nicchia ecologica*. Allora un generico modello della competizione tra due specie è rappresentato dal problema

$$\begin{cases} N_1'(t) = [\varepsilon_1 - \gamma_1(h_1N_1(t) + h_2N_2(t))]N_1(t), & N_1(0) = N_{01} > 0 \\ N_2'(t) = [\varepsilon_2 - \gamma_2(h_1N_1(t) + h_2N_2(t))]N_2(t), & N_2(0) = N_{02} > 0 \end{cases} \quad (2.8)$$

dove $\gamma_1, \gamma_2, h_1, h_2$ sono costanti non negative. Il parametro h_i rappresenta la quantità di cibo sottratta da un individuo della specie i -esima e quindi il

termine

$$(h_1 N_1 + h_2 N_2)$$

misura il tasso di occupazione complessiva della nicchia, quando sono presenti N_1 individui della prima specie e N_2 individui della seconda. Inoltre γ_i indica l'effetto che tale occupazione ha sul potenziale biologico dell' i -esima specie.

In questo modo, quindi, consideriamo i potenziali biologici delle due popolazioni nella seguente forma

$$\begin{aligned}\varepsilon_1(N_1, N_2) &= \varepsilon_1 - \gamma_1(h_1 N_1(t) + h_2 N_2(t)) \\ \varepsilon_2(N_1, N_2) &= \varepsilon_2 - \gamma_2(h_1 N_1(t) + h_2 N_2(t))\end{aligned}$$

per cui vale

$$\frac{\partial \varepsilon_i}{\partial N_j} < 0, \quad i \neq j \quad i, j = 1, 2. \quad (2.9)$$

Quest'ultime ipotesi, infatti, descrivono il fenomeno di competizione, poiché il tasso di crescita di ciascuna delle due popolazioni risente della presenza dell'altra.

Notiamo che, nel caso in cui una delle due specie sia assente, il modello (2.8) si riduce, per la specie che rimane, all'equazione di Verhulst; se per esempio $N_{01} = 0$, risulta $N_1(t) = 0$ e l'equazione $N_2(t)$ si riduce a

$$\frac{d}{dt} N_2(t) = [\varepsilon_2 - \gamma_2 h_2 N_2(t)] N_2(t)$$

quindi il parametro

$$K_i = \frac{\varepsilon_i}{h_i \gamma_i}$$

corrisponde alla capacità portante della specie i -esima, se isolata.

2.2.2 L'analisi del modello

Come già anticipato, nel modello di competizione tra due specie si verifica il principio di esclusione secondo cui sopravviverà un'unica specie. La versione matematica di questo fenomeno è enunciata nel Teorema 2.3 riportato in questo paragrafo; prima di occuparci della dimostrazione, esaminiamo il seguente risultato preliminare

Proposizione 2.2.1. *Il sistema (2.8) ammette un'unica soluzione massimale $(N_1(t), N_2(t))$ per la quale vale la disuguaglianza*

$$0 < N_i(t) \leq \max\{N_{0i}, K_i\} \quad \forall t \geq 0 \quad (2.10)$$

dove $K_i = \frac{\varepsilon_i}{h_i \gamma_i}$ per $i = 1, 2$.

Dimostrazione. Anzitutto abbiamo

$$N_i(t) = N_{0i} \cdot \exp\left(\int_0^t \varepsilon_i(N_1(s), N_2(s)) ds\right) > 0$$

e se $N_{0i} > K_i$ risulta $N'_i(0) < 0$ infatti

$$N'_i(0) = [\varepsilon_i - \gamma_i(h_1 N_{01} + h_2 N_{02})] N_{0i}$$

con $N_{0i} > 0$ per ipotesi ed essendo $N_{0i} > K_i = \frac{\varepsilon_i}{h_i \gamma_i}$ segue

$$\varepsilon_i < N_{0i} h_i \gamma_i \leq \gamma_i (h_1 N_{01} + h_2 N_{02}).$$

Inoltre, se $N_j(t) \equiv 0$ per $j \neq i$, avremmo $N'_i(t) < 0 \forall t \geq 0$ e

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N_i(t) = K_i < N_{0i},$$

per cui, nel caso fosse $N_j(t) > 0$, a maggior ragione si avrebbe la tesi.

Se, invece, risulta $N_{0i} < K_i$, abbiamo

$$N_i(t) \leq K_i \quad \forall t \geq 0 :$$

infatti, supponiamo valga $N_{01} < K_1$ e sia $\tau > 0$ tale che $N_1(\tau) = K_1$ con $\tau = \min\{t \geq 0 \mid N_1(t) = K_1\}$, allora vale

$$N'_1(\tau) = \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 \left(h_1 \frac{\varepsilon_1}{h_1 \gamma_1} + h_2 N_2(\tau) \right) \right] \frac{\varepsilon_1}{h_1 \gamma_1} = - \frac{h_2 N_2(\tau) \varepsilon_1}{h_1} \leq 0;$$

per come abbiamo scelto τ non può essere $N'_1(\tau) < 0$, quindi necessariamente abbiamo

$$N'_1(\tau) = 0$$

e questo avviene se, e solo se, $N_2(\tau) = 0$ (la popolazione 2 si estingue). In questo caso, la funzione $N_1(t)$ verifica

$$N'_1(t) \leq 0 \quad \text{per} \quad t \geq \tau$$

ovvero $N_1(t) \leq K_1$. Infine, per simmetria, abbiamo anche $N_2(t) \leq K_2$ per ogni $t \geq 0$ se $N_{02} < K_2$. \square

Questo risultato implica che la soluzione del problema (2.8) è globale.

Per quanto riguarda il comportamento asintotico, dimostriamo il seguente teorema

Teorema 2.3. *Consideriamo il sistema (2.8), allora il comportamento asintotico del modello non dipende dal dato iniziale (N_{01}, N_{02}) ed è univocamente determinato dalle seguenti possibilità:*

- se $\varepsilon_2\gamma_1 - \varepsilon_1\gamma_2 < 0$ allora $\lim_{t \rightarrow \infty} (N_1(t), N_2(t)) = (K_1, 0)$,
- se $\varepsilon_2\gamma_1 - \varepsilon_1\gamma_2 > 0$ allora $\lim_{t \rightarrow \infty} (N_1(t), N_2(t)) = (0, K_2)$.

Dimostrazione. Manipoliamo le equazioni del problema in modo da eliminare il termine $(h_1N_1 + h_2N_2)$:

- moltiplichiamo la prima equazione per $\frac{\gamma_2}{N_1(t)}$ e otteniamo

$$\frac{\gamma_2}{N_1(t)} N_1'(t) = \varepsilon_1\gamma_2 - \gamma_1\gamma_2(h_1N_1 + h_2N_2)$$

- moltiplichiamo la seconda equazione per $\frac{\gamma_1}{N_2(t)}$ e otteniamo

$$\frac{\gamma_1}{N_2(t)} N_2'(t) = \varepsilon_2\gamma_1 - \gamma_1\gamma_2(h_1N_1 + h_2N_2)$$

quindi

$$\frac{d}{dt}(\gamma_1 \ln N_2(t) - \gamma_2 \ln N_1(t)) = \varepsilon_2\gamma_1 - \varepsilon_1\gamma_2$$

da cui

$$\frac{N_2^{\gamma_1}(t)}{N_1^{\gamma_2}(t)} = \text{cost} \cdot \exp((\varepsilon_2\gamma_1 - \varepsilon_1\gamma_2)t). \quad (2.11)$$

Usando l'ipotesi

$$\varepsilon_2\gamma_1 - \varepsilon_1\gamma_2 < 0, \quad (2.12)$$

visto la disuguaglianza (2.10), dalla (2.11) segue che

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N_2(t) = 0. \quad (2.13)$$

Per quanto riguarda $N_1(t)$, osserviamo che, visto la (2.13), preso $\delta \in (0, 1)$, è possibile trovare t_0 tale che

$$\varepsilon_1 \left(1 - \delta - \frac{N_1(t)}{K_1}\right) N_1(t) \leq N_1'(t) \leq \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1(t)}{K_1}\right) N_1(t)$$

sia verificata per $t \geq t_0$. Posto allora $X(t) = \frac{1}{N_1(t)}$, otteniamo per $t \geq t_0$

$$-\varepsilon_1 X(t) + \frac{\varepsilon_1}{K_1} \leq X'(t) \leq -\varepsilon_1(1 - \delta)X(t) + \frac{\varepsilon_1}{K_1}$$

e dunque

$$\frac{1}{K_1} + e^{-\varepsilon_1(t-t_0)} \left[X(t_0) - \frac{1}{K_1} \right] \leq X(t) \leq \frac{1}{K_1(1-\delta)} + e^{-\varepsilon_1(1-\delta)(t-t_0)} \left[X(t_0) - \frac{1}{K_1(1-\delta)} \right];$$

dall'arbitrarietà di δ , si conclude che

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N_1(t) = K_1 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 h_1}.$$

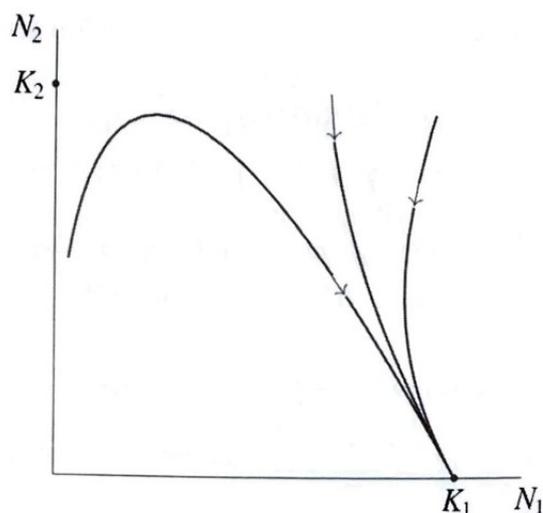


Figura 2.6: La competizione: caso $h_2K_2 < h_1K_1$

Notiamo, infine, che per simmetria si ha che

$$\text{se } \varepsilon_2\gamma_1 - \varepsilon_1\gamma_2 > 0 \quad \text{allora} \quad \lim_{t \rightarrow \infty} (N_1(t), N_2(t)) = (0, K_2)$$

e questo conclude la dimostrazione. \square

Nella figura 2.6 sono riportate le traiettorie della soluzione, ottenute integrando il sistema (2.8), per diversi valori del dato iniziale, nel caso in cui sia verificata l'ipotesi (2.12) del Teorema 2.3 a pagina 23. Notiamo che, anche se la popolazione 2 è destinata all'estinzione, è possibile che $N_2(t)$ inizialmente cresca velocemente prima di subire l'effetto della competizione.

Le conclusioni che abbiamo tratto dall'analisi del modello costituiscono la versione matematica del principio ecologico di esclusione. La condizione (2.12) si può scrivere anche nel seguente modo

$$h_2K_2 < h_1K_1$$

al fine di evidenziare il fatto che l'esclusione viene determinata dal bilancio tra capacità portante e misura di occupazione della nicchia.

In natura il principio viene confermato e se due specie molto simili possono convivere, ciò avviene perché attraverso la selezione naturale esse hanno elaborato nicchie differenti.

Capitolo 3

Generalizzazione della competizione tra specie

In quest'ultimo capitolo, analizzeremo il fenomeno di competizione tra specie in situazioni più complesse. In particolare, nella prima sezione studieremo il modello con una risorsa statica presente, arrivando alla generalizzazione del principio di esclusione introdotto da Volterra. A seguire analizzeremo con il caso di competizione di due specie per due risorse statiche, studiando le curve a pendenza nulla del sistema e le informazioni che esse ci forniscono e focalizzandoci sulla dipendenza delle risorse dal numero di individui. Per finire classificheremo gli equilibri del modello di competizione in cui una specie risulta più efficiente dell'altra.

3.1 Competizione per una risorsa statica

Il modello di Volterra presentato nel precedente capitolo è basato sulla generica assunzione che la convivenza di due specie nello stesso habitat porti alla riduzione del tasso di crescita di entrambe le popolazioni, senza la pretesa di descrivere con maggior dettaglio questo processo.

Una prima considerazione sul meccanismo di competizione per le risorse riguarda la possibilità che vi sia una data specie che costituisce il cibo di un'altra; allora, in questo caso, si può usare il modello preda-predatore per descrivere la situazione.

E' utile distinguere due tipologie di risorse: quelle *dinamiche*, utilizzate nella circostanza appena descritta, e quelle *statiche*, definite come le risorse presenti nell'ambiente in quantità fissata. In quest'ultimo caso, quando un individuo si procura del cibo sottrae la quantità corrispondente dall'ammontare delle risorse disponibili; esempi di questa tipologia possono essere aree di allevamento o territori di caccia.

Considerando una comunità di n specie, ognuna dipendente dalle stesse k risorse statiche, possiamo usare il modello costituito da n equazioni diffe-

renziali, relative alla crescita delle popolazioni, e k equazioni algebriche, che descrivono la disponibilità delle risorse; risulta quindi un sistema del tipo

$$\begin{cases} N'_i(t) = u_i(\varrho_1(t), \dots, \varrho_k(t))N_i(t) & i = 1, \dots, n, \\ \varrho_j(t) = v_j(N_1(t), \dots, N_n(t)) & j = 1, \dots, k. \end{cases} \quad (3.1)$$

Le funzioni $u_i(\varrho_1, \dots, \varrho_k)$ rappresentano il potenziale biologico della i -esima specie come funzione delle risorse disponibili e $\varrho_j = v_j(N_1, \dots, N_n)$ esprime la quantità disponibile della risorsa j , determinata dal numero di individui di ogni specie. E' naturale assumere che le funzioni u_i siano crescenti rispetto ad ogni variabile ϱ_j , mentre le risorse ϱ_j siano decrescenti rispetto alle funzioni N_i .

Le risorse dinamiche, invece, vengono rappresentate tramite equazioni differenziali che ne descrivono l'andamento; di conseguenza, il sistema differenziale associato sarà

$$\begin{cases} N'_i(t) = u_i(\varrho_1(t), \dots, \varrho_k(t))N_i(t) & i = 1, \dots, n, \\ \varrho'_j(t) = \delta_j(\varrho_1(t), \dots, \varrho_k(t), N_1(t), \dots, N_n(t)) & j = 1, \dots, k. \end{cases} \quad (3.2)$$

Il modello preda-predatore analizzato nel precedente capitolo può essere letto nel contesto appena descritto considerando $n = k = 1$.

Possiamo anche interpretare un sistema a risorse statiche come un modello a risorse dinamiche dove la scala temporale di evoluzione dell'insieme delle risorse è molto più lenta rispetto a quella del sistema delle popolazioni. Intuitivamente, in ogni momento possiamo considerare le risorse ai valori di equilibrio, corrispondenti all'abbondanza delle specie in quell'istante. Allora possiamo approssimare il sistema (3.2) con

$$\begin{cases} N'_i(t) = u_i(\varrho_1(t), \dots, \varrho_k(t))N_i(t) & i = 1, \dots, n, \\ 0 = \delta_j(\varrho_1(t), \dots, \varrho_k(t), N_1(t), \dots, N_n(t)) & j = 1, \dots, k, \end{cases}$$

ovvero con un sistema riconducibile alla forma (3.1).

In questa sezione useremo il modello (3.1) per analizzare il caso di n specie che competono per un'unica risorsa statica, ovvero considereremo il sistema

$$\begin{cases} N'_i(t) = u_i(\varrho(t))N_i(t) & i = 1, \dots, n, \\ \varrho(t) = v(N_1(t), \dots, N_n(t)), \end{cases} \quad (3.3)$$

con le seguenti condizioni

$$\begin{aligned} i) \quad & u'_i(\varrho) > 0, \quad u_i(0) < 0, \quad \lim_{\varrho \rightarrow +\infty} u_i(\varrho) > 0; \\ ii) \quad & \frac{\partial v}{\partial N_i} < 0, \quad v(0, \dots, 0) > 0, \quad \lim_{N_i \rightarrow +\infty} v(0, \dots, 0, N_i, 0, \dots, 0) \leq 0. \end{aligned} \quad (3.4)$$

Per prima cosa notiamo che il modello di Volterra (2.8) può essere interpretato in questo modo attribuendo i valori

$$u_i(\varrho) = \gamma_i \varrho - \tilde{\mu}_i, \quad v(N_1, N_2) = \varrho_{max} - (h_1 N_1 + h_2 N_2), \quad (3.5)$$

con

$$\tilde{\mu}_i = \gamma_i \varrho_{max} - \varepsilon_i > 0.$$

Dunque, ϱ_{max} rappresenta la quantità totale delle risorse e $\tilde{\mu}_i$ esprime la mortalità specifica della specie i quando tutte le risorse sono occupate e non vi sono nascite. Così, il sistema (3.3) sotto le condizioni (3.4) generalizza il modello di Volterra consentendo di considerare un arbitrario numero di specie e soprattutto utilizzando funzioni non lineari come $u_i(\cdot)$ e $v(\cdot)$.

Commento 3.1. Nell'assunzione (3.4 ii) permettiamo a v di assumere valori negativi, ma nella realtà questo non può verificarsi, infatti il modello descritto ammette un senso biologico solo nel caso in cui $v \geq 0$. Quindi permettiamo a v di essere negativo per grandi valori di N_i , consapevoli del fatto che il sistema assume significato solo nel sottoinsieme

$$\Omega = \{ \mathbf{N} \mid v(N_1, \dots, N_n) \geq 0 \}. \quad (3.6)$$

Osservazione 3.1. La condizione (3.4 i) implica che esiste $\varrho_i^* > 0$ tale che

$$u_i(\varrho_i^*) = 0$$

ovvero per ogni specie vi è un valore critico $\varrho_i^* > 0$ di disponibilità della risorsa tale che al di sotto di quel valore il potenziale biologico risulta negativo.

Al fine di evitare il caso in cui alcune specie non siano in grado di svilupparsi nonostante tutte le risorse siano disponibili, assumiamo che

$$v(0, \dots, 0) > \varrho_i^* \quad \forall i = 1, \dots, n. \quad (3.7)$$

Proposizione 3.1.1. *Nel modello rappresentato dal sistema (3.3) con le condizioni (3.4) esiste $K_i > 0$ tale che*

$$v(0, \dots, 0, K_i, 0, \dots, 0) = \varrho_i^*$$

dove $\varrho_i^* > 0$ è tale che $u_i(\varrho_i^*) = 0$ ed esso soddisfa la condizione (3.7).

Commento 3.2. Possiamo interpretare questo risultato all'interno del modello di competizione di n specie per un'unica risorsa nel seguente modo: in assenza di altre specie, la popolazione i -esima raggiunge la propria capacità portante che corrisponde al rispettivo valore critico ϱ_i^* della disponibilità della risorsa.

Dimostrazione. Osserviamo preliminarmente che nella situazione descritta, ovvero quando $N_j(t) \equiv 0 \forall j \neq i$, la funzione N_i segue la legge

$$N_i'(t) = u_i(v(0, \dots, 0, N_i(t), 0, \dots, 0))N_i(t)$$

che, sotto le condizioni (3.4), descrive un modello logistico generalizzato¹ con potenziale biologico

$$\tilde{\varepsilon}_i(N) = u_i(v(0, \dots, 0, N, 0, \dots, 0)).$$

Dalla condizione (3.7), considerando anche la (3.4 ii), segue che esiste $\tilde{N}_i \neq 0$ tale che

$$v(0, \dots, 0, \tilde{N}_i, 0, \dots, 0) = \varrho_i^*$$

e, poiché $u_i(\varrho_i^*) = 0$, \tilde{N}_i risulta un punto di equilibrio non banale dell'equazione, quindi, necessariamente, $\tilde{N}_i = K_i$. \square

Per quanto riguarda gli equilibri, oltre all'equilibrio di estinzione $\mathbf{E}_0 = (0, \dots, 0)$, il sistema (3.3) ammette le seguenti *configurazioni di esclusione*

$$\mathbf{E}_i = (0, \dots, 0, K_i, 0, \dots, 0), \quad i = 1, \dots, n.$$

Può essere dimostrato che il modello illustrato è ben posto e in particolare che l'insieme

$$\Omega_M = \Omega \cap \{0 \leq N_i \leq M, \quad i = 1, \dots, n\}$$

è invariante² se M è abbastanza grande, ovvero se M è tale che

$$v(0, \dots, 0, N_i, 0, \dots, 0) < \varrho_i^* \quad \text{per } N_i > M, \quad i = 1, \dots, n.$$

Così abbiamo anche che per ogni dato iniziale $\mathbf{N}_0 = (N_1^0, \dots, N_n^0)$, l'insieme ω -limite $\omega(\mathbf{N}_0)$ è non vuoto (Teorema A.3 a pagina 48).

A seguito di queste considerazioni preliminari, occupiamoci del fenomeno di *esclusione competitiva*, riassunto nel seguente teorema

Teorema 3.1. *Prendiamo in considerazione il sistema (3.3) con le condizioni (3.4) e (3.7). Assumiamo, inoltre, che valga*

$$0 < \varrho_1^* < \varrho_2^* \leq \varrho_3^* \leq \dots \leq \varrho_n^*$$

dove $\forall i = 1, \dots, n$ ϱ_i^* è tale che $u_i(\varrho_i^*) = 0$.

Sia Ω l'insieme definito in (3.6); se $\mathbf{N}_0 \in \Omega$ e $N_1^0 > 0$ allora la soluzione $\mathbf{N}(t)$ tenderà all'equilibrio $\mathbf{E}_1 = (K_1, 0, \dots, 0)$, ovvero

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N_1(t) = K_1 \quad e \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} N_i(t) = 0 \quad \text{per } i \geq 2.$$

¹Si veda il Teorema 1.1 a pagina 9.

²Consultare la definizione A.7 a pagina 48 dell'appendice.

Dimostrazione. Per prima cosa, osserviamo che, essendo $u_i'(\varrho) > 0$ e $u_i(\varrho_i^*) = 0$, dalla condizione $\varrho_1^* < \varrho_2^* \leq \varrho_3^* \leq \dots \varrho_n^*$ segue che

$$u_i(\varrho_1^*) < 0 \quad \text{per } i \neq 1. \quad (3.8)$$

Per procedere con la dimostrazione, dividiamo Ω nei sottoinsiemi

$$\begin{aligned} \Omega^+ &= \{ \mathbf{N} \in \Omega \mid v(N_1, \dots, N_n) > \varrho_1^* \}, \\ \Omega^0 &= \{ \mathbf{N} \in \Omega \mid v(N_1, \dots, N_n) = \varrho_1^* \}, \\ \Omega^- &= \{ \mathbf{N} \in \Omega \mid v(N_1, \dots, N_n) < \varrho_1^* \}; \end{aligned}$$

attraverso una serie di passi, analizziamo il comportamento della soluzione $\mathbf{N}(t) \equiv (N_1(t), \dots, N_n(t))$, con dato iniziale \mathbf{N}_0 appartenente ad ogni regione.

Passo 1. *L'insieme Ω^+ è invariante.*

Sia $\mathbf{N}_0 \in \Omega^+$ e supponiamo per assurdo che Ω^+ non sia invariante; allora abbiamo che il primo istante τ di uscita dall'insieme è finito

$$\tau = \inf \{ t > 0 \mid \mathbf{N}(t) \notin \Omega^+ \} < +\infty.$$

Necessariamente

$$v(N_1(\tau), \dots, N_n(\tau)) = \varrho_1^*$$

e quindi, usando $u_1(\varrho_1^*) = 0$,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} v(N_1(t), \dots, N_n(t)) \Big|_{t=\tau} &= \sum_{i=1}^n \frac{\partial v}{\partial N_i}(N_1(\tau), \dots, N_n(\tau)) u_i(\varrho_1^*) N_i(\tau) = \\ &= \sum_{i=2}^n \frac{\partial v}{\partial N_i}(N_1(\tau), \dots, N_n(\tau)) u_i(\varrho_1^*) N_i(\tau) \geq 0^3. \end{aligned}$$

Questo non è possibile, infatti se

$$\frac{d}{dt} v(N_1(t), \dots, N_n(t)) \Big|_{t=\tau} > 0,$$

allora

$$v(N_1(t), \dots, N_n(t)) < \varrho_1^*, \quad \text{per } t \in (\tau - h, \tau)$$

per qualche $h > 0$ abbastanza piccolo e questo contraddice la definizione di τ . D'altra parte, se

$$\frac{d}{dt} v(N_1(t), \dots, N_n(t)) \Big|_{t=\tau} = 0,$$

necessariamente $N_i(\tau) = 0$ per $i > 1$; allora $N_1(\tau) = K_1$ cioè la traiettoria $\mathbf{N}(t)$ dovrebbe contenere il punto critico \mathbf{E}_1 , contro l'unicità della soluzione⁴.

³Per (3.8) e l'ipotesi (3.4 ii).

⁴*Teorema di esistenza e unicità:* consideriamo il problema $X' = F(X)$ e $X(t_0) = X_0$ con $X_0 \in \mathbb{R}^n$. Supponiamo che $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ sia C^1 , allora esiste una soluzione del problema ed essa è unica.

Passo 2. Se $\mathbf{N}_0 \in \Omega^0$ e $\mathbf{N}_0 \neq \mathbf{E}_1$, allora $\mathbf{N}(t) \in \Omega^+$ per ogni $t > 0$.

Ripetendo lo stesso calcolo di prima abbiamo

$$\left. \frac{d}{dt} v(N_1(t), \dots, N_n(t)) \right|_{t=0} = \sum_{i=2}^n \frac{\partial v}{\partial N_i}(N_1^0, \dots, N_n^0) u_i(\varrho_1^*) N_i^0 > 0,$$

a meno che $N_i^0 = 0$ per $i > 1$, ma poiché

$$\varrho(N_1^0, 0, \dots, 0) = \varrho_1^*,$$

abbiamo $N_1^0 = K_1$, cioè $\mathbf{N}_0 = \mathbf{E}_1$ e questo caso l'abbiamo escluso.

Quindi $v(N_1(t), \dots, N_n(t)) > \varrho_1^*$ (cioè $\mathbf{N}(t) \in \Omega^+$) per $t \in (0, h)$ con $h > 0$ e, per il Passo 1, abbiamo $\mathbf{N}(t) \in \Omega^+$ per ogni $t > 0$.

Passo 3. Se $\mathbf{N}_0 \in \Omega^+ \cup \Omega^0$, allora $\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{N}(t) = \mathbf{E}_1$.

Supponiamo $\mathbf{N}_0 \neq \mathbf{E}_1$ altrimenti la conclusione sarebbe banale. Dal Passo 1 e Passo 2 segue che $\mathbf{N}(t) \in \Omega^+$ per $t > 0$, quindi

$$N_1'(t) = u_1(v(N_1(t), \dots, N_n(t))) N_1(t) > u_1(\varrho_1^*) N_1(t) = 0.$$

Così $N_1(t)$ è crescente e

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N_1(t) = N_1^\infty < +\infty, \quad N_1^\infty \geq N_1^0 > 0.$$

Applicando il Teorema di La Salle⁵ alla funzione

$$V(N_1, \dots, N_n) = -N_1,$$

sappiamo che ogni punto $\mathbf{Y} \equiv (Y_1, \dots, Y_n) \in \omega(\mathbf{N}_0)$ deve soddisfare

$$Y_1 = N_1^\infty$$

e inoltre

$$\dot{V}(N_1^\infty, Y_2, \dots, Y_n) = -u_1(v(N_1^\infty, Y_2, \dots, Y_n)) N_1^\infty = 0$$

quindi

$$v(N_1^\infty, Y_2, \dots, Y_n) = \varrho_1^*$$

cioè $\mathbf{Y} \in \Omega^0$. Quindi l'insieme invariante $\omega(\mathbf{N}_0)$ è contenuto in Ω^0 e, poiché l'unico sottoinsieme invariante di Ω^0 è il punto critico \mathbf{E}_1 (si veda il Passo 2), si ha

$$\omega(\mathbf{N}_0) \equiv \{\mathbf{E}_1\} \quad \text{e quindi} \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{N}(t) = \mathbf{E}_1.$$

Passo 4. Se $\mathbf{N}_0 \in \Omega^-$ e $N_1^0 > 0$ allora $\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{N}(t) = \mathbf{E}_1$.

⁵Si veda il Teorema A.7 dell'appendice.

Sia ora $\mathbf{N}_0 \in \Omega^-$, ovvero $v(N_1^0, \dots, N_n^0) < \varrho_1^*$. Allora vi sono due possibili scenari: o

$$\text{esiste } \tau > 0 \text{ tale che } v(N_1(\tau), \dots, N_n(\tau)) = \varrho_1^* \quad (3.9)$$

oppure

$$v(N_1(t), \dots, N_n(t)) < \varrho_1^* \quad \forall t \geq 0. \quad (3.10)$$

Nel caso (3.9) abbiamo $\mathbf{N}(\tau) \in \Omega^0$ e la tesi segue dal Passo 3. Se invece si verifica la (3.10), allora la soluzione rimane in Ω^- e

$$\frac{d}{dt}v(N_1(t), \dots, N_n(t)) > \sum_{i=1}^n \frac{\partial v}{\partial N_i}(N_1(t), \dots, N_n(t))u_i(\varrho_1^*)N_i(t) > 0^6,$$

così $v(N_1(t), \dots, N_n(t))$ converge in modo crescente a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} v(\mathbf{N}(t)) = \varrho^\infty \leq \varrho_1^*. \quad (3.11)$$

Inoltre, applicando nuovamente il Teorema A.7 alla funzione

$$V(N_1, \dots, N_n) = -v(N_1, \dots, N_n)$$

nell'insieme Ω^- , abbiamo che ogni punto limite \mathbf{Y} deve soddisfare

$$\dot{V}(\mathbf{Y}) = - \sum_{i=1}^n \frac{\partial v}{\partial N_i}(\mathbf{Y})u_i(\varrho^\infty)Y_i = 0. \quad (3.12)$$

Tutti i termini in (3.12) sono non positivi con $u_i(\varrho^\infty) < 0$ per $i > 1$; per avere l'identità deve essere

$$Y_2 = \dots = Y_n = 0.$$

Non può essere anche $Y_1 = 0$ perché altrimenti

$$\varrho^\infty = \lim_{t \rightarrow +\infty} v(N_1(t), \dots, N_n(t)) = v(0, \dots, 0) > v(K_1, 0, \dots, 0) = \varrho_1^*$$

che è assurdo per (3.11); quindi, dalla (3.12), segue che $u_1(\varrho^\infty) = 0$ ovvero $\varrho^\infty = \varrho_1^*$. Concludiamo che ogni punto limite \mathbf{Y} deve appartenere a Ω^0 e, come visto nel Passo 3, risulta $\mathbf{Y} = \mathbf{E}_1$, cioè

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{N}(t) = \mathbf{E}_1.$$

Così la dimostrazione di (3.8) è conclusa. \square

⁶Per (3.4 i) $u_i(v(N_1(t), \dots, N_n(t))) < u_i(\varrho_1^*)$, ma per (3.4 ii) le derivate parziali $\frac{\partial v}{\partial N_i}$ sono negative.

Il modello appena discusso conferma, sotto ipotesi più generali, il principio di esclusione dedotto da Volterra, introdotto nella sezione 2.2. Riassumendo, abbiamo osservato che nel contesto di risorse statiche non è possibile che vi siano due o più specie che convivono sfruttando la stessa risorsa, ma necessariamente sopravviverà un'unica specie (quella che avrà bisogno di meno risorse ovvero la più efficiente⁷) mentre tutte le altre si estingueranno.

Applicando il risultato appena trovato al modello di Volterra descritto dalle formule (3.5), otteniamo

$$\varrho_i^* = \frac{\tilde{\mu}_i}{\gamma_i},$$

quindi la specie 1 vince sulla specie 2 se $\varrho_1^* < \varrho_2^*$ ovvero se

$$\varepsilon_2 \gamma_1 < \varepsilon_1 \gamma_2$$

che coincide con la condizione (2.12).

3.2 Due specie in competizione per due risorse statiche

Estendiamo il modello precedentemente illustrato, introducendo una seconda risorsa di tipo statico nell'habitat, ma restringiamoci al caso di due sole specie conviventi.

Come in (3.3), assumiamo che il potenziale biologico di ogni specie sia legato alla disponibilità delle risorse e che quest'ultima dipenda dalla densità delle due popolazioni, ovvero consideriamo il seguente sistema

$$\begin{cases} N_1'(t) = u_1(\varrho_1(t), \varrho_2(t))N_1(t), \\ N_2'(t) = u_2(\varrho_1(t), \varrho_2(t))N_2(t), \\ \varrho_1(t) = v_1(N_1(t), N_2(t)), \\ \varrho_2(t) = v_2(N_1(t), N_2(t)). \end{cases} \quad (3.13)$$

Il meccanismo di competizione è determinato dal modo in cui i due tassi di crescita $u_i(\cdot, \cdot)$ dipendono dalle risorse e come le risorse $v_i(\cdot, \cdot)$ dipendono dall'abbondanza delle popolazioni. Definiamo, allora, le seguenti condizioni ($i, j = 1, 2$):

$$\begin{aligned} i) \quad & \frac{\partial u_i}{\partial \varrho_j} > 0, \quad u_i(0, 0) < 0, \\ ii) \quad & \frac{\partial v_i}{\partial N_j} < 0, \quad \lim_{N_1 \rightarrow +\infty} v_i(N_1, 0) \leq 0, \quad \lim_{N_2 \rightarrow +\infty} v_i(0, N_2) \leq 0, \\ iii) \quad & u_i(v_1(0, 0), v_2(0, 0)) > 0, \end{aligned} \quad (3.14)$$

⁷Infatti, nelle ipotesi del Teorema 3.1, abbiamo che la specie 1 è quella con il valore soglia minore ed essa è l'unica che sopravvive.

3.2. DUE SPECIE IN COMPETIZIONE PER DUE RISORSE STATICHE 35

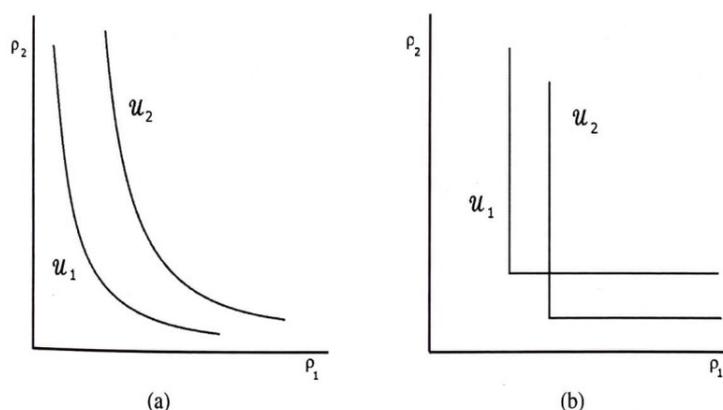


Figura 3.1: Esempi di curve di pendenza nulla nel caso di risorse complementari. (a) caso generico, (b) caso della legge del minimo di Liebig

ossia assumiamo che i potenziali biologici siano negativi in assenza di risorse e diventino positivi quando vi è una quantità abbastanza grande di risorse disponibili; inoltre supponiamo che una densità molto alta di una delle due specie esaurisca entrambe le risorse. Per evitare casi triviali, la condizione (3.14 iii) afferma che i tassi di crescita delle due popolazioni sono positivi in assenza di sottrazione di risorse causata dalle due specie.

Per distinguere le diverse possibilità, consideriamo il piano delle fasi delle risorse (ρ_1, ρ_2) e, in particolare, le linee di pendenza nulla (*nullclines*)

$$\mathcal{U}_i = \{ (\rho_1, \rho_2) \mid u_i(\rho_1, \rho_2) = 0 \}. \quad (3.15)$$

Le assunzioni (3.14) implicano che \mathcal{U}_i sono non vuoti e possono essere rappresentati come il grafico di una funzione della variabile ρ_1 o di ρ_2 . La forma di queste curve varia a seconda che le risorse siano *sostituibili* o *complementari*. Parliamo di risorse complementari se entrambe risultano indispensabili per la crescita delle popolazioni, mentre con risorse sostituibili indichiamo il caso in cui una specie sia in grado di sopravvivere con un'unica risorsa. Un caso particolare di risorse sostituibili è costituito dalla situazione in cui una risorsa può essere sostituita con un'altra nella stessa quantità; parleremo, allora, di risorse *perfettamente sostituibili*.

Possiamo tradurre questi concetti in formule matematiche con le seguenti assunzioni: nel caso di risorse complementari la disponibilità di entrambe le risorse è essenziale per la crescita delle due specie; di conseguenza, le ipotesi saranno

$$u_i(0, x) < 0 \quad \text{e} \quad u_i(x, 0) < 0 \quad \text{per } i=1, 2 \quad \text{e} \quad x > 0.$$

Un caso estremo di risorse complementari segue la *legge del minimo di Liebig*, secondo cui la crescita di una popolazione in un ecosistema è determinata

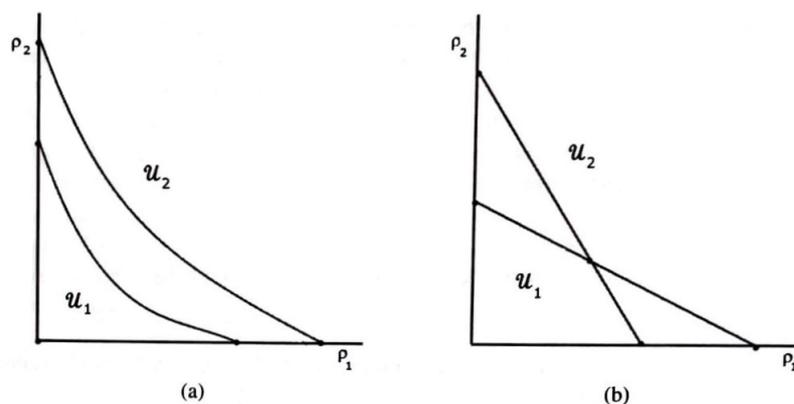


Figura 3.2: Esempi di curve di pendenza nulla nel caso di risorse sostituibili. (a) caso generico, (b) caso di risorse perfettamente sostituibili

dalla risorsa che è presente in quantità minore rispetto alle necessità; in questa situazione, i tassi di crescita corrispondenti sono

$$u_i(\varrho_1, \varrho_2) = \min\{u_{i1}(\varrho_1), u_{i2}(\varrho_2)\}$$

dove $u_{ij}(\cdot)$ sono funzioni di un singolo nutriente che soddisfa le condizioni (3.4) del paragrafo precedente. Esempi di possibili nullclines nel caso di risorse complementari sono mostrati in figura 3.1.

Nel caso di risorse sostituibili, invece, i tassi di crescita possono essere positivi anche in assenza di una risorsa, ovvero $u_i(\varrho_1, 0)$ e $u_i(0, \varrho_2)$ diventano positivi per $i = 1, 2$ e ϱ_1 e ϱ_2 abbastanza grandi. Inoltre, un esempio di risorse perfettamente sostituibili è dato da

$$u_i(\varrho_1, \varrho_2) = c_{i1}\varrho_1 + c_{i2}\varrho_2 - d_i,$$

dove le *nullclines* sono delle rette; esempi di curve di pendenza nulla legate a questo caso vengono mostrate nella figura 3.2.

I possibili equilibri del sistema (3.13) sono legati agli insiemi \mathcal{U}_i poiché possono verificarsi per $(\varrho_1^*, \varrho_2^*)$ tali che

- $u_1(\varrho_1^*, \varrho_2^*) = 0$ per un equilibrio in cui si esclude la specie 2,
- $u_2(\varrho_1^*, \varrho_2^*) = 0$ per un equilibrio in cui si esclude la specie 1,
- $u_1(\varrho_1^*, \varrho_2^*) = u_2(\varrho_1^*, \varrho_2^*) = 0$ per un equilibrio di coesistenza.

Osservazione 3.2. Quando vale la legge di Liebig, possiamo dare un significato preciso al concetto di *risorsa limitante*. Consideriamo nuovamente la figura 3.1; se il punto di intersezione delle curve si trova nel ramo orizzontale di \mathcal{U}_1 , significa che se aggiungiamo o sottraiamo dal sistema una piccola quantità della risorsa 1 il punto rimarrà in \mathcal{U}_1 e quindi non ci sarà un aumento o una diminuzione della popolazione. D'altra parte, se aumentiamo

3.2. DUE SPECIE IN COMPETIZIONE PER DUE RISORSE STATICHE 37

la risorsa 2, ci muoveremo verso l'insieme in cui $u_1(\varrho_1, \varrho_2) > 0$, mentre se la diminuiamo, il potenziale biologico della prima specie diventerà negativo. Possiamo dire, allora, che all'equilibrio la risorsa 2 è limitante per la specie 1, mentre il nutrimento 1 non lo è. Al contrario, poiché il punto d'intersezione si trova nel ramo verticale di \mathcal{U}_2 , la risorsa 1 risulta limitante per la specie 2, mentre il nutrimento 2 non lo è.

Finora, nell'analisi del modello, ci siamo occupati della dipendenza dei tassi di crescita dalla disponibilità delle risorse. Per completare il lavoro, esaminiamo il modo in cui le risorse vengono consumate dagli individui delle due popolazioni, analizzando il comportamento delle funzioni $v_1(N_1, N_2)$ e $v_2(N_1, N_2)$.

L'evoluzione delle popolazioni è determinata dai potenziali

$$\varepsilon_i(N_1, N_2) = u_i(v_1(N_1, N_2), v_2(N_1, N_2)) \quad (3.16)$$

che portano al corrispondente sistema bidimensionale di ODE nelle variabili $(N_1(t), N_2(t))$

$$\begin{cases} N_1'(t) = \varepsilon_1(N_1(t), N_2(t))N_1(t) \\ N_2'(t) = \varepsilon_2(N_1(t), N_2(t))N_2(t) \end{cases} \quad (3.17)$$

Da (3.14) segue che i potenziali biologici (3.16) soddisfano l'assunzione (2.9) alla base della *competizione interspecifica*, ma abbiamo anche che

$$\frac{\partial \varepsilon_i}{\partial N_i} < 0 \quad \text{per } i = 1, 2, \quad (3.18)$$

ovvero ogni specie è soggetta anche a *competizione intraspecifica*.

Come al solito, analizziamo gli equilibri del sistema (3.17): vi è l'equilibrio di estinzione $\mathbf{E}_0 = (0, 0)$ e due configurazioni di esclusione

$$\mathbf{E}_1 = (K_1, 0), \quad \mathbf{E}_2 = (0, K_2) \quad (3.19)$$

dove K_1 e K_2 soddisfano rispettivamente

$$\varepsilon_1(K_1, 0) = 0, \quad \varepsilon_2(0, K_2) = 0. \quad (3.20)$$

Infatti, se consideriamo le funzioni

$$\tilde{\varepsilon}_1 = \varepsilon_1(N, 0) \quad \text{e} \quad \tilde{\varepsilon}_2 = \varepsilon_2(0, N),$$

si vede subito da (3.14) e in particolare da (3.18) che

$$\tilde{\varepsilon}_i'(N) < 0, \quad \tilde{\varepsilon}_i(0) > 0 \quad \text{e} \quad \lim_{N \rightarrow +\infty} \tilde{\varepsilon}_i(N) < 0,$$

quindi esiste un unico K_i tale che $\tilde{\varepsilon}_i(K_i) = 0$, per $i = 1, 2$. In realtà, $\tilde{\varepsilon}_i(N)$ è il parametro malthusiano della popolazione i in assenza della specie

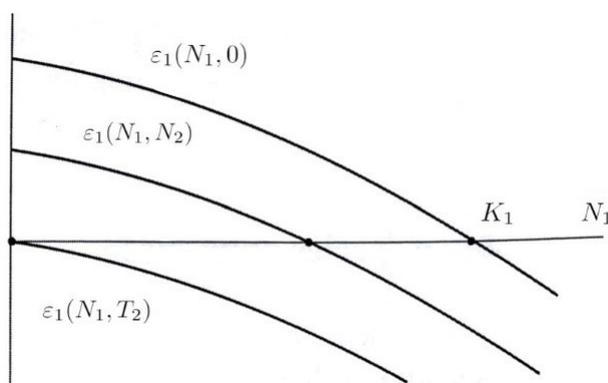


Figura 3.3: Il potenziale biologico della specie 1 per diversi valori di densità della popolazione 2. Il tasso di crescita decresce con N_2 ed è negativo per $N_2 > T_2$

rivale, così K_i ne rappresenta la capacità portante e corrispondentemente otteniamo gli equilibri di esclusione (3.19).

Con lo stesso ragionamento usato per determinare le capacità portanti K_i , possiamo provare l'esistenza dei valori T_i che soddisfano

$$\varepsilon_1(0, T_2) = 0, \quad \varepsilon_2(T_1, 0) = 0; \quad (3.21)$$

definiamo, di conseguenza i seguenti punti critici

$$\mathbf{Q}_1 = (T_1, 0) \quad \mathbf{Q}_2 = (0, T_2).$$

I numeri T_i rappresentano dei valori soglia, infatti, se il numero di individui della specie i è maggiore o uguale a T_i , allora la specie rivale j è soggetta ad un tasso di crescita negativo per ogni $N_j > 0$ (come mostrato nella figura 3.3).

Le curve isocline⁸

$$\mathcal{R}_i = \{ (N_1, N_2) \mid \varepsilon_i(N_1, N_2) = 0 \}, \quad i = 1, 2$$

dividono il piano delle fasi (N_1, N_2) in regioni in cui i potenziali sono positivi o negativi e forniscono anche informazioni sull'esistenza degli equilibri di coesistenza. Infatti le due descrizioni nei piani delle fasi (ϱ_1, ϱ_2) e (N_1, N_2) sono collegati tramite la trasformazione

$$\mathcal{V}(\mathbf{N}) = (v_1(N_1, N_2), v_2(N_1, N_2))$$

che assumiamo essere invertibile. Questa ipotesi, infatti, permette di disegnare figure topologicamente equivalenti nei due piani delle fasi.

⁸In dinamica delle popolazioni, con questo termine s'intende l'insieme dei valori per cui il tasso di accrescimento di una specie in una coppia di popolazioni interagenti rimane nullo.

3.2. DUE SPECIE IN COMPETIZIONE PER DUE RISORSE STATICHE 39

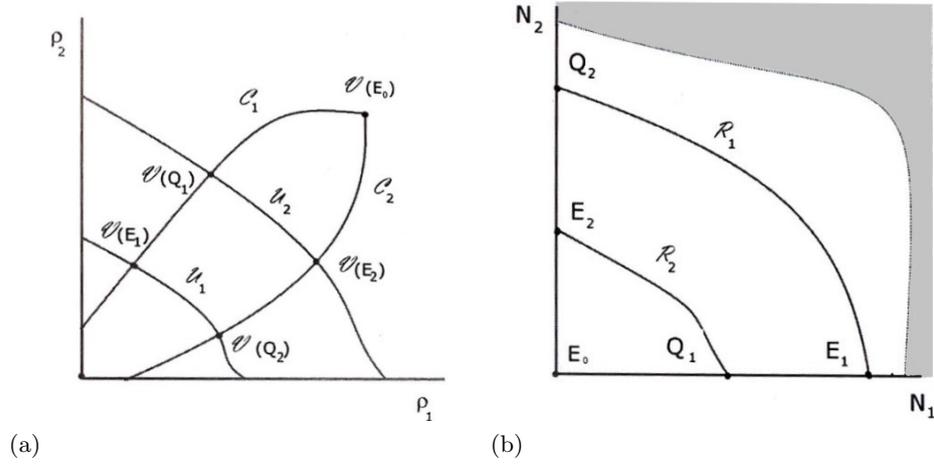


Figura 3.4: Esempio della corrispondenza tra i piani (ρ_1, ρ_2) e (N_1, N_2) . La zona grigia corrisponde alla regione non realistica in cui almeno una delle due funzioni $v_i(N_1, N_2)$ risulta negativa

Nella figura 3.4 presentiamo un esempio che mostra come $\mathcal{V}(\cdot)$ trasforma il piano (N_1, N_2) nel piano (ρ_1, ρ_2) . Infatti, nell'immagine 3.4-(a) le curve

$$\mathcal{C}_1 = \{ (v_1(s, 0), v_2(s, 0)), s \geq 0 \}, \quad \mathcal{C}_2 = \{ (v_1(0, s), v_2(0, s)), s \geq 0 \}$$

rappresentano le immagini degli assi cartesiani in (N_1, N_2) e indicano le risorse che sarebbero disponibili se fosse presente una sola specie.

Si noti che entrambe le curve sono orientate con s che cresce da 0 a $+\infty$; entrambe, quindi, partono dal punto $\mathcal{V}(\mathbf{E}_0) = (v_1(0, 0), v_2(0, 0))$ e intersecano gli assi cartesiani quando $v_1(N_1, N_2)$ o $v_2(N_1, N_2)$ si annullano e diventano negativi. In realtà, l'immagine $\mathcal{V}(\Omega)$ ⁹ sarà compresa nella zona delimitata dalle curve \mathcal{C}_i , che costituisce, quindi, la regione ammessa nel piano (ρ_1, ρ_2) . Essa dipende dalle funzioni $v_i(N_1, N_2)$, ovvero dal modo in cui le due specie consumano le risorse.

Nella prossima sezione vedremo come il disegno qualitativo nel piano delle fasi (ρ_1, ρ_2) permette di determinare la stabilità degli equilibri di esclusione \mathbf{E}_1 ed \mathbf{E}_2 ¹⁰, analizzando in dettaglio il caso in cui vi sia un rivale globalmente più efficiente, ovvero una specie in grado di sopravvivere con meno risorse dell'altra.

⁹Dove Ω costituisce l'insieme di definizione introdotto in (3.6).

¹⁰Infatti, nel piano (ρ_1, ρ_2) , le intersezioni delle curve identificano diverse regioni che corrispondono a regioni del piano (N_1, N_2) in cui i potenziali biologici assumono segni diversi.

3.3 Caso di un rivale globalmente più efficiente

Consideriamo nuovamente il modello (3.13) e supponiamo che la specie 1 costituisca il rivale più efficiente. Ipotizziamo, inoltre, che le due *nullclines* \mathcal{U}_i definite in (3.15) non si intercettino, come mostrato nella figura 3.4 nella pagina precedente.

Notiamo subito che con queste ipotesi stiamo escludendo gli equilibri di coesistenza, infatti l'equilibrio \mathbf{E}^* può verificarsi solo per la quantità di risorse $\mathcal{V}(\mathbf{E}^*)$ corrispondente all'intersezione delle due curve di pendenza nulla \mathcal{U}_1 e \mathcal{U}_2 . Ad ogni modo, per avere un equilibrio di coesistenza non basta che le curve \mathcal{U}_i si intersechino, ma è necessario che lo facciano all'interno della regione ammessa, ovvero, per quanto detto prima, quella delimitata dalle due curve \mathcal{C}_i . L'esistenza dell'equilibrio di coesistenza, quindi, dipende dalle funzioni $v_i(N_1, N_2)$.

Non ci restano, allora, che l'equilibrio di estinzione \mathbf{E}_0 e i due di esclusione \mathbf{E}_1 e \mathbf{E}_2 . In realtà, mostreremo che in queste circostanze si verifica il fenomeno dell'esclusione competitiva, come nel caso di più specie che competono per una singola risorsa.

Se vogliamo introdurre l'ipotesi di un rivale globalmente più efficiente all'interno del modello, dobbiamo assumere che valga

$$T_1 < K_1.$$

Notiamo che questa condizione equivale all'ipotesi che lungo la curva \mathcal{C}_1 , il punto $\mathcal{V}(\mathbf{Q}_1)$ preceda $\mathcal{V}(\mathbf{E}_1)$; infatti le curve \mathcal{U}_i definite in (3.15) corrispondono alle immagini delle isocline \mathcal{B}_i e intersecano le curve \mathcal{C}_i nelle immagini dei punti \mathbf{E}_i e \mathbf{Q}_i , determinati rispettivamente dai valori di K_i e T_i . Quindi $T_1 < K_1$ se, e solo se, la curva \mathcal{C}_1 interseca prima \mathcal{U}_2 e poi \mathcal{U}_1 , ovvero se, e solo se, $\mathcal{V}(\mathbf{Q}_1)$ precede $\mathcal{V}(\mathbf{E}_1)$.

Dimostriamo, ora, il seguente teorema che descrive la stabilità degli equilibri del modello di competizione per due risorse statiche con un rivale più efficiente

Teorema 3.2. *Consideriamo il modello descritto dal sistema (3.13), supponiamo che valgano le condizioni (3.14) ed assumiamo che la figura 3.4 nella pagina precedente ne rappresenti il disegno qualitativo nei piani delle fasi (ϱ_1, ϱ_2) e (N_1, N_2) . Supponiamo, inoltre, che valga*

$$T_1 < K_1 \quad e \quad T_2 > K_2$$

con K_i e T_i valori assunti dalla funzione $N_i(t)$ per $i = 1, 2$ che soddisfino rispettivamente (3.20) e (3.21), in cui le funzioni $\varepsilon_i(N_1, N_2)$ risultano definite come in (3.16), allora:

1. l'equilibrio $\mathbf{E}_0 = (0, 0)$ risulta completamente instabile,

2. l'equilibrio $\mathbf{E}_1 = (K_1, 0)$ risulta asintoticamente stabile,

3. l'equilibrio $\mathbf{E}_2 = (0, K_2)$ risulta un punto di sella.

Inoltre, considerando il piano delle fasi (N_1, N_2) , possiamo concludere che \mathbf{E}_1 è, in realtà, globalmente attrattivo ovvero vale

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{N}(t) = \mathbf{E}_1$$

per ogni soluzione $\mathbf{N}(t)$ del sistema¹¹.

Dimostrazione. Notiamo che il disegno qualitativo nel piano delle fasi (ϱ_1, ϱ_2) della figura 3.4 permette di determinare la stabilità degli equilibri. Consideriamo l'equilibrio di estinzione \mathbf{E}_0 e valutiamo la matrice Jacobiana del sistema nel punto, ottenendo

$$J(\mathbf{E}_0) = \begin{pmatrix} \varepsilon_1(0, 0) & 0 \\ 0 & \varepsilon_2(0, 0) \end{pmatrix}.$$

Allora, facendo riferimento alla definizione A.3 a pagina 47 possiamo concludere visto che per (3.14) vale $\varepsilon_i(0, 0) > 0$ per $i = 1, 2$.

Consideriamo, ora, i due equilibri di esclusione; calcolando le matrici Jacobiane nei punti e usando le proprietà (3.20), otteniamo

$$J(\mathbf{E}_1) = \begin{pmatrix} K_1 \frac{\partial \varepsilon_1}{\partial N_1}(K_1, 0) & K_1 \frac{\partial \varepsilon_1}{\partial N_2}(K_1, 0) \\ 0 & \varepsilon_2(K_1, 0) \end{pmatrix}$$

$$J(\mathbf{E}_2) = \begin{pmatrix} \varepsilon_1(0, K_2) & 0 \\ K_2 \frac{\partial \varepsilon_2}{\partial N_1}(0, K_2) & K_2 \frac{\partial \varepsilon_2}{\partial N_2}(0, K_2) \end{pmatrix}$$

così, per il corollario A.2.1 a pagina 46, \mathbf{E}_1 risulta asintoticamente stabile: infatti, abbiamo

$$K_1 \frac{\partial \varepsilon_1}{\partial N_1}(K_1, 0) < 0$$

poiché dalle assunzioni (3.14) segue che è soddisfatta la condizione (3.18), mentre per ipotesi abbiamo $T_1 < K_1$ e quindi, essendo soddisfatta dal sistema la condizione (2.9), risulta

$$\varepsilon_2(K_1, 0) < \varepsilon_2(T_1, 0) = 0.$$

¹¹Facendo riferimento alla definizione A.2, si noti che la nozione di equilibrio globalmente attrattivo risulta più forte di equilibrio asintoticamente stabile poiché la proprietà riguardante il valore del limite non dipende da nessun $\delta > 0$.

Per quanto riguarda \mathbf{E}_2 , invece, con lo stesso ragionamento di sopra concludiamo che l'autovalore $K_2 \frac{\partial \varepsilon_2}{\partial N_2}(0, K_2)$ risulta negativo, mentre, essendo soddisfatta l'ipotesi (2.9) e poiché $T_2 > K_2$, abbiamo

$$\varepsilon_1(0, K_2) > \varepsilon_1(0, T_2) = 0$$

e quindi possiamo concludere che l'equilibrio \mathbf{E}_2 è un punto di sella¹².

Vediamo di dimostrare, ora, che l'equilibrio \mathbf{E}_1 risulta globalmente attrattivo. Non essendovi equilibri nel primo quadrante, deduciamo dal Teorema A.5 a pagina 51 che non vi sono orbite periodiche.

Un'applicazione del Teorema di Poincaré-Bendixson (il corollario A.3.1 dell'appendice) implica che l'insieme ω -limite di ogni traiettoria dev'essere un equilibrio e l'unico equilibrio asintoticamente stabile è, appunto, \mathbf{E}_1 . \square

In conclusione, anche in questo caso abbiamo un risultato di esclusione: nella situazione in cui vi siano due specie in competizione per due risorse, se una specie risulta globalmente più efficiente dell'altra (ossia è in grado di sopravvivere con una quantità minore di entrambe le risorse), allora non vi sono equilibri di coesistenza e la specie più efficiente vince sull'altra.

¹²Si consulti la definizione A.4 a pagina 47.

Appendice A

Equazioni differenziali ordinarie

Come abbiamo potuto notare, le equazioni differenziali vengono spesso usate per descrivere i fenomeni presenti in natura; in particolare, la teoria delle equazioni differenziali ordinarie ha una struttura semplice, sicché le nozioni e i risultati presenti permettono un approccio sistematico all'analisi dei fenomeni.

In questa appendice tratteremo con più dettaglio concetti e dimostreremo risultati di cui ci siamo forniti nella trattazione dell'argomento.

A.1 Equilibri e loro stabilità

Sia $\mathbf{F} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ una funzione C^1 e $t \in \mathbb{R}$. Consideriamo il seguente sistema autonomo¹ scritto in forma vettoriale

$$\begin{cases} \mathbf{Y}'(t) = \mathbf{F}(\mathbf{Y}(t)) \\ \mathbf{Y}(0) = \mathbf{Y}_0 \end{cases} \quad (\text{A.1})$$

e denotiamo con $\mathbf{Y}(t) = \mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ la sua soluzione.

Definizione A.1. Un punto \mathbf{Y}^* viene detto *punto di equilibrio* del sistema (A.1) se è soluzione dell'equazione $\mathbf{F}(\mathbf{Y}^*) = \mathbf{0}$.

Questi punti di \mathbb{R}^n , quindi, corrispondono alle soluzioni che sono costanti nel tempo: $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}^*) \equiv \mathbf{Y}^*$; chiaramente, se \mathbf{Y}_0 è un punto di equilibrio, allora la funzione costante $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0) \equiv \mathbf{Y}_0$ è soluzione di (A.1).

Definizione A.2. Un punto di equilibrio \mathbf{Y}^* del sistema (A.1) può essere

¹Un sistema autonomo è un sistema di equazioni differenziali ordinarie che non dipendono esplicitamente dalla variabile indipendente. Per maggiori dettagli, si consulti [5] a pagina 22.

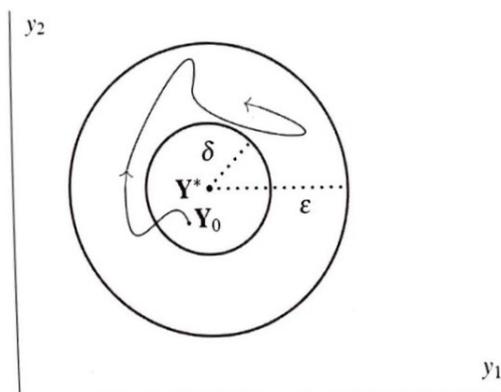


Figura A.1: Stabilità dell'equilibrio \mathbf{Y}^* . Per ogni dato iniziale $\mathbf{Y}_0 \in B(\mathbf{Y}^*, \delta)$, la soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ non esce mai dalla palla $B(\mathbf{Y}^*, \varepsilon)$, cioè $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}^*) \in B(\mathbf{Y}_0, \varepsilon)$

- *stabile* se per ogni $\varepsilon > 0$ esiste $\delta > 0$ tale che

$$|\mathbf{Y}_0 - \mathbf{Y}^*| < \delta \implies |\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0) - \mathbf{Y}^*| < \varepsilon \quad \text{per ogni } t \geq 0;$$

- *asintoticamente stabile* se è stabile e inoltre esiste δ tale che

$$|\mathbf{Y}_0 - \mathbf{Y}^*| < \delta \implies \lim_{x \rightarrow +\infty} \mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0) = \mathbf{Y}^*;$$

- *instabile* se non è stabile.

Queste definizioni possono essere applicate al caso unidimensionale

$$y'(t) = F(y(t)); \tag{A.2}$$

in questa configurazione, la stabilità di un punto di equilibrio y^* (vale a dire uno zero della funzione $F(y)$) è determinata dalla derivata di $F(y)$ calcolata nel punto y^* . Infatti abbiamo

- se $F'(y^*) < 0$ l'equilibrio y^* è asintoticamente stabile,
- se $F'(y^*) > 0$ è instabile.

Da ciò segue che, nelle vicinanze di un equilibrio, la *deviazione* $\omega(t) = y(t) - y^*$ soddisfa approssimativamente² l'equazione

$$\omega'(t) = F'(y^*)\omega(t).$$

Notiamo che questo risultato fornisce solo condizioni sufficienti e nel caso in cui $F'(y^*) = 0$ non possiamo concludere nulla sulla stabilità o instabilità dell'equilibrio.

²Sviluppo di Taylor al primo ordine di $F(y)$ centrato in y^* .

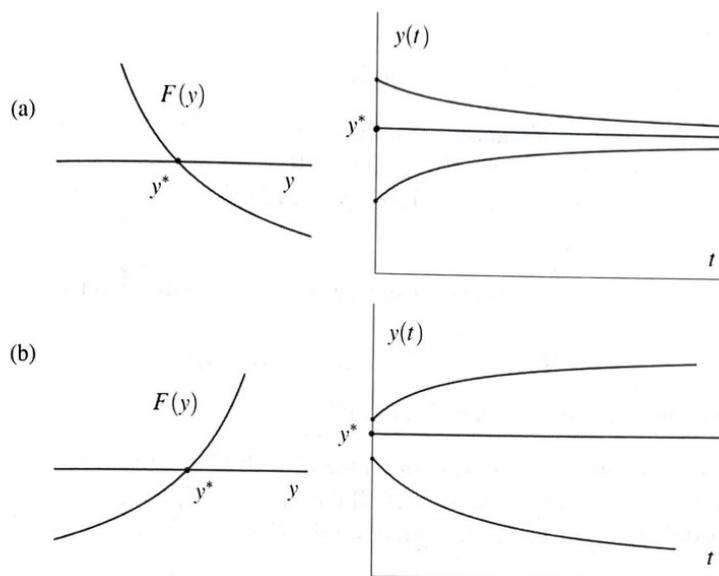


Figura A.2: Caso unidimensionale: stabilità e instabilità dell'equilibrio y^* : (a) $F'(y^*) < 0$ e l'equilibrio è asintoticamente stabile; (b) l'equilibrio è instabile poiché $F'(y^*) > 0$

Per generalizzare il risultato appena discusso al caso n -dimensionale, consideriamo i sistemi lineari. Questi sono molto importanti non solo perché è possibile dare una descrizione completa della soluzione ma anche perché, nei sistemi non lineari, analisi locali in un intorno dell'equilibrio ricorrono alla linearizzazione (come nel caso unidimensionale) per trovare condizioni sulla stabilità.

Allora consideriamo il problema

$$\begin{cases} \mathbf{Y}'(t) = A\mathbf{Y}(t) \\ \mathbf{Y}(0) = \mathbf{Y}_0 \end{cases} \quad (\text{A.3})$$

dove A è una matrice $n \times n$. In questo caso, l'origine \mathbf{O} è un equilibrio e la soluzione può essere espressa esplicitamente nel seguente modo

$$\mathbf{Y}(t) = e^{tA}\mathbf{Y}_0, \quad \text{con} \quad e^{tA} = \sum_{k=0}^{\infty} \frac{t^k}{k!} A^k.$$

Per studiare la stabilità dell'origine, possiamo utilizzare il seguente risultato³

Teorema A.1. *Si consideri il sistema (A.3) e siano $\lambda_1, \dots, \lambda_p$ gli autovalori della matrice A , allora l'origine risulta*

³Per maggiori dettagli, si veda [2] p. 151-153.

- stabile se $Re(\lambda_i) \leq 0 \forall i = 1, \dots, p$ e tutti gli autovalori con parte reale nulla sono semplici;
- asintoticamente stabile se, e solo se, $Re(\lambda_i) < 0 \forall i = 1, \dots, p$;
- instabile se $\exists k$ tale che $Re(\lambda_k) > 0$.

A.2 Il caso non lineare

Come già accennato, i risultati illustrati nella precedente sezione forniscono la chiave per analizzare i sistemi non lineari. Consideriamo, allora, il seguente sistema autonomo

$$\mathbf{Y}'(t) = A\mathbf{Y}(t) + \mathbf{G}(\mathbf{Y}(t)) \quad (\text{A.4})$$

dove A è un matrice $n \times n$ e $\mathbf{G} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ è una funzione differenziabile con continuità e vale

$$\lim_{\mathbf{x} \rightarrow \mathbf{O}} \frac{|\mathbf{G}(\mathbf{x})|}{|\mathbf{x}|} = 0, \quad (\text{A.5})$$

allora l'origine \mathbf{O} è un equilibrio per (A.4) e vale il seguente risultato⁴

Teorema A.2. *Si consideri il sistema (A.4) e siano $\lambda_1, \dots, \lambda_p$ gli autovalori della matrice A . Allora*

- se $Re(\lambda_i) < 0 \forall i = 1, \dots, p$, allora l'origine \mathbf{O} è asintoticamente stabile;
- se $\exists k$ tale che $Re(\lambda_k) > 0$, allora l'origine \mathbf{O} risulta instabile.

In realtà, questo risultato può essere utilizzato nell'analisi della stabilità di tutti gli equilibri del sistema (A.1), perché se \mathbf{Y}^* è un tale equilibrio, consideriamo la deviazione

$$\mathbf{W}(t) = \mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0) - \mathbf{Y}^*$$

che è una soluzione del sistema linearizzato

$$\mathbf{W}'(t) = \mathbf{JF}(\mathbf{Y}^*)\mathbf{W}(t) + \mathbf{G}(\mathbf{W}(t)), \quad \mathbf{W}(0) = \mathbf{Y}_0 - \mathbf{Y}^*,$$

dove $\mathbf{JF}(\mathbf{Y}^*)$ indica la matrice Jacobiana di \mathbf{F} calcolata all'equilibrio, mentre $\mathbf{G}(\cdot)$ indica i termini restanti, tali che soddisfino (A.5). Allora vale il seguente risultato

Corollario A.2.1. *Consideriamo il sistema (A.1) e sia \mathbf{Y}^* un suo equilibrio; siano, inoltre, $\lambda_1, \dots, \lambda_p$ gli autovalori della matrice Jacobiana $\mathbf{JF}(\mathbf{Y}^*)$ calcolata all'equilibrio. Allora*

⁴Per la dimostrazione di questo teorema, si consulti [3] p. 314-318.

- se $Re(\lambda_i) < 0 \quad \forall i = 1, \dots, p$, allora \mathbf{Y}^* è asintoticamente stabile;
- se $\exists k$ tale che $Re(\lambda_k) > 0$, allora \mathbf{Y}^* risulta instabile.

A questo punto, per completare la classificazione degli equilibri, diamo le seguenti definizioni

Definizione A.3. Sia \mathbf{Y}^* un equilibrio instabile del sistema (A.1) e siano $\lambda_1, \dots, \lambda_p$ gli autovalori della matrice Jacobiana $\mathbf{JF}(\mathbf{Y}^*)$ calcolata all'equilibrio. Se vale

$$Re(\lambda_i) > 0 \quad \forall i = 1, \dots, p,$$

allora \mathbf{Y}^* è detto *completamente instabile*.

Definizione A.4. Diremo che l'equilibrio \mathbf{Y}^* del sistema (A.1) è un *punto di sella* se la matrice $\mathbf{JF}(\mathbf{Y}^*)$ contiene sia autovalori con parte reale positiva che autovalori con parte reale negativa.

Infine, possiamo arricchire la lista di risultati utilizzabili nell'analisi della stabilità degli equilibri, considerando la seguente osservazione

Osservazione A.1. Consideriamo il sistema (A.1) e sia \mathbf{Y}^* un suo equilibrio completamente instabile; allora esiste $\delta > 0$ tale che, per ogni \mathbf{Y}_0 che soddisfa $|\mathbf{Y}_0 - \mathbf{Y}^*| < \delta$, esiste un $T > 0$ per cui vale

$$|\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0) - \mathbf{Y}^*| > \delta \quad \forall t > T,$$

ovvero per tempi $t > T$ la soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ non si avvicinerà più all'equilibrio \mathbf{Y}^* .

A.3 Insiemi limite

Se vogliamo analizzare il comportamento attorno ad un equilibrio di una soluzione di un'equazione differenziale, possiamo utilizzare il concetto di insieme ω -limite.

Definizione A.5. Data la soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ del sistema (A.1) qui riportato

$$\begin{cases} \mathbf{Y}'(t) = \mathbf{F}(\mathbf{Y}(t)) \\ \mathbf{Y}(0) = \mathbf{Y}_0 \end{cases}$$

con $\mathbf{Y}_0 \in \mathbb{R}^n$, viene detto *insieme ω -limite* di \mathbf{Y}_0 l'insieme dei punti limite della soluzione ovvero

$$\omega(\mathbf{Y}_0) = \{ \mathbf{Y} \in \mathbb{R}^n \mid \text{esiste } \{t_n\}, \quad t_n \rightarrow +\infty, \quad \mathbf{Y}(t_n, \mathbf{Y}_0) \rightarrow \mathbf{Y} \}.$$

Diamo ora qualche definizione di concetti che verranno utilizzati nei risultati che seguono:

Definizione A.6. Dato un sistema dinamico descritto dall'equazione differenziale ordinaria autonoma

$$\mathbf{Y}'(t) = \mathbf{F}(\mathbf{Y}(t))$$

con $\mathbf{F} : M \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ un campo vettoriale differenziabile definito nello spazio delle fasi M , un'orbita del sistema dinamico è il sostegno di una soluzione $\mathbf{Y}(t)$ dell'equazione, ovvero una traiettoria percorsa dal sistema nello spazio delle fasi.

Definizione A.7. Un insieme P si dice *invariante* (risp. *positivamente invariante*) se le soluzioni con dato iniziale in P , per ogni $t \in \mathbb{R}$ (risp. per ogni $t > 0$), esistono e sono contenute in P , ovvero

$$\mathbf{Y}_0 \in P \implies \mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0) \in P \quad \forall t \in \mathbb{R} \quad (\text{risp. } \forall t \geq 0)^5.$$

Le proprietà che l'insieme ω -limite soddisfa sono elencate nel seguente teorema⁶:

Teorema A.3. *Sia $M \subset \mathbb{R}^n$ un insieme positivamente invariante e compatto e sia $\mathbf{X} \in M$. Allora*

- $\omega(\mathbf{X}) \neq \emptyset$;
- $\omega(\mathbf{X})$ è un chiuso e connesso;
- $\omega(\mathbf{X})$ è un insieme invariante.

Nel caso dei sistemi planari ($n = 2$)

$$\begin{cases} y_1'(t) = F_1(y_1, y_2) \\ y_2'(t) = F_2(y_1, y_2) \end{cases} \quad (\text{A.6})$$

vi è un teorema che fornisce condizioni sufficienti per l'esistenza di orbite periodiche⁷, la cui versione classica recita

Teorema A.4 (di Poincaré-Bendixson). *Consideriamo il sistema autonomo (A.6) e un insieme positivamente invariante e compatto $M \subset \mathbb{R}^2$ per la soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$. Sia $\mathbf{X} \in M$, allora se M non contiene alcun punto di equilibrio, $\omega(\mathbf{X})$ è un'orbita periodica del sistema.*

Prima di illustrare la dimostrazione, diamo la definizione di sezione trasversale, concetto che useremo all'interno della dimostrazione del Teorema di Poincaré-Bendixson.

⁵Per maggiori dettagli, si veda [5] a pagina 200.

⁶Per la dimostrazione di questo risultato consultare [10] p. 105-106, Proposizione 8.1.3.

⁷La versione originale di questo teorema venne illustrata e dimostrata in [1], capitolo 1, Teorema 2 a pagina 11.

Definizione A.8. Consideriamo il sistema (A.6) con $\mathbf{X} \in \mathbb{R}^2$ un punto che non sia un equilibrio (ovvero $\mathbf{F}(\mathbf{X}) = (F_1(\mathbf{X}), F_2(\mathbf{X})) \neq \mathbf{0}$). Una *sezione trasversale* del sistema (A.6) in \mathbf{X} è una curva continua e connessa $\mathbf{g} : I \rightarrow \mathbb{R}^2$ definita su un intervallo $I \subset \mathbb{R}$ tale che il prodotto scalare tra il versore normale a $\Sigma = \mathbf{g}(I)$ sostegno della curva e il campo vettoriale \mathbf{F} non sia zero e non cambi segno lungo Σ .

In altre parole, la sezione trasversale non è mai tangente a nessuna soluzione del sistema che incontra e, in particolare, una sezione trasversale non può passare per un punto di equilibrio.

*Dimostrazione del Teorema di Poincaré-Bendixson*⁸. La dimostrazione di questo importante teorema si basa su una serie di lemmi che dimostreremo, utilizzando anche i risultati enunciati nel Teorema A.3.

Lemma 1. Se $\mathbf{g} : I \rightarrow \mathbb{R}^2$ è una sezione trasversale, con $I \subset \mathbb{R}$ un intervallo e $\mathbf{Y}_1, \mathbf{Y}_2, \dots, \mathbf{Y}_n \in \Sigma$ una sequenza di punti appartenenti alla stessa soluzione nell'ordine (ovvero esistono $t_1 < t_2 < \dots < t_n$ tali che $\mathbf{Y}(t_i, \mathbf{Y}_0) = \mathbf{Y}_i$), allora lungo la sezione $\Sigma = \mathbf{g}(I)$ i punti \mathbf{Y}_i formano una sequenza monotona.

Dimostrazione del Lemma 1. Sicuramente, se la soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ interseca Σ una sola volta, possiamo concludere. Supponiamo, allora, che la intersechi più di una volta e consideriamo la parte di $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ tra \mathbf{Y}_{i-1} e \mathbf{Y}_i . Questa parte, insieme al segmento di Σ da \mathbf{Y}_{i-1} a \mathbf{Y}_i forma la frontiera di una regione positivamente invariante D^9 , come mostrato nella figura A.3. Così, $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_i) \subset D$ e dall'invarianza di D segue che \mathbf{Y}_{i+1} , se esiste, sta in D . Così, $\mathbf{Y}_i \in [\mathbf{Y}_{i-1}, \mathbf{Y}_{i+1}]$. \square

Lemma 2. L'insieme ω -limite di un punto \mathbf{X} interseca Σ in al più un punto.

Dimostrazione del Lemma 2. Supponiamo, per assurdo, che $\omega(\mathbf{X})$ intersechi Σ in due punti distinti $\mathbf{Z}_1, \mathbf{Z}_2$. Allora, per definizione di insieme ω -limite, possiamo trovare due successioni di punti in $\mathbf{Y}(t, \mathbf{X})$, chiamate \mathbf{Y}_n^1 e \mathbf{Y}_n^2 , che tendono rispettivamente a $\mathbf{Z}_1 \in \Sigma$ e $\mathbf{Z}_2 \in \Sigma$. Consideriamo, ora, i punti delle successioni \mathbf{Y}_n^1 e \mathbf{Y}_n^2 che appartengono a Σ ; allora si ha

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbf{Y}_n^1 \in \Sigma = \mathbf{Z}_1 \quad \text{e} \quad \lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbf{Y}_n^2 \in \Sigma = \mathbf{Z}_2.$$

Questo però contraddice la monotonia delle intersezioni tra $\mathbf{Y}(t, \mathbf{X})$ e Σ , ovvero ciò che afferma il Lemma 1. \square

⁸Questa dimostrazione si può trovare in [8] p. 45-47.

⁹Questo per l'unicità della soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$.

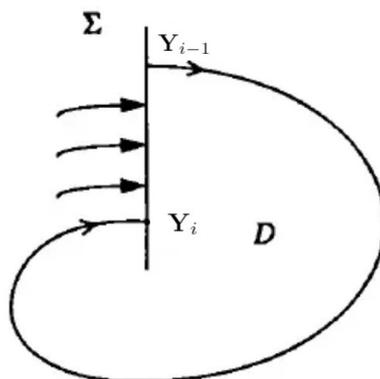


Figura A.3: Costruzione della dimostrazione del Lemma 1 nel Teorema di Poincaré-Bendixson

Lemma 3. *Nel piano, se un insieme ω -limite di un punto non contiene punti di equilibrio, allora è un'orbita periodica.*

Dimostrazione del Lemma 3. Scegliamo un punto $\mathbf{P} \in \omega(\mathbf{X})$ e mostriamo prima che l'orbita per \mathbf{P} è periodica e successivamente che coincide con $\omega(\mathbf{X})$.

Sia $\mathbf{Z} \in \omega(\mathbf{P})$; allora \mathbf{Z} non è un punto di equilibrio poiché $\omega(\mathbf{P}) \subset \omega(\mathbf{X})$ (questo perché $\omega(\mathbf{X})$ è chiuso). Costruiamo allora la sezione trasversale Σ in \mathbf{Z} , come mostrato in figura A.4. Ora, esiste una successione crescente $\{t_n\}_{n \in \mathbb{N}}$ tale che

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbf{Y}(t_n, \mathbf{P}) = \mathbf{Z}.$$

Dal Lemma 1, $\mathbf{Y}(t_n, \mathbf{P}) \in \Sigma$ è una sottosuccessione monotona crescente che tende a \mathbf{Z} ; ma, poiché $\mathbf{Y}(t_n, \mathbf{P}) \in \omega(\mathbf{X})$ ¹⁰, per il Lemma 2 dobbiamo avere che $\mathbf{Z} \equiv \mathbf{Y}(t_n, \mathbf{P}) \in \Sigma$. Così, l'orbita per \mathbf{P} dev'essere un'orbita periodica.

Rimane da dimostrare che la traiettoria per \mathbf{P} coincide con $\omega(\mathbf{X})$. Questo segue da un ragionamento identico a quello appena fatto, scegliendo una sezione trasversale all'orbita in \mathbf{P} e notando dal Lemma 2 che $\omega(\mathbf{X})$ può intersecare Σ solo nel punto \mathbf{P} . Poiché $\omega(\mathbf{X})$ è un insieme invariante, non contiene punti di equilibrio ed è connesso, segue che l'orbita per \mathbf{P} è $\omega(\mathbf{X})$. \square

Per concludere la dimostrazione del teorema, mettiamo semplicemente insieme i fatti sopra dimostrati. Per prima cosa, visto che M è un insieme positivamente invariante, abbiamo che $\mathbf{X} \in M \Rightarrow \omega(\mathbf{X}) \subset M$. Inoltre, poiché M non ha punti di equilibrio, dal Lemma 3 segue che $\omega(\mathbf{X})$ è un'orbita periodica. \square

¹⁰Il Teorema A.3 afferma che l'insieme ω -limite di un punto è un insieme invariante.

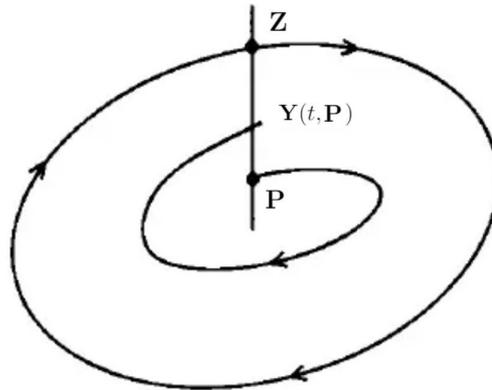


Figura A.4: Costruzione per la dimostrazione del Teorema di Poincaré-Bendixson

Da questo risultato, discendono diversi corollari che forniscono informazioni sul comportamento delle soluzioni nei sistemi planari. Di seguito ne presentiamo un paio

Corollario A.3.1. *Consideriamo il sistema autonomo (A.6) e supponiamo che esista un numero finito di equilibri. Sia $M \subset \mathbb{R}^2$ insieme positivamente invariante e compatto per la soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ e consideriamo $\mathbf{X} \in M$. Allora $\omega(\mathbf{X})$ ricade in uno dei tre seguenti casi:*

- $\omega(\mathbf{X})$ è un equilibrio,
- $\omega(\mathbf{X})$ è un'orbita periodica,
- $\omega(\mathbf{X})$ è un ciclo singolare, ossia è l'unione di un numero finito di orbite che si uniscono negli stessi punti per $t \rightarrow +\infty$ o $t \rightarrow -\infty$ (orbite eterocline o omocline¹¹)

Il precedente corollario afferma che può valere solo uno dei tre casi, quindi risulta utile qualsiasi informazione che permetta di escludere l'esistenza di orbite periodiche. Un semplice risultato che può aiutare è il seguente¹²

Teorema A.5. *Per il sistema (A.6), la regione racchiusa da un'orbita periodica deve contenere almeno un equilibrio.*

A.4 Funzioni di Lyapunov

Una vasta gamma di risultati che permettono di studiare il comportamento qualitativo delle soluzioni del problema (A.1) ricorrono all'uso delle cosiddette

¹¹Viene definita un'orbita *eterocline* come la curva che collega due punti di equilibrio, mentre si dice *omocline* se i punti all'inizio e alla fine dell'orbita corrispondono. Per maggiori dettagli, si consulti [5] p. 192-193, 209.

¹²Per la dimostrazione di questo risultato si consulti [5] p. 229-230, Corollario 4.

te funzioni di Lyapunov che forniscono un metodo alternativo per studiare la stabilità di un equilibrio.

Definizione A.9. Consideriamo una funzione $V(\mathbf{X}) : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ differenziabile con continuità e, riferendoci al sistema (A.1), definiamo

$$\dot{V}(\mathbf{X}) \equiv \dot{V}(x_1, \dots, x_n) = \sum_{i=1}^n \frac{\partial}{\partial x_i} V(x_1, \dots, x_n) F_i(x_1, \dots, x_n).$$

Allora vale in seguente teorema¹³

Teorema A.6 (di Lyapunov). *Sia \mathbf{Y}^* un equilibrio per il sistema (A.1) e supponiamo che esista una funzione $V(\mathbf{X})$ definita in un intorno \mathcal{U} di \mathbf{Y}^* tale che*

- $V(\mathbf{Y}^*) = 0$,
- $V(\mathbf{X}) > 0$ per $\mathbf{X} \in \mathcal{U}$ e $\mathbf{X} \neq \mathbf{Y}^*$,
- $\dot{V}(\mathbf{X}) \leq 0$ per $\mathbf{X} \in \mathcal{U}$,

allora \mathbf{Y}^* è stabile. Se inoltre

- $\dot{V}(\mathbf{X}) < 0$ per $\mathbf{X} \in \mathcal{U}$,

allora \mathbf{Y}^* risulta asintoticamente stabile.

Informazioni riguardo l'insieme ω -limite attraverso la funzione di Lyapunov provengono da questo risultato

Teorema A.7 (di La Salle). *Consideriamo il sistema (A.1) e sia $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ una sua soluzione limitata. Supponiamo, inoltre, che esista una funzione $V(\mathbf{X}) : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ differenziabile con continuità, definita in una regione Ω positivamente invariante e tale che*

$$\dot{V}(\mathbf{X}) \leq 0, \quad \forall \mathbf{X} \in \Omega.$$

Allora, per ogni $\mathbf{Y}_0 \in \Omega$, abbiamo

$$\omega(\mathbf{Y}_0) \subset \left\{ \mathbf{X} \in \Omega \mid \dot{V}(\mathbf{X}) = 0 \right\}.$$

*Dimostrazione*¹⁴. Siano \mathbf{Y}_1 e \mathbf{Y}_2 due punti in $\omega(\mathbf{Y}_0)$, allora esistono due successioni $\{t_n\}$, $\{s_n\} \rightarrow +\infty$ tali che

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbf{Y}(t_n, \mathbf{Y}_0) = \mathbf{Y}_1, \quad \lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbf{Y}(s_n, \mathbf{Y}_0) = \mathbf{Y}_2.$$

¹³Per la dimostrazione di questo risultato si consulti [2] p. 195, 205-208.

¹⁴Questa dimostrazione si può trovare in [2] a pagina 213, Lemma 5.5.

Poiché

$$\frac{d}{dt}V(\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)) = \dot{V}(\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)) \leq 0,$$

$V(\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0))$ è una funzione non crescente di t e inferiormente limitata¹⁵, quindi ammette limite finito per $t \rightarrow +\infty$. Sia A questo limite, allora

$$A = \lim_{n \rightarrow +\infty} V(\mathbf{Y}(t_n, \mathbf{Y}_0)) = \lim_{n \rightarrow +\infty} V(\mathbf{Y}(s_n, \mathbf{Y}_0))$$

e così, dalla continuità di V in Ω , segue che $V(\mathbf{Y}_1) = V(\mathbf{Y}_2) = A$. Quindi abbiamo

$$V(\mathbf{Z}) \equiv A \quad \text{per ogni } \mathbf{Z} \in \omega(\mathbf{Y}_0).$$

Per il Teorema A.3, sappiamo che $\omega(\mathbf{Y}_0)$ è un insieme invariante (e quindi positivamente invariante): se $\mathbf{Z} \in \omega(\mathbf{Y}_0)$, allora $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Z}) \in \omega(\mathbf{Y}_0)$ per ogni $t \geq 0$, dove $\mathbf{Y}(0, \mathbf{Z}) = \mathbf{Z}$. Ma quindi per ogni $\mathbf{Z} \in \omega(\mathbf{Y}_0)$

$$\dot{V}(\mathbf{Z}) = \dot{V}(\mathbf{Y}(0, \mathbf{Z})) = \left. \frac{d}{dt}V(\mathbf{Y}(t, \mathbf{Z})) \right|_{t=0} = \frac{dA}{dt} = 0$$

e questo completa la dimostrazione. □

¹⁵Questo perché V è continua e la soluzione $\mathbf{Y}(t, \mathbf{Y}_0)$ è limitata.

Bibliografia

- [1] Bendixson I, *Sur les courbes définies par des équations différentielles*, Acta Math., 1901.
- [2] Brauer F., Nohel J.A., *The Qualitative Theory of Ordinary Differential Equations: An Introduction*, New York, Dover Publications, 1989.
- [3] Coddington E.A., Levinson N., *Theory of Ordinary Differential Equations*, India, McGraw-Hill, 1955.
- [4] Fusco N., Marcellini P., Sbordone C., *Analisi Matematica Due*, Napoli, Liguori, 1996.
- [5] Hirsch M.W., Smale S., Devaney R., *Differential Equations, Dynamical Systems and An Introduction to Chaos*, Elsevier, 2004.
- [6] Iannelli M., Pugliese A., *An Introduction to Mathematical Population Dynamics. Along the trail of Volterra and Lotka*, Springer, 2014.
- [7] Malthus T. R., *Saggio sul principio di popolazione (1798)*, a cura di G. Maggioni, Torino, Einaudi, 1977.
- [8] Sastry S., *Nonlinear systems: Analysis, Stability, and Control*, Springer, 1999.
- [9] Volterra V., *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*, Venezia, Tip. C. Ferrari, 1927.
- [10] Wiggins S., *Introduction to Applied Nonlinear Dynamical Systems and Chaos*, Springer, 2003.