

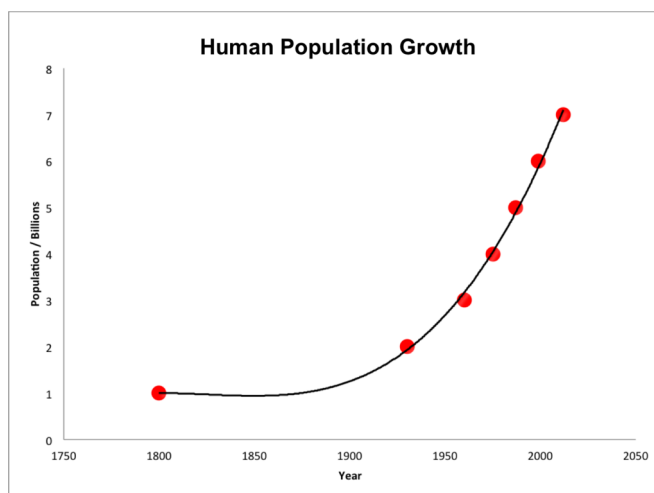
# Corso di “Modelli”

Appunti delle lezioni tenute dal Prof. A. Fonda

Università di Trieste, CdL Matematica, a.a. 2017/2018

## 1. Dinamica delle popolazioni

Vogliamo studiare alcuni modelli di distribuzione di specie (animali o vegetali) in un ecosistema. Cominciamo esaminando la crescita della popolazione umana mondiale negli ultimi due secoli.



Una prima interpretazione, per quanto imprecisa, ci fa pensare a una crescita di tipo esponenziale. Uno dei primi modelli di crescita, proposto da Malthus nel 1798, prevede proprio questo tipo di sviluppo. Esso si basa sulla semplice ipotesi che il tasso di crescita sia proporzionale alla numerosità della popolazione.<sup>1</sup>

Indichiamo con  $u(t, x)$  una misura di densità della numerosità della specie  $u$  al tempo  $t$  nella posizione  $x$ . Per poter trattare più facilmente il problema con i metodi dell'analisi matematica, si suppone che  $u(t, x)$  vari in modo continuo al variare di  $t$  e  $x$ . Questa ipotesi potrebbe sembrare strana, visto che il numero di individui è sempre un intero, ma diventa ragionevole se tale numero è molto elevato e i cambiamenti (nascite, morti o migrazioni) avvengono in modo casuale.

---

<sup>1</sup>Questo modello si applica piuttosto bene a diverse situazioni, sia della biologia che di altre discipline.

Per cominciare, supponiamo che la funzione  $u(\cdot)$  sia indipendente dalla posizione  $x$ . Il modello di Malthus è allora esprimibile con l'equazione differenziale

$$u'(t) = \alpha u(t),$$

che, com'è noto, ha la soluzione

$$u(t) = u_0 e^{\alpha t}.$$

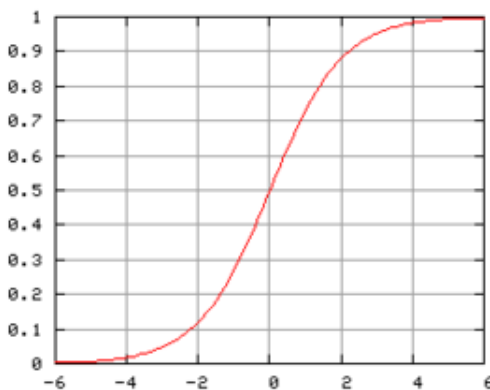
Una crescita di questo tipo si può verificare in laboratorio osservando una coltura di batteri. Questi si riproducono duplicandosi, a intervalli di tempo regolari, pertanto il loro numero segue una legge di tipo esponenziale. A un certo punto, però, la loro quantità tende a stabilizzarsi verso un limite, noto come *capacità portante*. Ecco che un modello più preciso deve tener conto di una competizione intraspecifica, dovuta alle risorse limitate. Nel 1838, Verhulst ha proposto l'equazione differenziale

$$u'(t) = \alpha u(t) \left(1 - \frac{u(t)}{K}\right),$$

nota come *equazione logistica*. Essa si può risolvere esplicitamente:

$$u(t) = \frac{K u_0 e^{\alpha t}}{K + u_0 (e^{\alpha t} - 1)},$$

e un possibile grafico è rappresentato nella sottostante figura.



I modelli fin qui descritti possono essere raffinati introducendo ulteriori fattori che possono influenzare la crescita di una popolazione. In generale, le equazioni differenziali presentano una forma del tipo

$$u'(t) = \alpha u(t) f(u(t)),$$

dove la funzione  $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  può essere anche molto articolata. Ma, volendo essere più precisi, il tasso di crescita potrebbe essere calcolato tenendo conto

anche di un certo ritardo nella riproduzione. Ecco allora che il modello diventa un'equazione differenziale con ritardo, del tipo

$$u'(t) = \alpha u(t) f(u(t), u(t - \tau)),$$

per un certo  $\tau > 0$ , dove  $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$  va specificata. Ad esempio, un modello da studiare potrebbe essere il seguente:

$$u'(t) = \alpha u(t) \left( 1 - \frac{u(t - \tau)}{K} \right),$$

Se si volesse essere ancora più precisi, bisognerebbe “pesare” il ritardo, per cui il modello diventerebbe un'equazione integro-differenziale del tipo<sup>2</sup>

$$u'(t) = \alpha u(t) \left( 1 - \frac{1}{K} \int_{-\infty}^t w(t - s) u(s) ds \right).$$

In generale, in tutti questi modelli non è possibile esplicitare le soluzioni in termini analitici. Esse possono però essere studiate numericamente.

Le equazioni con ritardo presentano spesso una caratteristica interessante: le soluzioni possono essere oscillanti, e talvolta periodiche nel tempo. Per concludere questa discussione, osserviamo che tutti i modelli presentati potrebbero essere perfezionati introducendo dei *fattori stagionali*, ossia facendo variare i parametri e le funzioni in dipendenza dal tempo. Ad esempio, potremmo avere un'equazione di tipo logistico,

$$u'(t) = \alpha(t) u(t) \left( 1 - \frac{u(t)}{K(t)} \right),$$

dove  $\alpha : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  e  $K : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  sono due funzioni periodiche, il cui periodo rispetta l'andamento delle stagioni di riproduzione o di abbondanza di risorse.

## 2. Interazione tra popolazioni

Passiamo ora a discutere un sistema in cui ci sia interazione tra diverse specie. Si possono presentare diverse situazioni: le specie possono essere l'una preda dell'altra, oppure competere per la sopravvivenza, o ancora cooperare, essere in simbiosi. Analizzeremo questi tre casi separatamente supponendo dapprima di avere a che fare con due sole specie. Anche in questa lezione supponiamo che non ci sia dipendenza dalla posizione  $x$ .

---

<sup>2</sup>Si noti che, se  $w(\cdot) = \delta(\cdot - \tau)$ , dove  $\delta(\cdot)$  è la *delta di Dirac*, abbiamo

$$\int_{-\infty}^t w(t - s) u(s) ds = \int_{-\infty}^t \delta(t - \tau - s) u(s) ds = u(t - \tau),$$

e ritroviamo così l'equazione differenziale precedente.

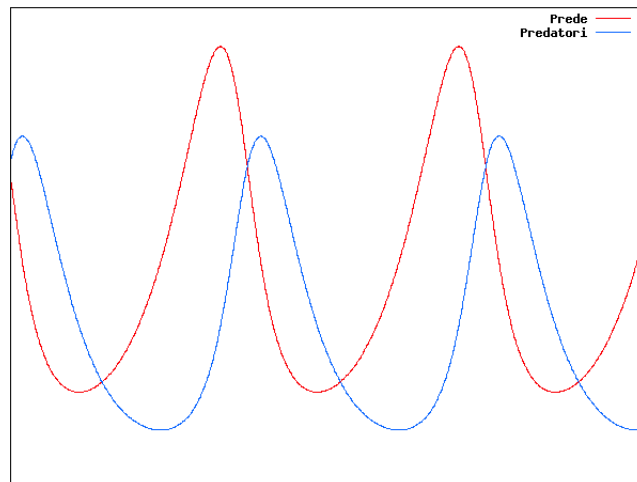
## 2.1. Modello preda-predatore

Il primo modello che presentiamo, forse il più semplice, è quello di Lotka–Volterra per un sistema *preda-predatore*. Indichiamo con  $u(t)$  e  $v(t)$  la quantità di prede e di predatori, rispettivamente. Il modello è il seguente:

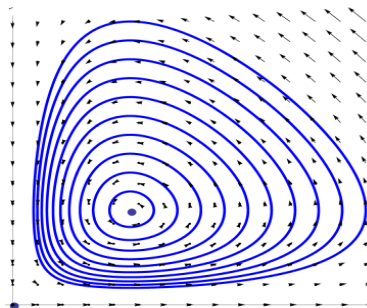
$$\begin{cases} u'(t) = u(t)(\alpha - \beta v(t)), \\ v'(t) = v(t)(-\gamma + \delta u(t)). \end{cases}$$

Qui le costanti  $\alpha, \beta, \gamma, \delta$  sono tutte positive. Notiamo che, in assenza di predatori, le prede seguono l'equazione di Malthus  $u'(t) = \alpha u(t)$ , per cui la loro crescita è di tipo esponenziale. Introducendo i predatori, il fattore di interazione  $-\beta u(t)v(t)$  limita la crescita delle prede. Al contrario, in assenza di prede, i predatori seguono l'equazione  $v'(t) = -\gamma v(t)$ , per cui il loro numero decresce esponenzialmente, e sono destinati a estinguersi. Qualora ci siano prede in giro, il fattore  $\delta u(t)v(t)$  ravviva i predatori, che possono così crescere di numero.

Esamineremo ora il sistema preda-predatore, limitandoci allo studio delle soluzioni positive. Si può dimostrare che esse sono oscillanti, e precisamente sono tutte periodiche nel tempo. Vediamo un possibile grafico di  $u(t)$  e di  $v(t)$ .



Possiamo visualizzare il comportamento di  $(u(t), v(t))$  nel *piano delle fasi*.



Si osserva subito che esiste un punto di equilibrio, precisamente

$$\left( \frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \right).$$

Tutte le altre soluzioni, nel primo quadrante, ruotano attorno a questo punto, in senso antiorario, lungo curve chiuse.

Ora questo semplice modello, formulato intorno al 1920, può essere reso più realistico usando le idee introdotte nello studio di una singola popolazione. Ad esempio, la crescita alla Malthus delle prede potrebbe essere sostituita con una crescita alla Verhulst, o con funzioni di crescita più sofisticate. Potrebbero essere introdotti anche un ritardo, costante o di tipo integrale, e perturbazioni stagionali. Lo stesso vale per i predatori, naturalmente. Questi modelli sono in fase di studio e alimentano molta ricerca attuale. Si possono trovare soluzioni periodiche, o quasi periodiche, studiarne la stabilità al variare dei parametri e delle condizioni iniziali. In alcuni casi si è persino evidenziato il fenomeno del *chaos*, parola usata in situazioni di estrema instabilità, per cui piccolissime variazioni iniziali possono portare a un evolversi delle soluzioni del tutto imprevedibile.

Risulta molto importante, in questo contesto, il problema della *persistenza* di tutte le specie. Le oscillazioni osservate potrebbero infatti portare, nella realtà, all'estinzione delle prede o dei predatori.

## 2.2. Due specie in competizione

Supponiamo di avere due specie che competono per la sopravvivenza (ad esempio, hanno le stesse risorse di nutrimento, che sono limitate). Possiamo assumere che, in assenza dell'altra specie, ciascuna abbia una crescita di tipo logistico. Un modello plausibile è il seguente:

$$\begin{cases} u'(t) = \alpha_1 u(t) \left( 1 - \frac{u(t) + b_{12}v(t)}{K_1} \right), \\ v'(t) = \alpha_2 v(t) \left( 1 - \frac{v(t) + b_{21}u(t)}{K_2} \right). \end{cases}$$

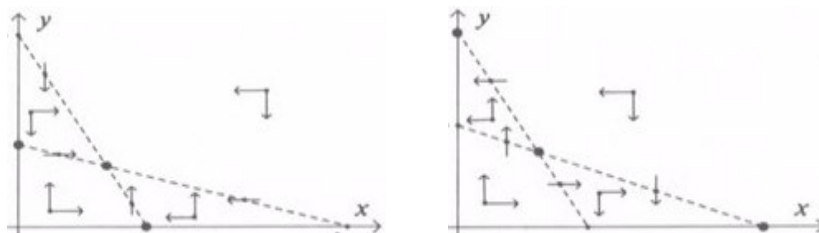
Anche qui le costanti  $\alpha_1, \alpha_2, K_1, K_2, b_{12}, b_{21}$  sono tutte positive. In particolare,  $b_{12}$  misura l'effetto della specie  $v$  sulla crescita di  $u$ , mentre  $b_{21}$  misura l'effetto di  $u$  sulla crescita di  $v$ . A seconda dei parametri

$$a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2},$$

possono verificarsi essenzialmente quattro situazioni diverse.

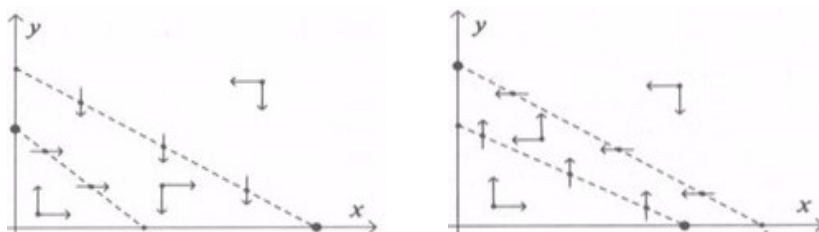
**I caso:**  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} < 1$ . Qui c'è un equilibrio stabile nel primo quadrante del piano delle fasi: le due specie possono coesistere.

**II caso:**  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} > 1$ . Anche qui c'è un equilibrio, ma è instabile. A seconda delle condizioni iniziali, una delle due specie si estinguerà.<sup>3</sup>



**III caso:**  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} > 1$ . Non ci sono equilibri nel primo quadrante, la specie  $v$  si estingue, mentre la  $u$  si stabilizza verso la sua capacità portante  $K_1$ .

**IV caso:**  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} < 1$ . Anche qui non ci sono equilibri nel primo quadrante, la specie  $u$  si estingue, mentre la  $v$  si stabilizza verso la sua capacità portante  $K_2$ .



### 2.3. Due specie in simbiosi

Il modello ricalca il precedente, a parte il segno di  $b_{12}$  e di  $b_{21}$ , che questa volta portano un vantaggio a entrambe le specie.

$$\begin{cases} u'(t) = \alpha_1 u(t) \left( 1 - \frac{u(t) - b_{12}v(t)}{K_1} \right), \\ v'(t) = \alpha_2 v(t) \left( 1 - \frac{v(t) - b_{21}u(t)}{K_2} \right). \end{cases}$$

Si possono avere genericamente due casi.

**I caso:**  $b_{12}b_{21} < 1$ . Qui c'è un equilibrio stabile nel primo quadrante del piano delle fasi: le due specie tenderanno a stabilizzarsi.

**II caso:**  $b_{12}b_{21} > 1$ . Non ci sono equilibri nel primo quadrante, e le due specie tendono a crescere sempre di più, con  $\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t) = \lim_{t \rightarrow +\infty} v(t) = +\infty$ .

Chiaramente, il modello va perfezionato in quest'ultimo caso.

<sup>3</sup>Nelle figure che seguono sono evidenziate le *null clines*, ossia le linee in cui le componenti del campo vettoriale si annullano.

## 2.4. Presenza di più specie

Nel mondo reale, si ha un'interazione di molte specie animali e vegetali. Ad esempio, quando tre specie sono coinvolte, si possono avere predazioni, competizioni o simbiosi tra le varie coppie di specie, per cui i modelli sono di vario tipo. Lo studio delle soluzioni può diventare molto difficile anche per i modelli più semplici. In presenza di  $N$  specie, i modelli si presentano di solito nella forma

$$\begin{cases} u_1'(t) = u_1(t)f_1(u_1(t), u_2(t), \dots, u_N(t)), \\ u_2'(t) = u_2(t)f_2(u_1(t), u_2(t), \dots, u_N(t)), \\ \dots \\ u_N'(t) = u_N(t)f_N(u_1(t), u_2(t), \dots, u_N(t)), \end{cases}$$

ma potrebbero anche includere effetti di ritardo, o stagionali. Essi alimentano la ricerca attuale, che si sviluppa nella speranza di riuscire a capire l'evolversi degli ecosistemi, per poter interagire meglio con il mondo in cui viviamo.

## 3. Migrazioni

Finora abbiamo esaminato solo modelli in cui la distribuzione  $u(t, x)$  non dipende dalla variabile spaziale  $x$ . Nel mondo reale, le varie specie hanno la possibilità di spostarsi, per cui bisogna tener conto della possibilità di *migrazioni*. In pratica, bisogna modificare l'operatore differenziale, passando dalla semplice derivata rispetto a  $t$  a un operatore che tenga conto anche delle derivate rispetto alle varie direzioni di  $x$ . Naturalmente, le situazioni reali sono estremamente complicate: gli animali, ad esempio, hanno spesso comportamenti di aggregazione in branchi, formano colonie: certe specie si stabiliscono in un ecosistema e tendono a non muoversi, altre si spostano regolarmente. È molto difficile trattare matematicamente questi fenomeni, ma alcuni tentativi sono stati fatti, e forse in futuro saremo in grado di capire meglio certe dinamiche.

Iniziamo con lo studio di una sola specie, la cui numerosità verrà indicata, come sopra, con  $u(t, x)$ . Supponiamo che sia  $x \in \mathbb{R}^N$ , per cui  $x = (x_1, x_2, \dots, x_N)$ . Un modello molto usato coinvolge l'equazione differenziale<sup>4</sup>

$$\frac{\partial u}{\partial t}(t, x) - \sum_{k=1}^N \frac{\partial}{\partial x_k} \left( a(t, x) \frac{\partial u}{\partial x_k}(t, x) \right) = f(u(t, x)),$$

che scriveremo brevemente nella forma

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \nabla \cdot (a \nabla u) = f(u).$$

---

<sup>4</sup>Questo modello si ispira alla diffusione del calore in un corpo metallico, la cui ben nota equazione differenziale fu scoperta da Fourier nel 1807.

Il dominio  $\Omega \subseteq \mathbb{R}^N$  dovrebbe essere prefissato e si dovrebbero stabilire le condizioni ai limiti. Ad esempio, se vogliamo che la nostra specie non esca da un territorio ben delimitato, dovremo assumere che

$$\frac{\partial u}{\partial \nu}(t, x) = 0, \quad \text{per ogni } (t, x) \in \mathbb{R} \times \partial\Omega,$$

dove abbiamo indicato con  $\frac{\partial u}{\partial \nu}(t, x)$  la derivata direzionale, rispetto alla seconda variabile, lungo la normale esterna ad  $\Omega$  nel punto  $x \in \partial\Omega$ . Questa condizione ai limiti si scrive brevemente come

$$\frac{\partial u}{\partial \nu} = 0 \quad \text{su } \partial\Omega,$$

ed è nota come *condizione di Neumann*. Ma ci sono molte altre condizioni ai limiti che potremmo prendere in considerazione.

D'altro canto, alcuni autori preferiscono ignorare il problema del dominio  $\Omega$ . Supponendo quindi  $\Omega = \mathbb{R}^N$ , si possono ricercare soluzioni di tipo particolare. Ad esempio, potrebbero esistere soluzioni di tipo *travelling waves*. Questo fenomeno può verificarsi, ad esempio per un'equazione di tipo logistico

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \nabla \cdot (a \nabla u) = \alpha u \left(1 - \frac{u}{K}\right).$$

Proveremo a dimostrarne l'esistenza in un caso semplificato.

Supponiamo  $N = 1$  e consideriamo l'equazione differenziale

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = u(1 - u).$$

Andiamo alla ricerca di soluzioni del tipo  $u(t, x) = v(t - cx)$ , dove  $c > 0$  denota la *velocità dell'onda*. Scrivendo  $\tau$  invece di  $t - cx$ , la funzione incognita  $v(\tau)$  deve verificare l'equazione differenziale

$$v''(\tau) + cv'(\tau) + v(\tau)(1 - v(\tau)) = 0.$$

Ci sono due soluzioni costanti:  $v \equiv 0$  e  $v \equiv 1$ . Imponiamo allora le seguenti condizioni, che delineano il profilo dell'onda cercata:

$$\lim_{\tau \rightarrow -\infty} v(\tau) = 1, \quad \lim_{\tau \rightarrow +\infty} v(\tau) = 0.$$

Possiamo scrivere il nostro problema nella forma abbreviata

$$\begin{cases} v'' + cv' + v(1 - v) = 0, \\ v(-\infty) = 1, \quad v(+\infty) = 0. \end{cases}$$

Ricordiamo inoltre che vogliamo avere soluzioni *positive*, in quanto esse rappresentano la quantità di popolazione presente sul territorio.



Affrontiamo il problema nel piano delle fasi, trattandolo come un sistema dinamico.<sup>5</sup> Scrivendo il sistema equivalente

$$\begin{cases} v' = w, \\ w' = -cw - v(1 - v), \end{cases}$$

abbiamo due equilibri:  $(0, 0)$  e  $(1, 0)$ . Studiamone la natura. Ponendo

$$F(v, w) = (w, -cw - v(1 - v)),$$

troviamo la matrice Jacobiana

$$J_F(v, w) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 + 2v & -c \end{pmatrix}.$$

La matrice  $\mathbb{A}_0 = J_F(0, 0)$  ha come autovalori le due radici dell'equazione

$$\lambda^2 + c\lambda + 1 = 0.$$

Essi hanno entrambi parte reale negativa, per cui  $(0, 0)$  risulta essere un equilibrio asintoticamente stabile. Se  $c^2 - 4 < 0$ , i due autovalori hanno parte immaginaria non nulla, per cui le soluzioni spiraleggiano in senso orario nell'avvicinarsi all'equilibrio. Questa situazione va pertanto scartata nel nostro caso, in quanto non possiamo considerare soluzioni che diventino negative.

Supporremo da ora in poi che sia  $c > 2$ . In tal caso, gli autovalori di  $\mathbb{A}_0$  sono

$$\lambda_0^\pm = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4}}{2},$$

entrambi negativi, e il nostro equilibrio  $(0, 0)$  sarà un *pozzo*.

La matrice  $\mathbb{A}_1 = J_F(1, 0)$  ha invece come autovalori

$$\lambda_1^\pm = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 + 4}}{2},$$

uno positivo e uno negativo, per cui l'equilibrio  $(1, 0)$  è una *sella*.

Dimostreremo ora che il triangolo

$$\Delta = \{(v, w) \in \mathbb{R}^2 : 0 \leq v \leq 1, \lambda_0^+ v \leq w \leq 0\}$$

è positivamente invariante, così come lo è anche il suo interno. Notiamo infatti che il campo vettoriale  $F(v, w) = (F_1(v, w), F_2(v, w))$ , con  $F_1(v, w) = w$  e  $F_2(v, w) = -cw - v(1 - v)$ , è tale che

$$w < 0 \quad \Rightarrow \quad F_1(v, w) < 0,$$

---

<sup>5</sup>Anche le espressioni che seguono saranno ispirate al linguaggio dei sistemi dinamici: si tratterà  $v(\tau)$  come se fosse la posizione di una particella al tempo  $\tau$ .

mentre

$$0 \leq v < 1 \quad \Rightarrow \quad F_2(v, 0) < 0;$$

inoltre, se  $w = \lambda_0^+ v$ , il prodotto scalare con la normale esterna al lato obliquo del triangolo  $\Delta$  ci dà

$$\begin{aligned} \langle F(v, \lambda_0^+ v), (\lambda_0^+, -1) \rangle &= \lambda_0^+ w + cw + v(1 - v) \\ &= (\lambda_0^+)^2 v + c\lambda_0^+ v + v - v^2 = -v^2 < 0. \end{aligned}$$

Quindi il campo vettoriale  $F(v, w)$  punta verso l'interno del triangolo  $\Delta$  lungo tutto il perimetro del triangolo stesso. Una soluzione  $(v(\tau), w(\tau))$  che si trovi ad un certo istante  $\tau_0$  all'interno del triangolo  $\Delta$  non potrà uscire da esso:

$$(v(\tau_0), w(\tau_0)) \in \Delta \quad \Rightarrow \quad (v(\tau), w(\tau)) \in \Delta, \text{ per ogni } \tau \geq \tau_0.$$

Lo stesso vale per l'interno di  $\Delta$ .

Osserviamo che, siccome le orbite all'interno del triangolo  $\Delta$  devono procedere da destra verso sinistra, tutte queste orbite dovranno avvicinarsi asintoticamente all'equilibrio stabile  $(0, 0)$ , per cui la condizione  $v(+\infty) = 0$  sarà sicuramente verificata.<sup>6</sup>

Consideriamo ora il segmento

$$\ell = \left\{ (v, w) \in \mathbb{R}^2 : 0 \leq v \leq 1, w = \lambda_0^+ v - \frac{\lambda_0^+}{2} \right\},$$

che congiunge i punti  $(\frac{1}{2}, 0)$  e  $(1, \frac{1}{2}\lambda_0^+)$ . Partiremo al tempo  $\tau = 0$  da un punto del segmento  $\ell$  e vedremo come si comporta l'orbita procedendo a ritroso nel tempo. Ad esempio, se partiamo con  $(v(0), w(0)) = (\frac{1}{2}, 0)$  si vede che, per piccoli valori negativi di  $\tau$  l'orbita esce da  $\Delta$  dal lato superiore. Per continuità, se  $(v(0), w(0))$  sta sul segmento  $\ell$  ed è vicino a  $(\frac{1}{2}, 0)$ , procedendo con  $\tau$  negativi si esce ancora dal lato superiore. Se invece partiamo con  $(v(0), w(0)) = (1, \frac{1}{2}\lambda_0^+)$ , per piccoli valori negativi di  $\tau$  l'orbita esce da  $\Delta$  dal lato destro. Per continuità, se  $(v(0), w(0))$  sta sul segmento  $\ell$  ed è vicino a  $(1, \frac{1}{2}\lambda_0^+)$ , procedendo con  $\tau$  negativi si esce ancora dal lato destro.

Possiamo trarne la seguente conclusione:<sup>7</sup> deve esistere un punto  $(\xi, \eta)$  del segmento  $\ell$  tale che, se  $(v(0), w(0)) = (\xi, \eta)$ , procedendo con  $\tau$  negativi l'orbita tende asintoticamente al vertice in alto a destra del triangolo  $\Delta$ , cioè a  $(1, 0)$ . Avremo quindi che  $v(-\infty) = 1$ , che è quanto volevamo.

Quando nel modello entrano in gioco altri fattori, termini con ritardo o stagionali, e quando sono in campo più specie, l'analisi diventa estremamente complicata. Molti nuovi modelli vengono sottoposti quasi quotidianamente alle riviste specializzate, proponendo risultati di ricerca che sfruttano le teorie più recenti. Tuttavia, una visione chiara della dinamica delle popolazioni è ancora una meta molto lontana da raggiungere.

<sup>6</sup>Qui abbiamo usato implicitamente il teorema di Poincaré–Bendixon.

<sup>7</sup>Il ragionamento che segue è di tipo intuitivo, basato sull'idea di dipendenza continua delle soluzioni dai loro dati iniziali. Una giustificazione rigorosa richiederebbe forse un'analisi più dettagliata.

## Riferimenti bibliografici

- [1] J.D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer, 1989 (prima edizione) e 2003 (terza edizione).