

All things by immortal power
Near or far
Hiddenly
To each other linked are,
That thou canst not stir a flower
Without troubling a star.
Francis Thompson, 1860-1907

Capitolo 9

Ecologia matematica

In maniera schematica, per *ecologia matematica* si intende l'applicazione dello strumento matematico ai problemi dell'ecologia, con particolare riguardo alla costruzione, all'analisi e all'utilizzo dei modelli matematici.

Nella sua accezione scientifica, il termine *ecologia* indica un insieme di ricerche, altamente interdisciplinari, riguardanti la distribuzione e la quantità di organismi, e il loro ambiente¹. Rinviano, ad esempio, a Hallam e Levin [73] per una discussione più approfondita sui contenuti e le finalità dell'ecologia, ricordiamo in maniera riassuntiva le seguenti quattro aree di interesse.

Ecologia fisiologica

Generalmente, per ecologia fisiologica si intende lo studio degli effetti dell'ambiente fisico sui singoli organismi. In particolare, l'interesse è rivolto a come fattori, quali la temperatura, la disponibilità di acqua, di energia, influenzano la distribuzione degli organismi, a come gli organismi si adattano a variazioni dell'ambiente, e a come queste possano influenzare l'evoluzione delle specie. Un problema centrale è quello dell'*omeostasi*². I problemi dell'ecologia fisiologica sono, in sostanza, problemi di biofisica e sono analizzati mediante le leggi della fisica e della chimica (cfr., ad esempio, Gates [63]). Un classico problema, illustrato in maniera schematica in Figura 9.1, è quello della *fotosintesi*, con particolare riguardo a come la luce, la temperatura, l'umidità e la concentrazione di anidride carbonica influenzano la capacità di una pianta di trasformare l'energia solare in composti organici.

¹ Il termine ecologia pare introdotto da Ernst Haeckel per indicare la "Haushaltslehre de Nature", ossia lo studio dell'economia della natura (cfr. Krebs [110]).

² Per *omeostasi* si intende il mantenimento di un processo metabolico (ad esempio, la temperatura corporea) entro limiti tollerabili dall'individuo. In termini matematici, si tratta di un problema di controllo *feedback* (cfr. [42]).

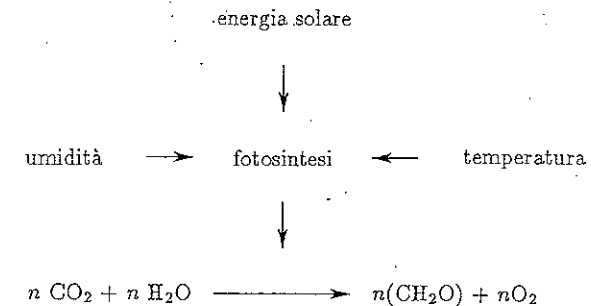


Figura 9.1. Rappresentazione schematica del processo di fotosintesi.

Ecologia delle popolazioni

L'oggetto della ricerca è la dinamica e la struttura di una popolazione. Il termine *popolazione* è inteso nel senso più lato: un insieme di elementi (gli individui) il cui numero (la dimensione, *size*) può cambiare nel corso del tempo. Le principali questioni di interesse riguardano come una popolazione è strutturata in termini di età, grandezza e genotipo; come questa struttura cambia, sia nel tempo che nello spazio; quali fattori esterni o interni alla popolazione regolano la struttura.

L'ecologia delle popolazioni ha una lunga tradizione di interesse per la ricerca matematica. Gli studi relativi sono indicati con il nome di *dinamica di popolazioni*³. La letteratura corrispondente è assai vasta; si veda, ad esempio, Crow e Kimura [44], Cushing [45], Freedman [62], Hoppensteadt [81], Hutchinson [84], Nisbet e Gurney [142], Okubo [144], Pollard [157].

Ecologia delle comunità

Una comunità è un insieme di popolazioni di specie diverse che interagiscono tra loro nell'ambito di una regione stabilita. Il problema centrale riguarda lo studio delle diversità e la dinamica delle varie popolazioni, in particolare la ricerca di condizioni di equilibrio. A partire dai classici modelli di Lotka (1924) e di Volterra (1926), sono stati sviluppati numerosi modelli matematici, basati su equazioni alle differenze o

³ Uno dei primi tentativi di studiare mediante strumenti matematici lo stato e l'evoluzione di una popolazione umana pare dovuto a John Graunt (1620-74); i risultati delle ricerche sono esposti in un volume breve, ma dal titolo piuttosto lungo: *Natural and Political Observations Mentioned in a Following Index, and Made upon the Bills of Mortality, with Reference to the Government, Religion, Trade, Growth, Air, Diseases, and the Several Changes of the Said City*. London: John Martyn, 1662. Successivamente, un contributo importante venne da Leonhard Euler (*Recherche générales sur la mortalité et la multiplication du genre humain*, Histoire de l'Académie royale des sciences et belles-lettres, Année 1760, pp. 144-64, Preussische Akademie der Wissenschaften zu Berlin).

differenziali, per descrivere le variazioni delle popolazioni causate da competizioni o interazioni di tipo predatore-preda.

Ecosistemi

Quando si considera una collezione di comunità presenti in una determinata regione, le interazioni tra gli individui di una stessa comunità e di comunità diverse, insieme alle influenze dell'ambiente, si parla di un ecosistema⁴. Le questioni di maggior interesse nello studio degli ecosistemi riguardano il flusso di nutrienti, di energia e di biomassa⁵ attraverso il sistema: dalla produzione primaria di energia dall'energia solare da parte delle piante, all'energia secondaria ottenuta dai consumatori a partire dalle piante e utilizzata per la crescita e la riproduzione (cfr., ad esempio, Whittaker [195]).

Dal punto di vista matematico, un ecosistema può essere studiato mediante la *tecnica dei compartimenti*, ove i compartimenti possono essere i produttori primari, i consumatori, e i detritivori (cfr. Patten [150], Watt [193]). I flussi di energia possono allora essere studiati identificando le velocità di flusso tra i vari compartimenti (cfr. [42]).

Modelli matematici

Nell'ambito dei problemi evidenziati in precedenza, la modellizzazione matematica può avere, in maniera schematica, tre utilizzazioni differenti, non necessariamente indipendenti tra loro.

Un modello matematico può essere *descrittivo*, nel senso che può sintetizzare le informazioni disponibili su un determinato processo, senza necessariamente tentare di spiegare il meccanismo su cui il processo è basato. Esempi di modelli di questo tipo sono i modelli di regressione statistica considerati nel precedente Capitolo 6.

Un modello *interpretativo* è basato su alcune ipotesi formulate sul processo che si studia e fornisce le conseguenze logiche di tali ipotesi. Esempi di modelli interpretativi sono i modelli per lo studio della diffusione del calore o per il moto di un fluido, che sono basati su leggi fisiche e chimiche.

Con un modello *predittivo* si cerca di conoscere la risposta di un sistema a fattori i cui effetti non possono, o non devono, essere osservati direttamente. Ad esempio,

⁴ Il termine *ecosistema* è stato introdotto da Tansley [188]. Un altro termine utilizzato, e coniato da Sukachev, è *biogeocenosi* (biocenosi: comunità biologica, geo: ambiente). *The individual ecosystems vary greatly in size and structure. The entire globe is an ecosystem, the only one which is not influenced by other ecosystems. An island, a forest, a pasture, a decaying tree stump with its moss and fungi, even a puddle on the path which is only temporarily inhabited, all such natural phenomena deserve to be called ecosystems. Thus, great variations exist not only in magnitude, duration and production, but also in the degree of dependence on other ecosystems*, (H. Ellenberg, 1971).

⁵ Con il termine *biomassa* si indica il peso netto di materiale vivente, incluso il cibo accumulato, presente in una popolazione e espresso in termini di una data area o volume dell'ambiente in cui la popolazione vive (*habitat*).

con un modello matematico possono essere stimati gli effetti su un ecosistema dell'inquinamento prodotto dall'attuale costruzione di una determinata fabbrica.

I problemi e gli esempi che analizzeremo in questo capitolo hanno lo scopo di fornire una breve panoramica sulla potenzialità dello strumento matematico nell'ambito dei problemi ecologici. Essi, per motivi di semplicità, si basano su numerose semplificazioni, e rappresentano pertanto solo una introduzione ai "reali" problemi ecologici. Per una trattazione più adeguata di quest'ultimi rinviamo alla bibliografia citata in precedenza.

9.1 La matematica dell'accrescimento

I modelli utilizzati per descrivere l'accrescimento di una popolazione sono suddivisi, in maniera schematica e per comodità di trattazione, in due tipi: i *modelli deterministici* (ove non interviene il caso) e i *modelli stocastici* (per i quali i meccanismi di evoluzione sono influenzati da variazioni dovute al caso). La differenza tra i due tipi di modelli è illustrata in maniera semplice dai seguenti esempi.

► **Esempio 9.1** Supponiamo che due persone, indicate per il seguito con A e B, decidano di comperare in maniera sistematica dei libri il primo giorno lavorativo di ogni mese. Più precisamente, A compera un libro ogni mese, mentre B prima di decidere di comperare dei libri getta una moneta: se viene testa T, compera due libri, altrimenti se viene croce C in quel mese non compera libri. Si vuole sapere quali saranno le dimensioni delle rispettive biblioteche dopo n mesi. In questo caso la biblioteca costituisce una popolazione, i cui individui sono i libri.

Per quanto riguarda A, la risposta è immediata. Se si indica con $x(n)$ la dimensione della popolazione all' n -mo mese, dal momento che ad ogni mese la biblioteca aumenta di un libro, si ha la seguente equazione alle differenze

$$x(n+1) = x(n) + 1, \quad x(0) = 0 \quad (9.1)$$

che ha la soluzione ovvia $x(n) = n$, per ogni n intero.

Al contrario, non è possibile stabilire una formula che determini la dimensione della biblioteca di B all' n -mo, in quanto tale numero, che indicheremo con $X(n)$ dipende dai risultati, imprevedibili a priori, degli n lanci della moneta. In effetti, $X(n)$ può assumere, a priori, un numero pari qualunque tra 0 (sempre croce) e $2n$ (sempre testa). In altre parole, $X(n)$ è una *variabile casuale*, di cui si può studiare la funzione di probabilità una volta che sia nota la probabilità di ottenere testa nel lancio della moneta.

Se indichiamo con Y_n la variabile casuale che assume il valore 1 quando al lancio n -mo si ottiene testa, e 0 in caso contrario, si ha anche per B una equazione alle differenze analoga alla (9.1)

$$X(n+1) = X(n) + 2Y_n \quad (9.2)$$

con $X(0) = 0$. Se ne ricava $X(n) = 2S_n$ con $S_n = Y_1 + Y_2 + \dots + Y_n$: Supponendo che i successivi lanci di monete non si influenzino tra loro, si ha che le variabili casuali Y_i ,

⁶ $X(0)$ è la variabile che assume soltanto il valore 0 (quindi $P(X(0) = 0) = 1$). Osserviamo che, dal momento che un numero è un caso particolare di variabile casuale, la classe dei modelli stocastici contiene quella dei modelli deterministici.

$1 \leq i \leq n$ sono stocasticamente indipendenti. Ponendo, allora

$$P(Y_i = 1) = p, \quad P(Y_i = 0) = q, \quad p + q = 1, \quad i = 1, 2, \dots, n$$

si ha (cfr. Capitolo 5) che S_n segue la legge binomiale $S_n \sim B(n, p)$, e quindi

$$P(X(n) = 2k) = P(S_n = k) = \binom{n}{k} p^k q^{n-k}, \quad k = 0, 1, \dots, n \quad (9.3)$$

In particolare, quando la moneta non è truccata, ossia $p = q = 1/2$, si ha

$$P(X(n) = 2k) = \frac{\binom{n}{k}}{2^n}, \quad k = 0, 1, \dots, n$$

In questo caso tutte le 2^n possibili traiettorie $X(n)$ hanno la medesima probabilità.

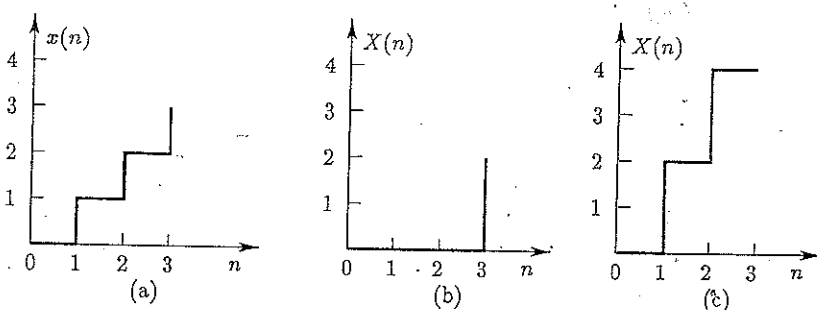


Figura 9.2. La curva (a) rappresenta $x(n)$ per $0 \leq n \leq 3$. Le curve (b) e (c) rappresentano due traiettorie $X(n)$ corrispondenti rispettivamente agli eventi $\{CCT\}$ e $\{TTC\}$.

Nella Figura 9.2 (a) è rappresentata la traiettoria $x(n)$ per $n = 0, 1, 2, 3$. Per quanto riguarda $X(n)$, osserviamo che per ogni n esistono 2^n possibili traiettorie. Due di esse, per $n = 3$, sono rappresentate nelle Figure 9.2 (b), (c). Quando la moneta non è truccata, tutte le traiettorie hanno la medesima probabilità $1/2^n$.

La variabile casuale $X(n)$ è caratterizzata in modo completo dalla legge di probabilità (9.3). Da essa si possono ottenere informazioni riassuntive quali il *valore medio* e la *varianza*. Ricordando, in particolare, che il valore medio di una variabile distribuita secondo la legge binomiale $B(n, p)$ è dato da np , si ha che la grandezza media della biblioteca di B è data da $2np$, che nel caso di $p = 1/2$ assume il valore n . In conclusione, quindi, se la moneta non è truccata, le due biblioteche evolvono, "in media", in maniera uguale, e il modello deterministico seguito da A è rappresentativo del comportamento medio del modello stocastico seguito da B.

► **Esempio 9.2** Si vuole costruire un modello matematico che descriva l'evoluzione di una popolazione di insetti, a partire dall'osservazione sperimentale: "su ogni periodo di 24 ore muore un insetto su due".

Indicando con $x(0)$ il numero di insetti che sono nati a un istante iniziale e con $x(1)$ il numero di insetti che sono ancora viventi 24 ore dopo, consideriamo alcune proposte differenti di modelli matematici. I primi due modelli considerati sono di tipo deterministico, mentre il successivo è di tipo stocastico.

Modello 1. L'osservazione sperimentale può essere tradotta direttamente nella seguente formula

$$x(1) = \frac{x(0)}{2} \quad (9.4)$$

che è soddisfacente se $x(0)$ è un numero pari, ma non altrettanto se $x(0)$ è dispari: se $x(0) = 7$, si avrebbe $x(1) = 3.5$, e in modo analogo, se $x(0) = 1001$, si avrebbe $x(1) = 500.5$. Si avrebbero, quindi, due metà di un insetto da riunire per formare un insetto vivente, o un insetto morto! Nel caso: $x(0) = 1000$, il modello viene ritenuto più realistico che nel caso: $x(0) = 7$, in quanto l'incertezza è di un individuo su una popolazione di grandezza 1000, anziché di uno su 7.

Modello 2. Un modo per superare la difficoltà evidenziata nel modello 1 consiste nel sostituire alla variabile *intera* $x(1)$ (numero degli insetti ancora viventi dopo 24 ore) la variabile *reale* $x^*(1)$ definita dall'equazione

$$x^*(1) = \frac{x(0)}{2} \quad (9.5)$$

Ora il modello è pienamente giustificato dal punto di vista matematico, ma la variabile $x^*(1)$ rappresenta solo una *approssimazione matematica* della variabile reale $x(1)$. In altri termini, l'osservazione sperimentale: "su ogni periodo di 24 ore muore un insetto su due" è tradotta solo in maniera approssimata. Ancora, l'approssimazione è tanto più accettabile, quanto più $x(0)$ è grande.

Modello 3. Consideriamo una popolazione $x(0) = n$ di insetti, nati tutti al medesimo istante, e che pensiamo numerati da 1 a n . Se si avesse la possibilità di seguire la storia del generico insetto i -mo, si potrebbe conoscere la sua sorte alla fine delle 24 ore. Un punto di vista differente consiste nel considerare come un evento *aleatorio* il fatto che alla fine della giornata l'insetto i -mo sia ancora vivente. Supponendo la popolazione omogenea, la probabilità di essere ancora vivo è la stessa per ognuno degli individui della popolazione, e inoltre, se non avvengono fatti esterni (malattie contagiose, eccetera), gli eventi possono essere considerati indipendenti. Tali ipotesi permettono di proporre un modello stocastico descrittivo dell'evoluzione della popolazione.

Sia Y_i la variabile casuale uguale a 1 se l'insetto i è ancora vivente alla fine delle 24 ore e uguale a 0 nel caso contrario. Per le ipotesi fatte, le variabili Y_i ($1 \leq i \leq n$) sono delle variabili casuali indipendenti e con la medesima legge di probabilità:

$$P(Y_i = 1) = p, \quad P(Y_i = 0) = 1 - p \quad (9.6)$$

Il numero degli insetti ancora viventi alla fine della giornata si scrive allora

$$X(1) = Y_1 + Y_2 + \dots + Y_n \quad (9.7)$$

ove $X(1)$ è una variabile casuale che segue la legge binomiale con parametri n e p , ossia $X(1) \sim B(n, p)$.

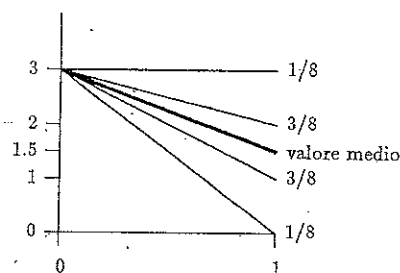
Supponendo noto n , il parametro p può essere stimato utilizzando l'osservazione sperimentale: "su ogni periodo di 24 ore muore un insetto su due", che può essere più utilmente (per il modello che vogliamo costruire) tradotta nella forma: "in media, un insetto su due muore alla fine della giornata". In termini più precisi, l'osservazione sperimentale afferma che il valore medio (speranza matematica) della variabile aleatoria $X(1)$ è uguale alla metà del numero degli insetti, ossia a $\frac{n}{2}$. Dal momento che il valore medio di una legge binomiale $B(n, p)$ è dato da np , si ha quindi $np = \frac{n}{2}$, da cui $p = \frac{1}{2}$.

In conclusione, per una popolazione iniziale di $x(0)$ insetti, il numero di sopravvissuti alla fine delle 24 ore è una variabile aleatoria $X(1)$ con legge di probabilità $B(x(0), 1/2)$.

Ad esempio, per $x(0) = 3$ (che era un caso di discussione per il modello 2) si ha

$$E(X(1)) = 1.5 = x(1)$$

La variabile $X(1)$ può assumere a priori tutti i valori 0, 1, 2, 3, con probabilità $\binom{3}{k} p^k q^{3-k}$, $k = 0, 1, 2, 3$



La varianza della variabile $X(1)$ è data da $\text{var}(X(1)) = npq = 3(1/2)^2 = 3/4$. In particolare si ha che la probabilità che alla fine della giornata gli insetti siano o tutti vivi o tutti morti è data da $1/4$, ossia una possibilità su 4.

Come si vede, uno dei vantaggi del modello stocastico è quello di misurare (nel senso del calcolo delle probabilità) di quanto il numero degli insetti ancora viventi (ossia $X(1)$) si discosta dal valore ideale $x^*(1)$ fornito dal modello deterministico (modello 2). Questa osservazione può permettere, utilizzando i metodi della statistica matematica, di verificare se i meccanismi di evoluzione di una popolazione reale sono in accordo con un determinato modello teorico.

9.1.1 Studio matematico di una popolazione omogenea

Indichiamo con $x(t)$ la dimensione, all'istante fissato t , di una determinata popolazione e con $x(t+h)$ la dimensione all'istante successivo $t+h$ ($h > 0$). La differenza $\delta x(t) = x(t+h) - x(t)$ rappresenta l'accrescimento (positivo, o negativo) della popolazione tra gli istanti t e $t+h$.

Se l'intervallo di tempo h è sufficientemente piccolo, il fenomeno dell'accrescimento può essere imputato alle seguenti cause, indipendenti tra loro

1. la *nascita* di individui all'interno di una popolazione tra gli istanti t e $t+h$; il numero di nascite è indicato con $n(t, t+h)$;
2. la *morte* di individui appartenenti alla popolazione tra gli istanti t e $t+h$; il numero di morti è indicato con $d(t, t+h)$;
3. l'*emigrazione* di individui che abbandonano la popolazione tra gli istanti t e $t+h$; il numero degli individui che emigrano è indicato con $e(t, t+h)$;
4. l'*immigrazione* di nuovi individui che entrano nella popolazione tra gli istanti t e $t+h$; il numero degli immigranti è indicato con $i(t, t+h)$.

Possiamo quindi scrivere l'accrescimento della popolazione nella forma

$$\delta x(t) = [n(t, t+h) - d(t, t+h)] + [i(t, t+h) - e(t, t+h)] \quad (9.8)$$

L'equazione (9.8) è ancora generale, in quanto sono da precisare i seguenti due aspetti:

- il valore di h , ossia la scelta degli istanti nei quali si vuole conoscere la dimensione della popolazione;
- la natura di $x(t)$: numero o variabile aleatoria, ossia la scelta tra modello deterministico e modello stocastico.

Tempo discreto e tempo continuo

Indicando con T l'insieme degli istanti ai quali si vuole conoscere la dimensione della popolazione, T può essere una successione (finita o infinita) di istanti t_0, t_1, \dots . Il modello corrispondente è allora chiamato a *tempo discreto*. Con un opportuno cambiamento di scala temporale si può supporre che T sia l'insieme (o un sottoinsieme) dei numeri interi \mathbb{N} , ossia $t_0 = 0, t_1 = 1, \dots, t_n = n, \dots$

Alternativamente, T può essere la semiretta $[0, +\infty)$ o un intervallo $[0, a]$. In questo caso il modello è detto a *tempo continuo*.

Modello deterministico o modello stocastico?

I modelli deterministici dell'accrescimento di una popolazione sono basati sull'ipotesi che la popolazione evolva in maniera che lo sviluppo futuro della popolazione possa essere previsto *esattamente*, una volta che sia specificato il suo stato ad un tempo iniziale fissato. Tali modelli non permettono fluttuazioni aleatorie; ossia, un evento particolare come la nascita deve avvenire con assoluta certezza. Nei modelli deterministici, la popolazione è assunta di dimensione sufficientemente grande e i fattori che determinano le nascite e le morti individuali sono sufficientemente costanti da permettere di ignorare le fluttuazioni aleatorie.

Al contrario, i modelli stocastici sono basati sull'ipotesi che l'aumento di una popolazione sia un evento random; ossia, un organismo può riprodursi o morire durante un determinato periodo di tempo con una certa probabilità p . Nessun evento può succedere con assoluta certezza.

Come abbiamo illustrato nell'Esempio 9.2, un modello stocastico è molto più ricco di un modello deterministico, nel senso che, anziché descrivere un comportamento "medio", permette di seguire tutti i casi (anche quelli la cui probabilità è piccola). Questa possibilità è particolarmente importante nello studio dei *materiali viventi*. Naturalmente, la maggiore ricchezza di informazioni di un modello stocastico nei confronti di un modello deterministico può presentare in certi casi, come contropartita, una maggiore difficoltà di studio e di risoluzione⁷. Aggiungiamo anche che, dal punto di vista storico, lo sviluppo del calcolo delle probabilità è stato più lento di quello del calcolo differenziale. Questo ha avuto come conseguenza il fatto che i modelli deterministici siano stati sviluppati precedentemente alle loro corrispondenti versioni stocastiche.

Ipotesi matematiche e equazioni

Le equazioni della dinamica delle popolazioni che andiamo a introdurre sono basate sull'ipotesi fondamentale che il numero delle modificazioni (nascite, morti, emigrazioni, immigrazioni) che avvengono tra due istanti successivi t e $t+h$ non dipendano che dai due fattori: l'istante t e la dimensione x della popolazione all'istante t .

A) Modello deterministico a tempo discreto Tenendo conto che dall'ipotesi fatta il numero delle nascite (rispettivamente delle morti, delle emigrazioni, delle immigrazioni) può essere rappresentato da una funzione $n^*(t, x(t))$ (rispettivamente, $d^*(t, x(t))$, $e^*(t, x(t))$ e $i^*(t, x(t))$) del tempo t e del valore $x(t)$, definiamo le seguenti quantità che misurano delle variazioni relative (per $x \neq 0$)

$$\nu(t, x) = \frac{n^*(t, x)}{x} \quad (\text{tasso (rate) di nascita})$$

$$\mu(t, x) = \frac{d^*(t, x)}{x} \quad (\text{tasso di mortalità})$$

$$\epsilon(t, x) = \frac{e^*(t, x)}{x} \quad (\text{tasso di emigrazione})$$

$$\gamma(t, x) = \frac{i^*(t, x)}{x} \quad (\text{tasso di immigrazione})$$

$$r(t, x) = \nu(t, x) - \mu(t, x) + \gamma(t, x) - \epsilon(t, x) \quad (\text{tasso di accrescimento})$$

L'equazione di accrescimento (9.8) può allora essere scritta nel seguente modo

$$x(t+1) = x(t)[1 + r(t, x(t))] \quad (9.9)$$

⁷Per quanto riguarda la risoluzione dei modelli stocastici ricordiamo il crescente interesse della simulazione su calcolatore attraverso gli algoritmi basati sul *metodo Monte Carlo* (cfr. [42]).

che corrisponde a una equazione alle differenze del primo ordine. Fissata la funzione $r(t, x(t))$, essa permette di determinare a partire da $x(0)$ la dimensione della popolazione a ogni istante t intero. Nelle applicazioni, la funzione $r(t, x(t))$, ossia i tassi $\nu(t, x)$, $\mu(t, x)$, $\epsilon(t, x)$, $\gamma(t, x)$, sono da scegliere opportunamente per descrivere le popolazioni particolari da studiare. In altri termini, *il modello generale (9.9) deve essere identificato sulla base delle osservazioni sperimentali*. Nel seguito vedremo alcune esemplificazioni.

B) Modello deterministico a tempo continuo Un modello deterministico a tempo continuo può essere ricavato da un modello a tempo discreto mediante un ragionamento di passaggio al limite per $h \rightarrow 0$. In maniera intuitiva, si ha che per h piccolo, il numero delle nascite per unità di tempo $n(t, t+h)/h$ dipende "praticamente" solo dall'istante t e dalla dimensione x della popolazione all'istante t , e può quindi essere rappresentato da una funzione $n^*(t, x(t))$. In termini matematici, e supponendo la funzione $n(t, t+h)$ opportunamente regolare, si ha

$$\frac{n(t, t+h)}{h} = n^*(t, x(t)) + o(1)$$

ove $o(1)$ rappresenta simbolicamente una funzione che tende a zero quando h tende verso zero. Si definisce quindi *tasso istantaneo di natalità* la funzione $\nu(t, x) = n^*(t, x)/x$. Ragionando in maniera analoga, si definisce il *tasso istantaneo di mortalità* $\mu(t, x)$, di *emigrazione* $\epsilon(t, x)$ e di *immigrazione* $\gamma(t, x)$, da cui il *tasso istantaneo di accrescimento*

$$r(t, x) = \nu(t, x) - \mu(t, x) + \gamma(t, x) - \epsilon(t, x)$$

L'equazione di accrescimento (9.8) si scrive allora nella forma

$$\frac{x(t+h) - x(t)}{h} = x(t)r(t, x) + o(1)$$

da cui, passando al limite per $h \rightarrow 0$

$$\frac{dx}{dt} = x r(t, x) \quad (9.10)$$

Nota la funzione $r(t, x)$ e una condizione iniziale $x(0)$, il modello ottenuto consiste nella risoluzione di un problema a valori iniziali per l'equazione differenziale (9.10).

C) Modello stocastico Nel caso stocastico l'equazione di accrescimento (9.8) si scrive nella forma

$$X(t+h) - X(t) = \Delta X(t, t+h) \quad (9.11)$$

ove $\Delta X(t, t+h) = [N(t, t+h) - D(t, t+h)] + [I(t, t+h) - E(t, t+h)]$ e le grandezze indicate con X, N, D, \dots rappresentano le medesime quantità che nella formula (9.8),

ma ora con il significato di *variabili aleatorie a valori interi*, mentre ΔX è una variabile aleatoria a valori nell'insieme Z dei numeri relativi. L'evoluzione della popolazione, che nel caso deterministico era determinata dalla *successione* $x(t)$ o dalla *funzione* $x(t)$ ($t \in T$), è ora determinata dalla famiglia di variabili aleatorie $\{X(t), t \in T\}$, ossia da un *processo stocastico*. Per ogni $E \in \mathcal{S}$ (lo spazio sul quale tutte le variabili aleatorie $X(t)$ sono definite) la curva (o la successione, a seconda che il tempo è discreto o continuo) $t \rightarrow X(t)(E)$ è una *traiettoria del processo*.

Nel caso deterministico la formula $x(t+h) = x(t) + \delta x(t, t+h)$ permette di calcolare $x(t+h)$ a partire da $x(t)$ e dal valore di $\delta x(t, t+h)$, calcolato sulla base dei diversi tassi. Nel caso stocastico, se si conosce la legge di probabilità secondo la quale è distribuita la $X(t)$ e, per ogni intero i , la legge condizionata di $\Delta X(t, t+h)$, sapendo che $\{X(t) = i\}$ (ossia, la probabilità $P(\Delta X(t, t+h) = k | X(t) = i)$ per $k \in Z$, si può determinare la *legge congiunta di $X(t)$ e $X(t+h)$* mediante

$$\begin{aligned} P(X(t) = i, X(t+h) = j) &= P(X(t) = i, \Delta X(t, t+h) = j - i) \\ &= P(X(t) = i) P(\Delta X(t, t+h) = j - i | X(t) = i) \end{aligned}$$

e quindi la legge di $X(t+h)$ mediante

$$P(X(t+h) = j) = \sum_{i=0}^{+\infty} P(X(t) = i, X(t+h) = j)$$

Se il tempo è *discreto* (e se si conosce la legge condizionata di $\Delta X(t, t+1)$ essendo nota $X(t)$), si può pertanto ottenere in maniera iterativa la legge di $X(t+1)$ a partire da $X(0)$. In questo modo è possibile determinare la legge (individuale) delle variabili aleatorie $X(t)$ (ossia per ogni t fissato). Sarebbe interessante, naturalmente, poter conoscere la legge (congiunta) di un'intera traiettoria, definita dalla n -pla di variabili aleatorie $(X(t_1), X(t_2), \dots, X(t_n))$ ($t_1 < t_2 < \dots < t_n$). Tale risultato, impossibile nel caso generale, è facilmente ottenibile, invece, nel caso importante in cui $\{X(t), t \in T\}$ è un *processo di Markov*. In questo caso si ha infatti

$$\begin{aligned} P(X(t_1) = x_1, X(t_2) = x_2, \dots, X(t_n) = x_n) &= \\ P(X(t_1) = x_1) \prod_{i=2}^n P(X(t_i) = x_i | X(t_{i-1}) = x_{i-1}) & \end{aligned}$$

Se il tempo è discreto, è sufficiente prendere $t_i = i$ ($i = 1, \dots, n$) per ottenere la legge delle n -ple $(X(1), X(2), \dots, X(n))$. Il caso, più delicato, in cui il tempo è continuo verrà considerato nel seguito.

9.2 I modelli deterministici a tempo discreto

In questo paragrafo esamineremo alcuni modelli deterministici del tipo (9.9) (ossia scelte particolari della funzione $r(t, x)$ (tasso di accrescimento)) nel caso in cui t è discreto, cioè $T = \{0, 1, \dots, n, \dots\}$.

► **Esempio 9.3 (Modello di accrescimento di Malthus)** La prima formulazione di un modello deterministico a tempo discreto della dinamica delle popolazioni è attribuita a Malthus⁸. Si chiamano *modelli malthusiani* i modelli nei quali il tasso di accrescimento $r(n, x)$ non dipende né dal tempo n , né dalla dimensione x della popolazione. Per essi l'equazione d'evoluzione (9.9) diventa

$$x(n+1) = (1+r)x(n) \Rightarrow x(n) = (1+r)^n x(0) \quad (9.12)$$

Si hanno allora i seguenti tre casi (cfr. anche Capitolo 2)

- il numero delle nascite e delle immigrazioni è superiore al numero delle morti e delle emigrazioni, e quindi $r > 0$. Allora, $x(n)$ è una *progressione geometrica* di ragione strettamente maggiore di 1 e la dimensione della popolazione cresce indefinitamente con il tempo, ossia $x(n) \rightarrow \infty$ per $n \rightarrow \infty$.
- il numero delle morti e di emigrazioni supera il numero delle nascite e delle immigrazioni, e quindi $r < 0$. Allora, $x(n)$ è una *progressione geometrica* di ragione strettamente inferiore a 1 e la dimensione della popolazione decresce col tempo: $x(n) \rightarrow 0$ per $n \rightarrow \infty$;
- il numero delle nascite e delle immigrazioni compensa esattamente il numero delle morti e delle emigrazioni, e quindi $r = 0$. In questo caso la popolazione è *stazionaria*, ossia $x(n) = x(0)$, per ogni n .

Stimando che nel 1798 la popolazione dell'Inghilterra era di 7 milioni e assumendo che la popolazione si raddoppiasse ogni 25 anni (cfr. Nota 8), Malthus ne deduceva che la popolazione avrebbe raggiunto i $2^4 \times 7 = 112$ milioni nel 1898. Il motivo dell'errore in tale previsione può essere cercato, più che nel fatto che tutti gli inglesi abbiano seguito i consigli che Malthus suggeriva per "frenare" dall'esterno l'accrescimento della popolazione, in un freno naturale, ossia in una *regolazione naturale della popolazione*. Questo aspetto verrà sviluppato nel successivo Esempio 9.5.

► **Esempio 9.4 (Accrescimento di colture di batteri)** La possibilità di avere a disposizione grandi quantità omogenee (*batches*) di batteri è importante sia per motivi scientifici che industriali (*biotecnologie*). In maniera schematica, una tipica procedura utilizzata per ottenere tali gruppi di batteri consiste nell'inoculare in una provetta contenente un mezzo nutritivo un campione di cellule. Per fissare le idee, supponiamo che il campione inoculato sia costituito da 1×10^8 cellule per millilitro (cellule/ml). La miscela inocolata viene quindi messa in un incubatore (a temperatura costante) e agitato in continuazione (per permettere

⁸ Thomas Robert Malthus (1766–1834): *An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society*, 1798, J. Johnson in St Paul's Churchyard, London: "I think I may fairly make two postulates: First, That food is necessary to the existence of man. Secondly, That the passion between the sexes is necessary, and will remain nearly in its present state... Assuming then, my postulate as granted, I say, that the power of population is indefinitely greater than the power in the earth to produce subsistence for man. Population, when unchecked, increases in a geometrical ratio. Subsistence increases only in an arithmetical ratio. A slight acquaintance with numbers will shew the immensity of the first power in comparison of the second... In the United States of America, where the means of subsistence have been more ample, the manners of the people more pure, and consequently the checks to early marriage fewer, than in any of the modern states of Europe, the population has been found to double itself in twenty-five years"

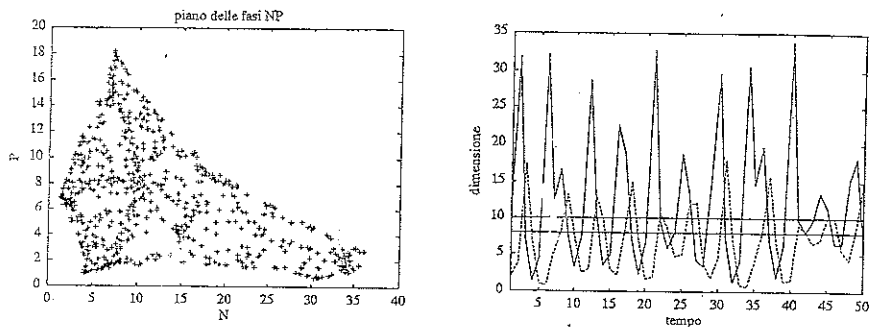


Figura 9.15. Illustrazione del modello (9.38) in corrispondenza ai valori dei parametri: $r = 2.65$, $q = 0.40$ e $K = 24.97$. Il punto di stazionarietà: $(\bar{N} = 9.99, \bar{P} = 7.95)$ è instabile. Comportamento caotico.

9.3 I modelli deterministici a tempo continuo

Incominciando dal caso di una popolazione omogenea, abbiamo visto in precedenza che la dimensione $x(t)$ della popolazione è soluzione della seguente equazione differenziale

$$\frac{dx}{dt} = r(t, x(t)) x(t) \quad (9.41)$$

In questo paragrafo analizzeremo alcuni modelli classici corrispondenti a scelte differenti della funzione di accrescimento $r(t, x)$.

► **Esempio 9.11 (Modello di Malthus continuo)** L'ipotesi più semplice corrisponde ad assumere $r(t, x)$ indipendente sia dal tempo che dalla dimensione x . In questo caso l'equazione differenziale (9.41) si integra analiticamente. Più precisamente, indicando con r la costante di accrescimento, si ha

$$\frac{dx}{dt} = r x \Rightarrow x(t) = x_0 e^{r(t-t_0)} \quad (9.42)$$

ove t_0 è un tempo prefissato e $x_0 = x(t_0)$. Il modello (9.42) è detto un *modello malthusiano* ed è il corrispondente continuo del modello discreto (9.12).

L'aumento (o la diminuzione) della popolazione è esponenziale; più precisamente, come mostra la Figura 9.16, per $r > 0$, la popolazione *crece*; per $r = 0$, la popolazione è *stazionaria*, ossia è costantemente uguale a x_0 ; per $r < 0$, la popolazione *decresce* e tende a 0. Quando $r > 0$, si chiama *tempo di duplicazione (doubling time)* il valore τ_2 tale che

$$\frac{x(t_0 + \tau_2)}{x_0} = 2 \Rightarrow \ln 2 = r \tau_2 \Rightarrow \tau_2 = \frac{\ln 2}{r}$$

Il tempo di duplicazione τ_2 è quindi inversamente proporzionale alla costante di riproduzione r . In maniera analoga, per $r < 0$ si chiama *tempo di dimezzamento (half-life)* il tempo $\tau_{1/2}$ per il quale si ha solo la metà della popolazione originaria; si può mostrare che $\tau_{1/2} = \ln 2 / (-r)$.

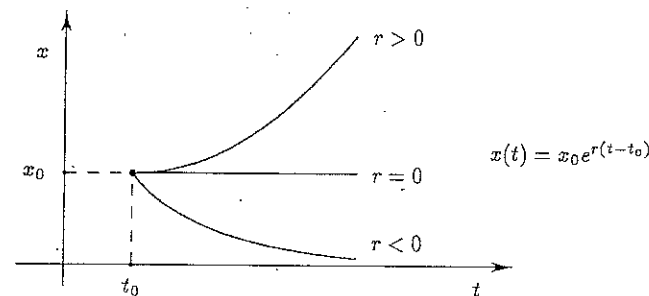


Figura 9.16. Modello di accrescimento di Malthus.

Ricordiamo che i *punti stazionari* (o *punti critici*) di un modello continuo descritto da un'equazione differenziale: $x'(t) = f(t, x(t))$ corrispondono ai valori \bar{x} per i quali $x'(t) = 0$, ossia $f(t, \bar{x}) = 0$, per $t \geq 0$. Se la popolazione assume come valore iniziale un valore \bar{x} , allora per ogni $t \geq t_0$ si ha $x(t) = \bar{x}$. Per il modello (9.42) si ha, naturalmente, che se $r \neq 0$ l'unico punto stazionario è il punto $\bar{x} = 0$.

Una questione importante relativa ai punti stazionari riguarda la loro *stabilità*. In maniera schematica, un punto stazionario \bar{x} è stabile quando esiste un opportuno intorno \mathcal{I} del punto \bar{x} , con la proprietà che se la popolazione assume come valore iniziale un punto di tale intorno, la popolazione evolve convergendo, per t che aumenta, al punto \bar{x} ; l'intervallo \mathcal{I} è detto *intervallo di stabilità*. In altre parole, quando un punto stazionario è stabile, "piccole" perturbazioni da tale punto (inevitabili per le popolazioni reali!) non portano a "drastici" cambiamenti nel comportamento della popolazione, ma al contrario, le perturbazioni vengono asintoticamente smorzate. Si tratta di una nozione, ovviamente, estremamente importante per le applicazioni¹⁵.

La stabilità di un punto stazionario di un'equazione differenziale $x' = f(t, x)$, dipende naturalmente dalle proprietà della funzione $f(t, x)$. Una procedura standard consiste nell'analizzare la stabilità in "prima approssimazione", significando con ciò che si esamina la stabilità dell'approssimazione lineare di $f(t, x)$ ottenuta considerando il termine lineare dello sviluppo in serie di $f(t, x)$ rispetto a x . Più precisamente, si esamina il problema approssimato $\bar{x}' = (\partial f / \partial x) \bar{x}$, ove la funzione $(\partial f / \partial x)$ è calcolata nel punto stazionario \bar{x} e $\bar{x}(t) = x(t) - \bar{x}$. Procedendo in questo modo, si vede che in definitiva si arriva a studiare la stabilità di un modello del tipo (9.42), ove il fattore r è rappresentativo del valore della

¹⁵ Ricordiamo che uno dei primi a considerare il concetto di stabilità dal punto di vista matematico è stato G. B. Airy (1801–1892), in riferimento al problema di mantenere un telescopio astronomico in movimento uniforme. Una delle applicazioni più note della nozione di stabilità è quella dovuta a J. C. Maxwell (1831–1879), per lo studio della composizione degli anelli del pianeta Saturno. Egli mostrò che gli anelli non potevano essere solidi, in quanto allora il moto avrebbe dovuto essere in equilibrio instabile e piccole perturbazioni a lungo andare avrebbero potuto distruggere gli anelli: *The only system of ring which can exist is one composed of an indefinite number of unconnected particles revolving around the planet with different velocities, according to their respective distances*. Al nome di E. J. Routh (1831–1907) è legata una delle prime opere organiche della teoria matematica della stabilità.

derivata ($\partial f/\partial x$) calcolata nel punto stazionario. Per tale modello si vede immediatamente che quando $r < 0$ il punto stazionario $\bar{x} = 0$ è un punto *stabile*, mentre è *instabile* per $r > 0$. Si può quindi concludere che nel caso di un modello generale la stabilità di un punto stazionario dipende dal segno della derivata di f rispetto alla variabile x (calcolata nel punto stazionario); più precisamente, si ha stabilità nel caso di segno negativo e instabilità nel caso contrario. Nel seguito estenderemo, attraverso opportuni esempi, il risultato ora ottenuto nel caso di una equazione al caso più generale di modelli descritti da sistemi di equazioni differenziali.

Il modello di Malthus (sia a tempo discreto che a tempo continuo) è accettabile soltanto in presenza di "forte" espansione di una popolazione. Già nel 1835, Quetelet¹⁶ osservava che l'aumento di una popolazione tende a divenire stazionario. Nel 1838, Verhulst¹⁷ traduceva la tesi di Quetelet in termini matematici ponendo

$$r(x) = r - bx \quad (9.43)$$

Il modello proposto da Verhulst può essere ora considerato come un caso particolare di modelli studiati più recentemente, nei quali si suppone che il tasso di accrescimento abbia la forma generale

$$r(x, t) = r - \phi(t)x^k \quad (9.44)$$

ove il termine $\phi(t)x^k$, con $\phi(t)$ e k (costante) opportuni, rappresenta il "freno" all'aumento della popolazione; esso può essere interpretato come l'effetto delle eventuali interazioni tra gli individui della popolazione (rappresentato dal termine x^k) e le condizioni esterne (dell'ambiente, rappresentate dalla funzione $\phi(t)$).

Nel caso particolare in cui $k = 1$, il modello di accrescimento (9.41) si riduce alla seguente equazione differenziale

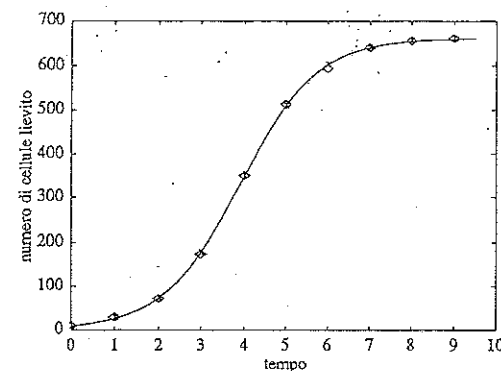
$$\frac{dx}{dt} = rx - \phi(t)x^2 \quad (9.45)$$

ossia a una equazione di Bernoulli. Si può mostrare (cfr. [42]) che la soluzione corrispondente al valore iniziale $x(0) = x_0$ è data da

$$x(t) = \left[e^{-rt} \left(\frac{1}{x_0} + \int_0^t e^{rs} \phi(s) ds \right) \right]^{-1} \quad (9.46)$$

¹⁶ Adolphe Quetelet (1796-1874), matematico e astronomo belga, uno dei fondatori della moderna statistica. "Si le développement a lieu au milieu d'obstacles qui tendent à l'arrêter et qui agissent d'une manière uniforme, c'est-à-dire si l'état social ne change point, la population n'augmente pas d'une manière indéfinie mais elle tend de plus en plus à devenir stationnaire." Su l'homme et le développement de ses facultés, ou Essai de physique sociale. Paris: Bachelier (1835).

¹⁷ P. F. Verhulst, Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Correspondance Mathématique et Physique, 10, 113-121 (1838).



t	$\hat{x}(t)$ osservata	$x(t)$ calcolata
0	9.60	8.785
1	29.00	25.792
2	71.10	72.085
3	174.60	178.187
4	350.70	348.233
5	513.30	509.560
6	594.40	602.100
7	640.80	640.702
8	655.90	654.626
9	661.80	659.379

Figura 9.17. Dati sperimentali relativi all'accrescimento di un determinato lievito confrontati con i risultati previsti da un modello logistico, identificato mediante il metodo dei minimi quadrati.

► **Esempio 9.12** (Modello di accrescimento della logistica) Scegliendo in (9.45) $\phi(t) = b$ e ponendo $K = r/b$, si ha

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) \Rightarrow x(t) = \frac{x_0 K}{x_0 + e^{-rt}(K - x_0)} \quad (9.47)$$

Il modello (9.47) è noto come *modello della logistica*, o anche modello di Verhulst-Pearl¹⁸.

La curva di accrescimento corrispondente a tale modello ha una simmetria intorno al punto di flesso¹⁹. Per $t \rightarrow \infty$ la popolazione converge verso il valore K , a partire da qualunque valore iniziale $x_0 \neq 0$. Il parametro K ha quindi il significato di *livello di saturazione* che non può essere superato a causa delle limitazioni dell'ambiente (dovute, ad esempio, alla competizione tra gli individui per il cibo, da qui il significato del termine x^2). I punti di stazionarietà del modello (9.47) corrispondono alle soluzioni della seguente equazione

$$f(x) := rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) = 0 \Rightarrow \bar{x} = 0, \bar{x} = K$$

Dal momento che $f'(0) = r$ e $f'(K) = -r$, si ha che per $r > 0$ il punto $\bar{x} = 0$ è un punto stazionario *instabile*, mentre $\bar{x} = K$ è un punto stazionario *stabile* e il suo intervallo

¹⁸ Dopo l'applicazione da parte di Verhulst del modello (9.47) per lo studio dell'evoluzione della popolazione del Belgio, il modello è rimasto praticamente sconosciuto fino alla sua "riscoperta" nel 1920 da parte di Pearl e Reed.

¹⁹ Tale simmetria può essere considerata motivo di "sospetto" per la possibilità di descrivere quantitativamente mediante la logistica l'accrescimento di popolazioni reali. A questo proposito, è opportuno non confondere il valore *descrittivo* del modello della logistica, e degli altri analoghi modelli considerati nel seguito, con la correttezza delle assunzioni biologiche su cui i modelli sono basati: "... the recorded agreement between the logistic and actually observed phenomena of growth does not produce any significant new evidence in support of the logistic, beyond the great plausibility of its deduction. Nor is the closeness of the agreement as strange as it appears at first sight since equally good results can be obtained by applying other mathematical forms, corresponding to quite different biological assumptions." W. Feller, Acta Biotheoretica 5, 51 (1940).

di stabilità è tutto l'intervallo $(0, \infty)$. Una perturbazione dal livello di saturazione viene con il tempo smorzata, indipendentemente dal parametro di accrescimento. È opportuno il confronto del risultato ora ottenuto con la situazione più varia osservata per il modello discreto della logistica che abbiamo analizzato in precedenza.

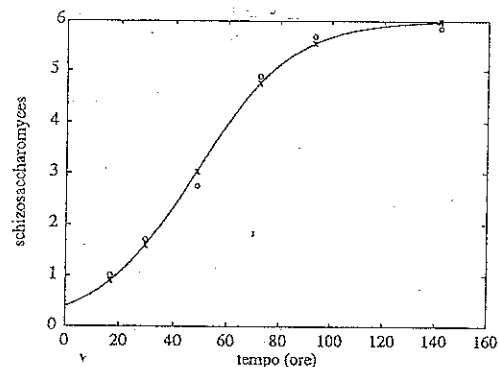
Nella letteratura esistono numerosi esempi di applicazioni della logistica a popolazioni studiate in laboratorio. Ad esempio, Gause [64] descrive l'accrescimento di una coltura di *Paramecium caudatum*, Lotka [122] una popolazione sperimentale di *Drosophila* e una colonia di batteri, e Odum [143] l'accrescimento di un lievito²⁰.

Come illustrazione, la Figura 9.17 contiene i risultati del fitting ottenuto mediante il modello logistico e relativo ai dati sperimentali riportati da Pearl per l'accrescimento di un particolare lievito. Utilizzando il metodo dei minimi quadrati non lineare (cfr. [42]), si sono trovate le seguenti stime dei parametri

$$K^* = 661.7659, \quad r^* = 1.1033, \quad x_0^* = 8.7857$$

Analogamente, in Figura 9.18 sono riportati i risultati del fitting dei dati di accrescimento del lievito *Schizosaccharomyces kephir* riportati da Gause [64]. Le stime dei parametri sono le seguenti

$$K^* = 6.0080, \quad r^* = 0.0546, \quad x_0^* = 0.4076$$



t	x(t) osservata	x(t) calcolata
16	1.00	0.8925
29	1.70	1.5739
48	2.73	3.0076
72	4.87	4.7351
93	5.67	5.5356
141	5.83	5.9710

Figura 9.18. Accrescimento del lievito *Schizosaccharomyces kephir* su un periodo di 160 ore. I cerchi sono osservazioni sperimentali. La curva continua rappresenta il risultato del fitting mediante il modello della logistica.

²⁰Le cellule yeast (lievito) sono microrganismi che utilizzano, come sorgente di energia, piante e animali superiori. Esse vivono normalmente su materiale vegetale o animale morto o in via di dissoluzione. Essi hanno giocato storicamente un utile ruolo nella fermentazione del vino e della birra, e nella lievitazione del pane. Più recentemente, essi sono stati utilizzati per sintetizzare i complessi di vitamina B, e come supplemento altamente nutritivo. Il genere dei saccaromiceti (*saccharomyces*) sono noti in particolare per la loro abilità a fermentare gli zuccheri comuni, con produzione di alcool etilico e anidride carbonica.

► **Esempio 9.13 (Accrescimento logistico con migrazione)** Indicando con $h(t)$ il tasso (dimensioni di velocità) di migrazione, cioè la velocità di immigrazione meno la velocità di emigrazione (dovuta, ad esempio, a un prelievo (problemi di *harvesting*, cfr. Clark [36])), l'equazione (9.47) si modifica nel modo seguente

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) + h(t) \quad (9.48)$$

che non può, in generale, essere integrata in forma analitica (equazione di Riccati, cfr. [42] Appendice A). Essa può essere integrata numericamente, ma alcune considerazioni di carattere qualitativo sono utili per evidenziare il comportamento della soluzione.

Supponiamo che il tasso di migrazione sia limitato, ossia esista una costante H tale che $|h(t)| \leq H$, per ogni $t \geq 0$. Si ha allora che le radici del seguente polinomio di secondo grado

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

sono reali e di segno opposto

$$x_1 = \frac{K}{2} - \frac{1}{2} \left(K^2 + \frac{4KH}{r} \right)^{1/2} < 0; \quad x_2 = \frac{K}{2} + \frac{1}{2} \left(K^2 + \frac{4KH}{r} \right)^{1/2} > 0;$$

A partire da tale constatazione, si può mostrare che per ogni valore iniziale $x_0 > 0$ esistono due costanti positive x^* e T^* tali che $0 < x(t) \leq x^*$ per tutti i $0 \leq t < T^*$, ove $T^* = +\infty$, oppure $x(T^*) = 0$. In altre parole, quando il tasso di migrazione rimane limitato, la soluzione $x(t)$ del modello (9.48) o rimane sempre limitata, o si estingue in un tempo finito; ossia una migrazione limitata non può produrre un aumento illimitato, se la dinamica di base è logistica. In Figura 9.19 è illustrata l'influenza della funzione $h(t)$ sul comportamento della popolazione.

Lasciamo come esercizio l'analisi del modello in cui il termine di migrazione abbia la forma $h(t) = c(t)x(t)$, con $c(t)$ funzione assegnata indipendente da $x(t)$.

► **Esempio 9.14 (Modelli con ritardo)** Nei modelli considerati in precedenza, il tasso di nascita è considerato un fenomeno istantaneo. In pratica tuttavia, vi può essere un ritardo dovuto al tempo richiesto per raggiungere la maturità, o a un tempo finito di gestazione. Con riferimento all'equazione logistica, dal punto di vista matematico tale effetto di ritardo può essere modellizzato nel seguente modo

$$\frac{dx}{dt} = rx(t) \left[1 - \frac{x(t-\tau)}{K} \right] \quad (9.49)$$

ove r , K e τ (termine di ritardo) sono parametri positivi. L'effetto di regolazione della popolazione dipende in questo modo dalla dimensione della popolazione ad un istante precedente $t - \tau$, piuttosto che al tempo t . Un'equazione funzionale come la (9.49) viene chiamata equazione differenziale con ritardo. Un aspetto interessante di tali modelli è la possibilità di descrivere comportamenti periodici²¹ (cfr. [42] Capitolo 7, ove viene analizzata la loro approssimazione numerica).

²¹Ad esempio, per la semplice equazione lineare con ritardo $dx/dt = -(\pi/2\tau)x(t-\tau)$ una soluzione periodica è data da $x(t) = c \cos(\pi t/2\tau)$, per ogni costante c .