

(I) MODELLI DI POPOLAZIONE

1) Malthus (1798)

Consideriamo una popolazione biologica che sia omogenea e isolata.

OMOGENEA: non sono rilevanti differenze dovute alla diversa posizione, diversa dimensione, età, sesso etc. Questo significa che l'unica variabile significativa è il tempo.

ISOLATA: non si considerano effetti di immissione dall'esterno o uscite dal sistema.

Supponiamo inoltre che l'habitat sia invariante cioè le condizioni di vita della popolazione non subisca variazione con il tempo.

In questo caso la fertilità (in cui si prescinde da differenze sessuali) e la mortalità sono le uniche cause di variazione del numero di individui.

Inoltre, per le ipotesi dichiarate, fertilità e mortalità saranno caratteristiche costanti.

In tali ipotesi semplificative sarà ragionevole scrivere, dati due istanti t_1 e t_2 , con $t_2 > t_1$

$$N(t_2) = N(t_1) + \# \text{ nati in } (t_1, t_2) - \# \text{ morti in } (t_1, t_2)$$

$$= N(t_1) + \alpha N(\hat{t})(t_2 - t_1) - \beta N(\check{t})(t_2 - t_1) \quad \hat{t}, \check{t} \in (t_1, t_2)$$

Dove si è supposto che il # di nati (risp. ai morti) in (t_1, t_2) vada a zero linearmente con l'ampiezza dell'intervallo e sia proporzionale ad un opportuno valor medio di N tra t_1 e t_2 (# di nati e di morti dipende linearmente dal numero dei vivi).

Facendo tendere $t_2 - t_1$ a zero si ha, per un qualunque t , se la cercata $N(t)$ è derivabile:

$$d/dt N(t) = (\alpha - \beta)N(t) \equiv r N(t) \quad (1.1)$$

che, dato il valore di N ad un dato istante (che potremo prendere $t=0$) descrive l'evoluzione della popolazione.

Posto $N(0)=N_0$ avremo (1.2)

$$N(t) = N_0 e^{rt} \quad t > 0 \quad (1.3)$$

Che ovviamente tende a zero (per $r < 0$), all'infinito (per $r > 0$) o resta costante (per $r = 0$) quando $t \rightarrow +\infty$.

ESERCIZIO 1: Verificare se i dati sulla popolazione mondiale tra il 1850 e il 1950 verificano un andamento malthusiano e determinare il valore di r .

Anno	Pop.(in milioni)
1850	1262
1900	1650
1920	1860
1930	2069
1940	2295
1950	2515

Vedere poi se, estrapolando la legge si predice la popolazione nel 1980 (4368).

ESERCIZIO 2: Dividere l'intervallo $(0, t)$ in n intervalli uguali (di ampiezza t/n). Sia $N(0) = N_0$

Scriviamo le ipotesi di linearità (che sono alla base del modello) in questo modo:

$$N_1 \equiv N(t/n) = N_0 (1+rt/n)$$

$$N_2 \equiv N(2t/n) = N_0 (1+rt/n)^2$$

.....

$$N_n \equiv N(t) = N_0 (1+rt/n)^n$$

Fare tendere l'ampiezza del passo a zero.

2) Verhulst (1838)

Se supponiamo che il potenziale biologico r (fertilità-mortalità) non sia costante ma diminuisca al crescere di N (principio "logistico") potremo scrivere, supponendo la più semplice dipendenza (cioè dip. lineare):

$$\dot{N} = r(1-N/K)N \quad N(0) = N_0 \quad (1.4)$$

La cui soluzione è:

$$N(t) = \frac{K N_0}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}} \quad (1.5)$$

Quindi $N \rightarrow K \forall N_0 \neq 0$.

ESERCIZIO3: Verificare che:

$$N_0 > K \Rightarrow \dot{N} < 0$$

$$N_0 = K \Rightarrow \dot{N} = 0$$

$$N_0 \in (0, K) \Rightarrow \dot{N} > 0$$

$$N_0 = 0 \Rightarrow N(t) \equiv 0$$

Inoltre

$$N(t) < K/2 \Rightarrow \ddot{N} > 0$$

$$N(t) > K/2 \Rightarrow \ddot{N} < 0$$

ESERCIZIO4: Dato K tracciare il grafico della soluzione di (1.4) per diversi valori di N_0 .

→ perchè i grafici di due diverse di queste soluzioni non si possono incontrare?

→ il teorema di Cauchy per l'unicità della soluzione di un problema del tipo $\dot{x} = F(x)$ $x(0) = x_0$ richiede la lipschitzianità di F in x_0 . Verificare che non c'è unicità se, ad esempio, $F(x) = (x - x_0)^\gamma$ con $\gamma < 1$.

INTERPRETAZIONE DEL SIGNIFICATO DEL MODELLO DI VERHULST:

a) K è la "capacità" della nicchia ecologica: se $N > K$ ci sono più morti che nascite e viceversa.

b) Competizione intraspecifica; dalla dinamica malthusiana rN si sottrae rN^2/K che è proporzionale alla probabilità di incontri tra due individui, quindi dà l'idea di quanto è "affollata" la nicchia.

c) Scrivendo un modello di popolazione come $\dot{N} = F(N)$ ed escludendo la generazione spontanea (assumendo quindi che $F(0)=0$) si scrive $F(N)$ come serie di potenze $a_1 N + a_2 N^2 + a_3 N^3 + \dots$

Malthus corrisponde a considerare il primo termine, Verhulst arriva al secondo.

quantità adimensionali.

NORMALIZZAZIONE

Riprendiamo in esame la (1.4) e cerchiamo di esprimerla in funzione di ~~quantità dimensionale~~. Si pone

$t = \hat{t} \tau \qquad N = \hat{N} x$

dove \hat{t} ed \hat{N} sono due costanti che sceglieremo in modo opportuno.

Riscriviamo la (1.4)

$$\frac{\hat{N}}{\hat{t}} \frac{dx}{d\tau} = r \left(1 - \frac{\hat{N}x}{K}\right) \hat{N}x \qquad \hat{N}x(0) = N_0$$

Scegliendo $\hat{t} = 1/r$ $\hat{N} = K$ avremo

$$\frac{dx}{d\tau} = x(1-x) \qquad x(0) = x_0 \equiv N_0/K \qquad (1.6)$$

La (1.6) mostra che, pur di prendere come scala dei tempi $1/\epsilon$ (cioè $\tau = 0.75$ corrisponde a $\frac{3}{4}$ del "tempo caratteristico" $1/\epsilon$, $\tau=3$ al triplo e così via) e K come scala della dimensione della popolazione ($x=2$ significa popolazione doppia della capacità dell'ambiente, $x = 0.25$ popolazione pari a $\frac{1}{4}$ della capacità e così via..) i grafici delle soluzioni sono uguali per tutte le popolazioni.

3) Allée (1931)

Tiene conto del fatto che il potenziale biologico di una popolazione molto "rarefatta" può trarre vantaggio dall'incremento del numero degli individui.

Per ottenere questo si scrive la $F(N)$ come un polinomio di 3° grado:

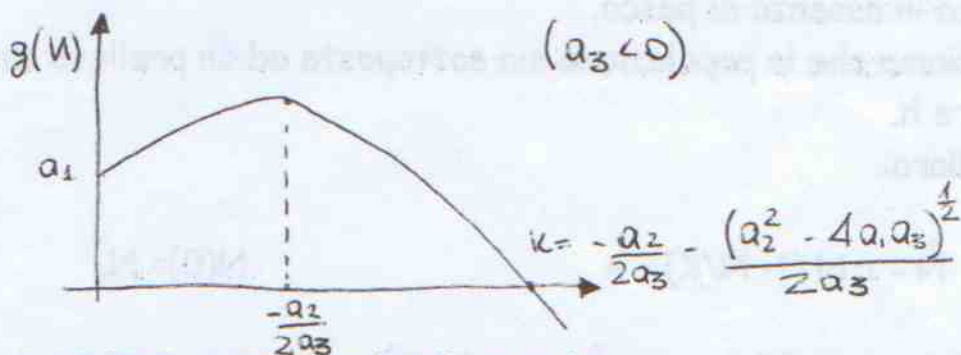
$$\dot{N} = a_1 N + a_2 N^2 + a_3 N^3 \quad (1.7)$$

e si suppone $a_1 > 0$, $a_2 > 0$, $a_3 < 0$.

Scrivendo la (1.7) come

$$\dot{N} = N (a_1 + a_2 N + a_3 N^2) \equiv N g(N) \quad (1.7')$$

avremo $g(N)$ con questa forma:



$\tilde{N} = -a_2/2a_3$ corrisponde alla popolazione con il massimo potenziale biologico.

4) LEGGE DI GOMPERTZ:

Osservando la dinamica di una popolazione di oltre $1,2 \cdot 10^6$ mosche con una assegnata quantità di cibo, Gompertz (1825) studiò l'evoluzione nel tempo della mortalità e postulò che il potenziale biologico decadeva esponenzialmente con il tempo.

$$\dot{N} = \lambda e^{-\alpha t} N \quad N(0) = N_0 \quad (1.8)$$

Nel caso $h \in (0, r K/4)$, se $N(0) > N_1$ la popolazione tenderà asintoticamente a N_2 (con $\dot{N} > 0$ se $N(0) \in (N_1, N_2)$ e con $\dot{N} < 0$ se $N(0) > N_2$).

Nel caso $h > r K/4$ la popolazione si estingue in tempo finito.

- **ESERCIZIO 6:** Perché quest'ultimo fatto non contraddice il teorema di Cauchy?
- **ESERCIZIO 7:** Che cosa succede se $h = r K/4$?
- ESERCIZIO 8:** Risolvere la (1.9) e tracciare i grafici delle soluzioni.

Supponiamo ora che il prelievo non sia costante ma che sia proporzionale (come è ragionevole), a parità di sforzo, alla abbondanza di pesce $N(t)$.

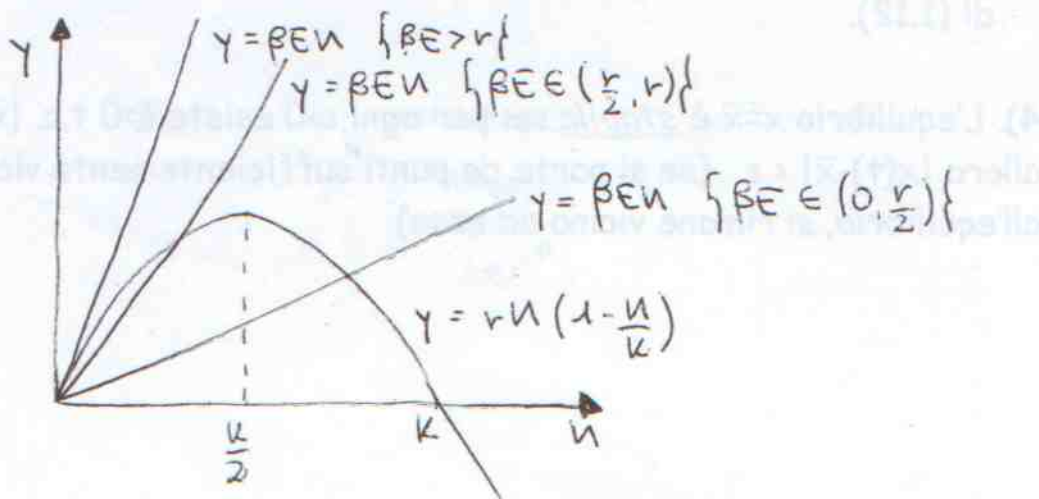
Scriveremo il fattore di proporzionalità nella forma βE dove E rappresenta lo sforzo (tempo, risorse, numero di pescherecci o lunghezza della rete..) e β è il fattore di efficienza di tale impiego. Allora scriviamo che il prelievo (pesce pescato per unità di tempo) è $h = \beta E N$ e l'operazione (1.3) diviene

$$\dot{N} = r N (1 - N/K) - \beta E N \quad N(0) = N_0 \quad (1.10)$$

[in questo caso non abbiamo bisogno di introdurre il fattore moltiplicativo $S(N)$: infatti se $N_0 \geq 0 \Rightarrow N(t) \geq 0 \forall t$ (perché?)].

Nel grafico che segue riportiamo la parabola $y = r N (1 - N/K)$ e la retta $y = \beta E N$

Nei tre casi: $\beta E \in (0, r/2)$ $\beta E \in (r/2, r)$ $\beta E > r$



Si vede facilmente che \dot{N} si annulla sempre se $N=0$ e che si annulla inoltre nel punto $N_c = K(1-\beta E/r)$ se $\beta E < r$; altrimenti \dot{N} si annulla soltanto per $N=0$.

Alcuni richiami...

Sia data l'equazione differenziale autonoma (*)

$$\dot{x} = f(x) \quad (1.11)$$

e supponiamo che $f(x)$ sia lipschitziana per ogni x .

1) $\forall x_0 \in \mathbb{R}$ il problema di Cauchy

$$\dot{x} = f(x) \quad x(t_0) = x_0 \quad (1.12)$$

ha una e una sola soluzione "locale" per ogni t_0 e x_0 .

"Locale" significa che la soluzione esiste unica in un intorno di t_0 .

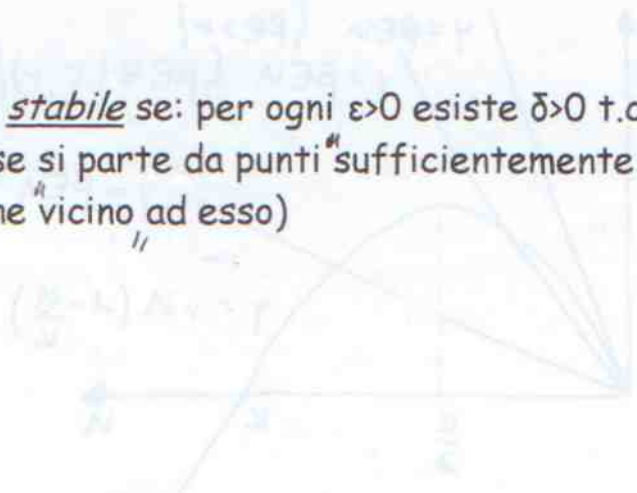
(*) Il caso non autonomo è quello in cui f dipende esplicitamente dal tempo.

2) Una soluzione di (1.11) che sia limitata in ogni intervallo $[a,b]$ esiste "globalmente" ossia per ogni t . Infatti la soluzione si può prolungare a partire dagli estremi.

ESERCIZIO: Fare un esempio di equazione $\dot{x}=f(x)$ che non ha esistenza globale pur mantenendo l'ipotesi di lipschitzianità.

3) Ogni costante \bar{x} tale che $f(\bar{x})=0$ si dice punto di equilibrio per l'equazione. Infatti, preso $x_0=\bar{x}$ la funzione $x(t)=\bar{x}$ è soluzione (unica) di (1.12).

4) L'equilibrio $x=\bar{x}$ è stabile se: per ogni $\varepsilon>0$ esiste $\delta>0$ t.c. $|x_0-\bar{x}| < \delta$ allora $|x(t)-\bar{x}| < \varepsilon$ (se si parte da punti "sufficientemente vicini" all'equilibrio, si rimane "vicino" ad esso)



5) Se l'equilibrio \bar{x} è stabile, le soluzioni di (1.12) che escono da un intorno di \bar{x} esistono globalmente (vedi punto (2)). Se vale poi

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \bar{x} \quad \text{per ogni } x_0 \text{ t.c. } |x - \bar{x}| < \delta$$

l'equilibrio si dice asintoticamente stabile.

6) Se \bar{x} è uno zero isolato di $f(x)$ (cioè esiste un intorno di \bar{x} dove $f(x) \neq 0 \forall x \neq \bar{x}$), \bar{x} è stabile sse $f(x)(x - \bar{x}) < 0$ in un intorno di \bar{x} . Inoltre la stabilità è asintotica.

(Dimostrare per esercizio... moltiplicare i due membri di (1.11) per $(x - \bar{x})$...)

7) Le soluzioni di (1.12) dipendono monotonamente dal dato iniziale x_0 , cioè se $\hat{x}_0 > \tilde{x}_0$ e se $\hat{x}(t), \tilde{x}(t)$ sono le soluzioni di (1.12) corrispondenti rispettivamente ai valori iniziali \hat{x}_0 e \tilde{x}_0 , allora è $\hat{x}(t) > \tilde{x}(t)$ nel comune intervallo di esistenza.

Infatti se così non fosse, dovrebbe esistere un primo istante \tilde{t} (interno all'intervallo di esistenza di ciascuna delle due soluzioni) tale che $\hat{x}(\tilde{t}) = \tilde{x}(\tilde{t})$.

Ma questo contraddice l'unicità.

Torniamo alla (1.10), ovviamente limitandoci agli $N \geq 0$.

- Ha un solo punto di equilibrio $N=0$ se $\beta E > r$. Questo è asintoticamente stabile (la popolazione di pesci tende all'estinzione).
- Ha due punti di equilibrio: $N=0$ (instabile) ed $N = N_c \equiv k(1 - \beta E/r)$ se $\beta E < r$; N_c è un punto di equilibrio stabile.

Escludiamo il primo caso e domandiamoci:

Qual è lo sforzo E che massimizza il guadagno del pescatore?

Dato che intendiamo parlare di guadagno stabile, ci riferiremo al valore di equilibrio N_c .



A prima vista, la risposta a questa domanda si ottiene cercando il massimo rispetto ad E della quantità $\beta E N_c$, dobbiamo cioè calcolare il massimo della funzione

$$y(E) = \beta E K (1 - \beta E/r) \quad \text{con } \beta E < r.$$

Facendo $d/dE y = 0$ si ha che E raggiunge il massimo per $E = \bar{E} = r/2\beta$ e quindi

$$y_{\max} = y(r/2\beta) = \frac{1}{4} Kr$$

Una risposta più oculata la diamo se massimizziamo la funzione $G(E)$ che dà la quantità di pesce pescato moltiplicato il prezzo unitario sul mercato p meno il costo dello sforzo E che possiamo assumere proporzionale ad E . Dobbiamo cioè massimizzare la funzione:

$$G(E) = p y(E) - aE$$

Per semplicità massimizziamo

$$g(E) = G(E)/p = y(E) - cE \quad \text{dove } c \equiv a/p$$

si trova $g_{\max} = g(\bar{E})$ con $\bar{E} = r/2\beta (1 - c/\beta K)$ se $c < \beta K$.

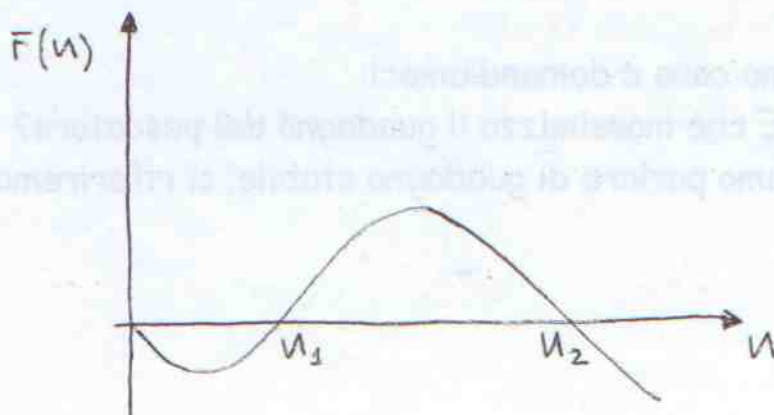
Se invece $c > \beta K$ la pesca non è economicamente conveniente.

6) Modelli con soglia

Sempre nell'ambito dei modelli di popolazioni retti da equazioni differenziali del tipo:

$$\dot{N} = F(N)$$

Supponiamo che $F(N)$ abbia un andamento del tipo illustrato nella figura seguente:



[ad esempio $F(N) = -r N (1 - N/N_1) (1 - N/N_2)$]

Modelli di questo tipo accentuano l'effetto Allée fino a prevedere che una popolazione troppo esigua ha crescita negativa. Sono stati proposti per popolazioni animali che possono meglio difendersi da aggressori esterni se sono sufficientemente numerose in una determinata nicchia ecologica.

In questo caso abbiamo 3 valori di equilibrio:

$N=0$ e $N=N_2$ sono stabili (asintoticamente) mentre N_1 è instabile.

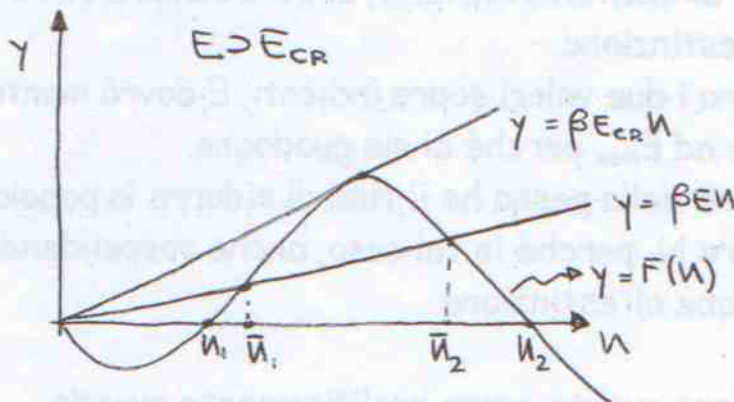
Se adesso consideriamo

$$\dot{N} = F(N) - \beta E N \quad N(0) = N_0 \quad (1.13)$$

(pesca con sforzo E ed efficienza β), i punti di equilibrio saranno le intersezioni del grafico $F(N)$ con la retta $y = \beta E N$.

Si vede allora che

- Per E sufficientemente grande l'unico punto di equilibrio è $N=0$ (estinzione della specie)

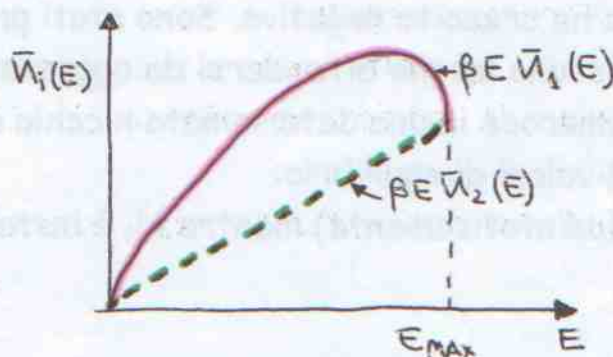


- Per $E < E_{cr}$ si hanno tre punti di equilibrio: 0 , $\bar{N}_1(E)$ ed $\bar{N}_2(E)$; il secondo è instabile.

Perciò, per un dato E , se:

- $N_0 \in (0, \bar{N}_1)$ si ha estinzione;
- $N_0 \in (\bar{N}_1, \bar{N}_2)$ si ha crescita fino al valore asintotico \bar{N}_2 ;
- $N_0 > \bar{N}_2$ si ha decrescita fino al valore asintotico \bar{N}_2 .

Al variare di E abbiamo il seguente andamento di $\beta E \bar{N}_1(E)$ (tratto verde-tratteggiato) e $\beta E \bar{N}_2(E)$ (tratto rosa-linea continua). [si tratta di un andamento qualitativo].



Ancora una volta denotiamo con c la costante con lo stesso significato del paragrafo precedente ($c=a/p$ rapporto tra il costo dello sforzo unitario di pesca e il prezzo unitario del pescato).

Avremo che se c è troppo alto la retta $y=cE$ interseca la curva sopra disegnata solo in $E=0$ (pesca non economicamente conveniente).

Se c è inferiore ad un valore minimo la pesca è sempre economicamente conveniente e, pur di mantenere $E < E_{max}$, si avrà sempre uno stato stazionario senza estinzione.

Se c è compreso tra i due valori sopra indicati, E dovrà mantenersi sotto un valore inferiore ad E_{max} perché ci sia guadagno.

La regolamentazione della pesca ha il fine di ridurre la popolazione del pesce sotto il valore N_1 perché in tal caso, anche sospendendo la pesca, la popolazione andrebbe all'estinzione.

ESERCIZIO: Vedere quanto sopra analiticamente quando

$$F(N) = -rN (1-N/N_1)(1-N/N_2)...$$

(normalizzare per semplificare i conti)

Quelle che seguono sono alcune pagine del libro
"Mathematical Modeling for the life Sciences",
di Jacques ISTAS (Springer 2005).

The spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)) is an insect that damages forests in North America. The spruce budworm lives on and feeds on needles of coniferous trees. Excessive consumption can damage and kill the host. The budworms themselves are preyed primarily by birds, which eat many other insects as well. Our aim is not to make precise qualitative predictions but to see how models can be used to understand the outbreak of the spruce budworm and to evaluate management decisions in the natural resource realm.

The simplest model ([58]) is a single species model, measuring only the spruce budworm population $N(t)$. The idea is the following. If there were not any birds, the spruce budworm population could be described by a logistic model:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right), \quad (2.10)$$

We add a predation term to take the birds into account. How to model the predation by birds? For large values of $N(t)$, the predation is close to its saturation value. For small population values, as the birds eat other insects, the predation term $p(N)$ rapidly drops to zero. A good candidate for $p(N)$ is a sigmoidal function, i.e.:

$$p(N) = \frac{BN^2}{A^2 + N^2}.$$

The actual differential equation is:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - \frac{BN(t)^2}{A^2 + N(t)^2}, \quad (2.11)$$

In order to analyse the model, we express it in non dimensional terms. There are at least two reasons for doing so. Firstly, for the sake of simplicity, we want to reduce the number of relevant parameters. Secondly, as pointed

out above, we need to give a precise meaning to "N small". We propose the following change of parameters. Of course, it is not the unique possibility

$$u = \frac{N}{A}, \quad \kappa = \frac{K}{A}, \quad \rho = \frac{\tau A}{B}, \quad \tau = \frac{Bt}{A}.$$

A is a parameter greater than 1, and now "u small" means $u \ll 1$. The equation has only two parameters, ρ and κ :

$$\frac{du}{dt} = \rho u \left(1 - \frac{u}{\kappa}\right) - \frac{u^2}{1+u^2}.$$

$u = 0$ is always a unstable steady state. The other steady states satisfy:

$$f(u; \rho, \kappa) = 0, \quad (2)$$

where

$$f(u; \rho, \kappa) = \rho \left(1 - \frac{u}{\kappa}\right) - \frac{u}{1+u^2}.$$

A graphical resolution (cf. figure 2.2) clearly indicates that this equation has either one solution u_1 , or three, denoted by u_1 , u_2 and u_3 . We can easily check that u_1 and u_3 , when they exist, are stable steady states, and that u_2 , when it exists, is an unstable steady state. For given parameters ρ and κ , the function u converges, as $\tau \rightarrow +\infty$, to:

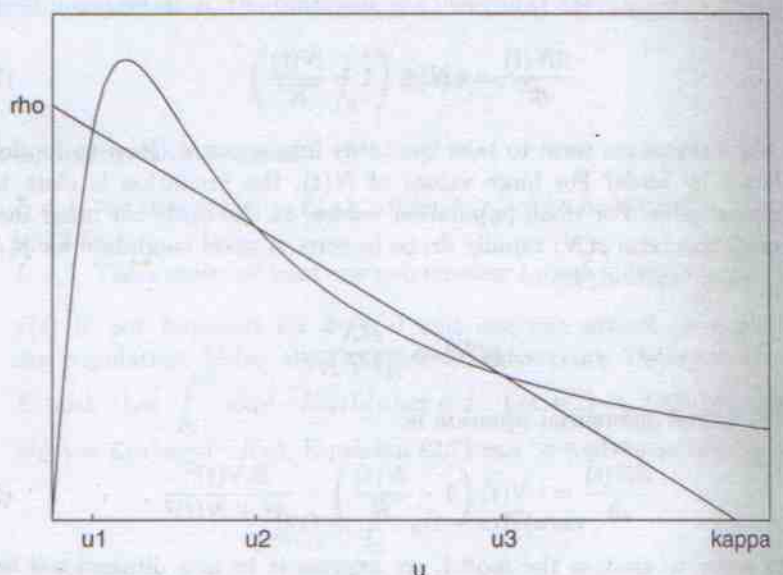


Fig. 2.2. Graphical resolution of equation $f(u; \rho, \kappa) = 0$.

- u_1 if there exists one solution to equation (2.12);
- or
 - u_1 if $u(0) \in (0, u_2)$;
 - u_3 if $u(0) \in (u_2, +\infty)$.

- **Outbreak.**

Let the parameter κ be fixed and let's see what happens when ρ varies. Let us give a couple (ρ, κ) such that equation $f(u; \rho, \kappa) = 0$ has three solutions. We start from an initial condition $u(0)$ small. The population converges to the smallest stable steady state u_1 . Let us slightly increase the parameter ρ : this corresponds for instance to a decay of the birds predation. Assume that the equation $f(u; \rho, \kappa) = 0$ still has three solutions. The population converges to a new steady state, that we still denote by u_1 since it is qualitatively close to the previous state. Changing ρ has not had any qualitative influence. Let us increase parameter ρ again. As long as equation $f(u; \rho, \kappa) = 0$ has three solutions, the size of spruce budworm population increases only weakly. There is a point when a small change of parameter ρ leads us to the case in which equation $f(u; \rho, \kappa) = 0$ has only one solution. This solution is now qualitatively close to the previous steady state u_3 : an outbreak of the models occurs.

- **Hysteresis, or "better be safe than sorry".**

Now we start from the outbreak steady state u_3 . How can we manage to come back to the refuge steady state u_1 ? Let us look at the graphical resolution again. A first idea is to reduce parameter ρ until equation $f(u; \rho, \kappa) = 0$ has three solutions again. Unfortunately, we can check that the population size converges to the greatest stable steady state u_3 and not to u_1 . The spruce budworm has not been eradicated. Our system is not reversible: this model exhibits a hysteresis effect. To eradicate the spruce budworm, we have to reduce parameter ρ until equation $f(u; \rho, \kappa) = 0$ has one solution. The limiting value ρ can be read on figure 2.2. Of course this non-reversibility has a cost in terms of environmental management, from both economical and ecological viewpoints.

2.3.1 Specialist and generalist predators

In our study of the spruce budworm dynamics, we introduced the predation term $p(N) = \frac{BN(t)^2}{A^2 + N(t)^2}$. Various predation terms may be considered. Usually, predators are classified into two groups.

- A generalist predator eats several kinds of preys. When a prey species vanishes, the predator changes its strategy and prefers to eat another prey species rather than to spend time and energy to hunt a rare prey. A way of modeling a generalist predator is to choose a predation term $p(N)$ such that $p'(0) = 0$.

Esempi: gli esperimenti di Gause (1935) sulle colture di protozoi *Paramecium Aurelia* e *Glaucoma scintillans*. La loro evoluzione segue una logistica.

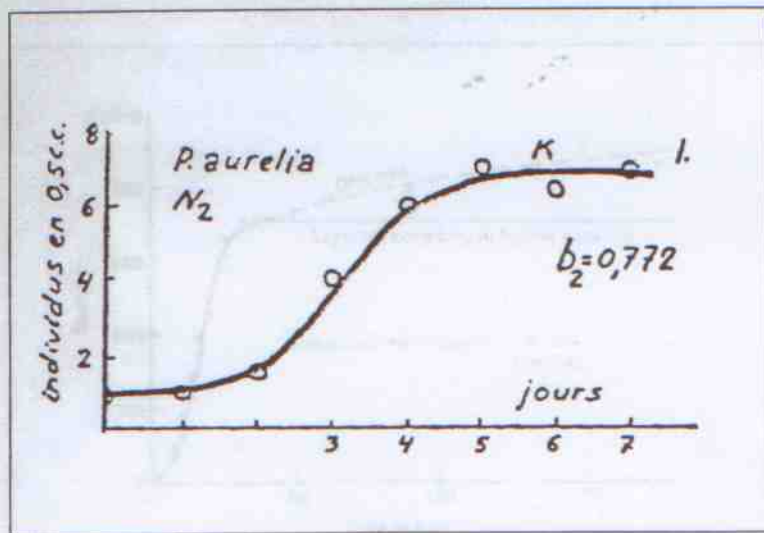


Figura 2

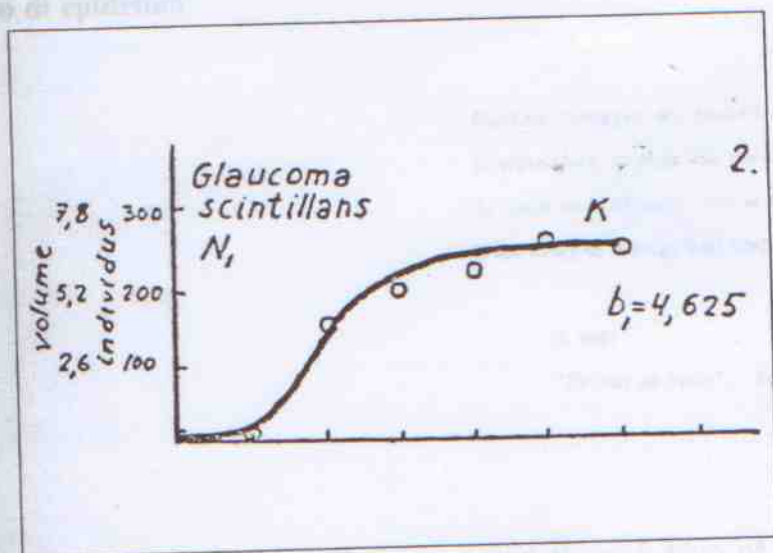


Figura 3

Osservazione Abbiamo sempre trattato $N(t)$ come una funzione a valori reali; in effetti $\forall t$ N dovrebbe essere un numero intero (o magari razionale se rappresento il (numero di individui)/(numero presente inizialmente)).
Quando è ragionevolmente lecito fare questo? Perché ci fa comodo farlo?