

# Modelli - Parte 2

**Michele Cirafici**

*Dipartimento di Matematica e Geoscienze & INFN & IGAP,  
Trieste, Italy*

Email: `mcirafici@units.it`

*Dispense per uso interno*

## Indice

<b>1</b>	<b>Modelli di dinamica delle popolazioni</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Sistemi planari hamiltoniani</b>	<b>6</b>
<b>3</b>	<b>Modelli Preda-predatore</b>	<b>7</b>
<b>4</b>	<b>Coabitazione tra le specie</b>	<b>10</b>
4.1	Competizione . . . . .	10
4.2	Simbiosi . . . . .	12
<b>5</b>	<b>Alcune considerazioni più formali</b>	<b>13</b>
<b>6</b>	<b>Analisi qualitativa dei sistemi planari</b>	<b>15</b>
<b>7</b>	<b>Ecologia spaziale</b>	<b>17</b>
7.1	Travelling waves. . . . .	19
<b>8</b>	<b>Epidemie</b>	<b>22</b>
<b>1</b>	<b>Modelli di dinamica delle popolazioni</b>	

Cominciamo a considerare il modello di Malthus, proposto nel 1798 per descrivere la crescita di una popolazione. Facciamo le seguenti assunzioni

1. La popolazione è omogenea e tutti gli individui sono uguali. L'unica variabile che descrive lo stato della popolazione è il numero di individui in funzione del tempo:  $N = N(t)$ . In particolare  $N(t)$  non è funzione della distribuzione spaziale della popolazione (questa ipotesi porta a modelli governati da equazioni differenziali ordinarie e non alle derivate parziali).
2. La popolazione è formata da un numero molto grande di individui: possiamo approssimare  $N(t)$  con una funzione continua.
3. La popolazione è isolata: non ci sono migrazioni e l'unico modo in cui la popolazione può cambiare è attraverso la nascita e la morte di individui.
4. Le risorse a disposizione della popolazione non vengono influenzate da condizioni esterne né dalla popolazione stessa. In particolare la fertilità  $\beta \geq 0$  e la mortalità  $\mu \geq 0$  sono indipendenti dal tempo. Durante un lasso di tempo  $\Delta t$  ogni individuo dà nascita in media a  $\beta \Delta t$  individui, e ogni individuo ha una probabilità  $\mu \Delta t$  di morire.

Quindi, se al tempo  $t$  la popolazione consta di  $N(t)$  individui, passato un tempo  $\Delta t$  avremo un numero di individui

$$N(t + \Delta t) = N(t) + \beta \Delta t N(t) - \mu \Delta t N(t). \quad (1.1)$$

Equivalentemente

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = \beta N(t) - \mu N(t), \quad (1.2)$$

che nel limite  $\Delta t \rightarrow 0$  determina l'equazione differenziale ordinaria

$$N'(t) = (\beta - \mu) N(t) = r N(t). \quad (1.3)$$

Questa equazione è il *modello di Malthus* e il parametro  $r = \beta - \mu$  misura il tasso di crescita della popolazione. Con condizione iniziale  $N(0) = N_0$ , il modello si integra facilmente a dare

$$N(t) = N_0 e^{rt}. \quad (1.4)$$

A seconda del segno di  $r = \beta - \mu$ , la popolazione cresce o si estingue con ritmo esponenziale, o rimane costante se  $r = 0$ .

Proviamo a rilassare alcune delle ipotesi. Ad esempio assumiamo un flusso migratorio costante

$$N'(t) = r N(t) + m, \quad (1.5)$$

dove  $m$  è il numero di individui che entra la popolazione nell'unità di tempo. Allora

$$N(t) = \left( N_0 + \frac{m}{r} \right) e^{rt} - \frac{m}{r}, \quad (1.6)$$

e in particolare se  $r < 0$  l'immigrazione è l'unico fattore a sostenere la popolazione per  $t \rightarrow +\infty$ .

Un'altra possibilità è quella che il parametro  $r$  non sia una costante ma dipenda da fattori esterni (ma non dalla popolazione stessa). Questo può essere descritto da una funzione  $r = r(t)$ . Allora l'equazione

$$N'(t) = r(t) N(t). \quad (1.7)$$

ha soluzione

$$N(t) = e^{\int_0^t r(\xi) d\xi} N_0. \quad (1.8)$$

Supponiamo ad esempio che  $r(t) = r(t + T)$ , una funzione periodica di periodo  $T$ . Un ipotesi di questo tipo può modellizzare variazioni stagionali o cicli climatici. Se  $r(t)$  è una funzione periodica, allora anche

$$\rho(t) = \int_0^t r(\xi) d\xi - t \frac{1}{T} \int_0^T r(\xi) d\xi \quad (1.9)$$

è una funzione periodica, di periodo  $T$ . Se denotiamo con

$$\bar{r} = \frac{1}{T} \int_0^T r(\xi) d\xi \quad (1.10)$$

il valor medio su un periodo, allora

$$N(t) = e^{\int_0^t r(\xi) d\xi} N_0 = N_0 e^{t\bar{r}} e^{\rho(t)} \equiv e^{t\bar{r}} N_\rho(t), \quad (1.11)$$

cioè una crescita esponenziale  $e^{t\bar{r}}$  modulata da oscillazioni periodiche  $N_\rho(t)$ .

Se invece vogliamo considerare gli effetti che la popolazione ha sul suo stesso habitat, possiamo considerare il parametro di Malthus  $r$  come una funzione del numero di individui nella popolazione

$r = r(N)$ , ottenendo quindi l'equazione

$$N'(t) = r(N(t)) N(t) \equiv F(N(t)) . \quad (1.12)$$

Un esempio tipico di funzione  $r$  è quello utilizzato per descrivere l'*effetto logistico*. A parole questo si può descrivere dicendo che siccome le risorse sono limitate, all'aumentare della popolazione l'habitat ha difficoltà a supportare la popolazione e quindi vediamo una diminuzione nella fertilità e un'aumento nella mortalità. Questi effetti sono la conseguenza della competizione *intra-specifica*. Matematicamente:

$$r'(N) < 0, \quad \lim_{N \rightarrow +\infty} r(N) < 0. \quad (1.13)$$

Il modo più semplice per trattare questo fenomeno è assumere che la fertilità diminuisca e la mortalità aumenti in modo lineare con il numero di individui:

$$\left. \begin{array}{l} \beta(N) = \beta - \tilde{\beta} N \\ \mu(N) = \mu + \tilde{\mu} N \end{array} \right\} \implies r(N) = \beta(N) - \mu(N) = r - \alpha N, \quad (1.14)$$

with  $\tilde{\beta}, \tilde{\mu}$  e quindi  $\alpha$  costanti non negative. Allora abbiamo l'equazione di Verhulst (1838)

$$N'(t) = r \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right) N(t), \quad (1.15)$$

con condizione iniziale  $N(0) = N_0$ . Il parametro  $K = r/\alpha$  è detto capacità portante.

Per risolvere esplicitamente questo modello, riscriviamolo come

$$u'(t) = (a - bu(t)) u(t), \quad (1.16)$$

dove in particolare ci interessano solamente soluzioni con  $u(t) \geq 0$ . Il sistema si trova all'equilibrio quando  $u'(t) = 0$ , cioè non abbiamo più evoluzione nella popolazione. La condizione di equilibrio è allora che  $(a - bu(t)) u(t) = 0$ . Questo si verifica per  $u(t) = 0$  e  $u(t) = \frac{a}{b}$ .

Per le proprietà di unicità della soluzione, tutte le altre soluzioni non possono intersecare le due soluzioni di equilibrio in un tempo finito (altrimenti al punto di intersezione ci sarebbero due soluzioni). Cioè le due rette  $u = 0$  e  $u = \frac{a}{b}$  dividono tutte le possibili traiettorie in due regioni del piano: sopra  $u = \frac{a}{b}$ , e tra  $u = \frac{a}{b}$  e  $u = 0$ .

Per risolvere per queste traiettorie possiamo riscrivere l'equazione come

$$\frac{du}{u(a - bu)} = dt, \quad (1.17)$$

dove il denominatore non si annulla. L'equazione è a variabili separabili. Per risolverla scriviamo

$$\frac{1}{u(a - bu)} = \frac{1}{a} \frac{1}{u} + \frac{b}{a} \frac{1}{a - bu}, \quad (1.18)$$

e quindi integriamo

$$\int \frac{1}{a} \frac{du}{u} + \int \frac{b}{a} \frac{du}{a - bu} = \frac{1}{a} \log \left| \frac{u}{a - bu} \right| = t + c. \quad (1.19)$$

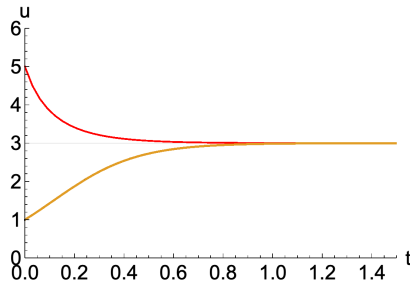


Figura 1: Evoluzione logistica.

Se siamo nel caso  $0 < u < \frac{a}{b}$ , abbiamo ( $k = e^{ac}$ )

$$\frac{u(t)}{a - bu(t)} = k e^{at} \longrightarrow u(t) = \frac{a k e^{at}}{1 + b k e^{at}}. \quad (1.20)$$

In maniera analoga se  $u > \frac{a}{b}$  troviamo

$$u(t) = -\frac{a k e^{at}}{1 - b k e^{at}}. \quad (1.21)$$

In particolare notiamo che per entrambe le soluzioni

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} u(t) = \frac{a}{b}. \quad (1.22)$$

L'andamento delle soluzioni è illustrato in figura 1. Adesso ritorniamo nelle variabili originarie:  $a = r$  e  $b = \frac{r}{K}$ . Imponiamo la condizione iniziale  $N(0) = N_0 \neq K$  (ricordiamo che per  $N(t) = K$  abbiamo la soluzione di equilibrio). In questo caso il problema di Cauchy ha la soluzione esplicita

$$N(t) = K \frac{N_0}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}}, \quad (1.23)$$

da cui vediamo che nel limite  $t \rightarrow +\infty$ ,  $N(t) \rightarrow K$ . Questo modello ha un andamento interessante al variare di  $N_0$  e  $K$ .

Modelli di questo tipo hanno tutti la forma di equazioni differenziali ordinarie del tipo

$$u'(t) = u(t) f(u(t)), \quad (1.24)$$

dove la funzione  $f$  è scelta in modo da riprodurre gli effetti osservati nella popolazione.

Ad esempio proviamo ad introdurre l'effetto di un *predatore*. Per semplicità assumiamo che i nostri predatori abbiano a disposizione diversi tipi di prede e che quindi la popolazione di predatori non subisca variazioni (*generalist predator*); vedremo nella prossima Sezione esempio di sistemi preda-predatore in cui la popolazione di predatori dipende dal loro successo nel cibarsi delle prede (*specialist predator*).

Nel caso più semplice assumiamo che la predazione sia determinata semplicemente dall'incontro

con le prede. Se ci sono  $P$  (costante) predatori, il numero di possibili incontri tra prede e predatori al tempo  $t$  è  $PN(t)$ . Supponiamo che solo una frazione  $a$  di questi incontri sia efficace (per il predatore). Allora il modello di Verhulst diventa

$$N'(t) = r \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right) N(t) - aPN(t), \quad (1.25)$$

che riscalandolo le variabili come

$$t \longrightarrow rt = \tilde{t}, \quad u = \frac{N}{K}, \quad (1.26)$$

(e chiamando di nuovo  $t$  la nuova variabile  $\tilde{t} = tr$ , per semplicità notazionale) assume la forma

$$u'(t) = (1 - u(t)) u(t) - \varrho u(t), \quad (1.27)$$

con  $\varrho = aP/r$ . In questa equazione  $\varrho$  ha il ruolo di parametro di biforcazione, cioè siamo interessati a studiare l'evoluzione della funzione  $u(t)$  al variare di  $\varrho$  (ad esempio, per quali valori di  $\rho$  la popolazione di prede si estingue? Per quali sopravvive?). Il modello può essere raffinato assumendo che il numero di individui uccisi dai predatori sia una funzione  $f(N)P$ , il che porta ai modelli di Holling.

Un ulteriore raffinamento in questi modelli è quello di considerare esplicitamente il ritardo tra il concepimento e l'effettiva nascita di un individuo. In questo caso il modello di Malthus diventa

$$N'(t) = (\nu\phi e^{-\mu\tau}) N(t - \tau) - \mu N(t). \quad (1.28)$$

In quest'equazione  $\tau$  è la lunghezza del periodo di gestazione,  $\phi$  parametrizza il tasso di gravidanza,  $\nu$  il numero medio di neonati da un individuo gravido e  $e^{-\mu\tau}$  la probabilità di sopravvivenza durante il periodo di gestazione.

Adesso ci aspettiamo di descrivere il sistema con ritardo con equazioni differenziali del tipo

$$u'(t) = u(t) f(u(t), u(t - \tau)). \quad (1.29)$$

Un esempio è il modello di Hutchinson, che generalizza il modello di Verhulst,

$$N'(t) = r \left( 1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right) N(t). \quad (1.30)$$

Il modello è modificato tenendo conto che l'effetto logistico non è istantaneo ma che l'habitat ne risente dopo un tempo  $\tau$  e quindi la riduzione del tasso di crescita al tempo  $t$  dipende dallo stato della popolazione al tempo  $t - \tau$ . Come condizione iniziale dobbiamo assegnare una funzione  $N(t) = N_0(t)$  per  $t \in (-\tau, 0]$ , per specificare la storia passata del sistema.

Un modello più preciso tiene conto dell'impatto della presenza della popolazione lungo tutta la sua storia, attraverso un kernel integrale che pesa il ritardo opportunamente

$$N'(t) = r \left( 1 - \gamma N(t) - \eta \int_{-\infty}^t K(t-s) N(s) ds \right) N(t). \quad (1.31)$$

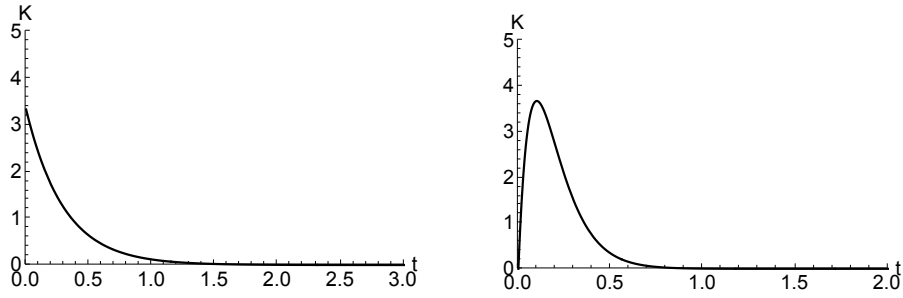


Figura 2: Andamento dei memory kernels (fading e peaking).

Esempi tipici di kernels sono  $K(x) = \frac{1}{\tau} e^{-\frac{t}{\tau}}$  (*fading memory*) oppure  $K(x) = \frac{t}{\tau^2} e^{-\frac{t}{\tau}}$  (*memory peaking*); alcuni esempi sono in figura 2. Anche in questo caso la storia del sistema deve essere specificata attraverso una condizione iniziale,  $N(t) = N_0(t)$  adesso per  $t \in (-\infty, 0]$ .

## 2 Sistemi planari hamiltoniani

Prima di procedere facciamo alcune considerazioni di carattere generale. Cominciamo con il

**Lemma 2.1.** *Consideriamo il sistema autonomo*

$$y'(t) = f(y(t)), \quad (2.2)$$

dove  $y = (y_1, \dots, y_n)$  e  $f = (f_1, \dots, f_n)$ . Allora se  $y(t)$  è una soluzione, anche  $y_h(t) = y(t+h)$  è una soluzione  $\forall h \in \mathbb{R}$ .

*Dimostrazione.* Infatti  $y_h(t) = f(y_h(t))$  è la stessa cosa che  $y(t+h) = f(y(t+h))$  che è verificata per una soluzione.  $\square$

Prendiamo un caso particolare di sistema autonomo, un sistema autonomo planare (cioè con due equazioni) hamiltoniano

$$\begin{cases} x' = H_y(x, y) \\ y' = -H_x(x, y) \end{cases}, \quad (2.3)$$

dove  $H(x, y)$  (differenziabile) è la funzione hamiltoniana. La particolarità dei sistemi hamiltoniani è che esiste una quantità, l'hamiltoniana appunto, che è conservata

$$\frac{d}{dt} H(x(t), y(t)) = H_x(x(t), y(t)) x' + H_y(x(t), y(t)) y' = 0, \quad (2.4)$$

dove abbiamo usato (2.3). Quindi  $H(x(t), y(t)) = c$  una costante, indipendente da  $t$ . Consideriamo adesso la curva<sup>1</sup>

$$\mathcal{H}_c = \{(x, y) \in \mathbb{R}^2 | H(x, y) = c\}. \quad (2.5)$$

<sup>1</sup>Ci sarebbero delle condizioni sulla funzione  $H$  che tralasciamo. In particolare se  $H_x$  e  $H_y$  non sono simultaneamente zero, la curva è regolare.

Fissato un dato iniziale  $(x_0, y_0) \in \mathcal{H}_c$ , allora questo corrisponde ad un'unica soluzione  $(x(t), y(t))$  che soddisfa  $H(x(t), y(t)) = c$ . Notiamo che possiamo sempre usare la proprietà del Lemma 2.1 per scegliere  $(x(0), y(0)) = (x_0, y_0)$ , cioè mettere il dato iniziale per  $t = 0$ .

In particolare consideriamo la soluzione  $(x_c(t), y_c(t))$  tale che  $H(x_c(t), y_c(t)) = c$ . Se esiste un  $T \in \mathbb{R}$  tale che  $(x_c(T), y_c(T)) = (x_c(0), y_c(0))$ , allora la soluzione è  $T$ -periodica. Questo segue dalle proprietà di unicità della soluzione.

Diamo, senza dimostrazione, il seguente risultato

**Teorema 1.** *Se l'insieme  $\mathcal{H}_c$  è una curva compatta (e non vuoto) che non contiene punti di equilibrio di (2.3), allora  $(x_c(t), y_c(t)) \in \mathcal{H}_c$  è una soluzione periodica.*

In particolare possiamo dimostrare che se  $\mathcal{H}_c$  è compatta e  $H_x$  e  $H_y$  non sono zero simultaneamente su  $\mathcal{H}_c$ , allora  $\mathcal{H}_c$  è diffeomorfo ad un cerchio  $S^1$ .

### 3 Modelli Preda-predatore

Adesso consideriamo modelli in cui due specie convivono nello stesso habitat e la prima specie  $u$  (preda) costituisce la principale risorsa di sostentamento della seconda specie  $v$  (predatore). Assumiamo che in assenza di predatori la specie  $u$  abbia una crescita Malthusiana, con tasso  $r > 0$ . D'altra parte senza prede, la specie  $v$  si estinguerebbe con un tasso  $-\mu < 0$ ; quindi la sopravvivenza dei predatori dipende dall'abbondanza di prede.

Scriviamo il modello di Lotka-Volterra come

$$\begin{cases} u'(t) = r u(t) - a u(t) v(t) = (r - a v(t)) u(t) \\ v'(t) = -\mu v(t) + \gamma a u(t) v(t) = (-\mu + \gamma a u(t)) v(t) \end{cases}, \quad (3.1)$$

dove il termine  $a u(t) v(t)$  conta il numero di prede uccise dai predatori nell'unità di tempo, mentre  $\gamma a u(t) v(t)$  è il numero di nuovi predatori nell'unità di tempo. Quest'ultimo termine merita un commento: il parametro  $\gamma$  ha il ruolo di misurare quanto è efficiente il meccanismo di convertire l'uccisione delle prede in nuovi predatori, e agisce come "premio" che incentiva la popolazione di predatori a uccidere più prede. Chiamiamo  $d = \gamma a$ . Il modello ha senso per  $u \geq 0$  e  $v \geq 0$ .

Cominciamo a guardare i punti di equilibrio del sistema, cioè mettiamo  $u' = v' = 0$  in (3). Troviamo due soluzioni: la soluzione banale  $u = v = 0$  e  $(u, v) = (\frac{\mu}{d}, \frac{r}{a})$ . In particolare se le condizioni iniziali sono  $(u_0, v_0) = (\frac{\mu}{d}, \frac{r}{a})$ , allora il sistema non si muove dalla soluzione di equilibrio.

Dal sistema (3) vediamo che la quantità

$$H(u, v) = d u(t) - \mu \log u(t) + a v(t) - r \log v(t), \quad (3.2)$$

si conserva. Infatti da un calcolo diretto

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} (d u(t) - \mu \log u(t) + a v(t) - r \log v(t)) &= u'(t) \left( d - \frac{\mu}{u(t)} \right) + v'(t) \left( a - \frac{r}{v(t)} \right) \\ &= (r - a v(t)) u(t) \left( d - \frac{\mu}{u(t)} \right) + (-\mu + d u(t)) v(t) \left( a - \frac{r}{v(t)} \right) = 0. \end{aligned} \quad (3.3)$$



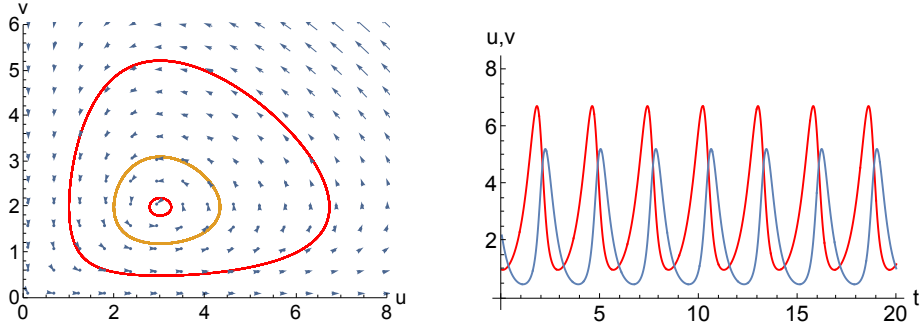


Figura 3: Sinistra: traiettorie e campo vettoriale nel modello di Lotka-Volterra. A destra: andamento periodico delle popolazioni di prede e predatori.

e quindi le soluzioni giacciono sulle curve definite da

$$H(u, v) = d u(t) - \mu \log u(t) + a v(t) - r \log v(t) = k, \quad (3.4)$$

per  $k \in \mathbb{R}$ . Poniamo  $\kappa = H\left(\frac{\mu}{d}, \frac{r}{a}\right)$ . Si può dimostrare che l'insieme  $\{H(u, v) = k\}$  per  $k > \kappa$  è non vuoto e consiste di una curva compatta che circonda il punto di equilibrio  $\left(\frac{\mu}{d}, \frac{r}{a}\right)$ . Alcune di queste curve sono illustrate in figura 3.

**Commento.** Possiamo riscrivere (3) in forma canonica introducendo le variabili  $p = \log u$  e  $q = \log v$ . Allora  $h = d e^q - \mu p + a e^p - r q$  e

$$\begin{cases} \frac{dq}{dt} = \frac{d}{dt} \log v = \frac{1}{v} \frac{dv}{dt} = (-\mu + d u) = \frac{\partial h}{\partial p} \\ \frac{dp}{dt} = \frac{d}{dt} \log u = \frac{1}{u} \frac{du}{dt} = r - a v = -\frac{\partial h}{\partial q} \end{cases}, \quad (3.5)$$

In particolare si tratta di curve chiuse: *le fluttuazioni nelle popolazioni delle singole specie sono periodiche*. Esempi di fluttuazioni sono illustrate in figura 3. Siccome le soluzioni sono periodiche possiamo calcolarne la media su un periodo  $T$ . In particolare, siccome  $u(T) = u(0)$ ,

$$\begin{aligned} 0 &= \log \frac{u(T)}{u(0)} = \int_0^T (r - av(\xi)) d\xi = r T - a T \bar{v}, \\ 0 &= \log \frac{v(T)}{v(0)} = \int_0^T (-\mu - du(\xi)) d\xi = -\mu T + \mu a T \bar{u}, \end{aligned} \quad (3.6)$$

da cui  $\bar{u} = \frac{\mu}{d}$  and  $\bar{v} = \frac{r}{a}$ . In particolare *i valori medi del numero di individui delle popolazioni sono costanti e non dipendono dalle condizioni iniziali*.

Per finire andiamo a vedere un'altra predizione del modello. Supponiamo che entrambe le specie siano soggette al fenomeno di *harvesting*, in cui una terza specie rimuove indiscriminatamente prede e predatori dall'ecosistema (ad esempio l'effetto dell'attività umana della pesca, o disinfezione, o caccia). La motivazione originaria di Volterra nel scrivere questo modello era quella di studiare la popolazione di pesci nell'Adriatico alla fine della prima guerra mondiale. Un incremento dell'attività

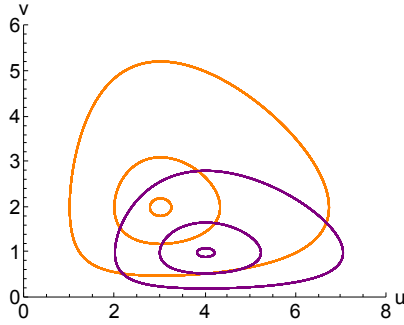


Figura 4: Effetto dell'harvesting sul modello di Lotka-Volterra

di pesca aveva causato un aumento di sardine (prede) e una corrispondente diminuzione del numero di grandi pesci (predatori).

Modifichiamo il modello come

$$\begin{cases} u'(t) = (r - \alpha E - a v(t)) u(t) \\ v'(t) = (-\mu - \beta E + \gamma a u(t)) v(t) \end{cases}, \quad (3.7)$$

dove a parità di azione esterna  $E$  sull'ecosistema, una frazione  $\alpha E$  ( $\beta E$ ) di prede (predatori) viene rimossa. Questa modifica non altera qualitativamente il comportamento del sistema. Calcolando come prima l'equilibrio troviamo ora

$$u_e = \frac{\mu + \beta E}{d} > \frac{\mu}{d} = \bar{u}, \quad v_e = \frac{r - \alpha E}{a} < \frac{r}{a} = \bar{v}. \quad (3.8)$$

Quindi vediamo che l'effetto dell'*harvesting* sull'ecosistema, all'aumentare del parametro di azione esterna  $E$  è quello di far diminuire in media il numero di predatori ma di *far aumentare il numero di prede*. Questo si può vedere esplicitamente studiando la nuova funzione

$$H_E(u, v) = d u(t) - (\mu + \beta E) \log u(t) + a v(t) - (r - \alpha E) \log v(t) = k. \quad (3.9)$$

L'effetto dell'harvesting sul modello è illustrato in figura 4. Un'altra variazione sul modello di Volterra è quella di assumere una crescita logistica, e non Malthusiana per una o entrambe le specie. Ad esempio

$$\begin{cases} u'(t) = (r - b u(t)) u(t) - a u(t) v(t) \\ v'(t) = -\mu v(t) + d u(t) v(t) \end{cases}. \quad (3.10)$$

In questo esempio, se  $v = 0$ , cioè non ci sono predatori, la popolazione di prede cresce secondo la legge logistica.

I punti di equilibrio sono

$$(0, 0) \quad \left(\frac{r}{b}, 0\right) \quad \left(\frac{\mu}{d}, \frac{r d - b \mu}{a d}\right). \quad (3.11)$$

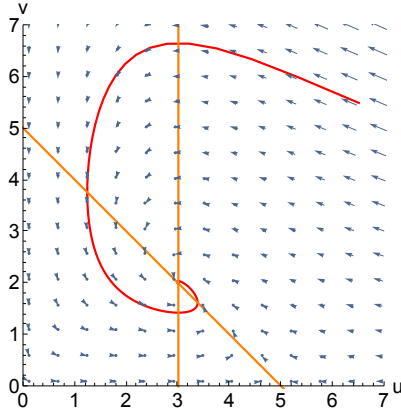


Figura 5: Esempio di una soluzione nel modello di Lotka-Volterra con crescita logistica per la popolazione di prede. Il campo vettoriale è illustrato esplicitamente.

Consideriamo ad esempio un dato iniziale

$$\begin{cases} u(0) = \alpha > 0 \\ v(0) = 0 \end{cases} . \quad (3.12)$$

Allora vediamo subito che  $(u_\alpha(t), 0)$  è l'unica soluzione, dove  $u_\alpha(t)$  è la soluzione dell'equazione logistica con dato iniziale  $\alpha > 0$ . In particolare sappiamo già che  $u_\alpha(t)$  tende al punto di equilibrio  $\frac{r}{b}$  per  $t$  grande, e quindi

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} (u_\alpha(t), 0) = \left( \frac{r}{b}, 0 \right) . \quad (3.13)$$

Consideriamo quindi un dato iniziale generico  $(u(0), v(0))$ , entrambi positivi. Quindi il segno di  $u'$  è determinato dal segno di  $r - bu(t) - av(t)$  e il segno di  $v'$  è determinato dal segno di  $-\mu + du(t)$ . Quindi le due rette  $u = \frac{\mu}{d}$  e  $av(t) = r - bu(t)$  dividono il piano  $(u, v)$  in quattro regioni: I)  $u' < 0, v' > 0$ , II)  $u' < 0, v' < 0$ , III)  $u' > 0, v' < 0$ , e IV)  $u' > 0, v' > 0$ .

In generale non ci aspettiamo soluzioni periodiche. Un possibile andamento è mostrato in figura 5, dove la soluzione tende asintoticamente al punto di equilibrio

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (u(t), v(t)) = \left( \frac{\mu}{d}, \frac{rd - b\mu}{ad} \right) . \quad (3.14)$$

## 4 Coabitazione tra le specie

### 4.1 Competizione

Abbiamo visto che possiamo modellizzare la competizione intra-specifica attraverso modelli a crescita logistica. Tratteremo ora modelli con competizione *inter*-specifico, cioè tra specie differenti. Consideriamo  $n$  specie che coabitano nella stessa *nicchia ecologica*, dove entrambe le specie competono per le stesse risorse. Possiamo descrivere la dinamica di questo sistema attraverso una serie di

equazioni differenziali per le specie

$$N'_i(t) = f_i(\rho_1(t), \dots, \rho_k(t)) N_i(t), \quad i = 1, \dots, n, \quad (4.1)$$

supportate dalle relazioni

$$\rho_a(t) = g_a(N_1(t), \dots, N_n(t)), \quad a = 1, \dots, k, \quad (4.2)$$

per  $k$  diversi tipi di risorse. Questo è un modello a risorse *statiche*, date da una serie di relazioni funzionali (che è naturale assumere decrescenti rispetto alle  $N_i(t)$ ) e non da una serie di equazioni differenziali (risorse *dinamiche*, il cui andamento è regolato dinamicamente dalle equazioni differenziali accoppiate). Possiamo anche pensare ad un sistema con risorse statiche, come ad un sistema con risorse dinamiche dove la scala temporale di evoluzione del sistema di risorse è molto più lenta di quella del sistema delle popolazioni.

Consideriamo un modello con  $n = k = 2$ . Nel caso più semplice possiamo scrivere per le risorse

$$g_a(N_1, N_2) = \rho_a^{\max} - h_{a,1}N_1 - h_{a,2}N_2, \quad a = 1, 2 \quad (4.3)$$

dove  $\rho_a^{\max}$  è la quantità massima della risorsa  $a$ -esima e  $h_{a,i}$  è la quantità di risorsa  $a$ -esima utilizzata da un individuo della specie  $i$ -esima. Similmente

$$f_i(\rho_1, \rho_2) = \gamma_{i,1}\rho_1 + \gamma_{i,2}\rho_2 - \mu_i, \quad (4.4)$$

dove  $\gamma_{i,a}$  è l'aumento del tasso di crescita della specie  $i$ -esima per unità di risorsa  $a$ -esima, mentre  $\mu_i$  il tasso di mortalità della specie  $i$ -esima.

Mettendo tutto insieme troviamo un modello del tipo

$$\begin{cases} N'_1(t) = r_1 \left( 1 - \frac{N_1(t)}{K_1} - \alpha_{12} \frac{N_2(t)}{K_1} \right) N_1(t) \\ N'_2(t) = r_2 \left( 1 - \alpha_{21} \frac{N_1(t)}{K_2} - \frac{N_2(t)}{K_2} \right) N_2(t) \end{cases}, \quad (4.5)$$

dove assumiamo tutti i parametri  $r_1, r_2, K_1, K_2, \alpha_{12}, \alpha_{21}$  positivi; dipendono dai parametri introdotti più sopra, anche se la forma esplicita di questa dipendenza non è importante al momento<sup>2</sup>.

---

<sup>2</sup>Si tratta di

$$r_1 = \rho_1^{\max} \gamma_{1,1} + \rho_2^{\max} \gamma_{1,2} - \mu_1, \quad r_2 = \rho_1^{\max} \gamma_{2,1} + \rho_2^{\max} \gamma_{2,2} - \mu_2, \quad (4.6)$$

$$K_1 = r_1 (\gamma_{1,1} h_{1,1} + \gamma_{1,2} h_{2,1})^{-1}, \quad K_2 = r_2 (\gamma_{2,1} h_{1,2} + \gamma_{2,2} h_{2,2})^{-1}, \quad (4.7)$$

$$\alpha_{12} = \frac{K_1}{r_1} (\gamma_{1,1} h_{1,2} + \gamma_{1,2} h_{2,2}) \quad \alpha_{21} = \frac{K_2}{r_2} (\gamma_{1,1} h_{1,2} + \gamma_{1,2} h_{2,2}). \quad (4.8)$$

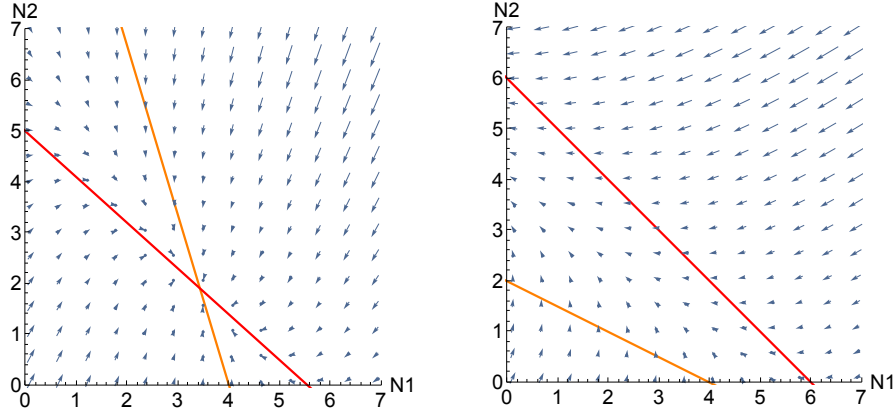


Figura 6: Competizione tra le specie. Sinistra: caso  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} < 1$ . Destra: caso  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} < 1$ .

Come prima abbiamo che il piano  $(N_1, N_2)$  è diviso in quattro regioni dalle due rette

$$\begin{cases} 1 - \frac{N_1(t)}{K_1} - \alpha_{12} \frac{N_2(t)}{K_1} = 0 \\ 1 - \alpha_{21} \frac{N_1(t)}{K_2} - \frac{N_2(t)}{K_2} = 0 \end{cases}, \quad (4.9)$$

che determinano il segno della derivata prima di  $N_1$  e  $N_2$ . Queste due rette intersecano l'asse  $N_2 = 0$  e l'asse  $N_1 = 0$  nei punti

$$\begin{cases} N_1 = K_1 \\ N_1 = \frac{K_2}{\alpha_{21}} \end{cases}, \quad \begin{cases} N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}} \\ N_2 = K_2 \end{cases}. \quad (4.10)$$

Introduciamo  $a_{12} = \alpha_{12} \frac{K_2}{K_1}$  e  $a_{21} = \alpha_{21} \frac{K_1}{K_2}$ . Allora

1.  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} < 1$ . C'è un equilibrio stabile e le due specie convivono.
2.  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} < 1$ . La prima specie si estingue e la specie 2 tende alla sua capacità portante  $K_2$ .
3.  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} > 1$ . La seconda specie si estingue e la specie 1 tende alla sua capacità portante  $K_1$ .
4.  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} > 1$ . Equilibrio instabile, una delle due specie si estingue, a seconda delle condizioni iniziali.

L'andamento qualitativo in tutti i casi è illustrato nelle figure 6 e 7.

#### 4.2 Simbiosi

Vediamo adesso come l'analisi precedente cambia se consideriamo due specie in simbiosi, cioè due specie la cui mutua coabitazione porti un vantaggio ad entrambe. Consideriamo il sistema di

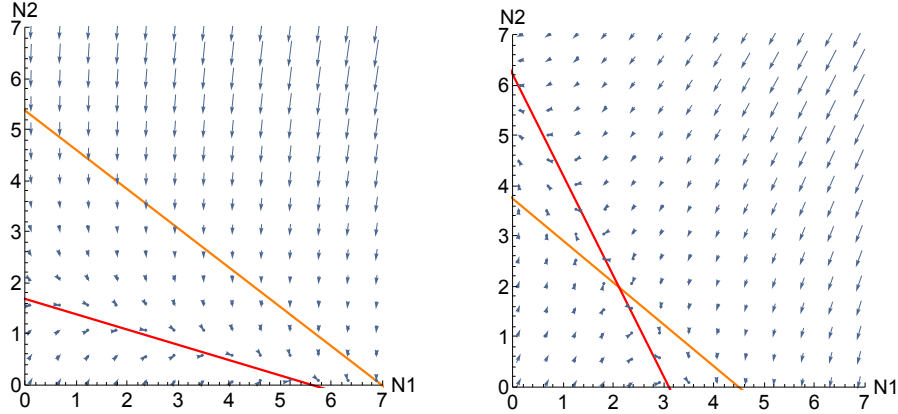


Figura 7: Competizione tra le specie. Sinistra: caso  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} > 1$ . Destra: caso  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} > 1$ .

equazioni differenziali

$$\begin{cases} N_1'(t) = r_1 \left( 1 - \frac{N_1(t)}{K_1} + \alpha_{12} \frac{N_2(t)}{K_1} \right) N_1(t) \\ N_2'(t) = r_2 \left( 1 + \alpha_{21} \frac{N_1(t)}{K_2} - \frac{N_2(t)}{K_2} \right) N_2(t) \end{cases}, \quad (4.11)$$

dove abbiamo cambiato il segno davanti ai parametri  $\alpha_{12}$  e  $\alpha_{21}$ , a indicare che entrambe le specie trovano un vantaggio dalla coabitazione. Adesso le due rette intersecano l'asse  $N_2 = 0$  e l'asse  $N_1 = 0$  nei punti

$$\begin{cases} N_1 = K_1 \\ N_1 = -\frac{K_2}{\alpha_{21}} \end{cases}, \quad \begin{cases} N_2 = -\frac{K_1}{\alpha_{12}} \\ N_2 = K_2 \end{cases}, \quad (4.12)$$

che hanno sempre segno diverso. Quindi l'orientazione relativa delle rette è fissata e ci sono essenzialmente due casi (come in figura 8):

1.  $\alpha_{12} \alpha_{21} < 1$ . Vediamo un equilibrio stabile e per ogni scelta di dati iniziali le due specie impareranno a convivere.
2.  $\alpha_{12} \alpha_{21} > 1$ . Non ci sono punti di equilibrio nel primo quadrante, per  $N_1$  e  $N_2$  positivi. Secondo il modello le due specie crescono indefinitamente. Questo risultato non è realistico e il modello andrebbe migliorato.

## 5 Alcune considerazioni più formali

Mettiamo in un contesto più ampio le idee viste finora.

**Aspetti geometrici** In linguaggio vettoriale ( $x \in \mathbb{R}^n$ ,  $f$  n-tupla di funzioni) scriviamo il nostro sistema come

$$\frac{dx}{dt} = f(x; \mu) \quad (5.1)$$

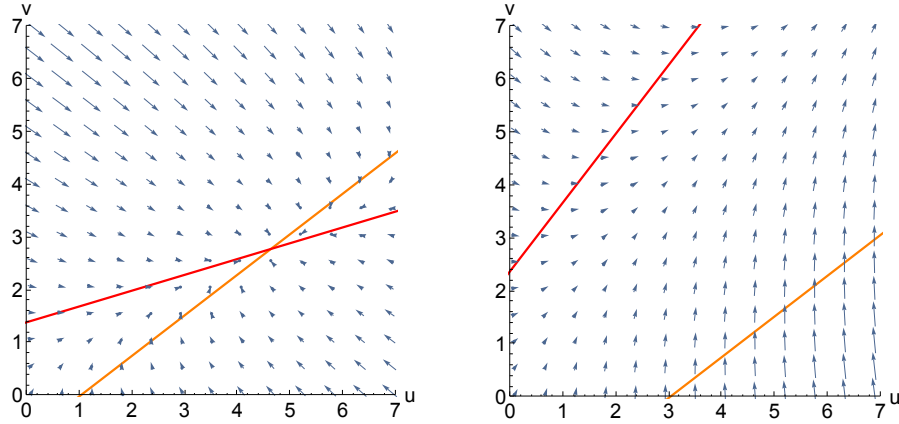


Figura 8: Simbiosi tra le specie. Sinistra: caso  $\alpha_{12} \alpha_{21} < 1$ . Destra: caso  $\alpha_{12} \alpha_{21} > 1$ .

dove il vettore  $\mu = (\mu_1, \dots, \mu_k)$  rappresenta dei parametri, che possiamo prendere costanti (o che in applicazioni variano molto più lentamente delle variabili  $x$ ). Lo spazio  $\mathbb{R}^n$  viene anche detto *spazio delle fasi*.

La funzione  $f(x)$  definisce un campo vettoriale su  $\mathbb{R}^n$ , cioè una legge che ad ogni punto di  $\mathbb{R}^n$  associa un vettore, che determina l'andamento della soluzione. Possiamo pensare a questo campo vettoriale, come al campo vettoriale di velocità di un fluido in  $n$  dimensioni, che si muove nello spazio delle fasi. Possiamo quindi considerare il suo flusso. In particolare teoremi di esistenza e unicità (sotto certe condizioni per le funzioni  $f$ ) garantiscono che la mappa

$$\phi_t(x_0) = x(t, x_0) \quad \phi_t : \mathbb{R}^n \longrightarrow \mathbb{R}^n \quad (5.2)$$

è ben definita. A parole, questa mappa associa ad ogni dato iniziale  $x_0$  la soluzione  $\phi_t(x_0)$  al tempo  $t$ . Sotto opportune ipotesi sulle funzioni  $f$ , si ha che  $\phi_t(\phi_s(x_0)) = \phi_{t+s}(x_0)$  e  $\phi_0(x_0) = x_0$ , e che esiste l'inversa  $\phi_{-t}$ . In particolare  $\phi_t$  descrive un gruppo ad un parametro di diffeomorfismi. Il campo vettoriale di cui sopra, è il campo delle velocità del flusso  $\phi_t$ , cioè  $v = \frac{\delta}{\delta t} \phi_t(x)|_{t=0}$  che implica  $\dot{x} = v(x)$ .

È in generale difficile trovare soluzioni esplicite di (5.1). Tuttavia, come abbiamo visto, esiste una classe di soluzioni speciali, determinata da  $f(x^e) = 0$ . Queste soluzioni si dicono di equilibrio, o punti fissi del flusso.

**Linearizzazione** Avendo trovato una soluzione di equilibrio, possiamo linearizzare il problema attorno ad  $x^e$ . Scrivendo  $x = x^e + \xi$ , ed espandendo

$$f(x^e + \xi) = f(x^e) + Df(x^e) \xi + \dots, \quad (5.3)$$

dove  $Df(x^e)$  è la matrice Jacobiana delle derivate parziali  $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$  calcolate sulla soluzione di equilibrio. Il sistema linearizzato ha la forma

$$\frac{d}{dt} \xi = Df(x^e) \xi. \quad (5.4)$$

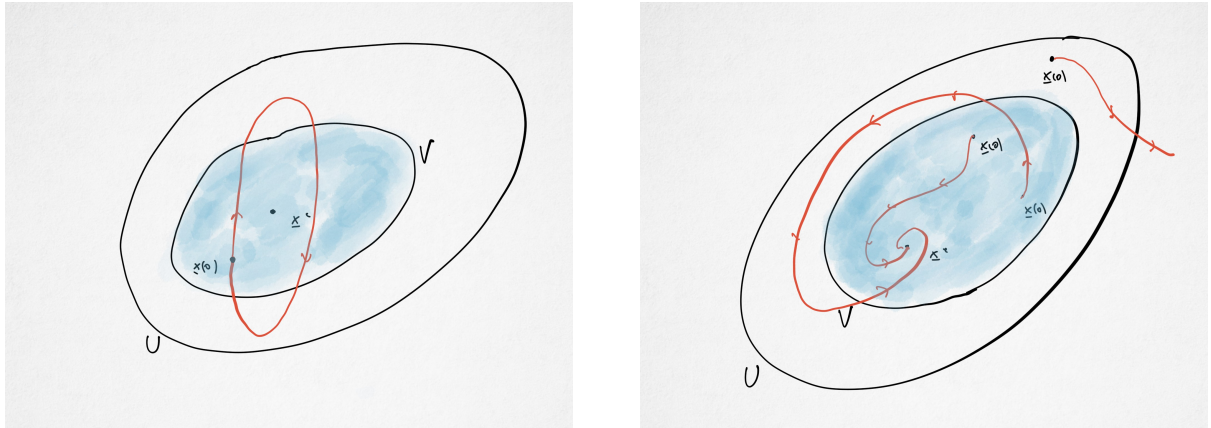


Figura 9: Stabilità (a destra) e stabilità asintotica (a sinistra). In entrambi i casi  $x^e$  denota il punto di equilibrio, e  $x(0)$  i possibili dati iniziali negli insiemi  $U$  e  $V$ .

Come sappiamo se la matrice  $Df(x^e)$  ha  $n$  autovettori distinti  $v_i$  linearmente indipendenti, troviamo soluzioni della forma  $v_i e^{\lambda_i t}$ . L'andamento vicino alla soluzione di equilibrio, dipende dagli autovalori  $\lambda_i$ .

**Equilibrio** È importante in applicazioni caratterizzare la stabilità dei punti di equilibrio. Ricordiamo (figura 9)

- Il punto di equilibrio  $x^e$  si dice stabile (à la Liapunov) se per ogni intorno  $U$ , possiamo trovare un intorno  $V \subset U$  tale che ogni soluzione  $x(t)$  che inizia in  $V$  (cioè con dato iniziale in  $V$ ), rimane in  $U$  per ogni  $t \geq 0$ . Se  $x^e$  non è stabile, lo chiamiamo instabile
- Il punto di equilibrio  $x^e$  si dice asintoticamente stabile se è stabile, e in aggiunta possiamo scegliere  $V$  in modo tale che  $|x(t) - x^e| \rightarrow 0$  per  $t \rightarrow \infty$ , per ogni dato iniziale in  $V$ .

In particolare notiamo che se  $x^e$  è un punto fisso, e tutti gli autovalori di  $Df(x^e)$  hanno parte reale strettamente negativa, allora  $x^e$  è asintoticamente stabile. Questo non è più vero se almeno un autovalore ha parte reale strettamente positiva, e  $x^e$  è instabile.

Per il caso in cui un autovalore ha parte reale nulla, rimandiamo ai testi specializzati.

## 6 Analisi qualitativa dei sistemi planari

Discutiamo adesso l'analisi qualitativa generale dei sistemi planari. Cominciamo a considerare un sistema lineare

$$\begin{cases} \dot{x} = a_{11}x + a_{12}y \\ \dot{y} = a_{21}x + a_{22}y \end{cases}, \quad (6.1)$$

e denotiamo con  $A = \{a_{ij}\}$  la matrice dei coefficienti. Ogni soluzione di questo sistema può essere rappresentata come una curva, o traiettoria, nel piano  $(x, y)$ . Vogliamo capire, almeno qualitativamente, come sono fatte le traiettorie nel piano  $(x, y)$  al variare del parametro  $t$ . Localmente l'andamento delle traiettorie è determinato da  $\frac{dy}{dx} = \frac{\dot{y}}{\dot{x}}$ . Per capire l'andamento delle traiettorie, può essere utile considerare le linee per cui si abbia  $\frac{dy}{dx}$  costante, dette *isocline*. Ad esempio lungo



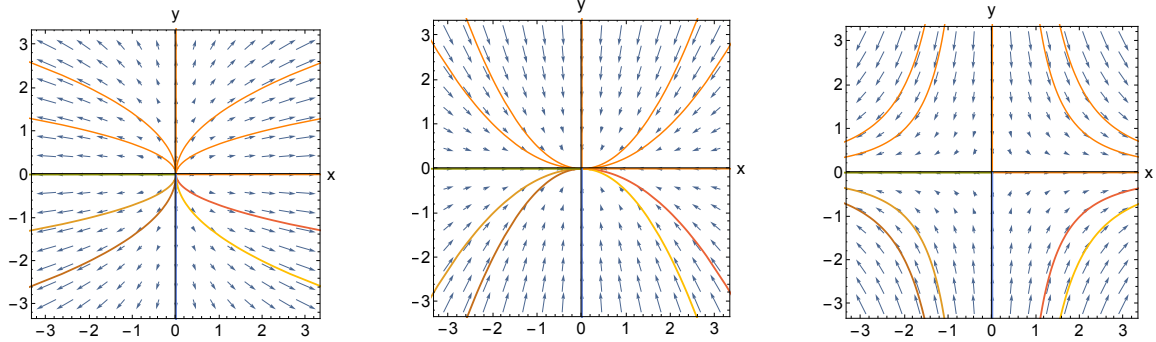


Figura 10: Autovalori reali: 1)  $\lambda_1 > \lambda_2 > 0$ . 2)  $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$ . 3)  $\lambda_2 < 0 < \lambda_1$ .

l'isocline con  $\dot{x} = 0$ , le traiettorie hanno vettori tangenti verticali (o sono stazionarie), mentre per  $\dot{y} = 0$  non c'è moto nella direzione verticale e tutti i vettori tangenti sono orizzontali (o le traiettorie sono stazionarie).

Il comportamento del sistema dipende dalla matrice  $A$ . Assumiamo che  $\det A \neq 0$  (se  $\det A = 0$ , almeno uno degli autovalori è zero; in particolare l'origine non è l'unico punto critico). I punti critici si possono classificare a seconda degli autovalori di  $A$ .

Supponiamo ad esempio che  $A$  abbia due autovalori distinti e reali. Allora possiamo diagonalizzare il sistema per ottenere

$$\begin{cases} \dot{x} = \lambda_1 x \\ \dot{y} = \lambda_2 y \end{cases} \quad (6.2)$$

Le traiettorie si possono trovare integrando  $\frac{dy}{dx} = \frac{\dot{y}}{\dot{x}} = \frac{\lambda_2 y}{\lambda_1 x}$ , cioè  $|y|^{\lambda_1} = K|x|^{\lambda_2}$ . La loro forma dipende dagli autovalori, come illustrato in figura 10.

Se gli autovalori sono complessi coniugati e distinti,  $\lambda = \alpha \pm i\beta$ , il sistema (6.1) ha la forma

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x + \beta y \\ \dot{y} = -\beta x + \alpha y \end{cases}, \quad (6.3)$$

che possiamo riscrivere in coordinate polari ( $x = r \cos \theta$ ,  $y = r \sin \theta$ )

$$\begin{cases} \dot{r} = \alpha r \\ \dot{\theta} = -\beta \end{cases}, \quad (6.4)$$

La seconda equazione stabilisce se le traiettorie si muovono in direzione oraria o antioraria intorno all'origine ( $\beta \neq 0$  perché stiamo assumendo che gli autovalori siano distinti). La forma delle traiettorie è illustrata in figura 11.

Argomenti simili valgono quando abbiamo due autovalori reali uguali.

Se escludiamo il caso in cui le traiettorie spiraleggiano, abbiamo delle traiettorie speciali (linee rette lungo le quali abbiamo crescita o decadimento esponenziale delle soluzioni). Queste corrispondono agli autovettori della matrice  $A$  (reali e distinti). Lungo gli autovettori, se le traiettorie si muovono

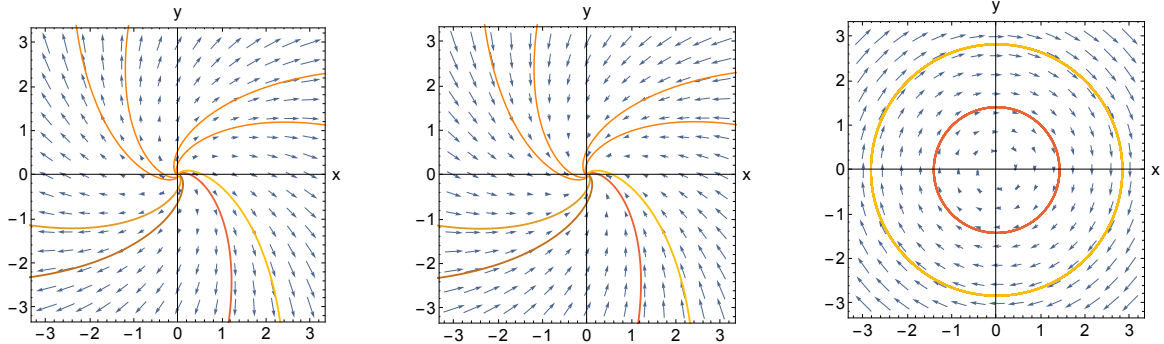


Figura 11: Autovalori complessi coniugati: 1)  $\alpha > 0, \beta > 0$ . 2)  $\alpha < 0, \beta < 0$ . 3)  $\alpha = 0, \beta > 0$ .

verso il punto critico per  $t \rightarrow +\infty$ , parliamo di un *sottospazio stabile*, mentre se le traiettorie si allontanano dal punto critico  $t \rightarrow +\infty$ , l'autovettore identifica un *sottospazio instabile*.

Consideriamo ora un sistema non lineare

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y) \\ \dot{y} = Q(x, y) \end{cases}, \quad (6.5)$$

dove  $P$  e  $Q$  sono almeno quadratiche in  $x$  o  $y$ . Supponiamo che  $(x_0, y_0)$  sia un punto critico di (6.5). Linearizziamo il sistema attorno al punto critico; il sistema (6.5) adesso ha la forma (6.1), dove la matrice  $A$  è data dalla matrice Jacobiana  $Jac$  calcolata al punto di equilibrio. Diciamo che il punto critico è *iperbolico* se la parte reale degli autovalori di  $Jac$  è non zero. Un importante risultato, il teorema di Hartman, dice che se  $(x_0, y_0)$  è un punto critico iperbolico del sistema (6.5), allora esiste un intorno del punto critico dove le traiettorie del sistema non-lineare, somigliano a quelle del sistema lineare (6.1) (di fatto attraverso una trasformazione di coordinate non lineare). Il sottospazio stabile e instabile del sistema lineare sono tangenti alle *varietà stabile* e *varietà instabile* del sistema non lineare.

Abbiamo quindi una strategia per capire il comportamento dei sistemi planari:

- Troviamo tutti i punti di equilibrio.
- Linearizziamo attorno a ciascuna configurazione di equilibrio per capire l'andamento del sistema linearizzato.
- Studiamo i gradienti e i vettori direzione delle traiettorie.

Cercando di mettere insieme le informazioni per tutti i punti di equilibrio, possiamo un'idea *qualitativa* di come sono fatte le traiettorie del sistema completo. Estendere queste idee a sistemi non-planari è in generale molto difficile.

## 7 Ecologia spaziale

Consideriamo adesso modelli in cui la dipendenza spaziale della popolazione, cioè il modo in cui sono distribuiti gli individui, non è più trascurabile. Prendiamo  $u = u(\mathbf{x}, t)$  funzione definita su un dominio spaziale  $\mathbf{x} \in \Omega \subset \mathbb{R}^d$ ,  $d \leq 3$ , e del tempo  $t \in \mathbb{R}$ . La funzione  $u(\mathbf{x}, t)$  rappresenta la

densità della popolazione. Questo rende il problema estremamente più complesso, soprattutto a causa dell'aumentare del numero delle possibilità di cui dobbiamo tenere conto.

Deriviamo in maniera euristica un'equazione differenziale che descriva l'evoluzione di questa popolazione. Assumiamo  $d = 3$  e consideriamo un volume  $V \subset \Omega$ ; il numero di individui all'interno di  $V$  al tempo  $t$  è quindi

$$N(t) = \int_V u(\mathbf{x}, t) dx dy dz. \quad (7.1)$$

Denotiamo con  $\mathbf{J}(\mathbf{x}, t)$  il flusso della popolazione, un campo vettoriale in  $\mathbb{R}^d$ . Questo significa che  $\mathbf{J}(\mathbf{x}, t) \cdot \mathbf{n}_S dS dt$  rappresenta il numero di individui che attraversa l'elemento di superficie  $dS$  nell'intervallo di tempo  $dt$  in direzione della normale  $\mathbf{n}_S$  a  $S$ . Infine denotiamo con  $f = f(\mathbf{x}, t, u(\mathbf{x}, t))$  una funzione che determina il tasso di crescita totale della popolazione (Malthusiano, ...). Questo termine descrive i processi che regolano la crescita della popolazione nel tempo, al punto  $\mathbf{x}$ .

Imponiamo una legge di conservazione, ispirata dalla meccanica dei sistemi continui, che imponga la conservazione del numero di individui in un certo volume  $V \subset \Omega$

$$\frac{d}{dt} \int_V u(\mathbf{x}, t) dx dy dz = - \int_{\partial V} \mathbf{J}(\mathbf{x}, t) \cdot \mathbf{n}_S dS + \int_V f(\mathbf{x}, t) dx dy dz. \quad (7.2)$$

Usando il teorema di Stokes

$$\int_V \left( \frac{\partial}{\partial t} u(\mathbf{x}, t) + \nabla \cdot \mathbf{J}(\mathbf{x}, t) - f(\mathbf{x}, t) \right) dx dy dz = 0, \quad (7.3)$$

e siccome  $V$  è arbitrario, concludiamo

$$\frac{\partial}{\partial t} u(\mathbf{x}, t) + \nabla \cdot \mathbf{J}(\mathbf{x}, t) - f(\mathbf{x}, t) = 0. \quad (7.4)$$

Prendiamo il seguente ansatz (legge di Fick)

$$\mathbf{J}(\mathbf{x}, t) = -D(\mathbf{x}) \nabla u(\mathbf{x}, t). \quad (7.5)$$

Il significato di questa ipotesi è che il flusso di individui è opposto in segno al gradiente della densità della popolazione. Questo modella la tendenza della popolazione a muoversi verso le aree meno affollate dell'habitat (visto che il gradiente aumenta nelle direzioni delle aree più affollate). Il coefficiente  $D$  è detto coefficiente di diffusione e può dipendere dalla posizione nell'habitat.

Quindi troviamo l'equazione di reazione-diffusione

$$\frac{\partial}{\partial t} u(\mathbf{x}, t) - \nabla \cdot (D(\mathbf{x}) \nabla u(\mathbf{x}, t)) - f(\mathbf{x}, t) = 0. \quad (7.6)$$

Vediamo il caso particolare in cui  $d = 1$ , cioè  $u = u(x, t)$ . Se il coefficiente di diffusione è una costante  $D$ , l'equazione di reazione diffusione prende la forma

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x, t) - D \frac{\partial^2}{\partial x^2} u(x, t) = f(x, t). \quad (7.7)$$

Vediamo alcune considerazioni di carattere generale:

**Funzione  $f$ .** Abbiamo diverse possibilità di scelta per  $f$ , corrispondenti ai modelli che abbiamo visto in precedenza. Ad esempio possiamo considerare il modello di Malthus

$$f(x, t) = r u(x, t), \quad (7.8)$$

o il modello logistico (di Verhulst)

$$f(x, t) = r \left( 1 - \frac{u(x, t)}{K} \right) u(x, t). \quad (7.9)$$

In questo caso l'equazione di reazione-diffusione si dice anche equazione di Fisher (o Fisher-Kolmogorov). Modelli più generali possono avere

$$f(x, t) = r u^p (1 - \alpha u^q), \quad (7.10)$$

con  $p$  e  $q$  due costanti positive.

**Condizioni al contorno.** Possiamo scegliere se considerare come dominio spaziale la linea  $\mathbb{R}$  oppure un intervallo  $[0, L]$  (ovviamente in casi reali il dominio è sempre finito, ma gli effetti di bordo possono essere trascurabili o importanti). Consideriamo il caso di un intervallo. Allora abbiamo delle condizioni tipiche

- Condizione di Dirichlet (la zona al bordo non è ospitale)

$$u(0, t) = u(L, t) = 0. \quad (7.11)$$

- Condizione di Neumann (l'habitat è segregato, cioè non ci sono flussi entranti o uscenti)

$$\left. \frac{\partial}{\partial x} u(x, t) \right|_{x=0} = \left. \frac{\partial}{\partial x} u(x, t) \right|_{x=L} = 0. \quad (7.12)$$

**Coefficienti variabili.** Possiamo assumere che i coefficienti  $D$  e  $r$  siano dipendenti dalla posizione del dominio spaziale. Come caso particolare possiamo assumere un intervallo  $[-L, L]$  dove sono dati  $(D_1, r_1)$  in  $[-L, 0)$  e  $(D_2, r_2)$  in  $[0, L]$ , costanti. Ad esempio possiamo prendere  $r_1 > 0$  (favorevole alla crescita) e  $r_2 < 0$  (sfavorevole) e chiederci sotto quali condizioni una popolazione è in grado di sopravvivere, compensando le condizioni sfavorevoli nel dominio 2 con lo sfruttamento delle risorse del dominio 1.

### 7.1 Travelling waves.

Nel seguito studieremo un fenomeno particolare, cosiddetto di *travelling waves*. Prendiamo  $\mathbb{R}$  come dominio spaziale. L'equazione di Fisher-Kolmogorov ammette delle soluzioni a forma di onda, che

si propagano lungo l'asse reale, corrispondenti a variazioni della densità della popolazione. Queste soluzioni possono essere usate per modellizzare fenomeni di migrazione.

Per essere più concreti scriviamo l'equazione di Fisher-Kolmogorov come

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x, t) - \frac{\partial^2}{\partial x^2} u(x, t) = u(1 - u), \quad (7.13)$$

avendo riscritto le variabili. Cerchiamo soluzioni del tipo  $u(x, t) = U(z)$  dove  $z = x - ct$ . Questa funzione descrive una funzione che trasla al variare di  $t$ , verso destra se  $c > 0$ . Limitiamoci al caso in cui  $c > 0$ . Le incognite del problema sono il profilo  $U$  e la velocità di propagazione  $c$ . Se sostituiamo  $U(z)$  in (7.13) troviamo

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0. \quad (7.14)$$

Adesso imponiamo delle condizioni al contorno, per specificare la forma del fronte d'onda. Intuitivamente, vogliamo che le condizioni al contorno corrispondano ad una configurazione di equilibrio del sistema (cioè le condizioni al contorno non fanno parte della dinamica). In questo caso le configurazioni di equilibrio sono  $U = 0$  e  $U = 1$ . Quindi possiamo prendere

$$\lim_{z \rightarrow +\infty} U(z) = 0, \quad \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1. \quad (7.15)$$

Queste configurazioni corrispondono ad un'onda che si propaga con un certo fronte d'onda. Potremmo imporre anche che a  $\pm\infty$  la funzione  $U$  abbia lo stesso limite, corrispondente ad un impulso (*pulse wave*).

Andando nello spazio delle fasi possiamo scrivere

$$\begin{cases} U' = V \\ V' = -cV - U(1 - U) \end{cases}, \quad (7.16)$$

Per studiare questo sistema andiamo a vedere i punti di equilibrio, il loro carattere e la forma delle traiettorie. I punti di equilibrio sono  $(U, V) = (0, 0)$  e  $(U, V) = (1, 0)$ . Per studiare il loro carattere andiamo a calcolare la matrice Jacobiana

$$\text{Jac} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -1 + 2U & -c \end{pmatrix}. \quad (7.17)$$

Per  $(U, V) = (0, 0)$  gli autovalori sono

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left[ -c \pm \sqrt{c^2 - 4} \right]; \quad (7.18)$$

abbiamo quindi un *pozzo* stabile se  $c^2 > 4$  (il pozzo degenera per  $c = 2$ ) o una spirale stabile se  $c^2 < 4$  (ricordiamo che abbiamo scelto  $c > 0$ ): in entrambi i casi la parte reale degli autovalori è negativa e quindi le traiettorie entrano nel punto critico. Invece per  $(U, V) = (1, 0)$

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left[ -c \pm \sqrt{c^2 + 4} \right], \quad (7.19)$$

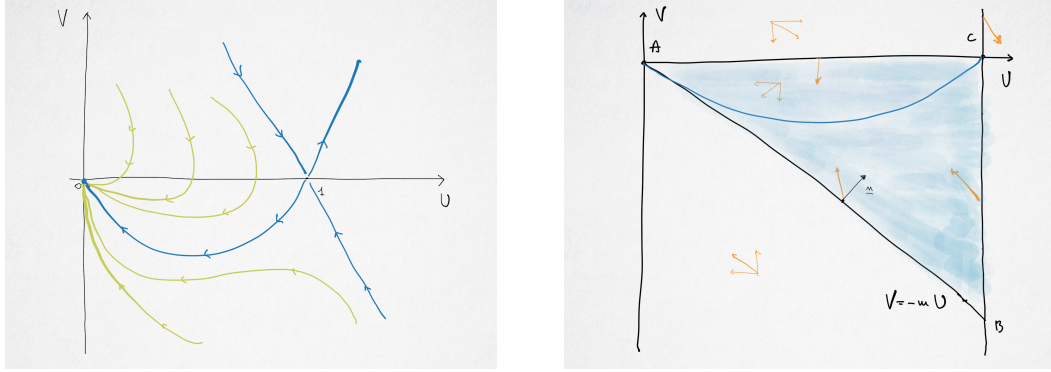


Figura 12: Sinistra: aspetto qualitativo delle traiettorie nel piano delle fasi. Destra: il triangolo ABC

gli autovalori sono uno positivo e uno negativo, corrispondenti ad un punto sella. A questo punto possiamo studiare le traiettorie nel piano delle fasi come soluzioni di

$$\frac{dV}{dU} = \frac{-cV - U(1-U)}{V}. \quad (7.20)$$

Consideriamo il caso  $c > 2$ . Vogliamo convincerci che esiste una traiettoria che parte dal punto critico  $(U, V) = (1, 0)$  a  $z = -\infty$  e arriva a  $(U, V) = (0, 0)$  a  $z = +\infty$ . Questo è quello che ci aspettiamo dall'analisi qualitativa delle traiettorie illustrata in figura 12.

Diamo un argomento, che può essere reso rigoroso. Consideriamo il triangolo ABC, dove i punti A e C rappresentano i punti di equilibrio  $(0, 0)$  e  $(1, 0)$  e il punto B è dato dall'intersezione della retta  $V = -mU$ , con  $m > 0$  da determinare, e la retta per  $(1, 0)$  diretta come l'asse delle  $V$ . Si veda la figura. La normale alla retta  $V = -mU$  è  $\mathbf{n} = (m, 1)$ . Si veda la figura 12.

In particolare lungo  $V = -mU$  il campo vettoriale è  $(-mU, mcU - U(1-U))$  e quindi prendendo il prodotto scalare con la normale

$$(m, 1) \cdot (-mU, mcU - U(1-U)) = (-m^2 + mc - 1)U + U^2. \quad (7.21)$$

Questo prodotto scalare è positivo lungo tutto AB, e quindi il campo vettoriale sul segmento AB diretto verso l'interno del triangolo, se  $m^2 - cm - 1 < 0$ . Scegliamo

$$0 < \frac{c - \sqrt{c^2 - 4}}{2} < m < \frac{c + \sqrt{c^2 - 4}}{2}, \quad (7.22)$$

per questi valori il triangolo ABC è *invariante* (cioè l'azione del flusso del sistema dinamico non lo sposta).

Nel punto  $(1, 0)$  abbiamo una traiettoria che entra nel triangolo (corrispondente a uno degli autovalori, cioè una delle varietà instabili uscenti da  $(1, 0)$ ); l'altra varietà instabile corrisponde ad una traiettoria che si allontana e non può raggiungere  $(0, 0)$ . Questa traiettoria parte da  $U(-\infty) = 1$ , entra nel triangolo ABC, per poi raggiungere il punto  $(0, 0)$  per  $U(\infty) = 0$ . L'analisi qualitativa delle traiettorie all'interno del triangolo esclude che la traiettoria possa tornare indietro al punto  $(1, 0)$ .

Abbiamo quindi trovato la nostra *travelling wave*. Una traiettoria che collega due punti fissi si dice anche eteroclina (omoclina è invece una traiettoria che collega un punto fisso con se stesso).

Cerchiamo ora una soluzione esplicita. Usiamo l'anzatz

$$U(z) = \frac{1}{(1 - a e^{bz})^s}, \quad (7.23)$$

che per  $a, b$  e  $s$  positivi, ha i limiti richiesti per  $z \rightarrow \pm\infty$ . Sostituiamo questa funzione in (7.14) per trovare

$$\frac{1}{(1 + a e^{bz})^{s+2}} \left[ (s(s+1)b^2 - sb(b+c) + 1) a^2 e^{2bz} + 2(2 - sb(b+c)) a e^{bz} + 1 - (1 + a e^{bz})^{2-s} \right] = 0. \quad (7.24)$$

Questa espressione deve annullarsi per ogni valore di  $z$ . Pertanto i coefficienti degli esponenziali devono essere zero. In particolare  $2 - s = 0, 1, 2$ , altrimenti ci sarebbero termini di ordine più elevato in  $e^{bz}$ . Quindi  $s = 1, 2$ .

Consideriamo  $s = 1$ . Allora dall'annullarsi dei coefficienti di  $e^{bz}$  troviamo  $b(b+c) = 1$ , mentre dall'annullarsi del coefficiente di  $e^{2bz}$  troviamo  $2b^2 - b(b+c) + 1 = 0$ . Mettendo le due condizioni insieme si trova  $b = 0$  che non è accettabile. Allora deve essere  $s = 2$ . In questo caso i coefficienti sono

$$e^{bz} \quad : \quad 2b(b+c) = 2, \quad (7.25)$$

$$e^{2bz} \quad : \quad 6b^2 - 2b(b+c) + 1 = 0, \quad (7.26)$$

da cui segue che  $b = \frac{1}{\sqrt{6}}$ . Questo valore corrisponde a una soluzione con velocità d'onda  $c = \frac{5}{\sqrt{6}}$ . Quindi per questo valore di  $c$  (fissiamo  $a$  ad esempio richiedendo che  $U(0) = 1/2$ ; la soluzione vale per ogni  $a$ )

$$U(z) = \frac{1}{\left(1 + (\sqrt{2} - 1) e^{z/\sqrt{6}}\right)^2} \quad (7.27)$$

è soluzione (a meno di una costante arbitraria). Notiamo che siamo riusciti a trovare una soluzione analitica per un valore particolare della velocità del fronte d'onda.

## 8 Epidemie

Vediamo adesso un esempio di un sistema non planare.

Consideriamo l'effetto di una epidemia su una popolazione. In questo caso quello che ci interessa è la dinamica della popolazione e non tanto quella dell'agente patogeno, almeno in prima approssimazione. Possiamo quindi tralasciare i dettagli del meccanismo attraverso il quale avviene l'infezione; inoltre la scala temporale di evoluzione dell'agente patogeno è molto più rapida di quella della popolazione. Distinguiamo tre tipologie di individui:  $S(t)$  gli individui in salute che possono essere infettati;  $I(t)$  gli individui infettati e che possono trasmettere l'infezione;  $R(t)$  gli individui immuni, che sono stati infettati e sono tornati in salute. Assumiamo per semplicità che non ci siano nascite o morti nella

popolazione, e che l'immunità sia permanente. Prendiamo allora

$$\begin{cases} S'(t) = -\lambda(t) S(t) \\ I'(t) = \lambda(t) S(t) - \gamma I(t) \\ R'(t) = \gamma I(t) \end{cases}, \quad (8.1)$$

con condizioni iniziali  $S(0) = S_0 > 0$ ,  $I(0) = I_0 > 0$  (un valore piccolo iniziale  $I_0$  serve a modellizzare la comparsa di un numero di individui infetti) e  $R(0) = 0$  (nessun individuo è immune all'inizio, caso di una *pandemia*). Il parametro  $\lambda(t)$  misura il tasso pro-capite a cui un individuo diventa infetto. Possiamo assumere che questo dipenda dal numero di individui infetti  $\lambda(t) = \frac{\beta}{N} I(t)$  (questo termine è simile al termine di interazione tra prede e predatori nelle Sezioni precedenti), dove  $N = S + R + I$  è il numero totale di individui (una costante). Riscaliamo le variabili

$$t \longrightarrow \gamma t, \quad S \longrightarrow u = \frac{S}{N}, \quad I \longrightarrow v = \frac{I}{N}, \quad R \longrightarrow w = \frac{R}{N}, \quad (8.2)$$

e richiamiamo  $t$  la variabile  $t\gamma$ . Allora le equazioni differenziali del modello diventano

$$\begin{cases} u'(t) = -R_0 u(t) v(t) \\ v'(t) = R_0 u(t) v(t) - v(t) \\ w'(t) = v(t) \end{cases}, \quad (8.3)$$

con condizioni iniziali  $u_0, v_0, w_0$ . Prendiamo  $w_0 = 0$ , cioè all'inizio nessun individuo è immune al contagio.  $R_0 = \frac{\beta}{\gamma}$  rappresenta il numero di infezioni prodotte da un singolo individuo infetto. Dalla prima equazione vediamo che

$$u'(t) < 0 \implies \lim_{t \rightarrow +\infty} u(t) = u_\infty \geq 0. \quad (8.4)$$

Inoltre, essendo  $u(t) + v(t) + w(t) = 1$  (e in particolare  $u_0 + v_0 + w_0 = 1$ )

$$w(t) = w_0 + \int_0^t v(\xi) d\xi = 1 - u(t) - v(t) \leq 1 \quad (8.5)$$

che implica  $\int_0^\infty v(\xi) d\xi < +\infty$  e  $\lim_{t \rightarrow +\infty} v(t) = v_\infty$ , un limite finito. Visto che questo limite è finito e che vale  $\int_0^\infty v(\xi) d\xi < +\infty$ , deve essere  $v_\infty = 0$ . Quindi nel lungo termine il morbo si estingue (e il numero di individui non infettati è  $u_\infty$ ).

Tuttavia è interessante vedere il modo in cui l'epidemia si estingue. Infatti da  $v'(t) = (R_0 u(t) - 1)v(t)$  (e siccome  $u'(t) < 0$ ), vediamo che se  $R_0 u_0 < 1$  abbiamo  $v'(t) < 0$ , mentre se  $R_0 u_0 > 1$  esiste un valore  $t^*$  determinato da  $R_0 u(t^*) = 1$ , tale che  $v'(t) > 0$  per  $t < t^*$  e  $v'(t) < 0$  per  $t > t^*$ , cioè  $v(t)$  ha un massimo. In parole, mentre è chiaro che l'epidemia si estinguerà col tempo, se  $R_0 u_0 > 1$  ci sarà una diffusione molto elevata del contagio (*major epidemics*), come mostrato in figura 13.

Supponiamo tuttavia di avere a disposizione un *vaccino* e che quindi (nelle variabili normalizzate) un dato iniziale  $w(0) = w_0 > 0$  di individui sia immune al contagio. Dalla relazione  $u_0 + v_0 + w_0 = 1$ , se prendiamo  $v_0 \simeq 0$ , abbiamo  $u_0 \simeq 1 - w_0$ . Allora basta scegliere  $w_0 \geq 1 - \frac{1}{R_0}$  per avere  $R_0 u_0 \geq 1$



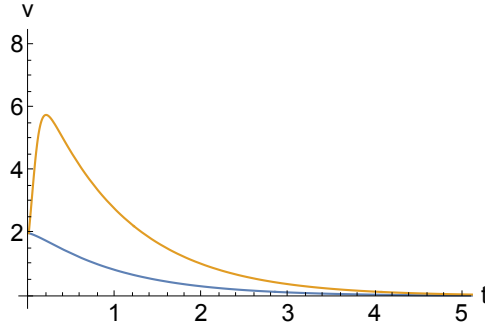


Figura 13: Diffusione del contagio. Andamento di  $v(t)$  nei casi  $R_0 u_0 < 1$  e  $R_0 u_0 > 1$ .

e evitare lo scenario di *major epidemics*.

Consideriamo una modifica del sistema, in modo da trattare (anche se superficialmente) la dinamica demografica. Assumiamo che il numero totale di individui non cambi nel tempo (cioè nascite e morti avvengono con lo stesso ritmo, parametrizzate dallo stesso parametro  $\mu$ ), e che tutti i neonati siano suscettibili al contagio:

$$\begin{cases} S'(t) = \mu N - \frac{\beta}{N} I(t) S(t) - \mu S(t) \\ I'(t) = \frac{\beta}{N} I(t) S(t) - \gamma I(t) - \mu I(t) \\ R'(t) = \gamma I(t) - \mu R(t) \end{cases} \quad (8.6)$$

Siccome la popolazione è costante,  $R(t) = N - S(t) - I(t)$  e possiamo tralasciare l'ultima equazione. Se riscaliamo le variabili come prima

$$t \longrightarrow (\gamma + \mu)t, \quad S \longrightarrow u = \frac{S}{N}, \quad I \longrightarrow v = \frac{I}{N}, \quad R \longrightarrow w = \frac{R}{N}, \quad (8.7)$$

(cioè in modo di normalizzare il numero totale di individui a 1) il nostro sistema si riduce a

$$\begin{cases} u'(t) = \alpha(1 - u(t)) - R_0 u(t) v(t) \\ v'(t) = R_0 u(t) v(t) - v(t) \end{cases}, \quad (8.8)$$

dove  $R_0 = \beta/(\gamma + \mu)$  e  $\alpha = \mu/(\gamma + \mu)$ . Andiamo a vedere gli equilibri. Ovviamente c'è una soluzione senza epidemia,  $(u^* = 1, v^* = 0)$ , ma anche una soluzione più interessante (equilibrio endemico)

$$u^* = \frac{1}{R_0}, v^* = \alpha \left(1 - \frac{1}{R_0}\right). \quad (8.9)$$

Assumiamo ora di avere a disposizione un vaccino, e che una certa frazione  $p$  di individui venga vaccinata alla nascita; la prima equazione diviene

$$u'(t) = \alpha(1 - p - u(t)) - R_0 u(t) v(t), \quad (8.10)$$

e il nuovo punto di equilibrio  $v^* = \alpha \left(1 - p - \frac{1}{R_0}\right)$ . Il valore di soglia  $p_c = 1 - \frac{1}{R_0}$  rappresenta la frazione di individui che deve essere vaccinata perché l'infezione sia eradicata.