

## 2.1 MODELLI di DINAMICA DIPENDENTI DALLA DENSITA'

Si è visto che il modello malthusiano è valido in ipotesi piuttosto restrittive e, ad esempio, quando esiste sovraffollamento con conseguente effetto di competizione intraspecifica, il tasso di crescita non si mantiene più costante, ma diminuisce all'aumentare degli individui.

Supponiamo che l'evoluzione della popolazione sia retta da un'equazione alle differenze del tipo:

$$(1) \quad N_{t+1} = N_t F(N_t) = f(N_t) \quad t = 0, 1, \dots$$

dove :  $N_t, N_{t+1}$  sono la misura degli individui rispettivamente al tempo  $t$  e  $t+1$  e la popolazione ad un passo dipende solo dalla popolazione al passo precedente,  $F(N_t)$  è il tasso di crescita che dipende da  $N_t$ , se fosse costante si ricade nella dinamica malthusiana. La funzione  $f(N_t)$  deve essere  $\geq 0$ , inoltre per descrivere che quando  $N_t$  è “piccolo” la popolazione tende ad aumentare la riproduzione, mentre quando  $N_t$  è “grande” tende a rallentare la crescita, un grafico qualitativo di  $f(N_t)$ , funzione continua, è rappresentato in Fig. 2.1 .La (1) si itera partendo dalla condizione iniziale  $N_0$  e si ha

$$N_1 = f(N_0)$$

$$N_2 = f(N_1) = f(f(N_0)) = f^2(N_0)$$

$$N_3 = f(N_2) = f^3(N_0)$$

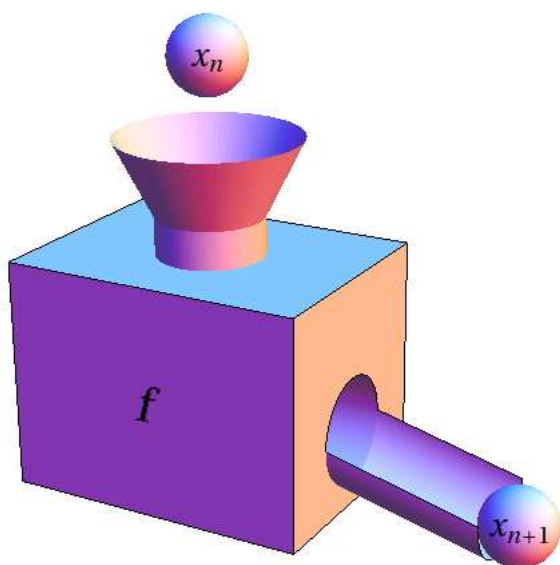
.....

$$N_t = f^t(N_0)$$

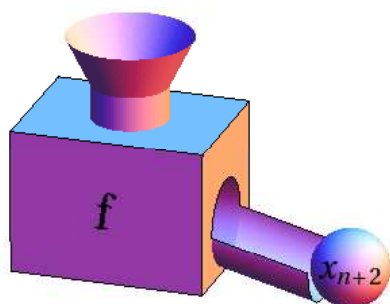
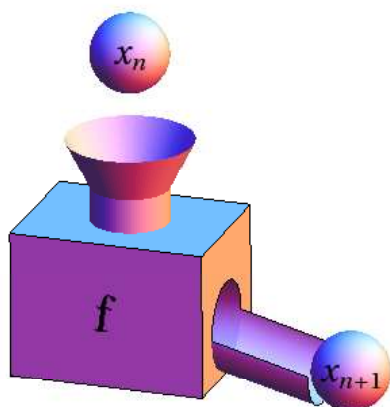
---

**Prof. Carla Vettori**

***Modelli matematici in Biologia – PLS 2014***



$$x_{n+1} = f(x_n)$$



$$x_{n+2} = f(f(x_n))$$

Nelle figure è rappresentata la metafora della “macchina funzione”, si visualizza come introducendo  $x_n$  si ottiene  $x_{n+1}$  e ancora iterando (composizione della funzione) si ha  $x_{n+2}$ .

---

In generale non è possibile determinare esplicitamente la soluzione della (1), esiste però la possibilità di analizzare qualitativamente il comportamento della soluzione deducendolo dall'equazione stessa.

Un problema importante nell'ambito della dinamica di popolazioni e in particolare in Ecologia è conoscere se una popolazione è in equilibrio e, se soggetta a perturbazioni, rimane vicino all'equilibrio o nel tempo ritorna all'equilibrio, oppure se ne allontana, cioè se l'equilibrio è stabile oppure instabile.

Si definisce che  $N^*$  è un **punto di equilibrio**, o punto fisso, per l'equazione (1) se la soluzione con condizione iniziale  $N_0=N^*$  ha come soluzione  $N_t = N^*$  per ogni  $t = 0, 1, 2, \dots$ .

Un punto di equilibrio  $N^*$  è **stabile** se ogni soluzione con condizione iniziale “vicino” a  $N^*$  rimane nel tempo in un intorno di  $N^*$ . La stabilità così definita è dunque una proprietà locale.

Inoltre  $N^*$  è **asintoticamente stabile** se oltre ad essere stabile risulta:

$N_t \rightarrow N^*$  se  $t \rightarrow \infty$  cioè l'evoluzione del sistema nel tempo tende a raggiungere il punto di equilibrio.

I punti di equilibrio si determinano dunque dall'equazione:

$$(2) \quad N^* = f(N^*) = N^*F(N^*)$$

Graficamente un punto di equilibrio è l'intersezione della bisettrice del 1° quadrante e la curva  $f(N_t)$ , considerata continua.

È evidente che lo 0 è sempre soluzione della (2) cioè punto di equilibrio che corrisponde all'estinzione della popolazione, i punti diversi da 0 si determinano dall'equazione:  $F(N^*) = 1$ .

Determinare gli equilibri di una equazione del tipo (1) richiede la risoluzione dell'equazione (2), per studiare la stabilità occorre inoltre utilizzare alcune tecniche matematiche e teoremi inerenti la teoria delle equazioni alle differenze.

Esiste un metodo grafico (cobwebbing, da cobweb, ragnatela), per visualizzare il comportamento della soluzione in modo qualitativo. Il metodo fu introdotto dallo statistico neozelandese **Moran** nel 1950 .

Tali diagrammi sono utili anche per individuare i punti di equilibrio e studiarne la stabilità .

## 2.2 COBWEBBING - DIAGRAMMI di MORAN

La procedura grafica di Moran si realizza nel seguente modo:  
si considera il 1° quadrante del piano :

$$N_t, N_{t+1}$$

si traccia la semiretta bisettrice del 1° quadrante, semiretta di pendenza 1, e

---

**Prof. Carla Vettori**  
*Modelli matematici in Biologia – PLS 2014*

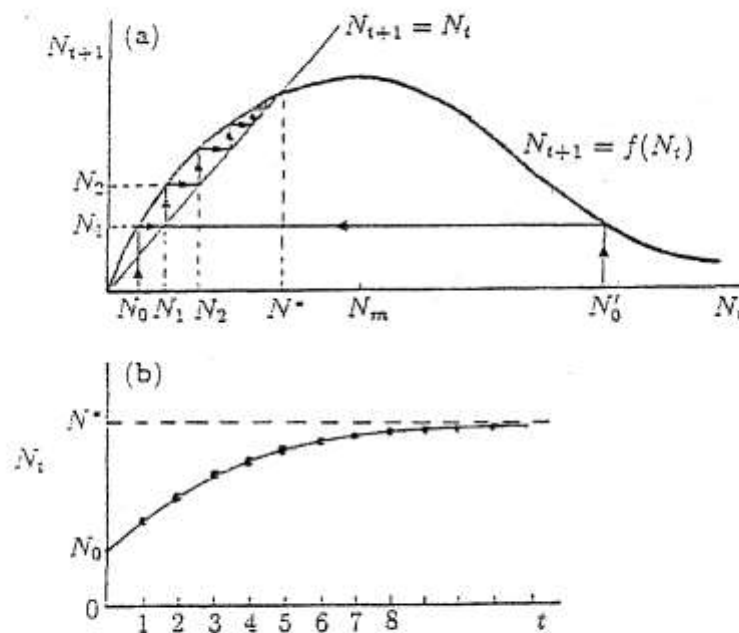
la curva  $f(N_t)$ , le intersezioni fra le due curve rappresentano i punti di equilibrio essendo la bisettrice il luogo dei punti per cui  $N_{t+1} = N_t$ .

**Per determinare l'evoluzione temporale della popolazione, si procede nel modo seguente:**

1. Si riporta sul grafico il punto di coordinate  $(N_0, 0)$  dove  $N_0$  rappresenta il valore iniziale della popolazione;
2. Elevando un segmento verticale che ha un estremo in tale punto e l'altro estremo nell'ordinata della curva  $f(N_0)$  si determina la popolazione  $N_1 = f(N_0)$ .
3. Si traccia poi un segmento orizzontale dal punto  $(N_0, N_1)$  appena determinato fino ad incontrare la bisettrice nel punto che ha coordinate  $(N_1, N_1)$
4. Il valore di  $N_2$  si determina come ordinata della curva nel punto di ascissa  $N_1$ . Graficamente si traccia dunque un segmento verticale con un estremo nel punto  $(N_1, N_1)$  e l'altro nel punto sulla curva di coordinate  $(N_1, N_2)$
5. Si procede come dal punto 3 e così di seguito.

In Fig. 2.1 è visualizzata la situazione in cui il punto di equilibrio non nullo interseca la curva  $f(N_t)$  nel ramo crescente e si può vedere che  $N_t$  si

allontana dall'origine (che è quindi un punto instabile repulsivo) e si avvicina ad  $N^*$ .



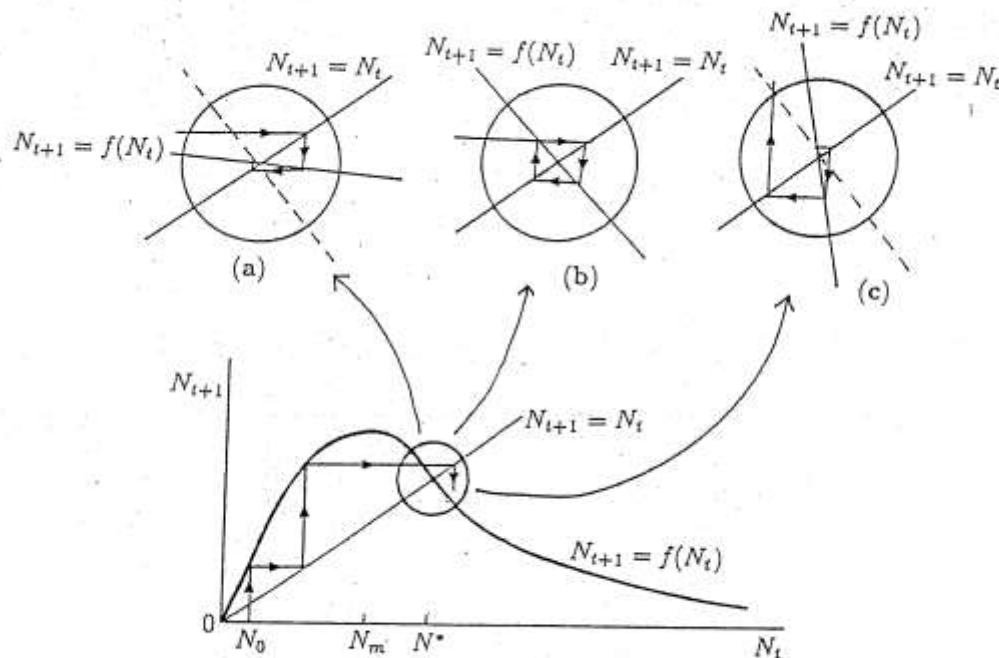
**Fig. 2.1.** (a) Determinazione grafica del punto di equilibrio e come  $N_t$  si avvicina nelle iterazioni successive a  $N^*$ . (b) andamento di  $N_t$  nel tempo, i punti sono raccordati, per una migliore visualizzazione, da tratti continui.

In questo caso si può notare che nelle successive iterazioni la popolazione tende al punto di equilibrio  $N^*$  in modo crescente. Ci sono tuttavia comportamenti più complessi di questo; ciò dipende dalla forma del

grafico di  $f(N_t)$ , dove si trova il punto di equilibrio e dalla pendenza della curva nel punto di equilibrio.

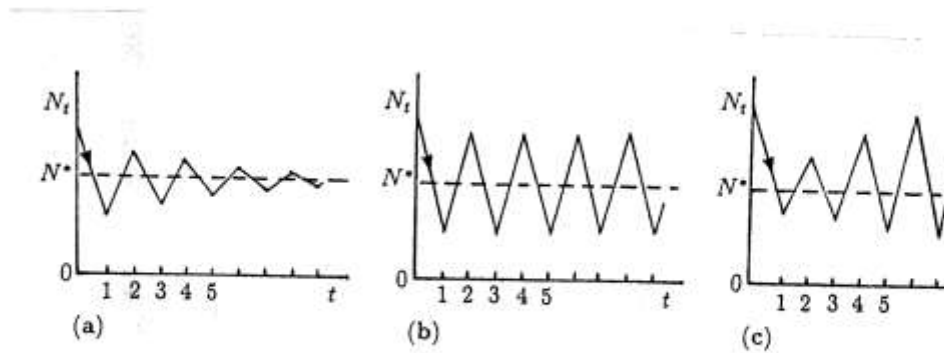
E' stato dimostrato che è proprio il valore del coefficiente angolare della retta tangente alla curva nel punto di equilibrio (derivata prima nel punto di equilibrio  $f'(N^*)$ ), a caratterizzare i vari comportamenti della soluzione.

Nella Fig. 2.2 il punto di equilibrio è situato nel ramo discendente di  $f(N_t)$  dove  $f'(N^*) < 0$ .



**Fig. 2.2 (a)  $-1 < f'(N^*) < 0$ ,  $N^*$  è stabile e  $N_t$  tende a  $N^*$  con oscillazioni di ampiezza decrescente; (b)  $f'(N^*) = -1$  neutralmente stabile  $N_t$  è periodica; (c)  $f'(N^*) < -1$   $N^*$  instabile repulsivo,  $N_t$  si allontana da  $N^*$  con oscillazioni di ampiezza crescente**

Negli intorni ingranditi di  $N^*$  (a), (b), (c) in Fig. 2.2 vengono evidenziati i diversi comportamenti della soluzione e l'andamento nel tempo è rappresentato in Fig. 2.3 dove i punti sono raccordati da segmenti per una migliore visualizzazione



**Fig.2.3** (a) la soluzione tende al punto  $N^*$  asintoticamente con oscillazioni di ampiezza decrescente, (b) soluzione periodica, (c) la soluzione si allontana da  $N^*$  con oscillazioni di ampiezza crescente.

Si ha dunque quanto segue:

$$|f'(N^*)| < 1 \quad N^* \text{ è localmente asintoticamente stabile,}$$

$$|f'(N^*)| > 1 \quad N^* \text{ è un punto instabile}$$

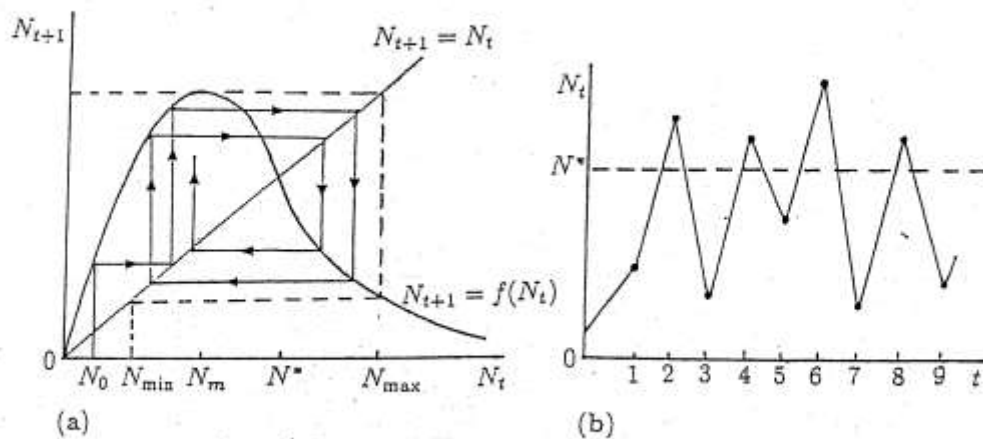
Per quanto riguarda più in dettaglio alcuni comportamenti delle soluzioni si ha quanto segue:

---

**Prof. Carla Vettori**  
*Modelli matematici in Biologia – PLS 2014*



se  $-1 < f'(N^*) < 0$ ,  $N^*$  è stabile e  $N_t$  tende a  $N^*$  con oscillazioni di ampiezza decrescente; se  $f'(N^*) = 1$  la stabilità o meno di  $N^*$  è legata a condizioni sulla derivata seconda di  $f$ , se  $f'(N^*) = -1$ ,  $N^*$  è neutralmente stabile c'è la transizione ad una soluzione  $N_t$  periodica; se  $f'(x) < -1$  i comportamenti sono svariati: come abbiamo visto precedentemente in Fig.2.2 (c)  $N^*$  è instabile repulsivo e la soluzione ha un comportamento oscillatorio con oscillazioni di ampiezza crescente, ma anche esistono comportamenti detti *caotici* in cui la soluzione rimane limitata da  $N_{\max}$ , ma non tende a  $N^*$  e nelle successive iterazioni assume valori casuali con un comportamento “erratico” vedi Fig.2.4 (a), (b).



**Fig. 2.4 (a) procedura grafica nel caso  $f'(N^*) < -1$ , (b) in questo caso viene evidenziato che  $N_t$  nel tempo ha un comportamento “erratico”, cioè l’esistenza di un comportamento caotico.**

L'equazione (1) che non è altro che iterazioni della funzione  $f$  (mappa) e può essere studiata con simulazioni numeriche al variare dei parametri tenendo presente i risultati noti dall'analisi qualitativa.

Negli anni tra il 1960 ed il 1980 furono dimostrati alcuni teoremi fondamentali sulle mappe unidimensionali che hanno permesso la comprensione del comportamento qualitativo delle soluzioni della equazione (1).

Un paradigma dei comportamenti complessi che sono stati descritti è dato dall'equazione logistica discreta considerata nel paragrafo seguente.

## **2.3 EQUAZIONE LOGISTICA DISCRETA**

L'equazione logistica discreta prende il nome dal modello continuo introdotto da Verhulst in cui si usa per la prima volta il termine logistico riferendosi all'andamento di crescita di una popolazione in cui si evidenzia una crescita di tipo “sigmoide” cioè data da una funzione che inizialmente sembra avere un comportamento analogo alla crescita esponenziale, poi si ha un punto di flesso e la crescita rallenta e la popolazione tende all'equilibrio.

Il modello descrive il comportamento di una popolazione isolata in cui si tiene conto della competizione fra gli individui e si ipotizza che il tasso di crescita  $F(N_t)$  sia decrescente linearmente con  $N_t$  cioè:

$$F(N_t) = a - b N_t \quad a, b > 0 .$$

L'equazione della dinamica è allora:

$$(1) \quad N_{t+1} = (a - b N_t) N_t .$$

Posto  $k = a/b$  ,  $k$  viene denominata **capacità dell'ambiente** , la (1) si può scrivere:

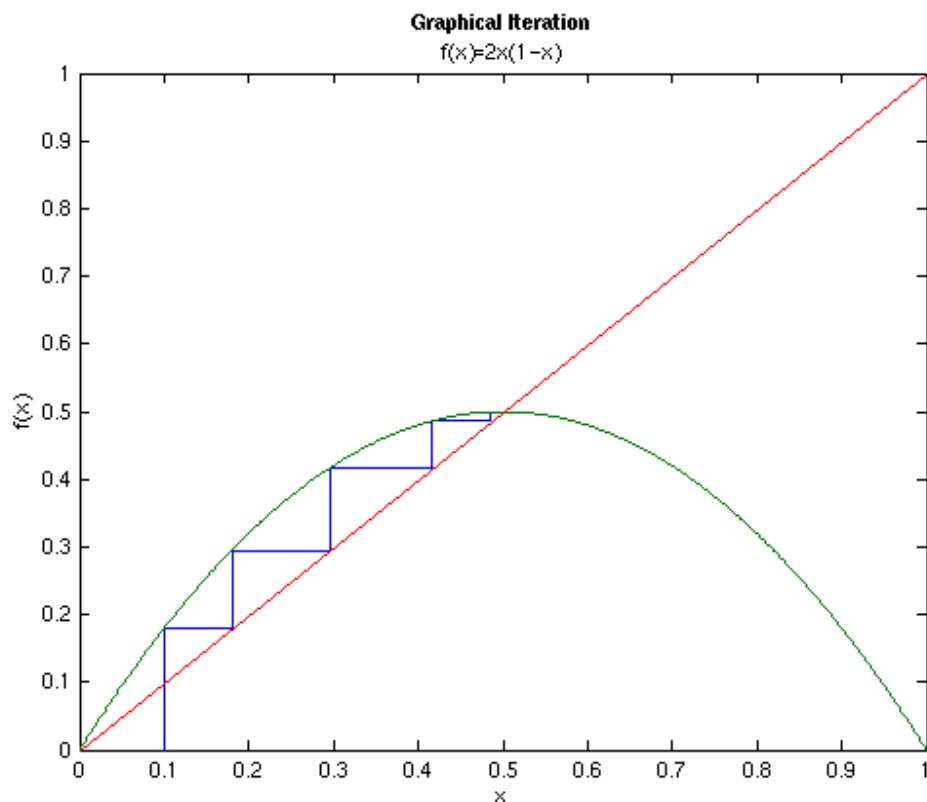
$$(2) \quad N_{t+1} = a(1 - N_t/k) N_t .$$

E' ovvio il significato di  $k$  : è il valore che la popolazione non supera, per la necessità che partendo da una condizione iniziale  $0 < N_0 < k$  i valori  $N_t$  si mantengano tra 0 e  $k$  per ogni  $t$ .

Operiamo un cambiamento di variabili ponendo  $x_t = N_t/k$  l'equazione (2) si trasforma nella seguente:

$$(3) \quad x_{t+1} = a(1 - x_t) x_t \quad t = 0, 1, 2, \dots$$

L'equazione (3), apparentemente molto semplice presenta, per quanto riguarda la sua soluzione, dei comportamenti molto complessi al variare del parametro  $a$ . Tale equazione fu studiata da **Robert May** che pubblicò a riguardo sulla rivista Nature l'articolo : *Simple mathematical models with very complicated dynamics*.



Si osservi che se  $x_0 = 1$  la (3) ha soluzione nulla e se  $x_0 = 1/a$  la soluzione è costante uguale a  $x^* = (a - 1)/a$ .

Poiché  $x_t \geq 0$  dev'essere  $0 \leq x_t \leq 1$  e  $0 \leq f(x_t) \leq 1$ , quindi  $0 < a \leq 4$ , affinché l'immagine di un punto dell'intervallo  $[0,1]$  venga trasformata ancora in un punto di  $[0,1]$ , partendo da un punto iniziale  $x_0$ .

Il polinomio  $f(x) = ax(1 - x)$  viene detto **mappa logistica**. Il grafico di  $f(x)$  è una parabola di vertice  $(1/2, a/4)$ .

Consideriamo le iterazioni di (3) a partire da  $x_0$ ,  $0 < x_0 < 1$  si ha:

$$x_1 = a(1 - x_0)x_0 = f(x_0)$$

$$x_2 = a(1 - x_1)x_1 = f(x_1) = f(f(x_0)) = f^2(x_0)$$

....

Si osservi che mentre le iterazioni successive nella equazione malthusiana discreta si mantengono funzioni lineari nella equazioni logistica diventano polinomi di grado 2,4,6...

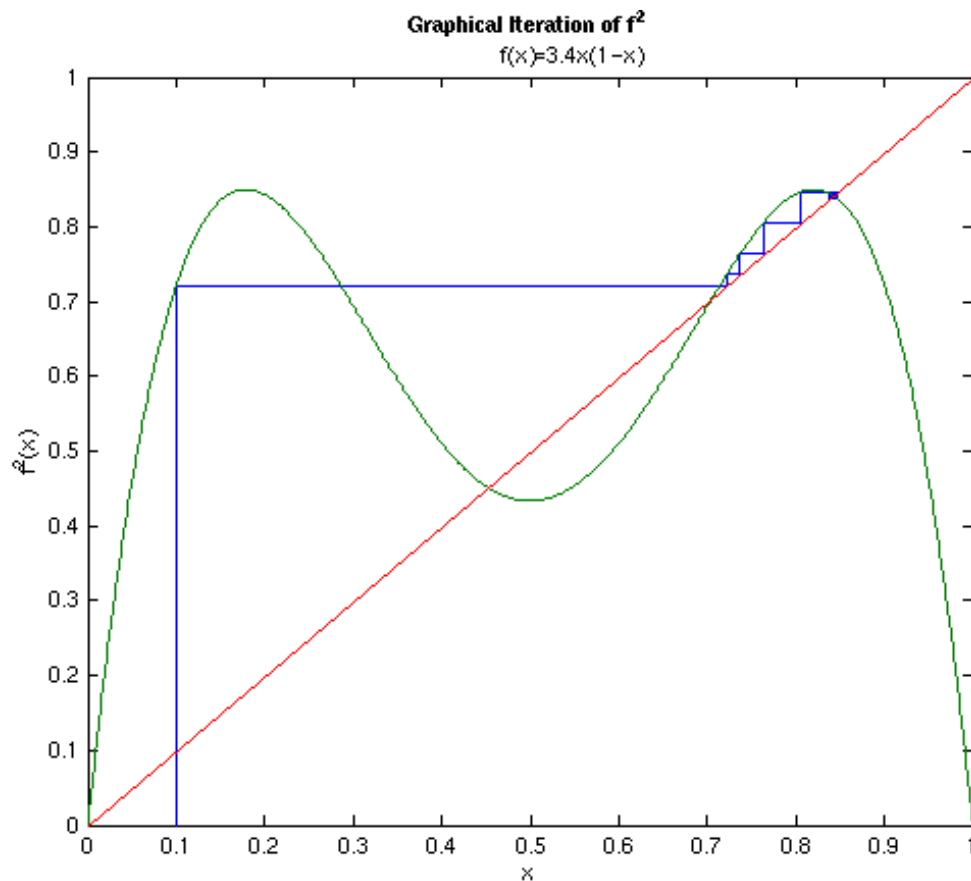
Se  $a$  è minore di 1 nelle successive iterate il punto di equilibrio è solo lo 0 mentre se  $a > 1$  i punti di equilibrio delle iterate successive “ si moltiplicano”.

Ad esempio l'iterata seconda  $f^2(x_t)$  è un polinomio di quarto grado e presenta due massimi ed un minimo all'interno di  $[0,1]$  e ci possono essere 4 punti di equilibrio, cioè oltre lo 0 altre tre intersezioni con la bisettrice.

L'espressione della iterata seconda a partire da  $x_t$  è data da:

$$(4) \quad x_{t+2} = f^2(x_t) = a[ax_t(1 - x_t)][1 - ax_t(1 - x_t)]$$

L'equazione  $f^2(x) = x$  con  $a = 3,4$  ha 4 radici vedi Fig. 2.5.



**Fig.2.5** I punti di equilibrio di  $f^2(x_t)$  sono 3,  $a=3,4$

### Punti di equilibrio dell'equazione logistica:

dalla equazione:  $f(x) = x$  si ha:

- 0 è sempre un punto di equilibrio ed è l'unico, se  $0 < a \leq 1$
- esiste il punto  $x^* = (a - 1)/a$ , oltre allo 0, se  $1 < a \leq 4$ .

Il coefficiente angolare della retta tangente a  $f(x)$  nel punto di equilibrio, che “caratterizza” il comportamento della soluzione in un intorno del punto di equilibrio, è dato da:

$$f'(0) = a$$

$$f'(x^*) = 2 - a.$$

Si hanno allora i seguenti comportamenti:

(I) Se  $a < 1$  esiste solo il punto di equilibrio 0 che è asintoticamente globalmente stabile cioè qualunque sia  $x_0$  le traiettorie sono “attratte da 0” e  $x_t$  tende a 0 decrescendo.

Inoltre:

(II) Se  $1 < a \leq 4$  ci sono due equilibri e si ha:

- se  $1 < a < 3$      $-1 < f'(x^*) < 1$ ,     $x^*$  è globalmente stabile attrattivo,
- se  $a = 3$      $f'(x^*) = -1$ ,    la convergenza a  $x^*$  è molto lenta
- se  $3 < a \leq 4$      $|f'(x^*)| > 1$ ,     $x^*$  è instabile

Si può verificare che per valori di poco superiori ad  $a$  es.  $a = 3,1$  o  $3,2$  esiste una soluzione periodica.

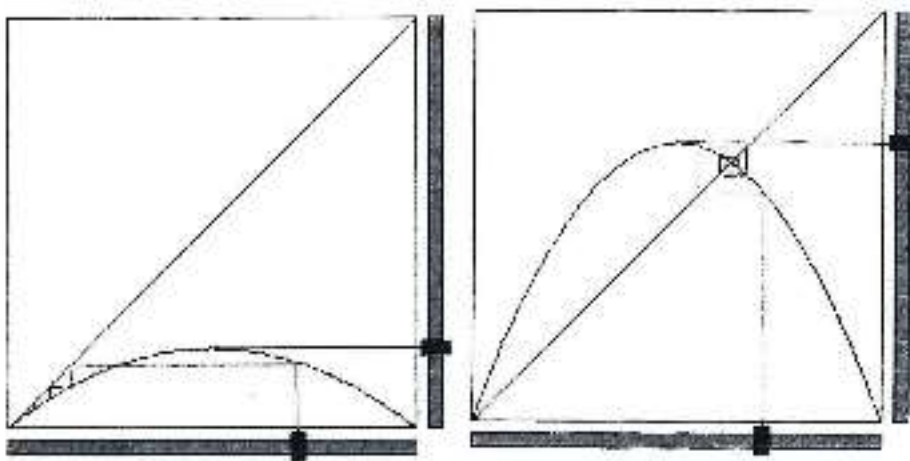
(III) Se  $3 < a \leq 4$  compare un’orbita periodica di periodo 2,  $x_{t+2} = x_t$  ha 4 soluzioni 2 sono 0 e  $x^*$ , i punti di equilibrio di  $f(x)$ , le altre 2 sono i punti della traiettoria periodica (in Fig.2.5 sono le intersezioni con i rami discendenti di  $f^2$ ).

(IV) Se  $3 < a < 1 + \sqrt{6} = 3,44949\dots$  l’orbita di periodo 2 è stabile

(V) Se  $a \geq 1 + \sqrt{6}$  il comportamento è molto complesso: ci sono orbite di periodi 4,8,16..., una cascata di orbite che raddoppia il periodo all'aumentare del valore  $a$  fino al comparire di un'orbita di periodo 3 per  $a = a^* = 1 + \sqrt{8} = 3,8284271\dots$  e per valori di  $a > a^*$  appare una **dinamica caotica: caos deterministico**.

I valori del parametro nei quali avviene il cambiamento del comportamento della soluzione si dicono valori di **biforcazione**.

Il comportamento qualitativo della soluzione al variare di  $a$  si può visualizzare con la procedura grafica avvalendosi di **Applets** interattivi sulla mappa logistica. Nelle Fig. 2.6 sono riportate immagini tratte dal sito <http://www.lboro.ac.uk/departments/ma/gallery/doubling/>



**Fig.2.6** A sinistra la funzione  $a(1 - x_t)x_t$ ,  $a < 1$ , l'origine è un punto attrattivo la soluzione tende a 0 decrescendo; a destra 0 è instabile e la soluzione tende all'equilibrio non nullo con oscillazioni smorzate.

---

**Prof. Carla Vettori**  
**Modelli matematici in Biologia – PLS 2014**



Altri siti dove è possibile utilizzare Applets sulla equazione logistica:

<http://hkumath.hku.hk/course/MATH0011/misc/cobwebbing/cobwebbing.html>

<http://brain.cc.kogakuin.ac.jp/~kanamaru/Chaos/e/Logits/>

inoltre il sito:

<http://mathworld.wolfram.com/LogisticMap.html>

Abbiamo considerato modelli discreti relativi a popolazioni che si riproducono in certi periodi. Per molte popolazioni le nascite e le morti avvengono in qualunque momento, come nella popolazione umana, quindi sono descrivibili con modelli a tempo continuo.

E' possibile usare modelli continui anche per popolazioni a riproduzione periodica quando ad esempio la vita media è molto più lunga dell'intervallo di tempo fra due riproduzioni.

Nel caso di popolazioni in cui le generazioni non si sovrappongono, cioè una generazione esiste quando le precedenti sono estinte, come avviene nelle popolazioni soggette a metamorfosi, diventa necessario l'uso di equazioni alle differenze per descriverne la dinamica ed il comportamento di tali popolazioni assume aspetti complessi. Modelli per questo tipo di popolazioni sono usati nella lotta contro gli insetti nocivi in Agricoltura.

---

**Prof. Carla Vettori**

***Modelli matematici in Biologia – PLS 2014***

---

L'equazione logistica discreta costituisce un paradigma tipico dei sistemi dinamici non lineari. Tali sistemi sono sensibili alle condizioni iniziali, cioè anche se si scelgono due punti vicini le soluzioni corrispondenti a tali condizioni iniziali nel tempo possono differire di molto: piccole variazioni iniziali possono produrre a lungo termine grandi variazioni.

Questi effetti si hanno nel campo della Fisica in particolare nella Meteorologia: Nel 1976 il meteorologo Edward Lorenz (1917-2008) fu il primo ad evidenziare questo fenomeno che è noto come “effetto farfalla” : *“ un battito d’ali di una farfalla in Brasile può creare un uragano in Texas”*. I sistemi complessi che si presentano in Fisica e in Biologia presentano sensibilità alle condizioni iniziali e comportamenti caotici .

[http://it.wikipedia.org/wiki/Sistema\\_complesso](http://it.wikipedia.org/wiki/Sistema_complesso)