

ALMA MATER STUDIORUM • UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI

Corso di Laurea Triennale in Matematica

MODELLI DI POPOLAZIONI STRUTTURATE PER ETÀ

Tesi di laurea in Biomatematica

Relatore:
Chiar.ma Prof.ssa
Vettori Carla

Presentata da:
Tini Giulia

Sessione II
Anno accademico 2010/11

Indice

Introduzione	i
1 Modelli continui in cui la popolazione è divisa in <i>adulti</i> e <i>giovani</i>	1
1.1 Adulti e giovani si contendono le stesse risorse. Costruzione del modello	2
1.1.1 Punti di equilibrio	4
1.1.2 Stabilità dei punti di equilibrio	5
1.2 Gli adulti si nutrono dei giovani. Costruzione del modello . . .	9
1.2.1 Punti di equilibrio	11
1.2.2 Stabilità dei punti di equilibrio	13
2 Modelli discreti in cui la popolazione è divisa in piú di due classi di età	17
2.1 Costruzione del modello	18
2.2 Stabilità del sistema	19
2.3 La balenottera azzurra	22
2.4 La cinciallegra	25
Bibliografia	31

Introduzione

Il matematico italiano Vito Volterra fu il primo a sviluppare i modelli di interazione tra piú popolazioni che convivono nello stesso territorio. Questo problema era sicuramente piú complesso dello studio di una sola popolazione, in quanto bisognava considerare sia il comportamento della singola specie sia le relazioni che intercorrono tra specie differenti. In un primo momento le popolazioni venivano considerate gruppi uniformi, composti cioè da individui con le stesse caratteristiche. Tuttavia con il tempo, i matematici e i biologi si accorsero di come questo non rappresentasse in modo esatto la realtà, in quanto caratteristiche diverse possono portare a differenti dinamiche. Questo è il caso del fattore età: considerandola, in certi casi i modelli di dinamica di una popolazione possono essere ricondotti a quelli relativi all'interazione tra piú specie.

Nella prima parte della tesi vengono esposti i primi modelli continui in cui la popolazione è suddivisa in due classi, giovani e adulti. Possiamo infatti notare che certi individui non possono avere figli, in quanto troppo giovani: questi contribuiscono alla crescita della popolazione in modo diverso rispetto a coloro che possono riprodursi. Suddividendo allora la popolazione in questo modo, e considerando la crescita globale come un'interazione tra i due gruppi, si ottiene un modello che si avvicina di piú alla realtà.

Nel secondo capitolo, si considerano modelli discreti che rappresentano ciò che avviene quando la popolazione si riproduce stagionalmente. Inoltre, non tutti gli adulti sono fertili allo stesso modo e non tutti gli individui vivono lo stesso numero di anni, mesi o unità di tempo. Queste considerazioni portano a suddividere la popolazione in piú gruppi, detti classi di età: all'interno di queste gli individui hanno stessa fertilità e stessa speranza di vita, in questo caso chi sopravvive a un istante di tempo t , all'istante $t + 1$ apparterrà alla classe successiva.

Capitolo 1

Modelli continui in cui la popolazione è divisa in *adulti* e *giovani*

Nella sua opera *La lotta per l'esistenza*, d'Ancona riprende alcuni modelli di popolazione già studiati da Volterra, sottolineando come l'età degli individui influenzi la dinamica e i rapporti intraspecifici della medesima popolazione.

Lo stesso Volterra, in un primo momento, aveva trascurato il fattore età poi, come sottolinea d'Ancona, ritenne necessario tenere conto delle differenze dovute alla diversa età degli individui, poiché variano la quantità di nutrimento di cui un individuo ha bisogno e la sua capacità riproduttiva.

D'Ancona riprende due modelli: quello in cui giovani e adulti della stessa specie si contendono le stesse risorse e quello in cui gli adulti si nutrono dei giovani. Vengono date alcune ipotesi valide in entrambe le situazioni:

1. La popolazione è divisa in *adulti*, individui che hanno raggiunto l'età per riprodursi, e *giovani*, individui che non possono ancora riprodursi;
2. I coefficienti di mortalità di adulti e giovani dipendono dal numero di individui dei due gruppi e sono quindi differenti;
3. Il coefficiente di natalità della popolazione, e quindi l'incremento dei giovani, è proporzionale al numero degli adulti;

4. Il numero di passaggi all'età adulta è proporzionale al numero dei giovani.

Queste ipotesi rappresentano in forma approssimativa ciò che avviene nella realtà. Infatti Volterra, per semplicità suppone che i giovani costituiscano un gruppo uniforme, mentre in natura spesso le cose si svolgono in modo più complesso: il numero dei giovani che passano nel gruppo degli adulti è proporzionale a quello degli individui che raggiungono l'età a cui avviene questo passaggio. Per essere più precisi bisognerebbe quindi suddividere i giovani in classi di età: discuteremo questo caso nel secondo capitolo.

1.1 Adulti e giovani si contendono le stesse risorse. Costruzione del modello

Consideriamo il primo dei due casi studiati da Volterra e d'Ancona. Poniamo:

N_1 = numero di adulti

N_2 = numero di giovani della popolazione.

Si può notare che il coefficiente di mortalità degli adulti è tanto più grande quanto minore è la quantità di cibo disponibile $\alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2$, cioè quanto più è grande il numero totale di individui $N_1 + N_2$. Inoltre poniamo il numero di passaggi all'età adulta in un'unità di tempo mN_2 , infatti dev'essere proporzionale al numero dei giovani.

La prima equazione, che indica l'incremento della popolazione adulta, è data allora da:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(-a - b[\alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2]) + mN_2$$

Analogamente, il coefficiente di mortalità dei giovani sarà $c + f(\alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2)$. Poniamo il numero delle nascite in un'unità di tempo qN_1 , poiché per ipotesi è proporzionale al numero di adulti.

Da questo si ricava la seconda equazione, che mostra l'incremento dei giovani:

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(-c - f[\alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2]) - mN_2 + qN_1$$

Otteniamo cosí il sistema

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(-a - b[\alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2]) + mN_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-c - f[\alpha_1 N_1 + \alpha_2 N_2]) - mN_2 + qN_1 \end{cases} \quad (1.1)$$

Per semplificare le notazioni poniamo:

$$\begin{aligned} a = a_1 & \quad b\alpha_1 = b_1 & \quad b\alpha_2 = c_1 \\ c = a_2 & \quad f\alpha_1 = c_2 & \quad f\alpha_2 = b_2 \end{aligned}$$

dove tutte queste sono costanti positive, ottenendo cosí:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(-a_1 - b_1 N_1 - c_1 N_2) + mN_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-a_2 - c_2 N_1 - b_2 N_2 - m) + qN_1 \end{cases} \quad (1.2)$$

Vediamo quindi che b_1 e b_2 sono i coefficienti di competizione intraspecifica, mentre c_1 e c_2 sono i coefficienti di competizione interspecifica.

Dalle equazioni si può osservare che, avendo posto N_1 il numero degli adulti e N_2 quello dei giovani, N_2 si immette su N_1 tramite il termine mN_2 , mentre N_2 compete con N_1 : abbiamo infatti supposto che giovani e adulti si contendono le stesse risorse.

Per vedere che sono equazioni di competizione controlliamo che i tassi di crescita relativi, senza tener conto delle immissioni, φ_1 e φ_2 siano decrescenti, cioè che valgano

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial N_2} < 0 \quad \frac{\partial \varphi_2}{\partial N_1} < 0$$

dove

$$\begin{aligned} \varphi_1 &= -a_1 - b_1 N_1 - c_1 N_2 \\ \varphi_2 &= -a_2 - c_2 N_1 - b_2 N_2 - m \end{aligned}$$

Calcolando le derivate parziali, vediamo che

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial N_2} = -c_1 < 0 \quad \frac{\partial \varphi_2}{\partial N_1} = -c_2 < 0$$

Un'altra osservazione che possiamo fare riguardo le equazioni (1.2) è che in assenza di una delle due popolazioni, l'altra ha una dinamica logistica.

Infatti se $N_2 = 0$, avremo che $\frac{dN_1}{dt} = N_1(-a_1 - b_1N_1)$, dove entrambi i coefficienti sono negativi: in assenza di N_2 , N_1 si estingue.

Allo stesso modo se $N_1 = 0$: $\frac{dN_2}{dt} = N_2(-a_2 - b_2N_2 - m)$, che rappresenta anch'essa una decrescita logistica.

1.1.1 Punti di equilibrio

Per trovare i punti di equilibrio del sistema, annulliamo i secondi membri delle equazioni che lo compongono:

$$\begin{cases} N_1(-a_1 - b_1N_1 - c_1N_2) + mN_2 = 0 \\ N_2(-a_2 - c_2N_1 - b_2N_2 - m) + qN_1 = 0 \end{cases} \quad (1.3)$$

Un punto di equilibrio si trova per $N_1 = N_2 = 0$, ed è l'origine $O = (0, 0)$.

Supponiamo ora $N_1, N_2 \neq 0$ e poniamo

$$\frac{N_2}{N_1} = x \quad \text{e} \quad \frac{b_1N_1 + c_1N_2}{b} = \frac{c_2N_1 + b_2N_2}{f} = \alpha_1N_1 + \alpha_2N_2 = y$$

Sostituendo ora x e y nelle equazioni del sistema (1.3), questo diventa:

$$\begin{cases} -a_1 - by + mx = 0 \\ -a_2 - m - fy + \frac{q}{x} = 0 \end{cases}$$

Ricavando ora la x da questo sistema, otteniamo:

$$\begin{cases} x = \frac{a_1 + by}{m} \\ a_2 + m + fy = \frac{qm}{a_1 + by} \end{cases} \implies (a_1 + by)(a_2 + m + fy) = mq$$

$$\implies bfy^2 + [a_1f + b(a_2 + m)]y + a_1(a_2 + m) - mq = 0 \quad (1.4)$$

Se ora ricaviamo y :

$$\begin{cases} y = \frac{mx - a_1}{b} \\ a_2 + m + \frac{f(mx - a_1)}{b} = \frac{q}{x} \end{cases}$$

$$\implies fmx^2 - [a_1f + (a_2 + m)b]x - qb = 0 \quad (1.5)$$

Poiché N_1 e N_2 devono essere positive perché rappresentano una quantità di individui, allora anche x e y devono essere positive, quindi consideriamo solo le soluzioni positive rispettivamente della (1.4) e della (1.5). In particolare quella della (1.4) esiste se e solo se il termine noto dell'equazione è negativo, cioè se:

$$a_1(a_2 + m) - mq < 0 \iff mq > a_1(a_2 + m) \quad (1.6)$$

Ricavando i valori di equilibrio per N_1 e N_2 , che denotiamo con N_1^* e N_2^* , si ottiene il punto di equilibrio del sistema (1.2):

$$N^* = (N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{by^*}{b_1 + c_1x^*}, \frac{by^*x^*}{b_1 + c_1x^*} \right)$$

dove x^* e y^* sono le soluzioni positive rispettivamente di (1.4) e (1.5).

1.1.2 Stabilità dei punti di equilibrio

Per determinare la stabilità dei punti di equilibrio $O = (0, 0)$ e $N^* = (N_1^*, N_2^*)$, consideriamo due metodi. Il primo è basato sul metodo di linearizzazione di un sistema non lineare di equazioni differenziali; il secondo è il procedimento originale, usato da Volterra e d'Ancona. Dallo studio che effettueremo, si può notare che i due metodi sono del tutto equivalenti.

Vediamo il metodo di linearizzazione.

Al sistema

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(-a_1 - b_1N_1 - c_1N_2) + mN_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-a_2 - c_2N_1 - b_2N_2 - m) + qN_1 \end{cases}$$

possiamo applicare questo metodo, infatti se chiamiamo

$$\begin{aligned} f_1(N_1, N_2) &= N_1(-a_1 - b_1N_1 - c_1N_2) + mN_2 \\ f_2(N_1, N_2) &= N_2(-a_2 - c_2N_1 - b_2N_2 - m) + qN_1 \end{aligned}$$

questi sono polinomi in N_1 e N_2 , quindi sono sviluppabili in serie di Taylor in un qualsiasi punto e quindi in particolare in un punto di equilibrio. Troviamo allora lo jacobiano del nostro sistema $J = [a_{i,j}]$ dove $a_{i,j} = \left(\frac{\partial f_i}{\partial N_j}\right)_{(N_1, N_2)}$.

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} &= -a_1 - 2b_1N_1 - c_1N_2 & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} &= -c_1N_1 + m \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} &= -c_2N_2 + q & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} &= -a_2 - c_2N_1 - 2b_2N_2 - m \end{aligned}$$

Allora lo jacobiano è:

$$J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} -a_1 - 2b_1N_1 - c_1N_2 & -c_1N_1 + m \\ -c_2N_2 + q & -a_2 - c_2N_1 - 2b_2N_2 - m \end{bmatrix}$$

Chiamiamo $N^* = (N_1^*, N_2^*)$ il punto di equilibrio del sistema. La stabilità di N^* dipende dalla natura e dal segno degli autovalori dello jacobiano calcolato nello stesso punto di equilibrio N^* , infatti la matrice jacobiana è allo stesso tempo la matrice completa del sistema linearizzato, che è dato dalle equazioni

$$\begin{cases} y_1' = a_{11}y_1 + a_{12}y_2 \\ y_2' = a_{21}y_1 + a_{22}y_2 \end{cases}$$

Gli autovalori del sistema linearizzato si trovano calcolando le soluzioni dell'equazione caratteristica

$$\lambda^2 - (a_{11} + a_{22})\lambda + a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} = 0 \quad \implies \quad \lambda^2 - \text{tr}(J) + \det(J) = 0$$

Inoltre poiché:

$$\Delta = (\text{tr}J)^2 - 4\det(J)$$

a seconda del segno assunto dalla traccia, dal determinante e dal discriminante possiamo ricavare informazioni sugli autovalori di $J(N^*)$.

Abbiamo che:

$$\text{tr}(J(N_1^*, N_2^*)) = a_{11} + a_{22} = -a_1 - 2b_1N_1^* - c_1N_2^* - a_2 - c_2N_1^* - 2b_2N_2^* - m < 0$$

e questo vale sempre poiché tutte le costanti considerate sono positive e anche N_1^* , N_2^* sono valori o positivi o nulli. Inoltre si ha:

$$\det(J(N_1^*, N_2^*)) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21} =$$

$$(-a_1 - 2b_1N_1^* - c_1N_2^*)(-a_2 - c_2N_1^* - 2b_2N_2^* - m) - (-c_1N_1^* + m)(-c_2N_2^* + q) =$$

$$mq + (a_1 + b_1N_1^* + c_1N_2^*)b_2N_2^* + (a_2 + m + c_2N_1^* + b_2N_2^*)b_1N_1^* - mq + mc_2N_2^* + qc_1N_1^* =$$

$$(a_1 + b_1N_1^* + c_1N_2^*)b_2N_2^* + (a_2 + m + c_2N_1^* + b_2N_2^*)b_1N_1^* + mc_2N_2^* + qc_1N_1^* > 0$$

Dai segni di traccia e determinante si vede che entrambi gli autovalori dello jacobiano nel punto di equilibrio sono a parte reale e negativi: N^* è asintoticamente stabile per il sistema linearizzato. Ora, per il teorema di linearizzazione, N^* è asintoticamente stabile anche per il sistema di partenza, quello non lineare.

Consideriamo ora il metodo utilizzato da Volterra.

Nel sistema (1.2) sostituiamo a N_1^* e N_2^* rispettivamente $N_1^* + n_1$ e $N_2^* + n_2$, dove n_1 e n_2 sono piccole oscillazioni e (N_1^*, N_2^*) è il punto di equilibrio non nullo. Otteniamo così il sistema lineare omogeneo di equazioni differenziali:

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} + n_1(a_1 + 2b_1N_1^* + c_1N_2^*) + n_2(c_1N_1^* - m) = 0 \\ \frac{dn_2}{dt} + n_1(c_2N_2^* - q) + n_2(a_2 + m + c_2N_1^* + 2b_2N_2^*) = 0 \end{cases}$$

La soluzione di questo sistema sarà $n^* = (n_1^*, n_2^*)$ dove $n_1^* = \nu_1 e^{\lambda t}$ e $n_2^* = \nu_2 e^{\lambda t}$. Sostituendo nel sistema questi valori otteniamo un sistema lineare e omogeneo nelle incognite ν_1 e ν_2 :

$$\begin{cases} \nu_1(\lambda + a_1 + 2b_1N_1^* + c_1N_2^*) + \nu_2(c_1N_1^* - m) = 0 \\ \nu_1(c_2N_2^* - q) + \nu_2(\lambda + a_2 + m + c_2N_1^* + 2b_2N_2^*) = 0 \end{cases}$$

Per trovare la soluzione non nulla del sistema, imponiamo che il determinante della matrice incompleta sia nullo:

$$\begin{vmatrix} \lambda + a_1 + 2b_1N_1^* + c_1N_2^* & c_1N_1^* - m \\ c_2N_2^* - q & \lambda + a_2 + m + c_2N_1^* + 2b_2N_2^* \end{vmatrix} = 0 \quad \Rightarrow$$

$$\lambda^2 + (a_1 + 2b_1N_1^* + c_1N_2^* + a_2 + c_2N_1^* + 2b_2N_2^* + m)\lambda + \quad (1.7)$$

$$+(a_1 + 2b_1N_1^* + c_1N_2^*)(a_2 + c_2N_1^* + 2b_2N_2^* + m) - (-c_1N_1^* + m)(-c_2N_2^* + q) = 0$$

In questo metodo la stabilità del punto di equilibrio è dato dalla natura delle soluzioni del sistema: dovremmo studiare le soluzioni dell'equazione (1.7). Possiamo però notare che la matrice incompleta è la stessa calcolata per trovare l'equazione caratteristica dello jacobiano, e la (1.7) è proprio l'equazione caratteristica calcolata con la linearizzazione.

Allora le soluzioni di (1.7) sono reali e negative, e la stabilità è la stessa del metodo precedente.

Consideriamo ora il punto di equilibrio $O = (0, 0)$ e calcoliamone la stabilità con il metodo di linearizzazione.

Lo jacobiano in O è: $J(0, 0) = \begin{bmatrix} -a_1 & m \\ -q & -a_2 - m \end{bmatrix}$

e il sistema linearizzato che si trova è:

$$\begin{cases} y_1' = a_1y_1 + my_2 \\ y_2' = qy_1 + (-a_2 - m)y_2 \end{cases}$$

Quindi si ha:

$$tr(J(O)) = -a_1 - a_2 - m < 0 \quad \text{sempre}$$

$$det(J(O)) = a_1(a_2 + m) - mq$$

Per l'esistenza del punto di equilibrio $N^* = (N_1^*, N_2^*)$, avevamo posto la condizione (1.6), cioè

$$a_1(a_2 + m) - mq < 0$$

Quindi

$$\det(J(O)) > 0 \iff a_1(a_2 + m) > mq \iff \nexists N^*$$

Da questo si deduce che O è punto asintoticamente stabile se e solo se non esiste N^* .

Viceversa, se esiste N^* allora si ha che:

$$a_1(a_2 + m) - mq < 0 \iff \det(J(O)) < 0$$

e in questo caso O è un punto di sella per il sistema linearizzato e di conseguenza per il sistema di partenza.

Nel caso in cui O sia asintoticamente stabile, possiamo considerare il discriminante:

$$\begin{aligned} \Delta &= [\operatorname{tr}(J(O))]^2 - 4\det(J(O)) = (a_1 + a_2 + m)^2 - 4a_1(a_2 + m) + 4mq = \\ &= (-a_1 + a_2 + m)^2 + 4mq > 0 \end{aligned}$$

$\implies O$ è un nodo stabile.

Dal teorema di linearizzazione, abbiamo che O è nodo asintoticamente stabile anche per il sistema di partenza, e in questo caso si ha l'estinzione di entrambe le popolazioni.

Abbiamo allora provato, con entrambi i metodi, che il punto di equilibrio non nullo, se esiste, è asintoticamente stabile. Nel caso in cui non esista si ha invece l'estinzione delle popolazioni. Possiamo allora concludere che questo modello non ammette soluzioni periodiche in quanto i punti di equilibrio sono asintoticamente stabili.

1.2 Gli adulti si nutrono dei giovani. Costruzione del modello

Consideriamo ora il secondo caso, quello in cui gli adulti divorano i giovani della loro stessa specie. Per studiarlo poniamo, come già abbiamo fatto

per il primo caso:

N_1 = numero degli adulti della popolazione;

N_2 = numero dei giovani.

In questo caso si ha che se aumentano i giovani aumenta la quantità di cibo per gli adulti: diminuisce il coefficiente di mortalità di questi ultimi che è $a_1 - c_1N_2$.

Inoltre l'aumento del numero degli adulti dato dal passaggio dei giovani allo stato adulto è dato dal coefficiente mN_2 , come nel primo caso. Allora la prima equazione del sistema, che indica l'aumento della popolazione adulta è:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(-a_1 + c_1N_2) + mN_2$$

Per trovare la seconda equazione invece, osserviamo che il coefficiente di mortalità dei giovani cresce, e diventa $a_2 + c_2N_1$. Inoltre c'è un aumento qN_1 del numero dei giovani dovuto alle nascite e una diminuzione del numero in virtù del passaggio all'età adulta, mN_2 , come nel caso precedente. Quindi la seconda equazione, che descrive la dinamica della popolazione giovane è:

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(-a_2 - c_2N_1) + qN_1 - mN_2$$

Tutte le costanti considerate sono positive, abbiamo dunque il sistema

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(-a_1 + c_1N_2) + mN_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-a_2 - m - c_2N_1) + qN_1 \end{cases} \quad (1.8)$$

Anche in questo secondo caso, la popolazione giovane si immette su quella adulta: lo si vede dall'aumento causato a N_1 dal termine mN_2 .

Consideriamo ora i tassi di crescita relativi, sempre senza considerare le immissioni date da mN_2 e qN_1 :

$$\begin{aligned} \varphi_1 &= -a_1 + c_1N_2 \\ \varphi_2 &= -a_2 - m - c_2N_1 \end{aligned}$$

Essendo:

$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial N_2} = c_1 > 0 \quad \frac{\partial \varphi_2}{\partial N_1} = -c_2 < 0 \quad \text{perché } c_1 > 0 \text{ e } c_2 > 0$$

il sistema (1.8) è un sistema di equazioni analogo a quello classico predatore-predatore di Lotka-Volterra. In particolare N_2 è la preda, perché al crescere di N_1 cala, mentre N_1 è il predatore, favorito dall'aumentare di N_2 .

Osserviamo ora il comportamento delle due popolazioni nel caso una delle due sia nulla.

Poniamo $N_2 = 0$. Allora $\frac{dN_1}{dt} = -a_1 N_1$. Abbiamo che il predatore decresce esponenzialmente quando la preda è estinta.

Prendiamo ora $N_1 = 0$. Si ha che $\frac{dN_2}{dt} = (-a_2 - m)N_2$. Quindi anche la popolazione giovane decresce esponenzialmente in assenza del predatore N_1 : questo avviene perché N_1 e N_2 non solo sono legati dal rapporto predatore-predatore, ma anche da quello giovani-adulti. Perciò se non ci sono adulti in grado di riprodursi, non possono esserci nemmeno i giovani.

1.2.1 Punti di equilibrio

Calcoliamo ora i punti di equilibrio del sistema (1.8), annullando i secondi membri delle due equazioni:

$$\begin{cases} N_1(-a_1 + c_1 N_2) + m N_2 = 0 \\ N_2(-a_2 - m - c_2 N_1) + q N_1 = 0 \end{cases} \quad (1.9)$$

Un punto di equilibrio si trova per $N_1 = N_2 = 0$, cioè nell'origine.

Supponiamo ora $N_1, N_2 \neq 0$ e poniamo

$$\frac{N_2}{N_1} = x$$

Sostituendo ora x nelle nostre equazioni otteniamo:

$$\begin{cases} -a_1 + c_1 N_2 + m x = 0 \\ -a_2 - c_2 N_1 - m + \frac{q}{x} = 0 \end{cases} \implies \begin{cases} c_1 N_2 = a_1 - m x \\ c_2 N_1 = -a_2 - m + \frac{q}{x} \end{cases} \quad (1.10)$$

Dividiamo ora la prima equazione per la seconda membro a membro:

$$\frac{c_1}{c_2}x = \frac{a_1 - mx}{-a_2 - m + \frac{q}{x}}$$

Da qui possiamo ricavare x :

$$\begin{aligned} \frac{c_1}{c_2}x - \frac{a_1 - mx}{-a_2x - mx + q}x &= 0 \quad \implies \quad x\left(\frac{c_1}{c_2} - \frac{a_1 - mx}{-a_2x - mx + q}\right) = 0 \\ \implies x = 0 \quad \text{oppure} \quad c_1(-a_2x - mx + q) - c_2(a_1 - mx) &= 0 \\ \implies x(-a_2c_1 - mc_1 + mc_2) &= c_2a_1 - c_1q \\ \implies x = \frac{c_2a_1 - c_1q}{-a_2c_1 - mc_1 + mc_2} \end{aligned}$$

Ora, dal sistema (1.10) ricaviamo i valori di equilibrio N_1^* e N_2^* nel caso $x \neq 0$:

$$\begin{aligned} N_1^* &= \frac{-a_2 - m + \frac{q}{x}}{c_2} = \frac{(-a_2 - m)x + q}{c_2x} = \frac{-(a_2 + m)\frac{c_2a_1 - c_1q}{c_2m - a_2c_1 - mc_1} + q}{c_2\left(\frac{c_2a_1 - c_1q}{c_2m - a_2c_1 - mc_1}\right)} = \\ &= \frac{mq - a_1a_2 - ma_1}{c_2a_1 - c_1q} \\ N_2^* &= \frac{a_1 - mx}{c_1} = \frac{a_1 - m\left(\frac{c_2a_1 - c_1q}{c_2m - a_2c_1 - mc_1}\right)}{c_1} = \frac{mq - a_1a_2 - ma_1}{c_2m - a_2c_1 - mc_1} \end{aligned}$$

Poiché N_1^* e N_2^* devono essere positivi, devono valere contemporaneamente o le condizioni

$$\text{A) } \begin{cases} mq - a_1a_2 - ma_1 > 0 \\ c_2a_1 - c_1q > 0 \\ c_2m - a_2c_1 - mc_1 > 0 \end{cases}$$

oppure le condizioni

$$\text{B) } \begin{cases} mq - a_1a_2 - ma_1 < 0 \\ c_2a_1 - c_1q < 0 \\ c_2m - a_2c_1 - mc_1 < 0 \end{cases}$$

Allora i punti di equilibrio per il nostro sistema sono $O = (0, 0)$ e $N^* = (N_1^*, N_2^*) = \left(\frac{mq - a_1a_2 - ma_1}{c_2a_1 - c_1q}, \frac{mq - a_1a_2 - ma_1}{c_2m - a_2c_1 - mc_1} \right)$.

1.2.2 Stabilità dei punti di equilibrio

Vediamo la stabilità dei punti di equilibrio del sistema (1.8) con il metodo di linearizzazione. Possiamo applicare questo metodo al sistema

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(-a_1 + c_1N_2) + mN_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(-a_2 - m - c_2N_1) + qN_1 \end{cases}$$

Infatti poniamo

$$\begin{aligned} f_1(N_1, N_2) &= N_1(-a_1 + c_1N_2) + mN_2 \\ f_2(N_1, N_2) &= N_2(-a_2 - m - c_2N_1) + qN_1 \end{aligned}$$

analogamente al paragrafo **1.1.2**.

Calcoliamo le derivate parziali di f_1 e f_2 nel punto di equilibrio non nullo $N^* = (N_1^*, N_2^*)$:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial N_1} &= -a_1 + c_1N_2^* & \frac{\partial f_1}{\partial N_2} &= c_1N_1^* + m \\ \frac{\partial f_2}{\partial N_1} &= -c_2N_2^* + q & \frac{\partial f_2}{\partial N_2} &= -a_2 - c_2N_1^* - m \end{aligned}$$

Lo jacobiano sarà dato allora da $J = [a_{i,j}]$ dove $a_{i,j} = \left(\frac{\partial f_i}{\partial N_j} \right)_{(N_1^*, N_2^*)}$:

$$J(N_1^*, N_2^*) = \begin{bmatrix} -a_1 + c_1N_2^* & c_1N_1^* + m \\ -c_2N_2^* + q & -a_2 - c_2N_1^* - m \end{bmatrix}$$

Il sistema linearizzato ottenuto dal sistema di partenza, che era non lineare è:

$$\begin{cases} y_1' = (-a_1 + c_1N_2^*)y_1 + (c_1N_1^* + m)y_2 \\ y_2' = (-c_2N_2^* + q)y_1 + (-a_2 - c_2N_1^* - m)y_2 \end{cases}$$

Per trovare la stabilità di N^* , calcoliamo gli autovalori dello jacobiano.

L'equazione caratteristica è data da $\lambda^2 - tr(J)\lambda + det(J) = 0$. Abbiamo che

- $tr(J(N_1^*, N_2^*)) = -(a_1 - c_1 N_2^* + a_2 + c_2 N_1^* + m)$;
- $det(J(N_1^*, N_2^*)) = (a_1 - c_1 N_2^*)(a_2 + c_2 N_1^* + m) + (c_1 N_1^* + m)(c_2 N_2^* - q)$

Per calcolare i segni di queste quantità, prima di tutto sommiamo membro a membro le equazioni del sistema (1.10), otteniamo:

$$\begin{aligned} -a_1 + c_1 N_2^* + mx - a_2 - c_2 N_1^* - m + \frac{q}{x} &= 0 \\ \Rightarrow a_1 + a_2 + m - c_1 N_2^* + c_2 N_1^* &= mx + \frac{q}{x} \end{aligned}$$

Ora, considerando le equazioni del sistema (1.10) scritte come $\begin{cases} a_1 - c_1 N_2^* = mx \\ c_2 N_1^* + a_2 + m = \frac{q}{x} \end{cases}$ e moltiplicandole membro a membro, otteniamo:

$$(a_1 - c_1 N_2^*)(a_2 + c_2 N_1^* + m) = mq$$

Sostituendola ora nell'equazione caratteristica, si ha:

$$\lambda^2 + \lambda\left(mx + \frac{q}{x}\right) + mq + (c_1 N_1^* + m)(c_2 N_2^* - q) = 0$$

Inoltre dal sistema (1.9) abbiamo:

$$\begin{cases} (c_1 N_1^* + m)N_2^* = a_1 N_1^* \\ (-c_2 N_2^* + q)N_1^* = (a_2 + m)N_2^* \end{cases}$$

Moltiplicando le due equazioni membro a membro si ha:

$$\begin{aligned} (c_1 N_1^* + m)(-c_2 N_2^* + q)N_1^* N_2^* &= a_1(a_2 + m)N_1^* N_2^* \\ \Rightarrow (c_1 N_1^* + m)(c_2 N_2^* - q) &= -a_1(a_2 + m) \end{aligned}$$

Sostituendo anche questa quantità nell'equazione caratteristica dello jacobiano troviamo:

$$\lambda^2 + \lambda\left(mx + \frac{q}{x}\right) + mq - a_1(a_2 + m) = 0$$

Allora vediamo che la traccia è sempre negativa, mentre il determinante risulta uguale a $mq - a_1(a_2 + m)$. Per avere un punto di equilibrio asintoticamente stabile deve essere $det(J(N_1^*, N_2^*)) > 0$, e questo vale se e solo se

$mq > a_1(a_2 + m)$, e ciò soddisfa le condizioni A).

Viceversa, se $\det(J(N_1^*, N_2^*)) < 0$, cioè se $mq < a_1(a_2 + m)$, abbiamo un punto di sella, che otteniamo ponendo le condizioni B).

Per quanto riguarda il metodo utilizzato da Volterra, sostituiamo nel sistema (1.8) a N_1^* e N_2^* rispettivamente $N_1^* - n_1$ e $N_2^* - n_2$ dove n_1 e n_2 rappresentano piccole oscillazioni dallo stato di equilibrio del sistema, (N_1^*, N_2^*) . Otteniamo così il sistema:

$$\begin{cases} \frac{dn_1}{dt} + n_1(a_1 - c_1N_2^*) - n_2(c_1N_1^* + m) = 0 \\ \frac{dn_2}{dt} + n_1(c_2N_2^* - q) + n_2(a_2 + m + c_2N_1^*) = 0 \end{cases}$$

Questo è un sistema lineare omogeneo, e la soluzione che cerchiamo è nella forma $n^* = \nu e^{\lambda t} \Rightarrow (n_1^*, n_2^*) = (\nu_1 e^{\lambda t}, \nu_2 e^{\lambda t})$. Sostituendola nel sistema, ne otteniamo uno lineare omogeneo di due equazioni in due incognite, ν_1 e ν_2 :

$$\begin{cases} \nu_1(\lambda + a_1 - c_1N_2^*) + \nu_2(c_1N_1^* + m) = 0 \\ \nu_1(c_2N_2^* - q) + \nu_2(\lambda + a_2 + m + c_2N_1^*) = 0 \end{cases}$$

Poniamo il determinante della matrice incompleta del sistema uguale a zero:

$$\begin{vmatrix} \lambda + a_1 - c_1N_2^* & -(c_1N_1^* + m) \\ c_2N_2^* - q & \lambda + a_2 + m + c_2N_1^* \end{vmatrix} = 0$$

Quindi:

$$\lambda^2 + \lambda(a_2 + m + c_2N_1^* + a_1 - c_1N_2^*) + (a_1 - c_1N_2^*)(a_2 + m + c_2N_1^*) + (c_1N_1^* + m)(c_2N_2^* - q) = 0$$

Vediamo ora con il metodo di linearizzazione la stabilità del punto di equilibrio O .

Lo jacobiano, considerando $N_1, N_2 = 0$ diventa: $J(N_1, N_2) = \begin{bmatrix} -a_1 & m \\ q & -a_2 - m \end{bmatrix}$

Il sistema linearizzato, a sua volta, diventa:

$$\begin{cases} y_1' = -a_1y_1 + my_2 \\ y_2' = qy_1 + (-a_2 - m)y_2 \end{cases}$$

In questo caso particolare si ha:

$tr(J(O)) = -a_1 - a_2 - m < 0$ sempre poiché tutte le costanti sono positive

$det(J(O)) = a_1(a_2 + m) - mq$

Abbiamo che $det(J(O)) > 0 \iff mq < a_1(a_2 + m)$.

Quindi O è un punto di equilibrio stabile solo se sono soddisfatte le condizioni B), altrimenti il determinante sarebbe negativo e quindi O risulterebbe essere un punto di sella.

Capitolo 2

Modelli discreti in cui la popolazione è divisa in piú di due classi di età

Studiamo ora modelli di crescita in cui la popolazione non è piú divisa in due soli gruppi, ma in piú classi di età, validi nel caso in cui la popolazione, ad esempio, si riproduce solo in un certo periodo dell'anno.

In questi modelli consideriamo solo gli individui di sesso femminile della popolazione che vogliamo studiare. Consideriamo la durata media della vita delle femmine e dividiamola in n periodi di uguale durata, le *classi di età*. Se chiamiamo X_t la popolazione al tempo t , abbiamo che questa è rappresentata da un vettore di lunghezza n :

$$\mathbf{X}_t = [x_{1,t} \quad x_{2,t} \quad \dots \quad x_{n,t}]^T$$

dove $x_{i,t}$ rappresenta il numero di individui che fanno parte della i -esima classe al tempo t .

Se consideriamo come unità di misura per il tempo la lunghezza di uno dei periodi di uguale durata in cui abbiamo diviso il ciclo vitale della popolazione, vediamo che le classi di età non si sovrappongono. Infatti, chi della classe $x_{i,t}$ sopravvive, al tempo $t + 1$ passa alla classe successiva, cioè $x_{i+1,t+1}$. Il modello di crescita che troveremo sarà perciò discreto.

2.1 Costruzione del modello

Per costruire il modello dobbiamo quindi considerare:

1. la sopravvivenza delle femmine dalla classe i -esima al tempo t alla classe $(i+1)$ -esima al tempo $t + 1$, che indichiamo con σ_i ;
2. la fertilità della classe i -esima al tempo t , cioè il numero di nuovi nati che generano gli individui della i -esima classe, che indichiamo con f_i .

Il numero di equazioni che descrivono il modello è dunque pari a quello delle classi di età. La prima equazione rappresenta la dinamica dei nuovi nati. Questi sono i figli di individui che appartengono a tutte le classi di età, che sopravvivono fino al passaggio nella seconda classe. Il loro coefficiente di sopravvivenza è σ_0 , inoltre se $f_i x_{i,t}$ è il numero di nuovi nati della classe i -esima, la prima equazione diventa:

$$x_{1,t+1} = \sigma_0 f_1 x_{1,t} + \sigma_0 f_2 x_{2,t} + \dots + \sigma_0 f_n x_{n,t}$$

Tutte le altre equazioni, invece, rappresentano la sopravvivenza di una classe fino a quella successiva. Si ha:

$$x_{i,t+1} = \sigma_{i-1} x_{i-1,t} \quad \forall i = 2 \dots n$$

Otteniamo allora il sistema

$$\begin{cases} x_{1,t+1} = \sigma_0 f_1 x_{1,t} + \dots + \sigma_0 f_n x_{n,t} \\ x_{2,t+1} = \sigma_1 x_{1,t} \\ x_{3,t+1} = \sigma_2 x_{2,t} \\ \vdots \\ x_{n,t+1} = \sigma_{n-1} x_{n-1,t} \end{cases} \quad (2.1)$$

che rappresenta la dinamica della popolazione considerata.

I coefficienti di sopravvivenza e fertilità si ricavano dalle tabelle di vita, che raccolgono i dati relativi alla popolazione. Se chiamiamo $n(i)$ il numero di individui sopravvissuti fino a raggiungere l'età della classe i -esima, abbiamo che

$$\sigma_i = \frac{n(i+1)}{n(i)}$$

Se chiamiamo

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} \sigma_0 f_1 & \sigma_0 f_2 & \sigma_0 f_3 & \dots & \sigma_0 f_n \\ \sigma_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_2 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \sigma_{n-1} & 0 \end{bmatrix}$$

allora il sistema (2.1) può essere scritto in forma matriciale come:

$$\mathbf{X}_{t+1} = \mathbf{M} \cdot \mathbf{X}_t \quad (2.2)$$

dove la matrice \mathbf{M} è detta matrice di Leslie.

Possiamo notare che l'ultimo elemento di \mathbf{M} è nullo, se fosse diverso da zero l'ultima classe x_n conterrebbe tutti gli individui di età pari o superiore a quella di x_n . In questo secondo caso si considererebbe quindi anche la sopravvivenza della classe n-esima a se stessa, e l'ultima equazione sarebbe:

$$x_{n,t+1} = \sigma_{n-1} x_{n-1,t} + \sigma_n x_{n,t}$$

Se indichiamo con \mathbf{X}_0 la popolazione totale al tempo iniziale t_0 , applicando ricorsivamente la (2.2), possiamo notare che vale:

$$\begin{aligned} \mathbf{X}_1 &= \mathbf{M} \cdot \mathbf{X}_0 \\ \mathbf{X}_2 &= \mathbf{M} \cdot \mathbf{X}_1 = \mathbf{M}^2 \cdot \mathbf{X}_0 \\ &\vdots \\ \mathbf{X}_t &= \mathbf{M} \cdot \mathbf{X}_{t-1} = \mathbf{M} \cdot (\mathbf{M} \cdot \mathbf{X}_{t-2}) = \dots = \mathbf{M}^t \cdot \mathbf{X}_0 \end{aligned}$$

2.2 Stabilità del sistema

Leslie [8], dimostrò che si determina il numero di generazioni necessario per avere una struttura di età stabile, in cui le proporzioni di età non cambiano.

Quando si tratta un modello con struttura di età bisogna considerare due problemi di stabilità:

1. stabilità globale della popolazione;
2. stabilità delle classi, cioè come varia nel tempo la distribuzione degli individui nelle varie classi di età.

Per determinare la stabilità globale del sistema, bisogna calcolare gli autovalori della matrice di Leslie \mathbf{M} . Questi sono le soluzioni dell'equazione che si ricava ponendo $\det(\mathbf{M} - \lambda\mathbf{I}) = 0$, cioè:

$$\det \begin{bmatrix} \sigma_0 f_1 - \lambda & \sigma_0 f_2 & \sigma_0 f_3 & \dots & \sigma_0 f_n \\ \sigma_1 & -\lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_2 & -\lambda & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \sigma_{n-1} & -\lambda \end{bmatrix} = 0$$

Utilizzando la formula di Laplace per il calcolo del determinante, otteniamo:

$$\lambda^n - \lambda^{n-1} \sigma_0 f_1 - \lambda^{n-2} \sigma_0 \sigma_1 f_2 - \dots - (\sigma_0 \sigma_1 \sigma_2 \dots \sigma_{n-1}) f_n = 0 \quad (2.3)$$

Ora, ponendo $p_i = \sigma_0 \sigma_1 \dots \sigma_{i-1}$, otteniamo l'equazione caratteristica

$$\lambda^n - \lambda^{n-1} p_1 f_1 - \lambda^{n-2} p_2 f_2 - \dots - \lambda^{n-i} p_i f_i - \dots - p_n f_n = 0$$

Possiamo notare che gli autovalori, in quanto soluzioni di questa equazione, sono in funzione dei coefficienti di sopravvivenza e fertilità, quindi la stabilità dipenderà anch'essa dai parametri fissati dalle tabelle di vita.

Poiché tutti i coefficienti σ_i e f_i sono positivi o nulli, la matrice \mathbf{M} è non negativa. Inoltre, poiché esiste $N \in \mathbb{N}$ tale che $\mathbf{M}^N \geq 0$, possiamo applicare il teorema di Perron-Frobenius ¹ alla matrice di Leslie. Questo teorema ci permette di affermare che:

¹**Teorema di Perron-Frobenius**, da [9]

Se A è una matrice quadrata di ordine n non negativa, indecomponibile e primitiva allora A possiede un autovalore λ^* tale che:

- λ^* è un numero reale positivo;
- λ^* è il raggio spettrale di A ,
- λ^* è radice semplice del polinomio caratteristico.

Inoltre all'autovalore λ^* è possibile associare un autovettore x^* a componenti tutte dello stesso segno e non nulle.

- M ha un autovalore reale e positivo, λ_1 ;
- λ_1 è l'autovalore maggiore in modulo;
- l'autovettore ν corrispondente a λ_1 ha tutte le componenti positive.

Allora, da questo teorema, otteniamo che:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{X}_t = \lim_{t \rightarrow +\infty} M^t \cdot \mathbf{X}_0 = c\lambda_1^t \nu \quad \Rightarrow \quad X_t = c\lambda_1^t \nu \quad (2.4)$$

dove c è una costante che dipende dalle condizioni iniziali.

Il comportamento asintotico della popolazione dipende allora solamente dall'autovalore dominante λ_1 e dal corrispondente autovettore ν .

Poiché $\mathbf{X}_{t+1} = M \cdot \mathbf{X}_t = M^{t+1} \cdot \mathbf{X}_0$, da (2.4) si ha che:

$$\mathbf{X}_{t+1} = c\lambda_1^{t+1} \nu = \lambda_1(\lambda_1^t c\nu) = \lambda_1 \mathbf{X}_t \quad (2.5)$$

Quindi il comportamento asintotico della popolazione globale è una crescita geometrica, con un tasso di crescita pari all'autovalore della matrice di Leslie maggiore in modulo.

Da (2.5) abbiamo che la popolazione decresce e si estingue per $t \rightarrow +\infty$ se $0 < \lambda_1 < 1$, cresce se $\lambda_1 > 1$, è stazionaria se $\lambda_1 = 1$.

Asintoticamente la crescita nel tempo della popolazione globale e la distribuzione di età hanno comportamenti differenti.

Se facciamo il limite per $t \rightarrow +\infty$ del rapporto tra la stessa classe considerata in due istanti successivi e chiamiamo ν_i la i -esima componente dell'autovettore relativo a λ_1 abbiamo che:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{x_{i,t+1}}{x_{i,t}} = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{c\lambda_1^{t+1} \nu_i}{c\lambda_1^t \nu_i} = \lambda_1$$

e questa è dunque una quantità costante.

Se consideriamo ora il comportamento asintotico della distribuzione di età, quindi facciamo il limite per $t \rightarrow +\infty$ del rapporto tra due classi successive allo stesso istante, abbiamo che:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{x_{i,t}}{x_{i+1,t}} = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{c\lambda_1^t \nu_i}{c\lambda_1^t \nu_{i+1}} = \frac{\nu_i}{\nu_{i+1}}$$

Dal calcolo dell'autovettore relativo a λ_1 , vediamo che la i -esima componente di ν è proporzionale a $\frac{\sigma_0\sigma_1\cdots\sigma_{i-1}}{\lambda^i}$, e quindi abbiamo che

$$\frac{\nu_i}{\nu_{i+1}} = \frac{\frac{\sigma_0\cdots\sigma_{i-1}}{\lambda^i}}{\frac{\sigma_0\cdots\sigma_i}{\lambda^{i+1}}} = \frac{\lambda_1}{\sigma_i}$$

Possiamo considerare infine la distribuzione percentuale nelle varie classi di età, detta anche distribuzione stabile.

Poniamo $N_t = \sum x_{i,t}$, e chiamiamo $\pi_{i,t} = \frac{x_{i,t}}{N_t}$ la percentuale di individui appartenenti alla i -esima classe di età. Abbiamo che, qualunque sia la distribuzione di età iniziale, usando il risultato precedente, vale:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \pi_{i,t} = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{c\lambda_1^t \nu_i}{c\lambda_1^t} = \nu_i = C_1 \frac{\sigma_0\sigma_1\cdots\sigma_{i-1}}{\lambda^i}$$

La quantità al numeratore è la probabilità di sopravvivenza fino all'età i . La costante di proporzionalità C_1 , invece, si calcola ricordando che

$$\pi_{1,t} + \dots + \pi_{n,t} = 1.$$

I modelli di crescita strutturati in piú classi di età, possono essere utilizzati per studiare la dinamica di specie animali. Vediamo alcuni esempi di applicazione dei risultati ottenuti.

2.3 La balenottera azzurra

Nel 1972, Usher propose un modello di questo tipo per studiare la crescita della *balenottera azzurra*, infatti questa ha un ciclo riproduttivo di 2/3 anni, e i piccoli nascono sempre in inverno. Usher divise la popolazione in sei classi di età, con un intervallo temporale di un anno. La sesta classe, quindi, raccoglieva tutti gli individui con un'età maggiore o uguale a sei anni. Utilizzando tabelle di vita relative a dati rilevati negli anni '30, Usher calcolò:

$$\sigma_i = 0.87 \quad \forall i = 1 \dots 6$$

Inoltre dai dati raccolti trovò:

$$\sigma_0 f_1 = 0 \quad \sigma_0 f_2 = 0.11 \quad \sigma_0 f_3 = 0.25 \quad \sigma_0 f_4 = 0.285 \quad \sigma_0 f_5 = 0.285 \quad \sigma_0 f_6 = 0.256$$

Infine, poiché la sesta classe comprende tutti gli individui dai sei anni in poi, anche l'ultimo elemento della matrice di Leslie relativa al modello sarà diverso da zero:

$$\sigma_6 = 0.8$$

La matrice di Leslie costruita per questo modello è dunque:

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} 0 & 0.11 & 0.25 & 0.285 & 0.285 & 0.256 \\ 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0.8 \end{bmatrix}$$

Quindi, il sistema che rappresenta la dinamica della balenottera azzurra è:

$$\begin{cases} x_{1,t+1} = 0.11x_{2,t} + 0.25x_{3,t} + 0.285x_{4,t} + 0.285x_{5,t} + 0.256x_{6,t} \\ x_{2,t+1} = 0.87x_{1,t} \\ x_{3,t+1} = 0.87x_{2,t} \\ x_{4,t+1} = 0.87x_{3,t} \\ x_{5,t+1} = 0.87x_{4,t} \\ x_{6,t+1} = 0.87x_{5,t} + 0.8x_{6,t} \end{cases}$$

L'ultima equazione deriva dal fatto che se $\sigma_n \neq 0$, allora vale

$$x_{n,t+1} = \sigma_{n-1}x_{n-1,t} + \sigma_n x_{n,t}$$

Per calcolare la stabilità del modello, troviamo gli autovalori della matrice \mathbf{M} , utilizzando la (2.3). Gli autovalori saranno quindi le soluzioni di:

$$\lambda^6 - 0.11 \cdot 0.87 \cdot \lambda^4 - \dots - 0.285 \cdot (0.87)^4 \lambda - 0.256 \cdot (0.87)^5 = 0$$

Le soluzioni che si trovano sono:

$$\lambda_1 = 1.0380 \quad \lambda_{2,3} = -0.2692 \pm i0.2150 \quad \lambda_{4,5} = 0.0787 \pm i0.4070 \quad \lambda_6 = 0.1429$$

Si può notare che l'autovalore dominante è proprio $\lambda_1 = 1.0380$.

Poiché $\lambda_1 > 1$ la popolazione cresce nel tempo, con una dinamica:

$$\mathbf{X}_{t+1} = 1.0380\mathbf{X}_t \quad \text{per } t \rightarrow +\infty$$

Per ciò detto prima, $\lambda_1 = 1.0380$ è anche il rapporto tra la stessa classe considerata in due istanti successivi, sempre per $t \rightarrow +\infty$.

Infine possiamo calcolare il comportamento asintotico della distribuzione di età. Calcoliamo allora l'autovettore ν relativo a λ_1 : sappiamo che $M\nu = \lambda_1\nu$, quindi per trovare ν , cerchiamo la soluzione del sistema

$$(M - 1.0380I)\mathbf{X} = 0$$

$$\Rightarrow \begin{bmatrix} -1.0380 & 0.11 & 0.25 & 0.285 & 0.285 & 0.256 \\ 0.87 & -1.0380 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.87 & -1.0380 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.87 & -1.0380 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.87 & -1.0380 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.87 & -0.2380 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \\ x_4 \\ x_5 \\ x_6 \end{bmatrix} = 0$$

$$\Rightarrow \begin{cases} -1.0380x_1 + 0.11x_2 + 0.25x_3 + 0.285x_4 + 0.285x_5 + 0.256x_6 = 0 \\ 0.87x_1 - 1.0380x_2 = 0 \\ 0.87x_2 - 1.0380x_3 = 0 \\ 0.87x_3 - 1.0380x_4 = 0 \\ 0.87x_4 - 1.0380x_5 = 0 \\ 0.87x_5 - 0.2380x_6 = 0 \end{cases}$$

$$\Rightarrow \begin{cases} x_5 = \frac{0.2380}{0.87}x_6 \\ x_4 = 1.0380 \frac{0.2380}{(0.87)^2}x_6 \\ x_3 = (1.0380)^2 \frac{0.2380}{(0.87)^3}x_6 \\ x_2 = (1.0380)^3 \frac{0.2380}{(0.87)^4}x_6 \\ x_1 = (1.0380)^4 \frac{0.2380}{(0.87)^5}x_6 \end{cases}$$

Le x_i ottenute da questo sistema sono dunque le componenti dell'auto-vettore, rispettivamente $x_i = \nu_i \quad \forall i = 1 \dots 6$.

Possiamo ora verificare con i calcoli ciò detto nella parte teorica, cioè che se chiamiamo $l_i = \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{x_{i,t}}{x_{i+1,t}} = \frac{\nu_i}{\nu_{i+1}}$, allora abbiamo che $l_i = \frac{\lambda_1}{\sigma_i}$.

Prendiamo per esempio ν_1 e ν_2 . Otteniamo:

$$\frac{\nu_1}{\nu_2} = \frac{(1.0380)^4 \frac{0.2380}{(0.87)^5} x_6}{(1.0380)^3 \frac{0.2380}{(0.87)^4} x_6} = \frac{1.0380}{0.87} = \frac{\lambda_1}{\sigma_1}$$

La stessa cosa vale per gli altri l_i con $i = 2, 3, 4$. Dai calcoli si ottiene infatti:

$$l_2 = \frac{\nu_2}{\nu_3} = \frac{1.0380}{0.87} = \frac{\lambda_1}{\sigma_2}$$

$$l_3 = \frac{\nu_3}{\nu_4} = \frac{1.0380}{0.87} = \frac{\lambda_1}{\sigma_3}$$

$$l_4 = \frac{\nu_4}{\nu_5} = \frac{1.0380}{0.87} = \frac{\lambda_1}{\sigma_4}$$

Per quanto riguarda l_5 , invece, si ottiene che

$$l_5 = \frac{\nu_5}{\nu_6} = \frac{0.2380}{0.87}$$

Possiamo notare che questa quantità è diversa da $\frac{\lambda_1}{\sigma_5} = \frac{1.0380}{0.87}$. Questo succede perché la sesta classe raccoglie tutti gli individui di età maggiore o uguale a sei anni, poiché l'ultimo elemento della matrice di Leslie è diverso da zero: la distribuzione in classi è dunque differente dal caso in cui l'ultima classe comprende solo gli individui dell'ultima età.

2.4 La cinciallegra

Vediamo ora il modello con struttura in classi di età creato per la dinamica della cinciallegra.

Per creare questo modello si ipotizza che le cinciallegre si riproducano una volta all'anno, sempre in primavera, e che la loro vita media permetta di

formare sette classi di età.

I dati raccolti dagli zoologi possono essere riassunti in una tabella di vita che ci permetterà di ricavare i valori dei parametri necessari alla creazione del modello:

Classe di età	0	1	2	3	4	5	6	7
Individui sopravvissuti	1000	90	60	20	9	6	1	0
Fertilità	0	2.95	2.95	2.95	2.95	2.95	2.95	2.95

Da questa ricaviamo:

$$\sigma_0 = \frac{n_1}{n_0} = \frac{90}{1000} = 0.09 \quad \sigma_1 = \frac{n_2}{n_1} = \frac{60}{90} = 0.6667$$

$$\sigma_2 = \frac{n_3}{n_2} = \frac{20}{60} = 0.333 \quad \sigma_3 = \frac{n_4}{n_3} = \frac{9}{20} = 0.45$$

$$\sigma_4 = \frac{n_5}{n_4} = \frac{6}{9} = 0.6667 \quad \sigma_5 = \frac{n_6}{n_5} = \frac{1}{6} = 0.1667$$

$$\sigma_6 = 0 \quad \text{poiché } n_7 = 0$$

dove n_i rappresenta il numero di individui sopravvissuti della classe i -esima. Per costruire la matrice di Leslie, dobbiamo calcolare $\sigma_0 f_i \quad \forall i = 1 \dots 7$. Si ha:

$$\sigma_0 f_1 = 0 \quad \text{in quanto } f_1 = 0;$$

$$\sigma_0 f_j = 0.09 \cdot 2.95 = 0.2655 \quad \forall j = 2 \dots 7$$

Allora la matrice di Leslie è:

$$M = \begin{bmatrix} 0 & 0.2655 & 0.2655 & 0.2655 & 0.2655 & 0.2655 & 0.2655 \\ 0.6667 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3333 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.45 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.6667 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1667 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Otteniamo così che il sistema che esplicita il modello è dato da:

$$\begin{cases} x_{1,t+1} = 0.2655x_{2,t} + 0.2655x_{3,t} + 0.2655x_{4,t} + 0.2655x_{5,t} + 0.2655x_{6,t} + 0.2655x_{7,t} \\ x_{2,t+1} = 0.6667x_{1,t} \\ x_{3,t+1} = 0.3333x_{2,t} \\ x_{4,t+1} = 0.45x_{3,t} \\ x_{5,t+1} = 0.6667x_{4,t} \\ x_{6,t+1} = 0.1667x_{5,t} \\ x_{7,t+1} = 0 \end{cases}$$

Dall'ultima equazione si deduce che nessun individuo sopravvive alla settima classe. Questo ovviamente, dato che abbiamo supposto che la sesta classe contenga solo gli individui di sei anni e non anche quelli di età maggiore.

Possiamo ora considerare come matrice di Leslie la \mathbf{M} tolte l'ultima riga e l'ultima colonna. Il sistema corrispondente, si trasforma dunque in:

$$\begin{cases} x_{1,t+1} = 0.2655x_{2,t} + 0.2655x_{3,t} + 0.2655x_{4,t} + 0.2655x_{5,t} + 0.2655x_{6,t} \\ x_{2,t+1} = 0.6667x_{1,t} \\ x_{3,t+1} = 0.3333x_{2,t} \\ x_{4,t+1} = 0.45x_{3,t} \\ x_{5,t+1} = 0.6667x_{4,t} \\ x_{6,t+1} = 0.1667x_{5,t} \end{cases}$$

Calcoliamo gli autovalori di \mathbf{M} , sempre ricorrendo alla formula (2.3). Otteniamo l'equazione caratteristica:

$$\lambda^6 - (0.2655)(0.6667)\lambda^4 - \dots - (0.2655)(0.1667)(0.6667)^2(0.3333)(0.45) = 0$$

Le soluzioni di questa equazione e quindi gli autovalori della matrice sono:

$$\lambda_1 = 0.6446 \quad \lambda_{2,3} = 0.1107 \pm i0.3656 \quad \lambda_{4,5} = -0.3223 \pm i0.1943 \quad \lambda_6 = -0.2214$$

Possiamo notare che l'autovalore dominante è $\lambda_1 = 0.6446$. Questo è però minore di 1, e ciò ci dice che la popolazione tende a zero per $t \rightarrow +\infty$, cioè si estingue.

Infatti il comportamento asintotico del modello, e quindi la stabilità globale, è dato da $\frac{x_{i,t+1}}{x_{i,t}} = 0.6446$, quindi la popolazione al tempo $t + 1$ è minore di quella al tempo t . Se consideriamo un intervallo di tempo abbastanza lungo, questo porterà all'estinzione della specie.

Vediamo ora a che valori tende asintoticamente la distribuzione di età. Nell'esempio precedente abbiamo visto con i calcoli che i limiti per $t \rightarrow +\infty$ di $\frac{x_{i,t}}{x_{i+1,t}}$ valgono $\frac{\lambda_1}{\sigma_i} \quad \forall i = 1 \dots n$. Allora in questo caso vale:

$$l_1 = \frac{\lambda_1}{\sigma_1} = \frac{0.6446}{0.6667} = 0.9669$$

$$l_2 = \frac{\lambda_1}{\sigma_2} = \frac{0.6446}{0.333} = 1.9357$$

$$l_3 = \frac{\lambda_1}{\sigma_3} = \frac{0.6446}{0.45} = 1.4324$$

$$l_4 = \frac{\lambda_1}{\sigma_4} = \frac{0.6446}{0.6667} = 0.9669$$

$$l_5 = \frac{\lambda_1}{\sigma_5} = \frac{0.6446}{0.1667} = 3.8668$$

Consideriamo ora la distribuzione stabile, quindi le percentuali di individui per ogni classe di età:

$$\pi_1 = C_1 \frac{\sigma_0}{\lambda_1^0} = C_1 \frac{0.09}{1} = 0.09 \cdot C_1$$

$$\pi_2 = C_1 \frac{\sigma_0 \sigma_1}{\lambda_1} = C_1 \frac{0.09 \cdot 0.6667}{0.6446} = 0.0931 \cdot C_1$$

$$\pi_3 = C_1 \frac{\sigma_0 \sigma_1 \sigma_2}{\lambda_1^2} = C_1 \frac{0.09 \cdot 0.6667 \cdot 0.333}{(0.6446)^2} = 0.0481 \cdot C_1$$

$$\pi_4 = C_1 \frac{\sigma_0 \sigma_1 \sigma_2 \sigma_3}{\lambda_1^3} = C_1 \frac{0.09 \cdot 0.6667 \cdot 0.333 \cdot 0.45}{(0.6446)^3} = 0.0336 \cdot C_1$$

$$\pi_5 = C_1 \frac{\sigma_0 \sigma_1 \sigma_2 \sigma_3 \sigma_4}{\lambda_1^4} = C_1 \frac{0.09 \cdot (0.6667)^2 \cdot 0.333 \cdot 0.45}{(0.6446)^4} = 0.347 \cdot C_1$$

$$\pi_6 = C_1 \frac{\sigma_0 \sigma_1 \sigma_2 \sigma_3 \sigma_4 \sigma_5}{\lambda_1^5} = C_1 \frac{0.09 \cdot 0.6667 \cdot 0.333 \cdot 0.45 \cdot 0.1667}{1} = 0.009 \cdot C_1$$

Se sommiamo le quantità calcolate, otteniamo che:

$$\pi_1 + \pi_2 + \pi_3 + \pi_4 + \pi_5 + \pi_6 = 0.3085 \cdot C_1$$

Sappiamo inoltre che deve valere $\sum_{i=1}^6 \pi_i = 1$, quindi possiamo ricavare la costante C_1 :

$$0.3085 \cdot C_1 = 1 \quad \Rightarrow \quad C_1 = \frac{1}{0.3085} = 3.2415$$

Allora troviamo le percentuali, che sono:

$$\begin{aligned} \pi_1 &= 0.09 \cdot 3.2415 = 0.29 & \pi_2 &= 0.0931 \cdot 3.2415 = 0.30 \\ \pi_3 &= 0.0481 \cdot 3.2415 = 0.16 & \pi_4 &= 0.0336 \cdot 3.2415 = 0.11 \\ \pi_5 &= 0.0347 \cdot 3.2415 = 0.11 & \pi_6 &= 0.009 \cdot 3.2415 = 0.03 \end{aligned}$$

Possiamo infine osservare come il comportamento asintotico della popolazione globale sia dovuto ai dati iniziali: se supponiamo che le cinciallegre abbiano una fertilità maggiore, cioè che in un anno depongano un maggior numero di uova, la matrice di Leslie si costruisce ponendo:

$$f_1 = 0 \quad (\text{in quanto i neonati non depongono uova});$$

$$f_i = 10.416 \quad \forall i = 2 \dots 7$$

Con questi nuovi dati, la matrice di Leslie è:

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} 0 & 0.9374 & 0.9374 & 0.9374 & 0.9374 & 0.9374 \\ 0.6667 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3333 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.45 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.6667 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1667 & 0 \end{bmatrix}$$

I suoi autovalori sono:

$$\lambda_1 = 1.000 \quad \lambda_{2,3} = 0.1163 \pm i0.4069 \quad \lambda_{4,5} = -0.5000 \pm i0.0021 \quad \lambda_6 = -0.2326$$

L'autovalore dominante λ_1 è pari a 1. Per quanto detto precedentemente, la popolazione risulta in questo caso stazionaria, e dunque non tende più all'estinzione.

Bibliografia

- [1] Comincioli V., *Biomatematica*, 2006, Apogonline
- [2] D'Ancona U., *La lotta per l'esistenza*, Einaudi, 1942
- [3] Volterra V., d'Ancona U., *Les associations biologiques au point de vue mathématique*, Paris, Hermann, 1935
- [4] Braun M., *Differential Equations and Their Applications*, 3rd ed. Springer-Verlag, New York, 1979
- [5] Giusti E., *Popolazioni con struttura di età*, dispense dal sito web http://www.dsi.unifi.it/~giusti/LezioniELY/7_Leslie_ely.pdf
- [6] Casagrandi R., De Leo G., Gatto M., *101 problemi di ecologia*, Mc Graw-Hill, 2002
- [7] Casagrandi R., Gatto M., dispense del corso di ecologia 2003, dal sito web <http://olmo.elet.polimi.it/ecologia/dispense>
- [8] Leslie P.H., *On the use of matrices in certain population mathematics* in *Biometrika*, XXXIII, 1945
- [9] <http://math.ec.unipi.it/algebra/mdecom/matpar1.htm>