



SAPIENZA
UNIVERSITÀ DI ROMA

Modelli preda-predatore con strutture d'età

Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali
Laurea Triennale in Matematica

Etan Fiorentino
Matricola 1915336

Relatore
Dr. Giuseppe Visconti

Anno Accademico 2021/2022

Tesi discussa il 29/03/2023

di fronte a una commissione esaminatrice composta da:

Ansini, Buttà, Cammarota, D'Alessandro, Fiorenza, Garroni, Isopi (presidente)

Modelli preda-predatore con strutture d'età

Sapienza Università di Roma

© 2023 Etan Fiorentino. Tutti i diritti riservati

Questa tesi è stata composta con \LaTeX e la classe Sapthesis.

Email dell'autore: fiorentino.1915336@studenti.uniroma1.it

Dedicato al Prof. Maurizio Falcone

Indice

Introduzione	1
1 Il modello preda-predatore e le strutture d'età	3
1.1 Modello di Malthus ed equazione logistica	3
1.2 Il modello Lotka-Volterra	4
1.3 La matrice di Leslie	9
2 Il modello di Maynard Smith-Slatkin	13
2.1 Il modello di Bailey-Nicholson	13
2.2 La retroazione ritardata	15
2.3 Il modello Maynard Smith-Slatkin	16
2.4 Comportamento del modello su pochi anni	18
2.5 Prede limitate dall'ambiente	24
2.6 Comportamento del modello su molti anni	25
3 Il drago di Komodo: un modello differenziale	31
3.1 Una specie unica e multiforme	31
3.2 Il modello	33
3.3 Test sperimentali	35
4 Conclusioni	45
A Matrice_di_Leslie	47
B Maynard_Smith_Slatkin	49
C Komodo	51

Introduzione

L'ecologia è la scienza che studia l'interazione tra organismi e ambiente. Un ecosistema invece è l'insieme dato dall'unione di organismi con l'ambiente da loro abitato. Pertanto l'ecologia può essere definita come la scienza che studia gli ecosistemi. Da questa deriva la materia di cui si occupa il presente elaborato: l'ecologia matematica, ovvero lo studio di ecosistemi svolto mediante modelli matematici. La nascita di questa disciplina è dovuta ai matematici Alfred James Lotka, statunitense, e Vito Volterra, italiano, che giunsero separatamente alle stesse conclusioni e le pubblicarono rispettivamente nel 1925 [17] e nel 1926 [18]. A partire dal loro modello, che prende appunto il nome Lotka-Volterra, ne sono discesi nel corso dei decenni numerosi altri. Tutti questi modelli possono differire tra loro per varie caratteristiche: le assunzioni che vengono fatte sulle dinamiche in analisi o, ad esempio, il tipo di sistema matematico adottato. Il modello Lotka-Volterra si occupava di descrivere una semplice dinamica preda-predatore, ovvero si interrogava riguardo l'esistenza e la possibile formulazione matematica di un rapporto tra la densità di una certa specie in un determinato ambiente e la densità della specie da essa predata. Il sistema che ne derivò fissò le basi per un'enorme quantità di studi successivi su dinamiche tra specie prede e specie predatrici. Alcuni di questi si focalizzano sulla compresenza di predatori di specie diverse sullo stesso territorio e sulla competizione che ne deriva. Altri invece possono porsi l'obiettivo di comprendere i limiti sulle densità di determinati animali affinché l'ecosistema sopravviva.

Noi ci occuperemo di studiare alcune dinamiche preda-predatore introducendo delle semplici strutture d'età sulla specie dei predatori. Infatti in natura è difficile pensare che un animale esperto possa cacciare allo stesso modo di un individuo della stessa specie nato da pochi giorni o prossimo alla morte, quindi è logico pensare di poter studiare il predatore come l'insieme di diversi animali le cui dinamiche sono strettamente correlate tra loro. Tuttavia non esiste un solo modo di trattare questo argomento, sia da un punto di vista di approccio sia da uno matematico. Infatti per dividere in fasce di età una specie bisogna innanzitutto capire cosa sia una fascia di età: potrebbe essere un anno, ma potrebbe anche essere un periodo all'interno del quale il comportamento degli individui non cambia in modo interessante. Inoltre i sistemi preda-predatore si prestano a due scritture: una iterativa e una differenziale. In quella iterativa il sistema è descritto a tempo discreto e si indica il comportamento di una specie all'istante t in funzione di se stessa e delle altre ai tempi precedenti, mentre in quella differenziale il comportamento delle specie è ottenuto tramite equazioni differenziali, che analizzano la velocità di variazione delle popolazioni in esame. Le leggi che descrivono l'andamento di una specie sono dette leggi di evoluzione.

Nel presente elaborato ci poniamo l'obiettivo di presentare alcune dinamiche preda-predatore con strutture d'età sulla specie del predatore tramite tre diversi approcci. Nel primo capitolo partiremo dalla base di tutto, ovvero descriveremo il modello Lotka-Volterra, studiandone traiettorie descritte e punti di equilibrio. Una volta fatto ciò, procederemo introducendo una prima, generica e molto semplice struttura di età su una singola specie tramite la matrice di Leslie [4, 5] e studieremo il comportamento della dinamica al variare dei coefficienti nel caso in cui le classi di età considerate siano solo due.

Nel secondo capitolo presenteremo invece un vero modello comprendente una struttura di età sui predatori. Per farlo studieremo la dinamica iterativa ospite-parassita, o modello Bailey-Nicholson [5], e la inseriremo come legge di caccia all'interno del più ampio modello Maynard Smith-Slatkin [5], sempre iterativo, che avrà anche una dinamica estiva di riproduzione delle specie in esame e una divisione tra cuccioli e adulti dei predatori. In particolare su quest'ultimo sistema svolgeremo un'attenta analisi delle possibili situazioni descritte mediante test numerici.

Infine nel terzo capitolo tenteremo un approccio più originale. Infatti andremo a studiare la predazione dei draghi di Komodo sulle isole di Komodo e Rinca, dividendoli sempre in cuccioli e adulti, mediante l'utilizzo di un sistema differenziale. Nella dinamica andremo a considerare fattori realistici, quali l'abilità di rintracciare una preda dopo averla ferita a morte da parte dei draghi e la presenza di cannibalismo nella loro dieta. Anche in questo caso svolgeremo lo studio tramite test numerici significativi, ma contrariamente al capitolo precedente, ci baseremo su dati sperimentali per la realizzazione dei grafici. Sottolineiamo come il modello in analisi nel terzo capitolo non sia presente in altri volumi, in quanto verrà presentato per la prima volta nel presente elaborato.

I principali codici utilizzati per la realizzazione dei grafici sono riportati in appendice.

Capitolo 1

Il modello preda-predatore e le strutture d'età

In questo capitolo studieremo la più semplice delle dinamiche preda-predatore e, in seguito, introdurremo una prima idea di struttura d'età all'interno di una popolazione. Prima di entrare in discorsi in cui sono coinvolte più specie, conviene soffermarsi su alcune osservazioni importanti riguardo il singolo animale preso in esame. Questo sarà fondamentale per capire il processo logico e matematico seguito per creare il primo modello preda-predatore.

1.1 Modello di Malthus ed equazione logistica

Iniziamo prendendo come riferimento la specie della preda. Vogliamo dare un'espressione analitica che descriva il suo andamento demografico supponendo che:

- la popolazione sia isolata, ovvero non è soggetta né a predazione da parte di altre specie né a fenomeni di immigrazione ed emigrazione;
- gli individui che compongono la popolazione siano omogenei, ovvero non si considerano differenze in caratteristiche come sesso ed età;
- l'ambiente non evolva né a favore né a discapito della popolazione, ma le garantisca sempre il necessario per lo sviluppo.

La fornitura costante di nutrimento garantita dall'ambiente rende possibile schematizzare l'andamento di questa specie mediante un semplice **tasso di natalità**. Per non essere costretti a lavorare esclusivamente con numeri interi, studieremo la popolazione tramite la sua densità. Sia dunque $x(t)$ la densità delle prede per unità di area al tempo t ; quanto appena detto viene espresso in formule come

$$\dot{x}(t) = ax(t),$$

dove $\dot{x}(t)$ è la variazione della specie al tempo t e a è una costante positiva che rappresenta proprio il tasso di natalità. Osserviamo anche che $x(t)$ deve sempre rimanere non negativa, in quanto non avrebbe senso parlare di popolazioni negative. Imponendo una densità iniziale $x(0) = x_0$, si ottiene il **modello di Malthus**,

elaborato appunto da Thomas Robert Malthus nel 1798 [1]. Questo sistema ha come soluzione esplicita $x(t) = x_0 e^{at}$, tuttavia un andamento esponenziale in una popolazione è molto poco realistico.

Per limitare la crescita eccessiva del numero di individui, si introduce dunque una **soglia minima di sostentamento** σ_0 , sotto la quale la popolazione si estingue. Pertanto la nuova equazione avrà la seguente forma:

$$\dot{x}(t) = a(\sigma - \sigma_0)x(t),$$

dove σ è il **tasso di sostentamento attuale**. Per semplicità supponiamo σ costante. La soluzione di questo secondo sistema è $x(t) = x_0 e^{a(\sigma - \sigma_0)t}$, dalla quale osserviamo che se $\sigma < \sigma_0$, allora $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$.

Sicuramente questo modello è più accettabile rispetto al precedente di Malthus, tuttavia si basa su diversi parametri costanti nel tempo. È invece lecito aspettarsi che, ad esempio, il tasso di natalità possa dipendere da alcuni fattori che variano nel tempo, come la densità della popolazione stessa. Proviamo dunque ad imporre $a(t) = c(\eta - x(t))$ nel modello di Malthus. Così facendo si otterrà la seguente uguaglianza

$$\dot{x}(t) = c(\eta - x(t))x(t) = c\eta x(t) - cx(t)^2,$$

dove chiameremo $cx(t)^2$ **termine di attrito sociale** e dove η è la soglia minima di sostentamento. Questa formula prende il nome di **equazione logistica**.

Diamo adesso la prima definizione importante.

Definizione 1.1.1. *Dato il sistema dinamico*

$$\dot{x}(t) = F(x(t), t),$$

*il punto \bar{x} è un **punto di equilibrio** del sistema se $F(\bar{x}, t) = 0 \forall t \in \mathbb{R}$.*

Secondo questa definizione è facile osservare come, oltre all'equilibrio banale $\bar{x} = 0$, il punto $\bar{x} = \eta$ è un punto di equilibrio del sistema descritto dall'equazione logistica. In particolare se $x(t) < \eta$ allora $\dot{x}(t) > 0$ e quindi la densità di popolazione tenderà al valore η dal basso; al contrario, se $x(t) > \eta$ allora $\dot{x}(t) < 0$ e quindi la densità scenderà verso η dall'alto.

Un discorso analogo a quello appena fatto si potrebbe applicare al caso del predatore, sostituendo il tasso di natalità a con un **tasso di mortalità** b . Così facendo si otterrebbe

$$\dot{y}(t) = -by(t),$$

che vede sempre la specie estinguersi e pertanto è anche questa volta poco realistico. Per questa ragione è importante introdurre nella dinamica del predatore un termine che descriva le interazioni con le prede. Come vedremo questo termine sarà proporzionale proprio alla densità delle prede e a quella dei predatori stessi.

1.2 Il modello Lotka-Volterra

Il più elementare tra i modelli che coinvolgono sia le prede sia i predatori è il modello Lotka-Volterra. Come il modello di Malthus, anche questo si basa su alcune assunzioni di base che hanno lo scopo di semplificare e ridurre in numero le dinamiche da considerare. In particolare si suppone che:

- il sistema sia isolato, ovvero non esistono emigrazioni o immigrazioni né per le prede né per i predatori;
- gli individui di entrambe le specie siano omogenei;
- nell'ambiente le uniche specie presenti siano quella della preda e quella del predatore;
- i predatori si nutrano solamente delle prede di cui si occupa il sistema;
- l'ambiente non evolva e fornisca costantemente il nutrimento necessario alla sopravvivenza delle prede;
- il cibo consumato dal predatore nell'unità di tempo sia proporzionale al numero di incontri con le prede;
- non esista attrito sociale né tra le prede né tra i predatori.

Siano $x(t)$ e $y(t)$ le densità, rispettivamente delle prede e dei predatori, nell'unità di area al tempo t . Il sistema proposto da Lotka e Volterra è

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = (A - By(t))x(t) \\ \dot{y}(t) = (Cx(t) - D)y(t) \end{cases},$$

dove consideriamo A , B , C , e D costanti positive, e viene banalmente denominato **modello Lotka-Volterra** [1, 2]. I coefficienti A e B sono in linea con quanto detto al paragrafo precedente e sono rispettivamente il tasso di natalità delle prede e il tasso di mortalità dei predatori; gli altri due termini rappresentano l'interazione tra le due specie che, come anticipato, è proporzionale agli incontri tra le due, ovvero al prodotto $x(t)y(t)$.

Procediamo studiando eventuali punti di equilibrio (\bar{x}, \bar{y}) di questo sistema. Un primo punto di equilibrio è evidente ed è l'equilibrio banale $E_0 = (0, 0)$. Questo punto è poco interessante, in quanto in assenza prede e predatori non avrebbe senso studiarne le dinamiche. Tuttavia vale la pena osservare che annullando solo la prima variabile il moto lungo l'asse y converge a 0, mentre annullando solo la seconda il moto lungo l'asse x si allontana da 0. Questo comportamento conferma le osservazioni fatte durante il capitolo precedente. E_0 non è però l'unico punto di equilibrio di questo sistema. Infatti osservando i due termini nelle parentesi, notiamo come la scelta di $y(t) = \frac{A}{B}$ renda nulla la prima equazione, mentre $x(t) = \frac{D}{C}$ annulla la seconda. Possiamo quindi affermare che il punto

$$E_1 = \left(\frac{D}{C}, \frac{A}{B}\right)$$

è un punto di equilibrio del sistema. Ora non resta che studiare la natura dell'equilibrio di E_1 . In particolare ci chiediamo se una traiettoria passante per un punto $(x_0, y_0) \neq E_1$ venga o meno attratta dal punto E_1 . Per rispondere a questa domanda avremo bisogno di un ulteriore strumento.

Definizione 1.2.1. *Il punto di equilibrio \bar{x} di un sistema si dice **stabile** se $\forall \varepsilon > 0 \exists \delta > 0$ t.c. la soluzione del sistema con valore iniziale x risiede in un intorno di raggio ε di \bar{x} per ogni x appartenente ad un intorno di raggio δ di \bar{x} . Inoltre se la soluzione tende a \bar{x} per $t \rightarrow \infty$ il punto si dice **asintoticamente stabile**.*

Iniziamo facendo un semplice studio del segno delle due equazioni del sistema al variare di (x, y) tra i quattro quadranti separati dalle rette $x = \frac{D}{C}$ e $y = \frac{A}{B}$. Consideriamo un punto nel quadrante $\{x > \frac{D}{C}, y > \frac{A}{B}\}$. Sostituendo questo punto nel sistema otteniamo $\dot{x} < 0$ e $\dot{y} > 0$, quindi la traiettoria crescerà nelle ordinate al diminuire delle ascisse. Ripetendo questo semplice ragionamento sugli altri tre quadranti, deduciamo che la traiettoria gira intorno al punto E_1 . Inoltre l'insieme $\{x > 0, y > 0\}$ è invariante per la dinamica. Introduciamo adesso il criterio con cui studieremo il punto di equilibrio.

Definizione 1.2.2. *Si consideri il sistema dinamico*

$$\dot{x}(t) = f(x(t), t)$$

e sia x_0 un suo punto di equilibrio, con $f : U \times \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}$ continua e differenziabile con continuità rispetto a x e dove U è un intorno di x_0 . Una funzione scalare

$$H : U \rightarrow \mathbb{R}$$

è detta **funzione di Ljapunov** se

- $H(x) > 0 \forall x \neq 0$
- $H(x_0) = 0$
- $\dot{H}(x) \leq 0$.

Teorema 1.2.3 ([3]). **(Criterio di Ljapunov)** *Si consideri il sistema dinamico*

$$\dot{x}(t) = f(x(t), t)$$

e sia x_0 un suo punto di equilibrio. Se esiste una funzione di Ljapunov per questo punto, allora x_0 è un punto di equilibrio stabile.

L'obiettivo è quello di sfruttare il Criterio di Ljapunov per dimostrare il prossimo teorema.

Teorema 1.2.4 ([2]). *Il punto $E_1 = (\bar{x}, \bar{y})$ è un punto di equilibrio stabile del sistema Lotka-Volterra.*

Dimostrazione. Proviamo a definire una funzione di Ljapunov con un minimo in $E_1 = (\bar{x}, \bar{y})$. In particolare vogliamo una funzione

$$H : \mathbb{R}^{2+} \rightarrow \mathbb{R}$$

t.c.

1. $H(x(t), y(t)) > 0 \quad \forall (x(t), y(t)) \neq (\bar{x}, \bar{y})$
2. $H(\bar{x}, \bar{y}) = 0$
3. $\dot{H}(x(t), y(t)) \leq 0$.

Procediamo per costruzione cercando H nella forma $H(x(t), y(t)) = F(x(t)) + G(y(t))$.
Per il punto 3 imponiamo

$$\dot{H}(x(t), y(t)) = F'(x(t))\dot{x}(t) + G'(y(t))\dot{y}(t) \leq 0$$

dalla quale, passando dalla disuguaglianza all'uguaglianza con 0, si ottiene

$$F'(x(t))\dot{x}(t) = -G'(y(t))\dot{y}(t).$$

Separiamo dunque le variabili, arrivando all'equazione

$$\frac{x(t)F'(x(t))}{Cx(t) - D} = \frac{y(t)G'(y(t))}{By(t) - A}.$$

Imponendo entrambi i membri uguali a 1 possiamo integrare nel seguente modo:

$$\begin{cases} \frac{x(t)F'(x(t))}{Cx(t) - D} = 1 \\ \frac{y(t)G'(y(t))}{By(t) - A} = 1 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} \int F'(x(t))dx = \int C - \frac{D}{x(t)} dx \\ \int G'(y(t))dy = \int B - \frac{A}{y(t)} dy \end{cases},$$

da cui si arriva a scrivere

$$\begin{cases} F(x(t)) = Cx(t) - D \ln(x(t)) \\ G(y(t)) = By(t) - A \ln(y(t)) \end{cases}.$$

Da qui possiamo definire

$$H(x(t), y(t)) = Cx(t) - D \ln(x(t)) + By(t) - A \ln(y(t))$$

e per costruzione questa è una funzione di Ljapunov, pertanto per il Criterio di Ljapunov E_1 è un punto di equilibrio stabile del sistema. □

Questo significa che le traiettorie descritte dal modello gireranno attorno al punto E_1 senza mai toccarlo.

Per finire dimostriamo che le orbite del modello Lotka-Volterra sono chiuse.

Teorema 1.2.5 ([2]). *Ogni traiettoria del modello Lotka-Volterra è un'orbita chiusa, ad eccezione di E_1 e degli assi.*

Dimostrazione. Sia $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}^{2+}$ il punto iniziale della traiettoria diverso da E_1 , allora per lo studio preliminare svolto in precedenza sui segni di $\dot{x}(t)$ e $\dot{y}(t)$ possiamo affermare che $\exists \{t_n^+\}$ e $\{t_n^-\}$ due successioni tali che

$$\lim_{n \rightarrow \infty} t_n^+ = +\infty \quad e \quad \lim_{n \rightarrow \infty} t_n^- = -\infty,$$

e tali che le traiettorie uscenti da $z_0 := (x_0, y_0)$ generino due successioni monotone

$$\Phi_{t_n^+}(z_0) \text{ e } \Phi_{t_n^-}(z_0).$$

Siano $\Phi_{t_n^+}^+(z_0)$ e $\Phi_{t_n^-}^-(z_0)$ le intersezioni con la retta $x = \frac{D}{C}$. Essendo E_1 un punto di equilibrio stabile, queste due successioni sono monotone, allora ammettono limiti, che chiamiamo rispettivamente z_+ e z_- . Supponiamo per assurdo che z_0 non si trovi su un'orbita chiusa, quindi $z_+ \neq z_-$. Questo implicherebbe che uno e uno solo tra z_+ e z_- sia uguale a E_1 . Senza perdere di generalità supponiamo che si tratti di z_+ . Consideriamo ora la funzione H definita nel teorema precedente. Questa funzione è costante sulla traiettoria, pertanto $H(\Phi_{t_n^+}^+(z_0)) = H(\Phi_{t_n^-}^-(z_0)) = c$. Questo implica che

$$H(z_+) = H(z_-) = c,$$

con $c > \min(H)$. Tuttavia $H(z_+) = H(E_1) = \min(H)$, da cui risulta essere

$$\min(H) = c > \min(H),$$

che è chiaramente un assurdo. Pertanto z_0 appartiene ad un'orbita chiusa. \square

Quello di seguito è un grafico sovrapposto delle soluzioni dello stesso sistema Lotka-Volterra al variare del dato iniziale. Il sistema studiato è il seguente:

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = (0,25 - 0,01y(t))x(t) \\ \dot{y}(t) = (0,01x(t) - 1)y(t) \end{cases}.$$

I dati iniziali sono riportati nella legenda.

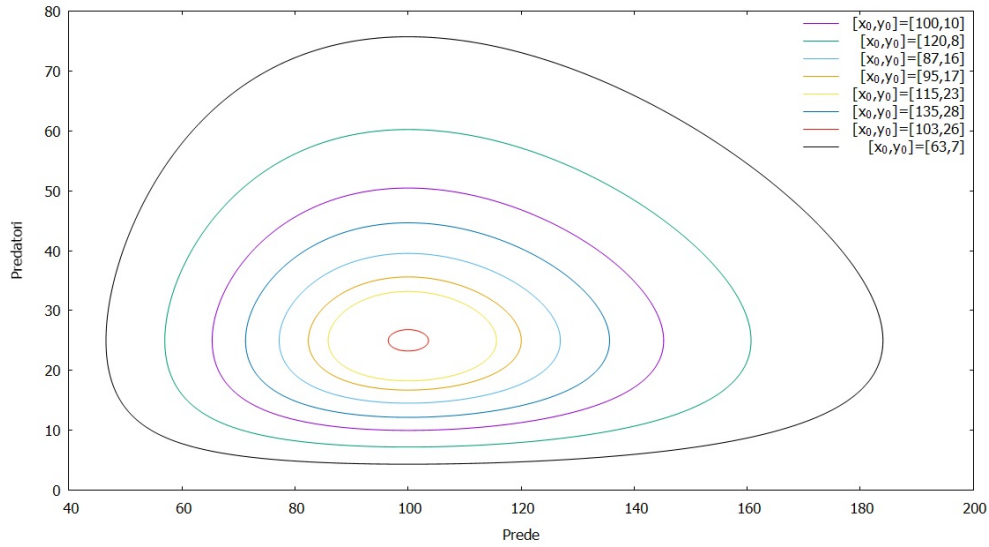


Grafico 1.1. Traiettorie del sistema Lotka-Volterra al variare del dato iniziale

Da questo grafico possiamo apprezzare maggiormente quanto analizzato in questa sezione: le orbite sono tutte chiuse e ruotano attorno al punto di equilibrio stabile $E_1 = (100, 25)$.

1.3 La matrice di Leslie

Il nostro obiettivo è studiare dei modelli preda-predatore realistici, tuttavia per poter costruire il modello Lotka-Volterra abbiamo dovuto fare delle semplificazioni della realtà. Queste hanno portato a un sistema semplice da studiare, ma molto poco applicabile a dinamiche realmente esistenti. Per poter ottenere dei modelli più efficaci, ciò che viene fatto è escludere una o più di queste semplificazioni. In questa sezione inizieremo ad escludere l'ipotesi di omogeneità degli individui nella specie dei predatori. In particolare considereremo le differenze di età tra gli individui. Dividere il predatore in classi di età non aggiunge solo un interesse matematico al sistema: infatti, volendo fare un esempio pratico, difficilmente potremmo aspettarci che un cucciolo di lupo, un lupo adulto e uno anziano possano cacciare allo stesso modo e riprodursi con lo stesso ritmo. Andiamo quindi a studiare un primo strumento che considera le fasce di età nello sviluppo di una popolazione.

Proprio come fatto con il modello di Malthus, anche in questo caso analizzeremo l'andamento di una sola popolazione, ignorando per adesso le dinamiche di caccia.

Come prima cosa discretizziamo in modo uniforme l'intervallo di tempo $[t_0, T]$ su cui verrà svolto lo studio. In questo modo potremo conoscere la popolazione dopo ogni intervallo di tempo Δt . Supponiamo ora che la popolazione sia suddivisa in m classi di età distinte e che dopo un intervallo di tempo Δt ognuna di queste sia passata all'età successiva e si sia riprodotta.

Per visualizzare meglio quanto appena detto supponiamo che $\Delta t = 1$ anno e che la specie si riproduca una volta all'anno. Così dopo ogni Δt gli individui che avevano k anni ne avranno $k + 1$. Indichiamo la popolazione al tempo $t = 0$ con il vettore

$$n_0 = \begin{pmatrix} n_{01} \\ n_{02} \\ \vdots \\ n_{0m} \end{pmatrix},$$

dove per ogni k il valore n_{0k} è il numero di individui appartenente alla classe k al tempo 0 e se $k < j$ allora i membri della classe k sono più giovani di quelli della classe j . Possiamo quindi dare una definizione.

Definizione 1.3.1 ([4, 5]). *Sia*

$$L = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \dots & F_{m-1} & F_m \\ P_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{m-1} & 0 \end{pmatrix},$$

dove gli F_k sono gli indici di fecondità all'età k , cioè il numero di figli che ogni individuo della classe k dà mediamente alla luce prima di passare alla successiva classe, e i P_k sono invece gli indici di sopravvivenza della classe k , cioè la probabilità che un individuo della classe k sopravviva fino alla classe successiva. Supponiamo che la matrice sia non negativa e che abbia coefficienti non tutti nulli solo nella prima riga e nella sottodiagonale. Questa matrice viene detta **matrice di Leslie**

(o anche *matrice di previsione della popolazione o matrice di transizione demografica*).

Tramite la matrice di Leslie possiamo quindi affermare che la popolazione al tempo $t = 1$ sarà

$$\begin{pmatrix} n_{11} \\ n_{12} \\ \vdots \\ \vdots \\ n_{1m} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \dots & F_{m-1} & F_m \\ P_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{m-1} & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} n_{01} \\ n_{02} \\ \vdots \\ \vdots \\ n_{0m} \end{pmatrix}.$$

Supponendo per semplicità che tutti i coefficienti che compongono L siano costanti al variare di t , possiamo sfruttare la formula ricorsiva

$$n_t = L \cdot n_{t-1}$$

per calcolare la popolazione al tempo t , ottenendo così la formula

$$n_t = L^t \cdot n_0.$$

In questo modo basterà conoscere i coefficienti di fecondità e di sopravvivenza della specie e la struttura iniziale della sua popolazione per sapere quanti individui comporranno ogni classe di età ad un qualunque tempo t . Sottoliniamo come, a fronte di un elevamento a potenza di una matrice, il vantaggio di un calcolo del genere sia evidente: infatti non dover conoscere la popolazione ad ogni tempo offre la possibilità di svolgere un calcolo diretto esclusivamente per i tempi che interessano lo studio.

Chiudiamo esponendo il caso della matrice di Leslie relativa ad una popolazione divisa in adulti e cuccioli. Essa è una matrice 2×2 in cui $F_1 = 0$, cioè i cuccioli non sono fertili, quindi

$$L = \begin{pmatrix} 0 & F_2 \\ P_1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Posto $z(t)$ il numero di cuccioli e $y(t)$ il numero di adulti al tempo t si ha

$$\begin{cases} z(t+1) = F_2 y(t) \\ y(t+1) = P_1 z(t) \end{cases}.$$

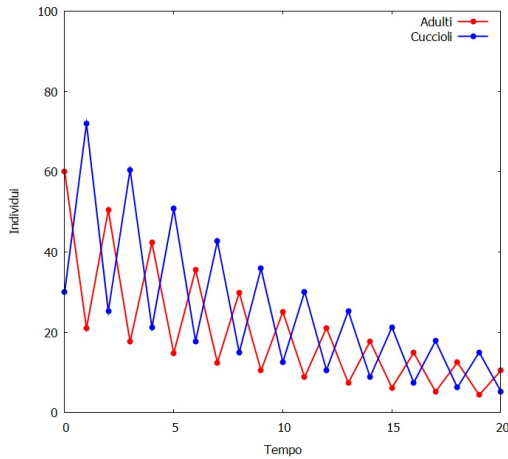
Questo modello rappresenta una popolazione che si riproduce una sola volta nella vita e poi muore, dunque è un modello che può essere applicato ad un numero limitato di specie, come alcune piante, insetti e anche alcuni uccelli. Riscrivendo le densità al tempo $t+1$ in funzione di quelle al tempo $t-1$ ci accorgiamo che il prodotto $F_2 P_1$ determina l'andamento complessivo della specie:

$$\begin{cases} z(t+1) = F_2 P_1 z(t-1) \\ y(t+1) = P_1 F_2 y(t-1) \end{cases}.$$

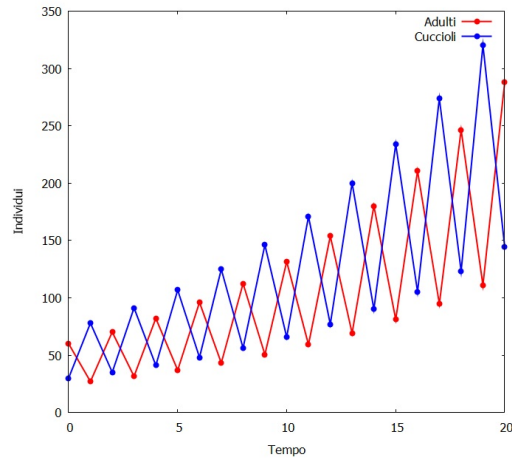
I tre grafici sottostanti, in cui sono state fissate le densità di adulti e cuccioli iniziali rispettivamente a 60 e 30, mostrano come l'andamento della specie sia molto

oscillatorio a causa del continuo cambio generazionale. I grafici differiscono a seconda della scelta di F_2 e P_1 : nel primo grafico in alto a sinistra $F_2 = 1.2$ e $P_1 = 0.7$, nel secondo in alto destra $F_2 = 1.3$ e $P_1 = 0.9$, mentre nell'ultimo $F_2 = 1.25$ e $P_1 = 0.8$. L'intervallo di tempo utilizzato è $[0, 20]$ con $\Delta t = 1$.

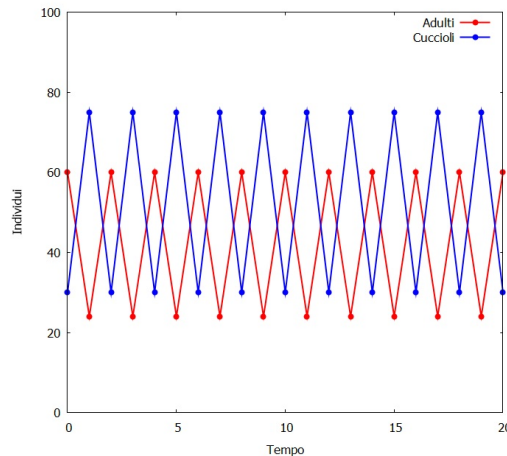
Grafici:



1.2 Popolazioni nel tempo per
 $F_2 = 1.2$ e $P_1 = 0.7$



1.3 Popolazioni nel tempo per
 $F_2 = 1.3$ e $P_1 = 0.9$



1.4 Popolazioni nel tempo per
 $F_2 = 1.25$ e $P_1 = 0.8$

Osserviamo che solo quando il prodotto $F_2 P_1$ è pari a 1 il valore medio degli individui delle due classi di età si mantiene costante. Nel primo caso il prodotto $F_2 P_1$ vale 0.84 e la scelta di tali coefficienti si può leggere nel seguente modo: ogni 10 individui mediamente ne muoiono 3 e ne nascono 2 ogni anno, pertanto andranno a diminuire in numero e le oscillazioni tenderanno ad appiattirsi. Specularmente nella seconda situazione $F_2 P_1$ vale 1.17 e ogni 10 individui mediamente ne muore 1 e ne nascono 3, facendo aumentare le densità e con queste l'ampiezza delle oscillazioni.

Capitolo 2

Il modello di Maynard Smith-Slatkin

Nel capitolo precedente abbiamo presentato degli esempi di sviluppo demografico di una singola specie e abbiamo sfruttato quanto appreso per studiare il modello preda-predatore di Lotka e Volterra. Dopodiché abbiamo introdotto il concetto di età in una popolazione. In questa sezione andremo quindi a mettere insieme queste nuove conoscenze per mostrare come una struttura di età possa essere inserita in un sistema preda-predatore. Per farlo ci serviremo del modello iterativo sviluppato da John Maynard Smith e Montgomery Slatkin [5], prendendone in esame sia la costruzione sia dei test numerici.

2.1 Il modello di Bailey-Nicholson

Il modello di Maynard Smith-Slatkin si fonda su quello ospite-parassita sviluppato da Victor Albert Bailey e Alexander John Nicholson durante gli anni '30 [5], pertanto spiegare questo secondo modello diventa il primo passo per poter comprendere il primo.

Lo studio prendeva in esame due specie, una ospite con densità $X(t)$ e una parassita con densità $Y(t)$. La dinamica da modellizzare è la seguente:

- i parassiti usano gli ospiti per deporvi le proprie uova, alla schiusa delle quali i nuovi nati iniziano a cibarsi dell'ospite;
- per ogni ospite infestato nasce un solo parassita;
- il parassita depone uova in tutti gli ospiti con cui entra in contatto fino a che l'individuo che sta parassitando è in vita;
- alla morte dell'ospite, non avendo più sostentamento, il parassita muore.

La matrice di Leslie 2×2 vista al capitolo precedente descriverebbe perfettamente l'andamento di tale specie parassita, in quanto si hanno solo uova e adulti. Gli adulti depongono uova secondo un indice F_2 , le uova non generano altri individui ($F_1 = 0$) e in tutti gli ospiti infettati cresce la nuova generazione, ovvero $P_1 = 1$, ottenendo la

matrice di Leslie

$$L = \begin{pmatrix} 0 & F_2 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Tuttavia in questo caso F_2 non è costante nel tempo, pertanto l'efficacia di uno strumento quale la matrice di Leslie viene meno.

Bisogna quindi utilizzare un approccio al problema diverso da quelli visti fino ad ora. Iniziamo discretizzando il tempo in modo tale che tra gli istanti t e $t + 1$ sia passata una generazione, cioè gli adulti al tempo t hanno deposto uova e queste sono diventate i parassiti adulti al tempo $t + 1$. Chiamando $P(Y(t))$ la probabilità che un ospite riesca a sfuggire ai parassiti durante l'intervallo di tempo $[t, t + 1]$, allora si può scrivere il seguente sistema iterativo:

$$\begin{cases} X(t + 1) = X(t)P(Y(t)) \\ Y(t + 1) = X(t)[1 - P(Y(t))] \end{cases}.$$

Ci aspettiamo inoltre che solo una porzione S di ospiti non muoia di vecchiaia o per altri fattori esterni e che essi si riproducano secondo un indice R , quindi il sistema diventa:

$$\begin{cases} X(t + 1) = RSX(t)P(Y(t)) \\ Y(t + 1) = RSX(t)[1 - P(Y(t))] \end{cases}.$$

Rimane da determinare $P(Y(t))$, la probabilità che un ospite non sia parassitato.

Siano a l'area di territorio esplorata da un parassita adulto e A l'area complessiva di tutto il territorio, allora la probabilità che l'ospite non incontri uno specifico parassita è $(1 - a/A)$. Considerando che per salvarsi l'ospite non deve incontrare nessuno dei parassiti, i quali hanno cardinalità $AY(t)$ poiché $Y(t)$ è la loro densità, e supponendo indipendenti le probabilità di incontro con ognuno dei parassiti, allora

$$P(Y(t)) = (1 - a/A)^{AY(t)}.$$

Supponendo $A \gg a$ possiamo considerare a costante e $A \rightarrow \infty$, ottenendo così che

$$P(Y(t)) = \lim_{A \rightarrow \infty} (1 - a/A)^{AY(t)} = e^{-aY(t)}.$$

Questa assunzione è abbastanza logica, in quanto su un territorio vasto un singolo parassita ne coprirà una porzione molto ridotta nella realtà.

Sostituendo la formula appena trovata all'interno del sistema, otteniamo il **modello ospite-parassita di Bailey-Nicholson**:

$$\begin{cases} X(t + 1) = RSX(t)e^{-aY(t)} \\ Y(t + 1) = RSX(t)[1 - e^{-aY(t)}] \end{cases}.$$

Osserviamo come nel caso in cui $R = S = 1$, il sistema possa essere riscritto come

$$\begin{cases} X(t + 1) = X(t) - Y(t + 1) \\ Y(t + 1) = X(t)[1 - e^{-aY(t)}] \end{cases}.$$

2.2 La retroazione ritardata

Prima di poter introdurre il modello Maynard Smith-Slatkin è necessario definire un ultimo concetto.

Definizione 2.2.1. *Un **anello di retroazione** (o **feedback**) è la capacità di un sistema di utilizzare i suoi output come parte degli input al fine di modificare le caratteristiche del sistema stesso.*

Definizione 2.2.2. *Il tempo che intercorre tra un output e il suo utilizzo nel calcolo di un altro output lo denominiamo **ritardo**.*

Definizione 2.2.3. *Nel caso di un sistema dotato di un anello di retroazione e di un ritardo, parliamo di fenomeno di **retroazione ritardata**.*

Un anello di retroazione caratterizzato da un ritardo considerevole conferirà delle oscillazioni molto ampie al sistema che controlla. Cerchiamo di dare un esempio pratico per visualizzare bene di cosa stiamo parlando. Immaginiamo di voler aprire un rubinetto sull'acqua calda. Nel momento in cui ci accorgiamo, ad esempio, che l'acqua in uscita è ancora troppo fredda o è diventata troppo calda, utilizziamo questa informazione per decidere da che lato girare la manopola del miscelatore. A questo punto sarà necessaria una seconda attesa per capire se cambiare ulteriormente temperatura o meno. In questo esempio il sistema è controllato da un feedback, in quanto utilizzo l'attuale temperatura dell'acqua per decidere come agire. Il tempo che intercorre tra il momento in cui giriamo la manopola e il cambio effettivo di temperatura, con conseguenti considerazioni, è il ritardo. La banalità di questo esempio rende semplice immaginare come gli anelli di retroazione siano presenti in numerosissime dinamiche. In particolare anche gli ecosistemi hanno casi di retroazione ritardata, che si verifica principalmente per tre motivi:

- **tempo di sviluppo** - una condizione ambientale favorevole ad una data specie le permette di riprodursi più velocemente, ma questo non implica una immediata crescita del numero di adulti. Infatti la prole impiega un tempo T a svilupparsi in un organismo adulto e in questo lasso di tempo non può contribuire né alla caccia né alla riproduzione. La derivata della popolazione adulta in un dato istante di tempo t quindi non è funzione della popolazione adulta stessa, ma della popolazione adulta al tempo $t - T$:

$$\dot{x}(t) = f(x_{t-T}) ;$$

- **stagioni di riproduzione separate** - se una specie si riproduce, ad esempio, soltanto in primavera, una variazione nelle condizioni ambientali che avviene in autunno verrà realmente percepita soltanto nella successiva primavera, quando la cucciolata sarà più o meno abbondante del solito. Bisogna qui considerare due situazioni: se la specie vive molti anni allora questo ritardo dovuto alla non continuità delle stagioni riproduttive causerà piccole oscillazioni; se invece la specie vive un solo anno allora il ritardo influisce molto sulla dinamica. In questo caso, detta x_n la popolazione presente nell'anno n , si passa dalle equazioni differenziali a un'equazione ricorsiva del tipo:

$$x_{n+1} = \phi(x_n) ;$$

- **fattori limitanti ritardati** - se la specie non necessita di tempi di sviluppo considerevoli e se si riproduce con continuità, può accadere che il ritardo sia invece nei fattori che la limitano, come la disponibilità di cibo. Ad esempio, questo è il caso in cui la specie di predatori caccia solo prede adulte e le prede necessitano di un tempo per passare da cuccioli ad adulti.

Nell'ambito del presente elaborato verrà trattato solamente il caso delle stagioni di riproduzione separate. Questo rende semplice creare una struttura di età in base agli anni che ha l'individuo. Tale struttura di età la applicheremo solamente ai predatori, in quanto siamo interessati al loro diverso modo di cacciare, mentre le prede saranno sempre considerate omogenee.

2.3 Il modello Maynard Smith-Slatkin

Andiamo adesso a complicare il modello Bailey-Nicholson per renderlo più aderente alla realtà. Per farlo inseriremo nel sistema un anello di retroazione introducendo delle stagioni di riproduzione. Consideriamo un ecosistema che rispetti le seguenti regole in maniera periodica:

- esiste una sola stagione di riproduzione per tutte le specie che compongono l'ecosistema e questa è di breve durata rispetto alla lunghezza del periodo; inoltre in questa stagione i predatori abbandonano completamente la caccia per riprodursi o crescere; denoteremo questa stagione con il nome "**estate**";
- durante tutto il periodo, ad esclusione solo della stagione di riproduzione, i predatori cacciano le prede; i predatori possono cacciare a prescindere dalla propria età; diamo all'insieme dei frangenti nei quali avviene la predazione il nome "**inverno**".

Dai parassiti passiamo ad un termine più generico, ovvero "predatori", e li dividiamo ancora in due classi di età, cuccioli e adulti. Così facendo non ha più senso parlare di ospiti, pertanto li indicheremo con il termine "prede". Chiameremo "anno" l'unione tra un'estate e un inverno. A questo punto denotiamo con x_n, y_n, z_n rispettivamente le densità di prede, predatori adulti e predatori cuccioli all'inizio dell'estate dell'anno n ; mentre con X_n, Y_n, Z_n le densità delle stesse popolazioni all'inizio dell'inverno del medesimo anno. Possiamo quindi studiare nel dettaglio cosa succede alle tre popolazioni durante le due stagioni.

- **Estate** - Le dinamiche estive saranno sicuramente più semplici da studiare, in quanto l'assenza di caccia elimina completamente le interazioni tra prede e predatori.

Supponiamo che un individuo preda nasca durante l'estate, dopodiché, qualora riesca a sopravvivere alla caccia invernale, si riproduca durante l'estate successiva a quella della propria nascita e poi muoia prima dell'inizio dell'inverno. Seguendo questa logica, le prede durante l'estate vengono descritte da una legge di evoluzione del tipo

$$X_n = Rx_n,$$

dove il coefficiente R è il tasso di natalità della specie.

Consideriamo adesso i predatori. Supponiamo, come già fatto nei precedenti modelli, che questi siano limitati unicamente dalla disponibilità di prede e solo nel periodo invernale. Al contrario di quanto fatto per le prede, immaginiamo che questa specie viva più a lungo, altrimenti non avrebbe senso dividerla in classi di età. Inoltre supponiamo che solo una porzione di popolazione muoia di vecchiaia ogni anno. All'inizio di ogni estate avverrà il cambio generazionale: tutti i cuccioli in vita diventeranno adulti, mentre una frazione di predatori adulti morirà. Infine gli adulti rimanenti genereranno nuova prole. Pertanto le equazioni che stabiliscono l'andamento dei predatori durante l'estate sono

$$\begin{cases} Y_n = Sy_n + z_n \\ Z_n = TY_n \end{cases},$$

dove S è un **indice di sopravvivenza** dei predatori adulti e T è il loro tasso di natalità.

Mettendo insieme quanto appena detto possiamo scrivere il sistema

$$\begin{cases} X_n = Rx_n \\ Y_n = Sy_n + z_n \\ Z_n = TY_n \end{cases},$$

che descrive l'andamento delle due specie durante un'estate in funzione delle popolazioni alla fine dell'inverno precedente.

- **Inverno** - Durante la stagione della caccia né le prede né i predatori si riproducono. Questo comporta che le loro popolazioni possano solo diminuire fino all'estate successiva. Per arrivare a scrivere il sistema iterativo invernale incominciamo discretizzando la durata della stagione in W intervalli di tempo omogenei, durante ognuno dei quali il predatore dovrà cibarsi di una preda per sopravvivere; al contrario tutte le prede che non saranno state mangiate dai predatori sopravvivranno. Pertanto, affinché un predatore riesca a sopravvivere all'inverno, sarà necessario che si nutra W volte. Questa schematizzazione viene fatta in quanto è difficile aspettarsi nella realtà che un individuo di una specie possa sopravvivere un intero anno essendosi nutrito una sola volta.

Dato che stiamo studiando un singolo inverno, possiamo alleggerire la notazione eliminando i pedici dalle densità. Siano quindi $X(t)$, $Y(t)$ e $Z(t)$ le densità delle tre popolazioni all'inizio dell'intervallo di tempo $[t, t+1]$. Basandoci sull'esperienza di Bailey e Nicholson, in particolare considerando il caso in cui i coefficienti R e S siano entrambi pari a 1, scriviamo il sistema

$$\begin{cases} X(t+1) = X(t) - Y(t+1) - Z(t+1) \\ Y(t+1) = Y(t)[1 - e^{-\alpha X(t)}] \\ Z(t+1) = Z(t)[1 - e^{-\beta X(t)}] \end{cases},$$

dove α è la **capacità di caccia dei predatori adulti** e β è la **capacità di caccia dei predatori cuccioli** e sono entrambi dei valori non negativi. Per comprendere meglio il significato di α e β possiamo darne una lettura

territoriale: infatti questi due fattori rappresentano le porzioni di ambiente che un individuo, rispettivamente adulto o cucciolo, è in grado di esplorare nella sua ricerca di prede. Proprio grazie a questa interpretazione è facile aspettarsi che questi due coefficienti, nel caso di territori estesi, assumano un valore molto piccolo. Tuttavia ci aspettiamo al contempo che in un territorio vasto il numero di prede sia molto elevato, compensando così il coefficiente nell'esponenziale. Infine ci aspettiamo anche che valga $\beta \leq \alpha$ nella maggior parte dei casi, in quanto raramente i cuccioli cacciano meglio degli adulti della stessa specie.

Il modello generato dall'unione tra la dinamica dell'estate e quella degli inverni appena descritte, prende il nome di **modello di Maynard Smith-Slatkin**. Proseguiamo facendo delle osservazioni.

Come abbiamo già sottolineato, durante gli inverni le popolazioni possono solamente decrescere o mantenersi costanti. Tuttavia sapere che una specie tra prede e predatori si stia mantenendo costante implica necessariamente che l'altra stia decrescendo. Questo porta a pensare che in estate possano essere necessari dei picchi di crescita delle specie per permetterne la sopravvivenza durante tutta la successiva stagione di caccia. Per questa ragione è lecito aspettarsi un andamento oscillatorio delle popolazioni, con alcuni comportamenti che si ripeteranno in maniera periodica. Infine poniamo l'attenzione sul coefficiente β . In molte situazioni avrebbe senso considerare i cuccioli dei predatori come una fonte per le successive popolazioni di adulti e nient'altro, escludendoli così completamente dalla caccia. In un modello come quello appena descritto un fatto del genere implicherebbe imporre $\beta = 0$, altrimenti i cuccioli continuerebbero ad influire sulle prede. Tuttavia in precedenza abbiamo osservato come i predatori abbiano bisogno delle prede per sopravvivere, sia che siano adulti sia che siano cuccioli, e non si contempla la possibilità che dei fattori esterni possano aiutarli. Pertanto la scelta attuale porterebbe all'immediata estinzione dei cuccioli e, di conseguenza, alla successiva estinzione di tutta la specie dei predatori in un breve periodo. Per questo motivo dovremo sempre considerare i cuccioli come cacciatori attivi e indipendenti, anche se poco abili.

2.4 Comportamento del modello su pochi anni

Cerchiamo ora di studiare l'efficacia di questo modello tramite dei test numerici, effettuati per mezzo dell'algoritmo `Maynard_Smith_Slatkin` (riportato in appendice).

D'ora in avanti fissiamo $W = 20$, ovvero l'inverno è diviso in 20 intervalli di tempo, e le prede iniziali $X_0 = 2000$.

Iniziamo osservando l'andamento dei soli predatori maturi durante un singolo inverno al variare della densità iniziale. Supponiamo per comodità che non vi siano ancora cuccioli ad influenzare il sistema e fissiamo $\alpha = 0.004$ all'interno delle equazioni dell'inverno di Bailey-Nicholson. Il seguente grafico rappresenta la densità di popolazione dei predatori adulti durante il tempo al variare della densità iniziale (indicata nella legenda).

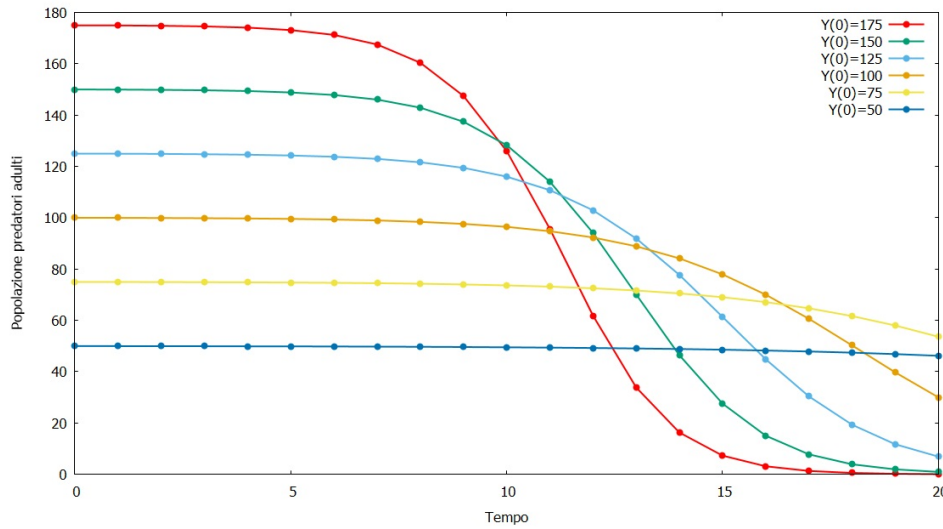


Grafico 2.1. Predatori maturi in inverno al variare della densità iniziale con $\alpha = 0.004$

Il grafico mette in luce la presenza di attrito sociale nel modello: infatti al crescere degli individui iniziali la competizione per il cibo aumenta, facendolo quindi esaurire troppo rapidamente e portando alla sopravvivenza solo di un numero molto limitato di individui alla fine dell'inverno. Un numero basso di predatori, al contrario, permette alla specie di sopravvivere fino all'estate successiva più agevolmente. Per come è costruito, un modello del genere si adatta bene ai predatori solitari, come ad esempio i grandi felini, per i quali la presenza di altri individui della stessa specie è solamente un danno.

Un altro esempio interessante che evidenzia ancor di più l'attrito sociale del sistema, si verifica quando $\alpha = 0.02$, ovvero quando i predatori sono molto più abili nella caccia.

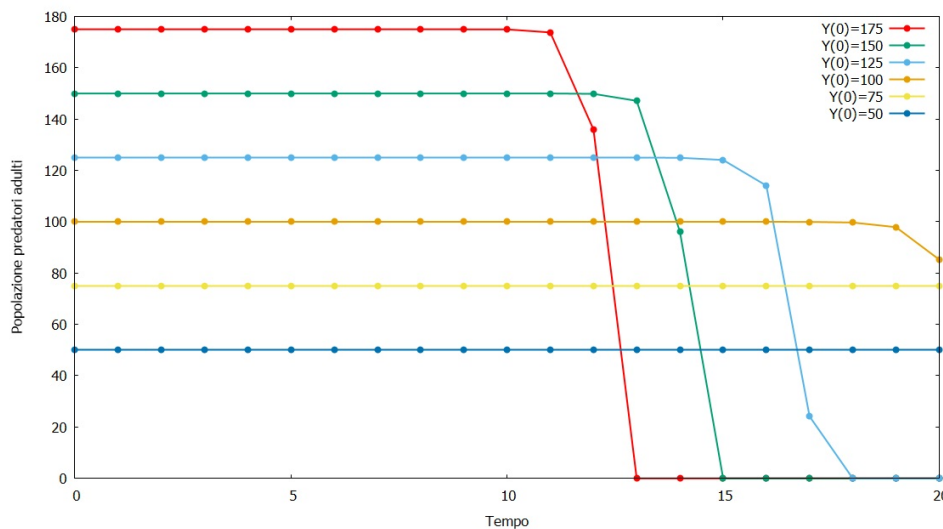


Grafico 2.2. Predatori maturi in inverno al variare della densità iniziale con $\alpha = 0.02$

La curva di evoluzione che è possibile osservare nel **Grafico 2.2** è meno morbida rispetto a quella osservata nel caso precedente. Infatti in un primo momento i predatori rimangono molti grazie alle loro ottime capacità di caccia, ma questo comporta un altissimo consumo di prede, che sfocia nella loro estinzione. Con la scomparsa delle prede i predatori muoiono tutti in un singolo intervallo di tempo. Osserviamo come anche la carenza di prede nei periodi che precedono la loro estinzione non influisca in maniera interessante sulla densità dei predatori in quanto la loro abilità nella caccia gli permette di scovare prede con un'alta probabilità anche quando queste sono poche in numero. A questo punto possiamo procedere con lo studio simultaneo delle tre popolazioni, concentrandoci ancora su un singolo inverno.

Nei grafici successivi, per poter rappresentare contemporaneamente prede e predatori, riscaleremo le prime di un fattore 20 in quanto il loro numero sarà di norma notevolmente più alto di quello dei predatori. Quindi le prede (in verde) saranno venti volte di più rispetto al valore indicato dalla loro curva.

Per i prossimi test numerici fissiamo i predatori maturi iniziali a $Y(0) = 50$ e i predatori immaturi, ovvero i cuccioli, a $Z(0) = 60$. Questa scelta si basa su un'ulteriore osservazione sul **Grafico 2.1** e sul **Grafico 2.2**: la scelta di un centinaio circa di predatori iniziali genera una curva più interessante rispetto alle altre, in quanto non è né troppo piatta né troppo ripida. Analizziamo due casi al variare esclusivamente dell'abilità di caccia dei predatori immaturi, ovvero β , fissando $\alpha = 0.006$. Come primo esempio, il comportamento delle popolazioni durante un inverno per $\beta = 0.002$ è il seguente:

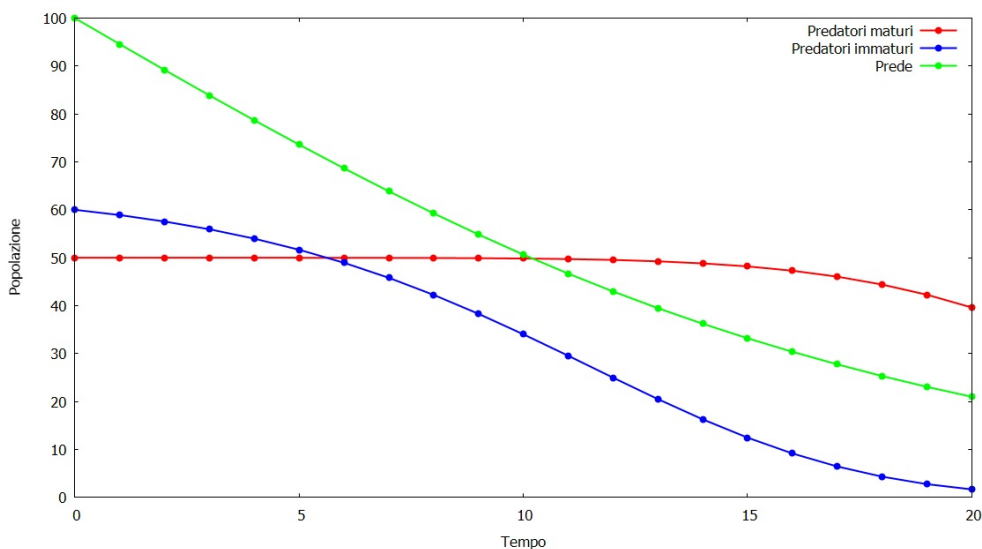


Grafico 2.3. Dinamica di un inverno con $\alpha = 0.006$ e $\beta = 0.002$

Osserviamo come, finché la densità di prede nel territorio si mantiene sufficientemente alta, la capacità di caccia dei predatori adulti permetta loro di mantenere la propria popolazione su un livello quasi costante. Quando invece la densità di prede

è bassa, allora inizia un'inflexione più importante nella curva dei predatori adulti. Questo perché le prede disponibili non sono più sufficienti per mantenere tutta la popolazione, come abbiamo già potuto notare in precedenza. L'abilità nella caccia dei cuccioli invece fa sì che fin dall'inizio le prede non siano sufficienti per il loro sostentamento e dunque il loro calo è molto più rapido. Vediamo invece le curve relative alla scelta $\beta = 0.003$.

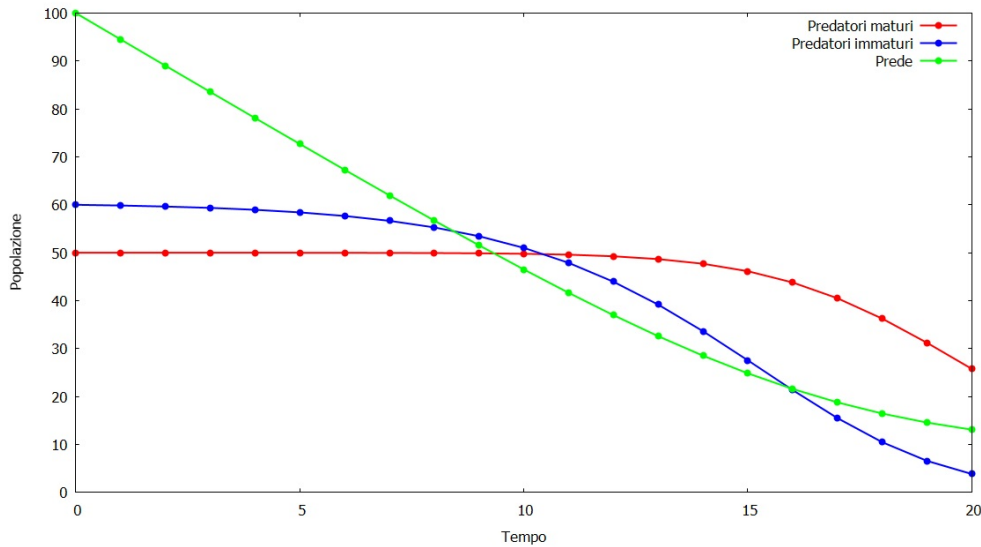


Grafico 2.4. Dinamica di un inverno con $\alpha = 0.006$ e $\beta = 0.003$

Nel secondo grafico il maggior territorio coperto dai cuccioli li porta a sopravvivere più a lungo a discapito dei genitori. Infatti la loro maggiore abilità, unita alla loro diminuzione rallentata, induce una decrescita più veloce nella popolazione delle prede, facendo quindi indirettamente mancare il cibo anche agli adulti. Pertanto la flessione della curva degli adulti sarà più ripida ed inizierà prima rispetto al caso $\beta = 0.002$.

Dopo esserci voluti focalizzare su un singolo inverno, procediamo con lo studio dell'andamento delle popolazioni all'interno di un arco di tempo più ampio, durante il quale si alternano estati e inverni. Dovremo così iniziare a considerare anche le equazioni relative all'estate.

Supponiamo sempre di iniziare la nostra osservazione delle specie all'inizio di un inverno. Ribadiamo che le prede iniziali sono $X(0) = 2000$, i predatori sono $Y(0) = 50$ e $Z(0) = 60$ e che $W = 20$. Fissiamo ancora una volta $\alpha = 0.006$ e $\beta = 0.003$. Questa scelta comporta che l'andamento del primo inverno sia proprio quello indicato dal **Grafico 2.4**, quindi sarà interessante vedere come la prima estate possa riuscire a contribuire alle sorti dei predatori, ormai in calo costante. Per farlo imponiamo come tassi di riproduttività $R = 5$ (per le prede) e $T = 2$ (per i predatori). Infine fissiamo il tasso di sopravvivenza dei predatori maturi a $S = 0.9$. La scelta di tali dati su un periodo di tre anni porta al seguente andamento.

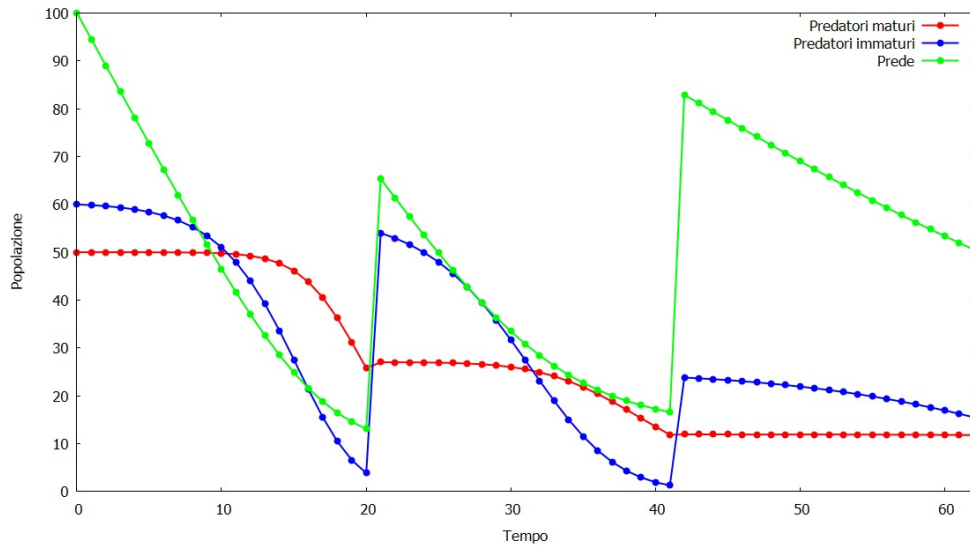


Grafico 2.5. Estensione dello studio su 3 anni per $\alpha = 0.006$ e $\beta = 0.003$

Diamo un'interpretazione di quanto avviene nel **Grafico 2.5**. Alla fine del secondo inverno sia i predatori maturi sia i cuccioli sono di meno rispetto alla fine del precedente, mentre le prede sono di più. Questo perché il numero di predatori maturi, più capaci nella caccia, è diminuito vistosamente alla fine del primo inverno, influenzando così in minor misura sul numero di prede durante la stagione successiva. Anche la carenza di giovani ha contribuito a questa dinamica, non solo per la poca caccia svolta, ma anche per il poco contributo estivo alla popolazione adulta. Pertanto, al termine del secondo periodo di riproduzione, le prede sono in ricrescita rispetto all'estate precedente. L'unione di questo con la presenza di pochi predatori complessivi rispetto all'inizio dello studio fa sì che il numero di predatori, maturi e non, non tenda a variare in modo drastico durante l'ultimo inverno. In realtà possiamo già aspettarci, solo attraverso un confronto tra le tre stagioni esaminate, che nelle stagioni successive le prede continueranno ad aumentare e con loro anche i predatori.

Vediamo adesso un esempio nel quale una delle due specie si estingue. Fissiamo le costanti estive a $R = 7$, $T = 4$ e $S = 0.6$ e le capacità di caccia a $\alpha = 0.008$ e $\beta = 0.002$. La scelta di α e β implica che i predatori maturi riescano quasi sempre a sopravvivere in presenza di prede e che, al contempo, i cuccioli non siano sufficientemente bravi per ostacolarli tramite attrito sociale tra le due classi di età. Possiamo osservare la dinamica preda-predatore relativa a queste scelte su un periodo di quattro anni nel **Grafico 2.6**.

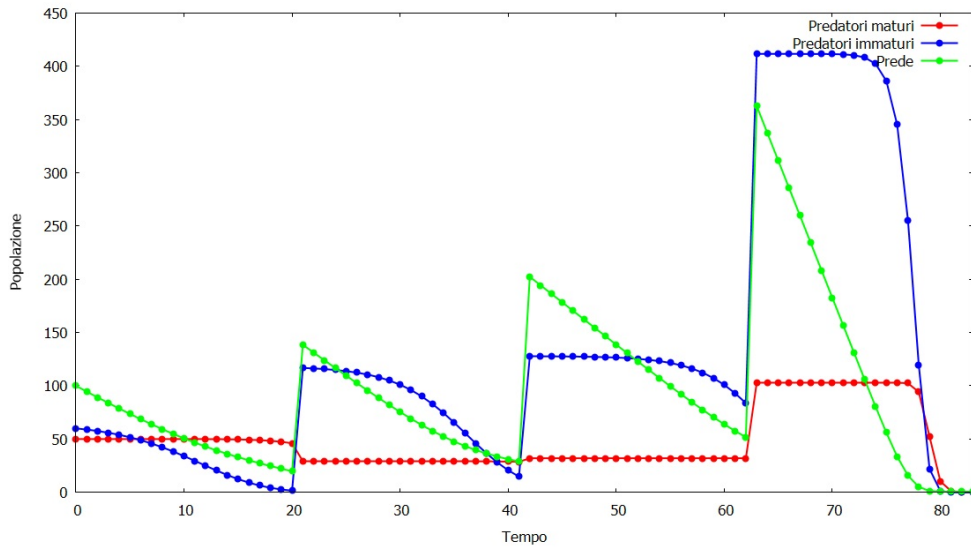


Grafico 2.6. Un esempio di dinamica nella quale una specie si estingue

Notiamo come la densità dei predatori, sia maturi sia cuccioli, all'inizio del secondo e del terzo inverno sia pressoché la stessa. A questo comportamento non corrisponde una risposta simile da parte delle prede: queste, al contrario, subiranno un aumento che possiamo considerare significativo in funzione di ciò che avviene in seguito. Infatti questa crescita comporta una compensazione della scarsa abilità dei cuccioli durante il terzo inverno, permettendo loro di decrescere in modo poco importante. Alla terza estate ci saranno quindi moltissimi cuccioli, che cresceranno e si riprodurranno, generando al contempo un balzo nella densità dei predatori adulti e una vera esplosione in quella dei predatori immaturi. Questa enorme presenza di predatori di entrambe le classi di età genera un fortissimo attrito sociale, che a sua volta sfocia inevitabilmente in una curva molto ripida dell'andamento delle prede durante il quarto inverno. Questa caduta porta le prede ad essere in poco tempo insufficienti ai predatori per la sopravvivenza. A tal proposito vale la pena osservare che, nell'ultimo inverno, il valore di α maggiore di quello di β permette alla curva dei predatori adulti di iniziare la propria discesa in maniera più decisa diverse iterazioni dopo rispetto a quanto fatto dai predatori giovani. Alla fine dell'ultimo inverno studiato, la densità di prede tende a zero e questo porta alla quasi estinzione di tutti i predatori. Il fatto che le prede siano vicine all'estinzione ma ancora in vita, data l'assenza quasi totale di predatori, significa che con il passare degli anni le prede torneranno a prosperare senza contrasti, mentre i predatori finiranno per estinguersi definitivamente.

Quest'ultimo esempio ha messo in luce un'importante caratteristica che viene delineata dal modello Maynard Smith-Slatkin: qualora le prede dovessero estinguersi, in un singolo intervallo invernale i predatori morirebbero completamente; al contrario la morte di tutti i predatori comporta una prosperità quasi immediata per le prede, indipendentemente dalla loro densità, con unica condizione che ne sia rimasta almeno una ancora in vita.

2.5 Prede limitate dall'ambiente

La scelta delle costanti nel **Grafico 2.6**, che nei primi tre anni sembra dare luogo ad un comportamento plausibile, nel quarto anno porta invece all'estinzione dei predatori. Questo ci induce a pensare che qualcosa nel modello non sia corretto. Riprendiamo dunque il **Grafico 2.5** e prolunghiamo il tempo di osservazione a 5 anni.

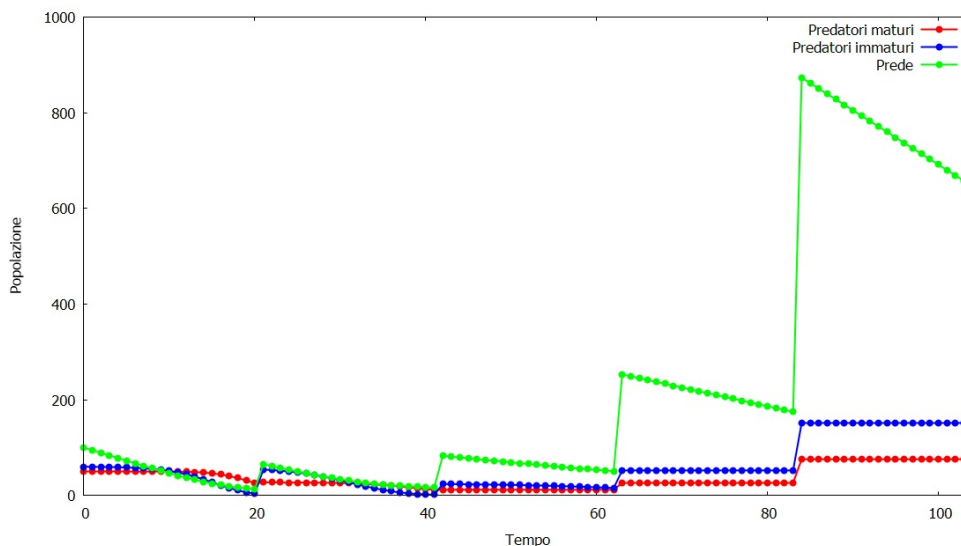


Grafico 2.7. Estensione del tempo di studio del **Grafico 2.5** a 5 anni

Anche in questo caso qualcosa non torna. Tutte le specie proliferano e in particolare, a causa del fatto che $R > T$, le prede crescono in modo estremamente marcato. Chiaramente un modello in cui le specie hanno densità che tende ad infinito per $t \rightarrow \infty$ non è un modello realistico se si vuole fare uno studio su molti anni. Questo problema è in qualche modo in parallelismo con quanto già osservato nel **Grafico 2.6**, in quanto l'estinzione della specie dei predatori era dovuta all'elevato numero di prede all'inizio del terzo inverno, che non faceva diminuire a sufficienza i predatori stessi.

La causa dell'eccessivo numero di prede è l'aver posto come unica condizione limitante per la specie la presenza dei predatori, quindi è necessario porre un ulteriore vincolo sul tasso di riproduzione R . Come mostrato nel **Grafico 2.7**, R deve essere elevato per recuperare le prede perse a causa della caccia durante i primi anni, ma negli anni successivi questo fa sì che il loro numero esploda. Per questo motivo un tasso R verosimile deve essere elevato quando la densità di prede è bassa mentre, nel momento in cui la densità aumenta, deve decrescere. Definiamo dunque R come segue:

$$R = \frac{R_0}{1 + (R_0 - 1)(x_n/x_e)^c},$$

dove x_n è la densità di prede all'inizio dell'estate, mentre x_e prende il nome di **densità di equilibrio**: se all'inizio di un'estate $x_n = x_e$, allora $R = 1$, cioè il

numero di prede non varia; R_0 è la **capacità riproduttiva** delle prede in assenza del limite dovuto al territorio, quindi se in una certa estate fissata $x_e \rightarrow \infty$, allora $R \rightarrow R_0$. Il parametro c invece serve ad alterare la natura dell'equilibrio una volta fissate tutte le altre costanti. Si può dimostrare infatti che in assenza di predatori, e quindi sotto la sola influenza dell'ambiente, la variabile

$$F = \frac{c(R_0 - 1)}{R_0}$$

determina l'andamento del modello: nello specifico se $F < 1$ non ci sono oscillazioni, se $1 < F < 2$ le oscillazioni sono convergenti e se $F > 2$ sono divergenti. Noi ci limiteremo a mostrare questi andamenti attraverso un test numerico. All'interno del **Grafico 2.8** sono riportate le curve dello sviluppo di una popolazione iniziale di 2000 prede, in assenza di predatori, con i parametri $R_0 = 10$ e $x_c = 4000$, al variare del parametro c come indicato in legenda.

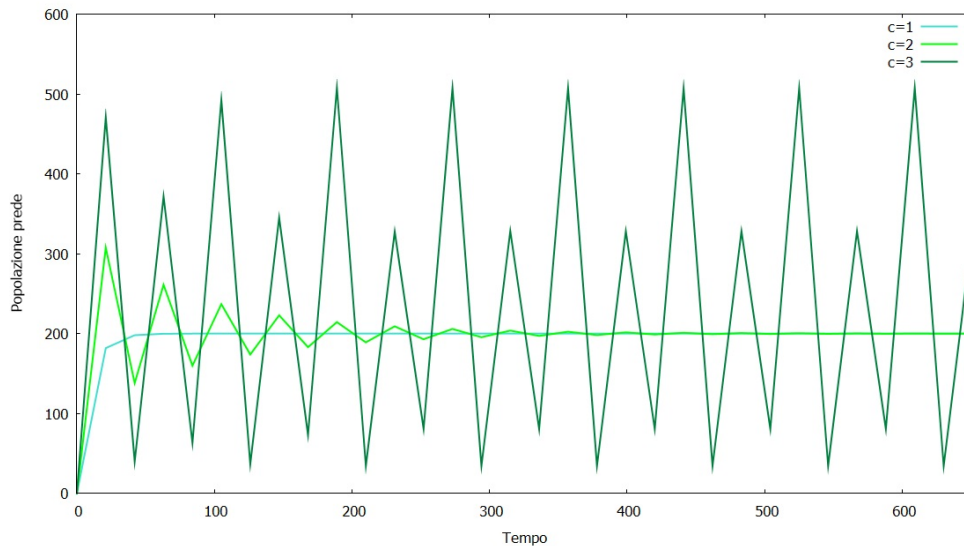


Grafico 2.8. Oscillazioni nella densità delle prede in assenza di predatori al variare del parametro c e studiate su un periodo di 30 anni

Per la scelta $c = 1$ risulta $F < 1$, per $c = 2$ abbiamo $1 < F < 2$ e infine ponendo $C = 3$ si ottiene $F > 2$. Osserviamo come le oscillazioni delle tre curve rispettino gli andamenti predetti dalle osservazioni sulla costante F . Notiamo anche che, come indica il nome stesso che abbiamo dato alla variabile, l'equilibrio delle prede è fissato a 200 ovvero, rimoltiplicando per il fattore 20 del grafico, il valore 4000 della densità di equilibrio scelta. Tramite questa riformulazione del tasso di natalità R possiamo quindi ottenere dei modelli nei quali la densità delle prede non tenderà più ad esplodere all'infinito.

2.6 Comportamento del modello su molti anni

Avendo dato una nuova formula per la costante R aggiorniamo il modello di Maynard Smith- Slatkin nella sua forma completa nel caso di un anno lungo $W + 1$ periodi

con lo studio che parte all'inizio di un inverno:

se $t = (W + 1)k - 1$ con $k \in \mathbb{N}^+$, cioè durante l'estate

$$\begin{cases} X(t+1) = RX(t) \\ Y(t+1) = SY(t) + Z(t) \\ Z(t+1) = TY(t+1) \end{cases}$$

con

$$R = \frac{R_0}{1 + (R_0 - 1)(x(t)/x_e)^c},$$

altrimenti per ogni altro t , cioè durante l'inverno

$$\begin{cases} X(t+1) = X(t) - Y(t+1) - Z(t+1) \\ Y(t+1) = Y(t)[1 - e^{-\alpha X(t)}] \\ Z(t+1) = Z(t)[1 - e^{-\beta X(t)}] \end{cases}.$$

Andiamo adesso a vedere come si comporta il modello nella sua nuova forma, andando questa volta a fare uno studio su molti più anni. W lo manteniamo pari a 20 quindi, per rendere leggibili i grafici, riporteremo le densità delle tre popolazioni alla fine di ogni estate, supponendo di incominciare il nostro studio all'inizio della stagione di caccia con dati iniziali $X(0) = 2000$, $Y(0) = 20$ e $Z(0) = 0$. Il nuovo periodo di studio sarà lungo trent'anni.

I coefficienti scelti per il primo test sono $T = 2$, $S = 0.6$, $R_0 = 10$, $x_c = 4000$ e infine $c = 1$. Scegliendo i dati in questo modo rientreremo nel caso $F < 1$, pertanto le prede in assenza di predatori tenderebbero ad un comportamento costante. Le aree di caccia le indichiamo con le scelte $\alpha = 0.001$ e $\beta = 0.001$. Il grafico che descrive tale situazione è il seguente:

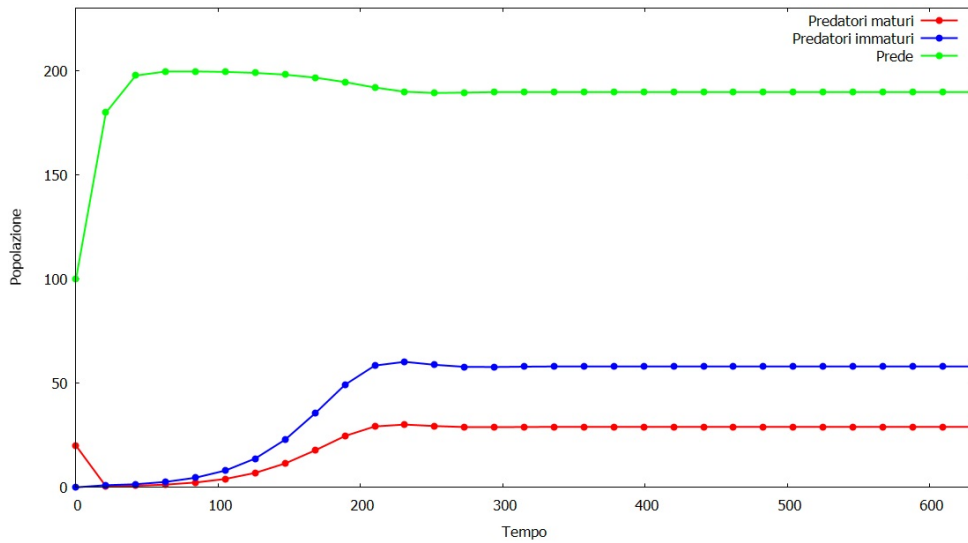


Grafico 2.9. Dinamica su 30 anni con $c = 1$ e $\alpha = \beta = 0.001$

Quello che si osserva è un'oscillazione iniziale seguita da un comportamento costante sul lungo periodo: le prede trovano un loro equilibrio poco sotto il valore x_e , mentre i predatori sono più o meno costanti ma con una densità piuttosto bassa. Il rapporto tra le densità di prede e predatori immaturi è circa 66 : 1, mentre tra prede e predatori maturi è circa 130 : 1. Questi rapporti sono molto superiori rispetto a quelli ottenuti fino ad adesso e questo ci dà un'indicazione sul perché le prede rimangano costanti. I valori molto bassi di α e β infatti fanno sì che i predatori non riescano mai ad essere un numero elevato e che dunque le prede siano più limitate dall'ambiente che dai predatori stessi.

Per verificare la correttezza di tale supposizione consideriamo lo stesso sistema, imponendo questa volta $\alpha = \beta = 0.002$.

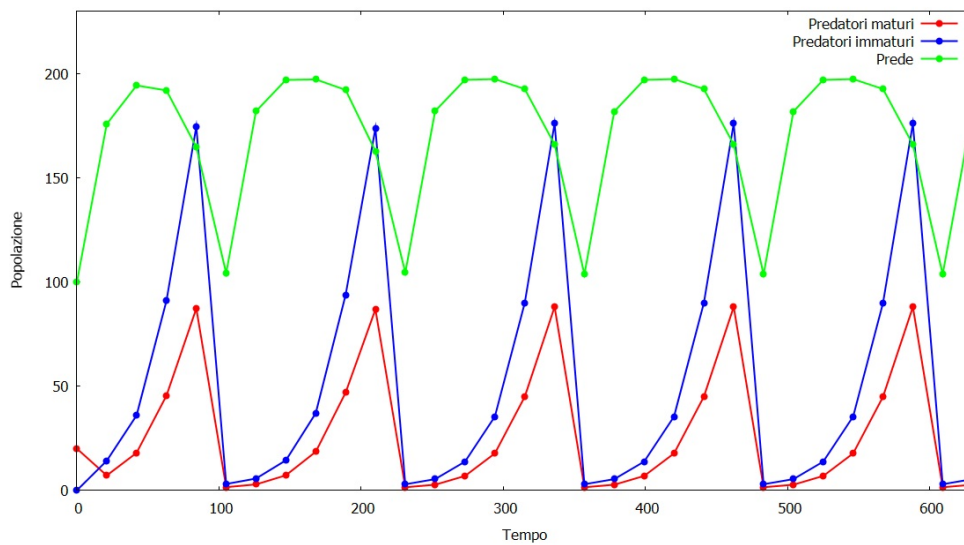


Grafico 2.10. Dinamica su 30 anni con $\alpha = \beta = 0.002$ e $c = 1$

In questo caso la dinamica presenta un andamento fortemente oscillatorio: i predatori crescono di più grazie alla loro abilità, andando ad influire significativamente sulle prede. Queste a loro volta, non essendo più sufficienti, portano i predatori di entrambe le età a crollare fino a raggiungere una densità molto bassa. Così facendo le prede riusciranno a ripopolarsi, andando a creare un ciclo continuo negli anni successivi.

I grafici 2.9 e 2.10 sottolineano come, nelle specifiche situazioni, il sistema raggiunga una sorta di equilibrio. In particolare il primo caso sembrerebbe convergere verso un punto di equilibrio asintoticamente stabile, mentre nel secondo esempio la dinamica parrebbe ruotare attorno ad un punto di equilibrio stabile creando dei cicli periodici. Tuttavia non sempre il modello delinea degli andamenti così regolari.

A dimostrazione di quanto appena affermato possiamo osservare il **Grafico 2.11**, ottenuto manipolando nuovamente alcuni parametri: infatti abbiamo posto $c = 2$, così che le prede abbiano un'evoluzione oscillatoria indipendentemente dalla presenza dei predatori, e abbiamo considerato una specie di predatori nella quale gli adulti siano più abili nella caccia rispetto ai cuccioli, ovvero $\alpha = 0.004$ e $\beta = 0.002$.

Notiamo come sia la scelta dei parametri α e β a rendere interessante il grafico in un confronto con i due precedenti: questi infatti vanno a creare un andamento caotico in tutte e tre le popolazioni, con i predatori che sembrano addirittura essersi estinti per un lungo periodo per poi tornare a prosperare grazie alla presenza delle prede che tendono a stabilizzarsi attorno alla densità di equilibrio. Infine una seconda esplosione di predatori, sia maturi sia cuccioli, li porta nuovamente alla quasi estinzione a causa dell'attrito sociale. È interessante vedere come ogni volta che i predatori sono prossimi all'estinzione, la densità delle prede inizierà ad oscillare in modo convergente attorno al valore x_e .

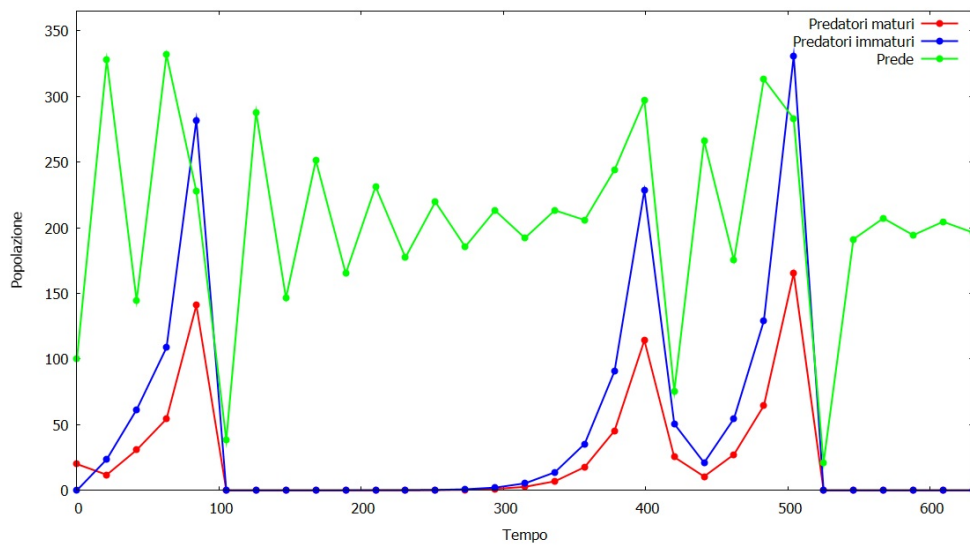


Grafico 2.11. Una prima dinamica caotica con parametri $\alpha = 0.004$, $\beta = 0.002$ e $c = 2$

Chiudiamo vedendo nel **Grafico 2.12** un esempio nel quale le prede non riusciranno a prosperare in modo continuo nonostante la carenza di predatori. Per farlo basterà cambiare il parametro c utilizzato per il **Grafico 2.11** in $c = 3$. Così facendo nei primi anni l'andamento sia delle prede sia dei predatori rimarrà simile al caso precedente, con gli ultimi che tenderanno all'estinzione dopo un primo picco. Contrariamente a quanto osservato poco sopra, il cambiamento del parametro c rende la densità delle prede molto più imprevedibile e costituita di alti e bassi. In questo modo le prede raggiungeranno in modo intermittente delle quantità non sufficienti affinché i predatori riescano a ricrescere. Oltre a rendere da subito poco interessante la dinamica per i predatori maturi e immaturi a causa della loro estinzione, lo studio su più anni rivela come la popolazione delle prede non riesca a stabilizzarsi su un equilibrio indipendentemente dall'assenza di predazione. Come abbiamo già potuto vedere però, le oscillazioni avverranno comunque intorno a x_e , anche se con variazioni molto grandi tra un'estate e la successiva.

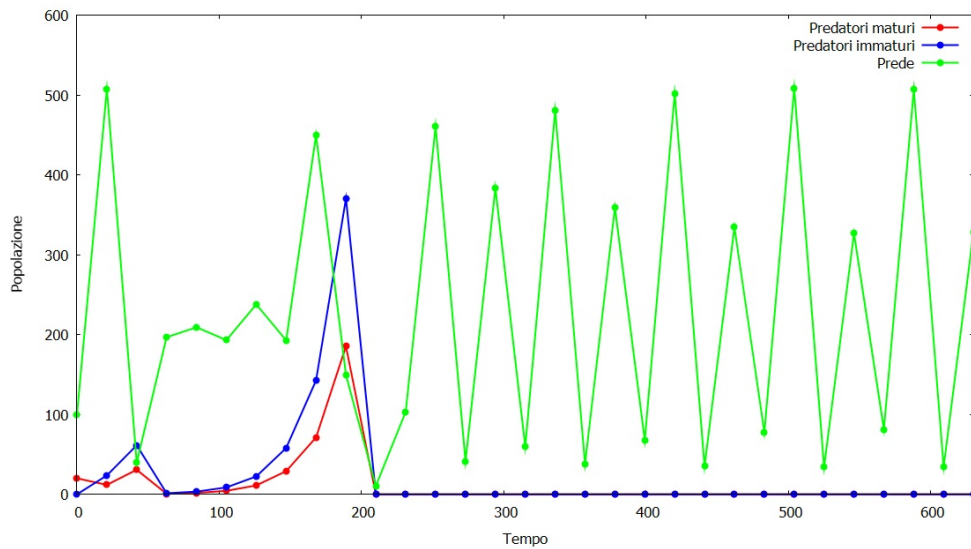


Grafico 2.12. *Un esempio in cui le prede non riescono a mantenersi costanti nonostante l'estinzione dei predatori, ottenuto con i parametri $\alpha = 0.004$, $\beta = 0.002$ e $c = 3$*

Chiaramente il modello di Maynard Smith-Slatkin non è particolarmente accurato nel descrivere la realtà, come abbiamo già osservato. Tuttavia è un modello molto intuitivo, che riesce in maniera efficace a dare una buona idea di ciò che sta succedendo e che può fare da struttura di base per eventuali modelli più dettagliati e complessi.

Capitolo 3

Il drago di Komodo: un modello differenziale

Tutti gli esempi di dinamiche con strutture d'età trattati fino ad ora hanno due elementi fondamentali in comune: sono tutti modelli iterativi e sono dinamiche non applicate alla realtà. L'unico esempio che presenta tracce di realismo è il modello ospite-parassita, che tuttavia in natura rappresenta un singolo esempio di predazione, per giunta poco generalizzabile, a fronte delle centinaia di dinamiche esistenti. Inoltre i modelli iterativi sono estremamente semplici da analizzare al variare dei casi, ma il grande margine di tempo tra un'iterazione e la successiva amplifica notevolmente la possibilità di errore. Lo scopo di questa sezione è quindi quello di creare un sistema differenziale basato su dinamiche reali e più generiche. Quasi in contrapposizione con quanto appena affermato, cercheremo quindi di modellizzare la predazione del *Varanus Komodoensis*, ovvero il drago di Komodo, un animale unico e allo stesso tempo un'ottima base per numerose dinamiche. Spieghiamo perché.

3.1 Una specie unica e multiforme

Il drago di Komodo è un rettile che vive nel sud-est indonesiano, in particolare sulle isole di Komodo, Rinca, Flores, Gili Dasami e Gili Montag [10]. Un esemplare di questa curiosa specie può arrivare a misurare $3m$ pesando fino a $70kg$, guadagnandosi così il titolo di lucertola più grande esistente. Questo, oltre ad essere un dato anatomicamente interessante, è un elemento fondamentale per la sopravvivenza di questi varani e per gli ecosistemi di cui fanno parte. Infatti, complice la vita insulare che avvantaggia il predatore più dominante, devono essere considerati come i cacciatori principali di ogni ambiente che abitano, anche grazie alla loro stazza, in quanto pochi altri animali nel loro territorio sono in grado di contrastarli. Numerosi studi [11, 13, 14] hanno provato che le dimensioni del drago di Komodo influenzano in modo netto le sue probabilità di successo durante la caccia ed evidenziano come queste dipendano, oltre che dall'età e dal sesso dell'individuo, anche dalla densità di prede disponibili. In particolare per prede si intende quasi ogni animale presente nel raggio d'azione del drago: infatti questi si nutrono di invertebrati, uccelli e mammiferi, oltre che di carogne. Gli animali che più di tutti costituiscono la loro dieta sono i sambar dalla criniera, i cinghiali selvatici e i bufali d'acqua. Non solo,

anche gli stessi draghi di Komodo sono a rischio. Infatti nei loro pasti non è esclusa la presenza di loro simili. Soprattutto i cuccioli possono rappresentare fino al 10% della dieta di un drago adulto. Inoltre quando due individui approssimano la stessa vittima esistono due situazioni possibili: se uno dei due fosse più grande dell'altro avrebbe la precedenza per nutrirsi; al contrario qualora dovessero avere dimensioni simili, si affronterebbero in duello, con la possibilità che il perdente venga mangiato dall'altro. Pertanto un primo interessante comportamento di questa specie è il cannibalismo. Malgrado le credenze, il cannibalismo è un elemento che accomuna moltissimi animali in tutto il mondo, come ad esempio mantidi, squali o alcuni aracnidi, e per questo diventa molto interessante considerarlo nella dinamica.

L'altra caratteristica fondamentale della predazione dei draghi di Komodo è l'utilizzo di veleno. Infatti dopo decenni nei quali si credeva che la saliva di questi animali contenesse solo numerosi batteri, in era moderna si è dimostrata la presenza nel loro corpo di ghiandole velenifere. Questo significa che, in un eventuale scontro con una preda, al varano basterebbe morderla per condannarla. Tuttavia il veleno che utilizza non è in grado di uccidere la preda in pochi secondi e le permette così di allontanarsi dal luogo dell'incontro prima di morire. Quindi anche in caso di morte della preda non è scontato che il predatore in questione riesca a ritrovarla e nutrirsi. Tuttavia queste lucertole possono far affidamento sulla lingua, grazie alla quale riescono, nei casi migliori, ad individuare un animale morto o morente fino ad un raggio di $10km$ da loro. Come nel caso del cannibalismo, anche questa abilità che potrebbe sembrare così caratteristica, è in realtà condivisa con molte specie animali dotate di veleno, come serpenti e altri rettili.

Parlando dei cuccioli, i nidi in cui vengono deposte le uova del drago di Komodo contengono in media una ventina di uova che, a seconda delle condizioni ambientali, rimarranno lì per un periodo compreso tra i 3 e gli 8 mesi in attesa di schiudersi. Per il primo periodo le uova vengono protette dalla madre la quale, con l'avvicinarsi della schiusa, abbandona il nido per nutrirsi. Vale la pena osservare come anche le uova siano considerate cibo agli occhi dei draghi adulti. Una volta nati, i cuccioli di drago si nutriranno di insetti e piccoli animali e rimarranno il più possibile arrampicati sugli alberi per proteggersi. Infatti, anche se in grado di farlo, è raro che gli adulti si arrampichino sugli alberi. Arrivati in media ad un'età di sette anni, i cuccioli inizieranno a mangiare mammiferi di dimensione più considerevole e potranno essere considerati per dieta e stazza dei membri della popolazione adulta. Questa grande differenza tra due esemplari di età uno maggiore e l'altro minore di sette anni, delinea una soglia abbastanza netta tra l'età adulta e quella dei cuccioli. Possiamo quindi osservare come la specie si presti alla stessa divisione in due fasce di età adottata nei capitoli precedenti sulla specie dei predatori. Notiamo inoltre come i cuccioli non vadano ad intaccare direttamente la popolazione delle prede principali della specie, ma si limitino ad alimentare la densità degli adulti tramite crescita e, loro malgrado, cannibalismo.

Come ultimo tema trattiamo la stagione degli amori. Infatti anche il *varanus komodoensis* ha delle stagioni in cui si riproduce maggiormente, ma il maschio tende a corteggiare la femmina durante tutto l'anno, aumentando così le possibilità di riproduzione in periodi casuali. Pertanto, nonostante i dati evidenzino una maggiore probabilità di deporre uova nei mesi compresi tra giugno e ottobre, possiamo considerare la riproduzione come un evento continuo nella specie, similmente ad

esempio a quanto si fa per la specie più studiata di tutte: quella umana. In questo modo risulta spontaneo andare a modellizzare le dinamiche preda-predatore del drago di Komodo non più tramite un sistema iterativo, bensì mediante uno differenziale.

In conclusione le caratteristiche principali e che considereremo nella creazione del modello sono il cannibalismo verso cuccioli e adulti, la possibile necessità di una doppia ricerca della stessa preda e la facilità di divisione in due fasce di età del predatore.

3.2 Il modello

Vediamo adesso un possibile modo per rappresentare le dinamiche descritte al paragrafo precedente. Prima di tutto iniziamo come sempre enunciando le semplificazioni e le assunzioni che faremo per scrivere e studiare il sistema:

- consideriamo una sola grande specie delle prede nella quale includeremo solo i dati riguardanti i sambar dalla criniera e i cinghiali selvatici (in quanto estremamente più predati rispetto alle altre specie presenti);
- il sistema è isolato;
- il predatore è diviso in due classi di età;
- gli individui di tutte le specie studiate sono omogenei, in particolare non viene considerata neanche l'età o la dimensione di un predatore adulto rispetto ad un altro o di un predatore cucciolo rispetto ad un altro;
- nell'ambiente sono presenti solo la preda e il predatore;
- l'ambiente non evolve e fornisce alle prede il nutrimento necessario;
- se una preda viene uccisa da un predatore, non è detto che questo la riesca a mangiare;
- non esiste attrito sociale tra le prede;
- i predatori si riproducono nello stesso modo durante il tempo;
- lo svantaggio della popolazione dei cuccioli dei predatori dipendente dal cannibalismo non è uguale al vantaggio tratto dagli adulti;
- lo svantaggio della popolazione adulta dei predatori dipendente dal cannibalismo verso altri adulti è maggiore del vantaggio che ne traggono e vengono rappresentati da un singolo coefficiente pari alla differenza dei due;
- le uniche carogne di cui si nutre il predatore adulto sono quelle delle prede da lui uccise che è riuscito ad individuare;
- non consideriamo la retroazione ritardata dovuta alla cova delle uova;
- le prede morse non possono sopravvivere.

Osserviamo come, per ciò che è stato detto in precedenza, la dinamica della preda sia estremamente basilare. Infatti non vi è alcuna sostanziale differenza dal punto di vista delle prede tra la dinamica corrente e quella analizzata nel modello Lotka-Volterra. Possiamo quindi dedurre fin da subito come l'interesse di questo studio non risiederà nell'andamento della singola specie, come poteva essere nei sistemi iterativi studiati fin qui, ma sarà sempre nel rapporto tra le tre popolazioni studiate. Dette quindi $x = x(t)$ la densità di popolazione delle prede, $y = y(t)$ la densità di popolazione dei predatori cuccioli e $z = z(t)$ la densità di popolazione dei predatori maturi (inversamente rispetto alla notazione del capitolo precedente) e detti $\dot{x} = \dot{x}(t)$, $\dot{y} = \dot{y}(t)$ e $\dot{z} = \dot{z}(t)$ le rispettive variazioni al tempo t , scriveremo semplicemente

$$\dot{x} = \eta x - \alpha_x x z,$$

in linea con la formulazione di Lotka e Volterra, con η **coefficiente di natalità delle prede** e α_x **tasso di mortalità di caccia delle prede** costanti non negative.

Passiamo quindi ai predatori cuccioli. Supponiamo per iniziare che non ci sia cannibalismo nella specie dei predatori. In questo modo la densità dei predatori immaturi dipenderà solamente da quanti adulti si riproducono e da quanti cuccioli riescono a sopravvivere, ovvero

$$\dot{y} = \beta z - \gamma_y y,$$

dove β è il **coefficiente di natalità dei predatori** e γ_y è la **percentuale di mortalità dei predatori cuccioli** e sono entrambe costanti non negative.

Possiamo quindi rimanere nelle ipotesi di assenza di cannibalismo e analizzare le dinamiche dei predatori maturi. Alla loro popolazione si aggiungerà la parte di cuccioli sopravvissuta al periodo infantile, quindi ha senso considerare un addendo $(1 - \gamma_y)y$. Come sempre una frazione di individui morirà per motivi esterni secondo un tasso di mortalità costante. Inoltre i predatori maturi partecipano attivamente alla vita di caccia con le prede, traendone quindi vantaggio. Tuttavia, contrariamente a tutti i modelli visti fino ad ora, il vantaggio dei predatori non è uguale allo svantaggio delle prede. Infatti, come abbiamo spiegato, il predatore potrebbe aver bisogno di dover rintracciare una preda anche in un secondo momento rispetto a quello dell'uccisione di quest'ultima. Rappresenteremo tale circostanza tramite un coefficiente di vantaggio minore di α_x . Otteniamo quindi

$$\dot{z} = (1 - \gamma_y)y - \gamma_z z + \alpha_z x z$$

con γ_z **percentuale di mortalità dei predatori adulti** e α_z **coefficiente di vantaggio di caccia dei predatori adulti** costanti non negative e con $\alpha_z \leq \alpha_x$.

Già a questo punto appare evidente come questo sistema non sia conservativo. Inoltre uno studio analitico dei suoi punti di equilibrio risulta essere estremamente complicato. Per questo è importante poter studiare sistemi differenziali di questo tipo sfruttando altri approcci. In particolare quello che adotteremo nella prossima sezione sfrutta i metodi one-step per la risoluzione di sistemi differenziali.

Vediamo adesso come introdurre il cannibalismo tra predatori all'interno delle equazioni appena trovate. Un primo approccio potrebbe essere quello di considerare il fenomeno del cannibalismo come un semplice attrito sociale tra gli adulti, seguendo

uno schema comunque conosciuto, e come un normale rapporto preda-predatore tra maturi e immaturi. Tuttavia così facendo non solo si perderebbe interesse nei confronti di un sistema non più originale, ma si andrebbe a sminuire e declassare una dinamica affascinante e complessa come il cannibalismo. Basti pensare al rapporto tra le prede e il cannibalismo. La logica porterebbe a pensare che un alto numero di prede, sufficiente alla sopravvivenza dei predatori, vada a far diminuire la frequenza di atti cannibali nella specie. Tuttavia diversi studi hanno evidenziato come in alcuni casi il legame tra la presenza di prede e il cannibalismo sia molto più debole di così [15]. In tali contesti la tendenza a mangiarsi tra individui della stessa specie dipende da una cosiddetta **costante di saturazione**, diversa per ogni animale. Queste osservazioni giustificano la scelta di non considerare le prede nell'ambito del cannibalismo. Nello specifico adotteremo come funzione di cannibalismo la **reazione di Holling di IV tipo semplificata**, per la quale rimandiamo alla bibliografia [15]. La forma di questa funzione applicata al nostro caso è la seguente:

$$f(y, z) = \frac{\xi y z}{y + a}$$

dove supponiamo che z stia mangiando y con ξ **tasso di cannibalismo** e dove a è la **costante di saturazione**, ovvero rappresenta quanto può essere alta la popolazione per non avere cannibalismo, e sono entrambi non negativi. Inserendo questa funzione all'interno delle nostre equazioni e ricordando che i predatori adulti sono coinvolti in due dinamiche di cannibalismo, otteniamo il seguente sistema:

$$\begin{cases} \dot{x} = \eta x - \alpha_x x z \\ \dot{y} = \beta z - \gamma_y y - \frac{\xi_y y z}{y + a_y} \\ \dot{z} = (1 - \gamma_y) y - \gamma_z z + \alpha_z x z + \frac{\xi_z y z}{y + a_y} - \frac{\zeta_z z^2}{z + a_z} \end{cases},$$

con ξ_y , ξ_z e ζ_z i tre tassi di cannibalismo e a_y e a_z le costanti di saturazione. Similmente a quanto visto per i coefficienti α_x e α_z , anche i coefficienti ξ_y e ξ_z non sono uguali. Inoltre ζ_z è la differenza tra i tassi di cannibalismo a vantaggio e a svantaggio degli adulti nel mangiare altri adulti. Chiaramente è preceduto da un segno negativo in quanto un predatore maturo che ne mangia un altro aiuta la propria sopravvivenza a discapito della densità totale.

Vale la pena osservare come nel modello appena descritto non ci sia alcuna dipendenza diretta tra le prede e i cuccioli del drago di Komodo. Da qui possiamo aspettarci che il comportamento dei cuccioli possa essere un'amplificazione o un'appiattimento del profilo della curva data dai predatori maturi. Ora non rimane che studiare questo nuovo sistema mediante alcuni test numerici significativi.

3.3 Test sperimentali

Il sistema che stiamo prendendo in esame ha un'espressione analitica molto complessa e, come abbiamo già anticipato, tentare di risolverlo analiticamente potrebbe rivelarsi un'operazione tanto ardua quanto vana. Per questo motivo andremo a studiare la nostra dinamica avvalendoci di uno strumento estremamente utile: un metodo one-step per l'approssimazione delle soluzioni di un'equazione differenziale ordinaria.

Tra i diversi metodi esistenti, quello che utilizzeremo sarà il metodo Runge-Kutta a 4 stadi [16], in quanto garantisce un bilancio tra accuratezza, stabilità e costo computazionale.

Definizione 3.3.1. *Un metodo Runge-Kutta a s stadi per la risoluzione del sistema*

$$\begin{cases} \dot{y}(t) = f(t, y(t)) \\ y(t_0) = y_0 \end{cases}$$

è scritto nella forma

$$u^{n+1} = u^n + hF(t_n, u^n, h; f),$$

con $F(t_n, u^n, h; f) = \sum_{i=1}^s b_i K_i$, dove vale

$$K_i = f(t_n + c_i h, u^n + h \sum_{j=1}^s a_{ij} K_j)$$

e dove $b \in \mathbb{R}^s$, $c \in \mathbb{R}^s$ e $A = (a_{ij}) \in \mathbb{R}^{s \times s}$. h è il rapporto tra la differenza tra tempo finale e tempo iniziale e il numero di passi n .

La scelta di A , b e c determina un metodo Runge-Kutta. Il metodo Runge-Kutta a 4 stadi che useremo ha la seguente forma:

$$\begin{cases} K_1 = f(t_n, u^n) \\ K_2 = f(t_n + \frac{h}{2}, u^n + \frac{h}{2} K_1) \\ K_3 = f(t_n + \frac{h}{2}, u^n + \frac{h}{2} K_2) \\ K_4 = f(t_{n+1}, u^n + h K_3) \\ u^{n+1} = u^n + \frac{h}{6} (K_1 + 2K_2 + 2K_3 + K_4) \end{cases}.$$

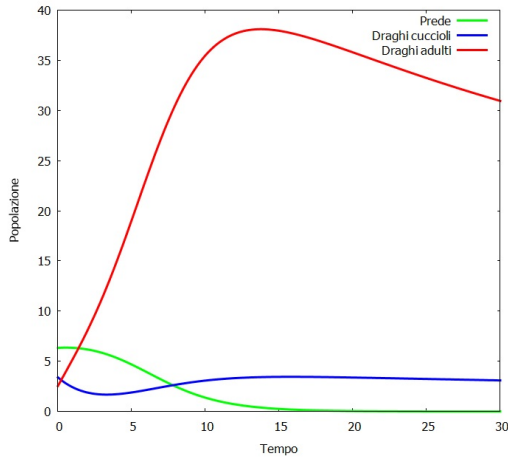
Nel nostro caso la funzione f è data dal vettore delle tre espressioni che descrivono le dinamiche del sistema. Considerando che un drago di Komodo vive mediamente 30 anni, abbiamo svolto lo studio su un periodo appunto di 30 anni, supponendo di iniziare l'osservazione al tempo 0. Inoltre abbiamo posto $n = 500$. Non ci resta che definire il dato iniziale.

I valori che utilizzeremo per lo stato iniziale si basano su rilevazioni territoriali realmente effettuate. Data la differenza di densità delle specie in analisi nei vari ambienti, abbiamo limitato l'area di studio alle sole isole di Komodo e Rinka, sulle quali vivono attualmente circa 3500 draghi di Komodo, di cui 1500 adulti e i rimanenti cuccioli [10]. Per quanto riguarda le prede, le densità utilizzate sono relative a studi pubblicati nel 2009, i quali riportano la presenza su queste due isole di 306230 sambar dalla criniera e di 66679 cinghiali selvatici, le prede preferite del drago [14]. Tuttavia come dati iniziali non utilizzeremo queste popolazioni, bensì la densità data dal rapporto con l'area delle isole considerate, che sommate coprono una superficie di 588 km^2 . Come si può notare, e come è facile aspettarsi, la densità delle prede sarà molto più alta rispetto a quelle dei predatori, pertanto all'interno dei prossimi grafici le prede saranno scalate di un fattore 100.

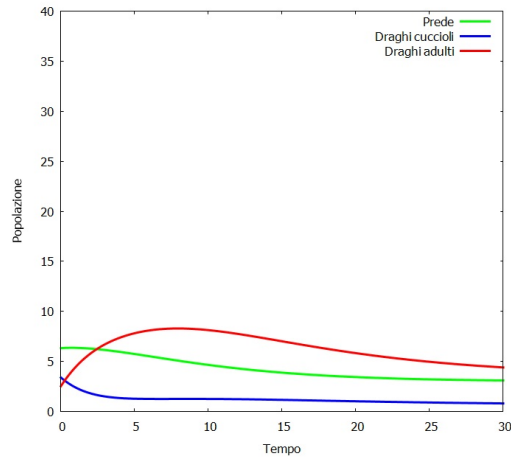
Per cominciare escludiamo il cannibalismo tra adulti dalla dinamica ($\zeta_z = 0$), tenendo abbastanza alto il vantaggio di caccia degli adulti ponendo $\alpha_z = 0.0005$.

Parallelamente studiamo lo stesso sistema senza variarne alcun parametro, ma introducendo il cannibalismo tra adulti con un coefficiente $\zeta_z = 0.4$.

Grafici:



3.1 Una dinamica senza cannibalismo tra adulti: i coefficienti usati sono $\eta = 0.04$, $\alpha_x = 0.01$, $\beta = 0.1$, $\gamma_y = 0.4$, $\xi_y = 0.1$, $a_y = 2$, $\gamma_z = 0.08$, $\xi_z = 0.01$



3.2 Stessa dinamica con cannibalismo tra i draghi adulti, con $a_z = 4$

Dal confronto tra questi due grafici si deduce un'importantissima qualità del cannibalismo: ha la possibilità di rendere un sistema estremamente stabile, andando nel nostro caso a compensare l'eccessiva crescita dei varani maturi, facendo sì che le prede rimangano sufficientemente numerose. Notiamo come in assenza di cannibalismo il comportamento dei predatori è strettamente correlato alla densità delle prede: in un primo momento queste permettono ai predatori di prosperare fino al punto di essere troppi perché le prede sopravvivano; α_z indica una grande dipendenza dalle prede nell'evoluzione dei predatori, pertanto alla loro estinzione i draghi adulti inizieranno a calare. Da notare invece come i cuccioli, nonostante il cannibalismo, riescano a sopravvivere mantenendo un andamento più o meno costante proprio grazie al gran numero di maturi presenti. Osservando invece il secondo grafico notiamo come il cannibalismo, nel suo favorire le prede, avvantaggi indirettamente anche i predatori stessi, che avendo ancora prede di cui nutrirsi non sono condannati all'estinzione. Tutto ciò a dimostrazione ancora una volta del fatto che per sopravvivere una specie non deve diventare né troppo poco né eccessivamente popolosa.

La sola presenza di cannibalismo non basta a garantire la sopravvivenza delle due specie. Alle volte però può creare tale illusione, come nel seguente esempio. Rispetto al caso precedente definiamo $\alpha_x = 0.7$, alziamo β a 0.2 e ξ_y a 0.6. Inoltre abbassiamo a_y a 1. Infine poniamo $\gamma_z = 0.2$, $\alpha_z = 0.003$, $\xi_z = 1$, $\zeta_z = 0.8$ e $a_z = 2$. Così facendo otterremo la seguente dinamica.

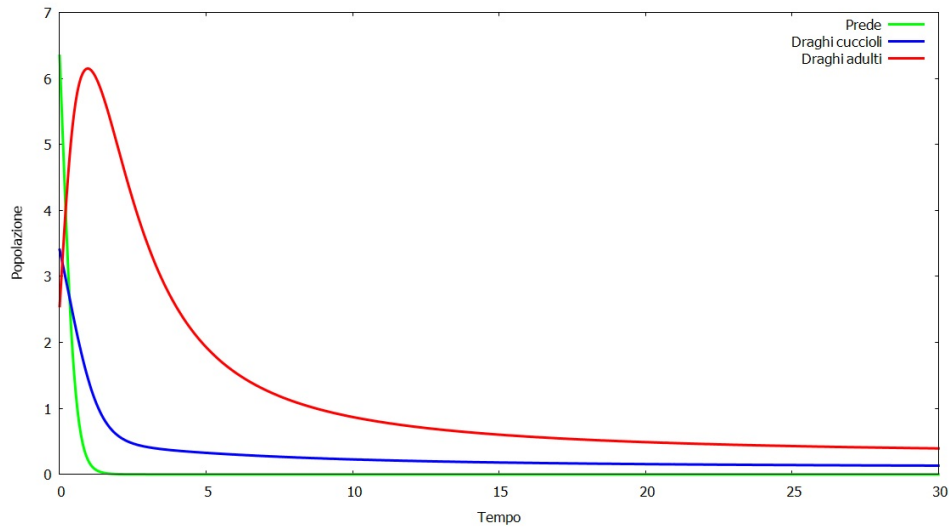


Grafico 3.3. I predatori sembrano sopravvivere grazie al cannibalismo, ma l'assenza di prede li porta rapidamente verso l'estinzione

Con le prede che tendono all'estinzione dopo pochissimo tempo dall'inizio dello studio, i predatori sembrano rimanere in un primo periodo su densità molto alte. Tuttavia saranno costretti a mangiarsi esclusivamente tra di loro, senza poter usufruire della presenza di altri animali da predare. Pertanto le curve dei cuccioli e degli adulti andranno a schiacciarsi verso lo zero con grande rapidità.

Vediamo un possibile comportamento dell'ecosistema in presenza di un alto tasso di cannibalismo. Lasciamo come nei casi precedenti che le prede si riproducano con poca frequenza ($\eta = 0.04$) e supponiamo che anche i draghi generino pochi cuccioli ($\beta = 0.05$). Poniamo $\zeta_z = 5$ e riconsideriamo $a_y = 2$ e $a_z = 4$. Infine fissiamo i restanti coefficienti: $\alpha_x = 0.01$, $\gamma_y = 0.1$, $\xi_y = 0.1$, $\gamma_z = 0.04$, $\alpha_z = 0.003$ e $\xi_z = 0.05$.

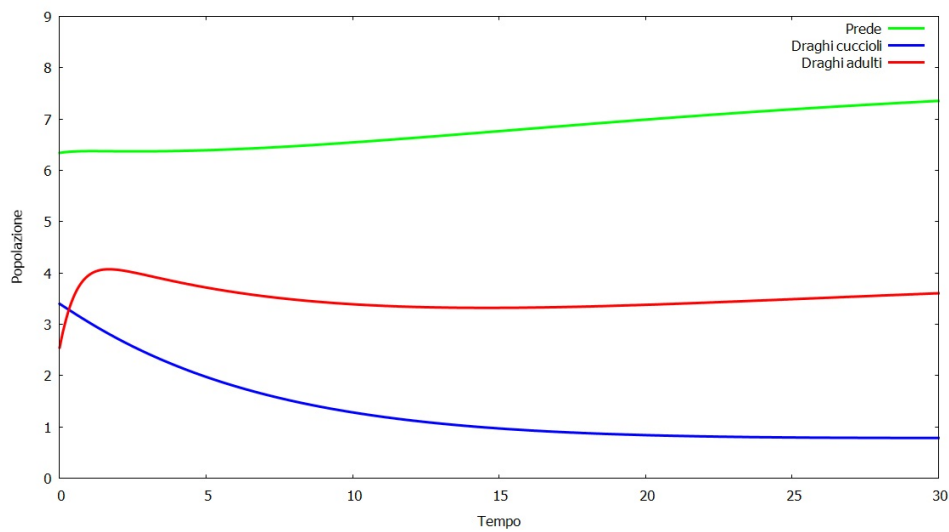


Grafico 3.4. Un modello stabile con alto tasso di cannibalismo tra adulti

Nonostante η sia basso, l'alto valore di ζ_z impedisce ai predatori maturi di crescere abbastanza da penalizzare le prede. Inoltre il valore di β porta la curva dei cuccioli ad essere strettamente decrescente. La stabilità nel breve periodo di questo sistema la possiamo quindi attribuire, oltre che a ζ_z , a γ_y : infatti dei pochi cuccioli che nascono una buona parte diventa adulta. Possiamo anche vedere come l'inflessione iniziale dei predatori comporti un aumento fisiologico delle prede e, di conseguenza, in un secondo momento anche i predatori stessi torneranno a crescere.

Dopo aver visto il rapporto che intercorre tra predatori maturi e prede, poniamo ora l'attenzione sulla popolazione delle prede stesse. Andiamo quindi ad aumentare il valore di η e portiamolo fino a 0.28. Data l'alta densità iniziale delle prede, ritocchiamo anche α_x , in quanto una crescita eccessiva delle prede creerebbe troppo attrito con i draghi adulti. Imponiamo quindi $\alpha_x = 0.004$. Per lo stesso motivo supponiamo $\alpha_z = 0.000003$. Diminuiamo molto anche la presenza di cannibalismo tramite i nuovi coefficienti $\xi_y = 0.01$, $\xi_z = 0.01$ e $\zeta_z = 0.001$.

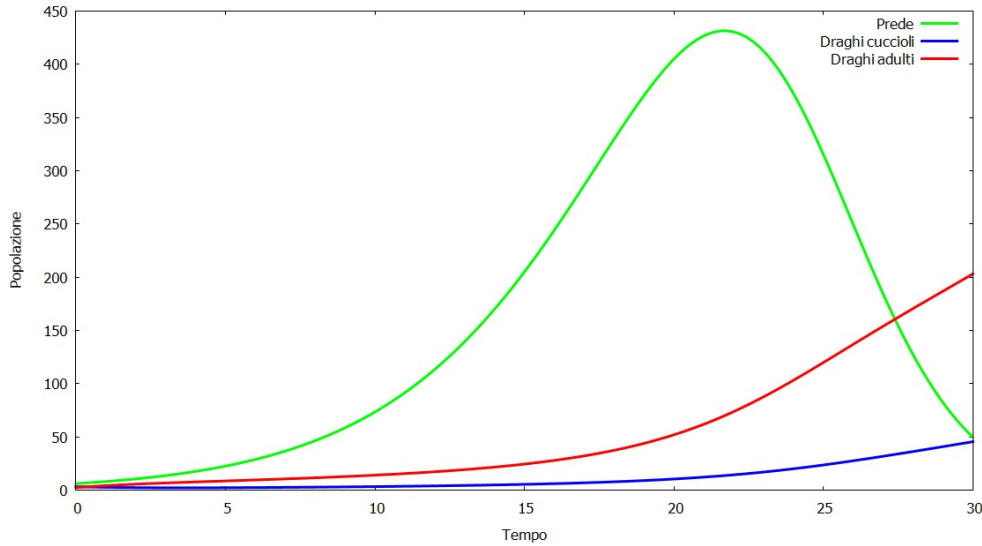


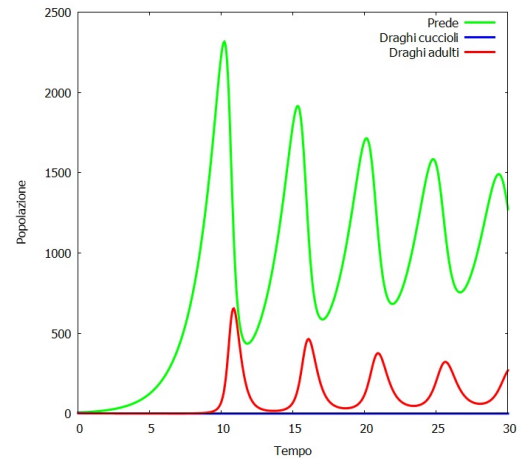
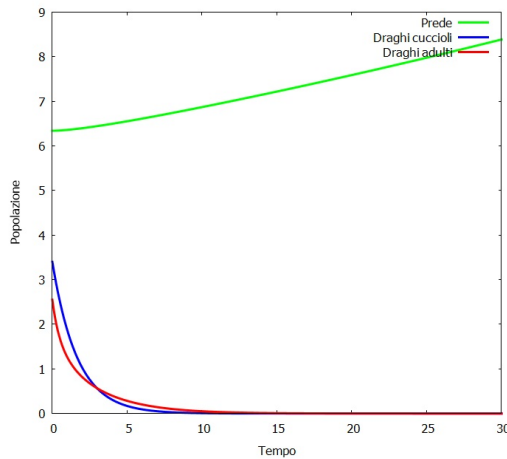
Grafico 3.5. *Un comportamento interessante delle prede: gli altri coefficienti sono $\beta = 0.1$, $\gamma_y = 0.3$, $a_y = 2$, $\gamma_z = 0.1$ e $a_z = 4$*

Similmente a quanto sottolineato nel caso di un'eccessiva crescita dei varani maturi, anche la crescita delle prede può rivelarsi controproducente per loro; infatti grazie ad un alto tasso di riproduzione la loro densità sale molto in poco tempo. Tuttavia questo implica un buon livello di prosperità per entrambe le età del drago di Komodo, che aumentando andranno a contrastare in modo netto la crescita delle prede le quali, pur riproducendosi con un buon ritmo, andranno a scemare a fine periodo. Questo specifico modello è interessante soprattutto dal punto di vista delle prede e solo nel breve periodo, in quanto negli anni successivi la crescita dei predatori rimarrebbe coerente con quella attuale, facendoli tendere verso l'infinito in maniera irrealistica.

Sempre parlando delle prede, possiamo affermare che il parametro η ha un ruolo fondamentale nell'oscillazione di alcuni sistemi. Questo non deve stupire, in quanto

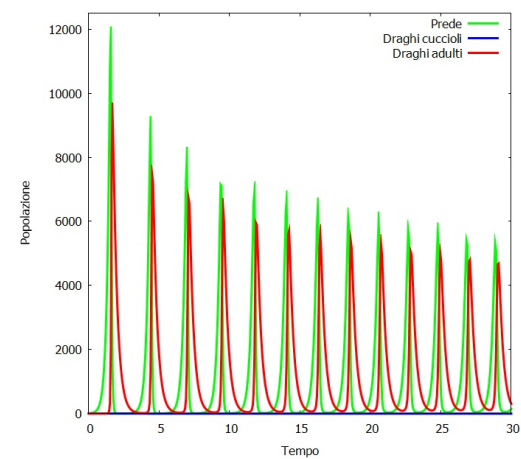
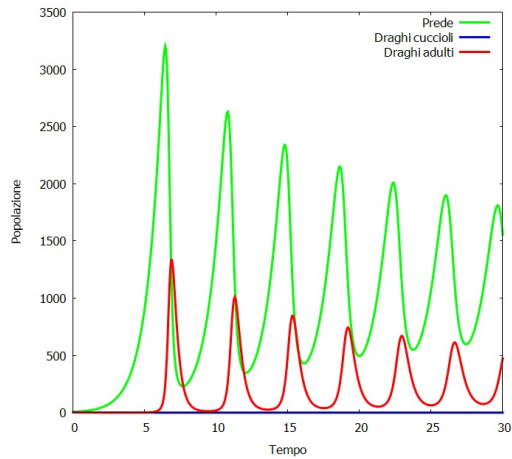
un alto numero di predatori dipende da un alto numero di prede e η stabilisce quanto rapidamente le prede siano in grado di crescere. Volendo dimostrare quanto appena affermato mediante dei test numerici, possiamo fissare i seguenti coefficienti: $\alpha_x = 0.004$, $\beta = 0$, $\gamma_y = 0.6$, $\xi_y = 0$, $a_y = 2$, $\gamma_z = 0.4$, $\alpha_z = 0.00003$, $\xi_z = 0$, $\zeta_z = 3$ e $a_z = 4$. Stiamo quindi supponendo che i draghi adulti si riproducano molto poco e che non compiano atti cannibali verso i cuccioli. Ebbene, i seguenti grafici rappresentano la dinamica dello stesso sistema al variare solo di η .

Grafici:



3.6 Dinamica non oscillatoria per $\eta = 0.01$

3.7 Dinamica poco oscillatoria per $\eta = 0.6$



3.8 Dinamica oscillatoria per $\eta = 1$

3.9 Dinamica molto oscillatoria per $\eta = 5$

Il primo grafico rappresenta forse il comportamento che più ci si aspetterebbe dalla scelta fatta sui dati: l'estinzione dei predatori con una lenta crescita delle prede. Già nel secondo caso possiamo però vedere come l'impennarsi del numero di prede generi un'improvvisa risalita dei draghi adulti. Come già visto in altri esempi, quanto appena successo comporta un crollo delle prede e, conseguentemente, dei predatori. Confrontando i grafici si possono apprezzare tre cose: al crescere di η le prede raggiungono picchi sempre più alti e sempre più rapidamente, causando un

comportamento analogo nei predatori maturi; in corrispondenza dei massimi relativi della curva dei predatori sono presenti dei punti di flesso sulla traiettoria delle prede; il comportamento medio dei predatori è sempre decrescente, ma le grandi oscillazioni li fanno rimanere in vita più a lungo. Osserviamo che i draghi immaturi seguiranno sempre lo stesso comportamento, avendo tolto dalla loro dinamica ogni correlazione con le altre specie.

Può a questo punto avere senso chiedersi cosa succederebbe alle traiettorie facendo dipendere anche i cuccioli dai draghi adulti e reintroducendo il cannibalismo tra questi ultimi. Prendiamo quindi come riferimento il sistema con $\eta = 5$ e poniamo $\beta = 0.5$, $\xi_y = 0.2$ e $\xi_z = 0.2$.

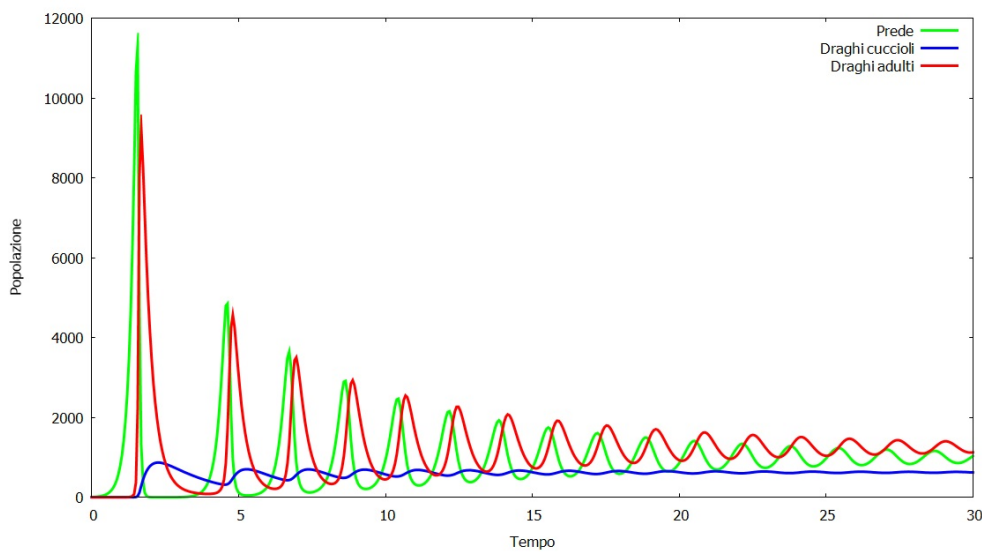


Grafico 3.10. La nuova dinamica dei draghi cuccioli ha un effetto stabilizzante

Come appare evidente, è bastato introdurre nella dinamica il legame tra le due classi di età del varano per far sì che il precedente grafico sia estremamente più stabile come andamento già dopo i primi anni. Infatti il contributo dei più giovani alla popolazione adulta è fondamentale per farle raggiungere densità più alte e portare di conseguenza le prede a crolli più ripidi e profondi. In questo modo la risalita di sambar e cinghiali non riuscirà a tornare ai picchi precedenti in quanto verrà frenata molto prima. Allo stesso tempo, essendoci meno prede da cacciare, nemmeno i cacciatori riusciranno a tornare a grandi densità, ottenendo un effetto più stabile. Notiamo che le oscillazioni dei predatori immaturi, anche se presenti, non si avvicinano a quelle dei predatori esperti. Questo perché, al contrario di questi che dipendono anche dalle prede, sono influenzati unicamente dai varani adulti.

Già nell'ultimo studio viene evidenziata una tendenza della curva dei predatori cuccioli riscontrabile già in altri esempi precedentemente presentati e annunciata durante la costruzione del modello. Per capire di cosa stiamo parlando osserviamo il seguente grafico.

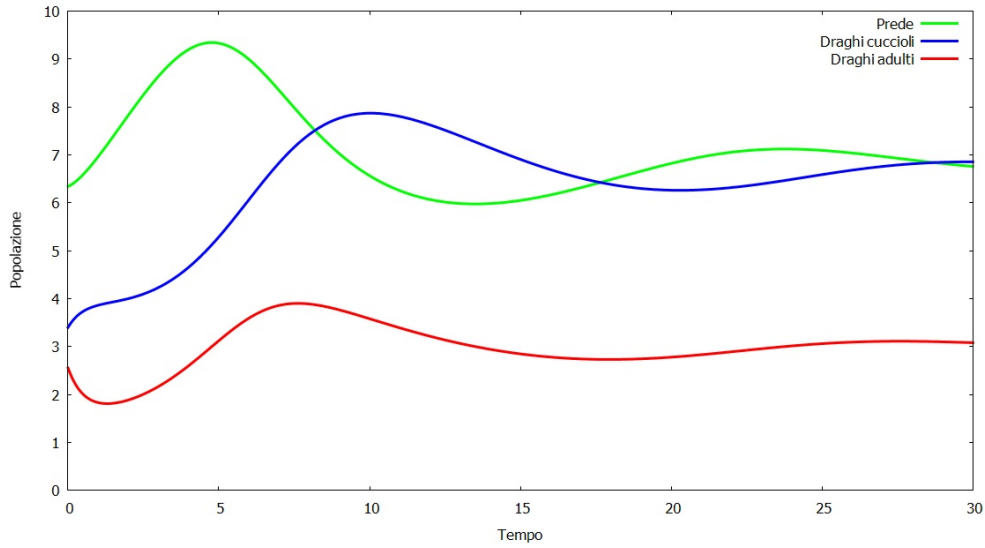


Grafico 3.11. Grafico ottenuto imponendo $\eta = 0.3$, $\alpha_x = 0.1$, $\beta = 1.2$, $\gamma_y = 0.4$, $\xi_y = 0.4$, $a_y = 2$, $\gamma_z = 3$, $\alpha_z = 0.002$, $\xi_z = 0.4$, $\zeta_z = 0.01$ e $a_z = 4$

L'alto valore di β e ξ_y mette in un rapporto molto stretto le densità dei draghi adulti e dei draghi immaturi. Infatti, dopo un primo calo dei primi in contrapposizione ad un leggero aumento dei secondi, le popolazioni di entrambe le classi di età descriveranno approssimativamente la stessa curva a quote diverse. Proprio questo comportamento, come si può notare anche nei precedenti grafici, è caratteristico della dinamica dei giovani varani: la stretta correlazione che hanno con gli altri draghi di Komodo e l'assenza di legame diretto con le prede, implica che il profilo della loro curva sarà quasi sempre un'amplificazione o una riduzione del profilo descritto dagli adulti. Tale peculiarità rende allo stesso tempo poco interessante lo studio di questa popolazione e più attendibile il modello. Infatti è realistico immaginare che la densità di cuccioli presenti sul territorio sia in qualche modo un riflesso diretto di quella degli individui più anziani.

Da tutti i grafici studiati fino a questo momento emerge un fatto: il modello in analisi mette in risalto lo stretto rapporto che intercorre tra le tre specie studiate, più di quanto visto ad esempio con il modello di Maynard Smith-Slatkin. Una prova di quanto appena affermato risiede proprio nell'ultima carettiristica citata riguardante il grafico dei predatori cuccioli: il fatto che la curva da loro descritta possa essere banale non significa che non abbia importanza nell'ecosistema, come dimostra il suo ruolo stabilizzante sottolineato in alcuni esempi. Pertanto anche elementi all'apparenza poco importanti sono fondamentali per la sopravvivenza delle specie.

Per finire presentiamo un sistema forse poco interessante come comportamento, ma importante come risultato. Per ottenerlo imponiamo i coefficienti nel seguente modo: per le prede $\eta = 0.04$ e $\alpha_x = 0.02$; per i varani immaturi $\beta = 0.2$, $\gamma_y = 0.15$, $\xi_y = 0.01$ e $a_y = 2$; infine per i draghi di Komodo adulti supponiamo $\gamma_z = 0.08$,

$\alpha_z = 0.0005$, $\xi_z = 0.01$, $\zeta_z = 4$ e $a_z = 4$. Con questa scelta di dati le curve che si ottengono sono le seguenti.

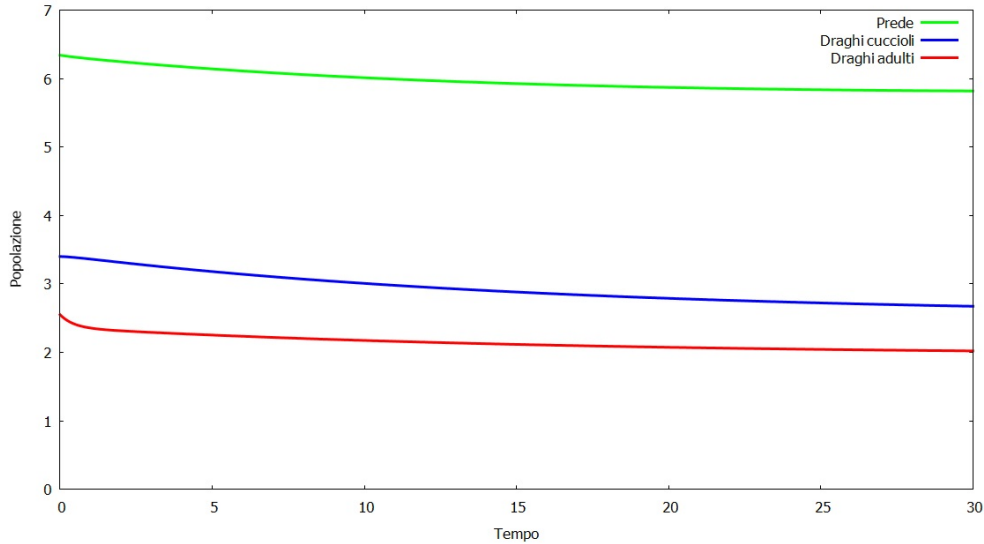


Grafico 3.12. *Un sistema estremamente stabile può sembrare banale, ma in studi su specie animali in situazioni delicate, come il drago di Komodo, andamenti come questo sono l'obiettivo da raggiungere*

La scelta fatta sui dati ha rivelato un andamento quasi costante delle tre popolazioni in analisi. Questo significa che, qualora si volesse prendere come riferimento il modello corrente, arrivare ad ottenere nella realtà dei coefficienti simili a quelli adottati potrebbe voler dire aver raggiunto una sorta di equilibrio dell'ecosistema. Infatti la leggera tendenza a decrescere delle tre curve potrebbe essere arginata da interventi esterni. Parlando del drago di Komodo questi interventi vengono svolti abitualmente, in quanto considerato specie a rischio di estinzione. Quindi in conclusione, nonostante possa non affascinare, un grafico come questo deve rappresentare il punto di arrivo di tutti i discorsi svolti fino ad ora.

Capitolo 4

Conclusioni

Durante il percorso appena completato abbiamo scoperto tre possibili approcci alle dinamiche preda-predatore con strutture d'età sui predatori. Il primo di questi tratta separatamente la crescita dei predatori e il rapporto con le prede. In particolare, per raggiungere una dinamica che si occupi contemporaneamente di entrambi i temi è necessario alternare i diversi strumenti a disposizione. Il grande vantaggio di questo metodo è la semplicità di utilizzo: come abbiamo visto la matrice di Leslie permette di effettuare molteplici calcoli in poco tempo. Chiaramente questa immediatezza ha un costo, ovvero l'attendibilità dei risultati ottenuti. Soprattutto in un contesto reale, nel quale modelli come questi possono avere una loro utilità, ad esempio per capire come agire su determinate specie in funzione di queste previsioni, è virtualmente impossibile che il sistema così poco elastico, legato alla matrice di Leslie, possa essere adatto allo scopo. Già passando al modello Maynard Smith-Slatkin vengono racchiusi al suo interno molteplici fattori. La struttura iterativa rende questo sistema più adatto allo studio su periodi o molto brevi o molto lunghi, con interessamento annuale ad esempio. In particolare, in presenza di dati sperimentali che vengono raccolti periodicamente, un modello iterativo si presta ad un facile confronto tra realtà e simulazioni. Da un punto di vista teorico i modelli differenziali, come l'ultimo analizzato, sono quelli più accurati. Anche questi però hanno un problema, come abbiamo già potuto osservare: non sempre sono facili da studiare. Infatti spesso a questi sistemi vanno affiancati degli strumenti per poterli interpretare. Nel nostro caso è stato utilizzato un metodo one-step per sistemi differenziali, ma così facendo appare evidente che agli svantaggi del modello vadano sommati anche quelli dello strumento. Per questo motivo può avere senso studiare questi modelli su periodi di tempo non troppo estesi, in modo da non perdere precisione di calcolo e non accumulare grandi errori, senza comunque raggiungere elevati costi computazionali.

In ogni caso il grande vantaggio di questi tre modelli risiede nella loro semplicità. Infatti non si tratta di sistemi eccessivamente complicati e questo li rende un'ottima base per descrivere altre situazioni. Ad esempio il modello sui draghi di Komodo, come abbiamo già detto, presenta dinamiche che unite tra di loro descrivono la predazione dei varani, ma prese separatamente modellizzano bene i singoli comportamenti, che è facile siano presenti in altre specie.

Appendice A

Matrice_di_Leslie

Il seguente codice è stato sfruttato per creare i grafici relativi alle matrici di Leslie nel caso di una specie divisa in due sole classi di età. Alla fine di ogni iterazione del ciclo presente, il programma sovrascrive il vettore delle popolazioni y con le densità relative all'anno successivo. Dal codice sono tuttavia stati omessi la scrittura dei dati su file e la funzione per plottare tali dati.

```

00  int main(){
01      int n,p;
02      double y[2],F1,P0,a,b,c,B[2][2];
03      printf("\nPredatori=");
04      scanf("%lf",&y[0]);
05      printf("\nCuccioli=");
06      scanf("%lf",&y[1]);
07      printf("\nAnni=");
08      scanf("%d",&n);
09      printf("\nF1=");
10      scanf("%lf",&F1);
11      printf("\nP0=");
12      scanf("%lf",&P0);
13      for(int i=1;i<=n;i++){
14          a=y[0];
15          b=y[1];
16          y[0]=P0*b;
17          y[1]=F1*a;
18      }
19      return(0);
20  }
```


Appendice B

Maynard_Smith_Slatkin

Di seguito riportiamo il codice c, nel quale sono stati omessi i controlli sulle scelte in input e alcune stampe a video, utilizzato per studiare l'andamento delle densità di predatori maturi, immaturi e prede al variare del tempo secondo la legge di Maynard Smith-Slatkin. Questo programma permette di usare il parametro R come costante o variabile e di inserire in input tutti i parametri necessari. La funzione f è quella che si occupa del calcolo delle popolazioni: ad ogni iterazione il parametro "specie" stabilisce quale classe di individui debba essere calcolata; infine per calcolare ad ogni passo la popolazione, basterà sovrascrivere il vettore `pop` con un ciclo, usandolo come input della funzione f e inserendo l'output nel vettore stesso.

```

00  int main(){
01      double a,b,pop[3],S,R,T,R0,x;
02      int scelta,n,k,c;
03      printf("Numero di periodi su cui eseguire lo studio \n");
04      scanf("%d",&n);
05      printf("Densita' di predatori maturi all'inizio \n");
06      scanf("%lf",&pop[0]);
07      printf("Densita' di predatori immaturi all'inizio dello studio \n");
08      scanf("%lf",&pop[1]);
09      printf("Densita' di prede all'inizio dello studio \n");
10      scanf("%lf",&pop[2]);
11      k=modello(a,b,R,S,T,R0,x,c);
12  }
13
14
15  int modello(double &a,double &b,double &R,double &S,double &T,
double &R0,double &x,int &c){
16      int scelta;
17      printf("\nArea di esplorazione dei predatori maturi:a=");
18      scanf("%lf",&a);
19      printf("\nArea di esplorazione dei predatori immaturi:b=");
20      scanf("%lf",&b);
21      printf("\nIndice di riproduzione dei predatori maturi:T=");
22      scanf("%lf",&T);
23      printf("\nIndice di sopravvivenza dei predatori maturi:S=");
24      scanf("%lf",&S);
25      printf("\nSelezionare R:\n"
26      "1)R costante\n"

```

```

27     "2)R=R0/(1+(R0-1)*pow(x/xe,c))\n");
28     scanf("%d",&scelta);
29     switch(scelta){
30         case 1:
31             printf("\nIndice di riproduzione delle prede:R=");
32             scanf("%lf",&R);
33             printf("\n");
34             break;
35         case 2:
36             printf("\nInserire R0=");
37             scanf("%lf",&R0);
38             printf("\nInserire xe=");
39             scanf("%lf",&xe);
40             printf("\nInserire c=");
41             scanf("%d",&c);
42             printf("\n");
43             break;
44         default: return(0); break;
45     }
46     return(scelta);
47 }
48
49 double f(double y,double z,double x,int k,int specie,double a,double b,
int periodo,double R,double S,double T,double R0,double xe,int c){
50     if(periodo%21==0){
51         switch(specie){ //1=specie y, 2=specie z, 3=specie x
52             case 1:return(S*y+z); break;
53             case 2:return(T*y); break;
54             case 3:
55                 switch(k){
56                     case 1:return(R*x);break;
57                     case 2:R=R0*(1+(R0-1)*pow(x*xe,c));return(R*x); break;
58                     default:return 0; break;
59                 }
60             default:return 0; break;
61         }
62     }
63     }else{
64         switch(specie){
65             case 1:return(y*(1-exp(-a*x))); break;
66             case 2:return(z*(1-exp(-b*x))); break;
67             case 3:return(x-y-z); break;
68             default:return 0; break;
69         }
70     }
71 }
72 }

```


Appendice C

Komodo

I grafici contenuti nel terzo capitolo sono stati realizzati tutti grazie al seguente algoritmo, nel quale è implementato anche il metodo Runge-Kutta a 4 stadi in tre dimensioni. Nella funzione `f` sono contenute le espressioni che caratterizzano le dinamiche delle specie studiate. Come nei precedenti codici, anche in questo caso vengono omessi eventuali controlli e comandi di grafica. Tuttavia è presente un messaggio di avviso sul valore del passo `h` del metodo one-step.

```

00  int main(){
01      int n;
02      double tin,T,u[nmax],v[nmax],z[nmax],eta,alphau,beta,gammav,xiv,av,
gammaz,alphaz,xiz,zz,az;
03      scelta_dati(tin,T,u[0],v[0],z[0],n);
04      scelta_coeficienti(eta,alphau,beta,gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
05      Runge_Kutta((T-tin)/n,n,u,v,z,eta,alphau,beta,gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,
xiz,zz,az);
06  }
07
08
09  double f(double u,double v,double z,int comp,double eta,double alphau,
double beta,double gammav,double xiv,double av,double gammaz,double alphaz,
double xiz,double zz,double az){
10      switch(comp){
11          case 1:return((eta*u-alphau*u*z)); break;
12          case 2:return((beta*z-gammav*v-(xiv*v*z)/(v+av))); break;
13          case 3:
return(((1-gammav)*v-gammaz*z+alphaz*u*z+(xiv*v*z)/(v+av)-(zz*z*z)/(z+az))); break;
14      }
15  }
16
17  void scelta_dati(double &tin,double &T,double &u,double &v,double &z,int &n){
18      printf("\nScrivere gli estremi t0 e T\n");
19      scanf("%lf\t%lf",&tin,&T);
20      printf("\nInserire le componenti del dato iniziale y(t0)\n");
21      scanf("%lf\t%lf\t%lf",&u,&v,&z);
22      printf("\nInserire il numero di passi\n");
23      scanf("%d",&n);
24      printf("\nIl tempo che intercorre tra un passo e il successivo e'
h=%lf\n",(T-tin)/n);

```

```

25     if((T-tin)/n>=1){
26         printf("\n\n!!!ATTENZIONE: h RISULTA SUPERIORE A 1, PERTANTO LA
TRAJETTORIA CALCOLATA POTREBBE ESSERE POCO AFFIDABILE!!!\n\n");
27     }
28     return;
29 }
30
31 void scelta_coefficienti(double &eta,double &alphau,double &beta,
double &gammav,double &xiv,double &av,double &gammaz,double &alphaz,
double &xiz,double &zz,double &az){
32     printf("\nInserire il valore del coefficiente eta:\n");
33     scanf("%lf",&eta);
34     printf("\nInserire il valore del coefficiente alphau:\n");
35     scanf("%lf",&alphau);
36     printf("\nInserire il valore del coefficiente beta:\n");
37     scanf("%lf",&beta);
38     printf("\nInserire il valore del coefficiente gammav:\n");
39     scanf("%lf",&gammav);
40     printf("\nInserire il valore del coefficiente xiv:\n");
41     scanf("%lf",&xiv);
42     printf("\nInserire il valore del coefficiente av:\n");
43     scanf("%lf",&av);
44     printf("\nInserire il valore del coefficiente gammaz:\n");
45     scanf("%lf",&gammaz);
46     printf("\nInserire il valore del coefficiente alphaz:\n");
47     scanf("%lf",&alphaz);
48     printf("\nInserire il valore del coefficiente xiz:\n");
49     scanf("%lf",&xiz);
50     printf("\nInserire il valore del coefficiente zz:\n");
51     scanf("%lf",&zz);
52     printf("\nInserire il valore del coefficiente az:\n");
53     scanf("%lf",&az);
54 }
55
56 void Runge_Kutta(double h,int n,double u[nmax],double v[nmax],
double z[nmax],double eta,double alphau,double beta,double gammav,double xiv,
double av,double gammaz,double alphaz,double xiz,double zz,double az){
57     double k[12];
58     for(int i=0;i<n;i++){
59         k[0]=f(u[i],v[i],z[i],1,eta,alphau,beta,gammav,xiv,av,gammaz,
alphaz,xiz,zz,az);
60         k[1]=f(u[i],v[i],z[i],2,eta,alphau,beta,gammav,xiv,av,gammaz,
alphaz,xiz,zz,az);
61         k[2]=f(u[i],v[i],z[i],3,eta,alphau,beta,gammav,xiv,av,gammaz,
alphaz,xiz,zz,az);
62         k[3]=f(u[i]+h/2*k[0],v[i]+h/2*k[1],z[i]+h/2*k[2],1,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
63         k[4]=f(u[i]+h/2*k[0],v[i]+h/2*k[1],z[i]+h/2*k[2],2,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
64         k[5]=f(u[i]+h/2*k[0],v[i]+h/2*k[1],z[i]+h/2*k[2],3,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
65         k[6]=f(u[i]+h/2*k[3],v[i]+h/2*k[4],z[i]+h/2*k[5],1,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
66         k[7]=f(u[i]+h/2*k[3],v[i]+h/2*k[4],z[i]+h/2*k[5],2,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
67         k[8]=f(u[i]+h/2*k[3],v[i]+h/2*k[4],z[i]+h/2*k[5],3,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);

```

```

68     k[9]=f(u[i]+h*k[6],v[i]+h*k[7],z[i]+h*k[8],1,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
69     k[10]=f(u[i]+h*k[6],v[i]+h*k[7],z[i]+h*k[8],2,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
70     k[11]=f(u[i]+h*k[6],v[i]+h*k[7],z[i]+h*k[8],3,eta,alphau,beta,
gammav,xiv,av,gammaz,alphaz,xiz,zz,az);
71     u[i+1]=u[i]+h*(k[0]+2*k[3]+2*k[6]+k[9])/6.000000;
72     if(u[i+1]<0){
73         u[i+1]=0;
74     }
75     v[i+1]=v[i]+h*(k[1]+2*k[4]+2*k[7]+k[10])/6.000000;
76     if(v[i+1]<0){
77         v[i+1]=0;
78     }
79     z[i+1]=z[i]+h*(k[2]+2*k[5]+2*k[8]+k[11])/6.000000;
80     if(z[i+1]<0){
81         z[i+1]=0;
82     }
83 }
84 return;
85 }

```


Bibliografia

- [1] Artioli, S. - *Dinamica delle popolazioni: modelli deterministici di Lotka-Volterra*, Tesi di Laurea in Fisica, Università di Bologna, Prof. Armando Bazzani, tesi pubblicata su $\ll \text{https} : // \text{amslaurea.unibo.it/id/eprint/21934} \gg$, a.a. 2020-21
- [2] Hirsch, M. W., Smale, S., Devaney R. L. - *Differential equations, dynamical systems, and an introduction to chaos*, Elsevier, 2013
- [3] Buttà, P., Negrini, P. - *Note del corso di Meccanica Razionale (Collana Studi Matematici)*, Edizioni Nuova Cultura, 2012
- [4] Bucci, S. - *Le matrici di Leslie nella dinamica delle popolazioni*, Tesi di Laurea in Matematica, Università di Bologna, Prof.ssa Valeria Simoncini, tesi pubblicata su $\ll \text{https} : // \text{amslaurea.unibo.it/13522/} \gg$, a.a. 2015-16
- [5] Maynard Smith, J. - *L'ecologia e i suoi modelli*, Mondadori, 1975
- [6] Falcone, M., Israel, G. - *Qualitative and Numerical Analysis of a Class of Prey-Predator Models*, D. Reidel Publishing Company, Acta Applicandae Mathematicae, Vol. 4, pp. 225-258, 1985
- [7] Cushing, J. M., Saleem, M. - *A Predator Prey Model with Age Structure*, Springer-Verlag, Journal of Mathematical Biology, Vol. 14, pp.231-250, 1982
- [8] Wang, W., Chen, L. - *A Predator-Prey System with Stage-Structure for Predator*, Elsevier Science Ltd, Vol. 33, No. 8, pp. 83-91, 1997
- [9] Edelstein-Keshet, L. - *Mathematical Models in Biology*, Society for Industrial and Applied Mathematics, 2005
- [10] *Komodo Dragon (Varanus komodoensis) Fact Sheet*, San Diego (CA): San Diego Zoo Wildlife Alliance, [accessed 2023 Mar 02], $\ll \text{http} : // \text{ienc.libguides.com/sdzg/factsheets/komododragon} \gg$, c1998-2021
- [11] Affenberg, W. - *The behavioural ecology of the Komodo monitor*, Journal of Animal Ecology, Vol. 51, No. 3, 1982
- [12] Ariefiandy, A., Purwandana, D., Seno, A., Chrismiawati, M., Jessop, T. S., Ciofi, C. - *Evaluation of three field monitoring-density estimation protocols and their relevance to Komodo dragon conservation*, Springer Science+Business Media Dordrecht, 2014

- [13] Laver, R. J., Purwandana, D., Ariefiandy, A., Imansyah, J., Forsyth, D. M., Ciofi, C., Jessop, T. S. - *Life-History and Spatial Determinants of Somatic Growth Dynamics in Komodo Dragon Populations*, PLoS ONE 7(9): e45398. doi:10.1371/journal.pone.0045398, : Sean Walker, California State University Fullerton, United States of America, 2012
- [14] Ariefiandy, A., Purwandana, D., Coulson, G., Forsyth, D. M., Jessop, T. S. - *Monitoring the ungulate prey of the Komodo dragon *Varanus komodoensis*: distance sampling or faecal counts?*, Nordic Board for Wildlife Research, Wildlife Biology, Vol. 19, No. 2, pp. 126-137, << [https : //doi.org/10.2981/11 – 098](https://doi.org/10.2981/11-098) >>, 2013
- [15] Mishra, P., Raw, S. N., Tiwari, B. - *On a cannibalistic predator-prey model with prey defense and diffusion*, Elsevier Inc., Applied Mathematical Modelling, Vol. 90, pp. 165-190, 2020
- [16] Quarteroni, A., Sacco, R., Saleri, F., Gervasio, P. - *Matematica Numerica*, Springer-Verlag, Vol. 77, 4a edizione, 2014
- [17] Lotka, A. J. - *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins Company, 1925
- [18] Volterra, V. - *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*, Memorie della Reale Accademia Nazionale dei Lincei, Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali, S. 6, Vol. 2, Fasc. 3, 1926