

Modelli matematici di reti alimentari per la biodiversità di ecosistemi nell'Amazzonia

di Mauro Arrigoni, Fabrizio Pini e Ilse Walker

Abstract.- Models of cyclic food webs

Eigen's model of cyclic population interaction referring to pre-cellular evolution is modified for cyclic food webs as they are found for example in tropical ecosystems on poor soils. Thus decomposition on each trophic level promotes the growth of primary production. Furthermore, herbivory and predation are seen as cooperative growth effects on the respective consumers, in that excess production on any trophic level promotes the growth rate of the next one. The system is open, each level may have additional, external resource inputs. For primary production, this is a necessary condition. Species composition within trophic compartments is not considered; for simplicity, each compartment may be represented by a single species. The only question to be answered is, whether cyclic interactions favour system stabilization, i.e. species coexistence.

Four models are presented, including general environmental limitation, logistic density-dependent limitation and time-lags. Introduction of logarithmic terms according to (Jones, Steiner, Arrigoni) permits for precision of equilibrium conditions and for explicit solution of examples.

All models demonstrate system stabilization as a result of cyclic trophic interactions. The equilibrium conditions appear to be biologically realistic and consistent, to the extent of agricultural management by Man.

Definition of Symbols:

c_i : ($i=0,1,2,\dots,N$) Population within respective trophic compartment; in case of several species, a single, mixed population is considered.

c_0 : Plants (primary production).

c_1 : Herbivores.

c_2-c_N : Predators of successive trophic levels.

x_j : different populations (races, species etc.) within each compartment $j=1,2,\dots,N_j$.

r_j : species-specific, intrinsic growth rates, referring to x_j .

$$\sum_{k=1}^{N_i} x_{ik} = c_i.$$

a_i : mean growthrate of the respective c_i in absence of trophic interactions, i.e. part of the resources may be of external origin. For primary production this is obligatory.

b_i : density-dependent, logistic reduction of growth.

β_i : cooperative component of growth of the consumers resulting from consumption on the lower trophic level (c_{i-1}).

α_i : reduction of growth of the resource population (c_j) as a result of consumption by c_{i+1} .

γ_k : cooperative component of growth of primary production (c_0) resulting from decomposition and mineralization, digestion etc. (Plant decomposition by micro-organisms is included in a_0).

Ω_i : total growth reduction due to logistic and trophic interaction, compartment specific.

A : Unspecific elimination (Model 1) as possible result of seasonal variation (cold, dry or inundation periods), drift (emigration) or management by Man (hunting and fishing laws with silviculture).

1. Introduzione

Il significato di ciclo alimentare chiuso per le foreste tropicali pluviali con terreni poveri è noto da tempo (Herrera e altri 1978; Luizao e Schubart 1987). La foresta vergine si mantiene attraverso una veloce conversione di biomassa morta; le radici delle piante penetrano direttamente nello strame di foglie e nel legname morto. D'altronde la stabilità di reti alimentari è uno dei temi più importanti dell'ecologia teorica (Pimm 1991); di regola le reti analizzate non sono tuttavia cicliche.

Malgrado la povertà dei suoli e delle acque la biodiversità degli ecosistemi amazzonici è sconvolgente. Su un ettaro di foresta primaria sono state contate 179 specie di piante con il diametro del tronco che misura almeno 15 cm (Prance e altri 1976); 20 tipi di piccoli pesci e 6 tipi di gamberetti unitamente a larve di libellule si distribuiscono quasi prede su una superficie inferiore ai 0,25 ettari di ruscelli (Henderson e Walker 1990). I meccanismi di competizione darwiniana sembrano essere qui poco efficaci. Un modello fondamentale per il mantenimento della diversità, malgrado la minacciosa competizione, è stato proposto da M. Eigen (1971) e più tardi ulteriormente sviluppato (Eigen e Schuster 1979). Si trattava allora di evoluzione precellulare: come si realizzano le decine di migliaia di proteine e acidi nucleici che si riproducono a spese degli stessi 20 aminoacidi e 4 nucleotidi? E come si mantiene questo sistema attraverso i milioni di anni? La risposta si è potuta dare introducendo l'iperciclo: le macromolecole autocatalitiche hanno un effetto cooperativo enzimatico sulla catalisi di altre specie di molecole. Sempre laddove si forma un ciclo chiuso di simili effetti cooperativi non è più possibile escludere un suo membro per via competitiva.

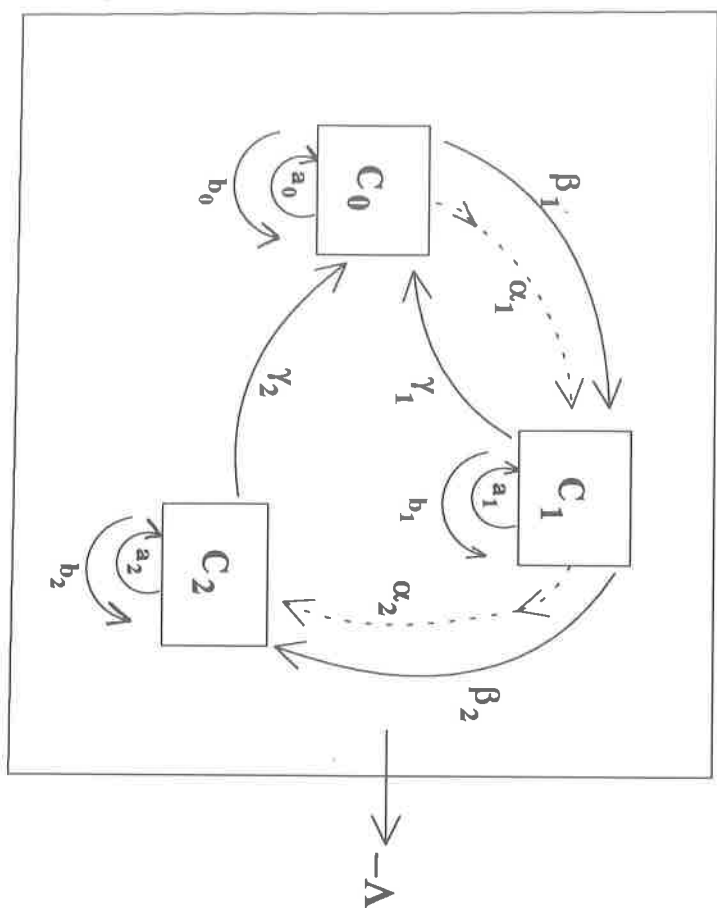
In realtà il metabolismo cellulare e degli organismi si sviluppa secondo cicli biochimici come ad esempio il ciclo del cancro, dove però i tassi di crescita sono nulli (Pini 1990; Steiner 1991).

La cooperazione consente anche il passaggio da organismi unicellulari a organismi pluricellulari con tessuti diversi (Walker e Williams 1976).

L'iperciclo è il modello di organizzazione biologica per eccellenza; con l'introduzione di termini logaritmici il sistema di equazioni dinamiche che lo descrive diventa risolvibile analiticamente (Jones 1977). Negli ultimi anni sono stati analizzati diversi tipi più o meno complessi di modelli ciclici (Arrigoni e Steiner 1987, Arrigoni 1990, Pini 1990, Steiner 1991). Se si interpreta l'effetto delle prede sui predatori e delle piante sui loro consumatori come effetto cooperativo sui tassi di crescita di questi ultimi, l'iperciclo ben si adatta anche all'analisi di reti alimentari cicliche. In proposito bisogna considerare che tutti gli organismi dopo il loro periodo di riproduzione si possono consumare senza effetto negativo sui loro tassi riproduttivi ed inoltre per il mantenimento stabile di una specie è necessario solo un unico discendente fertile per genitore. Tutta la sovrapproduzione può essere consumata senza minacciare l'esistenza della specie preda. L'alogia tra le catene alimentari cicliche e l'iperciclo di Eigen si basa soprattutto sul fatto che tutti gli animali si nutrono principalmente delle stesse sostanze fondamentali e perciò sono potenzialmente sottoposte ad una competizione illimitata. Salvo gli organismi velenosi, ogni essere vivente è commestibile, cosa che il «minaccia-tutto» Homo-sapiens ha già da tempo dimostrato. In questo lavoro presenteremo quattro modelli di reti alimentari cicliche che, anche se estremamente semplificati, mostrano delle proprietà fondamentali delle interazioni tropicali.

2. I modelli

Il modello di base è illustrato nella figura.



I diversi compartimenti trofici contengono varie specie sottoposte ad una competizione intraspecifica (spazio limitato, territorialismo, ecc.), da cui una crescita logistica, e ad una competizione interspecifica. In effetti il numero di specie nei modelli con i termini Ω_i di crescita logistica specie-specifica e competizione-specifica può ridursi ad una sola, a dipendenza dai rapporti competitivi tra le specie di un dato compartimento. Ciò dipende dallo scambio di informazioni tra le specie (Walker 1993).
 Nei sistemi complessi questa probabilità è piccola. L'intenzione degli autori nei modelli presentati è di analizzare le condizioni di stabilità tra i compartimenti collegati in forma ciclica e non quelle all'interno dei singoli compartimenti.

Ogni compartimento ha una crescita potenziale propria a_i che per motivi di semplicità si ammette costante. Anche i tassi Ω_i di eliminazione specifica sono propri di ogni compartimento come conseguenza delle condizioni limitative. Il consumo esercitato sul compartimento trofico precedente ne diminuisce il tasso di crescita (coefficiente α) incrementando quello del consumatore (coefficiente β). Importante è la chiusura del ciclo via decomposizione: tutti i compartimenti contribuiscono alla crescita delle piante (coefficienti γ).

Il sistema come tale non è necessariamente chiuso, cioè ogni compartimento trofico può ricevere risorse dall'esterno. Questa componente di crescita è compresa nei coefficienti a_i . È necessario comunque che ogni compartimento fornisca una parte delle risorse al successivo, solo così è soddisfatta la condizione di cooperazione. Per ragioni termodinamiche almeno l'input della produzione primaria è aperto (fotosintesi).
 La domanda fondamentale è dunque se le catene alimentari con chiusura del ciclo via decomposizione possono contribuire al mantenimento della biodiversità.

In ogni livello trofico sono presenti inizialmente diverse specie; per motivi di semplicità si è deciso di ipotizzare, per ognuno dei modelli, queste popolazioni sottoposte in ogni compartimento ad una pressione di tipo darwiniano¹.

$$(1) \quad \begin{cases} \dot{x}_{ij} = r_{ij}x_{ij} - x_{ij}\Omega_i & , & x_{ij}(0) = x_{ij}^0 \\ \sum_{k=1}^M x_{ik}(t) = c_i(t) & , & j = 1, 2, \dots, N_i \end{cases}$$

Questo tipo di selezione avrà come conseguenza che delle N_i popolazioni del livello trofico i ne resterà solo una ("survival of the fittest") la cui concentrazione x_{ij} coinciderà con la concentrazione c_i .

¹Per modelli più complessi e diversificati vedi un prossimo lavoro.

Modello I: sistema a tre livelli senza condizione ambientale ($b_0 > 0, b_1, b_2 \geq 0, \Lambda = 0$):

$$(2) \begin{cases} \dot{c}_0 = (a_0 - b_0 c_0) c_0 - \alpha_0 c_1 c_0 + (\gamma_1 c_1 + \gamma_2 c_2) c_0 \\ \dot{c}_1 = (a_1 - b_1 c_1) c_1 - \alpha_1 c_2 c_1 + \beta_1 c_0 c_1 \\ \dot{c}_2 = (a_2 - b_2 c_2) c_2 + \beta_2 c_1 c_2 \end{cases}$$

$c_i(t)$ ($i = 0, 1, 2$) rappresenta quantitativamente (biomassa oppure numero di individui) il livello i al tempo $t \geq 0$. Il sistema dev'essere completato con opportune condizioni iniziali della forma $c_i(0) = c_i^0$ con $c_i^0 > 0$ dati per $i = 0, 1, 2$. In questo modello è assente la condizione ambientale, quindi $\Lambda = 0$.

Modello II: sistema alle differenze con ritardo, senza condizione ambientale ($b_0 > 0, b_1, b_2 \geq 0, \Lambda = 0$):

Consideriamo ora il tempo come una variabile discreta n che assume valori interi non negativi che numerano degli intervalli costanti di tempo (ad es. anno). Parleremo di *epoche* o *periodi*. In questo caso poniamo il sistema alle differenze del secondo ordine

$$(3) \begin{cases} c_{0,n+1} = (1 + a_0 - b_0 c_{0,n}) c_{0,n} - \alpha_0 c_{1,n} c_{0,n} + (\gamma_1 c_{1,n-1} + \gamma_2 c_{2,n-1}) c_{0,n} \\ c_{1,n+1} = (1 + a_1 - b_1 c_{1,n}) c_{1,n} - \alpha_1 c_{2,n} c_{1,n} + \beta_1 c_{0,n} c_{1,n} \\ c_{2,n+1} = (1 + a_2 - b_2 c_{2,n}) c_{2,n} + \beta_2 c_{1,n} c_{2,n} \end{cases}$$

Il sistema vale per $n \geq 1$.

$c_{i,k}$ ($i = 0, 1, 2$) rappresenta quantitativamente il livello i durante l'epoca $k \geq 0$. Anche in questo caso si devono assegnare opportune condizioni iniziali $c_{i,0} = c_i^0$ con $c_i^0 > 0$ dati per $i = 0, 1, 2$.

Modello III: sistema con termini di interazione logaritmici e condizione ambientale ($b_i = 0$ per tutti gli i e $\Lambda > 0$)

$$(4) \begin{cases} \dot{c}_0 = a_0 c_0 + c_0 \sum_{k=1}^N \gamma_k \ln c_k - c_0 \Lambda, & c_0(0) = c_0^0 \\ \dot{c}_j = a_j c_j + \beta_j c_j \ln c_{j-1} - c_j \Lambda, & c_j(0) = c_j^0 \\ \sum_{k=0}^N c_k(t) = n & (j = 1, 2, \dots, N) \end{cases}$$

Osservazione: La concentrazione totale n non deve essere necessariamente costante, ma può essere sostituita con una qualsiasi funzione derivabile nel tempo.

Modello IV: sistema con termini di interazione logaritmici, libero da condizione ambientale ($b_0 = b_1 = \dots = b_{N-1} = 0, b_N > 0, \Lambda = 0$).

$$(5) \begin{cases} \dot{c}_0 = a_0 c_0 + c_0 \sum_{k=1}^N \gamma_k \ln c_k - \alpha_0 c_0 \ln c_1, & c_0(0) = c_0^0 \\ \dot{c}_j = a_j c_j + \beta_j c_j \ln c_{j-1} - \alpha_j c_j \ln c_{j+1}, & c_j(0) = c_j^0 \\ \dot{c}_N = a_N c_N + \beta_N c_N \ln c_{N-1} - b_N c_N \ln c_N, & c_N(0) = c_N^0 \end{cases} \quad (j = 1, 2, \dots, N-1)$$

Si noti che nei quattro modelli proposti:

- (i) il coefficiente a_0 (tasso di crescita delle piante) tiene conto della composizione propria (stame di foglie, legname morto);
- (ii) il coefficiente γ_2 può anche includere la concimazione artificiale (letame, liquame) in uso nell'agricoltura.

3. Analisi dei modelli

3.1 I modelli I e II

Riguardo al segno dei coefficienti facciamo le ipotesi seguenti

$$(H1) \quad \begin{cases} a_0 > 0 \\ b_0 > 0, b_1, b_2 \geq 0 \\ \alpha_0, \alpha_1 > 0 \\ \beta_1, \beta_2, \gamma_1, \gamma_2 > 0 \end{cases}$$

La positività di a_0 esprime l'esistenza di un input positivo di energia al livello 0. Nel caso di una effettiva dipendenza dei livelli 1 e 2 dal livello 0 è ragionevole ammettere anche $a_1, a_2 < 0$.

I coefficienti b esprimono l'esistenza di fattori limitanti interni a ciascun compartimento (freno logistico).

La positività dei coefficienti α rappresenta l'esistenza di un'effettiva predazione del livello 1 nei confronti del livello 0 e del livello 2 nei confronti del livello 1.

La positività dei coefficienti β e γ manifesta la catalisi positiva del livello 0 sul livello 1, del livello 1 sul livello 2 e di entrambi i livelli 1 e 2 sul livello 0. Le considerazioni che precedono valgono per tutti i modelli in esame. Dal punto di vista biologico è naturale avere $\gamma_1 - \alpha_0 < 0$. Tuttavia non utilizzeremo esplicitamente questa condizione nella discussione della coesistenza e della stabilità.

Riguardo al modello II, osserviamo come i termini catalitici con i coefficienti γ facciano intervenire due epoche consecutive. Ciò è inteso ad esprimere il fatto che il materiale biologico, che dai livelli superiori ritorna al livello 0, non è immediatamente disponibile, ma richiede un certo tempo (un "periodo" nel modello) per potere essere fruibile. Un esempio che mostriamo farà vedere come questo ritardo si traduca, dal punto di vista matematico, in una stabilizzazione del sistema. In altri termini, l'equilibrio che vede la coesistenza dei tre livelli, e quindi la salvaguardia della diversità biologica, viene stabilizzato grazie all'esistenza di questo ritardo.

L'esistenza di un equilibrio con coesistenza dei tre livelli

La determinazione degli equilibri dei sistemi dinamici (2) e (3) non presenta difficoltà particolari e risulta onerosa solo dal punto di vista della mole di calcoli da svolgere. Questi ultimi possono benissimo venir eseguiti con un sistema di Computer Algebra (come Mathematica o Maple). Ci limitiamo pertanto ad enunciare il risultato:

Proposizione 1 :

Il punto $(\bar{c}_0, \bar{c}_1, \bar{c}_2)$ con

$$(6_0) \quad \bar{c}_0 = \frac{a_0 b_1 b_2 + a_1 b_2 (\gamma_1 - \alpha_0) - a_2 \alpha_1 (\gamma_1 - \alpha_0) + a_2 b_1 \gamma_2 + a_0 \alpha_1 \beta_2 + a_1 \beta_2 \gamma_2}{b_0 b_1 b_2 - b_2 \beta_1 (\gamma_1 - \alpha_0) + b_0 \alpha_1 \beta_2 - \beta_1 \beta_2 \gamma_2}$$

$$(6_1) \quad \bar{c}_1 = \frac{a_1 b_0 b_2 - a_2 b_0 \alpha_1 + a_0 b_2 \beta_1 + a_2 \beta_1 \gamma_2}{b_0 b_1 b_2 - b_2 \beta_1 (\gamma_1 - \alpha_0) + b_0 \alpha_1 \beta_2 - \beta_1 \beta_2 \gamma_2}$$

$$(6_2) \quad \bar{c}_2 = \frac{a_2 b_0 b_1 - a_2 \beta_1 (\gamma_1 - \alpha_0) + a_1 b_0 \beta_2 + a_0 \beta_1 \beta_2}{b_0 b_1 b_2 - b_2 \beta_1 (\gamma_1 - \alpha_0) + b_0 \alpha_1 \beta_2 - \beta_1 \beta_2 \gamma_2}$$

è un punto di equilibrio per entrambi i modelli I e II. I modelli possiedono anche altri punti di equilibrio, nessuno dei quali però permette la sopravvivenza di tutti e tre i livelli.

Siamo evidentemente interessati al caso in cui i tre livelli coesistono in equilibrio. Dobbiamo pertanto fare l'ipotesi di coesistenza seguente:

I coefficienti $a, b, \alpha, \beta, \gamma$ sono tali da garantire la sussistenza delle disuguaglianze:

$$(H2) \quad \bar{c}_0 > 0, \quad \bar{c}_1 > 0, \quad \bar{c}_2 > 0$$

Studio della stabilità dell'equilibrio concomitante

Siamo interessati a trovare delle condizioni affinché l'equilibrio (6) risulti stabile.

Formuleremo dapprima delle condizioni sufficienti di stabilità nel caso in cui i coefficienti di autolimitazione b_0, b_1, b_2 sono tutti positivi. Queste condizioni risultano essere estremamente semplici. In seguito studieremo il caso $b_1 = b_2 = 0$ ricavando delle condizioni di stabilità più deboli.

Osserviamo dapprima che, nel caso in cui i coefficienti α, β e γ , che dettano l'interazione fra i tre livelli, fossero nulli, i modelli I e II si ridurrebbero ciascuno a tre equazioni logistiche indipendenti. Qualora si avesse $a_i > 0$ e $b_i > 0$ per $i=1,2,3$, il sistema avrebbe l'equilibrio $(a_0/b_0, a_1/b_1, a_2/b_2)$. La possibilità di un equilibrio con coesistenza dei tre livelli in presenza di interazioni, sarebbe allora una conseguenza banale della continuità delle soluzioni del sistema rispetto ai coefficienti α, β e γ . Basterebbe infatti considerare le interazioni come perturbazioni, supponendo i coefficienti abbastanza piccoli. In questa situazione l'interazione fra i livelli verrebbe ad inserirsi semplicemente in una situazione già stabile. Evidentemente è più interessante esaminare delle situazioni in cui è proprio l'interazione a stabilizzare l'equilibrio concomitante.

La matrice jacobiana dei due modelli nel punto di equilibrio concomitante $(\bar{c}_0, \bar{c}_1, \bar{c}_2)$ può essere calcolata facilmente. Anche qui risulta prezioso un sistema di Computer Algebra. Diamo il risultato nella proposizione che segue. Nel caso del modello II si ha una matrice 5×5 , poiché per ridurre il sistema al primo ordine si introducono le due nuove variabili $c_{3,n} = c_{1,n-1}$ e $c_{4,n} = c_{2,n-1}$.

Proposizione 2 :

Le matrici jacobiane M_1, M_2 , nell'equilibrio (6) dei modelli I e II sono date da

$$(7) \quad M_1 = \begin{pmatrix} -b_0 \bar{c}_0 & (\gamma_1 - \alpha_0) \bar{c}_0 & \gamma_2 \bar{c}_0 \\ \beta_1 \bar{c}_1 & -b_1 \bar{c}_1 & -\alpha_1 \bar{c}_1 \\ 0 & \beta_2 \bar{c}_2 & -b_2 \bar{c}_2 \end{pmatrix} :$$

$$(8) \quad M_2 = \begin{pmatrix} 1 - b_0 \bar{c}_0 & -\alpha_0 \bar{c}_0 & 0 & \gamma_1 \bar{c}_0 & \gamma_2 \bar{c}_0 \\ \beta_1 \bar{c}_1 & 1 - b_1 \bar{c}_1 & -\alpha_1 \bar{c}_1 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 \bar{c}_2 & 1 - b_2 \bar{c}_2 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

Il lemma seguente (ad es Verhulst, 1990) dà delle condizioni sufficienti di stabilità asintotica locale dell'equilibrio:

Lemma 1 :

Siano $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ rispettivamente $\mu_1, \mu_2, \mu_3, \mu_4, \mu_5$ gli autovalori di M_1, M_2 . Allora:

- se $\text{Re}(\lambda_k) < 0$ per $k = 1, 2, 3$ l'equilibrio (6) del modello I è (localmente) stabile;
- se $\text{Re}(\lambda_k) > 0$ per un $k \in \{1, 2, 3\}$ l'equilibrio (6) del modello I è instabile;
- se $|\mu_k| < 1$ per $k = 1, 2, 3, 4, 5$ l'equilibrio (6) del modello II è (localmente) stabile;
- se $|\mu_k| > 1$ per un $k \in \{1, 2, 3, 4, 5\}$ l'equilibrio (6) del modello II è instabile.

Osserviamo che il lemma precedente non considera il caso-limite in cui uno o più autovalori λ_k, μ_k si trovano sull'asse immaginario rispettivamente sulla circonferenza unitaria. In effetti la linearizzazione, che sta alla base del

Lemma 1, si rivela inadeguata per trattare questo caso in cui si può avere sia stabilità sia instabilità (Pini, 1988, Verhulst, 1990).

Il lemma seguente (Wilkinson, 1965) permette di ottenere facilmente delle condizioni sufficienti di stabilità.

Lemma 2 (Gerschgorin):

Sia (a_{ij}) una matrice $n \times n$. Sia C_i il cerchio nel piano complesso

$$\left\{ z \in \mathbb{C} \mid |z - a_{ii}| < \sum_{j \neq i} |a_{ij}| \right\}.$$

Allora gli autovalori della matrice sono contenuti nell'unione $\bigcup C_i$ dei cerchi C_i .

Per applicare questo lemma alle matrici M_1 e M_2 è sufficiente fare in modo che i cerchi di Gerschgorin si trovino interamente nel semipiano $\text{Re}(z) < 0$ nel caso del modello I, nel cerchio unitario nel caso del modello II. Tenuto conto dell'ipotesi (H2) si vede che i coefficienti b di autolimitazione devono essere positivi.

1. caso : $b_0 > 0, \quad b_1 > 0, \quad b_2 > 0.$

Per non cadere nel caso banale illustrato in precedenza possiamo supporre che $a_1 \leq 0 < a_2 \leq 0$. In tal caso, in assenza di interazione almeno uno dei due livelli superiori si estinguerebbe. Vediamo a quali condizioni l'interazione porta alla stabilizzazione di un equilibrio concomitante. Basta osservare la (6) per convincersi che l'ipotesi (H2) può ancora essere soddisfatta (un esempio sarà presentato in seguito).

Proposizione 3:

1) Si supponga $b_i > 0$ per $i = 0, 1, 2$. L'equilibrio (6) del modello I è stabile ogniqualvolta sono soddisfatte le condizioni:

- (i) $|\alpha_0 - \gamma_1| + \gamma_2 < b_0;$
- (ii) $\alpha_1 + \beta_1 < b_1;$
- (iii) $\beta_2 < b_2.$

La somma degli effetti trofici di crescita in ciascun compartimento deve essere inferiore al corrispondente freno logistico. L'autolimitazione dipende dalla densità appare svolgere un ruolo essenziale.

2) Si supponga $0 < b_i \cdot \bar{c}_i < 2$ per $i = 0, 1, 2$. L'equilibrio (6) del modello II è stabile ogniqualvolta sono soddisfatte le condizioni:

- (i) $\alpha_0 + \gamma_1 + \gamma_2 < \min \left(b_0, \frac{2}{c_0} - b_0 \right)$
- (ii) $\alpha_1 + \beta_1 < \min \left(b_1, \frac{2}{c_1} - b_1 \right)$
- (iii) $\beta_2 < \min \left(b_2, \frac{2}{c_2} - b_2 \right).$

Dimostrazione:

Indichiamo con z_i, r_i il centro e il raggio del cerchio di Gerschgorin C_i che si possono leggere dalle matrici (7), (8). Le condizioni (i), (ii) e (iii) per il modello differenziale II esprimono le disuguaglianze $-b_i + r_i < 0$ assicurando che i cerchi di Gerschgorin sono contenuti nel semi-piano sinistro $\text{Re}(z) < 0$. La stabilità segue allora dai Lemma 1 e 2. Le condizioni (i), (ii), (iii) per il modello alle differenze II esprimono a loro volta le disuguaglianze $-1 + r_i < 1 - b_i \cdot \bar{c}_i < 1 - r_i$ che garantiscono l'inclusione dei cerchi di Gerschgorin nel cerchio unitario. Anche in questo caso la stabilità è una conseguenza dei Lemma 1 e 2. L'ipotesi $b_i \cdot \bar{c}_i < 2$, al pari dell'ipotesi di positività dei coefficienti di autolimitazione b_i , ha lo scopo di assicurare, tenuto conto dell'ipotesi generale (H1), la necessaria positività dei membri di destra delle (i), (ii), (iii).

Se si pensa al significato biologico dei coefficienti α, β, γ , si intuisce che le condizioni di stabilità della Proposizione 3 sono troppo forti. La Proposizione 3, si prefiggeva in primo luogo di mostrare come, nei nostri modelli, l'interazione fra i tre compartimenti possa essere un fattore decisivo nella creazione di un equilibrio stabile concomitante e dunque nella conservazione della diversità biologica. I modelli sono dunque adeguati, almeno da questo punto di vista.

Studieremo ora la stabilità del modello differenziale II in un caso in cui la Proposizione 3, non può essere applicata.

2. caso : $b_0 > 0, b_1 = b_2 = 0$.

L'equilibrio (6) in questo caso diviene:

$$(9_1) \quad \bar{c}_0 = \frac{a_0 \alpha_1 \beta_2 + a_1 \beta_2 \gamma_2 - a_2 \alpha_1 (\gamma_1 - \alpha_0)}{(b_0 \alpha_1 - \beta_1 \gamma_2) \beta_2}$$

$$(9_2) \quad \bar{c}_1 = -\frac{a_2}{\beta_2}$$

$$(9_3) \quad \bar{c}_2 = \frac{a_0 \beta_1 \beta_2 + a_1 b_0 \beta_2 - a_2 \beta_1 (\gamma_1 - \alpha_0)}{(b_0 \alpha_1 - \beta_1 \gamma_2) \beta_2}$$

Facciamo naturalmente ancora l'ipotesi di coesistenza (H2). Vedremo in seguito che la positività del denominatore in (9₁) e (9₃) è necessaria quando si ha stabilità. In presenza della stabilità, l'ipotesi (H2) equivale allora alle disuguaglianze:

$$(10_1) \quad a_0 + \frac{a_1}{\alpha_1} \gamma_2 > \frac{a_2}{\beta_2} (\gamma_1 - \alpha_0);$$

$$(10_2) \quad a_2 < 0$$

$$(10_3) \quad a_0 + \frac{a_1}{\beta_1} b_0 > \frac{a_2}{\beta_2} (\gamma_1 - \alpha_0).$$

La (9₂) e la (10₂) ci dicono che il livello 1 può mantenersi solo se al livello 2 (quello dei suoi predatori) non vi è input positivo di energia. Tenuto conto della condizione $\gamma_1 - \alpha_0 < 0$, che appare ragionevole dal punto di vista biologico, e delle ipotesi (H1) le condizioni (10) si riducono alla sola (10₂).

La matrice M_1 nel caso particolare preso in esame diventa:

$$(11) \quad M_1 = \begin{pmatrix} -b_0 \bar{c}_0 & (\gamma_1 - \alpha_0) \bar{c}_0 & \gamma_2 \bar{c}_0 \\ \beta_1 \bar{c}_1 & 0 & -\alpha_1 \bar{c}_1 \\ 0 & \beta_2 \bar{c}_2 & 0 \end{pmatrix}.$$

Per lo studio della stabilità calcoliamo il polinomio caratteristico di questa matrice e cerchiamo delle condizioni necessarie e sufficienti perché le sue radici, che sono gli autovalori di M_1 , abbiano parte reale negativa. Il polinomio caratteristico è il seguente:

$$(12) \quad p(\lambda) = \lambda^3 + b_0 \bar{c}_0 \lambda^2 + (\alpha_1 \beta_2 \bar{c}_2 - \beta_1 \gamma_1 \bar{c}_0) \bar{c}_1 \lambda + (b_0 \alpha_1 - \beta_1 \gamma_2) \beta_2 \bar{c}_0 \bar{c}_1 \bar{c}_2$$

Possiamo veder cosa accade al modello quando $b_0 = 0$. In questo caso il coefficiente di λ^2 è nullo. Esso rappresenta l'opposto della somma degli autovalori. Quindi, se tutti i coefficienti di autofimitazione sono nulli tale sarà anche la somma degli autovalori. Nel caso in cui tutti gli autovalori sono reali ciò è possibile unicamente se uno o due fra essi sono positivi, e quindi l'equilibrio è instabile. Nel caso di due autovalori complessi coniugati e di uno reale, la loro somma può essere nulla solo se l'autovalore reale e la parte reale di quelli complessi hanno segno opposto: anche così si ha instabilità. Il caso di un autovalore nullo e di due autovalori puramente immaginari risulta escluso dal fatto che il termine costante in (12) non può essere nullo se vi è un equilibrio con coesistenza, trattandosi del denominatore di (9₁) e (9₃). Abbiamo così dimostrato:

Proposizione 4:

L'equilibrio con coesistenza (9) del modello differenziale II è instabile se tutti i coefficienti di autofimitazione sono nulli.

Una certa dose di autolimite nel sistema è dunque necessaria se si vuole avere la stabilità. Abbiamo supposto esplicitamente (ipotesi H2) che $b_0 > 0$: il livello 0 ci è parso, per l'organizzazione gerarchica fra i livelli trofici, la collocazione naturale dell'autolimite. Nelle condizioni in cui ci siamo posti ($b_1 = b_2 = 0$), questa non è tuttavia sufficiente, da sola, a permettere la coesistenza stabile dei tre livelli; è necessario avere anche un'adeguata interazione fra i livelli. L' "adeguatezza" dell' interazione è espressa dalle condizioni di stabilità asintotica dell' equilibrio (9).

Cerchiamo ora delle condizioni necessarie e sufficienti perché tutte le soluzioni di un' equazione cubica abbiano parte reale negativa. Sia

$$(13) \quad p(x) = x^3 + a \cdot x^2 + b \cdot x + c = 0$$

un' equazione cubica a coefficienti reali. Siano inoltre p, q, D definiti come segue:

$$(14) \quad 3p = \frac{3b - a^2}{3}, \quad 2q = \frac{2a^3}{27} - \frac{ab}{3} + c, \quad D = p^3 + q^2$$

D è il discriminante dell'equazione cubica. Distinguiamo due casi:

- (A) $D \leq 0$: la (13) possiede solo soluzioni reali ;
- (B) $D > 0$: la (13) possiede una soluzione reale e due complesse coniugate.

Lemma 3 :

Nel caso (A) la (13) possiede solo soluzioni reali negative se e solo se $a > 0, b > 0, c > 0$.

Nel caso (B) la (13) possiede una soluzione reale negativa e due complesse coniugate con parte reale negativa se e solo se $a > 0, b > 0, c > 0, ab > c$.

Dimostrazione:

- (A) Nel caso di tre soluzioni reali la dimostrazione è elementare e viene omessa.
- (B) Consideriamo il caso di una soluzione reale x_0 e due complesse coniugate $x_1, x_2, x_2 = \overline{x_1}$.
Osserviamo preliminarmente che le soluzioni complesse soddisfano l'equazione quadratica

$$(15) \quad x^2 + (a + x_0)x + (a + x_0)x_0 + b = 0$$

(basta dividere il polinomio cubico p della (13) per $x - x_0$). Per il Teorema di Vieta si ha allora

$$(16) \quad \text{Re}(x_1) = \text{Re}(x_2) = -\frac{1}{2}(a + x_0)$$

(i) Supponiamo dapprima $a > 0, b > 0, c > 0, ab > c$.

La positività di a, b, c implica che $x_0 < 0$.

Dalle ipotesi $c > 0, ab > c$ si deduce invece $p(-a)p(0) = (c - ab)c < 0$.

Per il Teorema di Bolzano, l'unica soluzione reale x_0 della (13) soddisfa allora, tenuto conto dell'ipotesi $a > 0, -a < x_0 < 0$, da cui segue per la (16)

$$\text{Re}(x_1) = \text{Re}(x_2) < 0.$$

(ii) Supponiamo ora $x_0 < 0, \text{Re}(x_1) = \text{Re}(x_2) < 0$.

Poiché $x_0 < 0$ si ha $c > 0$. Infatti, se fosse $c = 0$ l'unica soluzione reale della (13) sarebbe $x_0 = 0$; se fosse $c = p(0) < 0$ si avrebbe invece $x_0 > 0$ in conseguenza del Teorema di Bolzano (poiché $\lim_{x \rightarrow +\infty} p(x) = +\infty$).

Tenuto conto della (16), le ipotesi (ii) implicano $-a < x_0 < 0$, e quindi $a > 0$.

Ne consegue $p(-a)p(0) = (c - ab)c < 0$: è facile vedere che in caso contrario esisterebbe una seconda soluzione reale della (13), contrariamente all'ipotesi. In virtù della positività di c possiamo allora asserire che $ab > c$.

Resta da provare la positività di b . Se fosse $b \leq 0$ si avrebbe, tenuto conto della positività di a e di c , $(c - ab)c > 0$, in contraddizione con quanto visto poco sopra. Quindi $b > 0$.

Applichiamo ora il Lemma 3 all'equazione caratteristica (12). Con la seguente identificazione dei coefficienti a, b, c introdotti nella (13):

$$a = b_0 \bar{c}_0;$$

$$b = (\alpha_1 \beta_2 \bar{c}_2 - \beta_1 \gamma_1 \bar{c}_0) \bar{c}_1;$$

$$c = (b_0 \alpha_1 - \beta_1 \gamma_2) \beta_2 \bar{c}_0 \bar{c}_1 \bar{c}_2,$$

le condizioni del Lemma 3, tenuto conto della (H1) e delle condizioni (H2) per l'esistenza di un equilibrio con coesistenza, si riducono a :

$$(17_1) \quad \alpha_1 \beta_2 \bar{c}_2 - \beta_1 \gamma_1 \bar{c}_0 > 0;$$

$$(17_2) \quad b_0 \alpha_1 - \beta_1 \gamma_2 > 0;$$

$$(17_3) \quad \beta_2 \gamma_2 \bar{c}_2 - b_0 \gamma_1 \bar{c}_0 > 0.$$

La (17₃) corrisponde alla $ab > c$. Si osservi che la (17₂) esprime la positività del denominatore della (9₁) e della (9₂). Questo conferma quanto premun- ciamo nell'introdurre le condizioni di coesistenza (10). Sia inoltre D il di- scriminante della (12) definito dalla (14). Tenuto conto del Lemma 3 si ottiene:

Proposizione 5:

- (A) Se $D < 0$ si ha coesistenza stabile per l'equilibrio (12) del modello I se sono soddisfatte le disuguaglianze (10₁), (10₂), (10₃), (17₁), (17₂).
- (B) Se $D \geq 0$ si ha coesistenza stabile per l'equilibrio (9) del modello I se sono soddisfatte le disuguaglianze (10₁), (10₂), (10₃), (17₂), (17₃).

Abbiamo già fatto osservare che, in presenza della condizione $\gamma_1 - \alpha_0 < 0$ le condizioni (10) si riducono alla sola (10₂).

Dimostrazione:

Dobbiamo soltanto provare che, nel caso (B), la (17₂) e la (17₃) implicano la (17₁).

Moltiplicando la (17₁) per la quantità positiva γ_2 e la (17₃) per la quantità positiva α_1 si ottengono le due disuguaglianze equivalenti alla (17₁) rispettivamente alla (17₃):

$$(*) \quad \alpha_1 \beta_2 \gamma_2 \bar{c}_2 - \beta_1 \gamma_1 \gamma_2 \bar{c}_0 > 0;$$

$$(**) \quad \alpha_1 \beta_2 \gamma_2 \bar{c}_2 - b_0 \alpha_1 \gamma_1 \bar{c}_0 > 0.$$

Dalla (17₂) moltiplicata per $\gamma_1 \bar{c}_0$ si ottiene $-b_0 \alpha_1 \gamma_1 \bar{c}_0 < -\beta_1 \gamma_1 \gamma_2 \bar{c}_0$. Quest'ultima disuguaglianza, equivalente alla (17₂), permette di dedurre la (*) dalla (**), ossia la (17₁) dalla (17₃).

Dalla dimostrazione che precede risulta che la (17₃), che interviene solo nel caso di autovalori complessi, è una condizione più forte della (17₁).

Anche le tre disuguaglianze (10) possono essere ridotte a due, a seconda del segno di a_1 .

Proposizione 6:

- 1) Se $a_1 = 0$ la (10₁) e la (10₃) sono equivalenti.
- 2) Se $a_1 > 0$ la (10₁) e la (17₂) implicano la (10₃).
- 3) Se $a_1 < 0$ la (10₃) e la (17₂) implicano la (10₁).

Dimostrazione:

1) Evidente.

2-3) Moltiplicando la (10₁) e la (10₃) per la quantità positiva $\alpha_1 \beta_1 \beta_2$ si ot- tengono le disuguaglianze

$$(*) \quad a_0 \alpha_1 \beta_1 \beta_2 + a_1 \beta_1 \beta_2 \gamma_2 > a_2 \alpha_1 \beta_1 (\gamma_1 - \alpha_0)$$

$$(**) \quad a_0 \alpha_1 \beta_1 \beta_2 + a_1 b_0 \alpha_1 \beta_2 > a_2 \alpha_1 \beta_1 (\gamma_1 - \alpha_0)$$

equivalenti rispettivamente a (10₁) e a (10₃). Dalla (17₂) moltiplicata per $a_1\beta_2$ si ottiene

$$a_1\beta_1\beta_2\gamma_2 < a_1b_0\alpha_1\beta_2 \quad \text{quando } a_1 > 0, \\ a_1b_0\alpha_1\beta_2 < a_1\beta_1\beta_2\gamma_2 \quad \text{quando } a_1 < 0,$$

che sono comunque equivalenti alla (17₂). Quando $a_1 < 0$, (**) implica (*); quando invece $a_1 > 0$, (*) implica (**).

Dall'analisi della stabilità che abbiamo svolto precedentemente resta escluso solo il caso in cui $ab = c$, quando gli autovalori sono $\lambda_1 = -a, \lambda_{2,3} = \pm i\sqrt{b}$. Si tratta, come sempre in questi casi-limite, di una situazione strutturalmente instabile, poco interessante dal punto di vista della biologia. Infatti ogni perturbazione dei coefficienti del sistema, seppur minima, potrebbe modificare radicalmente il suo comportamento.

Esempi

Presentiamo qui di seguito alcuni esempi elaborati con il programma Matematica.

1. Quale primo esempio consideriamo un caso del modello I in cui la Proposizione 3 è applicabile.

I coefficienti del sistema sono i seguenti:

$$a_0 = 0.1 \quad a_1 = -0.01 \quad a_2 = -0.01 \\ b_0 = 0.01 \quad b_1 = 0.01 \quad b_2 = 0.01 \\ \alpha_0 = 0.001 \quad \alpha_1 = 0.0005 \\ \beta_1 = 0.009 \quad \beta_2 = 0.009 \\ \gamma_1 = 0.0005 \quad \gamma_2 = 0.0005$$

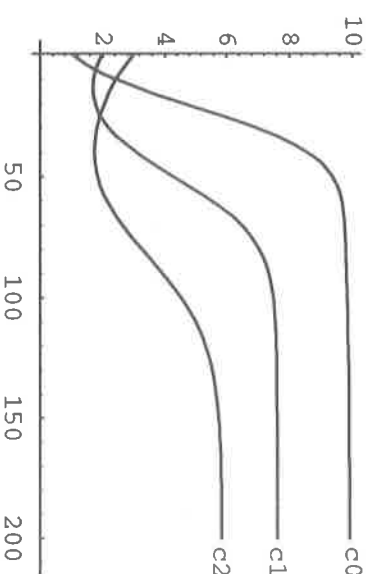
L'equilibrio è dato da:

$$\bar{c}_0 = 9.91, \quad \bar{c}_1 = 7.63, \quad \bar{c}_2 = 5.86.$$

Gli autovalori della matrice M_1 sono

$$\lambda_0 = -0.053, \quad \lambda_1 = -0.091 + i \cdot 0.025, \quad \lambda_2 = -0.091 - i \cdot 0.025$$

Il grafico seguente rappresenta la soluzione $(c_0(t), c_1(t), c_2(t))$ con i valori iniziali (1, 2, 3).



2. Quale secondo esempio vediamo il modello alle differenze II. I coefficienti del sistema sono i seguenti:

$$a_0 = 0.5 \quad a_1 = -0.01 \quad a_2 = -0.01 \\ b_0 = 0.01 \quad b_1 = 0.01 \quad b_2 = 0.01 \\ \alpha_0 = 0.0005 \quad \alpha_1 = 0.0005 \\ \beta_1 = 0.009 \quad \beta_2 = 0.009 \\ \gamma_1 = 0.0003 \quad \gamma_2 = 0.0001$$

L'equilibrio è

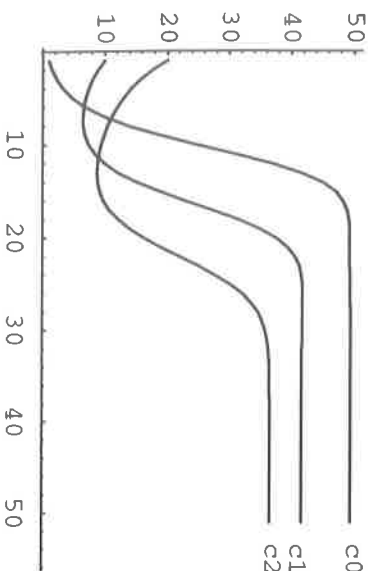
$$\bar{c}_0 = 49.53, \quad \bar{c}_1 = 41.75, \quad \bar{c}_2 = 36.57$$

Gli autovalori della matrice M_2 sono

$$\lambda_1 = 0.639, \quad \lambda_2 = 0.016, \quad \lambda_3 = 0, \quad \lambda_4 = 0.533 + i \cdot 0.082, \quad \lambda_5 = 0.533 - i \cdot 0.082$$

Essi sono interni alla circonferenza unitaria. La stabilità è confermata anche dal criterio dato nella Proposizione 3.

Il grafico seguente rappresenta la soluzione (c_0, c_1, c_2) con i valori iniziali $(1, 10, 20)$.



3. Consideriamo ora un esempio del modello I in cui il criterio di stabilità della Proposizione 3 non è applicabile. Faremo ricorso in questo caso al criterio dato dalla Proposizione 5. Ecco la scelta dei coefficienti del sistema

$$\begin{array}{ll} a_0 = 0.1 & a_1 = 0 & a_2 = -0.1 \\ b_0 = 0.0005 & b_1 = 0 & b_2 = 0 \\ \alpha_0 = 0.0006 & \alpha_1 = 0.0005 & \\ \beta_1 = 0.001 & \beta_2 = 0.0005 & \\ \gamma_1 = 0.0005 & \gamma_2 = 0.0001 & \end{array}$$

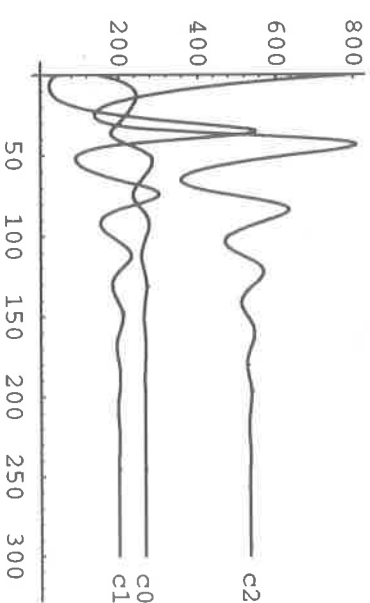
L'equilibrio è

$$\bar{c}_0 = 267, \quad \bar{c}_1 = 200, \quad \bar{c}_2 = 533$$

Gli autovalori della matrice M_1 sono

$$\lambda_0 = -0.077, \quad \lambda_1 = -0.003 + i \cdot 0.164, \quad \lambda_2 = -0.003 - i \cdot 0.164$$

Si verifica facilmente che le condizioni di stabilità della Proposizione 5 sono soddisfatte. La figura seguente rappresenta la soluzione $(c_0(t), c_1(t), c_2(t))$ con i valori iniziali $(250, 50, 1200)$.



Un ulteriore meccanismo di stabilizzazione: il ritardo

Vogliamo ora indicare un altro importante meccanismo di stabilizzazione, che nasce dall'introduzione di un *ritardo* ("time lag") sistematico nell'interazione fra compartimenti. Noi abbiamo introdotto questo ritardo nel modello alle differenze II: l'azione dei livelli 1 e 2 sul livello 0 all'epoca n dipende

dai valori di c_1 e di c_2 all'epoca $n - 1$. Lo stesso meccanismo può essere introdotto nel modello differenziale I, al prezzo tuttavia di maggiori difficoltà di natura matematica. In questa sede ci limitiamo ad una breve discussione e ad una esemplificazione. Per una discussione più approfondita rimandiamo ad un prossimo lavoro.

Quando tutti i coefficienti di autolimitazione sono positivi non vi è sostanziale differenza di comportamento fra il modello con time lag e quello senza. Invece nel caso, studiato da vicino per il modello I, in cui $b_1 = b_2 = 0$ è possibile che il modello senza ritardo presenti instabilità, mentre il modello II in cui è incluso il meccanismo del ritardo risulta stabile.

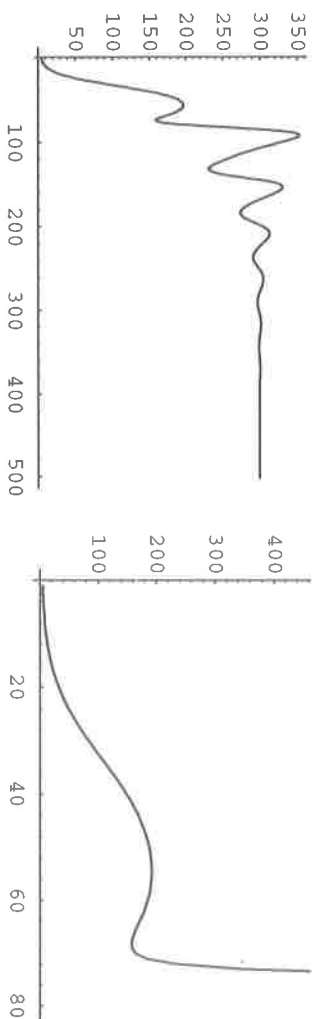
Prendiamo ad esempio i coefficienti seguenti:

$$\begin{aligned} a_0 &= 0.1 & a_1 &= 0 & a_2 &= -0.05 \\ b_0 &= 0.0005 & b_1 &= 0 & b_2 &= 0 \\ \alpha_0 &= 0.0003 & \alpha_1 &= 0.0005 & & \\ \beta_1 &= 0.001 & \beta_2 &= 0.001 & & \\ \gamma_1 &= 0.0001 & \gamma_2 &= 0.0001 & & \end{aligned}$$

I calcoli numerici mostrano che inizialmente i due modelli (con e senza time lag), partendo dai valori iniziali (5, 250, 125), hanno un comportamento simile; a partire da valori di n attorno a 75 il modello senza ritardo ha un comportamento esplosivo e diverge molto velocemente; il modello II invece, dopo alcune oscillazioni anche ampie si stabilizza attorno all'equilibrio che è (300, 50, 600). A titolo di esempio, ecco alcuni valori di \bar{c}_0 nel caso senza ritardo:

$$\begin{aligned} \bar{c}_{0,72} &= 346.37, \bar{c}_{0,74} = 2257.45, \bar{c}_{0,76} = 192913, \\ \bar{c}_{0,78} &= 1.250 \cdot 10^{11}, \bar{c}_{0,80} = 3.72 \cdot 10^{36} \end{aligned}$$

Riportiamo qui di seguito l'andamento oscillatorio di \bar{c}_0 nei due casi con e senza ritardo:



3.2 I modelli con termini logaritmici

3.2.1 Il modello III

Il fattore di limitazione in questo caso è in linea di massima lo spazio. Attraverso il tasso Λ che controlla la sovrapproduzione, la somma degli individui in ogni compartimento è mantenuta costante (o variabile nel tempo, ma indipendentemente dalle concentrazioni). Una limitazione spaziale è realistica per organismi sessili che riempiono la superficie del loro substrato, per esempio le piante nella foresta vergine, o la fauna dei banchi corallini. L'analisi della fauna dei ruscelli della foresta vergine (pesci, gamberetti, insetti) suggerisce che anche questi sistemi sono organizzati secondo lo spazio e che l'offerta alimentare non è limitante (Walker 1987, 1988; Henderson e Walker 1990).

Il sistema (4) è risolvibile esplicitamente (Steiner 1990) con le trasformazioni

$$(18) \quad c_k = z_k f, \quad f = e^{-\int \Lambda dt}$$

$$(19) \quad z_k = e^{\delta_k + \phi}$$

posta però la condizione

$$(20) \quad \sum_{k=1}^N \gamma_k = \beta_i = \beta \quad \forall i$$

Le soluzioni del sistema lineare

$$(21) \quad \begin{cases} \dot{g}_0 = a_0 + \sum_{k=1}^N \gamma_k g_k & , \quad g_0(0) = \ln c_0^0 \\ \dot{g}_i = a_i + \beta g_{i-1} & , \quad g_i(0) = \ln c_i^0 \end{cases}$$

forniranno poi le soluzioni esplicite del modello III:

$$(22) \quad c_i(t) = \frac{ne^{\delta_i t}}{\sum_{k=1}^N e^{\delta_k t}}$$

Proposizione 7:

Il sistema (4) è (asintoticamente) stabile. Le soluzioni convergono verso un punto di equilibrio concomitante.

Omettiamo la dimostrazione della proposizione.

Nel caso $N = 2$ (tre livelli) l'equilibrio si situa nel punto $(\bar{c}_0, \bar{c}_1, \bar{c}_2)$:

$$\bar{c}_0 = \frac{n}{1 + \exp\left(\frac{a_1 - a_2}{\beta}\right) + \exp\left(\frac{a_2 - a_0 - \gamma}{\beta(\beta - \gamma)}\right)}$$

$$\bar{c}_1 = \frac{n}{1 + \exp\left(\frac{a_2 - a_1}{\beta}\right) + \exp\left(\frac{a_2 - a_1}{\beta} - \frac{a_0 - a_2}{\beta(\beta - \gamma)}\right)}$$

$$\bar{c}_2 = \frac{n}{1 + \exp\left(\frac{a_0 - a_1}{\beta} + \frac{a_0 - a_2 - \gamma}{\beta(\beta - \gamma)}\right) + \exp\left(\frac{a_0 - a_2}{\beta} + \frac{a_0 - a_2}{\beta(\beta - \gamma)}\right)}$$

Nelle formule precedenti abbiamo posto $\beta_1 = \beta_2 = \beta, \gamma_1 = \gamma, \gamma_2 = \beta - \gamma$ come dalla condizione (20).

Esempio:

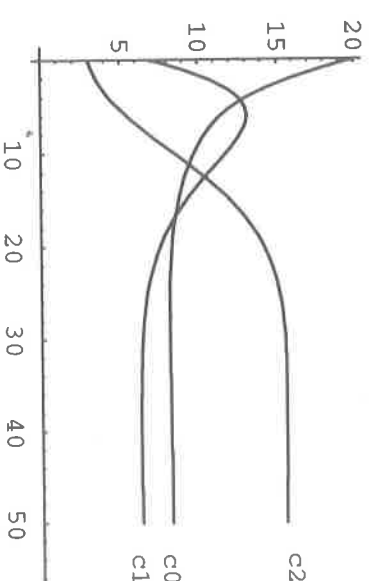
Scegliamo i coefficienti:

$$a_0 = 0.01, a_1 = 0.02, a_2 = 0.1, \beta = 0.3, \gamma = 0.2, n = 30$$

con i valori iniziali

$$c_0^0 = 20, c_1^0 = 7, c_2^0 = 3$$

Il grafico seguente rappresenta le soluzioni che convergono verso l'equilibrio (8.2, 6.3, 15.5)



3.2.2. Il modello IV

Lo spazio non è più un fattore limitante. Poiché il sistema è aperto, cioè le sostanze nutritive e le prede possono entrare pure dall'esterno, anche l'offerta alimentare non è necessariamente limitante.

Il rapporto tra i diversi livelli trofici è iperciclico con forme di predazione di ogni livello superiore verso quello inferiore; il livello più alto sarà controllato da un fattore di tipo logistico.

Anche questo sistema si riduce, introducendo la trasformazione

$$(23) \quad \ln c_i = g_i$$

al sistema lineare

$$(24) \quad \begin{cases} \dot{g}_0 = a_0 + \sum_{k=1}^N \gamma_k g_k - \alpha_0 g_1 & ; & g_0(0) = \ln c_0^0 \\ \dot{g}_i = a_i + \beta_i g_{i-1} - \alpha_i g_{i+1} & ; & g_i(0) = \ln c_i^0 \\ \dot{g}_N = a_N + \beta_N g_N - b_N g_N & ; & g_N(0) = \ln c_N^0 \end{cases}$$

L'effetto iperciclico sulla popolazione primaria è dovuto alla chiusura del ciclo via decomposizione; i microorganismi (batteri, virus, parassiti) non sono però presenti numericamente come popolazione, ma concorrono a determinare il valore dei coefficienti γ . Si può notare che il modello 2 è per certi versi un caso particolare del modello 1, dove al tasso Λ che regola la sovrapproduzione (e impone la stabilità al sistema) si sostituiscono i fattori di predazione di una popolazione verso quella del livello trofico inferiore salvo l'ultima che si autolimita in forma logistica. La condizione (20) inoltre non è più necessaria. Le soluzioni del modello IV

$$(25) \quad c_i(t) = e^{g_i(t)}$$

confrontate con quelle del modello III (cf. (22)) mostrano come i livelli trofici interagiscono fra loro e, in particolare nel modello III, l'economia globale del sistema ha effetto diretto su ogni singolo livello.

Il modello IV possiede il punto d'equilibrio concomitante

$$(26) \quad \begin{aligned} \bar{c}_0 &= \exp \left(-\frac{a_1}{\beta_1} + \frac{\alpha_1}{\beta_1} \frac{a_2(\alpha_0 - \gamma_1) + a_0 \beta_2}{b_2(\alpha_0 - \gamma_1) - \gamma_2 \beta_2} \right) \\ \bar{c}_1 &= \exp \left(\frac{a_0}{\alpha_0 - \gamma_1} + \frac{\gamma_2}{\alpha_0 - \gamma_1} \frac{a_2(\alpha_0 - \gamma_1) + a_0 \beta_2}{b_2(\alpha_0 - \gamma_1) - \gamma_2 \beta_2} \right) \\ \bar{c}_2 &= \exp \left(\frac{a_2(\alpha_0 - \gamma_1) + a_0 \beta_2}{b_2(\alpha_0 - \gamma_1) - \gamma_2 \beta_2} \right) \end{aligned}$$

Proposizione 8

L'equilibrio (26) è asintoticamente stabile se vale

$$(27) \quad \alpha_0 - \gamma_1 > \frac{\beta_2}{b_2} \gamma_2$$

Dimostrazione:

Si fa uso del Lemma 3 come nella Proposizione 5.

Si osservi che la (27), per essere soddisfatta, richiede necessariamente $\gamma_1 - \alpha_0 < 0$.

Esempio:

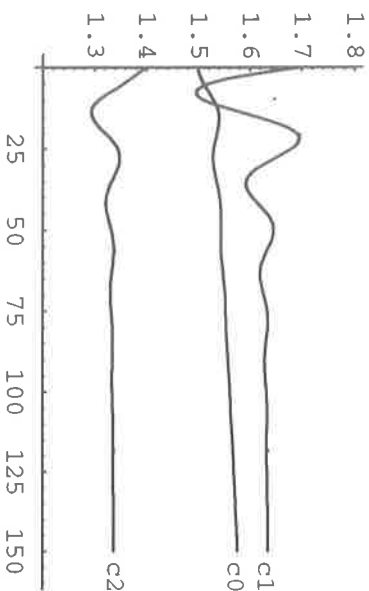
Scegliamo i coefficienti:

$$\begin{aligned} a_0 &= 0.012, a_1 = 0.1, a_2 = -0.02, b_0 = b_1 = 0, b_2 = 0.1, \\ \alpha_0 &= 0.06, \alpha_1 = 0.5, \gamma_1 = 0.03, \gamma_2 = 0.01, \beta_1 = \beta_2 = 0.1 \end{aligned}$$

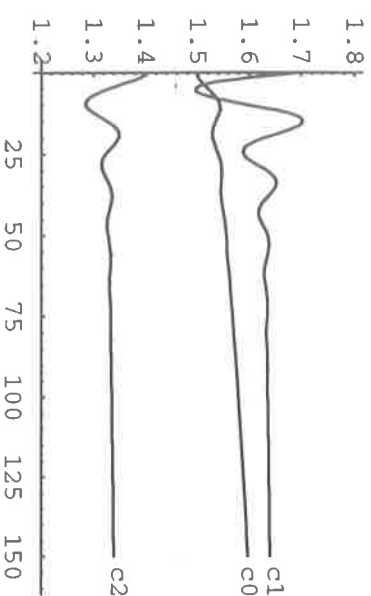
con i valori iniziali

$$c_0^0 = 1.5, c_1^0 = 1.7, c_2^0 = 1.4$$

Il grafico qui sotto a sinistra rappresenta le soluzioni che convergono verso l'equilibrio (1.65, 1.65, 1.35)



Linearizzando i termini logaritmici attorno al punto I nel sistema (5), risulta un sistema del tipo (2). Abbiamo aggiustato i coefficienti in modo da avere lo stesso equilibrio (1.65, 1.65, 1.35). La figura a destra, del tutto simile alla precedente rappresenta le soluzioni corrispondenti del modello I.



5. Conclusioni

I modelli iperciclici di Eigen modificati si dimostrano uno strumento necessario anche ai più alti livelli di organizzazione biologica, cioè per l'analisi di intere comunità viventi.

Si può sicuramente concludere che l'organizzazione ciclica delle reti alimentari con azione retroattiva via decomposizione contribuisce al mantenimento della biodiversità, probabilmente rappresenta addirittura un fattore fondamentale per la stabilità.

Ciò vale soprattutto per la circolazione delle sostanze alimentari negli ecosistemi amazzonici con quantità di input e output minime e massicci flussi retroattivi di decomposizione. Altrettanto vale per le foreste soggette a continue inondazioni e i fiumi della foresta vergine: malgrado la decomposizione subacquea di foglie e legna il contenuto di minerali nell'acqua diminuisce lungo il corso del fiume. Tutte le sostanze alimentari liberatisi vengono subito estratte dall'acqua dagli organismi viventi (Walker 1990).

Sulla base dei nostri modelli abbiamo potuto identificare, oltre alle condizioni ambientali introdotte da Eigen, alcuni meccanismi che possono contribuire alla *salvaguardia stabile della diversità biologica*. Si tratta della *autolimitazione*, dell' *interazione* e del *ritardo*.

Per concludere vogliamo ancora far notare come cicli accoppiati soddisfino pure le condizioni di stabilità; Eigen e Schuster (1979) e Arrigoni (1990) hanno dimostrato che i cicli di Eigen a quattro membri con connessioni trasversali sono matematicamente stabili. Nei modelli proposti ciò corrisponderebbe ai vettori supplementari β che scavalcano un livello, cioè agli organismi che consumano in diversi compartimenti.

6. Bibliografia

- Arrigoni M.: *Modello di iperciclo autonomo per la selezione di molecole biologiche*. Sguardo matematico nella biologia. Liceo Cantonale e Biblioteca Cantonale Mendrisio (1990)
- Eigen M.: *Selforganisation of Matter and the Evolution of Biological Macro Molecules*, Die Naturwissenschaften 58, 465-523 (1971)
- Eigen M., Schuster P.: *The Hypercycle*, Springer Verlag (1979)
- Henderson P.A., Walker I.: *Spatial Organisation and population density of the fish community of the litterbanks within a Central Amazonian blackwater stream*, J. Fish Biol. 37: 401-411 (1990)
- Herrera R., Jordan C.F., Klinge H., Medina E.: *Amazon ecosystem: their structure and functioning with particular emphasis on nutrients*, Intersciencia 3: 223-232 (1978)
- Jones B.L.: *A Solvable Selfreproductive Hypercycle Model for the Selection of Biological Macolecules*, J. Math. Biology 4: 187-193 (1977)
- Luizao F.J., Schubart H.O.R.: *Litter production and decomposition in a terra firme forest of Central Amazonia*, Experimentia 43: 259-265 (1987)
- Pimm S.L.: *The Balance of Nature*, The University of Chicago Press, 434 pp (1991)
- Pini F.: *Dissipatività e stabilità in un centro di un sistema dinamico*, Liceo Cantonale di Mendrisio (1988)
- Pini F.: *Ipercicli di Eigen con perturbazioni*, Sguardo matematico nella biologia, Liceo cantonale e Biblioteca cantonale Mendrisio (1990)
- Prance G.T., Rodrigues W.A., Silva M.F.: *Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme, km 30 da Estrada Manaus-Iacoutiara*, Acta Amazonica 6: 9-35 (1976)
- Steiner A.: *Dalla caccia alla lepre ai cicli di Eigen*, Il Volterriano 1, Liceo cantonale e Biblioteca cantonale Mendrisio (1991)
- Verhulst F.: *Nonlinear Differential Equations and Dynamical Systems*, Springer Verlag, Berlin (1990)
- Walker I., Williams R.M.: *The evolution of the cooperative group*, Acta Biotheor. 25: 1-43 (1976)
- Walker I.: *The biology of streams as part of Amazonian forest ecology*, Experimentia 43: 279-287 (1987)
- Walker I.: *Ecologia e biologia dos igapós e igarapés*, Ciência Hoje 11/64: 44-53 (1990)
- Walker I.: *Competition and Information*, Acta biotheoretica. In press (1993).
- Wilkinson J.H.: *The Algebraic Eigenvalue Problem*, Oxford University Press, Oxford (1965)
- Mauro Arrigoni, Fabrizio Pini, Liceo Cantonale, CH-6830 MENDRISIO
- Ilse Walker, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), C.P. 478 69033 MANAUS, Amazonas, Brasil