Corso di Laurea in Ingegneria per l'ambiente e il territorio

Indirizzo di Pianificazione e Gestione delle Risorse Naturali

Politecnico di Milano

Ruolo dell'eterogeneità spaziale in un modello di competizione algale

Relatore:

Prof. Alessandra Gragnani

Tesi di Laurea magistrale di:

Marcello Nava

Matricola 782973

Anno accademico 2012/2013

INDICE

INDICE.....2

1 INTRODUZIONE.....3

2 IL MODELLO ORIGINARIO.....5

2.1 Introduzione.....6

2.2 Misurazioni sul campo.....8

2.3 Il modello di competizione per luce e nutrienti.....13

2.4 Analisi del modello e dei risultati.....16

2.5 Conclusioni.....23

3 IL MODELLO CON ETEROGENEITÀ SPAZIALE.....27

3.1 Le equazioni del modello.....29

3.2 Analisi dei risultati.....36

3.2.1 Analisi dei risultati in assenza di rimescolamento (D=0).....37

3.2.2 Analisi dei risultati in presenza di rimescolamento (D≠0).....42

3.3 Variazioni di δ.....54

3.4 Analisi di biforcazione per δ/P_0.....59

3.5 Conclusioni.....64

4 BIBLIOGRAFIA.....65

1 INTRODUZIONE

La competizione algale tra cianobatteri (alghe blu) e clorofite (alghe verdi) è un argomento trattato ampiamente in letteratura. L'interesse rivolto nei confronti di questa problematica risiede nelle importanti implicazioni ambientali associate alla prevalenza dell'una o dell'altra specie negli ecosistemi acquatici.

La diffusione dei cianobatteri nelle acque dolci infatti, rappresenta un problema di crescente interesse legato alla qualità delle acque di superficie, dovuto alla produzione da parte di questi organismi di cianotossine particolarmente tossiche per la flora e la fauna limitrofe e per l'uomo. L'eccessivo apporto di nutrienti (in particolare fosforo e azoto) determina il fenomeno dell'eutrofizzazione delle acque, durante il quale vengono saturati i meccanismi di depurazione naturale, e favorisce l'abbondante crescita di differenti specie di cianobatteri, micro e macro-alghe. In particolare lo sviluppo dei cianobatteri risulta legato a determinate condizioni climatiche (temperatura compresa tra i 10 ed i 30 °C, assenza di vento, basse pressioni, assenza di turbolenza delle acque), e a particolari caratteristiche idrogeochimiche del bacino (come il rimescolamento verticale ciclico delle acque, tipico dei laghi temperati (monomittici e dimittici) a cui segue un rimescolamento delle sostanze nutritive lungo la colonna d'acqua).

Il successo nella competizione con altri microrganismi appartenenti al fitoplancton viene garantito da alcuni meccanismi di adattamento estremamente efficaci, che consentono ai cianobatteri di ridurre anche la predazione da parte dello zooplancton.

Le principali caratteristiche che determinano il vantaggio competitivo dei cianobatteri nei confronti delle clorofite sono (Carr N G, Whitton B A. 1982):

- l'assorbimento della radiazione luminosa con un'efficienza particolarmente elevata attraverso differenti pigmenti fotosintetici;
- la produzione di una maggiore torbidità per unità algale, il che determina un successivo vantaggio legato alla loro miglior efficienza di conversione luminosa;
- l'incommestibilità da parte dello zooplacton, che predilige le clorofite.

Viceversa le clorofite sono caratterizzate da tassi di crescita più elevati che garantiscono loro una maggior competitività in bacini con un tempo di ricambio limitato.

Per via della tossicità dei cianobatteri, in letteratura si trovano svariati modelli che cercano di riprodurre il sistema lacuale interessato dalla competizione algale, cercando di determinare quali siano i parametri, e possibilmente i valori corrispondenti, per cui si instaura la dominanza degli organismi indesiderati, in modo da poter intervenire limitandone la proliferazione.

Il modello classico utilizzato per la descrizione della competizione tra cianobatteri e clorofite è esposto nell'articolo "ON THE DOMINANCE OF FILAMENTOUS CYANOBACTERIA IN SHALLOW, TURBID LAKES" pubblicato nel 1997 dalla rivista scientifica Ecology (Marten Scheffer, Sergio Rinaldi, Alessandra Gragnani,1997).

Questo elaborato si concentrerà inizialmente con l'analisi del suddetto modello e dei risultati enunciati nell'articolo sopracitato. Il modello in questione verte sulla semplificazione che il lago sia costituito da un unico bacino perfettamente miscelato, senza alcun tipo di stratificazione verticale. Questa semplificazione conduce al risultato che i possibili stati a cui il sistema può tendere siano esclusivamente la dominanza delle clorofite o la dominanza dei cianobatteri. L'articolo quindi propone alcune modificazioni del modello mediante l'inserimento di dinamiche, precedentemente trascurate, che potrebbero determinare un cambiamento qualitativo e che, in particolare, potrebbero consentire la coesistenza delle due specie algali. Una di queste, che è quella che si è scelto di analizzare nella seconda parte della tesi, è l'inserimento nel modello dell'eterogeneità spaziale, ossia di una differenziazione tra le caratteristiche della parte superficiale dello specchio d'acqua e quella invece più profonda. Questa distinzione si traduce in una possibilità di migrazione degli organismi e dei nutrienti dal comparto inferiore a quello superiore e viceversa, tramite un rimescolamento, dovuto al differente gradiente di concentrazione degli stessi organismi e nutrienti nei loro comparti. Lo scopo di questo elaborato è verificare se, e se sì in che modo, si verifica la coesistenza algale analizzando i risultati del nuovo modello in relazione al variare dei parametri che ne governano il comportamento.

2 IL MODELLO ORIGINARIO

Lo scopo di questo elaborato risulta essere quello di modificare il modello che descrive la competizione tra alghe blu (*B*) e alghe verdi (*G*) in laghi scarsamente profondi, esposto nell'articolo intitolato "ON THE DOMINANCE OF FILAMENTOUS CYANOBACTERIA IN SHALLOW, TURBID LAKES" pubblicato nel 1997 dalla rivista scientifica Ecology. L'obiettivo di questa modificazione della struttura del modello risulta essere quello di porsi nelle condizioni tali per cui risulti possibile la coesistenza delle due tipologie di alghe. Data l'importanza della comprensione del modello originario, è imprescindibile un riassunto di quelle che sono le considerazioni e i risultati a cui giunge l'articolo sopracitato.

La comunità di fitoplacton dei laghi eutrofici poco profondi è spesso dominata dalla famiglia delle *Oscillatoriaceae*, le cosidette alghe blu (*B*) (Berger 1975; Schindler 1975; Reynolds 1984; Smith 1986; Trimbee and Prepas 1987; Sas 1989). Nell'articolo proposto vengono esposte due metodologie per dimostrare la possibilità di avere solo due alternativi stati stabili:

- un'analisi di campioni di dati reali di dominanza delle *Oscillatoriaceae*, che implicano, attraverso dimostrazioni grafiche che la comunità algale costituisce un sistema isteretico con due equilibri alternativi;
- la formulazione di un semplice modello di competizione che mostri che questa isteresi dovrebbe manifestarsi a causa delle differenze fisiologiche tra alghe blu (*B*) e alghe verdi (*G*).

Il meccanismo di base risiede nel fatto che i cianobatteri sono competitori superiori sotto condizioni di scarsa luminosità, ma allo stesso tempo promuovono tali condizioni dal momento che causano una maggiore torbidità per unità di fosforo, rispetto alle altre alghe. Questo fattore offre una spiegazione alla difficoltà di risanamento dei laghi superficiali dalla dominanza dei cianobatteri attraverso la riduzione di nutrienti.

2.1 Introduzione

Sebbene sia possibile distinguere numerosi gruppi fisiologicamente differenti di cianobatteri, in limnologia le estese colonie di cianobatteri come i *Microcystis* (Figura 2.1), *Oscillatoria* (Figura 2.2), *Anabaena* (Figura 2.3) e *Aphaniziomenon* (Figura 2.4) hanno sempre ricevuto una particolare attenzione, a causa della loro caratteristica di essere spesso dominanti nei laghi eutrofici (Berger 1975; Schindler 1975; Reynolds 1984; Smith 1986; Trimbee and Prepas 1987; Sas 1989).

Si è dimostrato che i cianobatteri vengano favoriti da elevato pH e scarsa disponibilità di CO_2, a causa della loro minore costante di semisaturazione per la CO_2 (Talling 1976, Shapiro and Wright 1984). In laghi poco profondi e stagni, invece, sotto condizioni di produzione elevata ed elevato pH, dominano spesso le clorofite (alghe verdi *G*) piuttosto che i cianobatteri (DeNoyelles and O'Brian 1978, Jeppesen et al. 1990, Jensen et al. 1994). Questo comportamento è dovuto probabilmente all'abbondanza di CO_2 fornita in grande quantità dall'atmosfera e dai sedimenti, rendendo insignificante il vantaggio dei cianobatteri, legato alla costante di semisaturazione (Jensen et al. 1994).

Inoltre sotto certe condizioni alcuni cianobatteri (*Anabaena e Aphanizomenon*) formano celle specializzate (*eterocisti*) in grado di fissare l'azoto atmosferico. Una convinzione largamente diffusa è che queste particolari tipi di alghe blu diventino dominanti quando il rapporto N:P è basso (Schindler 1977, Smith 1983). In realtà questa correlazione potrebbe essere solo parziale in quanto dovuta maggiormente all'incremento di P, piuttosto che alla diminuzione del rapporto N:P (Trimbee and Prepas 1987). Infatti da un'analisi di dati su 210 laghi superficiali Danesi, non è stata trovata alcuna relazione tra l'abbondanza di cianobatteri eterocisti e disponibilità di azoto (Jensen et al. 1994). L'articolo in questione analizza il meccanismo che risiede dietro la consueta dominanza dei cianobatteri, appartenenti al gruppo delle Oscillatoria, nei laghi poco profondi. I più importanti generi nella famiglia sono *Oscillatoria*, *Planktothrix* (Figura 2.5), *Lyngbya* (Figura 2.6), e nei laghi salini alle basse latitudini *Spirulina* (Figura 2.7), ma probabilmente la più importante specie, caratterizzata da fioriture, nei laghi poco profondi temperati è la *Planktothrix agardhi* (Figura 2.8) (formalmente *Oscillatoria agardhii*). I laghi dominati da Oscillatoriaceae risultano essere tipicamente molto torbidi, e quando gli inverni non si manifestano troppo freddi, la dominanza può anche persistere attraverso gli anni (Berger 1975, Sas 1989). La dominanza delle alghe blu (*B*) viene considerata un importante problema per i gestori della qualità delle acque. Sebbene il fenomeno sia associato all'eutrofizzazione, i tentativi di ripristinare nei laghi poco profondi la comunità di fitoplancton originaria, attraverso la riduzione del carico di nutrienti risultano spesso infruttuosi (Sas 1989).

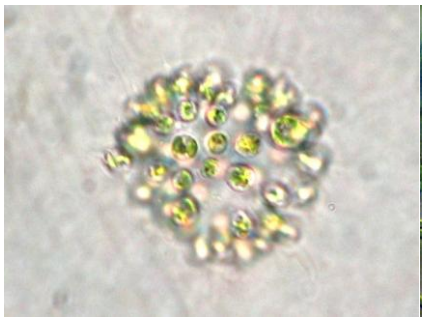

Figura 2.1*: Microcystis*

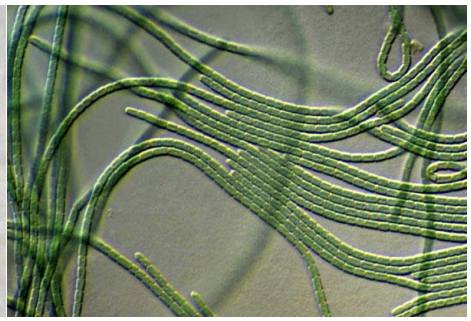

Figura 2.2*: Oscillatoria*

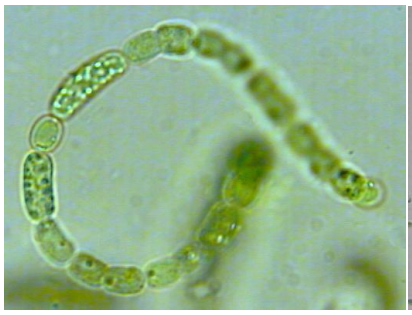

Figura 2.3*: Anabaena*

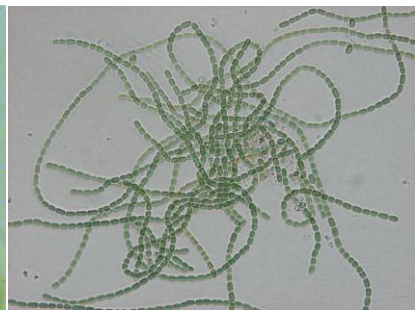

Figura 2.4*: Aphaniziomenon*

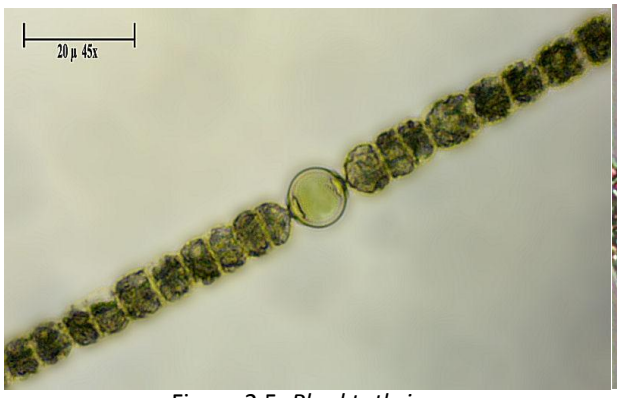

Figura 2.5*: Planktothrix*

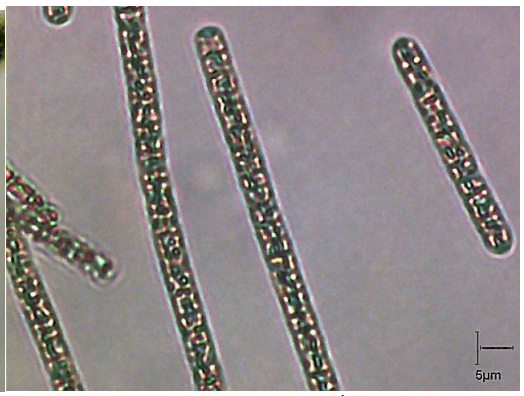

Figura 2.6*: Lyngbya*

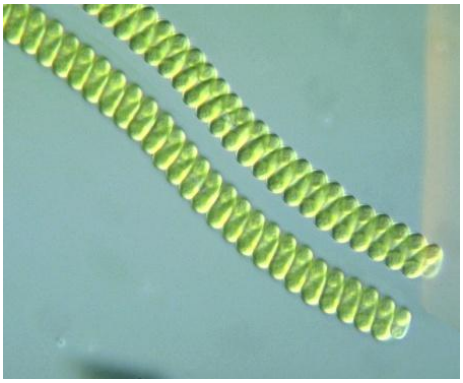

Figura 2.7*: Spirulina*

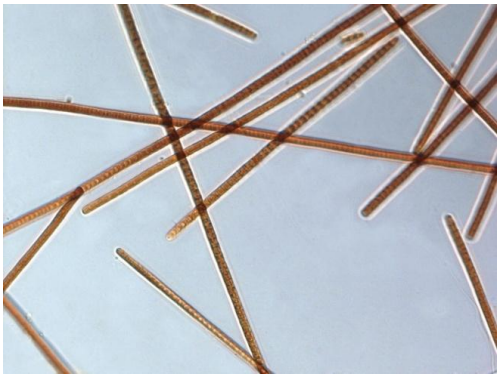

Figura 2.8*: Planktothrix agardhi*

2.2 Misurazioni sul campo

L'articolo in questione analizza i dati di 55 laghi olandesi di profondità inferiore a 3 metri con lo scopo di individuare la relazione che intercorre tra la quantità di nutrienti, le condizioni di luminosità e l'abbondanza di Oscillatoriaceae, espressa sotto forma di abbondanza relativa, come percentuale del volume algale totale. Il coefficiente verticale di estinzione luminosa, $E(m^{-1})$, viene stimato a partire dalla profondità di Secchi, S (m), e dalla concentrazione di clorofilla, *Chl a* (microrganismi per litro), utilizzando un modello di regressione ($E = 0.79 + 0.016\ Chl\ a + 0.46/S$) che, nel predire l'attenuazione luminosa, si è dimostrato migliore della sola profondità di Secchi o della biomassa algale (M. Scheffer et al., *unpublished manuscript*). Per descrivere le condizioni climatiche sperimentate dalle alghe, la profondità (Z) dello strato deve essere presa in considerazione. Nei laghi caratterizzati da modeste profondità, la stratificazione termica non si presenta per lunghi periodi, di modo che come profondità del lago può essere considerata esclusivamente quella media. Nella trattazione che segue, l'attenuazione luminosa verrà indicata attraverso il prodotto *EZ*.

Osservando i dati in Tabella 2.1, si constata l'inesistenza di una relazione significativa tra l'abbondanza relativa di Oscillatoriaceae e la concentrazione di fosforo misurata. Anche la concentrazione totale di azoto e il rapporto N/P risultano scorrelate dalla dominanza delle Oscillatoriaceae. Le condizioni di luminosità al di sotto della superficie dello specchio d'acqua invece, sono chiaramente collegate alla relativa abbondanza di alghe blu.

Fattori ambientali	P_r	P_c	n
Attenueazione luminosa	0.001	0.00001	118
Secchi	0.092	0.0015	118
Profondità media	0.55	0.91	118
Fosforo totale P	0.38	0.45	118
Azoto totale N	0.79	0.11	103
Azoto totale/Fosforo totale N/P	0.64	0.69	103

TABELLA 2.1: *Significatività della relazione tra l'abbondanza relativa di Oscillatoriaceae espressa come frazione del volume algale totale e vari fattori ambientali.*

P_r: significatività del coefficiente di regressione di un modello di regressione logistico-sigmoidali sui dati (linea di regressione in Figura 2.9).

P_c: significatività del rango di correlazione di Spearman

n: numero di osservazioni

La correlazione con la profondità di secchi è elevata, ma ancor più elevata risulta essere quella riscontrata con l'indicatore di attenuazione luminosa EZ. Un'elevata abbondanza di Oscillatoriaceae si verifica prevalentemente in condizioni di scarsa luminosità (Smith 1986).

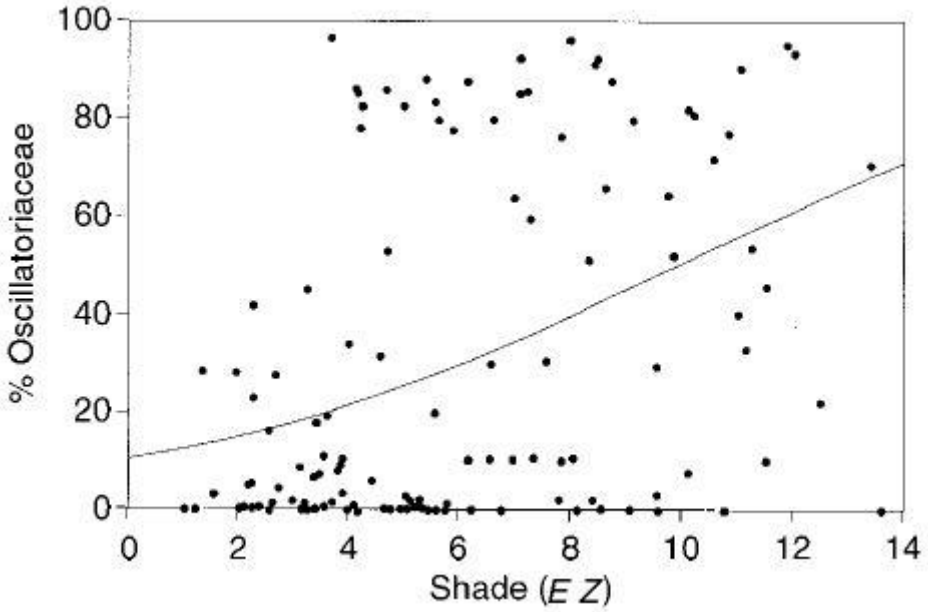

Figura 2.9*: abbondanza relativa, percentuale di biovolume algale, di Oscillatoriaceae rispetto a un indice che descrive l'esposizione luminosa delle alghe, espresso come prodotto della profondità media del lago e di un coefficiente di attenuazione luminosa, EZ. (Jensen et al. 1994)*

A questo proposito, *(Jensen et al. 1994)* analizzando un data set semiquantitativo di 178 laghi e uno quantitativo di 32, dimostrarono che la correlazione tra l'abbondanza di Cianobatteri e l'attenuazione luminosa risulta essere più del doppio rispetto a quella con la concentrazione di fosforo totale. Dallo studio dei dati in Figura 2.9, risulta evidente che i punti, in corrispondenza di medesimi valori di *EZ*, non sono localizzati nell'intorno della linea logistica di regressione, ma, piuttosto, si trovano a differenti quote di abbondanza percentuale di Oscillatoria, per lo più concentrati su valori elevati o modesti. Questa caratteristica viene evidenziata anche dalla distribuzione di frequenza dell'abbondanza relativa di Oscillatoriaceae (Figura 2.10).

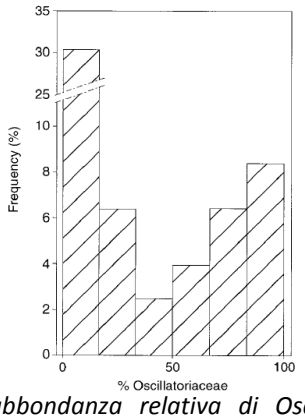

Figura 2.10: *distribuzione dell'abbondanza relativa di Oscillatoriaceae (percentuale di totale biovolume algale) in laghi superficiali. (Marten Scheffer, Sergio Rinaldi, Alessandra Gragnani,1997)*

Nella maggior parte dei casi analizzati nelle osservazioni di Jensen et al., quindi, i cianobatteri, rappresentavano o una componente minore della comunità di fitoplancton o la componente fortemente dominante. La linea di regressione (Figura 2.9) viene ricavata quindi come una media dell'abbondanza relativa di "alghe blu", per uno stesso valore di luminosità. Sotto un altro punto di vista, il campione potrebbe essere descritto appropriatamente con un grafico a bande di frequenza, con punti ad abbondanza elevata più frequenti a livelli di EZ elevati. Le Oscillatoriaceae rivelano la tendenza a presentarsi in forma scarsa o dominante, con la probabilità della dominanza che cresce dolcemente con l'attenuazione luminosa. Inoltre è comunemente noto che la dominanza di cianobatteri è associata all'eutrofizzazione (Berger 1975, Sas 1989, Romo and Miracle 1994) e che le Oscillatoriaceae possano scomparire in risposta a una riduzione del carico di nutrienti (Sas 1989, Mur et al. 1993). I risultati sperimentali suggeriscono che, in situazioni eutrofiche, sia il basso livello di luminosità, piuttosto che l'elevata disponibilità di nutrienti a condurre alla dominanza delle Oscillatoriaceae. Nonostante ciò, la scomparsa di questi cianobatteri in risposta alla riduzione della concentrazione di nutriente può avvenire per diversi laghi a diverse concentrazioni di nutrienti. Se si analizzano infatti i risultati derivanti dallo studio di due laghi, Veluwemeer e Schlachtensee, (Mur et al. 1993), (Figura 2.11) si osserva che il collasso dei cianobatteri, indicato da una freccia, in questo caso appartenenti alla specie *Planktothrix agardhii*, in relazione al carico di nutrienti, avviene per concentrazioni di fosforo maggiori nel lago meno profondo, ossia il Veluwemeer.

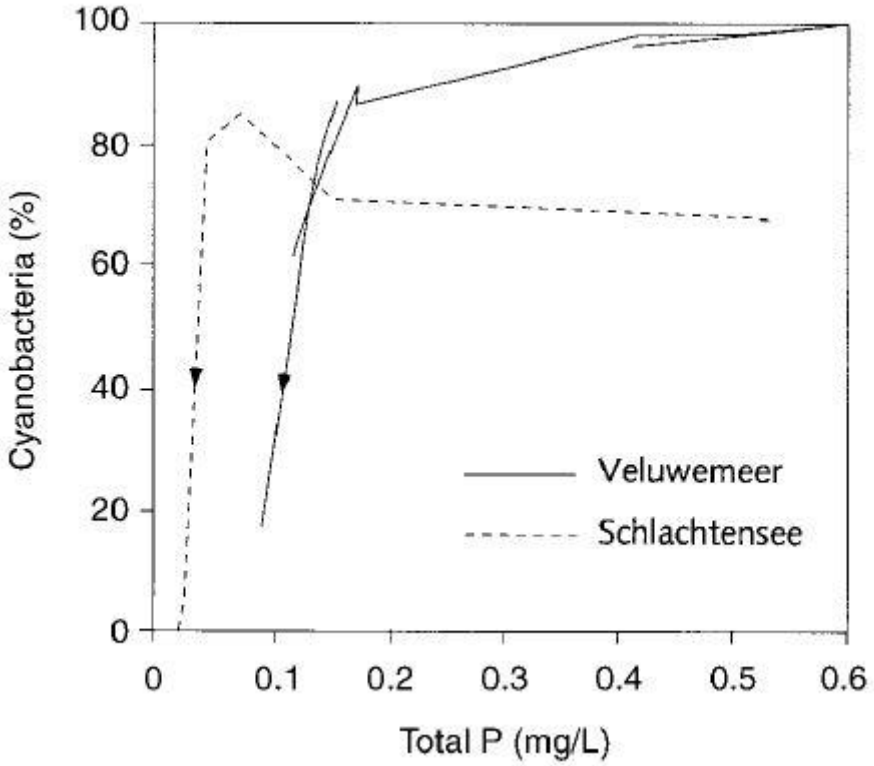

Figura 2.11: *Declino dei cianobatteri (dominati da Planktothrix agardhii) in relazione alla riduzione del livello di nutrienti nei laghi Schlachtensee e Veluwemeer. Le freccie indicano i punti di brusca fine della dominanza dei cianobatteri. (Mur et al. 1993)*

Per quanto riguarda invece la relazione con le condizioni di luminosità del lago, il grafico definito in Figura 2.12, evidenzia come invece il termine della condizione di dominanza dei cianobatteri si verifichi alle medesime condizioni. In questa rappresentazione la luminosità viene espressa sotto forma di rapporto Z_{eu}/Z_m, ossia come rapporto zona eufotica/zona media, valutabile equivalentemente a 4,5/EZ.

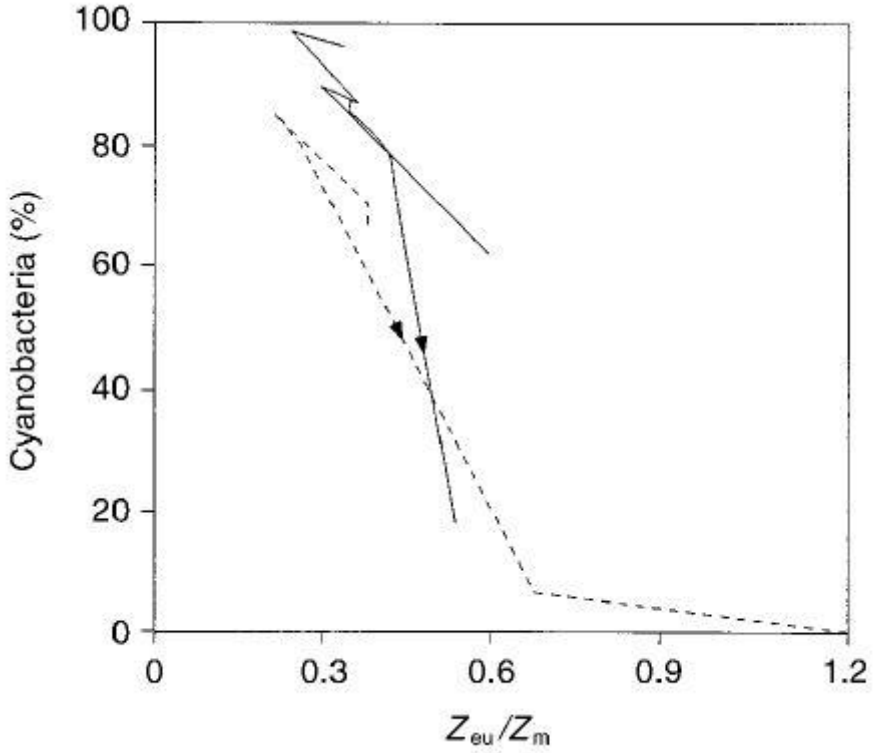

Figura 2.12: *declino dei cianobatteri (dominati da Planktothrix agardhii) in relazione alla riduzione del livello di luminosità filtrante nei laghi Schlachtensee e Veluwemeer. Le freccie indicano i punti di brusca fine della dominanza dei cianobatteri. (Mur et al. 1993)*

Risulta inoltre interessante notare il rapporto tra la dominanza dei cianobatteri e la concentrazione di clorofilla *Chl a*, mostrato in Figura 2.13 (Melack (1980)).

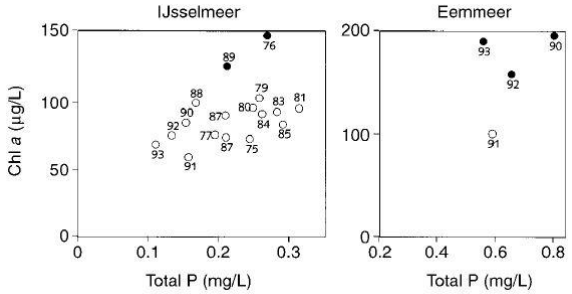

Figura 2.13: *concentrazione media estiva di clorofilla a in relazione alla concentrazione di fosforo totale in anni differenti per due diversi laghi eutrofici poso profond. (Melack. 1980).*

Gli anni in cui i cianobatteri risultano dominanti sono contrassegnati da un cerchio pieno, mentre quelli in cui non dominano da uno vuoto. Si può osservare che nella prima figura, relativa al lago IJsselmeer, in cui le alghe blu non sono solite dominare, gli anni '89 e '76, in cui invece prevalgono i cianobatteri, vengono accompagnati da elevati livelli di clorofilla. Allo stesso modo per il lago Eemmeer, gli anni '90, '92, '93 sono caratterizzati da elevata concentrazione di clorofilla. Questo dato è spiegabile con il fatto che la clorofilla è la maggiore responsabile dell'attenuazione luminosa, principale condizione favorevole alle Oscillatoriaceae.

2.3 Il modello di competizione per luce e nutrienti

I ragionamenti precedenti sono basati esclusivamente sulle osservazioni sui campioni di dati presi sul campo. In questa paragrafo invece si costruirà un modello del tutto generale in grado di riprodurre le interazioni e le principali caratteristiche fisiche delle specie prese in considerazione.

Invece di analizzare la competizione tra svariate specie come accade nelle misurazioni sul campo, il modello semplifica il problema considerando solo due tipi di specie algali: le alghe blu (*B*) e le alghe verdi (*G*), dove le blu rappresentano genericamente le alghe facenti parte della categoria dei cianobatteri e le verdi invece rappresentano tutte le altre specie. Per la parametrizzazione sono stati usati dati derivanti dagli esperimenti con *Planktothrix agardhii* e *Scendesmus protuberans* come esempi dei due rispettivi gruppi.

Per la costruzione delle equazioni di crescita delle due specie si assume che la produttività delle alghe dipenda dalla disponibilità di nutrienti e di luce. Le perdite dovute a mortalità, respirazione e fuoriuscita per trasporto dal lago vengono sottratte dalla produttività lorda. Per quanto riguarda la dipendenza dalla concentrazione di nutrienti, si è optato per una risposta funzionale di Holling di tipo II (forma di Monod) con una concentrazione di semisaturazione (*h*):

$$\frac{n}{n+h}$$

Per semplicità la concentrazione totale di nutrienti nel sistema è supposta costante (P_0), e definita come la somma del fosforo libero (*n*) e dei nutrienti presenti nelle alghe blu (*B*) e in quelle verdi (*G*).

$$n = P_0 - G - B$$

La dipendenza invece della produttività dalle condizioni di luminosità risulta più complicata da scrivere. Ovviamente, l'intensità luminosa varia nel corso del giorno e diminuisce anche con la profondità (Huisman and Weissing 1994). Nei laghi reali la situazione è sempre molto più complessa. Nonostante ciò, risulta ovvio che in un lago la disponibilità luminosa e, perciò, la relativa produttività nel lago declini con la torbidità. Detto ciò, è possibile esprimere questo parametro con una semplice funzione di attenuazione luminosa:

$$\frac{1}{1+qE}$$

dove *q* è la sensibilità alla torbidità e *E* è chiamato coefficiente di estinzione luminosa di Lambert-Beer.

Per il modello in questione, si è omessa la torbidità di fondo e si è scritto *E* semplicemente come una funzione della densità delle alghe e del loro specifico coefficiente di torbidità (k_G e k_B):

$$E = k_G G + k_B B$$

Si noti che il coefficiente di sensitività (q) non è unicamente dipendente dalla fisiologia delle alghe, ma diminuirà con l'incremento di radiazione incidente e aumenterà con la profondità del lago.

Assumendo che gli effetti della disponibilità luminosa e di nutrienti siano moltiplicativi, il modello completo diventa:

$$\frac{dG}{dt} = G\left[r_G\left(\frac{1}{1+q_G(k_G G + k_B B)}\right)\frac{P_0 - B - G}{h + P_0 - B - G} - d_G - \delta\right]$$

$$\frac{dB}{dt} = B\left[r_B\left(\frac{1}{1+q_B(k_G G + k_B B)}\right)\frac{P_0 - B - G}{h + P_0 - B - G} - d_B - \delta\right]$$

dove d_G e d_B sono i tipici tassi di perdita dovuti a respirazione, escrezione e mortalità di entrambi i gruppi e δ è un parametro di perdita, indicato da qui in avanti con il termine "dilavamento" indipendente dalla specie dovuto all'effluente del lago. Esso cioè è costituito da una grandezza che è numericamente descritta dall'inverso di un tempo [1/d] e che risulta proporzionale alla portata in ingresso ed in uscita dal lago, che in questo caso viene ipotizzata identica sia per l'affluente che per l'effluente. In particolare questo parametro fornisce una misura della velocità di ricambio del lago, il quale risulta completo per un tempo uguale 5/δ. Inoltre l'acqua in ingresso al lago è supposta essere caratterizzata dall'assenza di alghe e da una concentrazione uguale a P_0 così da non modificare il bilancio di massa. I valori assegnati ai parametri che daranno luogo ai risultati successivamente esposti sono evidenziati in Tabella 2.2

Parametri	Alghe verdi	Alghe blu cianobatteri	Unità di misura
tasso di crescita massimo *r*	1.2	0.6	d^{-1}
mortalità naturale *d*	0.12	0.06	d^{-1}
costante di semi-saturazione per crescita limitata dai nutrienti *h*	0.003	0.003	mg P/L
coeffciente di estinzione *k*	5	10	m^2/g P
sensibilità alla torbidità *q*	2	1	m

Tabella 2.2: *parametri, unità di misura e valori utilizzati nelle simulazioni. Come specie algali di riferimento si è deciso di adottare Scenedesmus protuberans per le alghe verdi (G) e Planktothrix agardhii per le blu (B).*

Tutti i risultati qualitativi derivano dall'assunzione che le alghe blu (*B*) presentino una minore produttività massima (*r*), tasso di mortalità naturale (*d*) e sensibilità alla torbidità (*q*), ma causino anche una maggiore torbidità per unità di nutrienti (*k*) delle altre alghe. In questo modo le quattro diseguaglianze di base sono:

$$r_B < r_G \;\; d_B < d_G \wedge q_B < q_G \;\; k_B > k_G$$

2.4 Analisi del modello e dei risultati

Per analizzare il comportamento del modello risulta comodo primariamente scriverlo in una forma compatta:

$$\frac{dG}{dt} = Gg(G, B, \delta, P_0)$$

$$\frac{dB}{dt} = Bb(G, B, \delta, P_0)$$

dove le funzioni *g* e *b* sono quelle racchiuse tra parentesi quadre nella precedente stesura del modello. Come tutti i modelli di competizione, anche questo possiede tre equilibri banali:

- assenza di entrambe le specie (G=0; B=0)
- assenza di alghe blu (G=G^*>0; B=0)
- assenza di alghe verdi (G=0; B=B^*>0)

I valori di G^* e B^* possono essere calcolati risolvendo le seguenti equazioni rispetto a G e B:

$g(G,0,\delta,P_0) = 0$; $b(0,\delta,P_0) = 0$;

Dal momento che *g* e *b* sono funzioni decrescenti di G,B e δ e funzioni crescenti di P_0, risulta chiaro che gli equilibri G^* e B^* sono crescenti con P_0 e decrescenti con δ.

Per particolari valori dei parametri (δ,P_0) il modello può presentare anche un equilibrio non banale (necessariamente positivo) (G^+,B^+) che può essere ottenuto risolvendo le equazioni

$g(G,B,\delta,P_0) = 0$; $b(G,B,\delta,P_0) = 0$;

rispetto a G e B. Questo equilibrio corrisponde alla coesistenza di entrambi i gruppi. Può essere formalmente provato che questa coesistenza è sempre instabile, e che il corrispondente equilibrio (G^+,B^+) è una sella per tutti i valori dei parametri che soddisfano le diseguaglianze precedentemente enunciate.

I risultati vengono mostrati in Figura 2.14. Questi grafici riassumono le proprietà del modello mostrando le traiettorie di simulazione partendo da svariati stati iniziali. Le Figure 2.14A e 2.14C corrispondono alle situazioni in cui una delle due specie vince indipendentemente dalle condizioni iniziali, mentre la Figura 2.14B illustra la situazione caratterizzata dalla contemporanea stabilità dei due equilibri (G^*,0) e (B^*,0). In questo caso, il confine dei loro bacini di attrazione risulta essere la varietà stabile della sella, che congiunge l'origine con (G^+,B^+). Le simulazioni conducono sempre a

uno dei due equilibri banali, caratterizzati da monocoltura, in relazione alla posizione delle condizioni iniziali rispetto a questa frontiera.

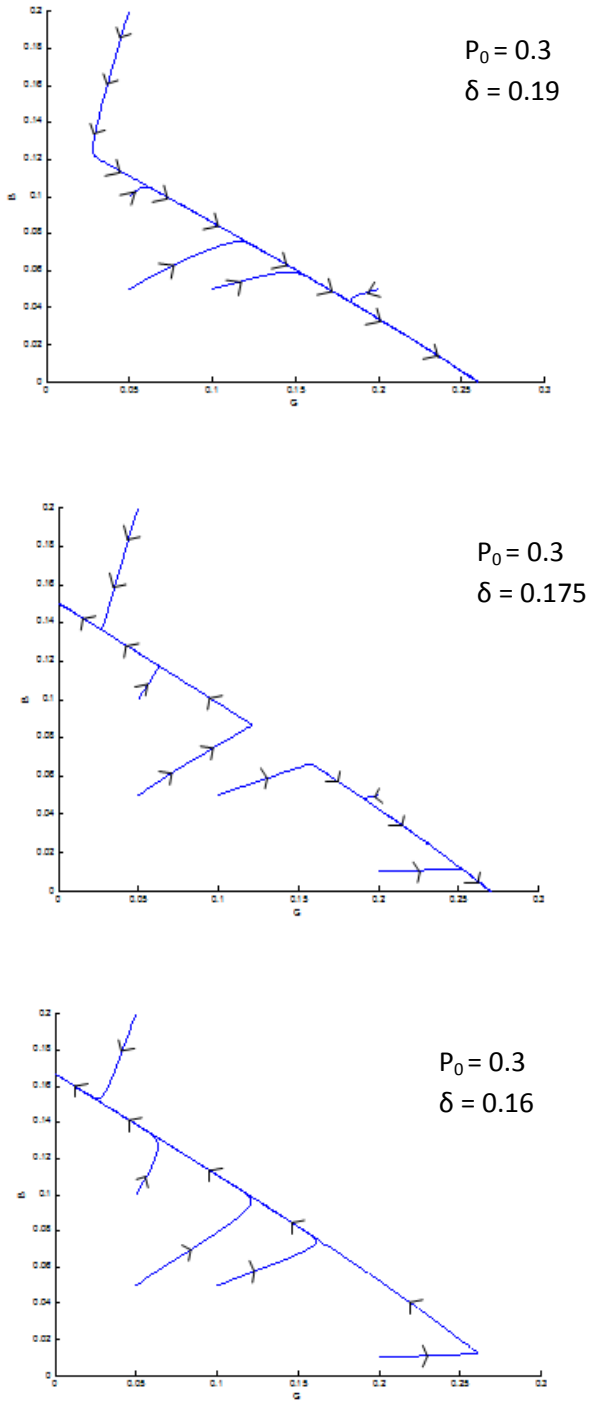

Figura 2.14: *insieme di traiettorie simulate che illustrano i tre qualitativamente possibili stati del modello;*

Caso A: la monocoltura delle alghe verdi è l'unico equilibrio stabile possibile, G ($P_0 = 0.3$, $\delta = 0.19$);

Caso B: le condizioni iniziali determinano lo stato finale, G/B ($P_0 = 0.3$, $\delta = 0.175$);

Caso C: la monocoltura delle alghe blu è l'unico equilibrio stabile possibile,B ($P_0 = 0.3$, $\delta = 0.16$);

Il passo successivo è quello di esplorare come la tipologia di comportamento del modello dipenda dal livello totale di fosforo P_0 e dal dilavamento δ.

Si supponga che, per una data coppia (δ,P_0), entrambi gli equilibri di monocoltura siano stabili (Figura 2.14B). Se partendo da questa situazione si facessero variare i parametri, gli equilibri del sistema cambierebbero. Comunque, finchè la perturbazione risulti essere sufficientemente piccola i due equilibri rimarranno sugli assi e, per continuità, la sella (G^+,B^+) rimarrà nel quadrante positivo. Conseguentemente le traiettorie del sistema rimangono qualitativamente le stesse. Per un cambio delle proprietà qualitative del sistema è necessario che la sella (G^+,B^+) scompaia dal quadrante positivo , il che può solo accadere attraverso la collisione con uno degli equilibri monospecie. Ciò si verifica quando (G^+,B^+) = (G^+,0), ossia quando le due equazioni:

$$g(G,0,\delta,P_0) = 0 \; b(G,0,\delta,P_0) = 0 \qquad (1)$$

hanno una soluzione per G > 0, o quando (G^+,B^+) = (0,B^+), quando le due equazioni:

$$g(0,B,\delta,P_0) = 0 \; b(0,B,\delta,P_0) = 0 \qquad (2)$$

hanno una soluzione per B > 0.

L'equazione 1 per $G > 0$ implicitamente definisce una curva, chiamata curva di biforcazione (S. H. Strogatz, (1994)), nello spazio dei parametri (δ,P_0). Da un lato di questa curva si trovano i sistemi caratterizzati da solamente l'equilibrio alghe verdi (assenza cianobatteri Figura 2.14 A), mentre dall'altro lato della curva entrambi gli equilibri di monocolture risultano stabili (Figura 2.14 B).

Allo stesso modo, l equazione 2, per B > 0, definisce un'altra curva di biforcazione. Questa curva separa le situazioni con alternanza di due equilibri stabili (Figura 2.14 B) da quelli in cui rimane stabile solo l'equilibrio relativo alle alghe blu (dominio cianobatteri Figura 2.14 C).

Le due curve di biforcazione si possono ottenere attraverso l'utilizzo di un qualsiasi software dedicato per l'analisi delle biforcazioni che nella fattispecie di questa analisi si chiama matcont.

I risultati sono mostrati in Figura 2.15, dove le etichette [*G*], [*G/B*],[*B*] identificano le regioni in cui quegli equilibri sono stabili. Inoltre vengono contrassegnate le biforcazioni con la sigla TC, che sta per Transcritiche e vengono anche fornite delle rappresentazioni qualitative della situazione degli equilibri nelle diverse regioni dello spazio individuate dalle curve di biforcazione.

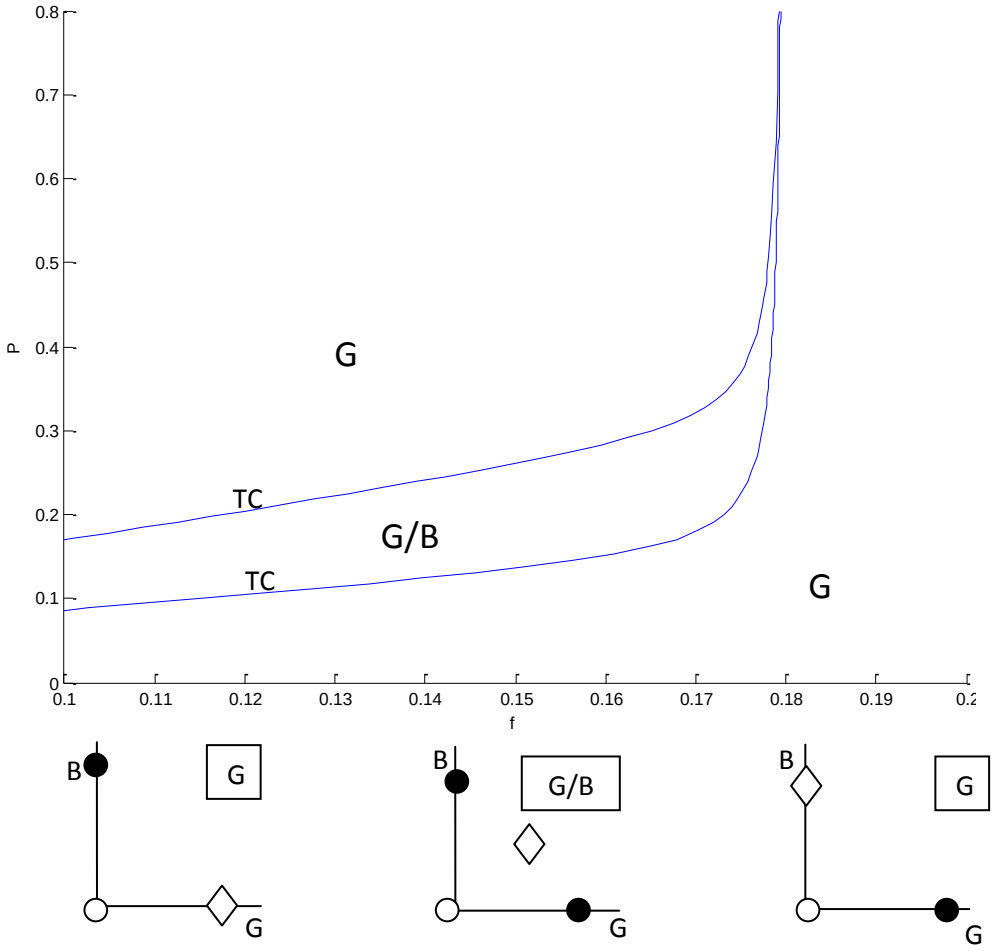

Figura 2.15: *diagramma di biforcazione del modello alghe verdi/alghe blu che illustra per quali combinazioni di dilavamento (δ) e fosforo totale libero in ingresso (P_0) avviene la dominanza delle verdi (G), delle blu (B) o la dominanza alternativa (G/B). Con il termine TC invece viene evidenziata la tipologia di biforcazioni che caratterizzano questo sistema, ossia due TRANSCRITICHE o scambio di stabilità. Al grafico in questione sono state aggiunte inferiormente delle rappresentazioni che descrivono il comportamento qualitativo del sistema nelle tre zone identificate nel grafico di biforcazione corrispondenti alla dominanza delle blu (B), dominanza alternativa delle blu o delle verdi (G/B) e dominanza delle verdi(G).*

Legenda:

- ● *attrattore*
- ○ *repulsore*
- ◇ *sella*

La risposta qualitativa del sistema ai cambiamenti nella concentrazione di fosforo totale e alle variazioni di flusso di uscita può essere osservata dal grafico di biforcazione. Partendo dalla regione [*B*], dove la monocoltura di cianobatteri è l'unico stato stabile, un passaggio all'equilibrio caratterizzato da alternanza di *G* e *B* potrà accadere solo a causa dell'attraversamento della curva di biforcazione inferiore. Viceversa, partendo dalla zona [*G*], caratterizzata dalla dominanza delle alghe verdi, il passaggio allo stato di dominanza alternativa sarà caratterizzato dall'attraversamento della curva di biforcazione superiore. Nella regione [*G/B*] dove i due equilibri alternativi sono entrambi stabili, il sistema rimarrà in questa situazione a meno di perturbazioni dei parametri δ e P_0 che determinino l'attraversamento di una delle due biforcazioni, tra cui questa zona è contenuta.

Questo sistema è caratterizzato da due biforcazioni transcritiche, dette anche di scambio di stabilità. Le rappresentazioni qualitative poste inferiormente al grafico di biforcazione di Figura 2.15 risultano utili per una maggior comprensione delle dinamiche che governano il sistema in questione. Partendo sempre dalla situazione di dominanza alternativa alghe verdi/alghe blu [G/B] si osserva che si possono annoverare 4 equilibri: un repulsore (pallino vuoto in figura), due attrattori (pallino pieno in figura) e una sella (rombo). Il repulsore è costituito dall'equilibrio banale del sistema che consiste nell'assenza sia di alghe blu che di alghe verdi. Questo equilibrio è comune a tutte le zone individuate dal grafico di biforcazione e rimane costantemente instabile passando attraverso le biforcazioni. In realtà ciò risulta non del tutto vero, in quanto, nel caso di assenza di fosforo P_0, e quindi di nutrienti, il sistema non è in grado di supportare la vita degli organismi che quindi vengono costretti all'estinzione. Questo comportamento però si verifica solo nel caso di valori particolarmente limitati di P_0 ed, essendo di scarso interesse pratico nelle situazioni reali e abbastanza intuitivo, non è stato considerato. I due attrattori invece si riferiscono agli equilibri stabili caratterizzati da dominanza esclusiva corrispondenti alla presenza di soli cianobatteri (*B*) o di sole alghe verdi (*G*). Esiste inoltre un terzo equilibrio, che si verifica essere instabile, che nella fattispecie risulta essere una sella. Per passare dalla zona [G/B] alla zona [B], in base al diagramma di Figura 2.15, sarà necessario attraversare la curva descritta dall'equazione (2), il che risulta possibile solo attraverso una diminuzione di δ o un aumento di P_0. Quello che succede dal punto di vista qualitativo è che la sella tende progressivamente ad avvicinarsi all'equilibrio di monocoltura, caratterizzato dalla dominanza delle alghe verdi. Per valori dei parametri che appartengono alla curva di biforcazione precedentemente citata, i due equilibri collidono e avviene lo scambio della loro stabilità che caratterizza la biforcazione transcritica. A seguito di questa collisione il sistema sarà caratterizzato dal solito repulsore situato nell'origine degli assi, da una sella che ha preso il posto dell'equilibrio di monocoltura di dominanza delle alghe verdi e da un unico attrattore costituito dall'equilibrio stabile di dominanza delle alghe blu.

Viceversa invece, passando dalla zona [G/B] alla zona [G], è necessario un aumento di δ o una diminuzione di P_0. Ciò comporta l'avvicinamento della sella all'equilibrio di dominanza delle alghe blu, che si conclude con la collisione con esso e il relativo scambio di stabilità, che caratterizza la curva di biforcazione identificata dall'equazione (1). In questa situazione il sistema si troverà con il

solito repulsore nell'origine degli assi, una sella laddove si collocava l'equilibrio di dominanza delle sole alghe blu e un attrattore costituito dalla sola dominanza delle alghe verdi.

Tornando ad analizzare il grafico di biforcazione di Figura 2.15 si noti che oltre un dilavamento (δ) del 18% del volume del lago al giorno, si prevede che i cianobatteri siano assenti indipendentemente dal livello di nutrienti presenti. Questo fatto si sposa perfettamente con i dati sperimentali riscontrati sui laghi Danesi che confermano che non sono presenti grandi concentrazioni di cianobatteri in laghi con un tempo di residenza < 5 *giorni*. (E. Jeppessen, personal communication)

Un modo alternativo e più classico di rivolgersi al problema consiste nel mostrare la dipendenza degli equilibri del sistema rispetto alla variazione dei parametri.

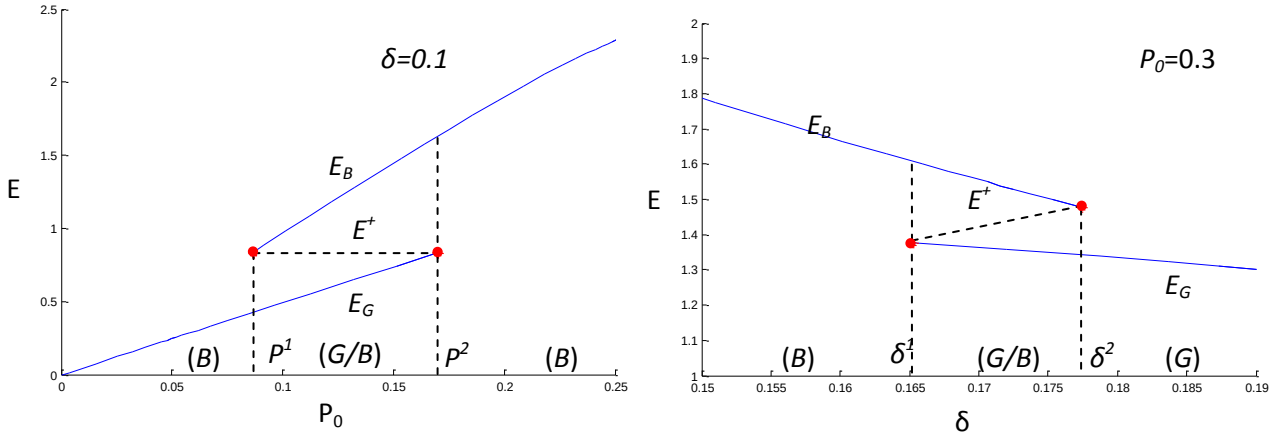

Figura 2.16: *l'isteresi, mostrata come la risposta della torbidità (E) in relazione alle variazioni dei parametri di controllo costituiti dalla concentrazione di fosforo totale (P_0) e del termine di dilavamento (δ)*

La Figura 2.16 mostra come la torbidità *E* all'equilibrio, che è di fatto per sua formulazione una combinazione lineare di *G* e *B*, varia con la concentrazione di fosforo totale (P_0) e con il dilavamento (δ).

In queste due rappresentazioni si può apprezzare in maniera visiva l'isteresi presente nel sistema.

In Figura 2.16 di sinistra, vengono contrassegnati i due livelli di concentrazione di fosforo P^1 e P^2 per cui si verifica un cambiamento dal punto di vista qualitativo del comportamento del sistema. In particolare P^1 rappresenta il livello di fosforo che sancisce il confine tra la dominanza dei cianobatteri (*B*) e quella delle alghe verdi (*G*). Viceversa P^2 rappresenta la concentrazione di fosforo che consente di passare dal dominio delle alghe verdi (*G*) alle alghe blu (*B*). Osservando il grafico si nota come partendo da un livello di fosforo $P_0 < P^1$, per raggiungere il dominio delle blu, sia necessario superare la barriera contraddistinta dalla concentrazione P^2, ben al di là del livello P^1, che invece risulta necessario per passare dal dominio delle alghe blu a quello delle alghe verdi, partendo da una situazione iniziale caratterizzata dal dominio delle blu. Una volta superati però questi valori di nutrienti, si verifica un vero e proprio collasso dell'abbondanza di una specie e la

corrispettiva esplosione dell'altra, che costituiscono il comportamento catastrofico che caratterizza l'isteresi. Inoltre, dal punto di vista biologico, la Figura 2.16 consente di rivelare il meccanismo per il quale la riduzione di nutrienti spesso è insufficiente per far regredire il dominio dei cianobatteri; questa difficoltà dipende proprio dal fatto che una volta instauratosi il nuovo equilibrio stabile per tornare al dominio delle verdi risulta necessario ridurre i nutrienti non più al di sotto del livello P^2, ma piuttosto a quello P^1 e questo a volte può comportare problemi anche di tipo operativo.

Analoghi ragionamenti possono essere invece applicati alla Figura 2.16 di destra; in questo caso sono le alghe blu (*B*) a dominare per bassi valori di δ. Questa situazione si protrae finché il dilavamento δ non supera la soglia $\delta^2 > \delta^1$, dopo la quale si raggiunge la dominanza delle verdi (*G*). Al diminuire invece di δ, per ritornare a un dominio dei cianobatteri (*B*), bisogna oltrepassare la soglia δ^1 e non più la δ^2. Anche in questo caso i superamenti delle barriere portano a delle transizioni catastrofiche che sono tipiche del comportamento di isteresi.

Si può notare come la Figura 2.16 di sinistra rappresenti una sezione verticale del grafico di biforcazione in Figura 2.15, mentre la Figura 2.16 di destra una orizzontale. I valori P^1 e P^2 nella prima isteresi e i valori δ^1 e δ^2 nella seconda corrispondono alle intersezioni con le due curve di biforcazione. Risulta osservabile da questi diagrammi che una transizione dal dominio delle alghe blu alle alghe verdi è sempre associata a una cospicua diminuzione della torbidità, e che, nelle vicinanze dei punti di biforcazione una piccola variazione dei parametri di controllo può essere sufficiente ad indurre questa transizione.

Le figure mostrano inoltre come sia difficile determinare un livello di estinzione luminosa che garantisca il dominio di una delle due particolari specie di alghe. Per esempio, la Figura 2.16 di sinistra ($\delta=0.1$) evidenzia che per $P_0 = P^1$ la torbidità E_B associata al dominio dei cianobatteri è circa uguale a 1, mentre in Figura 2.16 di destra ($P_0 = 0.3$) si osserva che per $\delta > \delta^1$ la torbidità E_G associata al dominio delle alghe verdi è maggiore. Ciò supporta l'idea che nell'analisi dei dati derivanti da laghi differenti risulta improbabile trovare un livello di torbidità critico che separi il dominio dei cianobatteri dagli altri stati, perché questo livello può dipendere da altri fattori, come il flusso uscente, che influiscono sul bilancio competitivo.

2.5 Conclusioni

I risultati del modello sono robusti nel senso che richiedono esclusivamente diseguaglianze qualitative tra i due gruppi di alghe e non dipendono da specifici valori dei parametri. E' inoltre rassicurante notare che queste diseguaglianze risultano comparabili alle condizioni di isteresi per altri modelli.

Come già esposto in precedenza, l'isteresi si verifica se l'equilibrio positivo è instabile. Questa coesistenza instabile costituisce solo una delle qualitative possibilità di comportamento di un modello di competizione standard di Volterra. In questi modelli, il meccanismo di competizione non è specificato, mentre invece l'intensità della competizione inter- e intra-specifica è definita direttamente. Nei modelli di Volterra la coesistenza instabile si verifica se la competizione inter-specifica risulta più forte di quella intraspecifica. In realtà, nel caso di competizione alghe verdi/alghe blu, le alghe verdi risultano avvantaggiate nella situazione di dominio delle stesse alghe verdi perché hanno a disposizione più luce, mentre viceversa le alghe blu sono avvantaggiate nella situazione di dominio delle alghe blu in quanto favorite dalla maggior torbidità causata dal loro stesso dominio.

I risultati esposti nell'articolo sono analoghi a quelli ottenuti attraverso i modelli grafici di competizione per due risorse elaborati da Tilman (Taylor and Williams 1975, Tilman 1977, 1982, 1985). La teoria del rapporto di Tilman afferma che la coesistenza tra due specie in competizione è instabile se ogni specie consuma relativamente all'altra una maggior quantità di risorsa, di cui però tollera anche più efficientemente la scarsità. Nel caso in questione le risorse sono rappresentate dalla luce e dai nutrienti. A livelli di nutriente equivalenti, le alghe blu causano una maggiore torbidità e ciò significa che utilizzano relativamente più luce. Dal momento che però sono anche in grado di tollerare meglio la torbidità, ciò conferma la teoria di Tilman, portando a una possibile coesistenza instabile.

Chiaramente il modello alghe verdi/alghe blu è un modello minimo e non è in grado di coprire tutti i possibili importanti meccanismi. Molti altri fattori oltre a quelli inclusi in questo modello avranno un ruolo nei laghi, nel sistema reale. Alcuni potranno accentuare l'isteresi, altri invece potranno promuovere la coesistenza.

Un meccanismo che è stato proposto come spiegazione dell'assenza delle alghe blu filamentose nell'acqua relativamente limpida è il fatto che la loro fotosintesi si riduce ad alte intensità luminose (Van Liere and Walsby 1982). La foto-inibizione, che non è inclusa nel modello, tenderà ad accentuare l'isteresi, dal momento che enfatizza la minor competitività delle alghe blu in situazione di scarsa torbidità. In casi estremi l'isteresi potrebbe anche presentarsi a causa di ciò in assenza di un'altra specie competitiva, comportando il passaggio a una crescita negativa delle

alghe blu nelle acque limpide poco profonde, dovuto a una troppo elevata intensità luminosa (Toha et al. 1981).

Un altro punto di discussione rispetto ai cianobatteri è costituito dalla loro incommestibilità. Infatti un largo numero di specie erbivore di zooplankton non sono in grado di consumare le Oscillatoriaceae, nella maggior parte dei casi (Arnold 1971, Schindler 1971, Gliwicz and Lampert 1990). In particolare, in letteratura è stato preso in considerazione un modello che descrive un sistema caratterizzato da un predatore, lo zooplancton, che si preda delle due specie algali, il quale però è preda a sua volta dei pesci di maggior dimensione (Marten Sheffer, Sergio Rinaldi, Yuri A. Kutsnetsov,(2000)). Questo sistema viene modellizzato in maniera analoga al modello alghe verdi/alghe blu per quanto riguarda la dinamica delle alghe, alla quale però va sottratta la componente di predazione dello zooplancton. Alle equazioni di sviluppo algale, ne viene aggiunta un'altra relativa alla dinamica dello zooplancton che prevede un apporto di biomassa derivante dalla predazione delle alghe e una sottrazione a causa della predazione subita per conto dei pesci. In particolare questa dinamica è caratterizzata da una quantità di pesci predatori (F), assunta priva di una sua dinamica propria, e considerata come un parametro da poter variare. Inoltre per quanto riguarda la predazione dello zooplacton nei confronti delle alghe, la predilezione di quest'ultimo per le alghe verdi viene tradotta attraverso, sia un termine di selettività maggiore per quest'ultimo tipo di alghe, che attraverso una maggior efficienza energetica di conversione delle alghe verdi rispetto alle blu. Il risultato preponderante di questo modello è quello di consentire la presenza di zone nello spazio dei parametri P_0/F che consentano la coesistenza delle due specie algali, ma questa caratteristica è però vincolata alla presenza dello zooplancton. Si afferma infatti che sia una coesistenza mediata dallo zooplacton e che, nel momento in cui lo zooplacton cessi di esistere la situazione di coesistenza scompaia, tornando ai tre semplici casi già esposti nel modello classico alghe verdi/alghe blu.

Nonostante alcuni fattori, come la fotoinibizione, dovrebbero promuovere ulteriormente l'isteresi, una assoluta monocoltura di alghe blu, come verrebbe predetta dal modello, non è mai stata osservata nei laghi reali. Ovviamente ciò è dovuto alle semplificazioni del modello. Parecchi studi hanno dimostrato che la variazione temporale dell'ambiente e l'eterogeneità spaziale aiutano a prevenire l'esclusione competitiva (e.g., Padisak et al. 1993), e risulta ragionevole supporre che entrambi i fattori giochino un ruolo importante nelle comunità algali.

E' stato infatti dimostrato che le variazioni temporali dello stato dell'ambiente rappresentino un importante processo complice della prevenzione dell'esclusione competitiva nelle comunità algali. Ciò si può sicuramente applicare alle dinamiche che caratterizzano le Oscillatoriaceae. Sebbene queste alghe possano presentarsi come dominanti lungo tutto l'anno nei laghi eutrofici (Sas 1989), i campioni rilevati nelle differenti stagioni, dipendono dalle condizioni di temperatura. In Danimarca, (E. Jeppesen, *personal communication*) le alghe blu filamentose raramente superano gli inverni, mentre nel più mite clima dell'Olanda (Berger 1975), il dominante *Planktothrix agardhii* scompare dai laghi eutrofici superficiali solo negli inverni particolarmente freddi. L'inverno può apparentemente portare il sistema oltre il punto di biforcazione, al di sotto del quale la dominanza

delle alghe blu termina. La sensibilità dei *Planktothrix agardhii* agli inverni freddi collima con l'osservazione che la crescita di questa specie, come quella della maggior parte delle alghe, collassa relativamente velocemente con le temperature (Reynolds 1988). Ovviamente, l'alternanza stagionale tra le alghe blu e le altre alghe implica una coesistenza durante la fase di transizione, e una concentrazione media durante il periodo di transizione che può essere considerata una coesistenza.

Sebbene sia i campioni presi sul campo che i risultati del modello indichino che i nutrienti, attraverso il loro contributo sulla torbidità, influenzino la competizione tra Oscillatoriaceae e le altre alghe, risulta chiaro che la temperatura e il flusso di uscita siano altrettanto importanti per il bilancio competitivo. Recenti studi hanno estrapolato quattro fattori potenzialmente importanti che possano influire sulla dominanza dei cianobatteri. Vari organismi acquatici macrofiti hanno dimostrato di rilasciare sostanze che inibiscono la crescita dei cianobatteri mentre possiedono un effetto molto minore sullo sviluppo di alghe di altro tipo (Gross and Sutfeld 1994, Jasser 1995), ed esperimenti di campo hanno rivelato che questo meccanismo è in grado di provocare una transizione dalla dominanza dei cianobatteri alla dominanza delle alghe verdi, sebbene il processo non riguardi l'interezza della biomassa algale (Jasser 1995).

Le informazioni correnti risultano insufficienti per indagare esattamente l'interazione degli effetti dei nutrienti (torbidità), tasso di deflusso, temperatura e sostanze allelopatiche sulla competizione. In generale, comunque, un sistema catastrofico mostrerà isteresi in risposta a qualunque variabile di controllo. Anche il valore di biforcazione per una variabile dipenderà generalmente dal valore delle altre variabili. In questo caso il modello viene,analizzato per la combinazione di deflusso e nutrienti (Figura 2.15 e 2.16). Con scarsi livelli di nutrienti, la sensibilità al deflusso aumenta. Un esempio degli effetti combinati di nutrienti e temperatura viene fornito dalla storia di eutrofizzazione del Lago Albufera in Spagna (Romo and Miracle, (1994)). Negli anni '70 l'eutrofizzazione aveva causato il dominio delle Oscillatoriaceae nella comunità di fitoplancton in estate e in autunno, ma in primavera le clorofite e le diatome erano tornate a dominare. L'arricchimento continuo degli anni '80, comunque, condusse i livelli di clorofilla ad aumentare ulteriormente, e le Oscillatoria divennero dominanti attraverso le stagioni, suggerendo che il dominio dei cianobatteri risulti meno sensibile alle basse temperature in presenza di elevati livelli di nutrienti. In conclusione, i dati di campo, così come il modello fisiologicamente basato, indicano che la dominanza delle Oscillatoriaceae possa essere uno stato stabile di equilibrio alternativo delle comunità algali dei laghi superficiali poiché questi batteri tolleranti alla torbidità risultano in grado di causare un incremento nella torbidità che favorisce la loro stessa specie nella competizione. Il modello e le osservazioni di campo indicano che l'elevato tasso di deflusso riduce la probabilità del dominio delle alghe blu a causa del loro tasso di crescita inferiore, rispetto alle verdi. In aggiunta, ci sono prove che le temperature invernali particolarmente basse e le sostanze allelopatiche derivanti dai macrofiti acquatici possano condizionare il bilancio competitivo in favore delle alghe verdi.

La relativa incommestibilità dei cianobatteri filamentosi da parte dello zooplankton potrebbe invece dare luogo a fenomeni di coesistenza delle due specie algali mediata dallo zooplacton. Oltre a questo meccanismo, la coesistenza può essere generata dell'inserimento nel sistema dell'eterogeneità spaziale.

Nei grandi laghi, infatti, la profondità così come le concentrazioni di solidi sospesi, nutrienti, e alghe possono denotare una considerevole variazione orizzontale. In tali casi, potrebbe essere che il bilancio competitivo sia a favore delle alghe blu solo in alcune parti del lago. Da ciò segue evidentemente che questo fattore possa promuovere una coesistenza stabile. Si immagini, per esempio, un lago con differenti zone più o meno profonde. Si supponga che nel caso di completo isolamento tra di esse, i cianobatteri dominino nelle più profonde e perdano nelle più superficiali. A questo punto si consideri un continuo lento rimescolamento che consenta un piccolo, ma continuo apporto della specie competitivamente inferiore in ogni parte. A causa della stabilità degli equilibri di esclusione, tali cambiamenti ridotti non sono in grado di distruggere il dominio dell'altra specie. Nonostante ciò, il continuo rimescolamento, preverrà l'esclusione competitiva e causerà una possibile coesistenza in tutte le regioni. Un rimescolamento eccessivo porterà il sistema a una nuova condizione di omogeneità, riportando i cianobatteri a essere dominanti o assenti nell'intero lago. Risulta quindi intuibile che la coesistenza dovrebbe essere favorita nei laghi spazialmente eterogenei o in serie di laghi interconnessi dove il rimescolamento orizzontale non sia troppo forte.

3 IL MODELLO CON ETEROGENEITÀ SPAZIALE

Nei capitoli precedenti si sono già esposti alcuni fenomeni che, inseriti nel modello, potrebbero portare a un possibile equilibrio di coesistenza tra le due alghe. In particolare si è citato il caso dell'inserimento di un predatore delle alghe, costituito dallo zooplacton, e dalla presenza di pesci zooplanctivori . Il risultato dell'analisi di suddetto modello è quello della possibilità di una coesistenza algale, mediata dallo zooplacton. Se però, invece, si volesse ricercare una modalità che consentisse la coesistenza, a prescindere dall'inserimento di altri attori nel modello, uno degli accorgimenti possibili sarebbe quello di inserire nel modello l'eterogeneità spaziale del lago. Fino ad ora infatti il modello prevedeva che il lago fosse talmente ben miscelato o talmente poco profondo, da non risentire degli effetti della stratificazione dovuta alla profondità. Dal punto di vista teorico, come già descritto in precedenza, il concetto che risiede dietro alla possibilità, legata all'eterogeneità spaziale, di avere un possibile equilibrio di coesistenza è il seguente. Si immagini un lago sufficientemente profondo, in modo da poter distinguere al suo interno due zone diverse, (Figura 3.1), una superiore e una inferiore, che da qui in avanti contraddistingueranno i vari parametri con i pedici *Sup* e *Inf*. Si supponga che il sistema sia caratterizzato da un affluente e un effluente di uguale portata, che interessino solo il comparto superiore. L'affluente apporta una concentrazione di nutriente P_0 ed è però privo di alghe verdi e blu. In uscita invece, l'effluente trasporta la concentrazione di fosforo totale P_{Sup}, presente nel comparto superiore, distinta nelle sue tre componenti relative alla biomassa delle alghe verdi (G_{Sup}), alla biomassa delle alghe blu (B_{Sup}) e al fosforo libero (P_{fSup}). Il bilancio del fosforo di ogni zona, infatti, è dato dalla composizione dei termini di biomassa delle due specie algali e del fosforo libero, presenti nel settore in questione. La rilevanza dell'apporto e del trasporto in uscita del fosforo totale del sistema viene mediata attraverso un termine chiamato dilavamento (δ), che è proporzionale alla portata dell'affluente e dell'effluente, nonché alla velocità di ricambio del sistema.

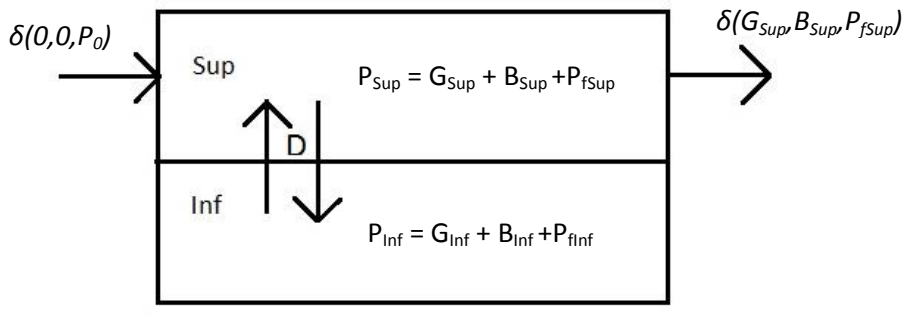

Figura 3.1: *rappresentazione schematica del lago*

Supponendo che le alghe verdi (G), a causa di una migliore produttività in relazione ad elevata esposizione luminosa e a scarse concentrazioni di nutrienti, siano favorite nella parte superiore e

che viceversa quelle blu (*B*) lo siano nella fascia inferiore, in assenza di rimescolamento, la situazione a cui si giungerà sarà caratterizzata dal dominio delle verdi nello strato superficiale e da quello delle blu in quello più profondo. A questo punto però se si aggiungesse un termine diffusivo, che nel seguito indicheremo con *D*, in maniera da rendere possibile il passaggio delle alghe da un comparto all'altro del lago, si verificherebbe una migrazione di alghe verdi nella parte inferiore e di alghe blu in quella superiore. Per valori di *D* che si discostano anche di poco da 0, ciò che accade è l'instaurazione di una coesistenza tra le due specie algali, in quanto la migliore efficienza produttiva di una specie non è in grado di contrastare il continuo apporto della specie in competizione derivante dalla diffusione. Per valori invece di diffusione sufficientemente elevati si ricade in una situazione assimilabile a quella di lago perfettamente omogeneo, in cui i possibili equilibri stabili risultano costituiti solo dalla dominanza delle verdi piuttosto che da quella delle blu. In alcune situazioni, dipendenti dai valori dei parametri, questi equilibri possono essere contemporaneamente stabili, ma il raggiungimento di uno piuttosto che dell'altro dipende dalle condizioni iniziali da cui si è partiti.

3.1 Le equazioni del modello

Il modello alghe verdi/alghe blu, con l'inserimento dell'eterogeneità spaziale, risulta costituito da sei equazioni dinamiche che costituiscono così il sistema dinamico associato. Esse descrivono le variazioni della concentrazione delle alghe verdi nel comparto superiore e inferiore (G_{sup}, G_{inf}), delle alghe blu nel comparto superiore ed inferiore (B_{sup}, B_{inf}) e della concentrazione di fosforo totale nel comparto superiore ed inferiore (P_{sup},P_{inf}).
Nel modello in questione si è assunto che esista una forma di rimescolamento tra i due comparti superiore ed inferiore che venga espressa da un coefficiente di diffusione indicato con la lettere *D*, che risulta identico nella diffusione dal comparto superiore a quello inferiore e da quello inferiore a quello superiore. Nel sistema, inoltre, viene definito un parametro δ chiamato dilavamento, ed espresso in (d^{-1}), direttamente proporzionale alle portate dell'affluente e dell'effluente, come pure al tempo di ricambio del lago. Si assume inoltre che questo parametro sia identico sia in ingresso che in uscita. Come per il modello originario si assume che la portata in ingresso sia caratterizzata da una concentrazione di alghe verdi e alghe blu uguali a 0 e da una concentrazione di fosforo libero uguale a P_0, espresso in (mg/l). Differentemente invece rispetto al modello classico, l'afflusso e il deflusso dal lago si considera che influenzi solamente la parte superiore dello specchio d'acqua, lasciando inalterata la parte inferiore.

Detto ciò l'equazione che governa la concentrazione di fosforo nel comparto superiore è:

$$\dot{P}_{Sup} = \delta \mathrm{P}_0 - \delta P_{Sup} + D\left(G_{Inf} - G_{Sup}\right) + D\left(B_{Inf} - B_{Sup}\right) + D\left(P_{fInf} - P_{fSup}\right) = \\ = \delta \mathrm{P}_0 - \delta P_{Sup} + D\left(P_{Inf} - P_{Sup}\right)$$

dove:

- P_{Sup}: concentrazione di fosforo totale nel comparto superiore
- P_0: concentrazione di fosforo in ingresso
- δ: dilavamento
- δP_0: apporto di fosforo dall'esterno
- δP_{Sup}: uscita di fosforo dal comparto superiore
- $D(G_{Inf}-G_{Sup})$: apporto netto di fosforo dovuto al rimescolamento delle alghe verdi
- $D(B_{Inf}-B_{Sup})$: apporto netto di fosforo dovuto al rimescolamento delle alghe blu
- $D(P_{fInf}-P_{fSup})$: apporto netto di fosforo libero dovuto al rimescolamento dove P_{fInf} rappresenta la concentrazione di fosforo libero nel comparto inferiore
- $D(P_{Inf}-P_{Sup})$: apporto complessivo di fosforo per rimescolamento derivante dall'aggregazione delle sue componenti costituenti le alghe verdi, le alghe blu e il fosforo libero.

Si noti che se non esiste il rimescolamento l'equazione diventa

$$\dot{P}_{Sup} = \delta \mathrm{P}_0 - \delta P_{Sup}$$

che ha come unica soluzione all'equilibrio $P_{Sup} = P_0$.

Viceversa l'equazione che governa la concentrazione di fosforo nel comparto inferiore è:

$$\dot{P}_{Inf} = D\left(G_{Sup} - G_{Inf}\right) + D\left(B_{Sup} - B_{Inf}\right) + D\left(P_{fSup} - P_{fInf}\right) = D\left(P_{Sup} - P_{Inf}\right)$$

dove:

- P_{Inf}: concentrazione di fosforo totale nel comparto inferiore
- $D(G_{Sup}-G_{Inf})$: apporto netto di fosforo dovuto al rimescolamento delle alghe verdi
- $D(B_{Sup}-B_{Inf})$: apporto netto di fosforo dovuto al rimescolamento delle alghe blu
- $D(P_{fSup}-P_{fInf})$: apporto netto di fosforo libero dovuto al rimescolamento
- $D(P_{Sup}-P_{Inf})$: apporto complessivo di fosforo per rimescolamento derivante dall'aggregazione delle sue componenti costituenti le alghe verdi, le alghe blu e il fosforo libero.

Entrambe le equazioni precedentemente enunciate all'equilibrio danno lo stesso risultato:

$$\dot{P}_{Sup} = 0 \;\rightarrow\; P_{Sup} = P_{Inf} = \mathrm{P}_0$$

$$\dot{P}_{Inf} = 0 \;\rightarrow\; P_{Sup} = P_{Inf} = \mathrm{P}_0$$

Ciò è facilmente intuibile visto che all'equilibrio, ossia trascorso un transitorio più o meno lungo, la concentrazione di fosforo totale, nel caso di P_0 e D costanti nel tempo, si assesta, sia nel comparto superiore che in quello inferiore, proprio intorno al valore di concentrazione all'ingresso P_0. La durata per l'appunto di questo transitorio dipenderà dalla velocità di rimescolamento D del lago e in particolare, più elevata si riveli quest'ultima, minore sarà il tempo necessario al raggiungimento della medesima concentrazione nei due comparti. Da questo seguirebbe il fatto che le equazioni della dinamica del fosforo siano superflue, in quanto lo scopo di questo elaborato risulta quello di valutare il sistema all'equilibrio. Nonostante ciò però si è deciso di lasciarle in quanto potrebbero esserci delle modificazioni periodiche dei parametri che invece confuterebbero queste affermazioni oppure potrebbero essere utili per lo studio del transitorio.

Si osserva che nell'equazione relativa al comparto inferiore risulta assente il termine di dilavamento (δ), in quanto, come detto in precedenza, non coinvolge questa dinamica.

Per quanto riguarda le equazioni che governano la dinamica delle alghe invece, come nel modello originario, il fattore di crescita dipende sia dalla luminosità che dalla quantità di nutrienti. I termini invece relativi alla mortalità naturale (d), al fenomeno di dilavamento (δ) si sottraggono semplicemente dalla produttività lorda. Il termine relativo invece al fenomeno di rimescolamento si sottrae, supponendo che la sua importanza dipenda da un gradiente di concentrazione tra le due zone, e che la migrazione avvenga sempre dalla zona più popolata a quella meno popolata.

La dipendenza dalla presenza di nutrienti è espressa attraverso una risposta funzionale di Holling di II tipo con una costante di semisaturazione detta h. L'espressione per quanto riguarda la zona superiore risulta essere:

$$\frac{P_{fSup}}{h + P_{fSup}}$$

dove P_{fSup} rappresenta la concentrazione di fosforo disponibile per la crescita algale nel comparto superiore, al netto del fosforo immagazzinato nelle alghe la cui espressione è:

$$P_{fSup} = P_{Sup} - G_{Sup} - B_{Sup}$$

Allo stesso modo per il comparto inferiore l'espressione della risposta funzionale è rappresentata da:

$$\frac{P_{fInf}}{h + P_{fInf}}$$

dove P_{fInf} rappresenta la concentrazione di fosforo disponibile per la crescita algale nel comparto inferiore al netto del fosforo immagazzinato nelle alghe la cui espressione è:

$$P_{fInf} = P_{Inf} - G_{Inf} - B_{Inf}$$

Per quanto riguarda invece la dipendenza dalla luminosità si è assunta una funzione di attenuazione luminosa dipendente dalla torbidità dell'acqua:

$$\frac{1}{1 + q_{G/B} E_{Sup}}$$

dove:

- q_G/q_B: sensibilità delle alghe verdi/blu alla scarsità luminosa e alla torbidità
- E_{Sup}: coefficiente di estinzione luminosa o di Lambert-Beer del comparto superiore. Anche per questo modello si è scelto di non considerare la torbidità di fondo, ma di esprimere la torbidità come una combinazione lineare delle concentrazioni delle specie algali e dei loro rispettivi coefficienti di estinzione luminosa k_G e k_B:

$$E_{Sup} = k_G G_{Sup} + k_B B_{Sup}$$

Spostandoci invece nel comparto inferiore l'espressione di attenuazione luminosa rimane sempre la stessa:

$$\frac{1}{1 + q_{G/B} E_{Inf}}$$

dove:

- q_G/q_B: sensibilità delle alghe verdi/blu alla scarsità luminosa e alla torbidità
- E_{Inf}: coefficiente di estinzione luminosa o di Lambert-Beer del comparto inferiore. Rispetto al caso precedente il suo valore deriva dalla torbidità superiore E_{Sup} e dalla combinazione lineare delle concentrazioni delle specie algali nel comparto inferiore, pesate con il loro coefficiente di estinzione luminosa k_G e k_B:

$$E_{Inf} = E_{Sup} + k_G G_{Inf} + k_B B_{Inf} = k_G G_{Sup} + k_B B_{Sup} + k_G G_{Inf} + k_B B_{Inf}$$

A questo punto si analizzano le equazioni che descrivono la dinamica delle alghe. La variazione delle alghe verdi nel comparto superiore è descritta dall'equazione:

$$G'_{Sup} = r_G G_{Sup} \frac{1}{1 + q_G E_{Sup}} \frac{P_{fSup}}{h + P_{fSup}} - d_G G_{Sup} - \delta G_{Sup} - D(G_{Sup} - G_{Inf})$$

dove:

- G_{Sup}: concentrazione di alghe verdi nel comparto superiore
- r_G: tasso di crescita istantaneo
- q_G: sensibilità delle alghe verdi alla torbidità
- E_{Sup}: torbidità del comparto superiore
- P_{fSup}: fosforo disponibile per la crescita algale nel comparto superiore
- h: costante di semisaturazione
- d_G: mortalità naturale delle alghe verdi
- δ: dilavamento
- D: velocità di rimescolamento del lago

Sempre per il comparto superiore, ma per le alghe blu invece si ha:

$$B'_{Sup} = r_B B_{Sup} \frac{1}{1 + q_B E_{Sup}} \frac{P_{fSup}}{h + P_{fSup}} - d_B B_{Sup} - \delta B_{Sup} - D(B_{Sup} - B_{Inf})$$

dove:

- B_{Sup}: concentrazione di alghe blu nel comparto superiore
- r_B: tasso di crescita istantaneo delle alghe blu
- q_B: sensibilità delle alghe blu alla torbidità
- E_{Sup}: torbidità del comparto superiore
- P_{fSup}: fosforo disponibile per la crescita algale nel comparto superiore
- h: costante di semisaturazione
- d_B: mortalità naturale delle alghe blu
- δ: dilavamento
- D: velocità di rimescolamento del lago

Per quanto riguarda invece il comparto inferiore, la variazione di alghe verdi è definita dalla:

$$G'_{Inf} = r_G G_{Inf} \frac{1}{1 + q_G E_{Inf}} \frac{P_{fInf}}{h + P_{fInf}} - d_G G_{Inf} - D(G_{Inf} - G_{Sup})$$

dove:

- G_{Inf}: concentrazione di alghe verdi nel comparto inferiore
- r_G: tasso di crescita istantaneo delle alghe verdi
- q_G: sensibilità delle alghe verdi alla torbidità
- E_{Inf}: torbidità del comparto inferiore
- P_{fInf}: fosforo disponibile per la crescita algale nel comparto inferiore
- h: costante di semisaturazione
- d_G: mortalità naturale delle alghe verdi
- D: velocità di rimescolamento del lago

Per le alghe blu invece l'espressione risulta:

$$B'_{Inf} = r_B B_{Inf} \frac{1}{1 + q_B E_{Inf}} \frac{P_{fInf}}{h + P_{fInf}} - d_B B_{Inf} - D(B_{Inf} - B_{Sup})$$

dove:

- B_{Inf}: concentrazione di alghe verdi nel comparto inferiore
- r_B: tasso di crescita istantaneo delle alghe blu
- q_B: sensibilità delle alghe blu alla torbidità
- E_{Inf}: torbidità del comparto inferiore
- P_{fInf}: fosforo disponibile per la crescita algale nel comparto inferiore
- h: costante di semisaturazione
- d_B: mortalità naturale delle alghe blu
- D: velocità di rimescolamento del lago

Si noti che, come già esplicato precedentemente, nelle equazioni che governano il comparto inferiore manca il termine di dilavamento, che incide solo sul comparto superiore.

In definitiva si possono riassumere le equazioni e i parametri del sistema come segue:

- 6 equazioni dinamiche
  - $\dot{P}_{Sup} = \delta \mathrm{P}_0 - \delta P_{Sup} + D\left(G_{Inf} - G_{Sup}\right) + D\left(B_{Inf} - B_{Sup}\right) + D\left(P_{fInf} - P_{fSup}\right) = \delta \mathrm{P}_0 - \delta P_{Sup} + D\left(P_{Inf} - P_{Sup}\right)$
  - $\dot{P}_{Inf} = D\left(G_{Sup} - G_{Inf}\right) + D\left(B_{Sup} - B_{Inf}\right) + D\left(P_{fSup} - P_{fInf}\right) = D\left(P_{Sup} - P_{Inf}\right)$
  - $G'_{Sup} = r_G G_{Sup} \frac{1}{1+q_G E_{Sup}} \frac{P_{fSup}}{h+P_{fSup}} - d_G G_{Sup} - \delta G_{Sup} - D(G_{Sup} - G_{Inf})$
  - $B'_{Sup} = r_B B_{Sup} \frac{1}{1+q_B E_{Sup}} \frac{P_{fSup}}{h+P_{fSup}} - d_B B_{Sup} - \delta B_{Sup} - D(B_{Sup} - B_{Inf})$
  - $G'_{Inf} = r_G G_{Inf} \frac{1}{1+q_G E_{Inf}} \frac{P_{fInf}}{h+P_{fInf}} - d_G G_{Inf} - D(G_{Inf} - G_{Sup})$
  - $B'_{Inf} = r_B B_{Inf} \frac{1}{1+q_B E_{Inf}} \frac{P_{fInf}}{h+P_{fInf}} - d_B B_{Inf} - D(B_{Inf} - B_{Sup})$
- 4 equazioni generali
  - $P_{fSup} = P_{Sup} - G_{Sup} - B_{Sup}$
  - $P_{fInf} = P_{Inf} - G_{Inf} - B_{Inf}$
  - $E_{Sup} = k_G G_{Sup} + k_B B_{Sup}$
  - $E_{Inf} = E_{Sup} + k_G G_{Inf} + k_B B_{Inf} = k_G G_{Sup} + k_B B_{Sup} + k_G G_{Inf} + k_B B_{Inf}$
- valori dei parametri scelti: (Tabella 3.1)

Parametri	Alghe verdi	Alghe blu cianobatteri	Unità di misura
tasso di crescita massimo *r*	1.2	0.6	d^{-1}
mortalità naturale *d*	0.12	0.06	d^{-1}
costante di semi-saturazione per crescita limitata dai nutrienti *h*	0.003	0.003	mg P/L
coeffciente di estinzione *k*	5	10	m^2/g P
sensibilità alla torbidità *q*	2	1	m

Tabella 3.1: *parametri, unità di misura e valori utilizzati nelle simulazioni e nell'analisi di biforcazione. Come specie algali di riferimento si è deciso di adottare Scenedesmus protuberans per le alghe verdi (G) e Planktothrix agardhii per le blu (B).*

- parametri di controllo:
  - P_0: Concentrazione di fosforo in ingresso nell'affluente in ingresso al sistema
  - *D:* Diffusione
  - δ: Dilavamento

3.2 Analisi dei risultati

Una volta definito il modello in tutti i suoi aspetti è possibile analizzarne il comportamento, al variare di alcuni parametri. In questo modo è possibile definire il grafico di biforcazione (S. H. Strogatz, (1994)) di Figura 3.2, che individua le diverse zone caratterizzate da comportamenti del sistema qualitativamente differenti.

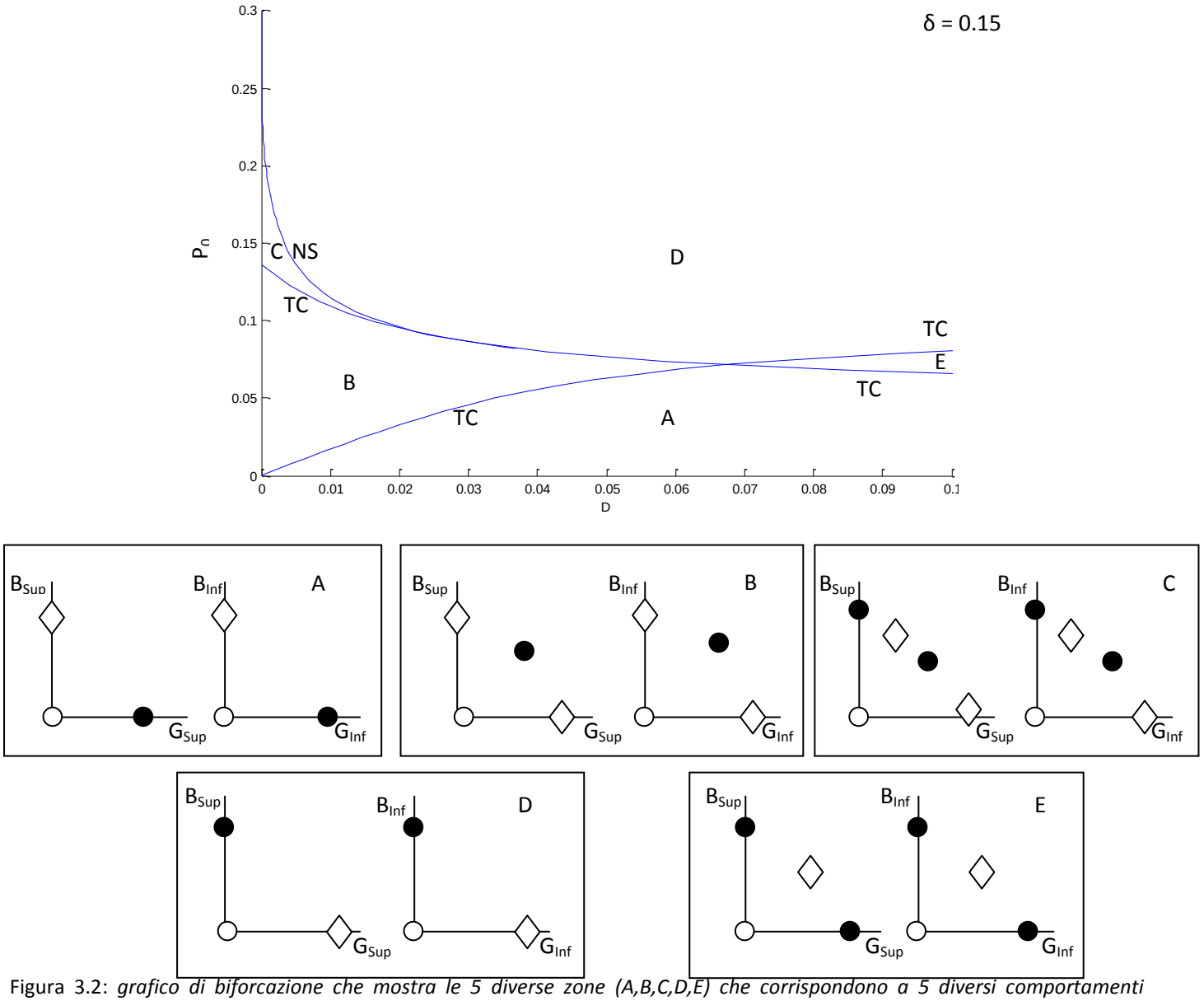

Figura 3.2: *grafico di biforcazione che mostra le 5 diverse zone (A,B,C,D,E) che corrispondono a 5 diversi comportamenti qualitativamente differenti. Le suddette zone sono individuate dalle intersezioni con le curve di biforcazione, in particolare da due transcritiche (TC) e una nodo sella (NS). Al grafico di biforcazione si accompagna la rappresentazione qualitativa degli equilibri coinvolti nelle diverse zone identificate.*

Legenda:

- ● *attrattore*
- ○ *repulsore*
- ◇ *sella*

3.2.1 Analisi dei risultati in assenza di rimescolamento (D=0)

Il grafico di Figura 3.2 individua cinque differenti aree (A,B,C,D,E). In realtà quello che accade è che non si apprezzano altri comportamenti che si verificano solo per *D*=0, e che scompaiono appena si inserisce il parametro *D*. In caso quindi di assenza di rimescolamento (*D=0*), i due comparti si comportano separatamente senza entrare in contatto, ricalcando quanto già discusso per il comportamento ottenuto nel modello classico alghe verdi/alghe blu. Infatti in Figura 3.3 è raffigurato il diagramma di biforcazione del modello originario alghe verdi/alghe blu, che in assenza di rimescolamento (D=0), risulta valido anche in questo caso, in quanto i due comparti fungono da laghi separati.

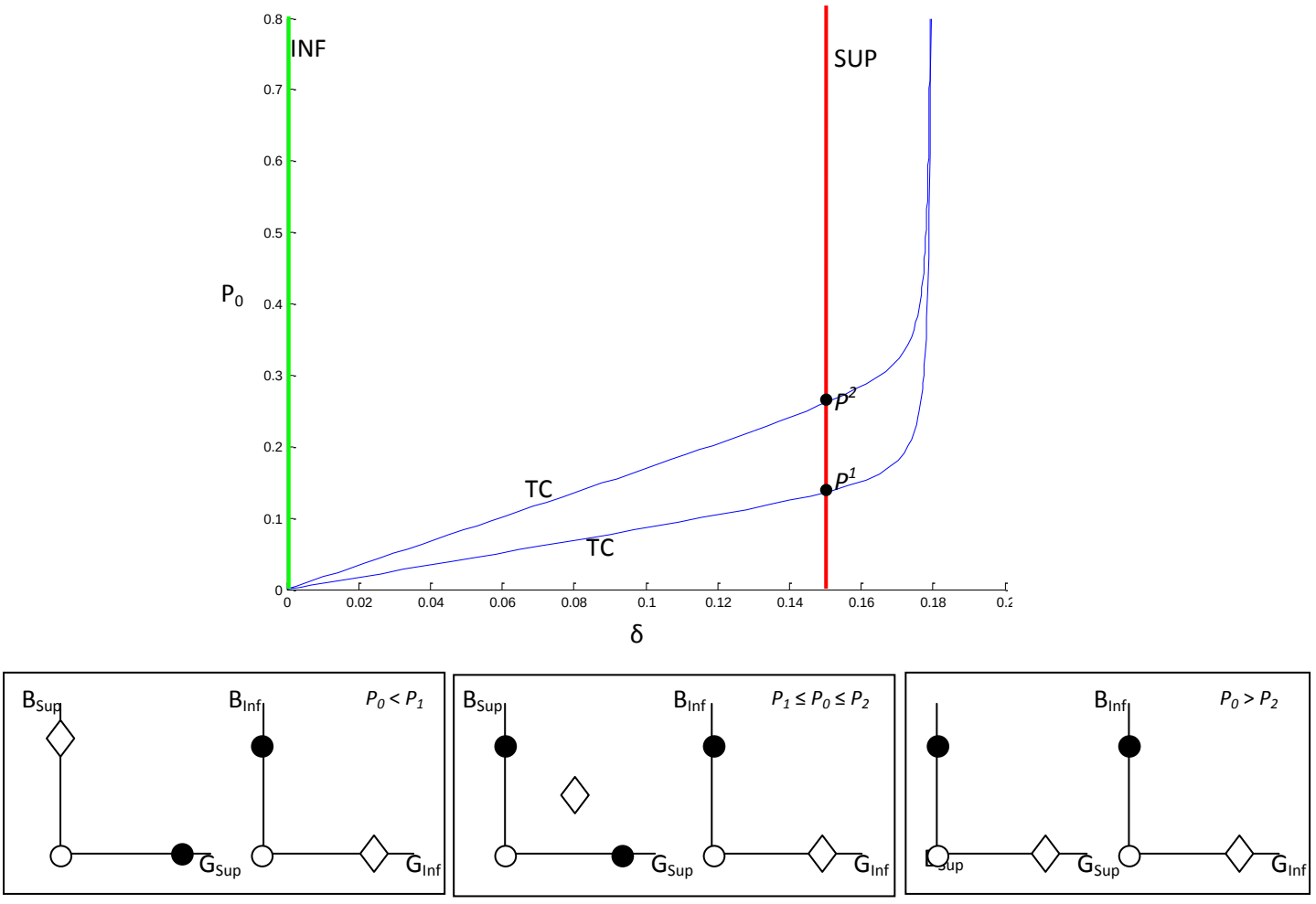

Figura 3.3: *analisi di biforcazione nel caso di assenza di rimescolamento. Il grafico mostra le sezioni che si riferiscono alla situazione nel comparto superiore (linea rossa) e in quello inferiore (linea verde). A questo grafico si accompagnano i comportamenti qualitativi del sistema in relazione alle diverse zone interessate.*
Legenda:

- ● *attrattore*
- ○ *repulsore*
- ◇ *sella*

Per quanto riguarda il comparto superiore, l'analisi di questa situazione consiste nel praticare una sezione verticale del grafico di biforcazione (in rosso), laddove δ sia fissato, in questo caso, a $\delta=0.15$. I valori di P_0 che determineranno l'intersezione della suddetta sezione con le curve di biforcazione, detti P^1 e P^2, daranno luogo ai cambiamenti di comportamento tra dominanza delle alghe verdi, dominanza alternativa alghe verdi/alghe blu e dominanza delle alghe blu. Per quanto riguarda invece il comparto inferiore, non essendo interessato dal dilavamento δ, si manterrà il dominio perenne delle alghe blu. Infatti, ciò equivale a sezionare il diagramma di biforcazione di Figura 3.3 in corrispondenza di $\delta = 0$ (linea verde), dove è possibile notare che la suddetta sezione interseca solo lo spazio dei parametri contraddistinto dalla dominanza delle alghe blu. Nel caso in questione, per l'appunto, le alghe blu risultano estremamente favorite sia dalla maggiore torbidità che caratterizza la zona inferiore che dalla mancanza della fuoriuscita derivante per l'appunto dal dilavamento, che al contrario avvantaggerebbe le alghe verdi a causa del loro maggior tasso di crescita istantaneo.

Osservando più nel dettaglio le simulazioni e le rappresentazioni qualitative del comportamento in assenza di rimescolamento, sarà possibile distinguere i seguenti casi:

- Per $D = 0$ e $P_0 < P^1 = 0.136$

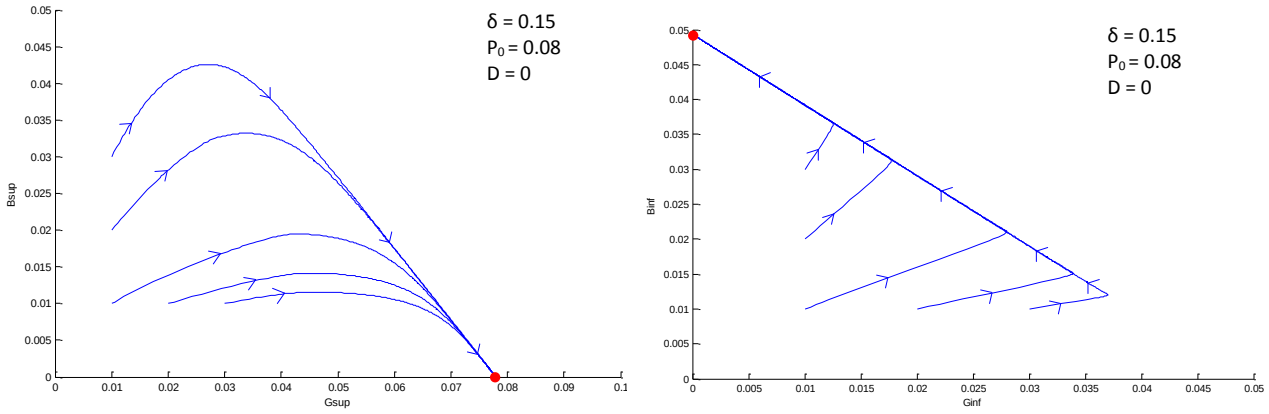

Figura 3.4: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a $P_0 = 0.08$, $D = 0$, $\delta = 0.15$*

Nell'esempio rappresentato in Figura 3.4, viene considerato un valore di P_0 pari a 0.08 mg/l che determina la situazione in cui nel comparto superiore dominano le alghe verdi mentre nel comparto inferiore dominano le blu. In Figura 3.3 sono rappresentati, dal punto di vista qualitativo, i vari tipi di equilibri coinvolti nel caso preso in esame ($P_0 < P^1$). Si può notare la presenza del repulsore identificabile con il pallino vuoto, situato nell'origine degli assi, e corrispondente all'estinzione contemporanea di entrambe le specie algali. Risulta inoltre evidente che l'equilibrio banale in questione, è presente sia nel comparto inferiore che in quello superiore. Per quanto riguarda gli altri equilibri individuabili, la situazione nei due

comparti risulta speculare. Nel comparto superiore, infatti, si trova un attrattore (pallino pieno) che identifica la dominanza delle verdi sull'asse delle ascisse e una sella (rombo) in corrispondenza della dominanza delle blu, sull'asse delle ordinate. Viceversa, per il comparto inferiore, l'attrattore si trova in corrispondenza dell'equilibrio di dominanza delle blu e la sella invece rappresenta l'equilibrio di dominanza delle verdi.

- Per $D = 0$ e $P^1=0.136 \leq P_0 \leq 0.259=P^2$

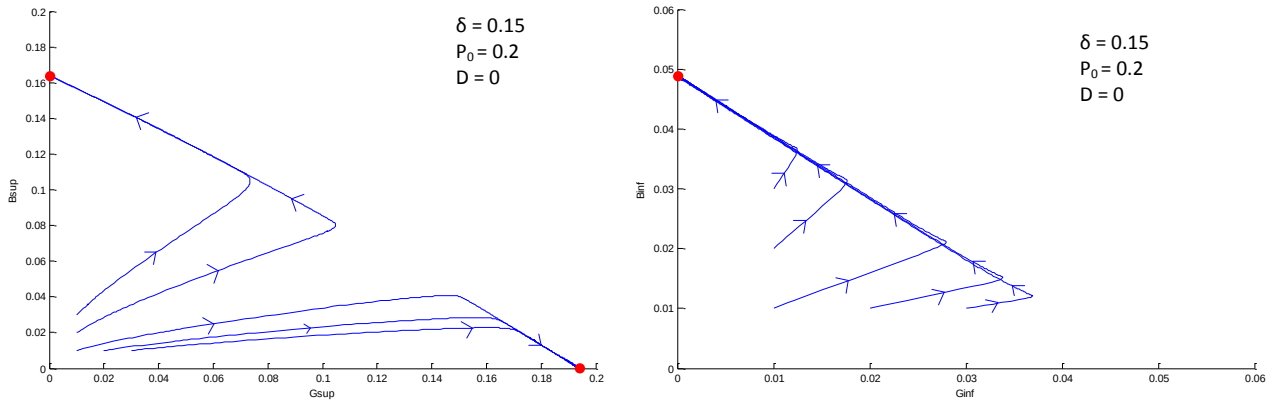

Figura 3.5: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a $P_0 = 0.2$, $D = 0$, $\delta = 0.15$*

Per questo caso invece, (Figura 3.5) in cui si è scelto un valore di $P_0 = 0.2$ mg/l, si osserva che, mentre per quanto riguarda il comparto inferiore continuano a dominare le alghe blu, nel comparto superiore è possibile distinguere due differenti equilibri stabili, i cui bacini di attrazione sono delimitati dalla varietà stabile della sella che si trova tra i due equilibri. Il raggiungimento di un equilibrio piuttosto che l'altro dipende dalle condizioni iniziali da cui si parte.

Per quanto riguarda invece la rappresentazione qualitativa degli equilibri (Figura 3.3 *$P_1 \leq P_0 \leq P_2$)*, limitatamente al comparto inferiore, la situazione rimane esattamente la stessa, mentre per il comparto superiore la dominanza alternativa descritta nelle simulazioni di Figura 3.5 di sinistra si traduce qualitativamente nella presenza di due attrattori multipli, uno in corrispondenza del dominio delle alghe verdi, sull'asse delle ascisse, e l'altro relativo al dominio delle alghe blu, sull'asse delle ordinate. Questa situazione si verifica a causa dell'attraversamento della biforcazione transcritica già descritta nel modello originario che divideva la zona di dominanza delle verdi [G] da quella di dominanza alternativa [G/B]. Ciò determina quindi la nascita dell'equilibrio stabile corrispondente alla dominanza delle alghe blu e la conseguente creazione dell'equilibrio non banale (G_{Sup}^{+},B_{Sup}^{+}) che costituisce una sella la cui varietà stabile è quella che discrimina i due bacini di attrazione dei due equilibri stabili.

- Per $D = 0$ e $P_0 \geq P^2 = 0.259$

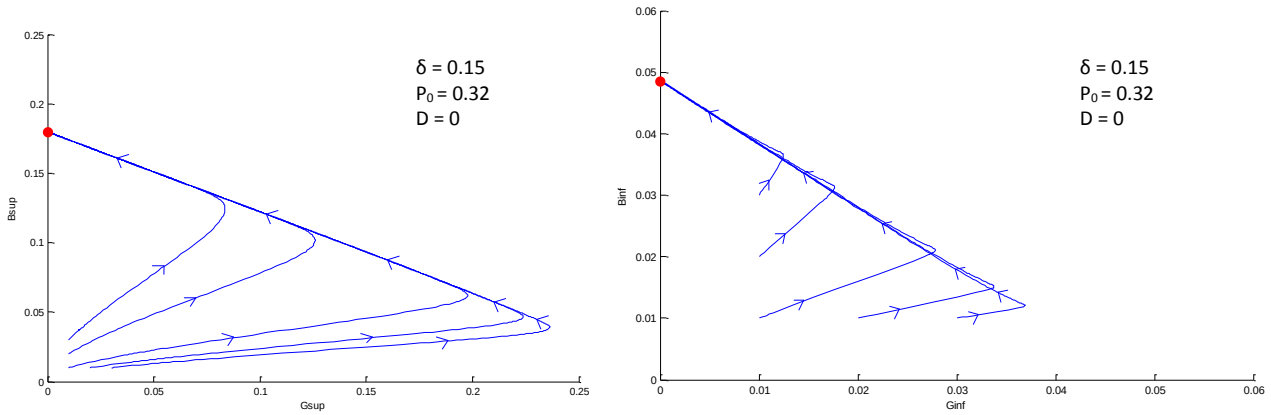

Figura 3.6: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a $P_0 = 0.32$, $D = 0$, $\delta = 0.15$*

Per valori di P_0 superiori a 0.259, (P_0 = 0.32 mg/l in Figura 3.6) si osserva la dominanza delle alghe blu, sia nel comparto superiore che in quello inferiore. Dal punto di vista qualitativo (Figura 3.3 $P_0 \geq P^2$) la situazione è sempre la medesima per il comparto inferiore mentre per quello superiore, a causa del maggior carico di fosforo P_0, che favorisce la competitività delle alghe blu, il sistema si porta nella situazione di dominanza di queste ultime. Anche in questo caso, dal punto di vista dell'analisi di biforcazione, il processo è già stato descritto nel modello originario, limitatamente all'attraversamento della biforcazione transcritica che determinava il passaggio dalla zona caratterizzata da dominanza alternativa alghe verdi/alghe blu [G/B] a quella relativa alla sola dominanza delle alghe blu. Quello che accade infatti è che, per valori di P_0, appartenenti alla transcritica, in corrispondenza di un dilavamento $\delta=0.15$, l'equilibrio sella collida con l'equilibrio stabile che fa riferimento alla dominanza delle verdi, scambiandosi di stabilità con esso.

Analizzando quindi questi risultati, circoscritti solo a situazioni in cui non è previsto alcun rimescolamento e quindi in cui la zona superiore e inferiore agiscono come comparti separati, si notano alcuni comportamenti interessanti. Si osserva, in primo luogo, che, muovendosi solo sull'asse D = 0, ossia variando solo P_0 purché risulti sempre positivo, nel comparto inferiore dominano sempre e solo le blu. Ciò potrebbe essere dovuto a due principali ragioni, legate l'una alla luminosità e l'altra al termine di dilavamento. Per quanto riguarda la luminosità, si può immaginare che la luminosità che raggiunge il comparto inferiore sia comunque molto scarsa e che ciò comporti un vantaggio competitivo importante delle blu, indipendentemente dal fatto che per P_0 limitati nel comparto superiore dominino le verdi, che è noto provochino meno torbidità delle blu.

Un altro parametro che incide sicuramente a favore delle blu nel comparto inferiore è l'assenza del dilavamento nello strato inferiore. Infatti, dal modello originario, è noto che all'aumentare della portata in uscita dal lago le alghe verdi risultino favorite a causa della minor velocità di

riproduzione delle blu, che quindi vengono smaltite più in fretta e, anzi, che addirittura già nel modello originario, per $\delta=0$, l'unico comportamento concepibile era la dominanza delle alghe blu. Detto ciò, risulta intuitivo giungere alla conclusione che, se ci troviamo nel caso limite $\delta = 0$, come capita nel sistema inferiore, al quale è associato un livello di torbidità maggiore rispetto a quello superiore, le blu si trovino in una situazione molto vantaggiosa rispetto alle verdi.

Un'altra considerazione che è possibile effettuare sui dati fin qui analizzati è relativa alla minor concentrazione algale che si instaura nel comparto inferiore. Ciò può essere senza dubbio dovuto appunto alla minore luminosità che determina un minore tasso di crescita delle alghe.

Risulta interessante notare che, i punti che contraddistingono le variazioni di comportamento sull'asse D=0, si possono trovare sì sezionando il grafico di biforcazione del modello originario per $\delta = 0.15$, ma risultano anche dall'intersezione delle curve di biforcazione transcritica e nodo-sella con l'asse D=0 che si incontreranno nell'analisi per valori di $D \neq 0$.

In realtà è stato però ignorato un comportamento del sistema per via della sua banalità: per valori cioè di P_0 di ordine di grandezza inferiore a 10^{-4}, il fosforo disponibile risulta essere troppo esiguo per consentire lo sviluppo algale, almeno per quanto riguarda il comparto superiore. In questa zona infatti, per via della presenza del dilavamento δ, il fosforo viene progressivamente asportato, sia sotto forma di biomassa algale che di fosforo libero, portando il sistema verso l'equilibrio banale di estinzione della biomassa algale. Per il comparto inferiore invece, essendo quest'ultimo isolato dall'esterno a causa dell'assenza di rimescolamento ($D = 0$) e della mancata influenza del dilavamento in questo comparto, lo sviluppo algale è prettamente dipendente dalle condizioni di fosforo iniziali che si ipotizzano, anche se, come già detto, è caratterizzato sempre e solo dalla dominanza delle alghe blu.

3.2.2 Analisi dei risultati in presenza di rimescolamento (D≠0)

Tornando, a questo punto, ad analizzare il grafico di biforcazione di Figura 3.2 si osservi ciò che accade al variare di D e P_0. Come si può notare nello spazio dei parametri D e P_0, possiamo distinguere cinque regioni, identificate con le lettere A,B,C,D,E, che scaturiscono dalla divisione dello spazio attraverso l'intersezione di due biforcazioni transcritiche o di scambio di stabilità (TC) e una biforcazione nodo-sella o tangente di equilibri (NS) e che fanno capo a differenti comportamenti qualitativi del sistema. In realtà, come già evidenziato nel caso di assenza di rimescolamento (D=0), anche qui esisterebbe una zona aggiuntiva nel grafico di biforcazione, per valori di P_0 di ordine di grandezza inferiore a 10^{-4}, che non presenterebbe il nutrimento necessario per consentire l'esistenza della biomassa algale, che quindi si estinguerebbe. In presenza, però, di rimescolamento (D≠0), al contrario del caso in cui i due comparti siano indipendenti, l'estinzione si verifica sia nel comparto superiore che in quello inferiore.

- La ZONA A è contraddistinta, come si può notare in Figura 3.7, dalla dominanza delle alghe verdi, sia nel comparto superiore che inferiore. Ciò è spiegabile con il fatto che per bassi valori di P_0 si avvantaggiano le alghe verdi, le quali causano una torbidità inferiore rispetto alle blu, il che a sua volta avvantaggia nuovamente le alghe verdi, meno sensibili alla forte luminosità.

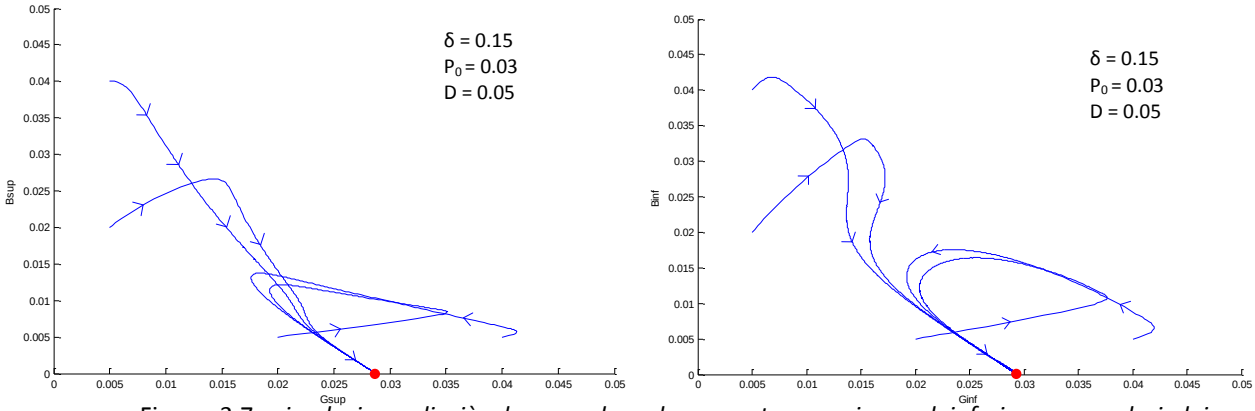

Figura 3.7: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a P_0 = 0.03, D = 0.05, δ = 0.15.*

La rappresentazione qualitativa (Figura 3.2 ZONA A) invece mostra la situazione degli equilibri nella ZONA A. Si noti che il comportamento è speculare e, in particolare, sia il sistema superiore che quello inferiore sono caratterizzati dalla presenza di un unico attrattore, che si identifica in entrambi i casi come l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi, un repulsore nell'origine degli assi, corrispondente all'equilibrio banale di estinzione, e una sella che caratterizza l'equilibrio di dominanza delle alghe blu.

- La ZONA B invece è la zona che delimita la coesistenza di entrambe le specie algali. Questa zona è caratterizzata da un suo assottigliamento ad imbuto all'aumentare del termine di rimescolamento *D*. I grafici che riportano alcune traiettorie del sistema in queste condizioni sono riportati in Figura 3.8

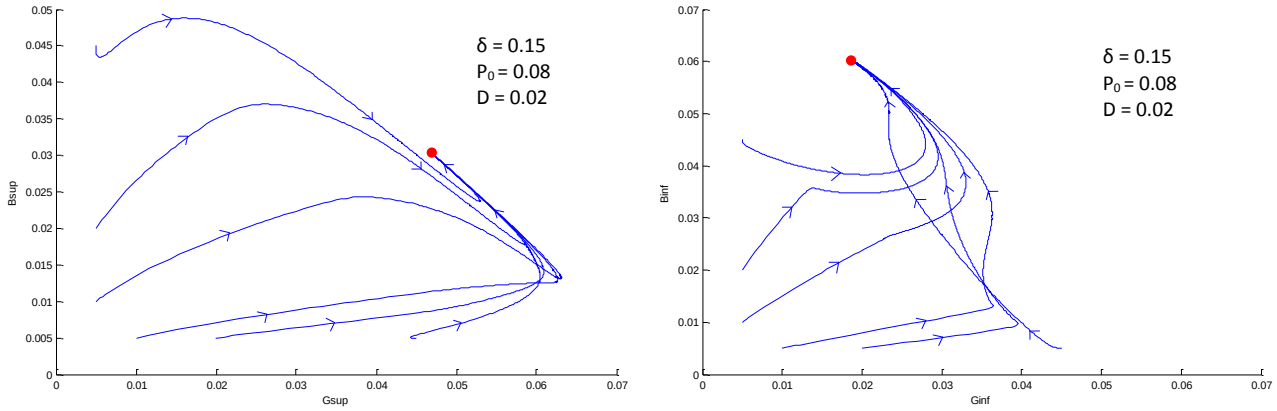

Figura 3.8: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a P_0 = 0.08, D = 0.02, δ = 0.15.*

Si osservi nella rappresentazione qualitativa (Figura 3.2 ZONA B) come il sistema sia caratterizzato da una doppia sella, in corrispondenza degli equilibri di monocoltura, dal solito repulsore nell'origine e da un equilibrio stabile di coesistenza algale. Nell'attraversare la biforcazione transcritica inferiore, ossia quella che separa la zona B dalla zona A, si verifica la collisione tra l'equilibrio stabile e la sella che fa riferimento al dominio delle sole alghe verdi. Ciò causa lo scambio di stabilità e la conseguente stabilità del dominio delle alghe verdi nella regione A.

- La ZONA C, i cui grafici sono mostrati in Figura 3.9, si caratterizza per la presenza di attrattori multipli, nello specifico due.

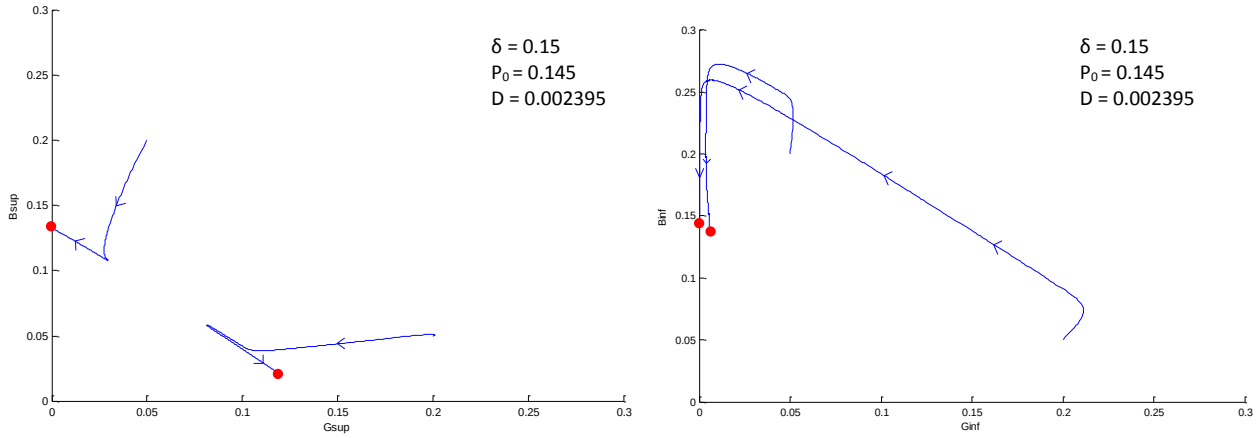

Figura 3.9: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a P_0 = 0.145, D = 0.002395, δ = 0.15*

Per quanto riguarda la rappresentazione qualitativa (Figura 3.2 ZONA C), si osserva la presenza infatti di due attrattori: uno riferito all'equilibrio non banale di coesistenza delle due specie algali e uno invece riferito alla dominanza esclusiva delle alghe blu. Ciò che accade nell'attraversamento della biforcazione transcritica che separa la ZONA C dalla ZONA B è la collisione della sella con l'equilibrio di monocoltura delle alghe blu, scambiando con esso la stabilità e lasciando come unico attrattore del sistema l'equilibrio di coesistenza.

- La ZONA D invece, Figura 3.10, invece si contraddistingue per il dominio tanto nel comparto superiore, quanto in quello inferiore delle alghe blu. Ciò si verifica per la maggior concentrazione di nutrienti (P_0) che causa un aumento della biomassa algale dei cianobatteri responsabili a loro volta di un incremento della torbidità che favorisce le stesse alghe blu.

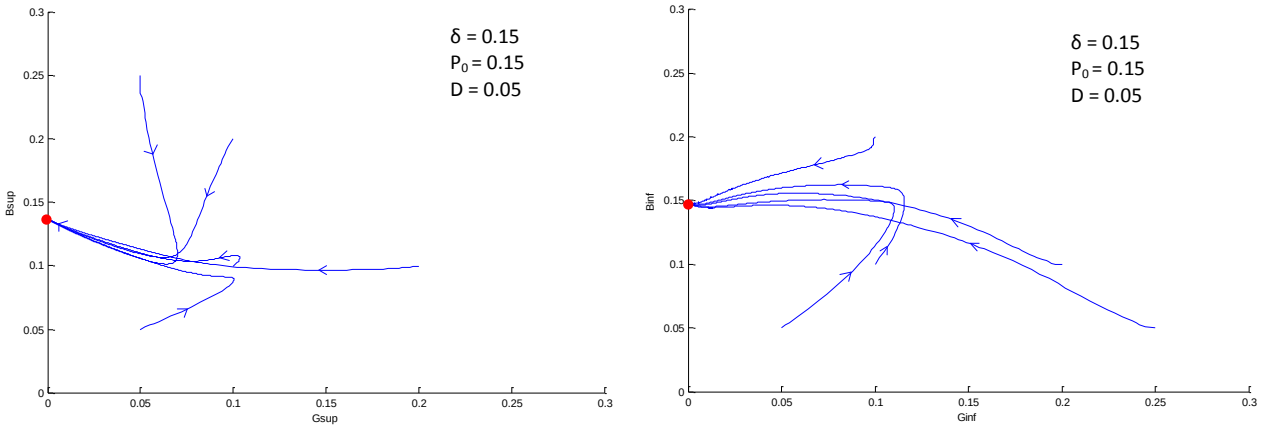

Figura 3.10: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a $P_0 = 0.15$, $D = 0.05$, $\delta = 0.15$.*

Dal punto di vista qualitativo (Figura 3.2 ZONA D), la zona è caratterizzata da un attrattore corrispondente all'equilibrio di dominanza delle alghe blu, da un repulsore corrispondente all'estinzione, e da una sella in corrispondenza del dominio delle alghe verdi. Questa situazione viene generata dall'attraversamento della biforcazione nodo sella, o tangente di equilibri, nel passaggio dalla ZONA C alla ZONA D. Per valori dei parametri appartenenti a questa curva la sella e l'equilibrio di coesistenza presenti nella ZONA C (Figura 3.2 ZONA C) collidono e successivamente nella ZONA D scompaiono, lasciando posto a un solo attrattore caratterizzato dal dominio delle alghe blu e una sola sella relativa al dominio delle alghe verdi.

- La ZONA E, le cui traiettorie sono evidenziate in Figura 3.11, invece, si distingue per la presenza di un doppio attrattore corrispondente uno al dominio delle alghe verdi e uno al dominio delle alghe blu.

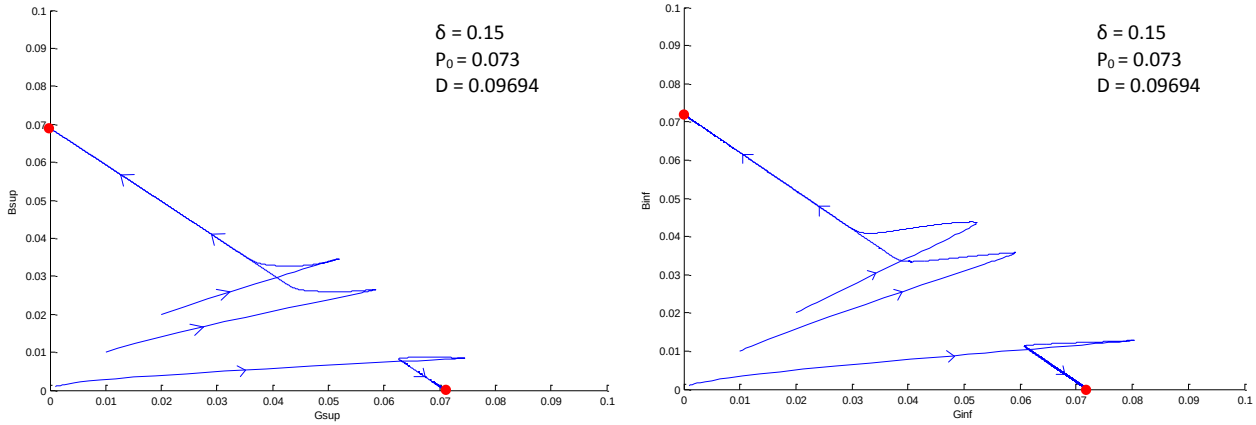

Figura 3.11: *simulazione di ciò che accade nel comparto superiore ed inferiore per valori dei parametri uguali a $P_0 = 0.073$, $D = 0.09694$, $\delta = 0.15$.*

Analizzando anche il quadro qualitativo degli equilibri (Figura 3.2 ZONA E), si nota che esistono altri due equilibri, uno costituito da un repulsore relativo all'estinzione delle due specie algali e uno relativo invece alla coesistenza costituito da una sella. Come si può intuire anche dalla rappresentazione del quadro delle traiettorie (Figura 3.11), il raggiungimento di un equilibrio piuttosto che un altro dipende dalle condizioni iniziali da cui si parte, e più precisamente i bacini di attrazione dei due attrattori sono separati dalla varietà stabile della sella. Quello che accade nel passaggio con le zone attigue, ossia la ZONA A, inferiormente, e la ZONA D, superiormente, è analogo alla trattazione già affrontata nel caso dell'attraversamento delle biforcazioni transcritiche sia nel modello originario alghe verdi/alghe blu che nel modello in questione nel caso di rimescolamento nullo, limitatamente al comparto superiore. Ciò che accade cioè nel passaggio dalla ZONA E alla ZONA A (Figura 3.2 ZONA A), è la collisione della sella con l'equilibrio di dominanza delle alghe blu, scambiando la stabilità con esso e facendolo diventare a sua volta una sella. Per quanto riguarda viceversa il passaggio dalla ZONA E alla ZONA D (Figura 3.2 ZONA D) avviene la collisione della sella con l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi, determinando lo scambio con esso della stabilità e quindi la sua conversione in una sella.

La Figura 3.12 permette invece di evidenziare, all'interno del diagramma di biforcazione, quali siano le zone che prevedano almeno la dominanza delle alghe verdi (in verde), le zone che prevedano almeno la dominanza delle alghe blu (in azzurro) e quelle che invece garantiscano almeno la coesistenza stazionaria di entrambe le specie (in arancione).

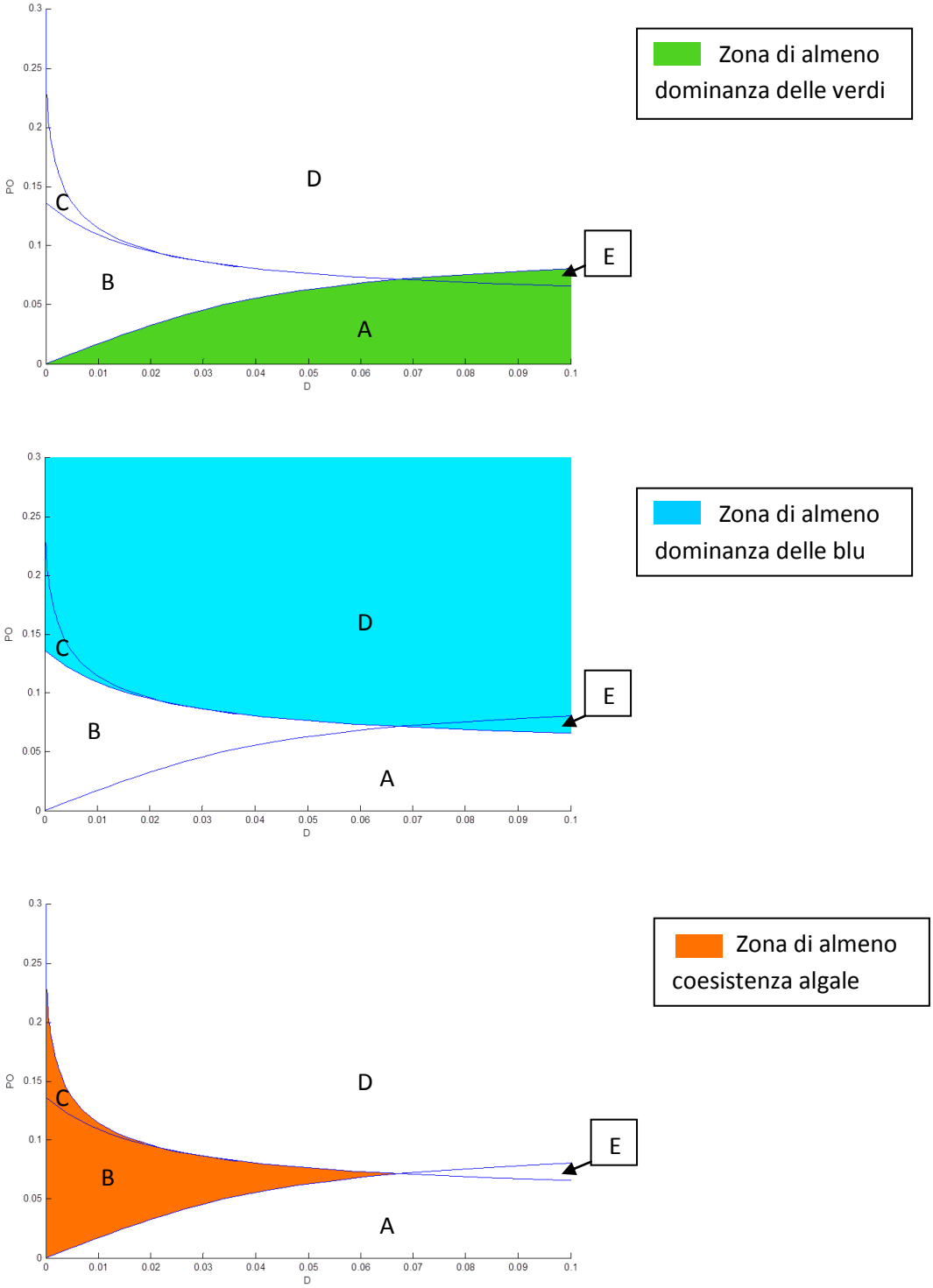

Figura 3.12: *rappresentazione delle zone di almeno dominanza delle verdi (in verde), di almeno dominanza delle blu (in blu) e di almeno coesistenza algale (in arancione).*

La rappresentazione in Figura 3.12 è volta a evidenziare quelle zone in cui è possibile incontrare almeno quell'equilibrio.

La prima immagine di Figura 3.12, infatti, colora in verde tutte quelle aree caratterizzate dalla presenza dell'equilibrio di dominanza delle alghe verdi, che si identificano con la ZONA A di dominanza delle alghe verdi e la ZONA E, caratterizzata dalla dominanza alternativa alghe verdi/alghe blu.

La seconda immagine di Figura 3.12, invece, evidenzia, in azzurro, le zone che si distinguono per la presenza dell'equilibrio di dominanza delle alghe blu, rappresentate dalla ZONA D, di dominanza delle alghe blu, e dalla ZONA C, di dominanza delle stesse blu e di coesistenza stazionaria.

La zona invece relativa alla presenza di almeno l'equilibrio di coesistenza stazionaria è rappresentata nell'ultima immagine di Figura 3.12 e comprende la ZONA B, di sola coesistenza, e la ZONA C, di coesistenza e di dominanza delle alghe blu.

Mediante la sovrapposizione di queste aree siamo in grado di giungere alla rappresentazione di Figura 3.13, che evidenzia le varie zone con gli equilibri che le contraddistinguono, e le intersezioni delle aree precedentemente mostrate, che danno origine alle regioni caratterizzate dalla presenza di attrattori multipli (evidenziate con motivi particolari in Figura 3.13).

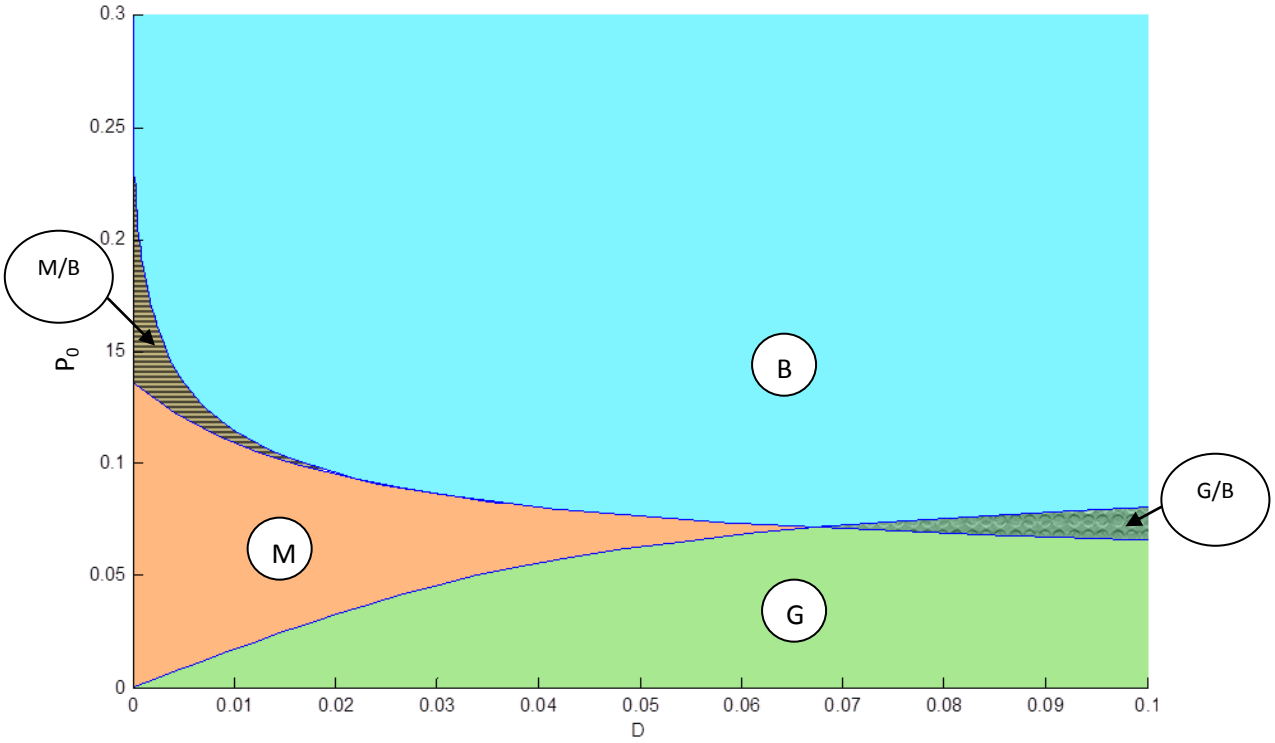

Figura 3.13: rappresentazione delle diverse zone di dominanza con le relative sovrapposizioni.
Legenda:

- G = Dominanza delle verdi
- B = Dominanza delle blu
- M = Zona mista (coesistenza)

La Figura 3.13 mostra, infatti, che la sovrapposizione della zona di almeno dominanza delle alghe verdi (verde in Figura 3.12) e la zona di almeno dominanza delle alghe blu (azzurra in Figura 3.12) generano la zona caratterizzata dal doppio attrattore dominanza alghe verdi/dominanza alghe blu (G/B) (a pallini in Figura 3.13), che corrisponde alla ZONA E nel grafico di biforcazione di Figura 3.2. Viceversa la sovrapposizione della zona di almeno dominanza delle blu (azzurra in Figura 3.12) con la zona di almeno coesistenza (arancione in Figura 3.12), dà origine alla zona contraddistinta dal doppio attrattore coesistenza algale/dominanza alghe blu (M/B) (a strisce in Figura 3.13), che corrisponde alla ZONA C nel grafico di biforcazione di Figura 3.2.

I grafici di Figura 3.14 e Figura 3.15 sono tesi a visualizzare la risposta della torbidità *E* alla variazione del fosforo in ingresso P_0.

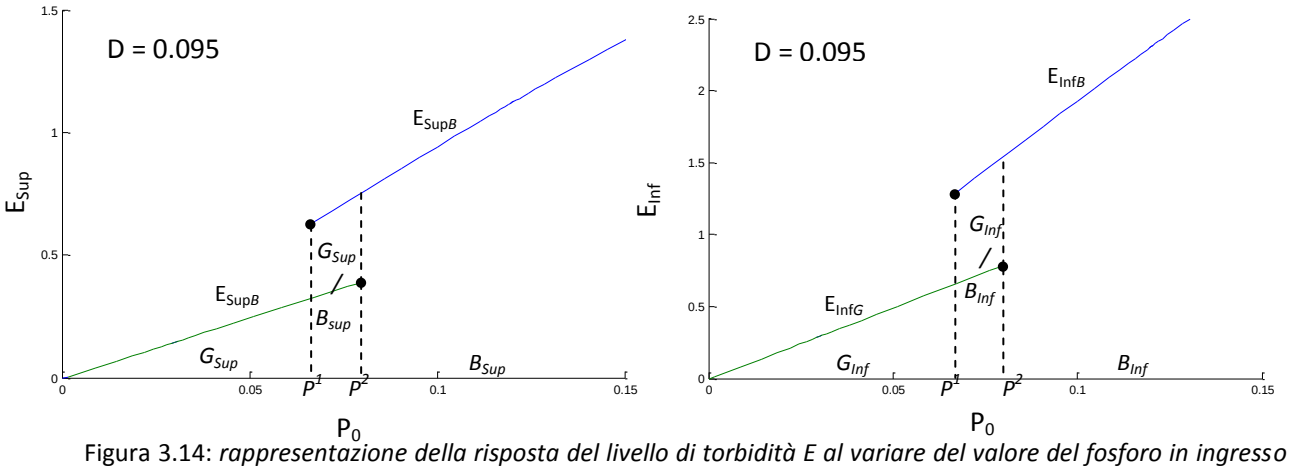

Figura 3.14: *rappresentazione della risposta del livello di torbidità E al variare del valore del fosforo in ingresso al sistema P_0 nel comparto superiore ed inferiore, nel caso di un rimescolamento D = 0.95.*
Legenda:

- *verde: Dominio alghe verdi*
- *blu: Dominio alghe blu*

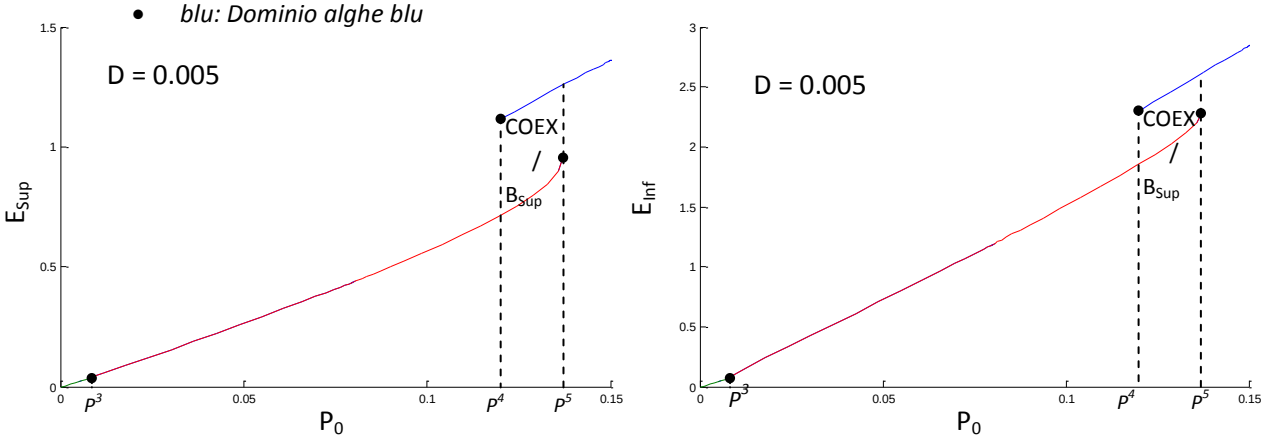

Figura 3.15: *rappresentazione della risposta del livello di torbidità E al variare del valore del fosforo in ingresso al sistema P_0 nel comparto superiore ed inferiore, nel caso di un rimescolamento D = 0.005.*
Legenda:

- *verde: Dominio alghe verdi*
- *blu: Dominio alghe blu*
- *rosso: Coesistenza*

La rappresentazione di Figura 3.14 mostra la relazione tra i livelli di fosforo in ingresso P_0 e la torbidità E per il comparto superiore ed inferiore, nel caso di un rimescolamento $D = 0.095$. Questo caso si rifà alla situazione in cui il lago subisce un tale rimescolamento, da risultare nuovamente omogeneo, quindi non più stratificato, e ciò comporta la ricaduta nel comportamento qualitativo nella situazione del modello originario alghe verdi/alghe blu (Figura 3.16 di sinistra). Ciò che si osserva è infatti, come nel modello originario, che, partendo per esempio da condizioni iniziali dei parametri che portino inequivocabilmente al dominio delle alghe verdi ($P_0<P^1$), affinché l'equilibrio stabile passi ad essere quello delle alghe blu, è necessario attraversare la biforcazione transcritica TC superiore, nel grafico di biforcazione di Figura 3.2, e ciò accade quando $P_0 > P^1$. Una volta però raggiunta la condizione di dominio delle alghe blu viceversa, per tornare alla situazione iniziale, non sarà più sufficiente diminuire P_0 fino a P_1, ma sarà necessario superare l'altra biforcazione, ossia il valore di $P^2<P^1$. Gli attraversamenti di queste barriere causano delle transizioni catastrofiche, che sono quelle che determinano il comportamento isteretico del sistema già descritto nel modello originario. Dal punto di vista ambientale, questo tipo di comportamento può risultare particolarmente disagevole, soprattutto considerando la cattiva reputazione delle alghe blu. Questa caratteristica del sistema infatti, fa sì che, una volta instauratesi le alghe blu, per riportare il lago nelle condizioni favorevoli (dominio delle alghe verdi), siano necessarie delle rimozioni di nutrienti molto superiori a quelle che le stesse alghe verdi sopportavano precedentemente, continuando a dominare l'ecosistema.

Una differenza tra il caso del lago con rimescolamento di Figura 3.14 e il caso senza rimescolamento di Figura 2.16 di sinistra è che mentre nel lago originario i livelli P^1 e P^2 che sancivano il passaggio attraverso le biforcazioni si trovavano allo stesso livello di torbidità E, nel modello con rimescolamento ciò non accade.

Passando invece alla Figura 3.15, si osserva che, come poteva essere intuito dal grafico di biforcazione di Figura 3.2, i comportamenti qualitativamente differenti attraversati al variare di P_0, per un rimescolamento limitato ($D=0.005$), risultano essere quattro. Per valori di nutrienti inferiori a P^3 ($P_0<P^3$), l'equilibrio dominante è il solo dominio delle alghe verdi, la cui però zona in questo caso è veramente esigua. Attraversando in P^3 la prima biforcazione transcritica, si passa all'equilibrio contraddistinto dalla coesistenza delle due specie algali. Questo equilibrio rimane stabile sino al raggiungimento di P^5, in cui attraversando la nodo sella, sparisce lasciando posto all'equilibrio che contraddistingue la dominanza delle alghe blu. Viceversa una volta raggiunto l'equilibrio di dominanza delle alghe blu, volendo reintrodurre le alghe verdi, quindi tornando alla coesistenza, sarà necessaria una diminuzione dei nutrienti oltre P^5, ossia fino a un valore P^4 con $P^4<P^5$. Anche in questo caso quindi, una volta instaurato il dominio delle alghe blu, risulta più complesso, in termini di riduzione di fosforo, il percorso inverso rispetto a quello che porta dalla coesistenza algale verso il dominio delle alghe blu.

In termini generali, ciò che si può notare nella visione complessiva delle due figure è che la torbidità inferiore E_{Inf} risulta maggiore di quella superiore E_{Sup}. Ciò appare chiaro dal momento che essa è la somma della torbidità superiore e di quella del solo comparto inferiore. Nonostante ciò

però il comportamento dello strato superiore e di quello inferiore sono analoghi e in particolare, nonostante i differenti valori di torbidità associati, i parametri P^1, P^2, P^3, P^4, P^5 che sanciscono i cambiamenti qualitativi di comportamento del sistema sono identici. Ciò significa, come già visto precedentemente nel grafico di biforcazione del sistema (Figura 3.2), che le curve di biforcazione valgono sia per il comparto superiore che per quello inferiore.

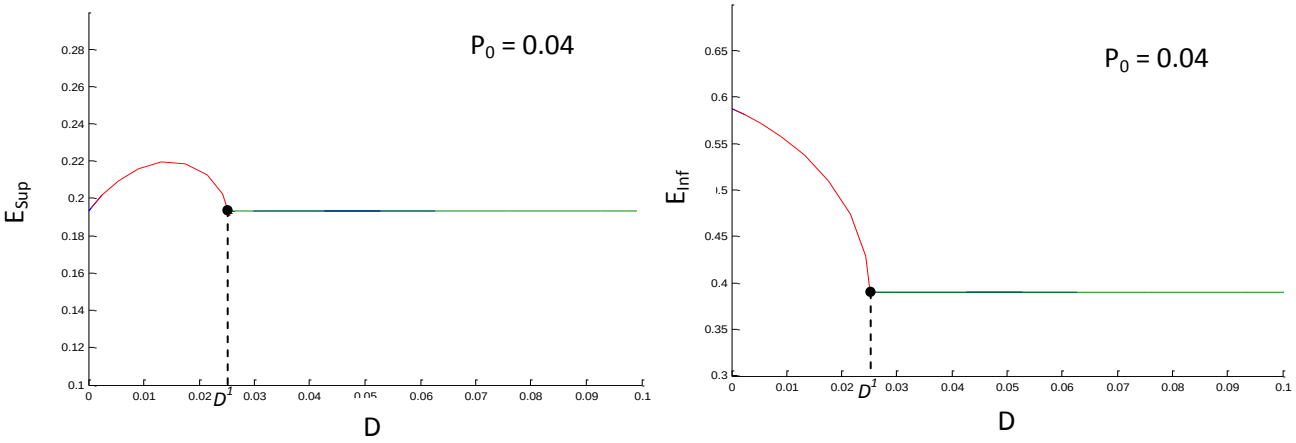

Figura 3.16: *rappresentazione della risposta del livello di torbidità E al variare del valore del rimescolamento del sistema D nel comparto superiore ed inferiore, nel caso di un rimescolamento $P_0 = 0.04$.*
Legenda:

- *verde: Dominio alghe verdi*
- *rosso: Coesistenza*

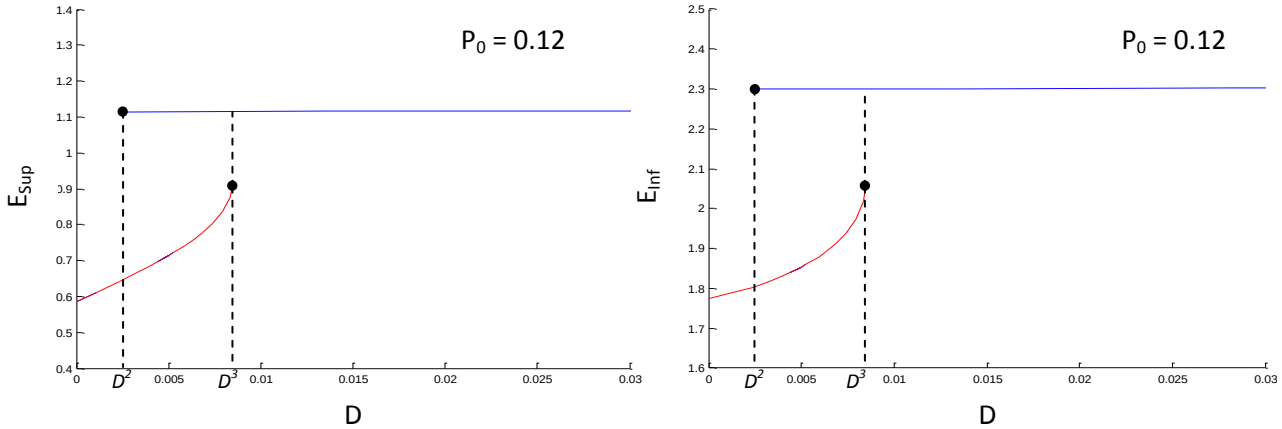

Figura 3.17: *rappresentazione della risposta del livello di torbidità E al variare del valore del rimescolamento del sistema D nel comparto superiore ed inferiore, nel caso di un rimescolamento $P_0 = 0.12$.*
Legenda:

- *blu: Dominio alghe blu*
- *rosso: Coesistenza*

La Figura 3.16 e la Figura 3.17 mostrano invece l'evoluzione della torbidità in relazione alla variazione del rimescolamento *D.* Per distinguere le continuazioni dei diversi equilibri si è colorato in verde l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi, in blu quello delle alghe blu e in rosso l'equilibrio contraddistinto dalla coesistenza stabile delle due specie algali.

In particolare la Figura 3.16 evidenzia ciò che accade al livello di torbidità, sezionando orizzontalmente il grafico di biforcazione per un valore di fosforo libero in ingresso pari a 0.04 (P_0=*0.04*). In questo caso verranno interessate solo le zone caratterizzate dalla dominanza delle alghe verdi e dalla coesistenza algale e da ciò segue quindi che questi due equilibri siano gli unici rappresentati in Figura 3.16. Il valore D^1 distingue la zona mista, per $D < D^1$, dalla zona di dominanza delle verdi, per $D > D^1$. Un'altra caratteristica di questo caso è che mostra come nel passaggio da una zona all'altra non sia presente un'isteresi, in quanto siano assenti biforcazioni catastrofiche. Ciò lo si può notare dalla variazione graduale della torbidità relativa all'equilibrio di coesistenza che si scambia con l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi senza "salti". Analizzando la forma della continuazione dell'equilibrio di coesistenza (in rosso) per quanto riguarda la zona superiore, osserviamo che è assimilabile in una parabola che raggiunge il suo punto di massimo per valori intermedi di rimescolamento compresi tra *0* e D^1. Questo comportamento può essere spiegato con il fatto che nella prima parte della zona di coesistenza siano le alghe blu quelle a crescere maggiormente, causando l'aumento di torbidità; oltre la soglia rappresentata dal vertice di questa parabola approssimativa, il rimescolamento favorisce le alghe verdi, causando una riduzione della torbidità per via delle caratteristiche fisiologiche già citate delle alghe verdi nei confronti delle alghe blu. Per quanto riguarda invece il comparto inferiore la torbidità nella parte relativa alla coesistenza è rappresentata solo da una funzione decrescente, in quanto per $D = 0$ la dominanza delle alghe blu era già molto forte e quindi l'aumento del rimescolamento altro non fa che avvantaggiare le alghe verdi, determinando una diminuzione di torbidità.

La Figura 3.17 invece mostra l'andamento della torbidità in relazione al rimescolamento, per un valore di fosforo libero in ingresso pari a 0.12 ($P_0 = 0.12$). Ciò permette di intersecare ambedue le curve di biforcazione superiore, ossia la transcritica e la nodo-sella. Gli equilibri interessati da questo sezionamento del sistema risultano essere solamente quello di coesistenza (in rosso) e quello di dominanza delle alghe blu (in blu). Nel caso in esame, al contrario del caso precedente, è presente un isteresi, dovuta alla transizione catastrofica tra l'equilibrio di coesistenza e la dominanza delle alghe blu. Quello che accade è che la coesistenza stabile perdura, all'aumentare di *D*, fino a un valore di $D = D^3$, che risulta parecchio superiore al valore invece pari a D^2, necessario per passare dall'equilibrio di dominanza delle alghe blu a quello di coesistenza. Ciò determina un fenomeno di isteresi, simile a quello riscontrato in Figura 3.14, per valori di $D = 0.095$, se non che in quel caso le transizioni catastrofiche avvenivano tra l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi e quello delle alghe blu. Il risultato pratico di questo comportamento risiede nel fatto che, nel momento in cui si instaura la dominanza delle alghe blu, per determinare la ricomparsa delle alghe verdi, e quindi della coesistenza, occorra una riduzione del rimescolamento molto maggiore

rispetto al livello di rimescolamento che aveva portato alla dominanza esclusiva delle alghe blu. Dal punto di vista morfologico le continuazioni dell'equilibrio di coesistenza, sia nel comparto superiore che in quello inferiore, sono funzioni crescenti del rimescolamento, per via dell'aumento delle alghe blu a discapito delle verdi che causa il relativo incremento di torbidità.

Dal punto di vista generale, osservando i grafici delle due figure la prima considerazione che salta all'occhio è che, nel caso dell'equilibrio di dominanza di una delle due specie la torbidità si assesta su un livello costante. Ciò deriva dalla sua stretta dipendenza dalla concentrazione di tali alghe, che, all'equilibrio, per un valore di fosforo P_0 costante converge sempre allo stesso valore. A questa considerazione si può agganciare l'altra caratteristica delle curve di equilibrio di dominanza, che denotano, nel caso del comparto inferiore, una torbidità pari al doppio di quella del superiore. Il meccanismo che risiede dietro a questo comportamento è che, per un valore fissato di fosforo in ingresso (P_0), la variazione della torbidità dipende solo esclusivamente dall'abbondanza relativa di una o l'altra specie algale. Quando una delle due si estingue definitivamente, all'equilibrio, grazie al rimescolamento, la concentrazione di alghe nel comparto superiore ed inferiore sarà identica e produrrà quindi la medesima torbidità per unità algale. Essendo quindi la torbidità inferiore definita come la somma di quella superiore e di quella prodotta nel comparto inferiore, è chiaro che la seconda risulti il doppio della prima.

Per concludere, osservando il grafico di biforcazione di Figura 3.2, quello che salta all'occhio è comunque la prevalenza di possibilità di trovarsi in una zona caratterizzata dal dominio delle alghe blu sia nel comparto inferiore che superiore. Ciò è dovuto all' importante vantaggio che queste alghe hanno in presenza di elevate concentrazioni di nutrienti. Inoltre, il loro vantaggio aumenta considerevolmente al diminuire dell'importanza del termine di dilavamento δ. Essendo esso uguale a 0 nel comparto inferiore risulta chiaro che questo, all'aumentare di D, funge da serbatoio quasi permanente di alghe blu che migrano nel comparto superiore determinando, anche qui, una sempre maggiore prevalenza delle blu all'aumentare del rimescolamento D.

La coesistenza che si verifica istantaneamente con l'inserimento di un valore minimo di D, si constata solo per quei valori di P_0 che determinavano situazioni opposte nei due comparti per D=0. In altre parole, laddove, in assenza di rimescolamento, le condizioni di concentrazione di nutrienti, portano la dominanza delle blu nello strato inferiore e delle verdi nello strato superiore, l'avvento di un rimescolamento, se pur piccolo, causa una migrazione delle blu nello strato superiore e delle verdi in quello inferiore che determina la coesistenza delle due specie.

I risultati delle simulazioni confermano inoltre la robustezza del modello in quanto comprovano ciò che ci si sarebbe aspettato. Infatti, se il rimescolamento fosse stato troppo elevato si sarebbe pervenuti a un sistema di nuovo completamente omogeneo e quindi che si sarebbe dovuto comportare come quello nel modello originale. Ciò è proprio quello che accade, in quanto il grafico di biforcazione mostra che per valori di D notevoli, si ritorna in una situazione caratterizzata da una dominanza assoluta delle blu e una delle verdi, in entrambi i comparti, separata da una zona (E in Figura 3.2) in cui si alternano il dominio delle verdi e delle blu. Nonostante questa costante

nelle due situazioni, esiste però una differenza quantitativa. Infatti, la ZONA E di dominanza alternativa per valori elevati di *D*, risulta compresa tra valori di fosforo libero in ingresso P_0 rispetto al segmento contraddistinto dallo stesso comportamento nel caso di assenza di rimescolamento, ossia quello delimitato dalle intersezioni della transcritica superiore e della nodo sella con l'asse delle ordinate. Si può affermare quindi che l'inserimento di un rimescolamento elevato, determina un comportamento del sistema analogo a quello riscontrato in assenza di *D*, ma caratterizzato da una isteresi meno pronunciata.

Risulta inoltre interessante notare come tutte le variazioni comportamentali del sistema si verifichino contemporaneamente nello strato superiore e in quello inferiore.

L'incrocio delle biforcazioni transcritiche distingue una zona compresa tra esse (ZONA B), a sinistra della loro intersezione, caratterizzata dalla coesistenza algale, e una a destra dell'intersezione (ZONA E), caratterizzata dalla dominanza alternativa. Risulta evidenziabile come però le due zone non si espandano specularmente, ma come la zona di coesistenza conservi un'ampiezza maggiore di quella di dominanza alternativa, che invece si attesta su un'ampiezza costante con il rimescolamento.

Dall'analisi effettuata oltretutto scaturisce che non esistano zone che si contraddistinguono per una dominanza delle blu nello strato superiore e delle verdi nello strato inferiore o viceversa, in presenza di rimescolamento ($D \neq 0$). Per quanto riguarda la situazione caratterizzata da dominio delle blu nello strato superiore e delle verdi in quello inferiore, essa non si può verificare per le caratteristiche fisiologiche delle alghe. Infatti nel caso dominino le blu nello strato superiore, la torbidità da esse generata, che influirà sulla luminosità nel comparto inferiore, renderà impossibile il dominio in questa fascia delle alghe verdi. Viceversa invece, la situazione di dominanza delle verdi nello strato superiore e delle blu in quello inferiore, che è possibile che si verifichi nel caso di assenza di rimescolamento ($D = 0$), porta necessariamente, con l'inserimento di *D*, a una coesistenza dovuta alla continuo scambio di specie algali tra le due zone.

3.3 Variazioni di δ

Una volta analizzato il comportamento del sistema in relazione al variare dei parametri P_0 e D, risulta utile considerare come il grafico di biforcazione possa cambiare forma all'aumentare o diminuire della portata uscente (dilavamento δ) dal lago. In Figura 3.18 sono mostrati i grafici di biforcazioni D/P_0 per cinque valori crescenti di δ (rispettivamente δ = 0.1, δ = 0.13, δ = 0.15, δ=0.17, δ = 0.19).

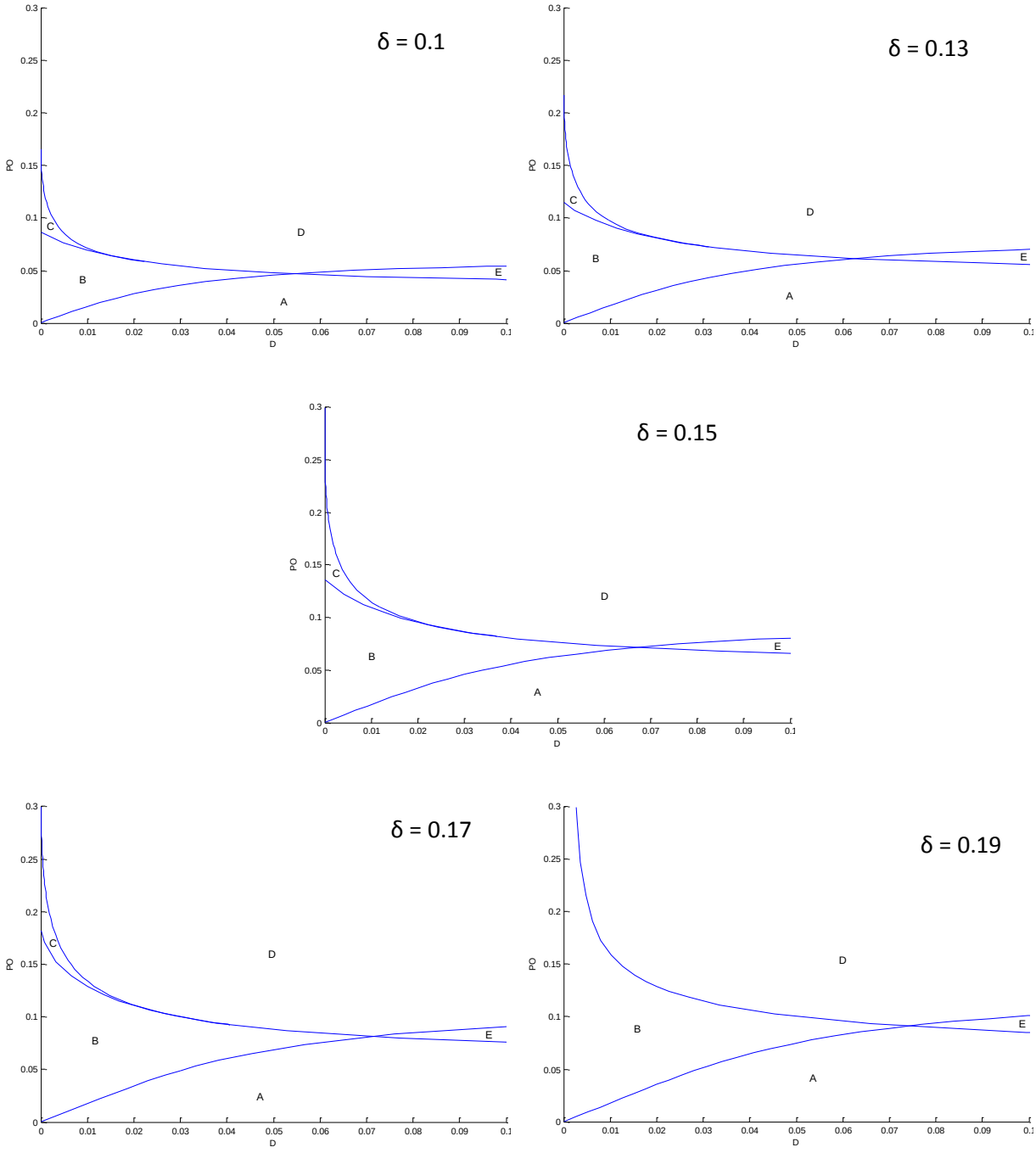

Figura 3.18: *grafici di biforcazione P_0/D per cinque valori crescenti di δ (Caso 1: δ = 0.1, Caso2: δ = 0.13, Caso 3: δ = 0.15, Caso 4: δ = 0.17, Caso 5: δ = 0.19)*

Analizzando i grafici rispetto alla progressione del valore di δ, risulta subito evidente che all'aumentare di quest'ultimo, aumenti l'area corrispondente alla zona caratterizzata da almeno coesistenza (ZONA B + ZONA C), come è possibile notare dalla Figura 3.19, che evidenzia la progressione di questa area, colorandola in arancione.

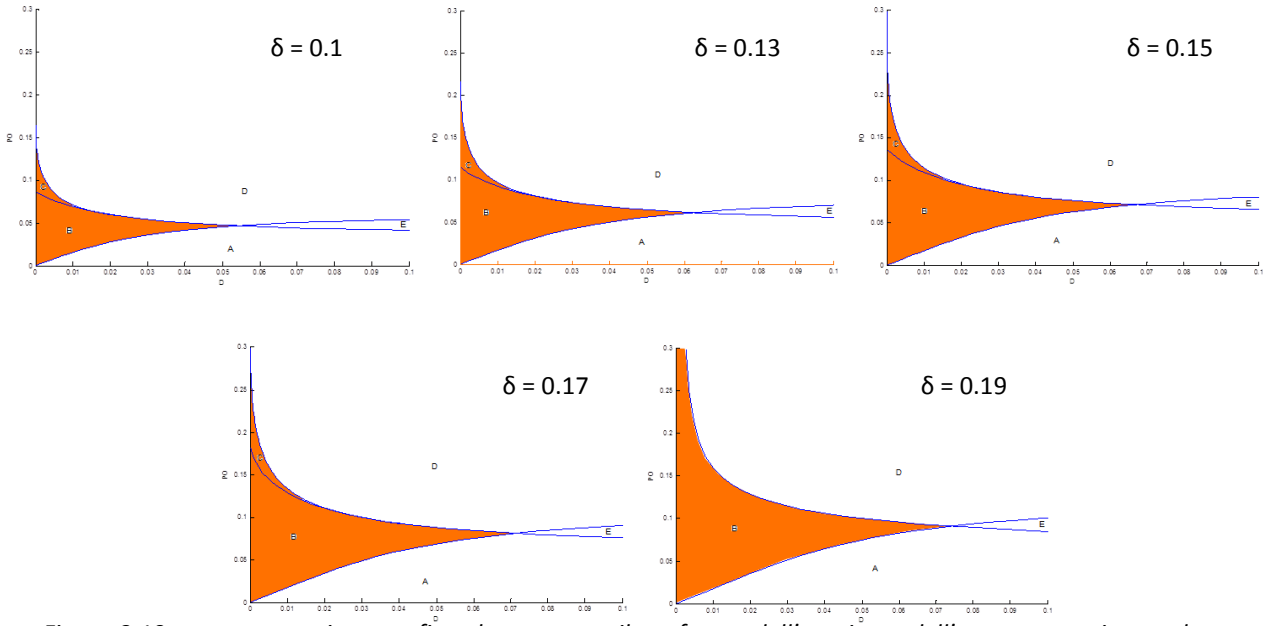

Figura 3.19: *rappresentazione grafica che consente il confronto dell'ampiezza dell'area caratterizzata da almeno coesistenza algale (in arancione) in relazione all'aumento del dilavamento δ (Caso 1: δ = 0.1, Caso2: δ = 0.13, Caso 3: δ = 0.15, Caso 4: δ = 0.17, Caso 5: δ = 0.19)*

Ciò è conseguenza del fatto che all'aumentare di δ, aumenti l'intervallo di valori di nutrienti in ingresso al sistema (P_0), che in assenza di rimescolamento, garantisca situazioni di dominio opposto nel comparto superiore ed inferiore. Il caso limite si evidenzia nella Figura 3.19 (caso 5) in cui per $D = 0$ non si riscontra mai la situazione di dominio delle sole verdi o delle sole blu in entrambi i comparti, superiore ed inferiore. In particolare, in questo caso, la curva di biforcazione tra l'area arancione e la ZONA D, che separa l'area di "almeno coesistenza" dal dominio delle blu sia nel comparto superiore che in quello inferiore, risulta asintotica all'asse $D=0$. Questa stessa curva è quella che dividerebbe, incrociando l'asse delle ordinate, quindi per $D=0$, la situazione di dominanza alternativa nel comparto superiore, da quella di dominanza esclusiva delle alghe blu. Ciò è dovuto al fatto che, un aumento del fenomeno di dilavamento nel comparto superiore comporta una maggiore competitività delle alghe verdi, che avendo un tasso di crescita più elevato sono favorite per situazioni caratterizzate da tempi di residenza limitati. Risulta inoltre interessante analizzare questi risultati in relazione al grafico di biforcazione del modello originario alghe verdi/alghe blu di Figura 2.15: in quest'ultimo si era evidenziato come, per un dilavamento maggiore del 18%, (δ>0.18) avrebbero dominato esclusivamente le alghe verdi indipendentemente dalla concentrazione di fosforo in ingresso ($P=P_0$). Appare quindi chiaro che, nel caso di $\delta=0.19$, per valori di rimescolamento D molto piccoli, sia difficilissimo eliminare le alghe verdi.

Quello che infatti si determina con l'aumento del dilavamento δ è il corrispondente ampliamento della zona che prevede la presenza di almeno l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi, come si può notare, in Figura 3.20, dal confronto della suddetta area, contraddistinta dal colore verde e costituita dall'insieme della ZONA A e della ZONA E.

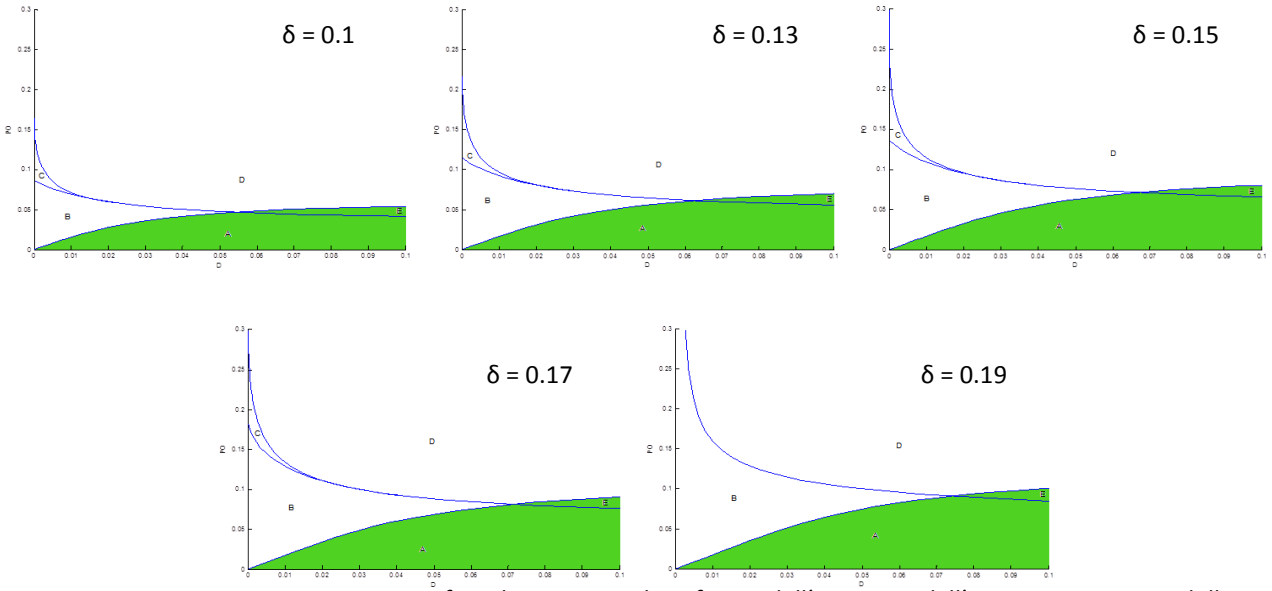

Figura 3.20: *rappresentazione grafica che consente il confronto dell'ampiezza dell'area caratterizzata dalla presenza di almeno la dominanza delle alghe verdi (in verde) in relazione all'aumento del dilavamento δ (Caso 1: δ = 0.1, Caso2: δ = 0.13, Caso 3: δ = 0.15, Caso 4: δ = 0.17, Caso 5: δ = 0.19)*

Viceversa, risulta consequenziale che l'area in cui si è sicuri di incontrare almeno l'equilibrio di dominanza delle alghe blu (in azzurro in Figura 3.21) si rimpicciolisca all'aumentare di δ. Quest'area comprende invece la ZONA C, la ZONA D e la ZONA E.

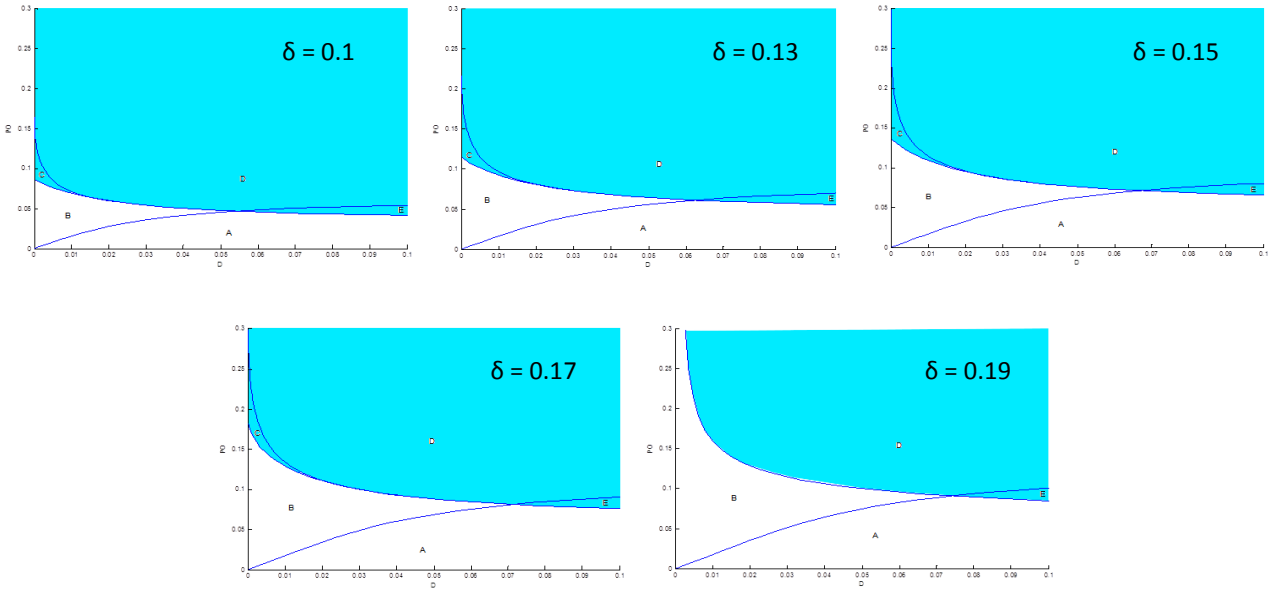

Figura 3.21: *rappresentazione grafica che consente il confronto dell'ampiezza dell'area caratterizzata dalla presenza di almeno la dominanza delle alghe blu (in azzurro) in relazione all'aumento del dilavamento δ (Caso 1: δ = 0.1, Caso 2: δ = 0.13, Caso 3: δ = 0.15, Caso 4: δ = 0.17, Caso 5: δ = 0.19)*

La rappresentazione di Figura 3.22 consente di visualizzare le sovrapposizioni tra le zone precedentemente descritte. Ciò permette di evidenziare quali aree sono contraddistinte dalla contemporanea presenza di più attrattori. Da questo punto di vista le aree che prevedono attrattori multipli sono la ZONA C (a strisce) e la ZONA E (a pallini). La ZONA C si genera dalla sovrapposizione dell'area che prevede almeno la presenza della coesistenza stabile (in arancione) con l'area che invece presume almeno la dominanza delle alghe blu (in azzurro) e infatti è caratterizzata dalla contemporaneità di questi due equilibri. Questa zona corrisponde alla regione contrassegnata con le lettere (M/B) di Figura 3.13. La ZONA E, invece, si origina dalla sovrapposizione dell'area di presenza di almeno l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi (in verde) con quella di almeno dominanza delle alghe blu (in azzurro) e corrisponde alla regione identificata con le lettere (G/B) in Figura 3.16.

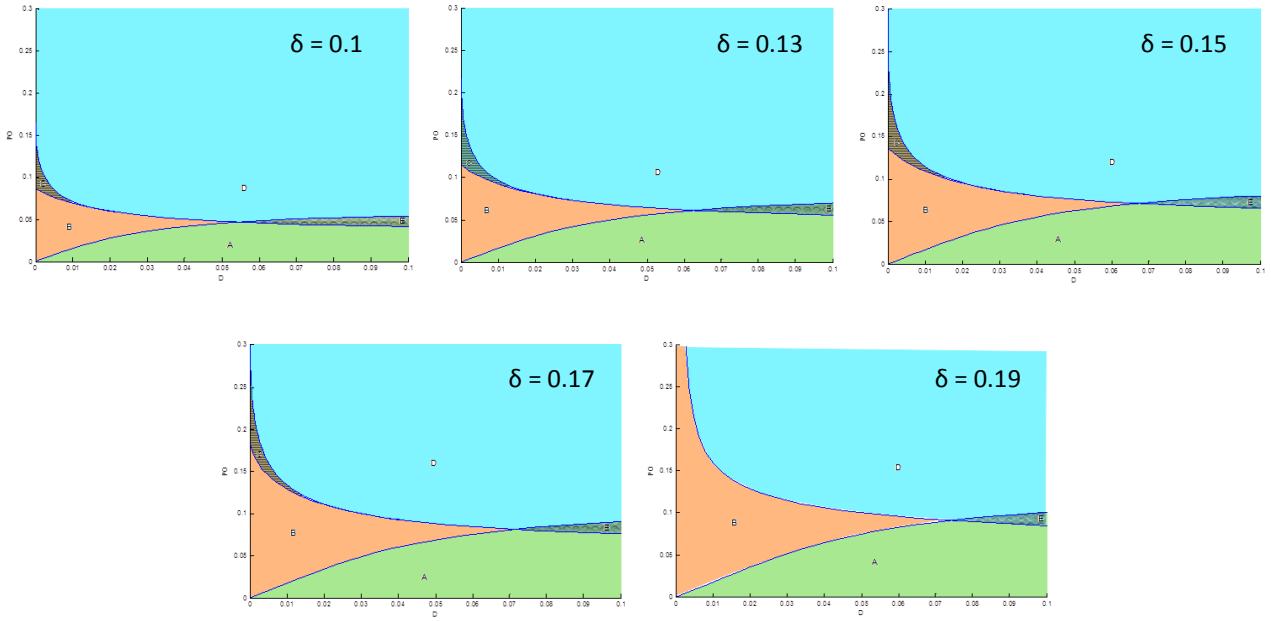

Figura 3.22: *rappresentazione grafica che consente di visualizzare la sovrapposizione delle zone descritte in precedenza al variare del dilavamento.(Caso 1: δ = 0.1, Caso2: δ = 0.13, Caso 3: δ = 0.15, Caso 4: δ = 0.17, Caso 5: δ=0.19)*

Iniziando ad analizzare la ZONA C, ossia l'area caratterizzata dalla zona mista e dalla dominanza delle blu (M/B), la caratteristica più evidente di Figura 3.22 risulta essere che nel caso 5 (*δ=0.19*) si nota l'assenza della biforcazione nodo-sella, che separava la ZONA C (coesistenza algale/dominio delle alghe blu) dalla ZONA D (dominio delle alghe blu). In questo caso l'attraversamento della transcritica porta direttamente alla collisione dell'equilibrio stabile di coesistenza con la sella relativa al dominio delle alghe blu, scambiandosi così di stabilità con essa e rendendo l'equilibrio di monocoltura stabile. Ciò avviene in quanto, come già visto, non esiste più il segmento di dominanza alternativa sull'asse *D = 0* per valori del dilavamento *δ>0.18*. Paradossalmente, per lo stesso motivo, si può osservare che la medesima zona, raggiunta un'ampiezza massima per valori intermedi di *δ*, torni a diminuire di area con la diminuzione dei valori dello stesso. Ciò infatti, deriva dalla considerazione che scaturisce sempre dal grafico di biforcazione del modello alghe

verdi/alghe blu originario (Figura 2.15), che mostra che, anche per una riduzione del flusso dell'emissario dal lago, l'insieme delle concentrazioni di nutrienti iniziali P_0 che consentono la coesistenza alternata si riduce, fino ad annullarsi in assenza di dilavamento ($\delta=0$), dove dominano le blu per qualsiasi valore di nutriente.

Per quanto riguarda invece la ZONA E, ossia la zona contraddistinta dalla dominanza alternativa delle due specie algali (G/B), si nota che nonostante i considerevoli cambiamenti di comportamento del sistema per quanto riguarda le curve a sinistra dell'intersezione tra le due transcritiche, al variare di δ questa zona subisce poche modificazioni. Si riscontra solamente una traslazione dell'intersezione delle biforcazioni che la generano all'aumentare di δ, ma la maggior ampiezza dell'area compresa tra queste curve a sinistra del punto di incrocio non si rispecchia a destra di quest'ultimo. Una considerazione invece interessante nasce dall'osservazione della presenza costante di questa zona, indipendentemente dal variare di δ. Si è sempre argomentato infatti, che nel caso di rimescolamento elevato il sistema avrebbe assunto nuovamente una configurazione omogenea che lo avrebbe ricondotto a ricalcare i comportamenti del caso in assenza di rimescolamento ($D=0$). In questo caso invece notiamo una differenza; rispetto al modello originario, non esiste più un valore di dilavamento δ che comporti la dominanza esclusiva delle sole alghe blu. Questo tema verrà ulteriormente approfondito nel paragrafo successivo relativo all'analisi di biforcazione δ/P_0.

3.4 Analisi di biforcazione per δ/P_0

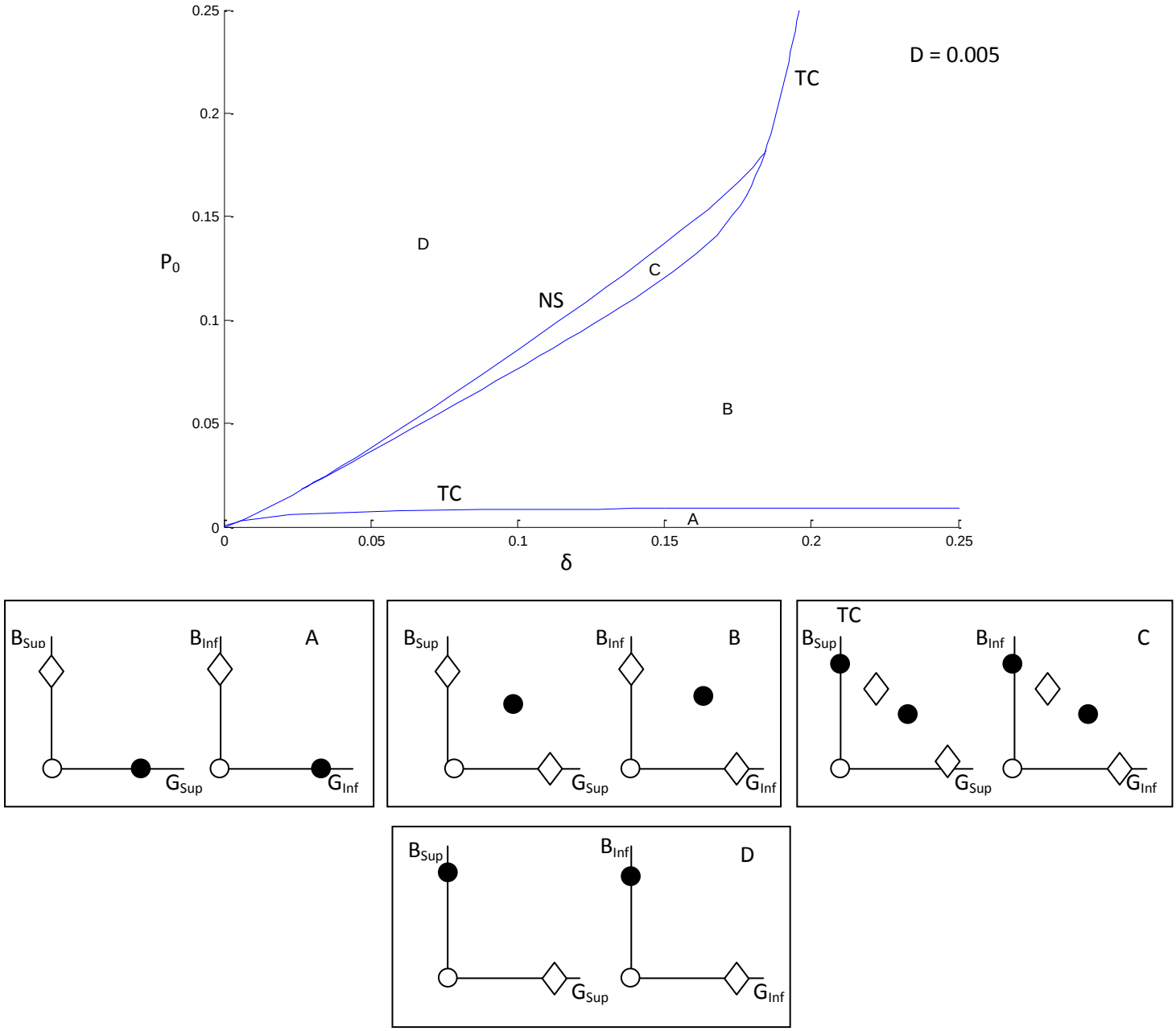

Figura 3.23: *grafico di biforcazione δ/P_0 per D = 0.005 che mostra le 4 diverse zone (A,B,C,D) che corrispondono a 4 diversi comportamenti qualitativamente differenti. Le suddette zone sono individuate dalle intersezioni con le curve di biforcazione, in particolare da due transcritiche (TC) e una nodo sella (NS). Al grafico di biforcazione si accompagna la rappresentazione qualitativa degli equilibri coinvolti nelle diverse zone identificate.*

Legenda:

- ● *attrattore*
- ○ *repulsore*
- ◇ *sella*

Svolgendo l'analisi di biforcazione rispetto ai parametri δ/P_0, si giunge al grafico di biforcazione di Figura 3.23. In questo caso è stato scelto un valore del rimescolamento $D = 0.005$,in modo da poter intersecare il maggior numero di comportamenti possibili e soprattutto quelli relativi alla coesistenza. Il grafico di biforcazione in questione è costituito da 4 zone individuate dall'intersezione di tre curve di biforcazione: due transcritiche (TC) e una nodo-sella (NS). La prima considerazione che risulta evidente è relativa alla mancanza della zona di dominanza alternativa (ZONA E in Figura 3.2), e ciò è dovuto al basso valore di rimescolamento che si è scelto, che non consente di raggiungere quell'omogeneità che permetterebbe la presenza di questa regione.

Analizzando invece le zone presenti nel grafico, si riconoscono 4 zone che corrispondono ad altrettanti comportamenti qualitativi del sistema e che vengono indicate con le stesse lettere che richiamano i corrispondenti comportamenti nel grafico di biforcazione D/P_0 di Figura 3.2. Le suddette zone sono le seguenti:

- ZONA A: si caratterizza per la dominanza delle alghe verdi e occupa la parte inferiore del grafico, per valori di nutriente P_0 molto limitati. Questa zona è separata dalla ZONA B da una biforcazione transcritica o scambio di stabilità e risulta interessante notare che dopo un iniziale incremento della sua ampiezza al variare di δ, il valore di P_0 che permette l'esistenza dell'equilibrio di dominanza delle alghe verdi si attesta su un valore pressoché costante, nonostante l'aumento del dilavamento δ che dovrebbe avvantaggiare fortemente le alghe verdi.

- ZONA B: si distingue per la presenza unicamente dell'equilibrio di coesistenza stabile. Questa regione è caratterizzata da un notevole ampliamento all'aumentare del dilavamento δ, principalmente a discapito della zona di dominanza delle alghe blu (ZONA D). Questa zona è delimitata dalle due biforcazioni transcritiche e in particolare, l'attraversamento di quella inferiore consente di passare dalla ZONA B alla ZONA A. Ciò si verifica a causa della collisione dell'equilibrio di coesistenza stabile della ZONA B con la sella instabile corrispondente alla equilibrio di dominanza delle alghe verdi. Questa collisione determina lo scambio di stabilità tra i due equilibri e la conseguente stabilità della dominanza delle alghe verdi. La ZONA B è poi separata dalla ZONA C e dalla ZONA D per mezzo di un'altra biforcazione transcritica. Dal grafico di Figura 3.23 si può notare come per valori di δ intermedi ($0.03 \leq \delta \leq 0.185$) l'attraversamento della transcritica conduca alla ZONA C, caratterizzata dal doppio attrattore coesistenza stabile/dominanza alghe blu, mentre per valori al di fuori di questo intervallo conduca direttamente alla ZONA D, contraddistinta dalla sola dominanza delle alghe blu. Per la descrizione qualitativa di ciò che accade tra gli equilibri in questo passaggio si rimanda alle sezioni sulla ZONA C e sulla ZONA D.

- ZONA C: rappresenta la zona caratterizzata dalla presenza del doppio attrattore coesistenza/dominio alghe blu ed è delimitata inferiormente dalla biforcazione transcritica e superiormente dalla nodo-sella. Come già esposto precedentemente, questa regione è presente solo per valori di δ intermedi ($0.03 \leq \delta \leq 0.185$). Attraversando la transcritica ciò che accade è la collisione tra la sella tra i due equilibri stabili e l'equilibrio stabile di dominanza delle alghe blu. Ciò comporta il loro scambio di stabilità e il raggiungimento della situazione descritta nella ZONA B, caratterizzata dalla sola coesistenza. Viceversa, attraversando la nodo-sella, avviene la collisione tra la sella instabile e l'equilibrio di coesistenza che determina la scomparsa di ambedue gli equilibri, lasciando, come unico attrattore, la dominanza delle alghe blu, che contraddistingue la ZONA D.

- ZONA D: si caratterizza per la esclusiva dominanza delle sole alghe blu ed è separata dalla ZONA C da una biforcazione nodo-sella e dalla ZONA B da una transcritica. Mentre il passaggio dalla ZONA C alla ZONA D è già stato descritto precedentemente, il passaggio diretto dalla ZONA B alla ZONA C, si determina a causa della collisione dell'equilibrio di coesistenza stabile con la sella corrispondente alla dominanza delle alghe blu. Ciò genera lo scambio di stabilità che si traduce nella situazione presente nella ZONA D. Un'importante osservazione può nascere dal fatto che la transcritica che delimita questa regione, per valori di δ elevati, non è più parallela all'asse delle ordinate, come avveniva nel modello originario alghe verdi/alghe blu (Figura 2.15), ma mantiene l'inclinazione finale di Figura 3.23 anche per valori dei parametri fuori dall'intervallo rappresentato. Ciò confuta una delle conclusioni del modello senza rimescolamento, ossia che per un dilavamento sufficientemente grande ($\delta > 0.18$), esista unicamente lo stato stabile di dominanza delle alghe verdi. Nel caso in esame invece, sarà sempre possibile determinare un valore di fosforo libero in ingresso (P_0) che possa dare luogo alla scomparsa dell'equilibrio di dominanza delle alghe verdi, sia esso attraverso la coesistenza stabile o appunto con la dominanza delle alghe blu.

La Figura 3.24 rappresenta le aree caratterizzate da almeno la dominanza delle alghe verdi (in verde), almeno la dominanza delle alghe blu (in azzurro) e almeno la coesistenza (in arancione).

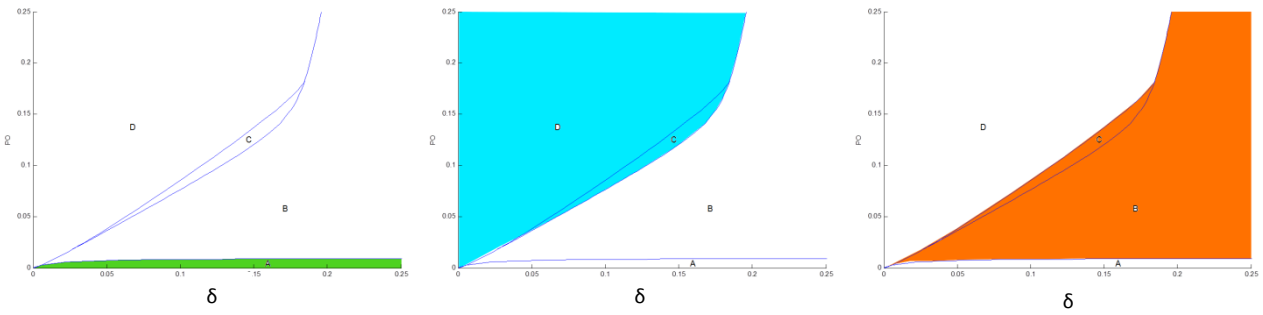

Figura 3.24: *rappresentazione delle zone di almeno dominanza delle verdi (in verde), di almeno dominanza delle blu (in blu) e di almeno coesistenza algale (in arancione).*

L'area di almeno dominanza delle verdi è rappresentata dalla sola ZONA A, non riscontrando questo equilibrio in nessun altra zona.

Almeno la dominanza delle alghe blu è invece rilevabile nella ZONA C e nella ZONA D, mentre almeno la coesistenza è presente nella ZONA B e ZONA C.

La sovrapposizione di queste aree dà origine alla rappresentazione di Figura 3.25, che evidenzia che l'unica sovrapposizione che si ottiene è quella tra le aree di almeno dominanza delle blu (in azzurro) e di almeno coesistenza (in arancione). Questa regione, contraddistinta da un motivo a righe e coincidente con la ZONA C, infatti, è l'unica caratterizzata dalla presenza di doppi attrattori, costituiti dalla coesistenza stabile, zona mista M, e dalla dominanza delle alghe blu, zona G.

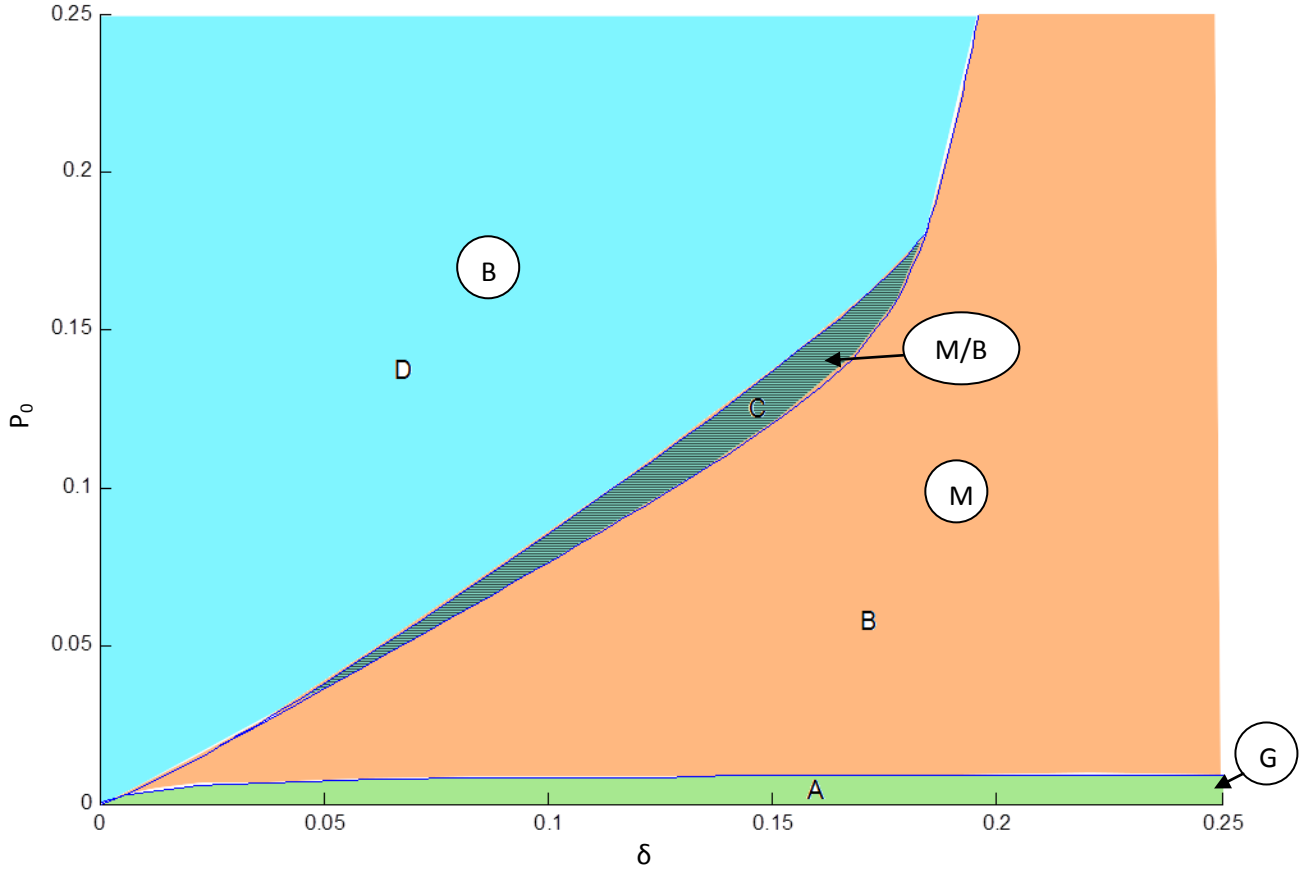

Figura 3.25: rappresentazione delle diverse zone di dominanza con le relative sovrapposizioni.
Legenda:

- G = Dominanza delle verdi
- B = Dominanza delle blu
- M = Zona mista (coesistenza)

Riassumendo i risultati di tale analisi, si è osservato come per valori di rimescolamento *D* bassi, come nel caso di $D = 0.005$, non esista più la situazione di dominanza alternativa a causa dell'insufficiente omogeneità del lago. L'unica zona che consente quindi la presenza di attrattori multipli è la ZONA C, caratterizzata da due equilibri stabili costituiti dalla dominanza delle alghe blu e dalla coesistenza algale. Questa regione però si sviluppa solo per valori intermedi di fosforo libero in ingresso (P_0).

Anche in questo caso si constata che, per $\delta = 0$, l'unico equilibrio stabile possibile risulta essere la dominanza delle alghe blu, sia nel comparto superiore che in quello inferiore, in accordo con quanto avveniva nel modello originario alghe verdi/alghe blu (Figura 2.15).

Quello che invece differisce dal modello classico è il fatto che, nel caso di un dilavamento elevato, la dominanza assoluta delle alghe verdi, indipendentemente dal valore di P_0, con l'inserimento del rimescolamento *D* non si verifica più. In particolare, per valori di $\delta > 0.2$, la zona caratterizzata dal dominio delle alghe verdi risulta di ampiezza costante, mentre la zona di coesistenza algale cresce esponenzialmente. Nonostante ciò esisterà sempre un valore di P_0 tale per cui il sistema tenderà all'equilibrio di dominanza delle alghe blu.

3.5 Conclusioni

Il risultato principale dell'inserimento dell'eterogeneità spaziale è costituito sicuramente dalla nascita della possibilità di coesistenza algale, assente nel modello originario. Questa coesistenza algale che si sviluppa immediatamente con l'inserimento del rimescolamento del lago cresce all'aumentare del dilavamento e diminuisce con l'incremento del rimescolamento stesso.

La dominanza delle alghe blu invece viene favorita dall'aumento della concentrazione di nutriente in ingresso e dalla diminuzione del dilavamento del sistema.

Viceversa la dominanza delle alghe verdi è favorita da bassi livelli di nutriente e da elevato dilavamento, oltre che dall'aumento de rimescolamento, ma mentre nel modello originario in caso di dilavamento elevato l'equilibrio di dominanza delle alghe verdi risultava l'unico possibile, il modello con rimescolamento non determina mai l'estinzione delle alghe blu, che per valori molto elevati di nutriente continueranno a dominare.

Valori elevati di rimescolamento ricondurranno il sistema in una condizione di omogeneità tale da determinare la reintroduzione del comportamento qualitativo del modello originario, contraddistinto dalla presenza della dominanza delle alghe verdi, delle alghe blu o alternativamente dell'una o dell'altra, in dipendenza dalle condizioni iniziali. La differenza tra i due modelli però risiede nell'ampiezza dell'intervallo di valori di fosforo in ingresso che determinano la dominanza alternativa, la quale è maggiore nel modello classico, o nel caso $D = 0$. Ciò porta alla conclusione che l'inserimento dell'eterogeneità spaziali comporta una riduzione dell'isteresi del sistema originario.

L'isteresi è pero presente anche per valori di rimescolamento inferiori e caratterizza il passaggio dalla dominanza delle alghe blu alla coesistenza algale. La riduzione cioè di fosforo da apportare al sistema per far ricomparire le alghe verdi da una situazione di dominio delle alghe blu deve portarlo a un livello inferiore a quello che era stato necessario per determinare la dominanza delle alghe blu, partendo dalla coesistenza.

E' infine interessante far notare come tutte le biforcazioni avvengano contemporaneamente per il comparto superiore come per quello inferiore.

Un possibile sviluppo ulteriore di questo elaborato potrebbe essere l'introduzione di una variabilità periodica dei parametri di dilavamento, fosforo in ingresso e rimescolamento che potrebbe essere dovuta alla stagionalità del sistema. L'indagine potrebbe essere rivolta verso l'individuazione di comportamenti diversi da quelli riscontrati fin ora, come l'esistenza di eventuali cicli.

4 BIBLIOGRAFIA

Alessandra Gragnani, Marten Scheffer and Sergio Rinaldi. 1999. Top-Down Control of Cyanobacteria: A Theoretical Analysis. The american naturalist january.

Arnold, D. E. 1971. Ingestion, assimilation, survival, and reproduction of *Daphnia pulex* fed seven species of bluegreen algae. Limnology and Oceanography.

Berger, C. 1975. Occurrence of *Oscillatoriacea agardhii* Gom. in some shallow eutrophic lakes. Internationale Vereinigung fu¨ r theoretische und angewandte Limnologie, Verhandlungen.

Carr N G, Whitton B A. 1982. The Biology of Cyanobacteria. Blackwell Scientific.

DeNoyelles, F. J., and W. J. O'Brian. 1978. Phytoplankton succession in nutrient enriched experimental ponds as related to changing carbon, nitrogen and phosphorus conditions. Archiv fu¨ r Hydrobiologie.

Gliwicz, Z. M., and W. Lampert. 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments.

Gross, M., and R. Sutfeld. 1994. Polyphenols with algicidal activity in the submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* L. Acta Horticultura

Huisman, J., and F. J. Weissing. 1994. Light-limited growthand competition for light in well-mixed aquatic environments — an elementary model.

Jasser, I. 1995. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. Hydrobiologia.

Jensen, J. P., E. Jeppesen, K. Olrik, and P. Kristensen. 1994. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.

Jeppesen, E., M. Sondergaard, O. Sortkjaer, E. Mortensen, and P. Kristensen. 1990. Interactions between phytoplankton, zooplankton and fish in a shallow hypertrophic lake: a study of phytoplankton collapses in lake Sobygard, Denmark. Hydrobiologia.

Melack, J. M. 1980. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. Oecologia.

Mur, L. R., H. J. Gons, and L. Van Liere. 1977*a.* Some experiments on competition between green-algae and bluegreen bacteria in light-limited environments. Fems Microbiology Letters.

Mur, L. R., H. J. Gons, and L. Van Liere. 1977*b.* Licht als regulerende factor bij het optreden van waterbloei van het blauwwier *Oscillatoria agardii* [in Dutch]. H20.

Mur, L. R., H. Schreurs, and P. Visser. 1993. How to control undesirable cyanobacterial dominance. Pages 565–569 *in* G. Giussani and C. Callieri, editors. Proceedings of the Fifth International Conference on the Conservation and Management of Lakes, Stresa, Italy. Consiglio Nazionale delle Ricerche Isituto Italiano di Idrobiologia, Verbania Pallanza, Italy.

Marten Scheffer, Sergio Rinaldi, Alessandra Gragnani, Luuc R. Mur, And Egbert H. Van Nes. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. Ecology.

Padisak, J., C. S. Reynolds, and U. Sommer. 1993. Intermediate disturbance hypothesis in phytoplankton ecology. Developments in Hydrobiology 81. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.

Reynolds, C. S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Romo, S., and R. Miracle. 1994. Long-term phytoplankton changes in a shallow hypertrophic lake, Albufera of Valencia (Spain). Hydrobiologia.

S. H. Strogatz. 1994. Nonlinear dynamics and chaos, with applications to physics, biology, chemistry, and engineering. Addison-wesley publishing company.

Sas, H. 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading: expectations, experiences, extrapolations. Academia Verlag Richarz, St. Augustin, Germany.

Schindler, D. E. 1971. Food quality and zooplankton nutrition. Journal of Animal Ecology.

Schindler, D. W. 1975. Whole-lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen and carbon. Internationale Vereinigung fu¨ r theoretische und angewandte Limnologie, Verhandlungen.

Schindler, D. W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. Science.

Shapiro, J., and D. I. Wright. 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. Freshwater Biology.

Smith, V. H. 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favour dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. Science.

Smith, V. H. 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences

Talling, J. F. 1976. The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. Journal of Ecology.

Taylor, P. A., and P. J. L. Williams. 1975. Theoretical studies on the coexistence of competing species under continuous flow conditions. Canadian Journal of Microbiology.

Tilman, D. 1977. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. Ecology.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Tilman 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. American Naturalist.

Toha, J., A. Soto, and S. Contreras. 1981. Catastrophe theory and logistic cellular growth equation. Studia Biophysica.

Trimbee, A. M., and E. E. Prepas. 1987. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of bluegreen algae with emphasis on Alberta Lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.

Van Liere, L., and A. E. Walsby. 1982. Interactions of cyanobacteria with light. Pages 9–45 *in* N. G. Carr and B. A. Whitton, editors. The biology of cyanobacteria. Blackwell, Oxford, UK.