

## Il sistema prede-predatori.

Sulla stessa falsariga, approfondiamo ora il discorso sul sistema prede-predatori (5), analizzandone alcuni esempi; ma iniziamo con un cenno storico.

Nel 1926, il biologo Umberto D'Ancona completò uno studio statistico sulle variazioni delle popolazioni di diverse specie ittiche nel mar Adriatico settentrionale. Le sue stime erano basate sulle quantità di pesci di ciascuna specie venduti, tra il 1905 e il 1923, sui mercati di Trieste, Fiume e Venezia, nell'ipotesi che queste rispecchiassero le reali proporzioni dell'ambiente marino. Egli osservò, tra l'altro, che le quantità di pesci grandi e di pesci piccoli variavano con lo stesso periodo, ma piuttosto sfasate. I pesci grandi mangiano quelli piccoli, e quando ciò avviene essi proliferano. Prima o poi, però, accade che la popolazione dei pesci piccoli scende a un livello tale che alcuni pesci grandi non riescono a sopravvivere (cioè muoiono di fame), sicché il numero di pesci grandi inizia a diminuire. Al che, la popolazione dei pesci piccoli riprende ad aumentare, a causa della presenza di un minor numero di predatori. Comunque, quando più pesci piccoli diventano disponibili, la popolazione dei pesci grandi inizia di nuovo a crescere, e il ciclo si ripete...

In quello stesso anno 1926, Vito Volterra – che di D'Ancona era suocero – propose alcuni modelli per interpretare i dati raccolti, il più semplice dei quali è proprio il sistema (5). Le stesse equazioni (5) erano state introdotte qualche anno prima dallo statistico statunitense Alfred J. Lotka (1880-1949) per descrivere una reazione chimica in cui le concentrazioni presentavano un comportamento oscillatorio.

Nel sistema (5) – che per comodità riportiamo qui sotto:

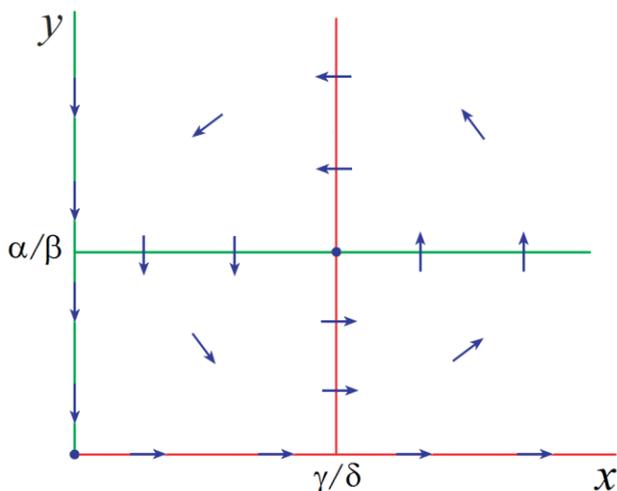
$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y) \\ \frac{dy}{dt} = y(-\gamma + \delta x) \end{cases} \quad (5)$$

– tutti e quattro i parametri sono positivi;  $\alpha$  e  $\gamma$  (che hanno, come dimensione fisica, l'inverso del tempo) rappresentano, rispettivamente, il tasso di accrescimento delle prede in assenza di predatori (nel qual caso è ipotizzata una crescita esponenziale delle prede, assumendo che queste possano contare su una fonte inesauribile di cibo) e il tasso di mortalità dei predatori in assenza di prede (nel qual caso è previsto che i predatori si estinguano per fame con andamento esponenziale negativo). Si osservi che gli stessi andamenti si avrebbero se le due specie non interagissero, cioè se  $\beta = 0$  e  $\delta = 0$ .

In presenza di interazione, nell'equazione delle prede comparirà un “fattore di decrescita”  $-\beta y$ , proporzionale alla quantità di predatori, e corrispondentemente, nell'equazione dei predatori, comparirà un “fattore di crescita”  $\delta x$ , proporzionale alla quantità di prede. Il parametro  $\beta$  (che ha, come dimensione fisica, l'inverso del prodotto tra quantità di predatori e tempo) rappresenta dunque il “coefficiente di predazione” per le prede; analogamente per il parametro  $\delta$ . Questi due parametri sono numericamente diversi, poiché un predatore mangia di solito molte prede.

Il modello è quindi basato su un'ipotesi fondamentale: che l'interazione tra le due specie ne influenzi la variazione in modo proporzionale al prodotto tra le quantità di prede e di predatori, secondo i coefficienti  $-\beta$  (diminuzione delle prede) e  $\delta$  (aumento dei predatori). Secondo la più semplice approssimazione, infatti, la probabilità che una preda e un predatore si incontrino è proporzionale al prodotto tra le rispettive quantità, assumendo che entrambe le popolazioni siano distribuite uniformemente nel loro habitat, in cui si muovono in modo casuale.

È piuttosto facile verificare che le isocline nulle suddividono il piano delle fasi in quattro zone; i punti di equilibrio sono soltanto due: l'origine e il punto  $(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$  (si noti che l'ascissa dipende soltanto dai parametri della seconda equazione, l'ordinata soltanto da quelli della prima), mentre le frecce che rappresentano il campo vettoriale sono, qualitativamente, come si vedono in figura.



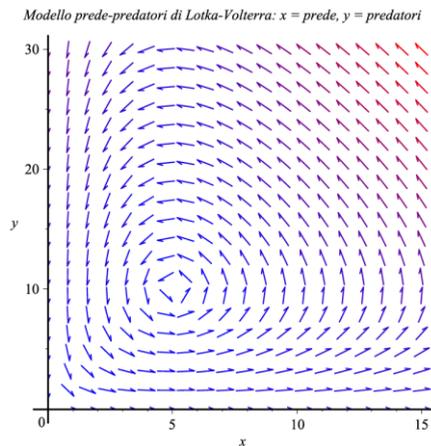
Ovviamente, l'origine (che è un punto sella) corrisponde all'assenza (permanente) di entrambe le specie, mentre il punto di equilibrio  $(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$  rispecchia la situazione in cui, in ogni unità di tempo, i predatori incontrano e mangiano un numero di prede esattamente uguale al numero di prede che nascono nello stesso lasso di tempo, e questo numero di prede corrisponde proprio alla soglia critica di cibo che fa rimanere stazionaria la popolazione dei predatori.

Il comportamento rotatorio (antiorario) che si verifica all'interno di tutto il quadrante può significare che il punto di equilibrio  $(\gamma/\delta, \alpha/\beta)$  sia un *centro* (neutrale) di una famiglia di orbite oppure un *punto spirale* (o *fuoco*), instabile (e dunque repulsivo: in prossimità di esso partono delle spirali che si allontanano, magari verso un'orbita attrattiva) o stabile (e dunque attrattivo: verso di esso convergono delle spirali che si restringono, magari provenienti da punti prossimi a un'orbita repulsiva).

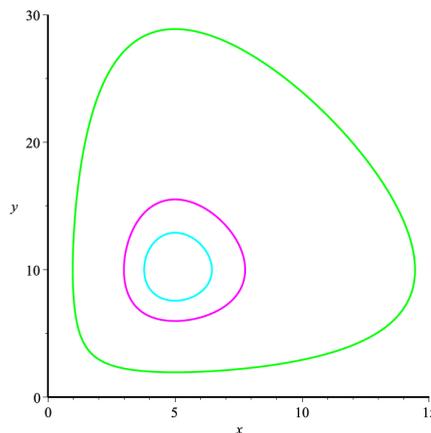
In realtà, qui si verifica la prima ipotesi: intorno al centro, vi è una famiglia continua di *orbite* (cioè traiettorie chiuse), ciascuna delle quali rappresenta una situazione di equilibrio dinamico, essendo percorsa ciclicamente (qui in senso antiorario) da tutte le soluzioni (periodiche) che hanno come stato iniziale un punto di essa.

La frequenza delle oscillazioni periodiche dipende dal prodotto  $\alpha \cdot \gamma$  (precisamente dalla sua radice quadrata): il ciclo è tanto più rapido quanto maggiore è la riproduzione delle prede o la mortalità dei predatori, cioè quanto più è elevato il *turnover*. Possiamo constatare quanto enunciato servendoci di Maple.

```
restart:
with(DEtools):
a:=1: b:=0.1: c:=1: d:=0.2:
LVpp := diff(x(t), t) = x(t)*(a-b*y(t)), diff(y(t), t) = y(t)*(-c+d*x(t)):
vars := x(t), y(t):
DEplot({LVpp}, {vars}, t = 0..8, x = 0..15, y = 0..30, title =
`Modello prede-predatori di Lotka-Volterra: x = prede, y = predatori`,
colour = magnitude);
```



```
DEplot({LVpp}, {vars}, t = 0..8, x = 0..15, y = 0..30,
[[x(0)=6, y(0)=15], [x(0)=6, y(0)=12], [x(0)=6, y(0)=2]],
animate = true, numframes = 400, arrows = none, thickness = 1,
linecolour = [magenta, cyan, green]);
```

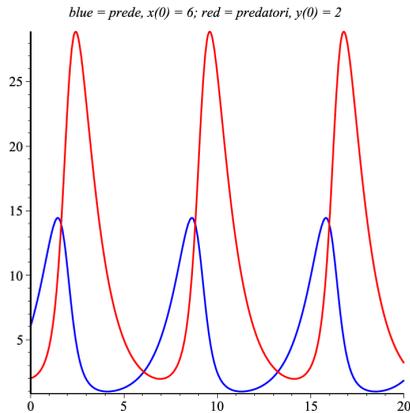


Queste sono le traiettorie come si vedono al termine dell'animazione; il centro è in (5, 10). Risolvendo per via numerica il sistema, vediamo ora l'andamento nel tempo della soluzione che parte dallo stato iniziale (6, 2) e descrive la traiettoria in verde.

```

with(plots):
sol := dsolve({x(0)=6, y(0)=2, LVpp}, {vars},
              type = numeric, output = listprocedure):
prede := subs(sol, x(t)):
predatori := subs(sol, y(t)):
plot([prede, predatori], 0 .. 20, colour = [blue, red],
      title = `blue = prede, x(0) = 6; red = predatori, y(0) = 2`);

```



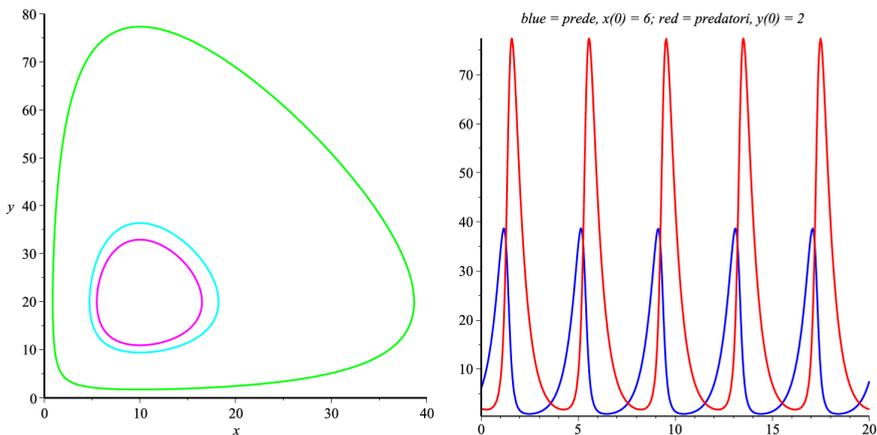
Lasciando allo studente il compito di ricavare il grafico nel tempo delle altre due soluzioni, che partono da (6, 15) e da (6, 12), proviamo ora a raddoppiare i valori dei parametri  $\alpha$  e  $\gamma$ , sicché il centro si troverà in (10, 20), e a scalare di conseguenza il tempo e le coordinate:

```

a:=2: c:=2:
LVpp := diff(x(t), t) = x(t)*(a-b*y(t)), diff(y(t), t) = y(t)*(-c+d*x(t)):
DEplot({LVpp}, {vars}, t = 0..4, x = 0..40, y = 0..80,
       [[x(0)=6, y(0)=15], [x(0)=6, y(0)=12], [x(0)=6, y(0)=2]],
       animate = true, numframes = 200, arrows = none, thickness = 1,
       linecolour = [magenta, cyan, green]);

```

Ripetendo poi i comandi evidenziati in giallo, si ottengono infine le seguenti figure:



Si provi a raddoppiare ancora i valori dei parametri  $\alpha$  e  $\gamma$ , e a ripetere la procedura.

Un aspetto rilevante di questo modello è che i suoi quattro parametri, reali positivi, ne caratterizzano il comportamento soltanto in termini *quantitativi*; è riportato in molti testi, proprio perché è un semplice esempio di sistema dinamico che prevede un andamento ciclico per entrambe le variabili di stato, se queste partono da valori positivi. Nonostante la sua semplicità, anch'esso non è risolvibile esattamente per via analitica (e infatti poc'anzi abbiamo usato l'opzione `numeric` della funzione `dsolve`).<sup>2</sup>

Alcuni autori, tuttavia, lo hanno preso in eccessiva considerazione; d'altro canto, i biologi non lo adottano perché *non è strutturalmente stabile* e perché i cicli reali presentano di solito un'ampiezza caratteristica. In altre parole, i modelli realistici dovrebbero prevedere una singola orbita (chiusa) – o forse più, ma in numero finito – anziché una famiglia continua di orbite neutralmente stabili che determinano una situazione di equilibrio “precario” tra le forze che portano a oscillazioni di maggiore ampiezza e quelle che portano invece a oscillazioni di minore ampiezza.

Abbiamo appurato che il sistema (5) mostra un comportamento periodico, sebbene sia autonomo (e dunque non soggetto a forze periodiche applicate dall'esterno); tuttavia, piccole perturbazioni possono spostare la soluzione a seguire una nuova orbita. Comunque, già Volterra mise in evidenza un significativo risultato, noto come *legge di conservazione delle medie*: il numero medio di prede (risp. predatori), calcolato sul periodo di un ciclo, è uguale al livello di equilibrio  $\gamma/\delta$  (risp.  $\alpha/\beta$ ). L'importanza di questa legge risiede nel fatto che, nelle applicazioni reali, i dati sperimentali sono di solito raccolti proprio sotto forma di medie.

Ricordiamo ancora una volta che in questi modelli le quantità di popolazione sono viste come variabili continue, mentre nella realtà si tratta di numeri interi; ciò può assumere importanza quando le quantità in gioco sono modeste. Alternativamente, è del tutto lecito rappresentare con variabili di stato continue le densità di popolazione.

**Problema 7.** Si studi il caso in cui interagiscono conigli e volpi, assumendo  $\alpha = 2$ ,  $\gamma = 1$ , e  $\beta$  e  $\delta$  questa volta numericamente uguali, ad esempio a 0.01 (R. B. Neff e L. Tillman, 1975). Dopo aver visualizzato il campo vettoriale e constatata l'evoluzione del sistema sul piano delle fasi a partire da alcuni stati iniziali, ad esempio (100, 5), (80, 180), (50, 50), (300, 150) e (100, 200), si risolva numericamente il sistema con il metodo di Eulero, secondo il quale le derivate sono approssimate con i rispettivi rapporti incrementali e pertanto, in generale, il sistema (3) si trasforma nel seguente:

$$\begin{cases} \frac{x_{n+1} - x_n}{h} = P(x_n, y_n) \\ \frac{y_{n+1} - y_n}{h} = Q(x_n, y_n) \end{cases} \quad (6)$$

---

<sup>2</sup> In questa sede, non avendone gli strumenti necessari, non possiamo neppur tentare di esplorare in parte il vasto campo delle tecniche di calcolo numerico per ottenere una soluzione approssimata di un sistema di equazioni differenziali. Accenneremo tra breve (si veda il problema 7) soltanto al più semplice di tali metodi, quello di Eulero (diretto), già menzionato a p. 13.

A tale scopo, si scelga come stato iniziale (300, 150) e si provino due diversi valori per l'ampiezza  $h$  del passo: 0.02, eseguendo 1000 iterazioni, e 0.005, eseguendo 4000 iterazioni (sicché il tempo della simulazione è di 20 unità in entrambi i casi).

Si usi il comando `pointplot3d` per rappresentare graficamente le soluzioni (si provi a ruotare le figure servendosi del mouse o dell'apposita opzione `orientation`), e si confrontino infine i risultati ottenuti.

**Problema 8.** Si riprenda l'esempio del problema precedente e si risolva il sistema per via numerica, con stato iniziale (300, 150) e passo 0.02, usando questa volta la funzione `dsolve` sia col metodo di Eulero diretto, sia col metodo (di *default*) `rkf45` (la versione di Fehlberg del metodo di Runge-Kutta del quarto-quinto ordine, su cui non indaghiamo).

I risultati possono essere visualizzati col comando `odeplot` (si provino anche qui le rotazioni); si confrontino queste figure tra loro e con l'analogia ottenuta in modo "artigianale" risolvendo il problema 7.

**Problema 9.** Si riprenda il sistema trattato nel problema 5, si risolva numericamente col metodo di Eulero a partire dallo stato (4, 2) e con diverse ampiezze  $h$  del passo, confrontando la soluzione (nel tempo) con quella riportata a p. 24.

**Problema 10.** Si riprenda il caso trattato nel problema 7, e vi si introduca una modifica sostanziale: al posto di  $\beta$  e di  $\delta$  si scriva  $\rho/(1 + \sigma \cdot x)$ . Occhio: il sistema cambia! Assumendo  $\rho = 0.01$  e  $\sigma = 0.001$ , discutere gli effetti di questa modifica.

Provare anche con diversi valori (positivi) di  $\rho$ ,  $\sigma$  e  $x(0)$ , e vedere che cosa succede. Si osservi che, così facendo, si è introdotto un "effetto di saturazione" nei termini di interazione (quelli relativi agli "scontri" tra volpi e conigli), causato da un elevato numero di conigli: quando questi abbondano, l'appetito delle volpi è presto saziato!

**Problema 11.** Molte altre modifiche e generalizzazioni sono state proposte per il modello (5), allo scopo di descrivere più accuratamente l'evoluzione di popolazioni che interagiscono in vari modi... (Si raccomanda una piccola ricerca!) In particolare, un aspetto trascurato da Volterra – sebbene gli fosse noto – è la saturazione delle prede, come già Verhulst aveva previsto nel suo modello di crescita (2). Per tenerne conto, basta aggiungere il termine  $-\alpha x^2/X$  al secondo membro della prima delle (5). Si risolva dapprima il sistema (5) con  $\alpha = 0.25$ ,  $\beta = 0.5$ ,  $\gamma = 0.125$  e  $\delta = 0.5$ , partendo dagli stati (0.5, 0.1) e (0.5, 0.5); poi si aggiunga il suddetto termine con  $X = 2$ , e si confrontino come sempre i risultati ottenuti, sia sul piano delle fasi sia nel tempo.

**Problema 12.** Si analizzi ancora una variante del modello prede-predatori:

$$dx/dt = \alpha x - \mu x^2 - \beta xy ; \quad dy/dt = \gamma y - \nu y^2 + \delta xy$$

riflettendo sul significato fisico dei coefficienti, assunti *tutti* positivi.

E se invece  $\delta$  fosse negativo (sicché l'interazione sarebbe svantaggiosa per entrambe le specie)? Si assumano tutti i coefficienti unitari e  $\delta = -1$ , e si studino i mutamenti.