

## I sistemi di Lotka-Volterra.

Il modello considerato nella sezione precedente può essere facilmente modificato per includere la *competizione* o l'*interazione* fra due o più specie di individui.

Consideriamo il caso di due popolazioni  $x$  e  $y$  di due diverse specie, i cui tassi netti di crescita possono dipendere anche dalla quantità di popolazione dell'altra specie, se esse competono per la stessa risorsa o se una specie (*prede*) serve come cibo per l'altra (*predatori*). Nello spirito del modello logistico, sono di nostro interesse le situazioni in cui i tassi di crescita dipendono linearmente dalle quantità di individui: tali modelli sono detti sistemi di Lotka-Volterra (Vito Volterra fu un matematico italiano, vissuto dal 1860 al 1940, tra i fondatori del *calcolo funzionale*, da lui applicato allo studio delle condizioni di equilibrio dei sistemi biologici).

Quando vi sono due specie che competono per una risorsa, il modello diviene:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = x(a - bx - cy) \\ \frac{dy}{dt} = y(d - ex - fy) \end{array} \right. \quad (4)$$

dove i sei coefficienti ( $a, b, c, d, e, f$ ) tipicamente sono positivi;  $a$  e  $d$  rappresentano i tassi netti di crescita quando le quantità di individui sono piccole,  $b$  e  $f$  le competizioni "intraspecie",  $c$  ed  $e$  le competizioni "interspecie".

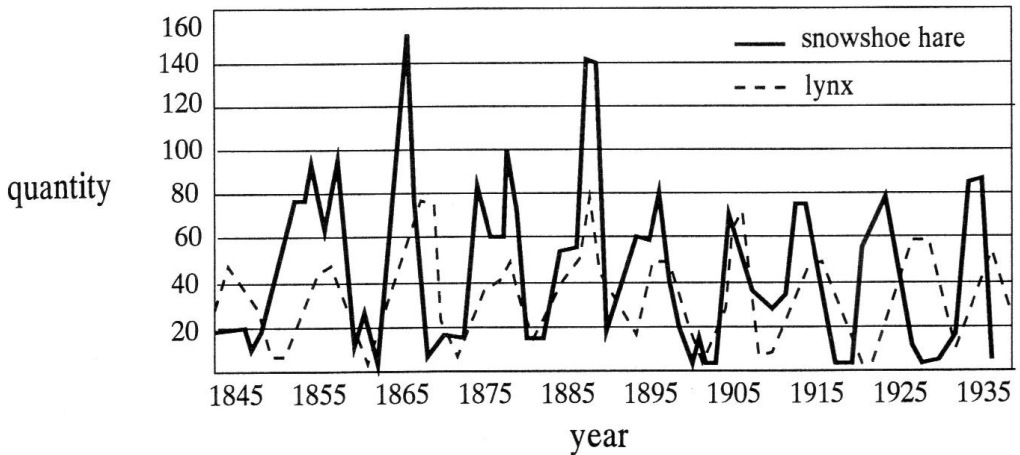
Come vedremo, in taluni regimi di parametri le due specie potranno coesistere stabilmente, in diversi casi una delle due specie condurrà l'altra all'estinzione.

Quando invece una delle due specie,  $x$ , costituisce una fonte di cibo per l'altra, è ragionevole supporre che se le prede sono scarse allora i predatori  $y$  moriranno l'uno dopo l'altro (cioè il tasso netto di natalità  $d$  diventi negativo); comunque le prede, che magari sono erbivore e possono contare su un'abbondante riserva di cibo, avranno un tasso netto di natalità,  $a$ , positivo. Trascurando le competizioni intraspecie, il modello si può allora così riscrivere:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = x(\alpha - \beta y) \\ \frac{dy}{dt} = y(-\gamma + \delta x) \end{array} \right. \quad (5)$$

dove, di nuovo, tutti i parametri sono positivi.

Le soluzioni di questo modello sono state confrontate con i dati (in figura) raccolti dai cacciatori di pelli della Hudsons Bay Company per le lepri americane (le prede  $x$ ) e le linci canadesi (i predatori  $y$ ) nell'arco di quasi un secolo, a partire dal 1845: si è constatato che queste popolazioni oscillano nel tempo (in sostanziale accordo col modello) con un periodo di circa un decennio – comunque il modello non prende in considerazione l'importante effetto dovuto ai cacciatori stessi!



Come per il caso monodimensionale, in generale l'analisi può partire dalla ricerca dei *punti di equilibrio*, nei quali entrambe le variabili di stato... in realtà non variano nel tempo: ciò significa che in tali punti del piano entrambe le funzioni  $P$  e  $Q$  del sistema (3) assumono valore nullo.

Un'*isoclina* è costituita dall'insieme dei punti del piano in cui la velocità di una delle variabili di stato si mantiene pari a una certa costante.

In particolare, per ottenere maggiori informazioni sugli equilibri è utile considerare le *isocline nulle* (*nullcline*, nei testi in inglese), ossia le curve sulle quali una singola componente della velocità si annulla:

$$N_x = \{(x, y) : P(x, y) = 0\}$$

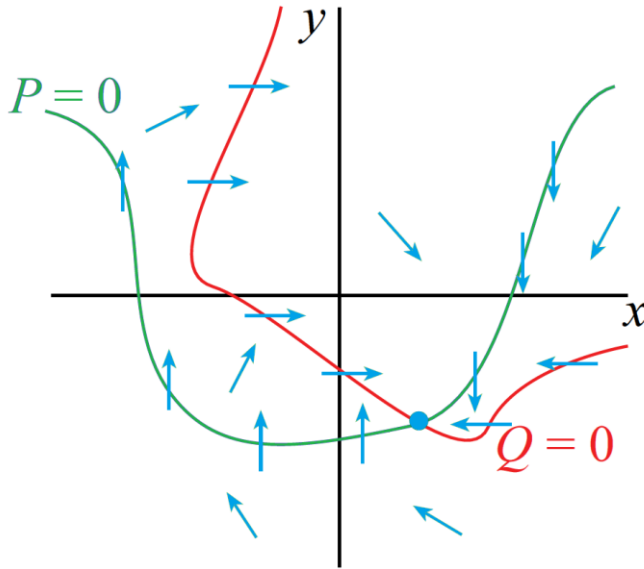
$$N_y = \{(x, y) : Q(x, y) = 0\}$$

Poiché ciascuno di questi insiemi di punti è definito da una singola equazione, in generale formerà una curva, o una collezione di curve, sul piano cartesiano.

Sull'insieme  $N_x$  la velocità è verticale (la sua componente lungo l'asse  $x$  è infatti 0), mentre sull'insieme  $N_y$  è orizzontale. Per definizione, gli equilibri  $S$  corrispondono dunque alle intersezioni delle isocline nulle, dove entrambe le componenti verticale e orizzontale della velocità si annullano:

$$S = N_x \cap N_y$$

All'interno di ciascuna regione del piano delimitata dalle isocline nulle o che si estende all'infinito, il vettore velocità sta in uno dei quattro quadranti, a seconda dei segni delle sue due componenti. Un esempio è mostrato nella figura che segue.



In questo diagramma (tratto dal libro *Differential Dynamical Systems*, di James D. Meiss della University of Colorado, Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, 2007, p. 15) sono delineate le due ipotetiche isocline nulle (in verde e in rosso), che si intersecano in un punto di equilibrio (in blu), e alcune frecce (pure in blu) che, *qualitativamente*, denotano il corrispondente campo vettoriale. (Si è detto “qualitativamente”, perché in figura la lunghezza delle frecce è costante, anziché proporzionale al modulo della velocità: di solito conviene far così quando interessa stabilire soltanto direzione e verso del vettore velocità, magari usando una certa gamma di colori per colorare le frecce a seconda del modulo della velocità.)

Nei sistemi di Lotka-Volterra, le variabili di stato  $x$  e  $y$  rappresentano popolazioni, e quindi non possono assumere valori negativi. Di conseguenza lo spazio delle fasi si riduce al primo quadrante, semiassi compresi: chiamiamolo  $M$ .

Nel caso del sistema (4), in cui – ricordiamo – i coefficienti sono tutti positivi, ciascuna isoclina nulla è costituita dall’unione di due linee:

$$N_x = \{x = 0\} \cup \left\{ y = \frac{1}{c}(a - bx) \right\}$$

$$N_y = \{y = 0\} \cup \left\{ y = \frac{1}{f}(d - ex) \right\}$$

Poiché  $N_x$  comprende l’asse  $y$  dove la velocità è verticale e  $N_y$  comprende l’asse  $x$  dove la velocità è orizzontale, nessuna *traiettoria* può attraversare gli assi; pertanto, le soluzioni che partono in  $M$  vi resteranno per sempre.

Per quanto riguarda gli equilibri, è importante notare che un punto di equilibrio corrisponde all’intersezione di una delle curve in  $N_x$  con una delle curve in  $N_y$ .

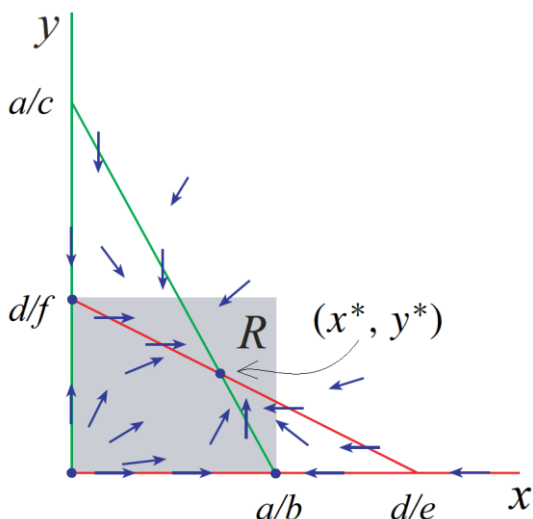
Ciò significa, ad esempio, che l'intersezione della linea  $\{(x, y) : x = 0\}$  con la linea  $\{(x, y) : y = (a - bx)/c\}$  non è un punto di equilibrio, poiché entrambe le linee appartengono a  $N_x$ .

Dal momento che abbiamo assunto i parametri tutti e sei positivi, ci sono sempre tre equilibri in  $M$ , e cioè i punti  $(0, 0)$ ,  $(a/b, 0)$ ,  $(0, d/f)$ . Il quarto equilibrio nel punto

$$(x^*, y^*) = \left( \frac{af - cd}{bf - ce}, \frac{bd - ae}{bf - ce} \right)$$

si trova all'interno di  $M$  quando i tre termini  $af - cd$ ,  $bd - ae$ ,  $bf - ce$  sono diversi da zero e hanno lo stesso segno (se i primi due sono positivi, allora lo è anche il terzo).

Nella successiva figura (*op. cit.*, p. 16) è schematizzato il campo vettoriale in uno di questi casi (ad esempio:  $a = 11$ ,  $b = 4$ ,  $c = 2$ ,  $d = 5$ ,  $e = 1$ ,  $f = 2$ , per cui i tre termini suddetti sono positivi,  $x^* = 2$  e  $y^* = 3/2$ ); pure qui le frecce indicano soltanto il verso.



Qui le isocline nulle dividono  $M$  in quattro regioni, in ciascuna delle quali il vettore velocità sta in un certo quadrante; ad esempio, all'interno del triangolo con vertici  $(0, a/c)$ ,  $(0, d/f)$  e  $(x^*, y^*)$ , il vettore velocità sta nel quarto quadrante, avendo componente orizzontale positiva e componente verticale negativa. Invece, nell'unica regione illimitata delle quattro, entrambe le componenti della velocità sono negative; in particolare, se  $x > a/b$  la componente orizzontale è negativa, sicché  $x$  decresce monotonicamente, e ciò implica che quando lo stato iniziale  $(x_0, y_0)$  ha ascissa  $x_0$  maggiore di  $a/b$  la soluzione si muoverà verso sinistra, e se  $y_0$  è positivo la soluzione prima o poi attraverserà la verticale  $x = a/b$ . Analoghe considerazioni se  $y > d/f$ .

Di conseguenza, tutte le traiettorie che partono nel rettangolo chiuso  $R$  vi resteranno; non solo: tutte le soluzioni con  $x_0 > 0$  e  $y_0 > 0$ , cioè che hanno origine all'interno di  $M$ , sono attratte dal punto di equilibrio stabile  $(x^*, y^*)$ .

Le soluzioni che partono sull'asse  $x$  positivo ( $x_0 > 0$  e  $y_0 = 0$ ) si muovono verso il punto  $(a/b, 0)$ , mentre quelle che partono sull'asse  $y$  positivo ( $x_0 = 0$  e  $y_0 > 0$ ) si muovono verso il punto  $(0, d/f)$ ; tuttavia questi due punti di equilibrio non sono stabili (si tratta di *punti sella*) poiché vicino ad essi, ma fuori dagli assi, le traiettorie sono attratte verso  $(x^*, y^*)$ .

Infine, il punto di equilibrio  $(0, 0)$  è anch'esso instabile: si tratta di una *sorgente* (o *repulsore*) poiché comunque vicino ad esso le traiettorie si muovono verso uno degli altri tre punti di equilibrio.

Un'ultima precisazione: in tutti i sistemi di cui abbiamo parlato, nessuna derivata di variabile di stato dipende esplicitamente dal tempo  $t$ ; si tratta infatti di sistemi cosiddetti *autonomi*. Ciò vuol dire, semplicemente, che il modello rappresentato dal sistema di equazioni differenziali non prevede alcuna influenza esterna, che ne possa modificare la struttura o i parametri. In altre parole, il campo vettoriale che definisce il sistema non varia nel tempo.

**Problema 4.** Ricostruire il quadro di stato (*phase portrait*) delineato nell'ultima figura vista, comprensivo del campo vettoriale su una adeguata griglia di punti e di alcune traiettorie a partire da stati iniziali opportunamente scelti.

**Problema 5.** Ripetere l'analisi per una diversa scelta di valori dei parametri:  $a = 3$ ,  $b = 1$ ,  $c = 2$ ,  $d = 2$ ,  $e = 1$ ,  $f = 1$ . Che cosa cambia?

Visualizzare anche gli andamenti nel tempo delle due variabili di stato a partire da alcuni stati iniziali.

**Problema 6.** Riprendere il problema precedente, analizzando altri tre casi:

- i)  $b = 1, c = 1$ ;
- ii)  $b = 2, c = 1$ ;
- iii)  $b = 2, c = 2$ .