

Scuola di Scienze
Dipartimento di Fisica e Astronomia
Corso di Laurea Magistrale in Fisica

**Stochastic Lotka-Volterra models: neutral and
niche theories for biosystems**

Relatore:
Prof. Armando Bazzani

Presentata da:
Stefano Sanchioni

Correlatore:
Prof. Giorgio Turchetti

Sommario

In questo lavoro di tesi sono stati studiati modelli stocastici per ecosistemi basati su equazioni di tipo Lotka-Volterra con componenti fluttuanti.

E' stato affrontato per primo il modello preda-predatore aggiungendo un rumore additivo, che simula una immigrazione fluttuante, ed è stata risolta l'equazione linearizzata attorno all'equilibrio.

Con una limitazione alla crescita delle prede e fluttuazioni sul tasso di natalità (rumore moltiplicativo) si è proposto poi un modello più completo di cui si può calcolare la distribuzione di probabilità all'equilibrio, anche per l'equazione linearizzata.

Nel caso deterministico si è fatto un confronto con dati raccolti sull'Isle Royale relativi ad alci e lupi.

Il secondo passo è stato quello di considerare specie in competizione, nell'ambito delle teorie di nicchia, e le fluttuazioni dovute alla scarsa numerosità in presenza di immigrazione, nell'ambito delle teorie neutrali.

La master equation è stata analizzata in dettaglio per una popolazione con crescita limitata e immigrazione sottolineando come la distribuzione di equilibrio dipenda dai parametri del modello e dalla numerosità N . Il passaggio da una distribuzione Gaussiana a quella di Pareto mostra come sia cruciale la scelta della forma della fluttuazione. La teoria di nicchia è stata sviluppata per due popolazioni a crescita limitata in competizione tra loro e con immigrazione, studiando gli equilibri, la loro stabilità e le biforcazioni nel caso deterministico. Si è anche indicato come formulare la master equation per combinare teoria neutrale e di nicchia in un unico modello, come proposto da Haegeman.

Si è infine delineato il caso più generale di N specie, composte sia da prede in competizione sia da predatori, presenti nello stesso ambiente. Si è studiato in dettaglio un ecosistema costituito da due prede e un predatore senza competizione tra le prede caratterizzando completamente gli equilibri e la loro natura.

Un confronto con dati empirici su microrganismi ha mostrato un ottimo accordo con le predizioni del modello, aprendo la possibilità per una sua estensione che includa la competizione tra le prede al fine di descrivere anche il comportamento caotico osservato sperimentalmente.

“Non vi è né felicità né infelicità in questo mondo,
è soltanto il paragone di uno stato ad un altro, ecco tutto [. . .].
Vivete dunque e siate felici, figli prediletti del mio cuore,
e non dimenticate mai che, fino al giorno in cui Iddio
si degnerà di svelare all’uomo l’avvenire,
tutta l’umana saggezza sarà riposta in queste due parole:
Aspettare e Sperare.”

Alexandre Dumas - *Il Conte di Montecristo*

Contents

Introduzione	1
1 Equazioni di Lotka-Volterra stocastiche	5
1.1 Equazione di Langevin	6
1.2 Il processo di Ornstein-Uhlenbeck	8
1.3 Le equazioni di Lotka-Volterra	12
1.3.1 Il caso deterministico	12
1.3.2 Equazione con rumore additivo	16
1.4 Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata	21
1.4.1 Equazione linearizzata con rumore additivo	22
1.4.2 Equazione esatta con rumore moltiplicativo	28
1.4.3 Equazione con rumore moltiplicativo linearizzata	31
1.5 Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale	33
2 Teoria Neutrale. Master equation logistica con immigrazione	39
2.1 La master equation	40
2.1.1 Limite del continuo	41
2.1.2 Soluzioni di equilibrio	43
2.2 Modello logistico con immigrazione	44
2.2.1 Soluzioni di equilibrio	47
3 Teoria della nicchia. Equazione di Lotka-Volterra con competizione	51
3.1 Modello di popolazioni in competizione	52
3.2 Equilibrio e biforcazioni per due popolazioni con immigrazione	54
3.3 Fluttuazioni di popolazione e master equation	58
3.4 Cenno al lavoro di Haegeman e Loreau per N popolazioni	65
4 Equazione di Lotka-Volterra con competizione e predazione	67
4.1 Modello generale per N popolazioni	67
4.2 Formulazione del modello per due prede e un predatore	69
4.2.1 Crescita illimitata	69
4.2.2 Crescita limitata	74
4.3 Confronto con i dati Microbial Food Web (Nature)	83

CONTENTS

Sviluppi e conclusioni	86
Bibliografia	88

Introduzione

L'ecologia, avendo una natura che ben si presta all'interdisciplinarietà, ha spesso tratto vantaggio dall'utilizzo di nozioni e metodi che sono invece tipici della matematica, della fisica e della chimica. Per quanto inusuale possa sembrare, esse hanno contribuito enormemente allo sviluppo di temi cari all'ecologia quale la dinamica delle popolazioni, i cui padri sono il chimico-fisico statunitense Alfred J. Lotka (1880-1949) e il fisico e matematico italiano Vito Volterra (1860-1940).



(a) *Alfred J. Lotka.*



(b) *Vito Volterra.*

Essi lavorarono negli stessi anni, ma in maniera indipendente, a quelle che sono passate alla storia proprio con il nome di equazioni di Lotka-Volterra, descriventi le interazioni fra una preda e il suo predatore.

Per la formulazione delle sue teorie Lotka fu influenzato dagli scambi con il biostatistico Raymond Pearl della John Hopkins University, il quale pose all'attenzione del fisico un problema concernente l'interazione fra una pianta di una certa varietà e un dato erbivoro. Egli arrivò alla conclusione che tale interazione trovava la sua realizzazione in continue oscillazioni periodiche, come illustrò magistralmente nel suo *Elements of physical biology* del 1925 ([1]).

L'anno successivo, nel 1926, Volterra pubblicò una breve dissertazione sui sistemi del tipo preda-predatore in cui veniva proposto esattamente lo stesso set di equazioni di Lotka ([2]). L'ispirazione gli fu data dallo zoologo Umberto D'Ancona, il quale aveva osservato un consistente aumento di pesci selaci (pesci predatori) e aveva ipotizzato che ciò fosse legato alla diminuzione dell'attività di pesca causata dalla guerra navale nell'Adriatico durante il primo conflitto mondiale. Secondo l'ipotesi di D'Ancona, la pesca perturbava l'equilibrio naturale tra le specie così che la guerra, con la conseguente sospensione della pesca, aveva ristabilito un nuovo ordine naturale a favore dei pesci predatori.

Il modello formulato da Lotka e Volterra è da molti considerato come il vero punto d'inizio di tutta una serie di studi che prevedono un massiccio uso dello strumento matematico per indagare le dinamiche degli ecosistemi ([3]). Nel corso dei decenni esso è stato più volte rielaborato, ad esempio per includere crescita logistica, tassi di raccolta delle prede in differenti habitat, ritardi nel trovare le prede, immigrazione e tanto altro ancora.

E' allora doveroso citare i modelli di Rosenzweig - McArthur e di Arditi - Ginzburg, che come altri sono stati suggeriti dai dati sperimentali e sviluppati proprio per cercare di

CONTENTS

interpretare queste osservazioni. I datasets più citati in letteratura sono senz'ombra di dubbio quello di linci e lepri dell'Alaska, e il sistema lupi-alcicorni dell'Isle Royale, sempre negli Stati Uniti, che per le loro caratteristiche sono considerati un laboratorio quasi perfetto dove testare modelli di dinamica delle popolazioni come quello di Lotka-Volterra. Purtroppo però questa è una tipologia di dati difficilmente abbondante e reperibile, se messa a confronto con altre branche della scienza. La ragione principale va cercata nei lunghi tempi di osservazione, essendo richiesti anche decenni per raccogliere tutte le informazioni necessarie al fine di avere un buon riscontro con la teoria.

Tuttavia gli ultimi anni sembrano essere in controtendenza, grazie al proliferare di dati provenienti dal mondo dei microrganismi. I vantaggi sono indiscutibili: l'esperimento può comodamente avvenire in laboratorio in qualsiasi momento dell'anno, in un ambiente controllato e ridotto, senza che sia necessario aspettare climi appropriati per fare osservazioni ad esempio in mari e foreste. Inoltre i tempi sono drasticamente più corti (qualche mese nei casi peggiori) grazie alla altissima velocità di riproduzione dei microrganismi, non paragonabile a quella di certi mammiferi.

Un'altra importante novità degli ultimi anni ha invece carattere più teorico; i modelli sopra citati hanno una natura intrinsecamente deterministica ma per meglio rappresentare la realtà sono stati modificati incorporandovi fluttuazioni casuali. Al principio i ricercatori erano più che altro interessati alle conseguenze dinamiche delle interazioni fra le specie, ignorando del tutto la variabilità ambientale, da cui invece sono affette le popolazioni. Questo rumore è tanto più incisivo quanto più l'ecosistema è povero, mentre nel caso di larghe popolazioni comincia ad essere trascurabile.

Molti articoli hanno investigato il problema da più punti di vista: Oksendal ([4]) ha discusso l'idea di inserire le fluttuazioni all'interno dei coefficienti delle equazioni differenziali, Mandal e Banerjee ([5]) si sono soffermati sui possibili scenari che emergono aggiungendo un rumore additivo e moltiplicativo direttamente alle equazioni dinamiche, come fatto anche da Baishya e Chakrabarti ([6]) e da Addison ([7]).

Sarebbe riduttivo limitare l'importanza delle equazioni di Lotka-Volterra a quanto citato fin qui, dal momento che esse sono state anche fra gli elementi portanti delle successive teorie sull'ecologia della comunità, che aspirano a descrivere le forze che strutturano le biocenosi.

Secondo le teorie classiche le dinamiche di queste comunità sono spiegabili in termini di nicchie ecologiche ([8]-[9]) con il modello preda-predatore a fornirne un conveniente framework matematico ([10]).

Un approccio alternativo è basato invece sulla teoria neutrale della biodiversità, la quale è la prima a introdurre il discorso legato alla stocasticità come regolatrice della struttura della comunità ([11]-[12]-[13]).

Oggi si tende ad accettare il fatto che queste due teorie, seppur in competizione, non siano in totale antitesi ([14]-[15]-[16]-[17]), ma sono stati fatti anzi molteplici tentativi di collegarle considerando ad esempio la competizione intra- e/o inter-specifica fra le specie ([18]-[19]-[20]).

La ricerca tuttavia è molto attiva anche su un altro fronte, quello del cosiddetto ecological network, che utilizza le metodologie proprie della teoria delle reti per studiare le

CONTENTS

interazioni biotiche in un ecosistema. Ogni specie è qui rappresentata da un nodo che si connette ad altri in un modo dipendente dal tipo di interazione (competitiva, mutualistica, ...) fino a formare l'intera rete delle relazioni presenti nell'ecosistema. Una struttura del genere ha svariate proprietà (clustering, grado, nestedness, ...) che sono principalmente adoperate per investigare la stabilità del network. Ad esempio è stato osservato che più la comunità è popolata e maggiore è la probabilità di arrivare a situazioni di forte instabilità ([21], [22], [23]).

Il modello preda-predatore trova applicazione non solo all'interno della sfera ecologica ma, ad esempio, anche in economia a partire dagli anni '60, quando Richard Goodwin si dedicò alla ricerca di una spiegazione per i movimenti ciclici delle economie capitalistiche ([24]). Quanto proposto da Lotka e Volterra infatti, prevedendo un andamento ciclico e incorporando il concetto di competizione, si presentava adatto a descrivere fenomeni quali l'andamento della disoccupazione e dei salari.

Contemporaneamente, il premio Nobel Paul Samuelson propose un modello alternativo, a sua volta basato sulle equazioni di Lotka-Volterra, in grado di spiegare l'andamento ricorrente dei fenomeni economici ([25]).

E ancora sono da segnalare applicazioni nel mondo della finanza per quanto riguarda i mercati azionari ([26]) o a problematiche di carattere sociologico in ambito urbano ([27]). Questa panoramica, seppur ricca e articolata, non rende comunque il giusto merito al grande contributo che Alfred Lotka e Vito Volterra diedero ai vari ambiti delle scienze naturali, economiche e sociali che, a quasi un secolo dalla formulazione delle celebri equazioni, continuano non solo a trarre da esse semplice ispirazione, ma sono a tutti gli effetti un punto di riferimento incrollabile.

Questa tesi di laurea, oltre che per il suo fine scientifico, vuole anche essere un sentito omaggio a queste due personalità per il lavoro svolto sul tema e in generale per i grandi contributi che diedero nelle rispettive aree di interesse, purtroppo spesso dimenticati.

Il lavoro si sviluppa su quattro capitoli

- Capitolo I: dopo una prima introduzione ai processi stocastici, con particolare attenzione a quello di Ornstein-Uhlenbeck, si passa alla descrizione delle equazioni di Lotka-Volterra nella loro formulazione deterministica più conosciuta. Il punto di svolta è stato l'inserimento di un rumore additivo (interpretabile come una immigrazione fluttuante) e, attraverso un opportuno cambio di variabili, essere arrivati a descrivere il sistema come un oscillatore stocastico, del quale sono state studiate le proprietà corroborate da simulazioni numeriche in Python. La stessa cosa è stata fatta per una versione con crescita limitata del modello preda-predatore, analizzata anche nel caso in cui il rumore è moltiplicativo (questa volta spiegabile come una fluttuazione sul tasso di natalità delle prede). A chiusura del capitolo viene proposto un confronto fra il modello deterministico e l'ecosistema dell'Isle Royale, in cui sono stati cercati numericamente i parametri delle equazioni che meglio si adattano ai dati raccolti.
- Capitolo II: vengono esposti i principi della teoria neutrale, che si serve della master equation come strumento matematico privilegiato e di cui si presentano le proprietà

CONTENTS

generali. Nel presente caso si è cercato di applicarla all'equazione logistica con immigrazione per una singola popolazione, con particolare attenzione allo studio degli equilibri.

- Capitolo III: è qui presentata la teoria della nicchia, di cui le equazioni di Lotka-Volterra sono un modello. Particolare attenzione è stata prestata al caso con due popolazioni in competizione soggette a crescita limitata e immigrazione; ne sono stati studiati gli equilibri da cui è risultata la presenza di biforcazioni. Nella seconda parte del capitolo è stato esteso il discorso della master equation al caso con due popolazioni, per poi accennare al lavoro di Haegeman e Loreau ([18]) che tenta di unire la teoria della nicchia e quella neutrale.
- Capitolo IV: dopo la generalizzazione del modello preda-predatore nel caso in cui le specie presenti nell'ecosistema sono N , è stata effettuata un'analisi dettagliata per tre popolazioni (due prede e un predatore) con crescita illimitata o limitata ma solo per le prede. A chiusura del capitolo si è cercato di fare un confronto qualitativo fra il modello in questione e dati sperimentali relativi agli andamenti temporali di tre microrganismi batterici che convivono nello stesso ambiente. Una estensione di questo modello che includa la competizione tra le prede potrebbe presentare una sequenza di biforcazioni suscettibile di condurre ad un attrattore caotico, osservato in altri modelli a tre popolazioni, consentendo di descrivere tutti i regimi presenti nei dati sperimentali del microbial food network.

Chapter 1

Equazioni di Lotka-Volterra stocastiche

Accade molto frequentemente che nella ricerca scientifica, ingegneristica e finanziaria si debba rinunciare ad una conoscenza deterministica e assoluta del sistema oggetto di indagine.

Per la corretta descrizione di un evento reale non sempre infatti è sufficiente risolvere le ordinarie equazioni differenziali che ricostruiscono, fissate le condizioni iniziali, l'evoluzione del sistema in modo univoco, ma è necessario tenere conto di una componente di casualità che entra in gioco in tali equazioni (ora dette stocastiche) alterando le carte in tavola.

Si parla così di processo stocastico come l'insieme delle possibili realizzazioni di una grandezza che varia nel tempo in modo casuale e con proprietà statistiche ben precise.

In particolare, osservando diverse realizzazioni ad un medesimo istante di tempo \hat{t} , ricavate da prove ripetute, si ottiene una variabile aleatoria $X(\hat{t})$ che comprende i diversi valori che il processo può assumere in quell'istante. Di questi è interessante calcolare il valor medio, in quanto è il più probabile per il processo, e la relativa varianza la quale invece fornisce un'utile indicazione sull'entità delle fluttuazioni.

E' bene confrontare queste proprietà statistiche, risultanti dalle simulazioni, con le rispettive teoriche, ricavabili invece dalla densità di probabilità $\rho(x, t)$ che il sistema si trovi in x al tempo t , e che soddisfa l'equazione di continuità di Fokker-Planck.

Nel caso più generale, in cui il sistema è descritto da un set di N macrovariabili x_i e in cui compaiono un termine di deriva $D^1(\vec{x}, t)$ e uno di diffusione $D^2(\vec{x}, t)$ dovuto alle fluttuazioni stocastiche, l'equazione di Fokker-Planck assume la forma ([28])

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = - \sum_{i=1}^N \frac{\partial}{\partial x_i} \left[D_i^1(x_1, \dots, x_N) \rho \right] + \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} \left[D_{ij}^2(x_1, \dots, x_N) \rho \right] \quad (1.1)$$

Tutte queste considerazioni sono perfettamente applicabili anche alla sfera biologica, dove il sistema sottoposto ad eventi casuali può essere ad esempio un ecosistema in cui convivono varie specie animali, o ancor più semplicemente piccolissimi volumi contenenti una o più popolazioni batteriche. In sintesi, in qualunque spazio dove entità biologiche

1.1. Equazione di Langevin

possano crescere e morire secondo certi ritmi scanditi da competizione o cooperazione, e matematicamente modellizzati da equazioni come quelle di Lotka-Volterra.

In questo capitolo ne viene proposta una trattazione, in chiave sia deterministica sia stocastica, relativa al caso forse più diffuso e studiato di due popolazioni, non prima di averne fornito il background teorico che passa per l'equazione di Langevin e il processo di Ornstein-Uhlenbeck.

Completa il quadro un'applicazione del modello preda-predatore a dati reali provenienti dall'isola americana di Isle Royale, dove le due specie in questione sono alci e lupi osservati per un arco di tempo lungo oltre cinquant'anni.

1.1 Equazione di Langevin

L'equazione differenziale stocastica più generale è quella di Langevin, che si ottiene aggiungendo al campo vettoriale $\Phi(x)$, che produce l'evoluzione nello spazio della fasi, una componente fluttuante $\xi(t)$ di ampiezza ϵ e chiamata rumore bianco ([29]-[30])

$$\frac{dx}{dt} = \Phi(x) + \epsilon\xi(t) \quad (\epsilon > 0) \quad (1.2)$$

In particolare $\xi(t)$ è una variabile aleatoria che segue una qualsiasi distribuzione con

$$\langle \xi(t) \rangle = 0 \quad \langle \xi(t)\xi(t') \rangle = \delta(t - t') \quad (1.3)$$

e il cui integrale prende il nome di rumore di Wiener

$$w(t) = \int_0^t \xi(s) ds \quad (1.4)$$

Da (1.3) è immediato che

$$\langle w(t) \rangle = 0 \quad \langle w(t)w(t') \rangle = \min(t - t') \quad (1.5)$$

mentre per la varianza

$$\sigma_{w(t)}^2 = t \quad (1.6)$$

L'equazione (1.2) può così essere scritta anche in forma integrale

$$x(t) = x_0 + \int_0^t \Phi(x(s)) ds + \epsilon w(t) \quad (1.7)$$

approssimabile considerandone l'evoluzione su intervalli di tempo successivi di lunghezza Δt

$$x(t) = x(t - \Delta t) + \int_{t-\Delta t}^t \Phi(x(s)) ds + \epsilon(w(t) - w(t - \Delta t)) \quad (1.8)$$

Dal punto di vista numerico è possibile costruire la successione x_k che approssima $x(t_k)$, dove $t_k = k\Delta t$, servendosi di uno schema di Eulero del prim'ordine

$$x_k = x_{k-1} + \Delta t \Phi(x_{k-1}) + \epsilon \sqrt{\Delta t} \xi_k \quad (1.9)$$

1.1. Equazione di Langevin

Per studiare le proprietà statistiche del fenomeno si genera un numero N sufficientemente grande di traiettorie differenti ma con la stessa condizione iniziale, formate ognuna da k punti in quanto approssimano la soluzione fino al tempo $t = k\Delta t$. Infatti tramite queste traiettorie si possono calcolare medie e in generale studiare la funzione di distribuzione $\rho(x, t)$ obbediente all'equazione di Fokker-Planck (1.1) che nel caso unidimensionale si riduce a

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}(\rho \Phi(x)) = \frac{\epsilon^2}{2} \frac{\partial^2 \rho}{\partial x^2} \quad (1.10)$$

Il membro di destra è il termine diffusivo dovuto alla presenza del rumore bianco, che descrive le fluttuazioni stocastiche del campo aventi ampiezza ϵ . Quando questo termine si spegne, cioè $\epsilon = 0$, l'equazione di Fokker-Planck diventa una semplice equazione di continuità.

E' interessante focalizzarsi sulle più semplici equazioni stocastiche, quelle lineari

$$\frac{dx}{dt} = \alpha(t)x + \epsilon\beta(t)\xi(t) \quad (1.11)$$

con soluzione

$$x(t) = x_0 e^{\int_0^t \alpha(u) du} + \epsilon \int_0^t e^{\int_s^t \alpha(u) du} \beta(s) \xi(s) ds \quad (1.12)$$

Il primo termine del membro di destra non è nient'altro che il valor medio al tempo t

$$\langle x(t) \rangle = x_0 e^{\int_0^t \alpha(u) du} \quad (1.13)$$

mentre il secondo è un termine fluttuante dovuto alla presenza del rumore bianco

$$\chi(t) = \int_0^t e^{\int_s^t \alpha(u) du} \beta(s) \xi(s) ds = \int_0^t K(t, s) \xi(s) ds \quad (1.14)$$

con

$$K(t, s) = e^{\int_s^t \alpha(u) du} \beta(s) \quad (1.15)$$

così che la soluzione si può riscrivere come

$$x(t) = \langle x(t) \rangle + \epsilon \chi(t) \quad (1.16)$$

Ora, la parte fluttuante $\chi(t)$ ha una distribuzione di probabilità $\rho(\chi, t)$ gaussiana

$$\rho(\chi, t) = \frac{\exp\left(-\frac{\chi^2}{2\sigma_\chi^2(t)}\right)}{\sqrt{2\pi\sigma_\chi^2(t)}} \quad \sigma_\chi^2(t) = \int_0^t K^2(t, s) ds \quad (1.17)$$

e di conseguenza anche la distribuzione per la x è gaussiana

$$\rho(x, t) = \frac{\exp\left(-\frac{(x - \langle x(t) \rangle)^2}{2\sigma^2(t)}\right)}{\sqrt{2\pi\sigma^2(t)}} \quad \sigma^2(t) = \epsilon^2 \int_0^t K^2(t, s) ds \quad (1.18)$$

1.2. Il processo di Ornstein-Uhlenbeck

1.2 Il processo di Ornstein-Uhlenbeck

L'equazione stocastica lineare più semplice è forse quella che descrive il processo di Ornstein-Uhlenbeck, così chiamato in onore dei fisici Leonard Ornstein e George Eugene Uhlenbeck

$$\frac{dx}{dt} = -\alpha x + \epsilon \xi(t) \quad (1.19)$$

dove, riprendendo l'equazione (1.11), è stato posto

$$\alpha(t) = -\alpha = \text{cost} \quad \beta(t) = 1 \quad (1.20)$$

La soluzione (1.12) corrispondente è data da

$$x(t) = x_0 e^{-\alpha t} + \epsilon \int_0^t e^{-\alpha(t-s)} \xi(s) ds \quad (1.21)$$

da cui, in base alle equazioni (1.13), (1.15) e (1.18) si ricavano

$$\langle x(t) \rangle = x_0 e^{-\alpha t} \quad (1.22)$$

$$K(t, s) = e^{-\alpha(t-s)} \quad (1.23)$$

$$\sigma^2(t) = \epsilon^2 \frac{(1 - e^{-2\alpha t})}{2\alpha} \quad (1.24)$$

con il valor medio dato da un esponenziale decrescente e la varianza che segue una legge temporale ben precisa, assumendo rapidamente valori sempre più grandi all'aumentare di t .

Per $\alpha \rightarrow 0$ si vede che $x(t) \rightarrow x_0 + \epsilon w(t)$ e $\sigma^2(t) \rightarrow \epsilon^2 t$, mentre per $t \rightarrow \infty$ la varianza assume un valore costante

$$\sigma_\infty^2 = \frac{\epsilon^2}{2\alpha} \quad (1.25)$$

E' stata realizzata una simulazione numerica in Python di più processi di Ornstein-Uhlenbeck (Fig.1.1), ognuno con un diverso valore di ϵ e di rumore bianco (per meglio capire come e quanto essi intervengano sul sistema) ma tutti partendo dallo stesso punto iniziale x_0 .

Lo schema di Eulero (1.9) adattato al presente caso ha permesso di costruire la successione

$$x_k = x_{k-1} - \alpha x_{k-1} \Delta t + \epsilon \xi_k \sqrt{\Delta t} \quad (1.26)$$

dove si è scelto di estrarre la variabile random ξ da distribuzioni gaussiane di media nulla e varianza unitaria.

1.2. Il processo di Ornstein-Uhlenbeck

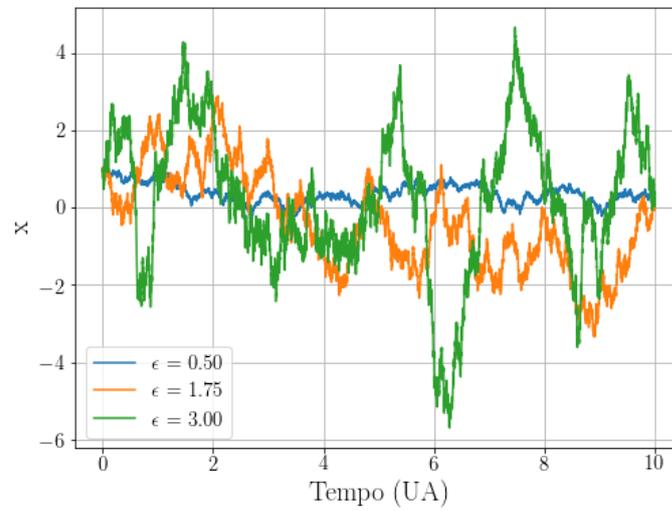


Figure 1.1: Tre differenti processi di Ornstein-Uhlenbeck simulati: $\epsilon = 0.5$ (blu), $\epsilon = 1.75$ (arancione), $\epsilon = 3$ (verde).

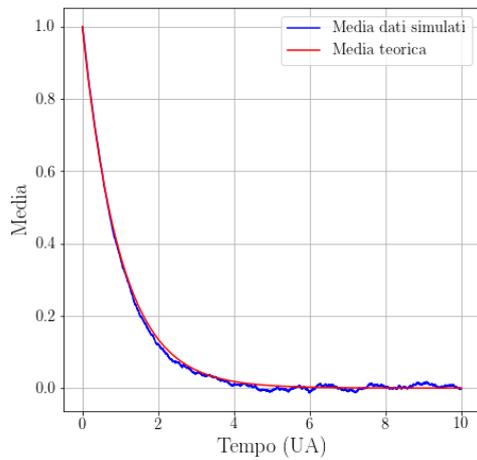
Per questa e per le successive simulazioni del processo alcuni parametri sono stati impostati sempre agli stessi valori

α	Δt	x_0
1	0.001	1

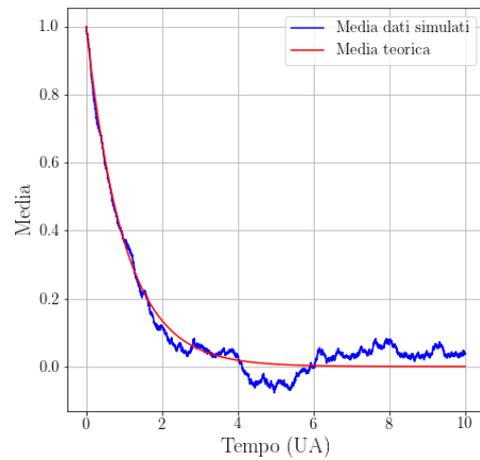
Tab.1: Valori dei parametri utilizzati nelle varie simulazioni relative al processo di Ornstein-Uhlenbeck.

In seguito è stato verificato che gli andamenti nel tempo di media e varianza dell'algoritmo fossero compatibili con i valori teorici (1.22) e (1.24), tramite due gruppi da 50000 realizzazioni ciascuno. Nelle due simulazioni è stato variato il parametro ϵ per vedere quanto l'ampiezza del rumore potesse incidere (Fig.1.2-1.3).

1.2. Il processo di Ornstein-Uhlenbeck

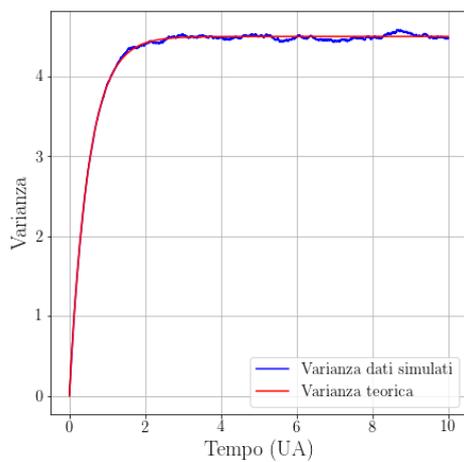


(a) Confronto per $\epsilon = 3$.

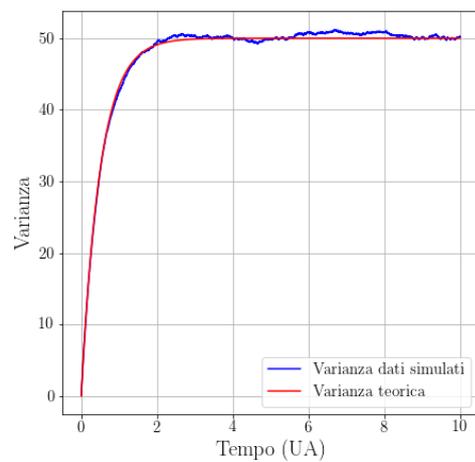


(b) Confronto per $\epsilon = 10$.

Figure 1.2: Confronto fra media dei dati simulati e valore di aspettazione teorico per due differenti valori di ϵ .



(a) Confronto per $\epsilon = 3$.



(b) Confronto per $\epsilon = 10$.

Figure 1.3: Confronto fra varianza dei dati simulati e varianza teorica per due differenti valori di ϵ .

Un primo commento possibile riguarda il fatto che nell'andamento temporale del valor medio (che risulta effettivamente essere un esponenziale decrescente) il rumore gioca un ruolo tutt'altro che trascurabile, mentre fa sentire meno il suo peso nella varianza, dove invece il discostamento dalla stima teorica è all'incirca della stessa entità per entrambi i

1.2. Il processo di Ornstein-Uhlenbeck

valori di ϵ . Inoltre, è possibile verificare dai grafici come dopo un tempo sufficientemente lungo (per la natura dell'esponenziale) la varianza raggiunga il valore σ_∞^2 dell'equazione (1.25).

Un'ulteriore dimostrazione condotta è quella sulla distribuzione di probabilità. Ci si aspetta infatti che il processo segua la PDF gaussiana

$$\rho(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2(t)}} e^{-\frac{(x-\langle x(t) \rangle)^2}{2\sigma^2(t)}} \quad (1.27)$$

A tal proposito è stata realizzata una simulazione con 10000 generazioni (Fig.1.4) che verificasse che la densità di probabilità dei bins dell'istogramma dei dati generati fosse confrontabile con quella teorica (1.27), per due tempi scelti arbitrariamente, uno all'inizio e l'altro alla fine dell'intervallo temporale considerato. Osservando il grafico è chiaro come i risultati sono ampiamente concordi con le previsioni in entrambi gli istanti; in particolare per $t = 10$ si osserva uno spostamento del centro della campana verso $x = 0$ con relativo allargamento della curva, come stabilito dall'equazione (1.24).

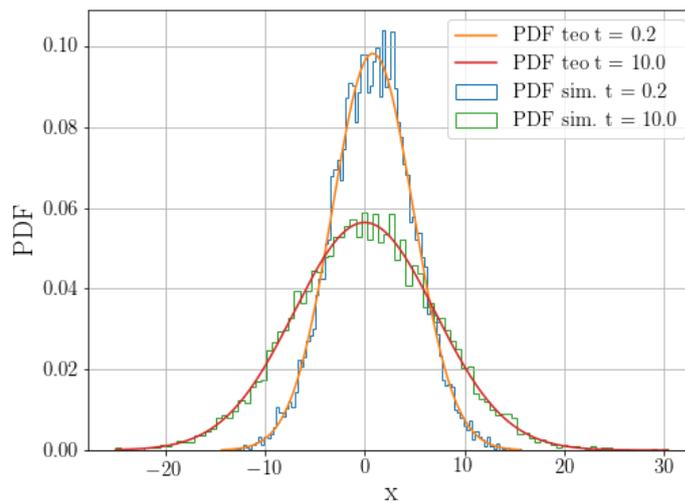


Figure 1.4: Confronto fra la PDF teorica e la distribuzione dei dati simulati per due differenti istanti di tempo, $t = 0.2$ (istogramma blu e linea gialla) e $t = 10.0$ (istogramma verde e linea rossa), con $\epsilon = 10$.

1.3 Le equazioni di Lotka-Volterra

Aumentando la dimensionalità del problema, un celebre modello che ben si adatta ad una trattazione in chiave stocastica è quello preda-predatore, descritto da un sistema di equazioni differenziali non lineari del primo ordine in grado di tracciare la dinamica di un ecosistema in cui interagiscono soltanto due specie animali: una delle due come predatore, l'altra come la sua preda.

Questa modellizzazione è stata proposta indipendentemente da Alfred J. Lotka nel 1925 e Vito Volterra nel 1926.

1.3.1 Il caso deterministico

Siano $x(t)$ il numero delle prede e $y(t)$ il numero dei predatori, entrambi al tempo t . Supponendo che le risorse per le prede siano infinite, così da far aumentare il loro numero illimitatamente in assenza di predatori, l'evoluzione temporale delle due specie è definita dal seguente sistema di Volterra

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(t) - \gamma x(t)y(t) = x(t)[\alpha - \gamma y(t)] \quad \alpha, \gamma > 0 \quad (1.28a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y(t) + \delta x(t)y(t) = y(t)[- \beta + \delta x(t)] \quad \beta, \delta > 0 \quad (1.28b)$$

$$x(0) = x_0, \quad y(0) = y_0 \quad (1.28c)$$

L'idea della formula (1.28a) è che se il tasso di crescita delle prede α (differenza fra il tasso di nascita e quello per morte naturale) è inferiore a quante ne vengono mangiate si ha un calo per tale specie, viceversa un aumento. Infatti γ è il tasso di predazione, ossia la frazione di tutti i possibili incontri che risultano efficaci, portando alla morte della preda.

Al contrario l'equazione (1.28b) mostra come il numero di predatori cresce in modo proporzionale all'abbondanza di cibo (cioè $x(t)$) e al numero di predatori stesso (δ è il tasso di conversione che specifica quanti nuovi predatori nascono dopo ogni incontro efficace); β rappresenta invece il loro tasso per morte naturale.

Ad esempio è possibile fissare i seguenti valori per i parametri e le popolazioni iniziali

α	γ	β	δ	x_0	y_0
1	0.1	1	0.05	10	5

Tab.2: Valori dei parametri utilizzati nelle varie simulazioni relative al modello preda-predatore. per ottenere l'andamento mostrato in figura (1.5)

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra

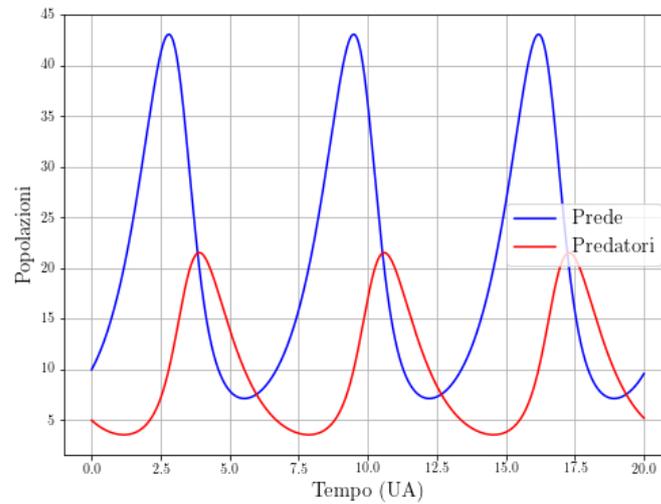


Figure 1.5: Andamento delle popolazioni di prede e predatori in funzione del tempo.

Il sistema è stato simulato in Python usando un integratore di Runge-Kutta del quarto ordine, con passo di integrazione costante $h = 0.002$.

Quando il livello di entrambe le popolazioni rimane costante si ha una situazione di equilibrio:

$$x(t) = x_k = \text{cost} \quad y(t) = y_k = \text{cost} \quad \forall t$$

Risolviendo il sistema

$$\frac{dx}{dt} = x(t)[\alpha - \gamma y(t)] = 0 \quad (1.29a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(t)[- \beta + \delta x(t)] = 0 \quad (1.29b)$$

si trovano due coppie di soluzioni:

$$(x_k, y_k) = (0, 0) \quad (1.30)$$

$$(x_k, y_k) = \left(\frac{\beta}{\delta}, \frac{\alpha}{\gamma} \right) \quad (1.31)$$

La prima corrisponde all'estinzione di entrambe le specie: se le due popolazioni hanno 0 individui ad un generico tempo t allora continueranno ad averne 0 in ogni istante successivo. La seconda soluzione invece rappresenta la situazione in cui i predatori incontrano e mangiano, nell'unità di tempo, un numero di prede esattamente uguale a quelle che nascono.

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra

La stabilità dei punti di equilibrio può essere determinata linearizzando il sistema attraverso l'utilizzo delle derivate parziali. La matrice Jacobiana del modello preda-predatore è

$$J(x, y) = \begin{pmatrix} \alpha - \gamma y & -\gamma x \\ \delta y & -\beta + \delta x \end{pmatrix} \quad (1.32)$$

che, per i due punti di equilibrio, diventa

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\beta \end{pmatrix} \quad (1.33)$$

$$J\left(\frac{\beta}{\delta}, \frac{\alpha}{\gamma}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\gamma} & 0 \end{pmatrix} \quad (1.34)$$

Gli autovalori della matrice (1.33) sono gli elementi sulla diagonale, cioè $\lambda_1 = \alpha$ e $\lambda_2 = -\beta$. Dato che α e β sono due quantità positive i segni dei due autovalori sono sempre diversi, dunque il punto di equilibrio nell'origine è un punto di sella.

Se fosse un punto di equilibrio stabile, valori di popolazione diversi da zero potrebbero essere attratti da esso, e perciò la dinamica del sistema porterebbe all'estinzione di entrambe le specie per molti valori iniziali delle popolazioni. Dal momento che il punto è di sella, l'equilibrio è instabile e l'estinzione di entrambe le specie è quindi difficile: può accadere solo se le prede vengono estinte completamente in modo artificiale, provocando la morte dei predatori a causa della mancanza di cibo. Se invece fossero i predatori ad estinguersi, la popolazione delle prede crescerebbe senza limite.

Gli autovalori della matrice (1.34) sono invece $\lambda_1 = i\sqrt{\alpha\beta}$ e $\lambda_2 = -i\sqrt{\alpha\beta}$. Dato che essi sono entrambi complessi con parte reale uguale a zero, il punto è di equilibrio stabile, con il livello delle prede e dei predatori ciclico ed oscillante attorno a questo punto fisso. Il periodo di tali oscillazioni è dato da

$$T = \frac{2\pi}{|\lambda_{1,2}|} \quad (1.35)$$

e, se si considerano sempre gli stessi parametri, nel presente caso si ottiene $T \simeq 6.28$ (un riscontro è dato osservando gli intervalli di tempo in cui si ripresentano i picchi della figura (1.5)).

Ora, moltiplicando l'equazione (1.28a) per $\frac{\beta - \delta x}{x}$ e la (1.28b) per $\frac{\alpha - \gamma y}{y}$ è facile dimostrare che eguagliandole si ottiene

$$\frac{d}{dt}(\beta \log x - \delta x + \alpha \log y - \gamma y) = \frac{dH}{dt} = 0 \quad (1.36)$$

La funzione

$$H = -\delta x - \gamma y + \beta \log x + \alpha \log y \quad (1.37)$$

è un integrale primo del moto sulle cui curve di livello giacciono tutte le traiettorie chiuse del sistema.

Dal momento che

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dx} = -\delta + \frac{\beta}{x} = 0 &\iff x = \frac{\beta}{\delta} \\ \frac{dH}{dy} = -\gamma + \frac{\alpha}{y} = 0 &\iff y = \frac{\alpha}{\gamma} \end{aligned}$$

e che

$$\begin{aligned} \frac{d^2 H}{dx^2} &= -\frac{\beta}{x^2} \Big|_{x=\frac{\beta}{\delta}} < 0 \\ \frac{d^2 H}{dy^2} &= -\frac{\alpha}{y^2} \Big|_{y=\frac{\alpha}{\gamma}} < 0 \end{aligned}$$

il punto di equilibrio stabile (1.31) è un massimo per H .

Mantenendo ancora gli stessi valori di $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ e cambiando le popolazioni iniziali è possibile tracciare le varie traiettorie nello spazio delle fasi e coincidenti con le curve di livello di H , sovrapposte al campo di direzioni (Fig.1.6), così da verificare la stabilità del punto $(x_k, y_k) = \left(\frac{\beta}{\delta}, \frac{\alpha}{\gamma}\right) = (20, 10)$.

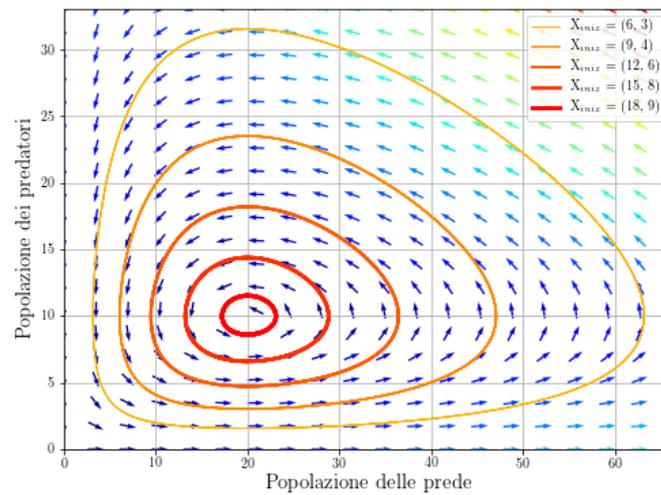


Figure 1.6: Traiettorie e campo di direzioni per l'esempio considerato, variando le popolazioni iniziali.

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra

1.3.2 Equazione con rumore additivo

Si consideri ancora il sistema di Volterra

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(t) - \gamma x(t)y(t) \quad (1.38a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y(t) + \delta x(t)y(t) \quad (1.38b)$$

Moltiplicando la prima delle due equazioni per δ e la seconda per γ , e ridefinendo poi $\gamma x \rightarrow x$ e $\delta y \rightarrow y$, si ottiene un nuovo modello dipendente da due soli parametri, a cui è possibile aggiungere un rumore additivo

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x(t) - x(t)y(t) + \epsilon_{0x}\xi(t) \quad (1.39a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y(t) + x(t)y(t) + \epsilon_{0y}\xi(t) \quad (1.39b)$$

Volendo dare un significato in chiave ecologica del rumore, esso può essere interpretato come una sorta di termine di immigrazione fluttuante, dove individui delle due specie in questione entrano nell'ecosistema da una riserva esterna in modo totalmente random, senza cioè avere un rateo fisso.

E' essenziale che il rumore additivo abbia piccola ampiezza e che la condizione iniziale sia vicina alla posizione di equilibrio. Infatti solo avanzando tali richieste si è sicuri che le fluttuazioni non crescano in modo illimitato portando a valori negativi delle popolazioni, altrimenti non accettabili. C'è addirittura il rischio di caduta del modello qualora

$$\langle x(t) \rangle - \frac{5}{2}\sigma_x(t) < 0 \quad (1.40)$$

e similmente per y .

Le equazioni (1.39a) e (1.39b) hanno un equilibrio stabile in $x = \beta$ e $y = \alpha$. Linearizzando attorno a questo punto si ottiene

$$\frac{d}{dt}(x - \beta) = -\beta(y(t) - \alpha) + \epsilon_{0x}\xi(t) \quad (1.41a)$$

$$\frac{d}{dt}(y - \alpha) = \alpha(x(t) - \beta) + \epsilon_{0y}\xi(t) \quad (1.41b)$$

Ora, facendo le seguenti trasformazioni

$$x' = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^{1/4}(x - \beta) \quad (1.42a)$$

$$y' = \left(\frac{\beta}{\alpha}\right)^{1/4}(y - \alpha) \quad (1.42b)$$

e ponendo

$$\omega = \sqrt{\alpha\beta} \quad \epsilon_x = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^{1/4} \epsilon_{0x} \quad \epsilon_y = \left(\frac{\beta}{\alpha}\right)^{1/4} \epsilon_{0y} \quad (1.43)$$

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra

si ricava l'oscillatore stocastico

$$\frac{dx'}{dt} = -\omega y' + \epsilon_x \xi(t) \quad (1.44a)$$

$$\frac{dy'}{dt} = \omega x' + \epsilon_y \xi(t) \quad (1.44b)$$

che in assenza di rumore ammette l'integrale primo

$$H = \frac{\omega}{2} x'^2 + \frac{\omega}{2} y'^2 = T(x') + V(y') \quad (1.45)$$

così da poter scrivere

$$\frac{dx'}{dt} = -\frac{\partial H(x', y')}{\partial y'} + \epsilon_x \xi(t) \quad (1.46a)$$

$$\frac{dy'}{dt} = \frac{\partial H(x', y')}{\partial x'} + \epsilon_y \xi(t) \quad (1.46b)$$

fatto che rende hamiltoniano il modello, con y' interpretabile come coordinata e x' come suo momento. La funzione $H(x', y')$ espressa in questa forma ha un minimo nel punto di equilibrio stabile anzichè un massimo.

Visto che l'oscillatore così definito ammette anche valori negativi, non è più propriamente corretto parlare ancora di prede e predatori, quindi nel seguito ci si riferirà ad essi semplicemente come x' e y' .

L'andamento nel tempo (Fig.1.7) e lo spazio delle fasi (Fig.1.8) sono stati simulati attraverso un integratore simplettico del second'ordine

$$\begin{aligned} x'_{k+1} &= x'_k - \Delta t V' \left(y'_k + \frac{\Delta t}{2} T'(x'_k) \right) + \epsilon_x \xi_k \sqrt{\Delta t} \\ &= x'_k - \omega \Delta t \left(y'_k + \frac{\omega \Delta t}{2} x'_k \right) + \epsilon_x \xi_k \sqrt{\Delta t} \end{aligned} \quad (1.47)$$

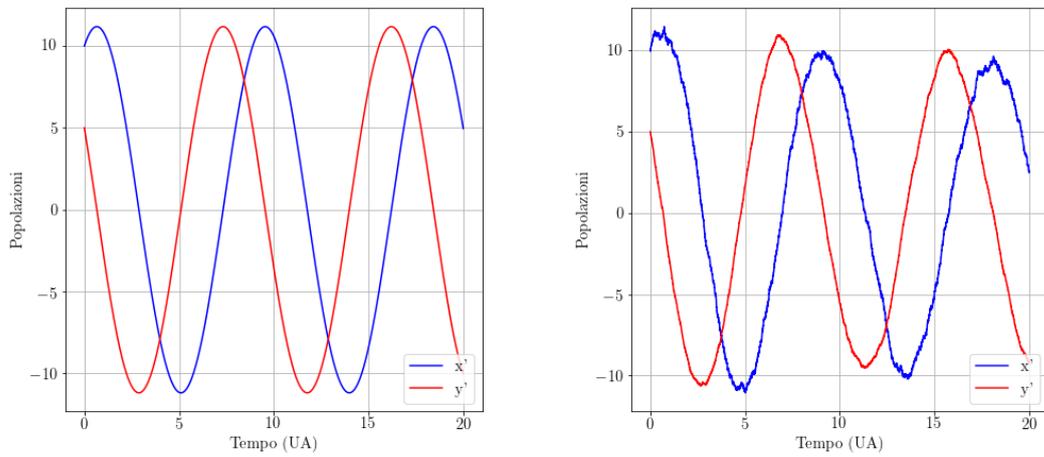
$$\begin{aligned} y'_{k+1} &= y'_k + \frac{1}{2} \Delta t [T'(x'_k) + T'(x'_{k+1})] + \epsilon_y \xi_k \sqrt{\Delta t} \\ &= y'_k - \frac{\omega \Delta t}{2} (x'_k + x'_{k+1}) + \epsilon_y \xi_k \sqrt{\Delta t} \end{aligned} \quad (1.48)$$

(dove, per praticità, si è posto $T'(x') = \frac{dT}{dx'}$ e $V'(y') = \frac{dV}{dy'}$), e messi a confronto con il rispettivo caso senza rumore, utilizzando i seguenti parametri

α	β	$\omega = \sqrt{\alpha\beta}$	Δt	ϵ_x	ϵ_y	x'_0	y'_0
1	0.5	$\sqrt{0.5}$	0.002	0.7	0.3	10	5

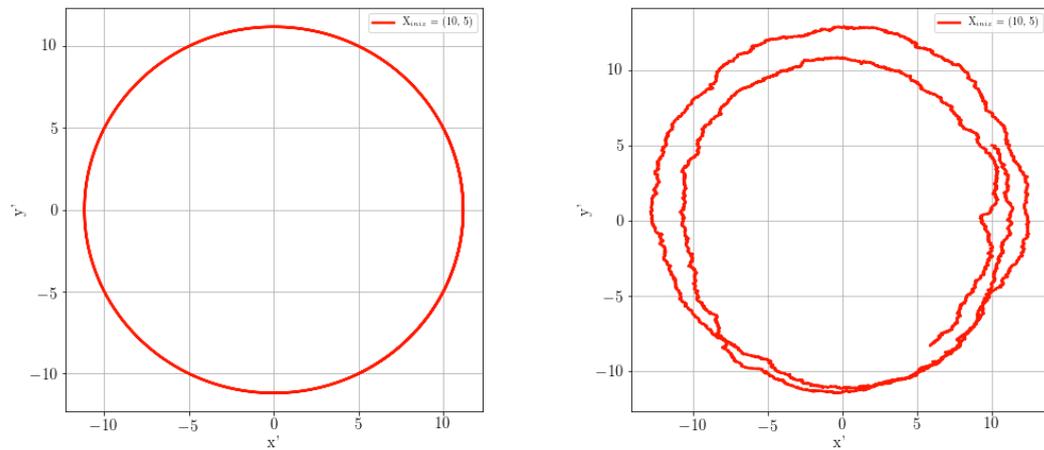
Tab.3: Parametri utilizzati nelle varie simulazioni relative al modello di Lotka-Volterra con rumore additivo.

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra



(a) Andamento nel tempo dell'oscillatore stocastico in assenza di rumore ($\epsilon_x = \epsilon_y = 0$). (b) Andamento nel tempo dell'oscillatore stocastico in presenza di rumore ($\epsilon_x = 0.7, \epsilon_y = 0.3$).

Figure 1.7: Confronto fra l'andamento dell'oscillatore stocastico con e senza rumore.



(a) Spazio delle fasi dell'oscillatore stocastico in assenza di rumore ($\epsilon_x = \epsilon_y = 0$). (b) Spazio delle fasi dell'oscillatore stocastico in presenza di rumore ($\epsilon_x = 0.7, \epsilon_y = 0.3$).

Figure 1.8: Confronto fra lo spazio delle fasi dell'oscillatore stocastico con e senza rumore.

Per trovare la soluzione analitica si attua il seguente cambio di variabile

$$Z = x' - iy' \tag{1.49}$$

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra

che conduce alla nuova equazione stocastica lineare

$$\frac{dZ}{dt} = -i\omega Z + \epsilon \xi(t) \quad \epsilon = \epsilon_x - i\epsilon_y \quad (1.50)$$

con soluzione ricavabile dalla formula (1.12)

$$Z(t) = Z_0 e^{-i\omega t} + \epsilon \int_0^t e^{-i\omega(t-s)} \xi(s) ds \quad (1.51)$$

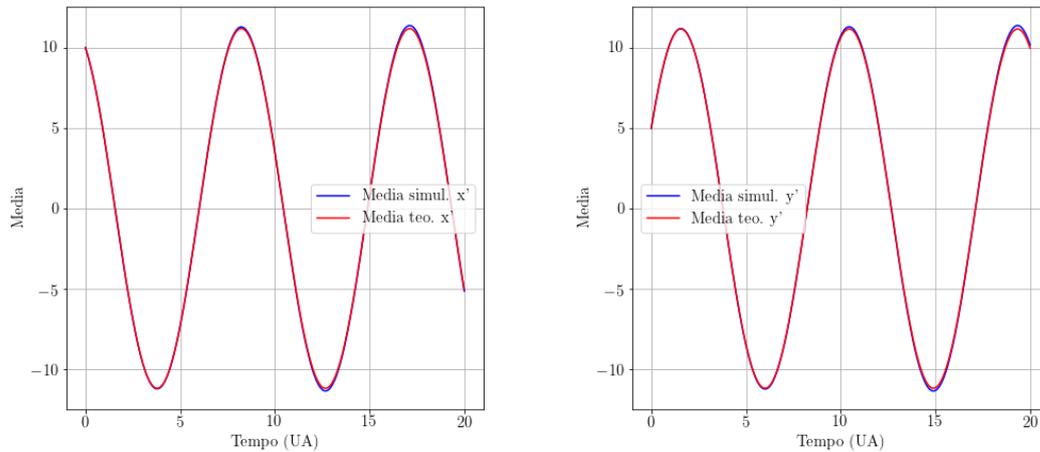
Dall'equazione (1.13) si hanno direttamente i valori di aspettazione per Z , x' e y'

$$\langle Z(t) \rangle = \langle x'(t) \rangle - i \langle y'(t) \rangle = Z_0 e^{-i\omega t} \quad (1.52)$$

con

$$\begin{pmatrix} \langle x'(t) \rangle \\ \langle y'(t) \rangle \end{pmatrix} = \mathbf{R}(\omega t) \begin{pmatrix} x'_0 \\ y'_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos(\omega t) & -\sin(\omega t) \\ \sin(\omega t) & \cos(\omega t) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x'_0 \\ y'_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x'_0 \cos(\omega t) - y'_0 \sin(\omega t) \\ x'_0 \sin(\omega t) + y'_0 \cos(\omega t) \end{pmatrix}$$

Mantenendo i parametri della tabella 3, sono state realizzate 5000 generazioni per confrontare le medie simulate di x' e y' nel tempo con i rispettivi valori teorici, ottenendo una compatibilità estremamente elevata (Fig.1.9).



(a) Confronto fra media simulata (linea blu) e media teorica (linea rossa) per x' .

(b) Confronto fra media simulata (linea blu) e media teorica (linea rossa) per y' .

Figure 1.9: Confronto fra medie simulate e teoriche per x' e y' .

1.3. Le equazioni di Lotka-Volterra

Per la varianza il calcolo è più laborioso; si sfruttano due relazioni

$$\langle (Z - \langle Z(t) \rangle)^2 \rangle = \sigma_{x'}^2 - \sigma_{y'}^2 - 2i\sigma_{x'y'}^2 \quad (1.53)$$

$$\langle |Z - \langle Z(t) \rangle|^2 \rangle = \sigma_{x'}^2 + \sigma_{y'}^2 \quad (1.54)$$

dove

$$\sigma_{x'}^2 = \langle (x' - \langle x'(t) \rangle)^2 \rangle \quad (1.55a)$$

$$\sigma_{y'}^2 = \langle (y' - \langle y'(t) \rangle)^2 \rangle \quad (1.55b)$$

$$\sigma_{x'y'}^2 = \langle (x' - \langle x'(t) \rangle)(y' - \langle y'(t) \rangle) \rangle \quad (1.55c)$$

Tenendo conto che

$$\langle \xi(s)\xi(s') \rangle = \delta(s - s') \quad (1.56)$$

$$\epsilon^2 = \epsilon_x^2 - \epsilon_y^2 - 2i\epsilon_x\epsilon_y \quad (1.57)$$

si ricava che

$$\langle (Z - \langle Z(t) \rangle)^2 \rangle = \epsilon^2 \int_0^t ds \int_0^t ds' e^{-i\omega(t-s)} e^{-i\omega(t-s')} \langle \xi(s)\xi(s') \rangle = \frac{\epsilon^2}{\omega} e^{-i\omega t} \sin(\omega t) \quad (1.58)$$

e quindi, per la relazione (1.53)

$$\sigma_{x'}^2 - \sigma_{y'}^2 = \Re(\langle (Z - \langle Z(t) \rangle)^2 \rangle) = (\epsilon_x^2 - \epsilon_y^2) \frac{\sin(2\omega t)}{2\omega} - 2\epsilon_x\epsilon_y \frac{\sin^2(\omega t)}{\omega} \quad (1.59)$$

La varianza (1.54) è data da

$$\langle |Z - \langle Z(t) \rangle|^2 \rangle = \sigma_{x'}^2 + \sigma_{y'}^2 = |\epsilon|^2 \int_0^t ds = (\epsilon_x^2 + \epsilon_y^2)t \quad (1.60)$$

che combinata all'equazione (1.59) restituisce la varianza delle variabili x' e y'

$$\sigma_{x'}^2 = \frac{\epsilon_x^2 + \epsilon_y^2}{2}t + \frac{\epsilon_x^2 - \epsilon_y^2}{2} \frac{\sin(2\omega t)}{2\omega} - \epsilon_x\epsilon_y \frac{\sin^2(\omega t)}{\omega} \quad (1.61)$$

$$\sigma_{y'}^2 = \frac{\epsilon_x^2 + \epsilon_y^2}{2}t + \frac{\epsilon_y^2 - \epsilon_x^2}{2} \frac{\sin(2\omega t)}{2\omega} + \epsilon_x\epsilon_y \frac{\sin^2(\omega t)}{\omega} \quad (1.62)$$

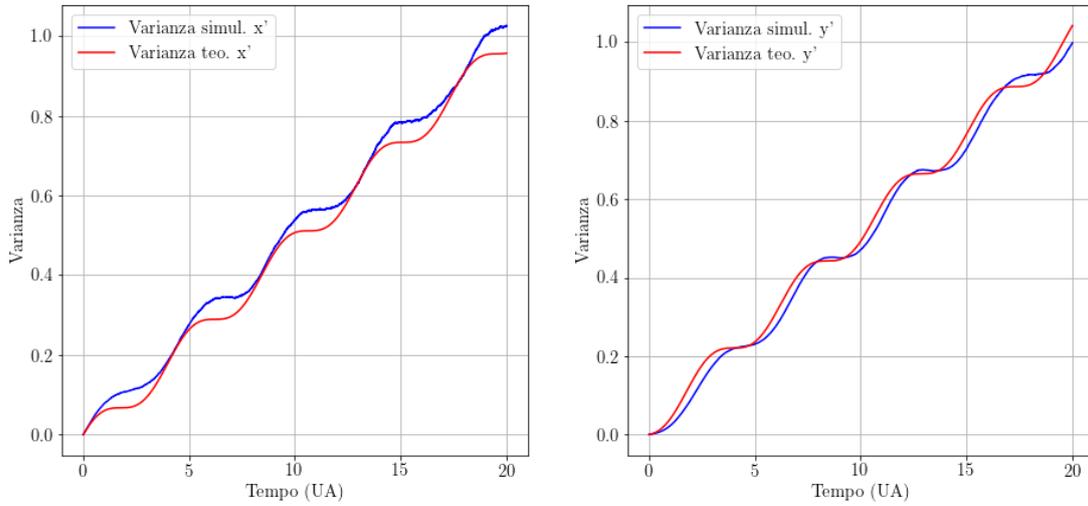
che per $\omega \rightarrow 0$ si riducono a

$$\sigma_{x'}^2 = \epsilon_x^2 t \quad (1.63)$$

$$\sigma_{y'}^2 = \epsilon_y^2 t \quad (1.64)$$

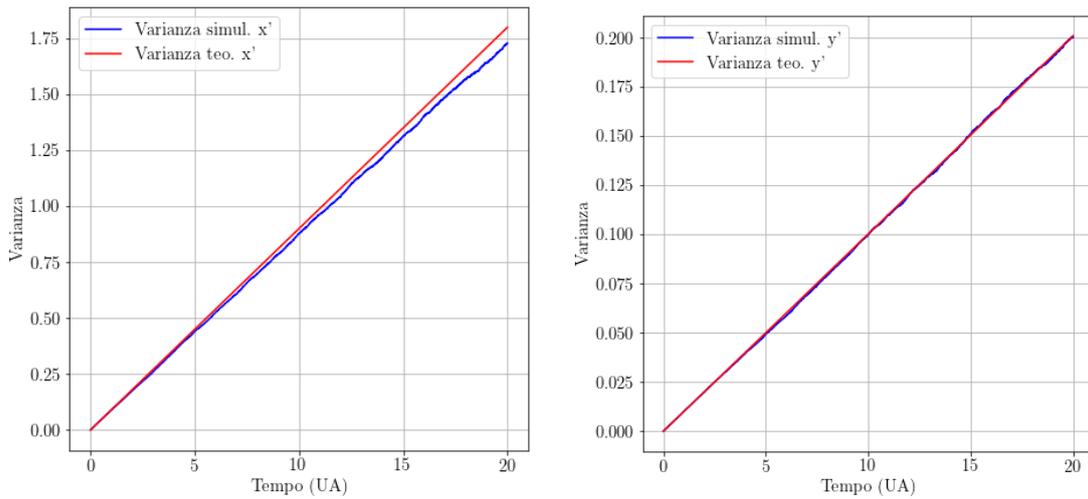
Anche per le varianze è stato fatto un confronto del loro andamento temporale fra quelle teoriche e quelle risultato di una simulazione numerica con 10000 generazioni e con i parametri inalterati (Fig.1.10). In questo caso si nota una lieve discrepanza rispetto a quanto osservato per le medie ma l'andamento delle curve è rispettato. Per le simulazioni delle equazioni (1.63) e (1.64), scegliendo $\omega = 0.0001$, è stato ottenuto fedelmente l'andamento lineare previsto, con solo una piccola differenza per la popolazione x' per tempi grandi (Fig.1.11).

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata



(a) Confronto fra varianza simulata (linea blu) e varianza teorica (linea rossa) per x' . (b) Confronto fra varianza simulata (linea blu) e varianza teorica (linea rossa) per y' .

Figure 1.10: Confronto fra varianze simulate e teoriche per x' e y' .



(a) Confronto fra varianza simulata (linea blu) e varianza teorica (linea rossa) per x' , con $\omega \rightarrow 0$. (b) Confronto fra varianza simulata (linea blu) e varianza teorica (linea rossa) per y' , con $\omega \rightarrow 0$.

Figure 1.11: Confronto fra varianze simulate e teoriche per x' e y' , con $\omega \rightarrow 0$.

1.4 Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

Nelle sezioni precedenti è stata modellizzata una situazione in cui le prede, in assenza di predatori e avendo a disposizione risorse alimentari illimitate, vanno incontro ad una crescita infinita.

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

Una piccola modifica alle equazioni in esame fa in modo che le specie raggiungano invece una certa popolazione K finita, in ecologia nota con il nome di capacità portante

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x \left(1 - \frac{x}{K}\right) - xy + \epsilon_0 \xi(t) \quad (1.65a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y + xy \quad (1.65b)$$

Nella prima equazione, per $y = 0$, le prede seguono appunto un'equazione logistica, secondo cui il tasso di riproduzione è proporzionale alla popolazione esistente e all'ammontare delle risorse disponibili. Il termine in x^2 delinea proprio la competizione intraspecifica per tali mezzi di sostentamento, la quale mette un freno alla crescita altrimenti esponenziale delle prede. Il rumore bianco ancora una volta è biologicamente interpretabile come processi migratori dall'esterno di natura totalmente stocastica. In assenza di rumore e di predatori la soluzione dell'equazione (1.65a) è espressa dalla curva logistica, graficamente mostrata in figura (1.12)

$$x(t) = \frac{K x_0 e^{\alpha t}}{K + x_0 (e^{\alpha t} - 1)} \quad (1.66)$$

con x_0 il valore della popolazione iniziale.

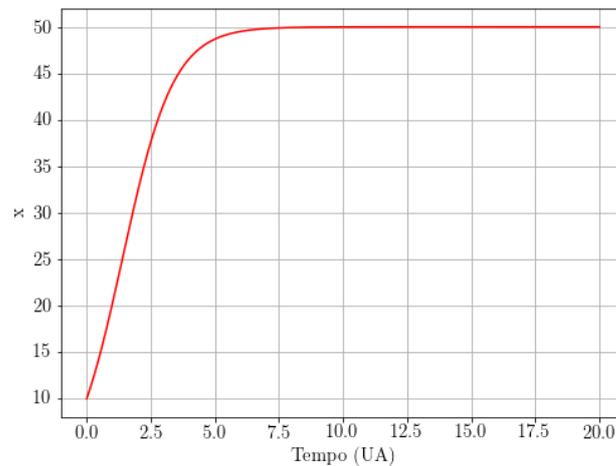


Figure 1.12: Curva logistica ($\alpha = 1$, $K = 50$, $x_0 = 10$).

1.4.1 Equazione linearizzata con rumore additivo

Il sistema di equazioni ha una scrittura alternativa, senza che però cambino le considerazioni di carattere biologico sopra accennate, in quanto si tratta ancora di un modello che

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

per le prede contempla crescita limitata con l'aggiunta di un rumore interpretabile come immigrazione fluttuante a media nulla

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - y) - \theta x(x - \beta) + \epsilon_0 \xi(t) \quad (1.67a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y + xy \quad (1.67b)$$

con punto di equilibrio che è ancora $(x_k, y_k) = (\beta, \alpha)$ ma non è più un centro, come nelle equazioni di Lotka-Volterra standard, bensì un fuoco stabile. Per evitare che x e y assumano valori negativi valgono inoltre gli stessi limiti (1.40).

Ora, si linearizza il sistema attorno al punto di equilibrio

$$\frac{dx}{dt} = -\beta(y - \alpha) - \theta\beta(x - \beta) + \epsilon_0 \xi(t) \quad (1.68a)$$

$$\frac{dy}{dt} = \alpha(x - \beta) \quad (1.68b)$$

Facendo le seguenti trasformazioni

$$x' = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^{1/4} (x - \beta) \quad (1.69a)$$

$$y' = \left(\frac{\beta}{\alpha}\right)^{1/4} (y - \alpha) \quad (1.69b)$$

e ponendo

$$\omega = \sqrt{\alpha\beta} \quad \zeta = \beta\theta \quad \epsilon = \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^{1/4} \epsilon_0 \quad (1.70)$$

si ricava un oscillatore stocastico con termine di smorzamento ζ , in cui y' è interpretabile come coordinata e x' come suo momento. Le soluzioni hanno un andamento temporale mostrato in figura (1.13)

$$\frac{dx'}{dt} = -\omega y' - \zeta x' + \epsilon \xi(t) \quad (1.71a)$$

$$\frac{dy'}{dt} = \omega x' \quad (1.71b)$$

L'approssimazione va bene fintanto che $x > 0$ e $y > 0$, per ovvie considerazioni biologiche, il che implica

$$x' > -\beta \left(\frac{\alpha}{\beta}\right)^{1/4} \quad y' > -\alpha \left(\frac{\beta}{\alpha}\right)^{1/4} \quad (1.72)$$

Quindi, esattamente come nel caso con crescita illimitata, se si parte abbastanza vicini all'equilibrio ed ϵ è relativamente piccolo si evita che il sistema evolva verso valori negativi di popolazione.

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

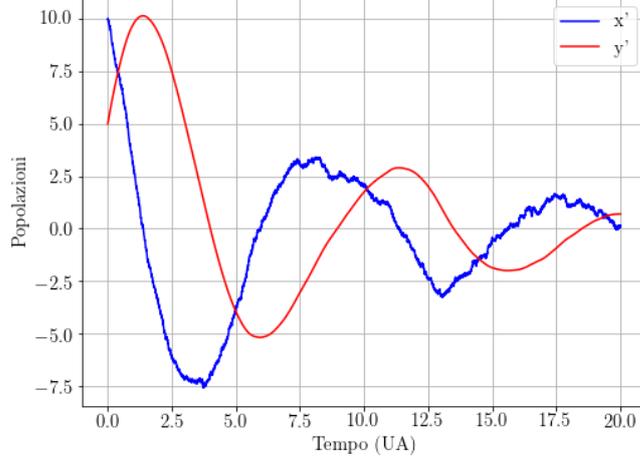


Figure 1.13: Andamento nel tempo delle soluzioni dell'oscillatore stocastico smorzato, con rumore nella sola specie x' .

Per questa e per tutte le altre simulazioni del paragrafo è stato utilizzato un integratore simplettico del secondo ordine, proprio come nella sezione precedente

$$x'_{k+1} = x_k - \omega \Delta t \left(y_k + \frac{\omega \Delta t}{2} x_k \right) - \zeta \Delta t x'_k + \epsilon \xi_k \sqrt{\Delta t} \quad (1.73a)$$

$$y'_{k+1} = y'_k + \frac{\omega \Delta t}{2} (x'_k + x'_{k+1}) \quad (1.73b)$$

con parametri uguali a quelli riportati nella tabella sottostante.

α	β	$\omega = \sqrt{\alpha\beta}$	Δt	ζ	ϵ	x'_0	y'_0
1	0.5	$\sqrt{0.5}$	0.002	0.3	0.5	10	5

Tab.4: Parametri utilizzati per la simulazione relativa al modello di Lotka-Volterra con crescita limitata e rumore additivo.

Al fine di calcolare medie e varianze delle due variabili è utile riscrivere il sistema come un'unica equazione differenziale del secondo ordine in y' , sfruttando il fatto che il rumore è presente nella sola componente x'

$$\frac{d^2 y'}{dt^2} + \zeta \frac{dy'}{dt} + \omega^2 y' = \omega \epsilon \xi(t) \quad (1.74)$$

Definito $\omega_1 = \sqrt{\omega^2 - \zeta^2/4}$, la soluzione dell'equazione omogenea ($\epsilon = 0$) fornisce il valore di aspettazione per y'

$$\langle y(t) \rangle = y'_0 e^{-\zeta t/2} \cos(\omega_1 t) + e^{-\zeta t/2} \sin(\omega_1 t) \left(\frac{\zeta}{2\omega_1} y'_0 - \frac{\omega}{\omega_1} x'_0 \right) \quad (1.75)$$

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

e dalla relazione

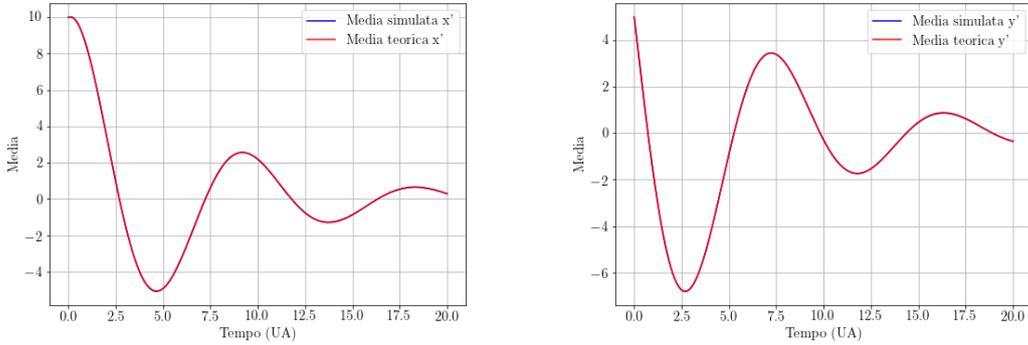
$$\langle x'(t) \rangle = \frac{1}{\omega} \frac{d}{dt} \langle y'(t) \rangle$$

è immediato ricavare anche quello per x'

$$\langle x'(t) \rangle = -x'_0 e^{-\zeta t/2} \cos(\omega_1 t) - e^{-\zeta t/2} \sin(\omega_1 t) \left(\frac{\omega}{\omega_1} y'_0 - \frac{\zeta}{2\omega_1} x'_0 \right) \quad (1.76)$$

Il sistema è stato simulato 5000 volte per verificare che l'andamento nel tempo delle medie di x' e y' fosse confrontabile con i valori teorici (1.75) e (1.76), ottenendo un ottimo riscontro (Fig.1.14).

Ora, per le soluzioni $x'(t)$ e $y'(t)$ complete bisogna sommare alle soluzioni $\langle x'(t) \rangle$ e



(a) Confronto fra le medie per la specie x' .

(b) Confronto fra le medie per la specie y' .

Figure 1.14: Confronto fra le medie simulate per le due specie e i loro valori di aspettazione.

$\langle y'(t) \rangle$ delle equazioni omogenee quelle particolari dovute al rumore $f(t) = \omega \epsilon \xi(t)$ che, non trattandosi di una funzione periodica nel tempo, giustifica l'utilizzo della funzione di Green attraverso cui si arriva alla soluzione completa

$$y'(t) = \langle y'(t) \rangle + \epsilon \frac{\omega}{\omega_1} \int_0^t e^{-\zeta(t-s)/2} \sin(\omega_1(t-s)) \xi(s) ds \quad (1.77)$$

da cui, ricordandosi sempre che $\langle \xi(s) \xi(s') \rangle = \delta(s - s')$, è immediata la varianza

$$\begin{aligned} \sigma_{y'}^2(t) &= \epsilon^2 \frac{\omega^2}{\omega_1^2} \int_0^t e^{-\zeta(t-s)} \sin^2(\omega_1(t-s)) ds \\ &= \epsilon^2 \frac{\omega^2}{\omega_1^2} \left(\frac{\zeta^2 \cos(2\omega_1 t) - 2\zeta\omega_1 \sin(2\omega_1 t) - 4\omega^2}{8\zeta\omega^2} e^{-\zeta t} + \frac{4\omega^2 - \zeta^2}{8\zeta\omega^2} \right) \end{aligned} \quad (1.78)$$

Per $x'(t)$ bisogna prima passare dal calcolo di $\frac{dy'}{dt}$ e poi tenere conto che $x' = \frac{1}{\omega} \frac{dy'}{dt}$, fino a che non si arriva al risultato

$$x'(t) = \langle x'(t) \rangle + \epsilon \int_0^t e^{-\zeta(t-s)/2} \left(\cos(\omega_1(t-s)) - \frac{\zeta}{2\omega_1} \sin(\omega_1(t-s)) \right) \xi(s) ds \quad (1.79)$$

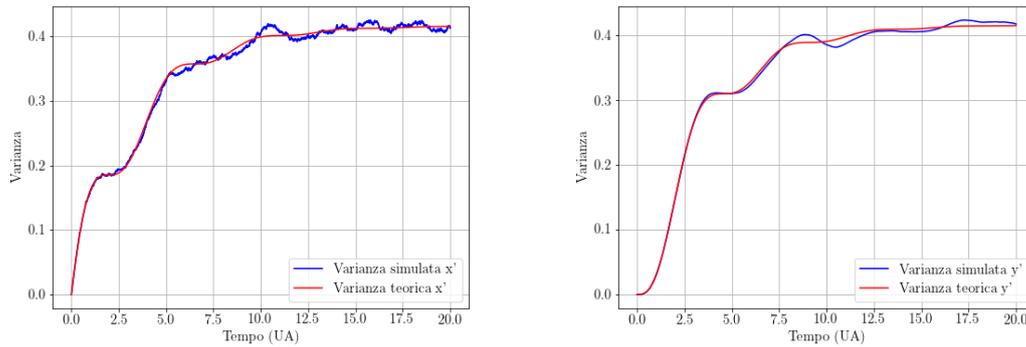
1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

da cui, come sopra, si ricava la varianza

$$\sigma_{x'}^2(t) = \epsilon^2 \left(\frac{\zeta^2 \cos(2\omega_1 t) + 2\zeta\omega_1 \sin(2\omega_1 t) - 4\omega^2}{8\zeta\omega_1^2} e^{-\zeta t} + \frac{4\omega^2 - \zeta^2}{8\zeta\omega_1^2} \right) \quad (1.80)$$

Proprio come fatto per le medie, una simulazione di 5000 generazioni ha permesso un confronto fra le varianze numeriche e i corrispettivi valori teorici, mostrando anche qui un'approssimazione molto buona (Fig.1.15).

Di un certo interesse è studiare il comportamento delle varianze in due casi limite



(a) Confronto fra le varianze per la specie x' . (b) Confronto fra le varianze per la specie y' .

Figure 1.15: Confronto fra le varianze simulate per le due specie e i loro valori teorici.

- Assenza di dissipazione ($\zeta = 0$)

$$\sigma_{x'}^2(t) = \frac{\epsilon^2}{2} \left(t + \frac{\sin(2\omega t)}{2\omega} \right) \quad (1.81a)$$

$$\sigma_{y'}^2(t) = \frac{\epsilon^2}{2} \left(t - \frac{\sin(2\omega t)}{2\omega} \right) \quad (1.81b)$$

espressioni verificate da una simulazione identica a quelle sopra riportate (Fig.1.16)

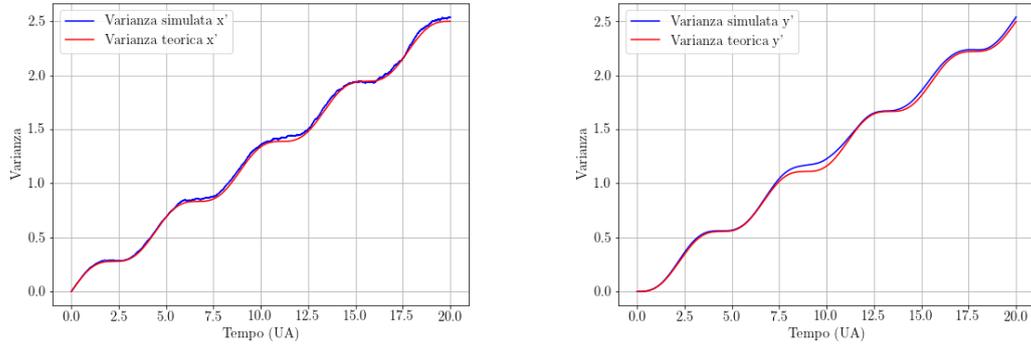
- Tempo infinito ($t \rightarrow \infty$)

$$\sigma_{x'}^2(t) = \frac{\epsilon^2}{2\zeta} \quad (1.82a)$$

$$\sigma_{y'}^2(t) = \frac{\epsilon^2}{2\zeta} \quad (1.82b)$$

segno del raggiungimento dell'equilibrio statistico, come è possibile constatare già in figura (1.15) osservando i due grafici per tempi lunghi.

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata



(a) Confronto fra le varianze per la specie x' , con $\zeta = 0$. (b) Confronto fra le varianze per la specie y' , con $\zeta = 0$.

Figure 1.16: Confronto fra le varianze simulate per le due specie e i loro valori teorici, nel caso in cui $\zeta = 0$.

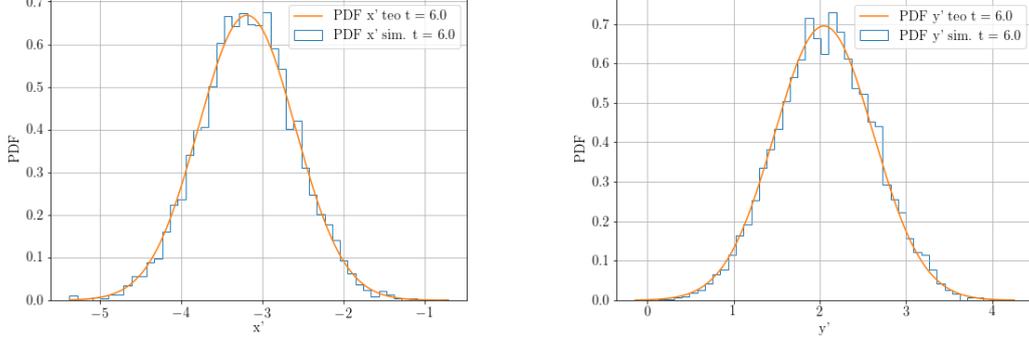
Anche per il modello trattato in questo paragrafo le distribuzioni di probabilità sono gaussiane per entrambe le variabili

$$\rho(x', t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{x'}^2}} \exp\left(-\frac{(x' - \langle x'(t) \rangle)^2}{2\sigma_{x'}^2}\right) \quad (1.83)$$

$$\rho(y', t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{y'}^2}} \exp\left(-\frac{(y' - \langle y'(t) \rangle)^2}{2\sigma_{y'}^2}\right) \quad (1.84)$$

Durante le simulazioni per la verifica di medie e varianze è stato scelto anche un istante di tempo arbitrario per constatare che effettivamente le due popolazioni seguono le PDF (1.83) e (1.84), fatto anche questo ampiamente riscontrato come si vede in figura (1.17).

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata



(a) Confronto fra le PDF per la specie x' .

(b) Confronto fra le PDF per la specie y' .

Figure 1.17: Confronto fra il risultato della simulazione (istogramma) per le equazioni (1.71) con la soluzione analitica data dalle due distribuzioni marginali (1.83)-(1.84) con varianze (1.80)-(1.78), al tempo $t = 6$.

1.4.2 Equazione esatta con rumore moltiplicativo

Accanto alla variante che presenta rumore additivo è possibile costruire e analizzare un modello dove il rumore questa volta è moltiplicativo.

Il punto di partenza è la riscrittura dell'usuale sistema di Lotka-Volterra con l'aggiunta, per le sole prede, di un termine dissipativo di ampiezza ζ corrispondente a crescita limitata

$$\frac{dx}{dt} = x(\alpha - y) + \zeta x(\beta - x) \quad (1.85a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(-\beta + x) \quad (1.85b)$$

con equilibrio $(x_*, y_*) = (\beta, \alpha)$. La corrispondente matrice jacobiana A calcolata in tale punto vale

$$A = \begin{pmatrix} -\zeta\beta & -\beta \\ \alpha & 0 \end{pmatrix} \quad (1.86)$$

con $\text{Tr}(A) = -\zeta\beta < 0$ e $\det(A) = \alpha\beta > 0$; quindi gli autovalori se reali sono entrambi negativi, se complessi coniugati hanno parte reale negativa, se coincidenti sono negativi. Risolvendo l'equazione per gli autovalori

$$\lambda^2 + \zeta\beta\lambda + \alpha\beta = 0 \quad (1.87)$$

si trova

$$\lambda_{1,2} = -\frac{\zeta\beta}{2} \pm \sqrt{\frac{\zeta^2\beta^2}{4} - \alpha\beta} \quad (1.88)$$

da cui se

$$\zeta < 2\sqrt{\frac{\alpha}{\beta}} \quad (1.89)$$

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

il punto critico è un fuoco stabile, altrimenti se

$$\zeta > 2\sqrt{\frac{\alpha}{\beta}} \quad (1.90)$$

il punto critico è un nodo stabile.

Al fine di dare un significato biologico al termine dissipativo inserito, si può notare che ponendo

$$k_1 = \alpha + \zeta\beta \quad x_\infty = \frac{k_1}{\zeta} = \beta + \frac{\alpha}{\zeta} \quad (1.91)$$

si ottengono di nuovo delle equazioni con crescita limitata

$$\frac{dx}{dt} = k_1x\left(1 - \frac{x}{x_\infty}\right) - xy \quad (1.92a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y + xy \quad (1.92b)$$

con equilibrio

$$x_* = \beta \quad y_* = k_1\left(1 - \frac{\beta}{x_\infty}\right) \quad (1.93)$$

e si possono riscrivere i membri di destra proprio traslati rispetto a tale punto

$$\frac{dx}{dt} = -\zeta(x - x_*)x - (y - y_*)x \quad (1.94a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(x - x_*) \quad (1.94b)$$

Fluttuazioni

Il passo successivo è finalmente aggiungere un rumore moltiplicativo nelle prede, interpretabile come fluttuazioni sul tasso di natalità

$$\frac{dx}{dt} = k_1x\left(1 - \frac{x}{x_\infty}\right) - xy + \epsilon x\xi(t) \quad (1.95a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y + xy \quad (1.95b)$$

Ora, si divide la prima equazione per x e la seconda per y

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = k_1\left(1 - \frac{x}{x_\infty}\right) - y + \epsilon\xi(t) \quad (1.96a)$$

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = -\beta + x \quad (1.96b)$$

e si attua il seguente cambio di variabile

$$X = \log(x) \implies x = e^X \quad Y = \log(y) \implies y = e^Y \quad (1.97)$$

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

che porta ad una forma hamiltoniana delle equazioni nelle nuove coordinate X, Y

$$\frac{dX}{dt} = -\zeta(e^X - x_*) - (e^Y - y_*) + \epsilon\xi(t) = -V'(Y) - \zeta T'(X) + \epsilon\xi(t) \quad (1.98a)$$

$$\frac{dY}{dt} = e^X - x_* = T'(X) \quad (1.98b)$$

con

$$T'(X) = e^X - x_* \quad V'(Y) = e^Y - y_* \quad \hat{H}(X, Y) = T(X) + V(Y) \quad (1.99)$$

Un rumore moltiplicativo nelle variabili x, y porta ad un rumore additivo per Y (interpretata come coordinata) e X (che invece rappresenta il momento).

Il sistema contempla una funzione di distribuzione $\hat{\rho}(X, Y, t)$ che ubbidisce all'equazione di Fokker-Planck

$$\frac{\partial \hat{\rho}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial Y} (T'(X) \hat{\rho}) - \frac{\partial}{\partial X} ((V'(Y) + \zeta T'(X)) \hat{\rho}) = \frac{\epsilon^2}{2} \frac{\partial^2 \hat{\rho}}{\partial X^2} \quad (1.100)$$

Per trovarne la soluzione si ipotizza che essa sia il prodotto di due distribuzioni, cioè $\hat{\rho}(X, Y) = f_1(X) f_2(Y)$. Si parte col supporre $V'(Y) = 0$ così che l'obiettivo diventa la ricerca di una soluzione stazionaria $\rho = f_1(X)$. L'equazione si riduce a

$$-\zeta T'(X) f_1 = \frac{\epsilon^2}{2} \frac{\partial f_1}{\partial X} \quad (1.101)$$

da cui

$$f_1(X) = e^{-T(X)2\zeta/\epsilon^2} \quad (1.102)$$

In modo analogo si procede per la variabile Y , considerando questa volta una funzione $f_2(Y)$ che soddisfa l'equazione

$$\frac{\partial f_2}{\partial Y} f_1(X) T'(X) - \frac{\partial f_1}{\partial X} V'(Y) f_2(Y) = f_2(Y) \frac{\partial}{\partial X} \left(\zeta T'(X) f_1(X) + \frac{\epsilon^2}{2} \frac{\partial f_1}{\partial X} \right) = 0 \quad (1.103)$$

in cui si sostituisce l'espressione $\partial f_1 / \partial X$ precedentemente trovata

$$\frac{\partial}{\partial Y} f_2(Y) = -\frac{2\zeta}{\epsilon^2} f_2(Y) V'(Y) \quad (1.104)$$

Risolvendo per separazione delle variabili è immediata la soluzione per $f_2(Y)$

$$f_2(Y) = e^{-V(Y)2\zeta/\epsilon^2} \quad (1.105)$$

con risultato finale

$$\hat{\rho}(X, Y) = Z \exp\left(-\frac{\hat{H}(X, Y)}{k\Theta}\right) \quad k\Theta = \frac{\epsilon^2}{2\zeta} \quad (1.106)$$

$\hat{H}(X, Y)$ ha un minimo in $(X_*, Y_*) = (\log(x_*), \log(y_*))$, e nelle vecchie coordinate è espresso da

$$\hat{H}(X, Y) = H(x, y) = x + y - x_* \log(x) - y_* \log(y) \quad (1.107)$$

Tenendo conto che $\rho dx dy = \hat{\rho} dX dY$ e che quindi $\rho = \hat{\rho}/xy$, nelle variabili originali si ha come distribuzione di probabilità la funzione

$$\rho(x, y) = \frac{Z}{xy} \exp\left(-\frac{H(x, y)}{k\Theta}\right) = \frac{Z}{xy} \exp\left(-\frac{x + y - x_* \log(x) - y_* \log(y)}{k\Theta}\right) \quad (1.108)$$

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

1.4.3 Equazione con rumore moltiplicativo linearizzata

In generale, una soluzione analitica per un'equazione di Langevin non lineare con rumore moltiplicativo

$$\frac{dx}{dt} = \Phi(x) + \epsilon\Psi(x)\xi(t) \quad (1.109)$$

può essere ottenuta sviluppando la soluzione al primo ordine in ϵ

$$x = \chi_0 + \epsilon\chi_1 + \epsilon^2\chi_2 + \dots \quad \chi_0(0) = x_0; \quad \chi_m(0) = 0 \quad (m \geq 1) \quad (1.110)$$

Le equazioni per χ_0 e χ_1 sono date da

$$\frac{d\chi_0}{dt} = \Phi(\chi_0) \quad (1.111a)$$

$$\frac{d\chi_1}{dt} = \Phi'(\chi_0(t))\chi_1 + \Psi(\chi_0(t))\xi(t) \quad (1.111b)$$

Se ci si arresta al prim'ordine in ϵ si ha che $\chi_0 = \langle x(t) \rangle$ (che coincide con la soluzione deterministica) e $\chi \equiv \chi_1$ (il quale è il termine dominante della fluttuazione).

Un'ulteriore approssimazione si può fare se $\Phi(x)$ ha un punto critico stabile x_* tale che

$$\Phi(x_*) = 0 \quad \Phi'(x_*) = -\beta < 0 \quad (1.112)$$

Così facendo la (1.109) presenta la soluzione

$$\langle x(t) \rangle = x_* + (x_0 - x_*)e^{-\beta t} \quad (1.113)$$

E' possibile riscrivere l'equazione di partenza approssimandola con il suo valore nel punto di equilibrio

$$\frac{d\chi}{dt} = -\beta\chi + \epsilon\Psi(x_*)\xi(t) \quad (1.114)$$

ottenendo così un processo di Uhlenbeck che risolto dà una varianza

$$\sigma^2 = \langle \chi \rangle^2(t) = \epsilon^2\Psi^2(x_*)\frac{1 - e^{-2\beta t}}{2\beta} \quad (1.115)$$

Anche il sistema di Lotka-Volterra con crescita limitata e rumore moltiplicativo può essere approssimato linearizzando la parte deterministica e valutando $\xi(t)$ come $x_*\xi(t)$.

Le equazioni diventano

$$\frac{dx}{dt} = -\zeta x_*(x - x_*) - x_*(y - y_*) + \epsilon x_*\xi(t) \quad (1.116a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y_*(x - x_*) \quad (1.116b)$$

oppure scritte in forma matriciale

$$\dot{\mathbf{x}} = A(\mathbf{x} - \mathbf{x}_*) + \mathbf{e}_x \epsilon \mathbf{x}_* \xi(t) \quad A = \begin{pmatrix} -\zeta x_* & -x_* \\ y_* & 0 \end{pmatrix} \quad \mathbf{e}_x = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (1.117)$$

1.4. Equazione di Lotka-Volterra con crescita limitata

In questo caso la soluzione si scrive

$$\mathbf{x}(t) = \langle \mathbf{x}(t) \rangle + \chi \quad (1.118)$$

dove

$$\langle \mathbf{x}(t) \rangle = \mathbf{x}_* + e^{At}(\mathbf{x} - \mathbf{x}_*) \quad \chi(t) = \epsilon x_* \int_0^t e^{A(t-s)} \mathbf{e}_x \xi(s) ds \quad (1.119)$$

La soluzione per la distribuzione di probabilità $f(\mathbf{x}, t)$ è una gaussiana multivariata

$$f(\mathbf{x}, t) = \frac{1}{2\pi \sqrt{\det(\Sigma^2(t))}} \exp\left(-\frac{1}{2}(\mathbf{x} - \langle \mathbf{x}(t) \rangle) \cdot \Sigma^{-2}(\mathbf{x} - \langle \mathbf{x}(t) \rangle)\right) \quad (1.120)$$

con

$$\Sigma^2 = \begin{pmatrix} \sigma_{xx}^2 & \sigma_{xy}^2 \\ \sigma_{xy}^2 & \sigma_{yy}^2 \end{pmatrix} \quad (1.121)$$

Gli autovalori di A sono negativi e, se $\zeta = 2\sqrt{y_*/x_*}$, anche coincidenti e pari a $\lambda = -\sqrt{x_*y_*} = -\omega$, cioè uguali all'opposto della frequenza lineare quando $\zeta = 0$.

In questo caso la matrice A diventa

$$A = \begin{pmatrix} -2\omega & -x_* \\ y_* & 0 \end{pmatrix} \quad (1.122)$$

e gli autovalori si trovano ponendo uguale a zero il determinante della matrice $N = A - \lambda I$ che, per quanto detto sopra, si scrive come

$$N = A - \lambda I = A + \omega I = \begin{pmatrix} -\omega & -x_* \\ y_* & \omega \end{pmatrix} \quad (1.123)$$

Grazie a questo risultato è possibile calcolare l'esponenziale di matrice utile per stimare la componente fluttuante $\chi(t)$

$$e^{At} = e^{-\omega t I + Nt} = e^{-\omega t}(I + Nt) = e^{-\omega t} \begin{pmatrix} 1 - \omega t & -x_* t \\ y_* t & 1 + \omega t \end{pmatrix} \quad (1.124)$$

e di conseguenza

$$\chi(t) = \epsilon x_* \int_0^t e^{-\omega(t-s)} \begin{pmatrix} 1 - \omega(t-s) \\ y_*(t-s) \end{pmatrix} \xi(s) ds \quad (1.125)$$

Per avere un'espressione completa della distribuzione di probabilità $f(x, y)$ è necessario calcolare le varianze che, dopo una serie di passaggi algebrici, risultano essere uguali a

$$\sigma_{xx}^2(t) = \frac{\epsilon^2 x_*}{2\zeta} \left[1 - e^{-2\omega t} (1 - 2\omega t + 2\omega^2 t^2) \right] \quad (1.126a)$$

$$\sigma_{xy}^2(t) = \frac{\epsilon^2 \sqrt{x_* y_*}}{2\zeta} e^{-2\omega t} 2\omega^2 t^2 \quad (1.126b)$$

$$\sigma_{yy}^2(t) = \frac{\epsilon^2 y_*}{2\zeta} \left[1 - e^{-2\omega t} (1 + 2\omega t + 2\omega^2 t^2) \right] \quad (1.126c)$$

1.5. Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale

che, nel limite per $t \rightarrow \infty$, diventano

$$\sigma_{xx}^2(\infty) = x_* k \Theta \quad (1.127a)$$

$$\sigma_{xy}^2(\infty) = 0 \quad (1.127b)$$

$$\sigma_{yy}^2(\infty) = y_* k \Theta \quad (1.127c)$$

con $k\Theta = \epsilon^2/2\zeta$.

Quindi la distribuzione asintotica si esprime nella forma

$$\begin{aligned} f(x, y, \infty) &= Z \exp\left(-\frac{(x-x_*)^2}{2\sigma_{xx}^2} - \frac{(y-y_*)^2}{2\sigma_{yy}^2}\right) = Z \exp\left(-\frac{(x-x_*)^2}{2x_*k\Theta} - \frac{(y-y_*)^2}{2y_*k\Theta}\right) \\ &= Z \exp\left(-\frac{H(x, y)}{x_*y_*k\Theta}\right) = Z \exp\left(-\frac{H(x, y)}{k\tau}\right) \end{aligned} \quad (1.128)$$

dove

$$H(x, y) = y_* \frac{(x-x_*)^2}{2} + x_* \frac{(y-y_*)^2}{2} = T(x) + V(y) \quad \tau \equiv x_*y_*\Theta \quad (1.129)$$

1.5 Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale

A conclusione di questo primo capitolo viene presentata un'applicazione dell'ultimo dei modelli fin qui descritti, quello di Lotka-Volterra con le prede obbedienti ad un'equazione logistica per quanto riguarda la loro crescita.

Si è cercato di studiare se effettivamente esso fosse compatibile con dei dati empirici, in particolare quelli raccolti dal 1959 al 2011 sull'Isle Royale, un'isola dei Grandi Laghi situata nel Lago Superiore ed appartenente allo Stato del Michigan, negli Stati Uniti d'America.

Essa misura 72km di lunghezza e 14km di larghezza, con una superficie di 535.43km², totalmente priva di strade e mezzi a motore che vi circolano, dove la permanenza è ad esclusiva di ranger e biologi, e il turismo ammesso solo in estate.

L'isola è nota soprattutto per le osservazioni sulle sue popolazioni di alci e lupi che, vista la durata di oltre cinquant'anni e tuttora in corso, sono il più longevo studio di un sistema preda-predatore nel mondo.

Oltre che per la ricchezza dei dati tale caso è stato scelto anche perchè, nel contesto dell'isola, gli alci sono la principale risorsa alimentare dei lupi e al tempo stesso quest'ultimi sono l'unico predatore per gli alci. Di conseguenza, almeno dal punto di vista teorico, Isle Royale costituisce un laboratorio ideale (e raro!) per studiare un modello preda-predatore.

Le alci arrivarono sull'isola al principio del XX secolo, mentre i lupi più di quarant'anni dopo, attraversando un ponte di ghiaccio dal Canada. Il progetto di studio e osservazione fu avviato nel 1958 da Durward Allen, che con tenacia e lungimiranza capì l'importanza

1.5. Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale

di portarlo avanti per il più lungo tempo possibile.

Infatti molte sono state le scoperte qui fatte: dai meccanismi di predazione al perchè i denti degli alci portano informazioni a lungo termine sull'inquinamento dell'aria, da come i corvi danno una ragione ai lupi per vivere in branco al perchè questi non mangiano tutta la carne che cacciano.

Per prima cosa è formativo dare un'occhiata ai dati raccolti, riportando gli andamenti delle due specie (Fig.1.18).

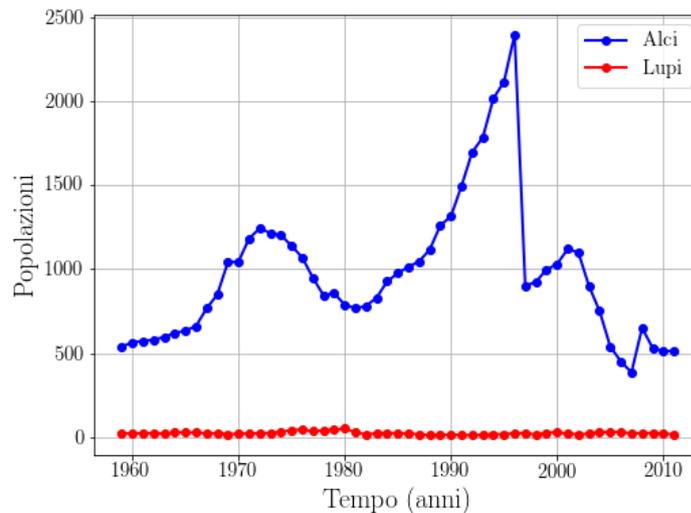


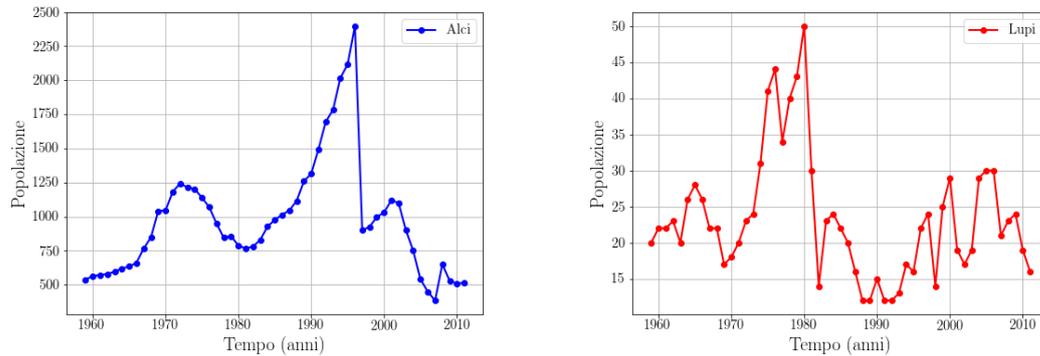
Figure 1.18: Andamento nel tempo di lupi e alci dell'Isle Royale.

Si nota subito come le prede siano state sempre molto più abbondanti dei predatori (da un minimo di 15 fino a 140 volte più popolose), motivo per cui è più pratico osservare i dati singolarmente (Fig.1.19).

Entrambi gli andamenti sono oscillatori, con continui incrementi seguiti da diminuzioni repentine, in modo più o meno regolare, eccezion fatta in due casi. Il primo a cavallo fra gli anni '70 e '80, in cui il virus della *canine parvovirus*, inavvertitamente introdotto dagli umani, portò quasi all'estinzione dei lupi, con solamente 14 esemplari rimasti. Questo fatto spiega la seconda anomalia, che riguarda la crescita a ritmi elevati degli alci negli anni successivi, fino a toccare quota 2398 nel 1996. A ciò seguì un altrettanto clamoroso tracollo, principalmente a causa di assenza di foraggio in un inverno assai rigido, che ridusse di quasi 1500 unità la popolazione delle prede.

Il modello matematico con cui si è provato a fare un fit di questi dati è un sistema di Lotka-Volterra opportunamente riscritto, con la crescita delle prede regolata da un'equazione logistica, in quanto si è ritenuto ragionevole assumere che le risorse alimentari ad esse

1.5. Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale



(a) *Andamento nel tempo degli alci dell'Isle Royale.* (b) *Andamento nel tempo dei lupi dell'Isle Royale.*

Figure 1.19: Andamenti distinti di lupi e alci dell'Isle Royale.

accessibili, seppur abbondanti, non sono illimitate (la carestia sopra citata ne è la prova)

$$\frac{dx}{dt} = \alpha \left(1 - \frac{y}{W_c} \right) x - \frac{\alpha}{K} x^2 \quad (1.130a)$$

$$\frac{dy}{dt} = \beta \left(\frac{x}{M_c} - 1 \right) y \quad (1.130b)$$

dove

- x è il numero di prede (alci).
- y è il numero di predatori (lupi).
- α è il tasso di natalità delle prede.
- β è il tasso di mortalità dei predatori.
- K è la capacità portante, ossia il massimo valore che la popolazione delle prede può raggiungere in assenza di predatori.
- W_c è il valore di equilibrio per i predatori, per $K \rightarrow \infty$.
- M_c è il valore di equilibrio per le prede, per $K \rightarrow \infty$.

Per trovare i migliori parametri con cui eseguire il fit è stato utilizzato il metodo dei minimi quadrati implementato in Python, fornendone delle plausibili stime iniziali estrapolabili dall'ampio dataset. Infatti si può evincere dai dati (ed anche graficamente dalla figura (1.19)) che le alci e i lupi sembrano oscillare attorno alle 25 e 1000 unità rispettivamente, valori questi assunti per l'appunto come W_c ed M_c iniziali.

Per quanto riguarda invece il tasso di natalità α delle prede, dall'equazione (1.130a)

1.5. *Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale*

risulta che il rateo di uccisione (numero di alci cacciati da ogni lupo nell'unità di tempo) è

$$\zeta = \alpha \frac{x}{W_c} \quad (1.131)$$

Dai dati messi a disposizione è noto che in media ogni lupo uccide un alce al mese, quindi $\zeta = 1$; se, sempre in termini di media, assumiamo lecito porre $x \simeq M_c = 1000$, allora si fissa come valore iniziale $\alpha = 0.025$.

Per l'ipotesi iniziale su β si può invece seguire un ragionamento più sottile ed elaborato. Esso rappresenta il tasso di morte dei predatori qualora venisse loro mancare la principale risorsa di cibo, cioè le prede. In tal caso seguirebbero l'equazione di evoluzione

$$\frac{dy}{dt} = -\beta y \quad (1.132)$$

con soluzione

$$y(t) = y_0 e^{-\beta t} \quad (1.133)$$

che è un decadimento esponenziale. Dunque è concettualmente corretto affermare che β è la costante di tale decadimento, legata al tempo di dimezzamento $t_{1/2}$ (cioè al tempo necessario affinché il numero di predatori si riduca della metà) dalla relazione

$$\beta = \frac{\log 2}{t_{1/2}} \quad (1.134)$$

Indicativamente non è del tutto paradossale fissare il tempo di dimezzamento a dodici mesi circa, per cui come ipotesi iniziale per il tasso di mortalità dei lupi è stato scelto $\beta = 0.057$.

Il picco degli alci è stato di 2398, in anni in cui i lupi erano poche decine; si è quindi ipotizzato che il massimo valore che le prede possano raggiungere in caso di estinzione dei predatori sia di qualche migliaia superiore, nello specifico $K = 8500$.

Sotto tali condizioni l'algoritmo ha prodotto i seguenti risultati per i parametri da utilizzare nell'esecuzione del best fit

α	β	K	W_c	M_c
0.01	0.045	10000	30	820

Tab.5: Stima dei parametri per il sistema di Lotka-Volterra utilizzato per eseguire il fit dei dati.

Nelle figure (1.20) e (1.21) vengono mostrati i fit ai dati dell'Isle Royale

1.5. Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale

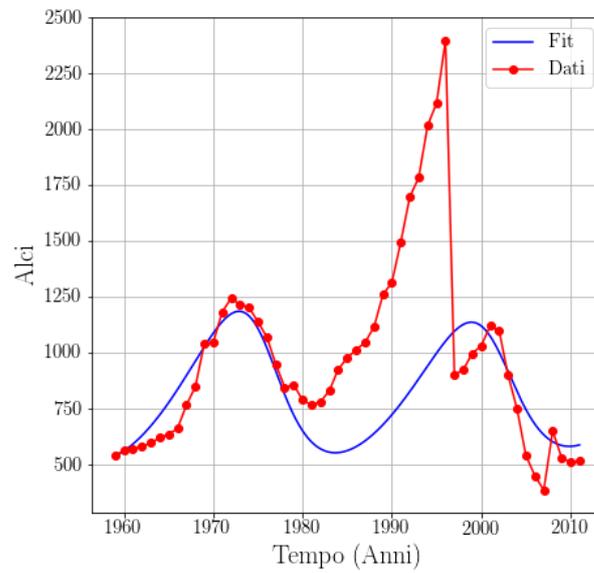


Figure 1.20: Fit dei dati relativi alle alci dell'Isle Royale.

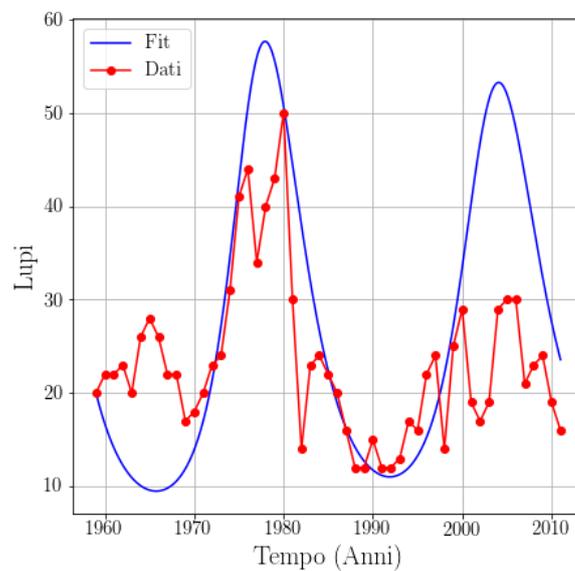


Figure 1.21: Fit dei dati relativi ai lupi dell'Isle Royale.

Qualitativamente si osserva, almeno in modo approssimativo, un certo grado di compatibilità fra le curve teoriche e i dati registrati. Le discrepanze più significative si riscontrano

1.5. Confronto con i dati provenienti dall'ecosistema dell'Isle Royale

nel primo e nell'ultimo decennio per quanto riguarda i lupi, e fra 1980-1995 per le alci. Avendo a che fare con una realtà complessa come quella di un ecosistema, è naturale che ci sia tutta una molteplicità di fattori che producono un discostamento dal modello matematico, perfetto nel suo determinismo. Tali componenti di variabilità sono, nel caso dell'Isle Royale, il virus che ha colpito i lupi negli anni '80, il susseguirsi di inverni troppo rigidi ed estati eccessivamente calde e altro ancora.

Nonostante tutto però il modello sembra avere una sua realizzazione dinamica simile a quella osservata nel sistema fisico.

Chapter 2

Teoria Neutrale. Master equation logistica con immigrazione

In questo secondo capitolo si vuole iniziare ad allargare il campo di azione dei modelli esposti in precedenza per costruire un framework matematico in grado di descrivere le più generali dinamiche di interazione all'interno di un ecosistema.

L'obiettivo cioè è quello di arrivare a inquadrare tali modelli all'interno di teorie ecologiche che possano valere per una, così come per due fino a un numero N di popolazioni, prese indistintamente dal mondo animale e vegetale, interagenti fra loro e con l'ambiente circostante.

In questa trattazione sono state prese in esame due possibili alternative: la Teoria Neutrale Unificata della Biodiversità (*Unified Neutral Theory of Biodiversity*, UNTB) e la Teoria della Nicchia (*Niche Theory*, NT), di cui si argomenterà nel capitolo successivo. Entrambe cercano di spiegare le dinamiche di una comunità, ossia di come l'insieme delle specie di un ecosistema interagisca in un determinato ambiente in cui le condizioni fisico-chimiche ed ambientali sono costanti.

Nella UNTB il termine *neutrale* sta ad indicare che tutti gli individui di tutte le specie sono uguali in quelle definibili come caratteristiche vitali, cioè hanno stesse probabilità di nascere, morire, migrare e definire una nuova specie. La struttura della comunità che ne risulta è quindi il risultato di processi stocastici che si susseguono con lo scorrere del tempo.

La convivenza è garantita assumendo semplicemente un flusso costante di specie nella comunità, attraverso processi di immigrazione dall'esterno o di formazione di nuove specie. Il modello neutrale di riferimento è quello della comunità locale di Hubbell la quale, all'equilibrio, prevede un numero totale di individui fisso ed immutabile. Quindi se uno di essi muore, viene rimpiazzato da un altro della stessa o di un'altra specie, scelta in proporzione alla sua abbondanza, e proveniente da una grande riserva esterna.

In sintesi è un modello in grado di incorporare stocasticità demografica, flussi migratori e interazioni fra le specie, siano esse competitive o mutualistiche.

Lo strumento matematico principale per investigare questa e altre teorie ecologiche è quello della master equation a cui è dedicato il resto del capitolo; in particolare se ne

2.1. La master equation

studia l'applicazione al semplice caso di una popolazione, ma da cui emergono alcune proprietà interessanti ed estendibili a sistemi ben più complessi.

2.1 La master equation

La master equation fornisce l'evoluzione per la distribuzione di probabilità di una popolazione discreta data la sua dinamica microscopica ([31]).

Se il numero massimo di individui che può essere raggiunto è N_{max} , la probabilità p_n di avere $n \leq N_{max}$ individui evolve nel tempo in accordo con un'equazione differenziale lineare in cui compaiono anche le probabilità di transizione $W_{n,n'}$ dallo stato n' a n

$$\frac{dp_n}{dt} = \sum_{n'} (W_{n,n'} p_{n'} - W_{n',n} p_n) \quad (2.1)$$

Il caso più semplice, qui trattato, ammette solo transizioni fra gli stati primi vicini, ossia $n' = n \pm 1$, e di conseguenza

$$\frac{dp_n}{dt} = W_{n,n+1} p_{n+1} + W_{n,n-1} p_{n-1} - W_{n-1,n} p_n - W_{n+1,n} p_n \quad (2.2)$$

Si definiscono poi il guadagno g_{n-1} e la perdita r_{n+1} (dal momento che indicano la probabilità di un aumento o di un decremento della popolazione di un'unità) rispettivamente come

$$g_{n-1} = W_{n,n-1} \quad (2.3a)$$

$$r_{n+1} = W_{n,n+1} \quad (2.3b)$$

così che l'equazione (2.2) diventa

$$\frac{dp_n}{dt} = g_{n-1} p_{n-1} + r_{n+1} p_{n+1} - g_n p_n - r_n p_n \quad (2.4)$$

In generale gli stati possibili vanno da $n = 0$ fino a $n = N_{max}$ che può anche essere infinito, ma si è soliti introdurre un parametro N che rappresenta la taglia tipica del sistema. Se, come spesso accade, esiste un valore n_* per il quale p_n raggiunge un massimo, N risulta proprio dell'ordine di n_* . Naturalmente N_{max} deve essere maggiore di N (ad esempio può essere scelto come multiplo intero di N), e nella costruzione di un modello è tanto importante scegliere N quanto N_{max} . Il valore N , oltre a fissare una scala, stabilisce anche l'ampiezza delle fluttuazioni, che decrescono al crescere di N , fino a scomparire nel limite $N \rightarrow \infty$. In questo limite la master equation diventa l'equazione di continuità per la densità di probabilità relativa ad una equazione deterministica detta equazione di campo medio.

Al fine di evitare transizioni fra stati che non esistono ($n = -1, N_{max} + 1$) si rende necessario stabilire alcune condizioni al contorno per guadagno e perdita

$$g_{-1} = r_0 = g_{N_{max}} = r_{N_{max}+1} = 0$$

2.1. La master equation

La prima e l'ultima equazione delle (2.4) sono dunque

$$\frac{dp_0}{dt} = r_1 p_1 - g_0 p_0 \quad (2.5a)$$

$$\frac{dp_{N_{max}}}{dt} = g_{N_{max}-1} p_{N_{max}-1} - r_{N_{max}} p_{N_{max}} \quad (2.5b)$$

Detti E e E^{-1} gli operatori di incremento e decremento che trasformano una generica funzione $f(n)$ in

$$E f(n) = f(n+1) \quad E^{-1} f(n) = f(n-1)$$

la master equation si può riscrivere nella forma

$$\frac{dp_n}{dt} = (E-1)r_n p_n + (E^{-1}-1)g_n p_n = (E-1)(r_n p_n - E^{-1}g_n p_n) = D J_n \quad (2.6)$$

con $D = E - 1$ operatore differenza e $J_n = r_n p_n - E^{-1}g_n p_n$ il termine di corrente che si annulla all'equilibrio.

2.1.1 Limite del continuo

Per valori grandi di N è possibile passare ad una descrizione in cui lo spazio degli stati diventa continuo, introducendo una densità di probabilità $P(x, t)$ che interpola $N p_n$ nei punti $x = n/N$, con x a indicare la popolazione relativa. In questo caso si prova che $P(x)$ soddisfa una equazione di tipo diffusivo che, troncata al primo ordine in uno sviluppo in $1/N$, diventa la equazione di Fokker-Planck. A questa si associa una equazione di Langevin in cui l'ampiezza del rumore è di ordine $1/\sqrt{N}$, e che di conseguenza si annulla nel limite $N \rightarrow \infty$ riducendosi alla equazione di campo medio.

Procedendo con ordine, all'equazione di Fokker-Planck si arriva dopo aver introdotto le seguenti funzioni interpolanti

$$P\left(\frac{n}{N}, t\right) = N p_n(t) \quad G\left(\frac{n}{N}\right) = \frac{g_n}{N} \quad R\left(\frac{n}{N}\right) = \frac{r_n}{N} \quad (2.7)$$

con derivate prime e seconde assunte continue. Esse sono definite per $1/N \leq x \leq x_{max} = N_{max}/N$. La (2.6) diventa dunque

$$\frac{\partial}{\partial t} P(x, t) = N(E-1)(R(x)P(x, t)) + N(E^{-1}-1)(G(x)P(x, t)) \quad (2.8)$$

Lo sviluppo di Taylor consente di esprimere gli operatori nella forma seguente

$$D_+ = N(E-1) \quad D_- = N(E^{-1}-1) \quad D_{\pm} f(x) = f\left(x \pm \frac{1}{N}\right) - f(x) \quad (2.9)$$

e quindi

$$D_{\pm} = \pm \frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2N} \frac{\partial^2}{\partial x^2} + O(N^{-2}) \quad (2.10)$$

2.1. La master equation

Ecco allora, unendo i tasselli, comporsi l'equazione di Fokker-Planck

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial t}P(x, t) &= -\frac{\partial}{\partial x}\left((G(x) - R(x))P(x, t)\right) + \frac{1}{2N}\frac{\partial^2}{\partial x^2}\left((G(x) + R(x))P(x, t)\right) + O(N^{-2}) \\ &= -\frac{\partial}{\partial x}\left(a_-(x)P(x, t)\right) + \frac{1}{2N}\frac{\partial^2}{\partial x^2}\left(a_+(x)P(x, t)\right)\end{aligned}\quad (2.11)$$

dove è stato trascurato il resto di ordine N^{-2} e sono state definite le funzioni

$$a_{\pm}(x) = G(x) \pm R(x) \quad (2.12)$$

Il termine $a_+(x)$ determina il coefficiente di diffusione e di conseguenza il rumore nella corrispondente equazione di Langevin, che tende ad un valore nullo nel limite per $N \rightarrow \infty$ riducendo l'equazione di Fokker-Planck ad una equazione di continuità

$$\frac{\partial P(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}[a_-(x)P(x, t)] \quad (2.13)$$

che invece dipende solo dalla differenza $a_-(x)$.

Dalle espressioni (1.2) e (1.10) è possibile scrivere l'equazione di Langevin con rumore moltiplicativo corrispondente all'equazione di Fokker-Planck (2.11), che nella formulazione di Ito è data da

$$\frac{dx}{dt} = a_-(x) + \frac{1}{\sqrt{N}}\sqrt{a_+(x)}\xi(t) \quad (2.14)$$

Dal momento che

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2}{\partial x^2}[a_+(x)P] &= \frac{\partial}{\partial x}\left(P\frac{da_+(x)}{dx} + a_+(x)\frac{\partial P}{\partial x}\right) \\ &= \frac{\partial}{\partial x}\left(\sqrt{a_+(x)}\frac{\partial}{\partial x}(\sqrt{a_+(x)}P)\right) + \frac{\partial}{\partial x}\left(\sqrt{a_+(x)}P\frac{d\sqrt{a_+(x)}}{dx}\right)\end{aligned}\quad (2.15)$$

l'equazione di Fokker-Planck assume la forma

$$\begin{aligned}\frac{\partial P}{\partial t} &= -\frac{\partial}{\partial x}[a_-(x)P] + \frac{1}{2N}\left[\frac{\partial}{\partial x}\left(\sqrt{a_+(x)}\frac{\partial}{\partial x}(\sqrt{a_+(x)}P)\right) + \frac{\partial}{\partial x}\left(\sqrt{a_+(x)}P\frac{d\sqrt{a_+(x)}}{dx}\right)\right] \\ &= -\frac{\partial}{\partial x}[a_-(x)P] + \frac{1}{2N}\frac{\partial}{\partial x}\left(\sqrt{a_+(x)}\frac{\partial}{\partial x}(\sqrt{a_+(x)}P)\right) + \frac{1}{4N}\frac{\partial}{\partial x}\left(P\frac{da_+(x)}{dx}\right) \\ &= -\frac{\partial}{\partial x}\left[\left(a_-(x) - \frac{1}{4N}\frac{da_+(x)}{dx}\right)P\right] + \frac{1}{2N}\frac{\partial}{\partial x}\left[\sqrt{a_+(x)}\frac{\partial}{\partial x}(\sqrt{a_+(x)}P)\right]\end{aligned}\quad (2.16)$$

da cui l'equazione di Langevin nella formulazione di Stratonovich

$$\frac{dx}{dt} = a_-(x) - \frac{1}{4N}\frac{da_+(x)}{dx} + \frac{1}{\sqrt{N}}\sqrt{a_+(x)}\xi(t) \quad (2.17)$$

2.1. La master equation

con schema discreto che corrisponde alla integrazione con lo schema implicito di Heun

$$\begin{aligned} x_k &= x_{k-1} + \frac{\Delta t}{2} \left(a_-(x_k) + a_-(x_{k-1}) - \frac{1}{4N} \frac{d}{dx} a_+(x_k) - \frac{1}{4N} \frac{d}{dx} a_+(x_{k-1}) \right) \\ &= \frac{\sqrt{\Delta t}}{2\sqrt{N}} \left(\sqrt{a_+(x_k)} + \sqrt{a_+(x_{k-1})} \right) \xi_k \end{aligned} \quad (2.18)$$

2.1.2 Soluzioni di equilibrio

La soluzione di equilibrio per la master equation si trova imponendo l'annullarsi del termine di corrente J_n

$$J_n = r_n p_n - E^{-1} g_n p_n = r_n p_n - g_{n-1} p_{n-1} = 0 \quad (2.19)$$

da cui

$$p_n = \frac{g_{n-1}}{r_n} p_{n-1} = \prod_{m=2}^n \frac{g_{m-1}}{r_m} p_1 \quad (2.20)$$

con p_1 determinabile imponendo la condizione di normalizzazione. Nel limite del continuo, con $N \gg 1$, si ha che

$$\begin{aligned} f(x) &= \log P(x) = \log p_n = \log(N p_1) + \sum_{m=2}^n (\log g_{m-1} - \log r_m) \\ &\simeq \log(N p_1) + N \int_{1/N}^x \left(\log G\left(x' - \frac{1}{N}\right) - \log R(x') \right) dx' \\ &= \log P(N^{-1}) + N \int_{1/N}^x \left(\log G(x') - \frac{1}{N} \frac{d}{dx'} G(x') - \log R(x') \right) dx' \\ &= N \int_{1/N}^x \left(\log G(x') - \log R(x') \right) dx' - \log G(x) + O(N^{-1}) + \log(P(N^{-1})G(N^{-1})) \end{aligned} \quad (2.21)$$

Per trovare il punto stazionario di massimo per $f(x)$ imponiamo che la sua derivata prima sia nulla e che la derivata seconda sia negativa in tale punto

$$f'(x) = N(\log G(x) - \log R(x)) = 0 \iff G(x_*) - R(x_*) = 0 \quad (2.22)$$

$$f''(x_*) = N \left(\frac{G'(x_*)}{G(x_*)} - \frac{R'(x_*)}{R(x_*)} \right) = N \left(\frac{G'(x_*) - R'(x_*)}{G(x_*)} \right) < 0 \quad (2.23)$$

o, ricordando che $a_{\pm}(x) = G(x) \pm R(x)$, in modo equivalente

$$f'(x) = N a_-(x) = 0 \iff a_-(x_*) = 0 \quad (2.24)$$

$$f''(x_*) = 2N \frac{a'_-(x_*)}{a_+(x_*)} < 0 \iff a'(x_*) < 0 \quad (2.25)$$

2.2. Modello logistico con immigrazione

con $P(x)$ che risulta approssimata da una gaussiana

$$P(x) \simeq Z \exp\left(-\frac{(x-x_*)^2}{2\sigma^2}\right) \quad \sigma^2 = -\frac{1}{N(G'(x_*) - R'(x_*))} = -\frac{a_+(x_*)}{2Na'_-(x_*)} \quad (2.26)$$

La equazione di Langevin (2.17), nel limite per $N \rightarrow \infty$ diventa l'equazione di campo medio

$$\frac{dx}{dt} = a_-(x) \quad (2.27)$$

che ha un equilibrio x_* nel punto in cui $a_-(x_*) = 0$, ed esso è stabile se $a'_-(x_*) < 0$. Quindi è in tale punto di equilibrio che la probabilità ha un massimo, quando $n = Nx_*$. Queste ora ricavate sono praticamente le stesse conclusioni a cui si arriva ponendo uguale a zero l'equazione di Fokker-Planck (2.11)

$$\frac{1}{2N} \frac{\partial}{\partial x} (Pa_+(x)) = a_-(x)P = \frac{a_-(x)}{a_+(x)} (Pa_+(x)) \quad (2.28)$$

che, risolta per separazione delle variabili porta a

$$P(x) = P_0 \exp\left(2N \int^x \frac{a_-(x')}{a_+(x')} dx' - \log a_+(x)\right) \quad (2.29)$$

con P_0 costante di normalizzazione.

2.2 Modello logistico con immigrazione

Per vedere un'applicazione concreta della master equation si può ancora fare riferimento all'equazione logistica con tasso di crescita r

$$\frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{N}\right) + N\mu \quad (2.30)$$

in cui è stato aggiunto il tasso di immigrazione μ , il quale indica la possibilità che nuovi individui provenienti da una riserva esterna possano andare ad incrementare la popolazione della specie nel tempo. N indica invece la capacità portante, ossia la popolazione di equilibrio quando $\mu = 0$.

In termini di abbondanza relativa $x = n/N$ essa si può riscrivere nella forma

$$\frac{dx}{dt} = a_-(x) = rx(1-x) + \mu \quad (2.31)$$

con equilibrio

$$x_* = \frac{r + \sqrt{r^2 + 4r\mu}}{2r} \quad (2.32)$$

che è stabile in quanto $a'_-(x_*) = -\sqrt{r^2 + 4r\mu} < 0$. Per deboli immigrazioni ($r\mu \ll 1$) si ha una popolazione di equilibrio $x_* \simeq 1$, che corrisponde ad avere un numero di individui molto vicino alla capacità portante N , mentre per fenomeni migratori più intensi

2.2. Modello logistico con immigrazione

il sistema è esternamente forzato ad eccedere il valore massimo stabilito da N , andando cioè oltre quello che la sua dinamica interna gli consente.

Per scrivere la master equation (2.4) vanno necessariamente definiti il termine di guadagno g_n e quello di perdita r_n , che forniscono rispettivamente i tassi di incremento della popolazione dovuti a eventi migratori o di nascita, e di diminuzione a causa di processi di morte. Si può tenere conto in particolare di due versioni ([18])

- Mortalità dipendente dalla densità (*Density Dependent Mortality*, DDM) con fattore di perdita quadratico

$$g_n = r_+ n + N\mu \quad (2.33a)$$

$$r_n = r_- n + \frac{r}{N} n^2 \quad (2.33b)$$

dove $r = r_+ - r_-$, da cui

$$a_- = \frac{g_n - r_n}{N} = rx(1-x) + \mu \quad (2.34a)$$

$$a_+ = \frac{g_n + r_n}{N} = x(r_+ + r_-) + rx^2 + \mu \quad (2.34b)$$

- Natalità dipendente dalla densità (*Density Dependent Natality*, DDN) con fattore di guadagno quadratico

$$g_n = r_+ n - \frac{r}{N} n^2 + N\mu \quad (2.35a)$$

$$r_n = r_- n \quad (2.35b)$$

con

$$a_- = \frac{g_n - r_n}{N} = rx(1-x) + \mu \quad (2.36a)$$

$$a_+ = \frac{g_n + r_n}{N} = x(r_+ + r_-) - rx^2 + \mu \quad (2.36b)$$

In entrambi i casi $a_-(x)$ specifica il limite di campo medio, mentre $a_+(x)$ la natura delle fluttuazioni le quali sono rilevanti ($\propto 1/\sqrt{N}$) quando N è un numero intero sufficientemente piccolo.

Le due master equation così definite sono state risolte numericamente fissando come condizioni iniziali per la probabilità

$$p_0(n) = 1 \quad \text{se } n = N/2 \quad (2.37a)$$

$$p_0(n) = 0 \quad \text{se } n \neq N/2 \quad (2.37b)$$

cioè si ipotizza che all'inizio la popolazione sia costituita da un numero di individui pari alla metà del massimo valore raggiungibile.

In particolare sono stati usati due valori limite $N = 20, 300$: nel primo caso le fluttuazioni sono significative ($\simeq 22\%$), nel secondo calano sensibilmente divenendo praticamente

2.2. Modello logistico con immigrazione

trascurabili ($\simeq 5.7\%$).

Il valore massimo di popolazione fino a cui integrare la master equation è stato fissato pari a $n = N_{max} = 3N$, e tale valore soddisfa quindi la condizione (2.5b).

Dapprima è stato studiato l'andamento di p_n in funzione di n in quattro differenti istanti di tempo (fig.2.1 per DDM e fig.2.2 per DDN) così da poterne seguire contemporaneamente l'evoluzione temporale.

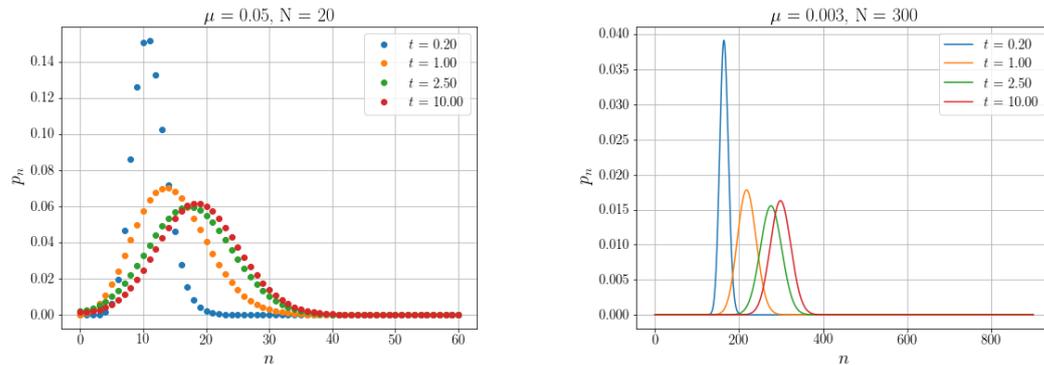


Figure 2.1: DDM: Andamento di p_n in funzione di n , per diversi istanti di tempo con $r_+ = 2, r_- = r = 1$. A sinistra il caso con $N = 20$, a destra $N = 300$.

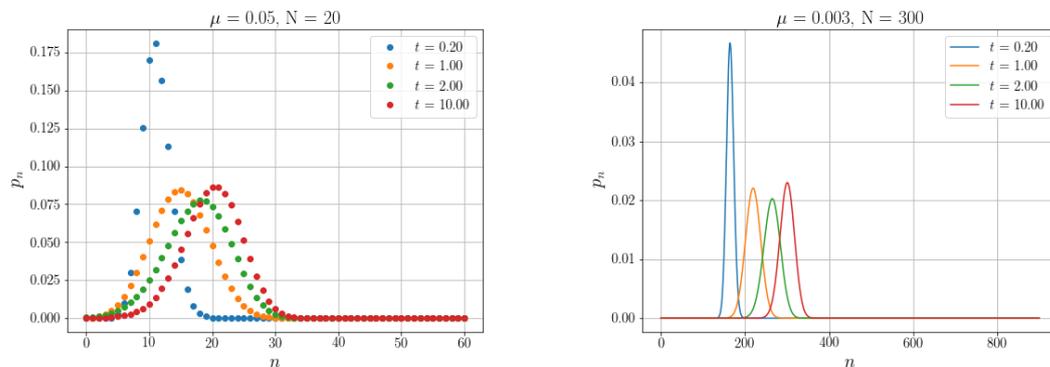


Figure 2.2: DDN: Andamento di p_n in funzione di n , per diversi istanti di tempo con $r_+ = 2, r_- = r = 1$. A sinistra il caso con $N = 20$, a destra $N = 300$.

Con lo scorrere del tempo risulta chiaro come siano sempre più probabili configurazioni a n crescente fino ad arrivare all'equilibrio dove la popolazione è circa uguale (o superiore, se μ è considerevole) al valore limite N . Tutto ciò è in linea con l'idea dell'equazione logistica di modellizzare sistemi in cui una specie, avendo a disposizione un numero limitato di risorse, tende a crescere fino a raggiungere la sua capacità portante.

2.2. Modello logistico con immigrazione

2.2.1 Soluzioni di equilibrio

E' interessante ora focalizzarsi solo su ciò che succede all'equilibrio, per osservare l'esito della dinamica del sistema sopra descritto.

Per prima cosa è conveniente riscrivere i termini di guadagno e perdita (2.33) e (2.35) imponendo $r = 1$ e $r_- = s$, così che per la versione DDM si ha

$$g_n = (1 + s)n + N\mu \quad (2.38a)$$

$$r_n = sn + \frac{n^2}{N} \quad (2.38b)$$

con funzioni interpolanti

$$G(x) = (1 + s)x + \mu \quad (2.39a)$$

$$R(x) = sx + x^2 \quad (2.39b)$$

mentre per la DDN

$$g_n = (1 + s)n - \frac{n^2}{N} + N\mu \quad (2.40a)$$

$$r_n = sn \quad (2.40b)$$

con funzioni interpolanti

$$G(x) = (1 + s)x - x^2 + \mu \quad (2.41a)$$

$$R(x) = sx \quad (2.41b)$$

Dapprima vengono mostrati contestualmente gli andamenti delle due distribuzioni di equilibrio per diversi valori del parametro s , considerabile come un indice dell'intensità della stocasticità demografica (2.3).

Per valori di s piccoli (2.3a) si trova una distribuzione gaussiana, ma basta incrementarli di poco per ottenere prima una distribuzione bimodale (2.3b) e infine una distribuzione a potenza (2.3c), che è un caso limite di una distribuzione di Pareto definita da

$$P(x) = \frac{C}{x^\alpha} \quad x_{min} < x < \infty \quad \alpha > 1 \quad (2.42)$$

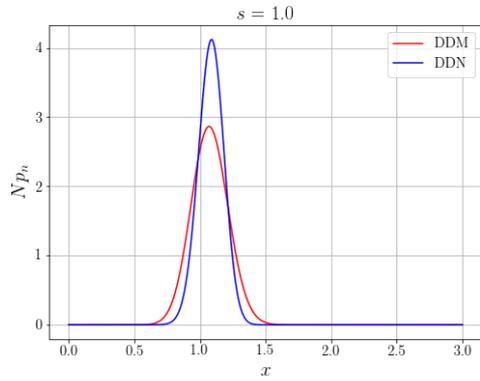
Nel presente caso $\alpha = 1$ e $x_{min} < x < x_{max}$, con x_{max} finito per poterne garantire il senso biologico. All'aumentare di s si vede chiaramente come le curve per le due varianti del modello coincidano sempre più.

Un ulteriore e interessante confronto che è possibile mettere in atto è quello fra la soluzione di equilibrio da bilancio dettagliato, l'approssimazione al continuo e quella gaussiana (2.26), soprattutto per valori crescenti del parametro s fino al limite per $s \rightarrow \infty$.

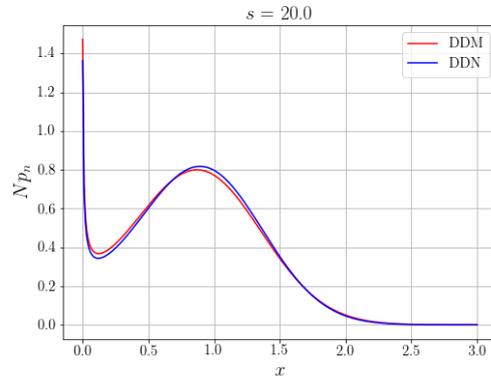
In quest'ultimo caso, per quanto riguarda l'equilibrio da bilancio dettagliato della master equation (caso discreto quindi), riprendendo la (2.20) si ha che

$$\lim_{s \rightarrow \infty} p_n = \lim_{s \rightarrow \infty} \prod_{m=2}^n \frac{g_{m-1}}{r_m} p_1 = \prod_{m=2}^n \frac{m-1}{m} p_1 = \frac{p_1}{n} \quad \text{con } p_1 \simeq \frac{1}{\log(N_{max})} \quad (2.43)$$

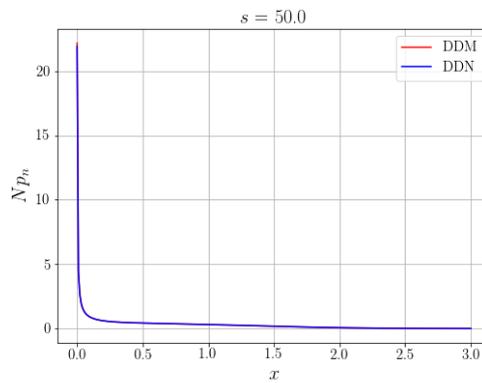
2.2. Modello logistico con immigrazione



(a) *Distribuzioni stazionarie per $s = 1$.*



(b) *Distribuzioni stazionarie per $s = 20$.*



(c) *Distribuzioni stazionarie per $s = 50$.*

Figure 2.3: Confronto fra le distribuzioni stazionarie per i due modelli stocastici DDM e DDN. In ognuno dei tre casi $N = 100$, $\mu = 0.1$.

L'approssimazione continua a $P(x)$ è ottenuta nel limite di N grande, anche se è comunque ottima già per $N = 50$. La si calcola per il caso DDM sfruttando le funzioni interpolanti (2.39), ma in maniera del tutto analoga si può procedere per la natalità

2.2. Modello logistico con immigrazione

dipendente dalla densità

$$\begin{aligned}
f(x) &= \log P(x) = \log P(N^{-1}) + N \int_{1/N}^x \left[\log G\left(x' - \frac{1}{N}\right) - \log R(x') \right] dx' \\
&= \log P(N^{-1}) + N \int_{1/N}^x \left[\log \left((1+s) \left(x' - \frac{1}{N}\right) + \mu \right) - \log(x'(s+x')) \right] dx' \\
&= N \left\{ \left(x - \frac{1}{N} + \frac{\mu}{1+s}\right) \left[\log(1+s) + \log\left(x - \frac{1}{N} + \frac{\mu}{1+s}\right) \right] - \right. \\
&\quad \left. - \left(x - \frac{1}{N} + \frac{\mu}{1+s}\right) - \left[x \log x - x + (s+x) \log(s+x) - (s+x) \right] \right\} + C
\end{aligned} \tag{2.44}$$

che, prendendo il limite per $s \rightarrow \infty$, si riduce ad una distribuzione a legge di potenza

$$\log P(x) \simeq C - \log x \implies P(x) = P_0 \frac{e^C}{x} \tag{2.45}$$

con P_0 costante di normalizzazione, e $C = s \log s - s$ per evitare overflow durante l'esecuzione del codice. Da notare come questo risultato rispecchia quanto già trovato nel caso discreto con la condizione imposta dal bilancio dettagliato.

Nella figura (2.4) vengono confrontati i risultati Np_n della master equation per la DDM con la soluzione $P(x)$ ottenuta tramite la (2.44) e con l'approssimazione gaussiana avente varianza

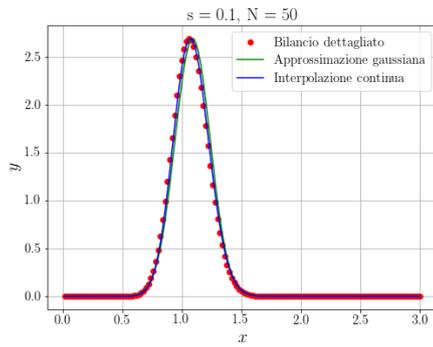
$$\sigma_\infty^2 = \frac{x_*(1+s) + \mu}{N(2x_* - 1)} \quad x_* = \frac{1 + \sqrt{1 + 4\mu}}{2} \tag{2.46}$$

variando il parametro s fino a valutare il caso $s \gg 1$. Oltre a riproporre gli andamenti osservati in precedenza al variare di s , si nota come l'approssimazione gaussiana funzioni bene solo per piccoli valori del parametro, mentre ben più affidabile è l'interpolazione continua, che ricalca l'andamento dell'equilibrio da bilancio dettagliato anche per grandi valori di s .

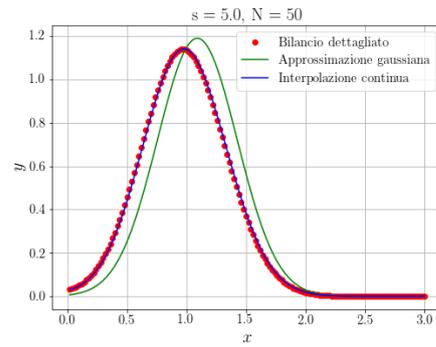
Migliori risultati si otterrebbero ovviamente aumentando la capacità portante N , ma si è voluto mettere in evidenza che, come già accennato sopra, anche per $N = 50$ i riscontri sono buoni.

A chiusura del capitolo vale la pena mostrare l'andamento della probabilità p_n in funzione del tempo per differenti valori di n per la DDM (fig.2.5), che mostra ancor più direttamente alcune considerazioni già estrapolabili dai precedenti grafici. Fra queste come con il passare del tempo siano più probabili configurazioni in cui la popolazione di equilibrio è vicina a N , in linea con l'idea di base dell'equazione logistica.

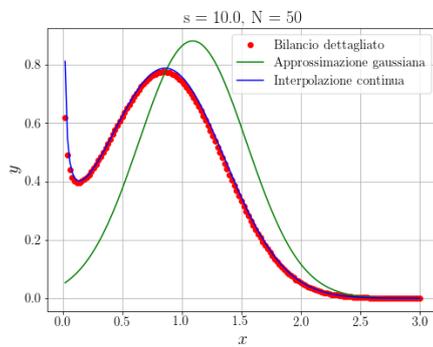
2.2. Modello logistico con immigrazione



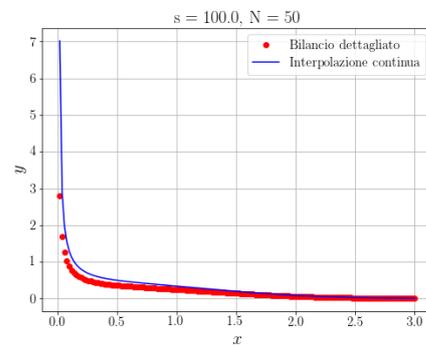
(a) $s = 0.1$.



(b) $s = 5$.



(c) $s = 10$.



(d) $s = 100$.

Figure 2.4: DDM: Confronto fra le distribuzioni di probabilità all'equilibrio per diversi valori del parametro s , con $N = 50$, $\mu = 0.1$ e $x_{max} = 3$. In ordinata y rappresenta Np_n (punti rossi), interpolazione continua $P(x)$ (linea blu) e approssimazione gaussiana a $P(x)$ (linea verde).

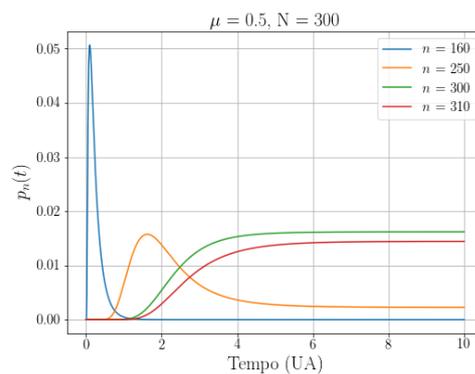
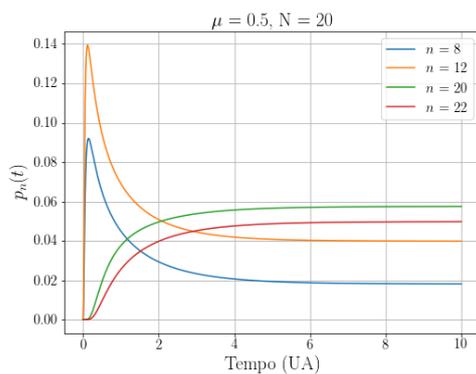


Figure 2.5: DDM: Andamento di p_n in funzione del tempo per differenti valori di n , nei casi in cui $N = 20$ (sinistra) e $N = 300$ (destra), con $\mu = 0.5$.

Chapter 3

Teoria della nicchia. Equazione di Lotka-Volterra con competizione

L'altra importante teoria ecologica attraverso cui tentare di spiegare le dinamiche di interazione di un ecosistema è, come accennato nel precedente capitolo, la teoria della nicchia (*Niche Theory*, NT).

Bisogna innanzitutto specificare che il termine "nicchia ecologica" viene qui inteso semplicemente come sinonimo di habitat, ossia lo spazio circoscritto in cui una specie preferisce stazionare, senza quindi fare riferimento al modo di vivere, al ruolo che ha e a tutte le condizioni fisiche, chimiche e biologiche che ne permettono l'esistenza in quel particolare spazio.

Secondo la NT le dinamiche di una comunità si possono spiegare appunto in termini di nicchie ecologiche: solo se gli habitat delle varie specie sono sufficientemente separati, così da non competere troppo intensamente per le stesse risorse, sarà possibile la loro coesistenza sul lungo periodo. Le risposte a perchè le diverse popolazioni si scelgano ciascuna un proprio spazio vitale sono svariate: modi differenti di usare le risorse, di interagire con competitori e mutualisti (cioè individui con i quali si collabora per trarre reciproco beneficio), e altro ancora.

Le equazioni di Lotka-Volterra di cui si è ampiamente argomentato sono proprio un modello, seppur minimale, circoscrivibile all'interno della NT. In che modo? Le differenze fra nicchie sono effettivamente tenute in considerazione, dal momento che le competizioni intra- e interspecifiche hanno diversa intensità: maggiore è la sovrapposizione fra le nicchie e più vigorosa è la competizione, misurata dal rapporto fra i coefficienti del modello. Nel presente capitolo viene trattato all'inizio il modello deterministico relativo a due popolazioni in cui si introduce esplicitamente un termine di immigrazione e se ne studiano gli equilibri con possibilità di biforcazioni.

Il passo successivo è considerare termini fluttuanti che intervengono nella dinamica, trattata servendosi della master equation, come già fatto nel caso di una sola popolazione.

A chiusura del capitolo trova spazio un cenno al modello di Haegeman e Loreau il quale tenta di gettare un ponte fra la teoria neutrale unificata della biodiversità e la teoria della nicchia, nel caso più generale in cui l'ecosistema è composto da un numero generico

3.1. Modello di popolazioni in competizione

N di specie.

3.1 Modello di popolazioni in competizione

Si parte considerando un semplice sistema di due equazioni logistiche con l'aggiunta del termine di competizione

$$\frac{dx}{dt} = k_x x \left(1 - \frac{x}{x_\infty} - \alpha_x y \right) \quad (3.1a)$$

$$\frac{dy}{dt} = k_y y \left(1 - \frac{y}{y_\infty} - \alpha_y x \right) \quad (3.1b)$$

con tassi di natalità k_x e k_y , capacità portanti x_∞ e y_∞ , fattori di decrescita α_x e α_y . Senza perdere generalità, è possibile fare un'ulteriore semplificazione

- Assumendo uguali per entrambe le specie i tassi di natalità e i fattori di decrescita: $k_x = k_y = k$ e $\alpha_x = \alpha_y = \alpha$.
- Ridefinendo $\alpha_x y_\infty \rightarrow \alpha_x$ e $\alpha_y x_\infty \rightarrow \alpha_y$
- Riscalando le coordinate $x/x_\infty \rightarrow x$, $y/y_\infty \rightarrow y$.
- Riscalando il tempo $kt \rightarrow t$

così da poterlo riscrivere come

$$\frac{dx}{dt} = x(1 - x - \alpha y) \quad (3.2a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y(1 - y - \alpha x) \quad (3.2b)$$

Per giustificare l'inserimento del termine di immigrazione si fa riferimento a un modello basato su una master equation che come campo medio ha una logistica con immigrazione

$$\frac{dx}{dt} = x(1 - x) + \mu \quad (3.3)$$

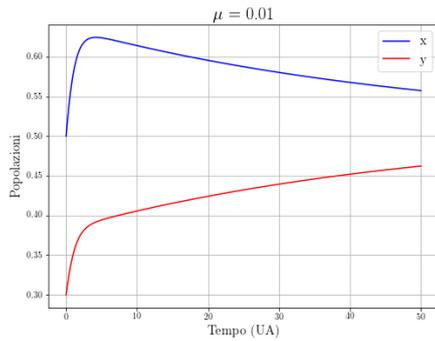
Unendo il tutto si arriva al caso di interesse, che getta le basi per una master equation avente le equazioni di Lotka-Volterra con termine di immigrazione come campo medio

$$\frac{dx}{dt} = a_{x-} = x(1 - x - \alpha y) + \mu \quad (3.4a)$$

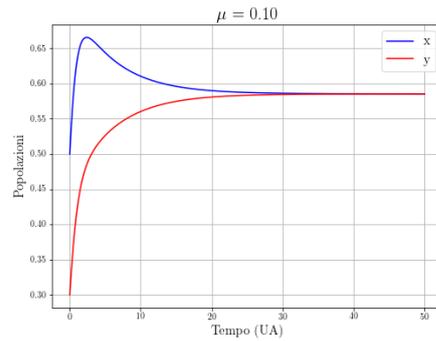
$$\frac{dy}{dt} = a_{y-} = y(1 - y - \alpha x) + \mu \quad (3.4b)$$

Come mostrato in figura (3.1) all'aumentare di μ e al diminuire di α il sistema raggiunge più velocemente le popolazioni di equilibrio che ovviamente sono crescenti, essendoci immigrazione sempre più elevata dalle riserve esterne.

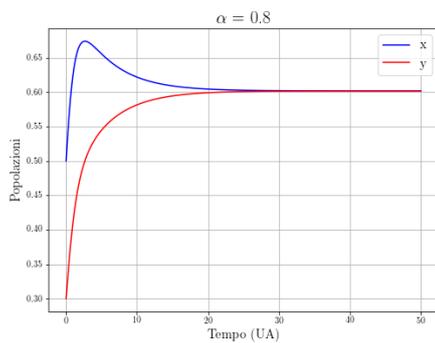
3.1. Modello di popolazioni in competizione



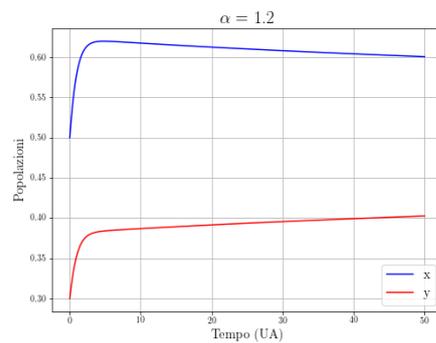
(a) $\mu = 0.01, \alpha = 1.$



(b) $\mu = 0.1, \alpha = 1.$



(c) $\alpha = 0.8, \mu = 0.05.$



(d) $\alpha = 1.2, \mu = 0.05.$

Figure 3.1: Andamento delle due popolazioni nel tempo, con $(x_0, y_0) = (0.5, 0.3)$, per differenti valori del tasso di immigrazione μ e α fisso (in alto) e per diversi valori di α con μ invariato (in basso).

3.2. Equilibrio e biforcazioni per due popolazioni con immigrazione

3.2 Equilibrio e biforcazioni per due popolazioni con immigrazione

La cosa che più interessa è come sempre trovare i punti di equilibrio (x_*, y_*) definiti da $a_{x-} = a_{y-} = 0$ e che hanno significato biologico solo se giacciono sul quadrante positivo. Tenendo conto che

$$a_{y-}(x, y) - a_{x-}(x, y) = (y - x)(1 - y - x) \quad (3.5)$$

le soluzioni si trovano su due rette

- $x = y$. In questo caso le due specie sono presenti con la stessa abbondanza $x_* = y_* = p$

$$p = \frac{1}{2(1 + \alpha)} (1 + \sqrt{1 + 4\mu(1 + \alpha)}) \geq \frac{1}{1 + \alpha} \quad (3.6)$$

con un minimo per $\mu = 0$.

- $y = 1 - x$. Le soluzioni sono date da $x_* = p$ e $y_* = 1 - p$ con

$$p_{\pm} = \frac{1}{2} \left(1 \pm \sqrt{1 - \frac{4\mu}{\alpha - 1}} \right) \quad (3.7)$$

con $\alpha > 1 + 4\mu$ affinché le soluzioni siano reali

Per studiare la stabilità di questi punti si passa per la matrice jacobiana del sistema, inizialmente scritta per il caso con $\mu = 0$

$$A(x, y) = \begin{pmatrix} \partial\dot{x}/\partial x & \partial\dot{x}/\partial y \\ \partial\dot{y}/\partial x & \partial\dot{y}/\partial y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2x + 1 - \alpha y & -\alpha x \\ -\alpha y & -2y + 1 - \alpha x \end{pmatrix} \quad (3.8)$$

Come mostrato sopra, in questo caso le possibilità per i punti di equilibrio sono

$$(x_*, y_*) = (p, p) = (1/(1 + \alpha), 1/(1 + \alpha)) \quad (3.9a)$$

$$(x_*, y_*) = (p_-, 1 - p_-) = (0, 1) \quad (3.9b)$$

$$(x_*, y_*) = (p_+, 1 - p_+) = (1, 0) \quad (3.9c)$$

con relative jacobiane date da

$$A(p, p) = \frac{1}{1 + \alpha} \begin{pmatrix} -1 & -\alpha \\ -\alpha & -1 \end{pmatrix} \quad (3.10a)$$

$$A(0, 1) = \begin{pmatrix} 1 - \alpha & 0 \\ -\alpha & -1 \end{pmatrix} \quad (3.10b)$$

$$A(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -\alpha \\ 0 & 1 - \alpha \end{pmatrix} \quad (3.10c)$$

3.2. Equilibrio e biforcazioni per due popolazioni con immigrazione

Tutte e tre le matrici hanno traccia negativa e determinanti pari a

$$\det A(p, p) = \frac{1 - \alpha}{1 + \alpha} \quad (3.11a)$$

$$\det A(0, 1) = \det A(1, 0) = \alpha - 1 \quad (3.11b)$$

Quindi se $\alpha < 1$ il primo punto è stabile e gli altri due sono instabili, viceversa se $\alpha > 1$. Nel caso generale in cui μ e α hanno valori positivi qualsiasi bisogna garantire, per avere stabilità, che la traccia della jacobiana sia negativa e il suo determinante positivo.

Per quanto riguarda il primo punto si ha

$$A(p, p) = \begin{pmatrix} 1 - (\alpha + 2)p & -\alpha p \\ -\alpha p & 1 - (\alpha + 2)p \end{pmatrix} \quad (3.12)$$

Poichè $p > 1/(\alpha + 1)$ la traccia è sempre negativa, con determinante

$$\det A = 4(1 + \alpha)p^2 - 2p(2 + \alpha) + 1 = 4(1 + \alpha) \left(p - \frac{1}{2} \right) \left(p - \frac{1}{2(1 + \alpha)} \right) \quad (3.13)$$

positivo se $p < 1/(2(1 + \alpha))$ oppure se $p > 1/2$. Ma poichè, per quanto sopra riportato, $p > 1/(2(1 + \alpha))$, la condizione di stabilità è verificata solo se $p > 1/2$ e, recuperando l'espressione (3.6), ciò accade quando $\alpha < 1 + 4\mu$ (fig.3.2).

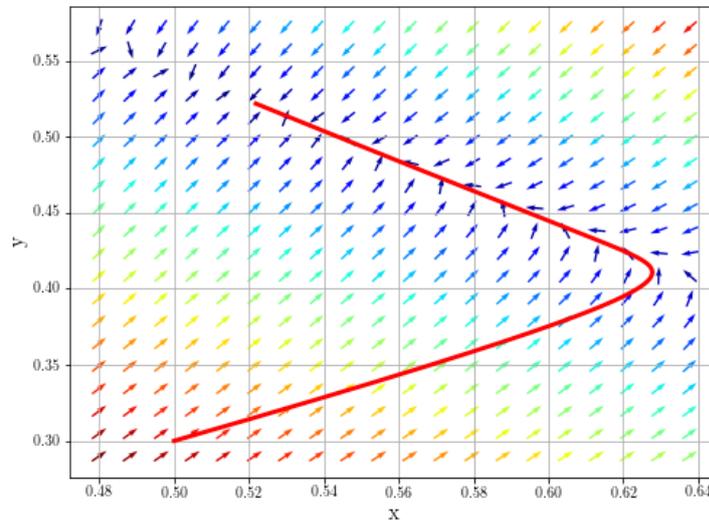


Figure 3.2: Traiettoria nello spazio delle fasi (linea rossa), con punto iniziale $(x_0, y_0) = (0.5, 0.3)$ che raggiunge asintoticamente il punto di equilibrio (p, p) con $p \simeq 0.52$. La figura mostra anche l'andamento del campo vettoriale. Si è scelto $\mu = 0.05$, $\alpha = 1.1 < 1 + 4\mu = 1.2$, fatto che garantisce la stabilità dell'equilibrio.

3.2. Equilibrio e biforcazioni per due popolazioni con immigrazione

Per i restanti due equilibri si ha

$$A(p_{\pm}, 1 - p_{\pm}) = \begin{pmatrix} 1 - \alpha + (\alpha - 2)p_{\pm} & -\alpha p_{\pm} \\ -\alpha(1 - p_{\pm}) & -1 + (2 - \alpha)p_{\pm} \end{pmatrix} \quad (3.14)$$

con $\text{Tr}(A) = -\alpha < 0$ e determinante

$$\det(A(p_{\pm}, 1 - p_{\pm})) = 4(\alpha - 1) \left(p_{\pm} - \frac{1}{2} \right)^2 \quad (3.15)$$

Per $\alpha < 1$ i punti di equilibrio sono reali e instabili ma non giacciono nel quadrante positivo e quindi non hanno senso biologico; per $\alpha > 1$ tali punti sono reali solo se $\alpha > 1 + 4\mu$ ed in questo caso entrambi stabili (fig.3.3).

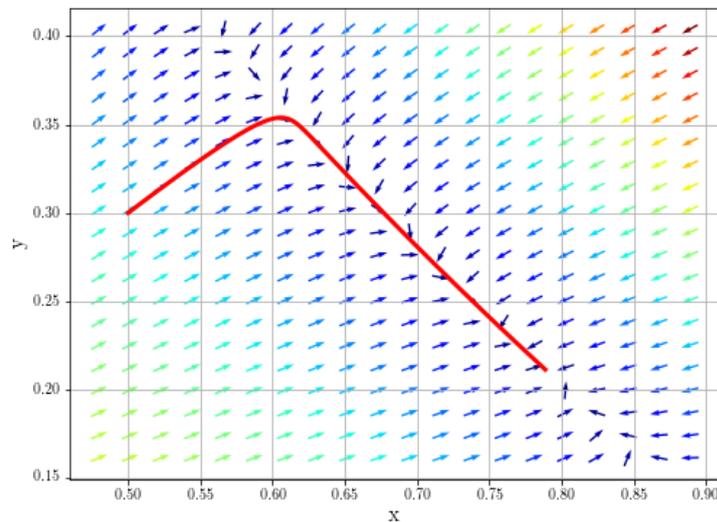


Figure 3.3: Traiettoria nello spazio delle fasi (linea rossa), con punto iniziale $(x_0, y_0) = (0.5, 0.3)$ che raggiunge asintoticamente il punto di equilibrio $(p_+, 1 - p_+)$ con $p_+ \simeq 0.79$. La figura mostra anche l'andamento del campo vettoriale. Si è scelto $\mu = 0.05$, $\alpha = 1.3 > 1 + 4\mu = 1.2$, fatto che garantisce la stabilità dell'equilibrio.

3.2. Equilibrio e biforcazioni per due popolazioni con immigrazione

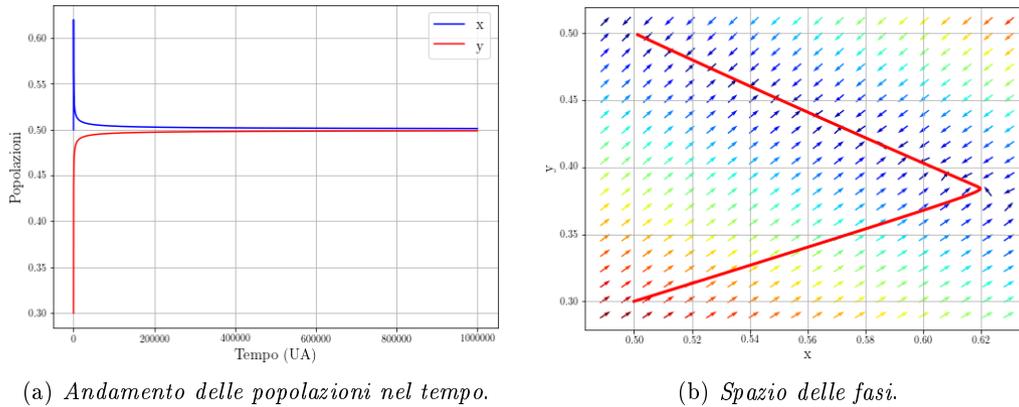


Figure 3.4: Lato sinistro: legge oraria per $x(t)$ (blu) e $y(t)$ (rosso) con condizione iniziale $(x_0, y_0) = (0.3, 0.5)$. Lato destro: traiettoria nello spazio delle fasi (linea rossa) con lo stesso punto iniziale che raggiunge asintoticamente il punto di equilibrio (p, p) dove $p = p_+ = p_- \simeq 0.5$, che è anche il punto in cui avviene la biforcazione (collasso di $(p, p), (p_+, 1 - p_+), (p_-, 1 - p_-)$). La figura mostra anche l'andamento del campo vettoriale. Si è scelto $\mu = 0.05$ e $\alpha = 1.2 = 1 + 4\mu$.

Per $\alpha = 1 + 4\mu$ si ha che $p_{\pm} = 1/2$ e quindi i due punti collassano in un unico punto $(p_{\pm}, 1 - p_{\pm}) = (1/2, 1/2)$ che coincide con il primo punto di equilibrio (p, p) (fig.3.4). Quindi per $\alpha = 1 + 4\mu$ si ha la cosiddetta biforcazione a forchetta.

Da ultimo, se $\alpha = 1$, si ha solo il primo equilibrio, stabile per $\mu > 0$.

Nelle figure (3.5)-(3.6) vengono mostrati i diagrammi di biforcazione per i punti critici, prima variando μ e tenendo fisso α e poi variando α per μ costante, con il punto di biforcazione in corrispondenza di $\mu = (\alpha - 1)/4$.

Ciò che viene rappresentato sono le ascisse $x = p, p_+, p_-$ in funzione di μ e α , rispettivamente.

3.3. Fluttuazioni di popolazione e master equation

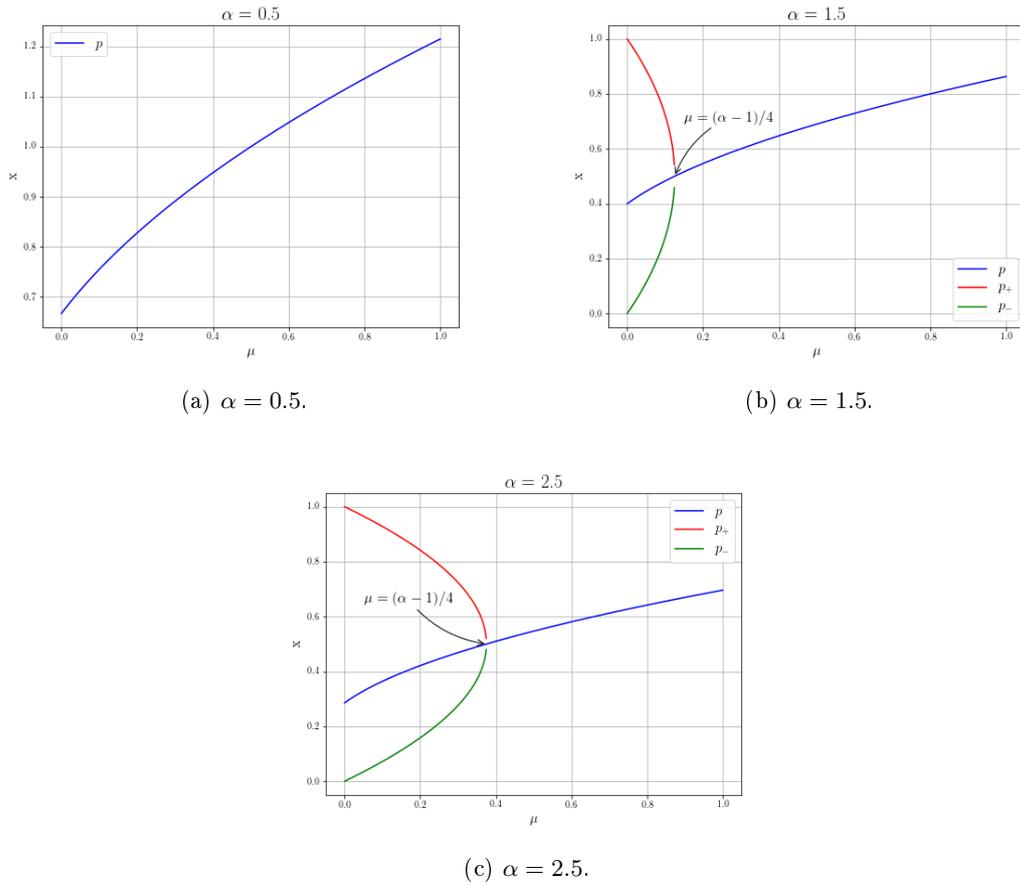


Figure 3.5: Diagramma di biforcazione per i punti critici, in funzione di μ . La biforcazione si ha per $\alpha > 1$, quindi in (a) c'è una sola traiettoria.

3.3 Fluttuazioni di popolazione e master equation

Date due popolazioni x e y , la probabilità $p_{n_x, n_y}(t)$ che al tempo t la prima popolazione abbia n_x individui e la seconda n_y è governata dalla master equation. Nella ipotesi che le transizioni siano solo tra stati vicini, essa è data da

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} p_{n_x, n_y} = & (\mathbb{E}_x^{-1} - 1)(g_{n_x, n_y}^{(x)} p_{n_x, n_y}) + (\mathbb{E}_x - 1)(r_{n_x, n_y}^{(x)} p_{n_x, n_y}) + \\ & + (\mathbb{E}_y^{-1} - 1)(g_{n_x, n_y}^{(y)} p_{n_x, n_y}) + (\mathbb{E}_y - 1)(r_{n_x, n_y}^{(y)} p_{n_x, n_y}) \end{aligned} \quad (3.16)$$

dove $\mathbb{E}_x f(n_x, n_y) = f(n_x + 1, n_y)$ e $\mathbb{E}_x^{-1} f(n_x, n_y) = f(n_x - 1, n_y)$. In modo analogo sono definiti \mathbb{E}_y e \mathbb{E}_y^{-1} . Si può riscrivere il lato destro come divergenza di una corrente

$$\frac{d}{dt} p_{n_x, n_y} = -D_x J_{n_x, n_y}^{(x)} - D_y J_{n_x, n_y}^{(y)} \quad (3.17)$$

3.3. Fluttuazioni di popolazione e master equation

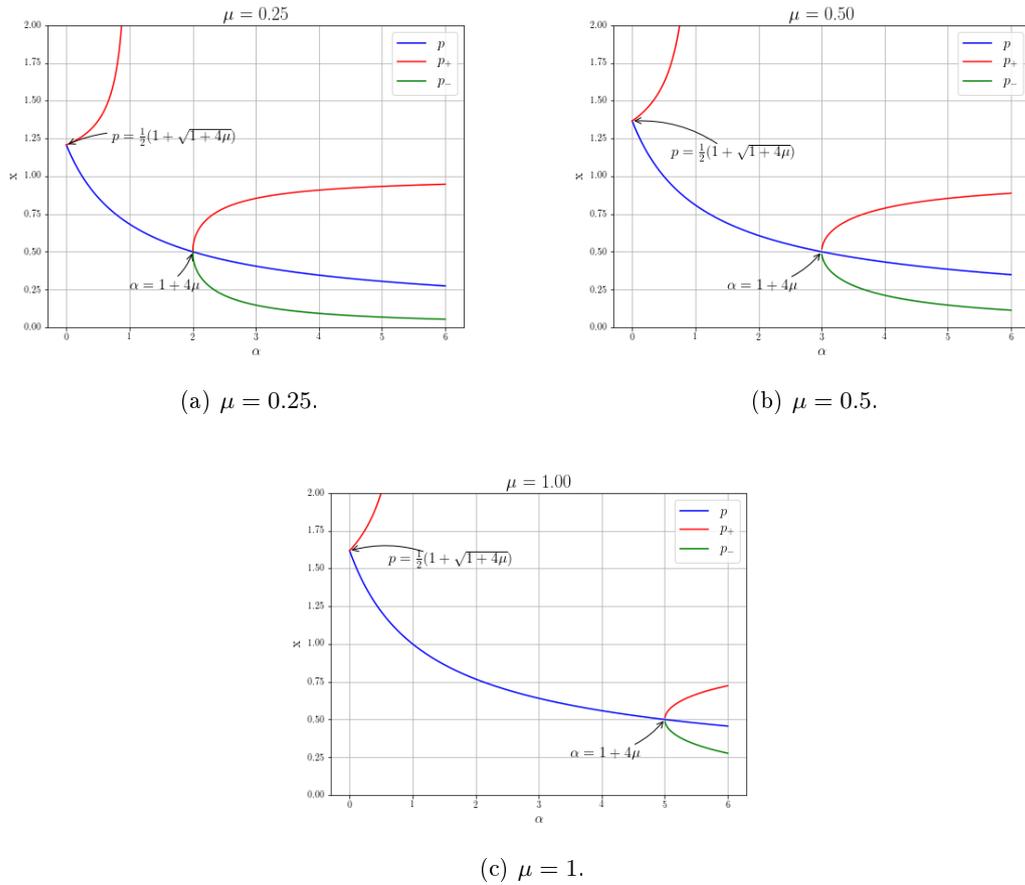


Figure 3.6: Diagramma di biforcazione per i punti critici, in funzione di α .

dove

$$D_x = E_x - 1$$

$$J_{n_x, n_y}^{(x)} = E_x^{-1} g_{n_x, n_y}^{(x)} p_{n_x, n_y} - r_{n_x, n_y}^{(x)} p_{n_x, n_y}$$

$$D_y = E_y - 1$$

$$J_{n_x, n_y}^{(y)} = E_y^{-1} g_{n_x, n_y}^{(y)} p_{n_x, n_y} - r_{n_x, n_y}^{(y)} p_{n_x, n_y} \quad (3.18)$$

La condizione di equilibrio si ha quando la divergenza della corrente si annulla, $D_x J_{n_x, n_y}^{(x)} + D_y J_{n_x, n_y}^{(y)} = 0$, ed esso è assicurato imponendo che entrambe le componenti della corrente siano uguali a zero, ossia $J_{n_x, n_y}^{(x)} = 0$ e $J_{n_x, n_y}^{(y)} = 0$. Questo conduce a relazioni di ricorrenza che a partire da $p_{1,1}$ consentono di determinare p_{n_x, n_y} . Il risultato non è indipendente dal cammino seguito. Ad esempio, se si passa da $(1, 1)$ a $(n_x, 1)$ e da $(n_x, 1)$ a (n_x, n_y) oppure da $(1, 1)$ a $(1, n_y)$ e da $(1, n_y)$ a (n_x, n_y) , si ottengono due risultati diversi. Si ha indipendenza dal cammino solo se vale la condizione di bilancio dettagliato che si

3.3. Fluttuazioni di popolazione e master equation

scrive

$$\frac{g_{n_x+1, n_y}^{(y)} g_{n_x, n_y}^{(x)}}{r_{n_x+1, n_y+1}^{(y)} r_{n_x+1, n_y}^{(x)}} = \frac{g_{n_x, n_y+1}^{(x)} g_{n_x, n_y}^{(y)}}{r_{n_x+1, n_y+1}^{(x)} r_{n_x, n_y+1}^{(y)}} \quad (3.19)$$

In questo caso la probabilità p_{n_x, n_y} è espressa da

$$\begin{aligned} p_{n_x, 1} &= \prod_{m_x=2}^{n_x} \frac{g_{m_x-1, 1}^{(x)}}{r_{m_x, 1}^{(x)}} p_{1, 1} & p_{1, n_y} &= \prod_{m_y=2}^{n_y} \frac{g_{1, m_y-1}^{(y)}}{r_{1, m_y}^{(y)}} p_{1, 1} \\ p_{n_x, n_y} &= \prod_{m_y=2}^{n_y} \prod_{m_x=2}^{n_x} \frac{g_{n_x, m_y-1}^{(y)} g_{m_x-1, 1}^{(x)}}{r_{n_x, m_y}^{(y)} r_{m_x, 1}^{(x)}} p_{1, 1} & n_x, n_y &\geq 2 \end{aligned} \quad (3.20)$$

Come nel caso di una sola popolazione, espressioni più semplici si ottengono passando alla interpolazione continua di $p_{n_x, n_y}(t)$ e dei coefficienti di guadagno e perdita.

$$P\left(\frac{n_x}{N}, \frac{n_y}{N}, t\right) = N p_{n_x, n_y}(t) \quad G_x\left(\frac{n_x}{N}, \frac{n_y}{N}\right) = \frac{g_{n_x, n_y}^{(x)}}{N} \quad R_x\left(\frac{n_x}{N}, \frac{n_y}{N}\right) = \frac{r_{n_x, n_y}^{(x)}}{N} \quad (3.21)$$

La condizione perchè valga il bilancio dettagliato risulta espressa da

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(\log \frac{G_y(x, y)}{R_y(x, y)} \right) = \frac{\partial}{\partial y} \left(\log \frac{G_x(x, y)}{R_x(x, y)} \right) \quad (3.22)$$

e la soluzione all'equilibrio $P(x, y)$ è espressa da

$$\begin{aligned} f(x, y) = \log P(x, y) &= \log p_{1, 1} + N \int_{1/N}^y \left(\log G_y(x, y') - \log R_y(x, y') \right) dy' + \\ &+ N \int_{1/N}^x \left(\log G_x(x', 1/N) - \log R_x(x', 1/N) \right) dx' - \log G_y(x, y) - \log G_x(x, 1/N) + O(1/N) \end{aligned} \quad (3.23)$$

Equazione di Fokker-Planck

L'evoluzione di $P(x, y, t)$ è governata dall'equazione di Fokker-Planck che si ottiene osservando che

$$N(\mathbb{E}_x - 1) = \frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2N} \frac{\partial^2}{\partial x^2} + O(N^{-2}) \quad N(\mathbb{E}_x^{-1} - 1) = -\frac{\partial}{\partial x} + \frac{1}{2N} \frac{\partial^2}{\partial x^2} + O(N^{-2}) \quad (3.24)$$

con analoghe relazioni per $N(\mathbb{E}_y - 1)$ e $N(\mathbb{E}_y^{-1} - 1)$. Procedendo come nel caso di una sola popolazione troviamo che $P(x, y, t)$ soddisfa l'equazione di Fokker-Planck

$$\frac{\partial P}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (a_x^- P) + \frac{\partial}{\partial y} (a_y^- P) = \frac{1}{2N} \frac{\partial^2}{\partial x^2} (a_x^+ P) + \frac{1}{2N} \frac{\partial^2}{\partial y^2} (a_y^+ P) \quad (3.25)$$

3.3. Fluttuazioni di popolazione e master equation

La corrispondente equazione di Langevin nella formulazione di Stratonovich si scrive nel modo seguente

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= a_x^-(x, y) - \frac{1}{4N} \frac{d}{dx} a_x^+(x, y) + \frac{1}{\sqrt{N}} \sqrt{a_x^+(x, y)} \xi_x(t) \\ \frac{dy}{dt} &= a_y^-(x, y) - \frac{1}{4N} \frac{d}{dy} a_y^+(x, y) + \frac{1}{\sqrt{N}} \sqrt{a_y^+(x, y)} \xi_y(t)\end{aligned}\quad (3.26)$$

Approssimazione lineare

Si riscriva ora l'equazione di Langevin in una forma compatta trascurando il termine di ordine $1/N$, approssimazione lecita se $N \gg 1$

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{a}^-(x) + \frac{1}{\sqrt{N}} \mathbf{X}(\mathbf{x}) \boldsymbol{\xi}(t) \quad (3.27)$$

dove $\mathbf{a}^- = (a_x^-, a_y^-)^T$ e $X_{ij} = \sqrt{a_j^+} \delta_{ij}$. Si sviluppi poi la soluzione separando la media dalla parte fluttuante mediante uno sviluppo al primo ordine in $1/\sqrt{N}$ scrivendo

$$\mathbf{x} = \langle \mathbf{x} \rangle + \frac{1}{\sqrt{N}} \boldsymbol{\chi} \quad (3.28)$$

dove

$$\frac{d}{dt} \langle \mathbf{x} \rangle = \mathbf{a}^-(\langle \mathbf{x} \rangle) \quad \frac{d\boldsymbol{\chi}}{dt} = \mathbf{A}(\langle \mathbf{x} \rangle) \boldsymbol{\chi} + \mathbf{X}(\langle \mathbf{x} \rangle) \boldsymbol{\xi} \quad A_{ij} = \frac{\partial a_i^-}{\partial x_j} \quad (3.29)$$

Se il campo della equazione deterministica ha un punto di equilibrio stabile ed attrattivo $\mathbf{x}_* = (x_*, y_*)$ dove $\mathbf{a}^-(\mathbf{x}_*) = 0$ e \mathbf{A} ha autovalori negativi o con parte reale negativa, si può fare una ulteriore approssimazione linearizzando $\mathbf{a}^-(x)$ attorno a \mathbf{x} nella equazione per il campo medio e valutando \mathbf{A} e \mathbf{X} in \mathbf{x}_* nella equazione per la fluttuazione. In tal modo si ha

$$\frac{d}{dt} \langle \mathbf{x} \rangle = \mathbf{A}(\mathbf{x}_*) (\langle \mathbf{x} \rangle - \mathbf{x}_*) \quad \frac{d\boldsymbol{\chi}}{dt} = \mathbf{A}(\mathbf{x}_*) \boldsymbol{\chi} + \mathbf{X}(\mathbf{x}_*) \boldsymbol{\xi} \quad (3.30)$$

La soluzione per condizioni iniziali $\langle \mathbf{x}(0) \rangle = \mathbf{x}_0$ e $\boldsymbol{\chi}(0) = 0$ è data da

$$\langle \mathbf{x} \rangle = \mathbf{x}_* e^{\mathbf{A}t} (\mathbf{x}_0 - \mathbf{x}_*) \quad \boldsymbol{\chi} = \int_0^t \exp(\mathbf{A}(t-s)) \mathbf{X} \boldsymbol{\xi}(s) ds \quad (3.31)$$

dove \mathbf{A} e \mathbf{X} si intendono valutate nel punto critico \mathbf{x}_* . Essendo $\langle \boldsymbol{\xi}(t) \boldsymbol{\xi}^T(t') \rangle = \mathbf{I} \delta(t-t')$, la matrice di covarianza risulta espressa da

$$\Sigma^2(t) = \frac{1}{N} \langle \boldsymbol{\chi}(t) \boldsymbol{\chi}^T(t) \rangle = \frac{1}{N} \int_0^t \exp(\mathbf{A}s) \mathbf{X}^2 \exp(\mathbf{A}^T s) ds \quad (3.32)$$

3.3. Fluttuazioni di popolazione e master equation

Poiché la matrice A ha autovalori negativi o con parte reale negativa, il limite di $\Sigma^2(t)$ per $t \rightarrow \infty$ esiste ed è finito. Il caso semplice è quello in cui $a_x^+ = a_y^+$ nel punto critico. Infatti da $X^2 = a_x^+ 1$ segue che

$$\Sigma^2(t) = \frac{a_x^+}{N} (\exp(2At) - 1)(2A)^{-1} \quad (3.33)$$

e la distribuzione all'equilibrio ottenuta a partire dalla equazione (3.23), che vale quando è soddisfatto il bilancio dettagliato, è data da

$$F = -\Sigma^{-2}(\infty) = \frac{2N}{a_x^+} A \quad (3.34)$$

ed il risultato asintotico per la matrice di covarianza è in accordo con l'espressione fornita dall'equazione (3.33).

Master equation per due popolazioni in competizione e con immigrazione

Viene proposta ora la master equation per due popolazioni in competizione in presenza di immigrazione con un tasso costante, scegliendo i fattori di guadagno (natalità) e perdita (mortalità) nella seguente forma

$$g_{\mathbf{n}}^{(x)} = (1+s)n_x + \mu N \quad g_{\mathbf{n}}^{(y)} = (1+s)n_y + \mu N \quad (3.35)$$

$$r_{\mathbf{n}}^{(x)} = sn_x + \frac{n_x^2 + \alpha n_x n_y}{N} \quad r_{\mathbf{n}}^{(y)} = sn_y + \frac{n_y^2 + \alpha n_x n_y}{N}$$

dove $\mathbf{n} = (n_x, n_y)^T$ e $s \geq 0$ è un parametro legato all'ampiezza delle fluttuazioni. Se si vogliono proibire le transizioni agli stati con $n_x = 0$ oppure $n_y = 0$, va imposto che $r_{1,0} = r_{0,1} = 0$. Le funzioni che interpolano in modo continuo i fattori di guadagno e perdita sono date da

$$G_x = (1+s)x + \mu \quad G_y = (1+s)y + \mu \quad R_x = sx + x^2 + \alpha xy \quad R_y = sy + y^2 + \alpha xy \quad (3.36)$$

Ne segue che le funzioni $a_x^- = G_x - R_x$, $a_y^- = G_y - R_y$ sono quelle dell'equazione di campo medio mentre $a_x^+ = G_x + R_x$, $a_y^+ = G_y + R_y$ definiscono le fluttuazioni

$$\begin{aligned} a_x^+ &= (1+2s)x + x^2 + \alpha xy & a_y^+ &= (1+2s)y + y^2 + \alpha xy \\ a_x^- &= x(1-x-\alpha y) + \mu & a_y^- &= y(1-y-\alpha x) + \mu \end{aligned} \quad (3.37)$$

La condizione perché valga il bilancio dettagliato, tenendo conto che $G_x = G_x(x)$ e $G_y = G_y(y)$, si riduce a $\partial \log R_y / \partial x = \partial \log R_x / \partial y$ e quindi essendo

$$\frac{\partial}{\partial y} R_x(x, y) = \frac{\partial}{\partial y} \log(s + x + \alpha y) = \frac{\alpha}{s + x + \alpha y} \quad (3.38)$$

$$\frac{\partial}{\partial x} R_y(x, y) = \frac{\partial}{\partial x} \log(s + y + \alpha x) = \frac{\alpha}{s + y + \alpha x}$$

3.3. Fluttuazioni di popolazione e master equation

tale condizione risulta essere soddisfatta solo per $\alpha = 1$, mentre il tasso di immigrazione μ ed il fattore s (legato all'ampiezza delle fluttuazioni) possono assumere valori arbitrari. Per la forma della master equation che è stata scelta (density dependent mortality rates) le funzioni a_x^\pm e a_y^\pm , quando vale il bilancio dettagliato, sono espresse da

$$\begin{aligned} a_x^- &= x(1 - x - y) + \mu & a_y^- &= y(1 - x - y) + \mu \\ a_x^+ &= x(1 + 2s + x + y) + \mu & a_y^+ &= y(1 + 2s + x + y) + \mu \end{aligned} \quad (3.39)$$

Interessante è valutare adesso la matrice F , che è la matrice hessiana di $f(x, y)$ quando vale il bilancio dettagliato $\alpha = 1$, nei punti critici per le equazioni di campo medio

$$\dot{x} = a_x^-(x, y) \quad \dot{y} = a_y^-(x, y) \quad (3.40)$$

Il punto critico che sta sulla retta $x = y$ e che soddisfa $a_x^-(x, y) = a_y^-(x, y)$ è dato da (p, p) dove

$$p = \frac{1}{4} \left(1 + \sqrt{1 + 8\mu} \right) \quad (3.41)$$

stabile se $\mu > 0$, e in questo caso si ha $p > 1/2$.

Poiché $a_x^+(p, p) = a_y^+(p, p)$ la matrice hessiana F della funzione f calcolata in questo punto risulta essere definita negativa. Essendo $a_x^+ = a_y^+ = 2G_x = 2G_y$ nel punto critico troviamo

$$F(p, p) = \frac{N}{G_x(p, p)} A(p, p) = \frac{N}{(1+s)p + \mu} A(p, p) \quad A(p, p) = \begin{pmatrix} 1 - 3p & -p \\ -p & 1 - 3p \end{pmatrix} \quad (3.42)$$

La stabilità si verifica subito, perché se $p > 1/2$ si ha $\text{Tr}(A) < 0$ e $\det(A) > 0$. In tale punto la matrice F è proporzionale ad A e quindi è definita negativa. La funzione $f(x, y) = \log P(x, y)$ ha un massimo nel punto critico. L'approssimazione quadratica a $f(x, y)$ conduce ad una approssimazione gaussiana alla densità di probabilità $P(x, y)$. La matrice di covarianza $\Sigma^2 = -(F)^{-1}$ ha elementi diagonali $\sigma_{xx}^2, \sigma_{yy}^2$ uguali (fig.3.7)

$$\sigma_{xx}^2 = \sigma_{yy}^2 = \frac{(1+s)p + \mu}{N} \frac{3p - 1}{(3p - 1)^2 - p^2} \quad (3.43)$$

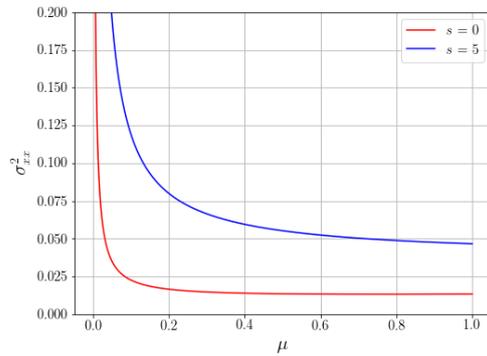
La distribuzione marginale $P_x(x)$ è una gaussiana centrata in $x = p$ con varianza σ_{xx}^2

$$P_x(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{xx}^2}} \exp\left(-\frac{(x-p)^2}{2\sigma_{xx}^2}\right) \quad (3.44)$$

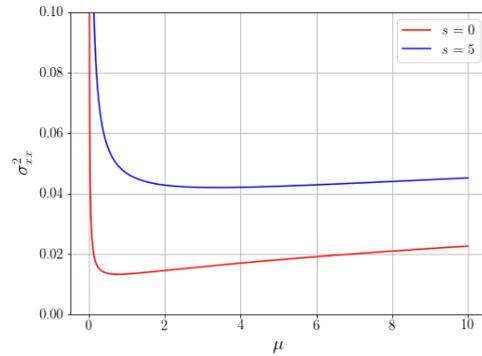
e la distribuzione marginale $P_y(y)$ si ottiene scambiando x con y . Tenendo conto che gli autovalori di A sono $\lambda_1 = 1 - 4p$ e $\lambda_2 = 1 - 2p$, il tempo di rilassamento all'equilibrio è dato da

$$\tau = -\frac{1}{2\lambda_1} = \frac{1}{2(4p - 1)} \quad (3.45)$$

3.3. Fluttuazioni di popolazione e master equation



(a) $0 \leq \mu \leq 1$.



(b) $0 \leq \mu \leq 10$.

Figure 3.7: Andamento di σ_{xx}^2 in funzione del termine di immigrazione μ , per $s = 0$ (curva rossa) e $s = 5$ (curva blu).

Per $\mu \ll 1$ si ha $\tau = 1/4\mu$ e quindi diverge per $\mu \rightarrow 0$. Questo risultato concorda con il fatto che per $\mu = 0$ il punto critico non è più attrattivo.

I comportamenti asintotici di σ_{xx}^2 per $\mu \rightarrow 0$ e $\mu \rightarrow \infty$, quando $s = 0$, sono dati da

$$\sigma_{xx}^2 \simeq \frac{1}{N} \frac{1+6\mu}{8\mu} \quad \text{per } \mu \rightarrow 0 \qquad \sigma_{xx}^2 \simeq \frac{3}{4N} \left(\sqrt{\frac{\mu}{2}} + \frac{1}{2} \right) \quad \mu \rightarrow \infty \quad (3.46)$$

Quindi per ogni fissato valore di s c'è un valore di μ per il quale la varianza è minima. Ovviamente σ_{xx}^2 si annulla come $1/\sqrt{N}$ per $N \rightarrow \infty$ ma vale la pena osservare come la varianza dipenda dagli altri parametri.

3.4 Cenno al lavoro di Haegeman e Loreau per N popolazioni

Dopo questa veloce panoramica sulla teoria della nicchia e la teoria neutrale unificata della biodiversità ci si rende conto di come il principale punto di discordia sia su qual è la forza predominante che dà forma alle comunità ecologiche: la differenza di nicchie fra le specie o i processi migratori e la stocasticità demografica?

Eppure nè la NT e nemmeno la UNTB escludono l'integrazione di processi addizionali che connettano le due teorie, permettendo così di costruire modelli più generali ([32]).

Un tentativo di collegamento è stato proposto da Bart Haegeman e Michel Loreau del Centre for Biodiversity Theory and Modelling di Moulis in Francia. Il loro approccio si basa sulla combinazione di un modello di nicchia minimale (le equazioni di Lotka-Volterra) e un modello neutrale minimale (modello di Hubbell), così da incorporare stocasticità demografica, flussi migratori e interazioni fra S_T specie, siano esse competitive o mutualistiche.

Le equazioni per la comunità sono date dunque da

$$\frac{dx_i}{dt} = rx_i \left(1 - \frac{(1 - \alpha)x_i + \alpha \sum_j x_j}{K'} \right) + \mu \quad i = 1, 2, \dots, S_T \quad (3.47)$$

con

- x_i abbondanza della specie i -esima.
- r tasso di crescita intrinseco pro-capite.
- K' capacità portante della i -esima specie.
- α coefficiente di interazione.
- μ tasso di immigrazione.

I parametri r , K' , α e μ sono gli stessi per tutte le specie (in accordo con i principi della teoria neutrale), fatto che comporta la presenza di una simmetria all'interno della comunità che permette di permutare le specie a piacimento senza che le equazioni del modello cambino.

Le interazioni fra le specie sono competitive per $\alpha > 0$ e mutualistiche per $\alpha < 0$; se $\alpha = 1$, tutti gli individui interagiscono con la stessa forza indipendentemente dalla loro identità di specie, mentre nel caso in cui $\alpha = 0$, le nicchie non si sovrappongono, ogni specie ha la sua dinamica indipendente. In sintesi, il coefficiente α è interpretabile come il rapporto tra la forza di interazione inter- e intra-specifica.

Il termine di immigrazione μ è dovuto alla possibilità che nuovi individui si introducano dentro l'ecosistema da una riserva esterna molto più ampia dove sono presenti tutte le S_T specie con la stessa abbondanza.

In base a come è stato definito il modello, ogni specie all'equilibrio raggiunge la stessa popolazione x_i^*

$$x_i^* = x^* = \frac{K}{2S_T} \left(1 + \sqrt{1 + \frac{4\mu S_T}{Kr}} \right) \quad (3.48)$$

3.4. Cenno al lavoro di Haegeman e Loreau per N popolazioni

(con $K = S_T x^*$ capacità portante di tutta la comunità) che è globalmente stabile per $\mu > 0$ e $\alpha \leq 1$. Per deboli immigrazioni ($\mu S_T \ll rK$) x^* è vicino alla capacità portante della specie K/S_T , mentre per immigrazioni più forti le popolazioni e l'intera comunità sono spinti esternamente al di sopra delle loro capacità portanti.

Per introdurre la stocasticità demografica nel modello deterministico (3.47) occorre prima di tutto dare una natura discreta alle varie abbondanze relative x_i , così che la composizione dell'ecosistema è descritta dal vettore delle abbondanze $\mathbf{n} = (n_1, n_2, \dots, n_{S_T})$, costituito da S_T numeri interi, dove $x_i = n_i/S_T$.

La dinamica risulta poi soggetta ad eventi casuali durante ognuno dei quali una delle specie incrementa la sua abbondanza di un individuo (a seguito di un evento di nascita o di immigrazione) o la diminuisce di un'unità (a causa di un evento di morte), specificando i ratei di transizione $g^{(i)}$ e $r^{(i)}$ con cui questi eventi accadono.

E' interessante, giunti a questo punto, studiare le distribuzioni stazionarie dell'abbondanza delle specie in base a come sono stati fissati i ratei, usando ancora la master equation

$$\frac{d}{dt} p_{\mathbf{n}}(t) = \sum_i \left(g_{\mathbf{n}-\mathbf{e}_i}^{(i)} p_{\mathbf{n}-\mathbf{e}_i}(t) + r_{\mathbf{n}+\mathbf{e}_i}^{(i)} p_{\mathbf{n}+\mathbf{e}_i}(t) \right) - \sum_i \left(g_{\mathbf{n}}^{(i)} p_{\mathbf{n}}(t) + r_{\mathbf{n}}^{(i)} p_{\mathbf{n}}(t) \right) \quad (3.49)$$

con $(\mathbf{e}_i)_j = \delta_{i,j}$ il vettore unità.

L'analisi del modello è complessa e dispendiosa, ma sostanzialmente quello che ne emerge si può riassumere nei seguenti punti

- la struttura della comunità è deterministica per forti immigrazioni e deboli fluttuazioni, e attraverso essa si ha anche una fedele rappresentazione della riserva esterna.
- Per $\alpha > 0$ e non troppo piccolo (cioè con un certo grado di competizione) alcune specie cominciano a dominare le altre, anche se le dimensioni della comunità rimangono comunque costanti. Più il rumore aumenta e sempre più specie saranno escluse, fino a quando rimarrà solo una certa popolazione.
- Nel caso in cui le popolazioni siano mutualistiche o scarsamente competitive l'intera comunità è soggetta a fluttuazioni random che, se molto intense, possono portare al collasso.
- Se la capacità portante K è tenuta costante, le interazioni mutualistiche emergono nelle comunità instabili, nelle quali anche solo un piccolo rumore conduce ad un alto livello di variabilità. Se invece è K' a rimanere invariato al contrario le interazioni mutualistiche portano a larghe comunità stabili.

Chapter 4

Equazione di Lotka-Volterra con competizione e predazione

Nel precedente capitolo, seguendo i dettami della teoria neutrale, è stato presentato un modello in cui i principali parametri delle equazioni dinamiche sono costanti per tutte le specie presenti nell'ecosistema. E' difficile pensare che questo caso sia ciò che effettivamente accade in natura, dove invece è molto probabile che ogni popolazione abbia caratteristiche differenti che determinano le modalità con cui essa vive e interagisce nel suo habitat.

Ciò che si intende fare in questo quarto e ultimo capitolo è proporre quindi un modello ben più generale senza uguaglianza a priori dei coefficienti coinvolti, e valido per un numero arbitrario N di specie.

Dopo una prima panoramica ci si focalizzerà sul caso con tre popolazioni, di cui due prede e un predatore, studiando i possibili scenari per quanto riguarda gli equilibri e la loro stabilità.

In ultima battuta tale modello verrà applicato a dati sperimentali di colonie batteriche, facendo un confronto puramente qualitativo fra gli andamenti temporali empirici e quelli previsti invece dalla teoria.

4.1 Modello generale per N popolazioni

Le equazioni cardine attorno alle quali costruire la teoria sono di nuovo del tipo Lotka-Volterra, come mostrato da Goel in un suo fondamentale articolo ([33])

$$\frac{dx_i}{dt} = k_i x_i - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^N a_{ij} x_i x_j \quad (4.1)$$

Il primo termine descrive il comportamento della i -esima specie in assenza delle altre: quando $k_i > 0$ si assume che essa cresca in modo malthusiano, con un tasso dato appunto da k_i , mentre per $k_i < 0$ si estinguerà con andamento esponenziale.

4.1. Modello generale per N popolazioni

Il termine quadratico descrive invece l'interazione della specie i -esima con tutte le altre, e la tipologia e l'intensità di tali interazioni sono definite dai coefficienti a_{ij} , assunti costanti. Se $a_{ij} > 0$ esso dirà quanto rapidamente gli incontri tra la specie i e j condurranno ad un incremento di x_i ; analogamente un $a_{ij} < 0$ esprime la velocità con cui tali incontri portano ad una diminuzione di x_i . Un valore nullo del coefficiente esprime invece la totale assenza di interazione fra le due specie.

Se, durante un incontro, la j -esima specie ha un guadagno in popolazione, necessariamente la i -esima ha una perdita, da cui segue che $a_{ij} = -a_{ji}$, cioè la matrice A dei coefficienti è antisimmetrica.

I valori positivi $1/\beta_i$ sono stati chiamati numeri di equivalenza da Volterra, e il rapporto fra la perdita (o guadagno) di i e il guadagno (o la perdita) di j nell'unità di tempo è definito da β_j/β_i .

Nello stato stazionario il sistema presenta un set di popolazioni $\{x_i = q_i\}$ tali che $\frac{dx_i}{dt} = 0$ per tutte le specie e quindi

$$q_i \left(k_i \beta_i - \sum_{j=1}^N a_{ij} q_j \right) = 0 \quad (4.2)$$

che nel caso in cui le q_i siano tutte non nulle (cioè all'equilibrio nessuna specie si estingue) si verifica

$$k_i \beta_i - \sum_{j=1}^N a_{ij} q_j = 0 \quad i = 1, \dots, N \quad (4.3)$$

In totale analogia a quanto fatto nei precedenti capitoli, è possibile introdurre una capacità portante $x_{i\infty}$ per ogni specie che impedisce una crescita illimitata delle popolazioni. Con l'aggiunta di questi termini di controllo, le equazioni di Lotka-Volterra si riscrivono come

$$\frac{dx_i}{dt} = k_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{x_{i\infty}} \right) \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j \neq i} a_{ij} x_i x_j \quad (4.4)$$

dove $\theta(k_i)$ è la funzione di Heaviside

$$\theta(k_i) = \begin{cases} 0 & k_i < 0 \\ 1 & k_i \geq 0 \end{cases}$$

la quale garantisce che la capacità portante è solamente per le specie identificabili come prede ($k_i > 0$), mentre i predatori non vanno incontro a nessuna crescita controllata.

Anche qui q_i indica la soluzione di equilibrio

$$\sum_{j \neq i} a_{ij} q_j + \theta(k_i) \frac{\beta_i k_i}{x_{i\infty}} q_i = \beta_i k_i \theta(k_i) \quad (4.5)$$

Si introduce a questo punto la variabile $X_i = \log(x_i/q_i)$ (e quindi $x_i = q_i e^{X_i}$) come misura della deviazione dall'equilibrio: infatti in condizioni stazionarie, poichè $x_i = q_i$,

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

si ha $X_i = 0$. Rispetto a tale variabile le equazioni (4.4) si riscrivono come

$$\frac{dX_i}{dt} = k_i \left(1 - \frac{q_i e^{X_i}}{x_{i\infty}} \right) \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j \neq i} a_{ij} q_j e^{X_j} = k_i \left(1 - \frac{x_i}{x_{i\infty}} \right) \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j \neq i} a_{ij} x_j \quad (4.6)$$

che si può sommare alla (4.5) divisa per β_i

$$\frac{dX_i}{dt} = -(x_i - q_i) \frac{k_i}{x_{i\infty}} \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j \neq i} a_{ij} (x_j - q_j) \quad (4.7)$$

Moltiplicando entrambi i membri per $\beta_i(x_i - q_i)$ e sommando su i si trova che

$$\frac{dG}{dt} = \sum_i \beta_i (x_i - q_i) \frac{dX_i}{dt} = \sum_i \beta_i q_i (e^{X_i} - 1) \frac{dX_i}{dt} = - \sum_i \frac{\beta_i k_i}{x_{i\infty}} \theta(k_i) (x_i - q_i)^2 < 0 \quad (4.8)$$

dove G è la quantità

$$G = \sum_i \beta_i q_i (e^{X_i} - X_i) = \sum_i \beta_i (x_i - q_i \log(x_i/q_i)) \quad (4.9)$$

Essa è una funzione monotona decrescente del tempo, eccezion fatta per il caso con crescita illimitata ($x_{i\infty} = \infty$) in cui invece la derivata è nulla, fatto che rende G un integrale primo del moto.

Tale funzione ha un minimo in $x_i = q_i$ (o equivalentemente in $X_i = 0$), il quale è un punto di equilibrio stabile se $q_i > 0$ per tutte le popolazioni e se $\frac{dG}{dt} = 0$, mentre è asintoticamente attrattivo se $dG/dt < 0$. Nel caso in cui una delle coordinate q_j sia nulla all'equilibrio allora G dipende dalle rimanenti senza che il suo minimo garantisca ancora l'equilibrio.

4.2 Formulazione del modello per due prede e un predatore

Per rendere più concreto l'apparato matematico sopra esposto, si può studiare uno scenario in cui sono presenti due diverse tipologie di prede x_1 e x_3 , in competizione o meno l'un l'altra, cacciate da un unico predatore x_2 .

Questa dinamica a tre popolazioni, nella sua essenzialità, sviscera molto bene tutti i punti cruciali del modello più generale, senza quindi la necessità di ricorrere ad un numero eccessivamente elevato di specie ([34]-[35]-[36]).

4.2.1 Crescita illimitata

E' bene partire dal caso con crescita illimitata ($x_{1\infty} = x_{3\infty} = \infty$): il sistema di equazioni che regolano il comportamento delle tre popolazioni all'interno dell'ecosistema è ricavabile

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

dall'espressione (4.1)

$$\frac{dx_1}{dt} = \left(k_1 - \frac{1}{\beta_1}(a_{12}x_2 + a_{13}x_3) \right) x_1 \quad (4.10a)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \left(-k_2 + \frac{1}{\beta_2}(a_{12}x_1 + a_{23}x_3) \right) x_2 \quad (4.10b)$$

$$\frac{dx_3}{dt} = \left(k_3 - \frac{1}{\beta_3}(-a_{13}x_1 + a_{23}x_2) \right) x_3 \quad (4.10c)$$

dove tutti i coefficienti sono supposti positivi. La scelta $a_{13} > 0$ implica che nell'interazione fra queste due specie sia la prima preda a guadagnare e la seconda a perdere.

Ponendo uguale a zero le tre equazioni si trovano tutti i possibili valori di equilibrio in cui una delle specie si estingue:

$$q_1 = 0 \quad q_2 = \frac{k_3\beta_3}{a_{23}} \quad q_3 = \frac{k_2\beta_2}{a_{23}} \quad (4.11a)$$

$$q_2 = 0 \quad q_1 = -\frac{k_3\beta_3}{a_{13}} \quad q_3 = \frac{k_1\beta_1}{a_{13}} \quad (4.11b)$$

$$q_3 = 0 \quad q_1 = \frac{k_2\beta_2}{a_{12}} \quad q_2 = \frac{k_1\beta_1}{a_{12}} \quad (4.11c)$$

Il fatto che una popolazione debba necessariamente estinguersi è perchè, nel caso generale di crescita illimitata con un numero dispari di specie, le equazioni per l'equilibrio sono

$$q_i \left(k_i - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j \neq i} a_{ij} q_j \right) = 0 \quad (4.12)$$

Se si cerca una soluzione in cui tutti i q_i sono non nulli si deve risolvere il sistema lineare

$$\sum_{j \neq i} a_{ij} q_j = \beta_i k_i \quad i = 1, \dots, N \text{ con } N \text{ dispari} \quad (4.13)$$

ma la matrice A dei coefficienti è antisimmetrica e perciò ha determinante nullo. Quindi il sistema non può essere risolto, ossia ha solo la soluzione banale $x_1 = \dots = x_N = 0$. Si evince subito che il caso $q_2 = 0$ è biologicamente non realizzabile in quanto una delle due popolazioni assume valori negativi. L'altra possibilità è $q_1 = q_2 = q_3 = 0$, ma è instabile. Ci si focalizza dunque sui restanti due casi, scrivendo la matrice jacobiana calcolata nei punti di equilibrio per analizzare la stabilità degli equilibri trovati

$$\begin{pmatrix} k_1 - (a_{12}q_2 + a_{13}q_3)/\beta_1 & -a_{12}q_1/\beta_1 & -a_{13}q_1/\beta_1 \\ a_{12}q_2/\beta_2 & -k_2 + (a_{12}q_1 + a_{23}q_3)/\beta_2 & a_{23}q_2/\beta_2 \\ a_{13}q_3/\beta_3 & -a_{23}q_3/\beta_3 & k_3 - (-a_{13}q_1 + a_{23}q_2)/\beta_3 \end{pmatrix} \quad (4.14)$$

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

Per $q_1 = 0$ si ha quindi

$$\begin{pmatrix} k_1 - (a_{12}q_2 + a_{13}q_3)/\beta_1 & 0 & 0 \\ a_{12}q_2/\beta_2 & 0 & a_{23}q_2/\beta_2 \\ a_{13}q_3/\beta_3 & -a_{23}q_3/\beta_3 & 0 \end{pmatrix} \quad (4.15)$$

con autovalori $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{k_2k_3}$ e $\lambda_3 = k_1 - (a_{12}q_2 + a_{13}q_3)/\beta_1$ e si ha stabilità solo se $\lambda_3 < 0$.

Per $q_3 = 0$

$$\begin{pmatrix} 0 & -a_{12}q_1/\beta_1 & -a_{13}q_1/\beta_1 \\ a_{12}q_2/\beta_2 & 0 & a_{23}q_2/\beta_2 \\ 0 & 0 & k_3 - (-a_{13}q_1 + a_{23}q_2)/\beta_3 \end{pmatrix} \quad (4.16)$$

con autovalori $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{k_1k_2}$ e $\lambda_3 = k_3 - (-a_{13}q_1 + a_{23}q_2)/\beta_3$ e si ha stabilità solo se $\lambda_3 < 0$.

In generale, gli equilibri risultano stabili ed attrattivi se $\beta_1\beta_3 > 1$, mentre sono instabili per $\beta_1\beta_3 < 1$.

Il sistema (4.10) è stato riprodotto numericamente per i casi $q_1 = 0$ e $q_3 = 0$ di cui si propongono gli andamenti temporali delle popolazioni e lo spazio delle fasi delle specie. Nel primo caso sono stati fissati i seguenti parametri

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3
30	10	20	0.09	0.06	0.05	400	500	250

Tab6: Parametri utilizzati per la simulazione del sistema (4.10) per $q_1 = 0$.

con matrice dei coefficienti

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 0 \end{pmatrix} \quad (4.17)$$

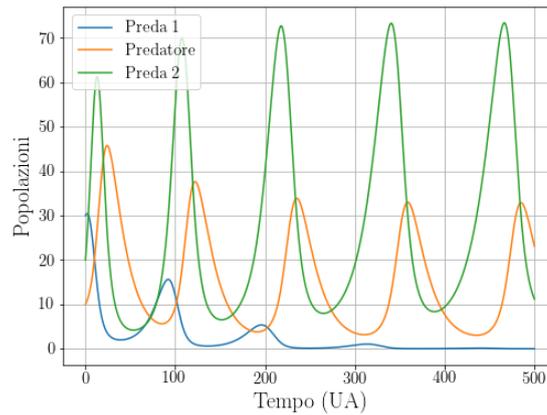


Figure 4.1: Andamento delle tre popolazioni nel tempo nel caso di estinzione della prima preda ($q_1 = 0$).

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

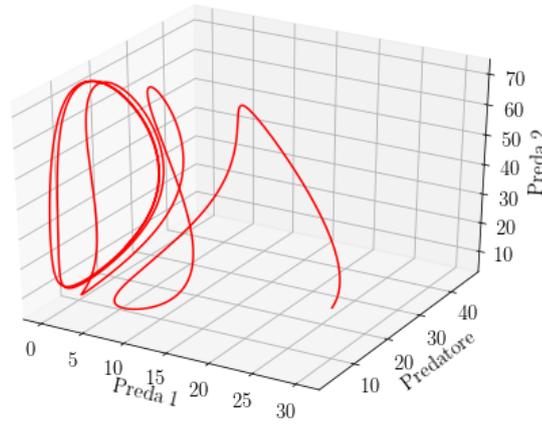


Figure 4.2: Spazio delle fasi nel caso di estinzione della prima preda ($q_1 = 0$).

L'equilibrio risulta essere stabile, in quanto calcolando gli autovalori della matrice Jacobiana per i valori riportati in tabella 6 si ottiene $\lambda_3 \simeq -0.016 < 0$.

Le popolazioni teoriche di equilibrio q_2 e q_3 sono confrontabili con le medie di x_2 e x_3 sull'ultimo quarto della finestra temporale considerata per la dinamica, intervallo in cui si può vedere che il sistema ha raggiunto un regime di equilibrio

$x_{2,medio}$	q_2	$x_{3,medio}$	q_3
$\simeq 12.452$	12.5	$\simeq 30.108$	30

Tab7: Confronto fra valori medi e valori teorici all'equilibrio per il predatore e la seconda preda nel caso in cui $q_1 = 0$.

Ciò serve a rafforzare il concetto che le popolazioni che sopravvivono, in assenza di quella estinta, oscillano periodicamente attorno ai valori di aspettazione (4.11).

Per la situazione invece in cui è la seconda preda ad estinguersi, cioè in cui $q_3 = 0$ sono stati fissati i seguenti parametri

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3
30	10	20	0.09	0.05	0.02	400	500	250

Tab8: Parametri utilizzati per la simulazione del sistema (4.10) per $q_3 = 0$.

con la stessa matrice dei coefficienti (4.17).

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

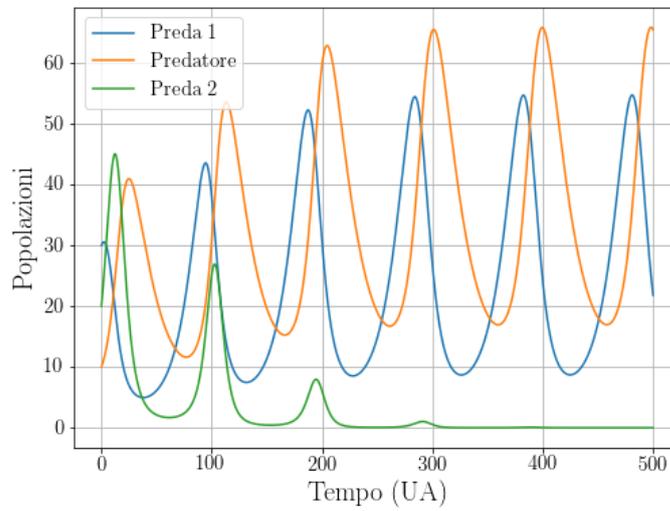


Figure 4.3: Andamento delle tre popolazioni nel tempo nel caso di estinzione della seconda preda ($q_3 = 0$).

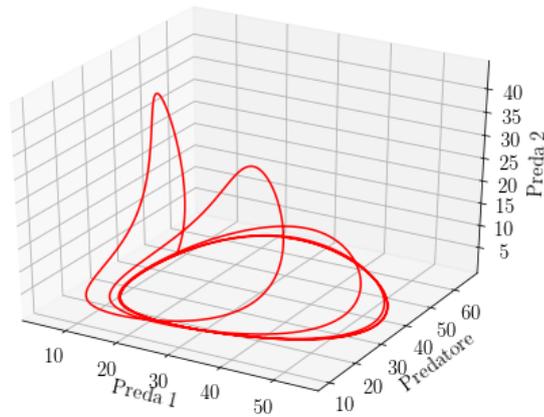


Figure 4.4: Spazio delle fasi nel caso di estinzione della seconda preda ($q_3 = 0$).

Ancora una volta l'equilibrio è stabile ($\lambda_3 = -0.024$) e le popolazioni teoriche di equilibrio q_1 e q_2 sono confrontabili con le medie di x_1 e x_2 sull'ultimo 40% del tempo, intervallo

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

in cui il sistema si trova all'equilibrio.

$x_{1,medio}$	q_1	$x_{2,medio}$	q_2
$\simeq 24.974$	25	$\simeq 36.384$	36

Tab9: Confronto fra valori medi e valori teorici all'equilibrio per il predatore e la prima preda nel caso in cui $q_3 = 0$.

4.2.2 Crescita limitata

Consideriamo ora lo stesso modello con due prede ed un predatore in cui per semplicità le due prede vengono considerate non interagenti ($a_{13} = 0$) e hanno crescita limitata

$$\frac{dx_1}{dt} = \left(k_1 \left(1 - \frac{x_1}{x_{1\infty}} \right) - \frac{1}{\beta_1} a_{12} x_2 \right) x_1 \quad (4.18a)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = \left(-k_2 + \frac{1}{\beta_2} (a_{12} x_1 + a_{23} x_3) \right) x_2 \quad (4.18b)$$

$$\frac{dx_3}{dt} = \left(k_3 \left(1 - \frac{x_3}{x_{3\infty}} \right) - \frac{1}{\beta_3} a_{23} x_2 \right) x_3 \quad (4.18c)$$

Poste le tre equazioni del sistema uguali a zero si trovano tutti gli equilibri in cui una popolazione è necessariamente nulla

$$q_1 = 0 \quad q_2 = \frac{k_3 \beta_3}{a_{23}} \left(1 - \frac{q_3}{x_{3\infty}} \right) \quad q_3 = \frac{k_2 \beta_2}{a_{23}} \quad (4.19a)$$

$$q_2 = 0 \quad q_1 = x_{1\infty} \quad q_3 = x_{3\infty} \quad (4.19b)$$

$$q_3 = 0 \quad q_1 = \frac{k_2 \beta_2}{a_{12}} \quad q_2 = \frac{k_1 \beta_1}{a_{12}} \left(1 - \frac{q_1}{x_{1\infty}} \right) \quad (4.19c)$$

A differenza del modello a crescita illimitata, tutte le popolazioni sono sempre positive rendendo significativo anche il caso in cui siano i predatori ad estinguersi, fatto che comporta il raggiungimento da parte delle due prede delle rispettive capacità portanti. Per analizzare gli equilibri trovati si passa ancora una volta per la matrice jacobiana calcolata in tali punti

$$J(q_1, q_2, q_3) = \begin{pmatrix} k_1 \left(1 - \frac{q_1}{x_{1\infty}} \right) - a_{12} q_2 / \beta_1 & -a_{12} q_1 / \beta_1 & 0 \\ a_{12} q_2 / \beta_2 & -k_2 + (a_{12} q_1 + a_{23} q_3) / \beta_2 & a_{23} q_2 / \beta_2 \\ 0 & -a_{23} q_3 / \beta_3 & k_3 \left(1 - \frac{q_3}{x_{3\infty}} \right) - a_{23} q_2 / \beta_3 \end{pmatrix} \quad (4.20)$$

Per $q_1 = 0$ si ha quindi

$$J_1(q_2, q_3) = \begin{pmatrix} k_1 - a_{12} q_2 / \beta_1 & 0 & 0 \\ a_{12} q_2 / \beta_2 & 0 & a_{23} q_2 / \beta_2 \\ 0 & -a_{23} q_3 / \beta_3 & -k_3 q_3 / x_{3\infty} \end{pmatrix} \quad (4.21)$$

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

Il punto di equilibrio è stabile in quanto la matrice $J_{1,i,j}$ con $i, j = 2, 3$ ha determinante positivo e traccia negativa e la condizione di stabilità per $q_1 = 0$ è ancora $\lambda_3 < 0$.

Per $q_3 = 0$ invece

$$J_3(q_1, q_2) = \begin{pmatrix} -k_1 q_1 / x_{1\infty} & -a_{12} q_1 / \beta_1 & 0 \\ a_{12} q_2 / \beta_2 & 0 & a_{23} q_2 / \beta_2 \\ 0 & 0 & k_3 - a_{23} q_2 / \beta_3 \end{pmatrix} \quad (4.22)$$

con l'equilibrio che è stabile ed attrattivo in quanto la matrice $J_{3,i,j}$ con $i, j = 1, 2$ ha determinante positivo e traccia negativa. La condizione perchè $q_3 = 0$ sia stabile è la stessa del caso precedente.

Quindi ancora se $\beta_1 \beta_3 > 1$ entrambi gli equilibri con $q_1 = 0$ oppure con $q_3 = 0$ sono stabili ed attrattivi.

Da ultimo, per $q_2 = 0$ si ha

$$J_2(q_1, q_3) = \begin{pmatrix} k_1 \left(1 - \frac{q_1}{x_{1\infty}}\right) & -a_{12} q_1 / \beta_1 & 0 \\ 0 & -k_2 + (a_{12} q_1 + a_{23} q_3) / \beta_2 & 0 \\ 0 & -a_{23} q_3 / \beta_3 & k_3 \left(1 - \frac{q_3}{x_{3\infty}}\right) \end{pmatrix} \quad (4.23)$$

L'equilibrio con $q_2 = 0$, $q_1 = x_{1\infty}$ e $q_3 = x_{3\infty}$ risulta essere stabile se $k_2 > (a_{12} x_{1\infty} + a_{23} x_{3\infty})$.

Nel caso di crescita limitata è possibile anche una soluzione di equilibrio in cui tutte le popolazioni sono diverse da zero. In questo caso la posizione di equilibrio è stabile ed attrattiva come mostrato nel caso generale (4.5).

Le equazioni che determinano tale soluzione sono date da

$$a_{11} q_1 + a_{12} q_2 = \beta_1 k_1 \quad (4.24a)$$

$$a_{12} q_1 + a_{23} q_3 = \beta_2 k_2 \quad (4.24b)$$

$$a_{23} q_2 + a_{33} q_3 = \beta_3 k_3 \quad (4.24c)$$

dove

$$a_{11} = \frac{\beta_1 k_1}{x_{1\infty}} \quad a_{33} = \frac{\beta_3 k_3}{x_{3\infty}}$$

Il sistema ha una matrice dei coefficienti A simmetrica con l'antidiagonale nulla, attraverso cui riscrivere in forma più compatta le equazioni (4.24)

$$A\mathbf{q} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & 0 \\ a_{12} & 0 & a_{23} \\ 0 & a_{23} & a_{33} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \\ q_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \beta_1 k_1 \\ \beta_2 k_2 \\ \beta_3 k_3 \end{pmatrix} \quad (4.25)$$

facilmente trattabili numericamente attraverso il calcolo della matrice inversa che, insieme al determinante, è data da

$$\det(A) = -a_{11} a_{23}^2 - a_{12}^2 a_{33} < 0 \quad A^{-1} = \begin{pmatrix} a_{23}^2 & a_{12} a_{33} & -a_{12} a_{23} \\ a_{12} a_{33} & -a_{11} a_{33} & a_{11} a_{23} \\ -a_{12} a_{23} & a_{11} a_{23} & a_{11}^2 \end{pmatrix} \quad (4.26)$$

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

Può essere interessante riscrivere il sistema (4.18) in termini della variabile $X_i = \log(x_i/q_i)$. Per fare ciò si introduce la quantità $\mathbf{x}' = \mathbf{x} - \mathbf{q}$ e si linearizza l'equazione attorno la posizione di equilibrio

$$\frac{d\mathbf{x}'}{dt} = B\mathbf{x}' \quad B = \begin{pmatrix} -k_1q_1/x_{1\infty} & -a_{12}q_1/\beta_1 & 0 \\ a_{12}q_2/\beta_2 & 0 & a_{23}q_2/\beta_2 \\ 0 & -a_{23}q_3/\beta_3 & -k_3q_3/x_{3\infty} \end{pmatrix} \quad (4.27)$$

Ora, poichè all'equilibrio $X_i = 0$, ne consegue che $x'_i = x_i - q_i = q_i(e^{X_i} - 1) \simeq q_i X_i$ e quindi

$$\frac{dX_1}{dt} = -\frac{k_1q_1}{x_{1\infty}}(e^{X_1} - 1) - \frac{a_{12}q_2}{\beta_1}(e^{X_2} - 1) \quad (4.28a)$$

$$\frac{dX_2}{dt} = \frac{a_{12}q_1}{\beta_2}(e^{X_1} - 1) + \frac{a_{23}q_3}{\beta_2}(e^{X_3} - 1) \quad (4.28b)$$

$$\frac{dX_3}{dt} = -\frac{k_3q_3}{x_{3\infty}}(e^{X_3} - 1) - \frac{a_{23}q_2}{\beta_3}(e^{X_2} - 1) \quad (4.28c)$$

che linearizzate si possono scrivere in forma matriciale come

$$\frac{d\mathbf{X}}{dt} = B^{(X)}\mathbf{X} \quad B^{(X)} = \begin{pmatrix} -k_1q_1/x_{1\infty} & -a_{12}q_2/\beta_1 & 0 \\ a_{12}q_1/\beta_2 & 0 & a_{23}q_3/\beta_2 \\ 0 & -a_{23}q_3/\beta_3 & -k_3q_3/x_{3\infty} \end{pmatrix} \quad (4.29)$$

Fra la matrice B per le coordinate \mathbf{x}' e $B^{(X)}$ esiste la relazione

$$B = QB^{(X)}Q^{-1} \\ = \begin{pmatrix} q_1 & 0 & 0 \\ 0 & q_2 & 0 \\ 0 & 0 & q_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -k_1q_1/x_{1\infty} & -a_{12}q_2/\beta_1 & 0 \\ a_{12}q_1/\beta_2 & 0 & a_{23}q_3/\beta_2 \\ 0 & -a_{23}q_3/\beta_3 & -k_3q_3/x_{3\infty} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1/q_1 & 0 & 0 \\ 0 & 1/q_2 & 0 \\ 0 & 0 & 1/q_3 \end{pmatrix} \quad (4.30)$$

e hanno gli stessi autovalori che sono o tutti negativi oppure uno è negativo e gli altri due hanno parte reale negativa.

Sono state realizzate delle simulazioni del sistema (4.18) per tutti i casi di equilibrio sopra proposti, in cui a turno una specie si estingue e nel caso invece in cui nessuna di esse lo faccia.

- Caso $q_1 = 0$

Viene riprodotto di seguito l'andamento delle popolazioni nel tempo e lo spazio delle fasi, con impostati i seguenti parametri

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{1\infty}$	$x_{3\infty}$
30	10	20	0.04	0.06	0.08	400	400	300	100	100

Tab10: Parametri utilizzati per la simulazione del sistema (4.18) per $q_1 = 0$.

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

con matrice dei coefficienti

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix} \quad (4.31)$$

lasciata invariata anche per i casi successivi.

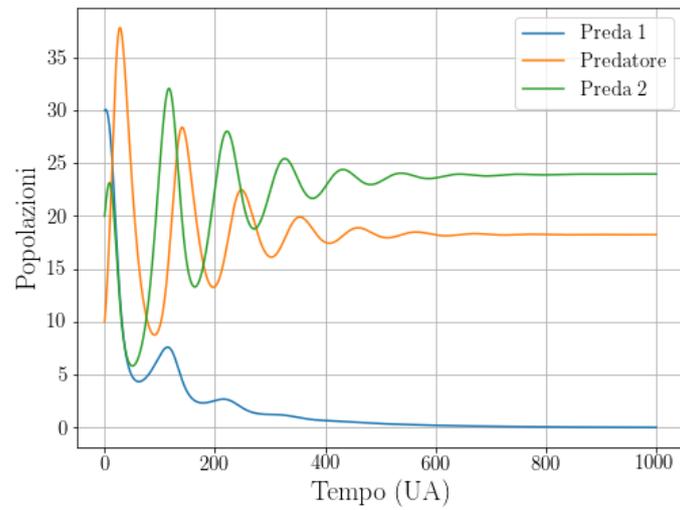


Figure 4.5: Andamento delle tre popolazioni nel tempo nel caso di estinzione della prima preda ($q_1 = 0$).

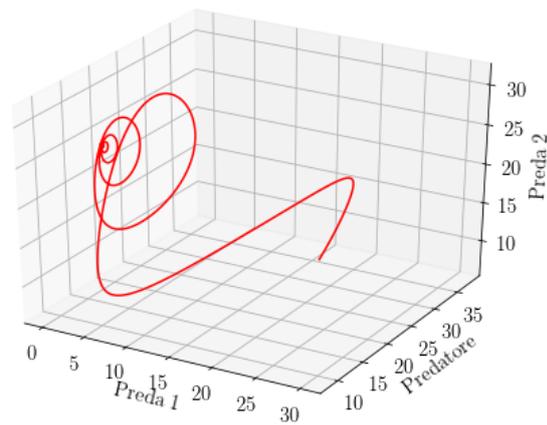


Figure 4.6: Spazio delle fasi nel caso di estinzione della prima preda ($q_1 = 0$).

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

Si può vedere che i valori di equilibrio (4.19a) vengono effettivamente raggiunti in quanto, in base ai parametri impostati, si ha

$x_{2,eq}$	q_2	$x_{3,eq}$	q_3
$\simeq 18.25$	18.24	$\simeq 23.97$	24

e che tale equilibrio è stabile in quanto

$$\lambda_3 = -0.0056 < 0$$

- Caso $q_2 = 0$

La scelta è ricaduta sui parametri

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{1\infty}$	$x_{3\infty}$
30	10	20	0.04	0.06	0.05	400	3000	300	50	70

Tab11: Parametri utilizzati per la simulazione del sistema (4.18) per $q_2 = 0$.

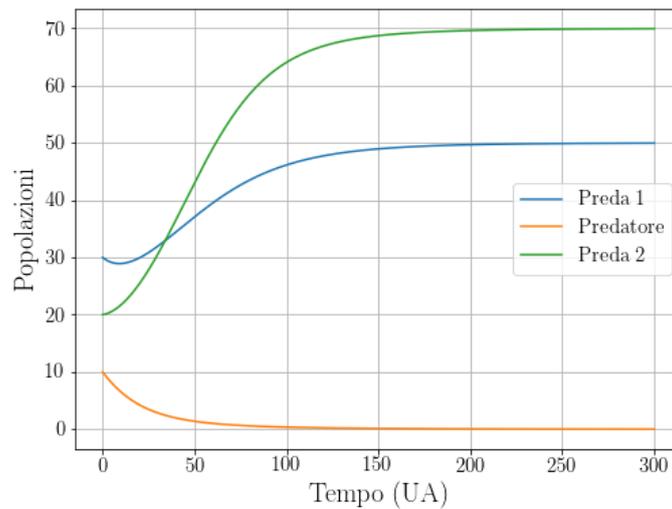


Figure 4.7: Andamento delle tre popolazioni nel tempo nel caso di estinzione del predatore ($q_2 = 0$).

Si può vedere che i valori di equilibrio (4.19b) vengono effettivamente raggiunti e che coincidono, come ci si aspettava, con le capacità portanti $x_{1\infty}$ e $x_{3\infty}$

$x_{1,eq}$	$q_1 = x_{1\infty}$	$x_{3,eq}$	$q_3 = x_{3\infty}$
$\simeq 49.963$	50	$\simeq 69.955$	70

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

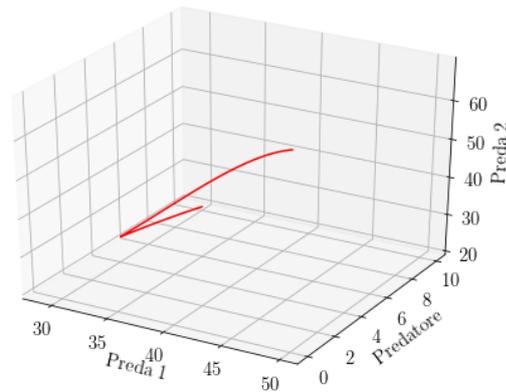


Figure 4.8: Spazio delle fasi nel caso di estinzione del predatore ($q_2 = 0$).

- Caso $q_3 = 0$

I parametri scelti per risolvere numericamente il sistema (4.18) sono

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{1\infty}$	$x_{3\infty}$
30	10	20	0.07	0.05	0.02	500	500	400	100	100

Tab12: Parametri utilizzati per la simulazione del sistema (4.18) per $q_3 = 0$.

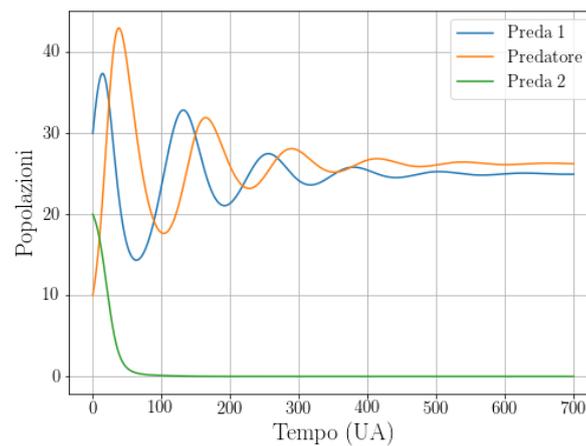


Figure 4.9: Andamento delle tre popolazioni nel tempo nel caso di estinzione della seconda preda ($q_3 = 0$).

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

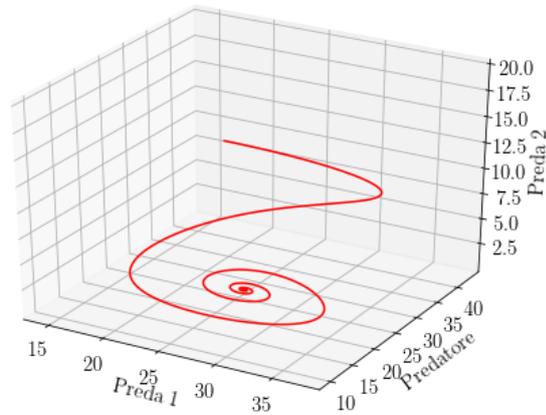


Figure 4.10: Spazio delle fasi nel caso di estinzione della seconda preda ($q_3 = 0$).

I valori di equilibrio (4.19c) vengono raggiunti in quanto

$x_{1,eqi}$	q_1	$x_{2,eqi}$	q_2
$\simeq 24.952$	25	$\simeq 26.243$	26.25

e tale equilibrio è stabile dal momento che

$$\lambda_3 \simeq -0.0456 < 0$$

Da ultimo è bene focalizzarsi sulla situazione che si presenta quando all'equilibrio nessuna delle tre specie si estingue, cioè $q_i \neq 0$ per ogni i .

La simulazione è avvenuta dopo aver scelto i seguenti valori per i coefficienti del sistema

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{1\infty}$	$x_{3\infty}$
30	10	20	0.06	0.05	0.05	500	500	500	50	70

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

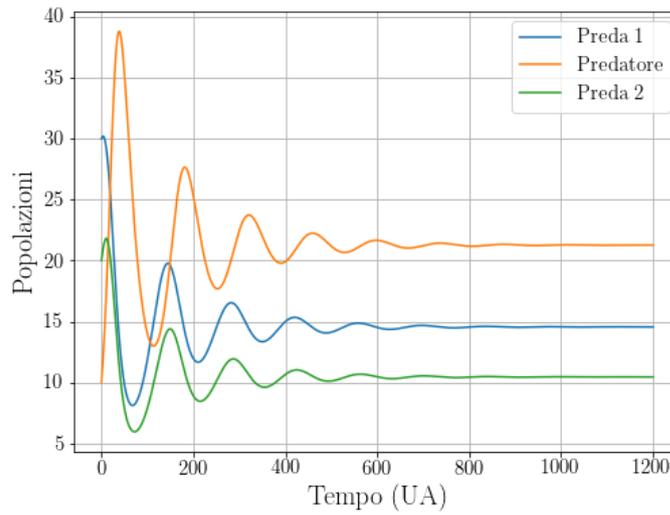


Figure 4.11: Andamento delle tre popolazioni nel tempo nel caso in cui nessuna di esse si estingua all'equilibrio.

In regime stazionario le tre specie hanno valori di popolazioni compatibili in ottimo modo con le soluzioni del sistema (4.24) (o, equivalentemente, di quello (4.25))

$x_{1,eqi}$	q_1	$x_{2,eqi}$	q_2	$x_{3,eqi}$	q_3
$\simeq 14.5486$	14.5522	$\simeq 21.2652$	21.2686	$\simeq 10.4447$	10.4477

Andando a recuperare l'equazione (4.8) è bene ricordare che nel caso ora sotto esame, dove cioè non ci sono prede o predatori che si estinguono, la quantità

$$G = \sum_i \beta_i (x_i - q_i \log(x_i/q_i)) \quad (4.32)$$

è una funzione monotona decrescente con un minimo all'equilibrio, come mostrato di seguito

4.2. Formulazione del modello per due prede e un predatore

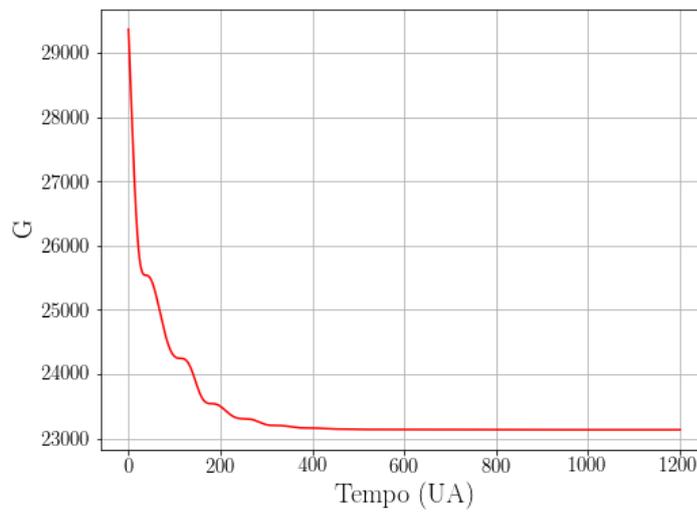


Figure 4.12: Andamento della funzione G nel tempo.

L'ultima delle simulazioni riguarda il sistema (4.28), in cui le equazioni dinamiche sono state scritte in termini delle variabili X_i . In particolare quello che si è voluto mettere in evidenza è che all'equilibrio per tutte e tre le popolazioni si ha effettivamente $X_i = 0$

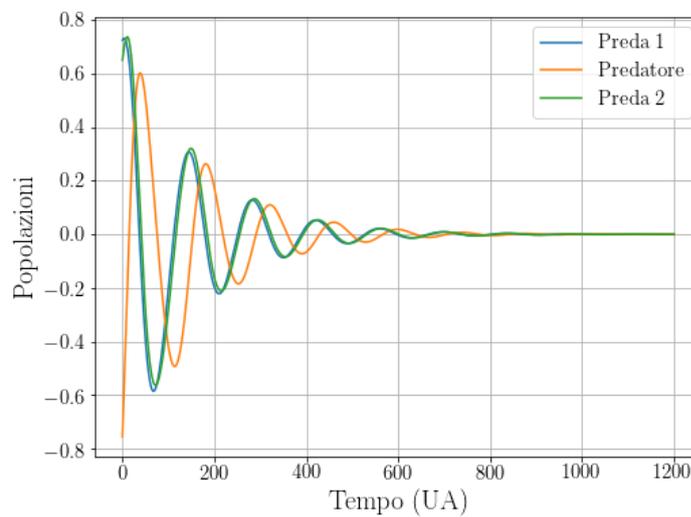


Figure 4.13: Simulazione del sistema (4.28) espresso in termini delle variabili X_i .

4.3 Confronto con i dati Microbial Food Web (Nature)

Ci sono dati sperimentali che possono corroborare il modello a tre popolazioni fin qui trattato, permettendo di definirlo come uno strumento sufficientemente adeguato per descrivere molte delle dinamiche che in ambito biologico possono riprodursi.

Per il modello a due popolazioni s'è cercato di fare un fit dei dati relativi a lupi e alci dell'Isle Royale; ora si vuole fare invece un semplice confronto fra il modello a tre popolazioni con crescita limitata e un corrispondente sistema che appartiene al mondo dei microrganismi ([37]).

Negli ultimi decenni questo tipo di dati è di gran lunga più accessibile rispetto a quelli relativi al mondo macroscopico per molteplici motivi: gli intervalli temporali di osservazione sono al più mesi e non decenni (grazie al fatto che i microrganismi si riproducono rapidamente), è più semplice e controllabile eseguire l'esperimento in un laboratorio piuttosto che in foreste o oceani e altro ancora.

Tuttavia in questo caso, non avendo a disposizione i dati numerici ma solo le evoluzioni delle popolazioni nel tempo, il confronto è puramente qualitativo ma utile per testare la bontà del modello.

Le tre specie coinvolte sono:

- il ciliato batterivoro *Tetrahymena pyriformis* (predatore), un organismo unicellulare presente soprattutto in acqua dolce.
- il batterio *Pedobacter* (preda preferita dal ciliato)
- il batterio *Brevundimonas* (preda meno preferita)

inserite in un chemostato. Il ciliato, quando si nutre di entrambe le prede, riesce a instaurare le opportune condizioni affinché coesistano tutte e tre le specie, ma in loro assenza muore in mezzi organici altamente diluiti.

In generale il comportamento dinamico del sistema include sia cicli limite stabili (a bassi tassi di diluizione) sia coesistenza all'equilibrio (alti tassi di diluizione) come mostrato in figura (4.14). Addirittura, per tassi di diluizione intermedi, è rilevabile anche un comportamento caotico la cui descrizione esula però dagli scopi di questa tesi.

4.3. Confronto con i dati Microbial Food Web (Nature)

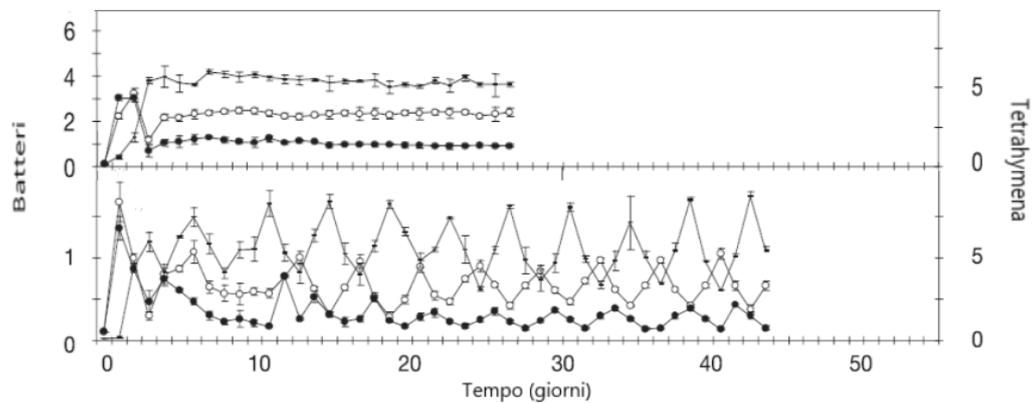


Figure 4.14: Risultati sperimentali che mostrano le dinamiche delle popolazioni del sistema batteri-ciliato nel chemostato. I cerchi bianchi rappresentano il *Pedobacter*, quelli neri il *Brevundimonas* mentre le barre orizzontali corrispondono al *Tetrahymena*. Per i batteri ogni tacca dell'asse delle ordinate corrisponde a un milione di cellule ogni millilitro, per il ciliato mille cellule ogni millilitro. *Sopra*: popolazioni di equilibrio costanti per tutte e tre le specie raggiunte dopo circa cinque giorni. *Sotto*: cicli limite stabili comparsi dopo quasi otto giorni, con massimi e minimi per le tre specie che ricorrono durante l'intero periodo di osservazione. Immagine presa da *Experimental demonstration of chaos in a microbial food web*, di L.Becks, F.M.Hilker, H.Malchow, K.Jurgens, H.Arndt ([37]).

Si è cercato di variare i parametri delle equazioni di Lotka-Volterra per tre popolazioni con le prede aventi crescita limitata proprio in modo da ricostruire degli andamenti temporali confrontabili con quelli sperimentali.

Per quanto riguarda il caso con popolazioni costanti all'equilibrio (fig.4.15) la corrispondenza è ampiamente soddisfacente, con una stonatura dovuta al picco iniziale della *Tetrahymena* troppo pronunciato e assente invece nei dati sperimentali.

Altrettanto buoni i risultati per la situazione con cicli stabili (fig.4.16): il modello sembra comunque indirizzarsi verso una situazione in cui le popolazioni stazionarie sono costanti, seppur vi arrivano in tempi ben più lunghi del caso precedente.

Inoltre inizialmente, nella fase di transizione che porta all'equilibrio, le curve deterministiche differiscono di molto dai valori reali per tutte e tre le specie. Questa è stata tuttavia una scelta quasi obbligata, al fine di restituire un migliore riscontro nella seconda parte, altrimenti non ottenibile vista la natura del modello.

4.3. Confronto con i dati Microbial Food Web (Nature)

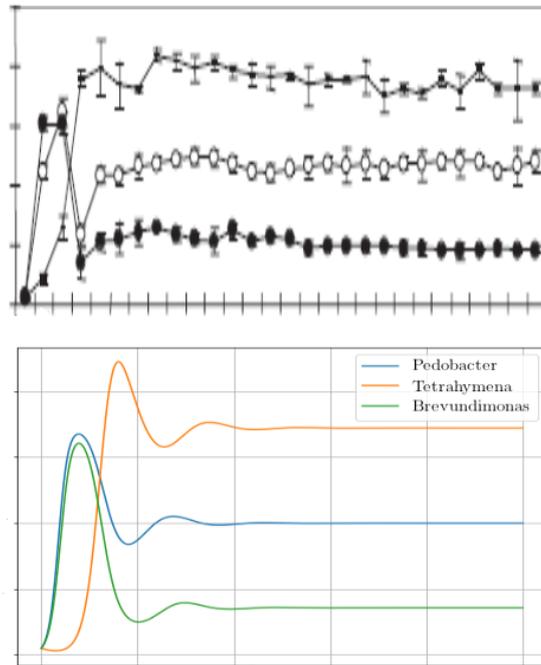


Figure 4.15: Confronto fra dati sperimentali e curve teoriche nel caso di popolazioni d'equilibrio costanti.

4.3. Confronto con i dati Microbial Food Web (Nature)

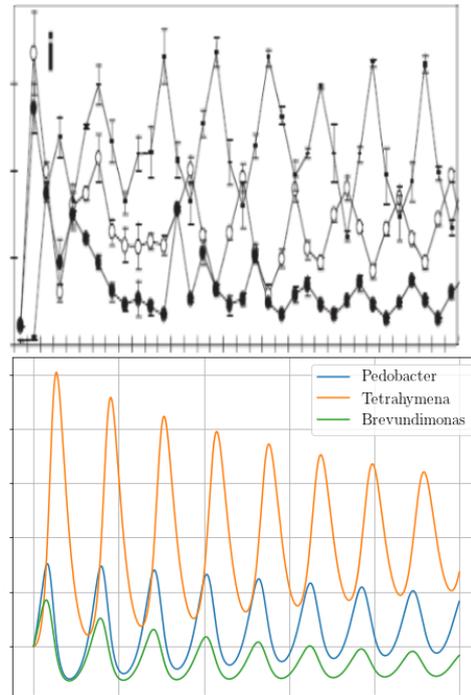


Figure 4.16: Confronto fra dati sperimentali e curve teoriche nel caso di cicli limite stabili all'equilibrio.

In generale la compatibilità fra le equazioni di Lotka-Volterra (4.18) e le dinamiche osservate in laboratorio per un sistema di tre microrganismi è buona, tenuto conto anche delle varie e inevitabili tipologie di rumore che sperimentalmente si possono incontrare. Nel presente caso i problemi da sottolineare sono relativi al fatto che il modello pecca in termini di gradualità con cui si raggiunge l'equilibrio, situazione in cui inoltre sembra sempre destinato ad assumere valori costanti di popolazione e mai cicli limite stabili. Il modello a tre popolazioni sopra definito ammette anche un'estensione che include competizione fra le due prede, in grado di spiegare il comportamento caotico osservato nei dati e qui non trattato ([38]-[39]).

Sviluppi e conclusioni

In questo lavoro di tesi sono state presentate dapprima le equazioni di Lotka-Volterra con crescita illimitata e limitata soggette a rumore additivo e moltiplicativo, ricavando per ogni caso espressioni esplicite per medie, varianze e distribuzioni di equilibrio.

Lo studio della stocasticità nel mondo biologico è poi proseguito inserendo tale modello preda-predatore all'interno di teorie storiche di dinamica delle popolazioni, come la teoria neutrale e quella della nicchia. Inevitabili sono stati l'introduzione di un termine di immigrazione, per conferire maggior realismo al modello, e l'adozione della master equation per investigare le distribuzioni di probabilità per le abbondanze delle specie all'equilibrio. L'attenzione principale è stata riservata a ecosistemi formati da una o due popolazioni, mentre per più specie l'analisi è stata limitata al solo caso deterministico, al fine di evitare eccessive complicazioni di carattere matematico.

Per quanto raffinate e ben adattabili ai dati possano essere le teorie trattate, si è ancora lontani dal maneggiare modelli robusti e incrollabili, soprattutto tenendo conto delle alte velocità a cui viaggia il mondo d'oggi. Così questo lavoro di tesi non ha la pretesa di essere una *summa* degli studi fatti nei decenni passati sulla materia, ma di aggiungere il proprio piccolissimo contributo a tutti quelli che verranno in futuro.

Da questo punto di vista possibili sviluppi possono venire cercando un *trait d'union* sempre più forte fra la teoria neutrale e quella della nicchia, essendo ormai assodato che la realtà ecologica segue un comportamento intermedio fra le due.

Ecco allora che un aiuto può provenire dai dati empirici, grazie ai quali tentare di fare inferenza sui parametri delle equazioni cardine dei modelli, come appunto quelle di Lotka-Volterra, permettendo di riconoscere i contributi dominanti o addirittura mancanti.

Tutte le analisi esposte nei vari capitoli si sono più che altro focalizzate sulla struttura stazionaria all'equilibrio, mentre sarebbe interessante indagare le proprietà spaziali e dinamiche del modello, e vedere come i processi di nicchia influenzano il comportamento della comunità neutrale.

Altrettanto suggestivo sarebbe inquadrare il tutto all'interno del discorso relativo ai cambiamenti climatici e al surriscaldamento globale, che regola sempre più comportamenti e dinamiche delle specie presenti nei vari ecosistemi della Terra.

Nei decenni a venire dunque la ricerca in materia ha ancora molto su cui confrontarsi, fatto che costituisce un banco di prova arduo ma a cui non ci si può sottrarre, viste le emergenze ambientali del pianeta.

Bibliography

- [1] A.J.Lotka, *Elements of physical biology*, Williams & Wilkins Company, 1925.
- [2] V.Volterra, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*, Accademia Nazionale dei Lincei, 1926.
- [3] C.Elton, *The ecology of invasions by animals and plants*, Methuen Publishing, 1958.
- [4] B.Oksendal, *Stochastic Differential Equations*, Springer, 2000.
- [5] P.S.Mandal, M.Banerjee, *Multiplicative-noise can suppress chaotic oscillation in Lotka-Volterra type competitive model*, Mathematical Modelling of Natural Phenomena 7(6), 2012.
- [6] M.C.Baishya, C.G.Chakrabarti, *Non-equilibrium fluctuation in Lotka-Volterra system*, Bull Math Biol 49: pp.125-131, 1987.
- [7] L.M.Addison, *Analysis of a predator-prey model: a deterministic and stochastic approach*, Journal of Biometrics & Biostatistics vol.8, 2017.
- [8] J.M.Chase, M.A.Leibold, *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*, University of Chicago Press, 2004.
- [9] M.Loreau, *From populations to ecosystems: theoretical foundations for a new ecological synthesis*, Princeton University Press, 2010.
- [10] R.H.MacArthur, R.Levins, *The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species*, The American Naturalist vol.101: pp.377-385, 1967.
- [11] H.Caswell, *Community structure: a neutral model analysis*, Ecological Monographs vol.46: pp.327-354, 1976.
- [12] S.P.Hubbell, *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, Princeton University Press, 2001.
- [13] D.Alonso, R.S.Etienne, A.J.McKane, *The merits of neutral theory*, Trends in ecology & evolution, 2006.
- [14] D.Gravel, C.D.Canham, M.Beaudet, C.Messier, *Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis*, Ecology Letters vol.9: pp.399-406, 2006.

BIBLIOGRAPHY

- [15] M.Holyoak, M.Loreau, *Reconciling empirical ecology with neutral community models*, Ecology 87: pp.1370-1377, 2006.
- [16] M.A.Leibold, M.A.McPeck, *Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology*, Ecology 87: pp.1399-1410, 2006.
- [17] P.B.Adler, J.Hille Ris Lambers, J.M.Levine, *A niche for neutrality*, Ecology Letters vol.10: pp.95-104, 2007.
- [18] B.Haegeman, M.Loreau, *A mathematical synthesis of niche and neutral theories in community ecology*, Journal of Theoretical Biology 269: pp.150-165, 2011.
- [19] I.Volkov, J.R.Banavar, F.He, S.P.Hubbell, A.Maritan, *Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests*, Nature 438: pp.658-661, 2005.
- [20] R.Kadmon, O.Allouche, *Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory*, The American Naturalist vol.170: pp.443-454, 2007.
- [21] S.Suweis, J.Grilli, J.R.Banavar, S.Allesina, A.Maritan, *Effect of localization on the stability of mutualistic ecological networks*, Nature Communications 6:10179, 2015.
- [22] S.Suweis, F.Simini, J.R.Banavar, A.Maritan, *Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks*, Nature 500(7463): pp.449-452, 2013.
- [23] K.Faust, J.Raes, *Microbial interactions: from networks to models*, Nature Reviews Microbiology 10(8): pp.538-550, 2012.
- [24] R.M.Goodwin, *A growth cycle*, in C.H.Feinstein (ed.) *Socialism, capitalism and economic growth*, Cambridge University Press, 1967.
- [25] P.A.Samuelson, *A Universal Cycle?*, The Collected Scientific Papers III Cambridge, MIT Press, 1972.
- [26] L.M.Addison, B.S.Bhatt, D.R.Owen, *A prey-predator model for investing in stocks*, International Journal of Pure and Applied Mathematics vol.107: pp.487-504, 2016.
- [27] M.Malvina, *Applicazione dei modelli di Lotka e Volterra alle dinamiche di gruppi sociali in aree urbane*, Tesi di laurea presso Politecnico di torino, 2005.
- [28] H.Risken, *The Fokker-Planck equation: methods of solutions and applications*, Springer, 1996.
- [29] C.Gardiner, *Stochastic Methods*, Springer-Verlag, 2010.
- [30] N.G.Van Campen, *Stochastic processes in physics and chemistry*, Elsevier, 2011.

BIBLIOGRAPHY

- [31] L.R.De Oliveira, C.Castellani, G.Turchetti, *One parameter family of master equations for logistic growth and BCM theory*, Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation 20(2): pp.461–468, 2015.
- [32] T.J.Matthews, R.J.Whittaker, *Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives*, Ecology and Evolution Vol.4, 2014.
- [33] N.S.Goel, S.C.Maitra, E.W.Montroll, *On the Volterra and other nonlinear models of interacting populations*, Reviews of Modern Physics Vol.43, No.2, 1971.
- [34] M.Arato, *A famous nonlinear stochastic equation*, Mathematical and Computer Modelling 38, 708, 2003.
- [35] E.Chauvet, J.E.Paullat, J.P.Previte, Z.Walls, *A Lotka-Volterra three-species food chain*, Mathematics Magazine Vol.75, No.4: pp.243-255, 2002.
- [36] A.Dobrinevski, E.Frey, *Extinction in neutrally stable stochastic Lotka-Volterra models*, Physical Review E 85, 2012.
- [37] L.Becks, F.M.Hilker, H.Malchow, K.Jurgens, H.Arndt, *Experimental demonstration of chaos in a microbial food web*, Nature Vol.435: pp.1226–1229, 2005.
- [38] L.Gardini, R.Lupini, M.G.Messia, *Hopf bifurcation and transition to chaos in Lotka-Volterra equation*, Journal of Mathematical Biology Vol.27: pp.259-272, 1989.
- [39] V.Kozlov, S.Vakulenko, *On chaos in Lotka–Volterra systems: an analytical approach*, Nonlinearity 26(8): 2299, 2013.