

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

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

Dinamica delle popolazioni: modelli deterministici di Lotka-Volterra

Relatore:

Prof. Armando Bazzani

Presentata da:

Simone Artioli

Anno Accademico 2020/2021

Abstract

Lo scopo di questo lavoro di tesi è quello di analizzare i modelli deterministici di dinamica delle popolazioni, dal primo e più semplice modello Malthusiano per la descrizione del comportamento dinamico di un insieme di individui considerati pressoché identici, fino ad arrivare allo studio dei sistemi del tipo *preda-predatore* trattati grazie al famoso modello di Lotka-Volterra.

Tale modello è stato studiato nella sua versione base, in cui esso descrive la dinamica di interazione tra due specie compresenti nello stesso ambiente, sia da un punto di vista puramente matematico sia tramite simulazioni numeriche.

Successivamente il modello è stato generalizzato per descrivere in modo migliore sistemi reali in cui non sono disponibili risorse infinite per lo sviluppo degli individui grazie all'utilizzo di un termine derivato dal modello di crescita logistica.

Quindi si è passati allo studio di un'ultima complicazione del modello, trattando i sistemi a più specie, esponendo il costrutto matematico definente tali sistemi, da un punto di vista puramente teorico per il caso ad N specie, mentre invece è stato approfondito il caso particolare del tipo *preda-preda-predatore* studiandone le proprietà dinamiche e commentando le soluzioni ricavate nuovamente tramite simulazione.

Infine, i modelli precedentemente esposti sono stati utilizzati per operare un confronto con alcuni dati provenienti da due ricerche in ambiti scientifici diversi.

Indice

Indice	2
Introduzione	3
Modelli di dinamica delle popolazioni	5
1.1 Modelli Malthusiano e Logistico	5
1.2 Equazioni di Lotka-Volterra	7
1.3 Equazioni di Lotka-Volterra con crescita limitata	11
1.4 Variazione dei parametri nel caso con crescita illimitata	13
1.5 Variazione dei parametri nel caso con crescita limitata	17
Modelli Lotka-Volterra a più specie	20
2.1 Modello Lotka-Volterra per N specie	20
2.2 Modello preda-preda-predatore	22
2.2.1 Crescita illimitata	22
2.2.2 Crescita limitata	24
2.3 Variazione dei parametri	30
Confronto con dati Reali	32
3.1 Confronti con i dati dell'Isle Royale	32
3.2 Confronto con i dati dell'articolo di Michalakelis	35
Conclusioni	38
Appendice A: algoritmo di integrazione di Runge-Kutta al quarto ordine	39
Appendice B: metodo integrale per la stima dei parametri	40
Bibliografia	42

Introduzione

Uno dei più potenti mezzi della matematica e della fisica applicate è sicuramente la possibilità di descrivere e prevedere tramite sistemi di equazioni, quelli che sono i processi e i comportamenti dinamici, di sistemi macroscopici reali appartenenti a materie di studio anche diametralmente opposte al loro campo.

I modelli deterministici di dinamica delle popolazioni rappresentano un esempio di come tali modelli descritti essenzialmente in un ambito puramente matematico, possano fornire il proprio contributo allo studio di teorie appartenenti al campo della biologia, dell'ecologia e della sociologia.

Il primo modello in grado di descrivere il comportamento di una popolazione isolata e la sua evoluzione nel tempo risalgono del 700' quando l'economista Thomas Robert Malthus cercò di descrivere l'evoluzione demografica della popolazione inglese. Nel suo trattato, *Essay on the Principles of Population* ([1]), Malthus, dopo aver fornite alcune ipotesi di base sulle caratteristiche della popolazione, propose un modello differenziale semplice per la descrizione del modo in cui il popolo inglese si sarebbe espanso. Le sue conclusioni furono che l'aumento esponenziale della popolazione avrebbe causato un esaurimento delle risorse dopo un breve periodo e avrebbe dato vita ad una lotta per la sopravvivenza in cui solo gli individui più forti sarebbero riusciti a prevalere.

Tale modello molto semplicistico fu complicato negli anni successivi dal demografo Belga, Pierre François Verhulst, il quale nel 1838 pubblicò un articolo ([2]) in cui proponeva un nuovo modello demografico della popolazione chiamato modello logistico in grado di mettere in relazione la popolazione descritta e l'ambiente con cui essa è a contatto. La possibilità di descrivere l'evoluzione di tale popolazione tenendo conto della quantità di risorse ad essa disponibile forniva un modello molto più realistico con ipotesi meno restrittive e in grado di descrivere in modo migliore la dinamica evolutiva di un insieme di individui.

Uno dei contributi maggiori a tale sviluppo nello studio dei modelli sulla dinamica delle popolazioni fu quindi dato negli anni 20 del 900' dal chimico-fisico statunitense Alfred James Lotka e il fisico e matematico italiano Vito Volterra i quali indipendentemente ma negli stessi anni pubblicarono lavori ([3]) ([4]) sullo studio dei sistemi del tipo preda-predatore, proponendo quello che è oggi famoso come modello di Lotka-Volterra. Tale modello, in grado di descrivere la dinamica di due popolazioni coabitanti lo stesso habitat ed in interazione fra di loro, fu la base di una continua evoluzione nello studio della dinamica dei sistemi ecologici. Esso, infatti è stato più volte rielaborato negli anni per poter descrivere in maniera sempre migliore situazioni sempre più diverse e complesse.

Questo lavoro di tesi si pone come obiettivo quello di studiare tali modelli e cercare per quanto possibile di fornire un'analisi il più completa possibile: esso si divide in tre capitoli:

- Nel primo capitolo saranno esposti in maniera esaustiva e studiati con rigore matematico i vari modelli sopra citati. Per il modello di Lotka-Volterra in particolare, oltre allo studio teorico della dinamica del sistema verranno anche effettuate delle simulazioni numeriche tramite un compilatore per mostrare l'andamento delle soluzioni. Esso verrà poi complicato per comprendere anche il termine logistico analizzandone un caso a crescita limitata ed anche in tal caso verranno simulate le

soluzioni. Il capitolo si concluderà quindi con un'analisi di tali soluzioni simulate effettuata attraverso la variazione dei parametri di interazione del modello.

- Il secondo capitolo prevede un'estensione del modello di Lotka-Volterra ad un caso più completo in cui è studiato il comportamento di un sistema formato da N specie. Dopo la descrizione del costrutto matematico teorico di tale sistema l'attenzione sarà rivolta allo studio di un caso particolare del modello ad N specie in cui il numero di popolazioni sia uguale a tre. Il modello preda-preda-predatore è stato quindi studiato sia analiticamente, per quanto possibile, sia tramite simulazioni numeriche. Anche in questo caso il capitolo si concluderà con lo studio dei comportamenti dinamici delle soluzioni simulate al variare dei parametri di interazione interspecifici.

- Il terzo ed ultimo capitolo propone un confronto tra le soluzioni simulate e due set di dati reali che si prestano all'analisi tramite i modelli precedentemente esposti.

Il primo set di dati sperimentali utilizzati fa parte del dataset sul numero di individui delle popolazioni di alci e lupi sull'Isle Royale, uno dei rarissimi esempi di un cosiddetto laboratorio reale in cui siano reperibili dati su di un sistema preda-predatore macroscopico ([5]).

Il secondo set di dati invece proviene da uno studio del professor Michalakis ([6]) sulle percentuali di mercato delle telecomunicazioni controllato rispettivamente da tre aziende del settore nell'arco tra gli anni 1998 e 2007 in Grecia. Tale confronto finale vuole fornire una visione del valore interdisciplinare fornito dalle equazioni di Lotka-Volterra.

Capitolo 1

Modelli di dinamica delle popolazioni

In questo capitolo verranno esposti ed analizzati alcuni tra i primi e più importanti modelli di dinamica delle popolazioni. L'analisi inizia da quello che può essere considerato come il primo modello matematico di dinamica delle popolazioni, ovvero il modello proposto da Malthus. Successivamente si passerà allo studio della naturale evoluzione del modello Malthusiano trattando il modello di crescita logistica.

L'attenzione verterà quindi sui sistemi a due specie del tipo preda-predatore, studiati tramite il famoso modello di Lotka-Volterra, che verrà poi complicato studiandone una versione in cui viene aggiunto il termine logistico per quanto riguarda la crescita delle prede.

In conclusione, verranno studiati i comportamenti dinamici delle soluzioni del modello Lotka-Volterra nel caso in cui vengano fatti variare i valori di alcuni parametri.

1.1 Modelli Malthusiano e Logistico

I primi modelli in cui si studiarono le proprietà della dinamica delle popolazioni risalgono alla fine del XVIII secolo, inizio del XIX. In particolare, nel 1798 l'economista Thomas Robert Malthus pubblicò un saggio di sociologia dal titolo *Essay on the Principles of Population* in cui analizzava, per la prima volta attraverso metodi matematici, l'evoluzione della popolazione inglese.

Il modello proposto da Malthus si basava su tre assunzioni iniziali:

- La popolazione considerata è isolata, cioè non è soggetta a fenomeni di immigrazione o di emigrazione degli individui
- Gli individui sono da considerarsi omogenei, ovvero sono trascurabili i fattori dovuti al sesso, all'età, al ceto sociale etc...
- L'ambiente è invariante cioè non evolve né a favore né a discapito della popolazione ma tuttavia fornisce costantemente tutte le risorse necessarie per lo sviluppo degli individui

Fissate queste ipotesi, il modello proposto che descrive la dinamica nel tempo della popolazione è rappresentato dal problema di Cauchy:

$$\begin{cases} \frac{dN(t)}{dt} = \alpha N(t) & (1.1a) \\ N(0) = N_0 & (1.1b) \end{cases}$$

dove N rappresenta il numero di individui presenti all'istante di tempo t e α è il tasso di crescita, ovvero per definizione la differenza tra il tasso di natalità e il tasso di mortalità degli

individui della popolazione e può quindi essere maggiore, minore o uguale a zero a seconda del risultato di tale differenza.

La soluzione del problema (1.1) risulta semplicemente:

$$N(t) = N_0 e^{\alpha t} \quad (1.2)$$

che implica quindi una crescita esponenziale illimitata del numero di individui nel caso $\alpha > 0$, una decrescita esponenziale fino all'estinzione nel caso $\alpha < 0$ e un valore costante per $\alpha = 0$ (figura 1).

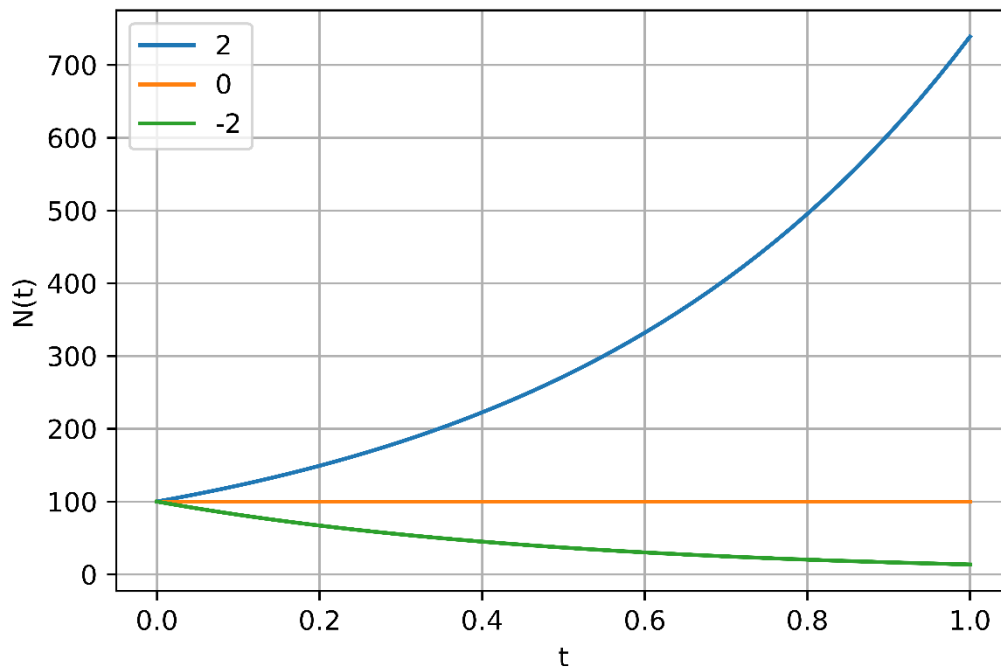


Figura 1: Popolazioni che obbediscono alla legge di crescita esponenziale $N(t) = N_0 e^{\alpha t}$ con $N_0 = 100$ e $\alpha = 2, 0, -2$.

Il modello esposto in precedenza risulta poco descrittivo delle possibili condizioni naturali, viste le ipotesi di partenza, ed in particolare, se si considera una popolazione il cui numero di individui cresce fino a raggiungere grandi dimensioni, è realistico immaginare che possano instaurarsi processi di competizione intraspecifici che tendono a limitare l'espansione numerica della colonia, dovuti per esempio alla disponibilità finita di risorse alimentari.

Un modello in grado di tenere in considerazione questa tipologia di popolazione in competizione per alcune risorse è il modello logistico, in cui al termine che rappresenta il tasso di crescita se ne aggiunge un secondo, proporzionale al quadrato del numero di individui.

$$\frac{dN(t)}{dt} = \alpha N - \beta N^2 = \alpha N \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (1.3)$$

Il parametro $K = \alpha/\beta$ nella (1.3) è chiamato in ecologia capacità portante e rappresenta il numero massimo di individui che possono essere presenti in relazione alla quantità di risorse disponibili.

La soluzione della (1.3) è data dalla curva logistica (figura 2)

$$N(t) = \frac{KN_0 e^{\alpha t}}{K + N_0(e^{\alpha t} - 1)} \quad (1.4)$$

per cui è facile dimostrare

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} N(t) = K \quad (1.5)$$

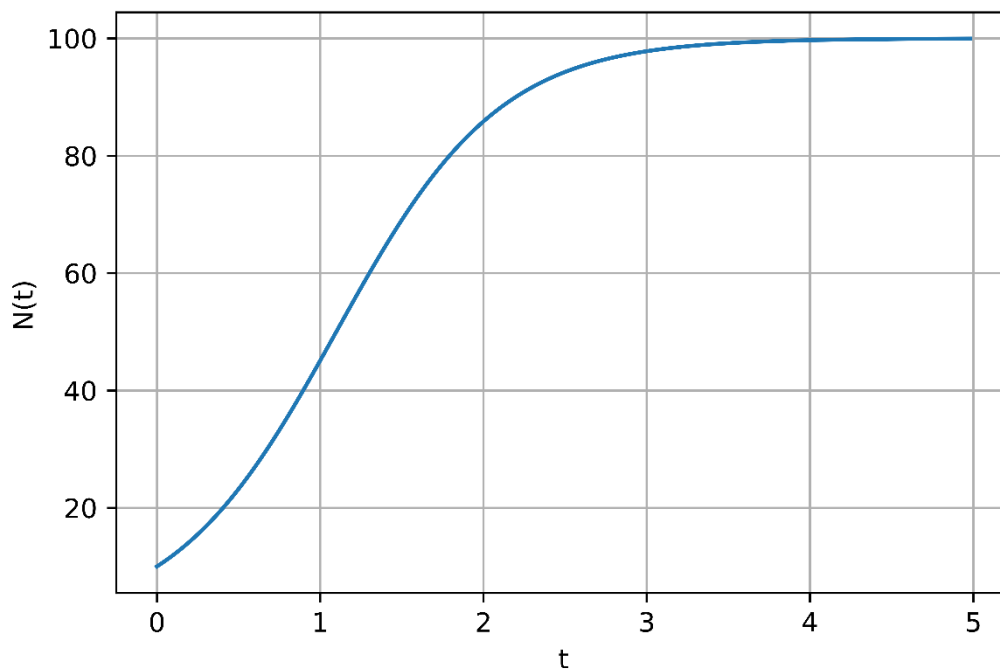


Figura 2: curva logistica per $N_0 = 10$, $\alpha = 2$, $K = 100$.

1.2 Equazioni di Lotka-Volterra

Una delle evoluzioni successive nello studio della dinamica delle popolazioni fu il passaggio all'analisi di possibili sistemi in cui coesistevano due specie diverse, in particolare negli anni 1925, 1926 il chimico-fisico statunitense Alfred James Lotka e il fisico e matematico italiano Vito Volterra lavorarono, indipendentemente, sui sistemi del tipo preda-predatore.

Il modello da loro proposto descrive la dinamica di interazione fra due specie che convivono in uno stesso ambiente e sono in interazione tra di loro, facendo alcune ipotesi per cui si assume che:

- le prede abbiano sempre a disposizione una quantità illimitata di cibo
- la fonte di cibo per i predatori sia costituita unicamente nelle prede
- il tasso di crescita di entrambe le specie sia proporzionale al loro numero, come nel caso del modello Malthusiano

- l'ambiente non evolve nel tempo in favore di nessuna delle due specie, come nel caso del modello Malthusiano

Fornita questa serie di ipotesi il modello si scrive nella forma di un sistema di Volterra:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) = [\alpha - \beta y(t)]x(t) & (1.6a) \\ \frac{dy}{dx} = -\gamma y(t) + \delta x(t)y(t) = [\delta x(t) - \gamma]y(t) & (1.6b) \\ x(t_0) = x_0, y(t_0) = y_0 & (1.6c) \end{cases}$$

dove $x(t)$ e $y(t)$ rappresentano il numero di prede e predatori rispettivamente presenti al tempo t .

Nelle equazioni (1.6a) e (1.6b) compaiono i parametri α e γ che rappresentano il tasso di crescita rispettivamente di prede e predatori ovvero la differenza tra il tasso di nascita e il tasso di morte degli stessi.

La differenza rispetto al modello Malthusiano esposto in precedenza è data dalla dinamica di interazione tra le specie, che è determinata dai valori dei parametri β e δ , i quali esprimono la frequenza in cui un incontro tra preda e predatore porta rispettivamente alla morte di una preda e alla possibilità di un predatore di cibarsi e quindi successivamente di procreare.

Il sistema può essere studiato analiticamente, per cui si possono trovare i punti di equilibrio nel caso in cui le popolazioni siano costanti risolvendo il sistema:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = [\alpha - \beta y(t)]x(t) = 0 & (1.7a) \\ \frac{dy}{dx} = [\delta x(t) - \gamma]y(t) = 0 & (1.7b) \end{cases}$$

tramite il quale si ottengono le due soluzioni:

$$(x_{eq}, y_{eq}) = (0, 0) \quad (1.8)$$

$$(x_{eq}, y_{eq}) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) \quad (1.9)$$

La (1.8) corrisponde al caso banale in cui le due specie sono già estinte al tempo $t = t_0$ mentre la soluzione (1.9) rappresenta il caso in cui i predatori incontrano e uccidono un numero di prede esattamente pari al numero di prede che nascono.

Studiandone la matrice Jacobiana si può linearizzare il sistema e analizzare la stabilità dei punti di equilibrio:

$$J(x, y) = \begin{bmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & \delta x - \gamma \end{bmatrix} \quad (1.10)$$

che valutata nei punti di equilibrio risulta:

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{bmatrix} \quad (1.11a)$$

$$J\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) = \begin{bmatrix} 0 & -\frac{\gamma\beta}{\delta} \\ \frac{\delta\alpha}{\beta} & 0 \end{bmatrix} \quad (1.11b)$$

Nel caso della matrice (1.11a) gli autovalori risultano banalmente dagli elementi sulla diagonale $\lambda_1 = \alpha$ e $\lambda_2 = -\gamma$. Essendo il valore dei parametri necessariamente positivo i due autovalori risultano sempre discordi e quindi il punto di equilibrio è un punto di sella. Trattandosi di un punto di sella l'equilibrio è instabile e devono quindi verificarsi determinate condizioni particolari per far sì che la dinamica del sistema porti all'estinzione di entrambe le specie.

Per quanto riguarda la matrice (1.11b) gli autovalori sono $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha\gamma}$ e quindi, essendo entrambi immaginari puri, il punto di equilibrio è un centro ed è quindi stabile, con popolazioni di prede e predatori che avranno valori ciclici oscillanti attorno al punto di equilibrio con periodo dato da:

$$T = \frac{2\pi}{|\lambda_{1,2}|} \quad (1.12)$$

Operando sulle equazioni (1.6) è facile vedere come la quantità

$$H = \gamma \ln x - \delta x - \beta y + \alpha \ln y \quad (1.13)$$

è un integrale primo del moto tramite il quale è possibile mostrare le traiettorie del moto nello spazio delle fasi del sistema.

Non essendo possibile risolvere il sistema per trovare una soluzione analitica esso è stato risolto tramite un metodo di integrazione numerica implementato su Python; in particolare il metodo adottato per ottenere le soluzioni è un algoritmo di Runge-Kutta al quarto ordine.

Considerando, in via puramente esemplificativa, un set di parametri per cui $\alpha = 1$, $\gamma = 1$, ovvero che nascano e muoiano nell'unità di tempo un numero uguale a uno sia di prede che di predatori e $\beta = 0.02$ e $\delta = 0.01$ ovvero che il rateo di nascita di nuovi predatori in rapporto al numero di incontri sia il doppio del rateo di morte delle prede sempre in rapporto al numero di incontri, ed essi siano rispettivamente un cinquantesimo ed un centesimo nell'unità di tempo, si può trovare il valore di equilibrio per tale set di parametri. Se ci si discosta da tale equilibrio l'analisi fatta in precedenza impone che le soluzioni del sistema siano oscillanti, come mostrato in figura 3 dalla simulazione ottenuta tramite Python per il set di parametri citati.

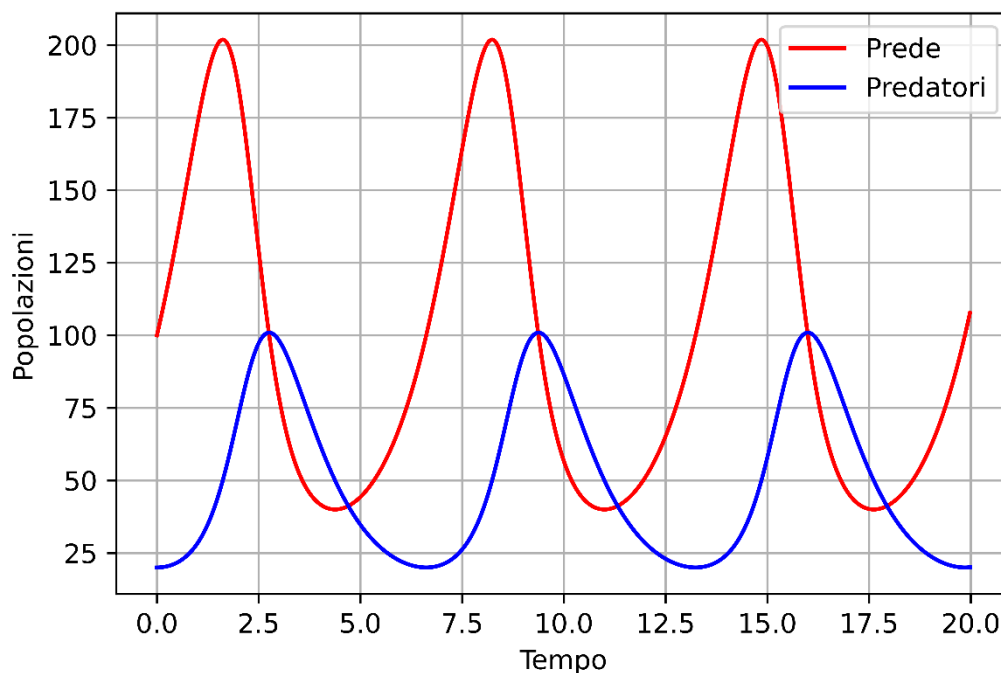


Figura 3: Andamento delle popolazioni in funzione del tempo per $\alpha = 1, \beta = 0.02, \gamma = 1, \delta = 0.01, x_0 = 100, y_0 = 20$

Analizzando lo spazio delle fasi sono evidenti tutte le possibili traiettorie del sistema ottenibili al variare delle condizioni iniziali. Risulta chiara anche la posizione del centro, punto di equilibrio intorno al quale oscillano le soluzioni del sistema (figura 4).

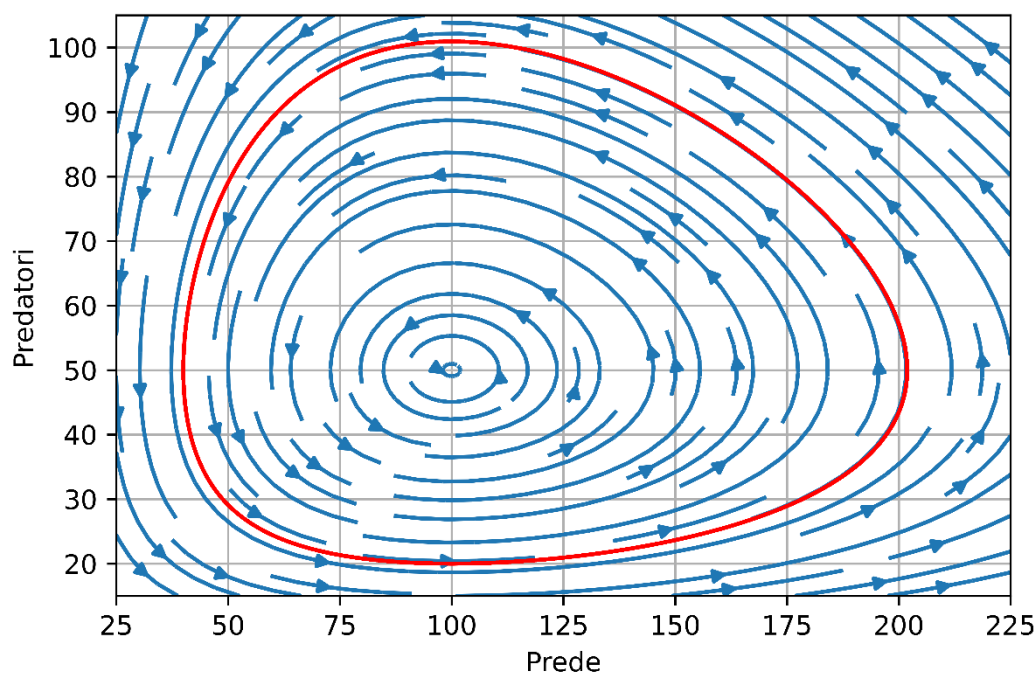


Figura 4: Traiettorie dello spazio delle fasi intorno al punto di equilibrio per $\alpha = 1, \beta = 0.02, \gamma = 1, \delta = 0.01$. In rosso è evidenziata la traiettoria per $x_0 = 100, y_0 = 20$.

1.3 Equazioni di Lotka-Volterra con crescita limitata

La stessa situazione ipotizzata nel capitolo precedente per quanto riguarda una popolazione isolata può essere affrontata rispetto al modello preda-predatore. Non essendo le risorse alimentari dei predatori limitate, ma bensì proporzionali al numero di prede presenti è possibile lasciare invariata l'equazione (1.6b) per i predatori. Per quanto riguarda le prede, invece, è possibile modificare il modello iniziale eliminando una delle ipotesi di partenza, in cui si assumeva la possibilità di esse di trovare sempre una fonte di cibo infinita, aggiungendo all'equazione (1.6a) un termine di tipo logistico, in modo da limitare la crescita degli individui sotto il valore della capacità portante.

Le equazioni (1.6a) e (1.6b) possono essere quindi riscritte nel seguente modo:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \left[\alpha - \beta y(t) - \frac{\alpha}{K} x(t) \right] x(t) \end{array} \right. \quad (1.14a)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dy}{dx} = [\delta x(t) - \gamma] y(t) \end{array} \right. \quad (1.14b)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} x(t_0) = x_0, y(t_0) = y_0 \end{array} \right. \quad (1.14c)$$

Analizzando la dinamica del sistema possiamo risolvere, come svolto in precedenza, le seguenti equazioni per trovare i punti di equilibrio:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \left[\alpha - \beta y(t) - \frac{\alpha}{K} x(t) \right] x(t) = 0 \end{array} \right. \quad (1.15a)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dy}{dx} = [\delta x(t) - \gamma] y(t) = 0 \end{array} \right. \quad (1.15b)$$

Ottenendo quindi i valori

$$(x_{eq}, y_{eq}) = (0, 0) \quad (1.16)$$

$$(x_{eq}, y_{eq}) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{K\delta} \right) \right) \quad (1.17)$$

Come ci si aspetta, se si fa tendere K all'infinito si ritrovano i valori dei punti di equilibrio ottenuti per il sistema senza il termine che limita la crescita delle prede.

Studiando la matrice Jacobiana del sistema calcolata nei due punti di equilibrio è possibile andare a valutarne la tipologia. Per il punto (1.16) si ottengono gli stessi risultati ottenuti in precedenza, con due autovalori reali e discordi e quindi si tratta di un punto di sella.

Per il punto (1.17) gli autovalori della matrice Jacobiana sono invece complessi coniugati quindi il punto è un fuoco del sistema, in particolare un fuoco stabile e quindi attrattivo essendo $Re(\lambda_{1,2}) < 0$. Le soluzioni del sistema saranno quindi ancora oscillanti ma tenderanno al valore di equilibrio che, calcolato con i parametri utilizzati per le simulazioni precedenti risulta

$$(x_{eq}, y_{eq}) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{K\delta} \right) \right) = (100, 40) \quad (1.18)$$

come mostrato in figura 5.

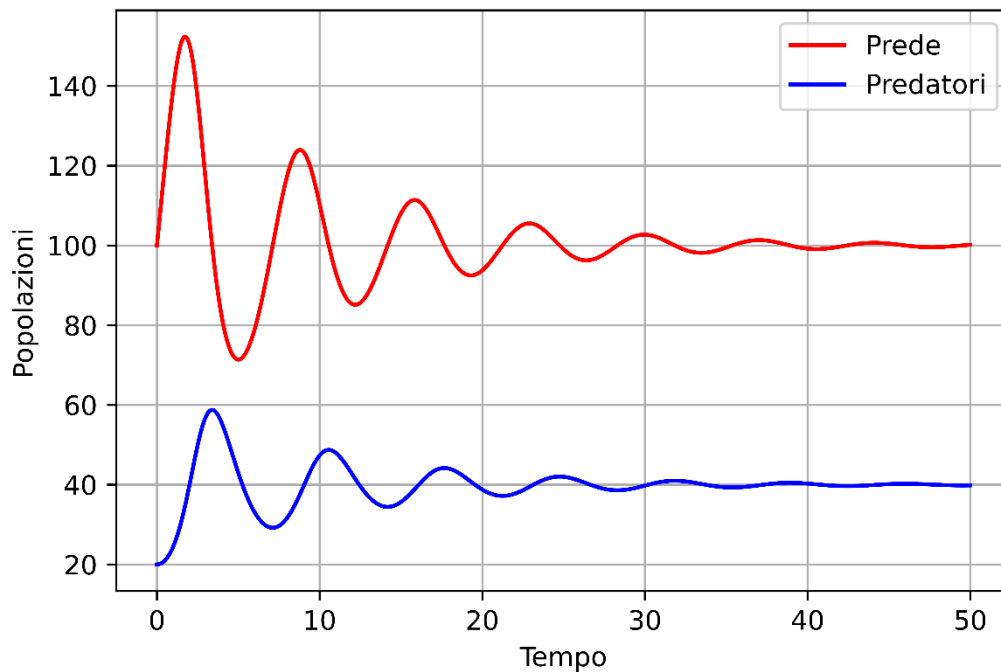


Figura 5: Andamento delle popolazioni in funzione del tempo per $\alpha = 1, \beta = 0.02, \gamma = 1, \delta = 0.01, x_0 = 100, y_0 = 20, K = 500$.

Attraverso l'analisi dello spazio delle fasi è evidente il fuoco attrattivo nel punto di equilibrio, verso cui convergono tutte le possibili traiettorie del sistema (figura 6).

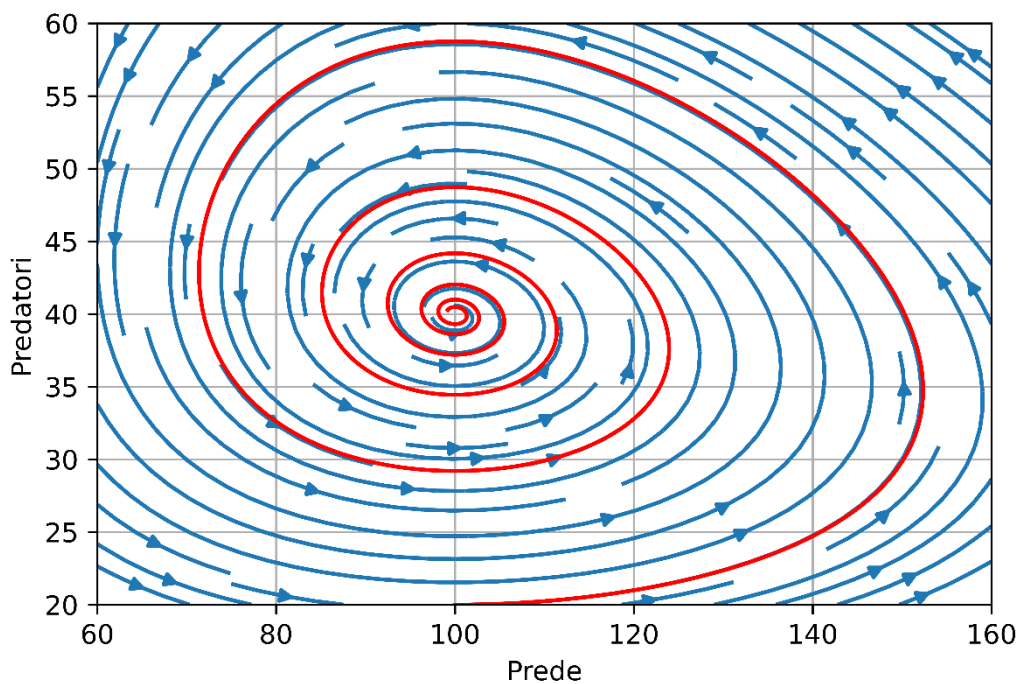


Figura 6: Spazio delle fasi del sistema per $\alpha = 1, \beta = 0.02, \gamma = 1, \delta = 0.01, K = 500$. In rosso è evidenziata la traiettoria per $x_0 = 100, y_0 = 20$.

1.4 Variazione dei parametri nel caso con crescita illimitata

Una volta esposto il modello nella sua interezza è utile fare un'analisi su ciò che comporta una variazione continua di alcuni parametri sulle soluzioni del sistema. Per fare questo è stata considerata una situazione in cui le condizioni iniziali siano fissate, e in particolare, i valori per prede e predatori all'istante $t = 0$ siano:

$$(x_0, y_0) = (100, 50) \quad (1.19)$$

Fissate le condizioni iniziali si analizza per primo il sistema (1.6) classico in cui non c'è il termine di limitazione alla crescita delle prede. Come verificato in precedenza per questo sistema i parametri $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ entrano nella dinamica del sistema definendo la posizione del punto di equilibrio stabile, ovvero dalla (1.9):

$$(x_{eq}, y_{eq}) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) \quad (1.20)$$

Come fatto per le simulazioni precedenti, sono stati fissati i valori per le costanti α e γ , entrambe uguali a uno, mentre è interessante andare a modificare i valori di β e δ , ovvero di quelle costanti che governano le dinamiche di interazione tra le due specie.

Ricordando che il sistema studiato è in regime di crescita illimitata, per cui le oscillazioni del numero di individui delle due popolazioni hanno ampiezza costante, è interessante analizzare il valore di massimi e minimi di tali oscillazioni al variare dei parametri di interazione.

La prima analisi consiste nel modificare il valore di β , tenendo δ costante e pari al valore di equilibrio ricavabile, per le prede, che dalla (1.19) e dalla (1.20), con $x_0 = x_{eq}$, risulta $\delta = 0.01$. I valori estremanti raggiunti dal numero di predatori al variare del parametro β sono mostrati in figura 7.

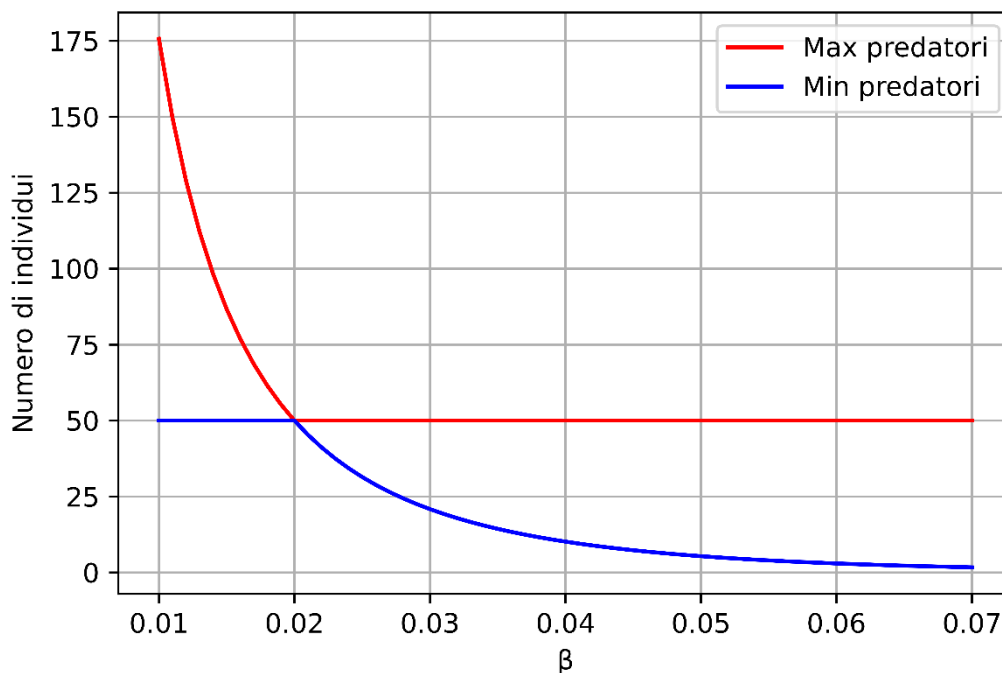


Figura 7: valori di massimo e minimo per le oscillazioni nel numero di predatori al variare di β

Analizzando la figura 7 è evidente che, come ci si aspetta, al valore di $\beta = 0.02$ per cui $y_0 = \alpha/\beta = y_{eq}$, massimo e minimo delle oscillazioni combaciano in quanto il sistema si trova nel punto di equilibrio, per cui il numero di predatori (e di prede) rimane costante. Allontanandosi da tale valore di β la differenza tra i due estremanti aumenta, indice di una oscillazione di ampiezza maggiore dovuta appunto alla distanza nello spazio delle fasi del sistema del punto iniziale dal punto di equilibrio. Interessante è il comportamento del valore minimo delle oscillazioni per $\beta < 0.02$ e del massimo per $\beta > 0.02$ che combaciano entrambi con il valore di y_0 . Nel primo caso questo significa che il numero di predatori non scende mai sotto il valore iniziale mentre nel secondo caso significa che il numero di predatori rimane sempre al di sotto di tale valore.

Per quanto riguarda i valori delle prede non ci sono zone in cui massimo o minimo rimangono costanti ma semplicemente allontanandosi dal valore di $\beta = 0.02$, per cui essi combaciano, le oscillazioni e quindi la distanza tra massimo e minimo tendono ad aumentare (figura 8).

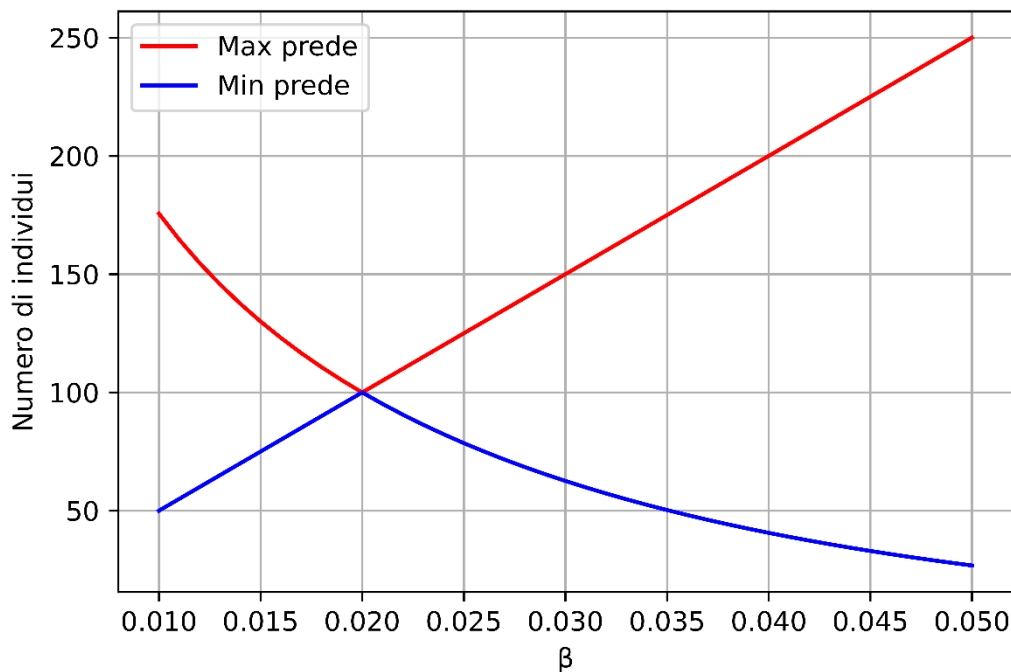


Figura 8: valori di massimo e minimo per le oscillazioni nel numero di prede al variare di β

Analizzando da un punto di vista puramente concettuale quanto fatto sopra, la variazione del parametro β comporta una variazione nel tasso con cui una preda muore dall'incontro con un predatore, per cui più il valore del parametro aumenta, più la probabilità che un incontro si trasformi in morte della preda è alta. Detto ciò, ci si aspetta che con l'aumentare di β diminuisca il numero medio di prede presenti, ma questa affermazione è confutata dalla simulazione effettuata per ottenere i valori medi delle due specie al variare del parametro (figura 9).

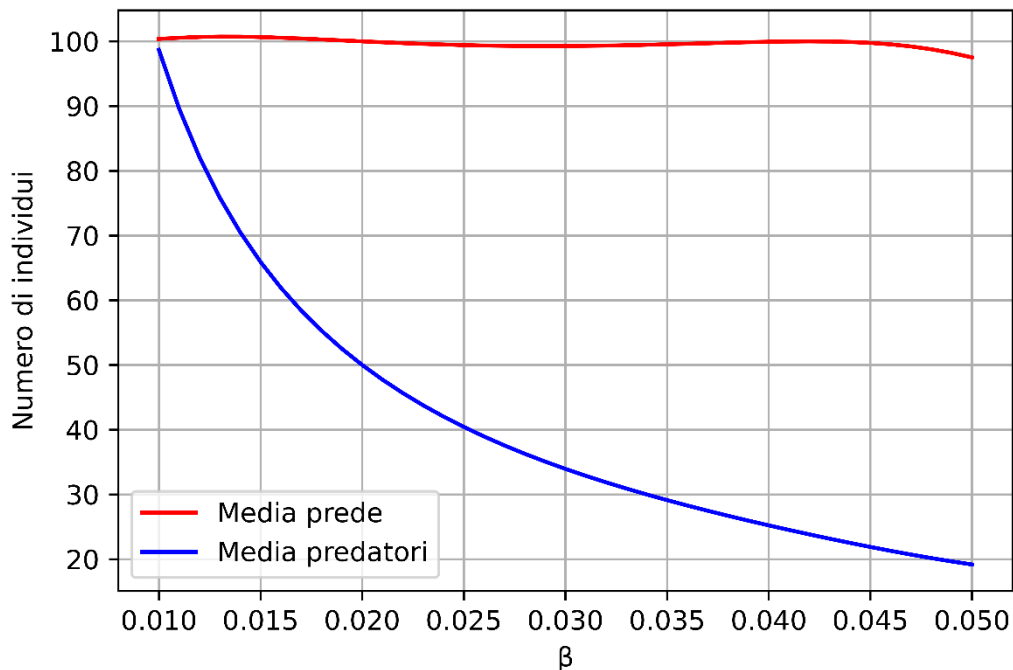


Figura 9: andamento dei valori medi del numero di prede e predatori al variare del parametro β

In tale simulazione è evidente come il valore medio del numero di prede sia sostanzialmente costante con piccolissime oscillazioni attorno al valore di equilibrio, mentre il numero medio di predatori sia strettamente decrescente all'aumentare di β , contrariamente a quanto ipotizzato in precedenza. Questo apparente controsenso si spiega considerando che una volta che $\beta \neq 0.02$ il numero di predatori iniziale è diverso dal valore di equilibrio. La media del numero di individui nel tempo è uguale a tale valore di equilibrio per cui è inferiore a y_0 se $\beta > 0.02$, mentre è maggiore di y_0 se $\beta < 0.02$. Tale cambiamento nel numero di individui riequilibra la variazione del parametro β nel prodotto $\beta x(t)y(t)$ della (1.6) per cui il numero di prede rimane sostanzialmente costante.

Se ora si vuole ripetere lo stesso studio modificando questa volta il parametro δ , ovvero il rapporto tra il tasso di predazione e il tasso di crescita dei predatori, mentre β rimane costante, la trattazione risulta comunque simile con l'inversione dei comportamenti di natura dinamica tra prede e predatori.

Partendo sempre dalla condizione iniziale (1.19) e fissando il valore per $\beta = 0.02$, si può studiare il comportamento di massimi e minimi delle oscillazioni e della media del numero di individui delle popolazioni facendo variare δ . Per quanto riguarda i valori estremanti delle oscillazioni, essi sono riportati in figura 10, tramite la quale è evidente notare le somiglianze col caso studiato in precedenza.

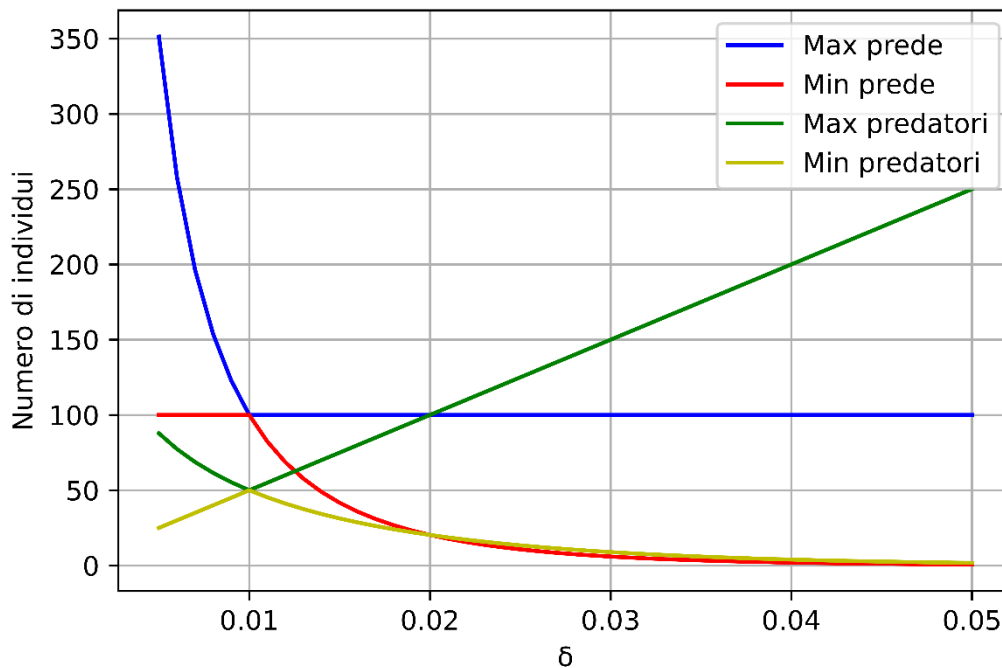


Figura 10: andamento dei valori estremanti per le oscillazioni nel numero di prede e predatori al variare di δ

In questo caso è il numero di prede che per $\delta < 0.01$ non scende mai sotto al valore iniziale (con i minimi uguali a x_0) mentre per $\delta > 0.01$ rimane sempre minore o uguale di tale valore iniziale (con i picchi uguali a x_0). Per il numero di predatori invece i valori estremanti tendono ad allontanarsi sempre di più, dando vita quindi ad oscillazioni più ampie nelle popolazioni, più ci si allontana dal punto di equilibrio, equivalentemente a ciò che avveniva nel caso studiato in precedenza per le prede.

Anche per le medie temporali del numero di individui il comportamento dinamico è simile: questa volta il numero di prede decresce con l'aumentare di δ per restare coincidente al valore di equilibrio, mentre il numero di predatori rimane pressoché costante intorno al valore di equilibrio con un leggero aumento per $0.025 < \delta < 0.060$ (figura 11).

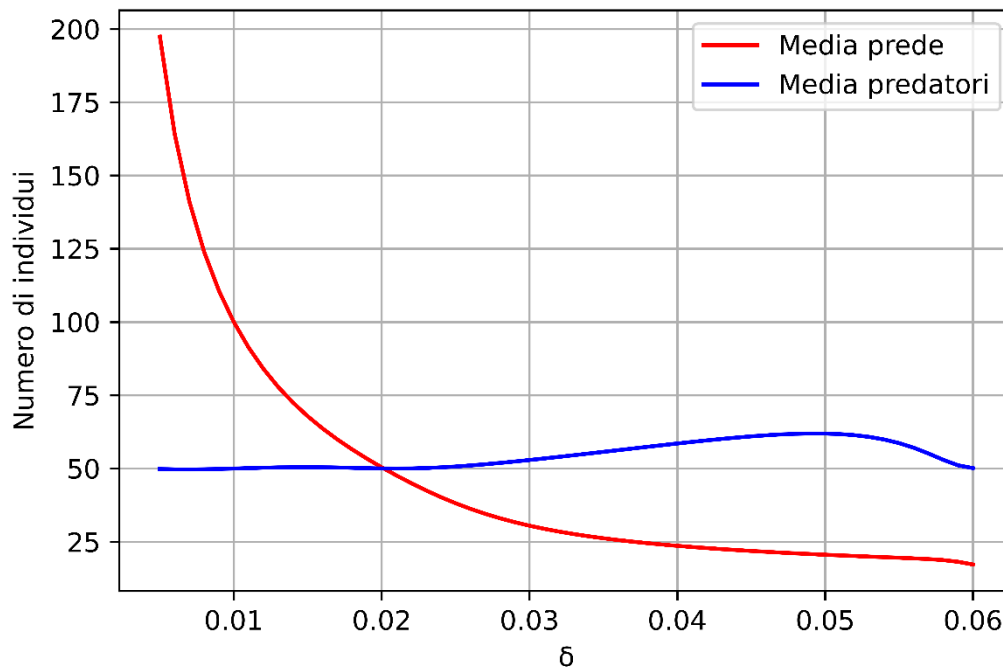


Figura 11: andamento dei valori medi del numero di prede e predatori al variare di δ

Per quanto riguarda lo spazio delle fasi del sistema, modificare il valore della costante β comporta uno slittamento sull'asse verticale del punto di equilibrio, mentre la variazione del parametro δ comporta uno slittamento sull'asse orizzontale del punto di equilibrio. Il cambiamento di posizione di tale punto non ne modifica in ogni caso la natura, per cui esso rimane un centro stabile.

L'analisi trattata in questo capitolo è stata effettuata in modo che i due parametri β e δ avessero valori che fossero tra loro confrontabili e non di ordini di grandezza diversi. Questo perché se i due parametri assumessero valori molto diversi il sistema evolverebbe verso l'estinzione di una delle due specie: le soluzioni del sistema continuerebbero ad essere comunque cicliche, per cui anche se una delle due variabili dovesse annullarsi, dopo un certo periodo di tempo, tornerebbe ad assumere valori non nulli. Questo comportamento risulta rilevante nel caso si voglia studiare un sistema di questo tipo da un punto di vista puramente matematico, ma dal punto di vista fisico risulta ovviamente privo di senso. Questa gestione dei parametri verrà effettuata anche in tutti i capitoli successivi in cui si tratteranno argomenti di questo genere senza ripeterne le motivazioni.

1.5 Variazione dei parametri nel caso con crescita limitata

Considerando ora il caso in cui sia presente il termine limitante la crescita numerica delle prede, non risulta molto interessante lo studio degli estremanti delle oscillazioni nel numero di individui, in quanto in questa situazione, nonostante le oscillazioni siano smorzate, il sistema ha un comportamento simile al caso precedente, in cui l'unica differenza apprezzabile riguarda la pendenza di crescita dei massimi e di decrescita dei minimi che risultano, ovviamente, minori per la presenza dello smorzamento. In questo caso le condizioni iniziali sono state fissate

a $(x_0, y_0) = (100, 40)$ mentre i valori dei parametri sono uguali alle simulazioni precedenti, con il valore della capacità portante fissato a $K = 500$ (figura 12).

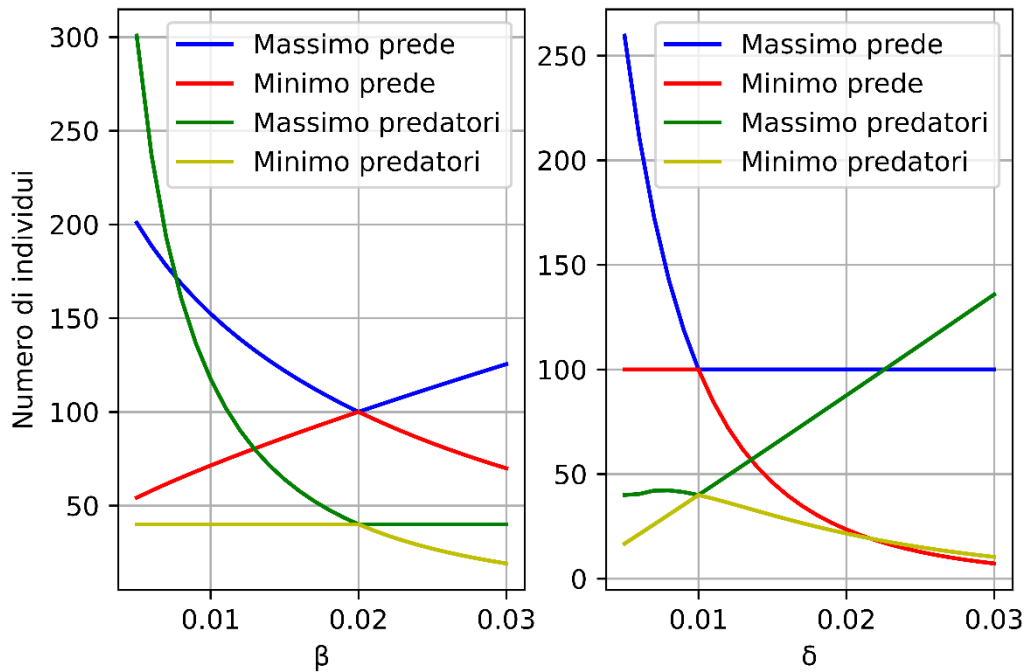


Figura 12: andamento dei valori estremanti per le oscillazioni nel numero di prede e predatori al variare di β (sinistra) e di δ (destra)

Anche per quanto riguarda la simulazione sui valori medi delle oscillazioni del sistema, i comportamenti delle soluzioni sono simili con alcune differenze. Nel caso in cui si fa variare β la curva media del numero di predatori risulta traslata verso il basso rispetto al caso con crescita illimitata in quanto, vista la presenza del termine limitante che influisce sul valore del punto di equilibrio, come visto nella (1.17) il punto di equilibrio stesso ha un valore più basso per il numero di prede. Quando invece si fa variare δ la situazione della media del numero di prede rimane inalterata, con valori praticamente equivalenti su tutta la curva. Per i predatori il comportamento segue una leggera crescita con l'aumentare del parametro come ci si può aspettare analizzando sempre la (1.17). Nel complesso, sia per il caso studiato ora, sia per quello precedente, le simulazioni sulla media tendono a seguire il valore del punto di equilibrio ottenuto tramite i parametri β e δ senza mostrare comportamenti particolari. Il comportamento dei valori medi al variare dei due parametri di interazione interspecifica è mostrato in figura 13.

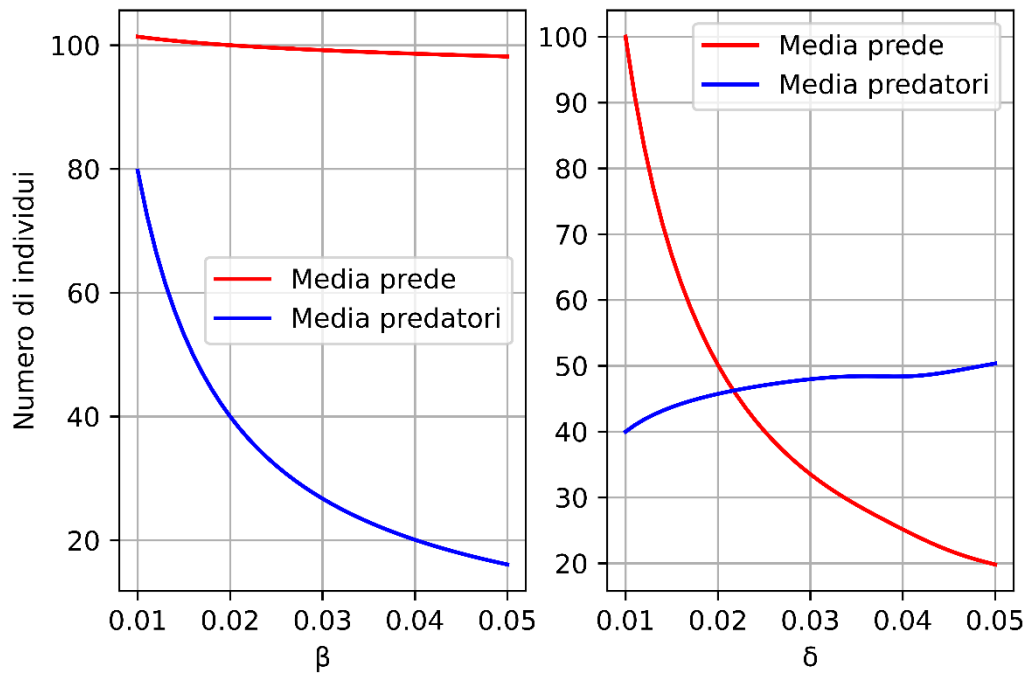


Figura 13: andamento dei valori medi per le oscillazioni nel numero di prede e predatori al variare di β (sinistra) e di δ (destra)

Capitolo 2

Modelli Lotka-Volterra a più specie

Dopo aver introdotto nel capitolo precedente il famoso modello di Lotka-Volterra e la sua evoluzione a crescita limitata, in questo capitolo tale modello verrà espanso per poter analizzare possibili situazioni in cui le specie coabitanti lo stesso ambiente siano più di due. Si analizzerà inizialmente il costruito matematico utile a modellizzare un sistema ad N specie per poi studiare il caso di tre specie interagenti, in particolare due prede ed un predatore. Il capitolo si conclude quindi con un'analisi sul comportamento delle soluzioni quando vengono fatti variare i valori dei parametri di interazione interspecifici.

2.1 Modello Lotka-Volterra per N specie

Il modello analizzato nei capitoli precedenti limita il suo studio al caso in cui sono presenti all'interno dello stesso ambiente solamente due specie interagente. È ora interessante espandere tale modello ad una situazione in cui possa essere presente un numero arbitrario N di specie che convivono all'interno dello stesso habitat. Allo scopo di attuare quanto scritto in precedenza è quindi possibile generalizzare il sistema (1.6) nel modo seguente:

$$\frac{dx_i}{dt} = (k_i - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^N a_{i,j} x_j) x_i \quad (2.1)$$

Il primo termine della (2.1) rappresenta il modo in cui la specie i -esima si comporta in assenza di altre specie: in particolare è possibile considerare tale specie come 'tipo preda' nel caso in cui $k_i > 0$ per cui si assume che essa cresca in modo esponenziale, oppure 'tipo predatore' nel caso in cui $k_i < 0$ per cui si assume che essa si estingua sempre con un andamento esponenziale.

Il secondo termine della (2.1) invece specifica il modo in cui la specie i -esima interagisce con le altre specie: nel caso in cui $a_{i,j} < 0$ da ogni incontro tra la i -esima e la j -esima specie la prima ne uscirà vincitrice aumentando di numero in maniera proporzionale al valore della costante $a_{i,j}$, mentre la seconda ne uscirà perdente e quindi diminuirà di numero sempre in modo proporzionale al valore della costante.

Ovviamente nel caso in cui $a_{i,j} > 0$ vale lo stesso discorso a parti invertite.

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

Come fatto nel capitolo precedente è possibile completare il quadro del sistema (2.1) aggiungendo il termine per limitare la crescita delle specie di 'tipo preda' ottenendo il seguente sistema:

$$\frac{dx_i}{dt} = k_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{x_{i,\infty}}\right) \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^N (a_{i,j} x_j) x_i \quad (2.2)$$

dove sono state inserite le solite capacità portanti $x_{i,\infty}$ e la funzione di Heaviside:

$$\theta(k_i) = \begin{cases} 0 & k_i < 0 \\ 1 & k_i \geq 0 \end{cases} \quad (2.3)$$

La quale garantisce che le capacità portanti intervengano a limitare l'aumento esponenziale della specie solo nel caso in cui essa sia classificata come 'tipo preda'.

È possibile studiare ora il caso stazionario in cui si definiscono $x_i = q_i$ tali che $\frac{dx_i}{dt} = 0$ e si ottiene

$$k_i q_i \left(1 - \frac{q_i}{x_{i,\infty}}\right) \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^N (a_{i,j} q_j) q_i = 0 \quad (2.4)$$

tramite cui è possibile studiare il sistema all'equilibrio.

È utile definire inoltre la variabile $X_i = \ln(x_i/q_i)$ che misura la deviazione dall'equilibrio tramite la quale, essendo $x_i = q_i e^{X_i}$, è possibile riscrivere la (2.2) nel modo seguente:

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= k_i x_i \left(1 - \frac{x_i}{x_{i,\infty}}\right) \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^N (a_{i,j} x_j) x_i \\ &= k_i q_i e^{X_i} \left(1 - \frac{q_i e^{X_i}}{x_{i,\infty}}\right) \theta(k_i) - \frac{1}{\beta_i} \sum_{j=1}^N (a_{i,j} q_j e^{X_j}) q_i e^{X_i} \end{aligned} \quad (2.5)$$

Dalle (2.4) e (2.5) è possibile ricavare la quantità

$$G = \sum_i \beta_i q_i (e^{X_i} - X_i) = \sum_i \beta_i (x_i - q_i \log(\frac{x_i}{q_i})) \quad (2.6)$$

Che è una funzione monotona decrescente, a parte il caso della crescita illimitata in cui la derivata risulta nulla, per cui G risulta essere un integrale primo del moto per il sistema.

Tale funzione ha un minimo per $x_i = q_i$ il quale risulta un punto di equilibrio stabile se $q_i > 0$ per tutte le popolazioni e se $dG/dt = 0$, mentre è attrattivo se $dG/dt < 0$.

2.2 Modello preda-preda-predatore

Sulla base del modello matematico esposto in precedenza è interessante analizzare ora un caso più concreto in cui si considera tre specie. In particolare, una delle tre specie sarà di *'tipo predatore'* mentre le altre due saranno di *'tipo preda'*.

Per una situazione di questo tipo le (2.2) si riducono al sistema:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = k_1 x_1 - \frac{1}{\beta_1} (a_{1,2} x_2 + a_{1,3} x_3) x_1 & (2.7a) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx_2}{dt} = k_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{x_{2,\infty}}\right) - \frac{1}{\beta_2} (a_{2,1} x_1 + a_{2,3} x_3) x_2 & (2.7b) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx_3}{dt} = k_3 x_3 \left(1 - \frac{x_3}{x_{3,\infty}}\right) - \frac{1}{\beta_3} (a_{3,1} x_1 + a_{3,2} x_2) x_3 & (2.7c) \end{cases}$$

2.2.1 Crescita illimitata

È bene, per semplicità, analizzare prima il caso in cui non si limitano le popolazioni delle due prede e quindi in cui si considerano $x_{3\infty} = x_{2\infty} = \infty$. Le (2.7) risultano quindi:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = k_1 x_1 - \frac{1}{\beta_1} (a_{1,2} x_2 + a_{1,3} x_3) x_1 & (2.8a) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx_2}{dt} = k_2 x_2 - \frac{1}{\beta_2} (a_{2,1} x_1 + a_{2,3} x_3) x_2 & (2.8b) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx_3}{dt} = k_3 x_3 - \frac{1}{\beta_3} (a_{3,1} x_1 + a_{3,2} x_2) x_3 & (2.8c) \end{cases}$$

Per poter procedere all'analisi del sistema in questione restano da definire i valori delle costanti k_i per i tassi di crescita e gli elementi della matrice di interazione A . Avendo definito x_1 come la specie di *'tipo preda'* i tassi di crescita risulteranno $k_1 < 0$, $k_2 > 0$, $k_3 > 0$. Resta da specificare il tipo di interazione tra le prede: si considererà che un incontro tra le due specie sia favorevole alla specie x_2 e quindi sfavorevole alla specie x_3 per cui avremo che la matrice di interazione risulterà:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & -1 & -1 \\ +1 & 0 & -1 \\ +1 & +1 & 0 \end{bmatrix} \quad (2.9)$$

I valori dei β_i sono sempre positivi come già specificato in precedenza. Una volta che tutti i valori delle costanti sono stati specificati è possibile studiare il sistema, iniziando come al solito, eguagliando a zero le (2.8) per trovare i valori di equilibrio. Si trovano quindi le tre soluzioni, (oltre a quella banale $q_1 = q_2 = q_3 = 0$):

$$(q_1, q_2, q_3) = (0, k_3 \beta_3, -k_2 \beta_2) \quad (2.10)$$

$$(q_1, q_2, q_3) = (k_3\beta_3, 0, -k_1\beta_1) \quad (2.11)$$

$$(q_1, q_2, q_3) = (k_2\beta_2, -k_1\beta_1, 0) \quad (2.12)$$

Ricordando che $k_1 < 0$, il caso (2.10) risulta fisicamente non interpretabile in quanto $q_3 < 0$, ovvero si avrebbe una popolazione negativa, mentre le altre due soluzioni sono significative. È interessante notare come non esista una soluzione per cui q_1, q_2, q_3 siano contemporaneamente tutte diverse da zero per cui il sistema evolverà sempre verso una situazione in cui almeno una delle tre specie è destinata ad estinguersi.

Le soluzioni del sistema sono state calcolate tramite un algoritmo di Runge-Kutta al quarto ordine implementato su Python per i casi (2.11) e (2.12) con i seguenti set di 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
20	50	40	-1.00	0.10	0.50	100	500	400

Tabella 1: set di parametri per cui il sistema evolve verso l'estinzione della popolazione x_2

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3
20	50	40	-1.00	0.15	0.35	100	500	400

Tabella 2: set di parametri per cui il sistema evolve verso l'estinzione della popolazione x_3

La matrice di interazione rimane invariata ed è uguale alla (2.9).

I risultati delle due simulazioni sono mostrati in figura 14 e in figura 15.

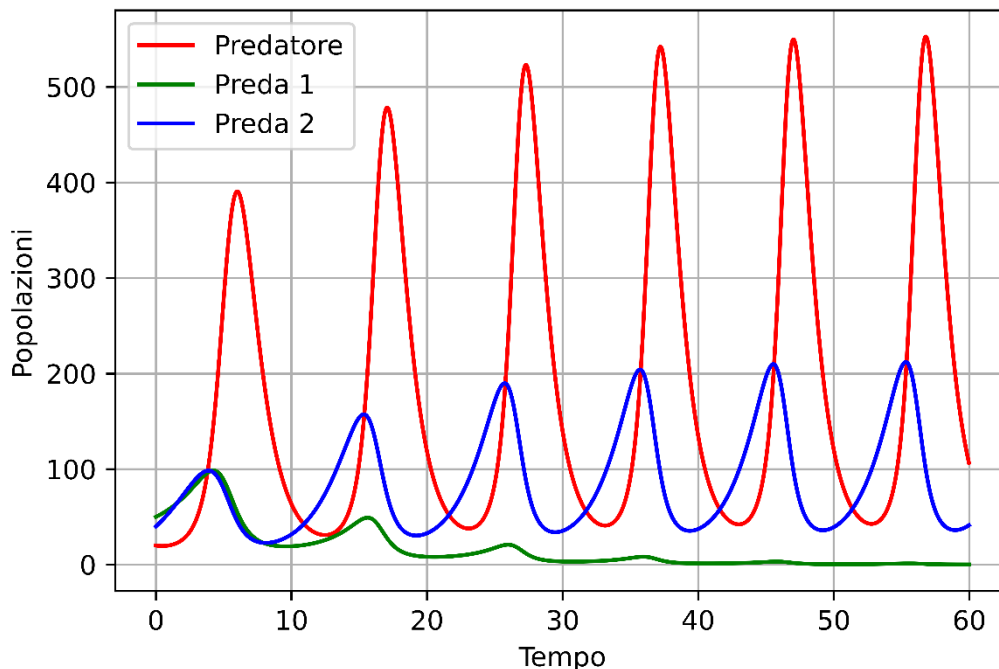


Figura 14: andamento temporale delle popolazioni per il set di parametri in tabella 1.

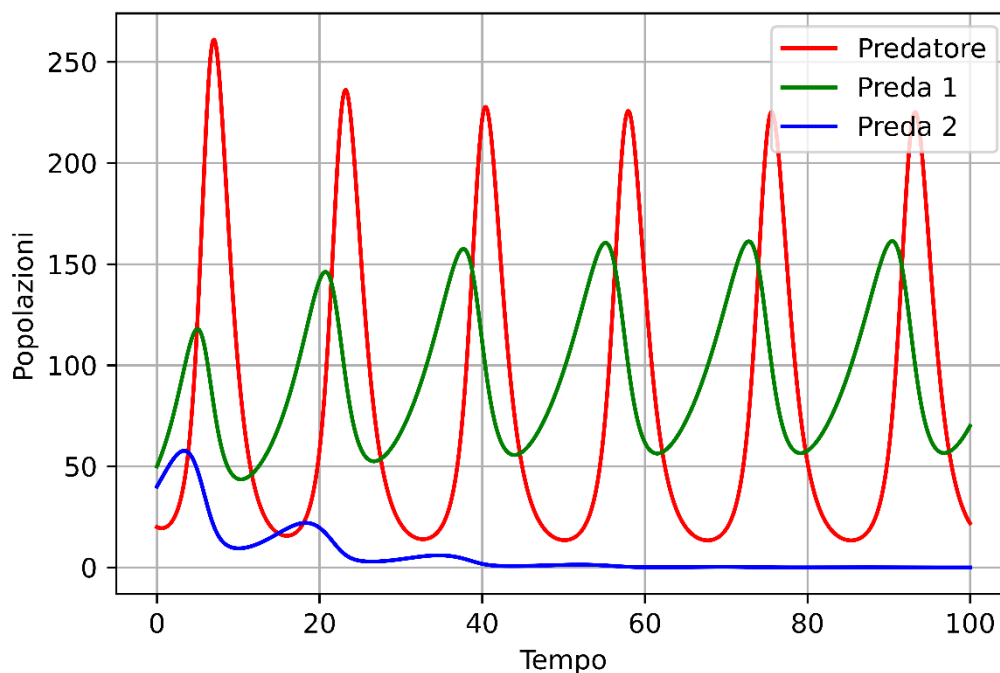


Figura 15: andamento temporale delle popolazioni per il set di parametri in tabella 2.

I risultati delle simulazioni confermano quanto trovato prima, ovvero che, a seconda della scelta dei parametri, il sistema evolve per forza di cose verso una situazione per cui una delle sue specie di 'tipo preda' è destinata ad estinguersi.

Una volta che una delle due prede si estingue le altre due specie hanno un comportamento uguale a quello di un classico sistema preda-predatore, con valori oscillanti attorno al punto di equilibrio. Questo significa che nello spazio delle fasi, dopo un certo intervallo di tempo adeguato che porti all'estinzione una delle due prede, le traiettorie del moto sono confinate al piano formato dal numero di individui del predatore e dal numero di individui della preda sopravvissuta.

2.2.2 Crescita limitata

Una volta considerato il caso illimitato si passa alla situazione in cui i valori delle capacità portanti non siano infiniti per le prede. Per semplicità imporrò però che esse non interagiscano tra loro, ovvero che $a_{2,3} = a_{3,2} = 0$, e quindi il sistema (2.7) si scriverà nel modo seguente:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = k_1 x_1 - \frac{1}{\beta_1} (a_{1,2} x_2 + a_{1,3} x_3) x_1 & (2.13a) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx_2}{dt} = k_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{x_{2,\infty}}\right) - \frac{1}{\beta_2} a_{2,1} x_1 x_2 & (2.13b) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dx_3}{dt} = k_3 x_3 \left(1 - \frac{x_3}{x_{3,\infty}}\right) - \frac{1}{\beta_3} a_{3,1} x_1 x_3 & (2.13c) \end{cases}$$

Ancora una volta per trovare i punti di equilibrio si pongono le equazioni (2.13) uguali a zero ottenendo i seguenti valori:

$$(q_1, q_2, q_3) = (0, x_{2\infty}, x_{3\infty}) \quad (2.14)$$

$$(q_1, q_2, q_3) = (k_3\beta_3(1 + \frac{k_1\beta_1}{x_{3\infty}}), 0, -k_1\beta_1) \quad (2.15)$$

$$(q_1, q_2, q_3) = (k_2\beta_2(1 + \frac{k_1\beta_1}{x_{2\infty}}), -k_1\beta_1, 0) \quad (2.16)$$

A differenza del caso con crescita illimitata, in questa situazione sono fisicamente interpretabili tutte e tre le soluzioni visto che tutte e tre le popolazioni risultano sempre maggiori di zero se si soddisfano le condizioni:

$$\frac{k_1\beta_1}{x_{2\infty}} > -1, \frac{k_1\beta_1}{x_{3\infty}} > -1 \quad (2.17)$$

Inoltre, è possibile avere anche una quarta soluzione, a differenza del caso precedente, in cui nessuna delle tre specie arriva ad estinguersi. Tale soluzione risulta dal sistema:

$$\begin{cases} q_2 + q_3 = -k_1\beta_1 & (2.18a) \\ q_1 + \alpha_2 q_2 = k_2\beta_2 & (2.18b) \\ q_1 + \alpha_3 q_3 = k_3\beta_3 & (2.18c) \end{cases}$$

Con $\alpha_2 = k_2\beta_2 q_2 / x_{2\infty}$ e $\alpha_3 = k_3\beta_3 q_3 / x_{3\infty}$.

Il sistema è stato simulato con differenti set di parametri per ognuno dei casi possibili.

- caso di estinzione del predatore:

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{2,\infty}$	$x_{3,\infty}$
20	50	40	-1	1	1	200	50	50	80	100

Tabella 3: set di parametri che porta all'estinzione del predatore

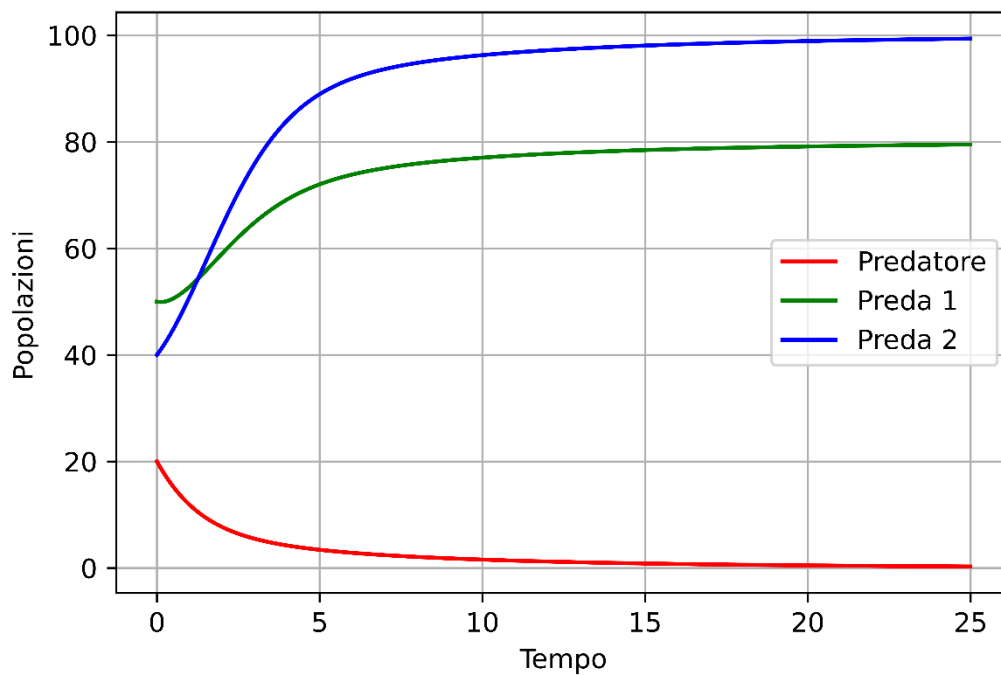


Figura 16: andamento temporale delle popolazioni per il set di parametri in (Tabella 3)

Come ci si aspettava dalla (2.14) all'estinzione del predatore le due specie rimanenti raggiungono i propri valori della capacità portante, situazione evidente in figura 16.

- Caso di estinzione della preda x_2 :

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{2\infty}$	$x_{3\infty}$
20	50	40	-1	1	1	50	50	110	100	100

Tabella 4: set di parametri che porta all'estinzione della preda x_2

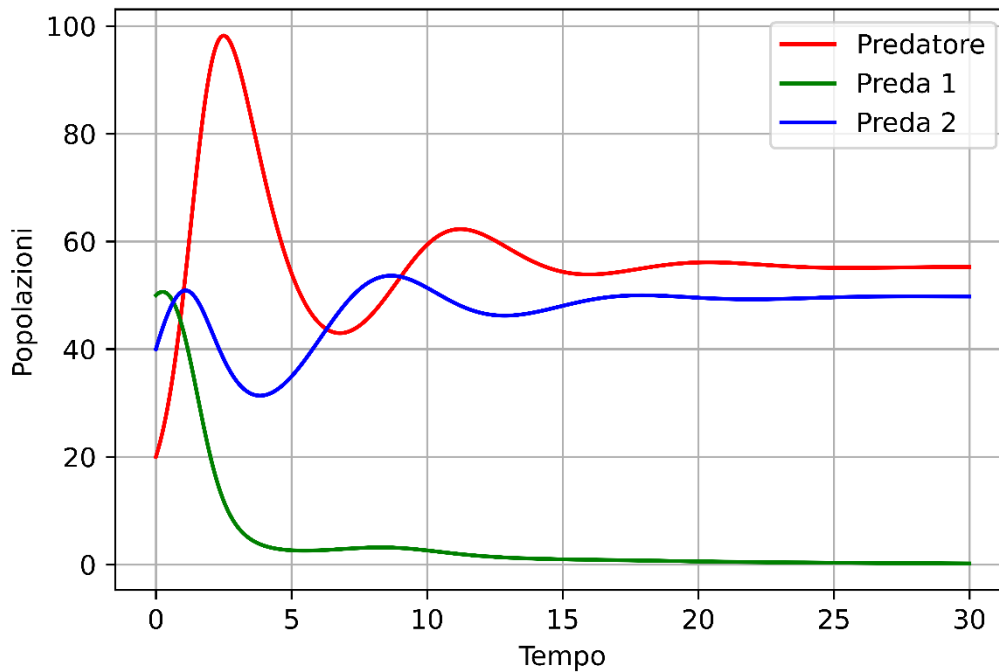


Figura 17: andamento temporale delle popolazioni per il set di parametri in (Tabella 4)

È ora possibile fare un confronto tra i valori ottenibili teoricamente grazie alla (2.15b) e i risultati della simulazione: $(q_1, q_2, q_3) = \left(k_3 \beta_3 \left(1 + \frac{k_1 \beta_1}{x_{3,\infty}} \right), 0, -k_1 \beta_1 \right) = (55, 0, 50)$ mentre per i valori simulati è stato ottenuto $(q_1, q_2, q_3) = (55.02, 0.02, 49.97)$ come mostrato in figura 17.

- Caso di estinzione della preda x_3 :

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{2,\infty}$	$x_{3,\infty}$
20	50	40	-1	1	1	50	120	50	100	100

Tabella 5: set di parametri che porta all'estinzione della preda x_3

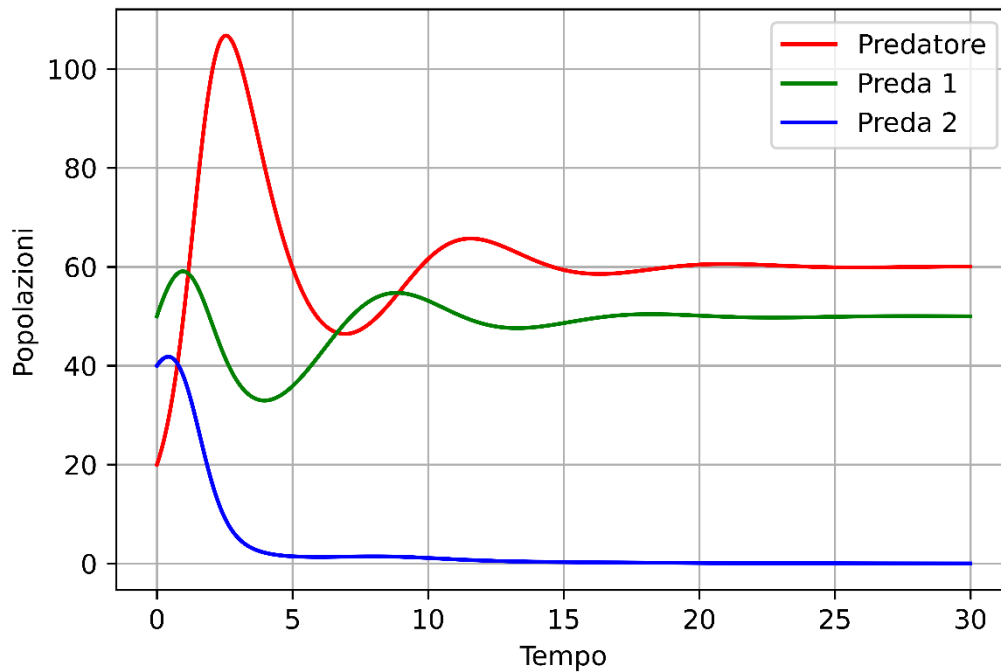


Figura 18: andamento temporale delle popolazioni per il set di parametri in (Tabella 5)

Anche in questo caso è possibile interpretare i valori teorici confrontandoli con quelli ottenuti attraverso la simulazione: dalla (2.15c) abbiamo $(q_1, q_2, q_3) = \left(k_2 \beta_2 \left(1 + \frac{k_1 \beta_1}{x_{2,\infty}} \right), -k_1 \beta_1, 0 \right) = (60, 50, 0)$ da confrontare con i valori simulati $(q_1, q_2, q_3) = (60.06, 49.99, 0.01)$ (figura 18).

- Caso in cui non c'è estinzione per nessuna specie

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	β_3	$x_{2,\infty}$	$x_{3,\infty}$
20	50	40	-1	1	1	50	50	60	100	80

Tabella 6: set di parametri che non porta all'estinzione nessuna delle tre specie

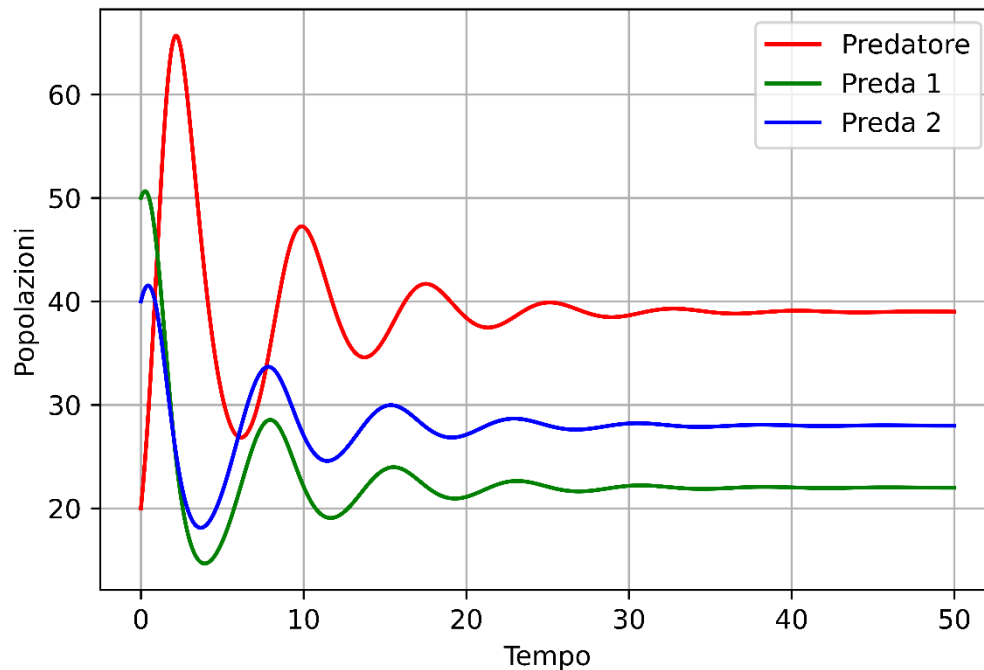


Figura 19: andamento temporale delle popolazioni per il set di parametri in (Tabella 6)

In questo caso i valori all'equilibrio ottenuti tramite la simulazione risultano $(q_1, q_2, q_3) = (39.00, 21.99, 27.99)$ che sono ovviamente una possibile soluzione del sistema 2.18 (figura 19). La coordinata espressa sull'asse delle ascisse nei grafici di tutte le simulazioni precedenti, (comprese anche quelle del primo capitolo) ovvero il tempo, è espressa in unità arbitrarie e può quindi assumere il valore necessario alla descrizione del singolo sistema preso in considerazione; per esempio, in uno dei due casi presi da dati reali che verranno commentati nel terzo capitolo l'unità di tempo considerata è l'anno, per cui tutti i valori dei parametri sono rapportati con tale unità di tempo.

2.3 Variazione dei parametri

Per quanto riguarda il comportamento del modello a tre specie, quando vengono fatti variare alcuni parametri, lo studio si è concentrato unicamente sulla situazione di crescita limitata, utilizzando una serie di parametri fissi molto simili a quelli utilizzati nelle simulazioni dei risultati del sistema. Si è scelto di far variare per primo il valore di β_3 mantenendo come set di valori per i restanti parametri quelli mostrati in tabella 7.

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_1	β_2	$x_{2,\infty}$	$x_{3,\infty}$
20	50	40	-1	1	1	50	50	100	100

Tabella 7: set di valori utilizzati per i parametri nella simulazione sulla variazione di β_3

I risultati ottenuti dalla simulazione sono mostrati in figura 20.

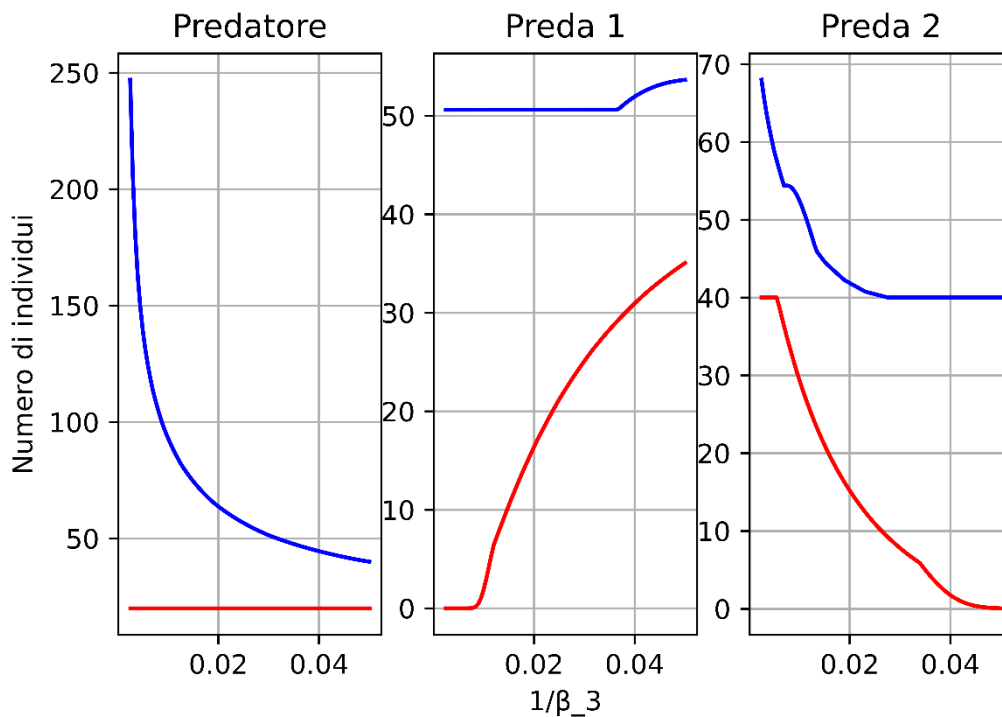


Figura 20: valori estremanti per le oscillazioni delle tre specie al variare di $1/\beta_3$

Dalla simulazione possono essere ottenute interessanti informazioni osservando principalmente il valore dei minimi per le due prede: se $1/\beta_3 < 0.01$ circa il minimo per la preda 1 è nullo e ciò significa che la preda nell'evoluzione del sistema tenderà ad estinguersi. Anche la preda 2 nel caso in cui $1/\beta_3 > 0.04$ è destinata ad estinguersi. Il predatore invece ha un minimo costante e sempre maggiore di zero per cui intervenendo solo su β_3 (e mantenendolo all'interno di valori fisicamente ragionevoli) non è possibile arrivare ad una situazione di estinzione del predatore nonostante con l'aumentare di $1/\beta_3$ il numero massimo di individui tenda ad essere sempre inferiore.

Analizzando quindi il grafico in figura 20 è possibile individuare tre zone che corrispondono alle situazioni descritte nel capitolo precedente:

- Per $1/\beta_3 < 0.01$ si tratta della situazione di estinzione della preda x_2 mentre le altre due specie giungeranno a valori di equilibrio maggiori di zero.
- Per $0.01 < 1/\beta_3 < 0.04$ si tratta della situazione in cui nessuna delle tre specie è destinata ad estinguersi ma tutte e tre raggiungeranno valori di equilibrio diversi da zero.
- Per $1/\beta_3 > 0.04$ la situazione comporta l'estinzione della preda x_3 mentre x_1 e x_2 arriveranno a valori di equilibrio maggiori di zero.

La stessa analisi effettuata facendo variare β_2 e mantenendo β_3 fissato porta risultati analoghi in quanto nel modello a tre specie con crescita limitata si è scelto per semplicità di fare in modo che le due specie di 'tipo preda' non interagissero tra di loro.

L'analisi per i punti estremanti delle popolazioni al variare di β_1 invece, è stata effettuata fissando i valori degli altri parametri come mostrato in tabella 8:

$x_1(t=0)$	$x_2(t=0)$	$x_3(t=0)$	k_1	k_2	k_3	β_2	β_3	$x_{2,\infty}$	$x_{3,\infty}$
20	50	40	-1	1	1	50	50	90	80

Tabella 8: set di valori utilizzati per i parametri nella simulazione sulla variazione di β_1

I risultati ottenuti rispecchiano anche in questo caso quanto visto nel capitolo precedente: per un valore di β_1 molto più grande rispetto a β_2 e β_3 (ovvero $1/\beta_1$ molto piccolo) i predatori sono destinati ad estinguersi. All'aumentare di $1/\beta_1$ il numero di predatori aumenta ma diminuisce sempre di più quello di entrambe le prede. Superato un certo valore tutte e due le specie di 'tipo preda' arrivano ad una situazione di estinzione causando successivamente anche l'estinzione dei predatori (figura 21).

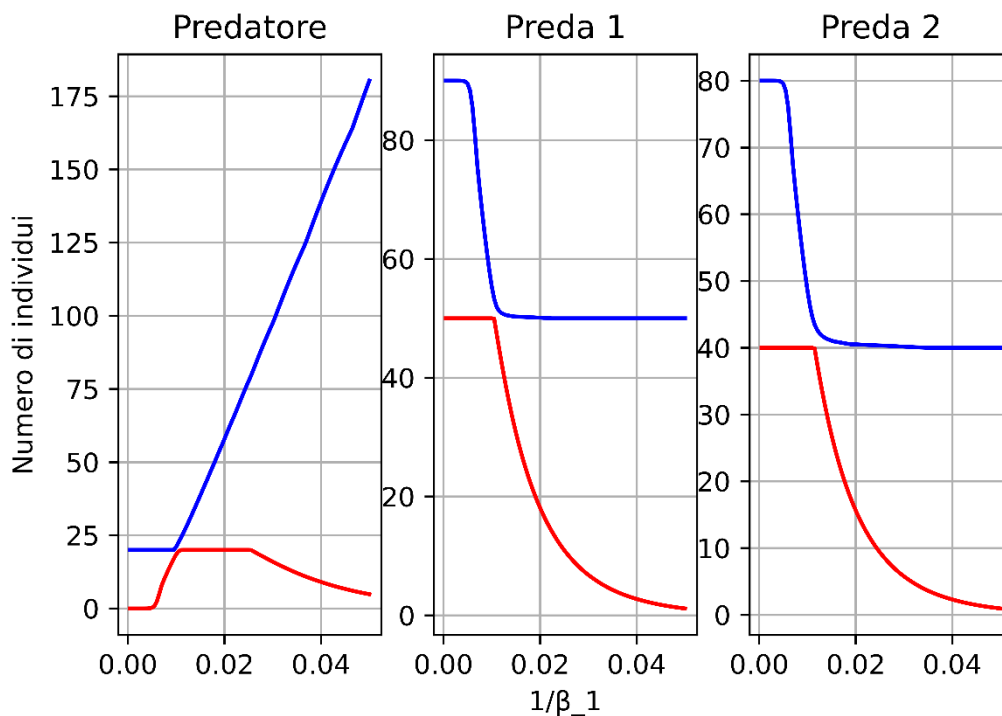


Figura 21: valori estremanti per le oscillazioni delle tre specie al variare di $1/\beta_1$

CAPITOLO 3

Confronto con dati Reali

In questo capitolo verranno confrontati i modelli descritti nei capitoli precedenti con dei dati reali raccolti in due esperimenti su larga scala: il primo è il set di dati fornito dalle popolazioni di alci e lupi presenti sull'Isle Royale, una piccola isola del Lago Superiore in Michigan negli USA. Il secondo set di dati proviene invece da uno studio di tipo non biologico, effettuato in Grecia, su tre aziende in concorrenza nel campo dei servizi telefonici, per cui è possibile analizzare i dati tramite un modello di Lotka-Volterra a tre specie.

3.1 Confronti con i dati dell'Isle Royale

L'Isle Royale è una piccola isola di 72 km di lunghezza e 15km di larghezza situata nelle zone dei Grandi Laghi in Michigan. Si tratta di un'isola in cui non c'è una popolazione permanente, infatti l'accesso è consentito solamente a ranger e ai biologi che studiano le interazioni tra le specie presenti sull'isola, mentre il turismo è permesso solamente nel periodo estivo dell'anno. Sull'isola non ci sono strade e non vi circolano mezzi a motore. L'Isle Royale è famosa per gli studi effettuati sulle popolazioni di Alci e Lupi presenti sull'isola che permettono di studiare un sistema del tipo preda-predatore: infatti nell'equilibrio faunistico dell'isola l'unico predatore che hanno le Alci sono i Lupi che a loro volta hanno come unica risorsa alimentare quella degli alci. Per questo l'Isle Royale fornisce uno dei migliori, se non quasi l'unico, database di informazioni su di un sistema del tipo preda-predatore su così larga scala.

Lo studio delle popolazioni di alci e Lupi è iniziato nel 1958 con un censimento iniziale e poi successivamente ogni anno viene aggiornato. I dati sul numero di individui sono mostrati in figura 22 dall'anno 1958 fino al 2019.

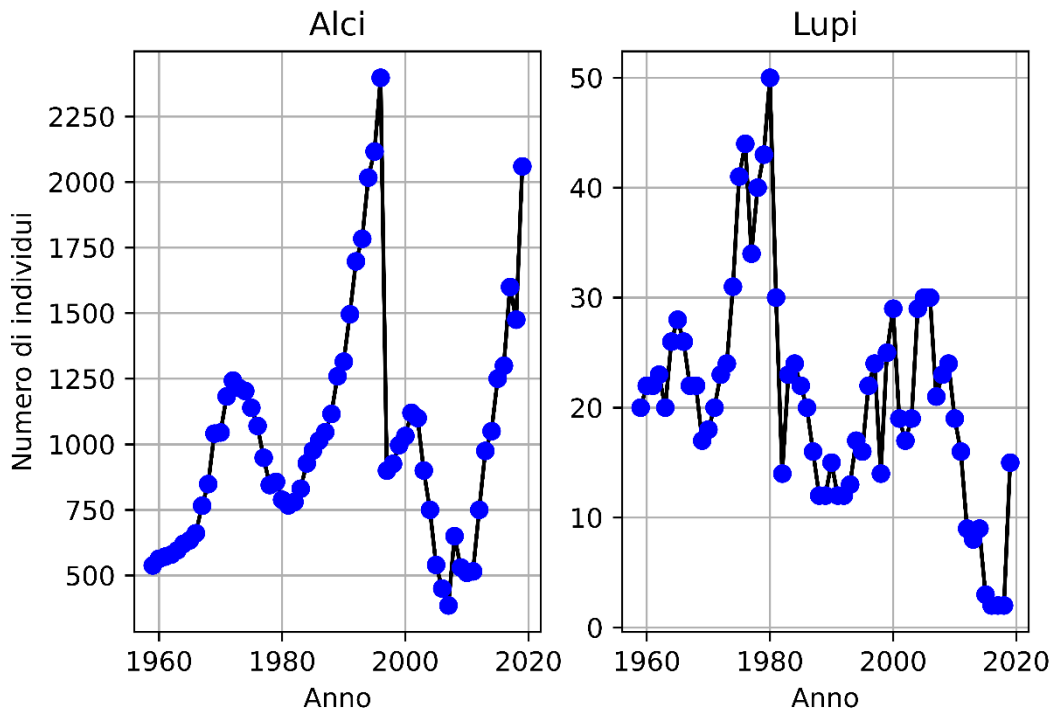


Figura 22: andamento delle popolazioni di Alci e Lupi

Come è evidente dalla figura 22 il numero di prede, ovvero di alci, è stato sempre molto maggiore rispetto a quello dei lupi. L'andamento delle popolazioni è oscillatorio con picchi e diminuzioni ma l'ecosistema ha risentito anche di fattori esterni: la repentina diminuzione nel numero di lupi intorno agli anni 80' è stata provocata inavvertitamente dagli umani che portarono sull'isola un virus in grado di decimare la popolazione dei lupi. Come conseguenza negli anni successivi il numero di alci è cresciuto molto più velocemente, raggiungendo il numero più alto di individui mai presenti sull'isola. Nel periodo successivo una serie di inverni molto freddi hanno diminuito in maniera repentina le risorse alimentari degli alci la cui popolazione ne ha gravemente risentito vedendosi ridotta notevolmente. Negli ultimi anni la popolazione dei lupi è tornata a diminuire permettendo al numero alci di aumentare notevolmente.

Nonostante questi eventi non prevedibili attraverso un semplice modello matematico, si è cercato di simulare i comportamenti del sistema attraverso un'analisi sui dati e ipotizzando che il sistema si comportasse seguendo un modello del tipo preda-predatore con crescita limitata delle prede, descritto dal seguente sistema:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) - \theta x(t)^2 \\ \frac{dy}{dt} = -\gamma y(t) + \delta x(t)y(t) \end{cases} \quad (3.1)$$

Dove x e y rappresentano il numero di individui rispettivamente di alci e lupi, α e γ sono i tassi di crescita delle due popolazioni, β è il tasso di mortalità degli alci dovuto gli incontri con i lupi, δ è il tasso di predazione e θ è l'inverso della capacità portante per gli alci.

L'analisi sui dati delle popolazioni è stata effettuata utilizzando un metodo integrale, illustrato in appendice, grazie al quale è stato possibile avere una stima dei parametri mostrata in tabella 9.

α	β	θ	γ	δ
0.02903	$8.7 \cdot 10^{-3}$	$7.6 \cdot 10^{-5}$	0.18899	$2.0 \cdot 10^{-4}$

Tabella 9: parametri ottenuti con l'uso del metodo integrale

In figura 23 e in figura 24 è mostrato il confronto tra i dati e il risultato delle simulazioni ottenute utilizzando i parametri in tabella 9.

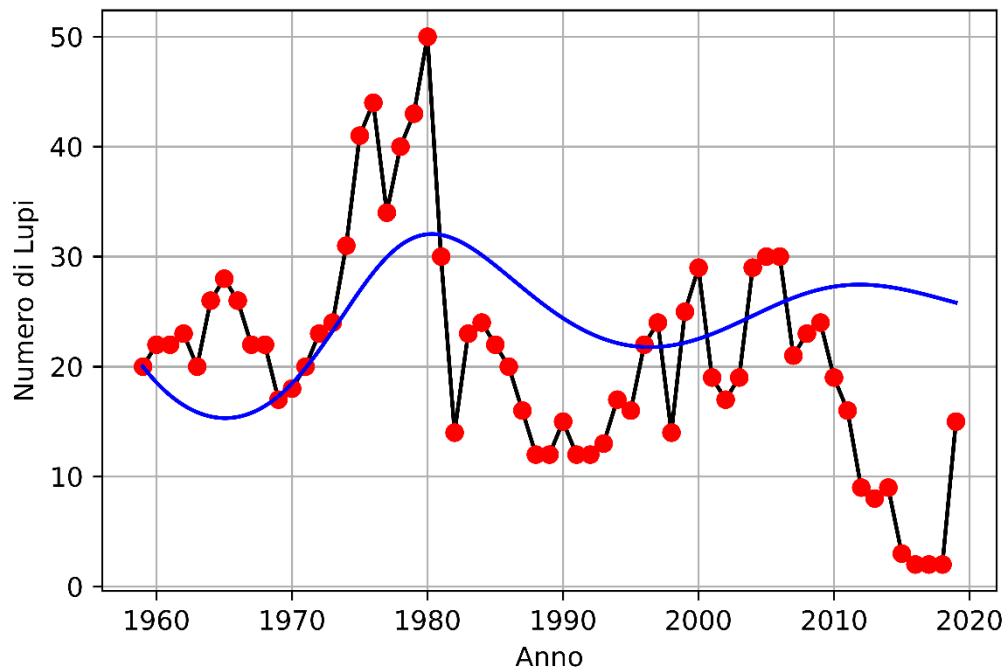


Figura 23: confronto tra dati ottenuti dalla simulazione e dati reali sul numero di lupi

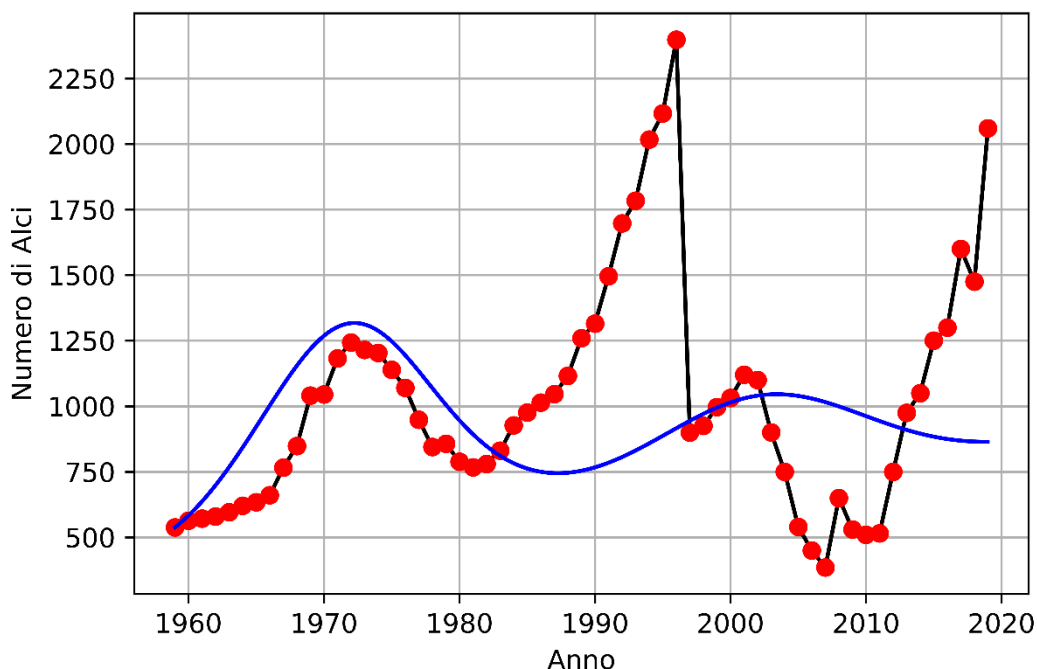


Figura 24: confronto tra dati ottenuti dalla simulazione e dati reali sul numero di alci

Come è visibile dalle figure, il fit ottenuto sui dati rispecchia almeno approssimativamente l'andamento della curva della popolazione per tutte e due le specie, ma viste le fluttuazioni stocastiche del numero di individui dovute a fattori esterni al sistema e quindi non prevedibili, il fit tende a non essere molto preciso in diversi punti.

3.2 Confronto con i dati dell'articolo di Michalakis

Una caratteristica interessante del modello Lotka-Volterra è la sua applicabilità a campi che non riguardano in pieno la biologia. Nel caso dello studio del professor Michalakis un sistema di Lotka-Volterra a tre specie è stato utilizzato per poter modellare la competitività sul mercato delle telecomunicazioni di tre aziende concorrenti. I dati raccolti nel periodo compreso tra il 1998 e il 2007 rappresentano la percentuale del mercato totale controllato da ognuna delle tre aziende in un dato periodo. Il modello proposto è quello di un sistema di Lotka-Volterra a tre specie del tipo (2.2) in cui tutti e tre i concorrenti devono sottostare ad una capacità portante:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(a_{1,0} + a_{1,1}x_1 + a_{1,2}x_2 + a_{1,3}x_3) \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(a_{2,0} + a_{2,1}x_1 + a_{2,2}x_2 + a_{2,3}x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} = x_3(a_{3,0} + a_{3,1}x_1 + a_{3,2}x_2 + a_{3,3}x_3) \end{cases} \quad (3.2)$$

Mentre i dati ottenuti dallo studio sono mostrati in figura 25.

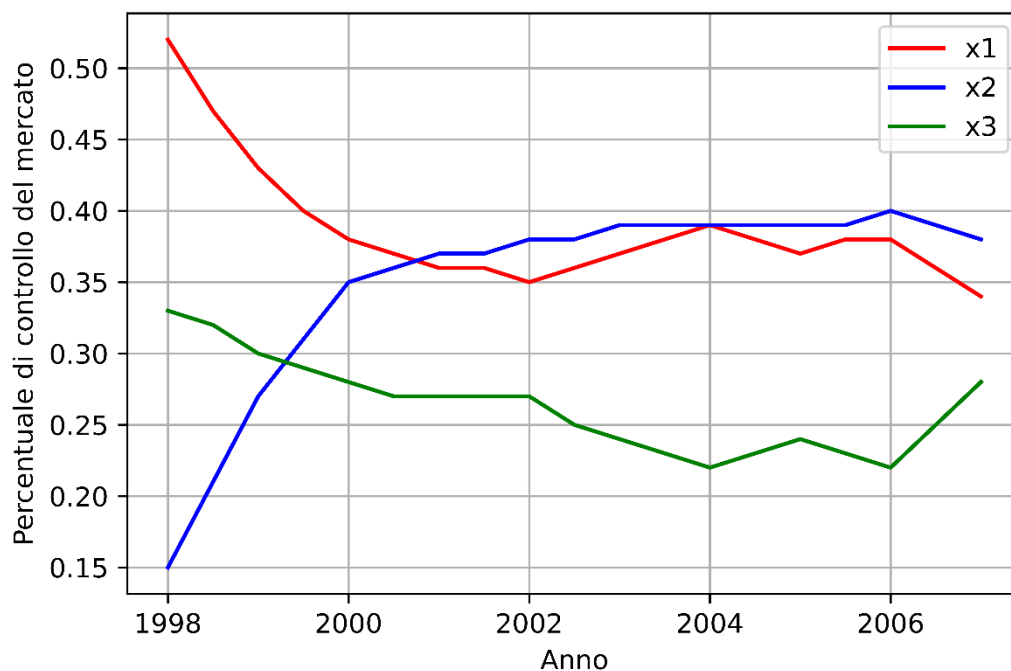


Figura 25: andamento delle percentuali di controllo del mercato da parte delle tre aziende concorrenti nel corso degli anni

Dove sono appunto mostrate le percentuali di controllo del mercato specifico da parte di ognuna delle tre aziende. Su questi dati è stato utilizzato il metodo integrale illustrato in appendice per trovare i valori dei singoli parametri ed i risultati sono mostrati nel sistema (3.3) in cui sono stati sostituiti i valori espliciti per tali parametri.

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(4.1492 - 4.2136x_1 - 3.8654x_2 - 4.5320x_3) \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(0.9902 - 0.0360x_1 - 2.0410x_2 - 0.7621x_3) \\ \frac{dx_3}{dt} = x_3(-2.6812 + 2.5223x_1 + 2.8576x_2 + 2.6392x_3) \end{cases} \quad (3.3)$$

Grazie al sistema (3.3) è quindi stata effettuata la simulazione sui risultati numerici mostrata in figura 26.

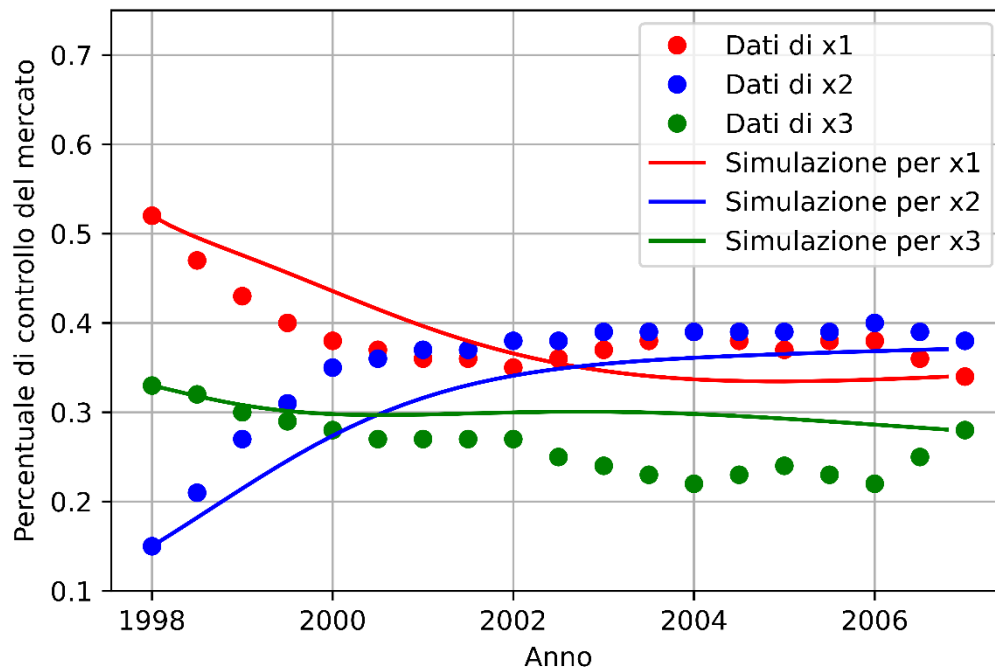


Figure 26: confronto tra dati ottenuti dalla simulazione e dati reali

Dal grafico è evidente come nonostante i dati simulati si discostino decisamente, in alcuni punti, rispetto ai valori di quelli reali il comportamento degli stessi viene seguito discretamente. La non precisione dei dati simulati può essere dovuta probabilmente al numero di valori in ingresso al metodo integrale per ottenere i parametri che non risulta abbastanza grande. Nonostante i risultati non ottimali ottenuti si può comunque sostenere che il modello di Lotka-Volterra utilizzato si presta bene alla descrizione di una situazione completamente estranea a quella delle dinamiche di popolazioni.

Conclusioni

L'analisi portata avanti in questo lavoro di tesi si è concentrata principalmente sulle equazioni di Lotka-Volterra e sullo studio dei vari comportamenti dinamici dei sistemi preda-predatore: essi sono stati osservati in diverse forme, dalla versione base a crescita illimitata, alla versione derivata dal modello logistico a crescita limitata. Lo studio è passato poi ad una possibile estensione di tali modelli per situazioni che potessero comprendere un numero maggiore di specie, per poi infine analizzare il caso particolare in cui le specie interagenti fossero tre.

Tutti gli studi effettuati sono stati possibili grazie all'implementazione su Python di un algoritmo di integrazione numerica in grado di fornire le soluzioni dei sistemi trattati.

Il confronto con dei possibili dati, effettuato nell'ultimo capitolo, mostra come i comportamenti delle soluzioni dei modelli proposti seguano solo in parte quelle che sono le dinamiche che possono verificarsi in situazioni reali.

Tale risultato mostra che quanto proposto all'interno di questo lavoro può rappresentare una buona base per lo studio di sistemi dinamici di questo tipo, ma per poter ottenere previsioni ed analisi con risultati migliori tali modelli devono essere complicati maggiormente.

La decisione di effettuare uno studio puramente e completamente deterministico ha sicuramente limitato le possibilità del lavoro, in quanto i sistemi che i modelli mirano ad analizzare non sottostanno solamente a leggi di questo tipo.

Una possibilità per poter portare a livelli di completezza maggiore il quadro proposto può quindi essere rappresentata dall'inserimento di termini probabilistici appartenenti all'ambito dei processi stocastici ed in grado di esprimere le condizioni naturali in modo migliore.

Tale scopo inoltre può essere portato avanti grazie allo studio di altre teorie sulla dinamica delle popolazioni come, per esempio, la teoria neutrale o la teoria della nicchia.

Nel complesso, comunque, il lavoro proposto può essere una buona base di partenza per l'analisi di semplici sistemi a due o tre specie in cui si abbiano delle situazioni particolari che mantengano il sistema stesso all'interno del campo descritto delle ipotesi di partenza fornite.

Appendice A: algoritmo di integrazione di Runge-Kutta al quarto ordine

Si consideri un problema di Cauchy:

$$\begin{cases} y' = f(x, y) \\ y(x_0) = y_0 \end{cases} \quad (\text{A.1})$$

lo scopo di un algoritmo di integrazione (o metodo di integrazione numerica) è quello di calcolare dei valori approssimati di $y(x)$ per una serie di punti x_n equidistanti $x_0 < x_1 < \dots < x_n$ con $x_{n+1} - x_n = h$, dove h è chiamato passo di integrazione.

Dato lo sviluppo di Taylor:

$$y(x_{n+1}) = y(x_n) + h y'(x_n) + \frac{1}{2} h^2 y''(x_n) \quad (\text{A.2})$$

dalla (A.1) si può scrivere:

$$y(x_{n+1}) = y(x_n) + h f(x_n, y(x_n)) + \frac{1}{2} h^2 y''(x_n) \quad (\text{A.3})$$

da cui si ricava la relazione per gli y_n

$$y_{n+1} = y_n + h f(x_n, y_n) = y_n + K_1 \quad (\text{A.4})$$

con una precisione dell'ordine di h^2 .

$K_1 = h f(x_n, y_n)$ è detto 'incremento di prova' di ordine uno. Ripetendo quanto fatto sopra per trovare K_1 questa volta nel punto medio dell'intervallo, ovvero in $(x_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}K_1)$ si troverà un incremento di prova più accurato di K_1 cioè: $K_2 = h f(x_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}K_1)$ tramite cui si può scrivere:

$$y_{n+1} = y_n + K_2 + O(h^3) \quad (\text{A.5})$$

Ora ripetendo iterativamente quanto fatto si può arrivare al metodo che produce la precisione maggiore con la minima spesa computazionale, ovvero il metodo di Runge-Kutta al quarto ordine che si scrive nel modo seguente:

$$\begin{aligned} K_1 &= h f(x_n, y_n) \\ K_2 &= h f(x_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}K_1) \\ K_3 &= h f(x_n + \frac{1}{2}h, y_n + \frac{1}{2}K_2) \\ K_4 &= h f(x_n + h, y_n + K_3) \\ y_{n+1} &= y_n + \frac{K_1}{6} + \frac{K_2}{3} + \frac{K_3}{3} + \frac{K_4}{6} + O(h^5) \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

Appendice B: metodo integrale per la stima dei parametri

Considerando un sistema di Lotka-Volterra a tre specie in cui non è specificato il tipo di specie, e quindi il segno delle costanti, esso può essere scritto nella seguente forma:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(a_{1,0} + a_{1,1}x + a_{1,2}y + a_{1,3}z) \\ \frac{dy}{dt} = y(a_{2,0} + a_{2,1}x + a_{2,2}y + a_{2,3}z) \\ \frac{dz}{dt} = z(a_{3,0} + a_{3,1}x + a_{3,2}y + a_{3,3}z) \end{cases} \quad (\text{B.1})$$

Il metodo che sarà utilizzato verrà illustrato di seguito solo per i coefficienti della prima delle (3.1), ovvero $a_{1,0}$, $a_{1,1}$, $a_{1,2}$, $a_{1,3}$ in quanto gli altri coefficienti sono ottenibili attraverso lo stesso metodo.

L'equazione considerata è quindi quella per la specie x ovvero:

$$\frac{dx}{dt} = x(a_{1,0} + a_{1,1}x + a_{1,2}y + a_{1,3}z) \quad (\text{B.2})$$

Dove x , y , z sono ovviamente funzione del tempo. Integrando entrambi i membri della (B.2) nell'intervallo $[t_0, t]$ si ottiene:

$$\int_{t_0}^t \frac{dx}{dt} dt = x(t)|_{t_0}^t = \int_{t_0}^t x(t)(a_{1,0} + a_{1,1}x(t) + a_{1,2}y(t) + a_{1,3}z(t))dt \quad (\text{B.3})$$

L'intervallo di tempo $[t_0, t]$ può essere quindi diviso in N intervalli, ognuno di lunghezza unitaria, per cui vale la relazione:

$$x(t)|_{t_j}^{t_{j+1}} = \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t) (a_{1,0} + a_{1,1}x(t) + a_{1,2}y(t) + a_{1,3}z(t)) dt \quad (\text{B.4})$$

E quindi:

$$\begin{aligned} x(t_{j+1}) - x(t_j) &= a_{1,0} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t) dt + a_{1,1} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t)^2 dt + a_{1,2} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t)y(t) dt \\ &+ a_{1,3} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t)z(t) dt \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

Avendo definito gli intervalli $[t_{j+1}, t_j]$ come unitari segue quindi dalla regola del trapezio:

$$a_{1,0} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t) dt = \frac{a_{1,0}}{2} [x(t_{j+1}) + x(t_j)] \quad (\text{B.6})$$

$$a_{1,1} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t)^2 dt = \frac{a_{1,1}}{2} [x(t_{j+1})^2 + x(t_j)^2] \quad (\text{B.7})$$

$$a_{1,2} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t)y(t) dt = \frac{a_{1,2}}{2} [x(t_{j+1})y(t_{j+1}) + x(t_j)y(t_j)] \quad (\text{B.8})$$

$$a_{1,3} \int_{t_j}^{t_{j+1}} x(t)z(t) dt = \frac{a_{1,3}}{2} [x(t_{j+1})z(t_{j+1}) + x(t_j)z(t_j)] \quad (\text{B.9})$$

Se si conoscono quindi i valori dei dati reali per $x(t_j)$, $y(t_j)$, $z(t_j)$ è possibile riscrivere il sistema di equazioni lineari scritte sopra in forma matriciale come $d = Xa$, ovvero:

$$\begin{bmatrix} d_0 \\ d_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ d_{n-1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_0 & X_0^2 & XY_0 & XZ_0 \\ X_1 & X_1^2 & XY_1 & XZ_1 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ X_{n-1} & X_{n-1}^2 & XY_{n-1} & XZ_{n-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_{1,0} \\ a_{1,1} \\ a_{1,2} \\ a_{1,3} \end{bmatrix} \quad (\text{B.10})$$

Dove il vettore d contiene i valori $d_j = x(t_{j+1}) - x(t_j)$, la matrice X è formata dagli

$$X_j = [x(t_{j+1}) + x(t_j)]/2$$

$$X_j^2 = [x(t_{j+1})^2 + x(t_j)^2]/2$$

$$XY_j = [x(t_{j+1})y(t_{j+1}) + x(t_j)y(t_j)]/2$$

$$XZ_i = [x(t_{j+1})z(t_{j+1}) + x(t_j)z(t_j)]/2$$

Mentre il vettore a contiene i valori dei parametri da determinare.

A questo punto per risolvere il sistema $d = Xa$ per a si moltiplicano entrambi i membri per la trasposta di X , X^T per cui

$$X^T d = X^T X a \quad (\text{B.11})$$

Ora si consideri che la matrice X è una matrice $N \times 4$ di rango 4 mentre la sua trasposta è una matrice $4 \times N$ sempre di rango 4 per cui il prodotto $X^T X$ è una matrice 4×4 di rango 4 non singolare e quindi esiste l'inversa $(X^T X)^{-1}$ tramite la quale è possibile ottenere i valori di a

$$a = (X^T X)^{-1} X^T d \quad (\text{B.12})$$

Bibliografia

- [1] Thomas Robert Malthus, *Essay on the principle of population*. 1, London, John Murray, C Roworth, 1826
- [2] *Recherches Mathématiques sur La Loi D'Accroissement de la Population*, Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles, 18, Art. 1, 1-45, 1845
- [3] A.J.Lotka, *Elements of physical biology*, Williams & Wilkins Company, 1925.
- [4] V.Volterra, *Variazioni e fittuazioni del numero d'individui in specie animali con-viventi*, Accademia Nazionale dei Lincei, 1926.
- [5] <https://isleroyalewolf.org/>
- [6] C. Michalakelis, T.S. Sphicopoulos, D. Varoutas, *Modelling competition in the telecommunications market based on the concepts of population biology*, Transactions on Systems, Man and Cybernetics. Part C: Applications and Reviews 4 (2011) 200–210.
- [7] S. Sanchioni, *Stochastic Lotka-Volterra models: neutral and niche theories for biosystems*, lavoro di tesi magistrale presso l'università di Bologna, 2018
- [8] P.H. Kloppers, J.C. Greeff, *Lotka–Volterra model parameter estimation using experiential data*, Applied Mathematics and Computation Volume 224, 1 November 2013, Pages 817-825
- [9] A. De Marco, *Integrazione di sistemi di equazioni differenziali con il metodo di Runge–Kutta*, http://www.ba.ipcf.cnr.it/didattica/corsi/sistemi_complessi/rep/presentazioni/runge-kutta.pdf