Modelli Matematici Ambientali, 2015/16
Dinamiche di Crescita: 2 popolazioni
Il modello preda predatore

Interazione di due popolazioni: il modello *Preda-Predatore*

Il modello *Preda-Predatore* è stato sviluppato dal matematico italiano Vito Volterra (1860-1940) per studiare un fenomeno che era stato evidenziato dallo zoologo Umberto D'Ancona.
Analizzando le statistiche relative alla pesca nel nord dell'Adriatico, D'Ancona aveva osservato che durante gli ultimi anni della prima guerra mondiale e negli anni immediatamente seguenti si era verificato un sostanziale aumento della percentuale dei predatori (Selaci) pescati.
L'unica circostanza che appariva collegabile a questo incremento era la diminuzione dell'attività di pesca causata dalle attivitá belliche.

Il modello

Siano

- $x(t)$: la popolazione delle prede;
- $y(t)$: la popolazione dei predatori;

Assumiamo le seguenti ipotesi:

- a sia il tasso di natalitá costante delle prede x;
- Il tasso di mortalitá di x sia proporzionale alla popolazione dei predatori y, con costante di proporzionalitá α;
- b sia il tasso di mortalitá costante dei predatori y;
- Il tasso di natalitá di y sia proporzionale alla popolazione delle prede x, con costante di proporzionalitá β;

con a, b, α e β parametri positivi.

Il modello

Perveniamo al seguente sistema di equazioni differenziali non lineari:

$$\frac{dx(t)}{dt} = F_x(x(t), y(t)) = x(t)[a - \alpha y(t)]$$
$$\frac{dy(t)}{dt} = F_y(x(t), y(t)) = y(t)[-b + \beta x(t)]$$

Punti di equilibrio

I valori delle due popolazioni all'equilibrio sono soluzioni del sistema

$$\begin{aligned} x[a - \alpha y] &= 0 \\ y[-b + \beta x] &= 0 \end{aligned}$$

È facile verificare che l'equilibrio si ottiene o per $x^* = y^* = 0$, oppure in corrispondenza dei valori

$$x^* = \frac{b}{\beta}, \quad y^* = \frac{a}{\alpha}$$

Stabilitá dei punti di equilibrio

Consideriamo una soluzione della forma:

$$(x^* + \epsilon(t), y^* + \eta(t))$$

(ϵ e η sono gli scostamenti di x e di y dall'equilibrio)
Imponendo che sia soluzione dell'equazione differenziale, abbiamo il sistema:

$$\frac{d(x^* + \epsilon(t))}{dt} = F_x(x^* + \epsilon(t), y^* + \eta(t))$$
$$\frac{d(y^* + \eta(t))}{dt} = F_y(x^* + \epsilon(t), y^* + \eta(t))$$

ossia

$$\frac{d\epsilon(t)}{dt} = F_x(x^* + \epsilon(t), y^* + \eta(t))$$
$$\frac{d\eta(t)}{dt} = F_y(x^* + \epsilon(t), y^* + \eta(t))$$

Approssimando F_x ed F_y tramite la serie di Taylor troncata al termine lineare, abbiamo

$$\begin{aligned} F_x(x^* + \epsilon, y^* + \eta) &= F_x(x^*, y^*) + \epsilon \left.\frac{\partial F_x}{\partial x}\right|_{(x^*,y^*)} + \eta \left.\frac{\partial F_x}{\partial y}\right|_{(x^*,y^*)}, \\ F_y(x^* + \epsilon, y^* + \eta) &= F_y(x^*, y^*) + \epsilon \left.\frac{\partial F_y}{\partial x}\right|_{(x^*,y^*)} + \eta \left.\frac{\partial F_y}{\partial y}\right|_{(x^*,y^*)}, \end{aligned}$$

Ricordando che $F_x(x^*, y^*) = F_y(x^*, y^*) = 0$, sostituendo le approssimazioni nel modello si ottiene il seguente sistema linearizzato:

$$\frac{d\epsilon(t)}{dt} = \epsilon \left.\frac{\partial F_x}{\partial x}\right|_{(x^*,y^*)} + \eta \left.\frac{\partial F_x}{\partial y}\right|_{(x^*,y^*)},$$

$$\frac{d\eta(t)}{dt} = \epsilon \left.\frac{\partial F_y}{\partial x}\right|_{(x^*,y^*)} + \eta \left.\frac{\partial F_y}{\partial y}\right|_{(x^*,y^*)},$$

Nel nostro caso:

$$\frac{d\epsilon(t)}{dt} = (a - \alpha y^*)\epsilon - \alpha x^* \eta$$

$$\frac{d\eta(t)}{dt} = \beta y^* \epsilon + (\beta x^* - b)\eta$$

Ponendo

$$x^* = \frac{b}{\beta}, \quad y^* = \frac{a}{\alpha}$$

otteniamo il sistema

$$\begin{aligned} \frac{d\epsilon(t)}{dt} &= -\frac{\alpha b}{\beta}\eta(t) \\ \frac{d\eta(t)}{dt} &= \frac{\beta a}{\alpha}\epsilon(t) \end{aligned}$$

Risolviamo il sistema lineare

$$\frac{d\epsilon(t)}{dt} = -\frac{\alpha b}{\beta}\eta(t)$$

$$\frac{d\eta(t)}{dt} = \frac{\beta a}{\alpha}\epsilon(t)$$

Derivando la prima equazione e sostituendo $\frac{d\eta(t)}{dt}$ nella seconda otteniamo

$$\frac{d^2\epsilon(t)}{dt^2} = -\frac{\alpha b}{\beta}\frac{d\eta(t)}{dt}$$

$$-\frac{\beta}{\alpha b}\frac{d^2\epsilon(t)}{dt^2} = \frac{\beta a}{\alpha}\epsilon(t)$$

Consideriamo la seconda equazione nella forma

$$\frac{d^2\epsilon(t)}{dt^2} + ab\epsilon(t) = 0$$

L'equazione numerica associata e'

$$z^2 + ab = 0 \quad \Rightarrow \quad z = \pm i\sqrt{ab}$$

e pertanto si ha la soluzione generale

$$\epsilon(t) = \rho_1 cos(\omega t) + \rho_2 sen(\omega t),$$

$$\eta(t) = -\frac{\beta}{\alpha b}\frac{d\epsilon(t)}{dt} = \frac{\beta\omega}{\alpha b}[\rho_1 sen(\omega t) - \rho_2 cos(\omega t)],$$

dove $\omega = \sqrt{ab}$, $\rho_1, \rho_2 \in R$.

Osserviamo che le funzioni $\epsilon(t)$ e $\eta(t)$ non ammettono limite per $t \to +\infty$ e pertanto non si puo' concludere che la soluzione (x^*, y^*) e' asintoticamente stabile.

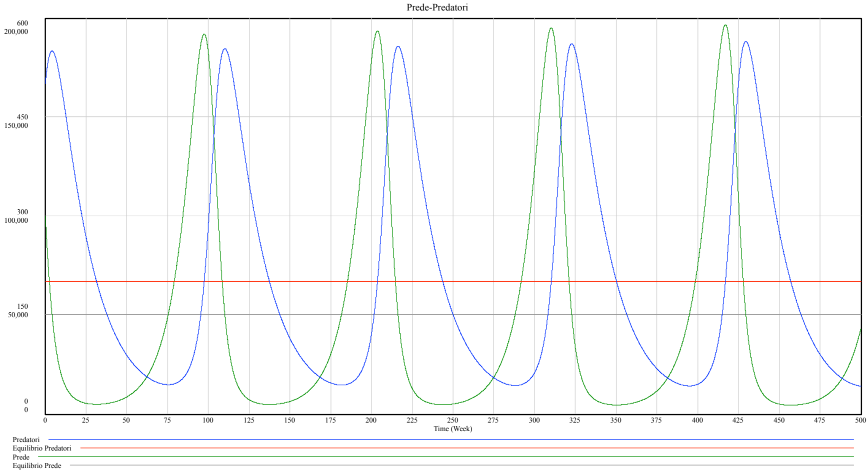
Analizziamo le soluzioni particolari ottenute ponendo $\rho_1 = 0$ oppure $\rho_2 = 0$.
Consideriamo, in particolare, il caso in cui $\rho_2 = 0$, (l'altro caso e' analogo). Otteniamo le soluzioni

$$\epsilon(t) = \rho_1 cos(\sqrt{ab}t)$$

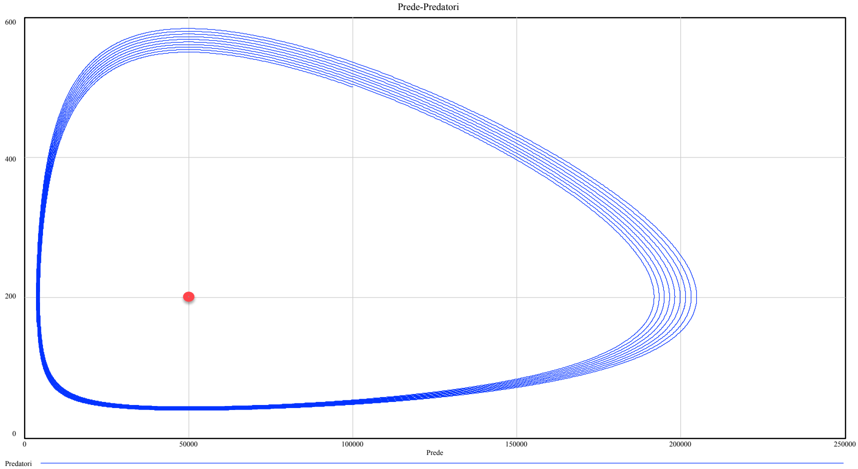
$$\eta(t) = \frac{\beta}{\alpha}\rho_1\sqrt{\frac{a}{b}}sen(\sqrt{ab}t),$$

Al variare del valore dato a ρ_1 abbiamo diverse soluzioni ma comunque di tipo oscillatorio. La simulazione conferma che le soluzioni del modello sono anche esse di tipo oscillatorio attorno alla soluzione di equilibrio.

Andamento oscillatorio



Andamento oscillatorio



Introduciamo la pesca

ν : percentuale di pesci pescati nell'unità di tempo

$$\begin{aligned}\frac{dx(t)}{dt} &= x(t)[a - \alpha y(t) - \nu] \\ \frac{dy(t)}{dt} &= y(t)[-b + \beta x(t) - \nu]\end{aligned}$$

Nuovi punti di equilibrio:

$$x^* = 0, \; y^* = 0$$

e

$$x^* = \frac{b + \nu}{\beta}, \; y^* = \frac{a - \nu}{\alpha}$$

La pesca ha l'effetto di innalzare il punto di equilibrio delle prede e di diminuire corrispondentemente quello dei predatori.

Stabilita' delle soluzioni di equilibrio

Come precedentemente osservato, l'analisi della stabilita' di una soluzione di equilibrio (x^*, y^*),ossia tale che:

$$F_x(x^*, y^*) = F_y(x^*, y^*) = 0,$$

puo' essere ricondotta allo studio della stabilita' della soluzione $(\epsilon, \eta) \equiv (0, 0)$ per il sistema linearizzato:

$$\frac{d\epsilon(t)}{dt} = \epsilon \left.\frac{\partial F_x}{\partial x}\right|_{(x^*,y^*)} + \eta \left.\frac{\partial F_x}{\partial y}\right|_{(x^*,y^*)},$$

$$\frac{d\eta(t)}{dt} = \epsilon \left.\frac{\partial F_y}{\partial x}\right|_{(x^*,y^*)} + \eta \left.\frac{\partial F_y}{\partial y}\right|_{(x^*,y^*)},$$

E' possibile dimostrare che (x^*, y^*) e' asintoticamente stabile per il sistema dato se la soluzione $(\epsilon, \eta) \equiv (0, 0)$ e' asintoticamente stabile per il sistema linearizzato.

Stabilita' delle soluzioni di equilibrio

Ricordiamo che la soluzione (x^*, y^*) si dice asintoticamente stabile per un sistema dinamico se data una qualsiasi soluzione $(x(t), y(t))$ del sistema sono verificate le seguenti condizioni:

(i) La coppia $(x(t), y(t))$ e' stabile, ossia si mantiene vicino a (x^*, y^*) se $(x(0), y(0))$ e' sufficientemente vicino a (x^*, y^*);

(ii)
$$\lim_{t\to\infty}(x(t), y(t)) = (x^*, y^*).$$

In particolare, osserviamo che affinche' la soluzione $(\epsilon^*, \eta^*) \equiv (0, 0)$ sia asintoticamente stabile per il sistema linearizzato occorre e basta che una qualsiasi soluzione $(\epsilon(t),\ \eta(t))$ del sistema linearizzato verifichi le seguenti condizioni:

$$\lim_{t\to\infty}\epsilon(t) = 0, \quad \lim_{t\to\infty}\eta(t) = 0$$

La stabilita' della soluzione nulla del sistema linearizzato si puo' determinare considerando gli autovalori della matrice

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_x(x^*,y^*)}{\partial x} & \frac{\partial F_x(x^*,y^*)}{\partial y} \\ \frac{\partial F_y(x^*,y^*)}{\partial x} & \frac{\partial F_y(x^*,y^*)}{\partial y} \end{pmatrix}$$

ove, per semplicita', $\frac{\partial F_x(x^*,y^*)}{\partial x} = \frac{\partial F_x}{\partial x}\Big|_{(x^*,y^*)}$ ed analogamente per le altre componenti.

Teorema

Siano $\lambda_1 = \gamma_1 + i\omega$ e $\lambda_2 = \gamma_2 - i\omega$ gli autovalori di A.
(i) Se $\gamma_1 < 0$ e $\gamma_2 < 0$, allora la soluzione (x^*, y^*) e' asintoticamente stabile.
(ii) Se $\gamma_1 > 0$ oppure $\gamma_2 > 0$, allora la soluzione (x^*, y^*) non e' stabile.

Osserviamo che, se gli autovalori sono reali allora $\omega = 0$ e $\lambda_i = \gamma_i, \ i = 1, 2$, mentre se gli autovalori sono complessi allora $\omega \neq 0$ e $\gamma_1 = \gamma_2$.

Siano

- $x(t)$: la popolazione delle prede;
- $y(t)$: la popolazione dei predatori;

Consideriamo un'estensione del modello preda-predatore nella quale supponiamo che la popolazione delle prede si evolva secondo una funzione logistica in assenza di predatori. Supponiamo, cioé, che vi sia una limitazione delle risorse del sistema tale che le prede non possano superare il livello massimo di m unitá.
Se poniamo λ_0 il tasso massimo di crescita delle prede, in assenza di predatori, le prede si evolveranno secondo l'equazione logistica:

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(t)\lambda(x(t)) = x(t)\lambda_0 \frac{m - x(t)}{m}$$

ove i parametri λ_0 ed m si suppongono positivi.

Lasciamo invariate le restanti ipotesi fatte per il modello preda-predatore:

- Il tasso di mortalitá delle prede sia αy;
- Il tasso di mortalitá dei predatori sia costante pari a b;
- Il tasso di natalitá di y sia βx;

ove i parametri a, b, α, γ e β si suppongono positivi.

Perveniamo al seguente modello:

$$\frac{dx(t)}{dt} = \lambda_0 x(t) - \frac{\lambda_0}{m} x^2(t) - \alpha y(t) x(t)$$
$$\frac{dy(t)}{dt} = -by(t) + \beta x(t) y(t)$$

Per semplicitá poniamo $a = \lambda_0$ e $\gamma = \dfrac{\lambda_0}{m}$. Il precedente sistema diviene:

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - \gamma x^2(t) - \alpha y(t)x(t) = F_x(x(t), y(t))$$
$$\frac{dy(t)}{dt} = -by(t) + \beta x(t)y(t) = F_y(x(t), y(t))$$

o equivalentemente

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(t)[a - \gamma x(t) - \alpha y(t)]$$
$$\frac{dy(t)}{dt} = y(t)[-b + \beta x(t)]$$

Punti di equilibrio

I valori delle due popolazioni all'equilibrio sono ottenuti risolvendo il sistema

$$\begin{aligned} x[a - \gamma x - \alpha y] &= 0 \\ y[-b + \beta x] &= 0 \end{aligned}$$

È facile verificare che i punti di equilibrio sono i seguenti:

1. $x^* = y^* = 0$,
2. $x^* = \dfrac{a}{\gamma}, \quad y^* = 0$,
3. $x^* = \dfrac{b}{\beta}, \quad y^* = \dfrac{a\beta - \gamma b}{\alpha\beta}$, ove supponiamo $a\beta - \gamma b \geq 0$.

Stabilitá dei punti di equilibrio

Consideriamo la matrice

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial F_x(x^*,y^*)}{\partial x} & \frac{\partial F_x(x^*,y^*)}{\partial y} \\ \frac{\partial F_y(x^*,y^*)}{\partial x} & \frac{\partial F_y(x^*,y^*)}{\partial y} \end{pmatrix}$$

Abbiamo

$$\frac{\partial F_x(x^*, y^*)}{\partial x} = a - 2\gamma x^* - \alpha y^*; \quad \frac{\partial F_x(x^*, y^*)}{\partial y} = -\alpha x^*$$

$$\frac{\partial F_y(x^*, y^*)}{\partial x} = \beta y^*, \quad \frac{\partial F_y(x^*, y^*)}{\partial y} = -b + \beta x^*$$

Consideriamo il punto $x^* = 0$, $y^* = 0$. Abbiamo

$$A = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & -b \end{pmatrix}$$

Essendo la matrice diagonale, e' immediato verificare che gli autovalori sono

$$\lambda_1 = a, \quad \lambda_2 = -b$$

ed essendo $a > 0$ il punto $(0, 0)$ non e' stabile.

Consideriamo il punto

$$x^* = \frac{a}{\gamma}, \;\; y^* = 0.$$

Abbiamo

$$A = \begin{pmatrix} -a & -\frac{\alpha a}{\gamma} \\ 0 & -b + \frac{a\beta}{\gamma} \end{pmatrix}$$

Gli autovalori di A sono

$$\lambda_1 = -a, \quad \lambda_2 = -b + \frac{a\beta}{\gamma}.$$

Essendo $a > 0$ il punto $(\frac{a}{\gamma}, 0)$ e' asintoticamente stabile se

$$-b + \frac{a\beta}{\gamma} < 0 \text{ ossia } a\beta < b\gamma.$$

Consideriamo il punto

$$x^* = \frac{b}{\beta}, \; y^* = \frac{a\beta - \gamma b}{\alpha\beta}.$$

Supponiamo $y^* \geq 0$ da cui $a\beta \geq b\gamma$. Abbiamo

$$A = \begin{pmatrix} -\frac{\gamma b}{\beta} & -\frac{\alpha b}{\beta} \\ \frac{a\beta - \gamma b}{\alpha} & 0 \end{pmatrix}$$

L'equazione caratteristica e':

$$det(A - \lambda I) = det \begin{pmatrix} -\frac{\gamma b}{\beta} - \lambda & -\frac{\alpha b}{\beta} \\ \frac{a\beta - \gamma b}{\alpha} & -\lambda \end{pmatrix} = 0$$

da cui

$$\lambda^2 + \lambda \frac{\gamma b}{\beta} + ab - \frac{\gamma b^2}{\beta} = 0. \tag{1}$$

- Se nell'equazione (1) si ha $\Delta \leq 0$ allora

$$\lambda = \frac{-\frac{\gamma b}{\beta} \pm i\sqrt{-\Delta}}{2}$$

La parte reale delle soluzioni e':

$$Re(\lambda) = -\frac{\gamma b}{2\beta} < 0$$

e la soluzione (x^*, y^*) e' asintoticamente stabile.

- Se nell'equazione (1) si ha $\Delta > 0$ allora:
se $a\beta - \gamma b > 0$ le radici sono entrambe negative e la soluzione (x^*, y^*) e' asintoticamente stabile;
se $a\beta - \gamma b = 0$, una radice della (1) e' negativa ed una e' nulla, per cui non si puo' determinare se (x^*, y^*) e' asintoticamente stabile.

Conclusioni

- Se $a\beta - \gamma b < 0$ allora il punto $(\frac{a}{\gamma}, 0)$ e' asintoticamente stabile;
- Se $a\beta - \gamma b > 0$ allora il punto $(\frac{b}{\beta}, \frac{a\beta - \gamma b}{\alpha\beta})$ e' asintoticamente stabile;
- Se $a\beta - \gamma b = 0$ allora il punto $(\frac{a}{\gamma}, 0) = (\frac{b}{\beta}, 0)$ e' punto di equilibrio di cui non e' possibile stabilire la stabilita'.

Ricordando che $a = \lambda_0$ e $\gamma = \frac{\lambda_0}{m}$, otteniamo che $\frac{a}{\gamma} = m$, da cui le precedenti asserzioni possono essere espresse nel modo seguente:

- Se $m < \frac{b}{\beta}$ allora il punto $(m, 0)$ e' asintoticamente stabile;
- Se $m > \frac{b}{\beta}$ allora il punto $(\frac{b}{\beta}, \frac{a\beta - \gamma b}{\alpha\beta})$ e' asintoticamente stabile;
- Se $m = \frac{b}{\beta}$ allora $(m, 0)$ e' un punto di equilibrio indefinito.

Esempio

Dato il sistema

$$\begin{cases} x' = 2x - 0.1x^2 - xy \\ y' = -y + 0.4xy \end{cases}$$

calcoliamo la massima popolazione delle prede sostenibile in assenza di predatori ed il punto di equilibrio asintoticamente stabile.

Osserviamo che $a = 2,\ \gamma = 0.1,\ \alpha = 1,\ b = 1,\ \beta = 0.4$.

Pertanto $m = \dfrac{a}{\gamma} = 20$.

Essendo $m > \dfrac{b}{\beta}$ $(20 > 2.5)$ allora il punto di equilibrio $(\dfrac{b}{\beta}, \dfrac{a\beta - \gamma b}{\alpha\beta}) = (2.5, 7/4)$ e' asintoticamente stabile.