



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica e Astronomia “Galileo Galilei”

Corso di Laurea Triennale in Fisica

TESI DI LAUREA

La dinamica preda-predatore: da Lotka-Volterra a Kolmogorov

Relatore:
Prof. Antonio Ponno

Laureanda:
Matilde Padula

Anno Accademico 2022/2023

Indice

1	Il modello Lotka-Volterra	1
1.1	La dinamica ad una specie: i modelli Malthusiano e Logistico-Verhulstiano	1
1.2	Modello Lotka-Volterra con crescita delle prede Malthusiana	4
2	L'instabilità strutturale del ritratto in fase	9
2.1	L'introduzione di un tasso di crescita delle prede Logistico	9
2.2	L'introduzione di un nuovo responso funzionale alla predazione	14
3	Il modello di Kolmogorov	19
3.1	Kolmogorov: dalle ipotesi al teorema	19
3.2	La prova del teorema	21
4	Confronto con dati reali e Applicazioni	23
4.1	I dati raccolti all'Isle Royale	23
4.2	Applicazioni in ecologia e conclusioni	25
	Appendici	29
.1	Insiemi limite nel piano e teorema di Poincaré Bendixson	29
	Bibliografia	31

Capitolo 1

Il modello Lotka-Volterra

Al fine della trattazione di modelli che descrivano la dinamica preda-predatore, ovvero una dinamica a due specie, risulta necessaria una preliminare analisi dei più semplici modelli deterministici ad una specie, come il *Malthusiano* e il *Logistico*.

In tutta la successiva trattazione supporremo di aver sempre a che fare con un numero di individui sufficientemente largo; in modo da autorizzare l'approccio nel continuo e la descrizione mediante sistemi di equazioni differenziali.

Inoltre, se non esplicitamente specificato, considereremo parametri indipendenti dal tempo, per poter svolgere un'analisi autonoma.

Infine, in tutti i capitoli si farà riferimento a definizioni e teoremi (ad esempio la nozione di insiemi limite ed il teorema di *Poincaré-Bendixson*) fondamentali per lo studio dei sistemi bidimensionali trattati; essi vengono riportati in Appendice per facilitarne la consultazione.

1.1 La dinamica ad una specie: i modelli Malthusiano e Logistico-Verhulstiano

Dopo aver supposto che il tasso di crescita di una popolazione sia proporzionale al numero di individui presenti, può essere introdotto il primo e più semplice modello ad una specie, il modello *Malthusiano*.

Assumendo che la popolazione sia isolata, che gli individui (dei quali viene indicato con $X(t)$ il numero al tempo t) siano identici e che l'ambiente non subisca variazioni si consideri il problema di Cauchy:

$$\begin{cases} X'(t) = rX(t) \\ X(0) = X_0 \end{cases} \quad (1.1)$$

definito solo per $X(t) \geq 0 \forall t \in R$.

Date le assunzioni fatte, l'unico modo in cui $X(t)$ può variare è tramite nascite e morti, dunque è possibile definire r , il *tasso di crescita istantaneo* come $\varphi - \mu$, ove il parametro φ rappresenta la fertilità della specie e μ la mortalità (nel tempo Δt ogni individuo dà alla luce in media $\varphi\Delta t$ nuovi figli ed ha la probabilità $\mu\Delta t$ di morire). La soluzione a tale problema è chiaramente

$$X(t) = X_0 e^{rt} \quad (1.2)$$

e dunque vi sarà, in base al segno di r , una crescita/decrescita esponenziale che porterà la specie ad un accrescimento senza limiti o all'estinzione.

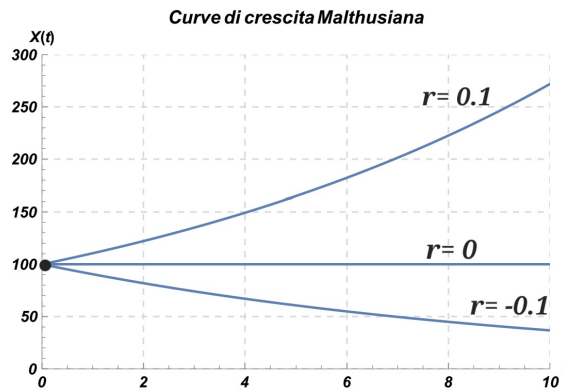


Figura 1.1: Curve di crescita Malthusiana per $X(0) = 100$ ed $r = 0.1; 0; -0.1$.

Tuttavia la possibilità di accrescimento illimitato non risulta avere una corrispondenza nelle situazioni reali, in quanto le risorse dell'ambiente sono sempre limitate.

Viene dunque introdotto il modello *Logistico-Verhulstiano*, nel quale si tiene conto del fatto che se il numero d'individui della specie supera un valore critico le risorse dell'ambiente diventano insufficienti a garantirne l'esistenza e si origina una competizione intraspecifica per le risorse limitate.

Tali considerazioni possono essere formulate matematicamente con delle assunzioni sulla dipendenza del tasso di crescita dal numero di individui presenti, ovvero:

$$r'(X) < 0 \quad \lim_{X \rightarrow \infty} r(X) < 0$$

Si noti che se $r(0) < 0$ allora l'origine (ovvero l'estinzione della specie) è l'unico equilibrio possibile, al contrario se $r(0) > 0$ esiste un equilibrio non banale $X^* = K$ asintoticamente stabile, che chiameremo capacità dell'ambiente .

In questo secondo caso si ottiene inoltre:

$$\begin{aligned} X_0 < K &\rightarrow X'(t) > 0 \rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = K \\ X_0 > K &\rightarrow X'(t) < 0 \rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = K \end{aligned}$$

1.1. LA DINAMICA AD UNA SPECIE: I MODELLI MALTHUSIANO E LOGISTICO-VERHULSTIANO³

Per modellizzare l'effetto in modo semplice si suppone che la fertilità/mortalità decresca/cresca linearmente con il numero di individui presenti, ovvero:

$$\begin{aligned}\varphi(X) &= \varphi - \tilde{\varphi}X & \tilde{\varphi} > 0 \\ \mu(X) &= \mu + \tilde{\mu}X & \tilde{\mu} > 0\end{aligned}$$

Il nuovo tasso di crescita diventa dunque

$$r(X) = \varphi(X) - \mu(X) = r - (\tilde{\varphi} + \tilde{\mu})X$$

Assumendo che il tasso di crescita iniziale sia positivo, otteniamo che il valore per cui si annulla, ovvero la capacità dell'ambiente, risulta essere $K = \frac{r}{\tilde{\varphi} + \tilde{\mu}}$ e si ottiene il nuovo problema di Cauchy:

$$\begin{cases} X'(t) = r\left(1 - \frac{X(t)}{K}\right)X(t) \\ X(0) = X_0 \end{cases} \quad (1.3)$$

nel quale la prima equazione rende evidente come l'effetto logistico contrasti la crescita esponenziale quando il numero di individui raggiunge una certa misura.

Il nuovo problema ha come soluzione:

$$X(t) = \frac{KX_0e^{rt}}{K - X_0 + X_0e^{rt}} \quad (1.4)$$

Come si nota dal grafico (1.2) delle soluzioni, se $X_0 < K$ la popolazione tende a crescere, fino a raggiungere asintoticamente il valore d'equilibrio, mentre se $X_0 > K$ si verifica la situazione opposta. Se il dato iniziale coincide invece con l'equilibrio si avrà la soluzione costante $X(t)=K$.

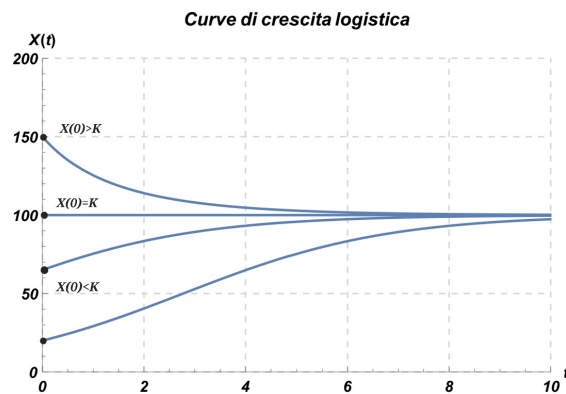


Figura 1.2: Andamento asintotico delle soluzioni del sistema (1.3). Si sono considerati $K=100$, $r=0.5$, $X(0)=150, 100, 65, 30$. Se $X_0 < \frac{K}{2}$ si assiste alla comparsa della "sigmoide logistica" caratteristica delle curve di crescita batterica.

1.2 Modello Lotka-Volterra con crescita delle prede Malthusiana

Nell'ambito della teoria dinamica a due specie gode di un'importanza fondamentale il modello di Lotka-Volterra, un sistema a due equazioni differenziali non lineari volte a rappresentare un'interazione preda-predatore; così chiamato in onore dei matematici che negli anni 20 del 900 lo formularono indipendentemente l'uno dall'altro.

Le ipotesi alla base del modello sono che:

- Le due specie siano le uniche interagenti, in particolare l'esistenza del predatore dipende dal numero di prede presenti in quanto sua unica fonte di nutrimento.
- Le risorse necessarie alla sopravvivenza delle prede provengano dall'ambiente, che è invariante e la cui capacità non ha limiti.
- Il tasso di crescita delle singole specie in assenza della specie antagonista è, come nel modello Malthusiano, proporzionale al numero di individui. Le prede in assenza di predatori avranno dunque una crescita illimitata con tasso positivo r , mentre i predatori in assenza delle prede andranno all'estinzione con tasso $-\mu < 0$.

Chiamando $X(t)$ e $Y(t)$ rispettivamente il numero di prede e predatori presenti in natura all'istante t , si ottiene che la probabilità d'incontro tra due individui di specie diverse deve essere proporzionale al prodotto $X(t)Y(t)$.

Definendo a il tasso d'attacco, ovvero la frazione di incontri nell'unità di tempo che termina con l'uccisione della preda, e con γ il tasso di conversione, ovvero il numero di predatori che nascono nell'unità di tempo per singola preda uccisa, si ha che il nuovo sistema di equazioni che descrive la situazione risulta essere:

$$\begin{cases} X'(t) = rX(t) - aX(t)Y(t) \\ Y'(t) = -\mu Y(t) + \gamma aX(t)Y(t) \end{cases} \quad (1.5)$$

Si nota subito che un tale sistema presenta due equilibri, il primo è l'origine ed il secondo è $E^* = (X^*, Y^*) = (\frac{\mu}{\gamma a}, \frac{r}{a})$.

Per analizzarne natura e stabilità si consideri lo Jacobiano del sistema linearizzato, che nei due equilibri assume le forme:

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix} \quad J_{E^*} = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\mu}{\gamma} \\ \gamma r & 0 \end{pmatrix} \quad (1.6)$$

Il fatto che gli autovalori nell'origine siano reali e discordi, ed essa dunque sia una sella instabile (con l'asse X come sottospazio instabile e Y stabile), mostra come l'estinzione di entrambe le specie sia altamente sfavorita.

Gli autovalori dello Jacobiano in E^* sono invece immaginari puri, dunque il sistema linearizzato non permette di comprenderne la natura e sarà necessario applicare il II criterio di Liapunov.

Svolgere delle manipolazioni sul sistema permette di ricavare una funzione di Liapunov adatta e ulteriori informazioni sulle soluzioni e sul ritratto in fase.

Moltiplicando in (1.5) la prima equazione per $\frac{\mu}{X(t)}$ e la seconda per $\frac{r}{Y(t)}$ e riconoscendo le derivate di funzioni logaritmiche otteniamo:

$$\frac{d}{dt}(\mu \ln X(t) + r \ln Y(t)) = -a\mu Y(t) + r\gamma a X(t) \quad (1.7)$$

invece moltiplicando la prima per γa e la seconda per a risulta:

$$\gamma a X'(t) + a Y'(t) = -a\mu Y(t) + r\gamma a X(t) \quad (1.8)$$

Siccome sottraendo (1.7) da (1.8), raccogliendo γ dai termini in X e dividendo il tutto per a si ottiene

$$\frac{d}{dt}(Y(t) - Y^* \ln Y(t) + \gamma(X(t) - X^* \ln X(t))) = 0 \quad (1.9)$$

si conclude che la quantità tra parentesi (che chiameremo W) è una costante del moto. Si ottiene dunque che

$$L(X, Y) = W(X, Y) - W(X^*, Y^*) \quad (1.10)$$

è una funzione di Liapunov, in quanto nulla in E^* e definita positiva in un suo intorno ¹. Essendo infine L' identicamente nulla E^* è un centro, ci si aspetta dunque che le altre orbite vicine siano cicliche e che gli si chiudano attorno.

Avendo inoltre ricavato un integrale primo W per il sistema è noto che le orbite nel piano delle fasi saranno contenute nei suoi insiemi di livello.

Si riporta dunque il ritratto in fase del sistema, ottenuto mediante delle simulazioni su *Mathematica* al variare dei dati iniziali.

¹Per mostrarlo basta riscriverla nella forma

$$L(X, Y) = Y^* \left[\frac{Y}{Y^*} - 1 - \ln \frac{Y}{Y^*} \right] + \gamma X^* \left[\frac{X}{X^*} - 1 - \ln \frac{X}{X^*} \right] \quad (1.11)$$

e notare che $x-1-\ln x$ si annulla in $x=1$ ed è positiva per le altre x nel suo dominio

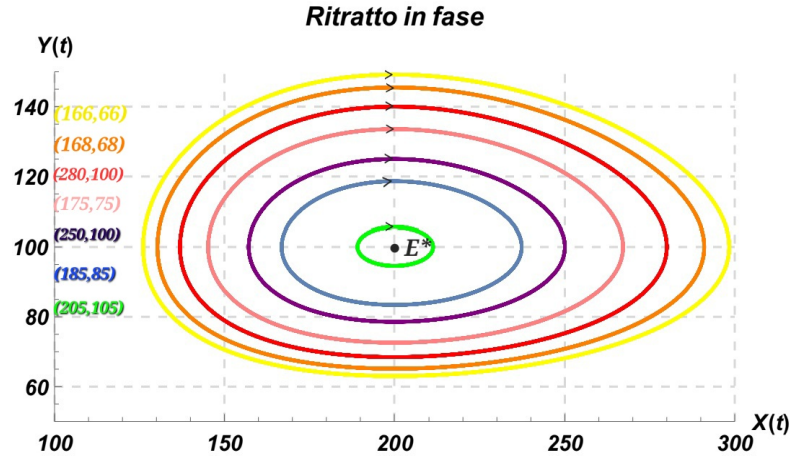


Figura 1.3: Simulazione del ritratto in fase. I valori scelti per i parametri sono: $r=2$, $\mu=2$, $a=0.02$, $\gamma=0.5$. Con tali scelte l'equilibrio risulta essere in $(200,100)$. I dati iniziali associati alle diverse curve vengono riportati nella legenda a sinistra.

Viene riportato anche un secondo metodo grafico per ottenere il ritratto in fase, elaborato dallo stesso Volterra in [6].

• METODO GRAFICO USATO DA VOLTERRA

Ovviamente la conservazione lungo le soluzioni del sistema di (1.9) comporta anche la conservazione del suo esponenziale, ovvero lungo le orbite

$$X^\mu e^{-\gamma a X} Y^r e^{-a Y} = C \quad (1.12)$$

Si esegue innanzitutto un cambio di variabili, nelle quali le curve di livello vengono trasformate in delle rette di coefficiente angolare C che dipende dal dato iniziale:

$$U = X^{-\mu} e^{\gamma a X} \quad W = Y^r e^{-a Y} \quad W = C U \quad (1.13)$$

Forniti i dati iniziali (X_0, Y_0) e dunque fissato il valore di C , ci si chiede lungo l'orbita che valori di $Y(t)$ corrispondano ad un $X(t) = x$ arbitrariamente scelto, ma diverso dall'ascissa dell'equilibrio.

Per farlo è necessario disegnare gli ottanti (X, U) e (Y, W) ed in essi le curve definite in (1.13).

Si procede dunque tramite tre proiezioni successive; innanzitutto il punto $U(x)$ (che si trova sul quarto quadrante) viene proiettato nel quadrante (U, W) sulla retta $W = C_{(X_0, Y_0)} U$.

In secondo luogo vengono individuate le due intersezioni della proiezione del punto sulla retta con la curva (1.13) nel quadrante (Y,W) , ed infine le intersezioni sono proiettate nel primo quadrante, che rappresenta l'originario spazio delle fasi.

In tal modo al valore di x scelto vengono associati sull'orbita i due valori y_1, y_2 e mediante l'iterazione di tale procedimento sulle diverse X si costruisce l'intera orbita ciclica associata alla soluzione relativa al dato iniziale fissato.

Un valore diverso del dato iniziale porterebbe ad una diversa pendenza della retta nel quadrante (U,W) conducendo a due diverse proiezioni sull'asse delle Y .

Iterando nuovamente il procedimento con il nuovo dato iniziale si ottiene una seconda orbita ciclica nello spazio delle fasi, concentrica alla precedente.

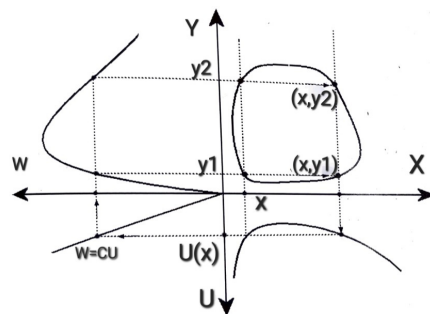


Figura 1.4: ([3] pg.149) Metodo grafico usato da Volterra per visualizzare il ritratto in fase tramite proiezioni successive. Alla figura originale è stato modificato il nome degli assi per coerenza con la trattazione svolta.

Sia mediante la simulazione numerica che iterando il procedimento grafico si ottengono una successione di orbite chiuse cicliche e concentriche, che devono essere percorse in verso monotono ² e si chiudono tutte attorno all'unico equilibrio E^* del sistema (1.5). Inoltre, come risulta evidente dalla chiusura delle orbite, le soluzioni del sistema risultano essere vincolate a rimanere in una regione del quadrante $X(t), Y(t) > 0$ confinata.

Si capisce anche intuitivamente che a seguito di una grande crescita del numero di predatori il numero di prede decrescerebbe rapidamente e ciò comporterebbe una successiva diminuzione del numero di predatori e viceversa.

Essendo dunque in presenza di un sistema d'equazioni differenziali bidimensionale con orbite confinate si ha che per il *teorema di Poincaré-Bendixson* le orbite cicliche (non essendo spezzate da equilibri) devono essere periodiche.

²Non essendoci equilibri in esse la velocità non si annulla mai e dunque non cambia direzione.

In termini fisici quello che suggerisce il ritratto in fase è che per ogni dato iniziale si verificano delle oscillazioni periodiche nell'abbondanza delle due specie, come verificato nelle simulazioni svolte.

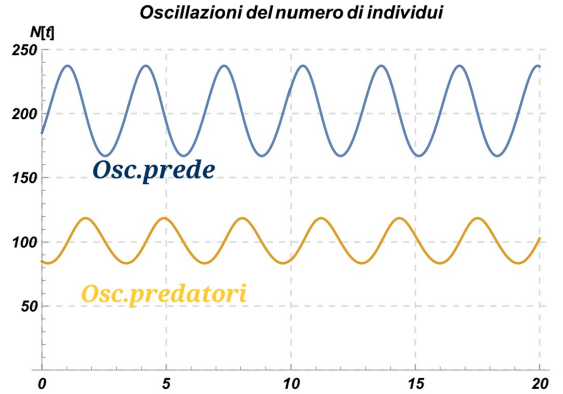


Figura 1.5: Andamento oscillante dell'abbondanza delle due specie in funzione del tempo. Non avendo una soluzione analitica sono state ricavate le soluzioni numeriche tramite *Mathematica*. I Parametri usati sono: $r=2$, $\mu=2$, $a=0.02$, $\gamma=0.5$. Mentre i dati iniziali $X(0) = 185$, $Y(0) = 85$.

Un ultimo importantissimo risultato del modello Lotka-Volterra è la costanza dei numeri medi di individui delle due specie nel corso di un periodo, oltre che la loro indipendenza dai dati iniziali.

Le soluzioni del sistema (1.5) avranno infatti la forma:

$$X(t) = X_0 e^{\int_0^t (r - aY(t)) dt} \quad Y(t) = Y_0 e^{\int_0^t (-\mu + a\gamma X(t)) dt} \quad (1.14)$$

considerando dunque T come periodo di una soluzione del sistema si ha $X(0) = X(T)$, $Y(0) = Y(T)$ ed ovviamente i valori medi delle grandezze su un periodo saranno:

$$\bar{X} = \frac{\int_0^T X(t) dt}{T} \quad \bar{Y} = \frac{\int_0^T Y(t) dt}{T} \quad (1.15)$$

dunque

$$0 = \ln \frac{X(T)}{X(0)} = \int_0^T (r - aY(t)) dt = rT - a\bar{Y}T \quad (1.16)$$

$$0 = \ln \frac{Y(T)}{Y(0)} = \int_0^T (-\mu + a\gamma X(t)) dt = -\mu T + \gamma a\bar{X}T \quad (1.17)$$

che porta a

$$(\bar{X}, \bar{Y}) = \left(\frac{\mu}{\gamma a}, \frac{r}{a} \right).$$

I valori medi sono quindi gli stessi indipendentemente dalla traiettoria percorsa, essi sono unicamente funzione dei parametri che descrivono l'interazione e non dei dati iniziali. Inoltre coincidono per ogni orbita con le coordinate dell'equilibrio stabile.

Capitolo 2

L'instabilità strutturale del ritratto in fase

Lo scopo del seguente capitolo sarà mostrare come variando di poco la modellizzazione dell'interazione preda-predatore, ad esempio dando una nuova forma al tasso di crescita delle prede o al responso funzionale della predazione, si ottengano dei ritratti in fase totalmente diversi da quello della sezione (1.2).

Dunque, nonostante la straordinaria eleganza e semplicità del modello precedente, sarà necessario crearne una generalizzazione, come quella fornita da Kolmogorov e trattata nel capitolo (3).

2.1 L'introduzione di un tasso di crescita delle prede Logistico

Un primo tentativo di modello più veritiero si ha ipotizzando che l'ambiente non sia in grado di fornire risorse illimitate per la crescita delle prede, ovvero trasformandone il tasso di crescita da *Malthusiano* a *Logistico-Verhulstiano*.

Chiaramente il tasso di crescita dei predatori non risente direttamente di questa correzione, in quanto il loro sostentamento dipende unicamente dal numero di prede, e non dalle risorse ambientali.

Si ottiene il nuovo sistema d'equazioni

$$\begin{cases} X'(t) = r(1 - \frac{X(t)}{K})X(t) - aX(t)Y(t) \\ Y'(t) = -\mu Y(t) + \gamma aX(t)Y(t) \end{cases} \quad (2.1)$$

con K che mantiene il significato della sezione (1.1).

Il ritratto in fase del nuovo problema risulta essere molto diverso dal precedente, e una prima evidenza se ne ha dall'analisi degli equilibri, che manifesta la presenza di un fenomeno di biforcazione.

Per ogni valore dei parametri che descrivono l'interazione esistono infatti l'equilibrio banale d'estinzione $(0,0)$ ed un equilibrio $E_K = (K, 0)$ legato alla capacità dell'ambiente e caratterizzato dall'estinzione dei predatori.

Solo se avviene che $\frac{\mu}{\gamma a} < K$ si ha l'esistenza di un terzo equilibrio

$$E^* = (X^*, Y^*) = \left(\frac{\mu}{\gamma a}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{\mu}{\gamma a K} \right) \right)$$

nel quale a differenza dei due precedenti si ha la compresenza di entrambe le specie.

Per analizzare la stabilità dei punti singolari si valuti lo Jacobiano di (2.1) in essi. Per l'origine degli assi si ottiene

$$J_{(0,0)} = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix} \quad (2.2)$$

e dunque si ha ancora una volta un punto di sella.

Per $E_K = (K, 0)$ invece

$$J_{(K,0)} = \begin{pmatrix} -r & -aK \\ 0 & \gamma a(K - X^*) \end{pmatrix} \quad (2.3)$$

essendo gli autovalori coincidenti coi termini diagonali, la natura dell'equilibrio varierà in funzione del loro segno: se $X^* > K$ l'equilibrio sarà stabile, viceversa instabile.

Si noti però che la condizione che determina il comportamento delle orbite all'intorno di tale equilibrio coincide esattamente con la condizione d'esistenza del terzo equilibrio; dunque si conclude che se E_k è l'unico punto singolare assieme all'origine esso è stabile, se viceversa esiste anche E^* allora E_k diventa instabile.

Infine per quanto riguarda E^*

$$J_{(X^*, Y^*)} = \begin{pmatrix} -\frac{rX^*}{K} & -aX^* \\ \gamma aY^* & 0 \end{pmatrix} \quad (2.4)$$

e quindi la sua esistenza ne garantisce la stabilità asintotica in quanto $\det J_{(X^*, Y^*)} > 0$; $\text{Tr} J_{(X^*, Y^*)} < 0$.

D'ora in poi chiameremo **CASO A1** un sistema ove $X^* > K$, e dunque non si hanno equilibri con la coesistenza delle due specie, **CASO B1** un sistema con la condizione opposta.

Mostrando che in entrambe le situazioni le orbite del sistema risultano essere confinate è possibile usare i teoremi riportati in appendice per avere una conoscenza del ritratto in fase molto più completa.

Per mostrare la confinatezza delle orbite si crea il triangolo τ prendendone per lati i due assi cartesiani $X = 0$, $Y = 0$ e una retta del tipo $Y = m(q - X)$. Preso come dato iniziale un punto all'interno del triangolo si ha che la soluzione ad esso associata di certo non potrà uscire da τ attraverso gli assi cartesiani, infatti da (2.1) si ottiene:

$$X_0 = 0 \Rightarrow X' = 0 \quad Y_0 = 0 \Rightarrow Y' = 0 \quad (2.5)$$

e dunque gli assi sono curve invarianti.

Inoltre preso un punto (X_P, Y_P) sulla retta $Y = m(q - X)$ si ha che la direzione del

vettore normale uscente da essa in (X_P, Y_P) è $(m, 1)$, mentre la direzione del campo vettoriale associato al flusso del sistema nello stesso punto è

$$\left(\left(r \left(1 - \frac{X_P}{K} \right) - am(q - X_P) \right) X_P, (-\mu + \gamma a X_P)(m(q - X_P)) \right) \quad (2.6)$$

Poichè si dimostra che il prodotto scalare tra i due vettori risulta essere negativo non appena si consideri $q > K$ e $m > \gamma + \frac{r}{aK}$ ¹ risulta provata la confinatezza delle orbite. Facendo queste ipotesi sui parametri della retta si ottiene che ogni soluzione con dato iniziale all'interno del triangolo (lati esclusi) vi rimarrà per ogni tempo; è dunque confinata.

Nella successiva analisi delle orbite vengono trattati separatamente i casi **A1** e **B1**, per ognuno dei quali si considerano le isocline del sistema, ovvero le curve nelle quali $X' = 0$ e $Y' = 0$ che risultano essere:

$$Y = \frac{-r}{aK} X + \frac{r}{a} \Rightarrow \text{Isoclina delle prede}$$

$$X = X^* \Rightarrow \text{Isoclina dei predatori}$$

CASO A1 : $X^* > K$

In questo caso non vi sono equilibri all'interno di τ , dunque non possono esistere orbite periodiche (si faccia riferimento al teorema 4 in appendice).

L'unica possibilità è quindi che ogni dato iniziale contenuto nella regione interna al primo quadrante abbia come limite asintotico per $t \rightarrow +\infty$ l'equilibrio E_K . Tale comportamento è confermato dalla simulazione svolta, nella quale si nota che il numero di prede tende a K , mentre l'unico esito possibile per i predatori è l'estinzione.

1

$$(X'(X_P, Y_P), Y'(X_P, Y_P))(m, 1) = mrX_P - \frac{mr}{K} X_P^2 - maX_P Y_P - \mu Y_P + \gamma a X_P Y_P = \quad (2.7)$$

$$mr \left(1 - \frac{q}{K} \right) X_P - \mu Y_P + \frac{mr}{K} (q - X_P) X_P - (am - a\gamma) X_P Y_P = \quad (2.8)$$

$$mr \left(1 - \frac{q}{K} \right) X_P - \mu Y_P + \left(\frac{r}{K} - am + a\gamma \right) X_P Y_P \quad (2.9)$$

$$\text{negativo quando } q > K \text{ e } m > \gamma + \frac{r}{aK} \quad (2.10)$$

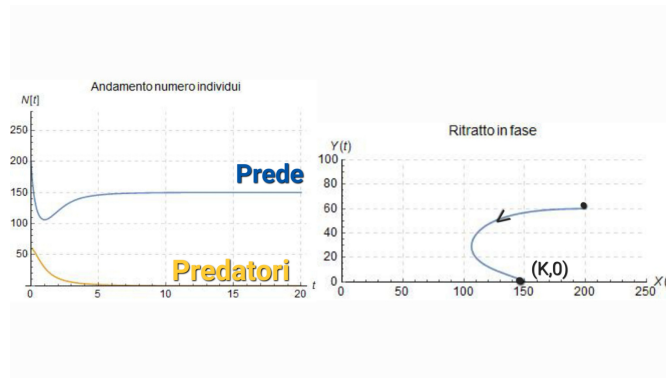


Figura 2.1: Ritratto in fase e andamento dell'abbondanza del numero di individui nella situazione **A1**. Sono stati usati $r=2$, $\mu=2$, $a=0.02$, $\gamma=0.5$, $K=150$. Mentre i dati iniziali $X(0) = 200$, $Y(0) = 60$.

CASO B1 : $X^* < K$

Questo secondo caso risulta essere molto più interessante del precedente. Le due isocline infatti si incontrano nel punto d'equilibrio non banale E^* , che divide il primo quadrante del piano in 4 regioni A, B, C, D nelle quali il campo vettoriale associato al flusso del sistema assume direzioni diverse.

In particolare si ha:

In A : $X' > 0$, $Y' < 0$;

In B : $X' < 0$, $Y' < 0$;

In C : $X' < 0$, $Y' > 0$;

In D : $X' > 0$, $Y' > 0$;

e dunque le orbite tenderanno a passare infinite volte da una regione all'altra.

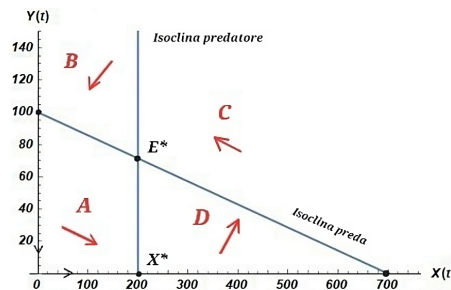


Figura 2.2: Le diverse zone in cui il piano viene tagliato dall'equilibrio

2.1. L'INTRODUZIONE DI UN TASSO DI CRESCITA DELLE PREDE LOGISTICO13

La presenza di orbite periodiche o cicli limite può essere esclusa grazie al teorema di *Bendixson Dulac*; infatti prendendo $(\frac{1}{XY})$ come funzione di Dulac si ottiene

$$\operatorname{div}\left(\frac{X'}{XY}, \frac{Y'}{XY}\right) = -\frac{r}{YK} < 0. \quad (2.11)$$

Per ogni dato iniziale che non appartenga agli assi cartesiani si otterranno dunque delle orbite non periodiche che passeranno infinite volte da una regione all'altra spiraleggiando verso l'equilibrio asintotico E^* , come mostra la simulazione svolta. Traducendo il ritratto in fase nell'analoga situazione reale otterremo delle oscillazioni del numero d'individui delle due specie che tenderanno smorzandosi ai valori d'equilibrio.

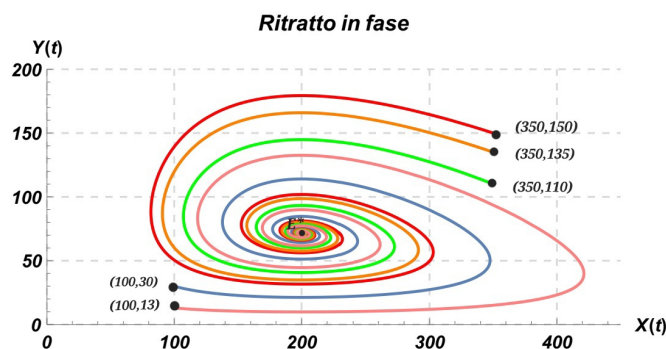


Figura 2.3: Ritratto in fase del caso **B1**. Sono stati usati $r=2$, $\mu=2$, $a=0.02$, $\gamma=0.5$, $K=700$, i diversi dati iniziali sono riportati sul grafico. Le coordinate dell'equilibrio in questo caso sono $(200, 71)$.

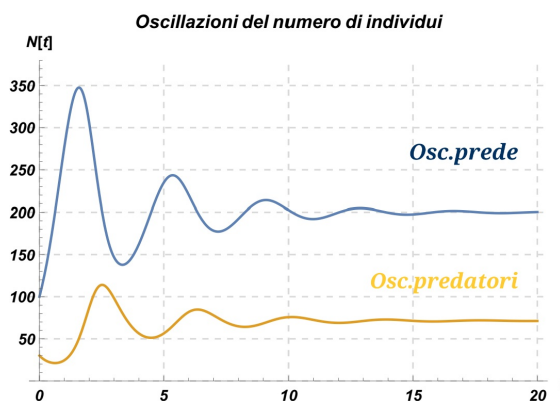


Figura 2.4: Il numero di individui tende ad oscillare attorno all'equilibrio E^* , sino al raggiungimento asintotico di esso. Sono stati usati $r=2$, $\mu=2$, $a=0.02$, $\gamma=0.5$, $K=700$. Mentre i dati iniziali $X(0) = 100$, $Y(0) = 30$. Le coordinate dell'equilibrio in questo caso sono $(200, 71)$.

Confrontando i ritratti in fase dei sistemi (1.5) e (2.1) risulta evidente come l'introduzione della capacità dell'ambiente conduca alla scomparsa delle orbite periodiche; dunque si può già concludere che il modello di Lotka-Volterra non sia matematicamente stabile, in quanto piccole variazioni sulle ipotesi iniziali conducono a orbite totalmente diverse strutturalmente.

2.2 L'introduzione di un nuovo responso funzionale alla predazione

Un ulteriore sistema più affine alle situazioni reali risulta essere:

$$\begin{cases} X'(t) = r\left(1 - \frac{X(t)}{K}\right)X(t) - \frac{aX(t)}{1+a\tau X(t)}Y(t) \\ Y'(t) = -\mu Y(t) + \gamma \frac{aX(t)}{1+a\tau X(t)}Y(t) \end{cases} \quad (2.12)$$

Quello che accade è che nel modello (2.1) viene modificata la forma del responso funzionale (che denoteremo $p(X)$) alla predazione.

In particolare a è sempre il tasso d'attacco, mentre τ è il tempo impiegato da un predatore a mangiare una delle prede catturate.

Allora nell'arco di tempo Δt un predatore uccide $p(X)\Delta t$ prede e necessita del tempo $\tau p(X)\Delta t$ per mangiarle. Il tempo a disposizione per la caccia si trasforma di conseguenza in $(\Delta t - \tau p(X)\Delta t)$ e si ottiene:

$$p(X)\Delta t = aX(\Delta t - \tau p(X)\Delta t) \quad (2.13)$$

che fornisce il $p(X)$ in (2.12).

Per analizzarne il ritratto in fase verrà usato un metodo grafico tipico della risoluzione dei sistemi di *Gause*, di cui tale modello è un caso specifico, che assumono la forma generale:

$$\begin{cases} X'(t) = r(X(t))X(t) - p(X(t))Y(t) \\ Y'(t) = -\mu Y(t) + q(X(t))Y(t) \end{cases} \quad (2.14)$$

Con le ipotesi:

$$r(0) = \alpha > 0, \quad r'(X) \leq 0 \quad \forall X \geq 0; \quad \exists K > 0 \text{ t.c. } r(K) = 0 \quad (2.15)$$

$$p(0) = 0; \quad p'(X) > 0 \quad \forall X \geq 0, \quad p'(0) = \beta > 0 \quad (2.16)$$

$$q(0) = 0; \quad q'(X) > 0 \quad \forall X \geq 0, \quad q'(0) = \sigma > 0 \quad (2.17)$$

Tali sistemi ammettono sempre gli equilibri $(0,0)$ e $E_k = (K, 0)$, inoltre se

$$\lim_{X \rightarrow +\infty} q(X) > \mu \tag{2.18}$$

(altrimenti non vi sarebbe possibilità per i predatori di sfuggire all'estinzione), per l'ipotesi di monotonia di $q(X)$ esiste un'unica $X = X^*$ tale che $q(X^*) = \mu$ e dunque $Y'(X^*) = 0$.

Risolviendo $X'(t) = 0$ in $X(t) = X^*$ si ottiene che l'ordinata dell' equilibrio è invece

$$Y^* = \frac{X^* r(X^*)}{p(X^*)} \tag{2.19}$$

affinchè esso sia positivo è necessario assumere $X^* < K$ in modo tale da avere $r(X^*) > 0$. Tale condizione andrà dunque sommata alla (2.18) ed esse saranno le due assunzioni necessarie per l'esistenza dell'equilibrio di coesistenza.

Sotto tali ipotesi $(0,0)$ ed E_K sono punti di sella, mentre per studiare la stabilità di $E^* = (X^*, Y^*)$ e avere informazioni sul ritratto in fase si applica il metodo grafico proposto da *Rosenzweig e MacArthur* in [5].

La natura di E^* dipende dalla pendenza con cui l'isoclina delle prede $\Phi(X)$ raggiunge l'equilibrio. In particolare se $\Phi'(X^*) < 0$ esso sarà asintoticamente stabile, viceversa instabile ².

Tornando al sistema specifico (2.12) ed imponendo la condizione (2.18) necessaria affinché i predatori non si estinguano, otteniamo che la X^* ove $Y'(t) = 0$ risulta essere $X^* = \frac{\mu}{a(\gamma - \mu\tau)}$, mentre l'isoclina delle prede è parte della parabola:

$$\phi(X) = \frac{r}{aK}(K - X)(1 + a\tau X)$$

²Infatti per un sistema del tipo (2.14) si ha

$$J_{(X^*, Y^*)} = \begin{pmatrix} A_{11}(X^*) & -p(X^*) \\ Y^* q'(X^*) & 0 \end{pmatrix} \tag{2.20}$$

con

$$A_{11}(X^*) = X^* g'(X^*) + g(X^*) - \frac{X^* g(X^*) p'(X^*)}{p(X^*)^2} \tag{2.21}$$

notando che le isocline del sistema sono

$$\Gamma = X^* \quad \Phi(X) = Y(X) = \frac{Xg(X)}{p(X)} \tag{2.22}$$

e che

$$\Phi'(X) = \frac{g(X)}{p(X)} + \frac{Xg'(X)}{p(X)} - \frac{Xg(X)}{p(X)^2} \tag{2.23}$$

si ottiene

$$A_{11}(X^*) = \Phi'(X^*) p(X^*) \tag{2.24}$$

Essendo $p(X)$ sempre positiva le condizioni sul segno di A_{11} che garantiscono la stabilità di (X^*, Y^*) possono essere imposte a $\Phi'(X^*)$.

con vertice in

$$X_V = \frac{a\tau K - 1}{2a\tau}$$

Dunque il procedimento grafico di *Rosenzweig Mac Arthur* garantisce che:

- **CASO A2:** Per $X_V < X^*$ l'isoclina delle prede raggiunge l'equilibrio con pendenza negativa, quindi l'equilibrio all'interno del primo quadrante è asintoticamente stabile. Ogni soluzione con dato iniziale all'interno di esso vi tenderà per $\lim_{t \rightarrow +\infty}$ in quanto l'esistenza di orbite periodiche o cicli limite è negata usando il teorema di *Bendixson - Dulac*³.
- **CASO B2:** Per $X_V > X^*$ l'isoclina delle prede raggiunge l'equilibrio con pendenza positiva, quindi l'equilibrio è instabile. In questo secondo caso viene mostrata l'esistenza di un ciclo limite stabile ([2] pg. 541-548).

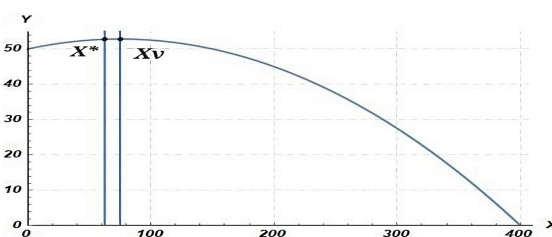


Figura 2.5: Vengono graficate la parabola isoclina delle prede e la retta $X = X^*$ isoclina dei predatori nel caso in cui l'equilibrio di coesistenza risulti instabile.

³Prendendo come funzione di *Dulac* $D(x, Y) = \frac{(1+a\tau X)Y^{\alpha-1}}{X}$ con $\alpha = \frac{2ra\tau X^* |X_V|}{K\mu}$ si ottiene $D(X, Y)div(X', Y') < 0$

Per il caso **B2** vengono svolte le usuali simulazioni del ritratto in fase e degli andamenti oscillanti del numero di individui, che confermano i risultati attesi.

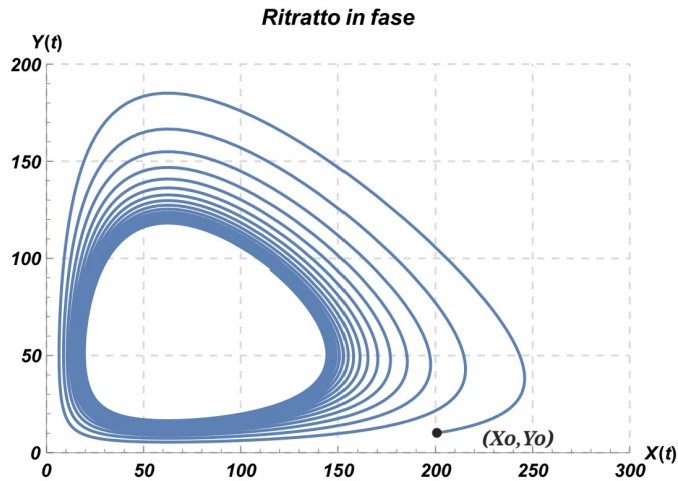


Figura 2.6: Esistenza di un ciclo limite nel caso **B2**. Sono stati usati $r=2$, $\mu=2$, $a=0.04$, $\gamma=1$, $K=400$, $\tau=0.1$, mentre i dati iniziali sono $X(0) = 200$, $Y(0) = 10$.

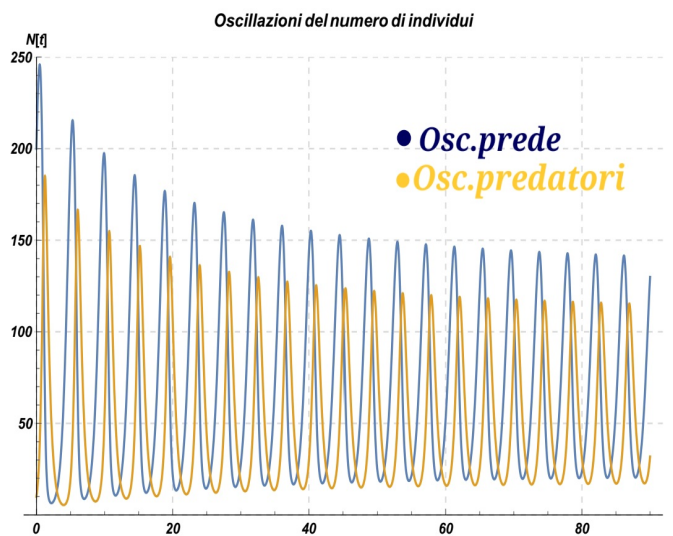


Figura 2.7: Oscillazioni del numero di individui nel caso **B2**. Sono stati usati $r=2$, $\mu=2$, $a=0.04$, $\gamma=1$, $K=400$, $\tau=0.1$, mentre i dati iniziali sono $X(0) = 200$, $Y(0) = 10$.

Capitolo 3

Il modello di Kolmogorov

3.1 Kolmogorov: dalle ipotesi al teorema

Fu proprio l'instabilità strutturale del sistema (1.5) che spinse Kolmogorov a pubblicare nel 1936 l'articolo [4] in italiano (in onore di Volterra) sull'argomento.

La proposta di tale lavoro era quella di modellizzare l'interazione preda-predatore tramite il sistema più generale possibile e di trarre per esso conclusioni globali sui possibili ritratti in fase, andando oltre la semplice stabilità degli equilibri.

Il modello proposto era della forma:

$$\begin{cases} X'(t) = X(t)S(X(t), Y(t)) \\ Y'(t) = Y(t)W(X(t), Y(t)) \end{cases} \quad (3.1)$$

con delle specifiche condizioni su $S(X, Y)$, $W(X, Y)$ (funzioni continue e derivabili con continuità) che rappresentassero le interazioni in questione.

In particolare:

- Ad un numero di prede fissato il loro tasso di crescita diminuisce con l'aumento del numero di predatori

$$\frac{\partial S(X, Y)}{\partial Y} < 0 \quad (3.2)$$

- Siccome i predatori competono per le stesse risorse, un aumento del loro numero ad un numero di prede costante ne abbasserà il tasso di crescita. Viceversa l'aumento del numero di prede ad un numero di predatori costante lo innalzerà .

$$\frac{\partial W(X, Y)}{\partial Y} < 0; \quad \frac{\partial W(X, Y)}{\partial X} > 0 \quad (3.3)$$

- A rapporto prede/predatori mantenuto costante, l'aumento del numero di individui diminuisce il tasso di crescita delle prede ed innalza quello dei predatori. Si pensi ad esempio ad un ambiente che si restringe per cause esterne, anche quando il

rapporto tra l'abbondanza delle specie rimane costante le densità aumentano, dunque l'incontro tra prede e predatori avviene più facilmente. Lungo vettori uscenti dall'origine quindi S decresce mentre W cresce.

$$X \frac{\partial S}{\partial X} + Y \frac{\partial S}{\partial Y} < 0 \quad X \frac{\partial W}{\partial X} + Y \frac{\partial W}{\partial Y} > 0 \quad (3.4)$$

- Per piccole popolazioni di entrambe le specie le prede tendono a svilupparsi

$$S(0, 0) > 0 \quad (3.5)$$

- Esiste un numero di predatori oltre il quale una piccola popolazione di prede non riesce a ingrandirsi

$$\exists A > 0 \quad t.c. \quad S(0, A) = 0 \quad (3.6)$$

- L'ambiente ha risorse limitate

$$\exists K > 0 \quad t.c. \quad S(K, 0) = 0 \quad (3.7)$$

- Se ci sono abbastanza prede il tasso di crescita dei predatori sarà positivo, tuttavia se il numero di prede non raggiunge un valore critico nemmeno una piccolissima popolazione di predatori riesce a svilupparsi

$$\exists C > 0 \quad t.c. \quad W(C, 0) = 0 \quad (3.8)$$

- Al fine di evitare che l'estinzione dei predatori sia l'unico sviluppo possibile per la loro specie

$$K > C \quad (3.9)$$

Le conclusioni tratte da Kolmogorov (o teorema di Kolmogorov) sono che per un sistema del tipo (3.1), soggiacente alle ipotesi date, deve esistere un equilibrio all'interno del 1° quadrante.

Inoltre l'insieme limite di ogni traiettoria che parta dall'interno di tale quadrante deve essere l'equilibrio in esso oppure un ciclo limite stabile dall'esterno.

Si noti che, nonostante le ipotesi di partenza diverse, tali conclusioni descrivono esattamente i ritratti in fase dei sistemi nella sezione (2).

Ad oggi l'approccio usato da Kolmogorov è di fondamentale importanza in ecologia. Anche per modellizzare interazioni multispecie si crea il modello più generale possibile

$$X_i' = X_i F_i(X_1, \dots, X_n) \quad (3.10)$$

e si specificano le interazioni tra di esse non fornendo un'espressione analitica ai tassi di crescita, ma imponendo delle condizioni alle derivate parziali delle F_i .

Ad esempio: $\frac{\partial F_i}{\partial x_j} < 0$ descrive un sistema competitivo, $\frac{\partial F_i}{\partial x_j} > 0$ un sistema cooperativo.

3.2 La prova del teorema

Si riporta ora la prova del teorema di Kolmogorov, seguendo la dimostrazione elaborata negli anni successivi in [1].

In primo luogo, si noti che le ipotesi (3.3) e (3.4) risultano essere in contrasto se applicate a punti sull'asse Y . Per ovviare a tale inconsistenza entrambe vengono poste uguali a 0 su tale asse.

In secondo luogo le ipotesi (3.2)-(3.9) non risultano sufficienti alla dimostrazione del teorema, ma è necessario aggiungere:

$$(X - K)S(X, 0) < 0 \quad (3.11)$$

$$(Y - A)S(0, Y) < 0 \quad (3.12)$$

$$(X - C)W(X, 0) > 0 \quad (3.13)$$

che garantiscono che gli equilibri sugli assi siano unicamente i tre descritti.

A questo punto, applicando il *teorema della funzione implicita* si mostra l'esistenza di una funzione continua $Y = \Phi(X)$ tale che

$$S(X, \Phi(X)) = 0 \quad \Phi(0) = A \quad \Phi(K) = 0 \quad (3.14)$$

Infatti unendo le condizioni (3.2) e (3.6) segue che per ogni $X \geq 0$ fissata esiste almeno una $Y > 0$ tale che $S(X, Y) = 0$.

Dalla condizione (3.11) viene invece che il dominio di $\Phi(X)$ deve essere contenuto in $[0, K]$. Siccome la derivata di S lungo Y non si annulla mai fissata una X in tale intervallo, ne consegue che il dominio è esattamente $[0, K]$ e che $\Phi(X)$ è differenziabile con continuità. Essa rappresenta l'isoclina delle prede.

Con un procedimento analogo può essere ricavata l'isoclina dei predatori $X = \Psi(Y)$ tale che

$$W(\Psi(Y), Y) = 0 \quad \Psi(0) = C \quad \lim_{Y \rightarrow \infty} \Psi(y) = \infty \quad (3.15)$$

Per le proprietà delle due curve è chiaro che si intersecheranno una ed una sola volta, nell'equilibrio ricercato E^* .

Inoltre siccome $S(0, Y) > 0$ per $Y < A$ e $S(0, Y) < 0$ per $Y > A$ e per un Y fissato $S(X, Y)$ non può cambiare segno se non in $Y = \Phi(X)$ si ottiene che

$$Y > \Phi(X) \iff S(X, Y) < 0 \quad (3.16)$$

$$Y < \Phi(X) \iff S(X, Y) > 0 \quad (3.17)$$

con un ragionamento analogo

$$X > \Psi(Y) \iff W(X, Y) > 0 \quad (3.18)$$

$$X < \Psi(Y) \iff W(X, Y) < 0 \quad (3.19)$$

Il piano risulta quindi diviso dall'intersezione delle isocline in 4 zone, contrassegnate da diverse direzioni del campo vettoriale.

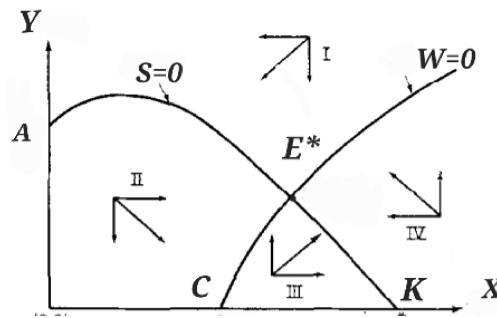


Figura 3.1: Le zone in cui il piano viene diviso dall'intersezione delle isocline in base alla direzione del campo vettoriale

Siccome l'equilibrio $E_K=(K,0)$ è una sella e le due orbite che vi convergono sono quelle in cui viene spezzata l'asse X , il quadrante positivo contiene un'unica orbita che lo ha come α limite ¹.

Per studiare i possibili ritratti in fase basterà studiare il comportamento di tale orbita, che avendo dominio compatto deve avere un insieme limite non vuoto.

In particolare

- Se essa rimane per $t \rightarrow +\infty$ nella zona IV allora può avere come insieme limite solo E^* ; dunque non possono esistere orbite periodiche che circondino questo equilibrio e ne consegue che E^* è limite asintotico di tutte le traiettorie.
- Se invece l'orbita uscente da E_K passa in tempi finiti nella zona I, chiamando (X_p, Y_p) il punto del piano in cui avviene il passaggio, si può ottenere un sottoinsieme compatto R tracciando da (X_p, Y_p) il segmento orizzontale che congiunga il punto all'asse Y . Le orbite con dato iniziale fuori da questa regione dovranno attraversare il bordo di R dall'esterno all'interno, le orbite che hanno dato iniziale all'interno vi rimarranno $\forall t$.

Dunque per il teorema di *Poincaré Bendixson* o entro R vi è un ciclo limite o tutte le orbite tendono ad E^* .

Infine se E^* è instabile il ciclo limite, che in questo caso esiste certamente, deve essere stabile dall'interno e dall'esterno; se E^* è stabile il ciclo limite deve essere stabile dall'esterno, ma non si possono trarre conclusioni sul comportamento delle orbite che iniziano al suo interno senza ulteriori ipotesi.

¹Con α limite si intende l'analogo di un insieme limite per $t \rightarrow -\infty$

Capitolo 4

Confronto con dati reali e Applicazioni

4.1 I dati raccolti all'Isle Royale

Al giorno d'oggi il più longevo e importante studio sull'interazione preda-predatore applicato a specie animali (si intende non batteriche) risulta essere quello svolto all'Isle Royale su alci e lupi, sui risultati del quale si vuole svolgere una rapida analisi qualitativa.

In particolare tale isola, lunga 72km e larga 15km localizzata nella zona dei Grandi Laghi in Michigan, rimane uno dei pochi ambienti al mondo che permette di ritenere "quasi-valida" l'ipotesi di habitat isolato e invariante.

Infatti non vi è una popolazione permanente, l'accesso è consentito solo ai biologi che studiano le specie presenti ed il turismo (estremamente controllato) è permesso solo poche settimane all'anno.

Tale isola è famosa per lo studio dei sistemi prede-predatori in quanto in essa vi sono una popolazione di alci ed una di lupi tali che la prima ha il secondo come unico predatore ed il secondo la prima come unica preda.

La raccolta dei dati riguardanti il numero di individui delle due popolazioni iniziò nel 1958 e viene portata avanti sino ad oggi con dei censimenti annuali estremamente accurati.

Si riportano in figura i dati ufficiali, raccolti dall'inizio dello studio sino al 2019, anno in cui a causa della pandemia globale non venne svolto il censimento e l'abbondanza delle specie fu unicamente ipotizzata.

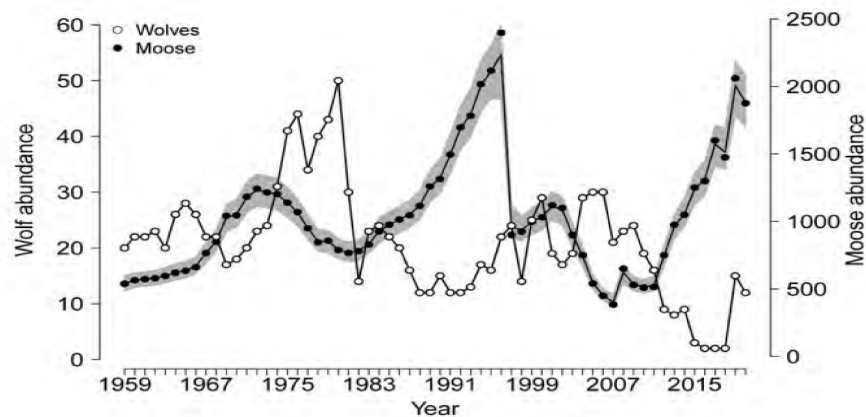


Figura 4.1: ([7] pg. 6) Dati del numero di alci e lupi dal 1959 al 2019. Il numero di alci viene rappresentato con una barra d'errore (la striscia grigia) in quanto il numero maggiore ne rende la misura aerea molto meno precisa di quella dei lupi.

Come si può notare l'andamento qualitativo dei dati concorda con le previsioni teoriche; in particolare, escludendo alcuni picchi dei quali si discuteranno le cause, vi è un'oscillazione periodica nell'abbondanza delle due specie.

L'aumento del numero dei lupi porta in tempi successivi ad un abbassamento del numero di alci, l'abbassamento del numero di lupi porta in anni successivi ad un innalzamento del numero di prede che porta di conseguenza ad un successivo aumento del numero di lupi, come già previsto dal modello Lotka-Volterra.

I picchi che sembrano discostare dalle attese teoriche sono in realtà di facile spiegazione, e conseguenza dell'impossibilità di avere un ambiente perfettamente ideale. In particolare negli anni 80 fu portato dal cane di una turista un virus nell'isola, che fece crollare drasticamente il numero di lupi.

Il picco massimo del numero di alci negli anni 90 ne è una conseguenza.

Attorno al 2007 al contrario si assistette ad un crollo del numero di alci, poichè a causa di inverni estremamente freddi diminuirono le risorse alimentari provenienti dall'ambiente. Come conseguenza si ebbe un drastico crollo del numero di lupi negli anni successivi.

4.2 Applicazioni in ecologia e conclusioni

I modelli preda-predatore trattati trovano applicazione nello studio dei problemi pratici legati all'ecologia, soprattutto in ambito agroalimentare per la difesa delle colture.

Ad esempio, al fine di ottenere il controllo su una specie di insetti nocivi per le piantagioni si introducono nel loro habitat dei predatori naturali, con l'obiettivo di ricreare tra essi una interazione preda-predatore che presenti un equilibrio stabile alla minor densità di prede possibile.

In primo luogo l'uso di insetticidi o veleni potrebbe sembrare una soluzione migliore per l'estinzione degli insetti nocivi, ma è proprio tramite modellizzazione che si capisce perchè questa scelta risulti in realtà controproducente su tempi lunghi.

Si faccia riferimento ad esempio alla situazione del 1968 in California, quando per la prima volta si assistette alla diffusione dell' *Icerya Purchasi*, un insetto che in poco tempo devastò un quantitativo enorme di coltivazioni di agrumi.

Per contrastare tale processo venne introdotto nelle piantagioni il *Novius Cardinalis*, una specie di coccinelle che era predatore naturale dell'insetto, e che riuscì a ridurre il numero.

Un secondo tentativo di salvare le piantagioni di agrumi fu fatto negli anni successivi, quando entrò in commercio l'insetticida *DDT*.

Nonostante il proposito di questo secondo tentativo fosse l'eliminazione totale dell' *Icerya* esso si concluse nel modo opposto, e vi fu un nuovo aumento del numero d'insetti.

Per comprendere il motivo di questa situazione che sembrerebbe paradossale si fa riferimento ad un sistema del tipo (2.1) nel quale le prede siano le *Icerya* (per le quali viene adottato un tasso di crescita logistico) e il predatore le *Novius Cardinalis*.

Come già mostrato le soluzioni del sistema tenderanno all'equilibrio

$$E^* = (X^*, Y^*) = \left(\frac{\mu}{\gamma a}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{\mu}{\gamma a K} \right) \right)$$

Per modellizzare l'effetto del diserbante sulla popolazione degli insetti e delle coccinelle il sistema di equazioni andrà modificato con l'introduzione dei nuovi parametri $d_1, d_2 > 0$ che rappresentino l'aumento della mortalità di prede e predatori a causa del veleno.

Il nuovo sistema d'equazioni differenziali diventa allora

$$\begin{cases} X'(t) = r \left(1 - \frac{X(t)}{K} \right) X(t) - a X(t) Y(t) - d_1 X(t) \\ Y'(t) = -\mu Y(t) + \gamma a X(t) Y(t) - d_2 Y(t) \end{cases} \quad (4.1)$$

e dunque il nuovo equilibrio asintoticamente stabile sarà

$$E^{**} = \left(X^* + \frac{d_2}{\gamma a}, Y^* - \frac{r d_2}{\gamma K a^2} - \frac{d_1}{a} \right) \quad (4.2)$$

Lo studio del ritratto in fase concorda quindi con le conseguenze sperimentate a seguito dell'uso di insetticidi, in quanto l'azione di essi sposta l'equilibrio stabile ad un numero di insetti nocivi maggiore e di coccinelle-predatrici minore. Per avere una conferma numerica dei risultati viene svolta una simulazione che rende evidente lo spostamento dell'equilibrio del sistema a seguito dell'uso del veleno.

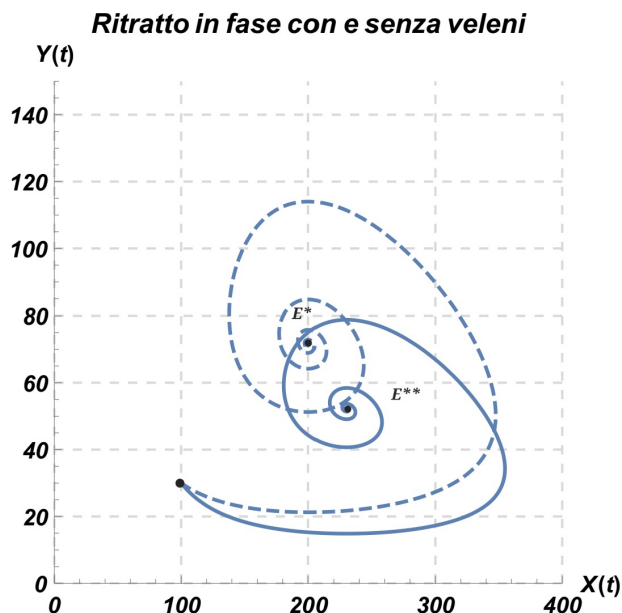


Figura 4.2: Ritratto in fase con (linea continua) e senza (linea tratteggiata) l'uso di veleni per un sistema (4.1). Come parametri sono stati usati $r=2$, $\mu=2$, $a=0.02$, $\gamma=0.5$, $K=700$, $d_1=0.3$, $d_2=0.3$. I dati iniziali sono $X(0) = 100$, $Y(0) = 30$. Le coordinate del vecchio equilibrio in questo caso sono $(200, 71)$, quelle del nuovo $(230, 52)$.

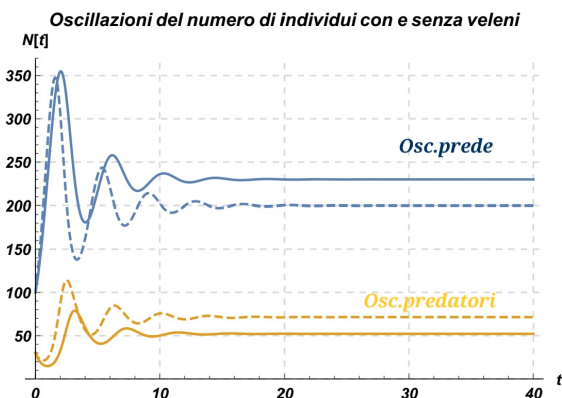


Figura 4.3: Oscillazioni del numero di individui con (linee continue) e senza (linee tratteggiate) veleni per un sistema (4.1). Si noti come i valori d'equilibrio siano diversi.

Una questione analoga in realtà fu proprio quella che spinse Volterra allo studio di sistemi preda-predatore. In particolare non si comprendeva perchè nel corso della *WWI* vi fosse stata una diminuzione nel numero di pesci preda e un aumento in quello dei predatori. Questo perchè la diminuzione della pesca aveva modificato il modello d'interazione con dei termini $+d_1$; $+d_2$ che, al contrario di quanto visto in questa sezione, spostano l'equilibrio a favore dei predatori.

Al giorno d'oggi tuttavia l'importanza di tali modelli e dei loro sviluppi non si limita alle questioni ecologiche, essi sono infatti applicati a moltissimi ambiti diversi.

Un esempio ne è lo studio della dinamica dello sviluppo delle malattie infettive, nella quale ci si sofferma sulle interazioni tra virus e popolazione ospitante.

In economia inoltre le evoluzioni di tali modelli sono usate per studiare la competizione tra le diverse marche (predatori) per accaparrarsi i clienti, che in tal modo diventano le "prede" necessarie alla loro sopravvivenza.

La potenza della tradizione modellistica inaugurata da Lotka e Volterra sta dunque proprio nella sua straordinaria adattabilità, che permette di comprendere e prevedere situazioni di tipo estremamente vario.

Appendici

.1 Insiemi limite nel piano e teorema di Poincaré Bendixson

Si riportano in seguito definizioni e teoremi riguardanti l'analisi dei ritratti in fase di sistemi bidimensionali, usati nella trattazione precedente.

Dato un sistema non lineare autonomo del tipo

$$\mathbf{x}' = \mathbf{F}(\mathbf{x}) \quad (3)$$

con \mathbf{x} vettore in R^2 , le informazioni sulla stabilità dei punti d'equilibrio risultano spesso insufficienti a caratterizzare il comportamento dinamico delle soluzioni.

A tal fine viene data la definizione di *insiemi limite*.

DEFINIZIONE: INSIEME LIMITE Data Γ traiettoria del sistema (3), si definisce *punto limite di Γ* il punto $\mathbf{p} \in \mathbf{R}^n$ t.c. esiste una successione $0 \leq t_1 < t_2 < \dots < t_k$ con $t_k \rightarrow +\infty$ quando $k \rightarrow +\infty$ t.c. $\lim_{k \rightarrow +\infty} \mathbf{x}(t_k) = \mathbf{p}$. L'insieme dei punti limite di una traiettoria si chiama *insieme limite* di Γ e si denota $\omega(\Gamma)$.

TEOREMA 1: Se la traiettoria Γ è limitata ed \mathbf{F} è continua allora l'insieme limite di Γ è non vuoto, compatto e la distanza della soluzione associata alla traiettoria dall'insieme limite tende a 0 per $t \rightarrow +\infty$.

Nel caso di sistemi planari e campi C_1 l'esistenza e la natura degli insieme limite sono totalmente determinate dai seguenti teoremi.

TEOREMA 2: TEOREMA DI POINCARÉ BENDIXSON: Dato un sistema del tipo (3) bidimensionale e autonomo, se l'orbita Γ è confinata allora $\omega(\Gamma)$ è un equilibrio, un'orbita periodica o un ciclo limite.

Da tale teorema derivano i seguenti:

TEOREMA 3: CRITERIO DI BENDIXSON DULAC: Dato un sistema del tipo (3) bidimensionale e autonomo con orbita Γ della soluzione confinata, se esiste una funzione $L(\mathbf{x})$ t.c. $L(\mathbf{x})\text{div}\mathbf{F}(\mathbf{x})$ sia ovunque non nulla in una regione aperta del piano, allora in essa non esistono orbite periodiche o cicli limite.

TEOREMA 4: Dato un sistema del tipo (3) bidimensionale e autonomo con orbita Γ della soluzione confinata allora la regione racchiusa da un'orbita periodica deve contenere almeno un equilibrio non di sella.

Bibliografia

- [1] Felix Albrecht et al. «The dynamics of two interacting populations». In: *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 46.3 (1974), pp. 658–670.
- [2] Kuo-Shung Cheng. «Uniqueness of a limit cycle for a predator-prey system». In: *SIAM Journal on Mathematical Analysis* 12.4 (1981), pp. 541–548.
- [3] Mimmo Iannelli e Andrea Pugliese. *An introduction to mathematical population dynamics: along the trail of volterra and lotka*. Vol. 79. Springer, 2015.
- [4] Aleksandr Kolmogorov. «Sulla teoria di Volterra della lotta per lesistenza». In: *Gi. Inst. Ital. Attuari* 7 (1936), pp. 74–80.
- [5] Michael L Rosenzweig e Robert H MacArthur. «Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions». In: *The American Naturalist* 97.895 (1963), pp. 209–223.
- [6] Vito Volterra. «Lecons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie (Paris: Gauthier-Villars, 1931)». In: *seq. Volterra148Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie1931* (1976), p. 148.
- [7] John A Vucetich, Rolf O Peterson e Sarah R Hoy. «Ecological Studies of Wolves on Isle Royale Annual Report 2020-2021». In: (2021).