

UNIVERSITÀ
DEGLI STUDI
DI PADOVA



DIPARTIMENTO DI INGEGNERIA DELL'INFORMAZIONE

CORSO DI LAUREA IN INGEGNERIA INFORMATICA

Introduzione alla dinamica delle popolazioni

Relatore

Prof. Sandro Zampieri

Laureanda

Giulia Selvestrel

Matricola: 2032582

ANNO ACCADEMICO 2023-2024

Data di laurea 24/09/2024

Abstract

La dinamica delle popolazioni rappresenta un campo fondamentale della biologia matematica e dell'ecologia e si interessa dei cambiamenti all'interno delle popolazioni in termini di densità e numero di individui.

Questa tesi si concentra sul modello preda-predatore proposto indipendentemente da Alfred James Lotka e Vito Volterra nella prima metà del ventesimo secolo. Si tratta di un modello relativamente semplice, composto da una coppia di equazioni differenziali, che consente di studiare l'evoluzione delle due popolazioni interagenti a partire da una certa conformazione iniziale.

Dopo una prima introduzione ai modelli a singola popolazione di Malthus e Verhulst, si considereranno varie casistiche del modello di Lotka Volterra: per primo il modello originale, poi arricchito modificando l'evoluzione della singola popolazione di prede. Si presenteranno inoltre altri due casi di studio interessanti, il "super predatore" (ovvero l'inserimento nell'ambiente di un nuovo individuo, che caccia sia prede che predatori) e il prelievamento costante di prede. Questi ultimi due casi sono interessanti poiché in molte situazioni l'uomo può essere considerato un super predatore nell'ecosistema (ad esempio nel caso della pesca, della caccia o degli insetticidi), oppure può intaccare solo la popolazione di prede, quindi l'analisi del modello può far riflettere sull'impatto dell'uomo in determinati ambienti.

I vari modelli proposti verranno inoltre accompagnati da grafici ottenuti tramite il software Matlab, in modo da poter visualizzare e analizzare l'evoluzione delle popolazioni nei vari casi.

Indice

1	Introduzione ai modelli a singola popolazione	1
1.1	Modello malthusiano	1
1.2	Modello logistico o di Verhulst	4
2	Interazione tra popolazioni: modello preda-predatore di Lotka Volterra	7
2.1	Predazione con accrescimento malthusiano delle prede	8
2.1.1	Equilibri e stabilità del sistema	8
2.1.2	Confronto con dati reali	16
2.2	Predazione con accrescimento logistico delle prede	18
2.2.1	Equilibri e stabilità del sistema	18
3	Variazioni al modello: super predatore e prelevamento costante di prede	25
3.1	Presenza di un super predatore	26
3.2	Prelevamento costante di prede	29
	Conclusioni	35
	Bibliografia	37

Capitolo 1

Introduzione ai modelli a singola popolazione

Prima di affrontare il modo in cui due popolazioni interagiscono tra loro, è importante introdurre brevemente cosa accade nel caso di singole popolazioni isolate.

Nel corso degli anni sono stati proposti vari modelli, ma in questa tesi ne verranno introdotti solo due: il modello malthusiano e il modello logistico.

1.1 Modello malthusiano

Il **modello malthusiano** prende il nome dal suo autore, Thomas Robert Malthus, che l'ha proposto nel 1798. Si tratta di un modello molto specifico, che si basa su un particolare insieme di ipotesi:

- la popolazione è omogenea, ovvero tutti gli individui sono tra loro identici;
- l'ambiente in cui la popolazione vive è provvisto di risorse illimitate (è detto quindi invariante), ovvero la quantità di risorse a disposizione di ciascun individuo è indipendente dalle dimensioni della popolazione;
- la popolazione è isolata, ovvero non si verificano eventi di immigrazione o emigrazione e il numero di individui è influenzato solo da nascite e morti (naturali).

Sotto queste particolari ipotesi, si dice che la popolazione soddisfa le condizioni di malthusianità. In condizioni di malthusianità, la popolazione assume uno sviluppo **esponenziale**.

Consideriamo una popolazione e indichiamo il numero di individui vivi ad un certo tempo t con $x(t)$.

Le variabili indipendenti da considerare sono due:

- t , il tempo, misurato a partire da un certo istante iniziale $t = 0$;
- h , l'età di ciascun individuo.

È importante distinguere le due variabili perché in ogni istante t possono coesistere individui di qualsiasi età h .

Indichiamo con $\mu(h)$ il **tasso di mortalità** della popolazione e con $\nu(h)$ il **tasso di natalità**. Notiamo che i tassi sono funzione di h ma non dipendono da t o da $x(t)$ (ovvero possono dipendere dall'età degli individui, ma non dal tempo o dalla quantità di individui presenti).

In questo caso, per semplicità, consideriamo tassi costanti (ovvero indipendenti anche dall'età degli individui):

$$\mu(h) = \mu = \text{const} \quad \nu(h) = \nu = \text{const} \quad \forall h$$

Vediamo ora di risolvere la semplice equazione differenziale che descrive l'andamento della popolazione in termini di numero di individui.

$$x(t + dt) = x(t) + \nu x(t)dt - \mu x(t)dt \tag{1.1}$$

dove, per come abbiamo definito ν e μ , $\nu x(t)dt$ e $\mu x(t)dt$ indicano rispettivamente il numero totale di individui nati e morti nell'intervallo di tempo di ampiezza dt .

$$\begin{aligned} x(t + dt) &= x(t) + \nu x(t)dt - \mu x(t)dt \\ \frac{x(t + dt) - x(t)}{dt} &= \nu x(t) - \mu x(t) \\ \frac{dx}{dt} &= (\nu - \mu)x = rx \end{aligned} \tag{1.2}$$

Nell'ultimo passaggio si è posto $\nu - \mu := r$, che è detto **tasso intrinseco di crescita**. Si tratta di un parametro molto importante perché descrive l'evoluzione della popolazione nel tempo.

La soluzione dell'equazione (1.2) è immediata:

$$x(t) = x(0)e^{rt} \tag{1.3}$$

Dalla formula è evidente il ruolo del parametro r :

- se $r > 0$ i nuovi nati superano i morti, dunque la popolazione cresce esponenzialmente, e maggiore è r tanto più questa crescita avviene velocemente;
- se $r < 0$ i morti sono più dei nuovi nati, dunque la popolazione decresce esponenzialmente, portando la popolazione all'estinzione, e maggiore è $|r|$ tanto più questa diminuzione avviene velocemente;
- infine, se $r = 0$ la popolazione rimane costante, uguale al valore iniziale $x(0)$.

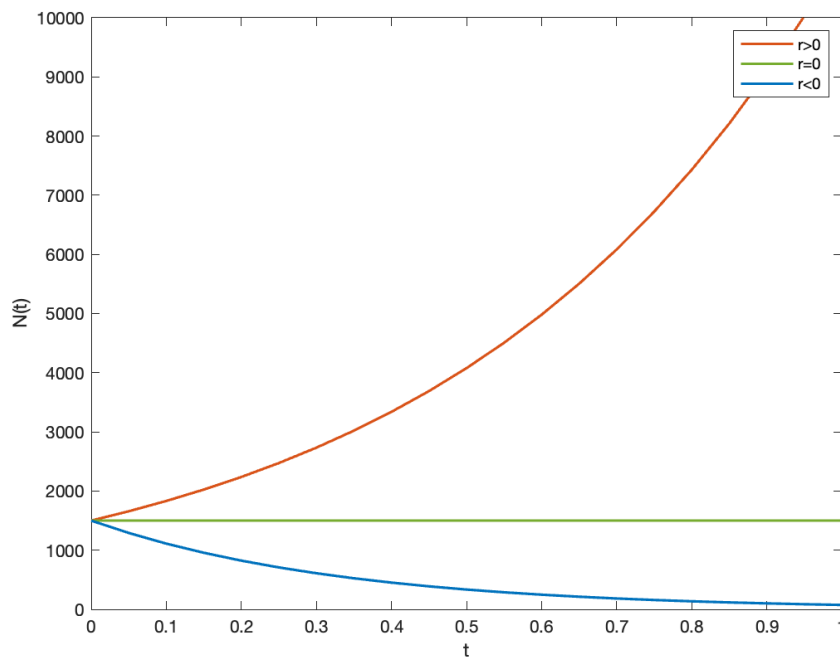


Figura 1.1: Crescita di popolazione in funzione di r .

I parametri utilizzati sono $r = 2$, $r = 0$ e $r = -3$, inoltre $x(0) = 500$

1.2 Modello logistico o di Verhulst

È evidente che il modello malthusiano è significativo solo in condizioni molto particolari (pochi individui rispetto alle risorse, così che esse risultino quasi illimitate), che ad esempio possono essere ricreate in laboratorio oppure si verificano agli inizi dello sviluppo di una popolazione. Dopo una certa quantità di individui, infatti, le ipotesi del modello malthusiano vengono a mancare e la crescita esponenziale non è più sostenibile.

Un fattore importante che non viene considerato dal modello malthusiano è quello dell'interazione tra gli individui della popolazione. Solitamente, l'influenza reciproca tra gli individui della popolazione è negativa, poiché entra in gioco la competizione per le risorse disponibili (l'ambiente non è più invariante): si parla di **competizione intraspecifica**.

Il modello che introduce questo fattore è detto **logistico**, introdotto da Pierre François Verhulst nel 1838.

Indichiamo ancora con $x(t)$ il numero totale di individui nell'ambiente e consideriamo tassi di nascita e di morte indipendenti dall'età ($\mu, \nu = \text{const}$).

Rispetto al modello malthusiano (1.2), il modello logistico aggiunge un termine, che influenza negativamente il numero di individui in funzione degli "incontri" tra essi (in quanto gli individui possono entrare in competizione per le risorse o danneggiarsi reciprocamente). Il numero di incontri è proporzionale al quadrato della popolazione x .

$$\frac{dx}{dt} = rx - \beta x^2 \quad (1.4)$$

Ricordiamo che r è il tasso intrinseco di crescita del modello malthusiano che descrive la dinamica della popolazione quando la competizione è trascurabile a causa del piccolo numero di individui x (se la popolazione è sufficientemente piccola, gli incontri avvengono raramente e non c'è competizione per le risorse, dunque si ricade nelle condizioni del modello malthusiano, infatti per x piccolo si ha $x^2 \ll x$ e il secondo termine diventa trascurabile). Il coefficiente β , invece, indica la quantità di incontri in funzione di x^2 e l'influenza di tali incontri sul numero di individui.

Dalla (1.4) si raccoglie rx , ottenendo

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{\beta}{r}x\right) = rx \left(1 - \frac{x}{r/\beta}\right) \\ \frac{dx}{dt} &= rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) = rx \left(\frac{K-x}{K}\right) \end{aligned} \quad (1.5)$$

dove $K = \frac{r}{\beta}$ è detta **capacità portante**, ovvero il valore a regime a cui la popolazione si stabilizzerà dopo un transitorio iniziale.

L'equazione differenziale trovata può essere risolta sia tramite il metodo della separazione delle variabili sia tramite il metodo di Bernoulli. In questo caso utilizziamo la separazione di variabili.

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(\frac{K-x}{K} \right)$$

$$\frac{K}{x(K-x)} dx = r dt \Rightarrow \left(\frac{1}{x} - \frac{1}{x-K} \right) dx = r dt$$

Dopo aver separato le variabili, si può integrare da ambo le parti.

$$\int \left(\frac{1}{x} - \frac{1}{x-K} \right) dx = \int r dt \Rightarrow \ln|x| - \ln|x-K| = rt + c$$

$$\ln \frac{x}{|x-K|} = rt + c \Rightarrow \frac{x}{|x-K|} = e^{rt+c} = \tilde{c}e^{rt}$$

dove $c \in \mathbb{R}$ e $\tilde{c} = e^c \in \mathbb{R}^+$ sono costanti. Il valore di \tilde{c} si trova ponendo $t = 0$:

$$\frac{x(t)}{|x(t)-K|} = \tilde{c}e^{rt} \Big|_{t=0} \Rightarrow \tilde{c} = \frac{x(0)}{|x(0)-K|}$$

$$\frac{x(t)}{|x(t)-K|} = \frac{x(0)}{|x(0)-K|} e^{rt}$$

$x(t)$ rimane sempre indefinitamente sopra oppure sotto il livello di K (se $x(0) > K$ allora $x(t) > K \forall t$, se invece $x(0) < K$ allora $x(t) < K \forall t$, come si può notare nel grafico alla pagina successiva, figura 1.2). Ciò implica che $x(t) - K$ e $x(0) - K$ avranno sempre lo stesso segno, e dunque i moduli possono essere eliminati.

Dopo aver eliminato il valore assoluto, tramite semplici manipolazioni algebriche, si può arrivare al risultato.

$$\frac{x(t)}{x(t)-K} = \frac{x(0)}{x(0)-K} e^{rt}$$

$$x(t) = \frac{x(0)K e^{rt}}{K + x(0)(e^{rt} - 1)} \tag{1.6}$$

Considerando r positivo (ovvero popolazioni che non si estinguono), possiamo calcolare il limite di $x(t)$ all'infinito per notare che, a differenza del modello malthusiano, in questo caso non vi è un'esplosione esponenziale della popolazione, irrealistica nella maggioranza dei casi.

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x(0)Ke^{rt}}{K + x(0)(e^{rt} - 1)} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{Kx(0)e^{rt}}{x(0)e^{rt} - x(0) + K}$$

dove possiamo eliminare le costanti $x(0)$ e K al denominatore, in quanto trascurabili rispetto all'infinito dato dall'esponenziale $x(0)e^{rt}$. Fatta questa eliminazione, si potrà semplificare ottenendo direttamente il risultato.

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{Kx(0)e^{rt}}{x(0)e^{rt} - x(0) + K} \approx \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{Kx(0)e^{rt}}{x(0)e^{rt}} = K$$

Si ha quindi che $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = K$, dunque come preannunciato la popolazione tende a stabilizzarsi al valore portante K per qualsiasi valore iniziale $x(0) > 0$.

Nella figura seguente sono riportati vari andamenti di $x(t)$ in funzione di diversi valori di $x(0)$.

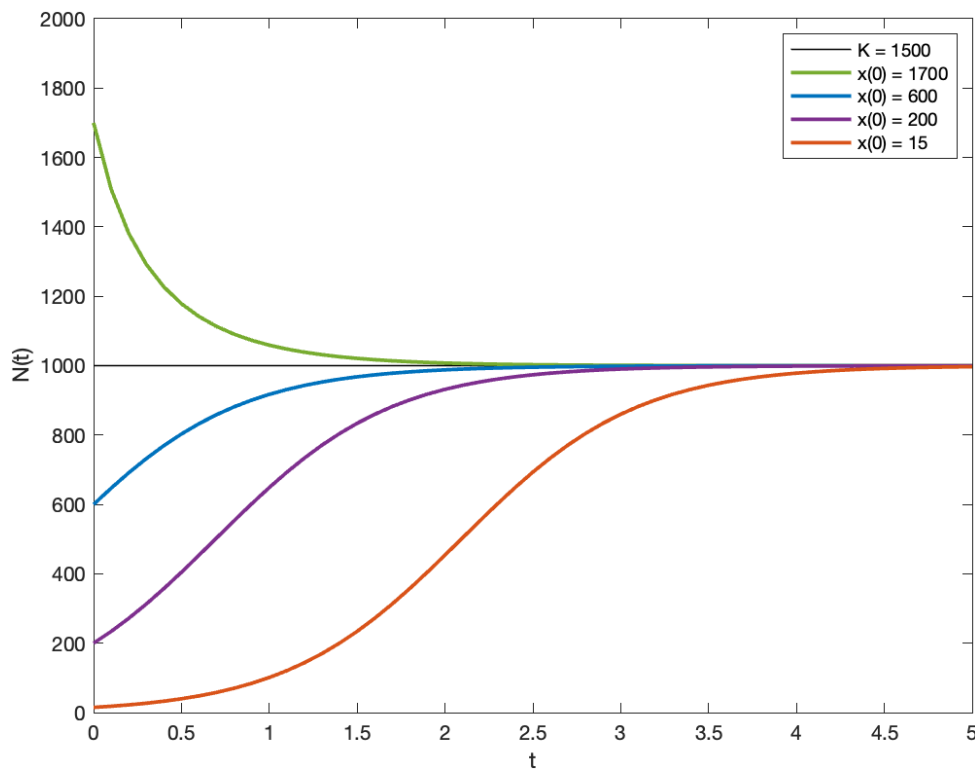


Figura 1.2: Evoluzioni della popolazione a partire da diversi valori iniziali. Il tasso intrinseco di crescita utilizzato è sempre lo stesso, $r = 2$

I due modelli a singola popolazione analizzati in questo capitolo verranno utilizzati nei seguenti come punto di partenza per le popolazioni considerate.

Capitolo 2

Interazione tra popolazioni: modello preda-predatore di Lotka Volterra

Dopo aver introdotto le possibili dinamiche di singole popolazioni, possiamo ora considerare cosa accade nel caso di due popolazioni interagenti. Due popolazioni conviventi nello stesso ecosistema possono interagire in varie modalità, sia positive (per esempio una relazione di simbiosi) che negative (come per esempio relazioni del tipo ospite-parassita o parassitoide, spazzini...). In questo caso, considereremo un'interazione del tipo **preda-predatore**.

In questo capitolo approfondiremo il **modello di Lotka Volterra**, un sistema a due equazioni differenziali non lineari del primo ordine, che è fondamentale nello studio della dinamica preda-predatore. Questo modello venne proposto indipendentemente dai due matematici da cui prende il nome: lo statunitense Alfred James Lotka, che pubblica il suo lavoro nel 1925 mentre lavora alla Johns Hopkins University di Baltimore, e l'italiano Vito Volterra, il quale, l'anno successivo, pubblica il suo studio eseguito sui dati del mercato del pesce di Trieste fornitigli dal genero Umberto D'Ancona.

In primo luogo esamineremo il modello originale, che prevede che le singole popolazioni abbiano dinamica malthusiana, per poi modificarlo considerando accrescimento logistico delle prede e analizzare le differenze tra i risultati trovati.

2.1 Predazione con accrescimento malthusiano delle prede

Il modello di Lotka Volterra studia lo sviluppo di un ecosistema sotto le seguenti ipotesi:

- le uniche specie presenti nell'ambiente sono le prede (la cui quantità di individui è indicata con $x(t)$) e i predatori (la cui quantità di individui è indicata con $y(t)$);
- le due popolazioni, se isolate, evolvono secondo una dinamica malthusiana. Le risorse necessarie alla sopravvivenza delle prede provengono dall'ambiente, che è invariante, e dunque il tasso intrinseco di crescita delle prede sarà positivo. I predatori invece possono cibarsi solo delle prede e, in assenza di esse, saranno destinati all'estinzione. Dunque il loro tasso intrinseco di crescita sarà negativo

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= \alpha x(t), & \alpha > 0 \\ \dot{y}(t) &= -\gamma y(t), & \gamma > 0\end{aligned}$$

- quando prede e predatori entrano in contatto, la probabilità di incontro tra le due specie sarà proporzionale al prodotto delle relative quantità $x(t)y(t)$. Una porzione degli incontri risulterà nella morte di una preda, perciò la popolazione di prede andrà diminuita di una quantità $\beta x(t)y(t)$, dove β è definito **tasso di attacco**. Potendosi cibare, i predatori potranno riprodursi. Dunque la quantità di predatori aumenterà di un certo $\delta x(t)y(t)$, dove δ è detto **tasso di conversione**.

Fatte queste considerazioni, possiamo scrivere le due equazioni differenziali del modello:

$$\begin{cases} \dot{x}(t) &= \alpha x(t) - \beta x(t)y(t), & \alpha, \beta > 0 \\ \dot{y}(t) &= -\gamma y(t) + \delta x(t)y(t), & \gamma, \delta > 0 \end{cases} \quad (2.1)$$

2.1.1 Equilibri e stabilità del sistema

Gli stati di equilibrio del sistema corrispondono ai valori di $x(t)$ e $y(t)$ che annullano le derivate ($\dot{x}(t) = \dot{y}(t) = 0$), ovvero l'intersezione tra le isocline a tangente orizzontale e quelle a tangente verticale. Si trovano quindi i valori di \bar{x} e \bar{y} :

$$\begin{cases} 0 &= \alpha \bar{x} - \beta \bar{x} \bar{y} = \bar{x}(\alpha - \beta \bar{y}) \\ 0 &= -\gamma \bar{y} + \delta \bar{x} \bar{y} = \bar{y}(-\gamma + \delta \bar{x}) \end{cases}$$

Risolvendo il sistema, si ottengono due coppie di valori (x, y) che corrispondono ai due equilibri.

$$E_0 = (0,0) \quad e \quad \hat{E} = (\hat{x}, \hat{y}) = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \right)$$

Dopo aver trovato gli equilibri, bisogna studiarne la stabilità. Per farlo, è possibile utilizzare il metodo della linearizzazione e dello studio della matrice Jacobiana, in modo da esaminare il comportamento locale del sistema nelle vicinanze del punto di interesse.

La stabilità dei punti di equilibrio dipende dagli autovalori della matrice Jacobiana J , in particolare:

- se tutti gli autovalori λ_i hanno parte reale negativa, allora il punto di equilibrio è **asintoticamente stabile** (ovvero valori vicini al punto di equilibrio convergeranno ad esso);
- se almeno uno degli autovalori λ_i ha parte reale positiva, allora il punto corrisponde ad un equilibrio **instabile** (ovvero valori vicini al punto di equilibrio si allontaneranno da esso);
- se almeno uno degli autovalori λ_i ha parte reale nulla (mentre gli altri hanno parte reale negativa), allora l'equilibrio viene detto **neutro** o **marginale** (per determinarne la stabilità esatta sono necessarie ulteriori analisi).

La Jacobiana del sistema può essere calcolata in questo modo:

$$J = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \right] = \begin{bmatrix} \frac{\partial}{\partial x}(x(\alpha - \beta y)) & \frac{\partial}{\partial y}(x(\alpha - \beta y)) \\ \frac{\partial}{\partial x}(y(\delta x - \gamma)) & \frac{\partial}{\partial y}(y(\delta x - \gamma)) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & \delta x - \gamma \end{bmatrix}$$

Successivamente si inseriscono i valori di (x, y) dei punti di equilibrio all'interno della Jacobiana. Consideriamo per primo l'equilibrio nell'origine.

$$J_0 = J|_{(x,y)=(0,0)} = \begin{bmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{bmatrix}$$

Essendo una matrice diagonale, gli autovalori corrispondono agli elementi presenti sulla diagonale principale della matrice stessa, in questo caso $\lambda_1 = \alpha$ e $\lambda_2 = -\gamma$. Dato che $\alpha, \gamma > 0$, $\lambda_1 > 0$ e quindi si ricade nel secondo caso, ovvero l'origine è un punto di equilibrio instabile. In particolare, avendo $\lambda_1 > 0$ e $\lambda_2 < 0$, si tratta di un punto di sella.

È interessante notare che, essendo l'origine un equilibrio instabile, le traiettorie tendono ad allontanarsi da essa, e dunque anche per valori iniziali piccoli non vi è comunque l'estinzione delle due specie.

Consideriamo ora il secondo punto di equilibrio, \hat{E} . Sostituendo (\hat{x}, \hat{y}) in J si ottiene la seguente matrice:

$$J_* = J|_{(x,y)=(\hat{x},\hat{y})} = \begin{bmatrix} 0 & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta} & 0 \end{bmatrix}$$

In questo caso per trovare gli autovalori è necessario svolgere il calcolo $\det(J_* - \lambda I) = 0$.

$$\det(J_* - \lambda I) = \det \begin{bmatrix} -\lambda & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta} & -\lambda \end{bmatrix} = \lambda^2 + \alpha\gamma = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\alpha\gamma}$$

Gli autovalori trovati sono puramente immaginari (hanno parte reale nulla) e dunque sono necessarie ulteriori analisi per determinare la stabilità.

Si utilizza quindi un ulteriore criterio, detto di Lyapunov, che permette di stabilire la stabilità dell'equilibrio \hat{E} .

Il criterio di Lyapunov è uno strumento fondamentale per l'analisi della stabilità dei sistemi dinamici lineari e non lineari. Questo criterio consente di determinare se un sistema è stabile, instabile o asintoticamente stabile attorno ad un determinato punto di equilibrio \tilde{x} senza dover risolvere esplicitamente le equazioni differenziali che descrivono il sistema.

Il criterio di Lyapunov si basa sull'esistenza di una funzione scalare $V(x, y)$, chiamata funzione di Lyapunov, che ha la seguente proprietà: la funzione $V(x, y)$ deve essere positiva definita attorno all'equilibrio, ovvero

$$V(x, y) > 0 \quad \forall (x, y) \neq (\tilde{x}, \tilde{y}), \quad V(\tilde{x}, \tilde{y}) = 0$$

Data $V(x, y)$ così definita, si determina $\dot{V}(x, y)$ nel seguente modo. Sia $v(t) := V(x(t), y(t))$, dove $x(t)$ e $y(t)$ risolvono l'equazione differenziale, allora:

$$\frac{dv}{dt} = \frac{\partial V}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial V}{\partial y} \frac{dy}{dt}$$

Sostituendo le derivate temporali $\dot{x}(t)$ e $\dot{y}(t)$ dalle equazioni differenziali, si ottiene la definizione di $\dot{V}(x, y)$.

$$\dot{V}(x, y) := \frac{\partial V}{\partial x} x(\alpha - \beta y) + \frac{\partial V}{\partial y} y(-\gamma + \delta x)$$

In questo modo, notiamo che scompare la dipendenza dal tempo e rimane solo la dipendenza da x, y .

Si ha che $v(t)$ rappresenta il "livello" della funzione attorno all'equilibrio, e dunque la sua derivata ci dice se tale funzione è crescente (si allontana dall'equilibrio) o decrescente (converge all'equilibrio), o anche costante (evolve periodicamente attorno all'equilibrio, senza raggiungerlo o allontanarsi indefinitamente da esso).

Il criterio di Lyapunov per la stabilità si basa su $\dot{V}(x, y)$ sopra descritta e distingue tre casi:

- se $\dot{V}(x, y) < 0$ per ogni $(x, y) \neq (\tilde{x}, \tilde{y})$, allora il punto di equilibrio (\tilde{x}, \tilde{y}) è **asintoticamente stabile** (ovvero le traiettorie convergono ad esso);
- se $\dot{V}(x, y) > 0$ per qualche $(x, y) \neq (\tilde{x}, \tilde{y})$, allora il punto di equilibrio \tilde{x} è **instabile** (ovvero le traiettorie si allontanano da esso);
- se $\dot{V}(x, y) \leq 0$ per ogni x, y , allora il punto di equilibrio (\tilde{x}, \tilde{y}) è **stabile** (nel senso di Lyapunov). Ciò significa che, per ogni piccolo disturbo iniziale attorno a (\tilde{x}, \tilde{y}) , la funzione rimane entro una piccola distanza da (\tilde{x}, \tilde{y}) per ogni $t > 0$. In particolare, se $\dot{V}(x, y) = 0 \forall (x, y)$, il punto di equilibrio (\tilde{x}, \tilde{y}) potrebbe essere un centro, ovvero un punto attorno al quale le traiettorie sono curve chiuse.

Non esiste una metodologia standard per trovare la funzione di Lyapunov e spesso si tratta di un processo ostico. In questo caso, seguiamo la procedura proposta in [1].

Ricordiamo le equazioni del sistema (omettendo per semplicità la dipendenza dal tempo):

$$\begin{cases} \dot{x} &= x(\alpha - \beta y) \\ \dot{y} &= y(-\gamma + \delta x) \end{cases}$$

Per prima cosa, è necessario dividere le due equazioni (in particolare dividiamo la seconda per la prima).

$$\frac{\dot{y}}{\dot{x}} = \frac{y(-\gamma + \delta x)}{x(\alpha - \beta y)}$$

Successivamente separiamo le variabili.

$$\begin{aligned} \frac{\dot{y}}{y}(\alpha - \beta y) &= \frac{\dot{x}}{x}(-\gamma + \delta x) \\ -\alpha \frac{\dot{y}}{y} + \beta \dot{y} - \gamma \frac{\dot{x}}{x} + \delta \dot{x} &= 0 \\ \beta \left[-\frac{\alpha \dot{y}}{\beta y} + \dot{y} \right] + \delta \left[-\frac{\gamma \dot{x}}{\delta x} + \dot{x} \right] &= 0 \end{aligned}$$

A questo punto, si integra da entrambe le parti. Ricordando che $\int \dot{z} = z + const$ e $\int \frac{\dot{z}}{z} = \ln(z) + const$, otteniamo:

$$\beta \left[-\frac{\alpha}{\beta} \ln(y) + y \right] + \delta \left[-\frac{\gamma}{\delta} \ln(x) + x \right] = const$$

$$\beta[y - \hat{y} \ln(y)] + \delta[x - \hat{x} \ln(x)] = const$$

Dove abbiamo sostituito $\hat{x} = \frac{\gamma}{\delta}$ e $\hat{y} = \frac{\alpha}{\beta}$.

La funzione così determinata è una **costante del moto**, ovvero mantiene un valore costante lungo ciascuna traiettoria del moto.

$$W(x, y) := \beta[y - \hat{y} \ln(y)] + \delta[x - \hat{x} \ln(x)]$$

Data $W(x, y)$, possiamo definire la funzione di Lyapunov $V(x, y)$ in questo modo:

$$V(x, y) := W(x, y) - W(\hat{x}, \hat{y})$$

$$V(x, y) = \beta[y - \hat{y} \ln(y)] + \delta[x - \hat{x} \ln(x)] - (\beta[\hat{y} - \hat{y} \ln(\hat{y})] + \delta[\hat{x} - \hat{x} \ln(\hat{x})])$$

Raccogliendo $\beta\hat{y}$ dalla parte dipendente da y e $\delta\hat{x}$ dalla parte dipendente da x , si può riscrivere $V(x)$ in questa forma:

$$V(x, y) = \beta\hat{y} \left[\frac{y}{\hat{y}} - 1 - \ln \left(\frac{y}{\hat{y}} \right) \right] + \delta\hat{x} \left[\frac{x}{\hat{x}} - 1 - \ln \left(\frac{x}{\hat{x}} \right) \right] \quad (2.2)$$

La funzione di Lyapunov così determinata è nulla in \hat{E} e definita positiva nel suo intorno. Ciò si deduce dal fatto che la funzione $x - 1 - \ln(x)$ si annulla in $x = 1$ ed è strettamente positiva per $x \in]0, +\infty[\setminus \{1\}$.

Essendo $V(x, y)$ una funzione costante lungo le traiettorie del sistema, la sua derivata $\dot{V}(x, y)$ è identicamente nulla. Ci troviamo quindi nel terzo caso di stabilità esaminato precedentemente nel criterio di Lyapunov, ovvero un'equilibrio stabile ma non asintoticamente. Questo punto di equilibrio è detto **centro**.

Il movimento si svolge su una linea di livello di $V(x, y)$, ossia lungo una traiettoria chiusa che dipende dalle condizioni iniziali $(x(0), y(0))$. Ciò significa che l'evoluzione reciproca di prede e predatori è **periodica** e mantiene sempre una forma simile, ma a seconda delle popolazioni iniziali si evolve più o meno vicino all'equilibrio.

Nelle figure 2.2 e 2.3 (alla pagina successiva) possiamo notare la similitudine tra le curve di livello di $V(x, y)$ e gli effettivi sviluppi delle popolazioni, ottenuti tramite una simulazione Matlab con cui è stato possibile risolvere l'equazione differenziale del sistema.

Tramite la stessa simulazione, è stato anche possibile visualizzare l'evoluzione temporale delle due popolazioni, in cui si può notare la natura periodica degli andamenti.

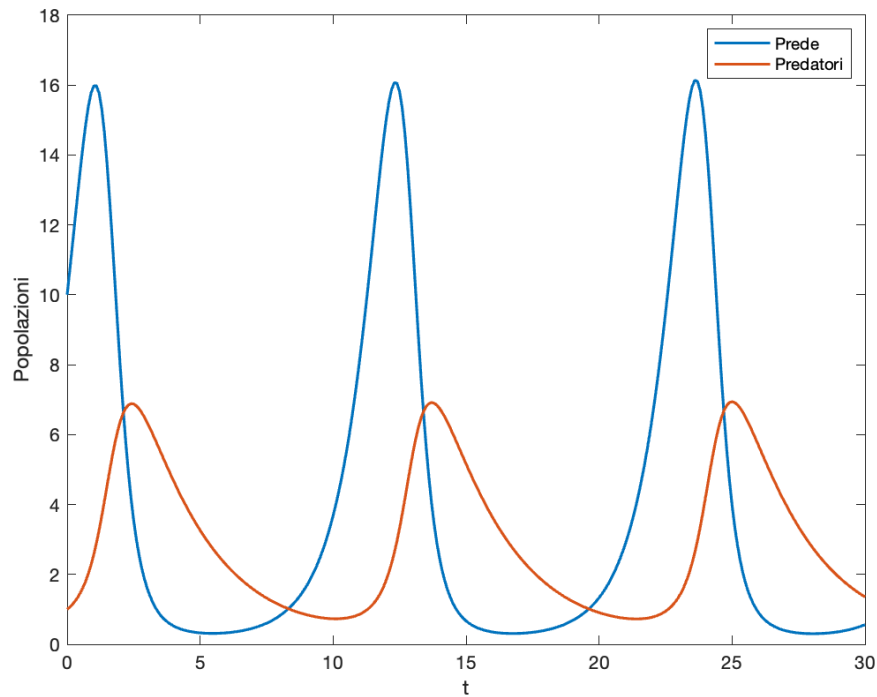


Figura 2.1: Evoluzione delle popolazioni di prede e predatori nel tempo.

Il grafico è creato tramite i parametri $\alpha = 1.1, \beta = 0.4, \gamma = 0.4, \delta = 0.1$, inoltre le condizioni iniziali sono $(x, y) = (10, 1)$.

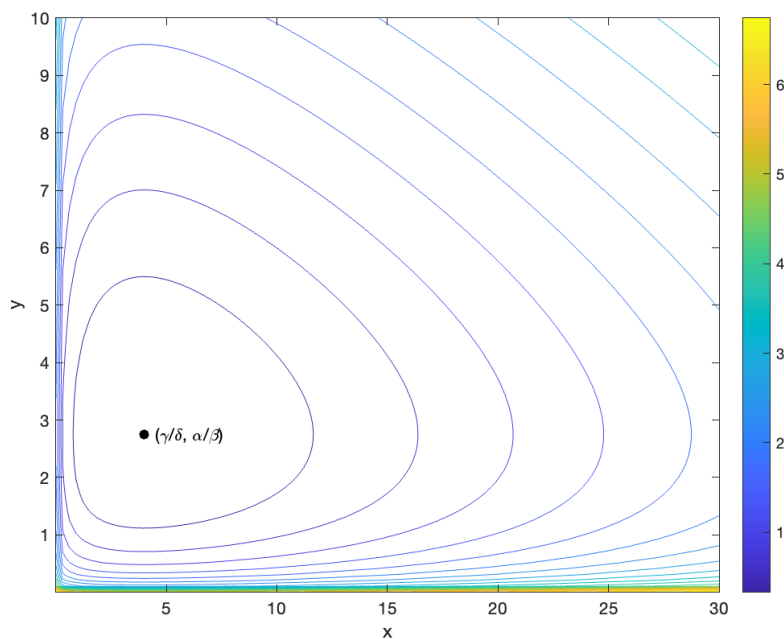


Figura 2.2: Curve di livello della funzione di Lyapunov $V(x, y)$.
 Il grafico è creato tramite i parametri $\alpha = 1.1, \beta = 0.4, \gamma = 0.4, \delta = 0.1$.

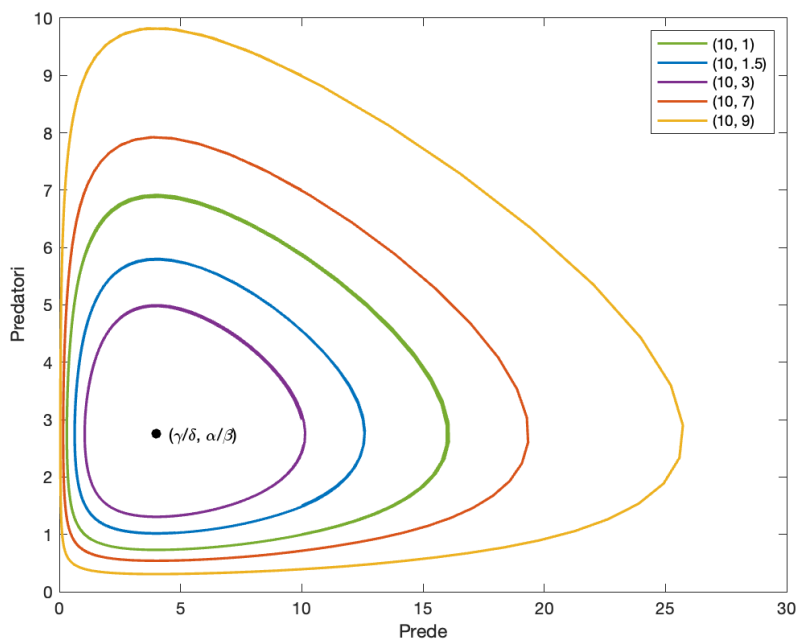


Figura 2.3: Evoluzione reciproca delle popolazioni di prede e predatori nel tempo al variare delle diverse condizioni iniziali $(x(0), y(0))$ (indicate nella legenda).
 Il grafico è creato tramite i parametri $\alpha = 1.1, \beta = 0.4, \gamma = 0.4, \delta = 0.1$.

Intuitivamente, questa evoluzione ha senso. Infatti, in presenza di pochi predatori le prede possono aumentare velocemente (la dinamica malthusiana prevale), ma in questo modo i predatori incontrano più spesso le prede e possono cibarsi più facilmente, venendo incentivati a riprodursi. All'aumento dei predatori, le prede muoiono più spesso e la popolazione diminuisce, facendo venire a mancare il sostentamento ai predatori, e così via, cominciando nuovamente il ciclo.

Fatte queste considerazioni, è possibile enunciare la prima delle tre leggi legate al modello, definite da Volterra stesso nella sua pubblicazione.

Legge del ciclo periodico

Le fluttuazioni delle due specie sono periodiche.

La seconda legge riguarda i valori medi delle due popolazioni. Osservando i grafici 2.2 e 2.3, possiamo notare che le traiettorie sono quasi-simmetriche rispetto al punto di equilibrio $\hat{E} = (\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta})$. Questo intuitivamente significa che, a prescindere dal valore iniziale, il valore medio delle curve coincide con tale equilibrio.

Legge di conservazione delle medie

I valori medi delle quantità delle due specie non dipendono dalle condizioni iniziali e coincidono con il punto di equilibrio \hat{E} .

La dimostrazione rigorosa di questa legge si può ottenere calcolando i valori medi rispettivamente di $x(t)$ e $y(t)$, ottenendo i valori del punto di equilibrio.

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt &= \hat{x} = \frac{\gamma}{\delta} \\ \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt &= \hat{y} = \frac{\alpha}{\beta} \end{aligned}$$

In questo caso, i calcoli espliciti vengono omessi per semplicità.

La terza legge verrà enunciata nel capitolo 3, in seguito allo studio del caso del super predatore.

2.1.2 Confronto con dati reali

Avendo illustrato il modello teorico, è interessante confrontarlo con dati reali raccolti nel corso degli anni.

Citiamo due principali studi, svolti entrambi nel continente nordamericano.

Il primo studio riguarda l'interazione tra la lince canadese e la sua preda principale, la lepre scarpa da neve, principalmente in Canada e Alaska. Lo studio è stato svolto sulla base dei dati raccolti dalla Compagnia della Baia di Hudson (Hudson Bay Company, HBC), una compagnia commerciale canadese che ha monitorato il mercato di pellicce nel corso di quasi un secolo (dalla metà dell'800 alla metà del '900).

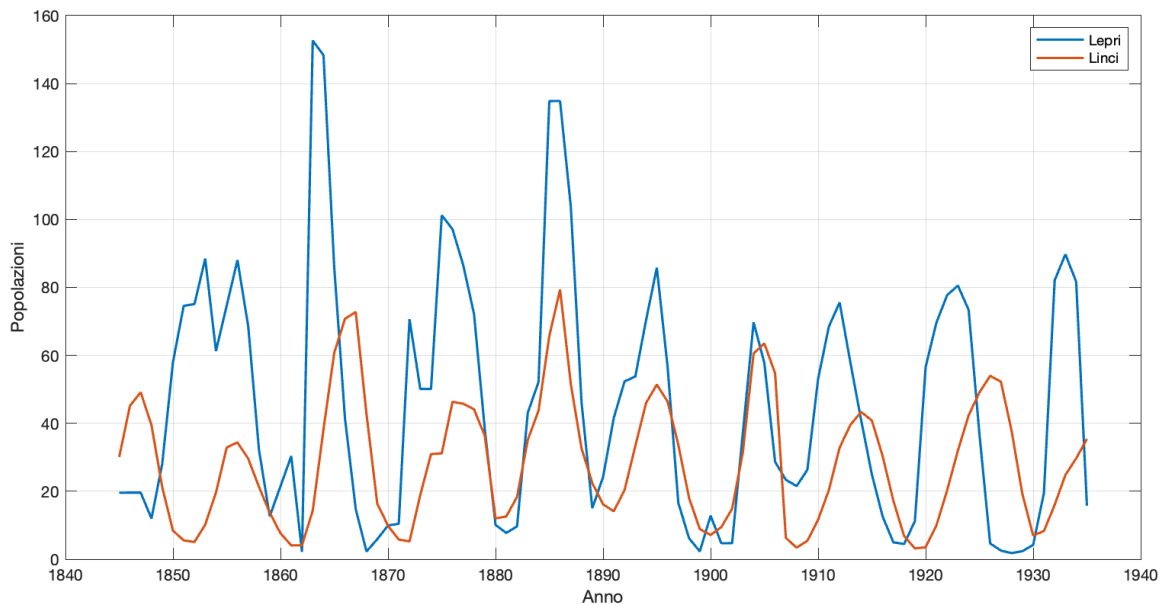


Figura 2.4: Evoluzione delle popolazioni di linci e lepri in Nord America (HBC)

Il più longevo e importante studio sull'interazione preda-predatore è però quello svolto su alci e lupi che abitano l'Isle Royale, una piccola isola situata nel Lago Superiore, nello stato del Michigan (USA). In questo contesto, l'unica preda del lupo è l'alce, e l'unico predatore degli alce è il lupo. Inoltre, le interferenze sono ridotte al minimo in quanto l'accesso all'isola è molto controllato (possono accedervi i biologi e il turismo è ridotto). Possiamo dunque considerare valide le ipotesi del modello Lotka Volterra.

La raccolta di dati è iniziata nel 1958 e continua tutt'ora con report annuali molto accurati.

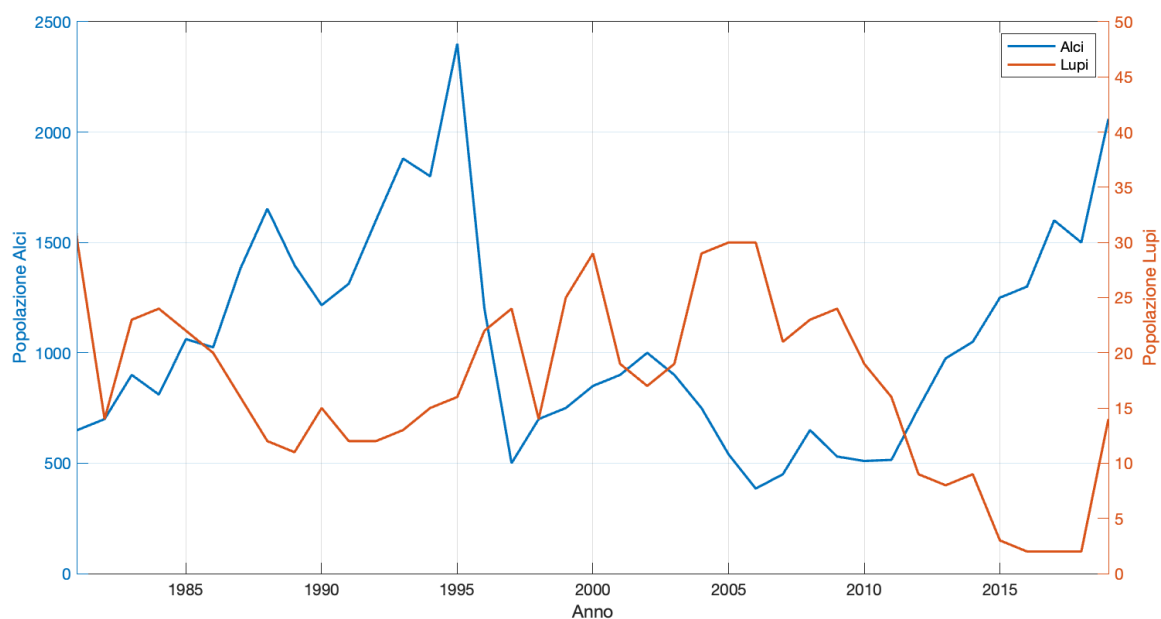


Figura 2.5: Evoluzione delle popolazioni di lupi e alci sull'Isle Royale

Entrambi i grafici (prodotti tramite Matlab sulla base dei dati raccolti nei due studi) mostrano un andamento periodico delle quantità di prede e predatori, con periodo simile e uno sfasamento tra i picchi delle due curve. Si può dunque notare la similitudine tra l'andamento qualitativo dei dati reali e il grafico prodotto a partire dal modello matematico, che mostra la rilevanza di tale modello.

2.2 Predazione con accrescimento logistico delle prede

Dopo aver studiato il modello di Lotka Volterra, possiamo arricchirlo considerando un accrescimento logistico anziché malthusiano delle prede, in questo modo eliminiamo l'esplosione esponenziale, irrealistica nella maggior parte delle condizioni. La dinamica delle prede in assenza di predatori diventa quindi:

$$\dot{x}(t) = \alpha x(t) - \frac{\alpha}{K} x^2(t) = \alpha \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) x(t)$$

Notiamo che non è necessario fare alcuna modifica alla dinamica dei predatori, in quanto le loro risorse alimentari sono costituite dalle prede e non dall'ambiente, e dunque sono già considerate limitate.

L'interazione tra prede e predatori rimane la medesima, producendo così il seguente modello:

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = \alpha \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right) x(t) - \beta x(t)y(t), & \alpha, \beta > 0 \\ \dot{y}(t) = -\gamma y(t) + \delta x(t)y(t), & \gamma, \delta > 0 \end{cases} \quad (2.3)$$

2.2.1 Equilibri e stabilità del sistema

Anche in questo caso, per trovare i punti di equilibrio poniamo $\dot{x}(t) = \dot{y}(t) = 0$ e risolviamo per x, y .

$$\begin{cases} 0 = x \left[\alpha \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \beta y \right] \\ 0 = y [-\gamma + \delta x] \end{cases}$$

Dalla seconda equazione si ricavano $y = 0$ e $x = \frac{\gamma}{\delta}$, che vanno sostituite nella prima per trovare gli equilibri del sistema.

$$\begin{aligned} y = 0 &\Rightarrow x = 0 \vee x = K \\ x = \frac{\gamma}{\delta} &\Rightarrow y = \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{K\delta}\right) \end{aligned}$$

Bisogna però prestare attenzione al fatto che x e y indicano quantità di individui di popolazioni, e pertanto hanno senso solo se positive.

Di conseguenza, bisogna distinguere due casi:

- **caso 1:** se $K > \frac{\gamma}{\delta}$, si hanno **tre** punti di equilibrio

$$E_0 = (0,0)$$

$$E_K = (K,0)$$

$$E_1 = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{K\delta} \right) \right)$$

- **caso 2:** se $K < \frac{\gamma}{\delta}$, si hanno **due** punti di equilibrio, in quanto il terzo perde di significato

$$E_0 = (0,0)$$

$$E_K = (K,0)$$

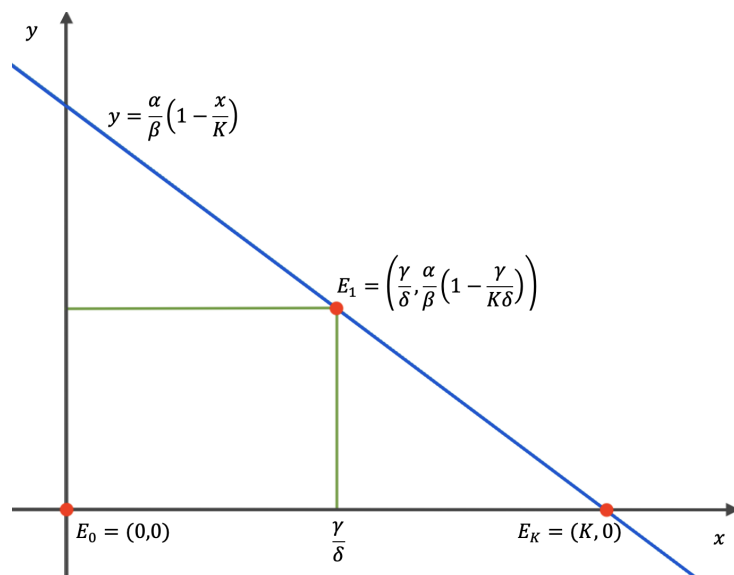


Figura 2.6: Posizione degli equilibri nel piano x, y .

Si nota che, se $K < \frac{\gamma}{\delta}$, cioè se $x = \frac{\gamma}{\delta}$ supera il punto di intersezione con l'asse x (ovvero K), il corrispondente valore di y diventa negativo e quindi l'equilibrio E_1 perde di significato.

Per studiare la stabilità degli equilibri, utilizziamo nuovamente il metodo della matrice Jacobiana. La matrice Jacobiana del sistema è la seguente:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_j} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\partial}{\partial x} \left(x \left[\alpha \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \beta y \right] \right) & \frac{\partial}{\partial y} \left(x \left[\alpha \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \beta y \right] \right) \\ \frac{\partial}{\partial x} (y(\delta x - \gamma)) & \frac{\partial}{\partial y} (y(\delta x - \gamma)) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha - 2\alpha \frac{x}{K} - \beta y & -\beta x \\ \delta y & \delta x - \gamma \end{bmatrix}$$

Per prima cosa, consideriamo E_0 e valutiamo quindi la matrice Jacobiana nell'origine:

$$J_0 = \begin{bmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{bmatrix}$$

Essendo la matrice diagonale, gli autovalori corrispondono agli elementi presenti sulla diagonale principale. Dati $\alpha, \gamma > 0$, J_0 presenta un autovalore positivo (α) e dunque il punto di equilibrio E_0 è **instabile** in entrambi i casi.

Consideriamo ora la matrice Jacobiana per $E_K = (K, 0)$:

$$J_K = \begin{bmatrix} \alpha - 2\alpha & -\beta K \\ 0 & \delta K - \gamma \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\alpha & -\beta K \\ 0 & \gamma(-1 + \frac{\delta}{\gamma}K) \end{bmatrix}$$

Essendo una matrice triangolare superiore, anche in questo caso gli autovalori coincidono con gli elementi della diagonale principale. Il primo autovalore, $-\alpha$, è sempre negativo, mentre il secondo dipende dal caso:

- se $\frac{\delta}{\gamma}K > 1 \Rightarrow K > \frac{\gamma}{\delta}$ (caso 1) allora l'autovalore è positivo e dunque l'equilibrio è **instabile**;
- se $\frac{\delta}{\gamma}K < 1 \Rightarrow K < \frac{\gamma}{\delta}$ (caso 2) allora l'autovalore è negativo e l'equilibrio è **asintoticamente stabile**.

Per $K > \frac{\gamma}{\delta}$, consideriamo infine la matrice Jacobiana per il terzo punto di equilibrio, E_1 :

$$J_1 = \begin{bmatrix} \alpha - 2\frac{\alpha\gamma}{K\delta} - \alpha(1 - \frac{\gamma}{K\delta}) & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta}(1 - \frac{\gamma}{K\delta}) & \delta\frac{\gamma}{\delta} - \gamma \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -\frac{\alpha\gamma}{K\delta} & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta}(1 - \frac{\gamma}{K\delta}) & 0 \end{bmatrix}$$

In questo caso, per trovare gli autovalori, è necessario trovare il polinomio caratteristico, ovvero $\Delta_{J_1}(\lambda) = \det(J_1 - \lambda I)$:

$$\begin{aligned} \Delta_{J_1}(\lambda) &= \det(J_1 - \lambda I) = \begin{vmatrix} -\frac{\alpha\gamma}{K\delta} - \lambda & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta}(1 - \frac{\gamma}{K\delta}) & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda \left(\lambda + \frac{\alpha\gamma}{K\delta} \right) + \frac{\beta\gamma}{\delta} \left(\frac{\alpha\delta}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{K\delta} \right) \right) \\ &= \lambda^2 + \frac{\alpha\gamma}{K\delta} \lambda + \alpha\gamma \left(1 - \frac{\gamma}{K\delta} \right) \end{aligned}$$

Dati $\alpha, \beta, \gamma, \delta, K > 0$ si ha chiaramente $\frac{\alpha\gamma}{K\delta} > 0$ e inoltre per $K > \frac{\gamma}{\delta}$ (caso 1) si ha anche $1 - \frac{\gamma}{K\delta} > 0$. Essendo i coefficienti tutti positivi, grazie alla regola di Cartesio si deduce che tutte le soluzioni hanno parte reale negativa, e dunque l'equilibrio è **asintoticamente stabile**.

Per capire meglio il comportamento attorno all'equilibrio (che sappiamo già essere asintoticamente stabile, ovvero valori vicini convergono ad esso), possiamo verificare le condizioni per cui gli autovalori sono puramente reali e quelle per cui gli autovalori sono complessi. Infatti, il comportamento nei due casi è diverso. Considerando per entrambi i casi la parte reale negativa (per la condizione di stabilità) si ha che:

- se gli autovalori sono reali ($r < 0$), il punto di equilibrio è un **nodo**, ovvero le traiettorie convergono direttamente all'equilibrio senza oscillazioni;
- se gli autovalori sono complessi coniugati (del tipo $\sigma \pm j\omega, \sigma < 0$), il punto di equilibrio è un **fuoco**, ovvero le traiettorie spiralizzano verso l'equilibrio.

Calcolando il discriminante del polinomio caratteristico, si trova:

$$\Delta = \left(\frac{\alpha\gamma}{K\delta}\right)^2 - 4\alpha\gamma\left(1 - \frac{\gamma}{K\delta}\right) = \alpha\gamma\left(\frac{\alpha\gamma}{K^2\delta^2} - 4 + 4\frac{\gamma}{K\delta}\right)$$

che, essendo $\alpha\gamma > 0$, è negativo per:

$$\begin{aligned} \frac{\alpha\gamma}{K^2\delta^2} - 4 + 4\frac{\gamma}{K\delta} < 0 &\Rightarrow \frac{\alpha\gamma}{(K\delta)^2} + \frac{4\gamma}{K\delta} < 4 \\ &\Rightarrow 4(K\delta)^2 - 4\gamma(K\delta) - \alpha\gamma > 0 \end{aligned}$$

che si può risolvere come una disequazione di secondo grado in $K\delta$. I punti in cui la parabola si annulla sono:

$$(K\delta)_{1,2} = \frac{\gamma \pm \sqrt{\gamma^2 + 4\frac{\alpha\gamma}{4}}}{2}$$

dove $\sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma} > \gamma$, dunque la sottrazione produce un valore negativo, che va escluso (dato che per come sono definiti K e δ devono sempre essere positivi), quindi rimane valida solo la soluzione con la somma. Di conseguenza, la soluzione della disequazione è la seguente:

$$K\delta > \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma}}{2} \Rightarrow K > \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma}}{2\delta}$$

Dunque, il discriminante del polinomio caratteristico è negativo per un certo K abbastanza grande (e positivo altrimenti).

Riassumendo, esistono due casi principali:

- se $K < \frac{\gamma}{\delta}$, si hanno due punti di equilibrio, $E_0 = (0,0)$ instabile e $E_K = (K,0)$ asintoticamente stabile. Di conseguenza, in questo caso si ha l'estinzione dei predatori, mentre le prede convergono al loro valore a regime K ;
- se $K > \frac{\gamma}{\delta}$, si hanno invece tre punti di equilibrio, $E_0 = (0,0)$ e $E_K = (K,0)$ (gli stessi del caso precedente) che in questo caso sono entrambi instabili, e inoltre un ulteriore punto $E_1 = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta} \left(1 - \frac{\gamma}{K\delta} \right) \right)$, che è asintoticamente stabile. Ci sono due sottocasistiche:
 - se $\frac{\gamma}{\delta} < K < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma}}{2\delta}$, allora gli autovalori sono reali e dunque l'equilibrio è un nodo (traiettorie senza oscillazioni);
 - se $K > \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma}}{2\delta}$, allora gli autovalori sono complessi e dunque l'equilibrio è un fuoco (traiettorie oscillanti).

Nel modello originale con crescita malthusiana delle prede vi è un equilibrio stabile (ma non asintoticamente) attorno al quale si creano traiettorie periodiche chiuse. Modificando la crescita delle prede in logistica, si ottiene una nuova situazione in cui, per ogni casistica, c'è sempre un equilibrio asintoticamente stabile (con o senza estinzione dei predatori) al quale le traiettorie convergono. Inoltre, mentre prima la dinamica era sempre simile per tutti i valori positivi dei parametri, in questo caso si osservano dinamiche molto diverse al variare di K .

Di seguito vengono riportati grafici per ciascuna casistica prodotti tramite il software Matlab. Tutti i grafici hanno parametri $\alpha = 3, \beta = 0.02, \gamma = 1, \delta = 0.01$, mentre viene cambiato il valore di K per rientrare nelle tre casistiche da mostrare.

Notiamo che con questi dati si ha $\frac{\gamma}{\delta} = 100$ e $\frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma}}{2\delta} = 150$.

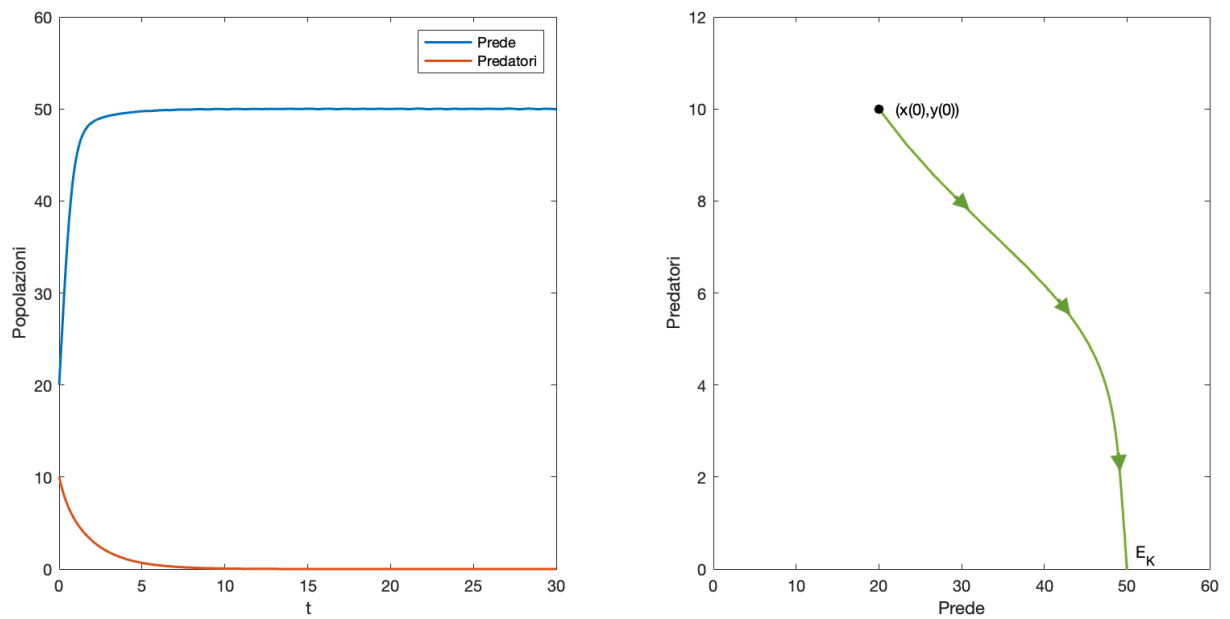


Figura 2.7: Evoluzione del sistema per $K < \frac{\gamma}{\delta}$ (ovvero $K < 100$), in questo caso $K = 50$. Si può notare l'estinzione dei predatori mentre la popolazione di prede assume il suo valore a regime (K).

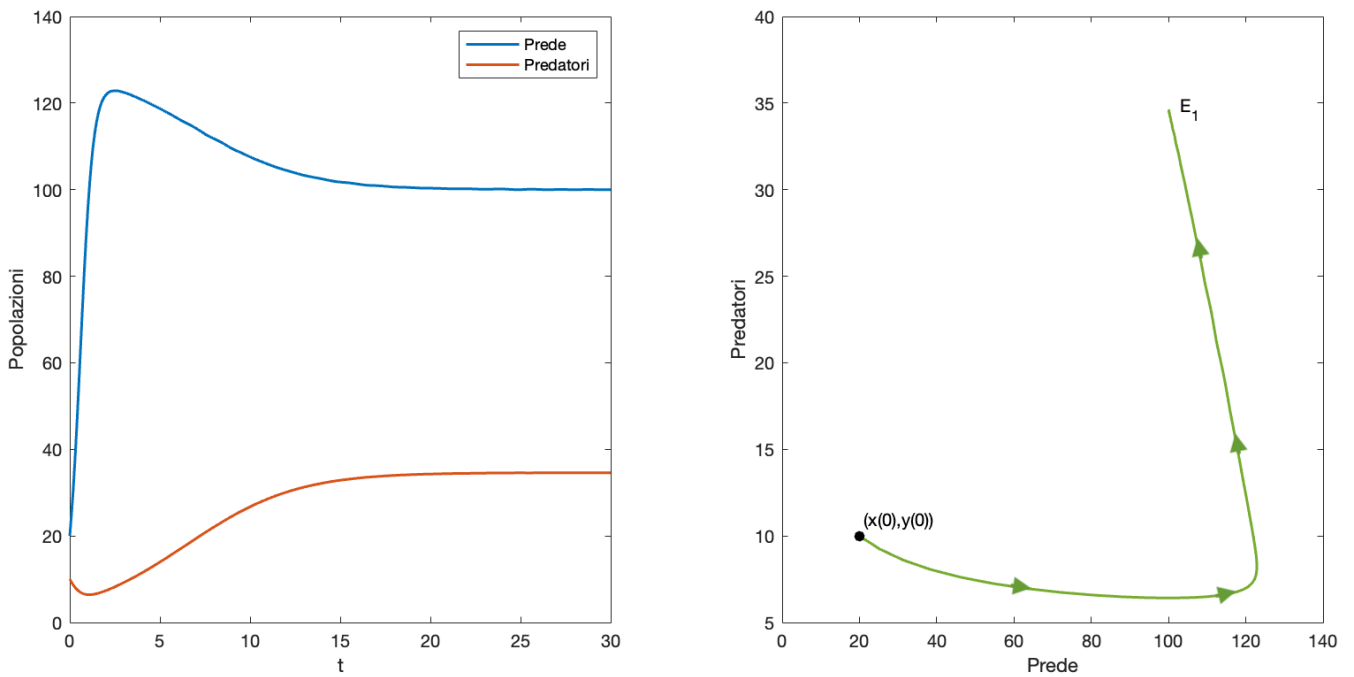


Figura 2.8: Evoluzione del sistema per $\frac{\gamma}{\delta} < K < \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma}}{2\delta}$ (ovvero $100 < K < 150$), in questo caso $K = 130$.
Il sistema si stabilizza all'equilibrio E_1 senza oscillazioni.

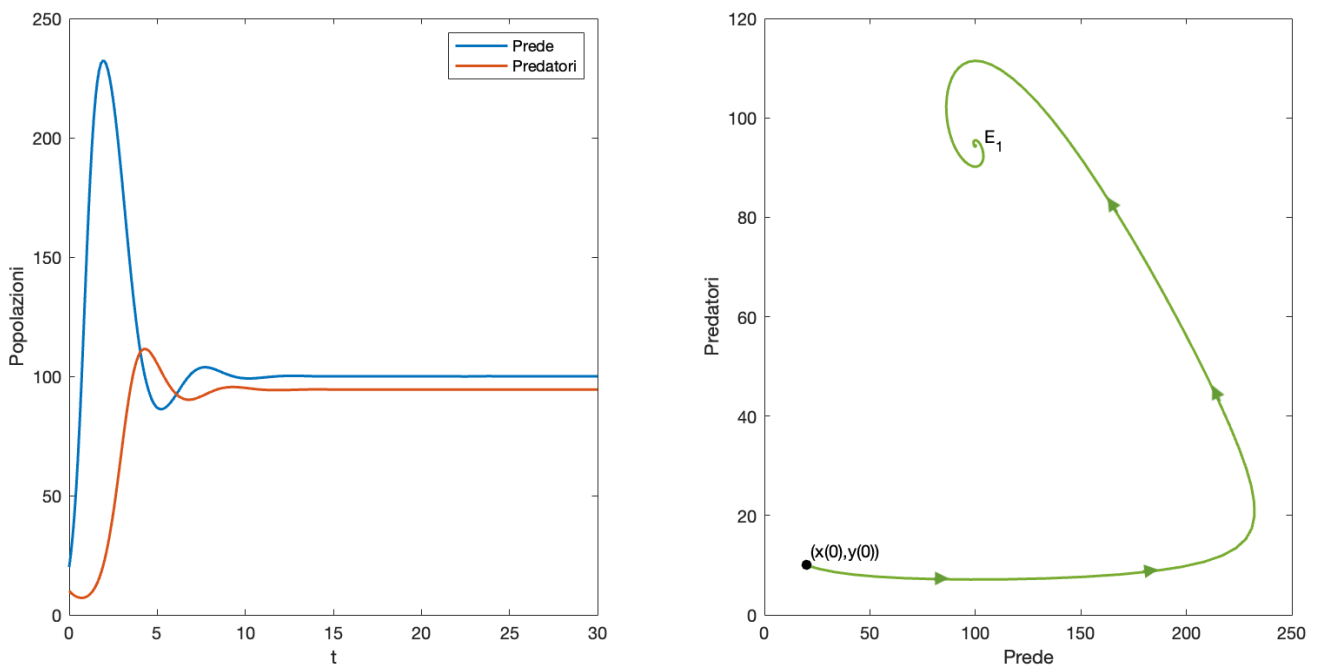


Figura 2.9: Evoluzione del sistema per $K > \frac{\gamma + \sqrt{\gamma^2 + \alpha\gamma}}{2\delta}$ (ovvero $K > 150$), in questo caso $K = 270$.
Il sistema si stabilizza all'equilibrio E_1 con oscillazioni.

Capitolo 3

Variazioni al modello: super predatore e prelevamento costante di prede

Avendo descritto e studiato approfonditamente il modello di Lotka Volterra nel caso base di assenza di interferenze, è possibile ora inserire nuove particolari variabili.

In particolare, il modello può essere utilizzato per studiare l'effetto dell'interferenza dell'uomo all'interno degli ecosistemi considerati. Consideriamo in questa tesi due casistiche:

- **presenza di un super predatore** - si considera un predatore esterno, in grado di cacciare entrambe le popolazioni;
- **prelevamento costante di prede** - la popolazione di predatori non viene intaccata, mentre le prede vengono prelevate dall'ecosistema ad un tasso costante (indipendente dal tempo e dalla quantità di individui).

In questo capitolo, si analizzano i modelli relativi a queste due casistiche. Per semplificare i calcoli matematici, il modello di partenza utilizzato sarà il modello generalizzato di Lotka Volterra (ovvero con crescita malthusiana delle prede).

3.1 Presenza di un super predatore

Consideriamo per primo il caso del super predatore esterno. Molto spesso, tale predatore esterno può essere considerato l'essere umano. Ci sono vari esempi reali di questa situazione, tra i quali l'utilizzo di insetticidi che intaccano sia le popolazioni di insetti prede che quelle predatrici, la caccia (in vari casi vengono cacciati prede e predatori dell'ecosistema, come foche e orsi polari in Canada o cervi e coyote in USA), e in particolar modo la pesca, la quale ha ispirato Volterra stesso nello sviluppo del suo modello.

Prendendo come base di partenza il modello di Lotka Volterra, possiamo aggiungere in entrambe le equazioni un nuovo termine che manifesta la presenza del super predatore.

$$\begin{cases} \dot{x}(t) &= \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) - \phi x(t) \\ \dot{y}(t) &= -\gamma y(t) + \delta x(t)y(t) - \psi y(t) \end{cases} \quad (3.1)$$

dove, come sempre, consideriamo positivi i vari parametri.

Viene quindi inserita una diminuzione di prede e predatori dipendente dalle singole popolazioni. Si utilizzano due parametri diversi per esplicitare il fatto che il super predatore potrebbe non attaccare con stessa frequenza le due specie. Per esempio, nel caso della pesca, i due parametri possono dipendere dalle dimensioni delle specie, e dunque dalla facilità con cui queste vengono pescate dalle reti.

È possibile in questo caso raggruppare i termini di secondo grado, riportandosi di conseguenza al modello base di Lotka Volterra analizzato nel paragrafo 2.1.

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = (\alpha - \phi)x(t) - \beta x(t)y(t) &= \tilde{\alpha}x(t) - \beta x(t)y(t) \\ \dot{y}(t) = -(\gamma + \psi)y(t) - \delta x(t)y(t) &= -\tilde{\gamma}y(t) + \delta x(t)y(t) \end{cases} \quad (3.2)$$

Dove abbiamo sostituito $\tilde{\alpha} = \alpha - \phi$ e $\tilde{\gamma} = \gamma + \psi$ per rendere evidente l'uguaglianza con il modello generalizzato. Si noti che, per $\phi > \alpha$, si ha $\tilde{\alpha} < 0$. L'equilibrio negativo non ha significato fisico, ma implica l'estinzione delle prede e di conseguenza anche quella dei predatori. Ciò significa che, se il super predatore è troppo aggressivo, porta alla distruzione dell'ecosistema.

D'ora in avanti, consideriamo quindi $\alpha > \phi \Rightarrow \tilde{\alpha} > 0$, in modo da avere nuovamente tutti i parametri positivi.

Tramite gli stessi passaggi svolti nel paragrafo 2.1, si possono trovare i punti di equilibrio del sistema.

$$\begin{cases} 0 &= \tilde{\alpha}x(t) - \beta x(t)y(t) = x(t)(\tilde{\alpha} - \beta y(t)) \\ 0 &= -\tilde{\gamma}y(t) + \delta x(t)y(t) = y(t)(-\tilde{\gamma} + \delta x(t)) \end{cases}$$

$$\Rightarrow E_0 = (0,0), \quad E_{SP} = (\hat{x}, \hat{y}) = \left(\frac{\tilde{\gamma}}{\delta}, \frac{\tilde{\alpha}}{\beta} \right) = \left(\frac{\gamma + \psi}{\delta}, \frac{\alpha - \phi}{\beta} \right)$$

Per quanto riguarda la stabilità di tali equilibri, ricordiamo che E_0 è un punto di sella ed è quindi instabile, mentre E_{SP} è un centro ovvero un equilibrio stabile ma non asintoticamente, attorno al quale le traiettorie formano orbite chiuse e quindi periodiche.

Il nuovo equilibrio, rispetto al precedente, è spostato in favore delle prede (si noti infatti che $\tilde{\gamma} > \gamma$, mentre $\tilde{\alpha} < \alpha$). Ciò ha senso, in quanto influenzando negativamente entrambe le popolazioni, le prede traggono vantaggio dalla diminuita quantità di predatori che possano cacciarle. Possiamo notare la differenza tra il modello generalizzato e quello con super predatore nelle figure 3.1 e 3.2.

Fatta questa considerazione, possiamo enunciare la terza e ultima legge del modello Lotka Volterra.

Legge di perturbazione delle medie

Se le due specie sono diminuite proporzionalmente al numero dei loro individui, il numero medio di individui della specie preda aumenta e il numero medio di individui della specie predatrice diminuisce.

Inoltre, possiamo considerare il caso in cui solo una delle due specie venga intaccata dal super predatore, ponendo alternativamente a 0 i due parametri ϕ e ψ e notando le differenze nel punto di equilibrio:

- se viene diminuita solo la specie predatrice ($\phi = 0, \psi > 0$), il livello medio dei predatori non cambia, ma aumenta il livello medio delle prede;
- se viene diminuita solo la specie preda ($\phi > 0, \psi = 0$, con $\phi < \alpha$, altrimenti si ha l'estinzione di entrambe le specie come già constatato), il livello medio delle prede non cambia, ma diminuisce il livello medio dei predatori.

Per tracciare i seguenti grafici sono stati utilizzati i parametri $\alpha = 1.1, \beta = 0.4, \gamma = 0.4, \delta = 0.1$ (come nelle figure 2.1 e 2.3) e $\phi = 0.6, \psi = 0.4$.

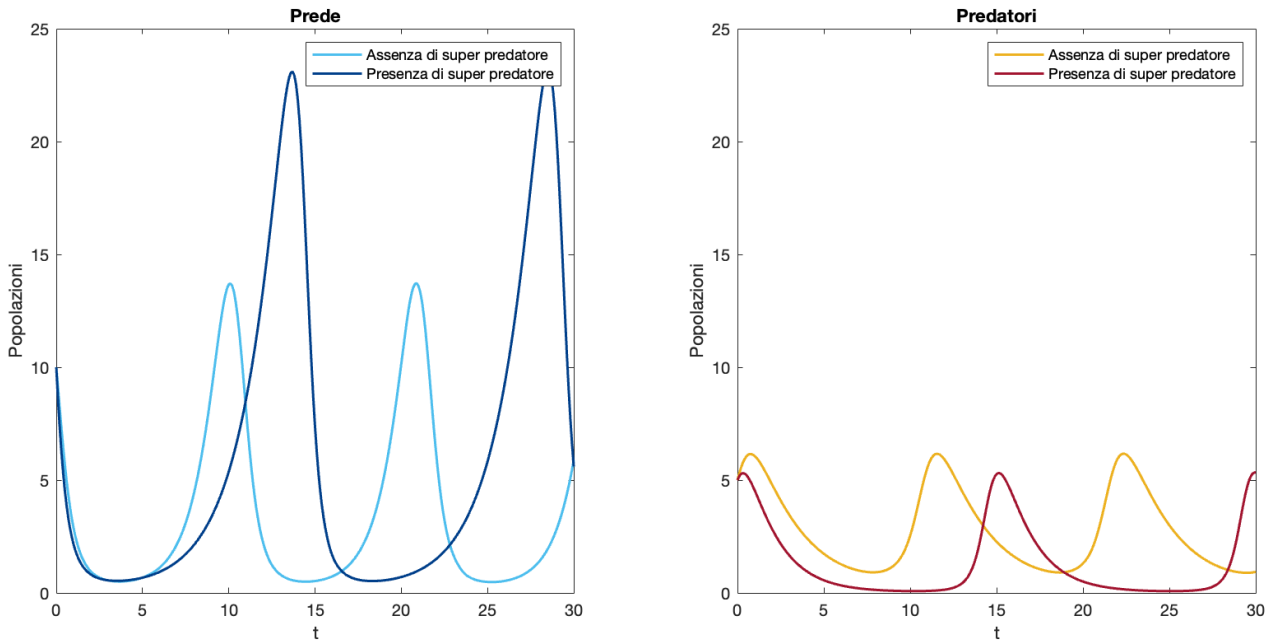


Figura 3.1: Grafici di prede e predatori (in funzione del tempo) in assenza e presenza del super predatore, dove è possibile vedere la differenza delle evoluzioni nei due casi.

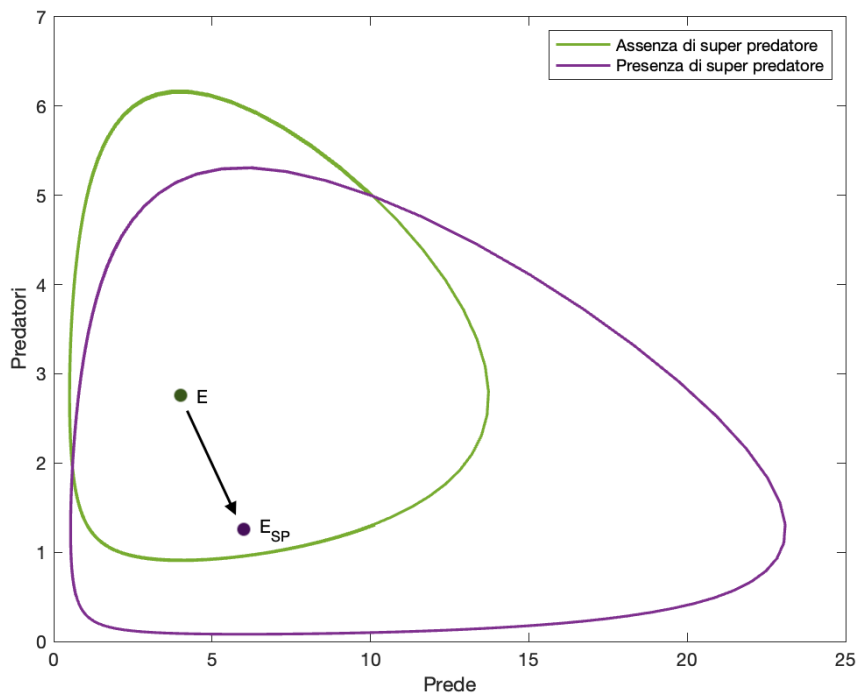


Figura 3.2: Evoluzione reciproca di prede e predatori in assenza e in presenza del super predatore, dove è evidenziato lo spostamento del punto di equilibrio.

3.2 Prelevamento costante di prede

Consideriamo ora il caso del prelevamento dall'esterno di una qualche quantità di prede, costante rispetto al tempo e alle quantità delle due popolazioni. Anche in questo caso, questo effetto può essere prodotto dall'uomo. Un esempio può nuovamente essere la caccia (in questo caso, una caccia costante solo delle prede) oppure un allevamento in cui le prede vengono uccise per approvvigionamento. Alternativamente, possiamo considerare il caso in cui il prelievo sia effettuato con l'intento di regolare le popolazioni in luoghi ad estensione limitata, come laghi o parti di boschi.

Anche in questo caso, consideriamo come base di partenza il modello generalizzato di Lotka Volterra. L'unica modifica necessaria è una diminuzione costante delle prede, mentre viene lasciata inalterata l'equazione che descrive l'andamento dei predatori.

$$\begin{cases} \dot{x}(t) &= \alpha x(t) - \beta x(t)y(t) - \rho \\ \dot{y}(t) &= -\gamma y(t) + \delta x(t)y(t) \end{cases} \quad (3.3)$$

Possiamo ora studiare questo modello come è già stato fatto negli altri casi.

Per prima cosa, è necessario trovare i punti di equilibrio del sistema. Per fare ciò, annulliamo la derivata e troviamo i valori di x e y corrispondenti.

$$\begin{cases} 0 &= \alpha x - \beta xy - \rho \\ 0 &= -\gamma y + \delta xy = y(-\gamma + \delta x) \end{cases}$$

Dalla seconda equazione si ricavano le soluzioni $y = 0$ e $x = \frac{\gamma}{\delta}$, che vanno sostituite nella prima per trovare i due punti di equilibrio.

$$\begin{aligned} y = 0 &\Rightarrow \alpha x - \rho = 0 \Rightarrow x = \frac{\rho}{\alpha} \\ x = \frac{\gamma}{\delta} &\Rightarrow \alpha \frac{\gamma}{\delta} - \beta \frac{\gamma}{\delta} y - \rho = 0 \Rightarrow y = \frac{\alpha}{\beta} - \frac{\delta \rho}{\beta \gamma} = \frac{\alpha \gamma - \delta \rho}{\beta \gamma} \end{aligned}$$

Dunque i due punti di equilibrio sono:

$$E_1 = \left(\frac{\rho}{\alpha}, 0 \right), \quad E_{PP} = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha \gamma - \delta \rho}{\beta \gamma} \right)$$

dove il primo equilibrio coincide con l'estinzione dei predatori, mentre il secondo con un equilibrio non triviale di convivenza tra le specie.

Possiamo notare la variazione dell'equilibrio E_{PP} rispetto all'equilibrio non triviale del modello generalizzato \hat{E} : la quantità di prede rimane la stessa, mentre la quantità di predatori viene diminuita di un certo $\frac{\delta\rho}{\beta\gamma}$, valore che può essere più o meno grande a seconda del nuovo parametro inserito ρ .

Per studiare la stabilità dei punti si può usare il criterio della Jacobiana. La matrice Jacobiana del sistema è la seguente:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_i}{\partial x_j} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\partial}{\partial x}(\alpha x - \beta xy - \rho) & \frac{\partial}{\partial y}(\alpha x - \beta xy - \rho) \\ \frac{\partial}{\partial x}(y(-\gamma + \delta x)) & \frac{\partial}{\partial y}(y(-\gamma + \delta x)) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & \delta x - \gamma \end{bmatrix}$$

ovvero la stessa del modello generalizzato (in quanto il parametro aggiuntivo ρ è costante e non influenza le derivate).

Sostituendo il primo punto di equilibrio E_1 , si ottiene la matrice:

$$J_1 = \begin{bmatrix} \alpha & -\frac{\beta\rho}{\alpha} \\ 0 & \frac{\rho}{\alpha} - \gamma \end{bmatrix}$$

Questa matrice è triangolare, dunque gli autovalori sono costituiti dai valori presenti sulla diagonale principale. Avendo $\lambda_1 = \alpha > 0$, si tratta di un equilibrio **instabile**.

Considerando il secondo punto di equilibrio E_{PP} utilizziamo ancora il criterio della Jacobiana.

$$J_{PP} = \begin{bmatrix} \alpha - \alpha + \frac{\delta\rho}{\gamma} & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta} - \frac{\delta^2\rho}{\beta\gamma} & \gamma - \gamma \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\delta\rho}{\gamma} & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\delta}{\beta\gamma}(\alpha\gamma - \delta\rho) & 0 \end{bmatrix}$$

Per studiare questo equilibrio, bisogna distinguere due casistiche, in funzione del segno della quantità di predatori y , per individuare i segni dei vari elementi della Jacobiana:

- se $\frac{\alpha\gamma - \delta\rho}{\beta\gamma} > 0 \Rightarrow \rho < \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, il numero di predatori all'equilibrio è positivo e quindi la stabilità si può studiare ancora grazie al criterio della Jacobiana.
- se $\frac{\alpha\gamma - \delta\rho}{\beta\gamma} < 0 \Rightarrow \rho > \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, il numero di predatori all'equilibrio è negativo e dunque perde di significato. Bisognerà dunque fare ulteriori considerazioni in questo caso.

Per $\rho < \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, possiamo studiare il segno degli autovalori della Jacobiana già trovata:

$$\det(J_{PP} - \lambda I) = \det \begin{bmatrix} \frac{\delta\rho}{\gamma} - \lambda & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\delta}{\beta\gamma}(\alpha\gamma - \delta\rho) & -\lambda \end{bmatrix} = \lambda^2 - \frac{\delta\rho}{\gamma}\lambda + (\alpha\gamma - \delta\rho)$$

Si nota che l'equazione ha due variazioni di segno (essendo in questo caso $(\alpha\gamma - \delta\rho) > 0$) e dunque per la regola di Cartesio le due radici hanno entrambe parte reale positiva. Di conseguenza, anche questo è un equilibrio **instabile**.

In particolare, essendo $\Delta = \left(\frac{\delta\rho}{\gamma}\right)^2 - 4(\alpha\gamma - \delta\rho)$, si può svolgere la stessa analisi fatta al paragrafo 2.2.1 per E_1 : per determinati valori dei parametri si avrà $\Delta > 0$ ovvero autovalori reali e dunque l'equilibrio è un nodo instabile, mentre per altri si avrà $\Delta < 0$ ovvero autovalori complessi e dunque l'equilibrio è un fuoco instabile.

Considerando invece $\rho > \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, come già detto il punto di equilibrio perde di significato, essendo la quantità di predatori negativa. Studiare questo equilibrio dunque è poco interessante, ma per farlo possiamo imporre il valore limite $y = 0$, ovvero l'estinzione dei predatori. Il sistema si riduce quindi ad un'unica equazione differenziale:

$$\dot{x}(t) = \alpha x(t) - \rho$$

dove ovviamente il punto di equilibrio, ottenuto ponendo $\dot{x}(t) = 0$, corrisponde a $E_2 = \left(\frac{\rho}{\alpha}, 0\right)$, ovvero il secondo punto di equilibrio collassa nel primo ($E_1 \equiv E_2$), punto di cui si è precedentemente provata l'instabilità.

Riassumendo, introducendo un prelievo costante di prede, si possono verificare due casi, in base all'entità di tale prelievo:

- se $\rho < \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, ci sono due punti di equilibrio, E_1 ed E_{PP} , entrambi instabili (dunque il sistema non si stabilizzerà mai);
- se $\rho > \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, il secondo punto collassa nel primo e si ha la certezza dell'estinzione dei predatori.

In entrambi i casi, per poter capire meglio l'andamento del sistema, è utile analizzare i grafici prodotti tramite Matlab, inseriti alle pagine successive.

Le figure 3.3 e 3.4 sono relative al primo caso. Confrontando le evoluzioni nei casi di assenza e presenza di prelevamento, si nota un risultato inatteso: prelevando un numero costante di prede, queste tendono ad aumentare nel tempo, anziché diminuire come sarebbe prevedibile.

Le figure 3.5 e 3.6 sono invece relative al secondo caso. Qui si nota che, con un eccessivo prelevamento di prede, si ha l'estinzione di entrambe le specie. In particolare, il modello matematico mostra una diminuzione continua delle prede anche per valori negativi. Questo chiaramente dal punto di vista fisico non ha senso, ma è giustificato dal fatto che, una volta estinte le prede, il modello prevede comunque il prelievo (cosa che chiaramente nella realtà non può accadere). Si conclude semplicemente che, con un prelievo troppo sostanzioso, si intacca eccessivamente l'ecosistema portando all'estinzione di prede e predatori.

Notiamo quindi che questo modello è efficace solo per prelievi non eccessivi ($\rho < \frac{\alpha\gamma}{\delta}$), che quindi non intacchino eccessivamente la popolazione. È evidente che l'estinzione di entrambe le specie evidenziata dal modello per prelievi troppo ingenti non è realmente possibile, soprattutto non nelle modalità mostrate nel grafico. Infatti, per

È interessante quindi notare che vari modelli possono essere efficaci solo in determinate condizioni e sotto determinate ipotesi, e risultare inadeguati in altri casi. Questo è infatti il limite della modellizzazione: per creare modelli sufficientemente semplici da poter essere studiati, si fanno delle semplificazioni che vanno a rendere il modello specifico solo per determinate situazioni.

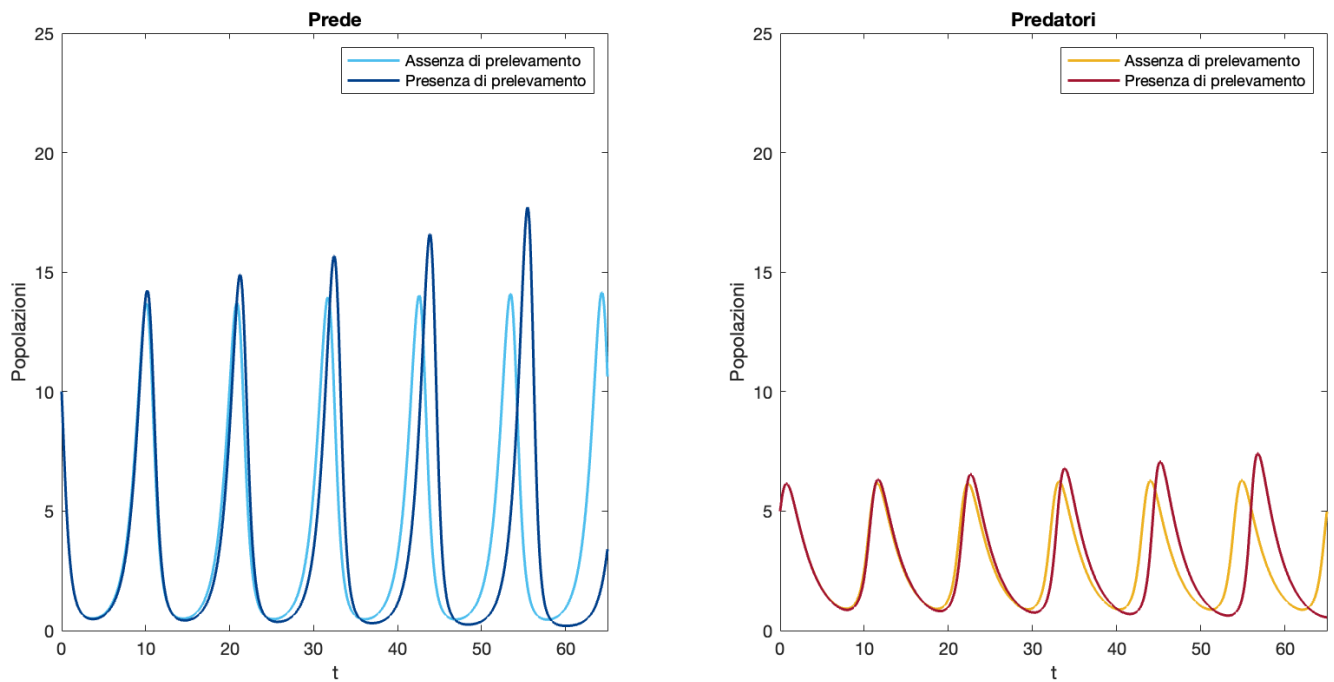


Figura 3.3: Andamenti di prede e predatori nel tempo: confronto tra modello generalizzato (assenza di prelevamento) e nuovo modello (presenza di prelevamento costante).
 Caso 1: $\rho < \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, in questo caso $\rho = 0.015$.

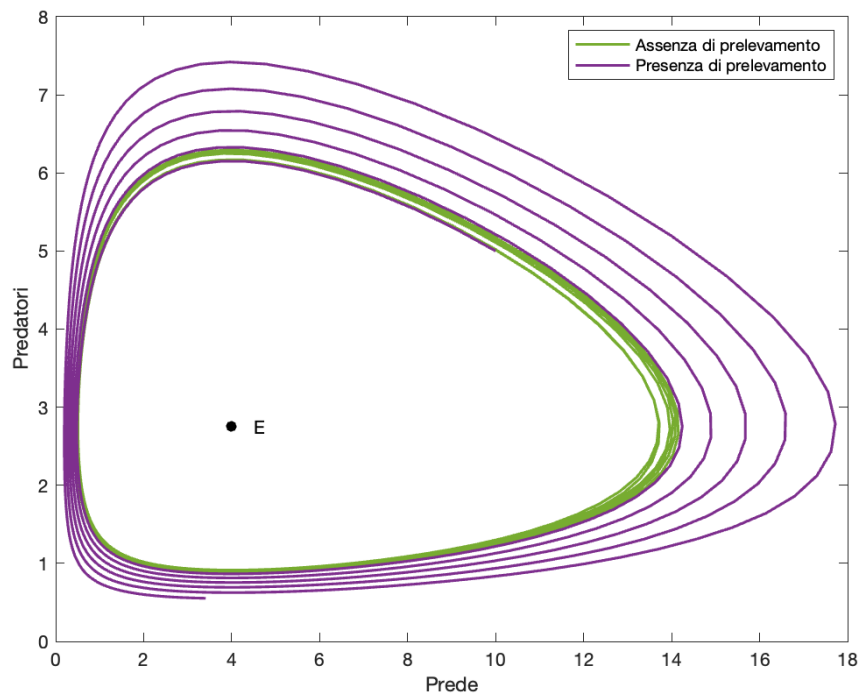


Figura 3.4: Andamento reciproco di prede e predatori, sia in assenza che in presenza di prelevamento. Lo scostamento del punto di equilibrio è trascurabile, ma si nota l'instabilità del nuovo equilibrio.

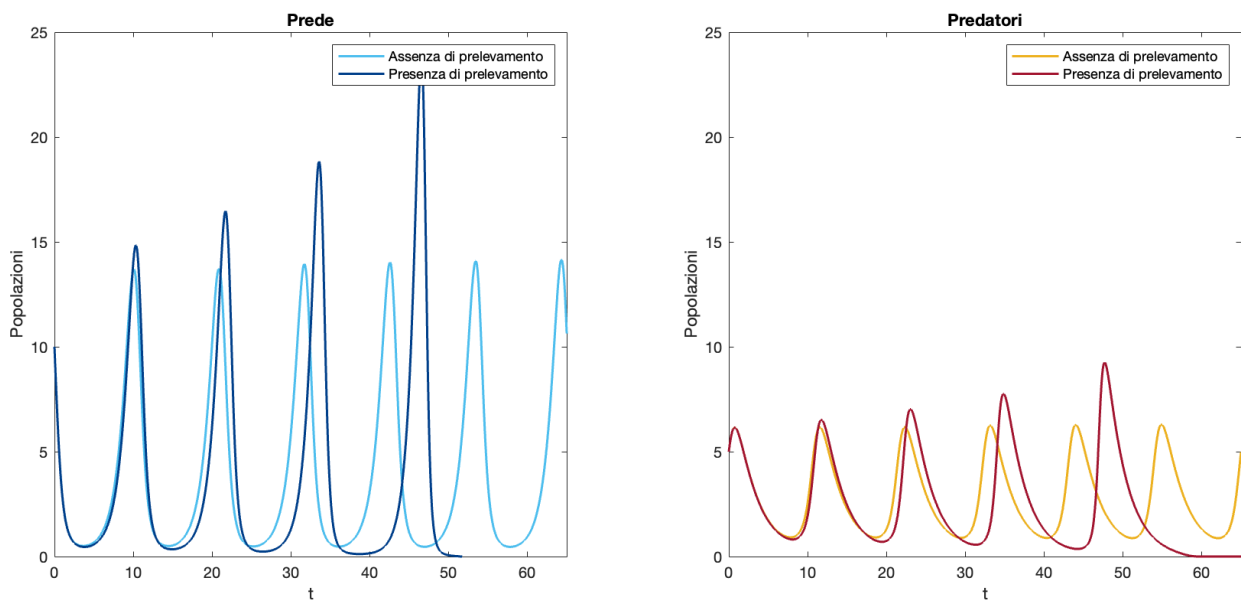


Figura 3.5: Andamenti di prede e predatori nel tempo: confronto tra modello generalizzato (assenza di prelevamento) e nuovo modello (presenza di prelevamento costante).
 Caso 2: $\rho > \frac{\alpha\gamma}{\delta}$, in questo caso $\rho = 0.03$.

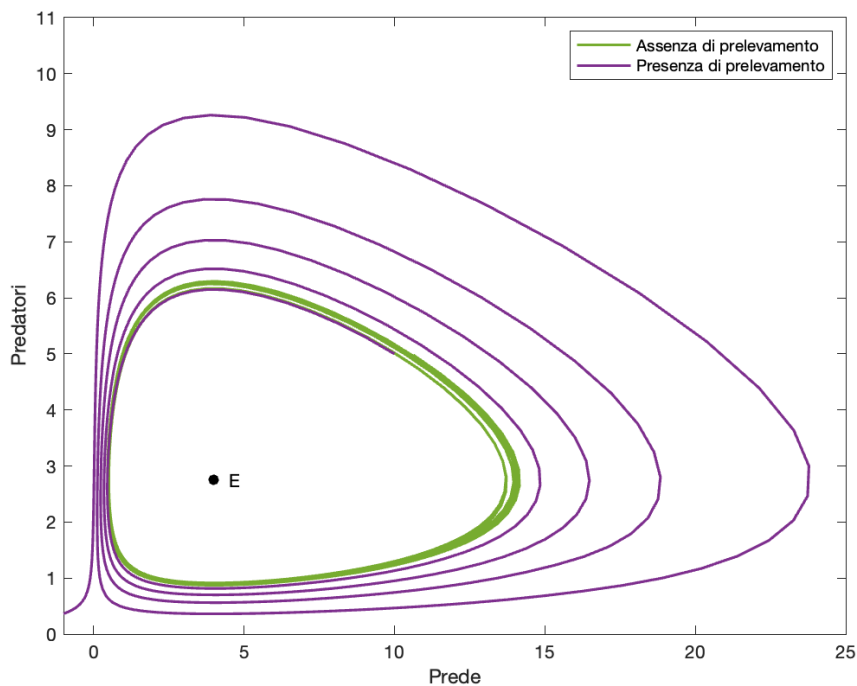


Figura 3.6: Andamento reciproco di prede e predatori, sia in assenza che in presenza di prelevamento. Anche in questo caso, lo scostamento del punto di equilibrio è trascurabile.

Conclusioni

In questa tesi è stato sviluppato e approfondito il modello preda-predatore di Lotka Volterra, una delle rappresentazioni matematiche più classiche delle dinamiche ecologiche tra due specie in competizione. Si tratta di un modello semplice, che prende in considerazione meno fattori possibili per poter essere studiato precisamente, ma anche molto utile. È risultata evidente la versatilità di tale modello, in quanto rende possibile descrivere varie situazioni con piccole modifiche alle equazioni del sistema.

Per primo è stato presentato il modello originale, con tassi malthusiani per prede e predatori, per poi modificare in logistica la crescita delle prede. Si è notata in questi casi la grande differenza tra le situazioni ricavate.

Nel primo caso, il sistema evolve periodicamente attorno al punto di equilibrio stabile costituito dai valori medi di prede e predatore.

Nel secondo caso, invece, il sistema si stabilizza ad un equilibrio asintoticamente stabile dopo un transitorio iniziale, e tale equilibrio e l'evoluzione per raggiungerlo variano in base al valore a regime della popolazione di prede.

Sono state poi presentate ulteriori variazioni al modello, ovvero il caso della presenza del super predatore e quello del prelievamento costante di prede, con i quali abbiamo potuto constatare l'importante impatto che fattori esterni all'ecosistema (come ad esempio l'uomo) possano avere nelle dinamiche delle popolazioni.

Con l'inserimento di un individuo che caccia sia prede che predatori, si nota che si può spostare l'equilibrio precedente in favore delle prede, oppure se tale predatore è troppo aggressivo si può addirittura raggiungere l'estinzione di entrambe le popolazioni.

Per quanto riguarda invece il prelievo di prede costante nel tempo, si notano conclusioni inaspettate: se il prelievo è sufficientemente piccolo (e dunque non porta all'estinzione delle prede e di conseguenza anche dei predatori) le due popolazioni tendono ad aumentare nel tempo.

Questi nuovi modelli possono essere molto utili per riflettere sull'impatto che l'essere umano ha sugli ecosistemi e per capire che, in ogni caso, esso va a modificare il fragile equilibrio dinamico della natura.

Bibliografia

- [1] E. Fornasini, *Bozza di Sistemi Ecologici*. Disponibile al link http://www.dei.unipd.it/~fornasini/BozzaSisEcol_giugno18.pdf, Giugno 2018.
- [2] M. Iannelli e A. Pugliese, *An introduction to mathematical population dynamics : along the trail of Volterra and Lotka* (Unitext). Cham [etc]: Springer, 2014, isbn: 978-3-319-03025-8.
- [3] J. Hofbauer e K. Sigmund, *Evolutionary games and population dynamics*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998, isbn: 0-521-62365-0.
- [4] G. Gaeta, *Modelli matematici in biologia*. Milano: Springer, 2007, isbn: 978-88-470-0691-1.
- [5] S. Zuccher, *Note di Modelli Matematici per la Biologia*. Disponibile al link <http://profs.sci.univr.it/~zuccher/downloads/mmb-zuccher.pdf>, Aprile 2017.
- [6] C. Elton e M. Nicholson, «The Ten-Year Cycle in Numbers of the Lynx in Canada,» *Journal of Animal Ecology*, 1942.
- [7] *The wolves and moose of Isle Royale*, Disponibile al link isleroyalewolf.org.