

Sistemi dinamici - Attività 3

I sistemi preda-predatore e le equazioni di Volterra

Paolo Lazzarini - p.lazzarini@tin.it

E' il momento di occuparci di un modello matematico discreto più realistico (quindi più complesso) che rappresenti un sistema biologico in cui interagiscono due specie in competizione tra loro: volpi e conigli oppure pesci e pescecani, afidi e cimici, batteri e amebe, ecc. La situazione che studieremo è costituita da una prima specie, le prede (nel nostro caso conigli), che supponiamo disponga di nutrimento abbondante, e una seconda specie, i predatori (nel nostro caso volpi), che si nutra esclusivamente delle prede.

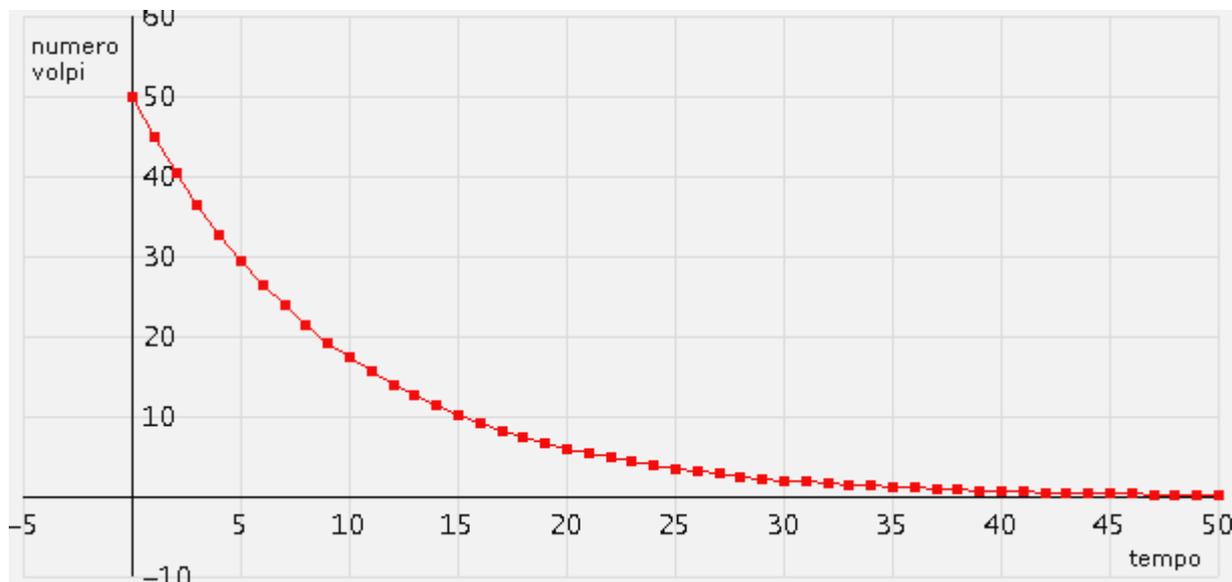
Per il momento assumiamo che volpi e conigli siano separati da una rete che impedisce il contatto tra le due specie; allora per i conigli vale il solito modello logistico (vedi Attività 2)

$$c_n = c_{n-1} + A c_{n-1} \cdot \left(1 - \frac{c_{n-1}}{M}\right)$$

mentre le volpi, in assenza di cibo (cioè di prede), tenderanno rapidamente all'estinzione, con una percentuale di decrescita per unità di tempo pari, diciamo, a $B = 10\%$

$$v_n = v_{n-1} - B v_{n-1}$$

(modello esponenziale studiato nell'Attività 1, vedi figura seguente in cui si assume un numero iniziale di volpi uguale a $v_0=50$).



Togliamo la rete di separazione tra conigli e volpi. Come dovremo modificare le due successioni precedenti? E' ragionevole supporre che il numero dei conigli uccisi sia **proporzionale** sia al numero attuale di conigli (più conigli ci sono in giro, più è facile per le volpi predarli), sia al numero attuale di volpi (più volpi ci sono, più probabile che un coniglio sia predato); allora la prima successione si trasforma così

$$c_n = c_{n-1} + A_1 c_{n-1} \cdot \left(1 - \frac{c_{n-1}}{M}\right) - A_2 c_{n-1} v_{n-1}$$

Come vedi c'è un nuovo termine che viene **sottratto** e che rappresenta il numero di conigli predati. La costante A_1 corrisponde alla vecchia costante A , mentre la costante A_2 è un coefficiente di "predazione" che deve essere determinato sperimentalmente. Se, ad esempio, ad un certo momento ci sono 800 conigli e 20 volpi e, dopo una unità di tempo, i conigli predati sono 160, si ha $160 = A_2 \cdot 800 \cdot 20$ e quindi $A_2 = 0,01$.

Con un ragionamento analogo si può ipotizzare che il numero delle volpi si incrementi nell'unità di tempo di un numero proporzionale al numero di conigli predati cioè proporzionale a $c_{n-1}v_{n-1}$; quindi la seconda successione si trasforma così

$$v_n = v_{n-1} - B_1 v_{n-1} + B_2 c_{n-1} v_{n-1}$$

Qui la costante B_1 corrisponde alla vecchia costante B e B_2 è una costante da determinare sperimentalmente (si tratta del coefficiente di crescita delle volpi che, grazie alla caccia, possono nutrirsi e generare dei piccoli). Nota che le due successioni sono piuttosto complicate perché legate l'una all'altra (non posso determinare c_n senza conoscere v_n e viceversa). **Non siamo in grado di determinare delle formule chiuse per c_n e v_n ma possiamo determinare le due successioni iterativamente, conoscendo le condizioni iniziali.** Più precisamente determineremo la successione (il vettore) degli *stati* $[c, v]$ del sistema al variare del tempo

$$[[c_0, v_0], [c_1, v_1], [c_2, v_2], \dots, [c_n, v_n]]$$

avendo indicato con c_0 e v_0 rispettivamente il numero iniziale di conigli e di volpi (stato iniziale). Ad esempio il vettore $[c_2, v_2]$ della successione (successione che è a sua volta un vettore) ha come primo elemento il numero c_2 dei conigli e come secondo elemento il numero v_2 delle volpi due unità di tempo dopo lo stato iniziale. Ecco come faremo

```

#1:  *** Parametri del          #9:  *** Programma per la successione
      sistema                    degli stati [c,v] del sistema

#2:  c0 := 200                  VetCV(n, c, c1, v, w, cont) :=
#3:  v0 := 10                    Prog
#4:  M := 600                    c := c0
#5:  A1 := 0.2                    v := v0
#6:  A2 := 0.01                   w := [[c0, v0]]
#7:  B1 := 0.1                    cont := 0
#8:  B2 := 0.001                 Loop
                                  #10:  If cont = n
                                  RETURN REVERSE(w)
                                  c1 := c
                                  c := c + A1*c*(1 - c/M) - A2*c*v
                                  v := v - B1*v + B2*c1*v
                                  w := ADJOIN([c, v], w)
                                  cont := cont + 1

```

Nota che il numero iniziale di conigli che abbiamo impostato è $c_0=200$ e il numero iniziale di volpi $v_0=10$; la capacità massima dell'ambiente relativamente ai conigli è $M=600$. Nota inoltre che nel programma VetCV, all'interno del costrutto "loop", si fa uso di una variabile temporanea $c1$ per salvare il valore di c (ponendo $c1:=c$ prima che c sia modificato) e poi si utilizza tale variabile $c1$ nella assegnazione di valore a v .

E' il momento di provare. Determiniamo, approssimandolo, il vettore degli stati (con n=10)

#11: VetCV(10)

	200	10	
	206.6666666	11	
	211.0296296	12.17333333	
	212.7017137	13.52493402	
	211.3936170	15.04921726	
#12:	206.9635019	16.72560401	
	199.4623428	18.51463319	
	189.1633482	20.35614198	
	176.5620673	22.17116376	
	162.3372278	23.86863389	
	147.2725363	25.35653836	
	numero conigli	numero volpi	direzione del tempo

Naturalmente converrà **arrotondare all'intero più vicino** i dati numerici (il numero di conigli e di volpi è necessariamente un numero intero!).

#13: ROUND(VetCV(10))

	200	10
	207	11
	211	12
	213	14
	211	15
#14:	207	17
	199	19
	189	20
	177	22
	162	24
	147	25

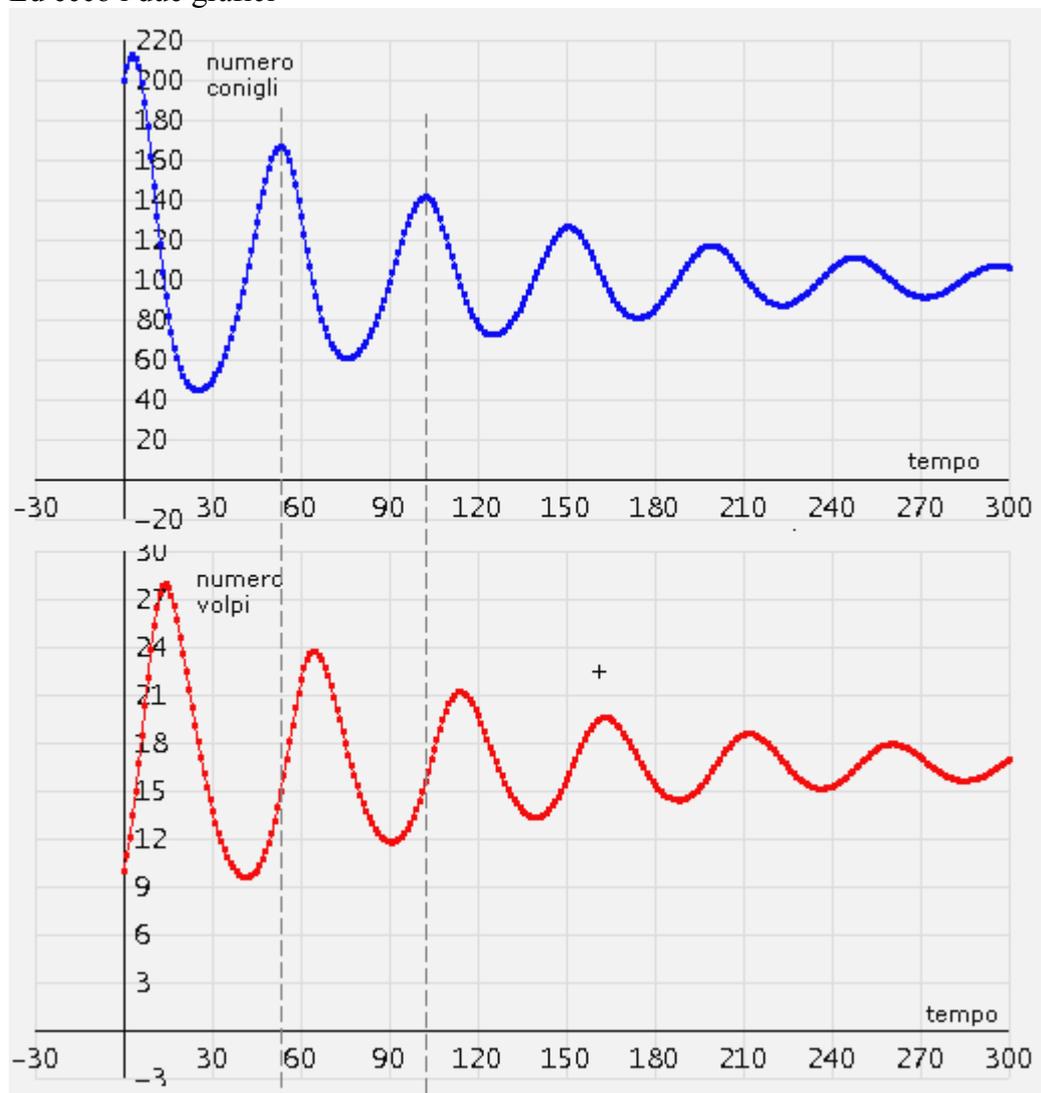
Come vedi i conigli, dopo una breve iniziale fase di crescita, cominciano a decrescere mentre le volpi gradualmente crescono; c'era da aspettarselo visto che le volpi, potendo cacciare, possono

riprodursi e i conigli subiscono un decremento in quanto prede. Ma come si evolverà il sistema sul lungo periodo? I conigli sono destinati all'estinzione? Se così fosse lo sarebbero, con un certo ritardo, anche le volpi. Prova a formulare delle congetture prima di proseguire.

La cosa migliore per capire la dinamica di lungo periodo è tracciare dei grafici: numero dei conigli in funzione del tempo e numero delle volpi in funzione del tempo. Dovremo elaborare il vettore degli stati estraendo, per ogni suo vettore, il primo elemento (numero dei conigli) e il secondo elemento (numero di volpi); ecco i comandi

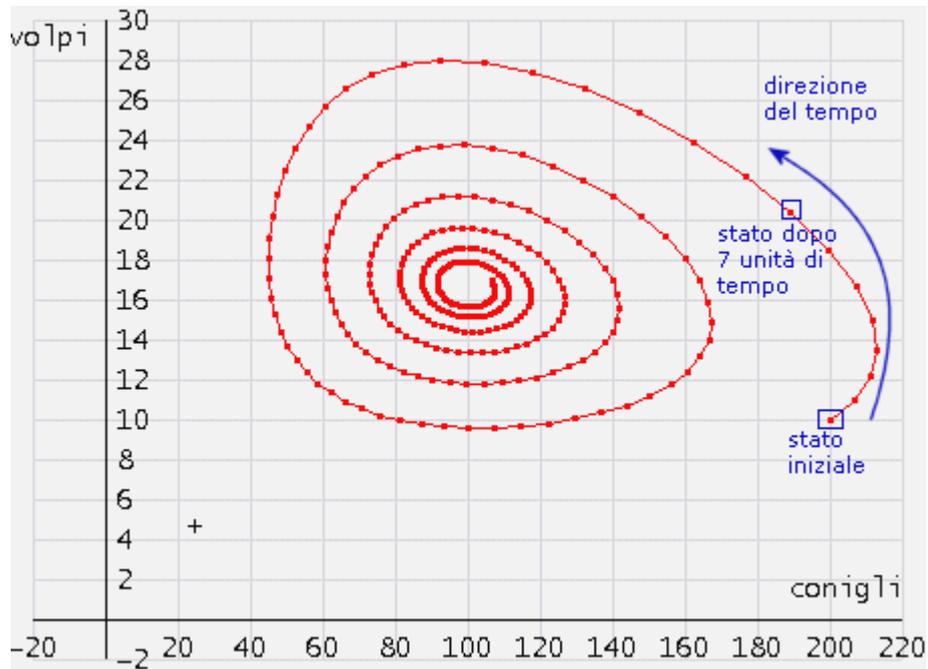
```
#15: w := VetCV(300)
      TABLE(w, i, 0, 300)
#16:      i + 1,1
      TABLE(w, i, 0, 300)
#17:      i + 1,2
```

Ed ecco i due grafici



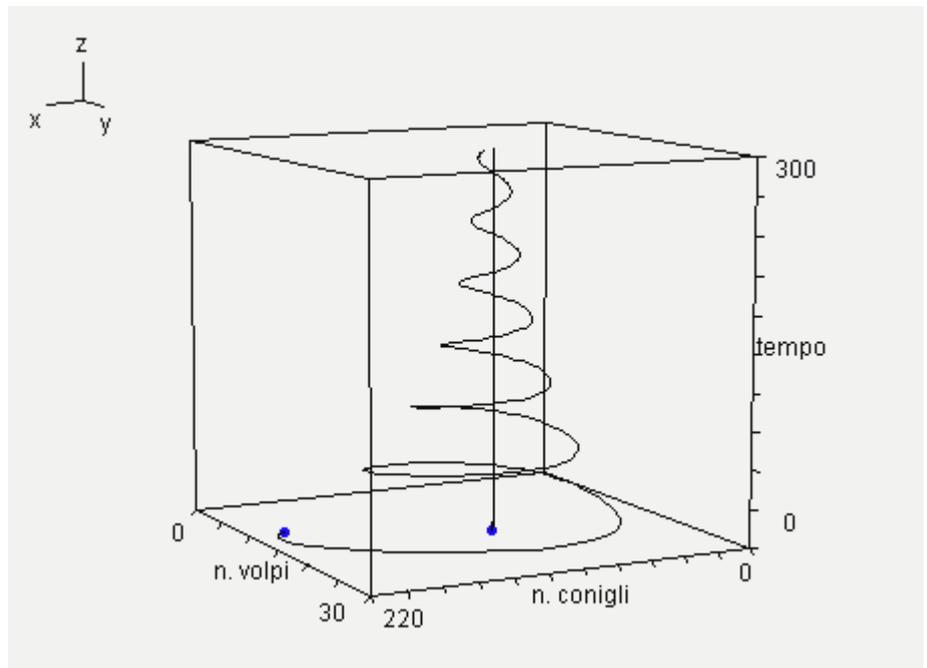
Sorpreso? Dopo un certo numero di oscillazioni (sia dei conigli che delle volpi) il sistema tende all'**equilibrio**: i conigli si stabilizzano attorno al numero 100 e le volpi attorno al numero 17 (vedremo tra poco come valutare con precisione tali valori di equilibrio). Nota che tra i massimi e minimi relativi dei due grafici c'è una sfasatura (sai spiegarla?).

C'è un altro modo, molto significativo, di rappresentare graficamente la dinamica del sistema: tratteremo le *traiettorie* (o *orbite*) di fase in quello che chiameremo *piano delle fasi*. Nel piano delle fasi avremo in ascissa il numero dei conigli e in ordinata quello delle volpi: una traiettoria di fase, di dato stato iniziale $[c_0, v_0]$, non è altro che il cammino percorso dal punto $[c_n, v_n]$ al variare di n cioè del tempo. Per avere la traiettoria di fase relativa ai parametri impostati basta selezionare la riga #15 e tracciare il grafico relativo: lo vedi nella figura seguente (qui n varia da 0 a 200).



Ad esempio il punto evidenziato in figura rappresenta lo stato $[189, 20]$ che il sistema assume 7 unità di tempo dopo lo stato iniziale (per valutare il tempo trascorso devi contare il numero di punti partendo dallo stato iniziale). Come vedi l'orbita tende a convergere, avvitandosi, verso il punto $[100, 17]$ che rappresenta lo *stato di equilibrio*.

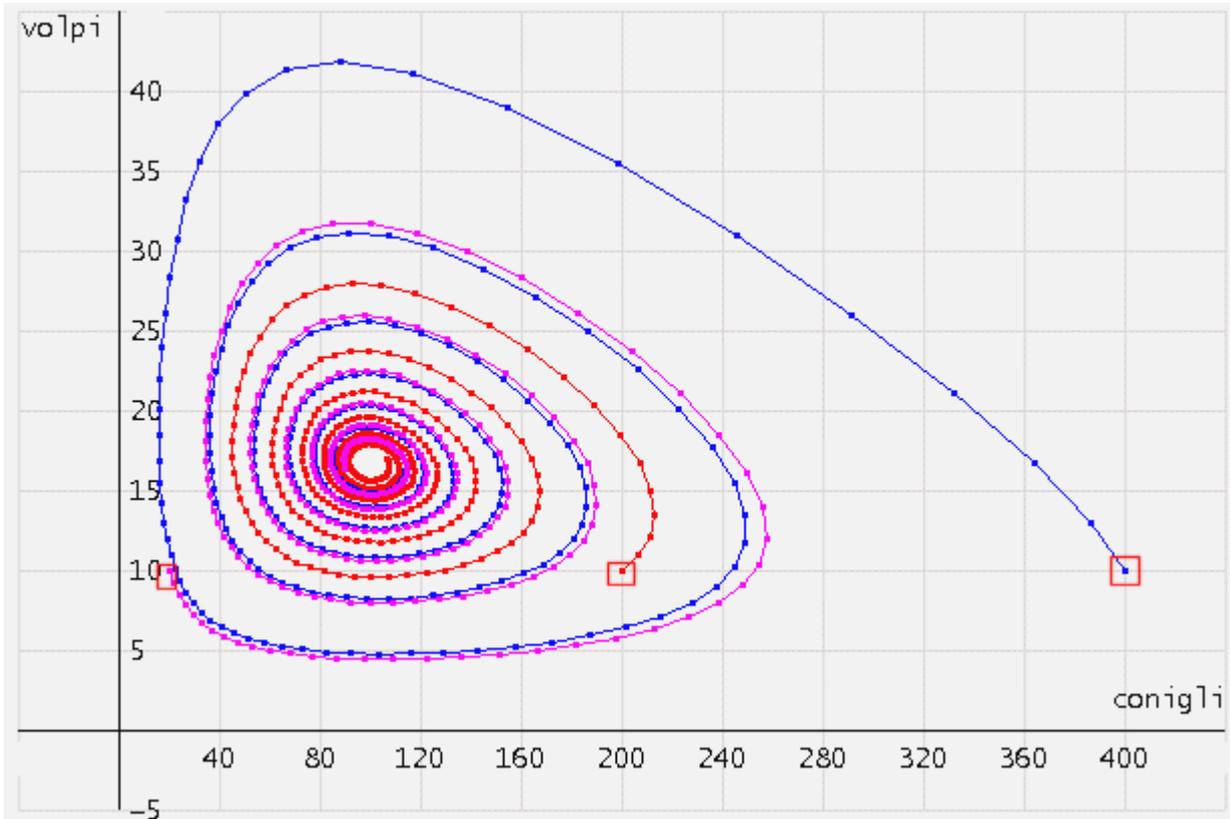
Se vuoi, puoi ottenere facilmente una versione 3D dell'orbita degli stati aggiungendo una dimensione temporale (asse del tempo, che per noi sarà l'asse z); ecco il comando



```
#18: VECTOR([w i + 1,1 , w i + 1,2 , i], i, 0, 300)
```

Naturalmente traccerei l'orbita in una finestra grafica 3D.

Ora c'è una prima domanda interessante da porsi: se cambiamo i valori **iniziali** c_0 e v_0 , lasciando invariati gli altri parametri, in che modo varia la dinamica del sistema? Facciamo qualche esperimento. Nella figura seguente vedi, oltre alla traiettoria precedente, le traiettorie relative agli stati iniziali $[c_0=400, v_0=10]$ e $[c_0=20, v_0=10]$.



Beh, siamo di fronte a un fatto notevole: **qualunque sia lo stato iniziale**, l'orbita del sistema viene "attratta" dalla stesso punto $[100, 17]$; al variare dello stato iniziale le orbite sono diverse ma tutte, dopo un tempo che può variare, convergono verso lo stesso stato di equilibrio (potremmo dire che sono "asintoticamente" equivalenti). Insomma il punto $[100, 17]$ è un *attrattore*: lo chiameremo proprio così. Fai tu altri esperimenti modificando anche il numero delle volpi (ad esempio raddoppia sia il numero dei conigli sia il numero delle volpi).

Per determinare lo stato di equilibrio algebricamente ragioniamo così. Affinché il sistema non subisca variazioni nel tempo deve essere $c_n = c_{n-1}$ e $v_n = v_{n-1}$ e quindi devono essere verificate simultaneamente le due equazioni

$$\begin{cases} A_1 c_{n-1} \cdot \left(1 - \frac{c_{n-1}}{M}\right) - A_2 c_{n-1} v_{n-1} = 0 \\ -B_1 v_{n-1} + B_2 c_{n-1} v_{n-1} = 0 \end{cases}$$

Risolvi il sistema nelle incognite c e v

$$\#19: A_1 \cdot c \cdot \left(1 - \frac{c}{M}\right) - A_2 \cdot c \cdot v = 0$$

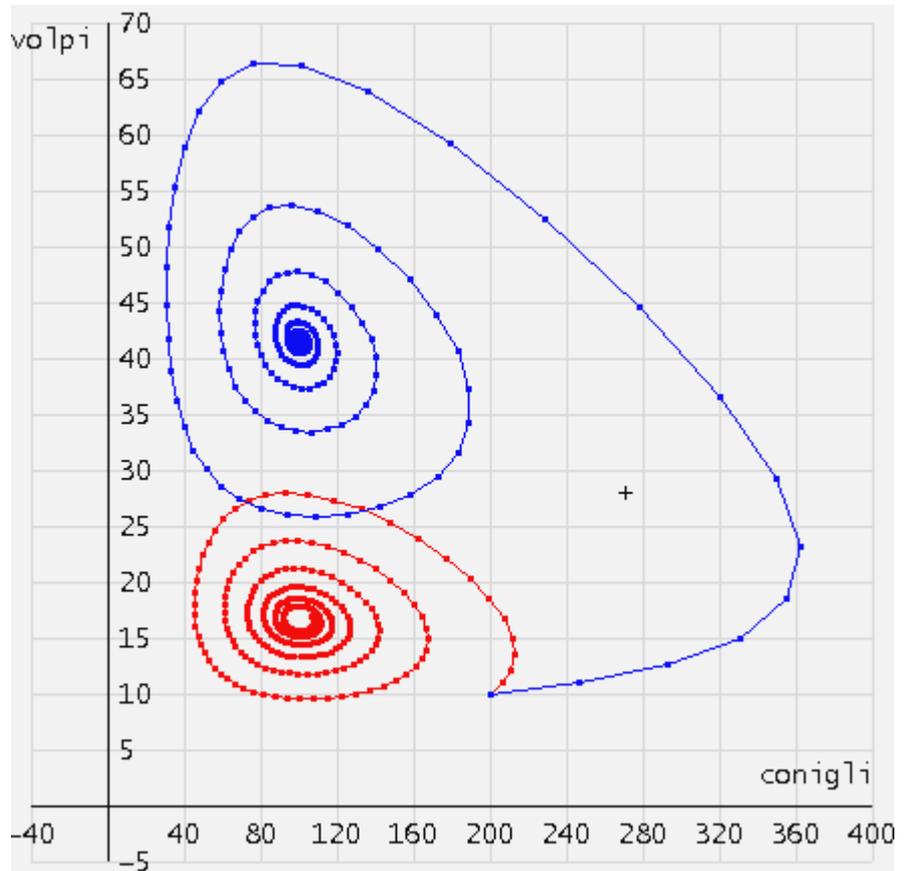
$$\#20: -B_1 \cdot v + B_2 \cdot c \cdot v = 0$$

$$\#21: \text{ SOLVE} \left[\left[A1 \cdot c \cdot \left(1 - \frac{c}{M} \right) - A2 \cdot c \cdot v = 0, -B1 \cdot v + B2 \cdot c \cdot v = 0 \right], [c, v] \right)$$

$$\#22: [c = 0 \wedge v = 0, c = 100 \wedge v = 16.66666666, c = 600 \wedge v = 0]$$

Come vedi la soluzione non banale [100, 16,666...] è proprio lo stato di equilibrio. Impostando tale stato iniziale le due successioni sono **costanti** (prova!).

Si ottengono invece dinamiche “asintoticamente” diverse modificando i parametri A_1 , A_2 , B_1 , B_2 ; nella figura seguente vedi in rosso la solita orbita e in blu l’orbita ottenuta impostando $A_1=0,5$ (aumentando quindi la percentuale di crescita dei conigli, mentre tutti gli altri parametri sono rimasti gli stessi). Il punto attrattore è cambiato ma il sistema trova anche in questo caso uno stato di equilibrio. Nota che, all’equilibrio, non solo abbiamo un maggior numero di conigli ma anche un maggior numero di volpi.



Per i prossimi esperimenti è opportuno apportare una semplice modifica al nostro programma per generare iterativamente gli stati del sistema: se il numero di conigli o di volpi diventa minore di 0,5 poniamo tale numero uguale a 0 (come è naturale):

#9: `*** Programma per la successione degli stati [c,v] del sistema`

`VetCV(n, c, c1, v, w, cont) :=`

`Prog`

`c := c0`

`v := v0`

`w := [[c0, v0]]`

`cont := 0`

`Loop`

`If cont = n`

`RETURN REVERSE(w)`

#10:

`c1 := c`

`c := c + A1 * c * (1 - c/M) - A2 * c * v`

`v := v - B1 * v + B2 * c1 * v`

`If c < 0.5`

`c := 0`

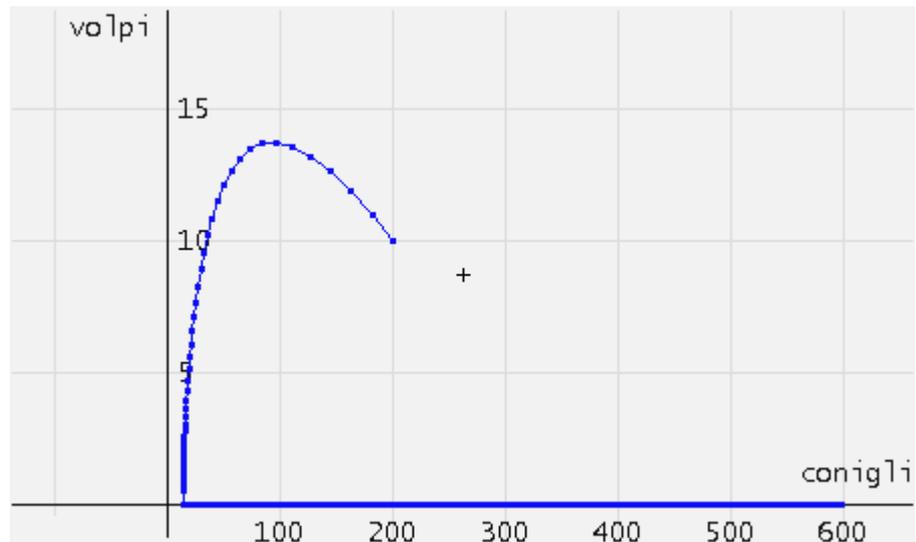
`If v < 0.5`

`v := 0`

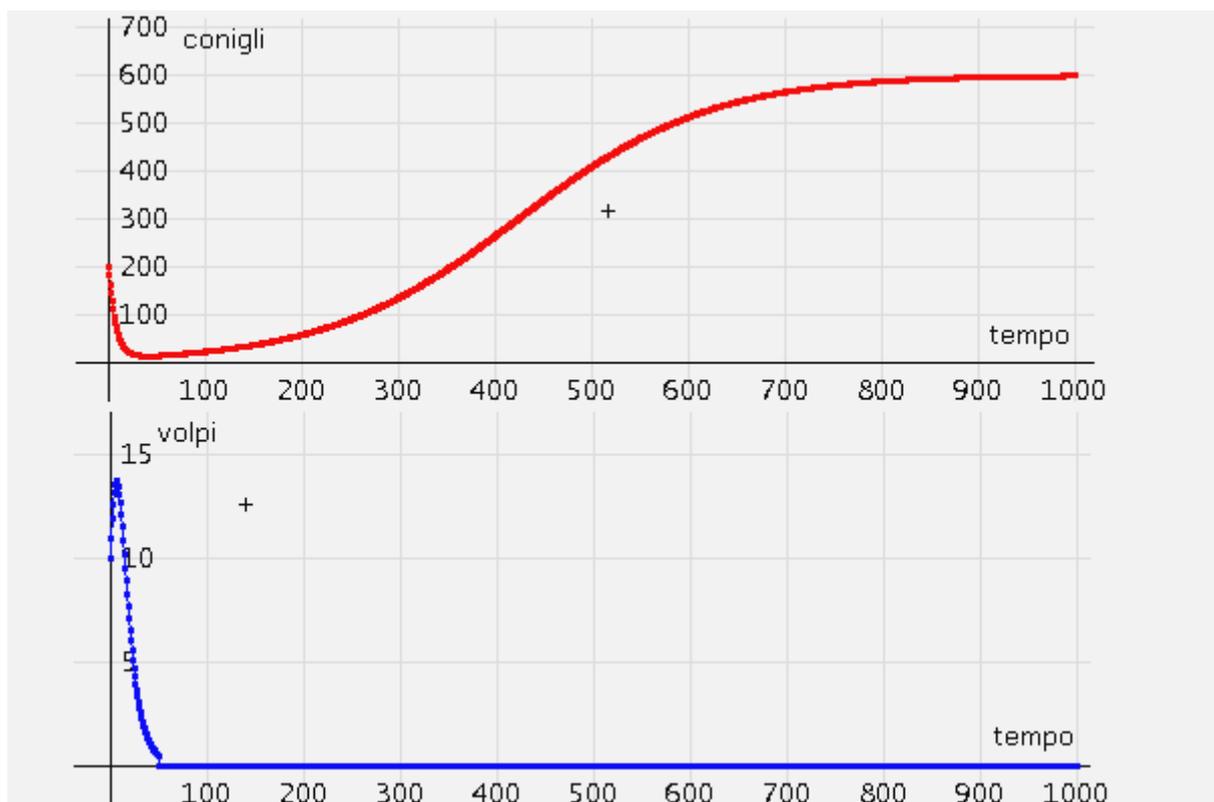
`w := ADJOIN([c, v], w)`

`cont := cont + 1`

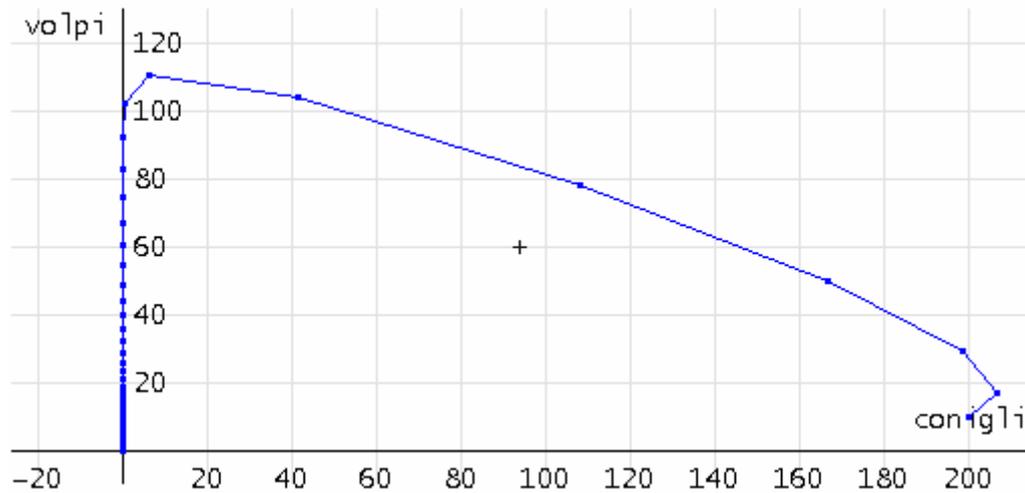
Ora rallentiamo pesantemente la crescita dei conigli ponendo $A_1=0,01$ (lasciando inalterati gli altri parametri). Quale congettura formulare sulla dinamica di lungo periodo? I conigli sono destinati all'estinzione? Nella figura a fianco vedi l'orbita nel piano delle fasi (con $n=1000$).



Il modello matematico ci dice una cosa diversa: saranno le volpi ad estinguersi, non i conigli. C'è una prima breve fase in cui il numero dei conigli diminuisce e quello delle volpi aumenta; poi, quando i conigli sono circa dimezzati rispetto alla situazione iniziale, anche le volpi rapidamente diminuiscono (fino all'estinzione); infine, in assenza di volpi, i conigli riprendono a crescere fino alla capacità massima dell'ambiente. Sorprendente! Un rallentamento della capacità di riproduzione dei conigli consente, nel lungo periodo, la crescita del loro numero.



Qui sotto vedi un'altra possibile evoluzione del sistema: i parametri sono $A_1=0,2$, $A_2=0,01$, $B_1=0,1$, $B_2=0,004$ (quindi solo il coefficiente B_2 di crescita delle volpi è cambiato, è il quadruplo di prima). Sai interpretarla? Qual è lo stato finale del sistema?



Prova tu a fare degli esperimenti modificando uno o più parametri.

Ora una nota conclusiva più impegnativa: leggile se hai un'idea di cosa sia un'equazione differenziale. I nostri modelli basati sulle successioni iterative sono modelli **discreti** perché il tempo non varia con continuità ma si incrementa via via di una unità. Un modello **continuo** per rappresentare la stessa situazione consisterebbe in un sistema di equazioni differenziali. Cerchiamo di capire. Consideriamo le due successioni

$$\begin{cases} c_{n+1} = c_n + A_1 c_n \cdot \left(1 - \frac{c_n}{M}\right) - A_2 c_n v_n \\ v_{n+1} = v_n - B_1 v_n + B_2 c_n v_n \end{cases}$$

che definiscono l'evoluzione del sistema. Questo simbolismo può essere interpretato secondo due punti di vista:

- Come **definizione ricorsiva** delle due successioni, dato lo stato iniziale $[c_0, v_0]$. E' il punto di vista da noi adottato.
- Come **sistema di equazioni alle differenze** in cui le **incognite** sono le due successioni c_n e v_n ; soluzione del sistema sarà ogni coppia di successioni in forma chiusa (cioè espresse come funzioni non ricorsive di n) che soddisfino simultaneamente le due equazioni e la condizione iniziale $c_0=h, v_0=k$ con h e k costanti. Poiché, come si è detto, le due successioni non sono in generale determinabili in forma chiusa, il sistema non è in generale risolubile.

Il punto di vista b) ci consente di passare dal discreto al continuo. Il sistema di equazioni, sostituendo t ad n ed utilizzando una notazione funzionale per le successioni, può essere riscritto in questa forma,

$$\begin{cases} c(t+1) = c(t) + A_1 c(t) \cdot \left(1 - \frac{c(t)}{M}\right) - A_2 c(t)v(t) \\ v(t+1) = v(t) - B_1 v(t) + B_2 c(t)v(t) \end{cases}$$

o anche, chiamando Δt l'unità di tempo (quindi $\Delta t=1$),

$$\begin{cases} \frac{c(t + \Delta t) - c(t)}{\Delta t} = A_1 c(t) \cdot \left(1 - \frac{c(t)}{M}\right) - A_2 c(t)v(t) \\ \frac{v(t + \Delta t) - v(t)}{\Delta t} = -B_1 v(t) + B_2 c(t)v(t) \end{cases}$$

Considerando una variabile **continua** t anziché discreta e incrementi Δt di tempo infinitesimi si ottiene il sistema di equazioni differenziali

$$\begin{cases} \frac{dc(t)}{dt} = A_1 c(t) \cdot \left(1 - \frac{c(t)}{M}\right) - A_2 c(t)v(t) \\ \frac{dv(t)}{dt} = -B_1 v(t) + B_2 c(t)v(t) \end{cases}$$

Soluzione del sistema è ogni coppia di funzioni del tempo $c(t)$ e $v(t)$ tali da verificare simultaneamente le due equazioni; si ottiene una soluzione particolare se sono inoltre verificate le condizioni iniziali $c(t_0)=h$, $v(t_0)=k$. Tali equazioni appartengono a una classe di equazioni che prende il nome di *equazioni preda-predatore* o *equazioni di Volterra* (o di Volterra-Lotka). Vito Volterra (1860-1940) è il matematico italiano che per primo si occupò dei sistemi preda-predatore e studiò i relativi sistemi di equazioni differenziali. Alfred Lotka (1889-1949) è il demografo americano (di origine ucraina) che affrontò le stesse questioni.