Modello classico preda-predatore

Paola Cereghetti

Nello scritto di Volterra [1], è presentato un sistema dinamico di equazioni differenziali che tentano di descrivere l'evolversi di un sistema col passare del tempo. Qui di seguito vengono in grandi linee presentati: la natura del sistema-modello, la sua risoluzione implicita e, da ultimo, il mio tentativo di risoluzione 'esplicita' con tutti i suoi inconvenienti.

1. Due specie una delle quali si nutre dell'altra

1.1. Il modello classico preda-predatore

Si definisce la specie N_1 come *preda* con *tasso di crescita* **a** in assenza di predatori (positivo perchè la specie si può evolvere liberamente), la specie N_2 come *predatori* con *tasso di esaurimento* **c** in assenza di prede (**-c** sarà quindi il tasso di crescita, negativo perchè la seconda specie in assenza di prede morirebbe di fame).

Isolate, le due specie avrebbero un andamento esponenziale: esploderebbe all'infinito, mentre N_2 si estinguerebbe.

Ma se le due specie dovessero convivere in uno stesso habitat i coefficienti verrebbero così modificati:

$$a - b\,N_2$$

la crescita di N_1 verrebbe limitata dalla presenza di N_2, b indica la *capacità di proteggersi* di N_1; e

$$- c + d\,N_1$$

la diminuzione di N_2 verrebbe frenata dalla presenza di N_1; d indica i *mezzi di offesa* di N_2.

Con i nuovi tassi di crescita si ha il sistema di equazioni differenziali:

[1] $$\frac{dN_1}{dt} = \dot{N}_1 = (a - b\,N_2)\,N_1$$

[2] $$\frac{dN_2}{dt} = \dot{N}_2 = (- c + d\,N_1)\,N_2$$

1.2. Risoluzione implicita

La risoluzione implicita consiste nel togliere la forma differenziale ottenendo un'equazione che dia N_1 in funzione di N_2.

Moltiplicando la [1] e la [2] per d, risp. per b, e sommando le due equazioni ottenute si trova:

[3] $$\frac{d(cN_1+aN_2)}{dt} = a\,d\,N_1 - b\,c\,N_2$$

Moltiplicando ancora la [1] e la [2] per (c/N_1), rispettivamente per (a/N_2) e sommando le due equazioni ottenute si trova:

[4] $$\frac{d(c\ln N_1+a\ln N_2)}{dt} = a\,d\,N_1 + b\,c\,N_2$$

Eguagliando i primi membri della [3] e della [4] si ha:

[5] $$\frac{d(c\ln N_1+a\ln N_2)}{dt} = \frac{d(cN_1+aN_2)}{dt}$$

Integrando la [5] e passando ai logaritmi avremo l'equazione con variabili N_1 e N_2:

$$\left(\frac{N_1}{e^{N_1}}\right)^c = \left(\frac{N_2}{e^{N_2}}\right)^{-a}$$

che è la forma implicita cercata.

La risoluzione implicita può essere rappresentata graficamente in un cosiddetto *ciclo di fluttuazione di centro* $(\frac{c}{d}, \frac{a}{b})$ il cui *periodo* può essere calcolato matematicamente per piccole fluttuazioni di N_1 e N_2. Su un intero ciclo la *media degli individui* delle due specie si mantiene costante ad un valore che equivale a quello delle coordinate del centro di fluttuazione. Nella figura 1 è riportato un grafico preso da [1]. Si noti che i cicli di fluttuazione sono concentrici: non si intersecano mai.

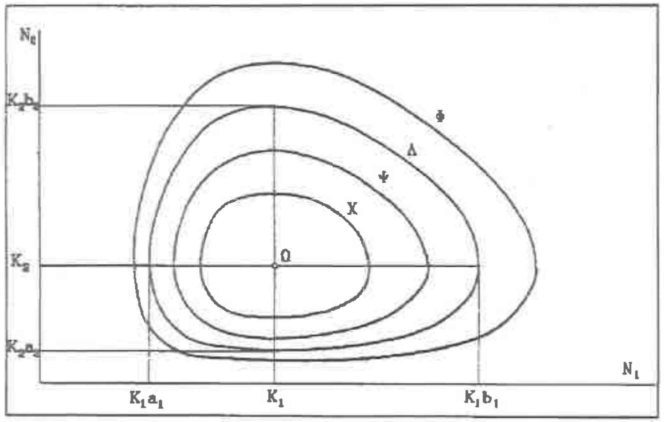

Fig. 1

2. Riduzione ad integrale del sistema di Volterra

2.1. Ricerca dell'integrale

Dato il sistema di Volterra:

$$\begin{cases} \dot{x} = a\,x - b\,x\,y \\ \dot{y} = -\,c\,y + d\,x\,y \end{cases}$$

si riducano le costanti b e d a 1 con la sostituzione

$$x := \frac{x}{d} \qquad , \qquad y := \frac{y}{b}$$

Ponendo la sostituzione

$$x := e^u \qquad , \qquad y := e^v \quad ,$$

ottengo il nuovo sistema

$$\begin{cases} \dot{u} = a - e^v \\ \dot{v} = -c + e^u \end{cases}$$

che si riduce all'equazione differenziale di secondo ordine

$$\ddot{u} = -\,e^v\,\dot{v}$$

$$\ddot{u} = -\,e^v\,(-\,c + e^u) = (\dot{u} - a)\,(-\,c + e^u)$$

[6] $$\ddot{u} + \dot{u}\,(c - e^u) - a\,(c - e^u) = 0 \quad .$$

Sostituendo con

$$z := c - e^{u}$$

$$u = \ln (c-z)$$

$$\dot{u} = \frac{-\dot{z}}{c-z}$$

$$\ddot{u} = \frac{-\ddot{z}}{c-z} - \left(\frac{\dot{z}}{c-z}\right)^2$$

la [6] diventa

$$-\frac{\ddot{z}}{c-z} - \left(\frac{\dot{z}}{c-z}\right)^2 - z\,\frac{\dot{z}}{c-z} - a\,z = 0$$

$$\mathbf{\ddot{z} + \frac{\dot{z}^2}{c-z} + z\,\dot{z} + a\,z\,(c-z) = 0}$$

Per la risoluzione di questa equazione si veda [2]. Qui di seguito è presentata la risoluzione nel caso specifico.

L'equazione da ridurre ad integrale sarà:

$$\ddot{z} + \dot{z}^2 f(z) + \dot{z}\,g(z) + h(z) = 0$$

con

$$f(z) = \frac{1}{c-z}$$
$$g(z) = z$$
$$h(z) = a\,z\,(c-z)$$

Per

$$\Omega(z) = \dot{z}(t)$$

$$\dot{\Omega}(z)\,\dot{z} = \dot{\Omega}\Omega = \ddot{z}(t)$$

si ottiene l'equazione differenziale di Abel:

$$\dot{\Omega}\,\Omega + \Omega^2 f(z) + \Omega\,g(z) + h(z) = 0$$

Si ha

$$\dot{\Omega}\,\Omega = \Omega 2\, f_2(z) + \Omega\, f_1(z) + f_0(z)$$

con

$$f_2(z) = \frac{1}{z-c}$$
$$f_1(z) = -z$$
$$f_0(z) = a\,z\,(z-c)$$

ponendo

$$s(z) = \Omega\,E$$
$$E = e^{-\int f_2 dz}$$

$$\dot{s} = \dot{\Omega}\,E - \Omega\,f_2\,E$$
$$\Omega = \frac{s}{E}$$

$$\dot{\Omega} = \frac{\dot{s}+\Omega f_2 E}{E} = \frac{\dot{s}+s f_2}{E}$$

$$\frac{s(\dot{s}+sf_2)}{E^2} = f_2 \left(\frac{s}{E}\right)^2 + f_1 \frac{s}{E} + f_0$$

$$s\,\dot{s} + s^2 f_2 = s^2 f_2 + f_1\, s\, E + f_0\, E^2$$

$$s\,\dot{s} = f_1\, s\, E + f_0\, E^2$$

ponendo

$$s := b(z) + F(z)$$
$$F(z) = \int E f_1\, dz$$

$$\dot{s} = \dot{b} + \dot{F} = \dot{b} + f_1\, E$$

$$(\dot{b} + f_1\, E)\,(b + F) = f_1\, E\,(b + F) + f_0\, E^2$$

$$b\,\dot{b} + \dot{b}\,F + E\, f_1\, b + f_1\, E\, F = E\, f_1\, b + f_1\, E\, F + f_0\, E^2$$

$$\dot{b}\,(b + F) = f_0\, E^2$$

per

$$f_0 \neq 0$$

ponendo

$$b(z) := \mu(\Gamma)$$
$$\Gamma = \int f_0 E^2 dz$$

$$\dot{b} = \dot{\mu}\,\dot{\Gamma} = \dot{\mu}\, f_0\, E^2$$

$$\dot{\mu}\, f_0\, E^2\,(\mu + F) = f_0\, E^2$$

$$\dot{\mu}\,(\mu + F) = 1$$

Gli integrali di E(z), F(z) e Γ(z) sono:

$$E(z) = e^{-\int f_2 dz} = e^{-\int \frac{dz}{z-c}} = \frac{k}{z-c}$$

K costante d'integrazione

$$F(z) = \int E f_1 dz = -K \int \frac{z}{z-c}\, dz = K\,[-z - c\ln(z-c) + L]$$

L costante d'integrazione

$$\Gamma(z) = \int f_0 E^2 dz = K^2 \int a\frac{z(z-c)}{(z-c)^2} dz = -K^2\, a\,[-z-c\ln(z-c)+L]$$

Integrando

$$\int(\mu+F)d\mu = \int d\Gamma$$

$$\frac{\mu^2}{2} + F\,\mu = \Gamma + M$$

M costante d'integrazione

Risalendo

$$\frac{b^2}{2} + F\, b = \Gamma + M$$

$$\frac{(s-F)^2}{2} + F\,(s - F) = \Gamma + M$$

$$\frac{(\Omega E-F)^2}{2} + F\,(\Omega\, E - F) = \Gamma + M$$

$$\frac{(\Omega^2 E^2 - F^2)}{2} = \Gamma + M$$

$$\Omega = \pm \frac{\sqrt{2\Gamma+M+F^2}}{E} = \dot{z} = \frac{dz}{dt} \qquad [*]$$

Passando ad integrale si ottiene

$$t = \int \frac{dz}{(z-c)\sqrt{-2a[-z-c\ln|z-c|+L]+\frac{M}{K^2}+[-z-c\ln|z-c|+L]^2}}$$

L'inconveniente di questo integrale è che, se risolto, dà il tempo in funzione della popolazione. A questo si può rimediare tramite una rotazione di novanta gradi.
Sarà particolarmente difficile trovare esplicitamente l'integrale, si deve quindi passare ad un lavoro di tabulazione.
É possibile trovare l'integrale della popolazione y risolvendo non più su x ma su y.
Il segno ± che compare in [*] sta ad indicare le diverse tendenze della curva (crescita e diminuzione).

2.2. Formula delle costanti d'integrazione

Qui di seguito vengono calcolate le formule, in funzione dei valori iniziali delle due popolazioni e delle costanti c e a (le costanti b e d, nel caso fossero diverse da uno, verrebbero subito reinserite secondo la prima sostituzione che permetteva il loro reinserimento), delle costanti d'integrazione:

$$\begin{cases} \dot{x} = a\,x - x\,y \quad , \quad x_0 \\ \dot{y} = -c\,y + x\,y \quad , \quad y_0 \end{cases}$$

$$u_0 = \ln x_0$$
$$z_0 = c - x_0$$

$$\Omega(z) = \dot{z} = (c - e^u)' = -\,\dot{u}\,e^u$$

$$u_0 = \frac{\dot{x}_0}{x_0} = a - y_0$$

$$\dot{x}_0 = a\,x_0 - x_0\,y_0$$

$$\Omega_0 = \dot{z}_0 = x_0\,(y_0 - a)$$

$$s(z) = \Omega\,E$$

$$E = e^{-\int\frac{dz}{z-c}} = \frac{k}{z-c}$$
$$E_0 = e^{-\ln|z-c|} = 1$$
$$s_0 = \Omega_0\,E_0 = x_0\,(y_0 - a)$$

$$k = E_0\,(z_0-c) = z_0-c$$

$$s(z) = b(z) + F(z)$$
$$F(z) = \int Ef1\,dz = k\,(-z - c\ \ln|z-c| + L)$$
$$F_0 = (z_0-c)\,(-z_0 - c\ \ln|z_0-c| + L) = 0$$

$$L = z_0 + c\ \ln|z_0-c| = c - x_0 + c\ \ln|-x_0|$$

$$b(z) = \mu(\Gamma)$$
$$\Gamma_0 = \int \frac{K^2az}{(z-c)}\,dz = -K^2\,a\,(-z - c\ \ln|z-c| + L) = 0$$
$$b_0 = s_0 - F_0 = x_0\,(y_0 - a) = \mu_0$$
$$\frac{\mu_0^2}{2} + F_0\,\mu_0 = \Gamma_0 + M$$

$$M = \frac{(y_0-a)^2}{2}$$

Infine:

$$\mathbf{\frac{M}{K^2} = \frac{(y_0-a)^2}{2}}$$

$$\mathbf{L = c - x_0 + c\ ln\ |x_0|}$$

È ora possibile passare a un caso particolare.

2.3. Un esempio

Utilizzando i valori:

$x_0 = 0.5$
$y_0 = 0.5$
$a = b = c = d = 1$

ho il sistema:

$$\begin{cases} \dot{x} = x - x\,y, & x_0 = 0.5 \\ \dot{y} = -y + x\,y, & y_0 = 0.5 \end{cases}$$

Con le costanti d'integrazione

$$\frac{M}{K^2} = 0.125$$
$$L = -0.193$$

si avrà l'integrale

$$t = \int \frac{dx}{(-x)\sqrt{-2[x-1-\ln|x|-0.193]+0.125+[x-1-\ln|x|-0.193]^2}}$$

La figura 2 riporta il risultato della tabulazione paragonato ad una soluzione approssimata con Runge - Kutta.

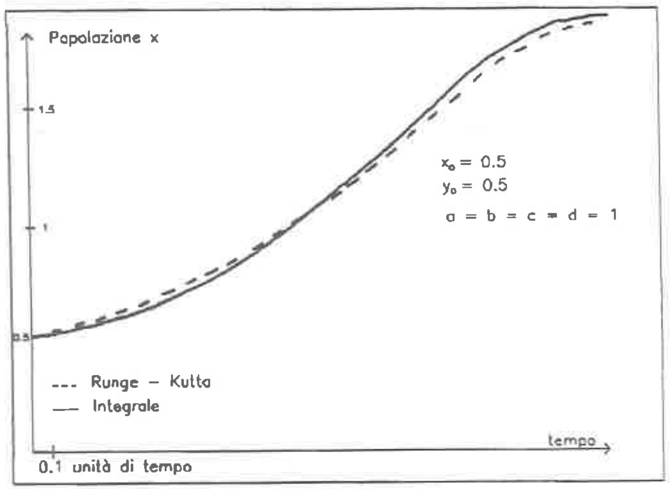

Fig. 2

Bibliografia

[1] Vito Volterra; Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi ; Rend. Comitato talassografico italiano (1927)

[2] E Kamke; Differentialgleichungen I: Gewöhnliche Differentialgleichungen.Leipzig , 1969.

[3] E Kamke; Differentialgleichungen II: Lösungsmethoden und Lösungen, Leipzig , 1944.