

Perché la natura non perirà

di Antonio Steiner e Martin Gander

1. Un paradosso

In un trattato che è da considerarsi come il fondamento della modellistica in biologia [1] già negli anni trenta V. Volterra ha enunciato il suo famoso principio di esclusione quale conseguenza di un modello matematico assai generale e persuasivo per costruzione da lui proposto. In essenza esso afferma che più popolazioni in disputa per nutrimento o anche spazio vitale in un dato habitat a lunga scadenza non possono convivere ma che tutte salvo una si estingueranno.

D'altra parte è palese che la natura non sembra affatto tenere conto di questo principio di esclusione o almeno ha trovato mezzo di aggirarlo. Basta infatti un solo sguardo su uno dei nostri prati alpestri come raffigurato qui sotto



Fig.1

per far saltare agli occhi la netta contraddizione con quanto ci si attendeva:

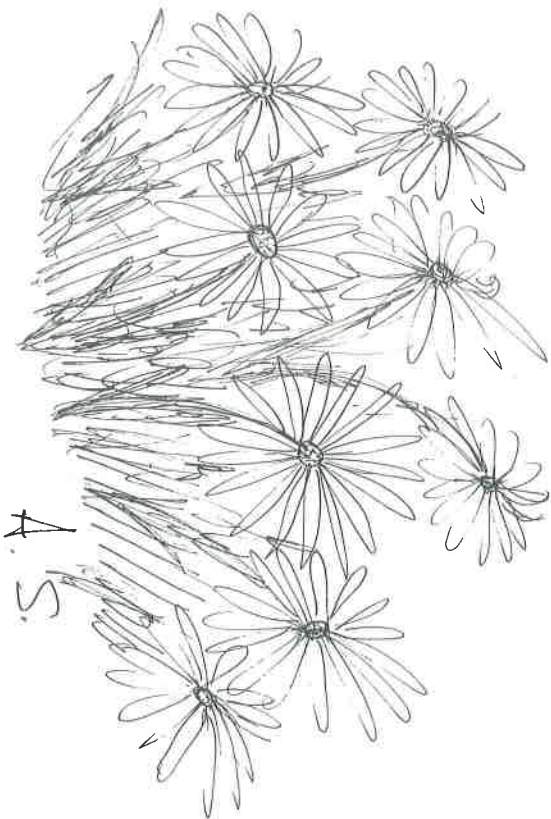


Fig.2

Alcuni anni fa avevamo già proposto di generalizzare il classico modello di Volterra mediante un lieve ritoocco atto a ristabilire corrispondenza fra prognosi e realtà [2,3]. Ciò fu reso possibile usando la teoria di M. Eigen costruita originariamente per lo studio della competizione di macromolecole in cosiddetti sistemi Darwiniani, esposta in succinto in [4,5]. In questo lavoro riprendiamo la discussione sotto nuovi aspetti. Come primo rimpiazziamo il modello classico di partenza con uno a termini logaritmici il che lo renderà molto più maneggevole, pur preservandone le caratteristiche: fenomeno già incontrato in analoghi contesti [5,6]. In aggiunta studieremo anche l'effetto dovuto ad una crescita periodica sull'andamento del sistema.

2. Modello logaritmico di competizione

Nel sistema a due popolazioni

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 [a_1 - \gamma_1 (h_1 \ln x_1 + h_2 \ln x_2)]; & x_1^0 > 0 \\ \dot{x}_2 = x_2 [a_2 - \gamma_2 (h_1 \ln x_1 + h_2 \ln x_2)]; & x_2^0 > 0 \end{cases}$$

vogliamo attenerci alla comoda scelta delle costanti $\gamma_1 = 1$, $\gamma_2 = 2$, $h_1 = 0.2$, $h_2 = 0.4$ mantenendole poi fisse in seguito. Dopo aver ricondotto il sistema dinamico alle equazioni

$$(1) \quad \begin{cases} \dot{y}_1 = -0.2y_1 - 0.4y_2 + a_1; & y_1^0 \\ \dot{y}_2 = -0.4y_1 - 0.8y_2 + a_2; & y_2^0 \end{cases}$$

per aver posto

$$(2) \quad y_i = \ln x_i$$

studieremo invece accuratamente l'influsso delle due costanti, introdotte con la semplice ma già tipica scelta di coefficienti di crescita

$$(3) \quad a_1 = 2, \quad a_2 = \alpha + \beta \cos t,$$

sull'evoluzione del sistema.

2.1 Soluzione generale.

Il sistema omogeneo associato ad (1) con valori propri

$$\omega_1 = 0, \quad \omega_2 = -1$$

ha soluzione generale

$$(4) \quad y_1 = C_1 + C_2 e^{-t}, \quad y_2 = -0.5C_1 + 2C_2 e^{-t}.$$

Sostituendo le costanti in queste espressioni con delle funzioni $C_i(t)$ si riesce a soddisfare il sistema inomogeneo (1) quando, tenuto conto di (3),

$$\begin{cases} C_1 = 0.4(4 - \alpha) - 0.4\beta \cos t \\ C_2 = 0.4(1 + \alpha)e^t + 0.4\beta e^t \cos t \end{cases}$$

Effettuata l'integrazione avremo

$$\begin{cases} y_1 = 0.4(4 - \alpha)t - 0.4\beta \sin t + K_1 \\ y_2 = 0.4(1 + \alpha)e^t + 0.2\beta e^t (\cos t + \sin t) + K_2. \end{cases}$$

Infine, inserendo questa funzione in (4) troviamo quale *soluzione generale* di (1)

$$\begin{cases} y_1 = 0.4(4 - \alpha)t + 0.4(1 + \alpha) + 0.2\beta(\cos t - \sin t) + K_1 + K_2 e^{-t} \\ y_2 = -0.2(4 - \alpha)t + 0.8(1 + \alpha) + 0.2\beta(2\cos t + 3\sin t) - 0.5K_1 + 2K_2 e^{-t} \end{cases}$$

Fissati come valori iniziali

$$(5) \quad y_1^0 = 0, \quad y_2^0 = 0,$$

le corrispondenti costanti di integrazione sono

$$(5') \quad K_1 = 0, \quad K_2 = -0.4 - 0.4\alpha - 0.2\beta,$$

in modo che per concludere possiamo asserire che

$$(6) \quad \begin{cases} y_1 = 0.4(4 - \alpha)t + 0.4(1 + \alpha) + 0.2\beta(\cos t - \sin t) - \\ \quad - 0.4(1 + \alpha + 0.5\beta)e^{-t} \\ y_2 = -0.2(4 - \alpha)t + 0.8(1 + \alpha) + 0.2\beta(2\cos t + 3\sin t) \\ \quad - 0.8(1 + \alpha + 0.5\beta)e^{-t} \end{cases}$$

risolve le equazioni

(7)

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = -0.2y_1 - 0.4y_2 + 2; & y_1^0 = 0 \\ \dot{y}_2 = -0.4y_1 - 0.8y_2 + \alpha + \beta \cos t; & y_2^0 = 0 \end{cases}$$

alle quali si riduce il sistema competitivo logaritmico

(8)

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 [2 - (0.2 \ln x_1 + 0.4 \ln x_2)]; & x_1^0 = 1 \\ \dot{x}_2 = x_2 [\alpha + \beta \cos t - 2(0.2 \ln x_1 + 0.4 \ln x_2)]; & x_2^0 = 1 \end{cases}$$

che abbiamo scelto come esempio di (1) con le costanti ancora libere α e β .

2.2 Punto fisso e ciclo limite.

Scegliendo $\alpha = 4$ si azzerano i primi termini nella (6) e tralasciando la periodicità nel coefficiente di crescita a_2 , ossia ponendo $b = 0$, otteniamo

$$y_1 = 2 - 2e^{-t}, \quad y_2 = 4 - 4e^{-t}.$$

La traiettoria nel piano (y_1, y_2) parte da $(0, 0)$ e si muove per $t \rightarrow +\infty$ lungo una retta perpendicolare alla 0-isocline $y_2 = -0.5y_1 + 5$ verso il punto di equilibrio $G = (2, 4)$.

Quando invece, sempre con $\alpha = 4$, considerassimo con $\beta = 1$ un coefficiente di crescita $a_2 = 4 + \cos t$ si nota che la traiettoria

$$\begin{cases} y_1 = 2 + 0.2(\cos t - \sin t) - 2.2e^{-t} \\ y_2 = 4 + 0.2(2\cos t + 3\sin t) - 4.4e^{-t} \end{cases}$$

partendo ancora da $(0, 0)$ si avvolge in un ciclo limite attorno a G , come appare nella figura seguente.

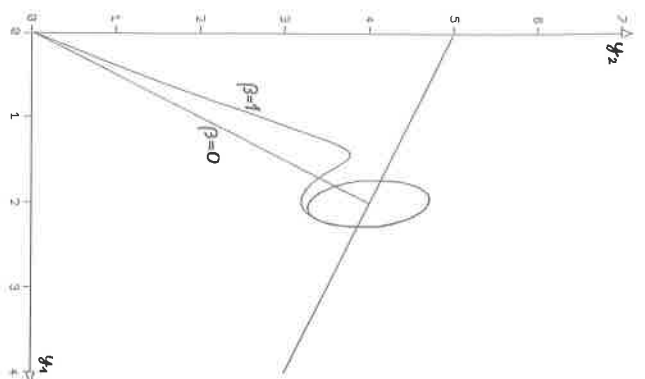
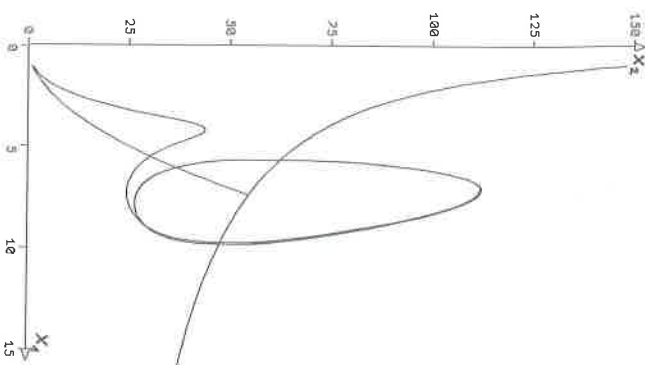


Fig. 3



2.3 Ampliamento del ciclo-limite

Manteniamo fisso il valore $\alpha = 4$ e gettiamo uno sguardo sul terzo termine nelle equazioni (6) che origina il ciclo-limite

$$y_1 = 0.2\beta(\cos t - \sin t), \quad y_2 = 0.2\beta(2\cos t + 3 \sin t).$$

Si nota che esso, al variare del parametro β , non subisce che un ampliamento omotetico, come esemplificato nella figura 4, che rappresenta nel piano (y_1, y_2) le due traiettorie corrispondenti ai valori $b = 1$ e $b = 2$ che, partendo da $(0,0)$, si avvolgono ambedue attorno al punto fisso G ottenuto per $\beta = 0$.

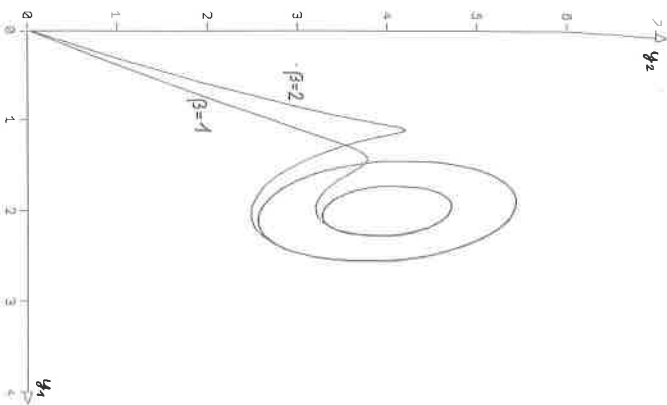


Fig. 4

2.4. Dissoluzione di un ordine fallace.

Giudicando dalle figure 3 e 4 tutto sembra in ordine: il sistema (8) nel corso della sua evoluzione si comporta in modo che assicura convivenza fra le nostre popolazioni. Ma questo ordine è ingannevole! Dietro ad esso sta pur sempre in agguato il principio di Volterra, pronto a mettere in moto il suo inesorabile meccanismo di esclusione non appena ci si distanzi minimamente dal *valore esatto di cooperazione* $\alpha = 4$. Infatti, in tal caso, i primi termini nella (6) non si azzerano più e portano alla dissoluzione dell'ordine.

2.4.1 Un primo esempio.

Scegliamo

$$(9) \quad \beta = 0, \quad \alpha = 2.$$

La traiettoria

$$\begin{cases} y_1 = 0.8t + 1.2 - 1.2e^{-t} \\ y_2 = -0.4t + 2.4 - 2.4e^{-t} \end{cases}$$

parte da (0,0), si inoltra nella striscia delimitata dalle 0-isocline

$$\begin{cases} \dot{y}_2 = 0 & \Leftrightarrow & y_2 = -0.5y_1 + 2.5 \\ \dot{y}_1 = 0 & \Leftrightarrow & y_2 = -0.5y_1 + 5 \end{cases}$$

intersecando orizzontalmente la prima di esse, e si avvicina poi all'asintoto obliquo

$$(a) \quad y_2 = -0.5y_1 + 3$$

interno alla striscia, muovendosi verso destra dall'alto al basso.

Se invece α assume un valore superiore a 4, ad esempio si avesse

$$(9) \quad \beta = 0, \quad \alpha = 6,$$

la traiettoria corrispondente si allontana in senso opposto, come raffigurato nella figura 5.

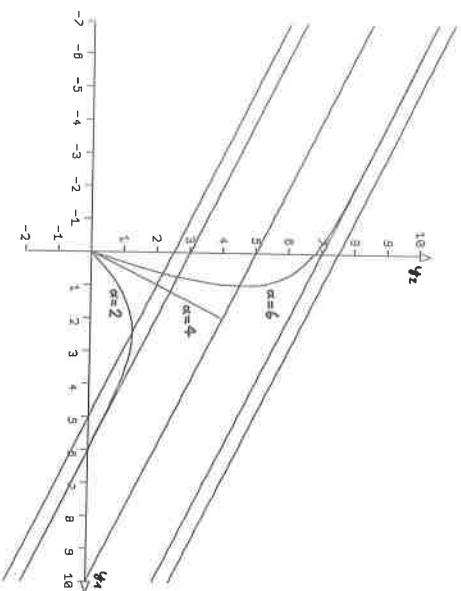


Fig. 5

2.4.2 Secondo esempio.

Anche il ciclo-limite di figura 3 corrispondente ai valori $\alpha = 4$, $\beta = 1$ si dissolve al variare del parametro α . Le traiettorie per

$$(10) \quad \beta = 1, \quad \alpha = 4, 3.3, 2, 4.7, 6$$

calcolate nel piano (y_1, y_2) secondo la (6) sono riportate nella figura 6.

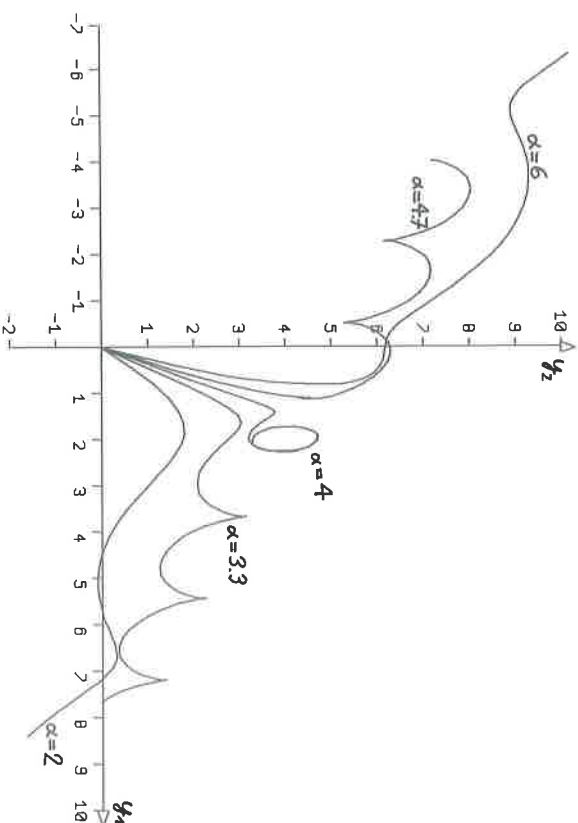


Fig. 6

2.5 Passaggio a cooperazione

Quanto descritto nella precedente sezione corrobora il principio di esclusione di Volterra per il modello (8), fatta eccezione per il caso infinitamente improbabile nel quale il parametro α assume un ben determinato valore. Ciò resterà vero fintanto che si hanno valori propri

$$\omega_1 = 0, \quad \omega_2 < 0$$

come per ogni sistema del tipo considerato, di cui (8) non è che un esempio numerico.

Per evitare l'azzerarsi di ω_1 , responsabile dei fenomeni incontrati sarà dunque indispensabile un certo riuoco alle nostre equazioni, analogo a quello proposto in [2] che è sostenuto da una vasta gamma di possibilità per la sua effettiva realizzazione in reali sistemi biologici [7].

Per giungere a un equo paragone, manteniamo invariati i dati numerici che hanno portato alle equazioni (8), limitandoci all'aggiunta di un *termine di cooperazione*

$$\gamma \ln x_2$$

al tasso-base di crescita $a_1 = 2$ nella prima equazione, mentre lasciamo immutato $a_2 = \alpha + \beta \cos t$ nella seconda equazione. Abbiamo così da studiare il sistema

$$(11) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 [2 + \gamma \ln x_2 - (0.2 \ln x_1 + 0.4 \ln x_2)]; & x_1^0 = 1 \\ \dot{x}_2 = x_2 [\alpha + \beta \cos t - 2(0.2 \ln x_1 + 0.4 \ln x_2)]; & x_2^0 = 1 \end{cases}$$

che tramite la trasformazione già sfruttata

$$(2) \quad y_1 = \ln x_1 \Leftrightarrow x_1 = e^{y_1}$$

si riconduce di nuovo a un sistema lineare :

$$(12) \quad \begin{cases} \dot{y}_1 = -0.2y_1 + (\gamma - 0.4)y_2 + 2; & y_1^0 = 0 \\ \dot{y}_2 = -0.4y_1 - 0.8y_2 + \alpha + \beta \cos t; & y_2^0 = 0 \end{cases}$$

2.5.1 La striscia di convivenza

I valori propri del sistema omogeneo associato a (12) sono le radici dell'equazione caratteristica

$$\begin{vmatrix} -0.2 - \omega & \gamma - 0.4 \\ -0.4 & -0.8 - \omega \end{vmatrix} = \omega^2 + \omega + 0.4\gamma = 0;$$

ossia

$$(13) \quad \omega_{1,2} = \frac{-1 \pm \sqrt{1 - 1.6\gamma}}{2}$$

Condizione necessaria e sufficiente affinché questi restino entrambi negativi, anche quando il *parametro* γ di *cooperazione* sia *oggetto a perturbazioni*, è che esso rimanga confinato nella *striscia di convivenza*:

$$(14) \quad 0 < \gamma < 0.625.$$

Ciò sarà ad esempio il caso per la scelta

$$(14') \quad \gamma = 0.6,$$

accompagnata dai valori propri

$$\omega_1 = -0.4, \quad \omega_2 = -0.6$$

e dal sistema lineare (12) che assume la forma:

$$(12') \quad \begin{cases} \dot{y}_1 = -0.2y_1 + 0.2y_2 + 2; & y_1^0 = 0 \\ \dot{y}_2 = -0.4y_1 - 0.8y_2 + \alpha + \beta \cos t; & y_2^0 = 0 \end{cases}$$

2.5.2 Soluzione generale

Il sistema omogeneo ha la soluzione

$$y_1 = C_1 e^{-0.4t} + C_2 e^{-0.6t}, \quad y_2 = -C_1 e^{-0.4t} - 2C_2 e^{-0.6t}.$$

Con il metodo di variazioni delle costanti e sostituendo in (12') si giunge alle condizioni

$$\begin{cases} \dot{C}_1 e^{-0.4t} + \dot{C}_2 e^{-0.6t} = 2 \\ -\dot{C}_1 e^{-0.4t} - 2\dot{C}_2 e^{-0.6t} = \alpha + \beta \cos t \end{cases}$$

ovvero a

$$\begin{cases} \dot{C}_1 = e^{0.4t}(4 + \alpha) + \beta e^{0.4t} \cos t \\ \dot{C}_2 = -e^{0.6t}(2 + \alpha) - \beta e^{0.6t} \cos t \end{cases},$$

che, dopo integrazione portano alle funzioni

$$\begin{cases} C_1 = 10e^{0.4t} + 2.5\alpha e^{0.4t} + \beta e^{0.4t}[0.3448 \cos t + 0.8621 \sin t] + K_1 \\ C_2 = -\frac{2 + \alpha}{0.6} e^{0.6t} - \beta e^{0.6t}[0.4412 \cos t + 0.7353 \sin t] + K_2 \end{cases}$$

e finalmente alla soluzione generale di (12)

$$\begin{cases} y_1 = 6.\bar{6} + 0.8\bar{3}\alpha + \beta[-0.0964 \cos t + 0.1268 \sin t] + K_1 e^{-0.4t} + K_2 e^{-0.6t} \\ y_2 = -3.\bar{3} + 0.8\bar{3}\alpha + \beta[0.5376 \cos t + 0.6085 \sin t] - K_1 e^{-0.4t} - 2K_2 e^{-0.6t} \end{cases}$$

Per concludere adattiamo le costanti di integrazione ai valori iniziali

$$y_1^0 = y_2^0 = 0, \text{ ottenendo:}$$

$$(15') \quad \begin{cases} K_1 = -10 - 2.5\alpha - 0.3448\beta \\ K_2 = 3.\bar{3} + 1.\bar{6}\alpha + 0.4412\beta. \end{cases}$$

2.6 Il paradosso risolto.

Per semplice che sia, il sistema (11) presenta già caratteristiche in mancanza delle quali una descrizione della convivenza di due popolazioni reali in *competizione* non ci sembra possibile.

Infatti, purché il parametro γ , anche se soggetto a perturbazioni, resti confinato nella *striscia di convivenza* (14), un'ulteriore, inevitabile perturbazione dei parametri α e β non porta più a dissoluzione della convivenza competitiva. Essa avrà per effetto solo un'innocua deformazione delle traiettorie, che però resteranno, per $t \rightarrow +\infty$, in regioni limitate del piano (y_1, y_2) . Grazie alla trasformazione (2) possiamo allora asserire che le traiettorie degli x_i resteranno confinate in regioni finite del quarto di piano $x_i > 0$. Evidenziamo questa *basilar nuova proprietà* del sistema (11) con un paragone con i casi già discussi per il sistema (8).

2.6.1 Primo esempio

Alla scelta

$$(9) \quad \beta = 0, \quad \alpha = 2$$

corrisponde il sistema

$$(12) \quad \begin{cases} \dot{y}_1 = -0.2y_1 + 0.2y_2 + 2; & y_1^0 = 0 \\ \dot{y}_2 = -0.4y_1 - 0.8y_2 + 2; & y_2^0 = 0 \end{cases}$$

con le 0-isocline

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = 0 & \Leftrightarrow & y_2 = y_1 - 10 \\ \dot{y}_2 = 0 & \Leftrightarrow & y_2 = -0.5y_1 + 2.5 \end{cases}$$

che si intersecano nel punto di equilibrio G. La traiettoria di (12) calcolata secondo (15) e (15') parte da (0,0), interseca orizzontalmente la 0-isocline $\dot{y}_2 = 0$ e si avvicina per $t \rightarrow +\infty$ al punto-limite G. Al variare del parametro α esso si sposta sulla retta $y_2 = y_1 - 10$, come appare dalla seguente figura, nella quale sono raggruppati i casi

$$(9') \quad \beta = 0, \quad \alpha = 2, 4, 6$$

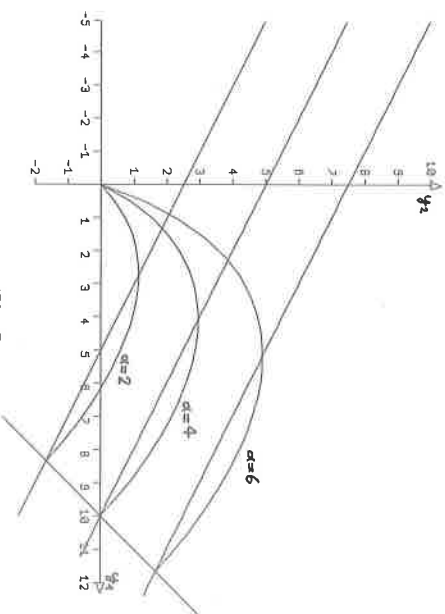


Fig. 7

2.6.2 Secondo esempio

Usando (15) e (15'), nella figura 8 abbiamo disegnato le traiettorie di (12') per i tre casi

$$(10) \quad \beta = 1, \quad \alpha = 2, 4, 6$$

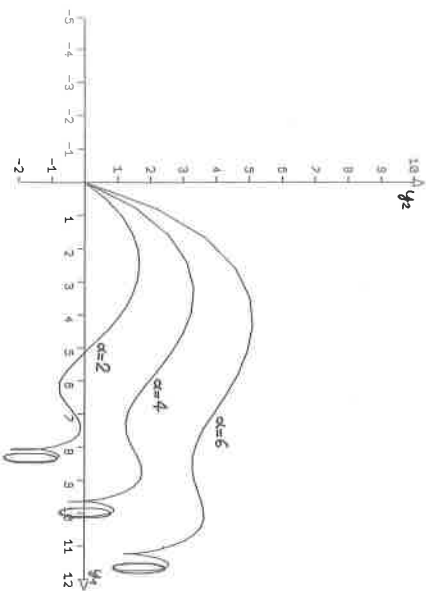


Fig. 8

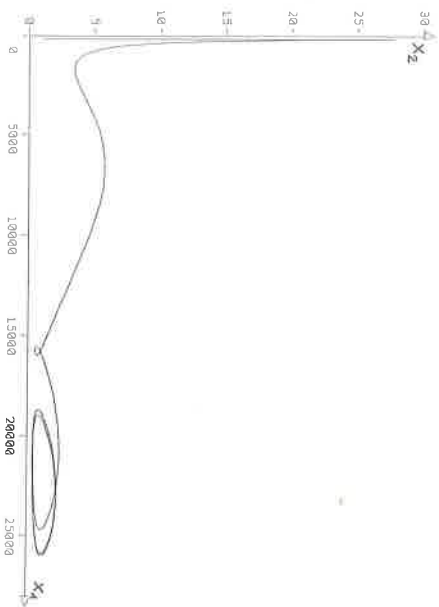


Fig. 9

Concludiamo poi questo lavoro *del tutto elementare* con la figura 9. In questa figura, per il caso intermedio $\beta = 1$, $\alpha = 4$, abbiamo rappresentato l'evoluzione delle popolazioni reali x_i , soluzioni del sistema (11), calcolati a partire dagli y_i , facendo uso della trasformazione (2)

Bibliografia

- [1] Volterra V., *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Paris, 1931.
- [2] Arrigoni M., Steiner A., *Das Volterra'sche Konkurrenzmodell und die Selektionsgleichungen von Manfred Eigen*, *Studia Biophysica*, Vol.118, 1987.
- [3] Steiner A., *Sistemi dinamici non lineari*, Corso d'aggiornamento di matematica, Liceo cantonale di Mendrisio, 1988.
- [4] Steiner A., *Modelli matematici dell'evoluzione in "Evoluzionismo: un dibattito aperto"*, Liceo cantonale di Mendrisio, 1985.
- [5] Steiner A., *Alcune associazioni biologiche in "Sguardo matematico nella biologia"*, Liceo cantonale e Biblioteca cantonale di Mendrisio, 1990.
- [6] Steiner A., *Sistemi preda-predatore con termini d'accoppiamento logaritmici*, *Bollettino dei docenti di matematica n° 22*, Laboratorio di didattica della matematica, DIC, Bellinzona, 1991.
- [7] Walker I., *Aspetti biologici e fisici di competizione e coesistenza*, Corso d'aggiornamento di matematica, Liceo cantonale di Mendrisio, 1987.