SISTEMI COMPETITIVI

ANTONIO STEINER, FABRIZIO PINI, MARTIN J. GANDER

Abstract. The classical competition model of Vito Volterra always leads to the extinction of all the species except the strongest one. We show in this paper how to construct models of competition which permit the coexistence of several species in a competitive environment. We illustrate the new models with numerical examples and also present a model which can be solved analytically.

A Chica, assidua ed astuta compagna dei miei calcoli

1. Il modello di competizione classico

Esso fu ideato da Vito Volterra e discusso in [1]. Supponiamo di avere due specie viventi in uno stesso ambiente: siano x_1 e x_2 i rispettivi numeri di individui e siano a_1 e a_2 i rispettivi tassi di crescita in presenza di sufficiente nutrimento. Si supponga ora che ogni individuo riduca la quantità complessiva di risorse a disposizione degli altri: in particolare

Antonio Steiner, Von Sury–Weg 18, CH–4500 Solothurn.

Fabrizio Pini, Liceo Cantonale di Mendrisio, CH–6850 Mendrisio (e–mail: pini@lime.lic.ti-edu.ch).

Martin Gander, Dept. of Mathematics, McGill University, 805 Sherbrooke Street West, Montreal, QC, Canada H3A 2K6 (e–mail: mgander@math.mcgill.ca).

la presenza di x_1 individui della prima specie riduce questa quantità nella misura h_1x_1; analogamente x_2 individui della seconda specie la diminuiscono nella misura h_2x_2. La diminuzione complessiva è allora $h_1x_1 + h_2x_2$. Perciò, in virtù del diverso bisogno di nutrimento delle due specie, i due tassi di crescita vengono ridotti a

$$a_1 - \gamma_1(h_1x_1 + h_2x_2), \quad a_2 - \gamma_2(h_1x_1 + h_2x_2).$$

Avremo allora le equazioni differenziali

$$\left\{ \begin{array}{lcll} \dot{x}_1 & = & x_1(a_1 - \gamma_1(h_1x_1 + h_2x_2)); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 & = & x_2(a_2 - \gamma_2(h_1x_1 + h_2x_2)); & x_2^0 \end{array} \right. \tag{1.1}$$

nelle quali dovremo supporre i coefficienti a_i, h_i, γ_i e i valori iniziali x_i^0 costanti positive.

Il *metodo delle 0–isocline* [2] ci permette di tracciare, almeno qualitativamente, l'andamento delle traiettorie del sistema. Siccome

$$\dot{x}_1 \leq 0 \Longleftrightarrow x_2 \geq -\frac{h_1}{h_2}x_1 + \frac{1}{\gamma_1}\frac{a_1}{h_2}$$

nonché

$$\dot{x}_2 \leq 0 \Longleftrightarrow x_2 \geq -\frac{h_1}{h_2}x_1 + \frac{1}{\gamma_2}\frac{a_2}{h_2}$$

dei tre punti di equilibrio di (1.1) e cioè

$$G_0 = (0,0), \quad G_1 = \left(\frac{a_1}{\gamma_1 h_1}, 0\right), \quad G_2 = \left(0, \frac{a_2}{\gamma_2 h_2}\right)$$

il primo sarà sempre instabile e, ad esempio,

$$G_2 \text{ è stabile se e solo se } \frac{a_1}{\gamma_1} < \frac{a_2}{\gamma_2}. \tag{1.2}$$

In figura 1 appaiono raffigurate per questo caso le traiettorie del sistema dinamico, che si scindono in due fasci separati da un' unica traiettoria che va da G_1 a G_2 e tutte convergenti asintoticamente in G_2. Si noti *l'equifinalità* di questo comportamento asintotico, cioè la sua indipendenza dai valori iniziali (x_1^0, x_2^0). Nella figura appaiono tratteggiate anche le 0–isocline $\dot{x}_1 = 0$ e $\dot{x}_2 = 0$, che nel nostro quarto di piano separano le regioni nelle quali al crescere del tempo si ha una diminuzione o un'aumento di x_1, rispettivamente di x_2.

Dunque adottando questo modello, le due popolazioni in competizione per lo stesso nutrimento (o spazio vitale) in un dato habitat a lunga scadenza non possono convivere: solo una delle due popolazioni sfuggirà all' estinzione (*principio d'esclusione competitiva*).

2. UN CASO PARTICOLARE

Quando, per improbabile che sia, si ha la relazione

$$\frac{a_1}{\gamma_1} = \frac{a_2}{\gamma_2}, \tag{2.1}$$

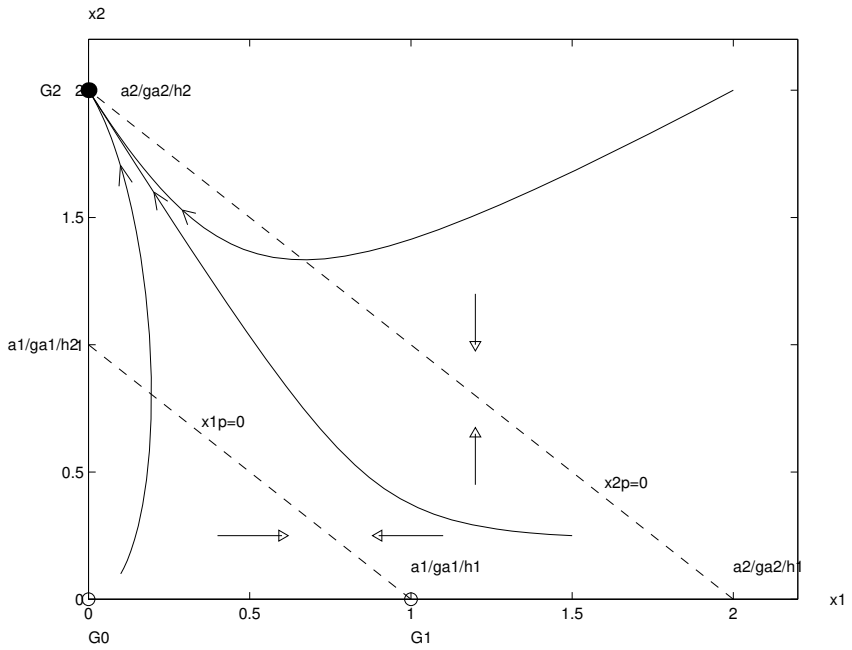

FIGURA 1. Traiettorie per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $\gamma_1 = 1$, $\gamma_2 = 1$, $h_1 = 1$, $h_2 = 1$.

le traiettorie del sistema possono essere calcolate esplicitamente. Infatti avremo allora

$$\begin{cases} \dot{x}_1 &= \gamma_1 x_1(\frac{a_i}{\gamma_i} - (h_1 x_1 + h_2 x_2)); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &= \gamma_2 x_2(\frac{a_i}{\gamma_i} - (h_1 x_1 + h_2 x_2)); & x_2^0 \end{cases}$$

e quindi, risolvendo le due equazioni otteniamo la relazione

$$\frac{1}{\gamma_1}(\ln x_1)^{\cdot} = \frac{1}{\gamma_2}(\ln x_2)^{\cdot}$$

che, dopo integrazione, ci fornisce

$$x_2 = K x_1^{\frac{\gamma_2}{\gamma_1}} \tag{2.2}$$

con costante d'integrazione K da adattare ai valori iniziali. In figura 2 abbiamo trattato un'esempio numerico le cui traiettorie sono archi di parabola, tutti diretti verso punti di equilibrio sulla comune 0–isoclina $\dot{x}_1 = \dot{x}_2 = 0$ che congiunge G_1 con G_2. Chiameremo *indifferenti* questi punti fissi, in quanto piccole deviazioni da essi conducono a piccoli spostamenti dell'equilibrio finale del sistema.

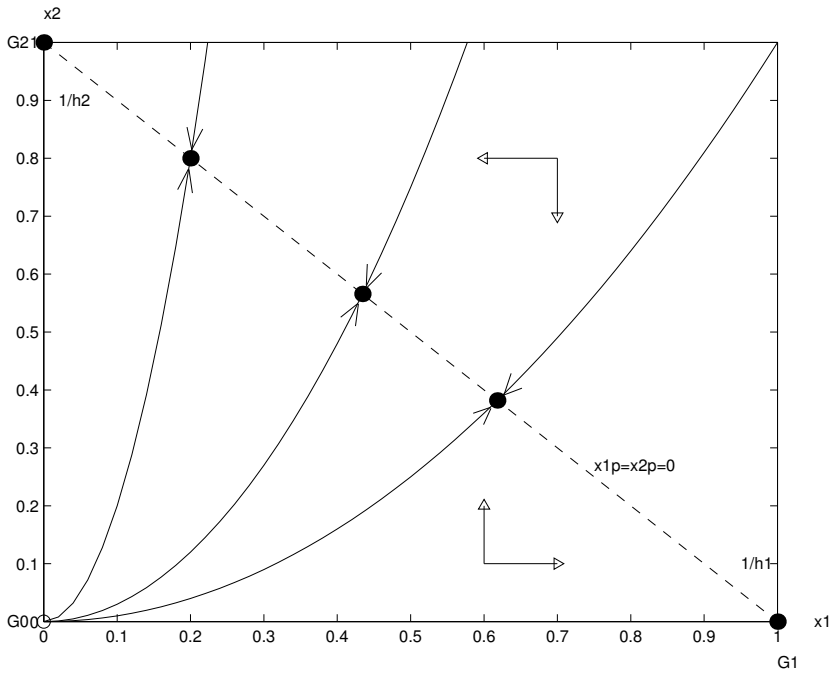

FIGURA 2. Traiettorie $x_2 = Kx_1^2$ per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $\gamma_1 = 1$, $\gamma_2 = 2$.

3. SOLUZIONE ESPLICITA PER $\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma$

In tal caso, come già fatto notare da V. Volterra in [1], si può risolvere esattamente il sistema di equazioni differenziali

$$\left\{ \begin{array}{lcll} \dot{x}_1 & = & x_1(a_1 - \gamma(h_1 x_1 + h_2 x_2)); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 & = & x_2(a_2 - \gamma(h_1 x_1 + h_2 x_2)); & x_2^0. \end{array} \right. \tag{3.1}$$

Conviene adottare la trasformzione di variabili dovuta a B. L. Jones [3]

$$x_i = \xi_i f, \quad f = \mathrm{e}^{-\gamma \int_0^t (h_1 x_1 + h_2 x_2) d\tau} \tag{3.2}$$

che conduce a $\dot{\xi}_i = a_i \xi_i$; $\xi_i(0) = x_i^0$ ossia alle funzioni–base

$$\xi_i = x_i^0 \mathrm{e}^{a_i t}$$

mentre il fattore comune f, conformemente a

$$\dot{f} = -f^2 \gamma \left(h_1 x_1^0 \mathrm{e}^{a_1 t} + h_2 x_2^0 \mathrm{e}^{a_2 t} \right); f(0) = 1, \quad ,$$

risulta essere

$$f = \frac{1}{\frac{\gamma h_1 x_1^0}{a_1} \mathrm{e}^{a_1 t} + \frac{\gamma h_2 x_2^0}{a_2} \mathrm{e}^{a_2 t} + \left[1 - \left(\frac{\gamma h_1}{a_1} x_1^0 + \frac{\gamma h_2}{a_2} x_2^0 \right) \right]}$$

Se si ha ad esempio

$$a_2 > a_1 \tag{3.3}$$

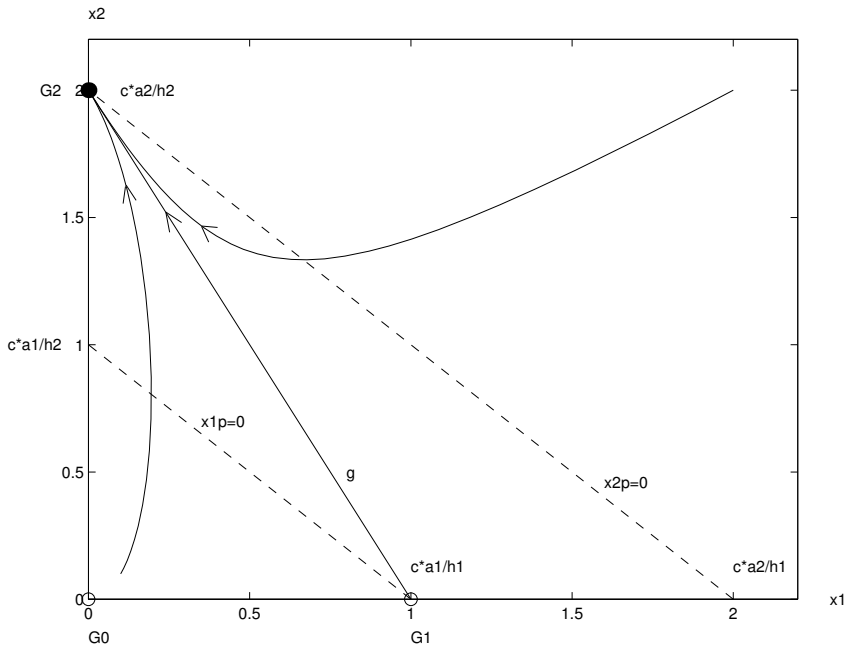

FIGURA 3. Competizione per $\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma = 1$, $a_1 = 1 < a_2 = 2$, $c = \frac{1}{\gamma} = 1$, $h_1 = 1$, $h_2 = 1$.

le *soluzioni di* (3.1) possono essere espresse nella forma

$$\left\{\begin{array}{lcl} x_1 & = & \dfrac{x_1^0 \mathrm{e}^{(a_1-a_2)t}}{\frac{\gamma h_1 x_1^0}{a_1}\mathrm{e}^{(a_1-a_2)t}+\frac{\gamma h_2 x_2^0}{a_2}+\left[1-\left(\frac{\gamma h_1}{a_1}x_1^0+\frac{\gamma h_2}{a_2}x_2^0\right)\right]\mathrm{e}^{-a_2 t}} \\ x_2 & = & \dfrac{x_2^0}{\frac{\gamma h_1 x_1^0}{a_1}\mathrm{e}^{(a_1-a_2)t}+\frac{\gamma h_2 x_2^0}{a_2}+\left[1-\left(\frac{\gamma h_1}{a_1}x_1^0+\frac{\gamma h_2}{a_2}x_2^0\right)\right]\mathrm{e}^{-a_2 t}} \end{array}\right. \tag{3.4}$$

che rende palese il comportamento asintotico del sistema

$$x_1 \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} 0, \quad x_2 \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \frac{a_2}{\gamma h_2}.$$

Inoltre la traiettoria che congiunge G_1 e G_2, a differenza dal caso generale di figura 1, non è altro che il *segmento di retta*

$$g: \ \frac{h_1}{a_1}x_1 + \frac{h_2}{a_2}x_2 = \frac{1}{\gamma} = c \tag{3.5}$$

nel primo quadrante. Scelto un punto di partenza su di esso, la traiettoria, nel suo avvicinamento a G_2, vi rimane, come si vede da (3.4).

$$(x_1^0, x_2^0) \in g \Longrightarrow (x_1, x_2) \in g. \tag{3.6}$$

Le traiettorie del sistema competitivo (3.1) appaiono in figura 3.

4. Sistemi di Eigen generano sistemi competitivi

Consideriamo il *sistema di Eigen*

$$\left\{\begin{array}{rcll} \dot{x}_1 & = & a_1x_1 - x_1\Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 & = & a_2x_2 - x_2\Omega; & x_2^0 \\ \frac{x_1}{p} + \frac{x_2}{q} & = & c := \frac{x_1^0}{p} + \frac{x_2^0}{q} & \end{array}\right. \tag{4.1}$$

nel quale p, q denotano costanti positive. Dalla condizione ambientale risulta

$$\frac{\dot{x}_1}{p} + \frac{\dot{x}_2}{q} = 0$$

e quindi il tasso di diluizione da adottare

$$\Omega = \frac{1}{c}\left(\frac{a_1}{p}x_1 + \frac{a_2}{q}x_2\right). \tag{4.2}$$

Introducendo questa espressione in (4.1) e *non più richiedendo* che $c = \frac{x_1^0}{p} + \frac{x_2^0}{q}$ avremo generato il sistema competitivo

$$\left\{\begin{array}{rcll} \dot{x}_1 & = & a_1x_1 - \frac{x_1}{c}\left(\frac{a_1}{p}x_1 + \frac{a_2}{q}x_2\right); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 & = & a_2x_2 - \frac{x_2}{c}\left(\frac{a_1}{p}x_1 + \frac{a_2}{q}x_2\right); & x_2^0 \end{array}\right. \tag{4.3}$$

nel quale a_1, a_2, p, q, c denotano costanti positive arbitrarie e i valori iniziali (x_1^0, x_2^0) possono essere scelti liberamente nel primo quadrante. Si ritrova così il sistema (3.1): infatti basta porre

$$p := \frac{a_1}{h_1},\ q = \frac{a_2}{h_2},\ c = \frac{1}{\gamma}.$$

5. Sistemi non equifinali

Non tutti i sistemi di Eigen evolvono in modo equifinale, cioè verso un equilibrio indipendente dalle condizioni iniziali. Un'esempio classico, già trattato in [4] è il seguente

$$\left\{\begin{array}{rcll} \dot{x}_1 & = & a_1x_1^2 - x_1\Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 & = & a_2x_2^2 - x_2\Omega; & x_2^0 \\ x_1 + x_2 & = & c := x_1^0 + x_2^0, & \end{array}\right. \tag{5.1}$$

dove in virtù di $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 = 0$ si trova

$$\Omega = \frac{1}{c}\left(a_1x_1^2 + a_2x_2^2\right). \tag{5.2}$$

Introdotta questa espressione in (5.1), la *libera scelta dei valori iniziali* (x_1^0, x_2^0) *nel primo quadrante* genera il *sistema competitivo*

$$\left\{\begin{array}{rcll} \dot{x}_1 & = & x_1\left(a_1x_1 - \frac{1}{c}(a_1x_1^2 + a_2x_2^2)\right); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 & = & x_2\left(a_2x_2 - \frac{1}{c}(a_1x_1^2 + a_2x_2^2)\right); & x_2^0 \end{array}\right. \tag{5.3}$$

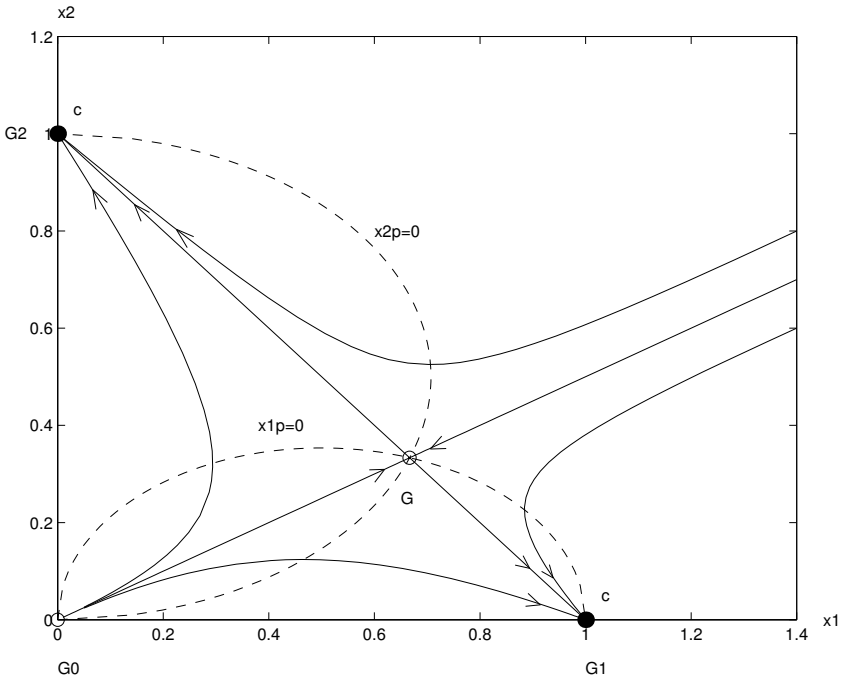

FIGURA 4. Biforcazione, $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $c = 1$.

con costanti positive a_1, a_2, c. I suoi punti fissi

$$\dot{x}_1 = \dot{x}_2 = 0$$

saranno, oltre a $G_0(0,0)$ e a $G(\frac{ca_2}{a_1+a_2}, \frac{ca_1}{a_1+a_2})$, ambedue instabili, anche $G_1(c,0)$ e $G_2(0,c)$ che sono invece asintoticamente stabili. Poiché

$$\dot{x}_1 \leq 0 \Longleftrightarrow \frac{(x_1 - c/2)^2}{(c/2)^2} + \frac{x_2^2}{(\sqrt{a_1/a_2}c/2)^2} \geq 1$$

$$\dot{x}_2 \leq 0 \Longleftrightarrow \frac{x_1^2}{(\sqrt{a_2/a_1}c/2)^2} + \frac{(x_2 - c/2)^2}{(c/2)^2} \geq 1$$

le *0–isocline* del sistema sono gli archi di elisse che appaiono tratteggiati in figura 4, dalla quale risulta come il primo quadrante sia suddiviso in *bacini di attrazione* di G_1 rispettivamente G_2 dalle due traiettorie che convergono verso G. L'evoluzione del sistema non è dunque equifinale. inoltre essa non conduce neppure alla convivenza delle due popolazioni: a causa dell'instabilità di G, una delle due popolazioni è destinata ad estinguersi.

6. COMPETIZIONE E CONCOMITANZA

In numerose situazioni la natura non rispetta il principio d'esclusione competitiva di Volterra. Ci sembra perciò opportuno presentare altri modelli di competizione, che permettono

la convivenza delle specie anche a lungo termine. Uno di questi è dato dal sistema di Eigen

$$\left\{\begin{array}{rcll} \dot{x}_1 &=& a_1\sqrt{x_1} - x_1\Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &=& a_2\sqrt{x_2} - x_2\Omega; & x_2^0 \\ x_1 + x_2 &=& c := x_1^0 + x_2^0, & \end{array}\right. \tag{6.1}$$

che dopo introduzione di $\Omega = \frac{1}{c}(a_1\sqrt{x_1}+a_2\sqrt{x_2})$ conformemente alla condizione $\dot{x}_1+\dot{x}_2 = 0$, non vincolando però i valori iniziali (x_1^0, x_2^0) a soddisfare $x_1^0 + x_2^0 = c$, assume la forma

$$\left\{\begin{array}{rcll} \dot{x}_1 &=& \sqrt{x_1}\left(a_1 - \frac{\sqrt{x_1}}{c}(a_1\sqrt{x_1} + a_2\sqrt{x_2})\right); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &=& \sqrt{x_2}\left(a_2 - \frac{\sqrt{x_2}}{c}(a_1\sqrt{x_1} + a_2\sqrt{x_2})\right); & x_2^0 \end{array}\right. \tag{6.2}$$

con constanti positive a_1, a_2, c.
Ponendo $\dot{x}_1 = \dot{x}_2 = 0$ si ricavano i punti fissi del sistema: $G_0(0,0)$, poi per $x_1, x_2 > 0$ da

$$\frac{1}{c}(a_1\sqrt{x_1} + a_2\sqrt{x_2}) = \frac{a_1}{\sqrt{x_1}} = \frac{a_2}{\sqrt{x_2}}$$

nel primo quadrante

$$G\left(\frac{ca_1^2}{a_1^2 + a_2^2}, \frac{ca_2^2}{a_1^2 + a_2^2}\right) \tag{6.3}$$

ed infine sugli assi $G_1(c,0)$, e $G_2(0,c)$. Mentre G_0, G_1, G_2 sono instabili, G si rivela essere globalmente asintoticamente stabile così come la sua immagine H ottenuta mediante la trasformazione di variabili

$$y_i = \sqrt{x_i} \tag{6.4}$$

che porta al sistema

$$\dot{y}_i = \frac{1}{2}\left(a_i - \frac{y_i}{c}(a_1y_1 + a_2y_2)\right); \quad y_i^0 = \sqrt{x_i^0}. \tag{6.5}$$

Infatti, considerato che

$$\begin{aligned} \dot{y}_1 \le 0 &\iff y_2 \ge \frac{a_1}{a_2}\left(\frac{c}{y_1} - y_1\right), \\ \dot{y}_2 \le 0 &\iff y_1 \ge \frac{a_2}{a_1}\left(\frac{c}{y_2} - y_2\right) \end{aligned}$$

si possono tracciare le 0–isocline e poi qualitativamente le traiettorie di (6.5), come nell'esempio numerico di figura 5.

7. UN MODELLO ESPLICITAMENTE RISOLVIBILE

Vi si giunge prendendo come sistema di partenza

$$\left\{\begin{array}{rcll} \dot{x}_1 &=& a_1\sqrt{x_1} - x_1\Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &=& a_2\sqrt{x_2} - x_2\Omega; & x_2^0 \\ \sqrt{x_1} + \sqrt{x_2} &=& c := \sqrt{x_1^0} + \sqrt{x_2^0}, & \end{array}\right. \tag{7.1}$$

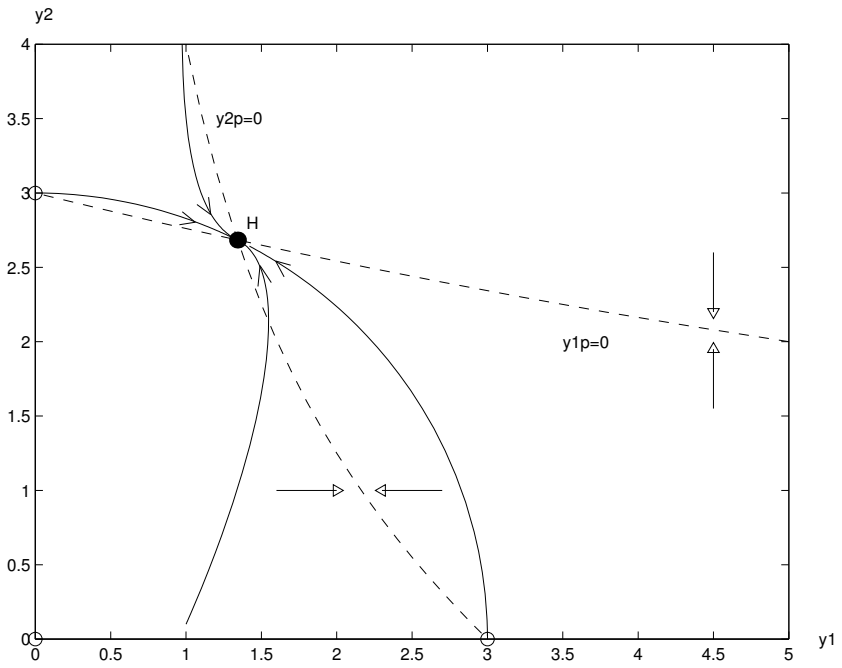

FIGURA 5. Traiettorie per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $c = 9$.

nel quale, rispetto al sistema di Eigen (6.1), è stata modificata la condizione ambientale. Derivando quest'ultima si ha

$$\frac{1}{2\sqrt{x_1}}\dot{x}_1 + \frac{1}{2\sqrt{x_2}}\dot{x}_2 = 0$$

e quindi Ω è la *costante*

$$\Omega = \frac{1}{c}(a_1 + a_2)$$

da sostituire in (7.1). Rinunciando ancora una volta a vincolare i valori iniziali (x_1^0, x_2^0) tramite la condizione ambientale si ottiene il sistema competitivo

$$\left\{ \begin{array}{rcll} \dot{x}_1 & = & \sqrt{x_1}\left(a_1 - \frac{\sqrt{x_1}}{c}(a_1 + a_2)\right); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 & = & \sqrt{x_2}\left(a_2 - \frac{\sqrt{x_2}}{c}(a_1 + a_2)\right); & x_2^0 \end{array} \right. \tag{7.2}$$

contenente le costanti positive a_1, a_2, c. Ancora grazie alla trasformazione

$$y_i = \sqrt{x_i} \tag{7.3}$$

le equazioni si riscrivono

$$\dot{y}_i = -\frac{a_1 + a_2}{2c}y_i + \frac{a_i}{2}; \quad y_i^0 = \sqrt{x_i^0}. \tag{7.4}$$

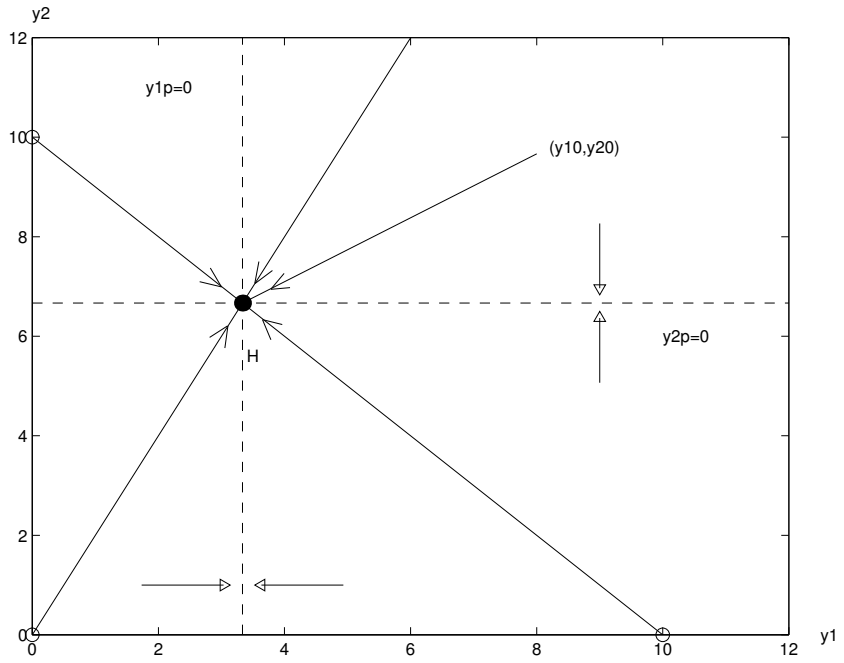

FIGURA 6. Traiettorie per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $c = 10$.

lineari e sempre indipendenti fra di loro con soluzione immediata

$$y_i = \frac{a_i c}{a_1 + a_2} + K_i \mathrm{e}^{-\frac{a_1+a_2}{2c}t}, \quad K_i = y_i^0 - \frac{a_i c}{a_1 + a_2}. \tag{7.5}$$

Eliminato il tempo in (7.4)

$$\frac{dy_2}{y_2 - \frac{a_2 c}{a_1+a_2}} = \frac{dy_1}{y_1 - \frac{a_1 c}{a_1+a_2}}$$

e dopo integrazione si ha

$$y_2 - \frac{a_2 c}{a_1 + a_2} = K \left(y_1 - \frac{a_1 c}{a_1 + a_2} \right).$$

con K costante. Le traiettorie del sistema sono quindi dei raggi che partono da (y_1^0, y_2^0) e puntano a

$$H = \left(\frac{a_1 c}{a_1 + a_2}, \frac{a_2 c}{a_1 + a_2} \right) \tag{7.6}$$

come da figura 6.

Le possibilità di produrre convivenza fra popolazioni in concorrenza sono però svariatissime e per niente limitate agli ultimi due modelli presentati. Facciamo soltanto cenno a precedenti lavori [5, 6, 7] nei quali già ci siamo occupati di questo problema veramente fondamentale per la modellistica delle interazione fra popolazioni.

Bibliografia

[1] V. Volterra, *Leçon sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Cahiers Scientifiques, Paris, 1931.
[2] A. Steiner, *Sistemi dinamici non lineari I*, Il Volterriano Nr. 6, Mendrisio, 1997.
[3] B. L. Jones et al., *On the Theory of Selection of Coupled Macromolecular Systems*, Bull. Math. Biol. 38, pp. 15–28, 1976.
[4] A. Steiner, *Dalla caccia alla lepre ai cicli di Eigen*, Il Volterriano Nr. 1, Mendrisio, 1991.
[5] A. Steiner, M. J. Gander, *Perché la natura non perirà*, Il Volterriano Nr. 2, Mendrisio, 1992.
[6] A. Steiner, M. J. Gander, *Autolimitazione quale naturale principio di convivenza*, Il Volterriano Nr. 3, Mendrisio, 1993.
[7] A. Steiner, M. J. Gander, *Convivenza fra popolazioni autolimitate in disputa o collaboranti*, Bollettino dei Docenti di Matematica Nr. 28, Bellinzona, 1994.