

Metodi Matematici Applicati alla Biologia

Anno Accademico 2008/09

Il Semestre

Settimana 4 – Aprile 2009

Interazioni fra specie

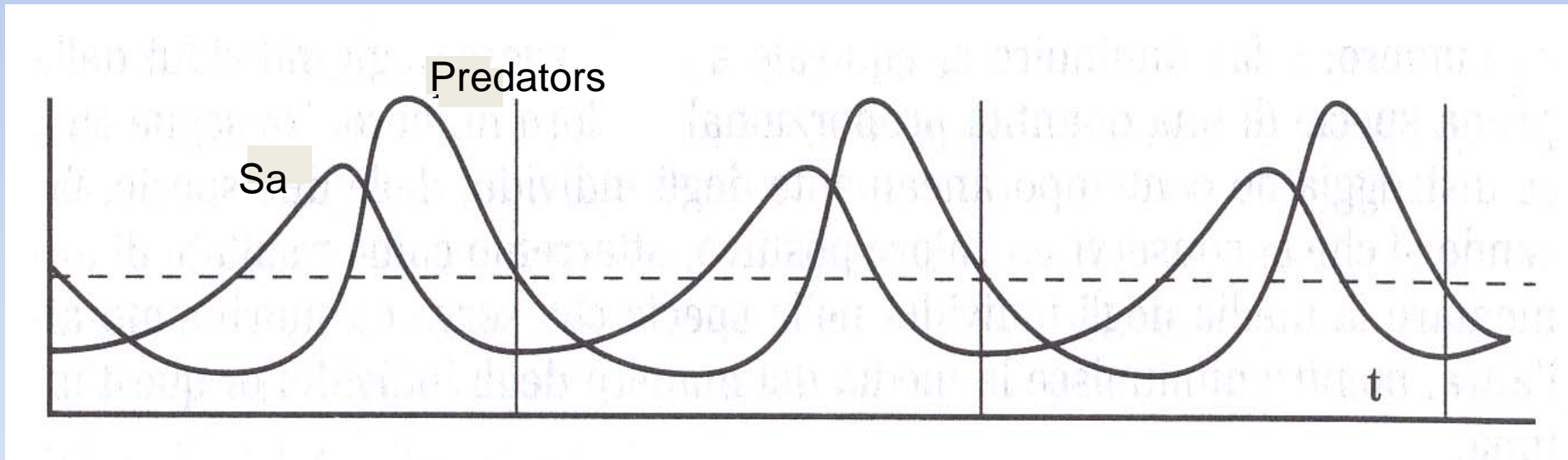
Ogni coppia di specie interagisce in uno dei seguenti modi:

- **COMPETIZIONE**: ogni specie produce un effetto inibitorio sull'altra;
- **SIMBIOSI**: ogni specie produce un effetto acceleratore sull'altra;
- **PREDAZIONE**: il Predatore produce un effetto inibitorio sulla Preda che ha un effetto acceleratore sul Predatore.

La storia del modello Lotka-Volterra

Negli anni successivi la prima guerra mondiale il biologo Umberto D'Ancona osservò delle regolarità nelle distribuzioni di *sardine* e di pesci che si cibano di sardine nell'alto mar Adriatico;

Le osservazioni sulle due specie erano di questo tipo:



La storia del modello Lotka-Volterra

La principale regolarità era la **ciclicità** (*sfasata*) della densità delle due popolazioni.

Nel tentativo di dar conto di tale regolarità D'Ancona si rivolse a suo suocero... il matematico Vito Volterra.

Volterra nel 1926 porta a termine la costruzione del modello matematico in grado di spiegare l'interazione fra due specie di cui una Predatrice dell'altra (Preda).

Le assunzioni di Volterra

Volterra ha studiato il seguente sistema di equazioni differenziali:

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - bx^2 - cxy \\ \dot{y} = -ey + c'xy \end{cases}$$

dove x rappresenta la densità di prede ed y la densità di predatori.

Quali assunzioni ci sono dietro le equazioni di Volterra?

La preda

$$\dot{x} = ax - bx^2 - cxy$$

- In assenza della specie predatrice la preda avrebbe una crescita di tipo logistico con capacità portante pari ad a/b ;
- La velocità con cui la preda viene ridotta di densità dal predatore dipende dalle densità di preda e predatori;
- Il parametro $c > 0$ misura il tasso di predazione ovvero, per la preda, quanto letali siano gli incontri con il predatore.

Il predatore

$$\dot{y} = -ey + c'xy$$

- In assenza della specie preda il predatore si estingue e la velocità con cui questo avviene è misurato dal parametro $e > 0$;
- La velocità con cui il predatore si moltiplica dipende dalle densità di preda e predatori;
- Il parametro $c' > 0$ misura il tasso di predazione ovvero, per il predatore, quanto beneficio trae dall'incontro con la preda.

Sistemi di equazioni differenziali: punti fissi

$$\begin{cases} \dot{x} = p_1(x, y) = ax - bx^2 - cxy \\ \dot{y} = p_2(x, y) = -ey + c'xy \end{cases}$$

Da un punto di vista matematico l'evoluzione congiunta di preda e predatore è descritta da un **sistema di equazioni differenziali nonlineari**.

Analogamente al caso unidimensionale i punti fissi sono quelle densità di preda/predatore che rendono contemporaneamente nulli i tassi di crescita delle due specie:

$$\begin{cases} \dot{x} = 0 \\ \dot{y} = 0 \end{cases}$$

Il punto $O(0,0)$ è uno stato stazionario.

Sistemi di equazioni differenziali: punti fissi

$$\begin{cases} \dot{x} = 0 & \Rightarrow & f(x, y) = a - bx - cy = 0 \\ \dot{y} = 0 & \Rightarrow & g(x) = -e + c'x = 0 \end{cases}$$

Le due funzioni sono molto importanti perché rappresentano **luoghi geometrici** nel piano delle fasi in cui preda o predatore sono stazionari.

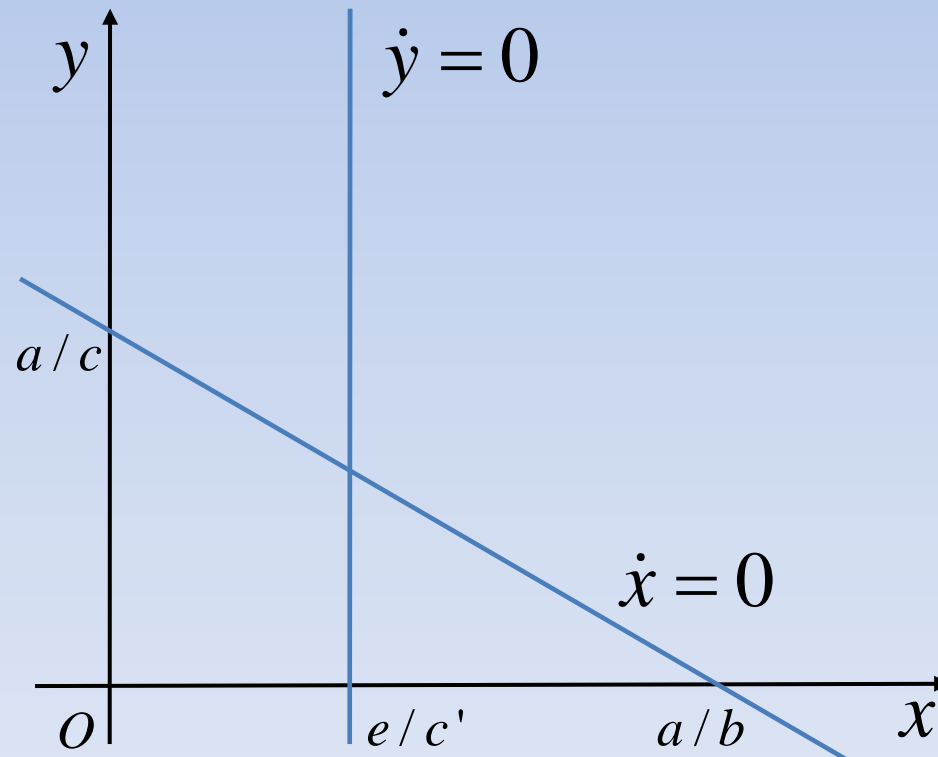
Nel piano delle fasi (x, y) la condizione di stazionarietà della preda è rappresentata dalla retta:

$$y = \frac{a}{c} - \frac{b}{c}x$$

Sistemi di equazioni differenziali: punti fissi

La condizione di stazionarietà del predatore è la retta verticale:

$$x = \frac{e}{c'}$$



Sistemi di equazioni differenziali: punti fissi

Il punto d'incontro delle due rette rappresenta un secondo stato stazionario:

$$E(x^*, y^*) = \left(\frac{e}{c'}; \frac{a}{c} - \frac{be}{cc'} \right)$$

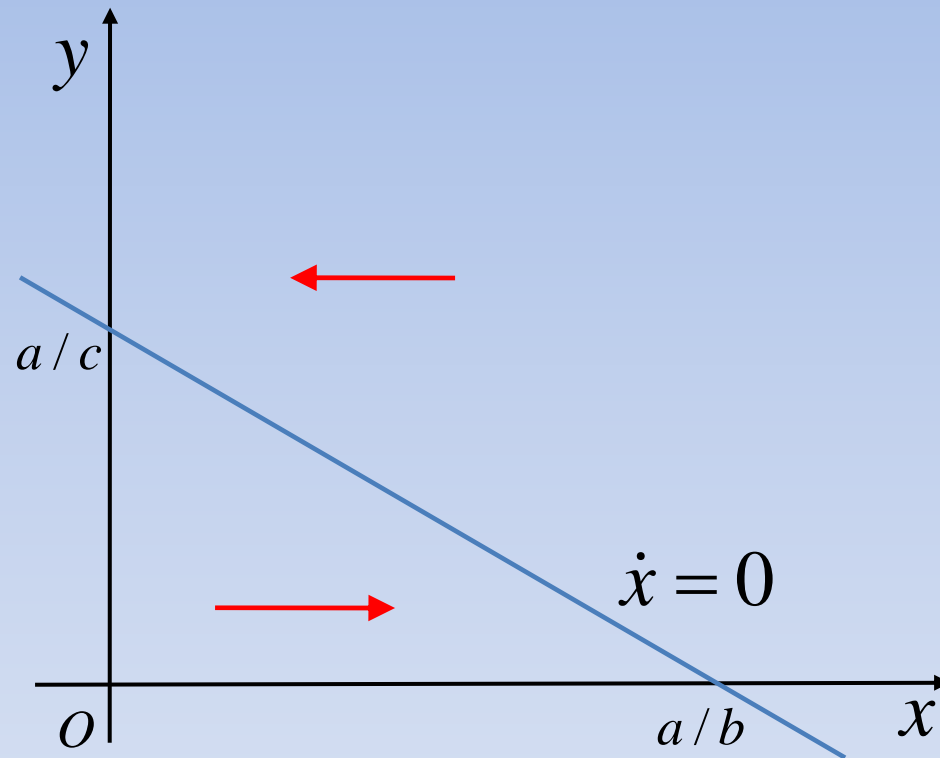
che ha valori positivi ammesso che:

$$\frac{a}{b} > \frac{e}{c'}$$

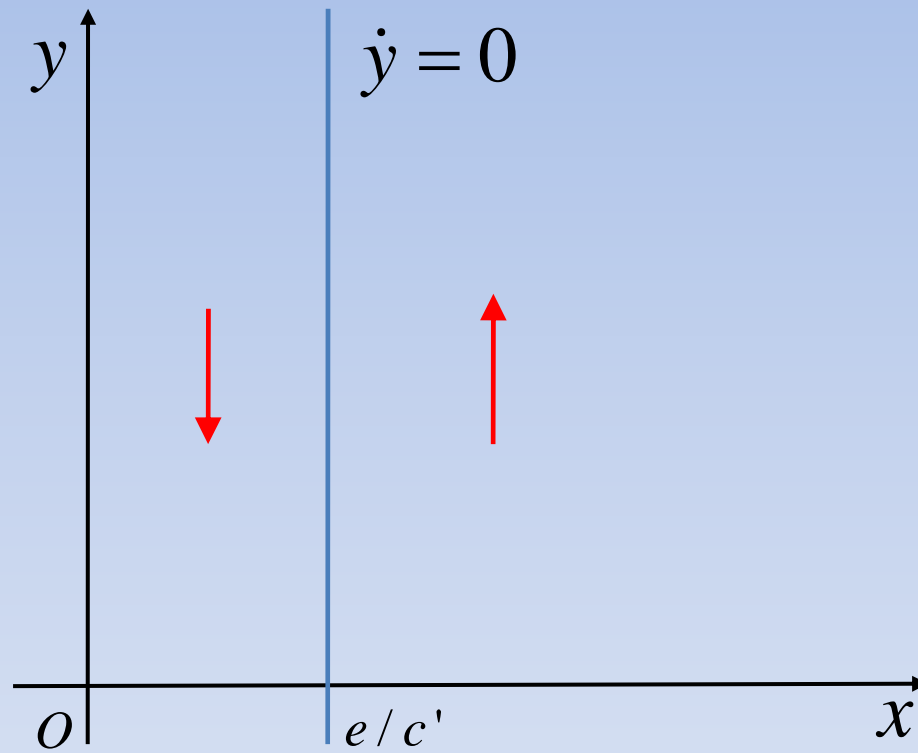
cioè:

La capacità portante della preda deve essere sufficientemente alta per avere la possibilità di sopravvivenza (per entrambe le specie).

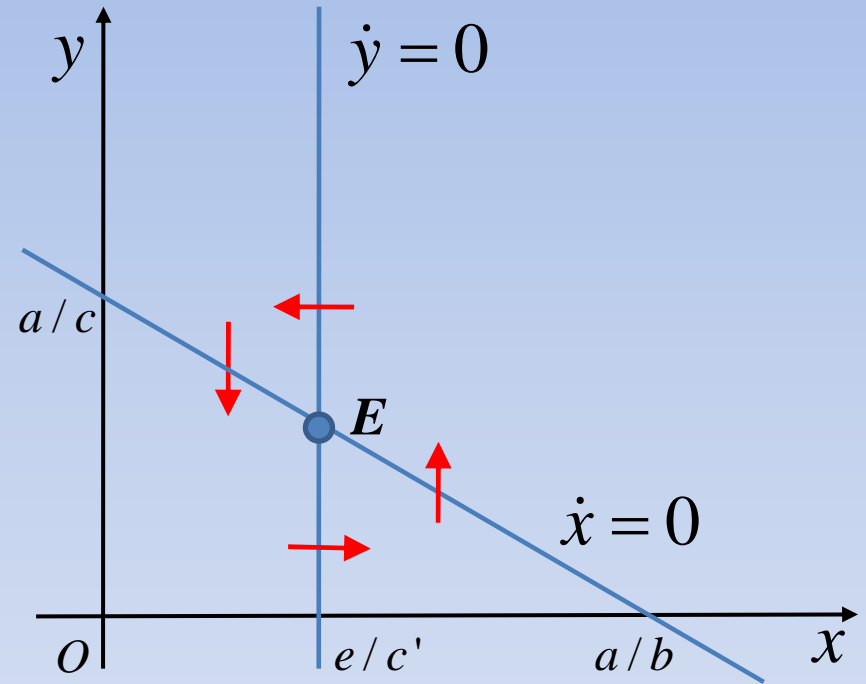
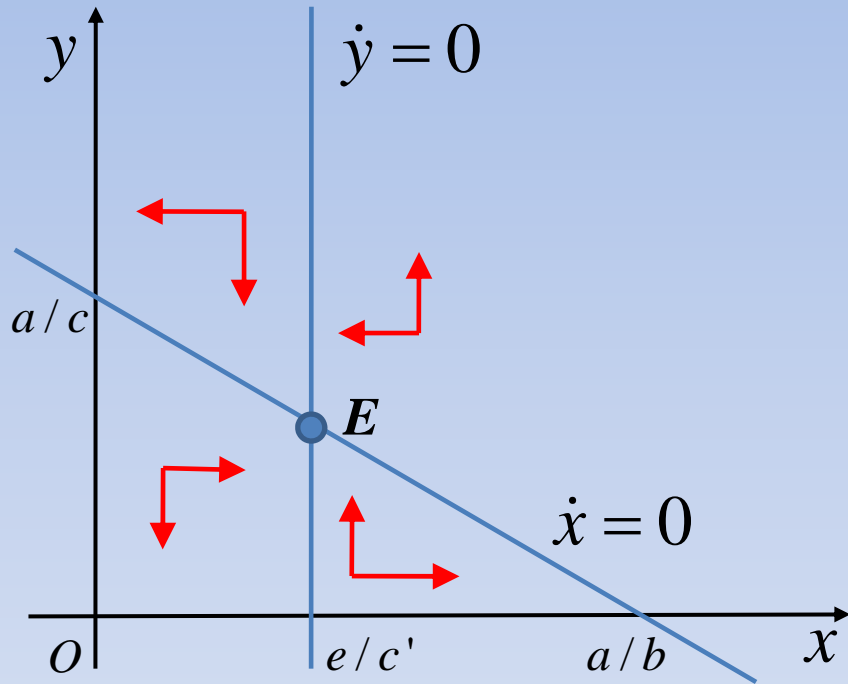
Direzioni di spostamento: preda



Direzioni di spostamento: predatore



Direzioni di spostamento: preda/predatore



Il moto congiunto è **ANTIORARIO**, ma...
verso dove??

Locale stabilità n-dimensionale

Nel caso unidimensionale l'informazione sulla località stabilità degli stati stazionari era fornita dalla derivata (pendenza) dell'equazione differenziale calcolata nel punto stesso.

L'equivalente n-dimensionale della derivata è la cosiddetta **MATRICE JACOBIANA**:

$$J \equiv \begin{bmatrix} \frac{\partial p_1}{\partial x} & \frac{\partial p_1}{\partial y} \\ \frac{\partial p_2}{\partial x} & \frac{\partial p_2}{\partial y} \end{bmatrix}$$

Locale stabilità n-dimensionale

Come la derivata del caso unidimensionale, anche la matrice Jacobiana va valutata negli stati stazionari.

L'informazione sulla stabilità del punto stazionario è fornita dagli **autovalori**.

Gli autovalori di una matrice quadrata (A) di ordine n sono gli n numeri reali o complessi (λ) tali che:

$$\det(A - \lambda I) = 0$$

Un punto fisso di un sistema di equazioni differenziali è localmente stabile se e solo se TUTTI gli autovalori sono negativi

Caso bidimensionale

Nel caso bidimensionale la matrice in questione è del tipo:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix}$$

e gli autovalori sono le radici del **Polinomio Caratteristico**:

$$P(\lambda) = \lambda^2 - Tr(A)\lambda + Det(A)$$

dove $Tr(A) = a_{11} + a_{22}$ e $Det(A) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$.

Stabilità nel modello di Volterra

Tornando al modello di Volterra, la matrice Jacobiana del sistema dinamico è data da:

$$J \equiv \begin{bmatrix} a - 2bx - cy & -cx \\ c'y & -e + c'x \end{bmatrix}$$

che calcolata nel punto fisso $O(0;0)$ è:

$$J_o = \begin{bmatrix} a & 0 \\ 0 & -e \end{bmatrix}$$

da cui gli autovalori sono a e $-e$ (come sempre nelle matrici diagonali), e quindi: **il punto fisso non è localmente stabile (è una sella).**

Stabilità del punto fisso di coesistenza

La matrice Jacobiana calcolata in E è:

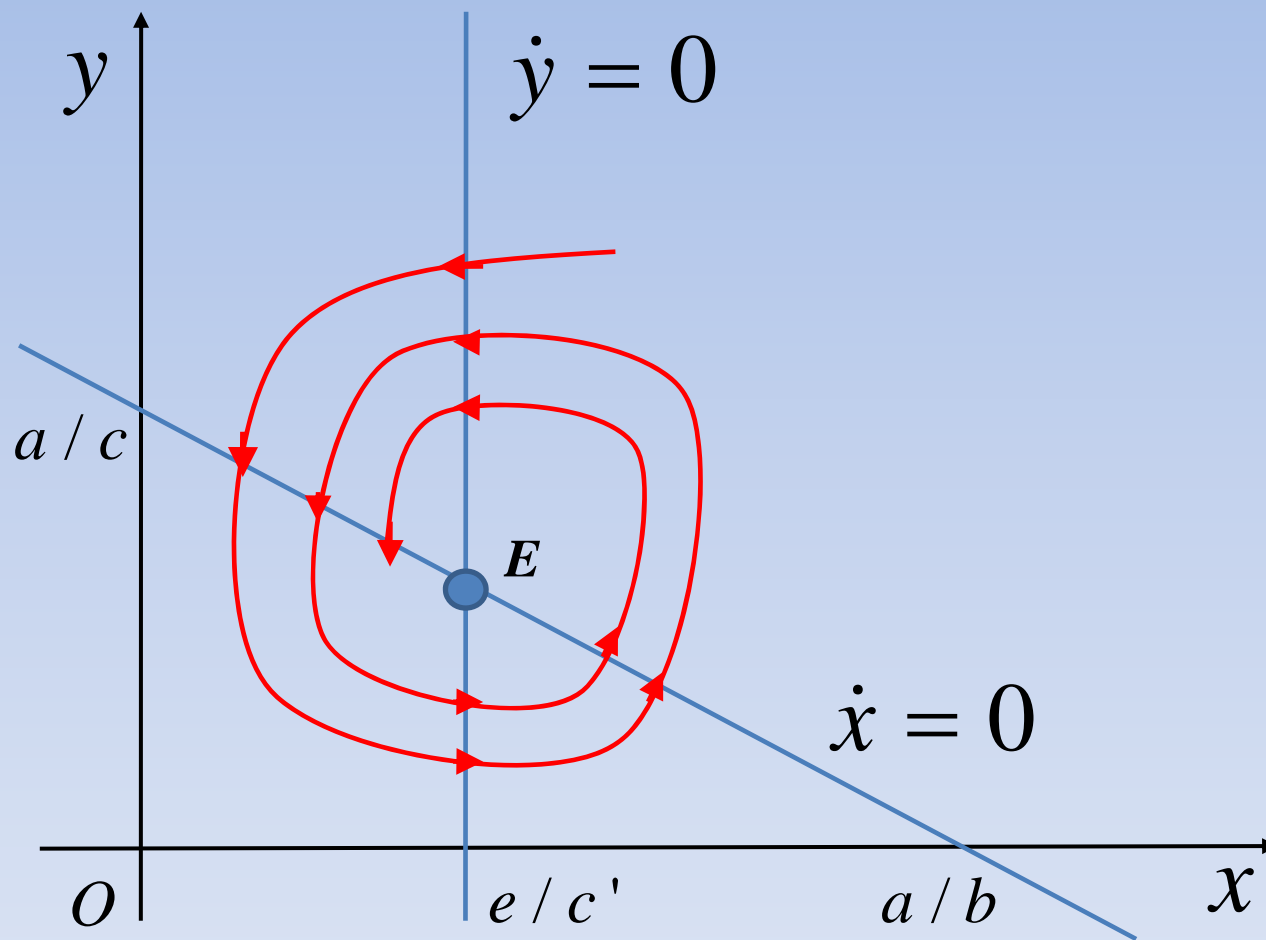
$$J_E = \begin{bmatrix} -\frac{be}{c'} & -\frac{ce}{c'} \\ \frac{ac' - be}{c} & 0 \end{bmatrix}$$

da cui $Tr(J_E) = -\frac{be}{c'}$ e $\det(J_E) = \frac{e(ac' - be)}{c'}$ che

Ammette autovalori o entrambi reali e negativi o complessi e coniugati con parte reale negativa.

L'equilibrio di coesistenza è localmente stabile

Punto fisso di coesistenza (fuoco attrattivo)



Il modello Lotka-Volterra

Partendo da due esigenze separate, quasi contemporaneamente, Lotka e Volterra studiarono il seguente sistema di equazioni differenziali:

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - cxy = x(a - cy) \\ \dot{y} = -ey + c'xy = y(-e + c'x) \end{cases}$$

Che è un caso particolare (quando $b=0$) del più generale modello appena studiato.

La crescita della preda in assenza del predatore è adesso di tipo esponenziale

Sistemi di equazioni differenziali: punti fissi

Come nel caso precedente cerchiamo le densità per cui:

$$\begin{cases} \dot{x} = 0 \\ \dot{y} = 0 \end{cases}$$

Il punto $O(0,0)$ è ancora uno stato stazionario.

Nel piano delle fasi (x,y) la condizione di stazionarietà della preda è rappresentata dalla retta:

$$y = \frac{a}{c}$$

mentre quella del predatore è ancora

$$x = \frac{e}{c'}$$

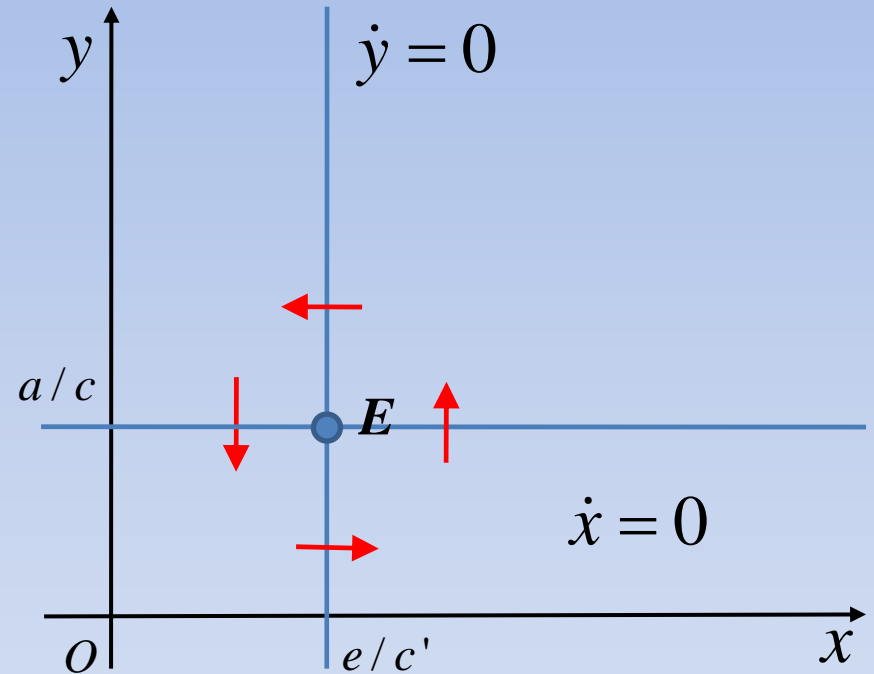
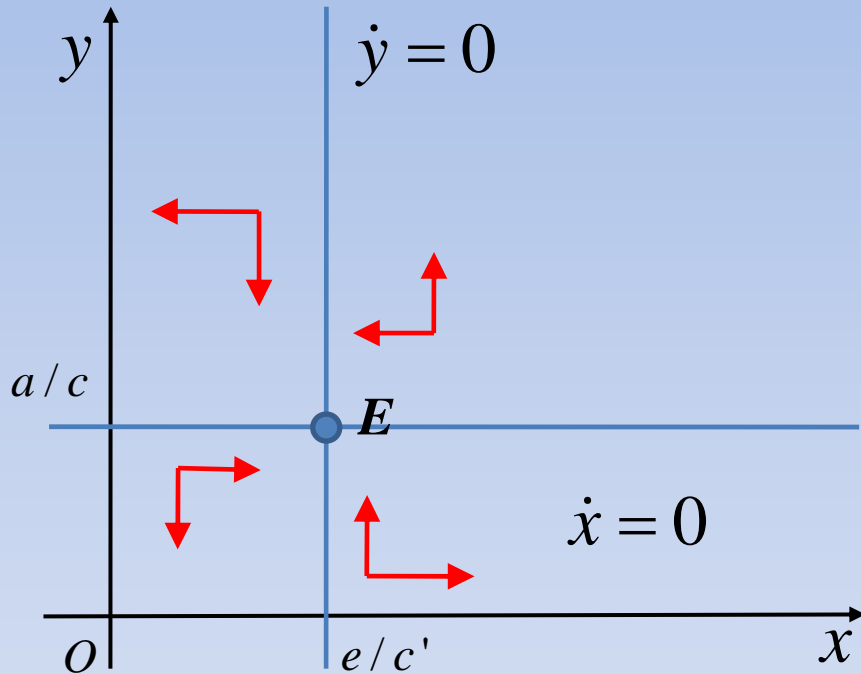
Sistemi di equazioni differenziali: punti fissi

Il punto d'incontro delle due rette rappresenta lo stato stazionario di coesistenza:

$$E(x^*, y^*) = \left(\frac{e}{c'}; \frac{a}{c} \right)$$

che ha valori positivi per valori positivi dei parametri.

Direzioni di spostamento: preda/predatore



Il moto congiunto è **ANTIORARIO**, ma stavolta le due rette formano un angolo di 90°

Stabilità del punto fisso di coesistenza

La matrice Jacobiana calcolata in E è:

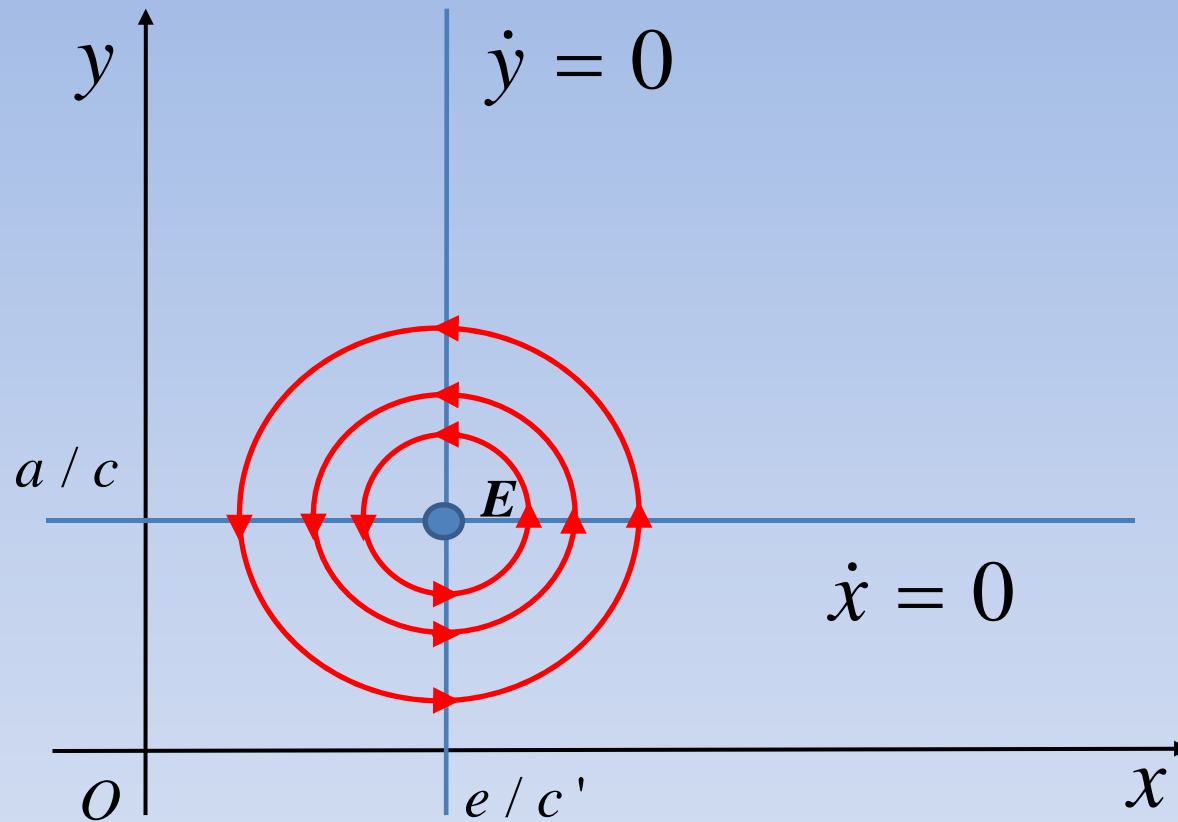
$$J_E = \begin{bmatrix} 0 & -\frac{ce}{c'} \\ \frac{ac'}{c} & 0 \end{bmatrix}$$

da cui $Tr(J_E) = 0$ e $\det(J_E) = ae$ che

Ammette autovalori puramente complessi.

Che succede in questo caso?

Punto fisso di coesistenza (centro)



Le fluttuazioni non sono né convergenti né divergenti. Il moto congiunto presenta lo sfasamento fra densità di preda e predatore. Il modello è in grado di replicare l'evidenza empirica!