

Modello di Lotka-Volterra

Alessi Michele

Giugno 2022

Indice

1	Il modello	1
1.1	Ipotesi del modello	1
1.2	I parametri del modello	2
2	Riscriviamo la dinamica con un unico parametro	3
3	Integrale primo del moto	4
4	Orbite chiuse nel piano della fasi	5
4.1	Punti di equilibrio del sistema	6
4.2	Cicli periodici del sistema	6
5	Analisi delle orbite del sistema	8
5.1	Primo set di parametri	8
5.2	Secondo set di parametri	10
6	Alternative al modello di Lotka-Volterra	11
7	Il codice utilizzato	13

1 Il modello

Il modello di Lotka-Volterra si propone di studiare la dinamica dell'evoluzione di due specie che convivono in un certo ambiente, sotto determinate ipotesi. In questo paragrafo ci occuperemo di studiare le ipotesi del modello, discuterne i parametri e commentare eventuali assunzioni irrealistiche.

1.1 Ipotesi del modello

Indicheremo con $x(t)$ e $y(t)$, rispettivamente, il numero di prede e di predatori al variare del tempo. Notiamo che a priori, $x(t)$ e $y(t)$ sono due funzioni reali a valori in \mathbb{R} ; tuttavia è chiaro che visti gli scopi pratici dello studio, non ha senso considerare i valori negativi di $x(t)$ e $y(t)$. Considereremo quindi solo la

dinamica per $x > 0$ e $y > 0$.

Inoltre assumiamo che:

- le prede dispongono di nutrimento illimitato
- i predatori si nutrono delle sole prede
- l'ambiente è isolato
- in assenza di predatori, le prede crescono esponenzialmente per l'illimitatezza di cibo
- in assenza di prede, i predatori decrescono esponenzialmente per la mancanza di cibo

1.2 I parametri del modello

Introduciamo ora 4 parametri, tutti strettamente positivi, ciascuno riferito all'unità di tempo. Siano:

- α : tasso di crescita delle prede (i.e. "prede nate-prede morte")
- β : frequenza con cui un incontro preda-predatore porta alla morte di una preda
- γ : tasso di crescita dei predatori (i.e. "predatori nati-predatori morti")
- δ : frequenza con cui un incontro preda-predatore porta alla nascita di un predatore

Scriviamo ora il modello, usando le notazioni introdotte.

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x - \beta xy \\ \dot{y} = -\gamma y + \delta xy \end{cases}$$

Coma già sopra discusso, è irrealistico ipotizzare che si possa avere, per qualche $t \in \mathbb{R}$, dei valori di $x(t)$ e $y(t)$ negativi. Inoltre, i quattro parametri devono essere strettamente positivi, altrimenti giungeremmo a delle contraddizioni con le ipotesi fatte.

Se fossero $\beta = 0$ o $\delta = 0$:

- se $\beta = 0$ e $\delta = 0$, le due specie non interagiscono e quindi il sistema non è di nostro interesse.
- se $\beta = 0$ allora le prede non sono svantaggiate dalla presenza del predatore, pur essendo il predatore avvantaggiato dalla presenza delle prede. Significa che dall'esterno sono introdotte nell'ambiente delle prede che "bilanciano", e quindi l'ambiente non è isolato.

- se $\delta = 0$, i predatori non sono avvantaggiati dalla presenza delle prede, pur essendo le prede svantaggiate dalla presenza del predatore. Significa che dei predatori vengono "rimossi" dall'esterno, e quindi l'ambiente non è isolato.

Se avessimo $\beta < 0$ o $\delta < 0$, avremmo un assurdo "logico", nel senso che il fatto che i predatori si nutrano delle prede è svantaggioso per i predatori stessi, e il fatto che le prede siano mangiate dai predatori è vantaggioso per le prede stesse. Infine, se avessimo $\alpha \leq 0$ o $\gamma \leq 0$:

- se $\alpha < 0$, le prede sarebbero soggette a una decrescita esponenziale, contro l'ipotesi che le prede dispongano di cibo illimitato
- se $\gamma < 0$, avremmo $-\gamma > 0$ e quindi i predatori sarebbero soggetti a una crescita esponenziale, anche in assenza di prede ($x = 0$). Ciò andrebbe contro l'ipotesi che l'unico cibo per i predatori siano le prede.
- se $\alpha = 0$ o $\gamma = 0$ non avrei dinamica, rispettivamente, per le prede in assenza di predatori e per i predatori in assenza di prede, assurdo.

2 Riscriviamo la dinamica con un unico parametro

Cerchiamo un cambio di variabili $(x, y) \mapsto (u, v)$ tale che il nuovo sistema sia della forma:

$$\begin{cases} \dot{u} = u(1 - v) \\ \dot{v} = \mu v(u - 1) \end{cases}$$

dove vi è dipendenza dal solo parametro μ .

Poniamo:

$$\begin{aligned} x &\mapsto \frac{\gamma}{\delta} u \\ y &\mapsto \frac{\alpha}{\beta} v \\ t &\mapsto \frac{\tau}{\alpha} \end{aligned}$$

Riscriviamo il membro di destra e di sinistra della prima equazione come segue.

$$\frac{dx}{dt} = \frac{\alpha\gamma}{\delta} \frac{du}{d\tau} \quad (*)$$

e

$$\alpha x - \beta xy = \alpha \left(u \frac{\gamma}{\delta} \right) - \beta \left(u \frac{\gamma}{\delta} \right) \left(v \frac{\alpha}{\beta} \right) \quad (**)$$

Combinando (*) e (**) otteniamo che

$$\frac{\alpha\gamma}{\delta} \frac{du}{d\tau} = \frac{\alpha\gamma}{\delta} u - \frac{\alpha\gamma}{\delta} uv$$

ossia

$$\frac{du}{d\tau} = u - uv$$

Analogamente, per la seconda equazione vale:

$$\frac{dy}{dt} = \frac{\alpha^2}{\beta} \frac{dv}{d\tau} \quad (\diamond)$$

e

$$-\gamma y + \delta xy = -\gamma \left(v \frac{\alpha}{\beta} \right) + \delta \left(u \frac{\gamma}{\delta} \right) \left(v \frac{\alpha}{\beta} \right) \quad (\diamond\diamond)$$

Combinando (\diamond) e $(\diamond\diamond)$ otteniamo che

$$\alpha \left(\frac{\alpha}{\beta} \right) \frac{dv}{d\tau} = -\gamma \left(\frac{\alpha}{\beta} \right) v + \gamma \left(\frac{\alpha}{\beta} \right) uv$$

ossia

$$\frac{v}{\tau} = \frac{\gamma}{\alpha} (uv - v)$$

Ponendo ora

$$\mu := \frac{\gamma}{\alpha}$$

e indicando con \dot{u}, \dot{v} le derivate di u, v rispetto a τ , rispettivamente, otteniamo il seguente sistema nelle nuove variabili (u, v) :

$$\begin{cases} \dot{u} = u - uv \\ \dot{v} = \mu(uv - v) \end{cases}$$

come si voleva all'inizio.

3 Integrale primo del moto

Cerchiamo una funzione $E(u(t), v(t))$ che sia un integrale primo del nostro sistema, per $u(t)$ e $v(t)$ positivi. Per semplicità di notazione, omettiamo il tempo come argomento delle funzioni considerate.

Cerchiamo quindi una $E(u, v)$ tale che $\frac{dE}{dt} = 0$ per ogni $t \in \mathbb{R}$.

Procedendo per separazione delle variabili, poniamo $E = F(u) + G(v)$. Allora:

$$\begin{aligned} \frac{dE}{dt} &= \frac{dF}{du} \frac{du}{dt} + \frac{dG}{dv} \frac{dv}{dt} \\ &= \frac{dF}{du} \dot{u} + \frac{dG}{dv} \dot{v} \\ &= \frac{dF}{du} u(1-v) + \frac{dG}{dv} \mu v(u-1) \end{aligned}$$

Poiché vogliamo $\frac{dE}{dt} = 0$, otteniamo:

$$\frac{dF}{du}u(1-v) + \frac{dG}{dv}\mu v(u-1) = 0$$

da cui

$$\frac{dF}{du} \frac{u}{\mu(u-1)} = \frac{dG}{dv} \frac{v}{v-1} \equiv C$$

poiché l'unica possibilità per avere queste due quantità uguali è che siano la stessa costante $C \in \mathbb{R}$.

Manipolando quest'ultima equazione e scegliendo $C = 1$ otteniamo:

$$dF = \mu \frac{u-1}{u} du$$

e

$$dG = \frac{v-1}{v} dv$$

Integrando troviamo:

$$F(u) = \int_0^u dF = \int_0^u \mu \frac{t-1}{t} dt = \mu(u - \ln u + 1)$$

e

$$G(v) = \int_0^v dG = \int_0^v \frac{t-1}{t} dt = (v - \ln v + 1)$$

Pertanto, aggiungendo una costante pari a $-1 - \mu$, abbiamo che il seguente è un integrale primo:

$$E(u, v) = \mu u - \mu \ln u + v - \ln v$$

Infatti

$$\begin{aligned} \frac{dE}{dt} &= \frac{dE}{du} \dot{u} + \frac{dE}{dv} \dot{v} \\ &= \left(\mu - \frac{\mu}{u}\right)(u - uv) + \left(1 - \frac{1}{v}\right)\mu(uv - v) \\ &= \mu(u - uv) - \frac{\mu(u - uv)}{u} + \mu(uv - v) - \frac{\mu}{v}(uv - v) \\ &= \mu u - \mu uv - \mu + \mu v + \mu uv - \mu v - \mu u + \mu \\ &= \mu u - \mu u + \mu uv - \mu uv + \mu v - \mu v + \mu - \mu = 0 \end{aligned}$$

4 Orbite chiuse nel piano della fasi

In questo paragrafo ci occuperemo di analizzare le proprietà geometriche del piano delle fasi.

4.1 Punti di equilibrio del sistema

Dapprima studiamo i punti di equilibrio del sistema:

$$\begin{cases} \dot{u} = u(1-v) = 0 \iff u = 0 \vee v = 1 \\ \dot{v} = \mu v(u-1) = 0 \iff u = 1 \vee v = 0 \end{cases}$$

I punti di equilibrio sono:

$$(0, 0) \quad (1, 1)$$

Il punto $(0, 0)$ pur essendo di equilibrio non è di interesse pratico, poiché corrisponde alla situazione in cui non abbiamo né prede né predatori.

Concentriamoci dunque sulla natura del punto $(1, 1)$, valutando innanzitutto la matrice Jacobiana del sistema in questo esatto punto.

La Jacobiana del sistema è :

$$J = \begin{pmatrix} 1-v & -u \\ \mu v & \mu(u-1) \end{pmatrix}$$

e pertanto:

$$J(1, 1) = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ \mu & 0 \end{pmatrix}$$

Calcoliamone gli autovalori:

$$p(\lambda) = \begin{vmatrix} -\lambda & -1 \\ \mu & -\lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 + \mu \implies \lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{\mu}$$

Poiché essi sono entrambi immaginari, $(1, 1)$ è un equilibrio stabile del sistema e in particolare un centro (poiché la traccia della matrice Jacobiana in $(1, 1)$ è 0).

4.2 Cicli periodici del sistema

In questa sezione, vogliamo dimostrare l'esistenza di cicli periodici.

Nell'ottica di fare questo, enunciamo, senza dimostrare, il seguente teorema [1]:

"Consideriamo il sistema $\dot{x} = f(x)$, $x \in \mathbb{R}^2$ e f differenziabile.

Supponiamo esista una funzione $E(x)$ tale che $\frac{dE}{dt} \equiv 0$ e supponiamo che x^ sia un punto fisso del sistema isolato.*

Allora, se x^ è un punto di minimo per E , tutte le orbite sufficientemente vicine a x^* sono chiuse, e quindi cicliche."*

A questo punto abbiamo quasi tutti gli ingredienti per dimostrare che le orbite sono chiuse, infatti:

- la f nel nostro caso sarebbe $f(u, v) = (u - uv, -\mu v + \mu uv)$, che è chiaramente differenziabile

- abbiamo dimostrato al paragrafo 3 che esiste una $E(u, v)$ tale che $\frac{dE}{dt} \equiv 0$
- abbiamo dimostrato al passo precedente che $(1, 1)$ è un punto di equilibrio
- poiché esiste solo un'altro punto di equilibrio, che è $(0, 0)$, sicuramente $(1, 1)$ è un punto di equilibrio isolato

Resta pertanto da provare che $(1, 1)$ è un minimo per

$$E(u, v) = \mu u - \mu \ln u + v - \ln v$$

Intanto,

$$\nabla E(u, v) = \left(\mu \left(1 - \frac{1}{u}\right), 1 - \frac{1}{v} \right)$$

da cui:

$$\nabla E(u, v) = (0, 0) \iff u = 1, v = 1$$

e pertanto effettivamente $(1, 1)$ è un punto critico.

Analizziamo l'Hessiana:

$$\mathcal{H}(E(u, v)) = \begin{pmatrix} \frac{\mu}{u^2} & 0 \\ 0 & \frac{1}{v^2} \end{pmatrix}$$

da cui:

$$\mathcal{H}(E(1, 1)) = \begin{pmatrix} \mu & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

e quest'ultima è una matrice definita positiva (poiché è simmetrica e ha autovalori positivi), il che prova che $(1, 1)$ è un minimo per $E(u, v)$.

Abbiamo quindi dimostrato che tutte le orbite che partono sufficientemente vicine a $(1, 1)$ sono orbite chiuse (cicliche).

Combinando ora questo fatto teorico con un'analisi qualitativa delle linee nulle del sistema si può vedere che in realtà tutte le orbite nel primo quadrante (cioè per $x > 0$ e $y > 0$) sono chiuse, eccetto due. Queste due corrispondono ovviamente alle orbite stazionarie che otteniamo facendo evolvere il sistema partendo da ognuno dei due punti di equilibrio $(0, 0)$ e $(1, 1)$.

5 Analisi delle orbite del sistema

In questa sezione ci occuperemo di tracciare alcune orbite nel piano di fase, al variare dei parametri $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ introdotti nel paragrafo 1.

5.1 Primo set di parametri

Tracciamo le orbite utilizzando i seguenti parametri:

$$\begin{cases} \alpha = 0.5 \\ \beta = 0.3 \\ \gamma = 0.1 \\ \delta = 0.1 \end{cases}$$

Utilizziamo un ciclo for per avere all'interno dello stesso grafico diverse orbite, ciascuna ottenuta partendo da un diverso dato iniziale.

I dati iniziali che abbiamo qui utilizzato sono dati da $(x = 4i, y = 2i)$ per $i = 1, \dots, 10$

Notiamo che in accordo con la teoria, nessuna orbita ne interseca un'altra e inoltre tutte le orbite disegnate sono chiuse.

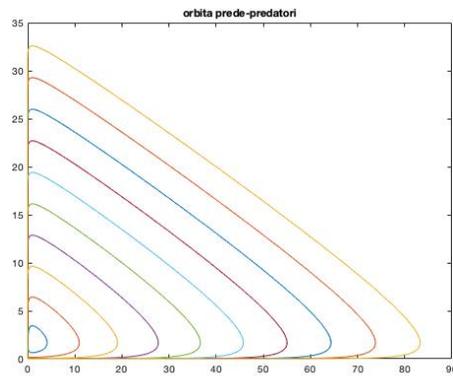


Figura 1: Orbite al variare dei dati iniziali per il primo set di parametri

Vediamo ora l'andamento di $x(t)$ e $y(t)$, cioè del numero di prede e di predatori rispettivamente, al variare del tempo. Per far questo, scegliamo come dato iniziale 4 prede e 2 predatori, e per maggior chiarezza tracciamo nuovamente l'orbita nel piano delle fasi in questo caso (che corrisponde all'orbita piú piccola in Figura 1).

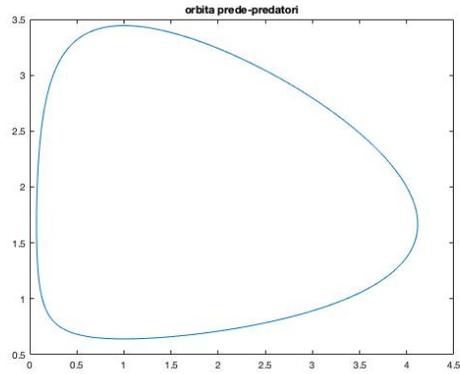


Figura 2: Orbita corrispondente al dato iniziale $x=4$, $y=2$

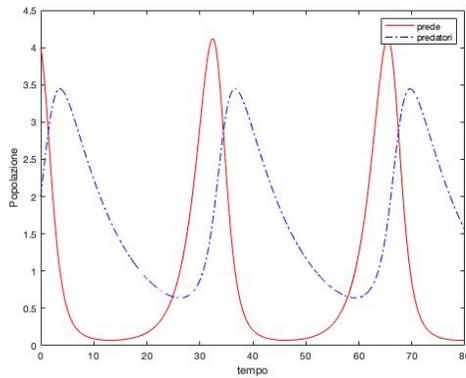


Figura 3: Andamento del numero di prede e predatori con dato iniziale $x=4$, $y=2$

Come si vede da Figura 3, notiamo che le funzioni $x(t)$ e $y(t)$ sono periodiche, in accordo col fatto che l'orbita è chiusa.

5.2 Secondo set di parametri

Vediamo ora cosa succede con questo set di parametri:

$$\begin{cases} \alpha = 1 \\ \beta = 0.02 \\ \gamma = 1 \\ \delta = 0.01 \end{cases}$$

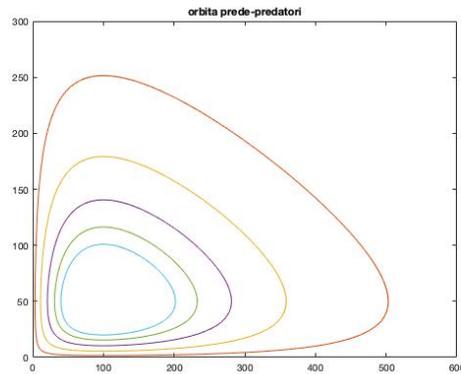


Figura 4: Orbite al variare dei dati iniziali per il secondo set di parametri

Anche in questo caso otteniamo delle orbite chiuse.

Inoltre le 5 orbite qui tracciate sono state ottenute utilizzando i seguenti dati iniziali dati da $(x = 20i, y = 4i)$ con $i = 1, \dots, 5$

Verifichiamo infine che scegliendo come dato iniziale il punto di equilibrio attorno a cui oscillano le soluzioni, otteniamo che $x(t)$ e $y(t)$ sono costanti, in accordo con la teoria.

Questo dato iniziale ci è fornito dalla teoria e corrisponde al punto:

$$x = \frac{\gamma}{\delta}, y = \frac{\alpha}{\beta}$$

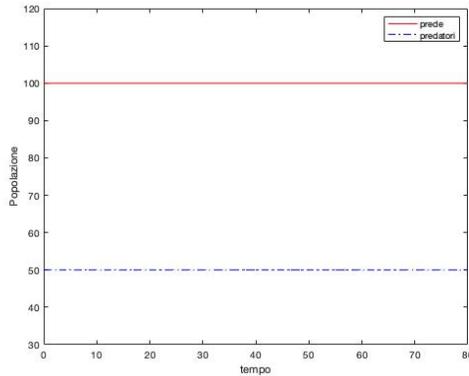


Figura 5: Andamento del numero di prede e predatori con dato iniziale $(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta})$

6 Alternative al modello di Lotka-Volterra

Uno dei piú gravi difetti del modello di Lotka-Volterra è costituito dall'ipotesi di nutrimento illimitato per le prede (si veda il paragrafo 1). Infatti, se supponessimo l'assenza predatori, avremmo un numero di prede infinito in un tempo infinito, il che non rispecchia la realtà (sappiamo bene che non è possibile disporre di una quantità illimitata di risorse).

Per ovviare a questo problema, modifichiamo il nostro modello in modo da avere una crescita di tipo logistico per le prede, e non esponenziale; introduciamo cioè un termine di moderazione della crescita delle prede che sia proporzionale al quadrato del numero di prede, e che sia indipendente dalla presenza dei predatori.

Il nuovo modello sarà il seguente:

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x - \frac{\alpha}{C}x^2 - \beta xy \\ \dot{y} = -\gamma x + \delta xy \end{cases}$$

Notiamo che con questo modello, il termine $\alpha x - \frac{\alpha}{C}x^2$ rappresenta proprio una crescita logistica per le prede; inoltre il significato fisico di α resta lo stesso del modello di Lotka-Volterra, mentre il nuovo parametro $\frac{\alpha}{C}$ è chiamato *capacità portante* e rappresenta il numero massimo di individui che possono essere presenti nell'ambiente una volta fissata la quantità di risorse iniziale.

Infine osserviamo che se $C \rightarrow \infty$, allora ritroviamo la crescita esponenziale (poiché se $C \rightarrow \infty$ allora tende a infinito il numero di individui possibile date le risorse iniziali).

Modificando leggermente il codice scritto per il modello di Lotka-Volterra, è possibile tracciare le orbite anche di questo modello, nonché tracciare i grafici di $x(t)$ e $y(t)$.

In questo caso, vediamo cosa otteniamo utilizzando il secondo set parametri e ponendo $C = 500$.

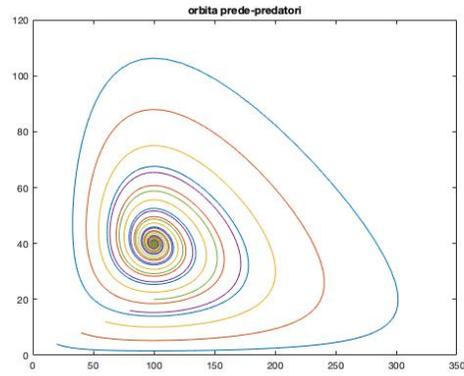


Figura 6: Orbite al variare dei dati iniziali per il secondo set di parametri nel caso di crescita limitata per le prede

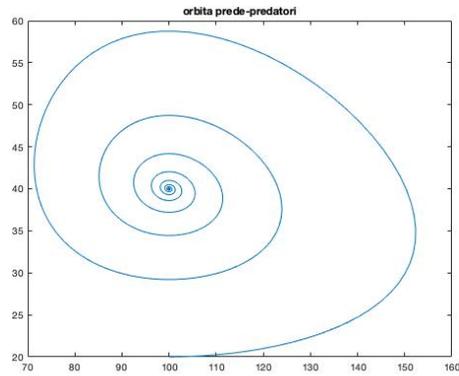


Figura 7: Orbita corrispondente al dato iniziale $x=100$, $y=20$

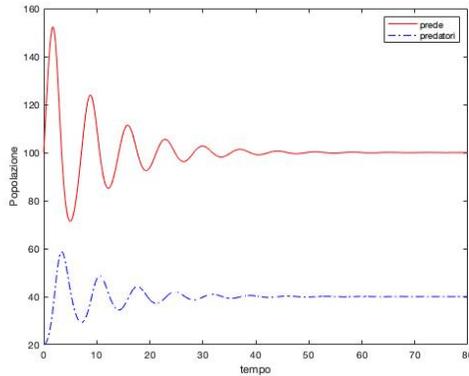


Figura 8: Andamento del numero di prede e predatori con dato iniziale $x=100$, $y=20$

Si nota subito una grande differenza con il modello di Lotka-Volterra, a cominciare dal piano delle fasi.

Infatti il punto di equilibrio è ora un attrattore e le orbite vi convergono. Ciò si riflette nel fatto che le funzioni $x(t)$ e $y(t)$ non sono più periodiche, ma si stabilizzano su valori costanti, quando $t \rightarrow \infty$.

7 Il codice utilizzato

Tutto il codice di seguito è scritto in Matlab.

Ho diviso il codice in quattro parti:

- implementazione dei metodi Runge-Kutta
- sistema da risolvere (Lotka-Volterra nel nostro caso)
- driver che chiama il metodo Runge-Kutta del IV ordine, specificando quindi la tabella di Butcher, sul sistema dinamico scritto al passo precedente
- ciclo for per avere diverse orbite sul piano di fase corrispondenti a diversi dati iniziali

Metodo Runge-Kutta del IV ordine

```
function [t,y]=RK(fun,tspan,y0,n,A,b,c);
h=(tspan(2)-tspan(1))/n; % passo di integrazione
y(:,1)=y0;
t(1)=tspan(1);
```

```

s=length(b); % numero di livelli

for j=1:n
    % definizione dei livelli
    k(:,1)=feval(fun,t(j),y(:,j));
    for i=2:s
        k(:,i)=feval(fun,t(j)+c(i)*h,y(:,j)+h*k(:,1:i-1)*A(i,1:i-1)');
    end
    % avanzamento
    y(:,j+1)=y(:,j)+h*k*b;
    t(j+1)=t(j)+h;
end

```

Sistema da risolvere

```

function dy=pred_prey(t,y)

% modello preda-predatore
% x'=(a - by)x = ax-bxy
% y'=(cx - d)y=cxy-dy

% NB c e d hanno il ruolo invertito di gamma e delta
a=0.5; b=0.3; c=0.1; d=0.1; % parametri

```

```

dy(1)=a*y(1)-b*y(1)*y(2); % preda
dy(2)=c*y(2)*y(1)-d*y(2); % predatore

dy=dy';

```

Driver

```

function []=driver_pred_prey()

% soluzione del modello predatore preda con un metodo di RK esplicito

close all
clc

% intervallo temporale e griglia
tspan=[0 80];
n=1000;

fun='pred_prey';
y0=[4 2]'; % dato iniziale

```

```

% metodo di RK classico di ordine 4
A=[0 0 0 0; 1/2 0 0 0; 0 1/2 0 0; 0 0 1 0];
b=[1/6 1/3 1/3 1/6]';
c=[0 1/2 1/2 1];

[t,y]=RK(fun,tspan,y0,n,A,b,c); % chiamata per usare RK

figure(1)
plot(t,y(1,:), 'r-'), hold
plot(t,y(2,:), 'b-.' )
legend('prede', 'predatori')
xlabel('tempo')
ylabel('Popolazione')

figure(2)
plot(y(1,:),y(2,:))
title('orbita prede-predatori')

Driver per il ciclo for
function []=driver_pred_prey_2()

close all
clc

% intervallo temporale e griglia
tspan=[0 250];
n=6000;

fun='pred_prey';

% metodo di RK classico di ordine 4
A=[0 0 0 0; 1/2 0 0 0; 0 1/2 0 0; 0 0 1 0];
b=[1/6 1/3 1/3 1/6]';
c=[0 1/2 1/2 1];

figure(3)
for i=1:10
    y0=[4*i 2*i];
    [t,y]=RK(fun,tspan,y0,n,A,b,c);
    plot(y(1,:),y(2,:))
    title('orbita prede-predatori')
    hold on
end
hold off

```

Per il codice del modello alternativo, basta modificare la prima equazione $dy(1)$ in "Sistema da risolvere".

Riferimenti bibliografici

- [1] Steven H. Strogatz (1994), *Nonlinear Dynamics and Chaos*, Perseus Book.