

Corso di Biologia dei Sistemi
A.A. 2016/17

Modelli di popolazioni multispecie

Prof. Carlo Cosentino

Dipartimento di Medicina Sperimentale e Clinica
Università degli Studi Magna Graecia di Catanzaro
tel: 0961-3694051

carlo.cosentino@unicz.it

<http://bioingegneria.unicz.it/~cosentino>

<http://wpage.unina.it/carcosen>



- ✦ In presenza di più specie interagenti la dinamica di ognuna di esse è influenzata dal comportamento di alcune o di tutte le altre
- ✦ Le comunità di specie interagenti sono talvolta dette reti trofiche
- ✦ Ci concentreremo inizialmente su sistemi con due specie



- ✦ L'interazione tra due o più specie può essere di tre tipi
 - ✦ **Preda-predatore** \Leftrightarrow il tasso di crescita di una specie aumenta quando quello dell'altra diminuisce
 - ✦ **Competizione** \Leftrightarrow il tasso di crescita di entrambe le specie diminuisce
 - ✦ **Simbiosi o Mutualismo** \Leftrightarrow il tasso di crescita di entrambe le specie aumenta

Modelli preda-predatore

- ✦ Il primo modello di specie interagenti della tipologia preda-predatore è attribuito a Vito Volterra (1926)
- ✦ Detta $N(t)$ la popolazione di prede e $P(t)$ quella dei predatori, il modello di Volterra è

$$\begin{array}{l} N: \text{prede} \\ P: \text{predatori} \end{array} \left\{ \begin{array}{l} \frac{dN(t)}{dt} = N(t)(a - bP(t)) \\ \frac{dP(t)}{dt} = P(t)(cN(t) - d) \end{array} \right.$$



V. Volterra (1860-1940)

dove a, b, c, d sono costanti positive



- ✦ Il modello viene talvolta detto di Lotka-Volterra, poiché il chimico austriaco Alfred James Lotka arrivò alle stesse equazioni indipendentemente
- ✦ Volterra voleva riprodurre il livello oscillatorio di una specie di pesci dell'Adriatico
- ✦ Lotka, invece, ricavò le stesse equazioni per descrivere una ipotetica reazione chimica tra due specie le cui concentrazioni avrebbero dovuto oscillare



A. J. Lotka (1880-1949)

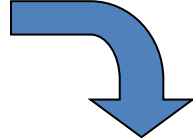


✦ Le assunzioni del modello sono

- ✦ Le prede crescono illimitatamente, secondo il modello di Malthus \Leftrightarrow termine aN
- ✦ L'effetto della predazione è di ridurre il tasso di crescita delle prede di una quantità proporzionale sia a N che a P \Leftrightarrow termine $-bNP$
- ✦ In assenza di prede la mortalità dei predatori segue un andamento esponenziale $\Leftrightarrow -dP$
- ✦ Le prede contribuiscono al tasso di crescita dei predatori in maniera proporzionale sia a N che a P $\Leftrightarrow cNP$

$$\begin{cases} \frac{dN(t)}{dt} = N(t)(a - bP(t)) \\ \frac{dP(t)}{dt} = P(t)(cN(t) - d) \end{cases}$$

- Effettuiamo le seguenti trasformazioni

$$u(\tau) = \frac{cN(t)}{d}, \quad v(\tau) = \frac{bP(t)}{a}, \quad \tau = at, \quad \alpha = \frac{d}{a}$$


da cui si ricava il modello adimensionale

- Il comportamento di un sistema con due stati può essere convenientemente visualizzato sul piano delle fasi

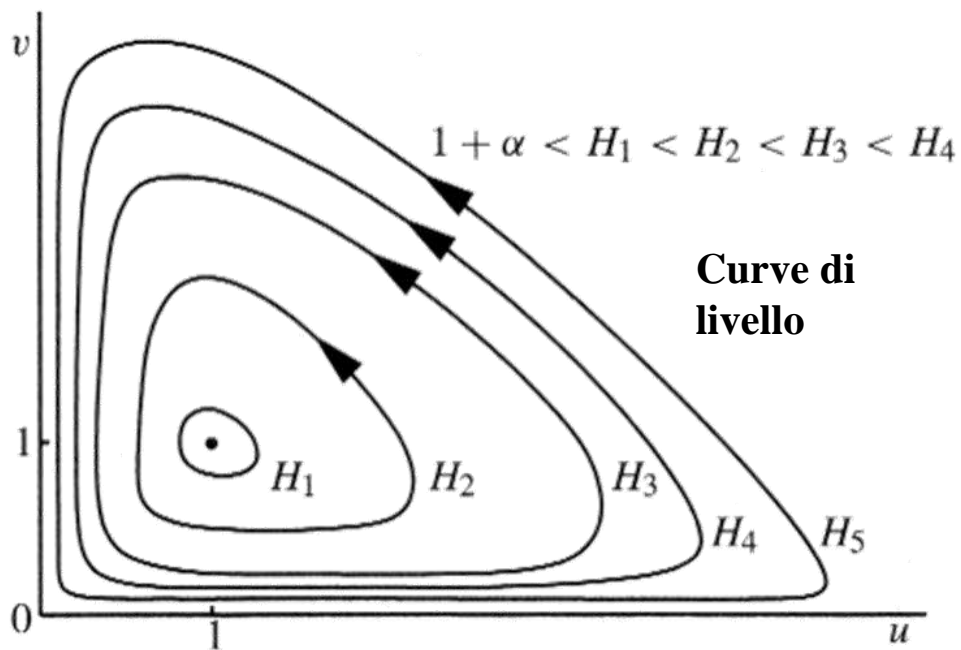
- Il **piano delle fasi** si ottiene tracciando il punto (u, v) su un piano cartesiano al variare di τ

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-v) \\ \frac{dv}{d\tau} = \alpha v(u-1) \end{cases}$$

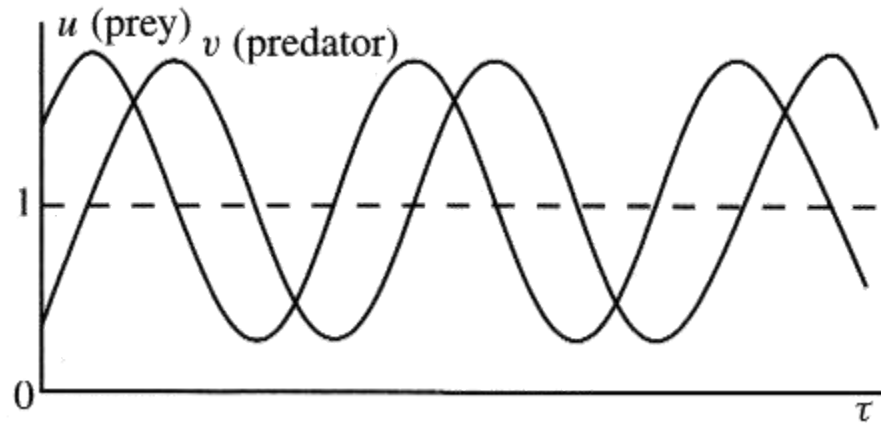
- Dividendo tra loro le equazioni del modello otteniamo

$$\frac{dv}{du} = \alpha \frac{v(u-1)}{u(1-v)} \quad \xrightarrow{\text{integrando}} \quad \alpha u + v - \ln u^\alpha v = H \quad H \text{ costante di integrazione}$$

- La funzione presenta due punti singolari, nell'origine e in (1,1)
- Il valore minimo di H si ottiene in corrispondenza del punto (1,1)
- Le soluzioni sono strutturalmente instabili!



- ✦ L'andamento di u e v nel tempo è mostrato in figura



- ✦ Se introducessimo del rumore, le oscillazioni esibirebbero un'ampiezza molto variabile nel tempo, poiché le traiettorie cambierebbero continuamente curva di livello (vedi lucido prec.)

- Linearizzando nell'origine otteniamo

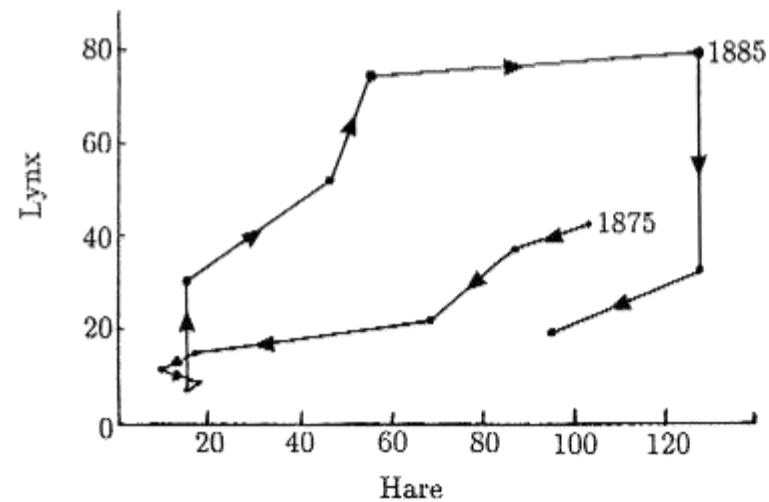
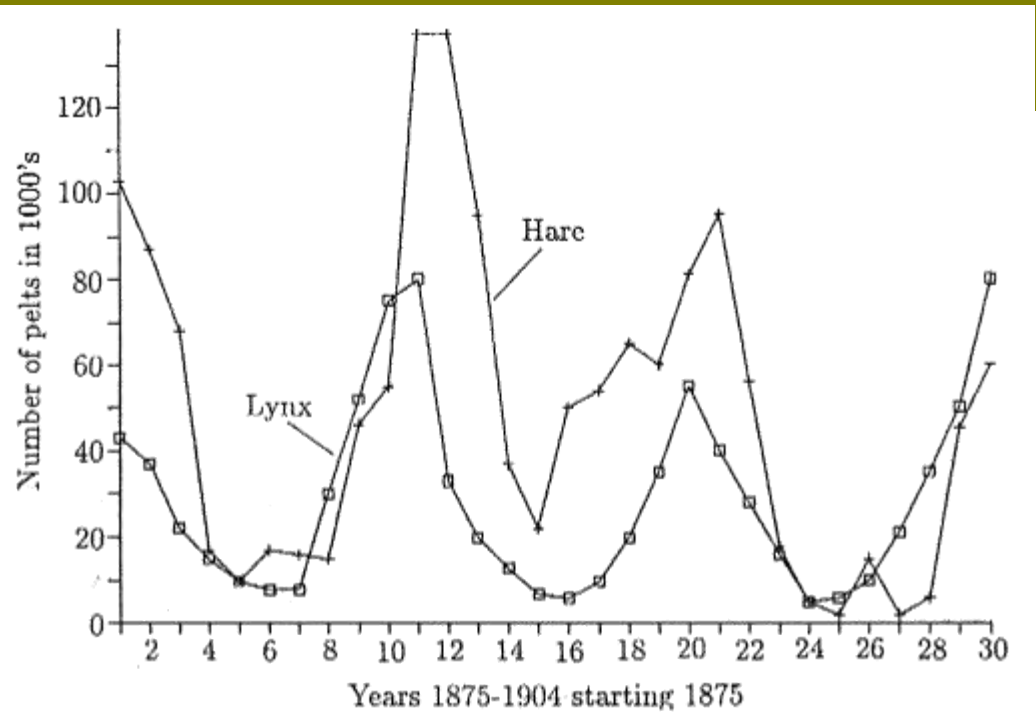
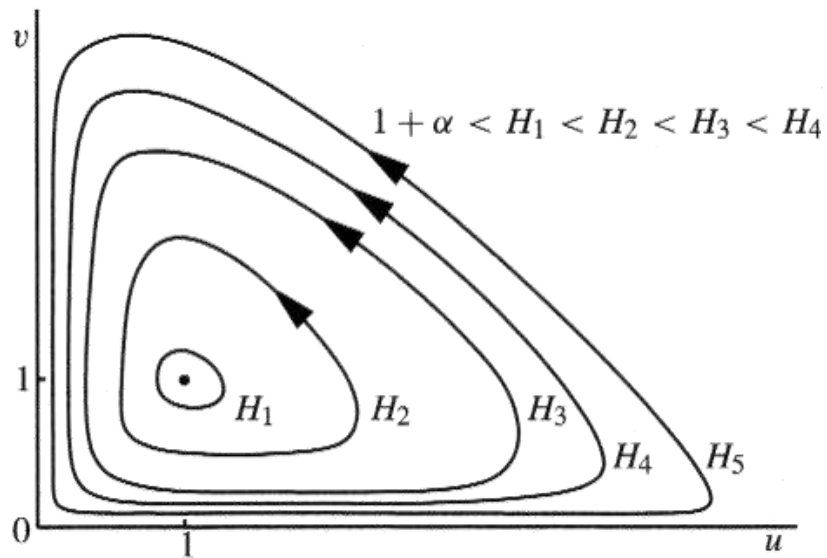
$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} \approx \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}$$

che ha autovalori 1 e $-\alpha \Leftrightarrow$ l'origine è un p. di eq. instabile

- Quando gli autovalori sono reali e di segno opposto si parla di punto di sella (saddle point) nel piano delle fasi
- Linearizzando in (1,1), invece, si ottengono due autovalori complessi puri, $\pm j\sqrt{\alpha}$, ossia una singolarità di centro
- Il p. di eq. è semplicemente stabile e la soluzione nel tempo è periodica e sinusoidale

- ✦ Un esempio noto di applicazione del modello di Volterra è nell'analisi dei dati storici della Hudson Bay Company
- ✦ Tali dati sono relativi al numero di pellicce di lince e lepre raccolte annualmente: si assume che tale numero sia direttamente proporzionale ai rispettivi livelli di popolazione
- ✦ I dati sono particolarmente rilevanti perché coprono un lungo arco temporale (1845-1935)
- ✦ I dati mostrano un andamento periodico, in accordo con il modello, tuttavia l'evoluzione è diametralmente opposta a quanto previsto...





- ✦ Si consideri un sistema con k specie di prede e k di predatori
- ✦ Il modello di L-V può essere esteso nel seguente modo

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(a_i - \sum_{j=1}^k b_{ij} P_j \right)$$
$$\frac{dP_i}{dt} = P_i \left(\sum_{j=1}^k c_{ij} N_j - d_i \right)$$

$i = 1, \dots, k$

dove a_i, b_{ij}, c_{ij}, d_i sono tutte costanti positive

- ✦ Analizziamo la stabilità dei punti di equilibrio

- ⤴ I punti di equilibrio si ottengono risolvendo le equazioni

$$\sum_{j=1}^k b_{ij} P_j = a_i, \quad \sum_{j=1}^k c_{ij} N_j = d_i$$

che si riscrivono in forma matriciale (\mathbf{N} , \mathbf{P} , \mathbf{a} , \mathbf{d} sono vettori)

$$\mathbf{B}\mathbf{P}^* = \mathbf{a}, \quad \mathbf{C}\mathbf{N}^* = \mathbf{d}$$

- ⤴ Il sistema si riscrive

$$\frac{d\mathbf{N}}{dt} = \mathbf{N}^T \cdot [\mathbf{a} - \mathbf{B}\mathbf{P}], \quad \frac{d\mathbf{P}}{dt} = \mathbf{P}^T \cdot [\mathbf{C}\mathbf{N} - \mathbf{d}]$$

- ✦ L'origine è un punto di equilibrio instabile, infatti la matrice dinamica del sistema linearizzato è

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & & 0 & & & \\ & \ddots & & & 0 & \\ 0 & & a_k & & & \\ & & & -d_1 & & 0 \\ & 0 & & & \ddots & \\ & & & 0 & & -d_k \end{pmatrix}$$

e gli autovalori di una matrice diagonale sono proprio gli elementi sulla diagonale

- ⤴ Linearizzando nel p. di equilibrio (\mathbf{N}^* , \mathbf{P}^*) otteniamo la matrice dinamica

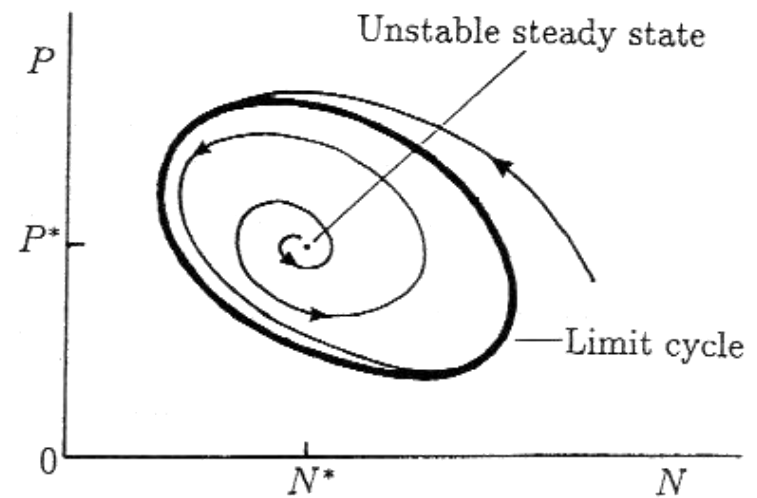
$$A = \begin{pmatrix} \mathbf{0} & -\mathbf{N}^{*T} \mathbf{B} \\ \mathbf{P}^{*T} \mathbf{C} & \mathbf{0} \end{pmatrix}$$

- ⤴ La traccia (somma degli elem. sulla diagonale) è uguale alla somma degli autovalori, per cui

$$\sum_{i=1}^{2k} \lambda_i = \text{tr } A = 0$$

- ⤴ Ci sono due possibilità
 - ✦ Autovalori tutti a parte reale nulla (oscillazioni non smorzate)
 - ✦ Almeno un autovalore a parte reale positiva (instabilità)

- ✦ Il modello di Volterra, al di là della sua semplicità, ha il merito di evidenziare la natura periodica del fenomeno, che spesso trova corrispondenza nella realtà
- ✦ Quando la traiettoria chiusa è robusta a fronte di perturbazioni, si parla di ciclo limite, poiché essa rappresenta un attrattore per tutte le traiettorie che partono abbastanza vicine ad essa
- ✦ Introduciamo ora altri modelli preda-predatore che esibiscono evoluzione periodica
- ✦ Partiamo dalle ipotesi del modello di Volterra e cerchiamo di renderle più realistiche





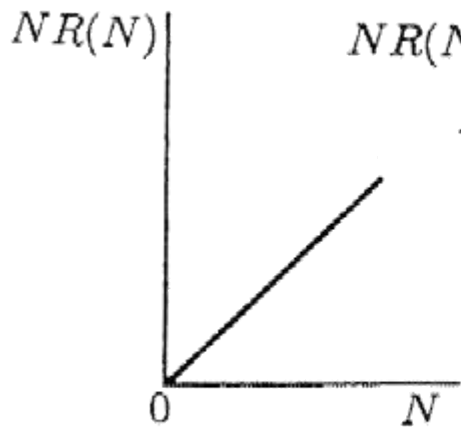
- ✦ Come già osservato nei sistemi monospecie, il modello di crescita di Malthus, adottato anche da Volterra per la popolazione preda, non prevede un limite e dipende solo dal numero di individui della specie
- ✦ Più realisticamente, possiamo assumere che esso dipenda anche dalle risorse disponibili nell'ambiente (capacità di carico)
- ✦ Ipotizzando, inoltre, che il livello di predazione dipenda in maniera non lineare dal numero di prede, otteniamo

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) - PNR(N),$$

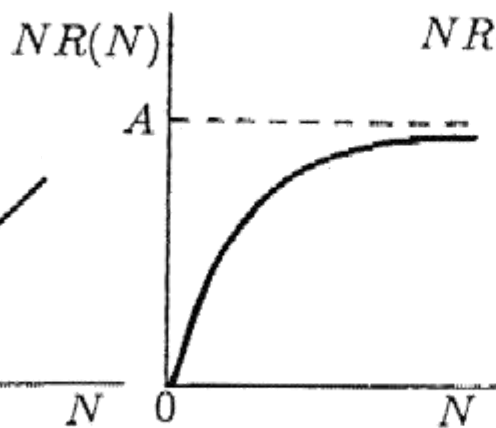
dove r e K sono i parametri dell'eq. logistica, e $R(N)$ è un coefficiente di predazione dipendente da N



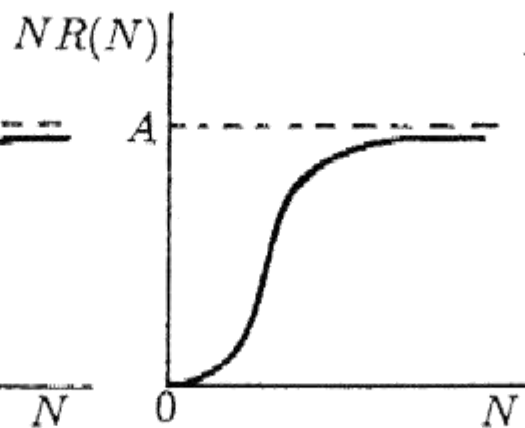
- Per il termine di predazione si possono scegliere diverse forme, considerando che anche esso deve avere un valore di saturazione



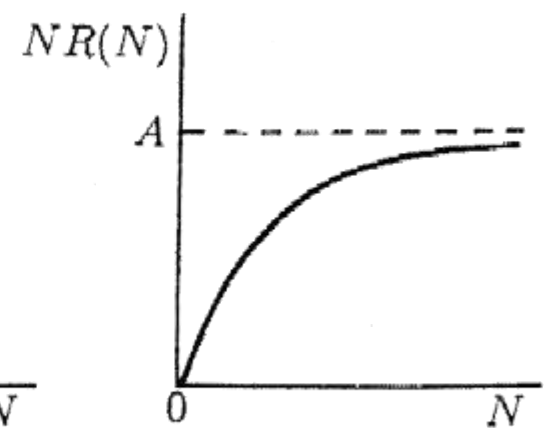
(a)



(b)



(c)



(d)

$$R(N) = A$$

$$R(N) = \frac{A}{N + B}$$

$$R(N) = \frac{AN}{N^2 + B^2}$$

$$R(N) = \frac{A}{N} (1 - e^{-aN})$$

- ✦ Per quanto riguarda la dinamica dei predatori, possibili modelli sono

$$\frac{dP}{dt} = kP \left(1 - \frac{hP}{N} \right), \quad \frac{dP}{dt} = -dP + ePR(N)$$

dove k, h, d, e sono costanti positive e $R(N)$ è una funzione tra quelle presentate sopra

- ✦ Nel primo modello si suppone che la capacità di carico sia proporzionale alla popolazione di prede
- ✦ Ovviamente esistono in letteratura innumerevoli altri esempi di sistemi preda-predatore più realistici di quello di Volterra

- ✦ Si consideri il modello

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = N \left[r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{kP}{N+D} \right] \\ \frac{dP}{dt} = P \left[s \left(1 - \frac{hP}{N} \right) \right] \end{cases}$$

dove r, K, k, D, s, h sono costanti positive

- ✦ Adimensionalizziamo mediante il cambio di variabili

$$u(\tau) = \frac{N(t)}{K}, \quad v(\tau) = \frac{hP(t)}{K}, \quad \tau = rt,$$
$$a = \frac{k}{hr}, \quad b = \frac{s}{r}, \quad d = \frac{D}{K}$$

✦ Il modello adimensionale

$$\begin{cases} \frac{du}{d\tau} = u(1-u) - \frac{a u v}{u+d} = f(u, v) \\ \frac{dv}{d\tau} = b v \left(1 - \frac{v}{u}\right) = g(u, v) \end{cases}$$

è caratterizzato da soli 3 parametri: a, b, d

✦ Troviamo il punto di equilibrio (\hat{u}, \hat{v}) tale che

$$\hat{u}(1-\hat{u}) - \frac{a\hat{u}\hat{v}}{\hat{u}+\hat{d}} = 0 \quad b\hat{v}\left(1 - \frac{\hat{v}}{\hat{u}}\right) = 0$$

- ✦ La soluzione positiva di tale sistema di eq. è

$$\hat{u} = \frac{(1-a-d) + \sqrt{(1-a-d)^2 + 4d}}{2} \quad \hat{v} = \hat{u}$$

- ✦ Vogliamo effettuare un'analisi per piccoli scostamenti da tale p. di equilibrio, quindi definiamo il cambio di variabili

$$x(\tau) = u(\tau) - \hat{u} \quad y(\tau) = v(\tau) - \hat{v}$$

- ✦ Il sistema linearizzato ha matrice dinamica

$$A = \left(\begin{array}{cc} \frac{\partial f}{\partial u} & \frac{\partial f}{\partial v} \\ \frac{\partial g}{\partial u} & \frac{\partial g}{\partial v} \end{array} \right)_{\hat{u}, \hat{v}} = \left(\begin{array}{c} \left[1 - 2\hat{u} - \frac{ad\hat{u}}{(\hat{u} + d)^2} \right] \\ b \end{array} \quad - \frac{a\hat{u}}{\hat{u} + d} \\ -b \end{array} \right)$$



- ✦ Gli autovalori sono dati dal polinomio caratteristico

$$|A - \lambda I| = 0 \Rightarrow \lambda^2 - \text{tr}(A)\lambda + \det(A) = 0$$

- ✦ Condizione nec. e suff. per la stabilità è che i coefficienti del polinomio siano tutti positivi, quindi, per il termine noto si deve verificare

$$\det A = b \left(-1 + 2\hat{u} + \frac{a d \hat{u}}{(\hat{u} + d)^2} + \frac{a \hat{u}}{\hat{u} + d} \right) > 0$$

- ✦ Ricordiamo che (\hat{u}, \hat{v}) è un p. di eq. del sistema, per cui

$$\frac{a \hat{u}}{\hat{u} + d} = (1 - \hat{u})$$

- ✦ Sostituendo nella relazione precedente si verifica facilmente che $\det(A) > 0$, per qualsiasi valore di $a, b, d > 0$

- La stabilità dipende, quindi, solo dal segno della $\text{tr}(A)$, che definisce una regione di stabilità nello spazio dei parametri (a, b, d)

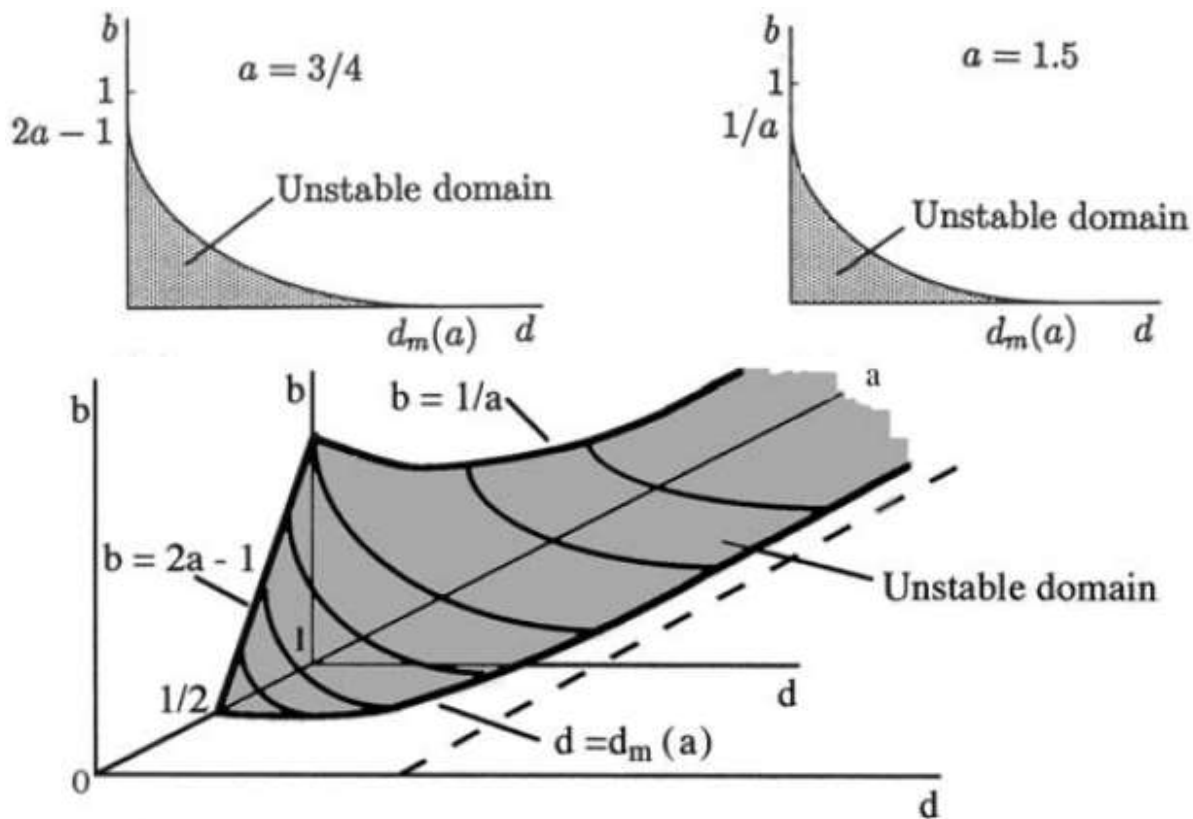
$$\text{tr } A < 0$$



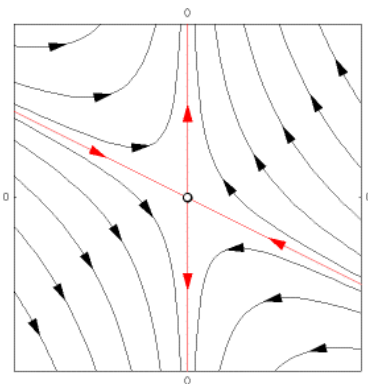
$$b > 1 - 2\hat{u} - \frac{ad\hat{u}}{(\hat{u} + d)^2}$$

(nota che $\hat{u} = \hat{u}(a, d)$)

La condizione di stabilità è sempre soddisfatta per $a < 1/2$

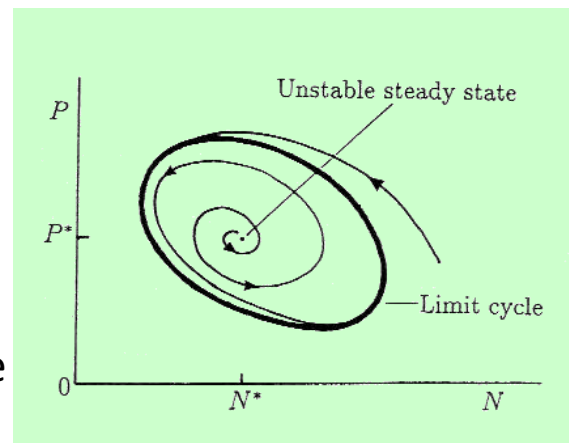


- ✦ Quando il p. di equilibrio è stabile possiamo avere due casi:
 - ✦ poli reali \rightarrow nodo stabile nel piano delle fasi (u,v)
 - ✦ poli complessi \rightarrow spirale stabile nel piano delle fasi (u,v)
- ✦ Quando il p. di equilibrio è instabile, invece
 - ✦ poli reali \rightarrow punto di sella nel piano delle fasi (u,v)
 - ✦ poli complessi \rightarrow spirale instabile nel piano delle fasi (u,v)

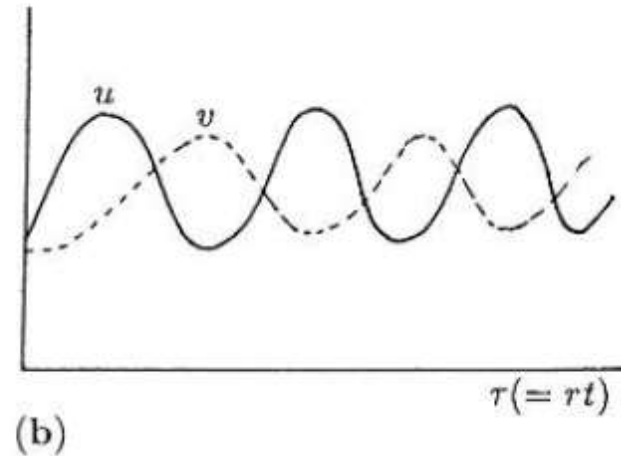
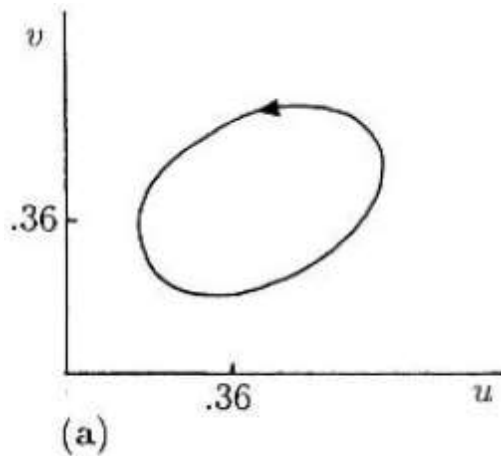


Punto di sella

Spirale instabile
con ciclo limite



- ✦ Esiste un metodo matematico, il teorema di Poincaré-Bendixon, per verificare l'esistenza di un ciclo limite
- ✦ Nel nostro caso si può verificare che, nel caso in cui il p. di equilibrio sia instabile, esiste un ciclo limite
- ✦ La traiettoria e l'evoluzione temporale sono mostrate in fig.

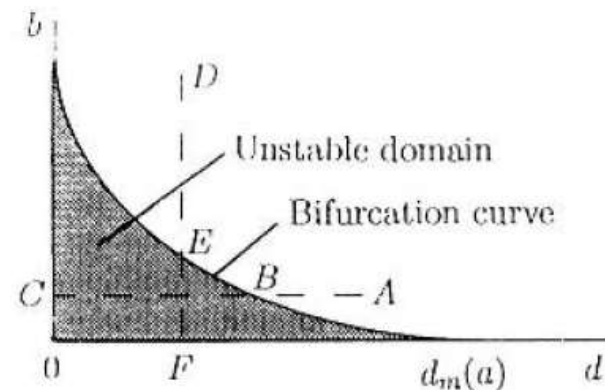


Valori dei parametri: $a=1$, $b=0.05$, $d=0.2$



- ✦ La teoria delle biforcazioni prende in esame proprio questi fenomeni di cambiamento brusco nella dinamica di un sistema, conseguenti alla variazione del valore di uno o più parametri
- ✦ L'osservazione sperimentale suggerisce che la natura tende verso situazioni di equilibrio, tuttavia si trovano in letteratura esempi di sistemi ben descritti da modelli caotici

- ✦ Il modello esaminato, così come la maggior parte dei modelli che hanno cicli limite, è soggetto a delle biforcazioni
- ✦ Si verifica una biforcazione quando il valore di un parametro varia oltre una certa soglia, facendo modificare bruscamente le proprietà di stabilità e/o il numero dei p. di equilibrio
- ✦ In tal caso, le dinamiche del sistema variano completamente, ad es. passano da uno stato stazionario ad un'oscillazione permanente



Modelli di competizione



- ✦ Prendiamo ora in esame un sistema in cui più specie competono per le stesse risorse (ad es. cibo, territorio, fonti per abbeverarsi)
- ✦ In questo caso la crescita di una specie ostacola quella dell'altra
- ✦ Generalmente quando in natura si verifica questa situazione una delle due specie prevale e l'altra si estingue

- Si consideri un modello di due specie di cui ognuna presenta una crescita logistica in assenza dell'altra

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right]$$

con $r_1, K_1, r_2, K_2, b_{12}, b_{21}$ costanti positive

- I coefficienti b_{12}, b_{21} misurano l'effetto mutuo della competitività di N_2 su N_1 e di N_1 su N_2 rispettivamente

⤴ Adimensionalizziamo il modello mediante le trasformazioni

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, \quad u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad \rho = \frac{r_2}{r_1},$$

$$a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$$



$$\frac{du_1}{d\tau} = u_1(1 - u_1 - a_{12}u_2) = f_1(u_1, u_2)$$

$$\frac{du_2}{d\tau} = \rho u_2(1 - u_2 - a_{21}u_1) = f_2(u_1, u_2)$$

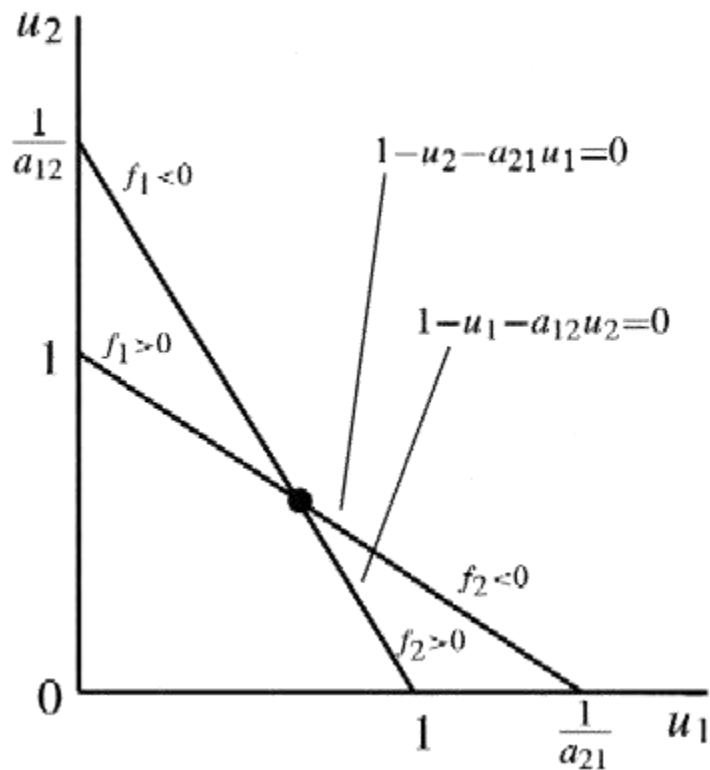


- ✦ I punti di equilibrio (u_1, u_2) sono quattro

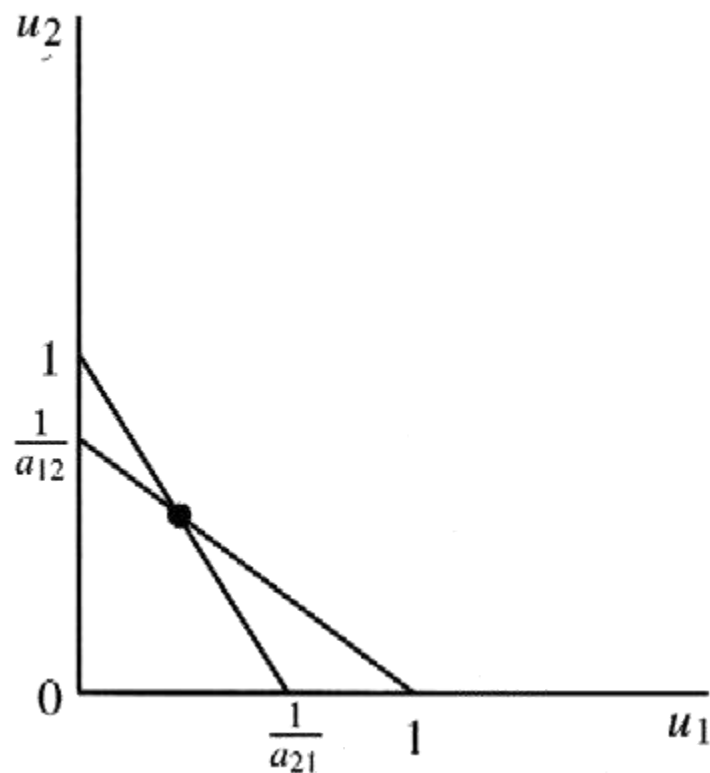
$$(0,0), \quad (1,0), \quad (0,1), \quad \left(\frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} \right)$$

- ✦ Ovviamente l'ultimo è significativo solo se si trova nel primo quadrante
 $(u_1 > 0, u_2 > 0)$
- ✦ Possiamo visualizzare le quattro possibilità tracciando le isocline

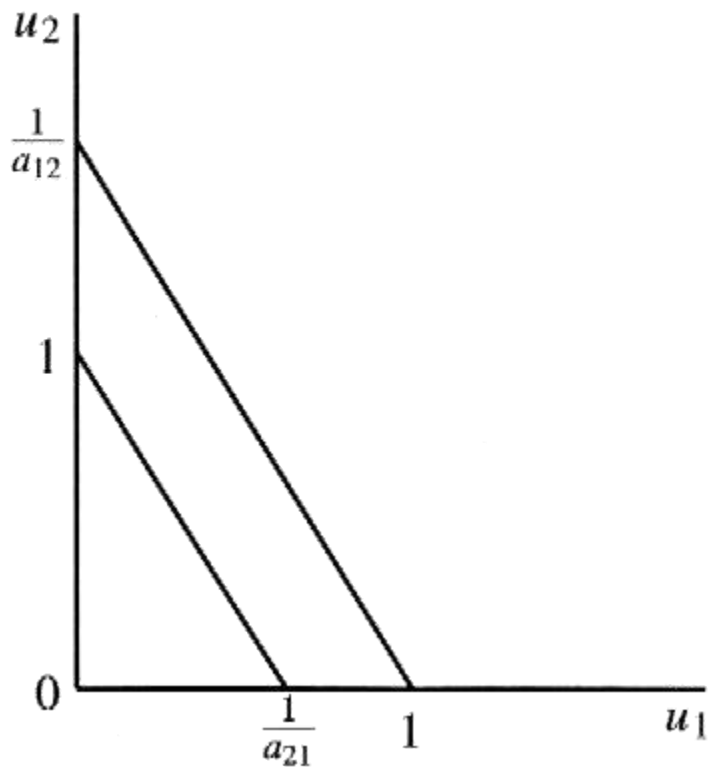
$$f_1 = 0, f_2 = 0$$



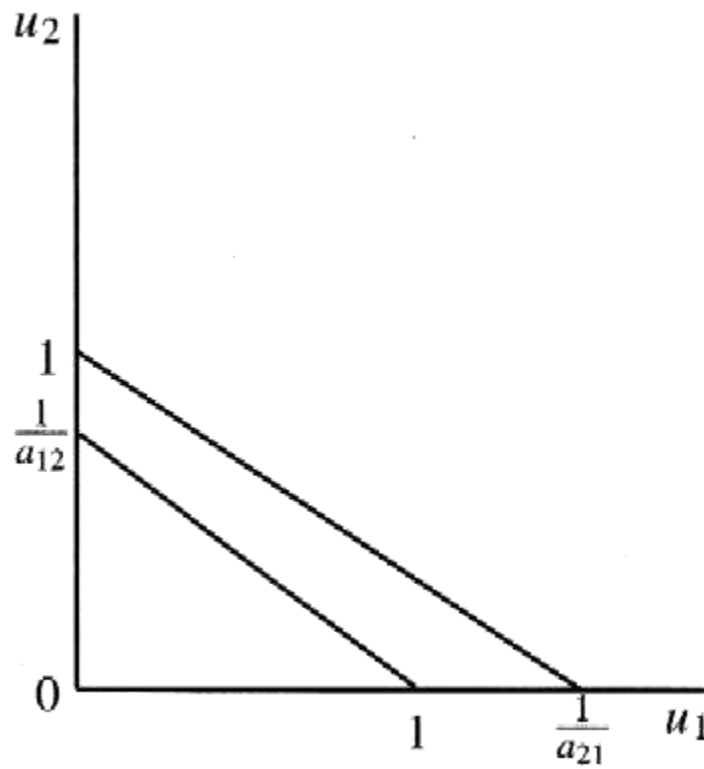
$$a_{12} < 1, a_{21} < 1$$



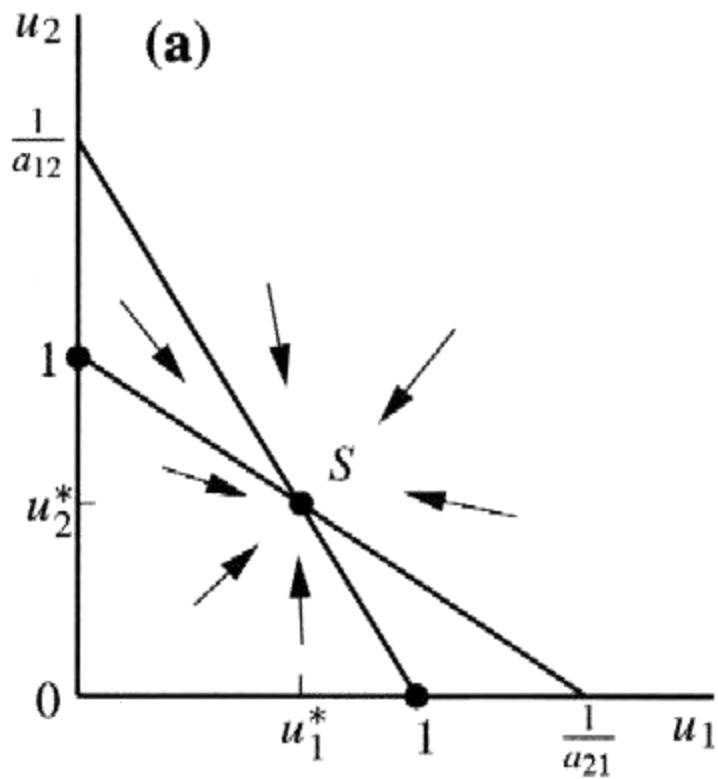
$$a_{12} > 1, a_{21} > 1$$



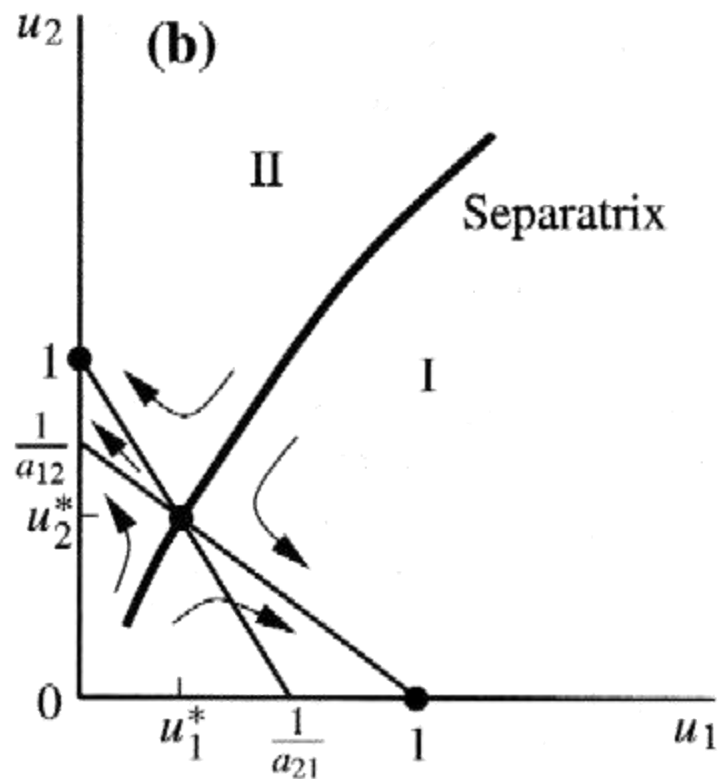
$$a_{12} < 1, a_{21} > 1$$



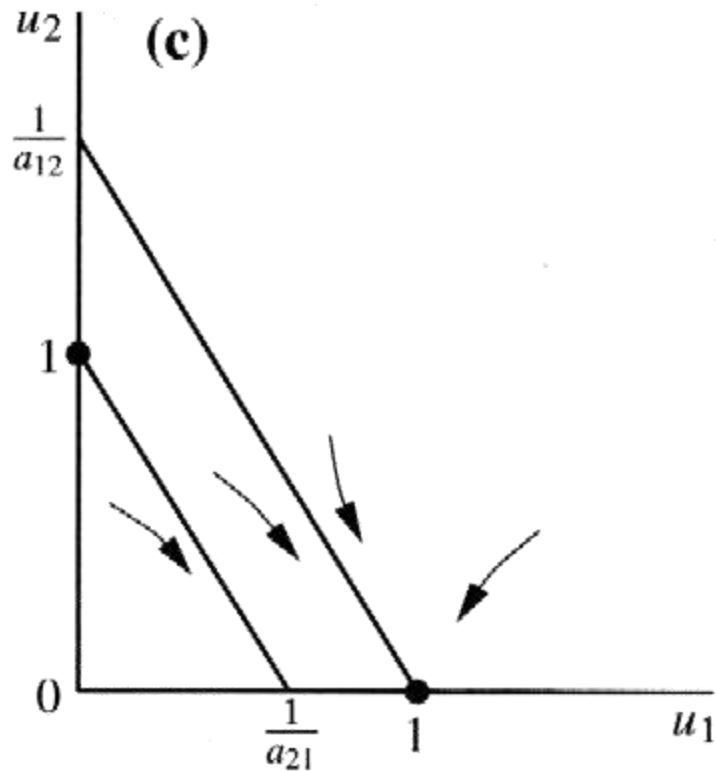
$$a_{12} > 1, a_{21} < 1$$



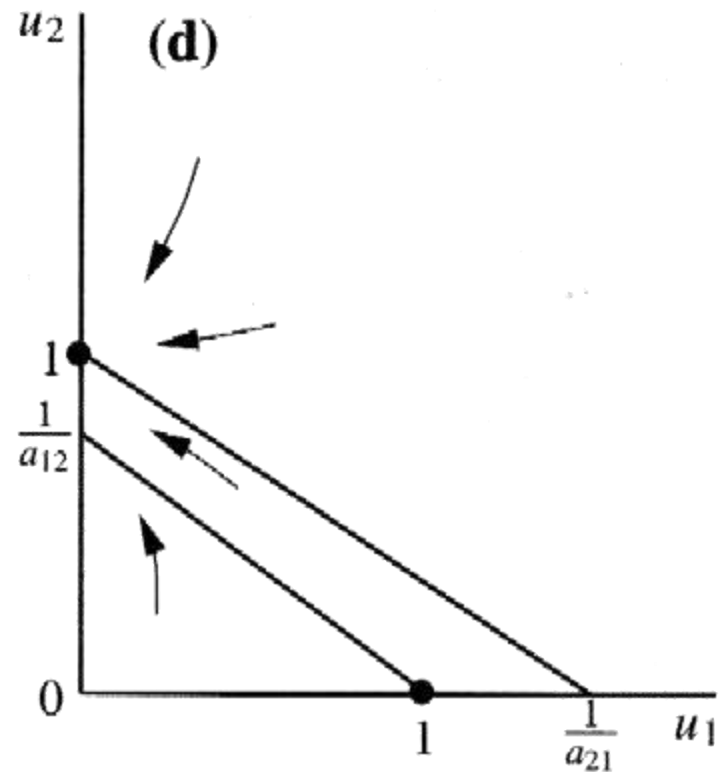
$$a_{12} < 1, a_{21} < 1$$



$$a_{12} > 1, a_{21} > 1$$



$$a_{12} < 1, a_{21} > 1$$



$$a_{12} > 1, a_{21} < 1$$

Modelli di simbiosi

- ✦ Il caso opposto al precedente è quello di specie che traggono beneficio reciproco dalla coesistenza
- ✦ Un modello di tale tipo di sistema è

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right]$$
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right]$$

dove i parametri sono costanti, positivi e hanno significato analogo al caso di competizione

⤴ Anche in questo caso ricaviamo un modello adimensionale

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, \quad u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t, \quad \rho = \frac{r_2}{r_1},$$

$$a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, \quad a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$$



$$\frac{du_1}{d\tau} = u_1(1 - u_1 + a_{12}u_2) = f_1(u_1, u_2)$$

$$\frac{du_2}{d\tau} = \rho u_2(1 - u_2 + a_{21}u_1) = f_2(u_1, u_2)$$

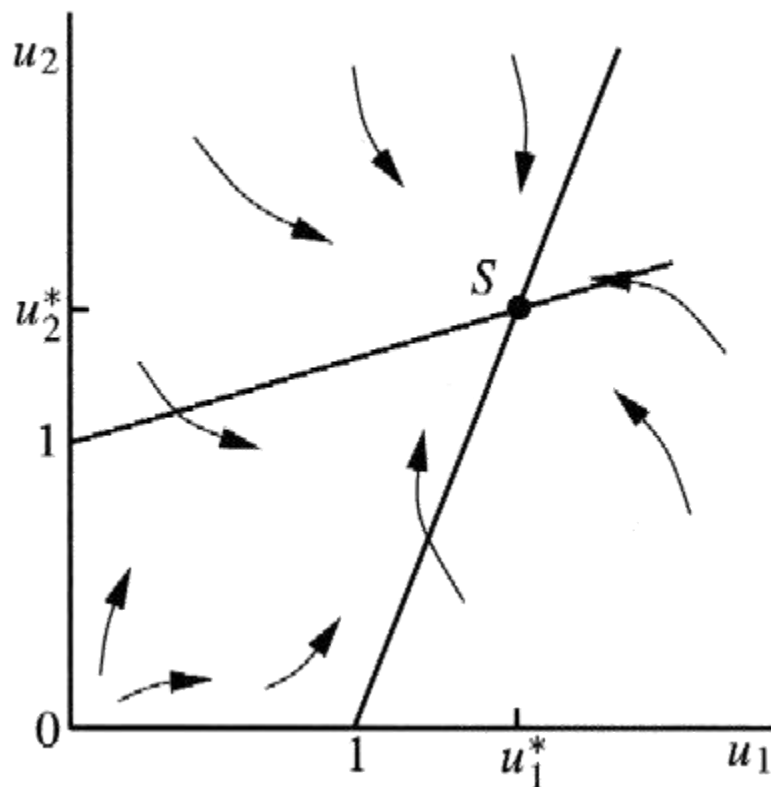
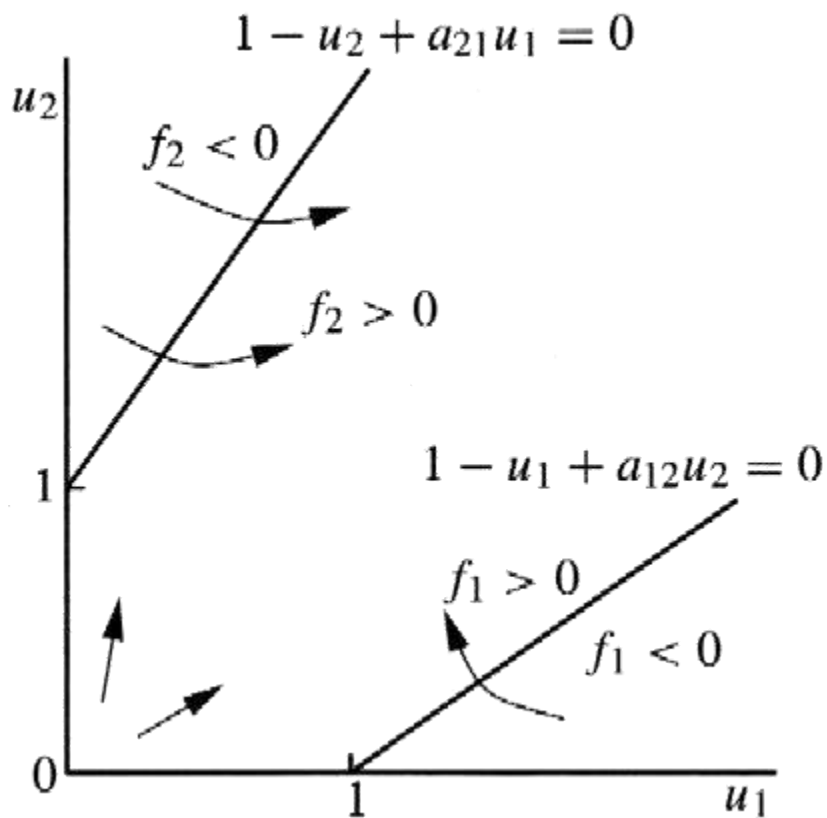


- Il sistema ha quattro punti di equilibrio

$$(0,0), \quad (1,0), \quad (0,1), \quad \left(\frac{1+a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, \frac{1+a_{21}}{1-a_{12}a_{21}} \right)$$

di cui l'ultimo esiste solo per alcuni valori dei parametri

- Linearizzando nei vari punti si vede che l'origine è un nodo instabile (tutti autovalori a parte reale positiva), mentre i punti $(1,0)$ e $(0,1)$ sono punti di sella (un autovalore a p.r. positiva e uno a p.r. negativa)
- L'ultimo punto, se esiste, è asintoticamente stabile



Il p. di equilibrio esiste se $a_{12}a_{21} < 1$



- ✦ Anche nel caso di popolazioni multispecie è possibile inserire l'effetto dei ritardi, in questo caso si ottengono modelli difficilmente analizzabili se non tramite calcolatore
- ✦ Nel caso di modelli con 3 o più specie il comportamento può cambiare drasticamente al variare dei parametri: ad esempio il modello di Lorenz (1963)

$$\frac{du}{dt} = a(v - u), \quad \frac{dv}{dt} = -uw + bu - v, \quad \frac{dw}{dt} = uv - cw$$

al variare dei parametri può passare da un comportamento oscillatorio a uno caotico o aperiodico