

Sistemi competitivi

Antonio Steiner, Fabrizio Pini e Martin J. Gander

A Chica, assidua ed astuta compagna dei miei calcoli



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.

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 i rispettivi numeri di individui x_1 e x_2 e siano a_1 e a_2 i valori che avrebbero i loro tassi di crescita se il nutrimento comune fosse in quantità sempre tale da soddisfare pienamente la loro voracità. Si ammetta ora che gli individui delle due specie diminuiscano la quantità di nutrimento di cui ciascun individuo può disporre. Supponiamo che la presenza degli x_1 individui della prima specie diminuisca questa quantità nella misura $h_1 x_1$ e quella degli x_2 individui della seconda specie la diminuisca nella misura $h_2 x_2$; per l'insieme

delle due la diminuzione avviene allora nella misura $h_1x_1 + h_2x_2$. 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

$$(1.1) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a_1 - \gamma_1(h_1x_1 + h_2x_2)); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 - \gamma_2(h_1x_1 + h_2x_2)); & x_2^0 \end{cases}$$

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 subito almeno qualitativamente l'andamento delle traiettorie del nostro sistema. Siccome

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

nonché

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

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,

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

In figura 1 appaiono raffigurate per questo caso le traiettorie del nostro sistema dinamica che si scindono in due fasci separati da un'unica traiettoria che va da G_1 a G_2 e tutte terminanti a lunga scadenza in G_2 . Si noti l'*equifinalità* di questo comportamento asintotico, indipendente dai valori (x_1^0, x_2^0) di partenza. 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 speciale

Quando, per improbabile che sia si ha

$$(2.1) \quad \frac{a_1}{\gamma_1} = \frac{a_2}{\gamma_2},$$

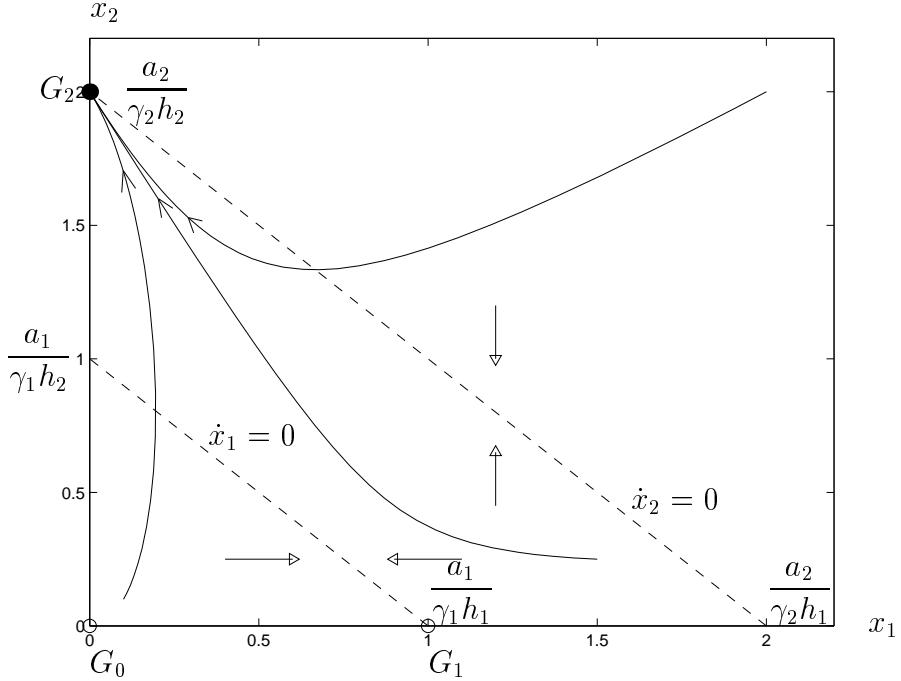


fig. 1: traiettorie per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $\gamma_1 = 1$, $\gamma_2 = 1$, $h_1 = 1$, $h_2 = 1$.

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

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

e quindi, risolvendo le due equazioni otteniamo la relazione

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

che, dopo integrazione, ci fornisce

$$(2.2) \quad x_2 = K x_1^{\frac{\gamma_2}{\gamma_1}}$$

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-isocline $\dot{x}_1 = \dot{x}_2 = 0$ che congiunge G_1 con G_2 . Chiameremo '*indifferenti*' questi punti fissi, in quanto piccoli spostamenti da loro portano a piccoli spostamenti dello stato finale d'equilibrio del sistema.

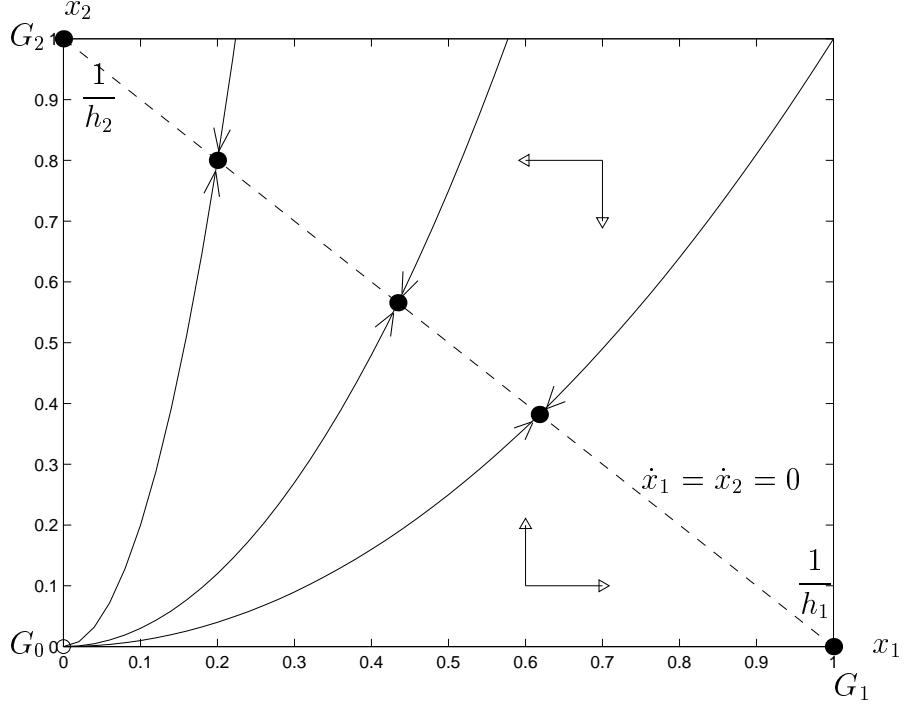


fig. 2: traiettorie $x_2 = Kx_1^2$ per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $\gamma_1 = 1$, $\gamma_2 = 2$.

3 Soluzione esplicita per $\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma$

In tal caso, come già fatto notare da V. Volterra in [1] si può effettuare completamente la risoluzione del sistema di equazioni differenziali

$$(3.1) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = x_1(a_1 - \gamma(h_1x_1 + h_2x_2)); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_2(a_2 - \gamma(h_1x_1 + h_2x_2)); & x_2^0 \end{cases}$$

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

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

che porta subito alle $\dot{\xi}_i = a_i \xi_i$; x_i^0 ossia alle funzioni base

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

mentre il fattore comune f conformemente a

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

risulta essere

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

Se ad esempio

$$(3.3) \quad a_2 > a_1$$

mettiamo le *soluzioni di* (3.1) nella forma

$$(3.4) \quad \begin{cases} x_1 &= \frac{x_1^0 e^{(a_1 - a_2)t}}{\frac{\gamma h_1 x_1^0}{a_1} e^{(a_1 - a_2)t} + \frac{\gamma h_2 x_2^0}{a_2} + \left[1 - \left(\frac{\gamma h_1}{a_1} x_1^0 + \frac{\gamma h_2}{a_2} x_2^0 \right) \right] e^{-a_2 t}} \\ x_2 &= \frac{x_2^0}{\frac{\gamma h_1 x_1^0}{a_1} e^{(a_1 - a_2)t} + \frac{\gamma h_2 x_2^0}{a_2} + \left[1 - \left(\frac{\gamma h_1}{a_1} x_1^0 + \frac{\gamma h_2}{a_2} x_2^0 \right) \right] e^{-a_2 t}} \end{cases}$$

che rende palese il comportamento asintotico del sistema

$$x_1 \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} 0, \quad x_2 \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \frac{a_2}{\gamma h_2}.$$

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

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

nel primo quadrante, poichè scelto un punto di partenza su di essa, il sistema come si vede da (3.4) avvicinandosi a G_2 vi rimane

$$(3.6) \quad (x_1^0, x_2^0) \in g \implies (x_1, x_2) \in g.$$

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

4 Sistemi di Eigen generano sistemi competitivi

Consideriamo il *sistema di Eigen*

$$(4.1) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 &= a_1 x_1 - x_1 \Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 - x_2 \Omega; & x_2^0 \\ \frac{x_1}{p} + \frac{x_2}{q} &= c := \frac{x_1^0}{p} + \frac{x_2^0}{q} \end{cases}$$

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

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

et quindi il tasso di diluizione da adottare

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

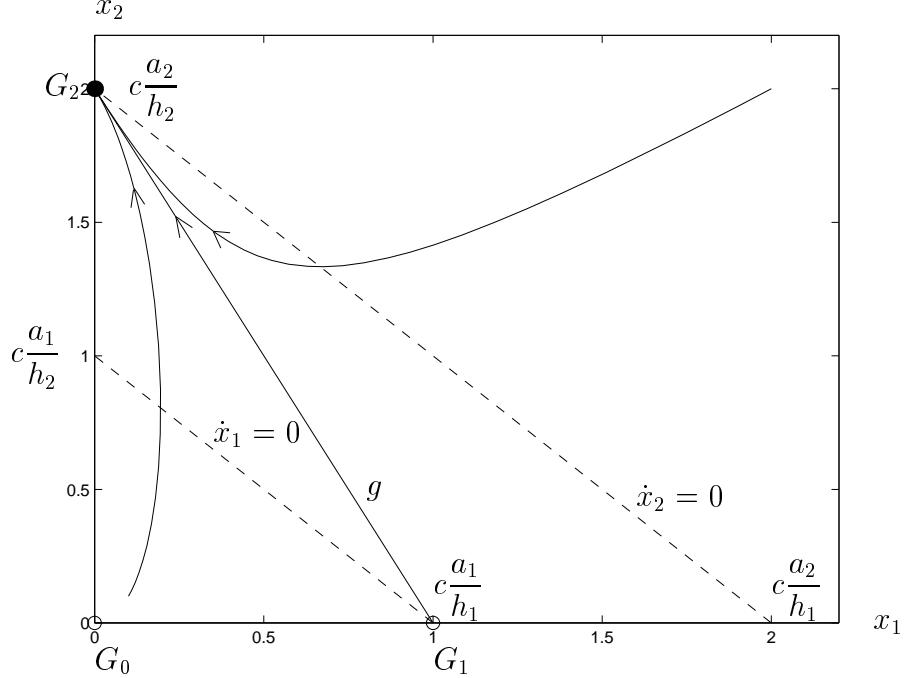


fig. 3: competizione per $x\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma = 1$, $a_1 = 1 < a_2 = 2$, $c = \frac{1}{\gamma} = 1$, $h_1 = 1$, $h_2 = 1$.

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

$$(4.3) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = a_1 x_1 - \frac{x_1}{c} \left(\frac{a_1}{p} x_1 + \frac{a_2}{q} x_2 \right); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 = a_2 x_2 - \frac{x_2}{c} \left(\frac{a_1}{p} x_1 + \frac{a_2}{q} x_2 \right); & x_2^0 \end{cases}$$

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

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

5 Sistemi non equifinali

Non tutti i sistemi di Eigen evolvono in modo equifinale. Un'esempio classico, già trattato in [4] ci è dato da

$$(5.1) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = a_1 x_1^2 - x_1 \Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 = a_2 x_2^2 - x_2 \Omega; & x_2^0 \\ x_1 + x_2 = c := x_1^0 + x_2^0, \end{cases}$$

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

$$(5.2) \quad \Omega = \frac{1}{c} (a_1 x_1^2 + a_2 x_2^2).$$

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

$$(5.3) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = x_1 \left(a_1 x_1 - \frac{1}{c} (a_1 x_1^2 + a_2 x_2^2) \right); & x_1^0 \\ \dot{x}_2 = x_2 \left(a_2 x_2 - \frac{1}{c} (a_1 x_1^2 + a_2 x_2^2) \right); & x_2^0 \end{cases}$$

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

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

saranno $G_0(0, 0)$ nonchè da

$$\begin{aligned} a_1 x_1^2 + a_2 x_2^2 &= c a_1 x_1 = c a_2 x_2 \\ G\left(\frac{c a_2}{a_1 + a_2}, \frac{c a_1}{a_1 + a_2}\right) \end{aligned}$$

ambedue instabili, mentre $G_1(c, 0)$ e $G_2(0, c)$ sono asintoticamente stabili. Visto che

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 \leq 0 &\iff \frac{(x_1 - c/2)^2}{(c/2)^2} + \frac{x_2^2}{(\sqrt{a_1/a_2} c/2)^2} \geq 1 \\ \dot{x}_2 \leq 0 &\iff \frac{x_1^2}{(\sqrt{a_2/a_1} c/2)^2} + \frac{(x_2 - c/2)^2}{(c/2)^2} \geq 1 \end{aligned}$$

le *0-isocline* del sistema sono gli archi di elisse che appaiono tratteggiati in figura 4, dalla quale risulta come il primo quadrante è suddiviso in *bacini di attrazione* di G_1 rispettivamente G_2 dalle due traiettorie che convergono verso G . Ecco dunque un sistema che evolve in modo né equifinale né concomitante, ossia visto l'instabilità di G una delle due popolazioni a lunga scadenza si estiguerà sempre, a causa di inevitabili minime perturbazioni sempre presenti.

6 Competizione e concomitanza

In numerose situazioni la tatura non rispetta il principio d'esclusione competitiva di V. Volterra. Ci sembra perciò doveroso presentare altri modelli di competizione che permettono la convivenza delle specie anche a lungo termine. Uno di questi è dato dal sistema di Eigen

$$(6.1) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = a_1 \sqrt{x_1} - x_1 \Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 = a_2 \sqrt{x_2} - x_2 \Omega; & x_2^0 \\ x_1 + x_2 = c := x_1^0 + x_2^0, \end{cases}$$

che dopo introduzione di $\Omega = \frac{1}{c} (a_1 \sqrt{x_1} + a_2 \sqrt{x_2})$ conformemente a $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 = 0$ scegliendo però liberamente (x_1^0, x_2^0) nel primo quadrante assume la forma

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

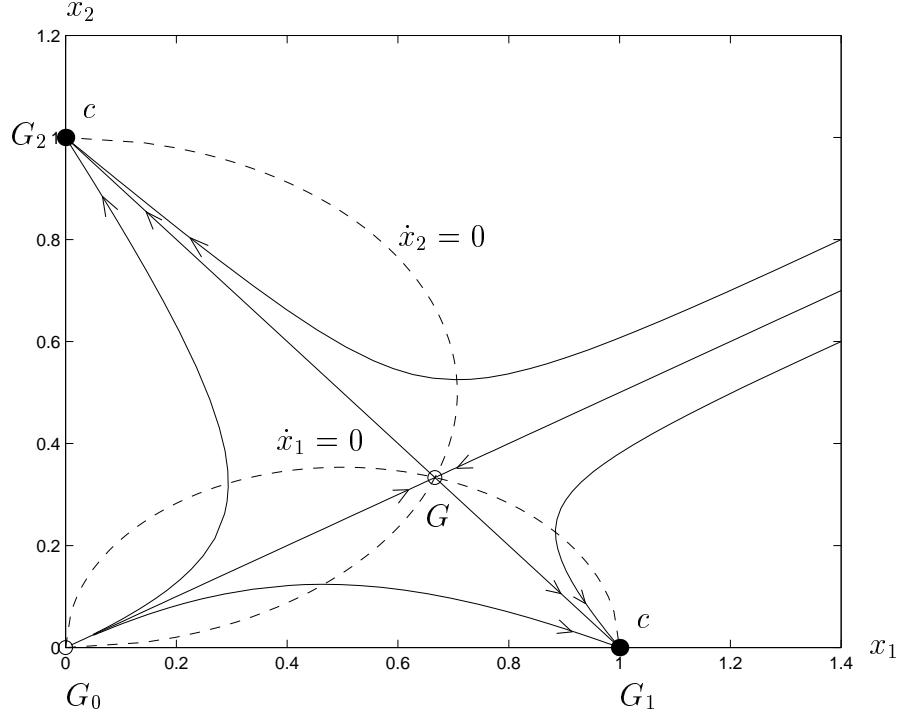


fig. 4: biforcazione, $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $c = 1$.

con costanti 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

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

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

$$(6.4) \quad y_i = \sqrt{x_i}$$

che porta al sistema

$$(6.5) \quad \dot{y}_i = \frac{1}{2} \left(a_i - \frac{y_i}{c} (a_1 y_1 + a_2 y_2) \right); \quad y_i^0 = \sqrt{x_i^0}.$$

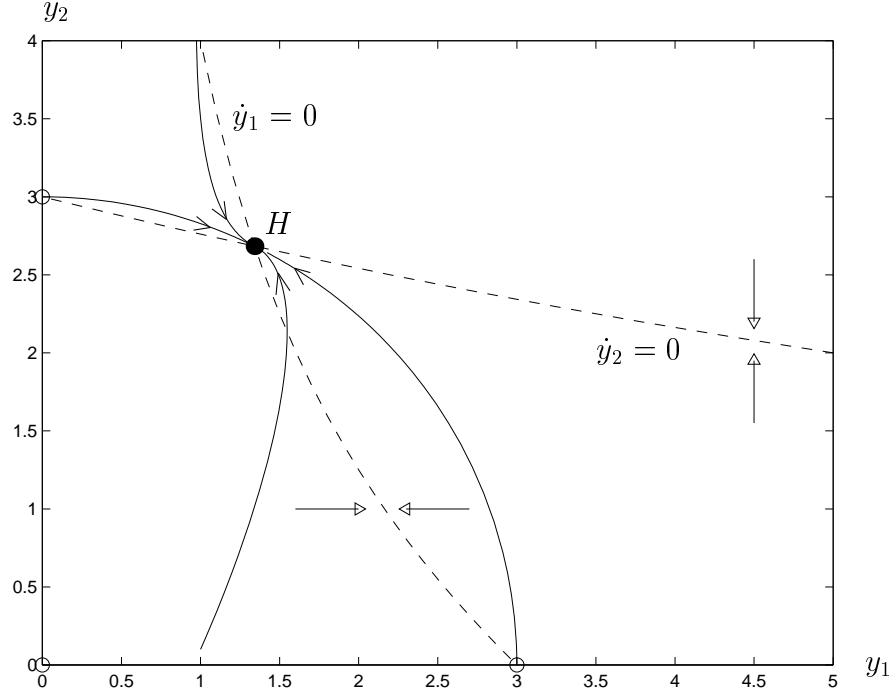


fig. 5: traiettorie per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $c = 9$.

Infatti considerato che

$$\begin{aligned} y_1 \leq 0 &\iff y_2 \geq \frac{a_1}{a_2} \left(\frac{c}{y_1} - y_1 \right), \\ y_2 \leq 0 &\iff y_1 \geq \frac{a_2}{a_1} \left(\frac{c}{y_2} - y_2 \right) \end{aligned}$$

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

$$(7.1) \quad \begin{cases} \dot{x}_1 = a_1 \sqrt{x_1} - x_1 \Omega; & x_1^0 \\ \dot{x}_2 = a_2 \sqrt{x_2} - x_2 \Omega; & x_2^0 \\ \sqrt{x_1} + \sqrt{x_2} = c := \sqrt{x_1^0} + \sqrt{x_2^0}, \end{cases}$$

nel quale, in confronto col sistema di Eigen (6.1) già usato, la condizione ambientale ha subito un ritocco che grazie a

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

conduce ora alla *costante*

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

che inseriamo in (7.1). Lasciando libera la scelta dei valori iniziali (x_1^0, x_2^0) in tutto il primo quadrante si ottiene il sistema competitivo

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

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

$$(7.3) \quad y_i = \sqrt{x_i}$$

le equazioni si riscrivono

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

lineari e sempre indipendenti fra di loro con soluzione immediata

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

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

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

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

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

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. Faciamo soltanto cenno ad anteriori lavori [5, 6, 7] nei quali già ci siamo occupati di questo problema veramente fondamentale in modellistica di interazione fra popolazioni.

Bibliografia

- [1] V. Volterra, *Leçon sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Cahiers Scientifiques, Paris, 1931.

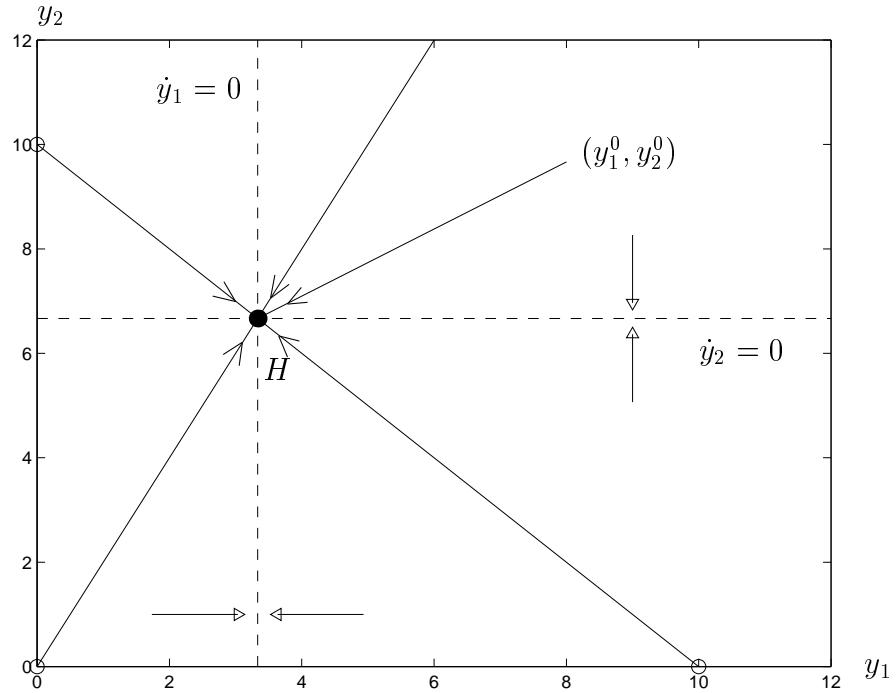


fig. 6: traiettorie per $a_1 = 1$, $a_2 = 2$, $c = 10$.

- [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, 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, Concidenza fra popolazioni autolimitate in disputa o collaboranti, B.D.M. No 28, Bellinzona 1994.