

1 Modelli di specie ecologiche in competizione

1.1 Sistemi cooperativi e competitivi

Un sistema di equazioni differenziali

$$\dot{x} = f(x) \quad x \in \Omega \subset \mathbb{R}^n \quad (1)$$

si dice cooperativo se

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} > 0 \text{ per } i \neq j. \quad (2)$$

Viceversa, si dice competitivo se

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} < 0 \text{ per } i \neq j. \quad (3)$$

Negli ultimi anni si è sviluppata una teoria dei sistemi cooperativi e competitivi; essi godono infatti di molte proprietà specifiche. Qua ci limitiamo a esporre un risultato importante in dimensione 2.

Teorema 1 *Sia $\dot{x} = f(x)$ un sistema cooperativo in \mathbb{R}^2 . Tutte le soluzioni sono asintoticamente monotone. Di conseguenza, se τ_+ è l'estremo superiore dell'intervallo di esistenza di una soluzione $x(t)$, si ha o $\lim_{t \rightarrow \tau_+} |x(t)| = +\infty$; oppure $\lim_{t \rightarrow \tau_+} x(t) = x^*$ un equilibrio di (1) (in questo secondo caso, necessariamente $\tau_+ = +\infty$).*

Dimostrazione. Consideriamo in \mathbb{R}^2 i seguenti insiemi:

$$\begin{aligned} A &= \{x \in \mathbb{R}^2 : f_1(x), f_2(x) > 0\} & B &= \{x \in \mathbb{R}^2 : f_1(x), f_2(x) < 0\} \\ C_1 &= \{x \in \mathbb{R}^2 : f_1(x) > 0 > f_2(x)\} & C_2 &= \{x \in \mathbb{R}^2 : f_1(x) < 0 < f_2(x)\} \end{aligned}$$

Prima di tutto mostriamo che A è positivamente invariante.

Sia $x(t_0) \in A$ e sia

$$\tau = \inf \{t > t_0 : x(t) \notin A\},$$

assumendo per assurdo che tale insieme sia non-vuoto. Necessariamente $x(\tau) \in \partial A$ e ci sono due possibilità:

$$f_1(x(\tau)) > 0 = f_2(x(\tau)) \quad \text{oppure} \quad f_2(x(\tau)) > 0 = f_1(x(\tau)).$$

Non è possibile $f_1(x(\tau)) = f_2(x(\tau)) = 0$ perché altrimenti $x(\tau)$ sarebbe un equilibrio ed essi non possono essere raggiunti in un tempo finito.

Scegliendo il primo caso supponiamo $f_1(x(\tau)) > 0 = f_2(x(\tau))$ mentre per $t_0 < t < \tau$ $x(t) \in A$ e quindi $f_2(x(t)) > 0$. Calcoliamo

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} f_2(x(t))|_{t=\tau} &= \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x(\tau))\dot{x}_1(\tau) + \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x(\tau))\dot{x}_2(\tau) \\ &= \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x(\tau))f_1(x(\tau)) + \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x(\tau))f_2(x(\tau)) = \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x(\tau))f_1(x(\tau)) > 0 \end{aligned} \quad (1)$$

sfruttando le ipotesi.

D'altra parte, abbiamo, per $t < \tau$, $f_2(x(t)) > 0 = f_2(x(\tau))$; da ciò segue $\frac{d}{dt}f_2(x(t))|_{t=\tau} \leq 0$ in contraddizione con (4). L'esistenza di un tale valore τ è quindi assurda.

Analogamente, si tratta il caso $f_2(x(\tau)) > 0 = f_1(x(\tau))$. Abbiamo quindi dimostrato che l'insieme A è positivamente invariante. Allo stesso modo si mostra che B è positivamente invariante. Di conseguenza, se il dato iniziale x_0 di (1) appartiene a A oppure a B la tesi è dimostrata.

Rimane da considerare il caso in cui x_0 appartenga a C_1 o a C_2 (oltre che alle frontiere). Supponiamo quindi $x_0 \in C_1$ e sia

$$\tau = \inf \{t > t_0 : x(t) \notin C_1\},$$

se tale insieme non è vuoto. Potrà essere

$$f_1(x(\tau)) = 0 > f_2(x(\tau)) \quad \text{oppure} \quad f_1(x(\tau)) > 0 = f_2(x(\tau)).$$

Nel primo caso consideriamo

$$\frac{d}{dt}f_1(x(t))|_{t=\tau} = \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x(\tau))f_1(x(\tau)) + \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x(\tau))f_2(x(\tau)) = \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x(\tau))f_2(x(\tau)) < 0. \quad (4)$$

Di conseguenza $f_1(x(t)) < 0$ in $(\tau, \tau + h)$ per qualche $h > 0$, ossia, considerando anche il segno di f_2 , $x(t) \in B$ per $t \in (\tau, \tau + h)$. Essendo B positivamente invariante, avremo anche in questo caso che $x(t)$ è asintoticamente monotona. Se invece $f_1(x(\tau)) > 0 = f_2(x(\tau))$ avremo $x(t) \in A$ per $t \in (\tau, \tau + h)$ e quindi per ogni $t > \tau$.

Per un sistema competitivo si ha lo stesso risultato. Infatti in dimensione 2 ogni sistema competitivo può essere trasformato in uno cooperativo (e viceversa). Infatti, sia $\dot{x} = f(x)$ un sistema competitivo. Poniamo $u_1 = x_1$ e $u_2 = -x_2$. Abbiamo

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= f_1(x_1, x_2) = f_1(u_1, -u_2) \\ \dot{u}_2 &= -f_2(x_1, x_2) = -f_2(u_1, -u_2) \end{aligned}$$

ossia $\dot{u} = g(u)$ dove

$$g_1(u_1, u_2) = f_1(u_1, -u_2) \quad g_2(u_1, u_2) = -f_2(u_1, -u_2).$$

Si ha

$$\frac{\partial g_1}{\partial u_2} = -\frac{\partial f_1}{\partial x_2} > 0 \quad \text{e} \quad \frac{\partial g_2}{\partial u_1} = -\frac{\partial f_2}{\partial x_1} > 0$$

e quindi il sistema $\dot{u} = g(u)$ è cooperativo.

Di conseguenza, anche per i sistemi competitivi in 2 dimensioni, vale il principio che tutte le soluzioni sono asintoticamente monotone.

Consideriamo ora un modello generale per due specie in competizione del tipo:

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}N_1(t) = F_1[N_1(t), N_2(t)]N_1(t) \\ \frac{d}{dt}N_2(t) = F_2[N_1(t), N_2(t)]N_2(t) \\ N_1(0) = N_{10} \\ N_2(0) = N_{20} \end{cases} \quad (2)$$

dove le funzioni $F_i(N_1, N_2)$ soddisfano alle ipotesi costitutive seguenti:

$$(2) \quad \frac{\partial F_i}{\partial N_j} < 0 \text{ per } i \neq j \text{ in } Q$$

$$(3) \quad \text{esistono } K_1 \text{ e } K_2 \text{ tali che } F_1(K_1, 0) = F_2(0, K_2) = 0.$$

Le ipotesi sono appunto che si tratti di due specie in competizione, e che esista una capacità portante per ciascuna specie.

I risultati precedenti mostrano che le soluzioni sono asintoticamente monotone. D'altra parte le ipotesi assicurano che il rettangolo $R = [0, K_1] \times [0, K_2]$ sia positivamente invariante. Di conseguenza tutte le soluzioni che partono all'interno di R devono necessariamente tendere ad un equilibrio. Ipotesi specifiche sulle funzioni F_1 e F_2 permetteranno di trovarne il numero e la loro stabilità.

1.2 Modelli tipo Lotka-Volterra

Anzitutto osserviamo che Volterra stesso aveva considerato una generalizzazione del suo modello (I, 12) assumendo:

$$\begin{aligned} f_1[N_1, N_2] &= \varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2) \\ f_2[N_1, N_2] &= \varepsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2) \end{aligned} \quad (3)$$

(nel caso di (I,12) è $F(N_1, N_2) = h_1 N_1 + h_2 N_2$). La funzione $F(N_1, N_2)$ assume qui il significato di *misura delle risorse consumate da entrambe le specie nell'unità di tempo*, ed è

$$F(0, 0) = 0, \quad \frac{\partial F}{\partial N_1} > 0, \quad \frac{\partial F}{\partial N_2} > 0.$$

Con queste ipotesi si possono trarre le stesse conclusioni del paragrafo (I,3), in particolare risulta verificato il *principio di esclusione* (questo verrà dimostrato nel prossimo paragrafo per un modello più generale). Osserviamo ancora che le ipotesi proprie del modello (1.1) sono qui verificate ed è facile vedere che per ciò che riguarda le isocline, si verifica la situazione della Figura 3.9. In effetti, tali isocline sono due diverse ($\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \neq \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$) curve di livello della funzione $F(N_1, N_2)$.

Il modello di Volterra, già discusso, si riferisce al caso in cui la competizione si svolge per lo sfruttamento di una *unica nicchia ecologica*, come risulta anche chiaro dall'interpretazione che Volterra dà del significato della funzione F . Un modello, che va spesso sotto il nome di Lotka-Volterra, che ammette la competizione per nicchie differenti (ma, analogamente all'equazione logistica, assumendo linearità dei tassi di crescita nelle densità di popolazione) è quello che ipotizza i seguenti tassi:

$$\begin{aligned} f_1[N_1, N_2] &= \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - \alpha_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ f_2[N_1, N_2] &= \varepsilon_2 \left(1 - \alpha_{21} \frac{N_1}{K_2} - \frac{N_2}{K_2} \right) \end{aligned} \quad (4)$$

Qui

$$K_i = \text{capacità dell'ambiente relativa alla specie } i$$

mentre

$$\alpha_{ij} = \text{coefficiente di competizione della specie } j \text{ contro la specie } i$$

Il significato di questi ultimi coefficienti si comprende meglio scrivendo i tassi f_1 ed f_2 nel modo seguente:

$$\varepsilon_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2}{K_1} \right)$$
$$\varepsilon_2 \left(\frac{K_2 - \alpha_{21}N_1 - N_2}{K_2} \right)$$

così α_{ij} è il grado di occupazione della nicchia della specie i da parte di un individuo della specie j . Si può anche dire che α_{12} misura *quanti individui della specie i equivalgono ad un individuo della specie j* .

Notiamo che nel caso di Volterra (identica nicchia per entrambe le specie) deve essere $\alpha_{12} = 1/\alpha_{21}$ e, nel caso di pura competizione per un totale limitato di risorse deve anche essere $\alpha_{ij} = K_i/K_j$. In generale si può verificare una delle seguenti possibilità

- i) $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$
- ii) $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$
- iii) $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$
- iv) $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

ciascuna delle quali corrisponde ad una differente posizione delle isocline del sistema, nel piano delle fasi (vedere le Figure 1 - 4). Per ciò che riguarda l'analisi qualitativa del sistema, notiamo anzitutto che in tutti i casi sono presenti i punti di equilibrio:

$$E_0 = (0, 0), \quad E_1 = (K_1, 0), \quad E_2 = (0, K_2)$$

Quindi si ha:

caso i I punti E_0 ed E_2 sono instabili mentre E_1 è un attrattore globale. In questo caso, che comprende anche quello di una sola nicchia ecologica, si verifica l'esclusione (vedi Figura 2.1):

$$(N_1(t), N_2(t)) \longrightarrow E_1 = (K_1, 0)$$

caso ii E' il caso simmetrico del precedente. Le due specie si scambiano i ruoli e si ha (vedi Figura 2.2)

$$(N_1(t), N_2(t)) \longrightarrow E_2 = (0, K_2)$$

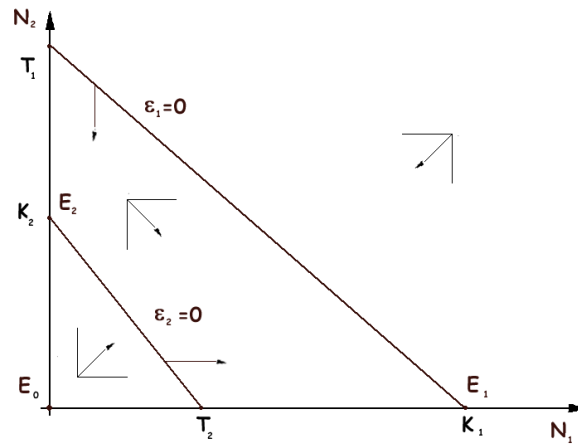


Figure 1: Il piano delle fasi delle equazioni di Lotka-Volterra nei caso (i): la specie 1 esclude la 2.

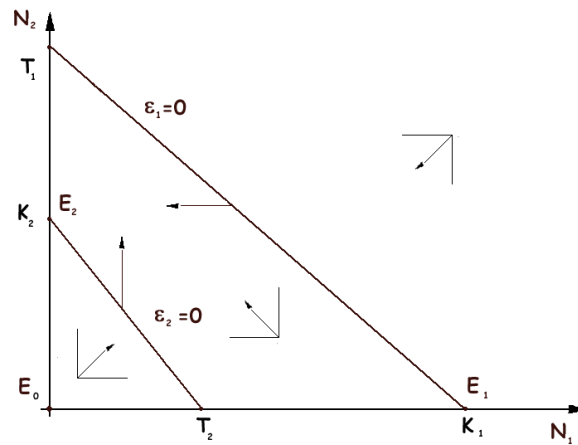


Figure 2: Il piano delle fasi delle equazioni di Lotka-Volterra nei caso (ii): la specie 2 esclude la 1.

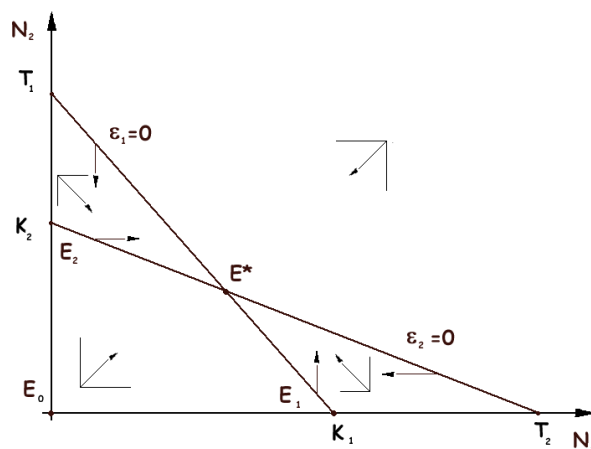


Figure 3: Il piano delle fasi delle equazioni di Lotka-Volterra nei caso (iii): le due specie tendono a un equilibrio di coesistenza.

caso iii Oltre ai punti di equilibrio già visti , che risultano tutti instabili, è presente un quarto punto E^* che costituisce un attrattore globale (vedi Figura 2.3) :

$$(N_1(t), N_2(t)) \longrightarrow E^* = (N_1^*, N_2^*)$$

Le due specie quindi convivono e ciò si comprende quando si esamini la condizione *iii*. Infatti $\alpha_{12}K_2$ è il numero di individui della specie 1 che equivalgono a K_2 individui della specie 2, ossia il massimo dell'interferenza possibile (K_2 è il livello di saturazione della 2) della 2 sulla 1. Poichè $\alpha_{12}K_2 < K_1$ la specie 2 non arriva a saturare la nicchia della 1. La stessa cosa si può dire per ciò che riguarda l'interferenza della 1 sulla 2 e si conclude che la coesistenza è possibile.

caso iv E' la situazione opposta della precedente. Dal punto di vista fenomenologico, la condizione *iv* indica che ciascuna delle due specie tende ad escludere l'altra. L'analisi qualitativa mostra che il punto E^* è instabile e che a seconda dei dati iniziali si verifica una delle due alternative seguenti:

$$(N_1(t), N_2(t)) \longrightarrow E_1 = (K_1, 0)$$

oppure

$$(N_1(t), N_2(t)) \longrightarrow E_2 = (0, K_2)$$

Dunque si verifica sicuramente l'esclusione ma quale delle due specie venga esclusa dipende dalla storia del sistema.

1.3 Competizione per una risorsa

Passiamo ad analizzare più a fondo il caso di competizione di n specie per una risorsa, estendendo il modello (2.1). Assumiamo che il tasso di crescita di ogni

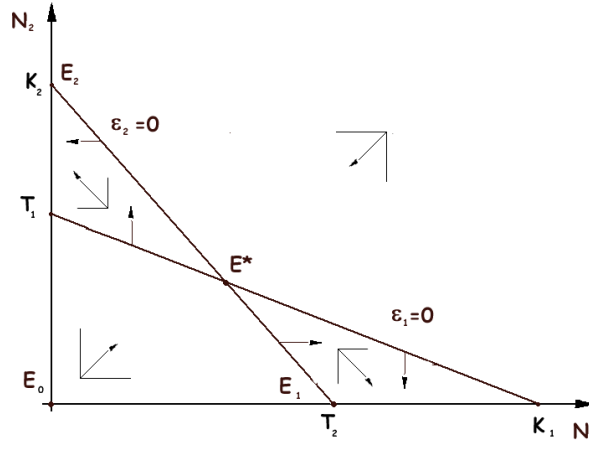


Figure 4: Il piano delle fasi delle equazioni di Lotka-Volterra nei caso (iv): una delle due specie esclude l'altra, a seconda delle condizioni iniziali.

specie dipenda dalla quantità R di risorsa disponibile. Avremo

$$\frac{d}{dt}x_i(t) = x_i(t)u_i(R(t)). \quad (1)$$

$u_i(R)$ rappresenta appunto il tasso di crescita della specie i quando la risorsa disponibile è R . Sulle funzioni u_i faremo la seguente ipotesi:

(H1) $u_i(R)$ sono funzioni crescenti. Esiste (unico) $R_i^* > 0$ tale che $u_i(R_i^*) = 0$.

Dobbiamo decidere come $R(t)$ varia nel tempo. L'ipotesi più semplice è supporre che R sia una risorsa non rinnovabile (ad esempio un nutriente inorganico per piante in competizione, oppure il numero di siti per la nidificazione) che può essere 'sequestrata' dalle specie in competizione e che diviene immediatamente disponibile per tutti al momento della morte di un individuo. Sotto queste ipotesi $R(t)$ è una funzione del numero di individui delle varie specie presenti al tempo t :

$$R(t) = g(x_1(t), \dots, x_n(t)) \quad (2)$$

dove:

(H2) $g(x_1, \dots, x_n)$ è una funzione positiva decrescente in tutte le variabili. Per ogni $i = 1, \dots, n$ esiste (unico) $K_i > 0$ tale che $g(0, \dots, 0, K_i, 0, \dots, 0) = R_i^*$.

Come si vede subito da (1)-(2), K_i rappresenta il valore a cui tende la densità della specie i in assenza delle altre, e R_i^* è la quantità di risorse disponibili all'equilibrio.

Le ipotesi sull'esistenza di R_i^* e K_i servono ad evitare casi banali. E' chiaro che una specie per cui fosse $u_i(R) < 0$ per ogni $R > 0$ non sarebbe in grado di sopravvivere neanche da sola; ed analogamente una specie per cui fosse $g(0, 0, \dots, 0) < R_i^*$.

Passiamo ora all'analisi del sistema (1)-(2). Supponiamo, per comodità di avere ordinato le specie in modo che sia

$$R_1^* < R_2^* \leq R_3^* \leq \dots \leq R_n^*. \quad (3)$$

Notare che abbiamo escluso il caso (non generico) in cui non esista un'unica specie col valore minimo di R_i^* .

Teorema 2 Per il sistema (1)-(2), sotto le precedenti ipotesi, si ha se $x_1(0) > 0$:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = K_1 \quad \lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0 \text{ per } i \geq 2.$$

Dimostrazione. Denotiamo con E_1 il punto $(K_1, 0, \dots, 0)$ ed in genere con E_i il punto $(0, \dots, 0, K_i, 0, \dots, 0)$.

Prima di tutto, si può osservare che se $x_i(t) > K_i$, si ha

$$g(x(t)) < g(E_i) = R_i^*$$

e quindi

$$\frac{\dot{x}_i(t)}{x_i(t)} = u_i(g(x(t))) < u_i(R_i^*) = 0.$$

Ne segue

$$x_i(t) \leq \max\{K_i, x_i(0)\}$$

ossia ogni traiettoria è limitata, e quindi l'insieme ω -limite è non vuoto.

Consideriamo ora i seguenti insiemi:

$$\begin{aligned} \mathcal{C} &= \{x \in \mathbb{R}_+^n : G(x) > R_1^*\} \\ \mathcal{A} &= \{x \in \mathbb{R}_+^n : G(x) < R_1^*\} \\ \mathcal{B} &= \{x \in \mathbb{R}_+^n : G(x) = R_1^*\} \end{aligned}$$

A parole, \mathcal{C} è l'insieme in cui ci sono abbastanza risorse perché (almeno) la specie 1 possa crescere; \mathcal{A} è l'insieme in cui ci sono troppo poche risorse per far crescere qualunque specie, e \mathcal{B} è l'insieme che separa i due.

Calcoliamo la derivata di $G(x)$:

$$\frac{d}{dt}G(x_1(t), \dots, x_n(t)) = \sum_i \frac{\partial G}{\partial x_i} x_i(t) u_i(G(x(t))). \quad (4)$$

Se $x \in \mathcal{B}$, (4) è uguale a

$$\sum_i \frac{\partial G}{\partial x_i} x_i u_i(R_1^*) \geq 0$$

con l'uguaglianza che vale solo se $x = E_1$.

Ne segue che \mathcal{C} è positivamente invariante e che l'unico insieme invariante contenuto in \mathcal{B} è il punto E_1 (partendo da qualunque altro punto in \mathcal{B} si entra in \mathcal{C}).

Allora, se $x(0) \in \mathcal{C} \cup \mathcal{B}$, si ha

$$\dot{x}_1 = x_1 u_1(G(x)) \geq x_1 u_1(R_1^*) = 0 \quad (5)$$

poiché $x(t) \in \mathcal{C}$ per ogni $t > 0$. Da (5) segue che $x_1(t)$ tende ad un limite $\bar{x}_1 \geq x_1(0) > 0$; inoltre l'insieme ω -limite di $x(0)$ è contenuto nell'insieme in cui $\dot{x}_1 = 0$, ossia in

$$\{x_1 = 0\} \cup \mathcal{B}.$$

Poiché $x_1(t)$ ha un limite positivo, l'insieme ω -limite è contenuto in \mathcal{B} . Poiché l'unico insieme invariante contenuto in \mathcal{B} è il punto E_1 , ne segue che $x(t)$ tende a E_1 .

Rimane da considerare il caso in cui $x(0) \in \mathcal{A}$. Da (4) segue che se $x(t) \in \mathcal{A}$, $G(x(t))$ è crescente. Se esiste $\tau > 0$ tale che $x(\tau) \in \mathcal{B}$, si rientra nel caso precedente e ne segue la tesi. Se invece $x(t) \in \mathcal{A}$ per ogni $t > 0$, $G(x(t))$ è sempre crescente, e l'insieme ω -limite è contenuto nell'insieme in cui la derivata di G si annulla. Ogni punto limite \bar{x} dovrà da una parte soddisfare

$$G(\bar{x}) \leq R_1^* \tag{6}$$

perché $x(t) \in \mathcal{A}$ per ogni $t > 0$. D'altra parte, deve essere

$$\sum_i \frac{\partial G}{\partial x_i} \bar{x}_i u_i(G(\bar{x})) = 0$$

ed essendo, grazie a (6), tutti i termini nonnegativi

$$\bar{x}_i u_i(G(\bar{x})) = 0 \quad i = 1 \dots n. \tag{7}$$

Mettendo insieme (7) e (6) segue che $\bar{x}_i = 0$ per ogni $i \geq 2$. Non può essere anche $\bar{x}_1 = 0$ perché sarebbe allora $\bar{x} = 0$ e si ha $G(0) > G(E_1) = R_1^*$ in contrasto con (6). Da (7) segue allora $\bar{x}_1 = K_1$. L'unico possibile punto limite è E_1 . ■

Si è quindi visto che per il sistema (1)-(2) vale il principio di esclusione: se n specie competono per una risorsa, ne sopravvive una sola.

Per prima cosa consideriamo un sistema di laboratorio che permette di identificare concretamente le funzioni u_i e g , e quindi di verificare empiricamente il modello. In seguito, discuteremo alcuni meccanismi che permettono di evitare l'esclusione competitiva.

1.4 Un modello per la competizione in un chemostato

Un chemostato è un recipiente in cui si può controllare il flusso in entrata e in uscita. Tipicamente, si inseriscono nel chemostato individui di 1 o più specie (in genere alghe, più se è il caso del plankton che si nutre di esse), si fornisce un flusso costante di nutriente al sistema, si mescola il liquido in modo da avere un ambiente omogeneo, e si osserva l'evoluzione delle popolazioni. Questi esperimenti di laboratorio permettono di stimare le funzioni che si usano nelle equazioni di competizione e predazione; ed i risultati empirici confermano abbastanza bene le previsioni teoriche. Vedremo che questi esperimenti si possono descrivere con le equazioni del precedente paragrafo.

La prima cosa da discutere è il tasso a cui il nutriente disponibile $R(t)$ è assorbito da un individuo: si usa spesso una funzione introdotta in biochimica da Michaelis e Menten:

$$f(R) = \frac{mR}{a + R}. \tag{1}$$

f è una funzione che satura al valore limite m , mentre per R piccolo cresce circa linearmente con derivata m/a ; a è il livello di R a cui si ha la mezza-saturazione, ossia $f(a) = m/2$, metà del valore limite.

Usando la funzione f , scriviamo ora le equazioni per $R(t)$ e $x_i(t)$, $i = 1 \dots n$. Partiamo da $R(t)$, la quantità di risorsa nel recipiente. Il recipiente avrà capacità U , vi sarà un flusso di liquido in entrata ed uscita uguale a D_0 , la concentrazione di risorsa nel liquido in ingresso sarà Λ_0 . Otteniamo allora:

$$\frac{d}{dt}R(t) = D_0\Lambda_0 - D_0\frac{R(t)}{U} - \sum_{i=1}^n \frac{m_i R(t)x_i(t)}{a_i + R(t)}. \quad (2)$$

Il primo termine in (2) è il flusso in entrata di nutriente, il secondo (proporzionale alla concentrazione di nutriente nell'acqua) il flusso in uscita, gli altri rappresentano il consumo ad opera delle specie $1 \dots n$; ognuno di questi termini è dato da una funzione del tipo (1), con costanti dipendenti dalla specie in questione, moltiplicato il numero di individui della specie.

Per quanto riguarda le equazioni per le specie $1 \dots n$, supponiamo che il tasso di crescita di ognuna sia proporzionale al suo consumo di nutriente, e che vi sia un'uscita dal recipiente proporzionale alla concentrazione in acqua. Ponendo

$$R_0 = D_0\Lambda_0 \quad D = \frac{D_0}{U}$$

otteniamo allora il sistema:

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}R(t) &= R_0 - DR(t) - \sum_{i=1}^n \frac{m_i R(t)x_i(t)}{a_i + R(t)} \\ \frac{d}{dt}x_i(t) &= \frac{c_i m_i R(t)x_i(t)}{a_i + R(t)} - Dx_i(t) \quad i = 1 \dots n \end{cases} \quad (3)$$

Prima di tutto, cambiamo le scale del tempo e delle variabili, in modo da ottenere un sistema equivalente a (3) con il numero minimo di parametri, e con parametri che siano numeri puri (non dipendano dalle unità di misura delle variabili). Questo procedimento viene spesso chiamato di rendere il sistema di equazioni non-dimensionale. Introduciamo allora:

$$\tau = Dt \quad S = \frac{D}{R_0}R \quad \xi_i = \frac{D}{R_0 c_i}x_i. \quad (4)$$

Otteniamo

$$\frac{d}{d\tau}S(\tau) = 1 - S(\tau) - \sum_{i=1}^n \frac{m'_i \xi_i(\tau)S(\tau)}{a'_i + S(\tau)} \quad (5)$$

con

$$m'_i = \frac{c_i m_i}{D} \quad a'_i = \frac{Da_i}{R_0}$$

e

$$\frac{d}{d\tau}\xi_i(\tau) = \frac{m'_i \xi_i(\tau)S(\tau)}{a'_i + S(\tau)} - \xi_i(\tau). \quad (6)$$

Si può osservare che τ , S , ξ_i , m'_i e a'_i sono tutte quantità non dimensionali.

Per comodità riscriviamo (5) e (6) tornando alle notazioni originali (per applicare i risultati ad una situazione concreta, occorrerebbe ricordare invece i cambiamenti di variabile (4)) Otteniamo:

$$\dot{R} = 1 - R - \sum_{i=1}^n \frac{m_i R x_i}{a_i + R} \quad (7a)$$

$$\dot{x}_i(t) = \frac{m_i R x_i}{a_i + R} - x_i \quad i = 1 \dots n \quad (7b)$$

Consideriamo la variabile

$$Q = 1 - R - \sum_{i=1}^n x_i.$$

Da (7), otteniamo $\dot{Q} = -Q$; quindi Q tende a 0 esponenzialmente. L'insieme ω -limite di (3') sarà contenuto nell'iperpiano $Q = 0$. E' possibile dimostrare che per studiare il comportamento asintotico di (7), è sufficiente studiarlo quando ristretto all'iperpiano $Q = 0$. Inserire la relazione $Q = 0$ in (7), è equivalente ad imporre

$$R = 1 - \sum_{i=1}^n x_i \quad (8)$$

nel sistema (7b).

Le equazioni (7b) con il vincolo (8) sono un caso particolare delle equazioni (3.1)-(3.2) del precedente paragrafo. Quindi si può applicare il Teorema 3.1, e dedurre che una sola specie sopravvive. In particolare si ha

$$R_i^* = \frac{a_i}{m_i - 1} \quad K_i = 1 - \frac{a_i}{m_i - 1} \quad (9)$$

dove si suppone $m_i > 1 + a_i$ perché siano verificate le ipotesi (H1) e (H2) del precedente paragrafo. Si ha quindi che sopravvive la specie con il valore minimo di $a_i/(m_i - 1)$.

E' interessante notare che i valori di a_i , c_i e m_i si possono stimare facendo crescere ogni specie in isolamento. Le equazioni (3) forniscono poi una previsione su quale sarà la specie che sopravvive facendole crescere insieme, così come sull'andamento nel tempo delle popolazioni. Il modello (3) ha quindi un valore predittivo ed è stato sostanzialmente confermato dagli esperimenti. Si può notare poi che è possibile che sopravviva una specie diversa a seconda del valore di D , che è un parametro sotto il controllo dello sperimentatore.

1.5 Estensioni del modello di competizione

Poiché gli organismi viventi necessitano di più di una risorsa (ad esempio, i nutrienti considerati essenziali e limitanti per la crescita delle alghe sono almeno l'azoto e il fosforo), è naturale estendere il modello a k risorse: l'esclusione competitiva richiederebbe allora che su k risorse non possono coesistere n specie, con $n > k$.

Il caso $k = 2$ è stato analizzato da Hsu, Cheng e Hubbell (1981) che hanno mostrato un comportamento simile a quello dei modelli classici di Lotka-Volterra, e successivamente da Li e Smith (2001) che hanno mostrato che 3 specie non possono coesistere su 2 risorse, ma non escludono il caso $n > 3$.

Li e Smith (2003), sulla base di simulazioni di Huisman e Weissing (1999), hanno mostrato che 4 specie possono coesistere su 3 risorse.

1.5.1 Modello 1 preda-2 predatori

Un'altra strada che conduce ad ottenere eccezioni al principio di esclusione competitiva è considerare una risorsa rinnovabile, in cui quindi $R(t)$ non è una funzione di $x_1(t), \dots, x_n(t)$ come in (2), ma soddisfa un'equazione differenziale del

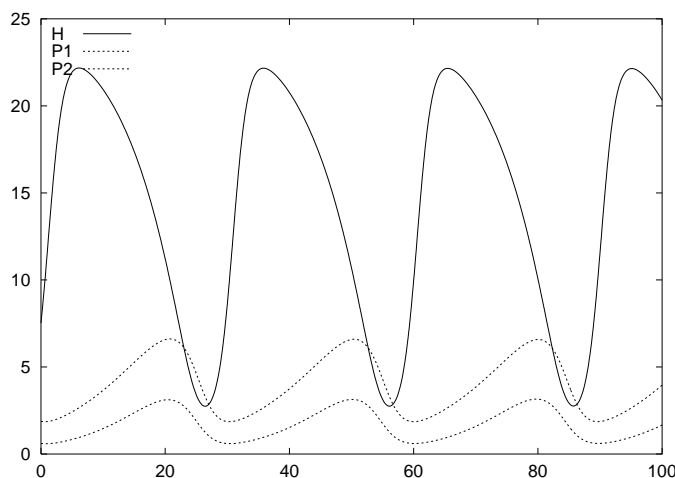


Figure 5: Una soluzione periodica del modello (5). I parametri sono $r = 1$, $K = 26$, $a_1 = 0.5$, $a_2 = 0.286$, $d_1 = 0.83333$, $d_2 = 0.75$, $T_1 = T_2 = \gamma_1 = \gamma_2 = 1$.

tipo:

$$\frac{d}{dt}R(t) = R(t)g(R(t), x_1(t), \dots, x_n(t)) \quad (9)$$

dove g , il tasso di crescita della risorsa, è una funzione decrescente di tutte le variabili.

Un sistema costituito dalle equazioni (1) e (9) rappresenterebbe un sistema di 1 preda e n predatori che competono per lo sfruttamento della preda. E' possibile costruire esempi in cui 2 (o più) predatori coesistono su 1 preda (vedi McGehee and Armstrong, 1977; Hsu, Hubbell e Waltman, 1978; Butler e Waltman, 1981); non possono esistere equilibri stabili con tutte le specie presenti, ma la coesistenza avviene in questi casi lungo un ciclo limite. In questo caso il principio di esclusione non vale, quindi.

Nella figura seguente presentiamo un esempio di coesistenza di due specie di predatori su una preda lungo un ciclo limite. Le equazioni del sistema sono

$$\begin{cases} H'(t) &= rH\left(1 - \frac{H}{K}\right) - \frac{a_1HP_1}{1+a_1T_1H} - \frac{a_2HP_2}{1+a_2T_2H} \\ P_1'(t) &= \frac{\gamma_1 a_1 HP_1}{1+a_1T_1H} - d_1P_1 \\ P_2'(t) &= \frac{\gamma_2 a_2 HP_2}{1+a_2T_2H} - d_2P_2. \end{cases} \quad (5)$$

Si tratta di un modello classico preda-predatore con la preda che cresce (in assenza di predatori) secondo il modello logistico, mentre il tasso di predazione di ogni specie è dato dal modello di Holling (a_i è il coefficiente di attacco e T_i è il tempo necessario per "maneggiare" una preda), ed infine γ_i sono i coefficienti di conversione preda-predatore, e d_i sono i tassi di mortalità dei predatori in assenza di prede.

Per comprendere (parzialmente) il comportamento qualitativo del sistema e l'esistenza della soluzioni periodica presentata in figura, consideriamo la stabilità

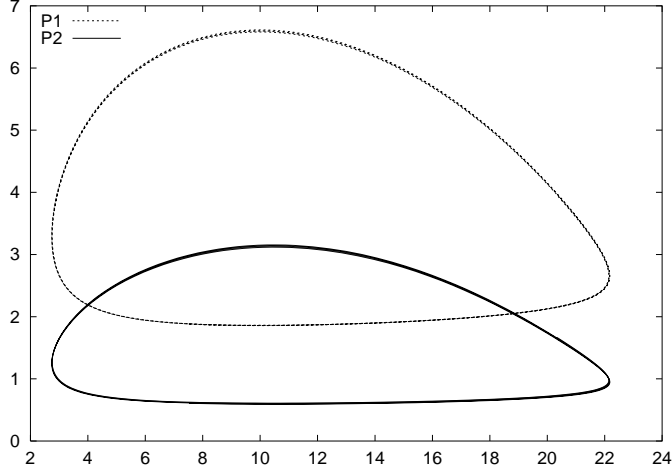


Figure 6: La soluzione periodica del modello (5) della Figura 1.5.1 nel piano delle fasi (H, P_i) .

locale dei punti di equilibrio (e di alcune soluzioni periodiche) del sistema (5). I punti di equilibrio sono quelli trovati analizzando il sistema 1 preda- 1 predatore:

$$E_0 = (K, 0, 0) \quad E_1 = (H_1^*, \Phi_1(H_1^*), 0) \quad E_2 = (H_2^*, 0, \Phi_2(H_2^*)) \quad (6)$$

dove $H_i^* = \frac{d_i}{a_i(\gamma_i - d_i T_i)}$ è la soluzione di

$$\omega_i(H) \stackrel{\text{def}}{=} \frac{\gamma_i a_i H}{1 + a_i T_i H} = d_i$$

e

$$\Phi_i(H) = \frac{r}{a_i} \left(1 - \frac{H}{K}\right) (1 + a_i T_i H).$$

In quanto segue, supporremo $\gamma_i > d_i T_i$, $i = 1, 2$, in modo che l'espressione per H_i^* sia comunque positiva. Inoltre, perché l'equilibrio E_i sia nel semipiano positivo è necessario $K > H_i^*$.

Ricordiamo infine che l'equilibrio $(K, 0)$ è (globalmente) asintoticamente stabile per il sistema con 1 preda e il predatore i se $K < H_i^*$. L'equilibrio $(H_i^*, \Phi_i(H_i^*))$ è (globalmente) asintoticamente stabile se $H_i^* < K$ e $H_i^* > \hat{H}_i$ dove \hat{H}_i è il punto di massimo (su $[0, K]$) di $\Phi_i(H)$. Nel caso specifico delle funzioni usate, la condizione di stabilità di E_i si traduce in

$$\frac{d_i}{a_i(\gamma_i - d_i T_i)} < K < \frac{\gamma_i + d_i T_i}{a_i T_i(\gamma_i - d_i T_i)}.$$

Infine, per $K > \frac{\gamma_i + d_i T_i}{a_i T_i(\gamma_i - d_i T_i)}$ il sistema con 1 preda e il predatore i presenta un'orbita periodica (di periodo τ_i)

$$\Gamma_i = \{(\bar{H}_i(t), \bar{P}_i(t)), t \in [0, \tau_i]\}$$

asintoticamente stabile, e globalmente attrattiva dall'interno del semipiano positivo, con l'eccezione dell'equilibrio $(H_i^*, \Phi_i(H_i^*))$.

Vediamo se il sistema (5) presenta punti di equilibrio interno. Ponendo uguale a 0 \dot{P}_1 troviamo che deve essere (se $P_1 \neq 0$) $H = H_1^*$; ponendo uguale a 0 \dot{P}_2 troviamo che deve essere (se $P_2 \neq 0$) $H = H_2^*$. Supponendo, genericamente $H_1^* \neq H_2^*$, risulta quindi che non vi sono equilibri interni, e tutti gli equilibri sono dati in (6).

In quanto segue, supporremo $H_1^* < H_2^*$. Poiché H_i^* rappresenta il livello di risorse(=prede) a cui la popolazione di predatori i riesce a mantenersi, il principio che sopravvive il competitore che riesce a mantenersi con il minor livello di risorse, fa ritenere che rimarrà solo il predatore 1, mentre il 2 andrà estinto.

Passiamo ora da un'analisi del problema, partendo dallo studio della stabilità locale degli equilibri. Ponendo J_i lo Jacobiano del sistema in E_i , abbiamo

$$J_0 = \begin{pmatrix} -r & -\frac{a_1 K}{1+a_1 T_1 K} & -\frac{a_2 K}{1+a_2 T_2 K} \\ 0 & \omega_1(K) - d_1 & 0 \\ 0 & 0 & \omega_2(K) - d_2 \end{pmatrix} \quad J_1 = \begin{pmatrix} \frac{a_1 H_1^*}{1+a_1 T_1 H_1^*} \Phi_1'(H_1^*) & -\frac{a_1 H_1^*}{1+a_1 T_1 H_1^*} & -\frac{a_2 H_1^*}{1+a_2 T_2 H_1^*} \\ \frac{\gamma_1 a_1 P_1^*}{(1+a_2 T_2 H_1^*)^2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \omega_2(H_1^*) - d_2 \end{pmatrix}$$

e J_2 è analoga a J_1 con gli ovvi scambi di 1 in 2.

J_0 è triangolare; quindi i suoi autovalori sono gli elementi sulla diagonale: il primo $(-r)$ è certamente negativo, mentre $\omega_i(K) - d_i < 0$ se e solo se $K < H_i^*$ (basta ricordare che ω_i è una funzione crescente e H_i^* è la soluzione di $\omega_i(H) = d_i$). Quindi J_0 è asintoticamente stabile se vale $K < H_1^* < H_2^*$ (e in tal caso, gli equilibri E_1 ed E_2 non sono positivi) ed è instabile se $K > H_1^*$.

J_1 è triangolare a blocchi; quindi i suoi autovalori sono $\omega_2(H_1^*) - d_2$ e gli autovalori della matrice 2×2 in alto a sinistra:

$$J_{11} = \begin{pmatrix} \frac{a_1 H_1^*}{1+a_1 T_1 H_1^*} \Phi_1'(H_1^*) & -\frac{a_1 H_1^*}{1+a_1 T_1 H_1^*} \\ \frac{\gamma_1 a_1 P_1^*}{(1+a_2 T_2 H_1^*)^2} & 0 \end{pmatrix}.$$

J_{11} è la matrice Jacobiana in (H_1^*, P_1^*) del sistema con la preda e il predatore 1; sappiamo che essa ha entrambi gli autovalori con parte reale negativa se solo se

$$\frac{d_1}{a_1(\gamma_1 - d_1 T_1)} < K < \frac{\gamma_1 + d_1 T_1}{a_1 T_1(\gamma_1 - d_1 T_1)}. \quad (7)$$

Il terzo autovalore $(\omega_2(H_1^*) - d_2)$ è invece sempre negativo sotto l'ipotesi $H_1^* < H_2^*$. Infatti ω_2 è crescente; quindi $\omega_2(H_1^*) < \omega_2(H_2^*) = d_2$.

Quindi tutti gli autovalori di J_1 , e quindi E_1 è asintoticamente stabile se e solo se vale la condizione (7).

Passando a J_2 , possiamo attuare le stesse considerazioni. Un autovalore è $\omega_1(H_2^*) - d_1$, sempre positivo sotto l'ipotesi $H_1^* < H_2^*$. Gli altri due sono gli autovalori di J_{21} , la sottomatrice di J_2 in alto a sinistra; questi avranno parte reale negativa sotto la condizione

$$\frac{d_2}{a_2(\gamma_2 - d_2 T_2)} < K < \frac{\gamma_2 + d_2 T_2}{a_2 T_2(\gamma_2 - d_2 T_2)}.$$

In ogni caso, l'equilibrio E_2 è instabile.

Abbiamo visto che, quando $K < \frac{\gamma_1 + d_1 T_1}{a_1 T_1 (\gamma_1 - d_1 T_1)}$, il sistema con la preda e il predatore 1 presenta un'orbita periodica Γ_1 che è asintoticamente stabile. Γ_1 sarà un'orbita periodica anche per il sistema (5); ci possiamo domandare se sarà asintoticamente stabile anche in questo.

Per verificare ciò, ricordiamo che un'orbita periodica $\bar{x}(t), t = 0.. \tau$ di un sistema (in \mathbb{R}^n) $\dot{x} = f(x)$ è asintoticamente stabile se tutti i suoi moltiplicatori μ_1, \dots, μ_{n-1} soddisfano $|\mu_i| < 1$ ed è instabile se esiste almeno un moltiplicatore μ_i tale che $|\mu_i| > 1$.

I moltiplicatori si possono trovare come autovalori della matrice $M(\tau)$ dove $M(t)$ è la matrice fondamentale del sistema linearizzato, ossia

$$\begin{cases} M'(t) &= A(t)M(t) \\ M(0) &= I \end{cases} \quad \text{dove } A(t) = \nabla f(\bar{x}(t)). \quad (8)$$

Per la precisione, gli autovalori della matrice ($n \times n$) sono 1 e i moltiplicatori μ_1, \dots, μ_{n-1} .

In questo caso

$$A(t) = \begin{pmatrix} r(1 - \frac{2\bar{H}_1(t)}{K} - \frac{a_1 \bar{P}_1(t)}{(1+a_1 T_1 \bar{H}_1(t))^2}) & -\frac{a_1 \bar{H}_1(t)}{1+a_1 T_1 \bar{H}_1(t)} & -\frac{a_2 \bar{H}_1(t)}{1+a_2 T_2 \bar{H}_1(t)} \\ \frac{\gamma_1 a_1 \bar{P}_1(t)}{(1+a_1 T_1 \bar{H}_1(t))^2} & \frac{\gamma_1 a_1 \bar{H}_1(t)}{1+a_1 T_1 \bar{H}_1(t)} - d_1 & 0 \\ 0 & 0 & \frac{\gamma_2 a_2 \bar{H}_1(t)}{1+a_2 T_2 \bar{H}_1(t)} - d_2 \end{pmatrix}.$$

Poiché $A_{31}(t) = A_{32}(t) = 0$ per ogni t , l'equazione (8) si traduce (per gli elementi della terza riga) in

$$M'_{3j}(t) = \sum_{k=1}^3 A_{3k}(t)M_{kj}(t) = A_{33}(t)M_{3j}(t).$$

Di conseguenza gli elementi $M_{3j}(t)$ soddisfano un'equazione scalare lineare. Se a ciò aggiungiamo le condizioni iniziali : $M_{31}(0) = M_{32}(0) = 0$, otteniamo $M_{31}(t) = M_{32}(t) = 0$ per ogni t . Invece da $M_{33}(0) = 1$, otteniamo

$$M_{33}(t) = \exp\left\{\int_0^t A_{33}(s) ds\right\} = \exp\left\{\int_0^t \left[\frac{\gamma_2 a_2 \bar{H}_1(s)}{1+a_2 T_2 \bar{H}_1(s)} - d_2\right] ds\right\}.$$

Abbiamo quindi ottenuto che la matrice $M(\tau)$ è triangolare a blocchi, e i suoi autovalori sono $M_{33}(\tau)$ e gli autovalori della sottomatrice 2×2 in alto a sinistra. Per calcolarli notiamo che, per $i, j = 1, 2$, si ha

$$M'_{ij}(t) = \sum_{k=1}^3 A_{ik}(t)M_{kj}(t) = \sum_{k=1}^2 A_{ik}(t)M_{kj}(t),$$

dove l'ultimo passaggio è dovuto al fatto che $M_{3j}(t) \equiv 0$ per $j = 1, 2$.

Abbiamo quindi che, dette $M^1(t)$ e $A^1(t)$ le sottomatrici 2×2 in alto a sinistra, si ha $\dot{M}^1(t) = A^1(t)M^1(t)$. Quindi $M^1(\tau)$ è la matrice fondamentale del ciclo Γ_1 rispetto al sistema con la preda e il predatore 1. Abbiamo già detto (anche se non dimostrato) che tale ciclo è stabile quando esiste. Quindi il suo unico moltiplicatore μ_1 soddisfa $|\mu_1| < 1$. Poiché viene da un sistema 2×2 , si ha inoltre

$$\mu_1 = \exp\left\{\int_0^\tau \operatorname{div} f(\bar{x}(s)) ds\right\} = \exp\left\{\int_0^\tau \left[r\left(1 - \frac{2\bar{H}_1(s)}{K} - \frac{a_1 \bar{P}_1(s)}{(1+a_1 T_1 \bar{H}_1(s))^2}\right) + \frac{\gamma_1 a_1 \bar{H}_1(s)}{1+a_1 T_1 \bar{H}_1(s)} - d_1\right] ds\right\} > 0.$$

Concludendo, abbiamo che il ciclo Γ_1 è asintoticamente stabile per il sistema (5) se

$$\mu_2 = \exp\left\{\int_0^\tau \left[\frac{\gamma_2 a_2 \bar{H}_1(s)}{1 + a_2 T_2 \bar{H}_1(s)} - d_2\right] ds\right\} < 1$$

e instabile se $\mu_2 > 1$. Eliminando l'esponenziale la condizione di stabilità per Γ_1 si può scrivere più semplicemente come

$$\int_0^\tau \left[\frac{\gamma_2 a_2 \bar{H}_1(s)}{1 + a_2 T_2 \bar{H}_1(s)} - d_2\right] ds < 0. \quad (9)$$

1.5.2 Due prede con un predatore

Infine, un'altra ragione per la coesistenza di specie in competizione può essere la presenza di predatori comuni. Se consideriamo un sistema con 2 prede e 1 predatore (un caso simmetrico al precedente), non è difficile costruire esempi di 2 prede in competizione per 1 risorsa abiotica che coesistono poiché la specie più competitiva è anche più soggetta agli attacchi di un predatore.

1.5.3 Un modello di competizione non transitiva

Consideriamo infine un ultimo caso di sistema ecologico a 3 specie, quello con 3 competitori. Se la competizione non è per una risorsa, ma è di tipo interferenza (la presenza di una specie rende più difficile la crescita delle altre), sono possibili risultati più complessi, come presentati nel prossimo esempio.

Il modello (proposto da May e Leonard, 1975) prevede la competizione fra tre specie di tipo Lotka-Volterra (vedi Paragrafo 4.2). Dette A_1 , A_2 e A_3 le tre specie, e x_i , $i = 1, 2, 3$ le rispettive abbondanze, si suppone che A_1 soppianti in competizione A_2 , che A_2 soppianti A_3 e infine A_3 soppianti A_1 ; per questo motivo, la competizione viene detta non-transitiva come il gioco carta-sasso-forbici; apparentemente esistono esempi di questo tipo in natura.

Per semplicità di calcolo, studiamo un sistema pieno di simmetrie; poniamo uguale a 1 il tasso di crescita (r) e la popolazione di equilibrio (K) per ogni specie in isolamento; i coefficienti di competizione saranno

$$\begin{aligned} \alpha_{12} &= \alpha_{23} = \alpha_{31} = \alpha < 1 \\ \alpha_{21} &= \alpha_{32} = \alpha_{13} = \beta > 1. \end{aligned}$$

Otteniamo quindi il sistema

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1(1 - x_1 - \alpha x_2 - \beta x_3) \\ \dot{x}_2 &= x_2(1 - \beta x_1 - x_2 - \alpha x_3) \\ \dot{x}_3 &= x_3(1 - \alpha x_1 - \beta x_2 - x_3) \end{aligned} \quad (10)$$

Prima di tutto notiamo che le soluzioni di (1) sono limitate in quanto

$$0 \leq x_i(t) \leq \max\{1, x_i(0)\}.$$

I punti di equilibrio di (1) sono 0 , $E_1 = (1, 0, 0)$, $E_2 = (0, 1, 0)$, $E_3 = (0, 0, 1)$ e

$$E^* = \frac{1}{1 + \alpha + \beta}(1, 1, 1).$$

Si osserva subito che 0 è completamente instabile. Lo Jacobiano di (1) in E_1 ha due autovalori negativi ed uno positivo; E_1 è attrattivo dal piano $\{x_3 = 0\}$ che ne costituisce quindi la varietà stabile; la parte della varietà instabile contenuta in \mathbb{R}_+^3 è un'orbita C_1 contenuta nel piano $\{x_2 = 0\}$; poiché E_3 è attrattivo dal piano $\{x_2 = 0\}$, C_1 congiunge E_1 con E_3 . In altre parole, esiste una traiettoria $x(t)$ contenuta nel piano $\{x_2 = 0\}$ tale che $x(t) \rightarrow E_1$ per $t \rightarrow -\infty$ e $x(t) \rightarrow E_3$ per $t \rightarrow +\infty$ e $C_1 = \{x(t), t \in \mathbb{R}\}$.

Data la simmetria del sistema, lo stesso vale per i punti E_2 ed E_3 e si ottengono le orbite C_2 , che congiunge E_2 ad E_1 nel piano $\{x_3 = 0\}$, e C_3 che congiunge E_3 ad E_2 nel piano $\{x_1 = 0\}$ (vedi Figura 1).

Lo Jacobiano nel punto E^* è dato da

$$-\frac{1}{\alpha + \beta + 1} \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix} \quad (2)$$

Data la simmetria di (2) è possibile calcolarne esplicitamente gli autovalori. Essi sono

$$\lambda_1 = -1 \quad \lambda_{2,3} = \frac{\alpha + \beta - 2 \pm i\sqrt{3}(\alpha - \beta)}{2(\alpha + \beta + 1)}$$

Se $\alpha + \beta < 2$ tutti gli autovalori hanno parte reale negativa; quindi E^* è asintoticamente stabile. Si può anche dimostrare che l'attrattività è globale.

Ci interessiamo invece al caso

$$\alpha + \beta > 2. \quad (3)$$

E^* è allora instabile. In particolare, si osserva che la varietà stabile è la retta $\{x_1 = x_2 = x_3\}$, mentre la varietà instabile è una superficie bidimensionale trasversa a tale retta.

Per studiare il comportamento globale delle soluzioni di (1), introduciamo le funzioni:

$$S(x) = x_1 + x_2 + x_3 \quad P(x) = x_1 x_2 x_3.$$

Si ha

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{P(x(t))}{S(x(t))^3} \right) = S(x)^{-4} P(x) \left(1 - \frac{\alpha + \beta}{2} \right) [(x_1 - x_2)^2 + (x_2 - x_3)^2 + (x_3 - x_1)^2] \leq 0 \quad (4)$$

si ha la disuguaglianza a causa di (3).

Da (4) segue che l'insieme ω -limite di $x(0) \in \mathbb{R}_+^3$ è contenuto in

$$\{x_1 = x_2 = x_3\} \cup \{P(x) = 0\}. \quad (5)$$

Se $x(0) \in \{x_1 = x_2 = x_3\}$, si osserva subito che $x(t)$ vi rimane e $x(t) \rightarrow E^*$ per $t \rightarrow \infty$.

Supponiamo allora $x(0) \notin \{x_1 = x_2 = x_3\}$. L'insieme $\omega(x(0))$ non può contenere punti di $\{x_1 = x_2 = x_3\}$, perché se così fosse anche $E^* \in \omega(x(0))$ per l'invarianza dell'insieme ω -limite. Ma poiché $x(0)$ non appartiene alla varietà stabile di E^* , se $E^* \in \omega(x(0))$ anche un'orbita contenuta nella varietà instabile di E^* dovrà appartenere a $\omega(x(0))$. Questo è in contraddizione con (5). Ne segue che $\omega(x(0)) \subset \{P(x) = 0\}$, ovvero è contenuto nei piani coordinati.

Abbiamo già analizzato il comportamento di (1) sui piani coordinati. Gli unici insiemi invarianti limitati sono gli equilibri 0 (che è completamente instabile, e quindi non può appartenere ad un insieme ω -limite), E_1 , E_2 ed E_3 e le orbite C_1 , C_2 e C_3 che li congiungono. Essendo tutti questi equilibri instabili, non possono essere attrattivi per punti che non siano sulla loro varietà stabile, ossia per punti in cui una delle specie sia assente. Quindi se $E_1 \in \omega(x(0))$, dovrà esserci anche la sua varietà instabile positiva C_1 , e quindi anche E_3 (poiché $\omega(x(0))$ è chiuso), ed allora anche C_3 , E_2 e C_2 . Essendo questa l'unica possibilità che non dà contraddizioni, abbiamo dimostrato:

Teorema 3 *Se $\alpha + \beta > 2$ e $x_0 \in \mathbb{R}_+^3$ non appartiene a $\{x_1 = x_2 = x_3\}$, $\omega(x_0)$ è costituito dall'unione delle orbite C_1 , C_3 e C_2 insieme ai loro punti limite (vedi Fig. 1).*

Si ha quindi una specie di coesistenza ciclica delle tre specie: si ha un periodo in cui A_1 appare dominante, mentre le altre specie sono presenti in numero

bassissimo; poi, relativamente in fretta, avviene un grande incremento della specie A_3 e A_1 praticamente scompare; dopo un lungo periodo, avviene un incremento della specie A_2 e A_3 velocemente scompare; e così via. Un osservatore di una di queste transizioni assisterebbe ad una catastrofe difficilmente esplicvabile. Una simulazione è presentata in Figura 2; notare che il periodo fra una sostituzione e l'altra continua ad allungarsi, poiché il ciclo $C_1 \cup C_3 \cup C_2$, a cui le traiettorie tendono, è un ciclo singolare e richiede un tempo infinito ad essere percorso. Va notato infine che i valori di $x_1(t)$, $x_2(t)$ e $x_3(t)$ diventano arbitrariamente vicini a zero, prima di risalire; si ha cioè

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0.$$

In queste condizioni, perturbazioni stocastiche arbitrariamente piccole potrebbero far scomparire la specie A_i , e di conseguenza sparirebbero anche le altre tranne una. Questo tipo di coesistenza ciclica non è quindi robusto.

Bibliografia

Il modello descritto nel Paragrafo 1.3 è tratto da

- Armstrong, R.A. e R. McGehee (1980) Competitive exclusion, *Amer. Nat.* **115**: 151–170.

Per quanto riguarda il chemostato, riferimento essenziale è il libro

- Smith, H.L. e P. Waltman (1995) *The theory of the chemostat*, Cambridge Univ. Press.

Modelli sulla competizione nel chemostato per più risorse sono presentati in:

- Hsu, S.B., K.S. Cheng e S.P. Hubbell (1981) Exploitative competition of microorganism for two complementary resources, *SIAM J. Applied Math.* **41**: 422.
- Butler, G.J. e G.S.K. Wolkowicz (1987) Exploitative competition in a chemostat for two complementary, and possibly inhibitory, resources, *Math. Biosci.* **83**: 1.
- Huisman, J. e F.J. Weissing (1999) Biodiversity of plankton by species oscillation and chaos, *Nature* **402**: 407.
- Li, B. e H.L. Smith (2001) How many species can two essential resources support? *SIAM J. Appl. Math.* **62**: 336
- Li, B. e H.L. Smith (2003) Periodic coexistence of four species competing for three essential resources, *Math. Biosci.* **184**: 115–135.

Per la competizione fra predatori riferimenti essenziali sono:

- McGehee, R. e R.A. Armstrong (1977) Some mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion, *J. Diff. Eqs.* **23**: 30–52.
- Butler, G.J. e P. Waltman (1981) Bifurcation from a limit cycle in a two predator-one prey ecosystem modeled on a chemostat, *J. Math. Biol.* **12**: 295–310.

La coesistenza di due prede con un predatore è stata analizzata in

- Hutson, V. e G.T. Vickers (1983) A criterion for permanent coexistence of species, with an application to a two-prey one-predator system, *Math. Biosci.* **63**: 253–269.

Lo stesso approccio, inserito in un contesto più generale, è usato nel libro:

- Hofbauer, J. e K. Sigmund (1988) *The theory of evolution and dynamical systems*, Cambridge Univ. Press

dove è analizzato anche il modello di competizione non transitiva, inizialmente presentato in

- May, R.M. e W. Leonard (1975) Nonlinear aspects of competition between three species, *SIAM J. Appl. Math.* **29**: 243–252.