

Chapter 1

Il sistema preda-predatore

Il vecchio era stato un gran Cacciatore, ai suoi tempi. Dieci cacce condotte a termine con successo gli avevano aperto le porte del ristrettissimo Decaclub. E naturalmente, dato che tra una caccia e l'altra aveva dovuto far la parte della Vittima, i cadaveri al suo attivo ammontavano a venti.

- Spero proprio che la mia Vittima non sia uno della tua forza, - disse Frelaine tra il serio e il faceto.

- Non ti preoccupare. A che numero sei arrivato?

- É la settima.

- Numero fortunato. Continua così Stan. Ti avremo presto tra i Decaveterani.

R. Sheckley

"La settimana vittima", 1959

Il gioco, di cui nel breve brano riportato si intravedono le regole, non è proprio innocuo come quello del Monopoli, pur se concepito dichiaratamente con l'obiettivo di sublimare le pulsioni aggressive del singolo ... In questo racconto di fantascienza in cui ci si uccide veramente secondo lo schema preda-predatore, i giocatori sono classificati apertamente come Vittima e Cacciatore anche se la vittima ha il diritto di difendersi e di uccidere a sua volta. Non diciamo di più per non togliere il piacere di leggere il racconto che è un classico del genere e mi è sembrato particolarmente adatto ad introdurre il capitolo dedicato ad uno degli aspetti più classici della dinamica di popolazione. In questo caso vedremo che la ricchezza della dinamica ha una sua peculiarità in un certo senso complementare a quella della competizione.

1.1 Le ipotesi costitutive fondamentali

Conservando le notazioni già utilizzate per indicare il numero di prede e quello di predatori al tempo t , consideriamo il seguente sistema

$$\begin{cases} H'(t) = F[H(t), P(t)]H(t) & , & H(0) = H_0 \\ P'(t) = G[H(t), P(t)]P(t) & , & P(0) = P_0 \end{cases} \quad (1.1) \quad \boxed{\text{d1}}$$

e fissiamo le ipotesi costitutive sui tassi $F[H, P]$ e $G[H, P]$ in modo da descrivere i tratti fondamentali della fenomenologia tipica dell'interazione tra una preda e un predatore

- i) La preda, in assenza di predatori, si sviluppa secondo un modello Allee-logistico debole,
- ii) Un aumento del numero di predatori è svantaggioso per la preda,
- iii) La preda non riesce a svilupparsi se il numero di predatori supera una certa soglia,
- iv) Il predatore è svantaggiato dall'affollamento della propria specie,
- v) Un aumento del numero di prede favorisce la crescita del predatore,
- vi) Se il numero di prede è sotto una certa soglia il predatore non riesce a svilupparsi.

Infatti le (i-vi) si traducono nelle seguenti rispettive condizioni:

$$\begin{cases} F[0, 0] > 0 & , & F[K, 0] = 0, \\ \frac{\partial F}{\partial H}[H, 0] (H - H_0) < 0 & \text{per } H \geq 0; \end{cases} \quad (1.2) \quad \boxed{\text{d3}}$$

$$\frac{\partial F}{\partial P}[H, P] < 0 \text{ in } Q; \quad (1.3) \quad \boxed{\text{d4}}$$

$$\text{esiste } T_P > 0 \text{ tale che } \max_{H \geq 0} F[H, T_P] = 0; \quad (1.4) \quad \boxed{\text{d5}}$$

$$\frac{\partial G}{\partial P}[H, P] \leq 0 \text{ in } Q; \quad (1.5) \quad \boxed{\text{d6}}$$

$$\frac{\partial G}{\partial H}[H, P] > 0 \text{ in } Q; \quad (1.6) \quad \boxed{\text{d7}}$$

$$\text{esiste } T_H > 0 \text{ tale che } G[T_H, 0] = 0. \quad (1.7) \quad \boxed{\text{d8}}$$

Notiamo che se si confrontano le $\boxed{\text{d3}}$ - $\boxed{\text{d8}}$ con le ipotesi verificate dal modello di Volterra, già studiato nel Capitolo $\boxed{\text{ch.5}}$, si vede che quest'ultimo corrisponde a un caso limite ($K = +\infty$) del modello appena introdotto.

1.2 Esistenza di stati stazionari

Le ipotesi $\boxed{\text{d3}}$ - $\boxed{\text{d8}}$ introdotte nel paragrafo precedente, implicano anzitutto l'esistenza dei due punti critici:

$$E_0 = (0, 0) \quad , \quad E_1 = (K, 0).$$

D'altra parte, essendo

$$G[0, 0] < 0$$

a causa di $\boxed{\text{d7}}$ e $\boxed{\text{d8}}$, la $\boxed{\text{d6}}$ implica che sia

$$G[0, P] < 0 \text{ per ogni } P > 0,$$

in modo che sulla retta $H = 0$ non possono esserci punti critici diversi da E_0 . Infine, l'esistenza di un terzo punto critico, interno a Q , può essere stabilita dallo studio delle isocline

$$F[H, P] = 0 \quad G[H, P] = 0, \quad (1.8) \quad \boxed{\text{bb1}}$$

di cui ci occuperemo in seguito. Per ora possiamo esaminare il carattere dei punti E_0 ed E_1 calcolando lo Jacobiano del sistema. Risulta infatti

$$J[E_0] = \begin{pmatrix} F[0,0] & 0 \\ 0 & G[0,0] \end{pmatrix}$$

per cui, essendo $F[0,0] > 0$ e $G[0,0] < 0$, si ha che E_0 è un *punto di sella*. Per ciò che riguarda E_1 si ha invece

$$J[E_1] = \begin{pmatrix} K \frac{\partial F}{\partial H}[K,0] & K \frac{\partial F}{\partial P}[K,0] \\ 0 & G[K,0] \end{pmatrix}.$$

In questo caso, mentre (vedi ¹³(1.2))

$$K \frac{\partial F}{\partial H}[K,0] < 0,$$

dalla ¹⁷(1.6) e dalla ¹⁸(1.7) segue che $G[K,0]$ risulta positivo o negativo a seconda

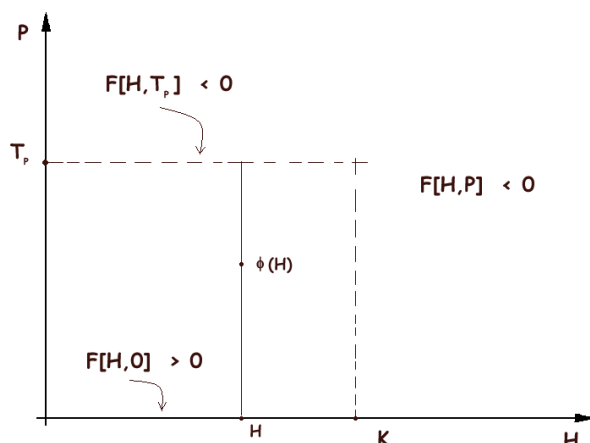


Figure 1.1: Esplicitazione dell'isoclina $F[H, P] = 0$.

figura_II_4_0

che sia $K > T_H$ oppure $K < T_H$. In corrispondenza a tali possibilità abbiamo che

Se $K > T_H$ allora E_1 è un punto di sella.

Se $K < T_H$ allora E_1 è un nodo stabile

Passando allo studio delle isocline, abbiamo anzitutto:

Proposition 1 Sotto le ipotesi ¹³(1.2)-¹⁸(1.7), la curva

$$F[H, P] = 0 \tag{1.9} \quad \text{iso1}$$

è esplicitabile nella funzione

$$H \rightarrow \phi(H) : [0, K] \rightarrow [0, +\infty)$$

derivabile con continuità e tale che

$$\phi(H) \leq T_P \quad , \quad \phi(K) = 0.$$

Dim:

Notiamo anzitutto che la curva $\stackrel{\text{iso1}}{(\text{I.9})}$ deve essere contenuta nel rettangolo:

$$R = \{0 \leq H \leq K, \quad 0 \leq P \leq T_P\}.$$

Infatti, al di fuori di R , le $\stackrel{\text{d3}}{(\text{I.2})}$ - $\stackrel{\text{d4}}{(\text{I.3})}$ implicano che risulti $F[H, P] < 0$. D'altra parte si ha (vedi Figura $\stackrel{\text{d5}}{\text{Figura 11.4}_0}$)

$$F[H, 0] > 0 \quad e \quad F[H, T_P] < 0 \quad \text{per ogni } H \in [0, K]$$

e inoltre, per ogni fissato H , la funzione $P \rightarrow F[H, P]$ è decrescente. Dunque esiste un unico punto $\phi(H)$ tale che $F(H, \phi(H)) = 0$ e si può costruire la funzione $H \rightarrow \phi(H)$ che per le proprietà di regolarità di $F[H, P]$ risulta derivabile con continuità. ■

Per ciò che riguarda la seconda isoclina, si ha:

Proposition 2 *Sotto le ipotesi $\stackrel{\text{d3}}{(\text{I.2})}$ - $\stackrel{\text{d8}}{(\text{I.7})}$, la curva*

$$G[H, P] = 0 \tag{1.10} \quad \boxed{\text{iso2}}$$

è esplicitabile nella funzione:

$$P \rightarrow \Psi(P) : [0, P_\infty) \rightarrow [0, +\infty)$$

derivabile con continuità e tale che :

$$\Psi(0) = T_H \quad , \quad \Psi'(P) \geq 0$$

Dim.

Notiamo anzitutto che a causa della $\stackrel{\text{d6}}{(\text{I.5})}$ e della $\stackrel{\text{d7}}{(\text{I.6})}$ risulta

$$G[H, P] < 0 \quad \text{per } H \in [0, T_H],$$

quindi la curva $\stackrel{\text{iso2}}{(\text{I.10})}$ è contenuta nel rettangolo infinito

$$H \geq T_H \quad , \quad P \geq 0.$$

Inoltre, grazie alla $\stackrel{\text{d7}}{(\text{I.6})}$ e alla $\stackrel{\text{d8}}{(\text{I.7})}$, risulta

$$G[H, 0] > 0 \quad \text{per } H > T_H$$

e poi, grazie alla $\stackrel{\text{d7}}{(\text{I.6})}$, per ogni fissato P esiste al più un punto della curva.

D'altra parte la $\stackrel{\text{d7}}{(\text{I.6})}$ e la $\stackrel{\text{d8}}{(\text{I.7})}$ permettono di esplicitare la curva in un opportuno intervallo $[0, \delta]$ a partire da $\psi(0) = T_H$, e possiamo definire

$$P_\infty = \sup\{\delta \mid G[H, P] = 0 \text{ è esplicitabile in } [0, \delta]\}.$$

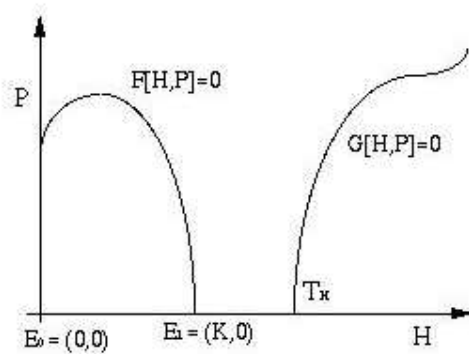


Figura 4.1

Figure 1.2: Le due isocline nel caso $T_H > K$.

figura_II_4_1

Poichè in $[0, P_\infty)$ risulta

$$\Psi'(P) = -\frac{\frac{\partial G}{\partial P}[\Psi(P), P]}{\frac{\partial G}{\partial H}[\Psi(P), P]} \geq 0$$

la funzione $\psi(P)$ risulta crescente e il suo grafico comprende tutti i punti della curva definita implicitamente da $G[H, P] = 0$. Quest'ultimo fatto è ovvio se $P_\infty = +\infty$. Se invece $P_\infty < +\infty$, allora deve essere $\psi(P_\infty) = \lim_{P \rightarrow P_\infty} \psi(P) = +\infty$, altrimenti sarebbe $G[\psi(P_\infty), P_\infty] = 0$ e la curva potrebbe essere estesa in un

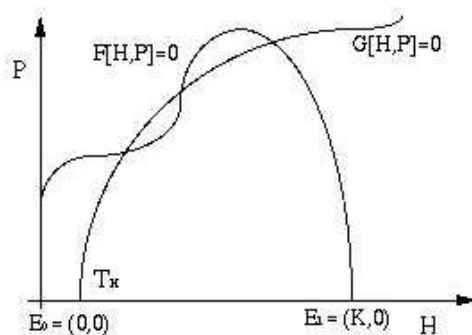


Figura 4.2

Figure 1.3: Le due isocline nel caso $T_H < K$.

figura_II_4_2

intervallo contenente strettamente $[0, P_\infty)$; ciò implica $G[H, P_\infty] \neq 0 \quad \forall H \geq 0$
ed anche $G[H, P] \neq 0 \quad \forall H \geq 0, P \geq P_\infty$.

L'esame delle isocline individuate nelle due precedenti proposizioni porta dunque alla conclusione seguente illustrata nelle Figure ^{bb1} ~~Figure 11.4.2~~ ^{bb1} 11.2 e 11.3

Se $K < T_H$ il sistema ^{bb1} (11.8) non ha soluzione mentre se $K > T_H$ ne esiste almeno una.

In definitiva, raccogliendo le informazioni ottenute fin qui, possiamo dire che:

Proposition 3 Sotto le ipotesi ^{bb3} (11.2)-^{bb8} (11.7) si ha

- Se $K > T_H$ esistono in tutto i due punti critici $E_0 = (0, 0)$ ed $E_1 = (K, 0)$ che risultano rispettivamente un punto di sella e un nodo stabile.
- Se $K < T_H$ esistono i due punti di sella $E_0 = (0, 0)$, $E_1 = (K, 0)$ e almeno un punto critico $E^* = (H^*, P^*)$ interno a Q .

A questo punto si pone ovviamente il problema dell'unicità dei punti critici interni a Q , che a priori non è affatto scontata. Nel prossimo paragrafo esamineremo un caso particolare di unicità che comunque corrisponde ad una situazione realistica.

1.3 Il caso completamente logistico

Tra le ipotesi generali poste nel paragrafo 1, la ^{bb6} (11.5) corrisponde a supporre il predatore soggetto ad un effetto puramente logistico mentre, con l'ipotesi ^{bb3} (11.2), si ipotizza, per la preda, un comportamento più generale che implica un andamento non uniforme dell'isoclina $\phi(H)$. Supporremo ora che anche la preda sia soggetta ad un andamento puramente logistico, modificando la ^{bb3} (11.2) nella seguente

$$\begin{cases} F[0, 0] > 0 \quad , \quad F[K, 0] = 0 \\ \frac{\partial F}{\partial H}[H, P] < 0 \quad \text{in } Q^\circ \end{cases} \quad (1.11) \quad \boxed{\text{dd3}}$$

Con questa ipotesi aggiuntiva risulta:

$$\phi'(H) = -\frac{\frac{\partial F}{\partial H}[H, \phi(H)]}{\frac{\partial F}{\partial P}[H, \phi(H)]} < 0 \quad (1.12) \quad \boxed{\text{d10}}$$

e dunque abbiamo:

Proposition 4 Sotto le ipotesi ^{bb3} (11.11) e ^{bb4} (11.3)-^{bb8} (11.7), se $K > T_H$ il sistema ^{bb1} (11.1) ha un unico punto critico (H^*, P^*) , interno a Q , che risulta asintoticamente stabile.

Dim.

Dalla (II.12), l'isoclina $\phi(H)$ risulta decrescente (vedi Figura 4.3), inoltre già sappiamo che l'isoclina $\psi(P)$ è non decrescente. È allora facile vedere che essendo $K > T_H$ le due curve si incontrano in un unico punto; infatti, definendo $W(H) = G[H, \phi(H)]$, si ha

$$W(0) = G[0, \phi(0)] < 0 \quad , \quad W(K) = G[K, \phi(K)] = G[K, 0] > G[T_H, 0] = 0$$

e anche

$$W'(H) = \frac{\partial G}{\partial H}[H, \phi(H)] + \frac{\partial G}{\partial P}[H, \phi(H)]\phi'(H) > 0$$

Così esiste uno ed un solo punto dell'isoclina $\phi(H)$, che appartiene anche a $\psi(P)$.

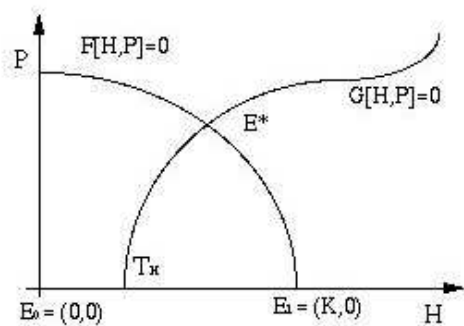


Figura 4.3

Figure 1.4: Le due isocline nel caso $T_H < K$.

figura_II_4_3

In corrispondenza di tale punto E^* , lo Jacobiano risulta essere

$$J[E^*] = \begin{pmatrix} H^* \frac{\partial F}{\partial H}[H^*, P^*] & H^* \frac{\partial F}{\partial P}[H^*, P^*] \\ P^* \frac{\partial G}{\partial H}[H^*, P^*] & P^* \frac{\partial G}{\partial P}[H^*, P^*] \end{pmatrix}$$

e si ha:

$$\mathbf{Det} J[E^*] = H^* P^* \left(\frac{\partial F}{\partial H} \frac{\partial G}{\partial P} - \frac{\partial F}{\partial P} \frac{\partial G}{\partial H} \right) > 0$$

e

$$\mathbf{Tr} J[E^*] = H^* \frac{\partial F}{\partial H} + P^* \frac{\partial G}{\partial P} < 0$$

e ciò implica che E^* è asintoticamente stabile. ■

Il caso appena considerato è particolarmente semplice, ma in altri esempi specifici interessanti, che considereremo in seguito, la situazione si presenta più articolata. Anche il comportamento globale delle soluzioni varia ampiamente a

seconda della natura dei punti critici interni, natura che varia, a sua volta, a seconda del modo in cui le isocline si intersecano. Come vedremo nel prossimo paragrafo, la situazione è invece semplice e ben definita nel caso in cui non ci sono punti critici interni a Q .

1.4 Comportamento asintotico nel caso $K < T_H$

Il caso in esame corrisponde alla situazione in cui la capacità portante della preda, e quindi il numero di prede asintoticamente a disposizione, si colloca al di sotto della soglia necessaria affinché il predatore possa svilupparsi.

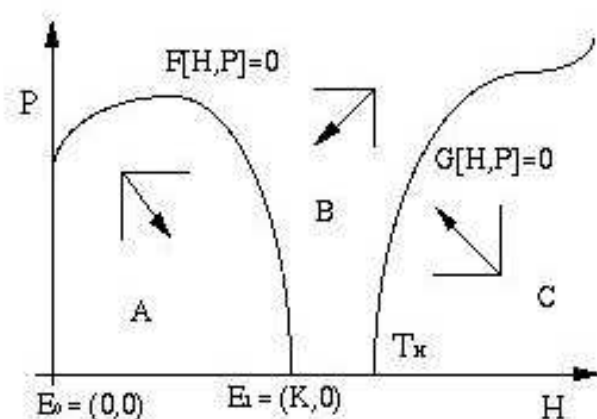


Figura 4.4

Ci si aspetta quindi che la dinamica dell'interazione porti all'esclusione del predatore.

Per esaminare in dettaglio la situazione notiamo anzitutto che la Proposizione 4.1 e la Proposizione 4.2 permettono di descrivere completamente la situazione nel piano delle fasi (vedi Figura 4.4). Infatti, in Q restano individuate le seguenti tre regioni caratterizzate dall'orientamento del campo di vettori del sistema:

$$\begin{aligned}
 A &= \{(H, P) \mid F > 0, G < 0\} \\
 B &= \{(H, P) \mid F < 0, G < 0\} \\
 C &= \{(H, P) \mid F < 0, G > 0\}
 \end{aligned}
 \tag{1.13} \quad \boxed{\text{d11}}$$

relativamente alle quali, le seguenti proprietà sono di immediata verifica:

$$\text{La regione } A \text{ è invariante}
 \tag{1.14} \quad \boxed{\text{d12}}$$

Ogni segmento orizzontale è repulsivo verso il basso nelle regioni A e B , verso l'alto nella C (1.15) d13

Ogni segmento verticale è repulsivo, a destra nella regione A , a sinistra nella B e nella C (1.16) d14

Ciò ci pone in grado di seguire l'andamento delle traiettorie a partire da qualunque dato iniziale (H_0, P_0) . Infatti si hanno le seguenti possibilità

Caso $(H_0, P_0) \in A$

La traiettoria rimane confinata nella regione A , che è limitata, quindi il suo insieme ω -limite $\omega(H_0, P_0)$ è non vuoto. Ora, $\omega(H_0, P_0)$ non può essere costituito da un'orbita periodica perchè questa dovrebbe avere all'interno un punto di equilibrio, mentre i soli punti di equilibrio sono sulla frontiera di A . Di conseguenza, $\omega(H_0, P_0)$ deve contenere punti di equilibrio ma, a causa della (1.16) d14 non può contenere E_0 . Così E_1 è l'unico punto di equilibrio che appartiene a $\omega(H_0, P_0)$ e poichè è asintoticamente stabile si ha:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (H(t), P(t)) = E_1$$

Caso $(H_0, P_0) \in B$

La traiettoria rimane confinata in $A \cup B$ ed è limitata. Se, in un tempo finito, passa in A ci si riconduce al caso precedente. Se rimane confinata in B si può ragionare analogamente a prima ottenendo ancora:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (H(t), P(t)) = E_1$$

Caso $(H_0, P_0) \in C$

Dimostriamo anzitutto che la traiettoria non può rimanere in C . Se ciò accadesse, per la (1.15) d13 e la (1.16) d13 sarebbe:

$$P(t) \geq P_0 \quad , \quad \Psi(P(t)) \leq H(t) \leq H_0$$

e quindi:

$$M_1 = \max\{F[H, P] \mid P \geq P_0, H \geq \Psi(P)\} < 0$$

visto che:

$$F[H, P] \leq F[H, P_0] \leq \max\{F[H, P_0] \mid \Psi(P_0) \leq H \leq H_0\} < 0$$

D'altra parte:

$$\frac{dt}{d} G[H(t), P(t)] = \left[\frac{\partial G}{\partial H} FH + \frac{\partial G}{\partial P} GP \right]_{|(H(t), P(t))} \leq 0$$

per cui

$$G[H(t), P(t)] \leq G[H_0, P_0] = M_2$$

Ora, considerando la funzione $V(H, P) = H^\alpha P$ dove $\alpha = -\frac{M_2}{M_1} > 0$ si ha:

$$\frac{dt}{d} V(H(t), P(t)) \leq 0$$

e quindi

$$V(H(t), P(t)) \leq H_0^\alpha P_0$$

da cui

$$P(t) \leq \frac{cost}{H^\alpha(t)}$$

La conseguenza di ciò è che la traiettoria rimane confinata nella regione delimitata dalla isoclina $G = 0$, dalla curva $P = \frac{cost}{H^\alpha}$ e dalla retta $P = P_0$ (vedi Figura 4.5). Ne discende che tale regione dovrebbe contenere un punto critico, e ciò è falso.

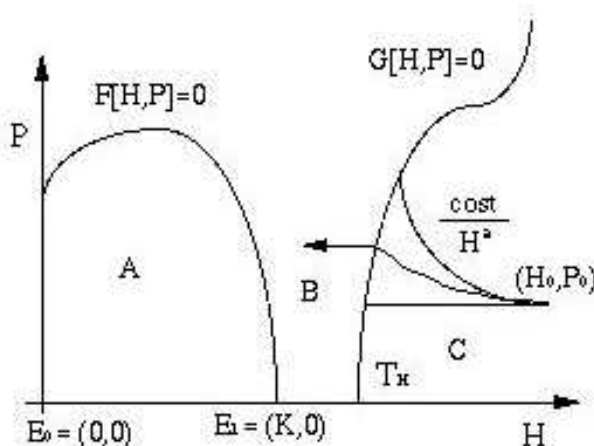


Figura 4.5

Dunque la traiettoria finisce per passare nella regione B ricadendo nel caso precedentemente considerato.

Le conseguenze dell'analisi appena svolta sono enunciate nel seguente

Theorem 1 Sotto le ipotesi (I.2)-(I.7), se $K < T_H$ si ha

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (H(t), P(t)) = E_1$$

■

Dunque, come avevamo previsto all'inizio del paragrafo

la capacità portante dell'ambiente, relativa alla preda, è al di sotto del valore di soglia T_H , il predatore si estingue e la preda riempie la

1.5 Il caso di un unico equilibrio interno a Q

Come abbiamo già accennato nel paragrafo 3, nel caso in cui $K > T_H$ si possono presentare numerose diverse situazioni, sia per ciò che riguarda il numero di equilibri che per ciò che riguarda la loro stabilità e il comportamento asintotico

globale delle traiettorie. Quindi, dovendo fissare le idee su qualche esempio significativo, ci occuperemo solo del caso in cui esiste un solo punto di equilibrio interno a Q e poi tratteremo solo i modelli particolari introdotti nei paragrafi precedenti.

Anzitutto notiamo che nel caso della presenza di un solo punto di equilibrio E^* interno a Q , il piano delle fasi risulta diviso in quattro regioni (vedi Figura 4.6):

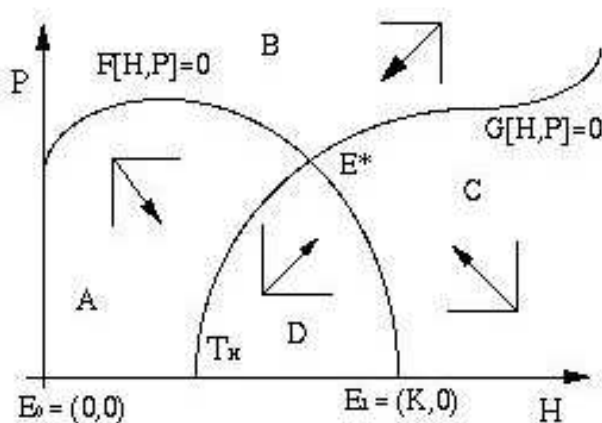


Figura 4.6

$$\begin{aligned}
 A &= \{(H, P) \mid F > 0, G < 0\} \\
 B &= \{(H, P) \mid F < 0, G < 0\} \\
 C &= \{(H, P) \mid F < 0, G > 0\} \\
 D &= \{(H, P) \mid F > 0, G > 0\}
 \end{aligned}
 \tag{1.17}$$

Ovviamente le proprietà $\frac{H13}{(1.15)}$ e $\frac{H14}{(1.16)}$, relative alle regioni A, B, C , sono valide anche in questo caso.

Così, con argomenti analoghi a quelli già utilizzati, che implicano tra l'altro che ogni traiettoria si tiene a distanza finita dai punti critici E_0 ed E_1 , si può giungere a dimostrare che

Ogni traiettoria, che ad un certo istante si trovi nella regione A (B, C, D , rispettivamente), o rimane confinata in tale regione e tende al punto di equilibrio E^ , oppure, in un tempo finito passa nella regione D (A, B, C , rispettivamente)*

In particolare, notiamo che, in ogni caso, ogni traiettoria è limitata e che quindi il suo insieme ω -limite è non vuoto ma non contiene nessuno dei due punti E_0 ed E_1 . Si può allora stabilire il seguente risultato generale

Theorem 2 *Se il punto E^* è completamente instabile esiste almeno un'orbita periodica*

Dim.

Dato che l'insieme ω -limite di ogni traiettoria non è vuoto e non contiene nessuno dei tre punti di equilibrio, il teorema di Poincarè-Bendixon garantisce l'esistenza di un'orbita periodica. ■

Osserviamo che nelle condizioni del precedente teorema non è possibile ottenere risultati più precisi quanto al numero di orbite periodiche che circondano il punto di equilibrio. Il modello di Volterra discusso nella Parte I, che costituisce un caso molto particolare del presente modello (sono soddisfatte tutte le ipotesi ^{1.3}(I.2)-^{1.8}(I.7)), possiede un continuo di orbite periodiche.

Ovviamente anche nel caso alternativo in cui il punto E^* è asintoticamente stabile, è possibile l'esistenza di orbite periodiche e anche in questo caso, senza ulteriori assunzioni, la situazione resta indeterminata. Nel caso del modello *completamente logistico*, considerato nel paragrafo precedente, è possibile usare il criterio di Bendixon-Dulac per chiarire la situazione. Abbiamo infatti:

Theorem 3 *Supponiamo siano verificate le ipotesi ^{1.11}(I.11), ^{1.3}(I.3)-^{1.8}(I.7) e sia $K > T_H$, allora non esistono soluzioni periodiche e il punto E^* è un attrattore globale.*

Dim.

Abbiamo già visto che E^* è unico e asintoticamente stabile e che quindi una qualunque traiettoria periodica resta racchiusa in un rettangolo del tipo

$$R = \{0 < h_1 \leq H \leq h_2 \quad , \quad 0 < p_1 \leq P \leq p_2\}$$

che contiene E^* . Usando il criterio di Dulac con la funzione ausiliaria

$$D(H, P) = \frac{1}{HP}$$

si ha

$$\begin{aligned} \text{Div} (D(H, P)F[H, P]H \quad , \quad D(H, P)G[H, P]P) &= \\ &= \text{Div} \left(\frac{1}{P}F[H, P] \quad , \quad \frac{1}{H}G[H, P] \right) = \\ &= \left(\frac{1}{P} \frac{\partial F}{\partial H} + \frac{1}{H} \frac{\partial G}{\partial P} \right) < 0 \end{aligned} \tag{1.18}$$

Si vede quindi che non esistono orbite periodiche e che di conseguenza l'insieme ω -limite $\omega(H_0, P_0)$ deve contenere almeno un punto di equilibrio. Ma, come abbiamo visto sopra, la traiettoria ha distanza finita da E_0 e da E_1 e, di conseguenza, E^* deve appartenere a $\omega(H_0, P_0)$. Poichè E^* è asintoticamente stabile si ha la tesi. ■

Nel prossimo paragrafo considereremo una classe di modelli per i quali si può svolgere un'analisi abbastanza completa.

1.6 Il modello di Gause

Nel paragrafi precedenti, attraverso il modello di Kolmogoroff, abbiamo introdotto le caratteristiche generali dell'interazione preda-predatore; vogliamo ora discutere alcuni modelli specifici per interpretare la fenomenologia in termini di particolari parametri significativi. Consideriamo allora la seguente specializzazione del sistema (1.1)

$$\begin{cases} \frac{dt}{d}H = \varepsilon[H]H - \pi[H]P \\ \frac{dt}{d}P = -\mu P + \omega[H]P \end{cases} \quad (1.19)$$

dove le funzioni in gioco hanno un particolare significato modellistico. Più precisamente:

i) $\varepsilon[H]$: *tasso intrinseco di crescita della preda*

Si suppone che, in sintonia con l'ipotesi (1.2) la preda, in assenza di predatore, si evolva secondo il modello Allee-logistico di crescita singola senza effetto soglia. Dunque $\varepsilon[H]$ soddisfa le condizioni:

$$\begin{cases} \varepsilon[0] > 0 \quad , \quad \varepsilon[K] = 0 \\ \varepsilon'[H](H - H_0) \leq 0 \end{cases} \quad (1.20)$$

dove $0 \leq H_0 < K$.

Nel caso più comune si assume un andamento puramente logistico di tipo Verhulst:

$$\varepsilon[H] = \varepsilon_0 \left(1 - \frac{H}{K} \right)$$

ii) $-\mu$: *tasso intrinseco di crescita del predatore*

Si suppone che, in assenza di preda, il predatore si estingua esponenzialmente con vita media $\frac{1}{\mu}$.

iii) $\pi[H]$: *risposta funzionale del predatore*

Si tratta del numero di prede divorate, nell'unità di tempo, da un singolo predatore. Si suppone:

$$\pi[0] = 0 \quad , \quad \pi'[H] > 0 \quad (1.21)$$

Nel modello di Volterra, già considerato nella Parte I, si assume $\pi[H] = pH$, ma espressioni più realistiche e più significative sono quelle per le quali $\pi[H]$ è una funzione limitata. La forma seguente è stata proposta da Holling sulla base di considerazioni empiriche sul meccanismo della predazione :

$$\pi[H] = \frac{aH}{1 + aTH} \quad (1.22)$$

dove $a > 0$ è detto *coefficiente di attacco*, mentre $T > 0$ è il *tempo necessario a consumare la preda*.

Un'altra forma comunemente usata è la seguente:

$$\pi[H] = c(1 - e^{-aH/c}) \quad (1.23)$$

dovuta a

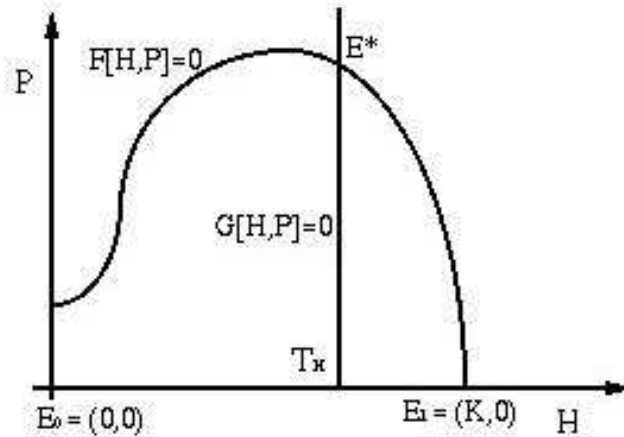


Figura 4.7

iv) $\omega[H]$: risposta numerica alla predazione

E' il numero di nuovi predatori prodotti nell'unità di tempo da ciascun predatore. In genere si assume che sia una funzione crescente di $\pi[H]$, nel caso più semplice

$$\omega[H] = \omega_0 \pi[H] \quad (1.24)$$

dove ω_0 è una costante positiva. Inoltre, in ogni caso, occorre supporre

$$\lim_{H \rightarrow +\infty} \omega[H] > \mu \quad (1.25)$$

altrimenti il predatore si troverebbe sempre in condizioni di crescita sfavorevoli. Notiamo che quest'ultima condizione permette di soddisfare l'ipotesi (H_5) perchè la soglia T_H risulta definita come soluzione (unica) dell'equazione

$$\omega[T_H] = \mu$$

Con le ipotesi appena introdotte le isocline del sistema assumono la forma semplice seguente (vedi Figura 4.7)

$$\Psi(P) \equiv T_H \quad , \quad \phi(H) = \frac{\varepsilon[H]}{\pi_0[H]}$$

dove abbiamo posto $\pi[H] = \pi_0[H]H$.

Così, oltre ai punti di equilibrio $E_0 = (0,0)$ e $E_1 = (K,0)$, nel caso in cui $K > T_H$, si ha anche il punto:

$$E^* = \left(T_H, \frac{\varepsilon[T_H]}{\pi_0[T_H]} \right)$$

in corrispondenza al quale:

$$J[E^*] = \begin{pmatrix} A^* & -\pi[T_H] \\ \omega'[T_H] \frac{\varepsilon[T_H]}{\pi_0[T_H]} & 0 \end{pmatrix}$$

dove

$$A^* = T_H \varepsilon'[T_H] + \varepsilon[T_H] - \pi'[T_H] \frac{\varepsilon[T_H]}{\pi_0[T_H]}$$

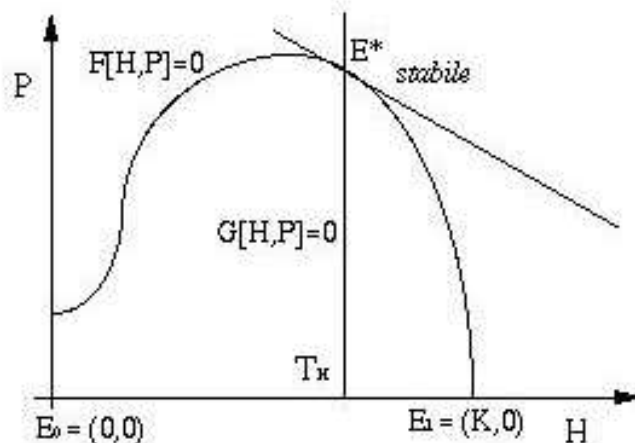


Figura 4.8

Se ne conclude che, casi critici a parte, poichè $\mathbf{Det} J[E^*] > 0$, il punto E^* non può essere un punto di sella e risulta asintoticamente stabile se e solo se $A^* < 0$. La nostra analisi è così ricondotta allo studio del segno di A^* e, a questo scopo, osserviamo che

$$\phi'[T_H] = \frac{1}{\pi[T_H]} \left(T_H \varepsilon'[T_H] + \varepsilon[T_H] - \frac{T_H \varepsilon[T_H] \pi'[T_H]}{\pi_0[T_H]} \right) = \frac{1}{\pi[T_H]} A^* \quad (1.26)$$

cosicchè la stabilità di E^* è determinata in modo ovvio dalla direzione che la tangente all'isoclina ϕ ha in tale punto (cfr. le Figure 4.8 e 4.9).

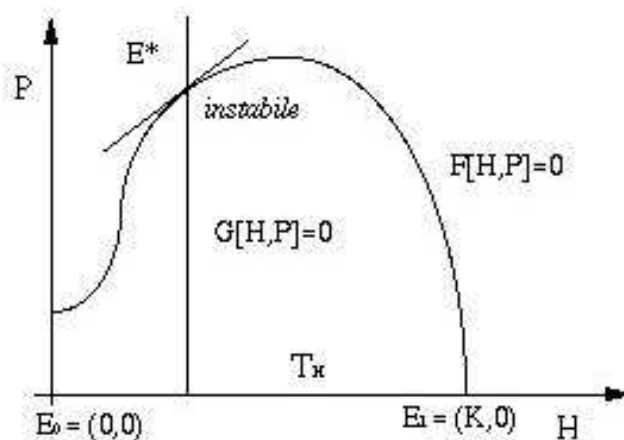


Figura 4.9

Ovviamente tutte le considerazioni svolte nel paragrafo 5 sono valide nel caso presente, ma non è a priori possibile ottenere nulla di più, a meno di non considerare le particolari forme costitutive citate sopra. A questo proposito notiamo anzitutto che con la scelta seguente

$$\varepsilon(H) = \varepsilon_0 \left(1 - \frac{H}{K}\right) \quad , \quad \pi_0(H) = p \quad , \quad \omega(H) = \gamma p H \quad (1.27)$$

che possiamo denominare modello *Volterra-logistico* , abbiamo $T_H = \frac{\mu}{\gamma p}$ e

Theorem 4 *Supponiamo siano verificate le ipotesi costitutive (4.23). Allora, se $K > \frac{\mu}{\gamma p}$ esiste un unico punto di equilibrio non banale che è globalmente attrattivo.*

Dim.

L'esistenza e l'unicità seguono dalle considerazioni precedenti. Poi, notando che

$$\frac{\partial F}{\partial H}[H, P] = -\frac{\varepsilon_0}{K} < 0$$

il resto segue dal Teorema 4.7. ■

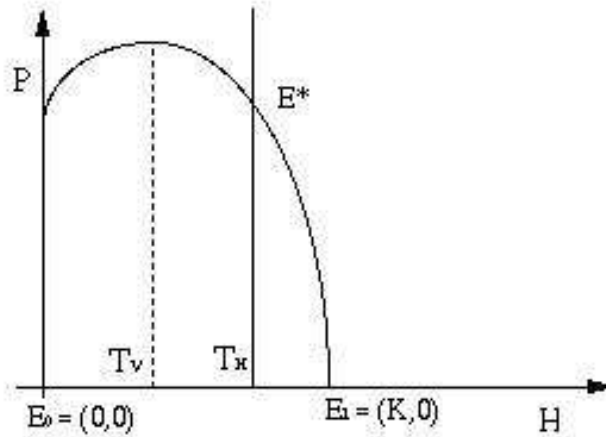


Figura 4.10

Consideriamo infine il caso seguente (*modello Holling-Logistico*)

$$\varepsilon(H) = \varepsilon_0 \left(1 - \frac{H}{K}\right) \quad , \quad \pi_0(H) = \frac{a}{1 + aTH} \quad , \quad \omega(H) = \gamma\pi(H) \quad (1.28) \quad \boxed{428}$$

dove supponiamo (vedi condizione ⁴²⁵(1.7))

$$\lim_{H \rightarrow \infty} \omega(H) = \frac{\gamma}{T} > \mu \quad (1.29) \quad \boxed{429}$$

In questo caso si ha $T_H = \frac{\mu}{a(\gamma - \mu T)}$ e l'isoclina $\phi(H)$ è data dall'arco di parabola (vedi Figura 10):

$$\phi(H) = \frac{\varepsilon_0}{aK}(K - H)(1 + aTH) \quad H \in [0, K]$$

che ha il vertice nel punto:

$$H_V = \frac{aKT - 1}{2aT}$$

In Figura 10 è indicato il caso in cui $H_V > 0$, in tutti i casi abbiamo

Theorem 5 ⁴²⁹Supponiamo siano verificate le ipotesi costitutive ⁴²⁸(1.28) con la condizione ⁴²⁹(1.29). Allora, se $H_V < T_H < K$ esiste un unico punto di equilibrio non banale che è globalmente attrattivo.

Dim.

Dalle considerazioni generali che precedono si vede che la condizione $H_V < T_H < K$ implica l'esistenza, unicità e asintotica stabilità di un equilibrio interno

a Q . Volendo escludere la possibilità di orbite periodiche, usiamo il criterio di Dulac con la funzione:

$$D(H, P) = P^{\alpha-1} \frac{1 + aTH}{H} \quad \text{con} \quad \alpha = \frac{2\varepsilon_0 a T T_H}{K \mu} |H_V|$$

Infatti si ha anzitutto

$$\begin{aligned} & \text{Div}(D(H, P)HF[H, P], D(H, P)PG[H, P]) = \\ & \text{Div}\left(\frac{\varepsilon_0}{K}P^{\alpha-1}(K - H)(1 + aTH) - aP^\alpha, \frac{P^\alpha}{H}(a(\gamma - \mu T)H - \mu)\right) = \\ & \text{Div}\left(\frac{\varepsilon_0}{K}P^{\alpha-1}(K + 2aTH_V H - aTH^2) - aP^\alpha, \frac{\mu P^\alpha}{HT_H}(H - T_H)\right) = \\ & = \frac{2aT\varepsilon_0}{K}P^{\alpha-1}(H_V - H) + \frac{\alpha\mu}{HT_H}P^{\alpha-1}(H - T_H) \end{aligned} \tag{1.30}$$

E dunque, se $H_V \leq 0$,

$$\begin{aligned} & \text{Div}(D(H, P)HF[H, P], D(H, P)PG[H, P]) = \\ & = -\frac{2aT\varepsilon_0}{K}P^{\alpha-1}\left(H - \frac{T_H H_V}{H}\right) < 0 \end{aligned}$$

mentre, se $H_V > 0$, per $H \neq H_V$ si ha

$$\begin{aligned} & \text{Div}(D(H, P)HF[H, P], D(H, P)PG[H, P]) = \\ & = \frac{2aT\varepsilon_0}{K} \frac{P^{\alpha-1}}{H} (-H^2 + 2HH_V - H_V T_H) \leq \\ & = -\frac{2aT\varepsilon_0}{K} \frac{P^{\alpha-1}}{H} (H - H_V)^2 < 0 \end{aligned}$$

Una volta esclusa la possibilità di orbite periodiche si conclude con i soliti argomenti. ■