Popolazioni in competizione

Possibilità di coesistenza o di estinzione di due o più popolazioni che condividono le risorse di un medesimo ecosistema

Estensione del modello logistico

- Si suppone che più di una popolazione sfrutti le risorse di un ecosistema
- Il suo sviluppo sarà allora limitata non solo dalla competizione intraspecifica, ma anche da quella ***interspecifica*** (fra specie diverse)
- Si può estendere il modello logistico a *n* popolazioni

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left[r - \underbrace{\gamma_{ii} x_i}_{\text{Competizione intraspecifica}} - \underbrace{\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^{n} \gamma_{ij} x_j}_{\text{Competizione interspecifica}} \right]$$

Caso di due specie

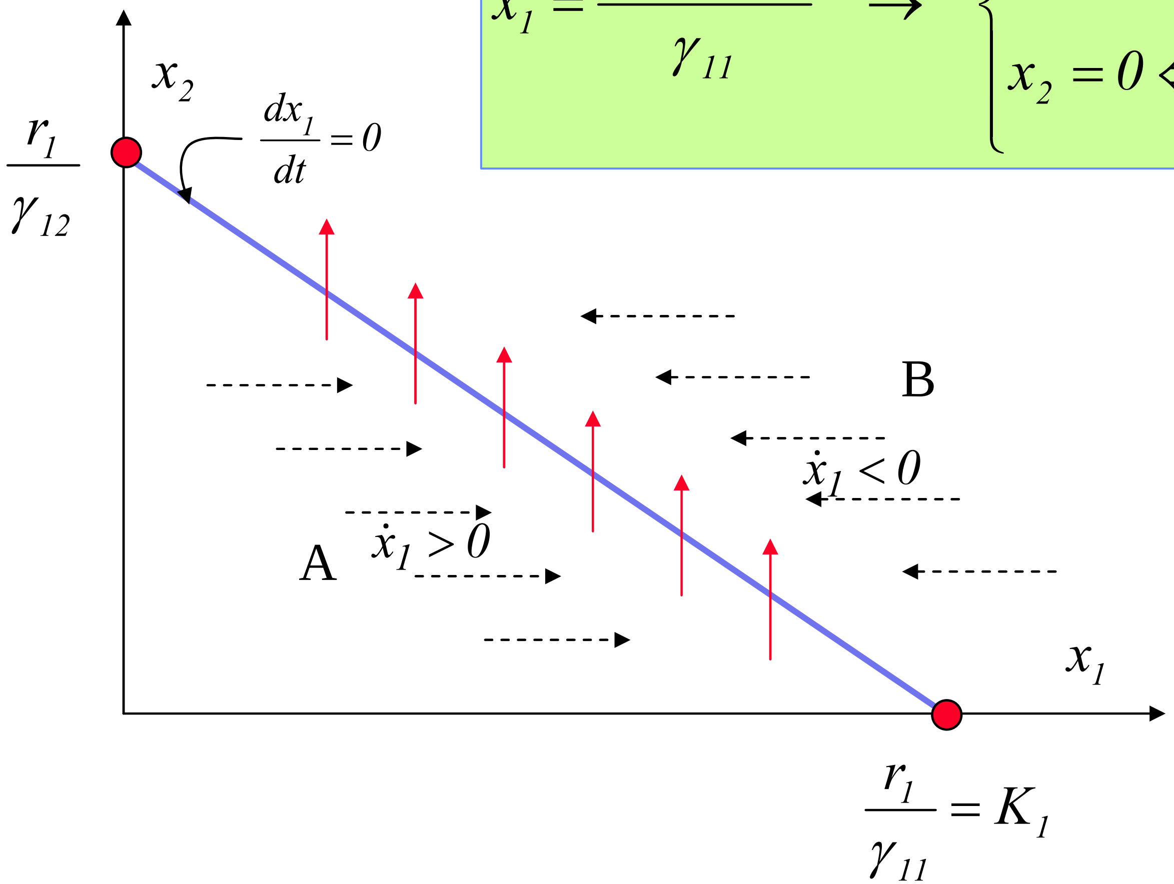
- Consideriamo il caso particolare di due sole specie in competizione
$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = x_1\left(r_1 - \gamma_{11}x_1 - \gamma_{12}x_2\right) \\ \dfrac{dx_2}{dt} = x_2\left(r_2 - \gamma_{22}x_2 - \gamma_{21}x_1\right) \end{cases}$$
- L'equilibrio si determina azzerando le derivate e risolvendo per $x_1, x_2 > 0$

$$\boxed{x_1 = \frac{r_1 - \gamma_{12}x_2}{\gamma_{11}} \qquad x_2 = \frac{r_2 - \gamma_{21}x_1}{\gamma_{22}}}$$

- I luoghi delle popolazioni di equilibrio sono due rette.
- Il sistema ammette un equilibrio se le due rette si incontrano per $x_1, x_2 > 0$

Analisi grafica dell'equilibrio competitivo

$$x_1 = \frac{r_1 - \gamma_{12} x_2}{\gamma_{11}} \rightarrow \begin{cases} x_1 = 0 \Leftrightarrow r_1 = \gamma_{12} x_2 \Rightarrow x_2 = \dfrac{r_1}{\gamma_{12}} \\ x_2 = 0 \Leftrightarrow x_1 = \dfrac{r_1}{\gamma_{11}} = K_1 \end{cases}$$

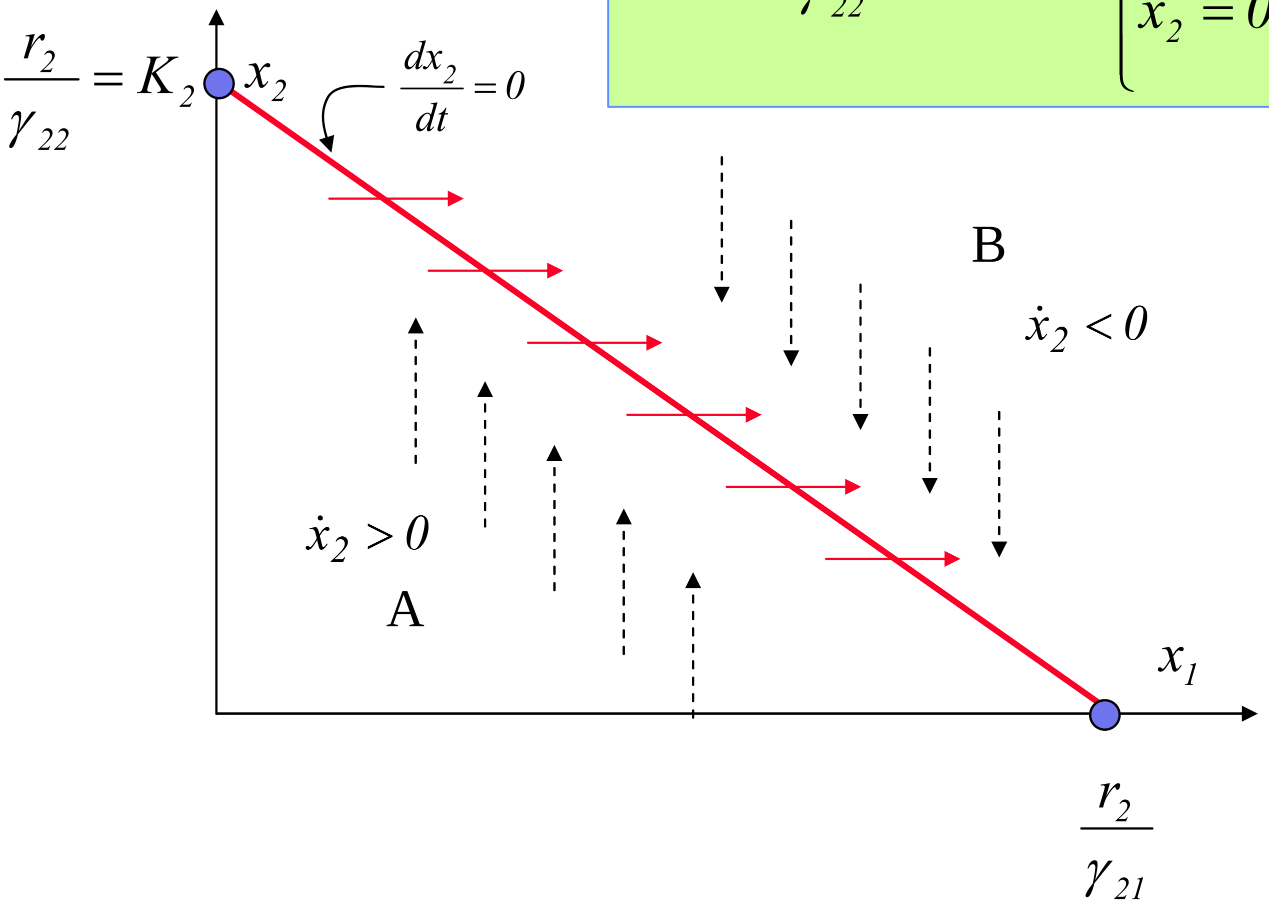


Dato che sulla retta è $dx_1/dt = 0$ essa è detta *isoclina di equilibrio* e le traiettorie di x_1 tendono a portarsi su tale retta. Perciò avranno il verso indicato dalle frecce.

La specie 1:
Nella zona A è ***sotto*** *la capacità portante*
Nella zona B è ***sopra*** *la capacità portante*

Analogamente per x_2

$$x_2 = \frac{r_2 - \gamma_{21} x_1}{\gamma_{22}} \quad \rightarrow \quad \begin{cases} x_1 = 0 \Leftrightarrow r_1 = x_2 = \dfrac{r_2}{\gamma_{22}} = K_2 \\ x_2 = 0 \Leftrightarrow x_1 = \dfrac{r_2}{\gamma_{21}} \end{cases}$$



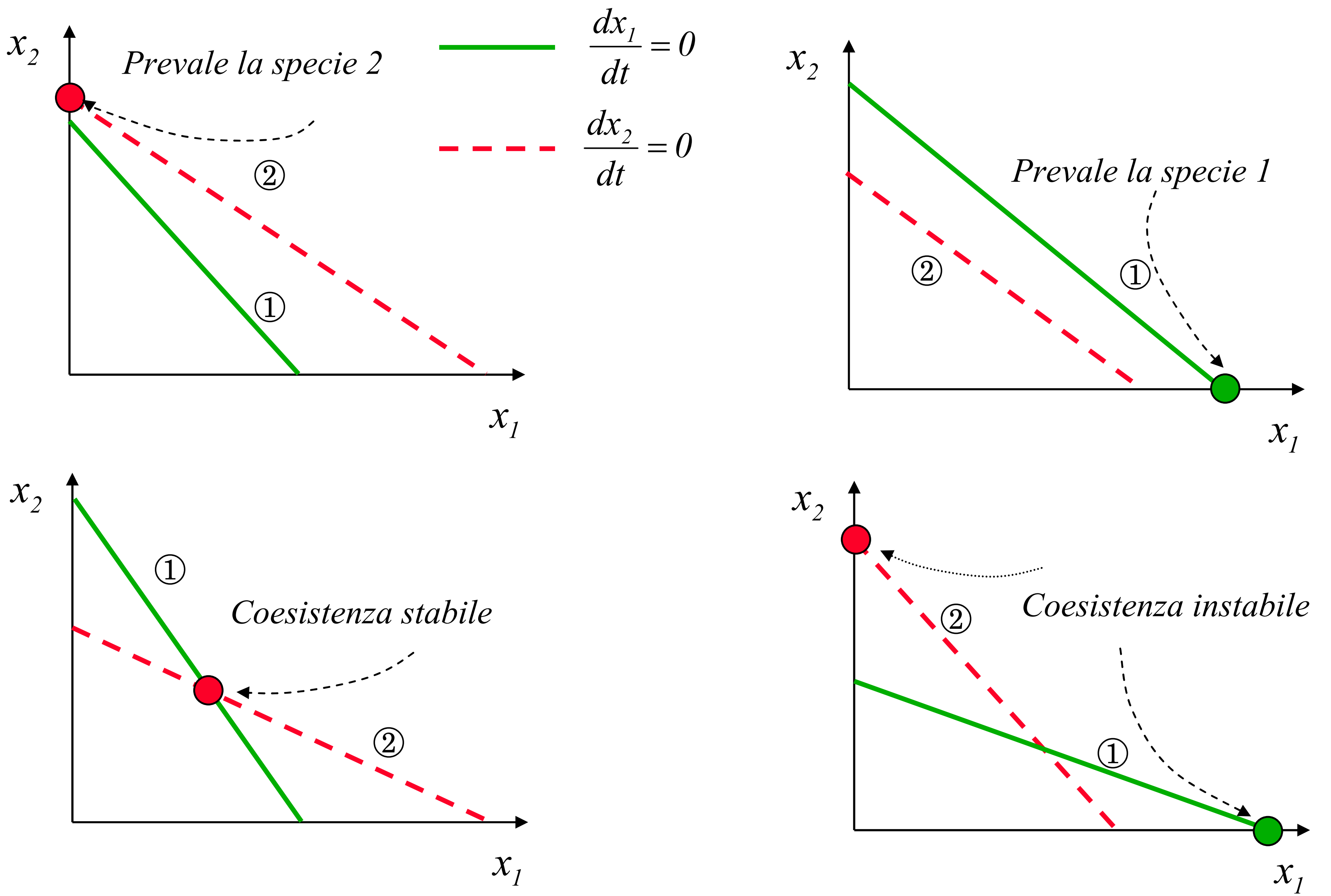
Dato che sulla retta è $dx_2/dt = 0$ essa è detta *isoclina di equilibrio* e le traiettorie di x_2 tendono a portarsi su tale retta. Perciò avranno il verso indicato dalle freccie.

La specie 2:

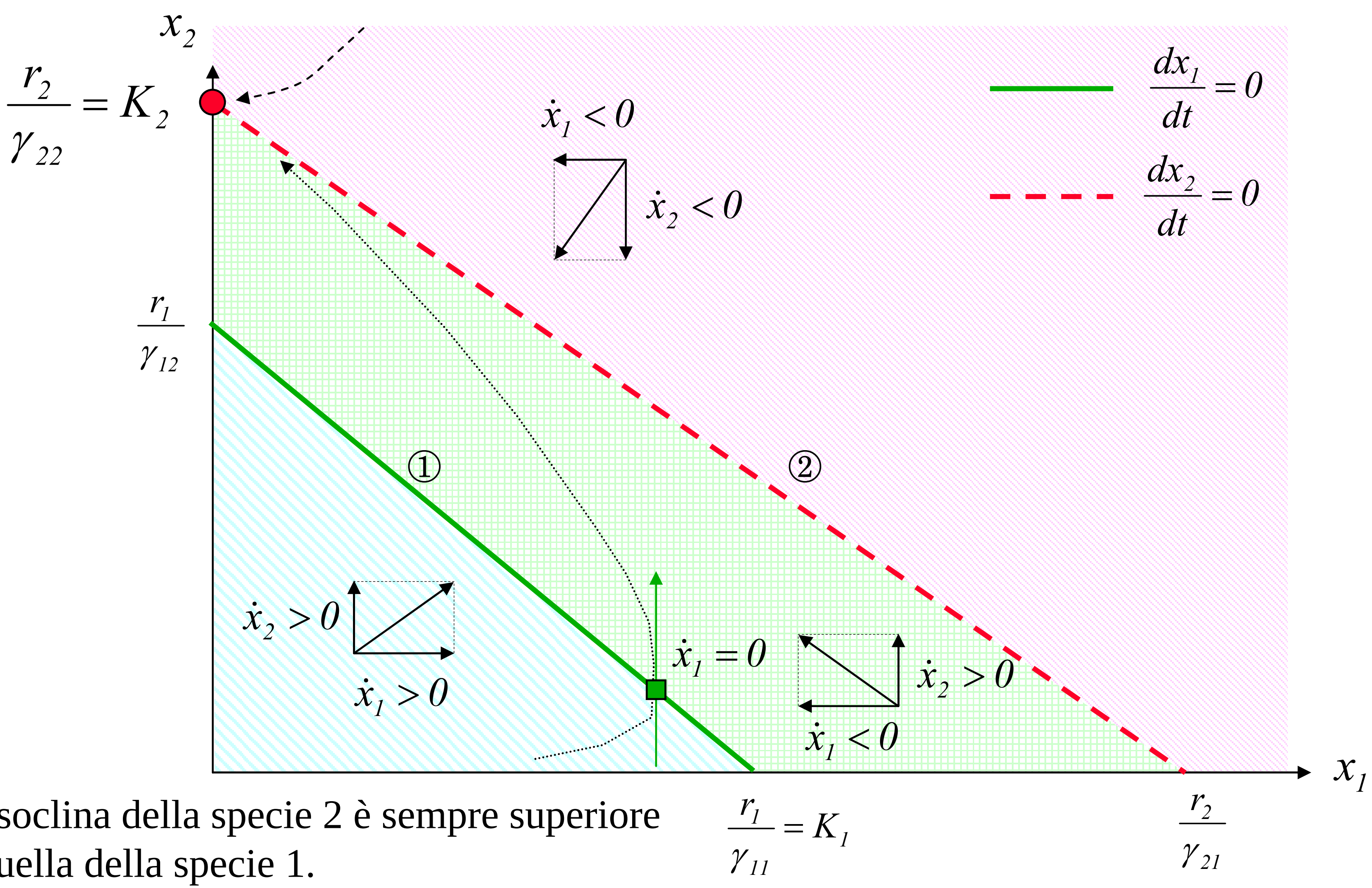
Nella zona A è ***sotto*** *la capacità portante*

Nella zona B è ***sopra*** *la capacità portante*

Possibili equilibri



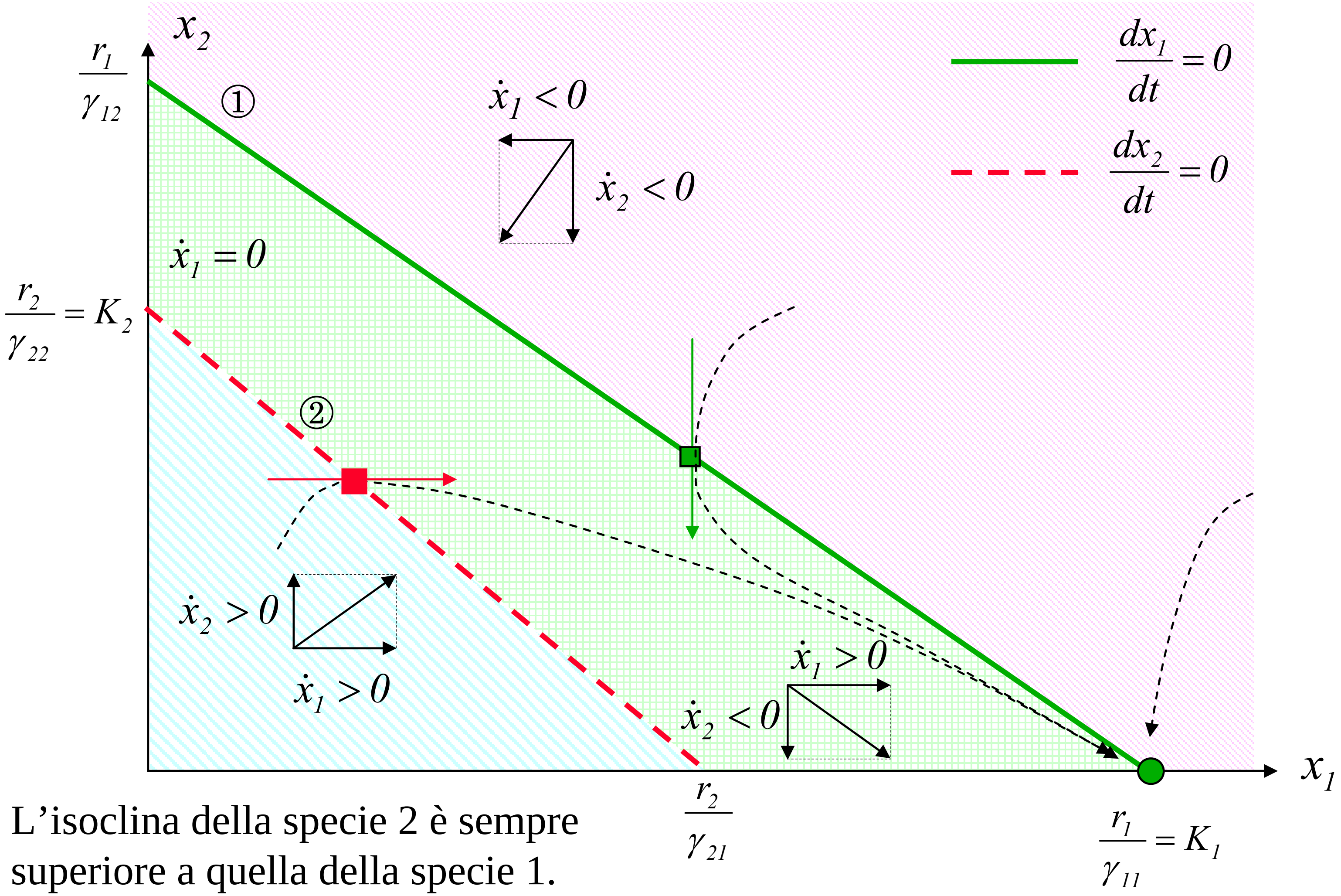
Equilibrio con esclusione della specie 1



L'isoclina della specie 2 è sempre superiore a quella della specie 1.

La specie 2 prevale e si porta alla capacità portante mentre la specie 1 si estingue

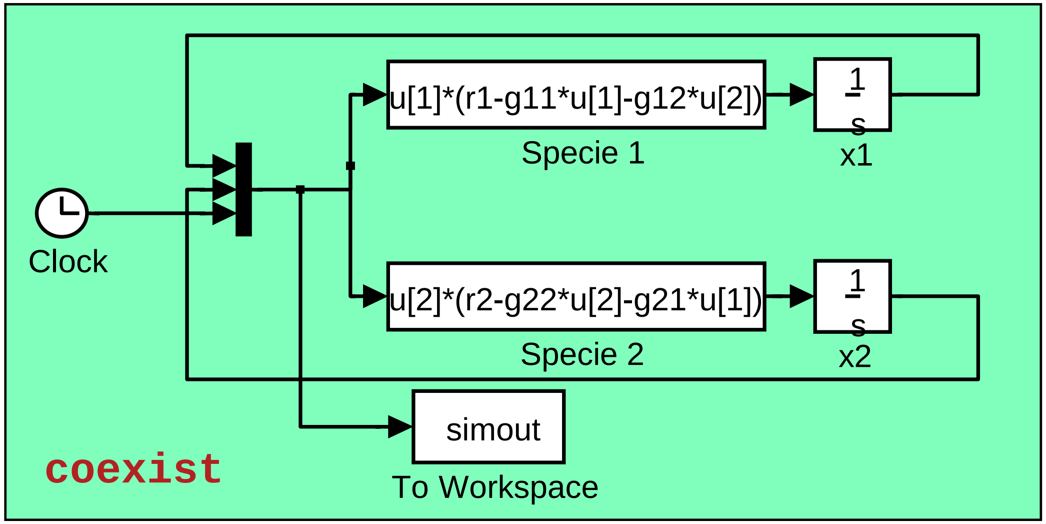
Equilibrio con esclusione della specie 2



L'isoclina della specie 2 è sempre superiore a quella della specie 1.

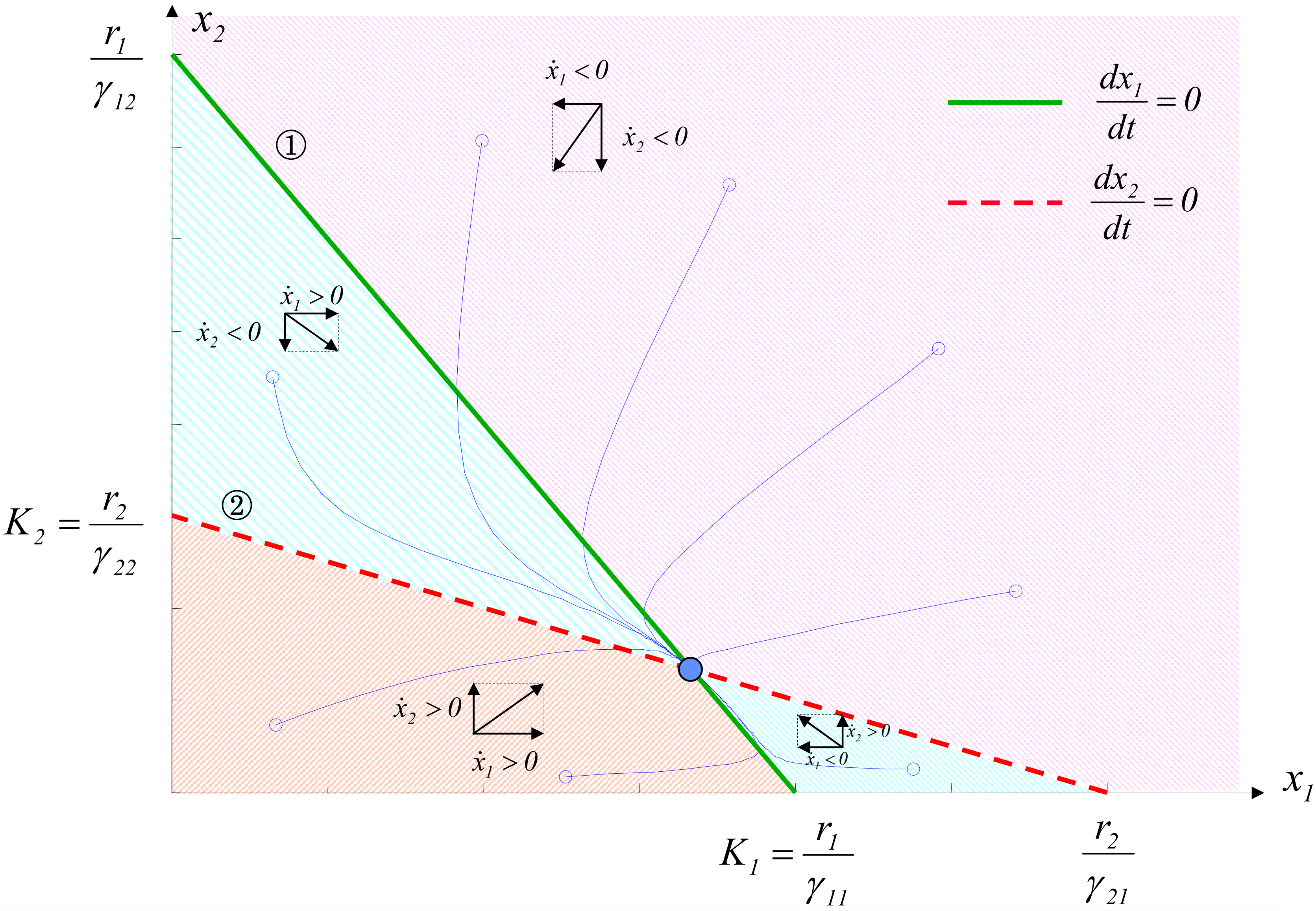
La specie 2 prevale e si porta alla capacità portante mentre la specie 1 si estingue

Realizzazione Simulink

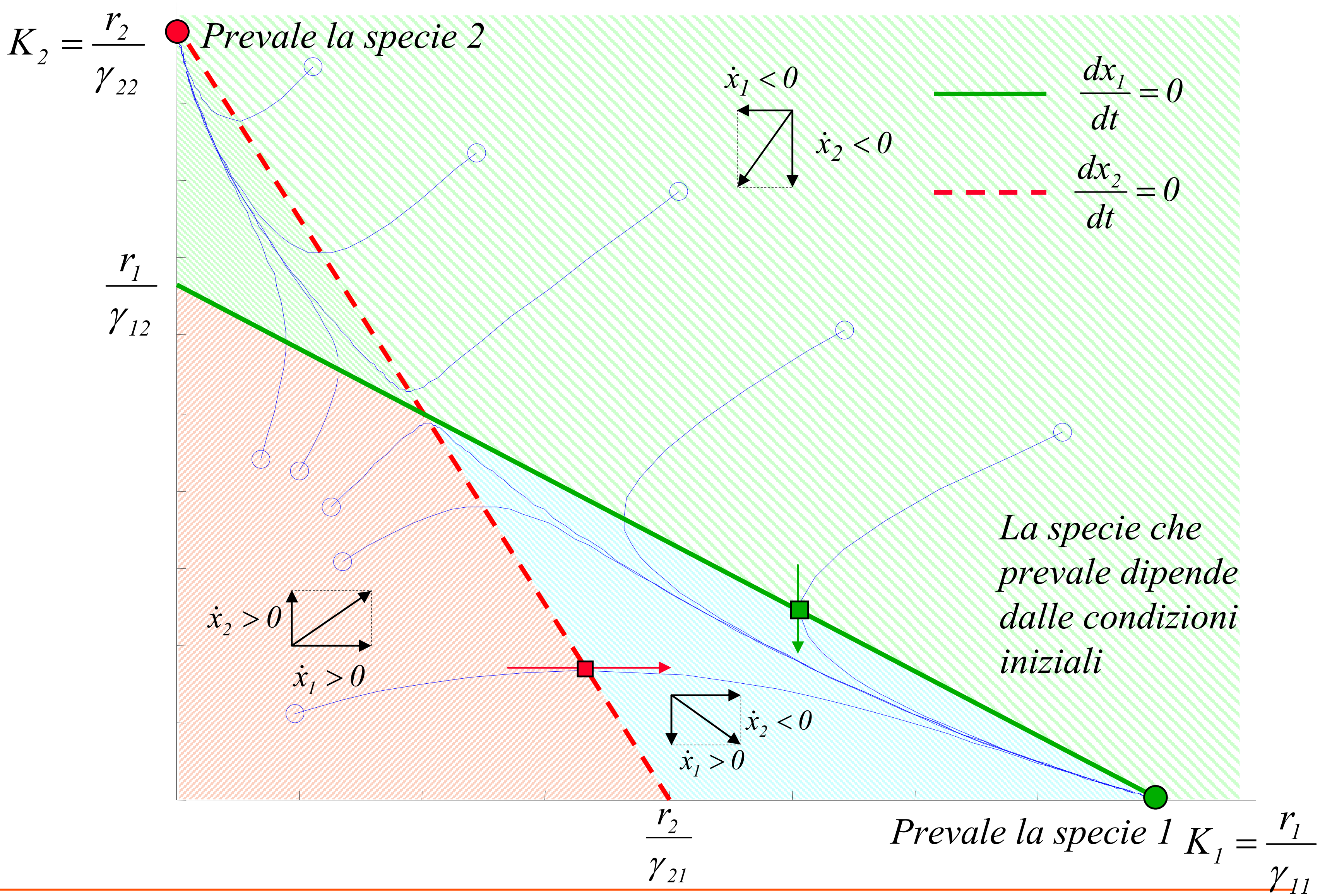



```
clear                  % Punti estremi delle isocline
r1=0.4;                % specie 1
r2=0.3;                K1=r1/g11;
g11=0.01;              P1=r1/g12;
g22=0.02;              %specie 2
g12=0.01;              K2=r2/g22;
g21=0.005;             P2=r2/g21;
x1o=5;                 plot([K1,0],[0,P1],'g') % Isoclina specie 1
x2o=10;                hold on
tfin=100;              plot([P2,0],[0,K2],':r') % Isoclina specie 2
figure(1)              [x1o,x2o]=ginput(1);
hold off;clf           plot(x1o,x2o,'o')
                       [t,x,y]=sim('coexist',tfin);
                       plot(simout(:,1),simout(:,2))
                       figure(2)
                       plot(simout(:,3),simout(:,1),simout(:,3),simout(:,2))
```

Coesistenza stabile delle due specie

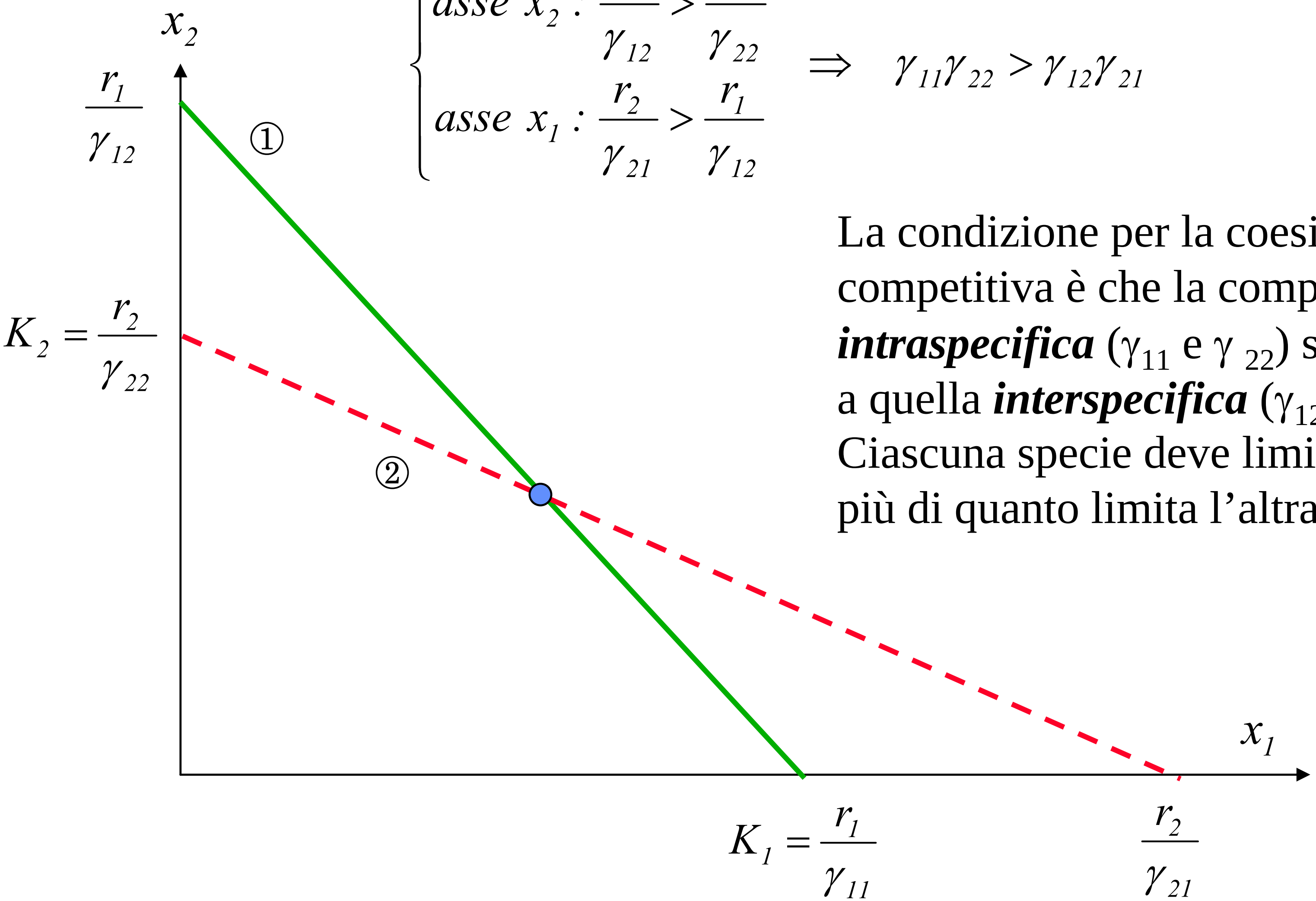


Coesistenza instabile delle due specie



Condizioni per la coesistenza stabile

$$\begin{cases} asse\ x_2 : \dfrac{r_1}{\gamma_{12}} > \dfrac{r_2}{\gamma_{22}} \\ asse\ x_1 : \dfrac{r_2}{\gamma_{21}} > \dfrac{r_1}{\gamma_{12}} \end{cases} \Rightarrow \quad \gamma_{11}\gamma_{22} > \gamma_{12}\gamma_{21}$$



La condizione per la coesistenza competitiva è che la competizione ***intraspecifica*** (γ_{11} e γ_{22}) sia superiore a quella ***interspecifica*** (γ_{12} e γ_{21}). Ciascuna specie deve limitare sé stessa più di quanto limita l'altra.

Condizioni generali di coesistenza stabile (X > 0)

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = x_1\left(r_1 - \gamma_{11}x_1 - \gamma_{12}x_2\right) \\ \dfrac{dx_2}{dt} = x_2\left(r_2 - \gamma_{22}x_2 - \gamma_{21}x_2\right) \end{cases} \overset{\frac{d}{dt}=0}{\Longrightarrow} \begin{cases} r_1 = \gamma_{11}x_1 + \gamma_{12}x_2 \\ r_2 = \gamma_{22}x_2 + \gamma_{21}x_2 \end{cases}$$

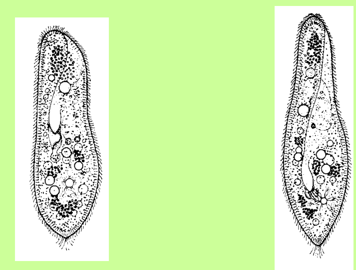
L'equilibrio si determina come soluzione di un sistema lineare

$$\begin{bmatrix} \gamma_{11} & \gamma_{12} \\ \gamma_{21} & \gamma_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} r_1 \\ r_2 \end{bmatrix} \Rightarrow \begin{array}{l} x_1 = \dfrac{r_1\gamma_{22} - r_2\gamma_{12}}{\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21}} \\ x_1 = \dfrac{r_2\gamma_{11} - r_1\gamma_{21}}{\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21}} \end{array}$$

$$x_1 \,\&\, x_2 > 0 \Leftrightarrow \begin{array}{l} r_1\gamma_{22} - r_2\gamma_{12} > 0 \\ r_2\gamma_{11} - r_1\gamma_{21} > 0 \end{array} \Rightarrow \begin{array}{l} \dfrac{r_1}{r_2} > \dfrac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}} \\ \dfrac{r_2}{r_1} > \dfrac{\gamma_{21}}{\gamma_{11}} \end{array} \Rightarrow \boxed{\begin{cases} \dfrac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}} < \dfrac{r_1}{r_2} < \dfrac{\gamma_{21}}{\gamma_{11}} \\ \gamma_{11}\gamma_{22} > \gamma_{12}\gamma_{21} \end{cases}}$$

I Parameci di Gause (1936)

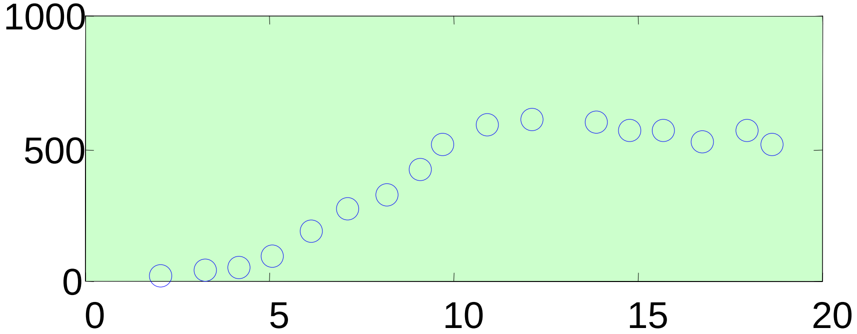
- Nel 1936 Gause effettuò un esperimento che divenne famoso
  - Fece crescere due colture di Parameci di specie diversa
    - Paramecium Aurelia
    - Paramecium Caudatum
  - Per prima cosa fece sviluppare le due colture separatamente
  - Successivamente fece una coltura congiunta, mettendo le due specie nello stesso ambiente



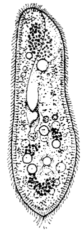
P. aurelia P. caudatum

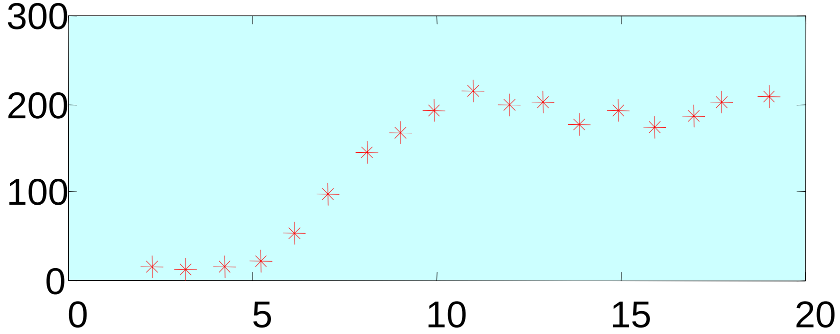
- Risultato:
  - Nelle colture separate ogni specie si sviluppava fino ad un valore costante (Capacità portante)
  - Nella coltura congiunta una specie si sviluppa molto meno che da sola
- Questo è portato ad esempio del principio di competizione: le due specie si influenzano a vicenda se costrette a sfruttare le risorse di uno stesso ecosistema.

Sviluppo delle due colture separate e congiunte

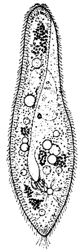


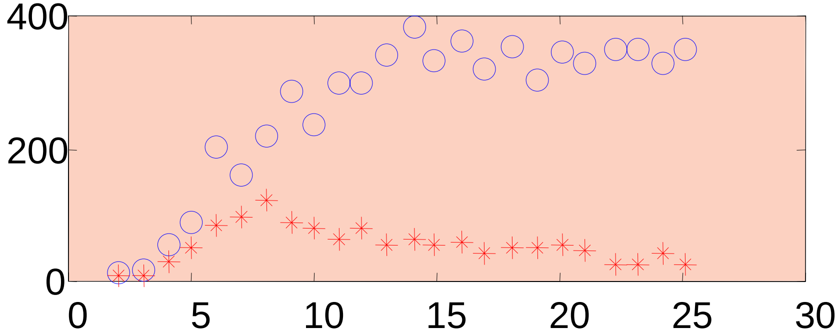
Sviluppo della prima specie *(P. aurelia)* da sola





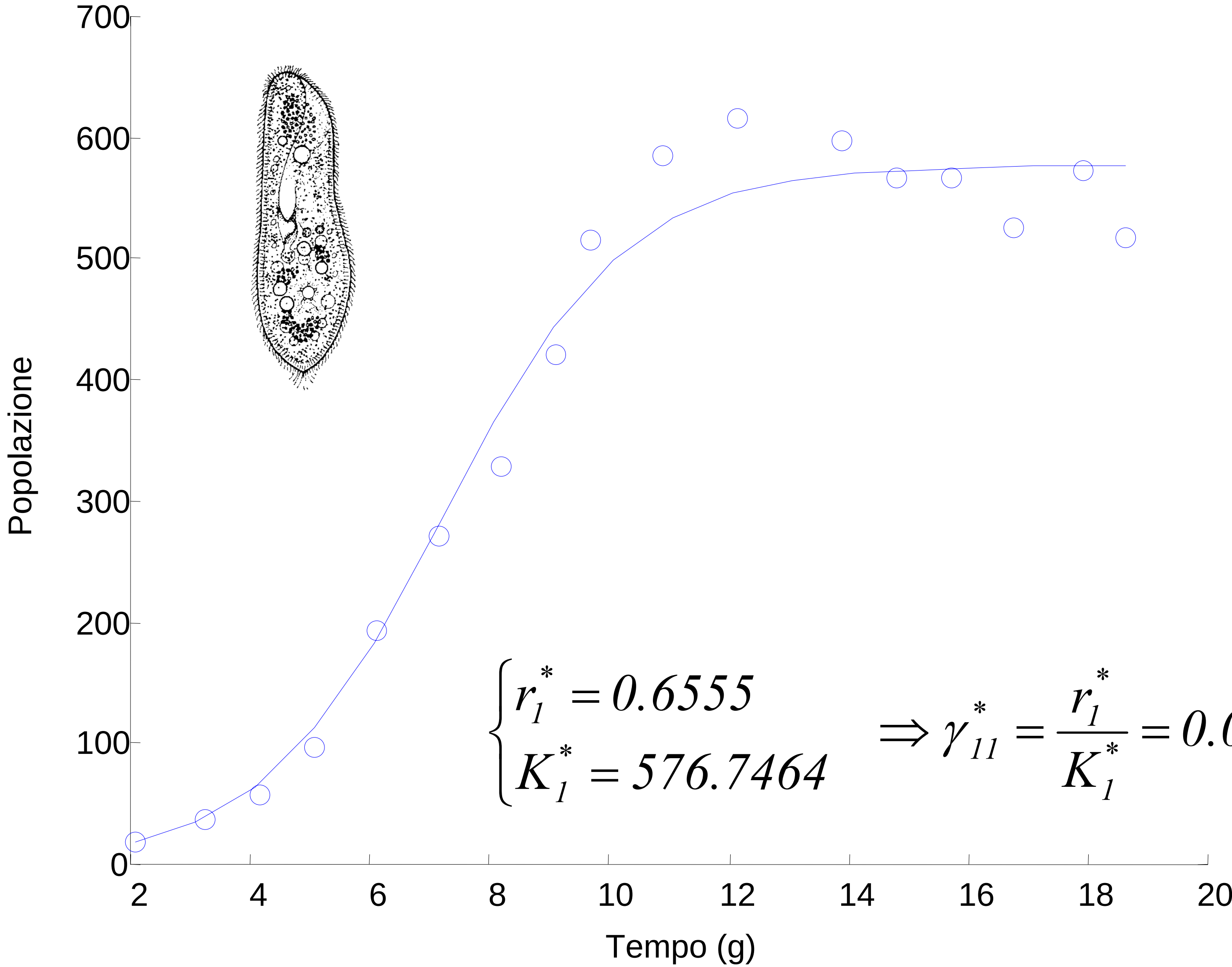
Sviluppo della seconda specie *(P. caudatum)* da sola





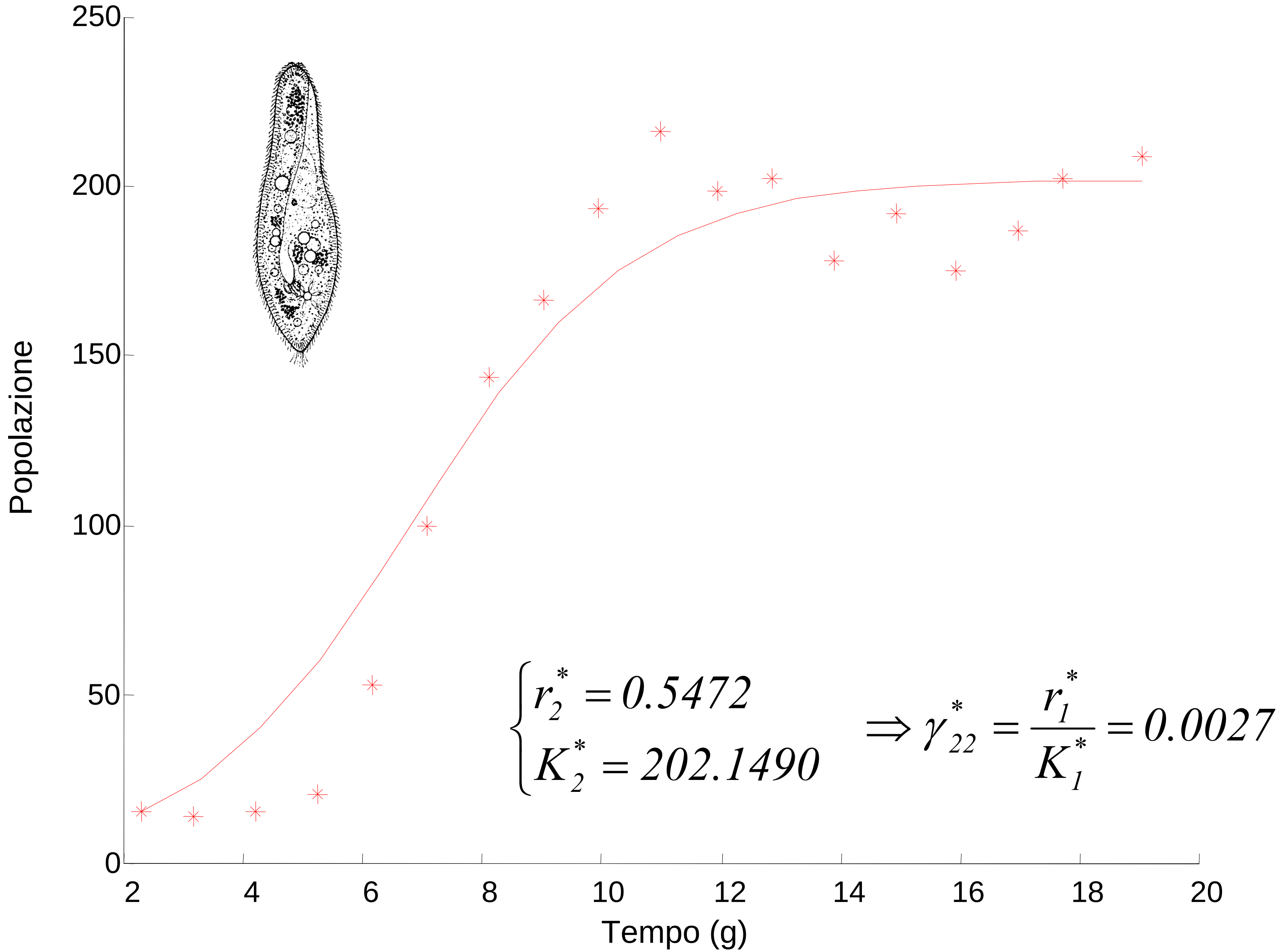
La seconda specie è quella che risente maggiormente della competizione ed il suo sviluppo ne è gravemente danneggiato

Modello della specie 1 da sola



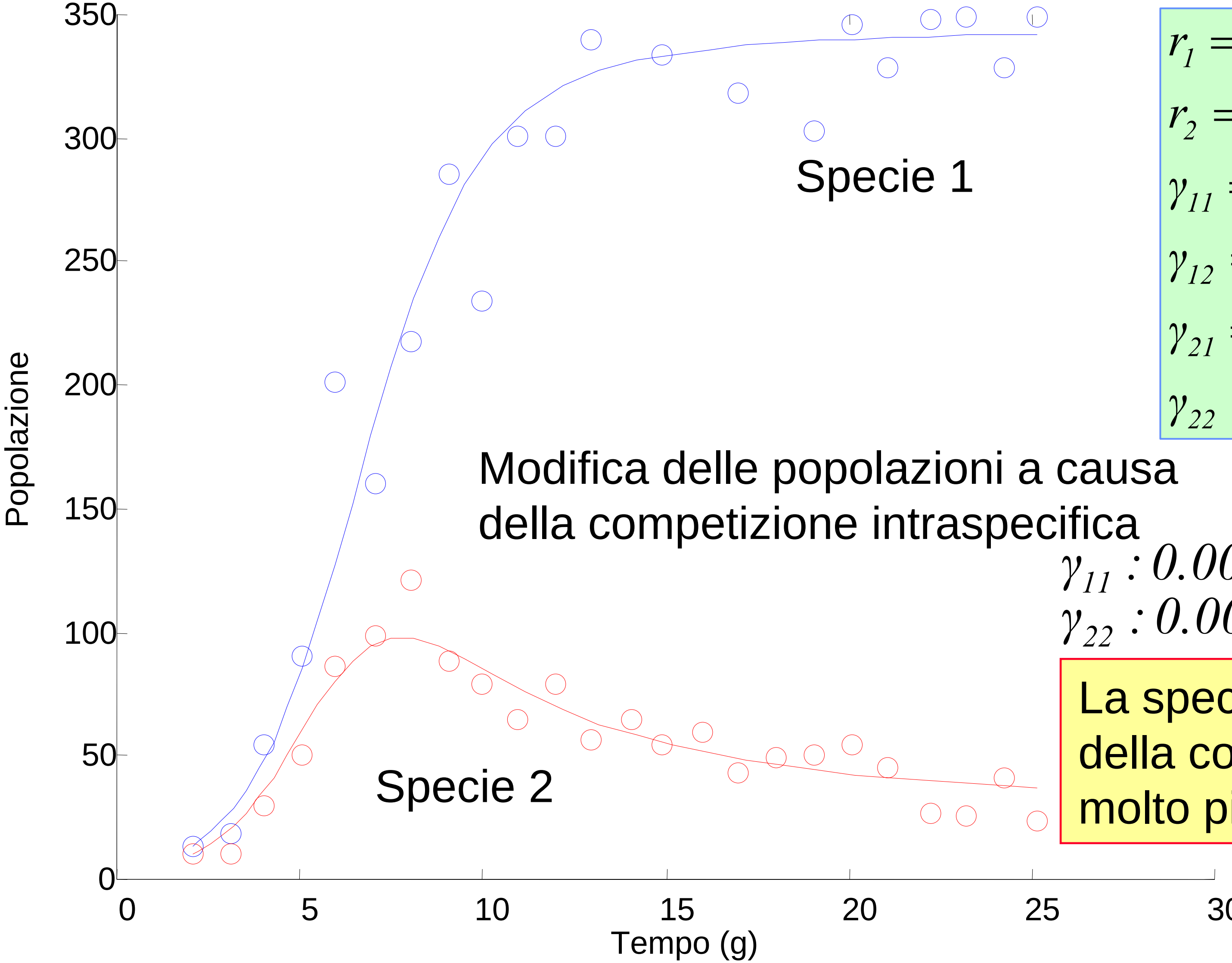
$$\begin{cases} r_1^* = 0.6555 \\ K_1^* = 576.7464 \end{cases} \Rightarrow \gamma_{11}^* = \frac{r_1^*}{K_1^*} = 0.0011$$

Modello della specie 2 da sola



$$\begin{cases} r_2^* = 0.5472 \\ K_2^* = 202.1490 \end{cases} \Rightarrow \gamma_{22}^* = \frac{r_1^*}{K_1^*} = 0.0027$$

Modello delle due specie in competizione



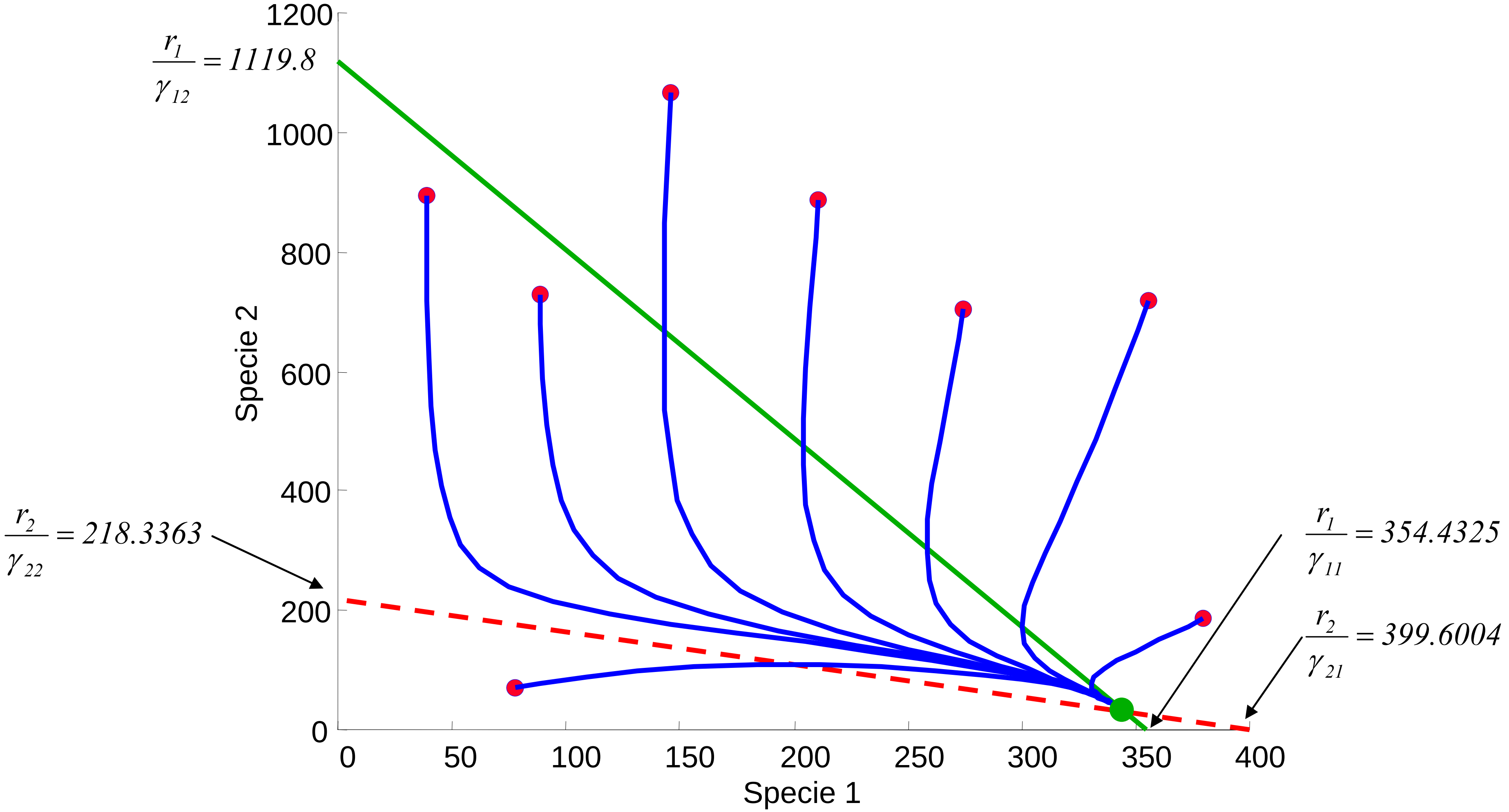
$$r_1 = 0.70447$$
$$r_2 = 0.79005$$
$$\gamma_{11} = 0.0019876$$
$$\gamma_{12} = 0.000629$$
$$\gamma_{21} = 0.001977$$
$$\gamma_{22} = 0.0036185$$

Modifica delle popolazioni a causa della competizione intraspecifica

$$\gamma_{11} : 0.0011 \rightarrow 0.001987$$
$$\gamma_{22} : 0.0027 \rightarrow 0.003618$$

La specie 2 risente della competizione molto più della specie 1

Traiettorie del sistema 'Parameci di Gause'



Coesistenza con risorsa limitata

- Se le due specie sfruttano la medesima risorsa (cibo, habitat, etc.) $f(T, x_1, x_2)$
- Se la risorsa risente dello sfruttamento, che dipende dalla "pressione" delle due specie

$$f(T) = T - \beta_1 g_1(x_1) - \beta_2 g_2(x_2)$$

- Allora il sistema delle due specie può essere modellato come

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = x_1\big(r_1 - \alpha_1 f(T)\big) = x_1\big(r_1 - T + \alpha_1\beta_1 g_1(x_1) + \alpha_1\beta_2 g_2(x_2)\big) \\ \dfrac{dx_2}{dt} = x_2\big(r_2 - \alpha_2 f(T)\big) = x_2\big(r_2 - T + \alpha_2\beta_1 g_1(x_1) + \alpha_2\beta_2 g_2(x_2)\big) \end{cases}$$

- E' ancora possibile la coesistenza?

Principio di esclusione

- In generale NO
- Supponiamo uno sfruttamento lineare *(la risorsa risente linearmente della predazione dalle due specie)*

$$f(T) = T - \beta_1 x_1 - \beta_2 x_2$$

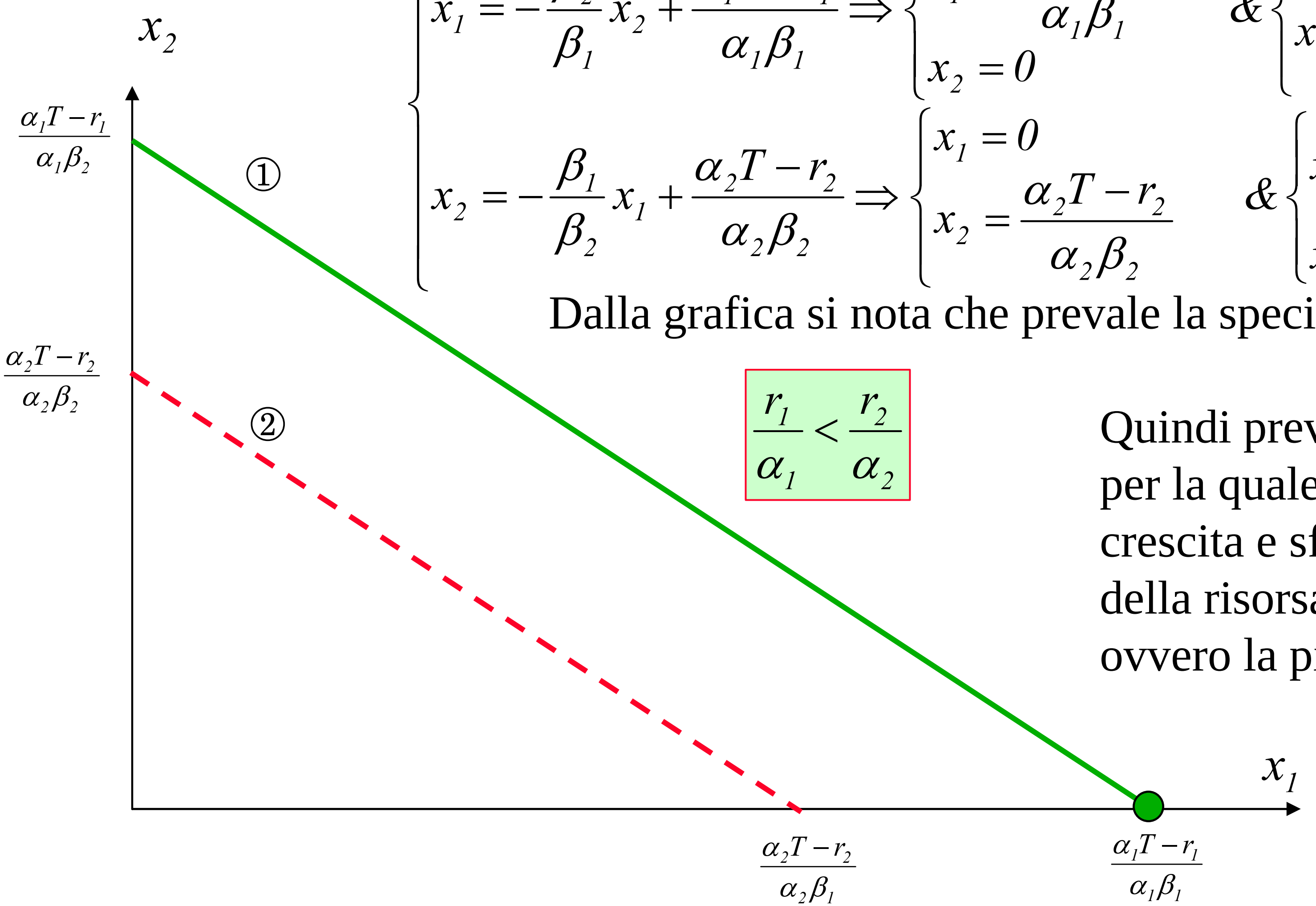
- All'equilibrio si ha

$$\begin{cases} 0 = r_1 - T + \alpha_1 \beta_1 x_1 + \alpha_1 \beta_2 x_2 \\ 0 = r_2 - T + \alpha_2 \beta_1 x_1 + \alpha_2 \beta_2 x_2 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} x_1 = -\dfrac{\beta_2}{\beta_1} x_2 + \dfrac{\alpha_1 T - r_1}{\alpha_1 \beta_1} \\ x_2 = -\dfrac{\beta_1}{\beta_2} x_1 + \dfrac{\alpha_2 T - r_2}{\alpha_2 \beta_2} \end{cases}$$

- Da cui si vede che le due isocline hanno la medesima pendenza. Perciò siamo nella situazione di esclusione competitiva, in cui prevale la specie con isoclina più alta, che dipende dal termine noto $\dfrac{\alpha_i T - r_i}{\alpha_i \beta_i}$

Specie dominante

$$\begin{cases} x_1 = -\dfrac{\beta_2}{\beta_1}x_2 + \dfrac{\alpha_1 T - r_1}{\alpha_1\beta_1} \Rightarrow \begin{cases} x_1 = \dfrac{\alpha_1 T - r_1}{\alpha_1\beta_1} \\ x_2 = 0 \end{cases} \quad \& \begin{cases} x_1 = 0 \\ x_2 = \dfrac{\alpha_1 T - r_1}{\alpha_1\beta_2} \end{cases} \\[2ex] x_2 = -\dfrac{\beta_1}{\beta_2}x_1 + \dfrac{\alpha_2 T - r_2}{\alpha_2\beta_2} \Rightarrow \begin{cases} x_1 = 0 \\ x_2 = \dfrac{\alpha_2 T - r_2}{\alpha_2\beta_2} \end{cases} \quad \& \begin{cases} x_1 = \dfrac{\alpha_2 T - r_2}{\alpha_2\beta_1} \\ x_2 = 0 \end{cases} \end{cases}$$



Dalla grafica si nota che prevale la specie 1 se

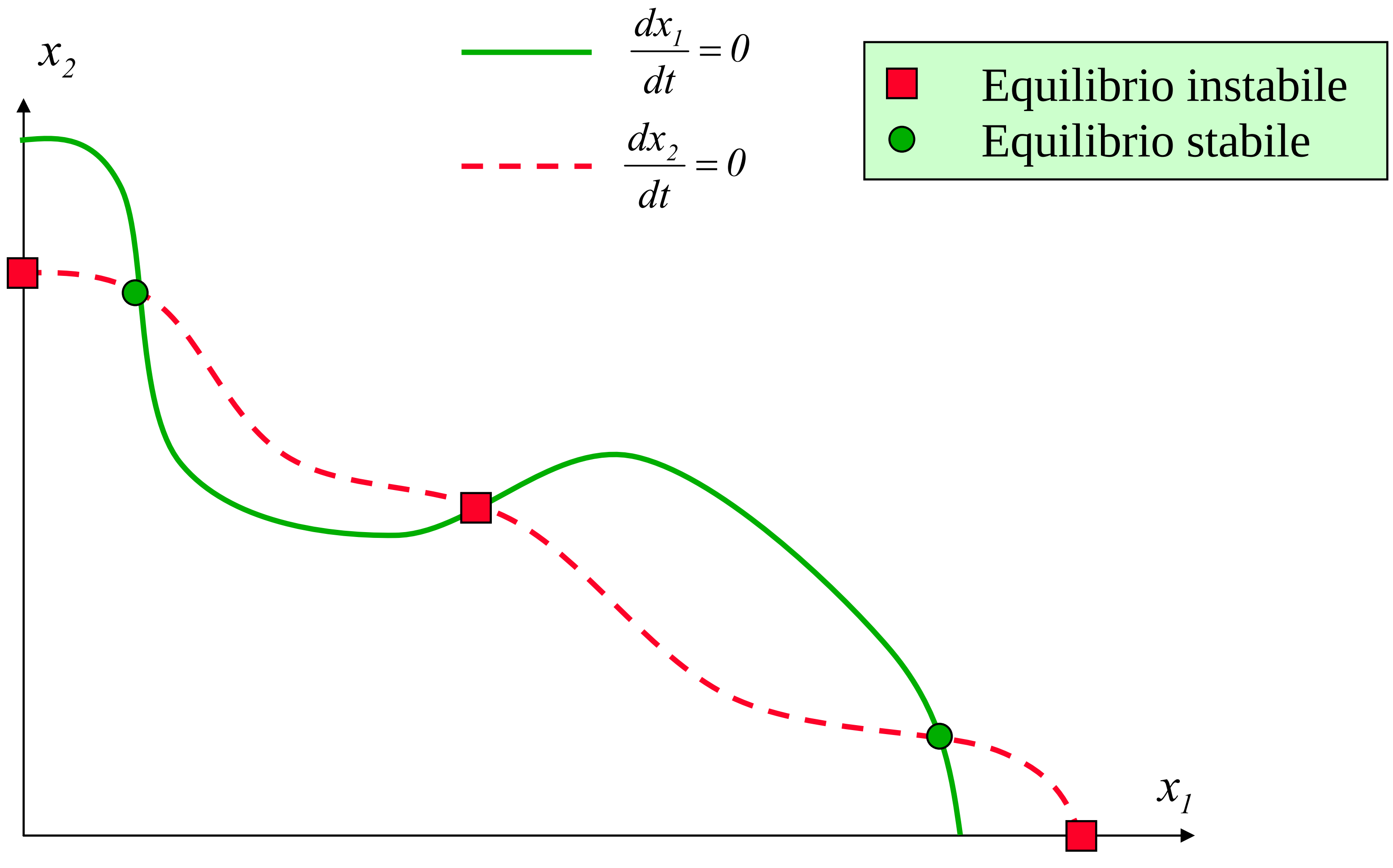
$$\boxed{\frac{r_1}{\alpha_1} < \frac{r_2}{\alpha_2}}$$

Quindi prevale la specie per la quale il rapporto fra crescita e sfruttamento della risorsa è più basso, ovvero la più “vorace”

Estensioni

- ☞ E’ possibile che esistano ***risorse “secondarie”*** da cui le popolazioni dipendono. In questo caso tali risorse potrebbero forzare le isocline ad un incontro e produrre un equilibrio stabile.
- ☞ ***I termini di sfruttamento potrebbero essere non lineari*** (cone infatti accade in pratica) limitandolo sfruttamento della risorsa e creando una sorta di “saturazione” a causa della quale lo sfruttamento non supera un valore massimo
- ☞ Le fluttuazioni dele popolazioni dovute a *variabilità ambientale* o specifica può fare in modo che la pressione della specie dominante sulla risorsa non sia costante, permettendo all’altra specie delle temporanee prevalenze.
- ☞ Si possono perciò avere più equilibri, alcuni dei quali stabili.

Estensione a dinamiche nonlineari



Bibliografia

- Begon M. and Mortimer M., *Population Ecology, a unified study of animals and plants,* Blackwell Scientific Publ., 1986.
- Gatto M., *Introduzione all'Ecologia delle Popolazioni,* CLUP, 1985.
- Ginzburg, L.R. e Golenberg, E.M., *Lectures in Theoretical Population Theoretical Population Biology,* Prentice-Hall, 1985.
- Goh B.S., Nonvulnerability of ecosystems, *Theoretical Popoulation Popoulation Biology,* **10**: 83 - 95, 1976.
- Goh B.S., Robust stability concepts for ecosystem models, in models, in *Theoretical Systems Ecology,* Cap. 19, Academic Press, Academic Press, 1979.