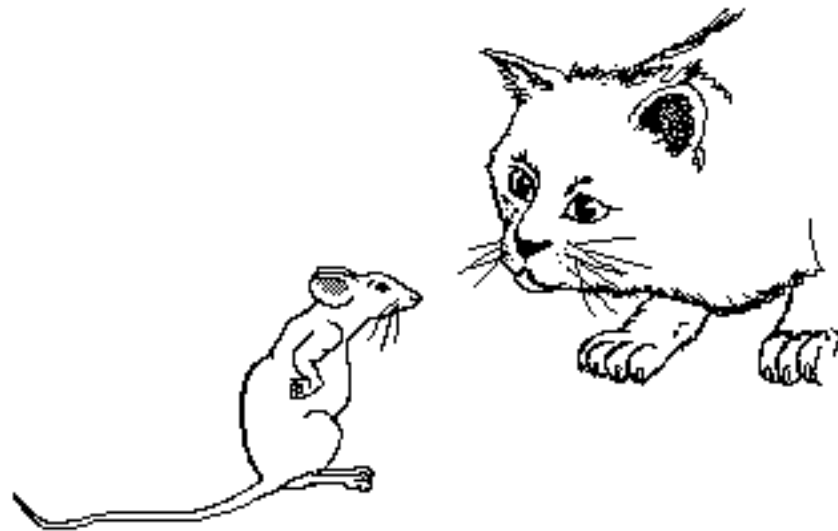


---

# MODELLI PREDA - PREDATORE



Relazioni alimentari fra  
una popolazione “risorsa” ed un’altra “sfruttatrice”

# Modelli Preda - Predatore

---

- ❑ Interazione *unidirezionale* fra due popolazioni
- ❑ La risorsa alimentare non è illimitata, ed ha una sua dinamica che ne limita la disponibilità
- ❑ Analogia con il problema dello sfruttamento di risorse rinnovabili, dove però manca la dinamica dello “sfruttatore” (predatore)
- ❑ IPOTESI alla base del modello
  - a) In assenza di predazione, la **preda** (risorsa) segue una dinamica logistica come singola popolazione
  - b) In assenza di preda, il **predatore** si estingue (mancanza di risorse alternative)
  - c) Il **trasferimento di energia** costituisce l’interazione fra le due popolazioni
- ❑ Se si estende l’interazione preda - predatore a più popolazioni si ha una *RETE ALIMENTARE* (vedi più avanti)

# Struttura del modello P-P

- ❑ La dinamica della preda è logistica meno un termine di predazione
- ❑ La dinamica del predatore è un'estinzione più un termine di “rifornimento” energetico derivante dalla predazione
- ❑ La **predazione** è il legame fra le due dinamiche

$$\begin{cases} \text{preda} \\ \text{predatore} \end{cases} \begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \cdot F(x) - \boxed{y \cdot p(x)} \\ \frac{dy}{dt} = -m \cdot y + \boxed{c \cdot y \cdot p(x)} \end{cases}$$

predazione  
=  
legame fra  
le 2 popolazioni

$F(x)$  = funzione di crescita

$p(x)$  = risposta funzionale del predatore

$m$  = rateo di mortalità del predatore

$c$  = fattore di conversione dell' energia

# Modello di Lotka - Volterra

- ❑ E' stato il primo modello preda-predatore (e non il migliore...)
- ❑ Non è molto realistico:  $p(x)$  non riflette la realtà biologica
- ❑ Ha il pregio di permettere un'analisi lineare

$$\left\{ \begin{array}{l} \textit{preda} \\ \textit{predatore} \end{array} \right. \quad \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = r \cdot x \cdot \left[ 1 - \frac{x}{K} \right] - b_{12} \cdot y \cdot x \\ \frac{dy}{dt} = -m \cdot y + b_{21} \cdot y \cdot x \end{array}$$

*predazione  
=  
legame fra  
le popolazioni*

$b_{12}$  = coeff. di predazione (visto dalla preda)

$b_{21}$  = coeff. di nutrizione (visto dal predatore)

- ❑ Per tener conto del parziale trasferimento di energia, deve essere  $b_{12} > b_{21}$

# Equilibrio del modello di Lotka - Volterra

- L'equilibrio della preda  $\left(\frac{dx}{dt} = 0\right)$  definisce la retta a pendenza negativa

$$r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right) - b_{12} \cdot x \cdot y = 0 \quad \Rightarrow \quad r \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right) = b_{12} \cdot y \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} x=0 \rightarrow y = \frac{r}{b_{12}} \\ y=0 \rightarrow x = K \end{cases}$$

- L'equilibrio del predatore  $\left(\frac{dy}{dt} = 0\right)$  definisce la retta verticale

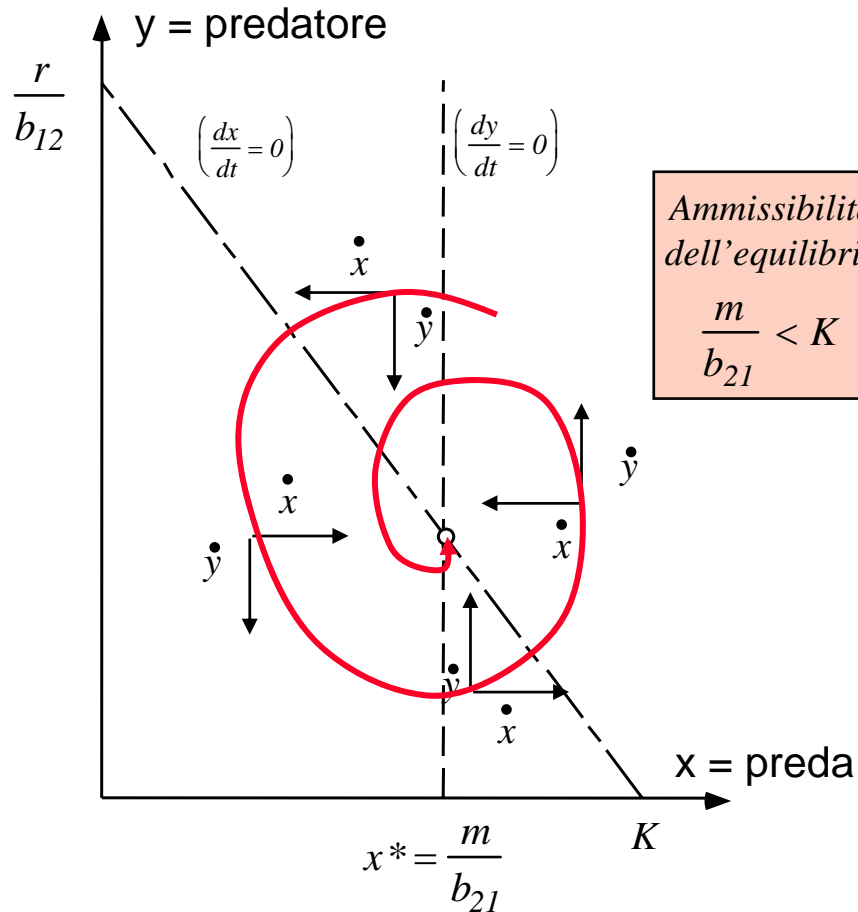
$$-my + b_{21} \cdot x \cdot y = 0 \quad \Rightarrow \quad x^* = \frac{m}{b_{21}}$$

- L'equilibrio è dato dalla verifica simultanea delle due condizioni di equilibrio

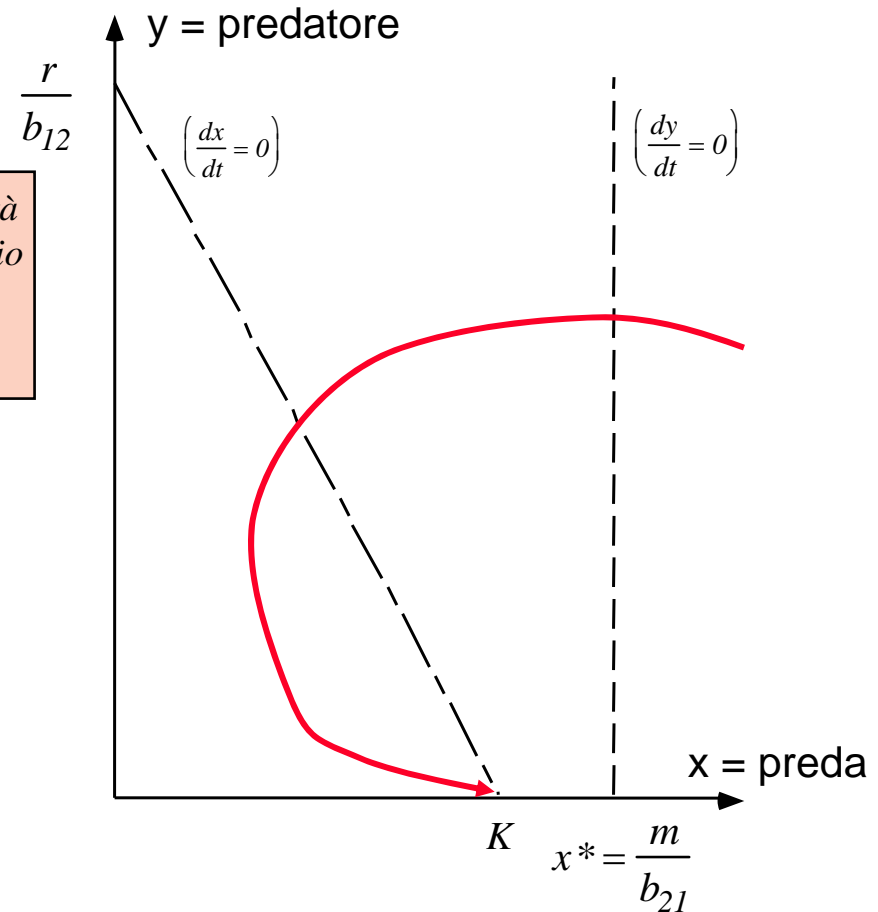
$$\begin{cases} r \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right) = b_{12} \cdot y \\ x^* = \frac{m}{b_{21}} \end{cases} \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} y^* = \frac{r}{b_{12}} \cdot \left(1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K}\right) \\ x^* = \frac{m}{b_{21}} \end{cases}$$

# Rappresentazione grafica dell'equilibrio

- L'equilibrio (se esiste) è all'intersezione delle due rette di equilibrio



*equilibrio ammissibile:  
coesistenza delle due specie*



*equilibrio non ammissibile:  
tende all'estinzione del predatore*

# Analisi linearizzata del modello di Lotka-Volterra

□ Calcolo dello Jacobiano

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x} & \frac{\partial f_1}{\partial y} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} & \frac{\partial f_2}{\partial y} \end{bmatrix}$$

$$\begin{cases} \frac{\partial f_1}{\partial x} = r \cdot \left(1 - 2 \frac{x^*}{K}\right) - b_{12} \cdot y^* = r \cdot \left(1 - 2 \frac{m}{b_{21} \cdot K}\right) - b_{12} \cdot \frac{r}{b_{12}} \cdot \left(1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K}\right) = -\frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K} \\ \frac{\partial f_1}{\partial y} = -b_{12} \cdot x^* = -m \frac{b_{12}}{b_{21}} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x} = b_{21} \cdot y^* = b_{21} \cdot \frac{r}{b_{12}} \cdot \left(1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K}\right) \\ \frac{\partial f_2}{\partial y} = -m + b_{21} \cdot x^* = -m + b_{21} \frac{m}{b_{21}} = 0 \end{cases}$$

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} -\frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K} & -m \frac{b_{12}}{b_{21}} \\ b_{21} \cdot \frac{r}{b_{12}} \cdot \left(1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K}\right) & 0 \end{bmatrix}$$

# Autovalori dello Jacobiano

- Intorno all'equilibrio si può analizzare il comportamento del sistema attraverso gli autovalori dello Jacobiano

$$\begin{aligned} \det[\lambda \mathbf{I} - \mathbf{J}] &= \det \begin{vmatrix} \lambda + \frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K} & m \frac{b_{12}}{b_{21}} \\ -b_{21} \cdot \frac{r}{b_{12}} \cdot \left(1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K}\right) & \lambda \end{vmatrix} \\ &= \lambda \cdot \left( \lambda + \frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K} \right) + m \cdot r \cdot \left( 1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K} \right) \\ &= \lambda^2 + \lambda \cdot \frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K} + m \cdot r \cdot \left( 1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K} \right) = 0 \end{aligned}$$

$$\lambda = \frac{-\frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K} \pm \sqrt{\left(\frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K}\right)^2 - 4 \cdot m \cdot r \cdot \left(1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K}\right)}}{2}$$

# Tipo di risposta del modello L-V

---

- 1) Per avere radici a parte reale negativa il rateo di estinzione ( $m$ ) deve essere minore del massimo ricavo nutrizionale sulla popolazione preda

$$1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K} > 0 \quad \Rightarrow \quad K > \frac{m}{b_{21}}$$

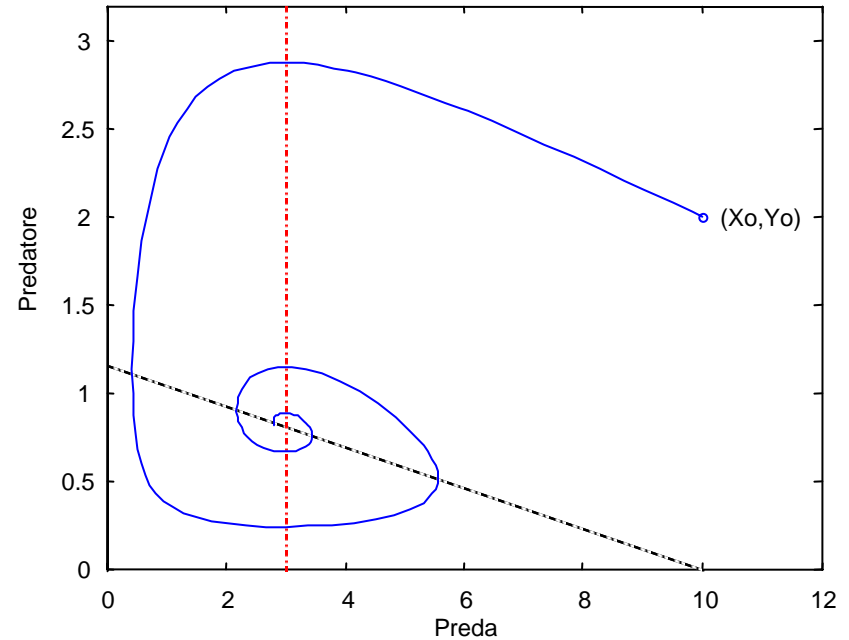
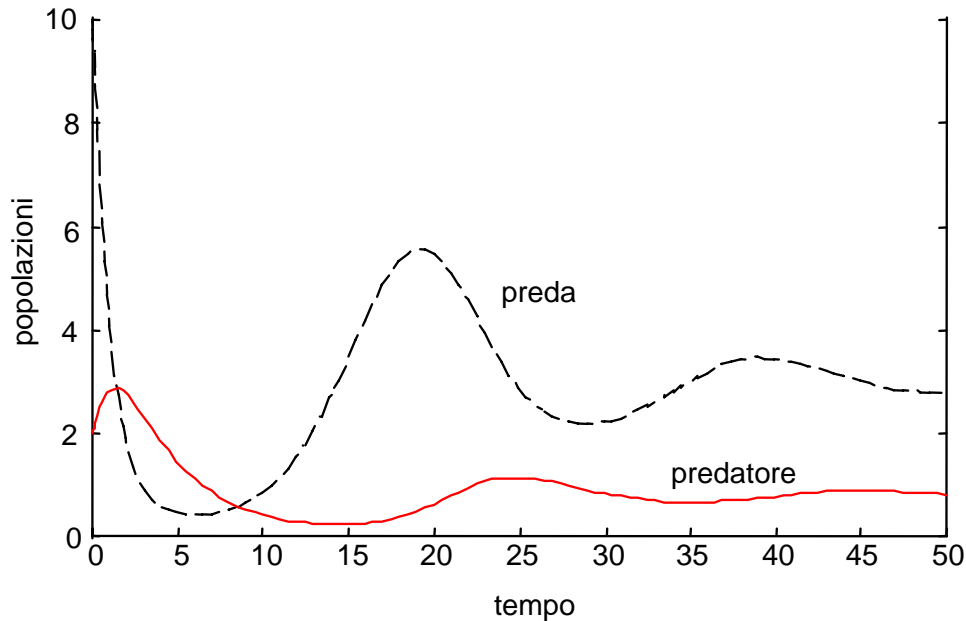
questa condizione coincide con quella di esistenza dell'equilibrio di coesistenza

***Perciò se esiste un equilibrio ammissibile, esso è anche stabile***

- 2) Per avere risposta non oscillatoria (radici reali) il discriminante della equazione degli autovalori deve essere positivo

$$\left( \frac{m \cdot r}{b_{21} \cdot K} \right)^2 > 4 \cdot m \cdot r \cdot \left( 1 - \frac{m}{b_{21} \cdot K} \right)$$

# Esempi di comportamento del modello L-V

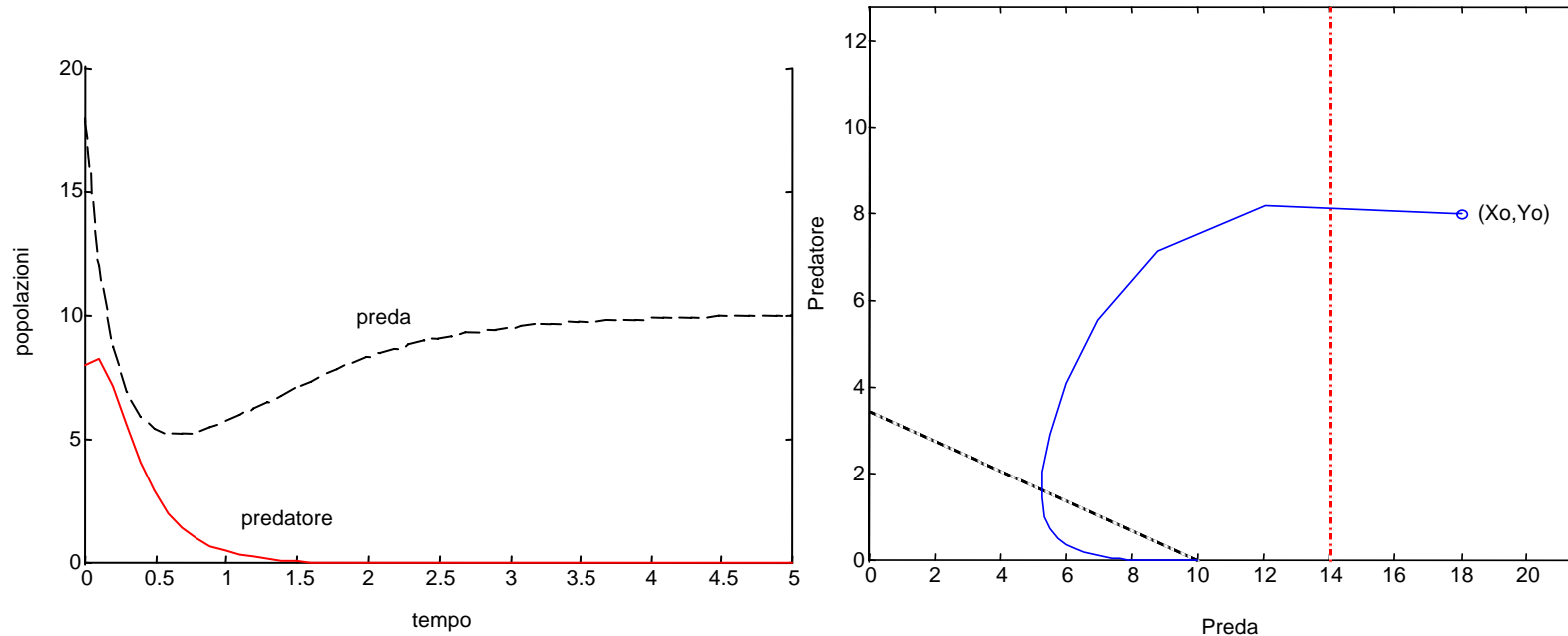


$$r = 0.5 \quad m = 0.3 \quad K = 10 \quad b_{12} = 0.43 \quad b_{21} = 0.1$$
$$x_{equil} = 3.0 \quad y_{equil} = 1.1667 \quad \lambda_{1,2} = -0.075 \pm j0.3152$$

*Equilibrio ammissibile (coesistenza) e stabile*  
*Comportamento dinamico oscillatorio*

# Caso di estinzione del predatore

*A causa dell'estinzione del predatore  
la preda raggiunge la capacità portante*



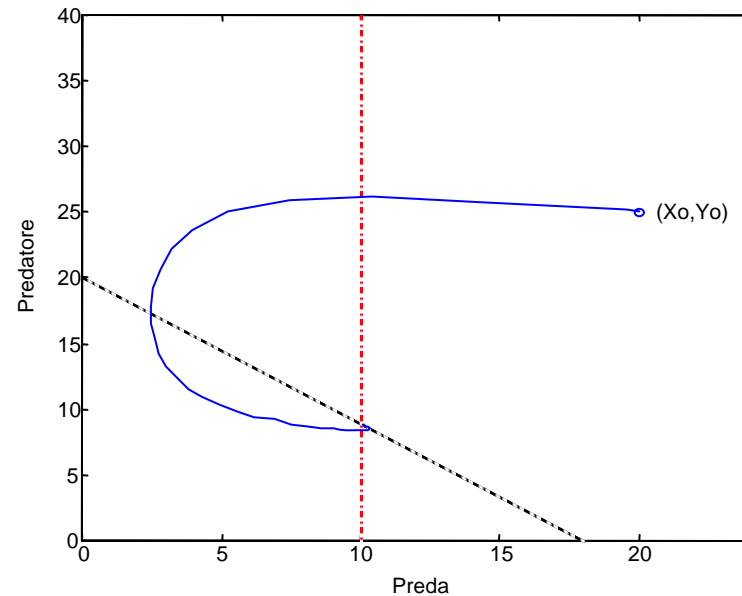
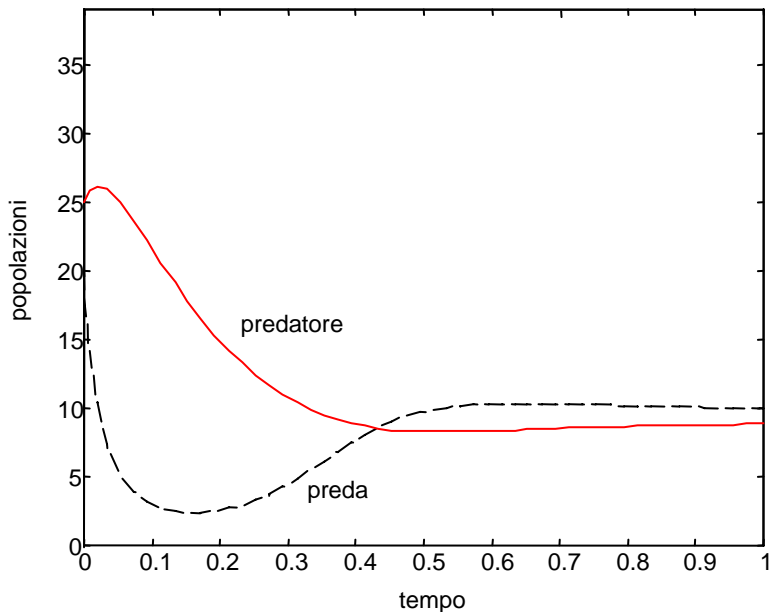
$$r = 0.5 \quad m = 5.6 \quad K = 10 \quad b_{12} = 0.43 \quad b_{21} = 0.4$$

$$x_{equil}^{(1)} = 10 \quad y_{equil}^{(1)} = 0 \quad \lambda_1 = -1.4647$$

$$x_{equil}^{(2)} = 14 \quad y_{equil}^{(2)} = -0.5647 \quad \lambda_2 = 0.7647$$

*Equilibrio non ammissibile (estinzione del predatore), ma stabile  
Comportamento dinamico monotono (autovalori reali)*

# Comportamento ammissibile monotono



$$r = 30 \quad m = 5 \quad K = 18 \quad b_{12} = 1.5 \quad b_{21} = 0.5$$

$$x_{equil} = 10 \quad y_{equil} = 8.8889 \quad \lambda = -10.0000 \quad \lambda_2 = -6.6667$$

*Equilibrio ammissibile (coesistenza) e stabile*  
*Comportamento dinamico monotono*

# Esempio di dinamica pascolo-erbivori

---

□ Due popolazioni: *Pascolo* ed *Erbivori*

□ Due dinamiche:

□ Il **Pascolo**:

- Cresce in funzione della pioggia 'a(t)'
- Subisce un decadimento naturale 'p'
- Subisce una "predazione" da parte degli Erbivori con coeff. 'q'

□ Gli **Erbivori**:

- In assenza di pascolo si estinguono con rateo 'm'
- Hanno una risposta funzionale normalizzata di tipo 2  $f(V) = \frac{V}{K_v + V}$
- Hanno un rendimento di predazione 's' con  $s < q$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Pascolo:} \\ \text{Erbivori:} \end{array} \right. \quad \begin{cases} \frac{dV}{dt} = a(t) - p \cdot V - q \cdot f(V) \cdot H \\ \frac{dH}{dt} = -m \cdot H + s \cdot f(V) \cdot H \end{cases}$$

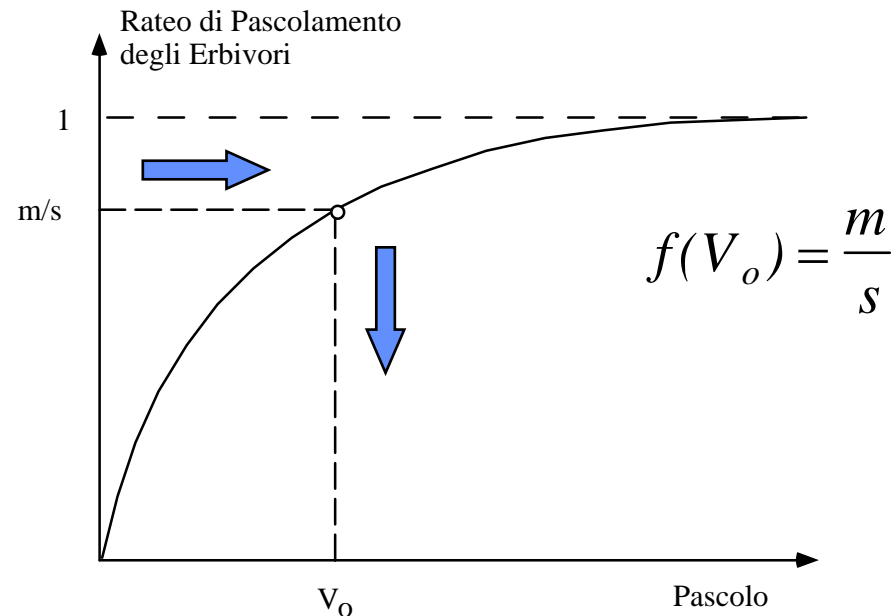
# Equilibrio stazionario

- Si suppone costante il fattore di crescita del pascolo (pioggia)
- Annullando le derivate

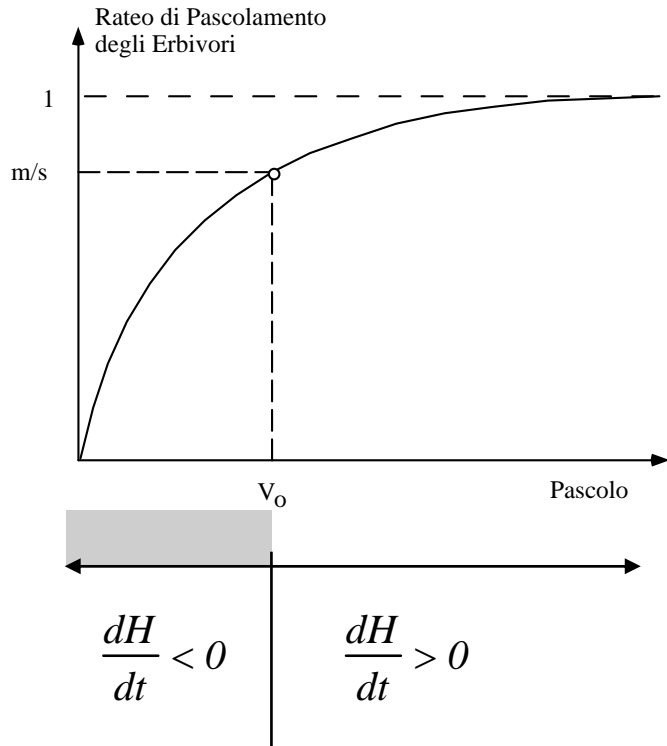
$$\begin{cases} \frac{dH}{dt} = 0 \Rightarrow f(V) = \frac{m}{s} \\ \frac{dV}{dt} = 0 \Rightarrow a - p \cdot V = q \cdot f(V) \cdot H \Rightarrow H = \frac{a - p \cdot V}{q \cdot f(V)} \end{cases}$$

$$f(V_o) = \frac{m}{s} = \frac{V_o}{K_v + V_o}$$

$$V_o = \left( \frac{K_v}{\frac{s}{m} - 1} \right)$$



# Calcolo dell'equilibrio Pascolo-Erbivori



Se il pascolo è inferiore al valore di equilibrio  $V_0$  la popolazione di erbivori diminuisce, se è superiore aumenta

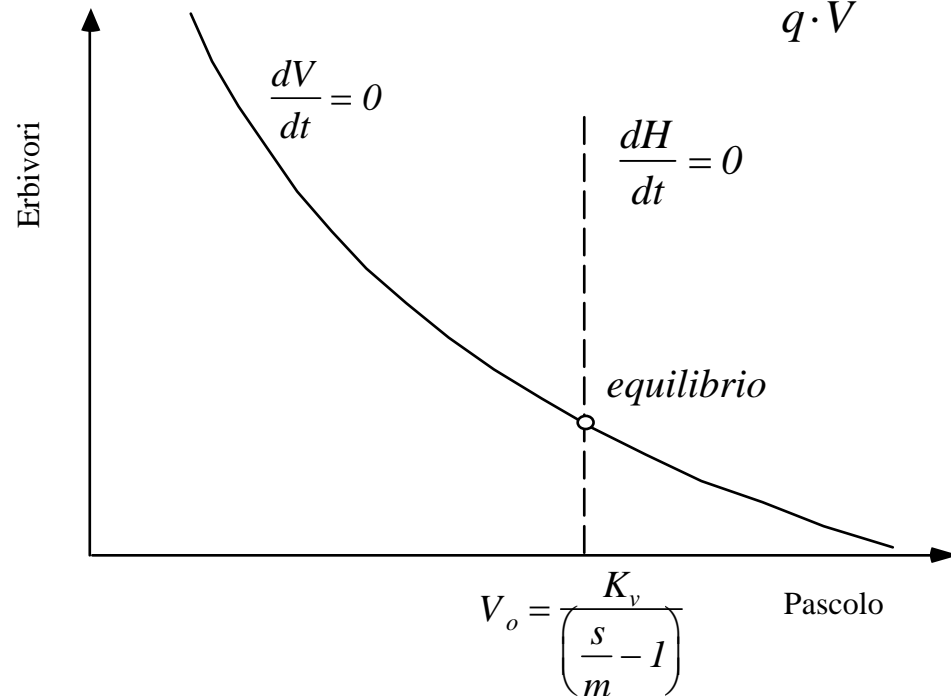
isoclina degli erbivori

$$V_0 = \left( \frac{K_v}{\frac{s}{m} - 1} \right)$$

isoclina del pascolo

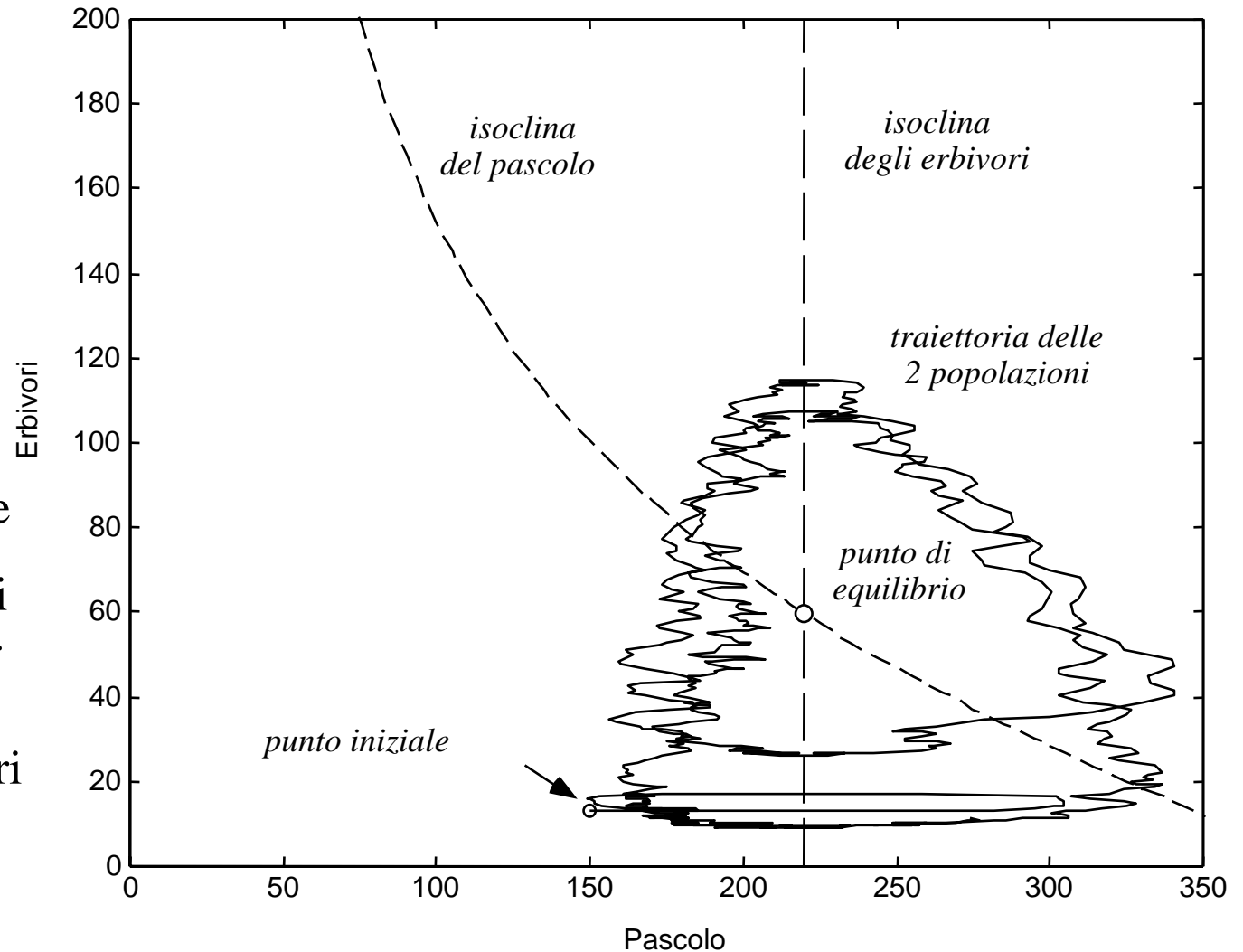
$$H_{equil} = \frac{a - p \cdot V}{q \cdot f(V)} = \frac{a - p \cdot V}{q \cdot \frac{V}{K_v + V}}$$

$$= \frac{(a - p \cdot V)(K_v + V)}{q \cdot V}$$



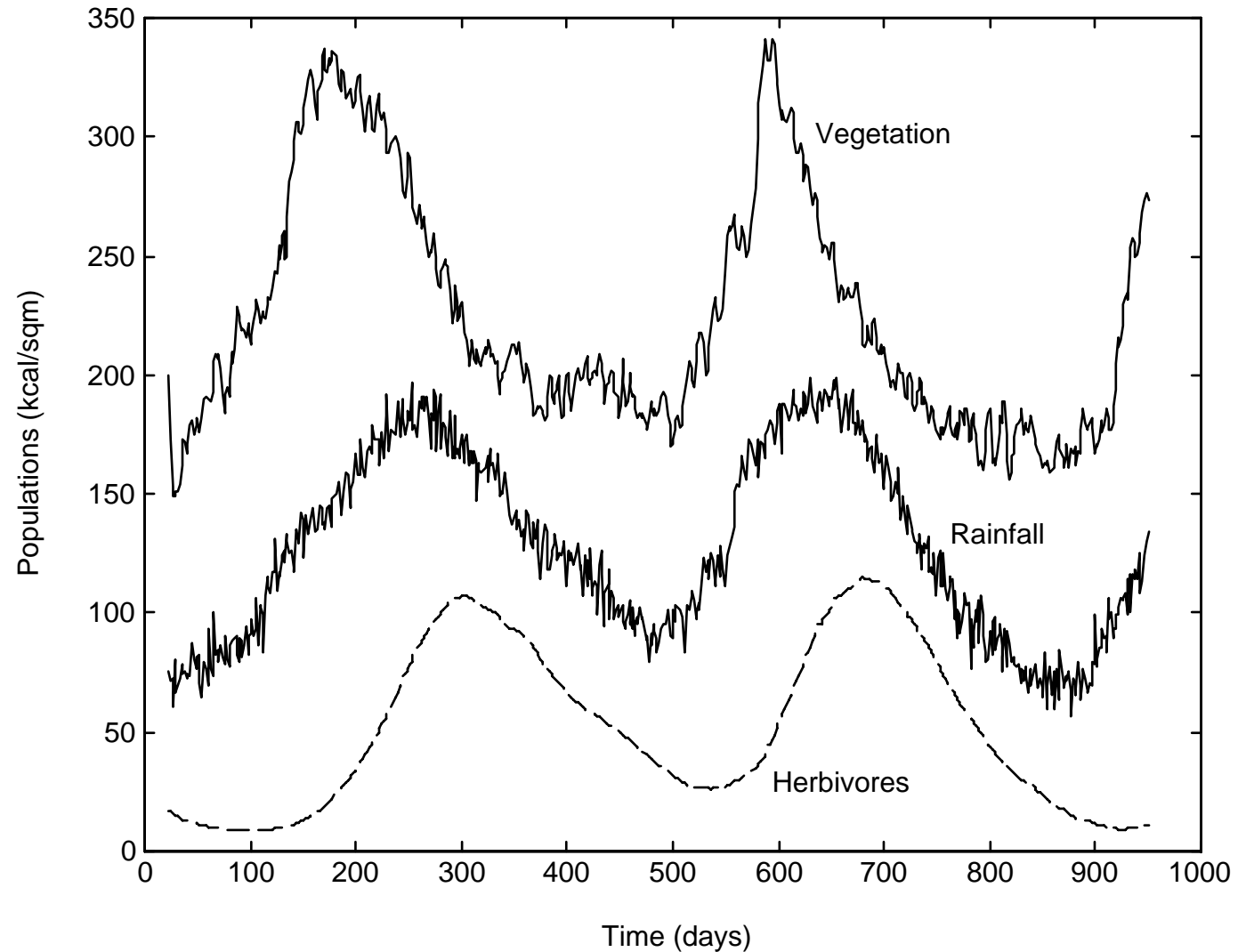
# Equilibrio e dinamica del pascolamento

- Si suppone che il pascolo sia “pilotato” da un serie storica di pioggia con periodicità bi-annuale a cui è sovrapposta una fluttuazione casuale
- Il valore costante di pioggia assunto per il calcolo dell’equilibrio è pari alla media della serie storica



# Andamento del sistema Pascolo - Erbivori

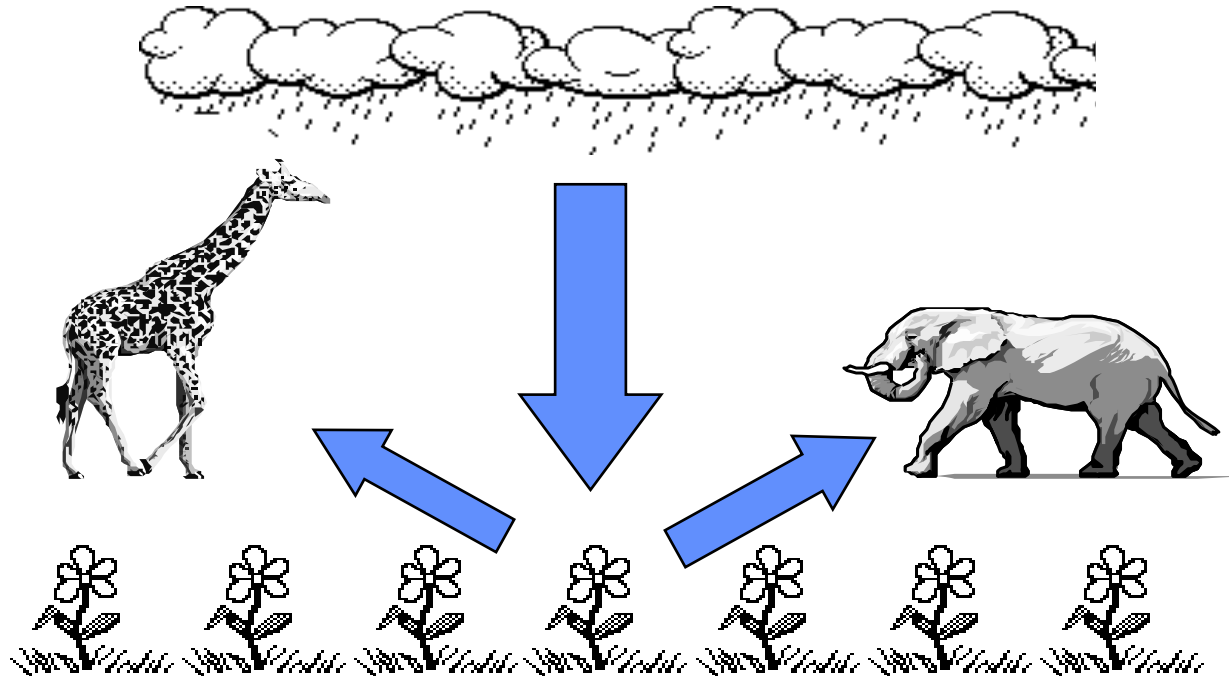
- ◆ *Apparentemente* il pascolo precede la pioggia
- ◆ In realtà la massima crescita è limitata dal pascolamento
- ◆ La crescita degli erbivori è ritardata rispetto alla crescita del pascolo



# Coesistenza competitiva

- *Problema:* due specie condividono la stessa risorsa
- *Ipotesi:*
  - La risorsa è limitata ed ha una dinamica di crescita propria
  - Ciascuna specie utilizza la risorsa con una propria risposta funzionale
- *Conclusione:* Una delle due specie è destinata all'estinzione

## ***PRINCIPIO DI ESCLUSIONE COMPETITIVA***



# Ecosistema con due specie in competizione

- ❑ La risorsa Pascolo ( $V$ ) ha una propria dinamica di crescita
- ❑ Le due specie hanno diversa risposta funzionale
- ❑ Domanda: potrà esistere equilibrio competitivo?
- ❑ Se tale equilibrio esiste esso dovrà soddisfare *contemporaneamente*

$$\frac{dV}{dt} = 0 \quad \frac{dH_1}{dt} = 0 \quad \frac{dH_2}{dt} = 0 \quad \text{con} \quad V \neq 0 \quad H_1 \neq 0 \quad H_2 \neq 0$$

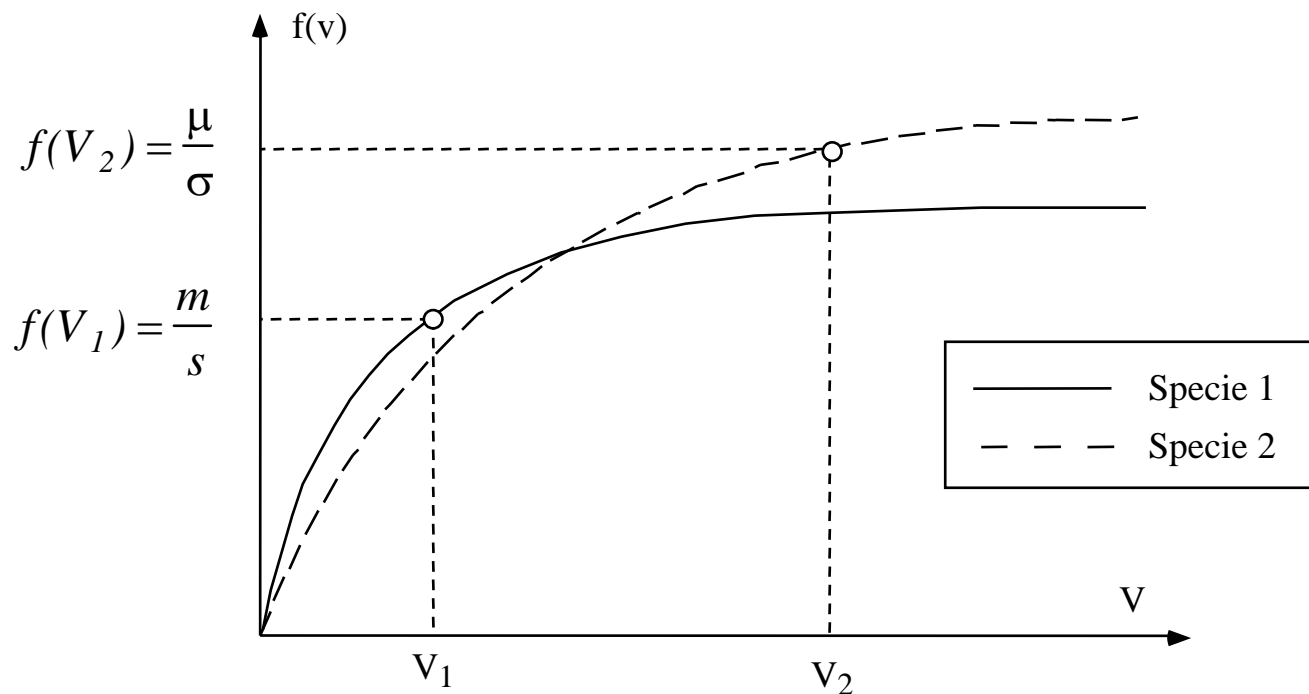
- ❑ Modello dell'ecosistema:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Pascolo} \quad \frac{dV}{dt} = a(t) - p \cdot V - q \cdot f(V) \cdot H_1 - u \cdot g(V) \cdot H_2 \\ \text{Specie 1} \quad \frac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 \\ \text{Specie 2} \quad \frac{dH_2}{dt} = \sigma \cdot g(V) \cdot H_2 - \mu \cdot H_2 \end{array} \right.$$

# Equilibrio di ciascuna delle due specie

- Ciascuna specie sarà in equilibrio con una diversa condizione del pascolo

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Specie 1} \quad \frac{dH_1}{dt} = 0 \Rightarrow f(V_1) = \frac{m}{s} = \frac{V_1}{K_{v_1} + V_1} \Leftrightarrow V_1 = \frac{K_{v_1}}{\frac{s}{m} - 1} \\ \text{Specie 2} \quad \frac{dH_2}{dt} = 0 \Rightarrow g(V_2) = \frac{\mu}{\sigma} = \frac{V_2}{K_{v_2} + V_2} \Leftrightarrow V_2 = \frac{K_{v_2}}{\frac{\sigma}{\mu} - 1} \end{array} \right.$$



# Equilibrio del Pascolo

$$\frac{dV}{dt} = 0 \Rightarrow \bar{a} - p \cdot V^* - q \cdot f(V^*) \cdot H_1 - u \cdot g(V^*) \cdot H_2 = 0$$

- In generale il valore di equilibrio per il pascolo  $V^*$  sarà diverso da quello richiesto per l'equilibrio di ciascuna delle 2 specie

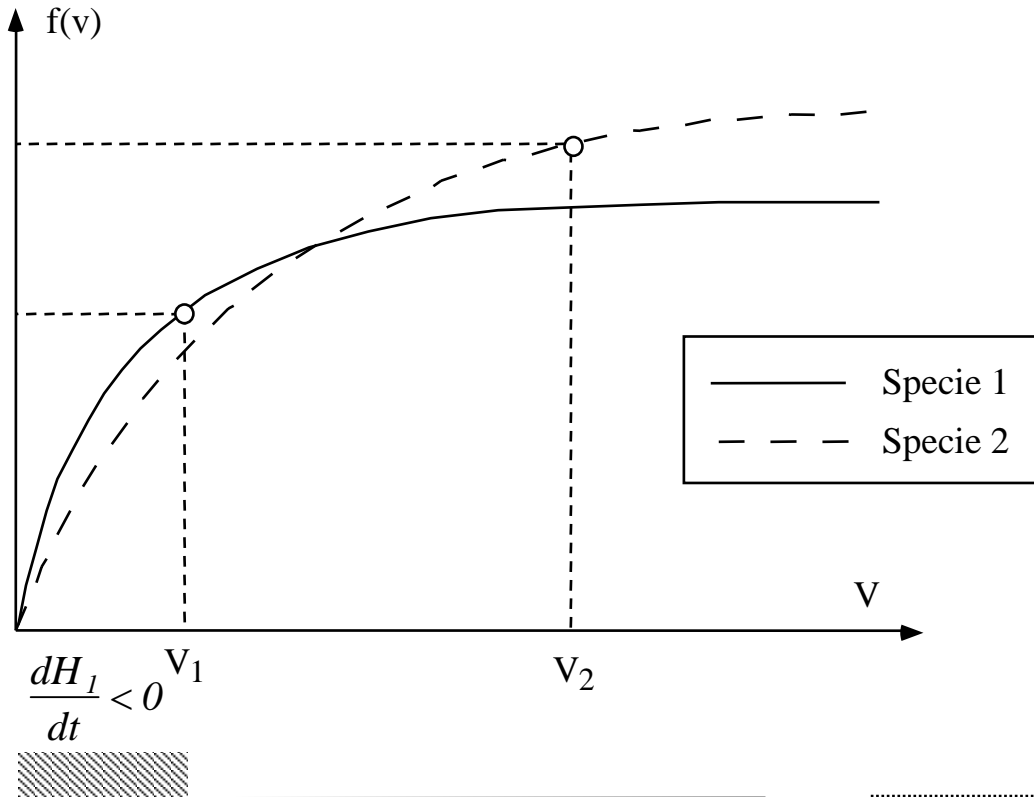
$$V^* \neq V_1 \neq V_2$$

- Non essendo possibile in generale ottenere l'equilibrio delle TRE dinamiche con il medesimo valore di  $V$ , si avranno le due coppie di equilibrio in cui una delle due specie si estingue

- **Principio di esclusione competitiva**

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dH_1}{dt} = 0 \Rightarrow V_1 = \frac{K_{v_1}}{\frac{s}{m} - 1} \quad e \quad H_2 = 0 \\ \frac{dH_2}{dt} = 0 \Rightarrow V_2 = \frac{K_{v_2}}{\frac{\sigma}{\mu} - 1} \quad e \quad H_1 = 0 \end{array} \right.$$

# Comportamento dinamico



1) Estinzione Specie 2

$$V_1 < V^* < V_2 \Rightarrow \begin{cases} \frac{dH_1}{dt} > 0 \\ \frac{dH_2}{dt} < 0 \end{cases}$$

2) Estinzione di entrambe le specie

$$V^* < V_1 \Rightarrow \begin{cases} \frac{dH_1}{dt} < 0 \\ \frac{dH_2}{dt} < 0 \end{cases}$$

3) Ambedue le specie crescono: ciò fa diminuire il pascolo fino a che

$$V^* < V_2$$

a questo punto di ritorna al caso 1:

Estinzione della Specie 2

$$V^* > V_2 \Rightarrow \begin{cases} \frac{dH_1}{dt} > 0 \\ \frac{dH_2}{dt} > 0 \end{cases}$$

# Equilibrio con esclusione

- ❑ All'equilibrio si estingue la specie che richiede il più alto valore del pascolo ( $V_2$ )
- ❑ Il sistema si riduce ad una sola specie predatrice ( $H_1$ )

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Pascolo} \quad \frac{dV}{dt} = a(t) - p \cdot V - q \cdot f(V) \cdot H_1 \\ \text{Specie 1} \quad \frac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 \end{array} \right.$$

- ❑ Con equilibrio del pascolo  $V = V_1$ , che è quello richiesto dalla specie 1

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Pascolo} \quad \frac{dV}{dt} = 0 \Rightarrow \bar{a} - p \cdot V_1 - q \cdot f(V_1) \cdot H_1 \Rightarrow \bar{H}_1 = \frac{\bar{a} - p \cdot V_1}{q \frac{m}{s}} \\ \text{Specie 1} \quad \frac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 \Rightarrow V_1: f(V_1) = \frac{m}{s} \end{array} \right.$$

# Strategie di gestione (1)

---

- 1) Sottrarre un rateo costante di individui della specie 1 (*constant cropping*) in modo da rendere la loro popolazione compatibile con il livello di pascolo ( $V_2$ ) richiesto dalla specie 2

$$\frac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 - C$$

$$0 = s \cdot f(V_2) \cdot H_1 - m \cdot H_1 - C \Rightarrow H_1 = \frac{C}{s \cdot f(V_2) - m}$$

Si può dimostrare che questo equilibrio è *instabile*

- 2) Sottrarre una frazione di individui della specie 1 (*proportional cropping*)

$$\frac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 - k \cdot H_1$$

L'equilibrio richiede di determinare  $k$  in modo che  $f(V_2) = \frac{m+k}{s}$

Stessa difficoltà del precedente: l'equilibrio è *instabile*

## Strategie di gestione (2)

---

- Si adotta una strategia di prelievo della Specie 1 proporzionale al quadrato della sua consistenza

$$\frac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 - k \cdot H_1^2$$

- In modo che la Specie 1 raggiunga l'equilibrio per il livello di pascolo ( $V_2$ ) richiesto dalla specie 2, ottenendo il valore stazionario

$$\bar{H}_1 = \frac{s \cdot f(V_2) - m}{k}$$

Si dimostra che questo equilibrio è *stabile*

- **IMPORTANTE:** è sottinteso che tali politiche vanno applicate solamente quando la specie 1 è in crescita  $\frac{dH_1}{dt} > 0$