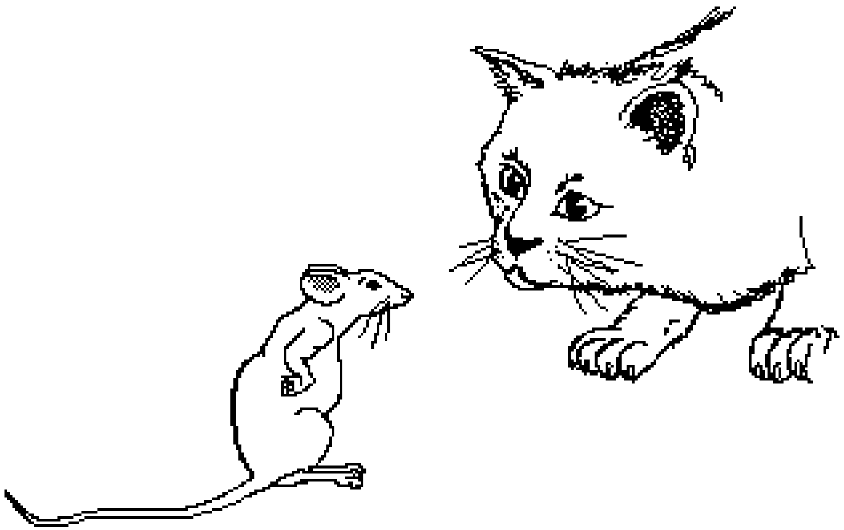
MODELLI PREDA - PREDATORE



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 formata dalla dinamica di crescita *F(x)* meno il termine di predazione
- La dinamica del predatore è un'estinzione (lineare) più un termine di "rifornimento" energetico derivante dalla predazione
- La **predazione** è il legame fra le due dinamiche

$$\begin{cases} \textit{preda} & \dfrac{dx}{dt} = \overbrace{x \cdot F(x)}^{\text{crescita}} - \boxed{y \cdot p(x)} \\ \textit{predatore} & \dfrac{dy}{dt} = \underbrace{-m \cdot y}_{\text{estinzione}} + \boxed{c \cdot y \cdot p(x)} \end{cases}$$

predazione
=
legame fra
le 2 popolazioni

$F(x) = \textit{funzione di crescita}$ $\quad$ $p(x) = \textit{risposta funzionale del predatore}$

$m = \textit{rateo di mortalità del predatore}$ $\quad$ $c = \textit{fattore di conversione dell' energia}$

Modello di Lotka - Volterra

- E’ stato il primo modello preda-predatore
- Non è molto realistico: *p(x)* non riflette la realtà biologica
- Ha il pregio di permettere un’analisi lineare

$$\begin{cases} preda & \dfrac{dx}{dt} = r \cdot x \cdot \left(1 - \dfrac{x}{K}\right) - b_{12} \cdot x \cdot y \\ predatore & \dfrac{dy}{dt} = -m \cdot y + b_{21} \cdot x \cdot y \end{cases}$$

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

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

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

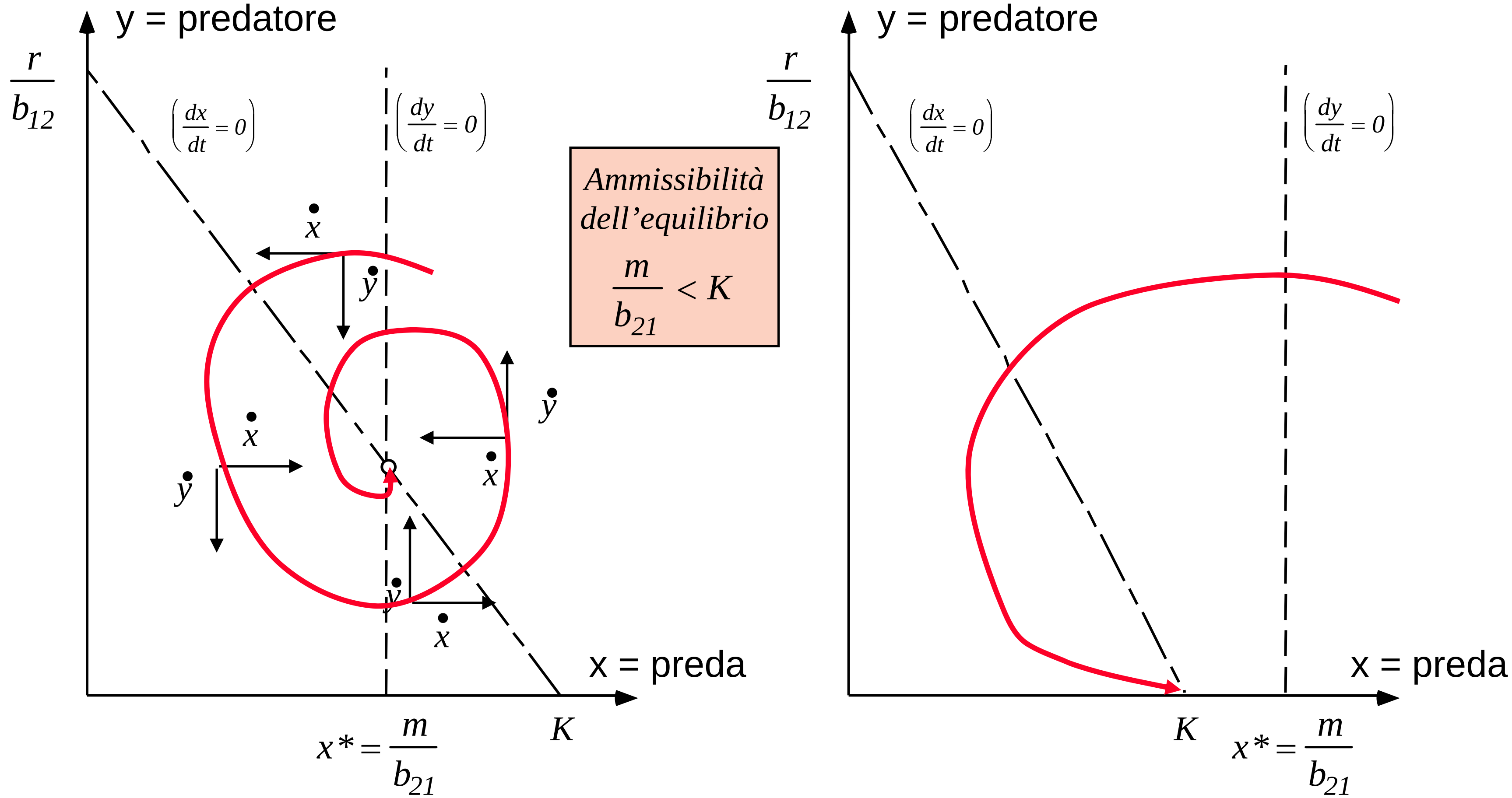
$$-my+b_{21} \cdot x \cdot y=0 \quad \Rightarrow \quad x^{*}=\frac{m}{b_{21}}$$

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

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

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

$$\mathbf{J}=\begin{bmatrix}\dfrac{\partial f_1}{\partial x} & \dfrac{\partial f_1}{\partial y}\\[2mm] \dfrac{\partial f_2}{\partial x} & \dfrac{\partial f_2}{\partial y}\end{bmatrix}$$

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

$$\mathbf{J}=\begin{bmatrix}-\dfrac{m\cdot r}{b_{21}\cdot K} & -m\dfrac{b_{12}}{b_{21}}\\[2mm] b_{21}\cdot\dfrac{r}{b_{12}}\cdot\left(1-\dfrac{m}{b_{21}\cdot K}\right) & 0\end{bmatrix}$$

Autovalori dello Jacobiano

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

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

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

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

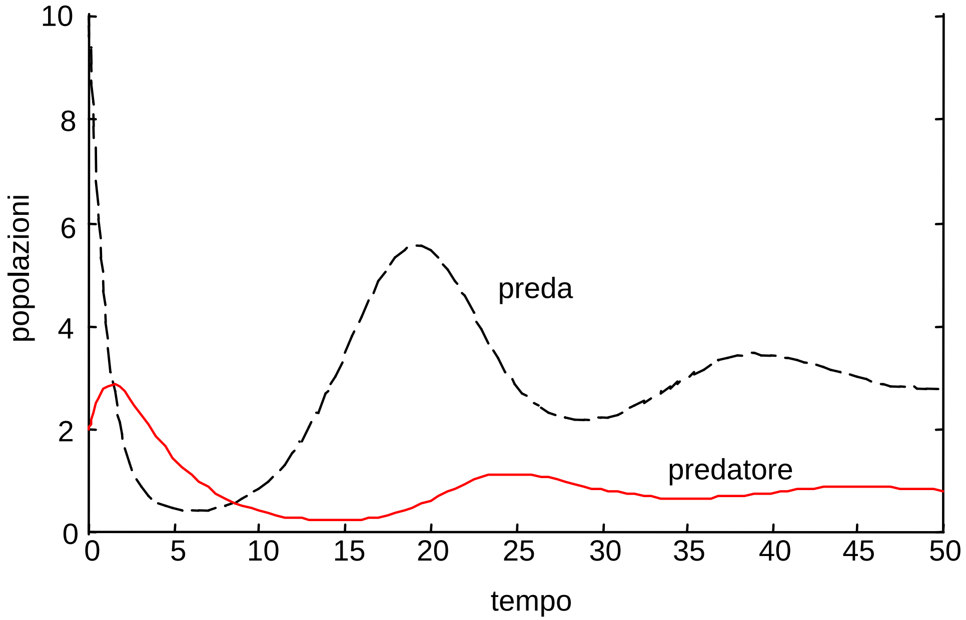
$$1-\frac{m}{b_{21}\cdot K}>0 \quad \Rightarrow \quad K>\frac{m}{b_{21}}$$

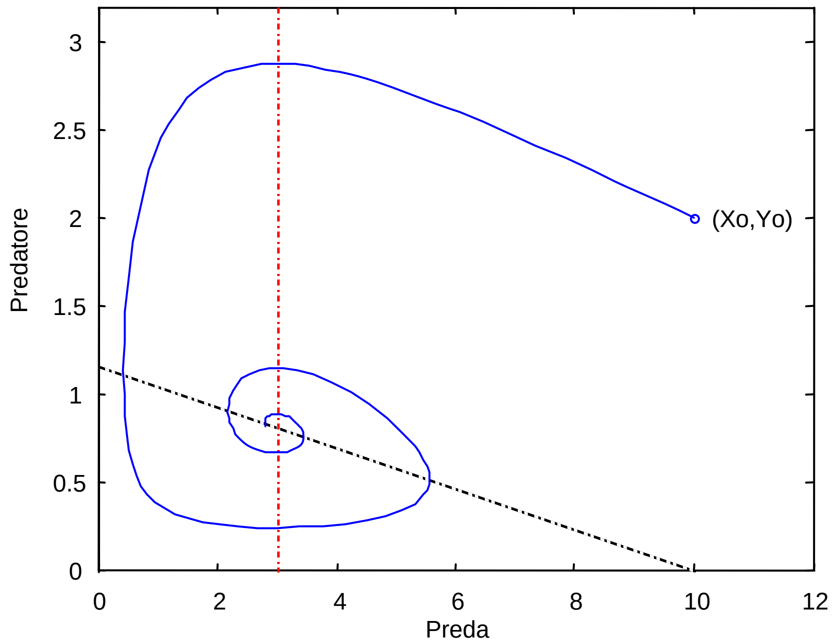
questa condizione coincide con quella di esistenza dell'equilibrio di coesistenza
Perciò se esiste un equilibrio ammissibile, esso è anche stabile

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





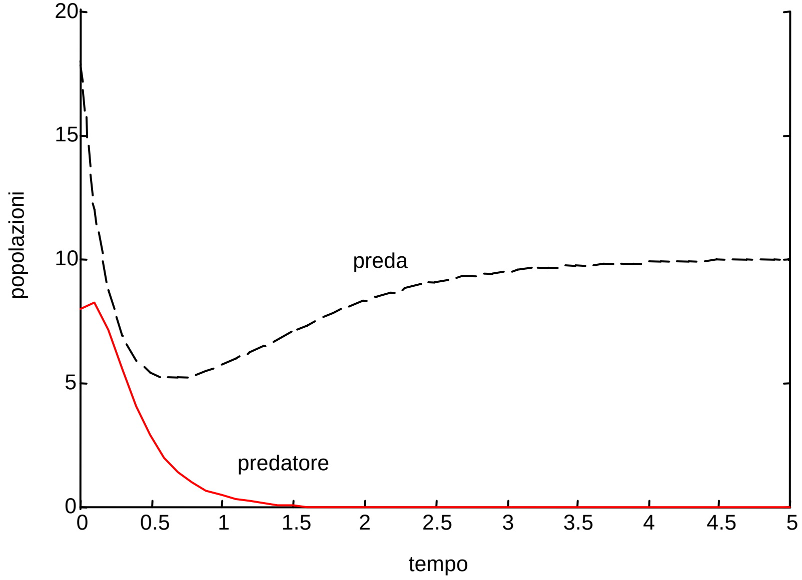
$$r = 0.5 \quad m = 0.3 \quad K = 10 \quad b_{12} = 0.43 \quad b_{21} = 0.1$$

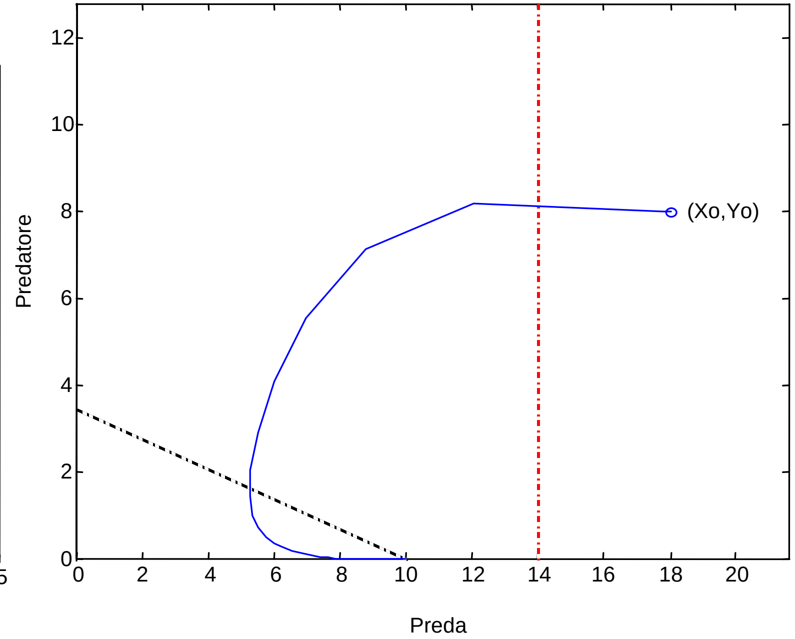
$$x_{equil} = 3.0 \quad y_{equil} = 1.1667 \quad \lambda_{1,2} = -0.075 \pm j0.3152$$

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





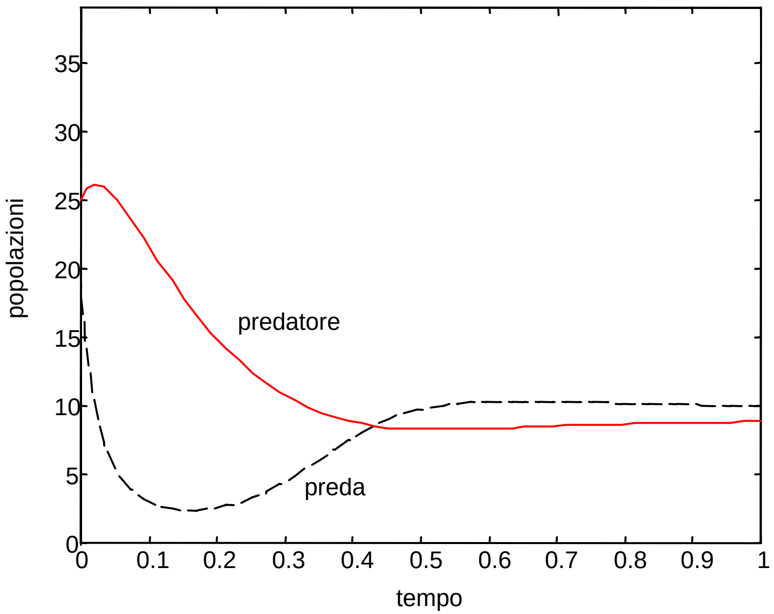
$$r = 0.5 \quad m = 5.6 \quad K = 10 \quad b_{12} = 0.43 \quad b_{21} = 0.4$$

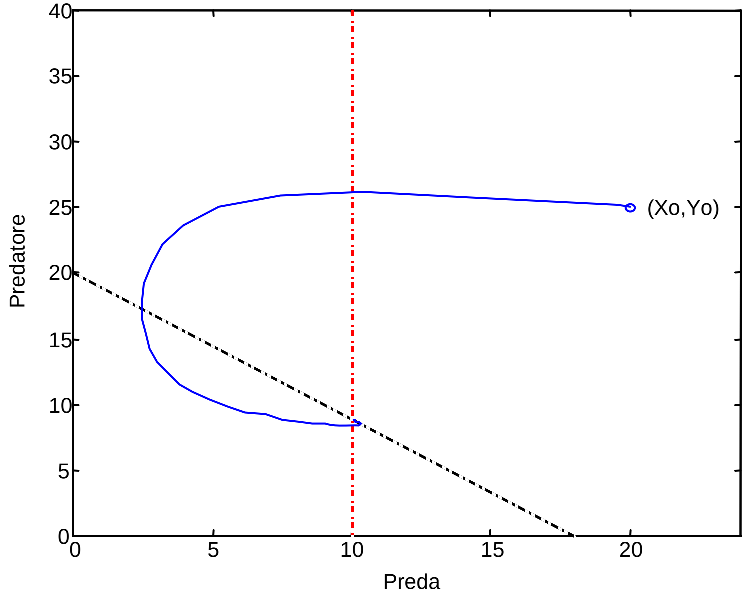
$$x_{equil}^{(1)} = 10 \quad y_{equil}^{(1)} = 0 \quad \lambda_1 = -1.4647$$

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

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

Comportamento ammissibile monotono





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

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

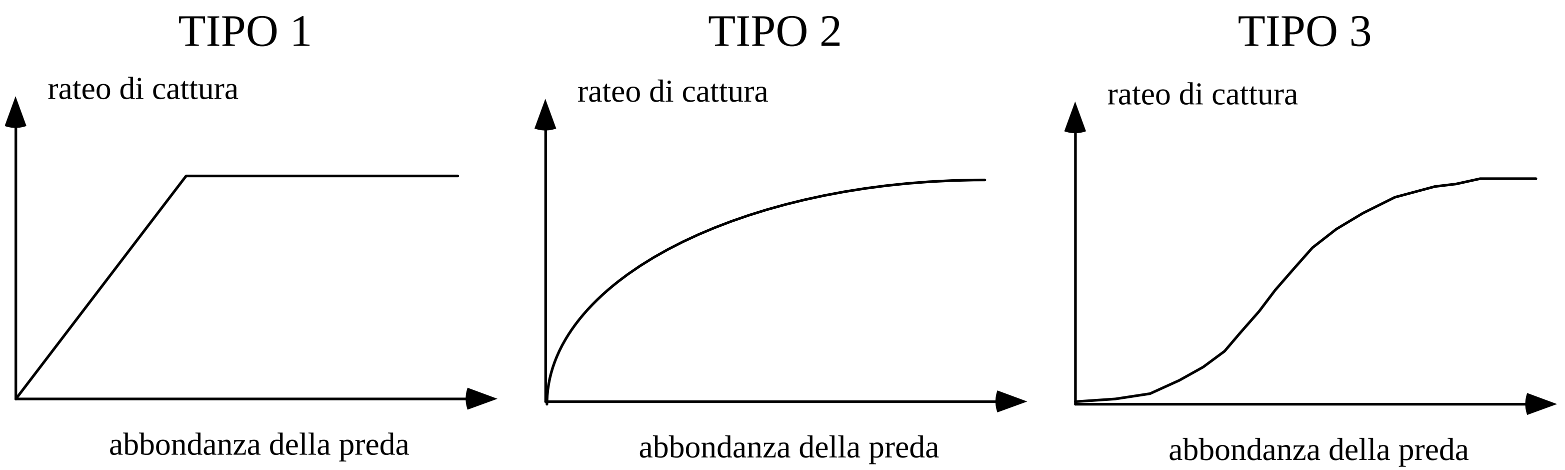
Equilibrio ammissibile (coesistenza) e stabile
Comportamento dinamico monotono

Risposta funzionale del predatore

- Il termine di predazione di Lotka-Volterra è inammissibile perché considera il predatore ***INSAZIABILE:*** la funzione *b.x.y* è ***illimitata***
- In natura si osserva invece che esiste una ***limitazione*** alla capacità del predatore di catturare e consumare del cibo
- Il rateo di predazione in funzione dell'abbondanza di cibo è detto

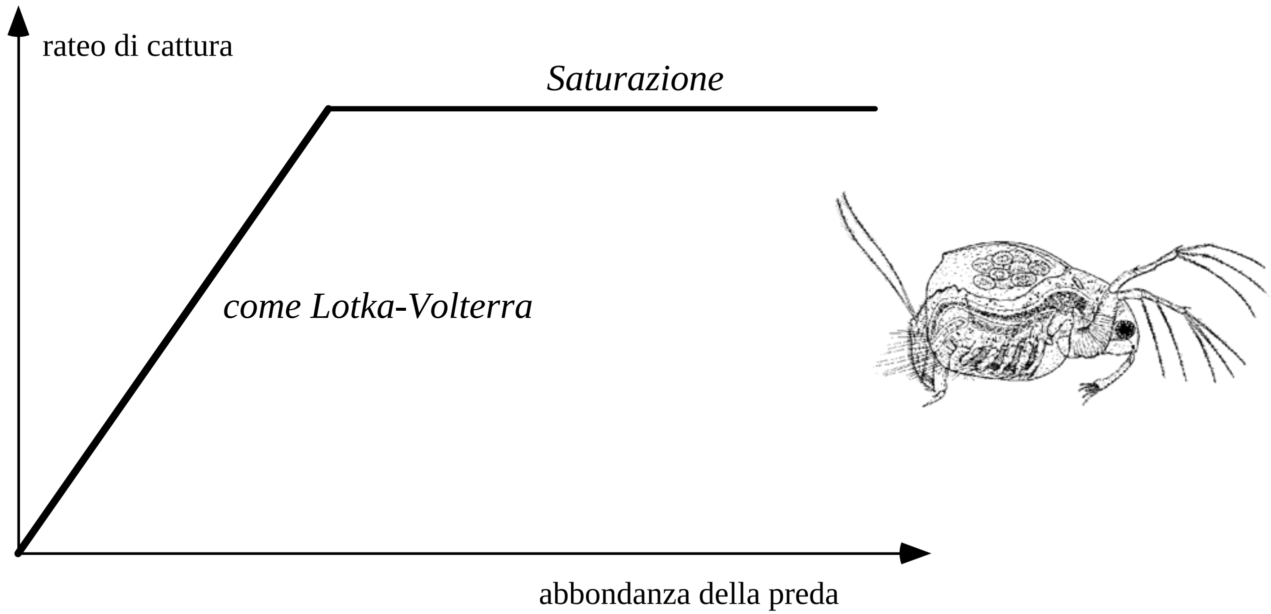
risposta funzionale del predatore

- Si hanno tre tipi di risposta funzionale



Risposta funzionale di tipo 1

- La predazione è proporzionale alla disponibilità di cibo fino al raggiungimento di un limite di saturazione "dura" (discontinuità)
- E' tipica degli organismi "filtratori" (es. *Daphnia*) che catturano il cibo in sospensione nell'acqua: la massima portata d'acqua limita lo sfruttamento del cibo
- Si può ancora usare un termine moltiplicativo come in Lotka-Volterra, ma con una saturazione



Risposta funzionale di tipo 2

- La "sazietà" del predatore viene raggiunta gradualmente
- Essa dipende dalle varie fasi di manipolazione del cibo (cattura e consumo)
- Definizioni:
  - T = tempo totale dedicato alla nutrizione
  - T_r = tempo dedicato alla ricerca della preda
  - T_m = tempo dedicato alla manipolazione della preda
  - t_m = tempo dedicato alla manipolazione di una singola preda
  - q = spazio esplorato nell'unità di tempo
  - p_a = probabilità di cattura della preda
  - x = densità della preda

$$D = p_a \cdot q \cdot x \cdot T_r = \textit{prede catturate nel tempo } T_r$$

$$T_m = D \cdot t_m = t_m \cdot p_a \cdot q \cdot x \cdot T_r = \textit{tempo totale di manipolazione}$$

$$T = T_m + T_r = T_r \left(1 + t_m \cdot p_a \cdot q \cdot x\right)$$

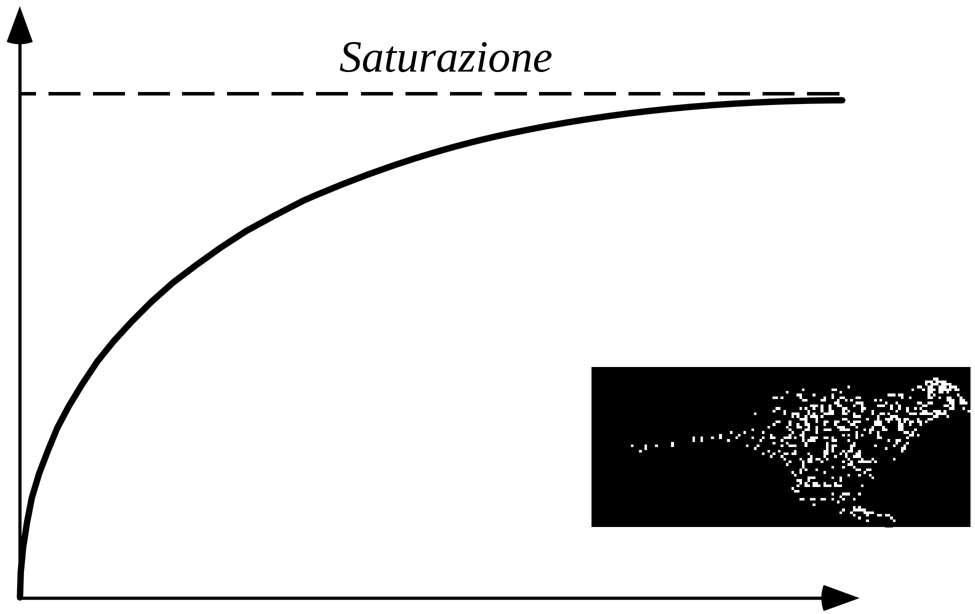
Prede consumate nell'unità di tempo

$$E = \frac{D}{T} = \frac{p_a \cdot q \cdot x \cdot T_r}{T_r \left(1 + t_m \cdot p_a \cdot q \cdot x\right)} = \frac{p_a \cdot q \cdot x}{\left(1 + t_m \cdot p_a \cdot q \cdot x\right)} = \frac{\alpha \cdot x}{1 + t_m \cdot \alpha \cdot x}$$

Risposta funzionale di tipo 2

- E’ tipica degli organismi superiori dotati di buona mobilità
- E’ limitata dai tempi fissi di manipolazione che non dipendono dall’abbondanza della preda
- Questo tipo di risposta, anche se derivata su diversa base biologica *(reazioni enzimatiche)*, la si ritrova nella dinamica batterica.

rateo di cattura

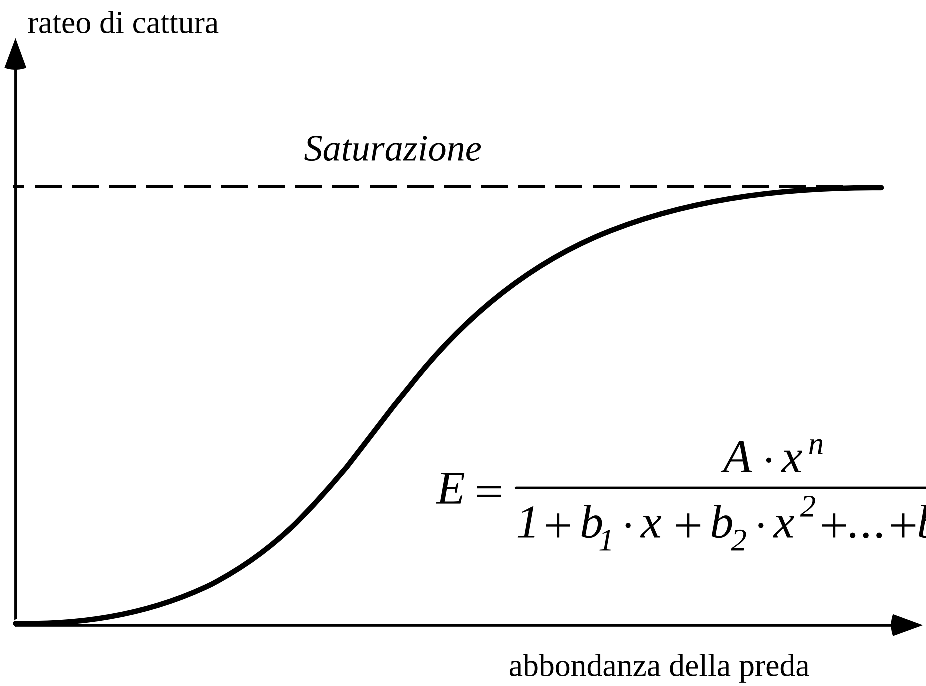


abbondanza della preda

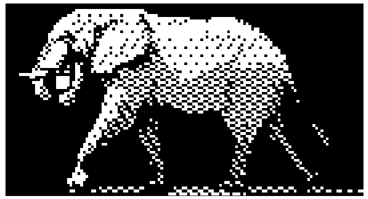
$$E = \frac{\alpha \cdot x}{1 + t_m \cdot \alpha \cdot x}$$

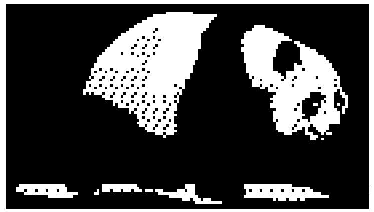
Risposta funzionale di tipo 3

- Si basa su ragionamenti analoghi ai precedenti riguardo alla saturazione
- E’ adatta ad organismi che
  - hanno maggiori difficoltà a procurarsi il cibo quando questo è scarso (bassa densità di preda)
  - hanno scarsa mobilità
- Si rappresenta con una funzione sigmoidale



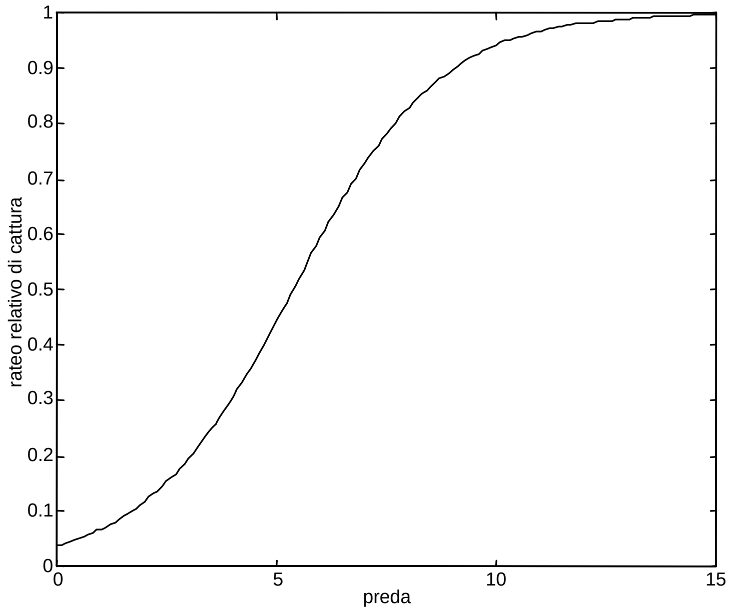
$$E = \frac{A \cdot x^n}{1 + b_1 \cdot x + b_2 \cdot x^2 + \ldots + b_n \cdot x^n}$$





Risposta funzionale di tipo 3

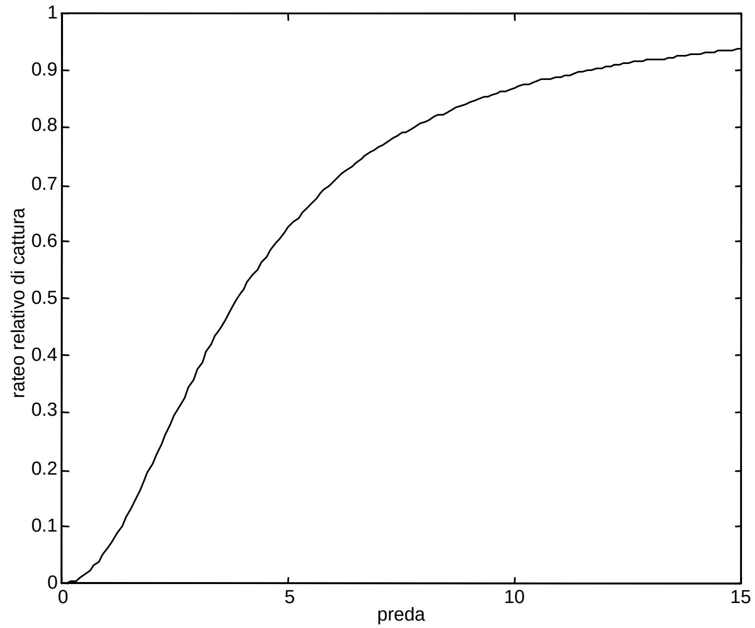
sigmoide esponenziale:
maggior controllo alle basse densità



$$E = \frac{A}{1 + B \cdot e^{-C \cdot x}}$$

$$A = 1 \quad B = 25 \quad C = 0.60$$

sigmoide polinomiale:
maggior controllo alle alte densità



$$E = \frac{A}{1 + B \cdot x^{-N}}$$

$$A = 1 \quad N = 2 \quad B = 25$$

Generalizzazione del modello Preda-Predatore

$$\begin{cases} preda & \dfrac{dx}{dt} = x \cdot g(x) - y \cdot h(x) \\ predatore & \dfrac{dy}{dt} = -m \cdot y + c \cdot y \cdot h(x) \end{cases}$$

- Utilizzo di funzioni qualsiasi per la crescita *g(x)* e la predazione *h(x)* , purché soggette alle seguenti limitazioni generali

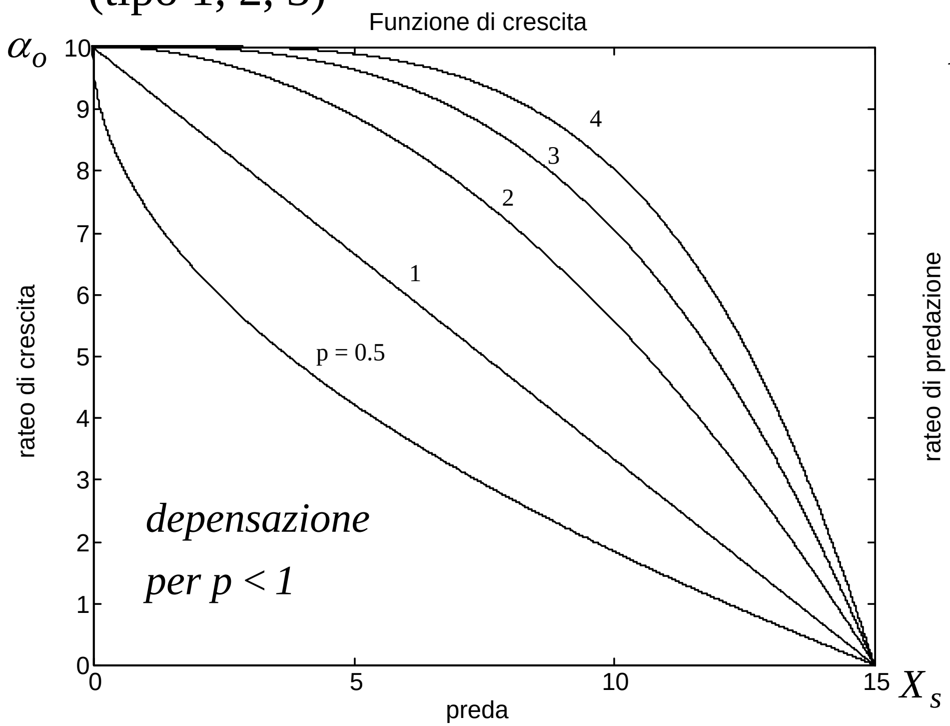
condizioni su g(x)	*condizioni su h(x)*
$g(0) > 0$	$h(0) = 0$
$g(K) = 0$	$\lim_{x \to \infty} h(x) = cost.$
$\dfrac{dg}{dx} < 0$	$\dfrac{dh}{dx} > 0$

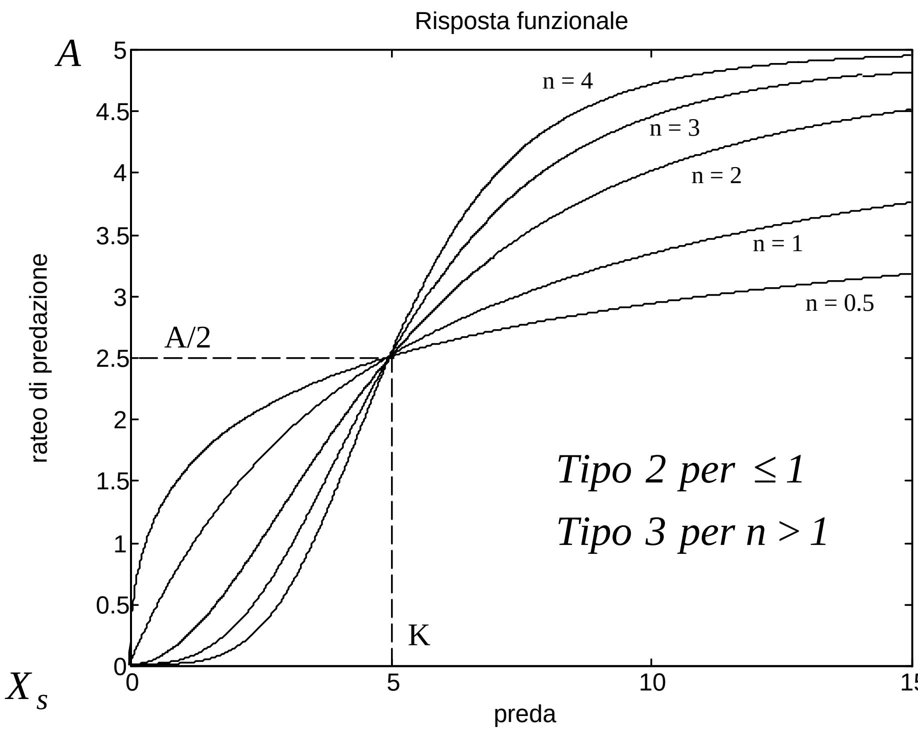
Specifica delle funzioni *g(x)* e *p(x)*

- Scegliendo funzioni che soddisfano ai criteri generali precedenti, si può porre

$$g(x) = r\left[1 - \left(\frac{x}{X_s}\right)^p\right] \quad p > 0 \qquad\qquad h(x) = \frac{A\,x^n}{K^n + x^n} \quad n > 0$$

- esse comprendono ogni tipo di crescita (depensata e non) e di risposta funzionale (tipo 1, 2, 3)





Equilibrio del modello generalizzato

Sostituendo le funzioni così definite nel modello, si ha:

$$\begin{cases} g(x) = r\left[1 - \left(\dfrac{x}{X_s}\right)^p\right] \\ p(x) = \dfrac{A x^n}{K^n + x^n} \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = x \cdot r\left[1 - \left(\dfrac{x}{X_s}\right)^p\right] - y \cdot \dfrac{A x^n}{K^n + x^n} \\ \dfrac{dy}{dt} = y \cdot \left[-m + c \cdot \dfrac{A x^n}{K^n + x^n}\right] \end{cases}$$

Da cui si ricava l'equilibrio

$$\begin{cases} y^* = \dfrac{x^* \cdot g(x^*)}{p(x^*)} \\ p(x^*) = \dfrac{m}{c} \end{cases} \Rightarrow \begin{matrix} y^* = \dfrac{c \cdot x^* \cdot g(x^*)}{m} \\ x^* = p^{-1}\left(\dfrac{m}{c}\right) \end{matrix}$$

Equilibrio del modello generalizzato

$$\begin{cases} 0 = x \cdot r\left[1 - \left(\dfrac{x}{X_s}\right)^p\right] - y \cdot \dfrac{Ax^n}{K^n + x^n} \\ 0 = y \cdot \left[-m + c \cdot \dfrac{Ax^n}{K^n + x^n}\right] \end{cases}$$

Dipendenza critica dal massimo rateo di nutrizione A ed il rateo di estinzione m

Isoclina del preda	Isoclina del predatore (retta verticale)
$y = \dfrac{r}{A}\left[1 - \left(\dfrac{x}{X_s}\right)^p\right] \cdot \dfrac{K^n + x^n}{x^{n-1}}$	$x^* = K\left(\dfrac{m}{cA - m}\right)^{\frac{1}{n}}$

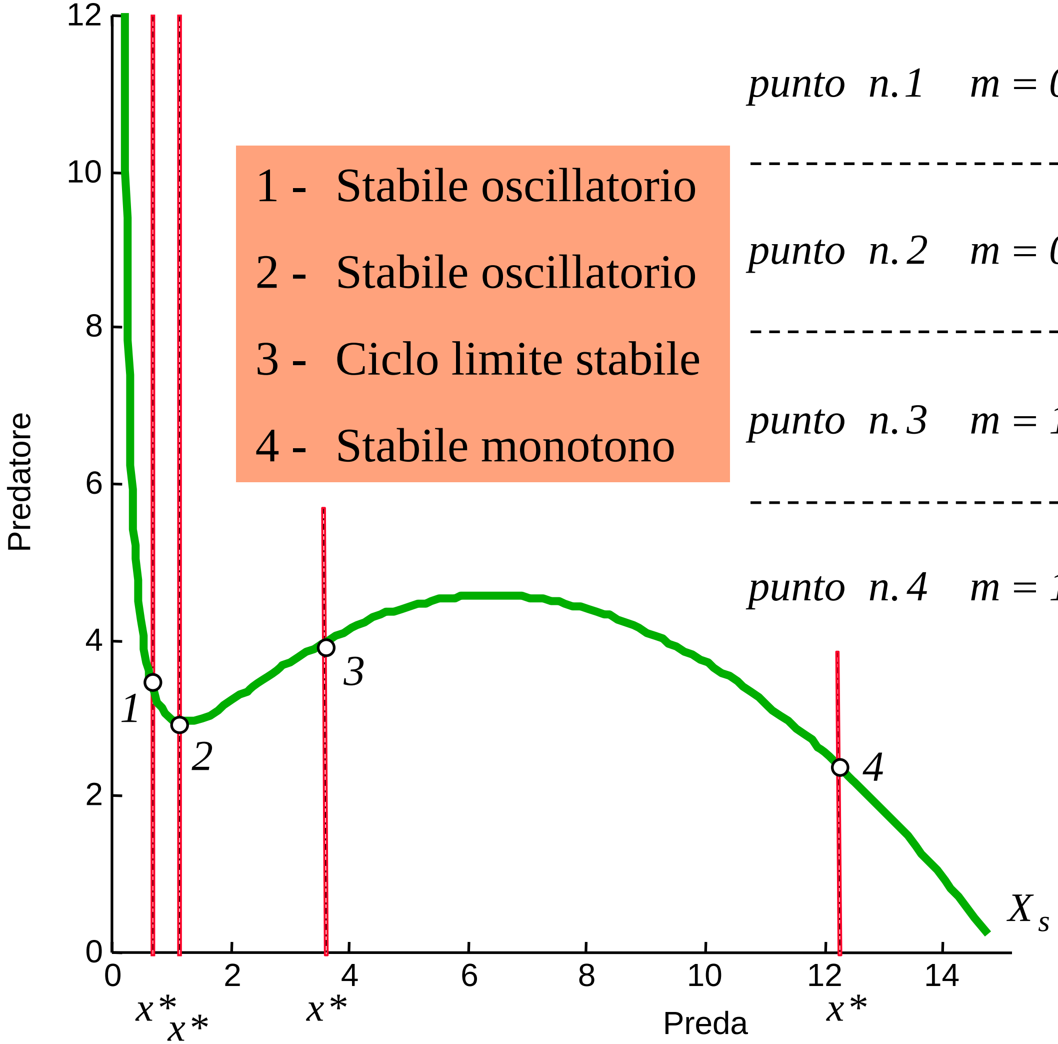
Jacobiano all'equilibrio

$$\boldsymbol{J}^* = \left[\begin{array}{c:c} r\left(1-(p+1)\left(\dfrac{x^*}{X_s}\right)^p\right) - y^*\cdot A\cdot n\dfrac{K^n x^{*n-1}}{\left(K^n + x^{*n}\right)^2} & -A\dfrac{x^{*n}}{K^n + x^{*n}} \\ \hdashline y^*\cdot c\cdot A\cdot n\dfrac{K^n x^{*n-1}}{\left(K^n \overset{y^*=}{+} x^{*n}\right)^2} & 0 \end{array}\right]$$

Con i valori x* e y* di equilibrio

$$y^* = \frac{r}{A}\left[1-\left(\frac{x^*}{X_s}\right)^p\right]\cdot\frac{K^n + x^{*n}}{x^{*n-1}} \qquad x^* = K\left(\frac{m}{cA-m}\right)^{\frac{1}{n}}$$

Dipendenza dell'equilibrio da *m*



punto n.1 $m = 0.45$ $\begin{cases} x^* = 0.6516 \\ y^* = 3.4616 \end{cases}$ $\begin{cases} \lambda_1 = -2.1199 + j0.7120 \\ \lambda_2 = -2.1199 - j0.7120 \end{cases}$

punto n.2 $m = 0.85$ $\begin{cases} x^* = 1.1348 \\ y^* = 2.9230 \end{cases}$ $\begin{cases} \lambda_1 = -0.2316 + j2.3093 \\ \lambda_2 = -0.2316 - j2.3093 \end{cases}$

punto n.3 $m = 1.40$ $\begin{cases} x^* = 3.5675 \\ y^* = 3.9426 \end{cases}$ $\begin{cases} \lambda_1 = 0.9692 + j0.3251 \\ \lambda_2 = 0.9692 - j0.3251 \end{cases}$

punto n.4 $m = 1.50$ $\begin{cases} x^* = 12.2474 \\ y^* = 2.3770 \end{cases}$ $\begin{cases} \lambda_1 = -3.5614 \\ \lambda_2 = -0.0054 \end{cases}$

Equilibrio ammissibile di coesistenza (non estinzione del predatore) per

$$x^* = K\left(\frac{m}{cA - m}\right)^{\frac{1}{n}} < X_s \Rightarrow cA > m$$

Tipo di equilibrio e comportamento dinamico

- A seconda del punto di incontro delle isocline si ha un diverso tipo di equilibrio

$cA > m$

equilibrio stabile

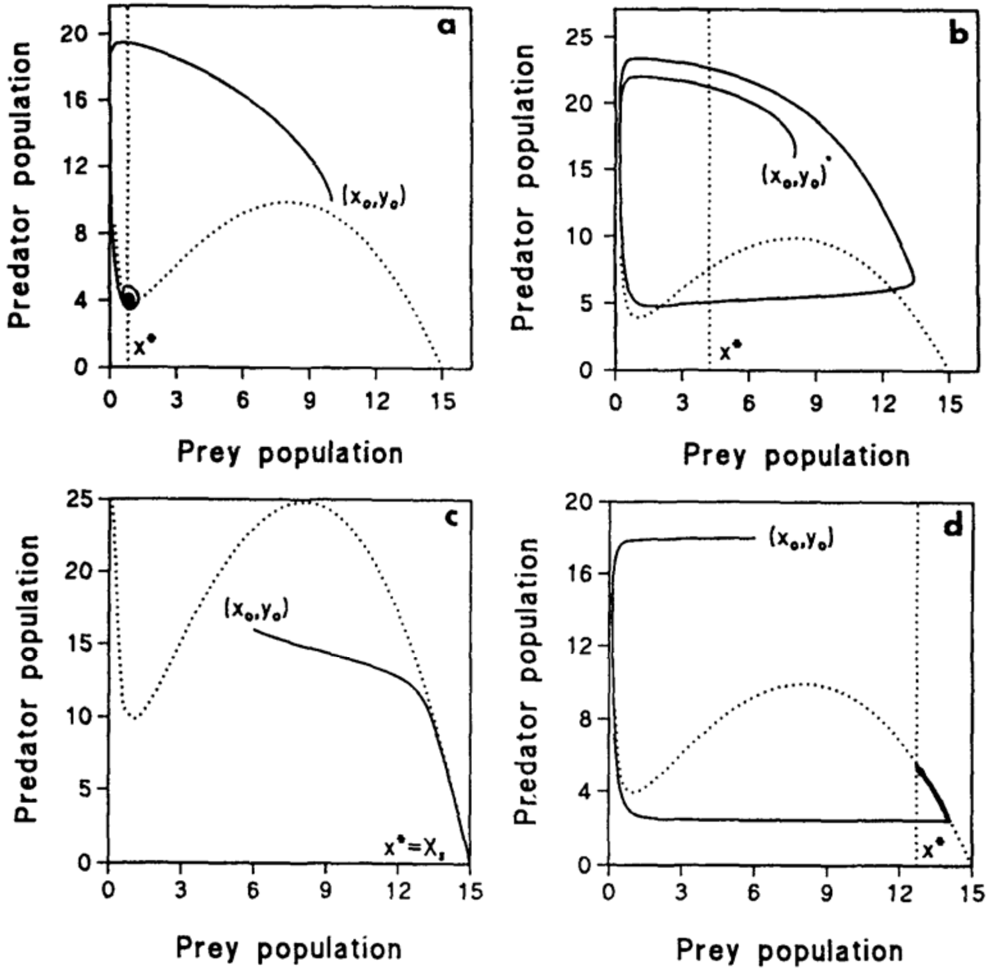
ciclo limite

$c \cdot A < m \quad \Rightarrow \quad x^* > X_s$

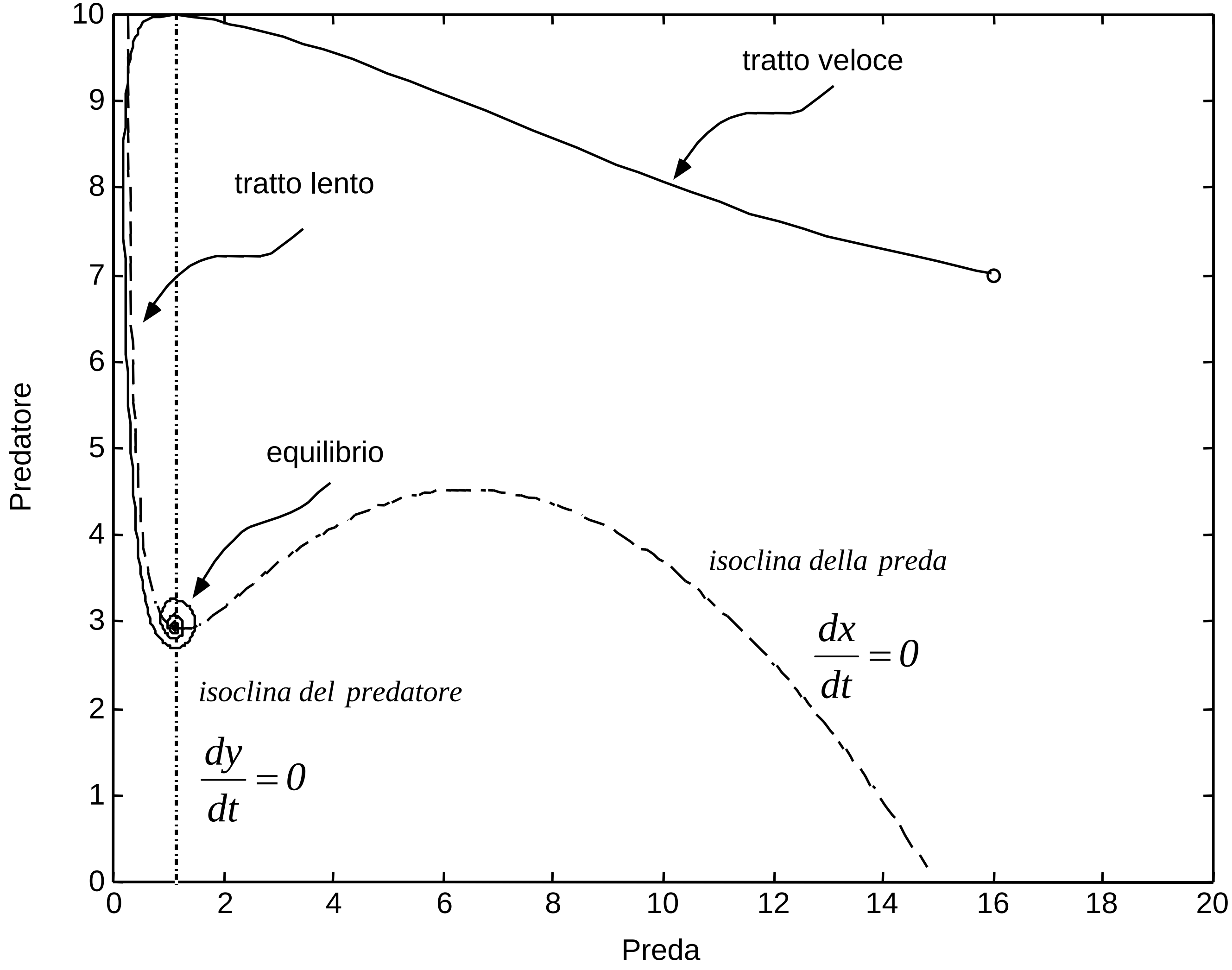
estinzione del predatore

equilibrio stabile

monotono



Equilibrio stabile oscillatorio

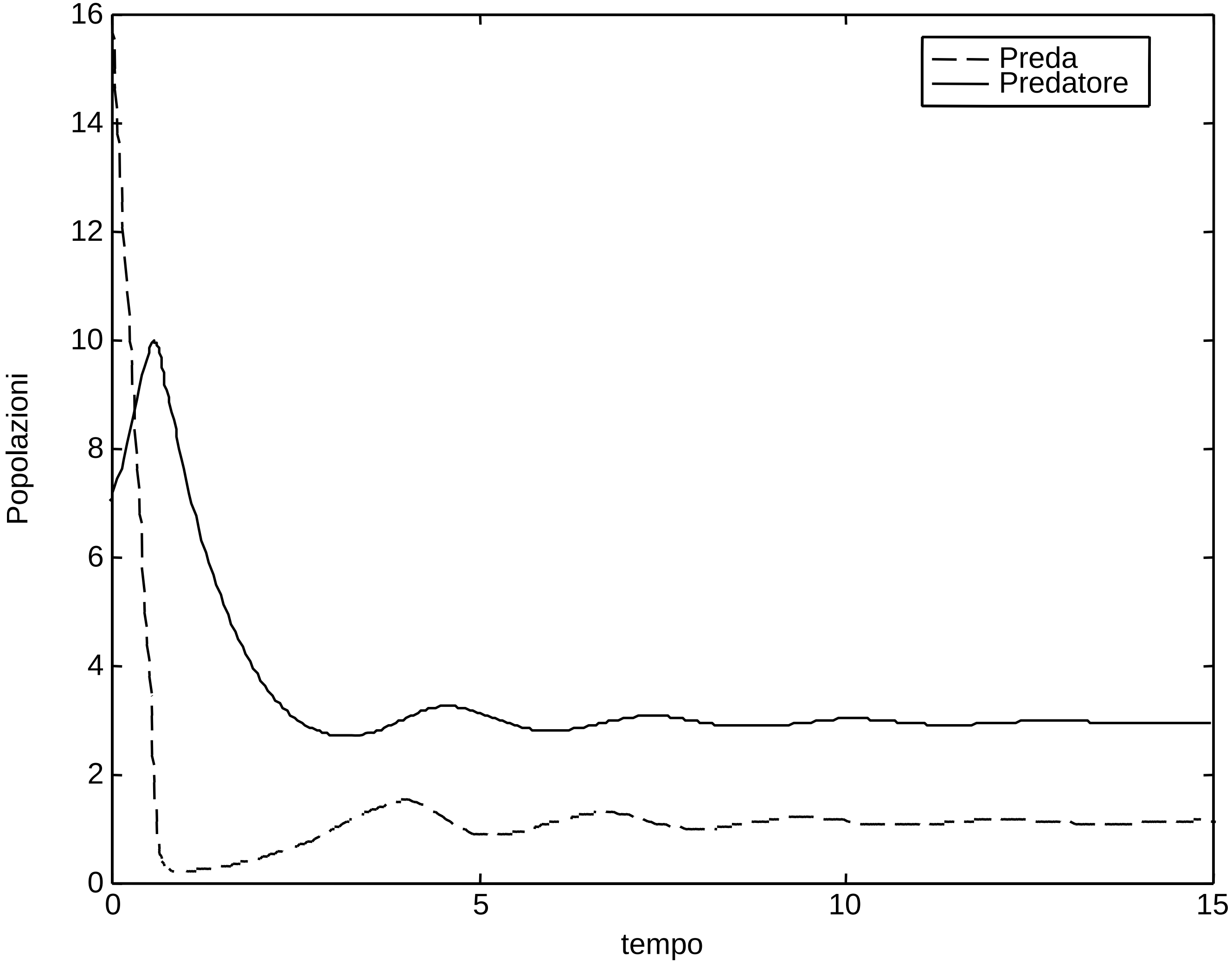


$$m = 0.85$$

$$\begin{cases} x^* = 1.1348 \\ y^* = 2.9230 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \lambda_1 = -0.2316 + j2.3093 \\ \lambda_2 = -0.2316 - j2.3093 \end{cases}$$

Equilibrio stabile oscillatorio

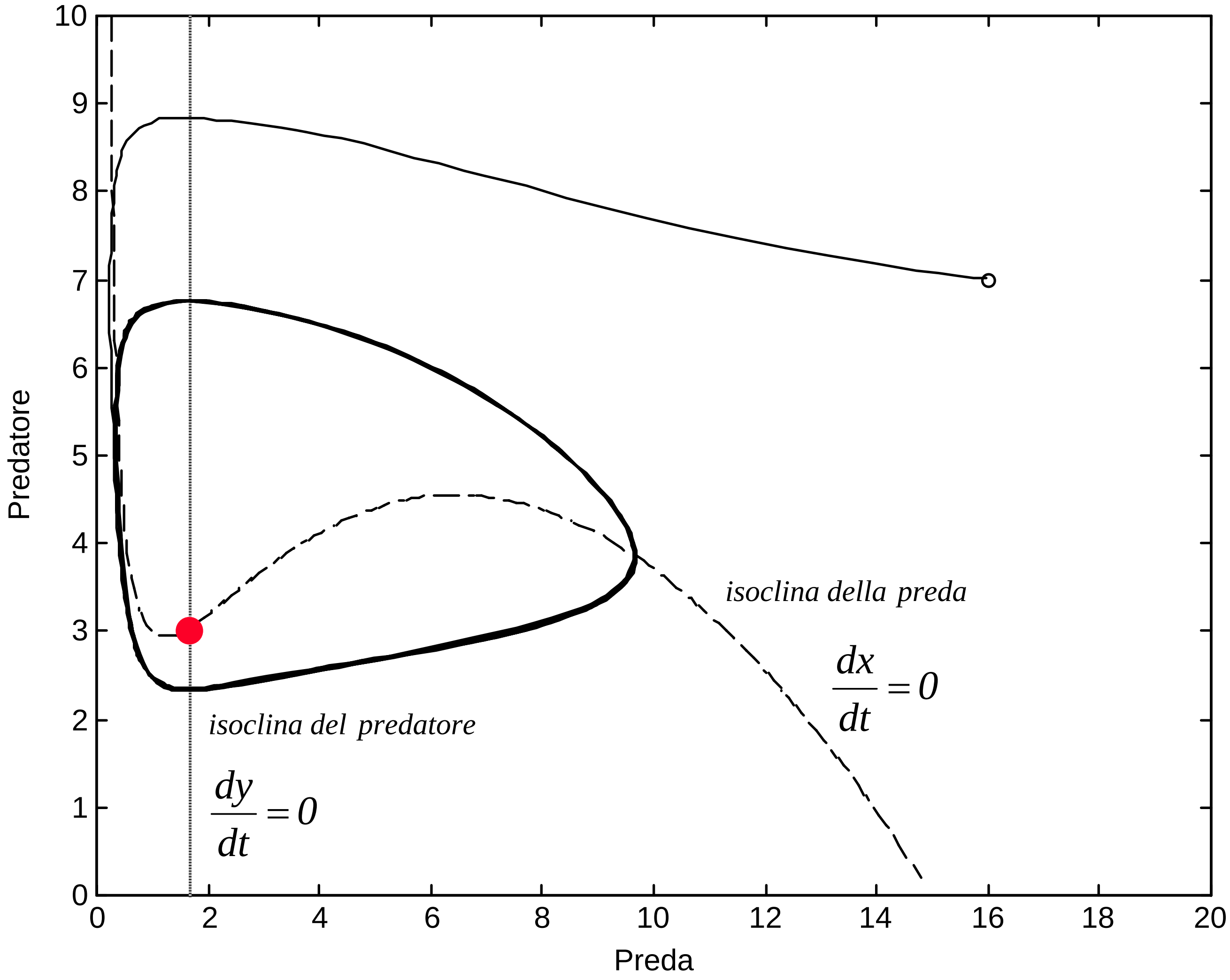


$$m = 0.85$$

$$\begin{cases} x^* = 1.1348 \\ y^* = 2.9230 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \lambda_1 = -0.2316 + j2.3093 \\ \lambda_2 = -0.2316 - j2.3093 \end{cases}$$

Ciclo limite stabile



$m = 1.40$

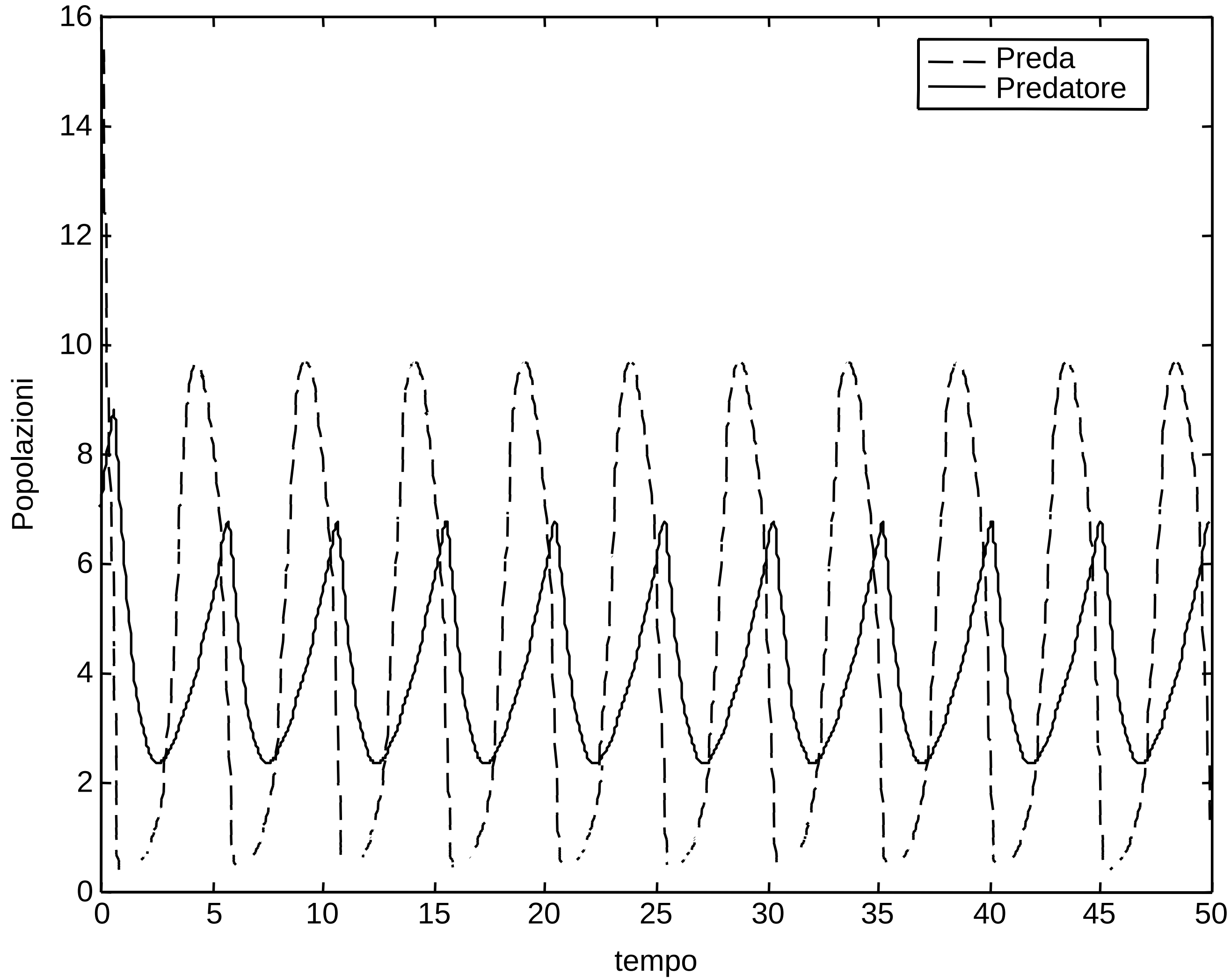
$$\begin{cases} x^* = 3.5675 \\ y^* = 3.9426 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \lambda_1 = 0.9692 + j0.3251 \\ \lambda_2 = 0.9692 - j0.3251 \end{cases}$$

Autovalori a parte reale positiva

L'equilibrio instabile ● respinge verso il ciclo limite

Ciclo limite stabile

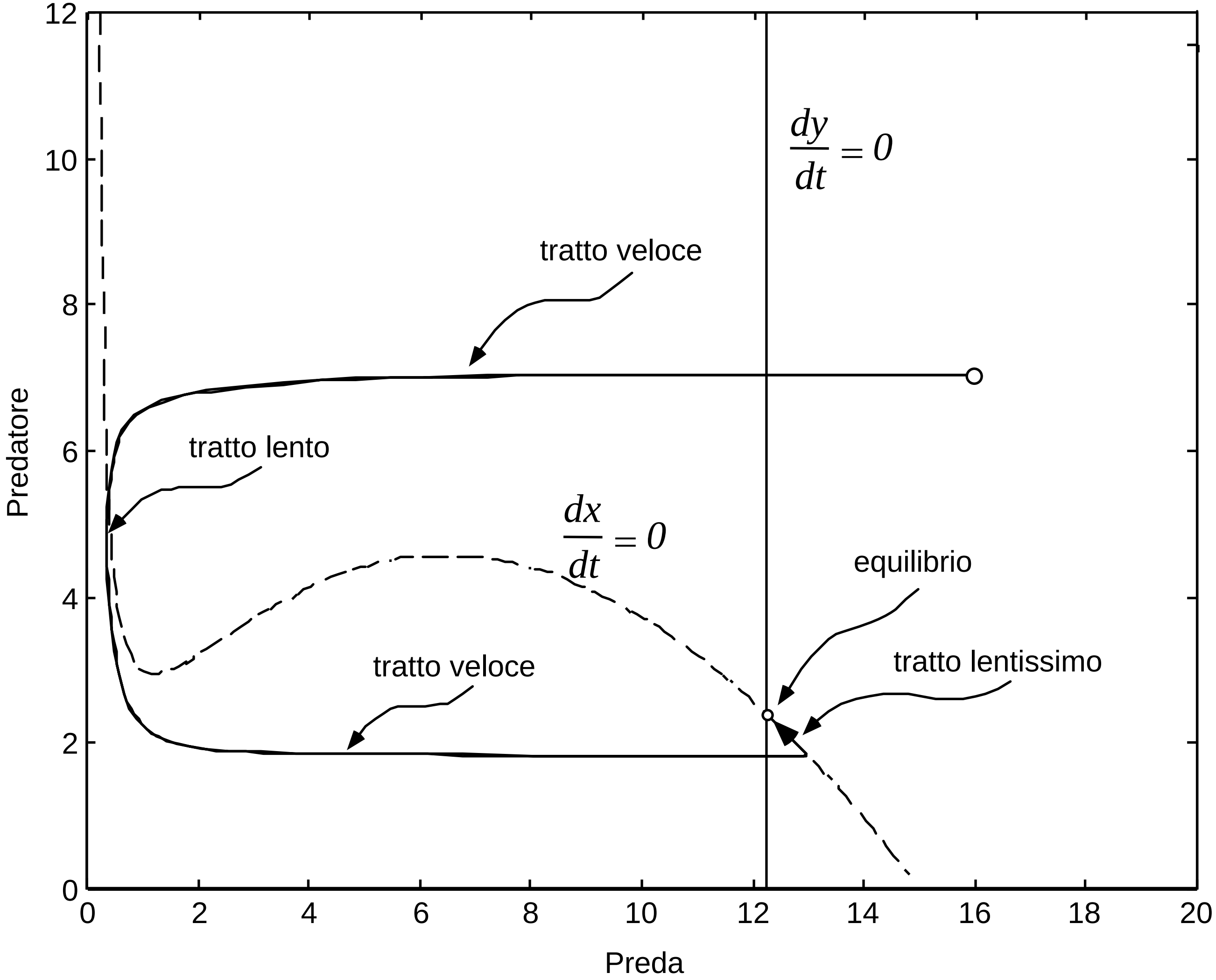


$$m = 1.40$$

$$\begin{cases} x^* = 3.5675 \\ y^* = 3.9426 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \lambda_1 = 0.9692 + j0.3251 \\ \lambda_2 = 0.9692 - j0.3251 \end{cases}$$

Equilibrio stabile monotono



$m = 1.50$

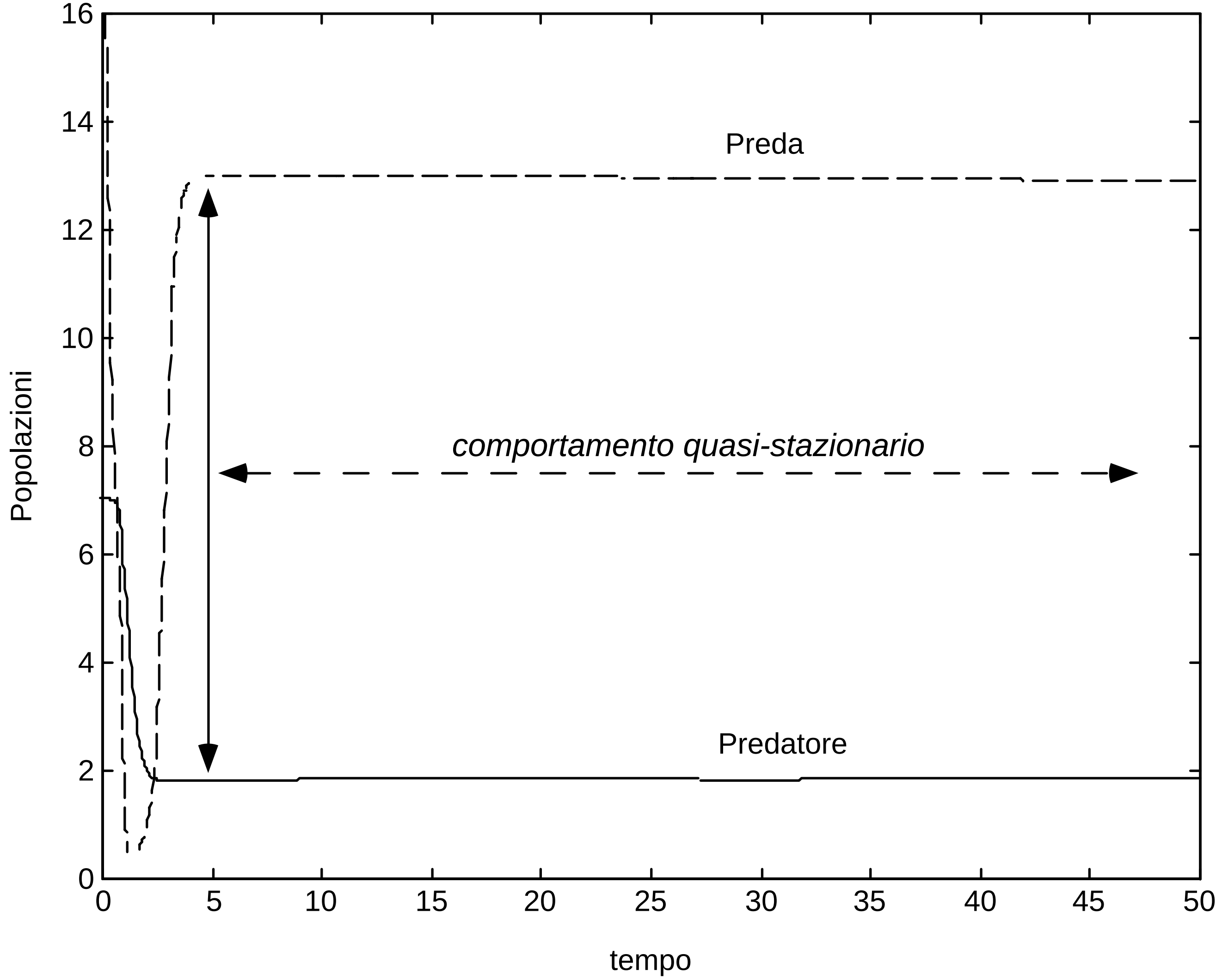
$$\begin{cases} x^* = 12.2474 \\ y^* = 2.3770 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \lambda_1 = -3.5614 \\ \lambda_2 = -0.0054 \end{cases}$$

Gli autovalori sono reali negativi

λ_2 rappresenta la dinamica dovuta al fatto che il sistema si muove *quasi* lungo un isoclina di equilibrio

Equilibrio stabile monotono



$m = 1.50$

$$\begin{cases} x^* = 12.2474 \\ y^* = 2.3770 \end{cases}$$

$$\begin{cases} \lambda_1 = -3.5614 \\ \lambda_2 = -0.0054 \end{cases}$$

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 $f(V) = \dfrac{V}{K_v + V}$
  - Hanno un rendimento di predazione ‘s’ con $s < q$

$$
\begin{cases}
Pascolo & \dfrac{dV}{dt} = a(t) - p \cdot V - q \cdot f(V) \cdot H \\
Erbivori: & \dfrac{dH}{dt} = -m \cdot H + s \cdot f(V) \cdot H
\end{cases}
$$

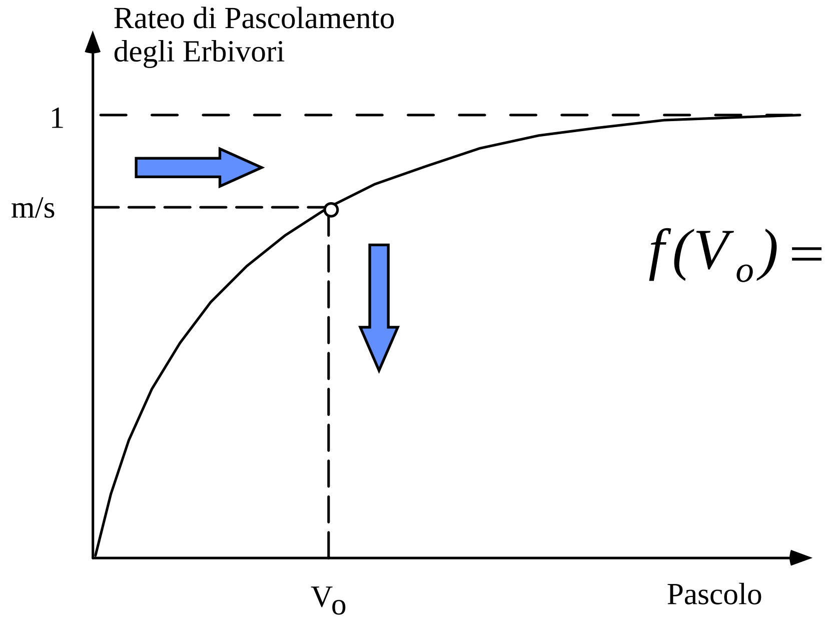
Equilibrio stazionario

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

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

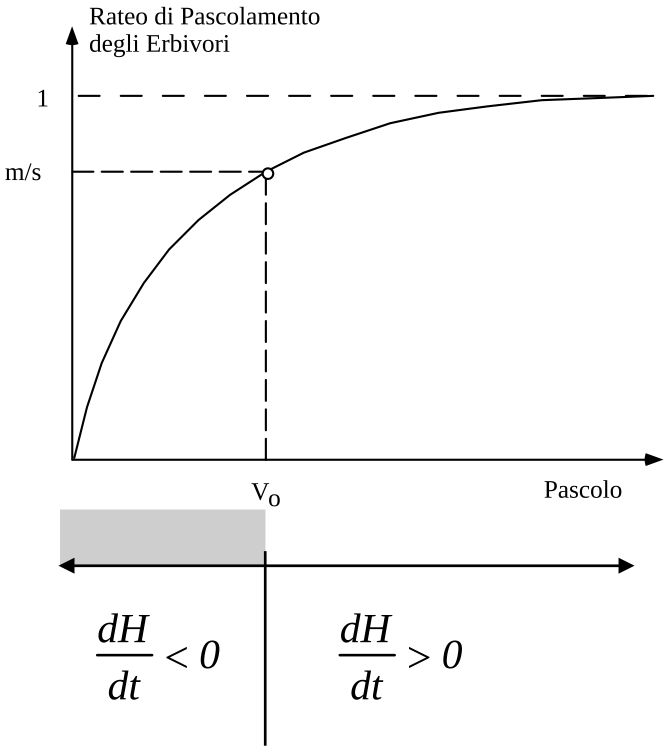
$$f(V_o) = \frac{m}{s} = \frac{V_o}{K_v + V_o}$$

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



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

Calcolo dell'equilibrio Pascolo-Erbivori



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

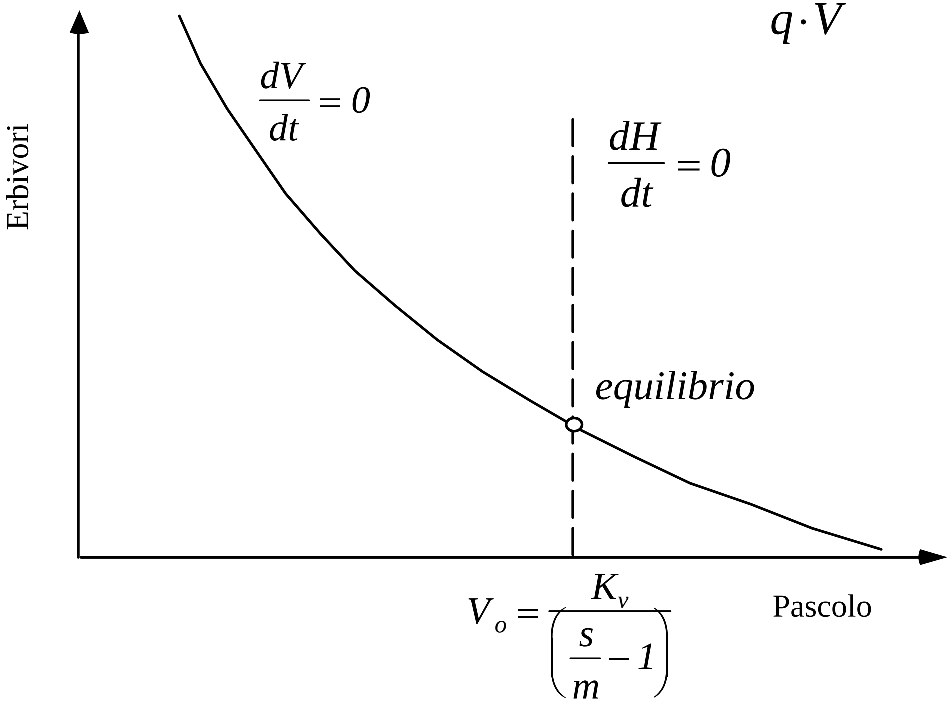
isoclina degli erbivori

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

isoclina del pascolo

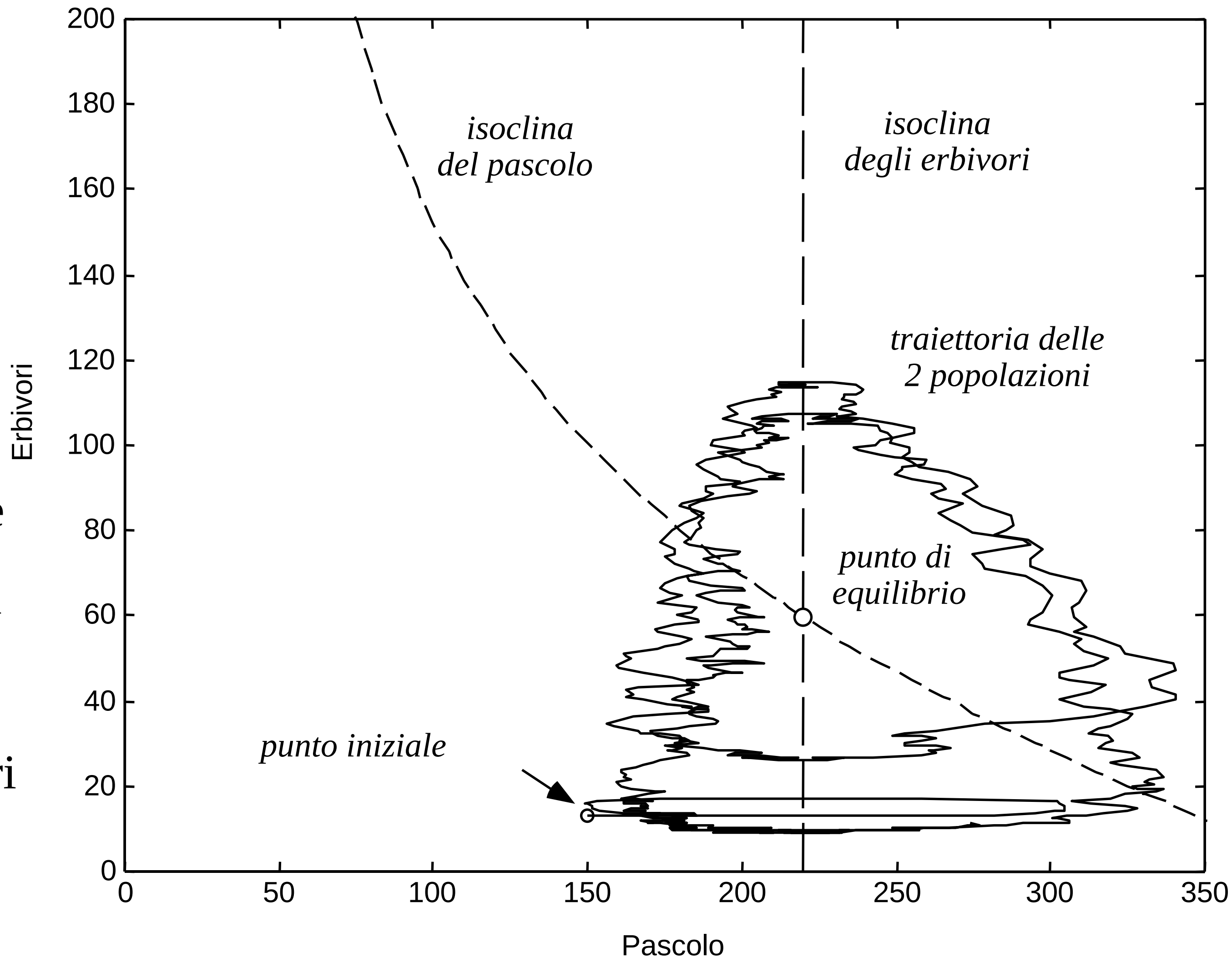
$$H_{equil} = \frac{a - p \cdot V}{q \cdot f(V)} = \frac{a - p \cdot V}{q \cdot \frac{V}{K_v + V}}$$

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



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

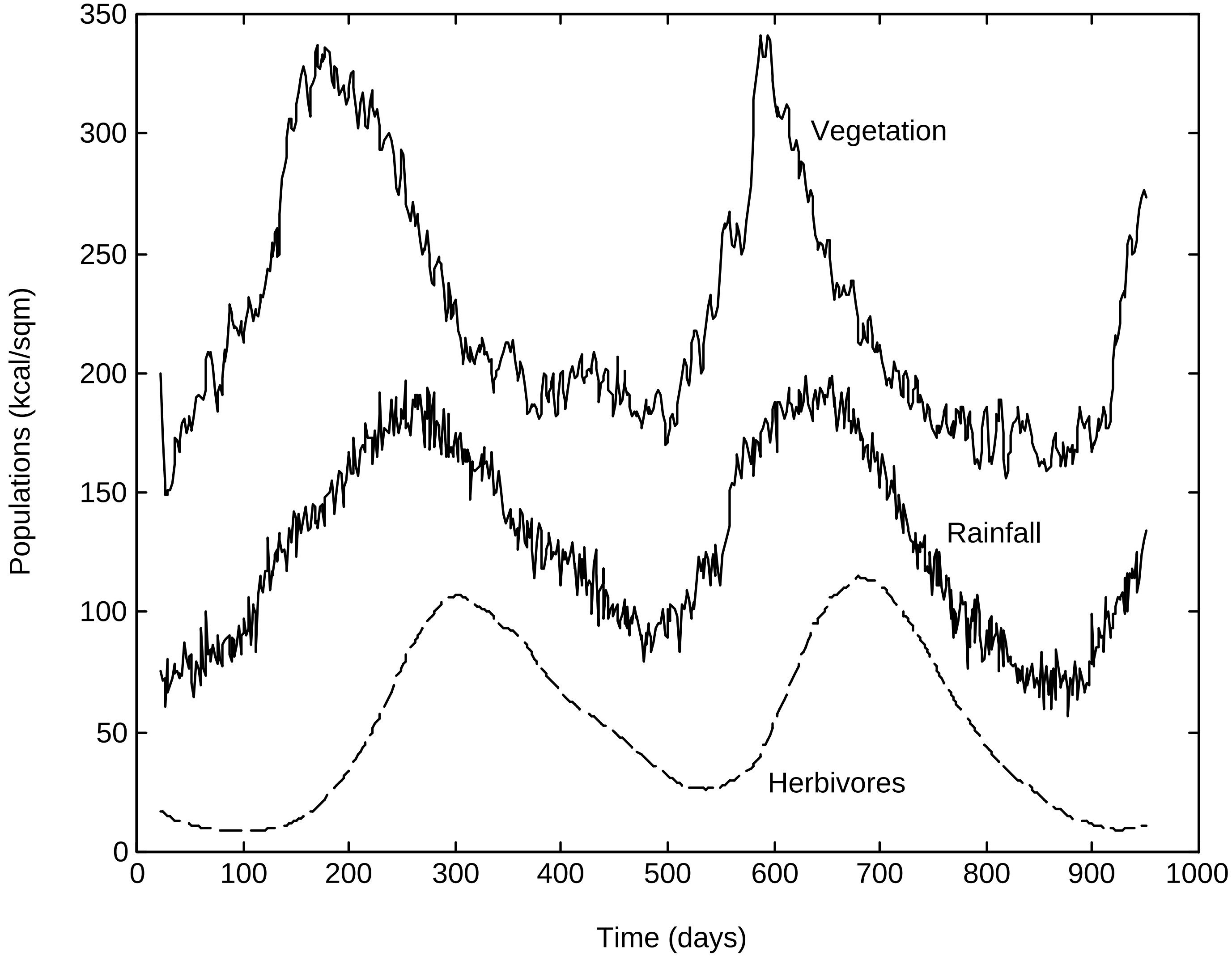


Andamento del sistema Pascolo - Erbivori

Apparentemente il pascolo precede la pioggia

In realtà la massima crescita è limitata dal pascolamento

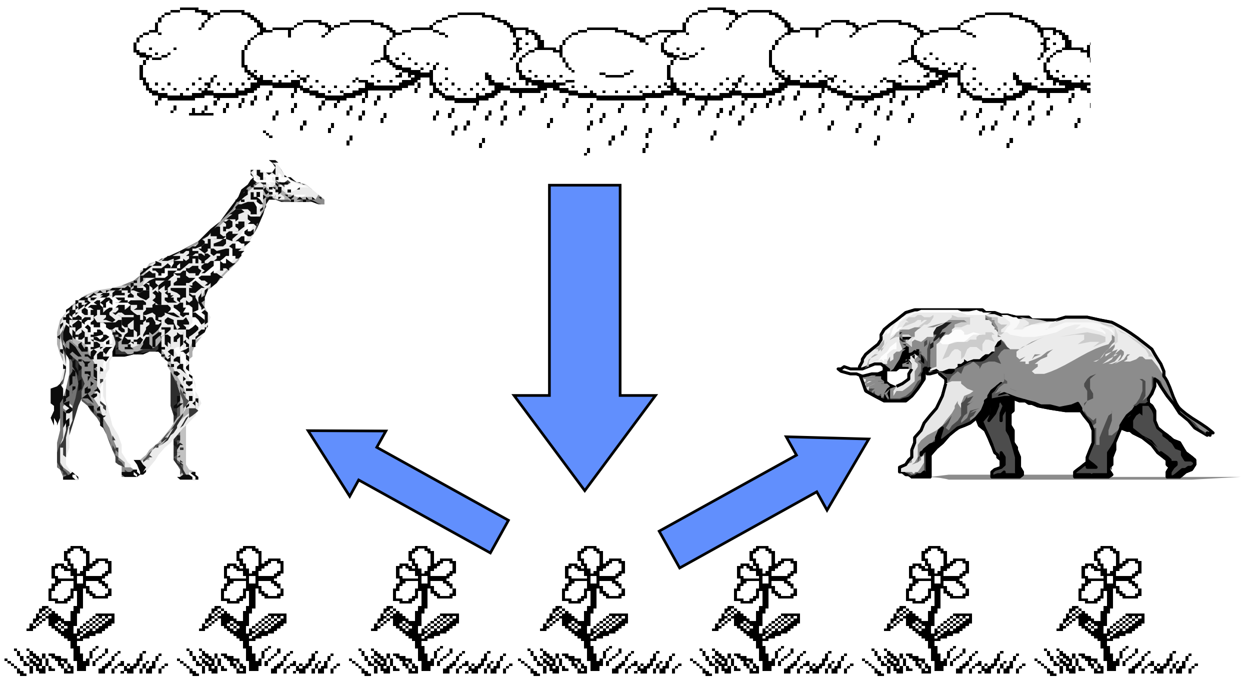
La crescita degli erbivori è ritardata rispetto alla crescita del pascolo



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***

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

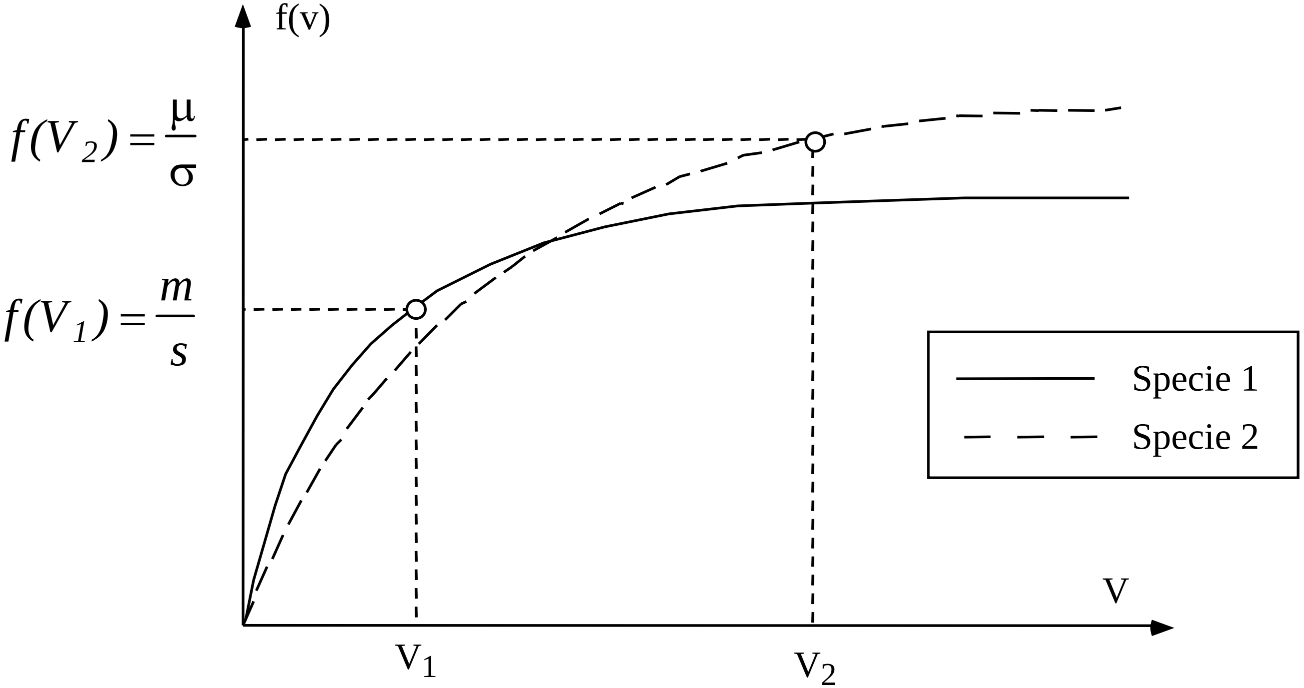
- Modello dell'ecosistema:

$$\begin{cases} Pascolo & \dfrac{dV}{dt} = a(t) - p \cdot V - q \cdot f(V) \cdot H_1 - u \cdot g(V) \cdot H_2 \\ Specie\,1 & \dfrac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 \\ Specie\,2 & \dfrac{dH_2}{dt} = \sigma \cdot g(V) \cdot H_2 - \mu \cdot H_2 \end{cases}$$

Equilibrio di ciascuna delle due specie

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

$$\begin{cases} Specie\,1 \quad \dfrac{dH_1}{dt} = 0 \quad \Rightarrow f(V_1) = \dfrac{m}{s} = \dfrac{V_1}{K_{v_1} + V_1} \quad \Leftrightarrow \quad V_1 = \dfrac{K_{v_1}}{\dfrac{s}{m} - 1} \\ Specie\,2 \quad \dfrac{dH_2}{dt} = 0 \quad \Rightarrow g(V_2) = \dfrac{\mu}{\sigma} = \dfrac{V_2}{K_{v_2} + V_2} \quad \Leftrightarrow \quad V_2 = \dfrac{K_{v_2}}{\dfrac{\sigma}{\mu} - 1} \end{cases}$$



Equilibrio del Pascolo

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

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

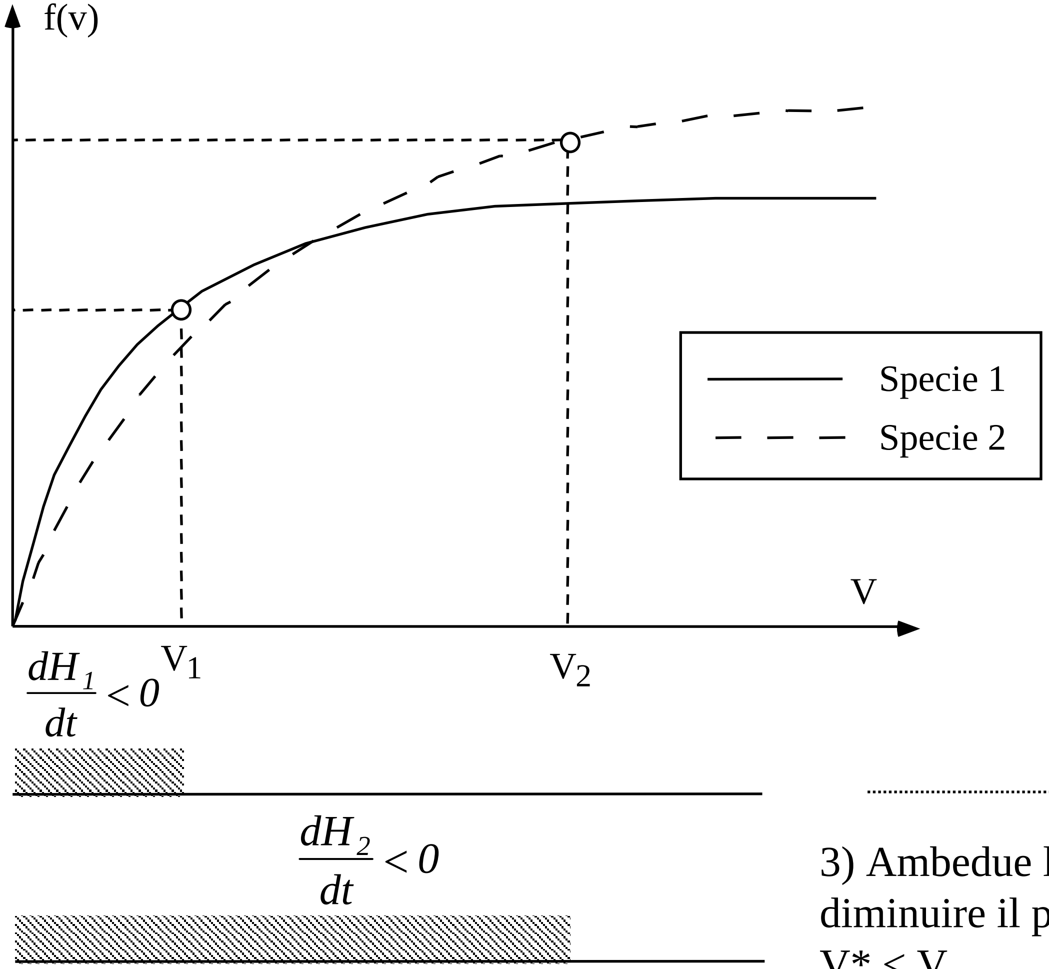
$$V^* \neq V_1 \neq V_2$$

- 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***

$$\begin{cases} \dfrac{dH_1}{dt} = 0 \quad \Rightarrow V_1 = \dfrac{K_{v_1}}{\dfrac{s}{m} - 1} \quad e \quad H_2 = 0 \\ \dfrac{dH_2}{dt} = 0 \quad \Rightarrow V_2 = \dfrac{K_{v_2}}{\dfrac{\sigma}{\mu} - 1} \quad e \quad H_1 = 0 \end{cases}$$

Comportamento dinamico



1) Estinzione Specie 2

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

2) Estinzione di entrambe le specie

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

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

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

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)

$$\begin{cases} Pascolo & \dfrac{dV}{dt} = a(t) - p \cdot V - q \cdot f(V) \cdot H_1 \\ Specie\,1 & \dfrac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 \end{cases}$$

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

$$\begin{cases} Pascolo & \dfrac{dV}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \bar{a} - p \cdot V_1 - q \cdot f(V_1) \cdot H_1 \quad \Rightarrow \bar{H}_1 = \dfrac{\bar{a} - p \cdot V_1}{q \dfrac{m}{s}} \\ Specie\,1 & \dfrac{dH_1}{dt} = s \cdot f(V) \cdot H_1 - m \cdot H_1 \quad \Rightarrow V_1 : \quad f(V_1) = \dfrac{m}{s} \end{cases}$$

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

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

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

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 $f(V_2) = \dfrac{m+k}{s}$

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

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

  Si dimostra che questo equilibrio è ***stabile***

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