
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

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

Caso di due specie

☞ Consideriamo il caso particolare di due sole specie in competizione

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(r_1 - \gamma_{11}x_1 - \gamma_{12}x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(r_2 - \gamma_{22}x_2 - \gamma_{21}x_1) \end{cases}$$

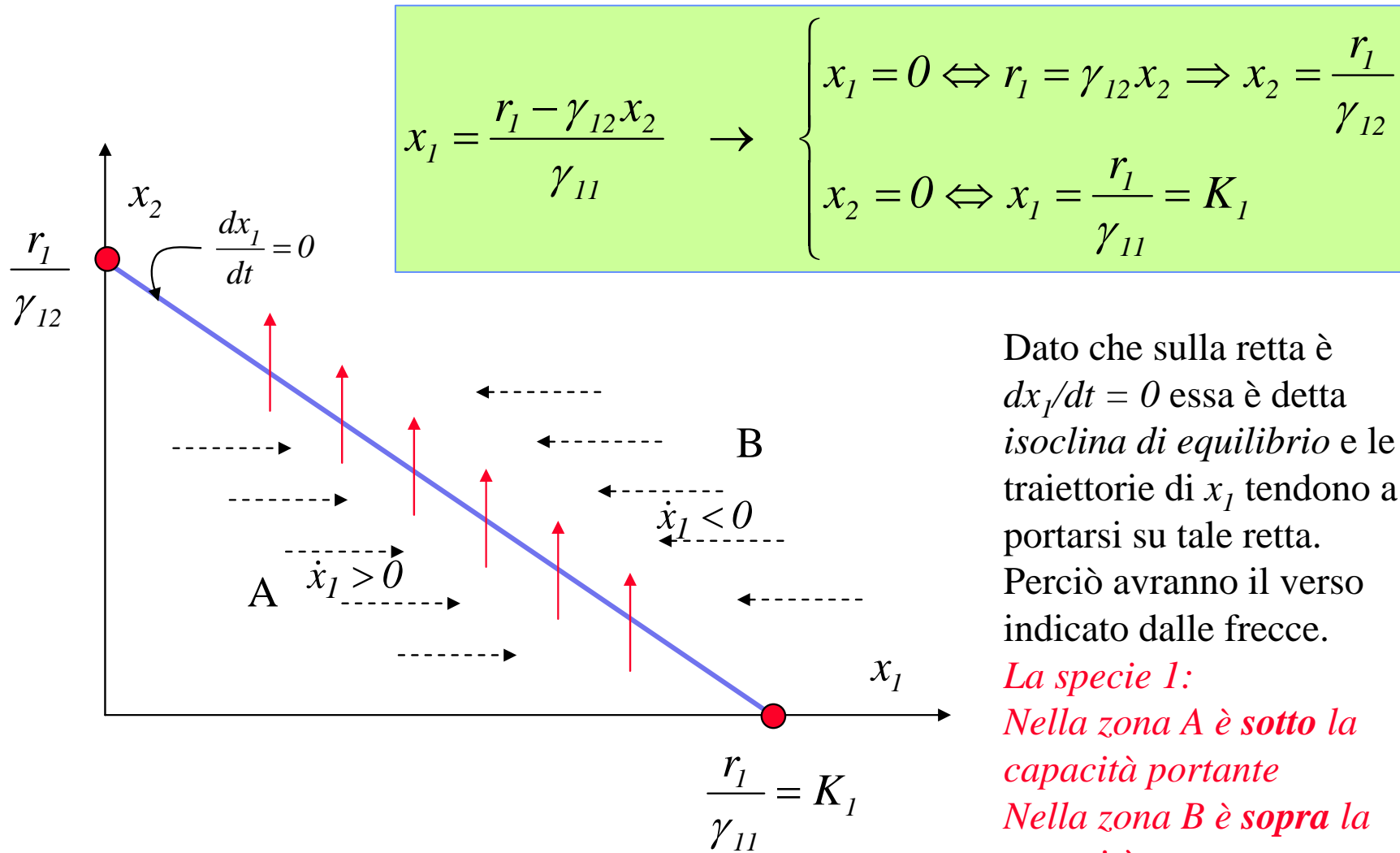
☞ L'equilibrio si determina azzerando le derivate e risolvendo per $x_1, x_2 > 0$

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

☞ I luoghi delle popolazioni di equilibrio sono due rette.

☞ Il sistema ammette un equilibrio se le due rette si incontrano per $x_1, x_2 > 0$

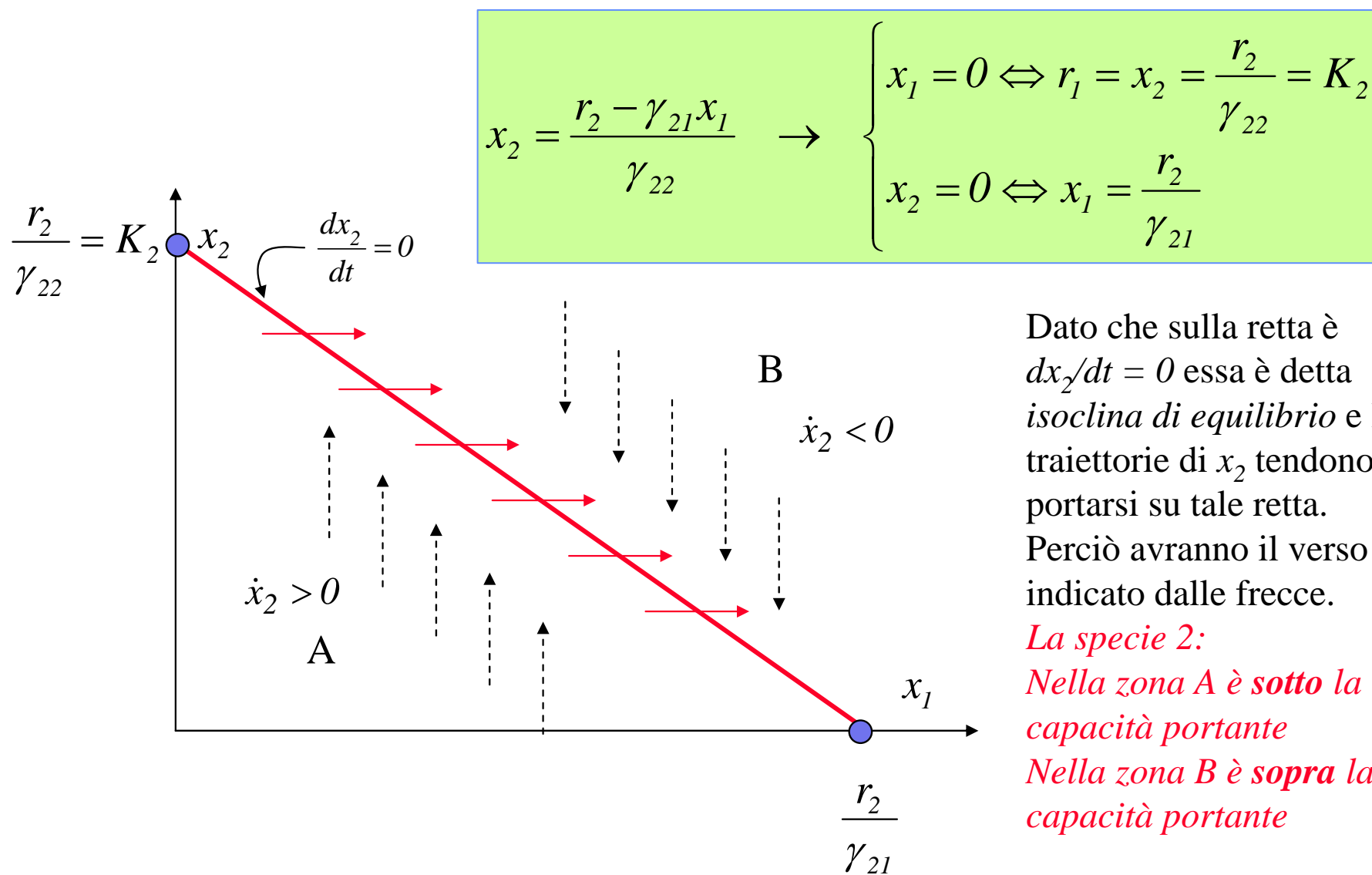
Analisi grafica dell'equilibrio competitivo



Dato che sulla retta è $\frac{dx_1}{dt} = 0$ 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



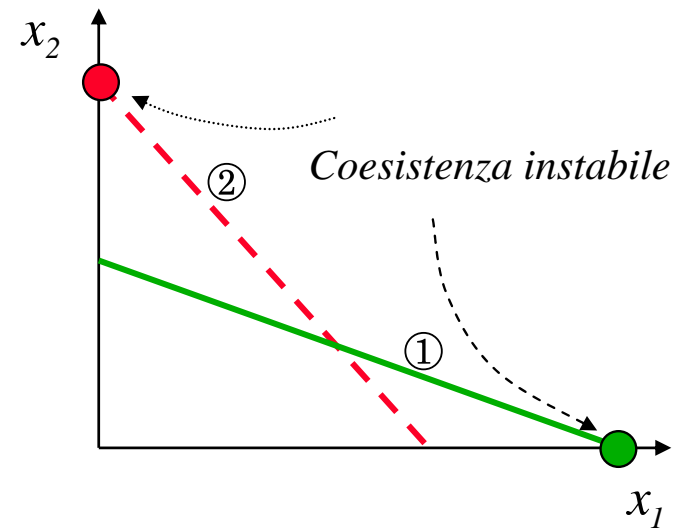
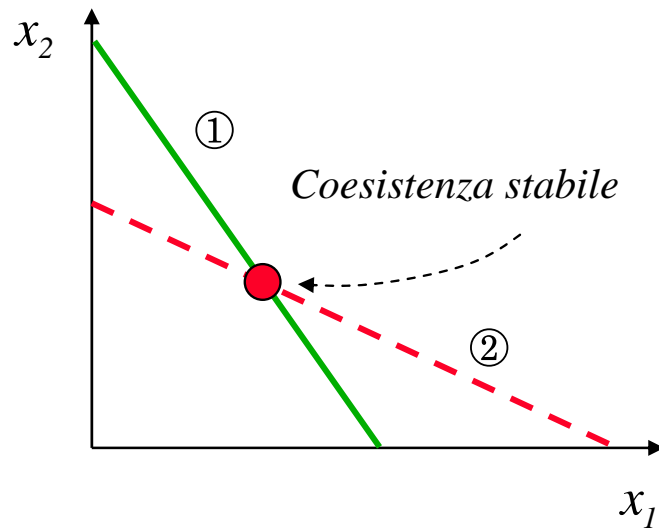
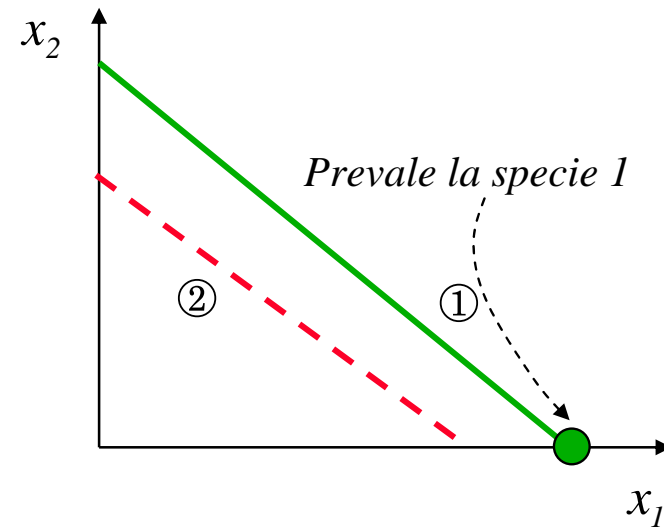
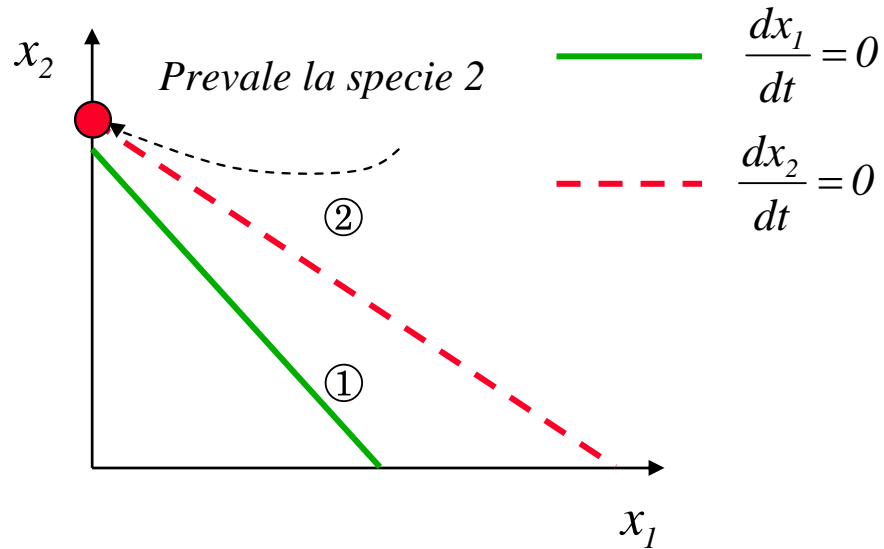
Dato che sulla retta è $dx_2/dt = 0$ essa è detta *isoclina di equilibrio* e le traiettorie di x_2 tendono a portarsi su tale retta. Perciò avranno il verso indicato dalle frecce.

La specie 2:

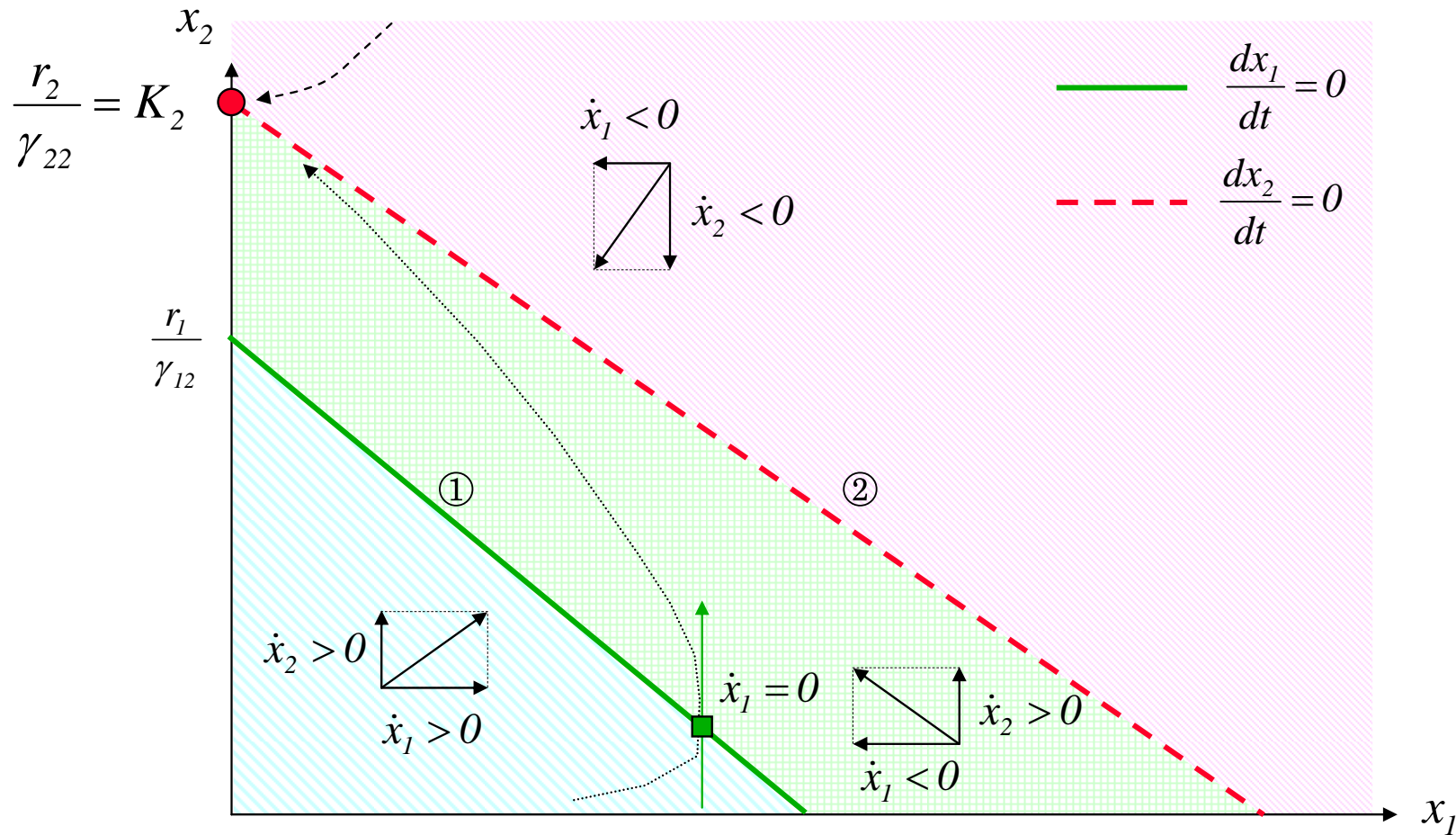
Nella zona A è sotto la capacità portante

Nella zona B è sopra la capacità portante

Possibili equilibri



Equilibrio con esclusione della specie 1



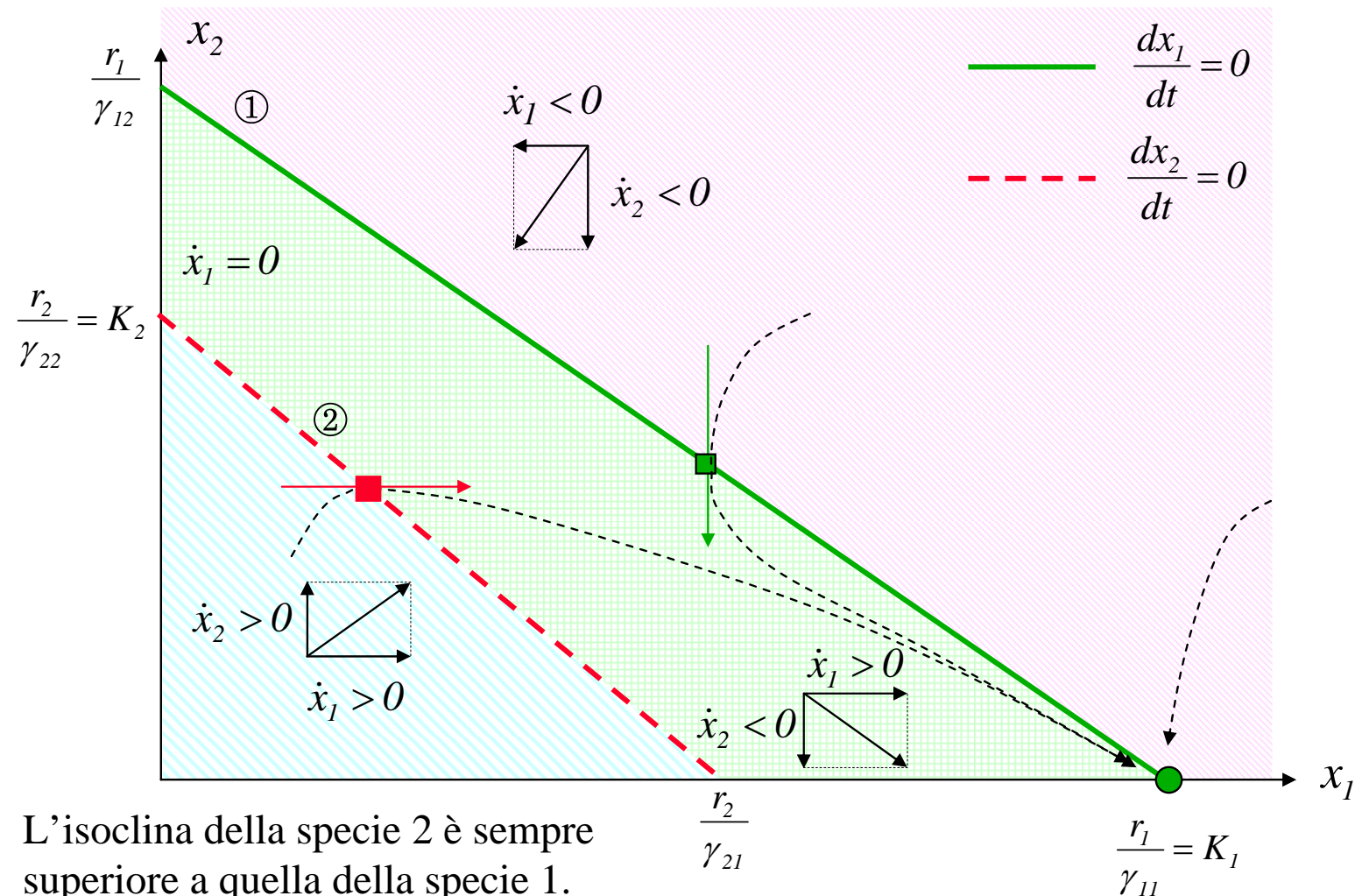
L'isocline della specie 2 è sempre superiore a quella della specie 1.

$$\frac{r_1}{\gamma_{11}} = K_1$$

$$\frac{r_2}{\gamma_{21}}$$

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

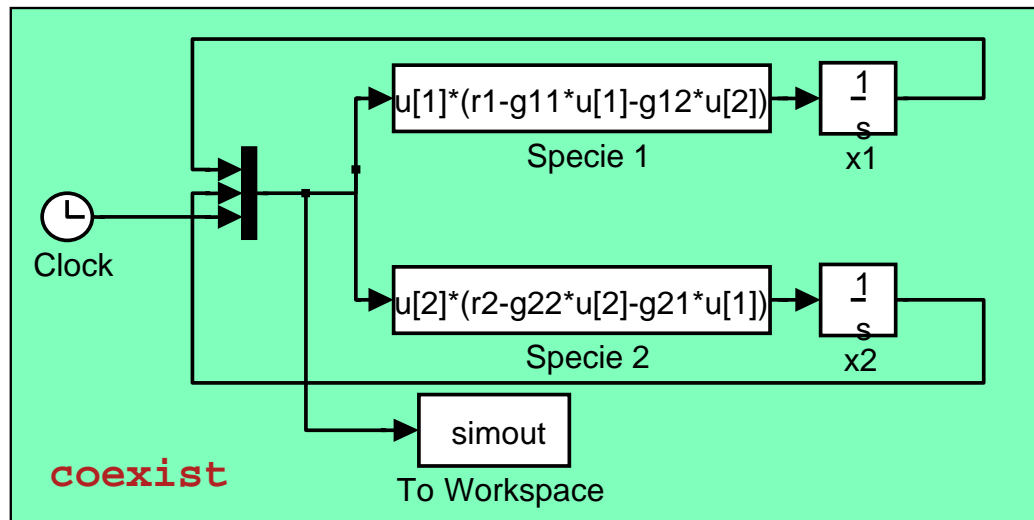
Equilibrio con esclusione della specie 2



L'isocline 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

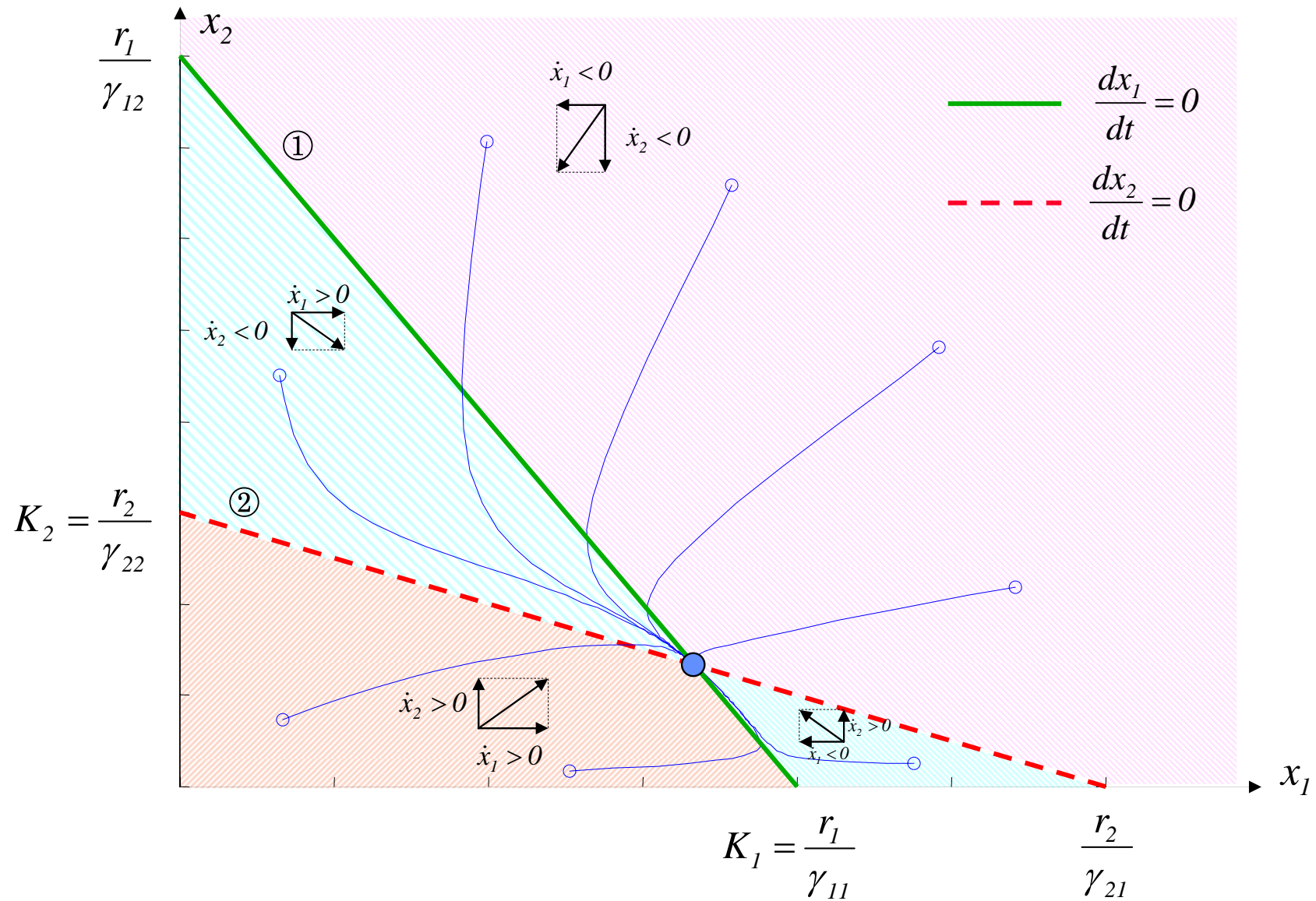


```

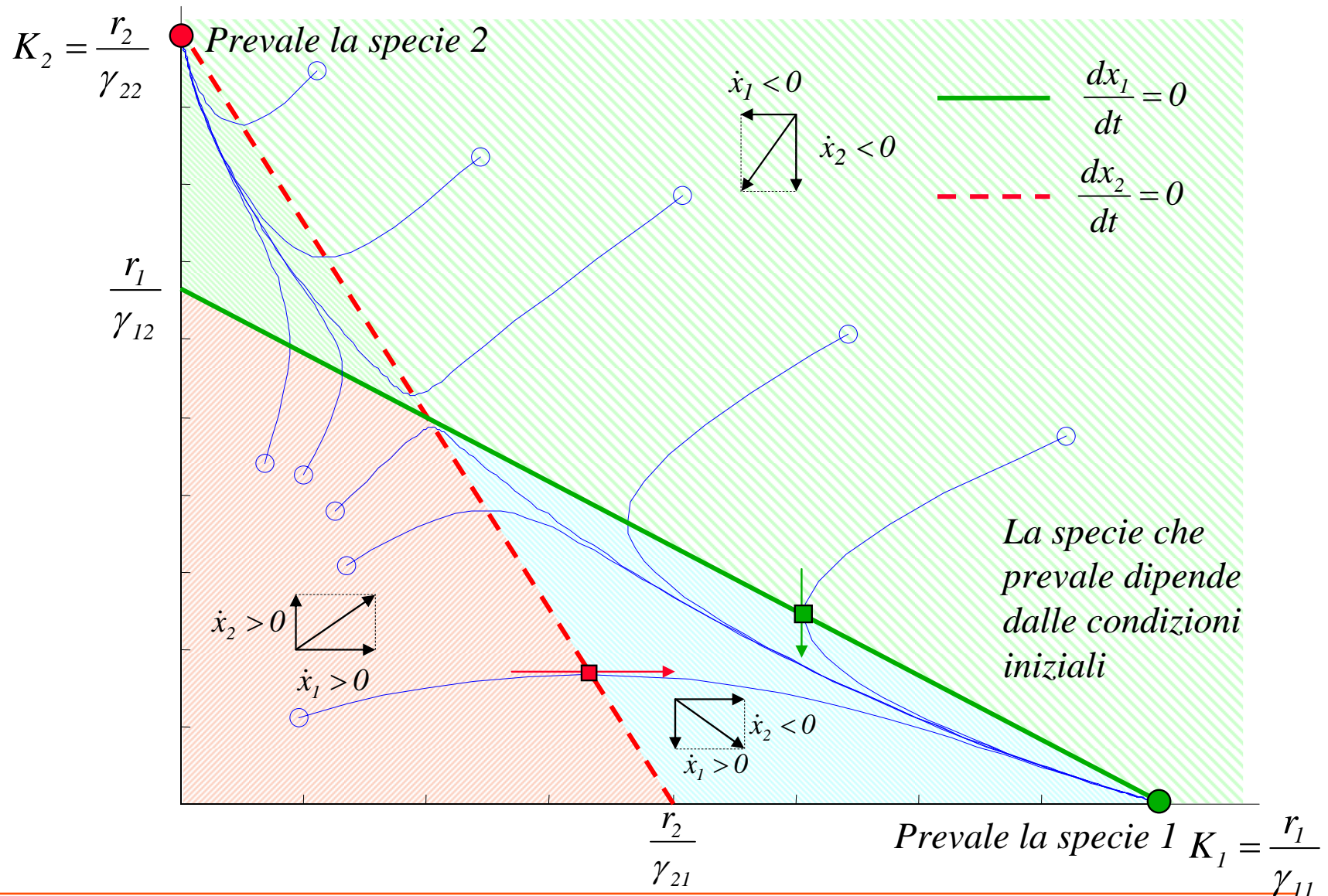
clear
r1=0.4;
r2=0.3;
g11=0.01;
g22=0.02;
g12=0.01;
g21=0.005;
x1o=5;
x2o=10;
tfin=100;
figure(1)
hold off;clf

% Punti estremi delle isocline
% specie 1
K1=r1/g11;
P1=r1/g12;
%specie 2
K2=r2/g22;
P2=r2/g21;
plot([K1,0],[0,P1],'g') % Isoclina specie 1
hold on
plot([P2,0],[0,K2],':r') % Isoclina specie 2
[x1o,x2o]=ginput(1);
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))
    
```

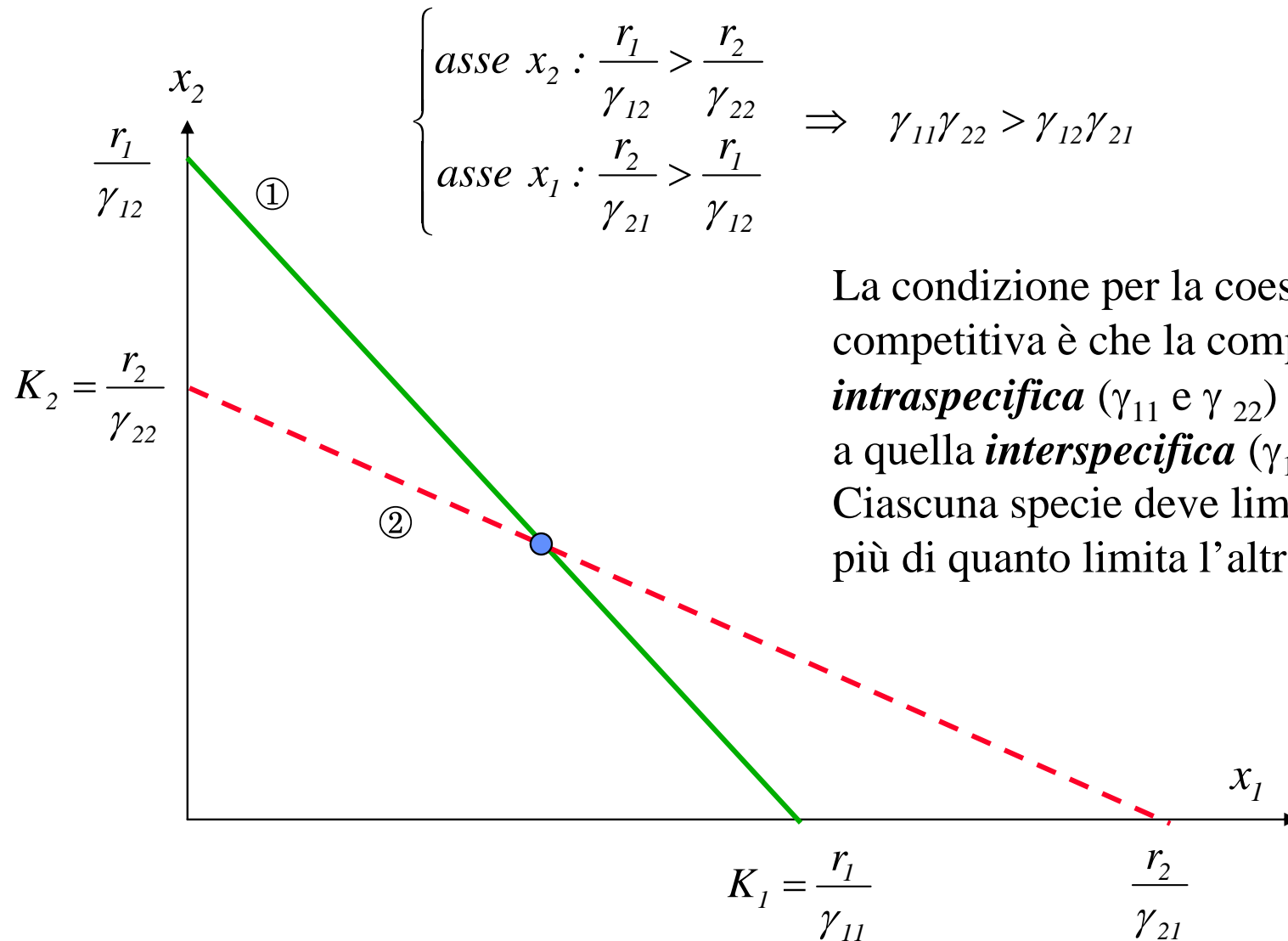
Coesistenza stabile delle due specie



Coesistenza instabile delle due specie



Condizioni per la coesistenza stabile



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 ($X > 0$)

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = x_1(r_1 - \gamma_{11}x_1 - \gamma_{12}x_2) \\ \frac{dx_2}{dt} = x_2(r_2 - \gamma_{22}x_2 - \gamma_{21}x_1) \end{cases} \stackrel{\frac{d}{dt}=0}{\Rightarrow} \begin{cases} r_1 = \gamma_{11}x_1 + \gamma_{12}x_2 \\ r_2 = \gamma_{22}x_2 + \gamma_{21}x_1 \end{cases}$$

L'equilibrio si determina come soluzione di un sistema lineare

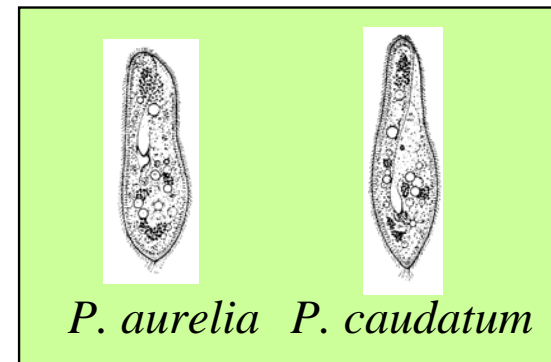
$$\begin{bmatrix} \gamma_{11} & \gamma_{12} \\ \gamma_{21} & \gamma_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} r_1 \\ r_2 \end{bmatrix} \Rightarrow \begin{cases} x_1 = \frac{r_1\gamma_{22} - r_2\gamma_{12}}{\gamma_{11}\gamma_{22} - \gamma_{12}\gamma_{21}} \\ x_2 = \frac{r_2\gamma_{11}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

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

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

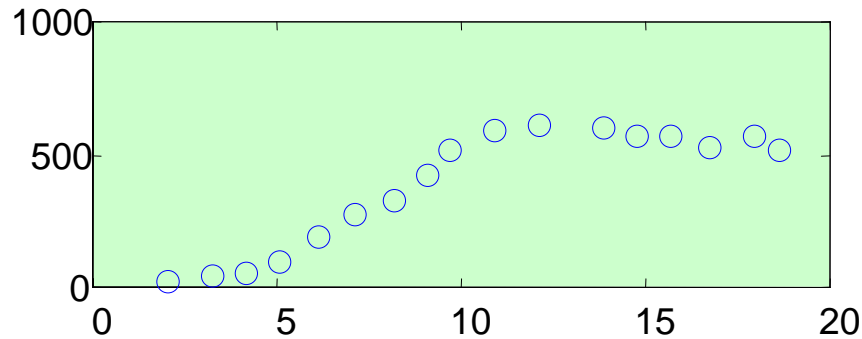


👉 Risultato:

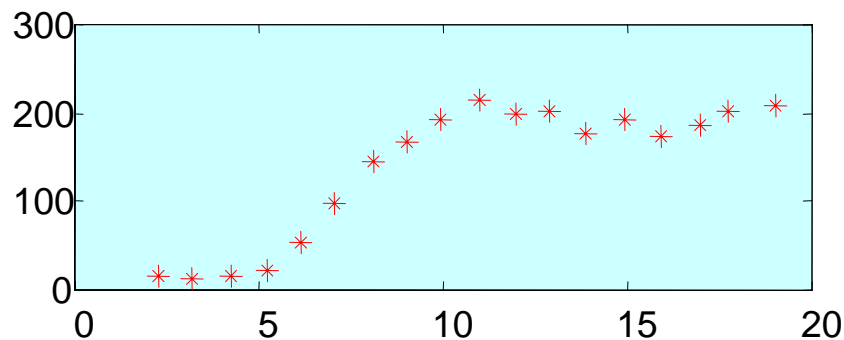
- ➡ Nelle colture separate ogni specie si sviluppava fino ad un valore costante (Capacità portante)
- ➡ Nella coltura congiunta una specie si sviluppa molto meno che da sola

👉 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.

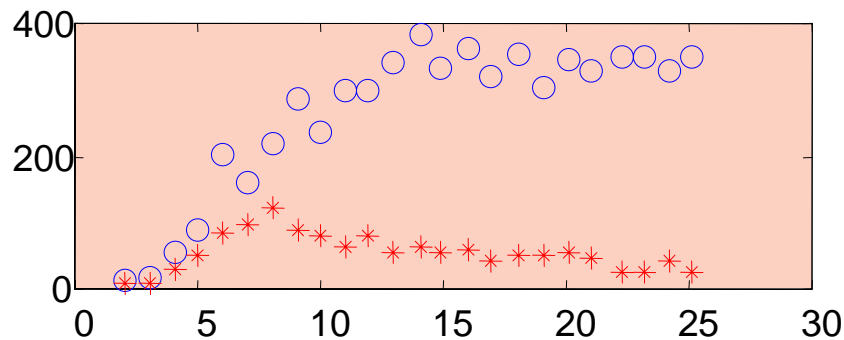
Sviluppo delle due colture separate e congiunte



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

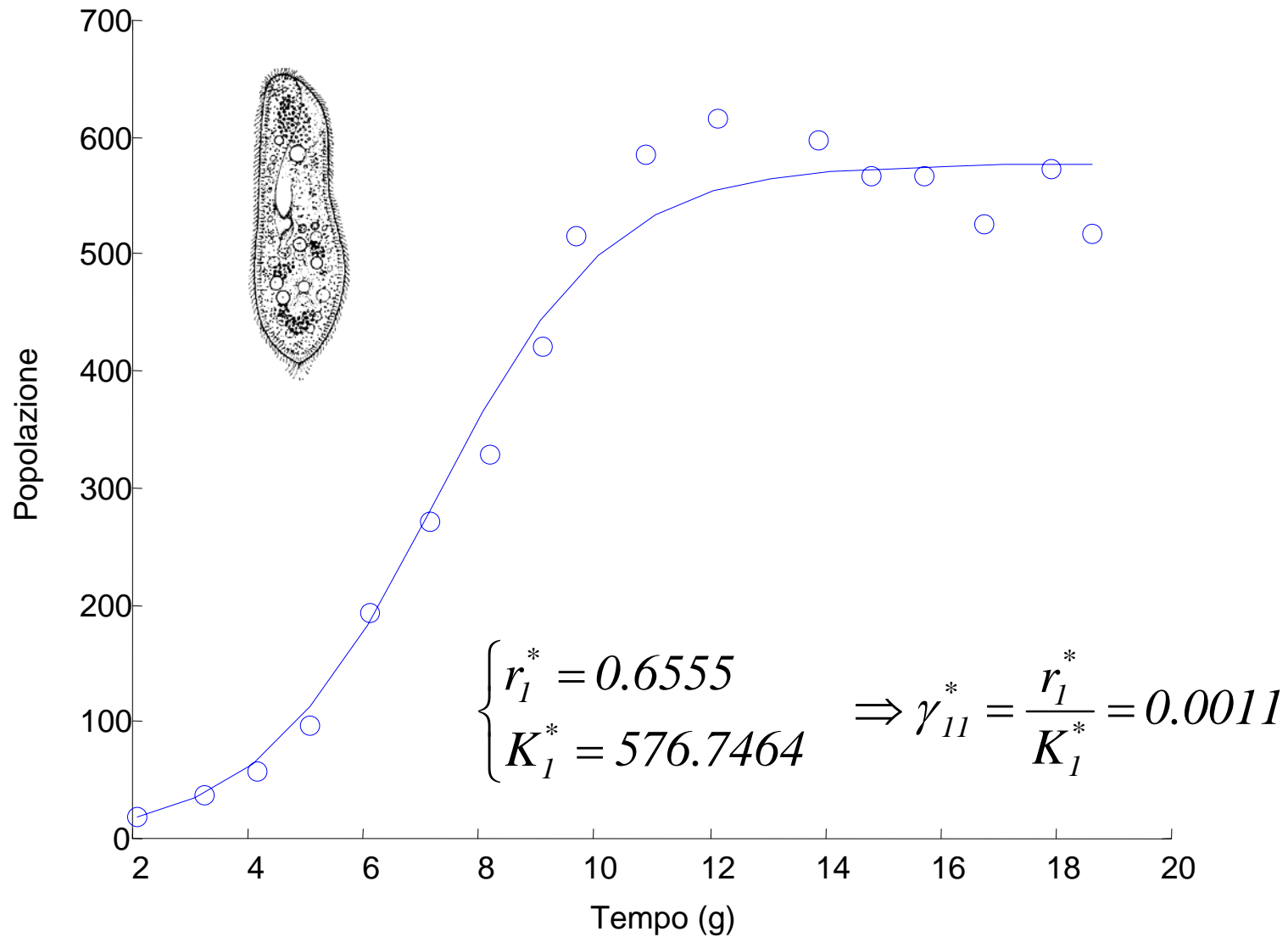


Sviluppo della seconda specie (*P. caudatum*) da sola

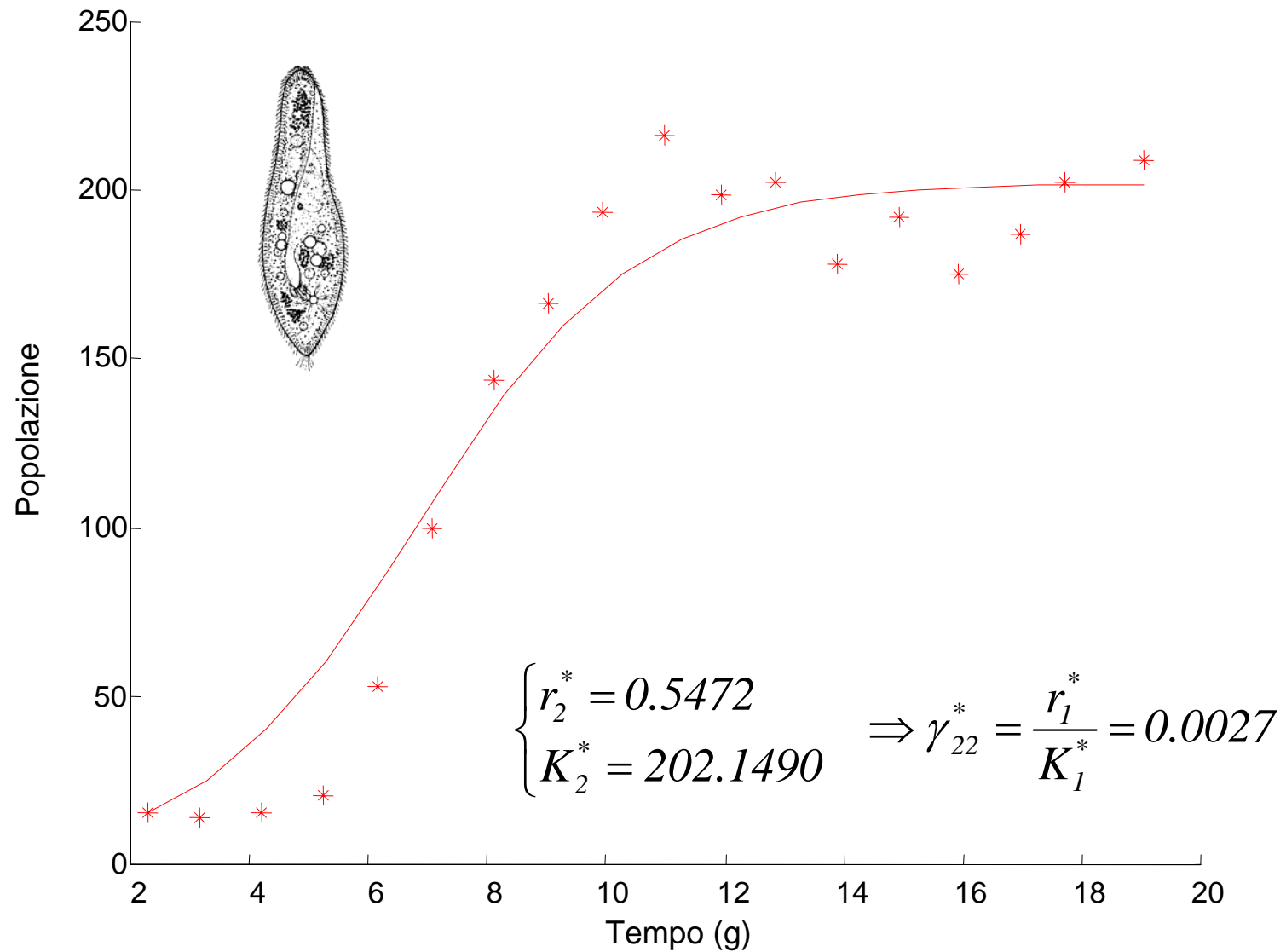


La seconda specie è quella che risente maggiormente della competizione ed il suo sviluppo ne è gravemente danneggiato

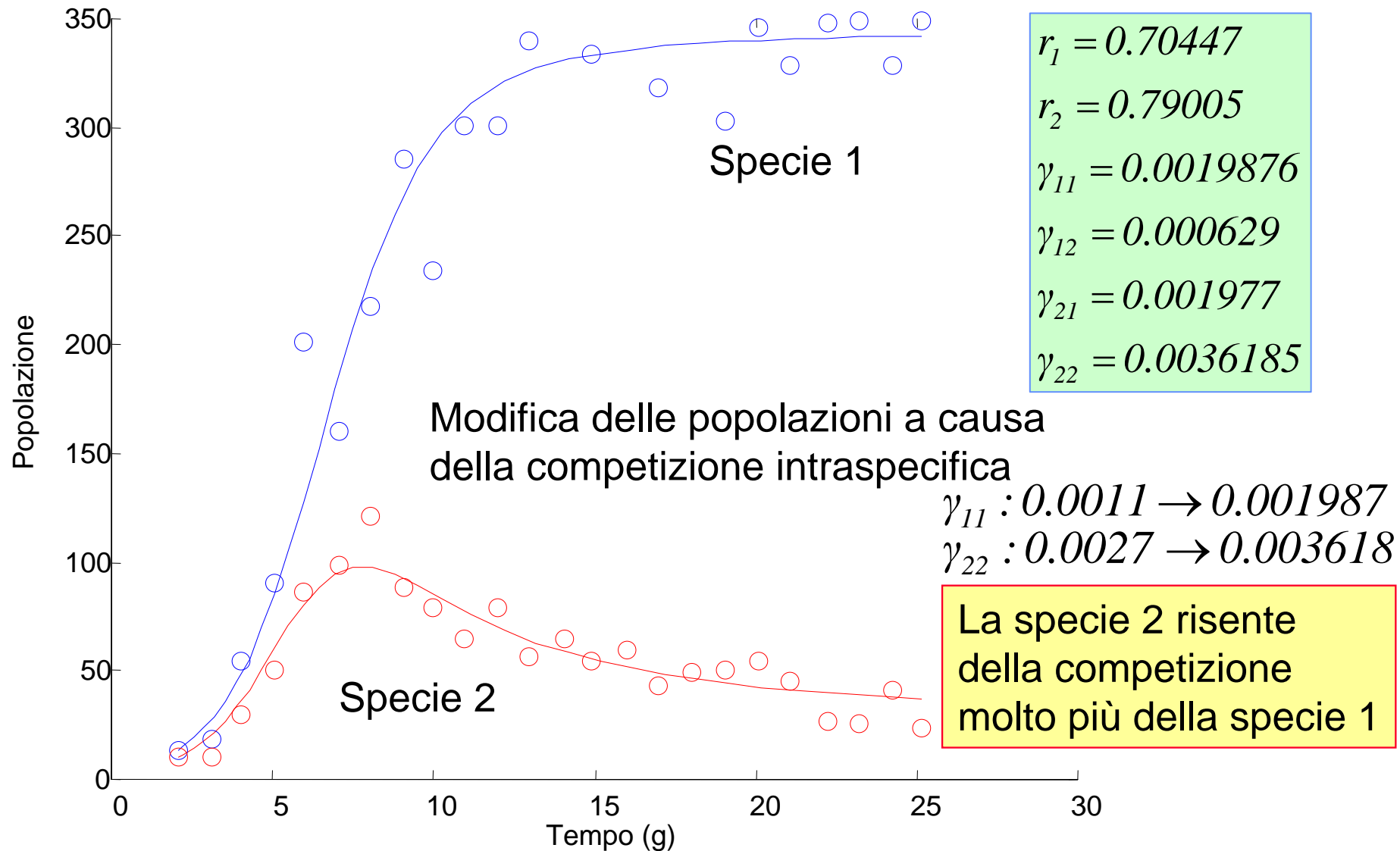
Modello della specie 1 da sola



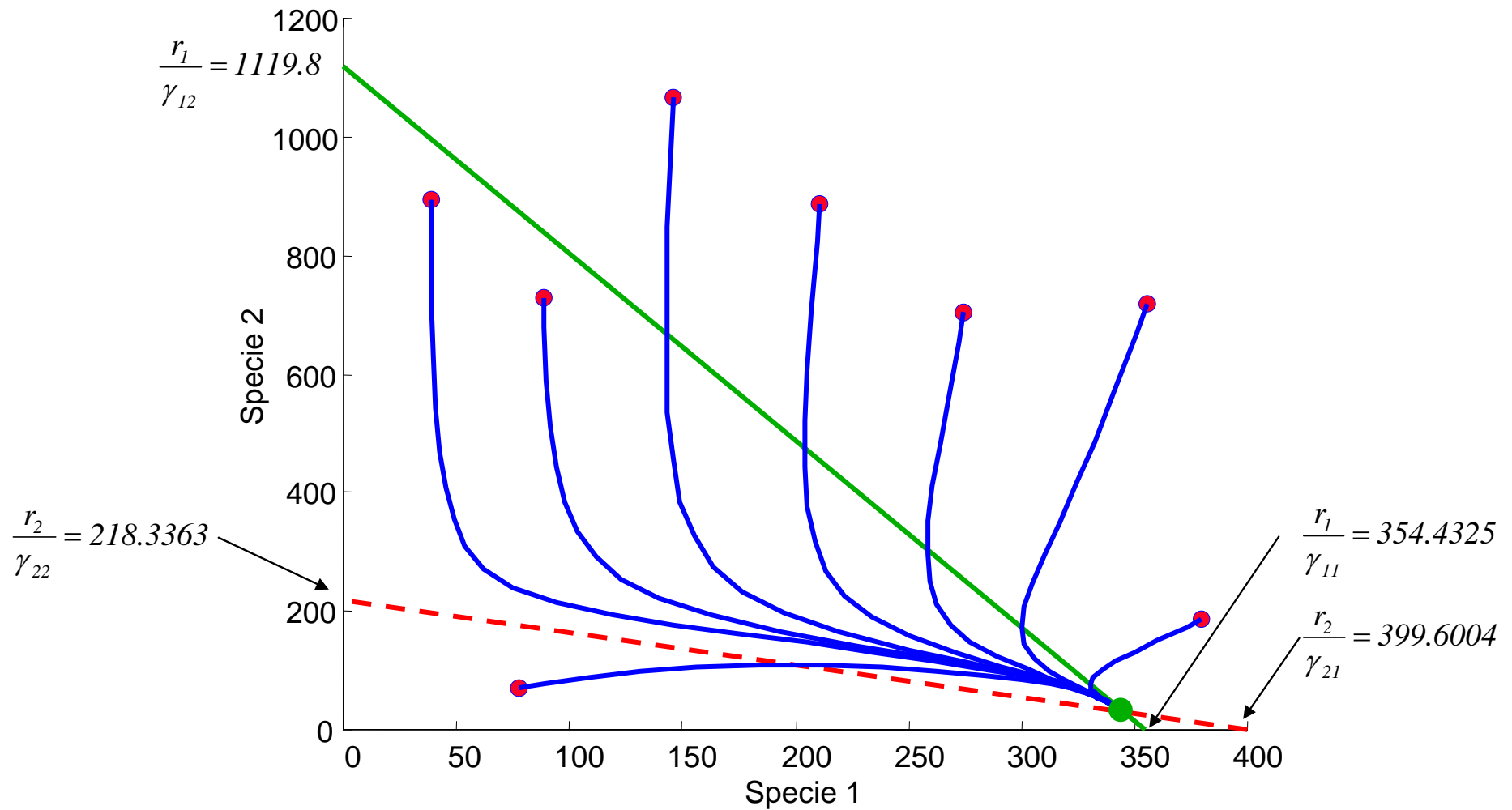
Modello della specie 2 da sola



Modello delle due specie in competizione



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

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

☞ E' ancora possibile la coesistenza?

Principio di esclusione

☞ In generale NO

☞ Supponiamo uno sfruttamento lineare (*la risorsa risente linearmente della predazione dalle due specie*)

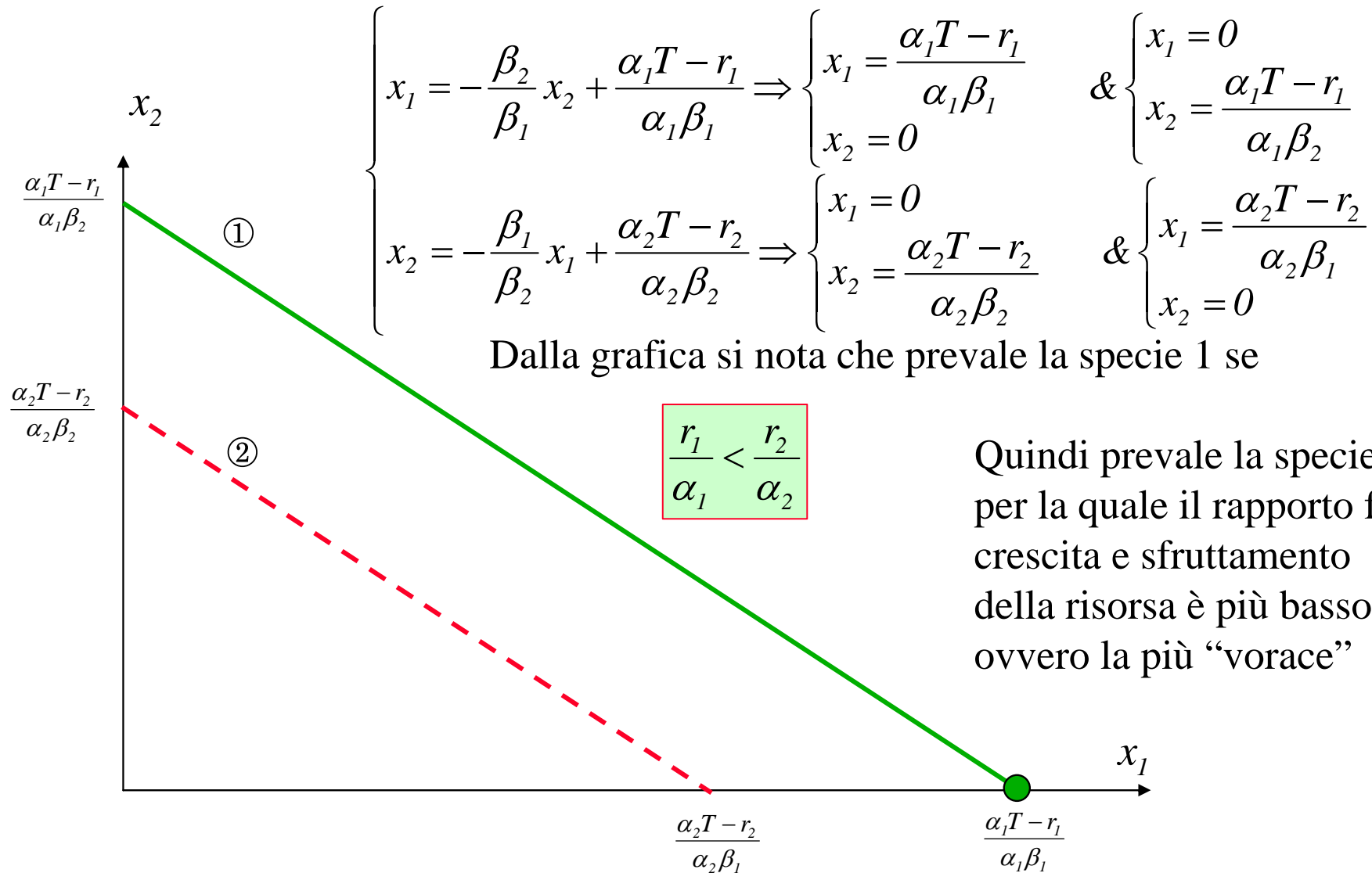
$$f(T) = T - \beta_1 x_1 - \beta_2 x_2$$

☞ All'equilibrio si ha

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

☞ 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 $\frac{\alpha_i T - r_i}{\alpha_i \beta_i}$

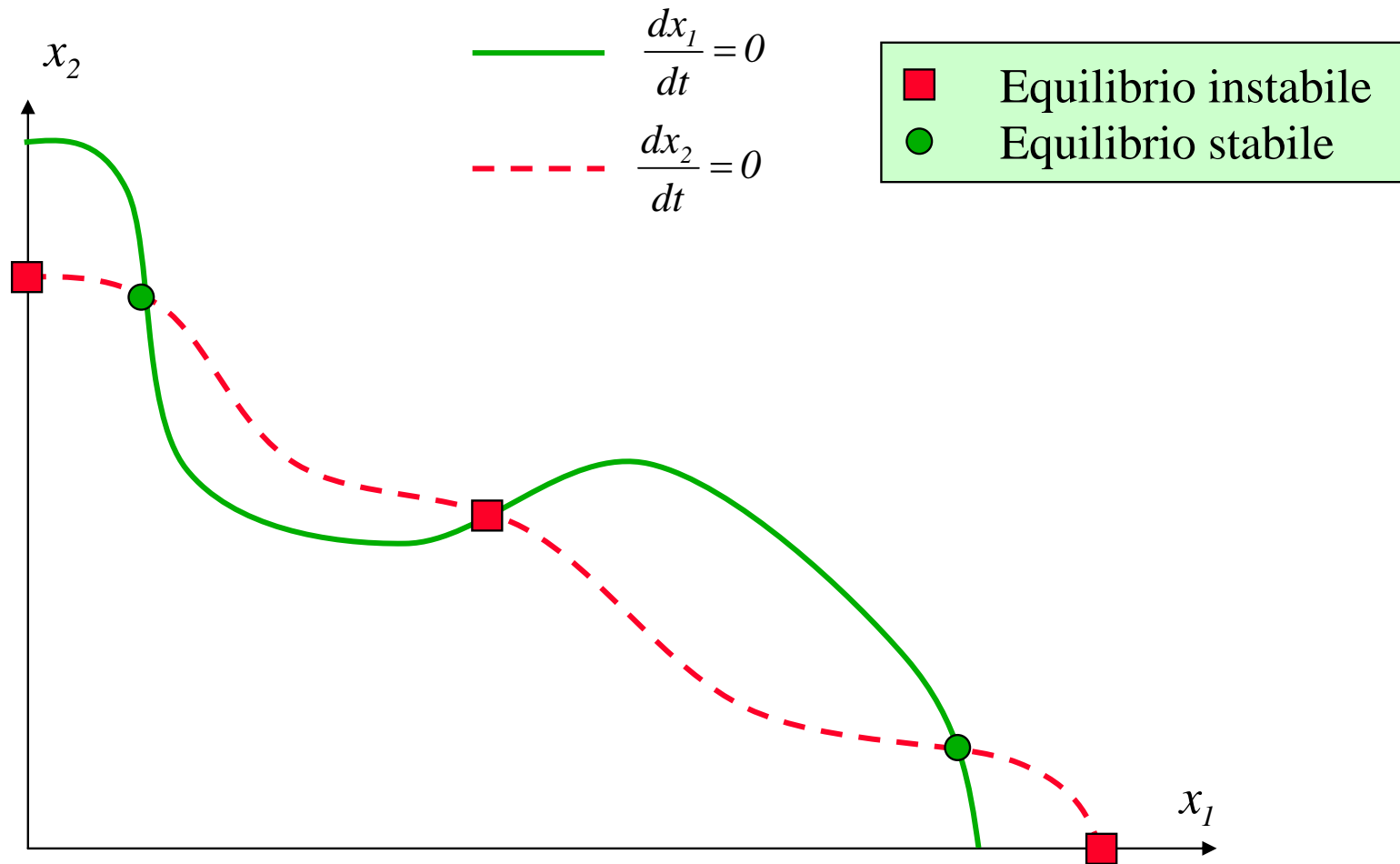
Specie dominante



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 nonlineari* (come 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 delle 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 non lineari



Estensione ad un sistema di m specie

- Il modello di competizione di Lotka-Volterra si può estendere a m specie

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^m \gamma_{ij} x_j \right)$$

- Il sistema è composto da una parte lineare

$$\left(r_i + \sum_{j=1}^m \gamma_{ij} x_j \right) \Rightarrow \mathbf{r} + \mathbf{A} \mathbf{X} \quad \text{con} \quad \mathbf{r} = \begin{bmatrix} r_1 \\ r_2 \\ \dots \\ r_m \end{bmatrix} \quad \mathbf{A} = \begin{bmatrix} \gamma_{11} & \gamma_{12} & \dots & \gamma_{1m} \\ \gamma_{21} & \gamma_{22} & \dots & \gamma_{2m} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \gamma_{m1} & \gamma_{m2} & \dots & \gamma_{mm} \end{bmatrix}$$

- Che permette di calcolare l'equilibrio risolvendo un sistema di equazioni lineari

$$\mathbf{0} = \mathbf{r} + \mathbf{A} \mathbf{X} \Rightarrow \bar{\mathbf{X}} = -\mathbf{A}^{-1} \mathbf{r} \quad \bar{\mathbf{X}} > \mathbf{0}$$

Criterio di Stabilità di Lyapounov

☞ Il modello di m popolazioni interagenti

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^m \gamma_{ij} x_j \right) \quad (*)$$

è globalmente stabile sse:

- ⇒ Ha un equilibrio ammissibile per $\mathbf{X} = \bar{\mathbf{X}} \quad (\bar{\mathbf{X}} > \mathbf{0})$
- ⇒ Esiste una matrice \mathbf{C} diagonale di elementi positivi tale che

$$\mathbf{C} = \text{diag}(c_1, c_2, \dots, c_m) > 0 \Rightarrow \mathbf{CA} + \mathbf{A}^T \mathbf{C} \leq \mathbf{0}$$

- ⇒ Definita la funzione di Lyapunov

$$V = \sum_{i=1}^m c_i \left(x_i - \bar{x}_i - \bar{x}_i \ln \frac{x_i}{\bar{x}_i} \right) \quad c_i > 0 \quad i = 1, 2, \dots, m$$

- ⇒ La sua derivata rispetto al tempo

$$\dot{V} = \frac{1}{2} (\mathbf{X} - \bar{\mathbf{X}})^T (\mathbf{CA} + \mathbf{A}^T \mathbf{C}) (\mathbf{X} - \bar{\mathbf{X}})$$

- ⇒ Non si annulla lungo una traiettoria del sistema (*) salvo che per $\bar{\mathbf{X}}$

Influenza dell'ambiente: Vulnerabilità

☞ Supponiamo che l'ambiente induca delle perturbazioni

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^m \gamma_{ij} x_j \right) + u_i(t) x_i$$

con $u_i(t)$ funzioni continue a tratti (ad es. $u_i(t) < 0$ potrebbe rappresentare un prelievo della popolazione i -esima)

☞ Supponiamo anche che le perturbazioni siano limitate

$$-\xi \leq u_i(t) \leq \xi$$

☞ Allora la derivata della funzione di Lyapunov diviene

$$\dot{V} = \frac{1}{2} (\mathbf{X} - \bar{\mathbf{X}})^T (\mathbf{CA} + \mathbf{A}^T \mathbf{C}) (\mathbf{X} - \bar{\mathbf{X}}) + (\mathbf{X} - \bar{\mathbf{X}})^T \mathbf{C} \mathbf{u}$$

☞ Ci si chiede sotto quali condizioni il sistema è ancora stabile
(invulnerabile)

Condizioni di invulnerabilità

- ☞ Scelta una sfera di raggio R centrata nel punto di equilibrio $\bar{\mathbf{X}}$ si può dimostrare (Goh, 1976) che vale la seguente relazione

con

$$\lambda_o > \frac{\bar{c} \xi \sqrt{m}}{R}$$

$$\lambda_o = \text{minimo autovalore di } \frac{1}{2}(\mathbf{CA} + \mathbf{A}^T \mathbf{C})$$
$$\bar{c} = \max(c_1, c_2, \dots, c_m)$$

- ☞ Per tutte le popolazioni \mathbf{X} entro la sfera $(\mathbf{X} - \bar{\mathbf{X}})^T (\mathbf{X} - \bar{\mathbf{X}}) = R^2$ la funzione di Lyapunov ha valore $V(\mathbf{X}) \leq \mu$ e $\dot{V}(\mathbf{X}) \leq 0$
- ☞ Perciò ogni traiettoria originata entro R tenderà a rimanervi
- ☞ La sfera R ed il valore μ definiscono la regione di **invulnerabilità** relativamente al disturbo $u_i(t)$ limitato in $(-\xi, \xi)$

Esempio di determinazione della vulnerabilità

☞ Dato il sistema preda-predatore

$$\begin{cases} \text{preda} & \dot{x}_1 = x_1(22 - 0.1x_1 - 2.1x_2) \\ \text{predatore} & \dot{x}_2 = x_2(-5 + 0.7x_1 - 0.2x_2) \end{cases} \Rightarrow \mathbf{A} = \begin{bmatrix} -0.1 & -2.1 \\ 0.7 & -0.2 \end{bmatrix}$$

☞ Scelta $\mathbf{C} = \text{diag}(1 \ 3)$ la matrice di Lyapunov

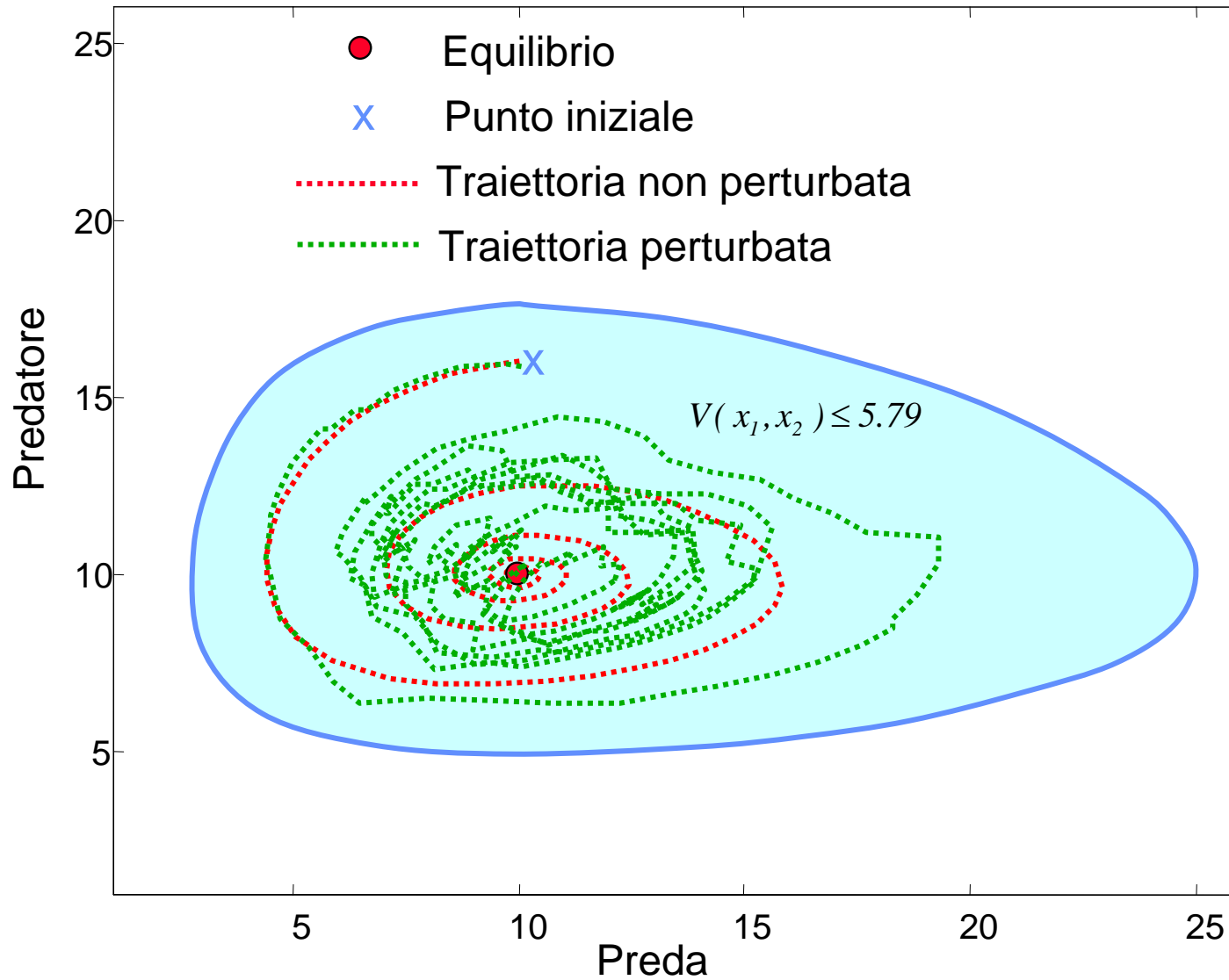
$$\frac{1}{2}(\mathbf{C}\mathbf{A}^T + \mathbf{A}^T\mathbf{C}) = \frac{1}{2} \left(\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} -0.1 & -2.1 \\ 0.7 & -0.2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} -0.1 & 0.7 \\ -2.1 & -0.2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 3 \end{bmatrix} \right) = \begin{bmatrix} -0.1 & 0 \\ 0 & -0.6 \end{bmatrix}$$

$$\text{eig}(\mathbf{A}) = -0.15 \pm j1.2114 \quad \text{eig}\left(\frac{1}{2}(\mathbf{C}\mathbf{A} + \mathbf{A}^T\mathbf{C})\right) = [-0.1 \quad -0.6]^T \Rightarrow \lambda_o = 0.1$$

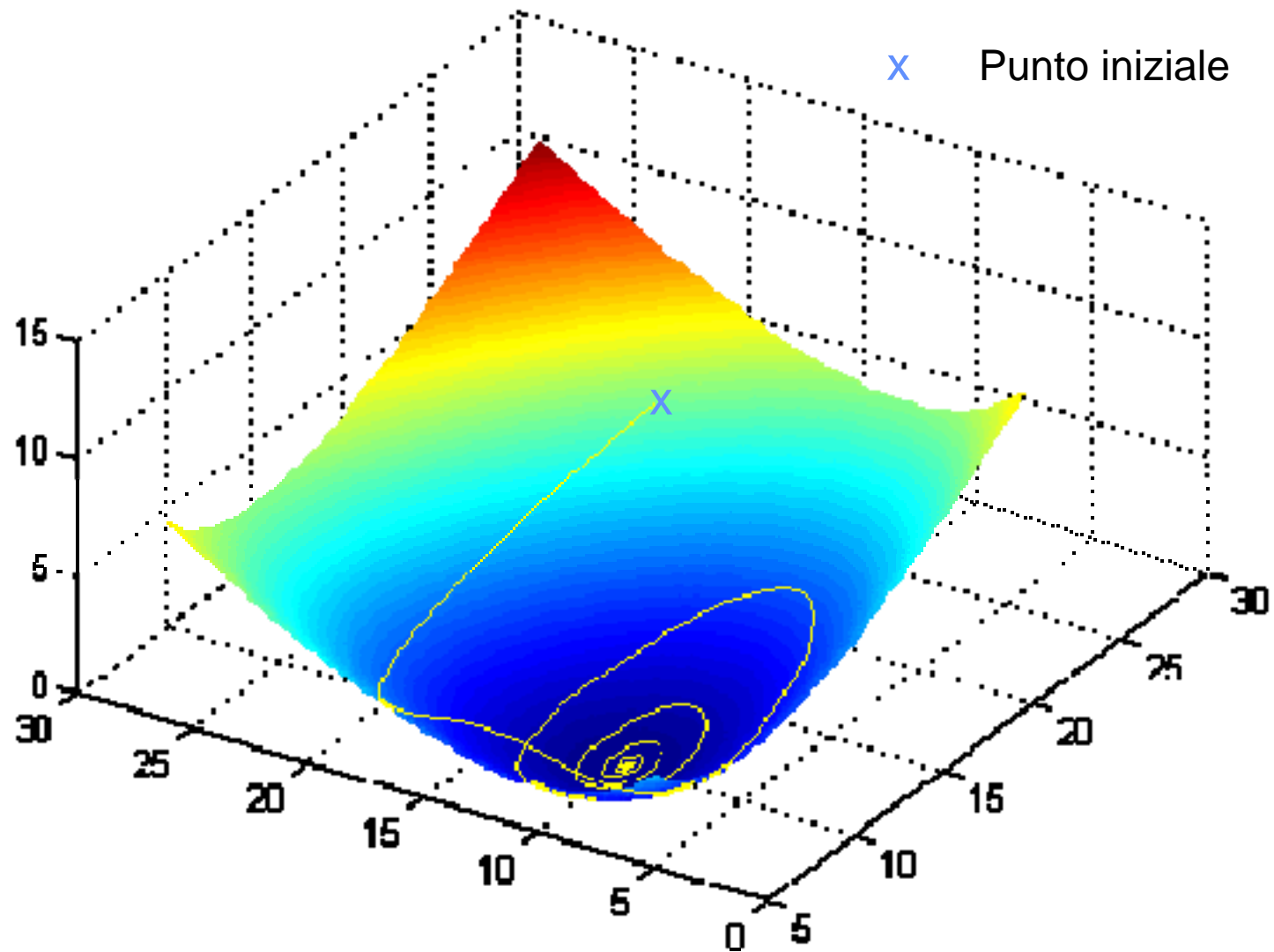
☞ La condizione sul minimo autovalore fornisce

$$0.1 > \frac{3\xi\sqrt{2}}{5} \Rightarrow \xi \leq 0.11 \quad e \quad \mu = \max(V|_{\mathbf{x} \in R}) = 5.79$$






Regione di invulnerabilità



Traiettoria della funzione di Lyapunov



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 Biology*, Prentice-Hall, 1985.
-  Goh B.S., Nonvulnerability of ecosystems, *Theoretical Popoulation Biology*, **10**: 83 - 95, 1976.
-  Goh B.S., Robust stability concepts for ecosystem models, in *Theoretical Systems Ecology*, Cap. 19, Academic Press, 1979.