Competitive co-existence caused by adaptive predators

Vlastimil Krivan

Scopo dell'articolo

Uno degli scopi dell'articolo é quello di affrontare una criticitá di alcuni modelli di catene alimentari riguardante l'interazione preda-predatore nel caso in cui il predatore ha a disposizione piú possibili prede.

Scopo dell'articolo

Uno degli scopi dell'articolo é quello di affrontare una criticitá di alcuni modelli di catene alimentari riguardante l'interazione preda-predatore nel caso in cui il predatore ha a disposizione piú possibili prede.

Primo problema

L'interazione preda predatore in questi casi é modellizzata in maniera statica: ovvero la funzione che descrive il tasso di predazione di una data specie é costate.

Scopo dell'articolo

Uno degli scopi dell'articolo é quello di affrontare una criticitá di alcuni modelli di catene alimentari riguardante l'interazione preda-predatore nel caso in cui il predatore ha a disposizione piú possibili prede.

Primo problema

L'interazione preda predatore in questi casi é modellizzata in maniera statica: ovvero la funzione che descrive il tasso di predazione di una data specie é costate.

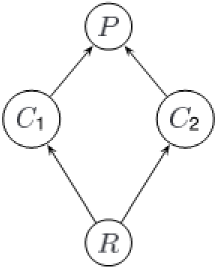
Come migliorare questo modello?
Seguendo alcuni risultati della letteratura precedente; ammettiamo che i predatori si cibino in maniera *ottimale*$\Rightarrow$ Adaptive foraging.

Problema principale

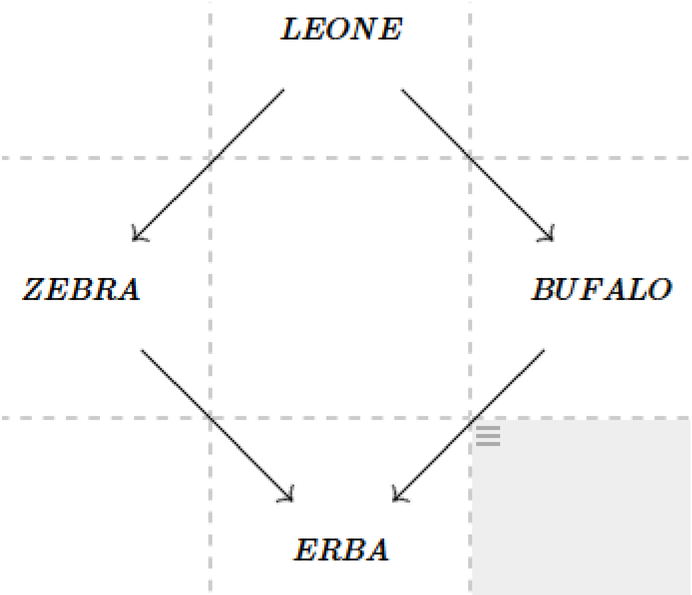
In una rete alimentare con predatori adattivi esiste un equilibrio in cui tutte le specie coesistono?

Studiamo una rete alimentare con due consumatori C_1, C_2 che competono per un'unica risorsa R e hanno un predatore comune P

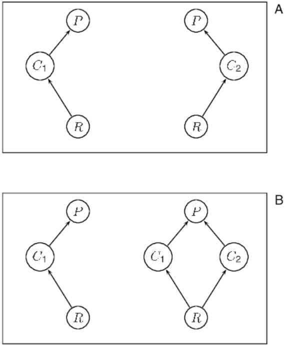
Studiamo una rete alimentare con due consumatori C_1, C_2 che competono per un'unica risorsa R e hanno un predatore comune P



Esempio Concreto



I modelli che consideriamo sono del tipo:



m_1

Nel nostro modello: Ed il sistema evolve secondo:

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = rR\left(1-\frac{R}{K}\right) - \lambda_1 C_1 R - \lambda_2 C_2 R \\ \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} = C_1\left(e_1\lambda_1 R - m_1\left(P_1\right)\right) \\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} = C_2\left(e_2\lambda_2 R - m_2\left(P_2\right)\right) \end{cases} \tag{1}$$

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = rR\left(1 - \frac{R}{K}\right) - \lambda_1 C_1 R - \lambda_2 C_2 R \\ \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} = C_1\left(e_1\lambda_1 R - m_1\left(P_1\right)\right) \\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} = C_2\left(e_2\lambda_2 R - m_2\left(P_2\right)\right) \end{cases} \tag{2}$$

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = rR\left(1 - \frac{R}{K}\right) - \lambda_1 C_1 R - \lambda_2 C_2 R \\ \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} = C_1\left(e_1\lambda_1 R - m_1\left(P_1\right)\right) \\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} = C_2\left(e_2\lambda_2 R - m_2\left(P_2\right)\right) \end{cases} \tag{2}$$

Dove:

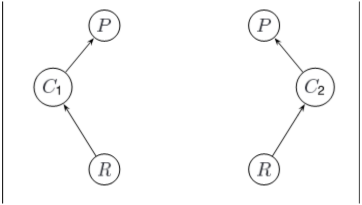
- r é il tasso di crescita intrinseco delle risorse (come crescerebbe la popolazione senza limitazioni)
- K rappresenta la carrying capacity
- λ_1, λ_2 tasso di raccolta di risorse quando i consumatori si cibano.
- e_1, e_2 tasso di efficienza in cui le risorse vengono convertite in nuovi consumatori
- m_1, m_2 tassi di mortalitá dei consumatori

Il modello statico

Possiamo pensare che i predatori si dividano in $P = P_1 + P_2$ e che P_i si cibi della specie C_i, la rete alimentare si splitta:

Il modello statico

Possiamo pensare che i predatori si dividano in $P = P_1 + P_2$ e che P_i si cibi della specie C_i, la rete alimentare si splitta:



Il modello statico

Osserviamo che non è possibile ottenere l'equilibrio con entrambe le specie presenti; infatti dalle ultime due equazioni:

Il modello statico

Osserviamo che non è possibile ottenere l'equilibrio con entrambe le specie presenti; infatti dalle ultime due equazioni:

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} &= C_1\left(e_1\lambda_1 R - m_1\left(P_1\right)\right) \\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} &= C_2\left(e_2\lambda_2 R - m_2\left(P_2\right)\right) \end{aligned} \tag{3}$$

Il modello statico

Osserviamo che non è possibile ottenere l'equilibrio con entrambe le specie presenti; infatti dalle ultime due equazioni:

$$\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} &= C_1\left(e_1\lambda_1 R - m_1\left(P_1\right)\right) \\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} &= C_2\left(e_2\lambda_2 R - m_2\left(P_2\right)\right) \end{aligned} \tag{3}$$

se vogliamo l'equilibrio imponiamo:

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} = C_1\left(e_1\lambda_1 R - m_1\left(P_1\right)\right) = 0 \\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} = C_2\left(e_2\lambda_2 R - m_2\left(P_2\right)\right) = 0 \end{cases} \tag{4}$$

Il modello statico

Possiamo avere equilibrio solo quando $\frac{m_1}{\lambda_1 e_1} = \frac{m_2}{\lambda_2 e_2}$ ma queste quantitá rappresentano i valori R_1^* e R_2^*; noi siamo interessati proprio al caso in cui non sono uguali.

Il modello statico

Possiamo avere equilibrio solo quando $\frac{m_1}{\lambda_1 e_1} = \frac{m_2}{\lambda_2 e_2}$ ma queste quantitá rappresentano i valori R_1^* e R_2^*; noi siamo interessati proprio al caso in cui non sono uguali.

Usando la regola dell'R^* assumiamo che il competitore piú debole sia C_2 $(R_1^* < R^*2)$

Il modello statico

$$\begin{cases} \frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} = rR\left(1 - \frac{R}{K}\right) - \lambda_1 C_1 R - \lambda_2 C_2 R \\ \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} = C_1\left(e_1\lambda_1 R - m_1\left(P_1\right)\right) \\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} = C_2\left(e_2\lambda_2 R - m_2\left(P_2\right)\right) \end{cases} \tag{5}$$

Abbiamo tuttavia due equilibri quando una delle due specie è assente:

$$\begin{aligned} E_1 &= \left(\frac{m_1(P_1)}{e_1\lambda_1}, \frac{r(e_1\lambda_1 K - m_1(P_1))}{e_1\lambda_1^2 K}, 0\right) \\ E_2 &= \left(\frac{m_2(P_2)}{e_2\lambda_2}, 0, \frac{r(e_2\lambda_2 K - m_2(P_2))}{e_2\lambda_2^2 K}\right) \end{aligned} \tag{6}$$

Il modello statico

Gli equilibri che abbiamo trovato sono stabili?

Il modello statico

Gli equilibri che abbiamo trovato sono stabili?
Nell'articolo non viene detto esplicitamente; ma in realtá lo sono, e si puó dimostrare con una funzione di Lyapunov opportuna;

$$\begin{gathered} V(R,C_1) = e_1\lambda_1 H(R) + \lambda_1 G(C_1) \\ H(R) = \bar{R}\log R - R \quad \text{e} \quad G(C_1) = \bar{C}_1 \log C_1 - C_1 \end{gathered} \tag{7}$$

Il modello statico

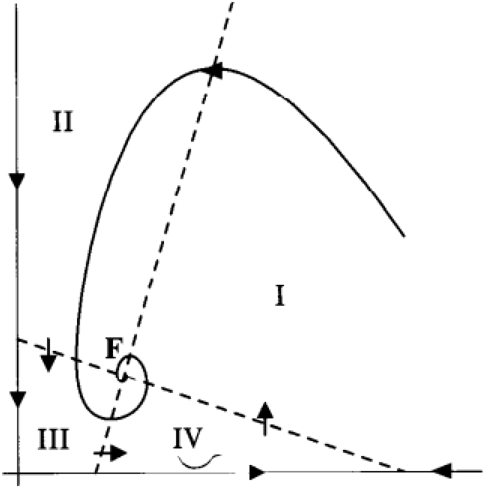


Fig. 2.3.

Il modello statico

Il metodo usato per studiare la coesistenza (che viene dato per scontato nell'articolo!) utilizza il principio delle invasioni biologiche:

Il modello statico

Il metodo usato per studiare la coesistenza (che viene dato per scontato nell'articolo!) utilizza il principio delle invasioni biologiche:

Una specie aliena può invadere un'equilibrio nel caso in cui il suo tasso di crescita all'equilibrio è positivo.

Il modello statico

Il metodo usato per studiare la coesistenza (che viene dato per scontato nell'articolo!) utilizza il principio delle invasioni biologiche:

> Una specie aliena può invadere un'equilibrio nel caso in cui il suo tasso di crescita all'equilibrio è positivo.

Nel nostro caso:

$$\begin{aligned} \frac{1}{C_1}\frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t}\Big|_{E_2} &= e_2\lambda_2 m_1(P_1) - e_1\lambda_1 m_2(P_2) > 0 \\ \frac{1}{C_2}\frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t}\Big|_{E_2} &= e_1\lambda_1 m_2(P_2) - e_2\lambda_2 m_1(P_1) > 0 \end{aligned} \tag{8}$$

Il Caso Adattivo

In questo caso ammettiamo che $u_1 = \frac{P_1}{P}$ ed $u_2 = \frac{P_2}{P}$ possano variare, ovvero che le preferenze dei predatori cambino.

Il Caso Adattivo

In questo caso ammettiamo che $u_1 = \frac{P_1}{P}$ ed $u_2 = \frac{P_2}{P}$ possano variare, ovvero che le preferenze dei predatori cambino.
Introduciamo il tasso di crescita pro capite per i predatori:

$$W = F_1 u_1 C_1 + F_2 u_2 C_2 \tag{9}$$

Con F_i crescita istantanea pro capite quando ci si ciba di C_i

Il Caso Adattivo

In questo caso ammettiamo che $u_1 = \frac{P_1}{P}$ ed $u_2 = \frac{P_2}{P}$ possano variare, ovvero che le preferenze dei predatori cambino.
Introduciamo il tasso di crescita pro capite per i predatori:

$$W = F_1 u_1 C_1 + F_2 u_2 C_2 \tag{9}$$

Con F_i crescita istantanea pro capite quando ci si ciba di C_i
La strategia ottimale sarà quella di cibarsi di C_1 quando $F_1 C_1 > F_2 C_2$ e viceversa

Il Caso Adattivo

Assunzioni:

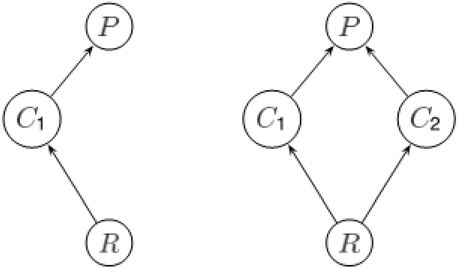
- I predatori sono onniscienti e conoscono istantaneamente come cambia la densità delle prede (!)
- I predatori sono ottimizzatori perfetti

Il Caso Adattivo

Cosa succede in questo modello?

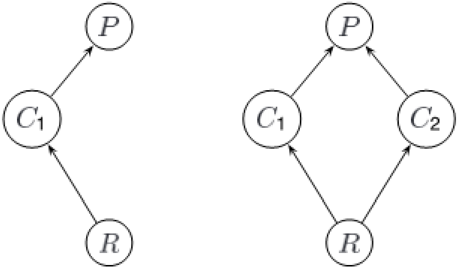
Il Caso Adattivo

Cosa succede in questo modello?
Supponiamo che sia più conveniente cibarsi di C_1, allora la catena alimentare diventa lineare



Il Caso Adattivo

Cosa succede in questo modello?
Supponiamo che sia più conveniente cibarsi di C_1, allora la catena alimentare diventa lineare



Il Caso Adattivo

Quando si raggiunge una densità tale che $F_1 C_1 = F_2 C_2$ possono venire predati indistintamente C_1 e C_2 (distribuzione ideale libera)

Il Caso Adattivo

Quando si raggiunge una densità tale che $F_1C_1 = F_2C_2$ possono venire predati indistintamente C_1 e C_2 (distribuzione ideale libera)
Quando il la disuguaglianza si inverte ritroviamo una catena lineare.

Il Caso Adattivo

Quando si raggiunge una densità tale che $F_1 C_1 = F_2 C_2$ possono venire predati indistintamente C_1 e C_2 (distribuzione ideale libera)
Quando il la disuguaglianza si inverte ritroviamo una catena lineare.

Se i predatori sono in grado di regolare la densità delle prede in modo da raggiungere la distribuzione ideale libera allora è possibile una coesistenza. (Esiste un equilibrio stabile)

Il Caso Adattivo

Analizziamo due situazioni, assumendo che i tassi di mortalità m_1, m_2 crescano all'aumentare dei predatori che senza predatori la specie più debole sia C_2 ; ovvero $m_1(0)/\left(e_1\lambda_1\right) < m_2(0)/\left(e_2\lambda_2\right)$

Il Caso Adattivo

Analizziamo due situazioni, assumendo che i tassi di mortalità m_1, m_2 crescano all'aumentare dei predatori che senza predatori la specie più debole sia C_2 ; ovvero $m_1(0)/(e_1\lambda_1) < m_2(0)/(e_2\lambda_2)$ Primo caso: Bassa densità di predatori.

Mostriamo che in questo caso per basse densità la specie C_2 rimane la più debole ed il sistema si comporta come nel caso statico.

Bassa densità di predatori

Sappiamo che C_2 può invadere l'equilibrio E_1 se vale:

$$\frac{1}{C_2}\left.\frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t}\right|_{E_1} = e_2\lambda_2 m_1(P) - e_1\lambda_1 m_2(0) > 0 \tag{10}$$

Osservando che all'equilibrio i predatori non si cibano di C_2;
Otteniamo la condizione

$$m_1(P) > \frac{e_1\lambda_1 m_2(0)}{e_2\lambda_2} \tag{11}$$

Bassa densità di predatori

Sappiamo che C_2 può invadere l'equilibrio E_1 se vale:

$$\frac{1}{C_2}\left.\frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t}\right|_{E_1} = e_2\lambda_2 m_1(P) - e_1\lambda_1 m_2(0) > 0 \tag{10}$$

Osservando che all'equilibrio i predatori non si cibano di C_2; Otteniamo la condizione

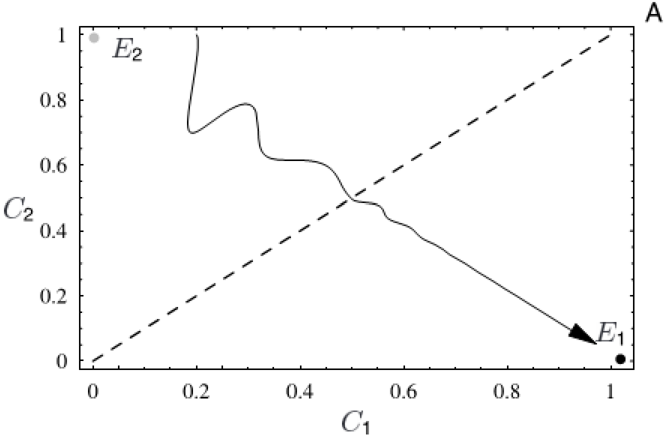
$$m_1(P) > \frac{e_1\lambda_1 m_2(0)}{e_2\lambda_2} \tag{11}$$

Analogamente studiando l'invasione di C_2 nell'equilibrio E_2 ricaviamo:

$$m_2(P) > \frac{e_2\lambda_2 m_1(0)}{e_1\lambda_1} \tag{12}$$

Bassa densità di predatori

Per basse densità di predatori tali che $\frac{m_1(P)}{e_1\lambda_1} < \frac{m_2(0)}{e_2\lambda_2}$ (i.e non vale la condizione di invasione) quindi abbiamo questa condizione



Alta densità di predatori

La situazione cambia quando la disuguaglianza $\frac{m_1(P)}{e_1\lambda_1} < \frac{m_2(0)}{e_2\lambda_2}$ si inverte:

Alta densità di predatori

La situazione cambia quando la disuguaglianza $\frac{m_1(P)}{e_1\lambda_1} < \frac{m_2(0)}{e_2\lambda_2}$ si inverte:
Infatti in questo caso, entrambe le specie possono invadere il rispettivo equilibrio e quindi abbiamo la possibilità di avere un diagramma a diamante per la rete alimentare. (La densità di predatori è abbastanza alta da poter controllare la densità delle prede all'equilibrio libero)

Alta densità di predatori

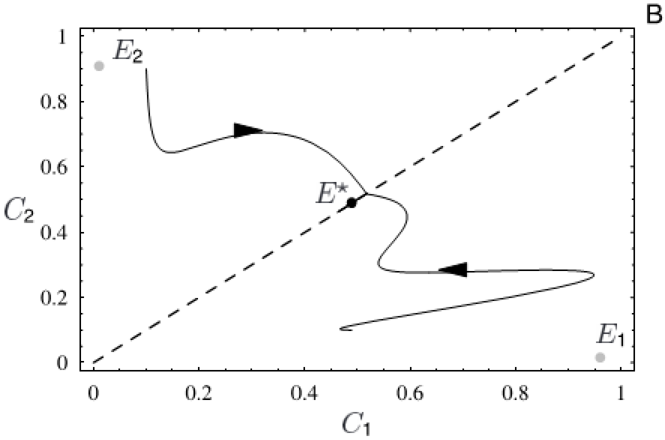
La situazione cambia quando la disuguaglianza $\frac{m_1(P)}{e_1\lambda_1} < \frac{m_2(0)}{e_2\lambda_2}$ si inverte:
Infatti in questo caso, entrambe le specie possono invadere il rispettivo equilibrio e quindi abbiamo la possibilità di avere un diagramma a diamante per la rete alimentare. (La densità di predatori è abbastanza alta da poter controllare la densità delle prede all'equilibrio libero)
Se supponiamo un andamento lineare per la mortalità

$$m_i\left(P_i\right) = \mu_i + \Lambda_i P_i \qquad i = 1, 2 \tag{13}$$

Con μ_i mortalità in assenza di predatori e Λ_i il tasso di raccolta dei predatori quando si cibano della specie C_i.

Alta densità di predatori

Con queste ipotesi abbiamo un andamento del tipo



Alta densità di predatori

Quali sono le equazioni che descrivono il modello adattivo sul piano $F_1C_1 = F_2C_2$?

Alta densità di predatori

Quali sono le equazioni che descrivono il modello adattivo sul piano $F_1C_1 = F_2C_2$?
Se il sistema si trova sul piano descritto, allora abbiamo $F_1\frac{\mathrm{d}C_1(t)}{\mathrm{d}t} = F_2\frac{\mathrm{d}C_2(t)}{\mathrm{d}t}$ e allora si ha:

$$\begin{aligned} &F_1C_1(t)\left(e_1\lambda_1R(t) - \mu_1 - \Lambda_1P_1\right) = \\ &= F_2C_2(t)\left(e_2\lambda_2R(t) - \mu_2 - \Lambda_2P_2\right) \end{aligned} \tag{14}$$

Alta densità di predatori

Da cui ricaviamo:

$$
\begin{aligned}
P_1 &= \frac{e_1\lambda_1\left(P\Lambda_2+\mu_2\right)-e_2\lambda_2\mu_1}{e_2\lambda_2\Lambda_1+e_1\lambda_1\Lambda_2} \\
P_2 &= \frac{e_2\lambda_2\left(P\Lambda_1+\mu_1\right)-e_1\lambda_1\mu_2}{e_2\lambda_2\Lambda_1+e_1\lambda_1\Lambda_2}
\end{aligned}
\tag{15}
$$

Sostituendo nel modello di partenza ricaviamo la dinamica sul piano.

Alta densità di predatori

$$
\begin{aligned}
\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} &= rR\left(1-\frac{R}{K}\right)-\frac{\lambda_1 F_2\Lambda_2-\lambda_2 F_1\Lambda_1}{F_2\Lambda_2}RC_1 \\
\frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} &= C_1\left(\frac{e_2\Lambda_1\lambda_2+e_1\lambda_1\Lambda_2}{\Lambda_1+\Lambda_2}R-\frac{\mu_1\Lambda_2+\mu_2\Lambda_1+P\Lambda_1\Lambda_2}{\Lambda_1+\Lambda_2}\right) \\
\frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} &= C_2\left(\frac{e_2\Lambda_1\lambda_2+e_1\lambda_1\Lambda_2}{\Lambda_1+\Lambda_2}R-\frac{\mu_1\Lambda_2+\mu_2\Lambda_1+P\Lambda_1\Lambda_2}{\Lambda_1+\Lambda_2}\right)
\end{aligned}
\tag{16}
$$

Alta densità di predatori

Il sistema ammette un equilibrio, E^* che ricaviamo essere

$$\begin{aligned} R^* &= \frac{\mu_1\Lambda_2+\mu_2\Lambda_1+\Lambda_1\Lambda_2 P}{e_1\lambda_1\Lambda_2+e_2\lambda_2\Lambda_1} \\ C_1^* &= \frac{F_2 r(e_2 K\Lambda_1\lambda_2+e_1 K\lambda_1\Lambda_2-P\Lambda_1\Lambda_2-\Lambda_2\mu_1-\Lambda_1\mu_2)}{K(F_2\lambda_1+F_1\lambda_2)(e_2\Lambda_1\lambda_2+e_1\lambda_1\Lambda_2)} \\ C_2^* &= \frac{F_1}{F_2}C_1^* \end{aligned} \tag{17}$$

Alta densità di predatori

Il sistema ammette un equilibrio, E^* che ricaviamo essere

$$\begin{aligned} R^* &= \frac{\mu_1\Lambda_2+\mu_2\Lambda_1+\Lambda_1\Lambda_2 P}{e_1\lambda_1\Lambda_2+e_2\lambda_2\Lambda_1} \\ C_1^* &= \frac{F_2 r(e_2 K\Lambda_1\lambda_2+e_1 K\lambda_1\Lambda_2-P\Lambda_1\Lambda_2-\Lambda_2\mu_1-\Lambda_1\mu_2)}{K(F_2\lambda_1+F_1\lambda_2)(e_2\Lambda_1\lambda_2+e_1\lambda_1\Lambda_2)} \\ C_2^* &= \frac{F_1}{F_2}C_1^* \end{aligned} \tag{17}$$

A questo equilibrio i predatori si cibano di entrambe le specie liberamente, e si distribuiscono secondo

$$\frac{u_1}{u_2} = \frac{e_2\mu_1\lambda_2 - e_1\lambda_1\left(\mu_2 + P\Lambda_2\right)}{e_1\mu_2\lambda_1 - e_2\lambda_2\left(\mu_1 + P\Lambda_1\right)} \tag{18}$$

Alta densità di predatori

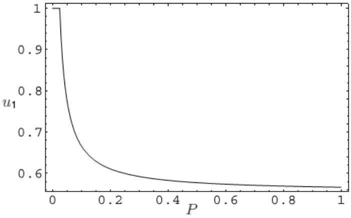
Competitive co-exixtence caused by adactive predators

Introduzione

Il modello statico

Il modello Adattivo

Quando la densità complessiva dei predatori aumenta ($P > \frac{e_1\lambda_1\mu_2 - e_2\lambda_2\mu_1}{e_2\lambda_2\Lambda_1}$), la preferenza dei predatori per la specie C_1 decresce fino al valore di equilibrio della popolazione.



$$u_1 = \frac{P_1}{P} = \frac{e_1\lambda_1(P\Lambda_2 + \mu_2) - e_2\lambda_2\mu_1}{(e_2\lambda_2\Lambda_1 + e_1\lambda_1\Lambda_2)P}$$

Alta densità di predatori

In tutti i grafici prendiamo come parametri:
$r = 1.1, e_1 = 0.1, e_2 = 0.08, \lambda_1 = \lambda_2 = 1, \mu_1 = \mu_2 = 0.1, \Lambda_1 = \Lambda_2 = 1, F_1 = F_2 = 1, K = 15$

Alta densità di predatori

In tutti i grafici prendiamo come parametri:
$r = 1.1, e_1 = 0.1, e_2 = 0.08, \lambda_1 = \lambda_2 = 1, \mu_1 = \mu_2 = 0.1, \Lambda_1 = \Lambda_2 = 1, F_1 = F_2 = 1, K = 15$
In tutto questo abbiamo in limite inferiore alla carrying capacity, in cui per valori inferiori a $K = \frac{P\Lambda_1\Lambda_2 + \Lambda_1\mu_2 + \Lambda_2\mu_1}{e_1\lambda_1\Lambda_2 + e_2\lambda_2\Lambda_1}$ l'equilibrio non è più stabile perchè i consumatori muoiono a causa dell'elevato tasso di predazione.

Problema

Fin'ora abbiamo assunto che i predatori facessero parte dell'universo ambiente, (i.e. non fossero soggetti ad una dinamica) questa assunzione è poco realistica.

Problema

Fin'ora abbiamo assunto che i predatori facessero parte dell'universo ambiente, (i.e. non fossero soggetti ad una dinamica) questa assunzione è poco realistica.

Ammettiamo che i predatori siano soggetti ad una dinamica e consideriamo il sistema

$$\begin{aligned}\frac{\mathrm{d}R}{\mathrm{d}t} &= rR\left(1-\frac{R}{K}\right)-\lambda_1 C_1 R-\lambda_2 C_2 R\\ \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t} &= C_1\left(e_1\lambda_2 R-\Lambda_1 u_1 P-\mu_1\right)\\ \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t} &= C_2\left(e_2\lambda_2 R-\Lambda_2 u_2 P-\mu_2\right)\\ \frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} &= P\left(F_1 u_1 C_1+F_2 u_2 C_2-m\right)\end{aligned} \tag{19}$$

Nel 1996 venne dimostrato che per predatori con preferenze fisse questo modelli ammette un equilibrio stabile (coesistenza)

Nel 1996 venne dimostrato che per predatori con preferenze fisse questo modelli ammette un equilibrio stabile (coesistenza) Cosa succede per predatori adattivi? esistono dei valori di parametri per cui é possibile la coesistenza?

Predatori Statici

Come nel caso precedente osserviamo che esistono due equilibri dove una delle due popolazioni è assente

$$E_1 = \left(K\left(1-\frac{m\lambda_1}{F_1 r u_1}\right), \frac{m}{F_1 u_1}, 0, \frac{e_1 K \lambda_1 (F_1 r u_1 - m\lambda_1) - F_1 r u_1 \mu_1}{F_1 r u_1^2 \Lambda_1}\right)$$
$$E_2 = \left(K\left(1-\frac{m\lambda_2}{F_2 r u_2}\right), 0, \frac{m}{F_2 u_2}, \frac{e_2 K \lambda_2 (F_2 r u_2 - m\lambda_2) - F_2 r u_2 \mu_2}{F_2 r u_2^2 \Lambda_2}\right) \tag{20}$$

Predatori Statici

Studiando le possibili invasioni della specie assente osserviamo che questa volta abbiamo un sistema di due condizioni;

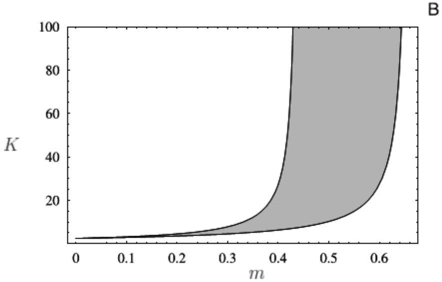
$$\begin{cases} \frac{K(F_2ru_2-m\lambda_2)(e_1u_2\lambda_1\Lambda_2-e_2u_1\lambda_2\Lambda_1)+F_2ru_2(-u_2\Lambda_2\mu_1+u_1\Lambda_1\mu_2)}{F_2u_2^2\Lambda_2} > 0 \\ \frac{K(F_1ru_1-m\lambda_1)(e_2u_1\lambda_2\Lambda_1-e_1u_2\lambda_1\Lambda_2)+F_1ru_1(u_2\Lambda_2\mu_1-u_1\Lambda_1\mu_2)}{F_1ru_1^2\Lambda_1} > 0 \end{cases} \tag{21}$$

Predatori Statici

A differenza del caso precedente verifichiamo che queste due condizione possono verificarsi simultaneamente se $F_1 r u_1 - m\lambda_1 \neq F_2 r u_2 - m\lambda_2$

Predatori Statici

A differenza del caso precedente verifichiamo che queste due condizione possono verificarsi simultaneamente se $F_1 r u_1 - m\lambda_1 \neq F_2 r u_2 - m\lambda_2$ Inoltre le due condizioni restringono il valore dei possibili parametri; se rappresentiamo in funzione della carrying capacity e della mortalitá otteniamo



Predatori Adattivi

Facendo un conto analogo per il caso dei predatori adattivi, ovvero dove $u_1 = 1; u_2 = 0$ o $u_1 = 0; u_2 = 1$ ricaviamo due condizioni analoghe:

$$\begin{cases} \frac{1}{C_1} \frac{\mathrm{d}C_1}{\mathrm{d}t}\Big|_{E_2} = \frac{K(F_2 r - m\lambda_2)e_1\lambda_1 - F_2 r\mu_1}{F_2 r} > 0 \\ \frac{1}{C_2} \frac{\mathrm{d}C_2}{\mathrm{d}t}\Big|_{E_i} = \frac{K(F_1 r - m\lambda_1)e_2\lambda_2) - F_1 r\mu_2}{F_1 r} > 0 \end{cases} \tag{22}$$

Che quindi sono le condizioni necessarie per la coesistenza.

Competitive co-exixtence caused by adactive predators

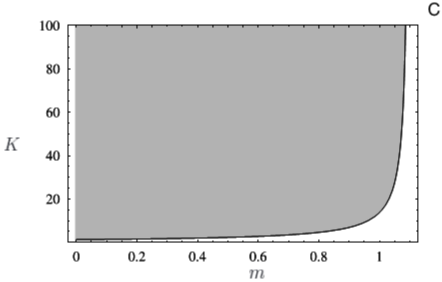
Introduzione

Il modello statico

Il modello Adattivo

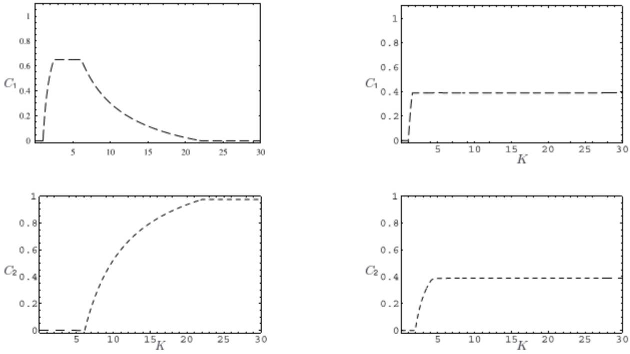
Predatori Adattivi

Se grafichiamo in maniera analoga otteniamo



Confronto

Un confronto interessante potrebbe essere quello fra gli equilibri dei due modelli al variare della carrying capacity; in particolare:



Predatori Adattivi

Il meccanismo per cui si creano questi equilibri è lo stesso di quello descritto in precedenza; nel caso in cui i predatori si cibano solo di C_1 la catena è lineare e avrà un'equilibrio a

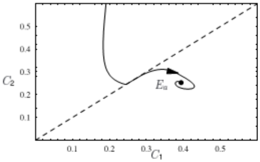
$$E_a = \left\{ \frac{\mu_2}{e_2\lambda_2}, \frac{m}{F_1}, \frac{e_2 K \left(F_1 r - m\lambda_1\right)\lambda_2 - F_1 r \mu_2}{e_2 F_1 K \lambda_2^2}, \frac{e_1\lambda_1\mu_2 - e_2\lambda_2\mu_1}{e_2\Lambda_1\lambda_2} \right\} \quad (23)$$

e vicevarsa

$$E_b = \left\{ \frac{\mu_1}{e_1\lambda_1}, \frac{e_1 K \lambda_1 \left(F_2 r - m\lambda_2\right) - F_2 r \mu_1}{e_1 F_2 K \lambda_1^2}, \frac{m}{F_2}, \frac{e_2\lambda_2\mu_1 - e_1\lambda_1\mu_2}{e_1\Lambda_2\lambda_1} \right\} \quad (24)$$

Predatori Adattivi

Con le nostre assunzioni ($\frac{\mu_1}{e_1\lambda_1} < \frac{\mu_2}{e_2\lambda_2}$) L'equilibrio E_a è quello stabile; e se questo si trova nella regione inferiore del grafico avremo:



Predatori Adattivi

Quando invece
$K\left[F_1F_2e_2r\lambda_2 - e_2\lambda_2 m\left(\lambda_1F_2 + \lambda_2F_1\right)\right] > F_1r\mu_2$
L'equilibrio si sposta nella regione superiore e avremo una situazione di questo tipo:

- Le traiettorie che si muovono dalla regione inferiore tendereanno all'equilibrio E_a
- Le traiettorie che partono dalla regione superiore tenderanno alla regione inferiore perché il competitore piú debole C_2 viene eliminato dalla catena da C_1.

Predatori Adattivi

Quando invece
$K\left[F_1F_2e_2r\lambda_2 - e_2\lambda_2 m\left(\lambda_1F_2 + \lambda_2F_1\right)\right] > F_1r\mu_2$
L'equilibrio si sposta nella regione superiore e avremo una situazione di questo tipo:

- Le traiettorie che si muovono dalla regione inferiore tendereanno all'equilibrio E_a
- Le traiettorie che partono dalla regione superiore tenderanno alla regione inferiore perché il competitore piú debole C_2 viene eliminato dalla catena da C_1.

Questo conflitto fa nascere un nuovo equilibrio sul piano (?!)

Predatori Adattivi

Quando invece
$K\left[F_1F_2e_2r\lambda_2 - e_2\lambda_2 m\left(\lambda_1F_2+\lambda_2F_1\right)\right] > F_1r\mu_2$
L'equilibrio si sposta nella regione superiore e avremo una situazione di questo tipo:

- Le traiettorie che si muovono dalla regione inferiore tendereanno all'equilibrio E_a
- Le traiettorie che partono dalla regione superiore tenderanno alla regione inferiore perché il competitore piú debole C_2 viene eliminato dalla catena da C_1.

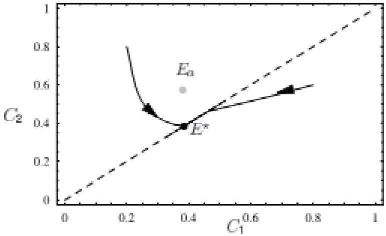
Questo conflitto fa nascere un nuovo equilibrio sul piano (?!)

Stiamo in realtà dicendo che il sistema ha una biforcazione, in cui l'equilibrio precedente diventa instabile e se ne crea un nuovo stabile.

Per Completezza

$$
\begin{gathered}
R^* = K\left(1 - \frac{m\lambda_1}{F_1 r} - \frac{m\lambda_2}{F_2 r}\right) \\
C_1^* = \frac{m}{F_1} \\
C_2^* = \frac{F_2 m}{F_1} \\
P^* = \frac{K(F_1 F_2 r - m(F_2\lambda_1 + F_1\lambda_2))(e_2\Lambda_1\lambda_2 + e_1\lambda_1\Lambda_2)}{F_1 F_2 r \Lambda_1 \Lambda_2} - \frac{\Lambda_2\mu_1 + \Lambda_1\mu_2}{\Lambda_1\Lambda_2}
\end{gathered} \tag{25}
$$

Predatori Adattivi

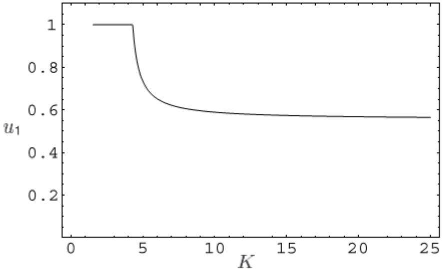


Predatori Adattivi

$$K\left[F_1F_2e_2r\lambda_2 - e_2\lambda_2 m\left(\lambda_1F_2 + \lambda_2F_1\right)\right] > F_1r\mu_2 \qquad (26)$$

Osserviamo che affinché questo equilibrio si crei é necessario che la mortalit'a m non sia troppo alta e che la carrying capatiy non sia troppo bassa; altrimenti non varrebbe la condizione precedente.

Predatori Adattivi



$$u_1 = \frac{\Lambda_2(e_1 K\lambda_1(F_2 m\lambda_1 + F_1 m\lambda_2 - F_1 F_2 r) + F_1 F_2 r\mu_1)}{K(F_2 m\lambda_1 + F_1 m\lambda_2 - F_1 F_2 r)(e_1\lambda_1\Lambda_2 + e_2\lambda_2\Lambda_1) + F_1 F_2 r(\Lambda_2\mu_1 + \Lambda_1\mu_2)}$$

Conclusioni

- L'articolo porta sicuramente argomenti innovativi; infatti anche secondo quanto affermato dall'autore in genere le reti alimentari sono pensate in maniera statica; questo punto di vista invece é dinamico
- La piú affidabilitá a livello modellistico si paga con un sistema dinamico avente piú parametri e piú equazioni e quindi in generale più difficile da studiare.

- Alcuni argomenti (ad esempio il meccanismo delle invasioni biologiche e la regola dell' R^*) andrebbero discussi o introdotti palesemente nell'articolo anziché solamente accennati
- Poca chiarezza su come vengono ottenuti i grafici
- alcuni errori tipografici

- Possiamo sostituire la popolazione di predatori con l'intervento umano: non é necessario avere dei predatori che riducano la densitá delle prede; questo modello potrebbe anche spiegare la convivenza di consumatori la cui densitá é regolata dall'uomo (zoo?); in questo senso le predazioni sono sostituite da prelevamenti selettivi di popolazione.
  Osserviamo che in questo caso ha piú senso assumere "predatori" onniscienti

Cosa Possiamo Migliorare?

- Si potrebbero considerare dei predatori non onniscienti; ovvero preferenze continue rispetto le prede.
- L'ottimizzazione dei predatori non é sempre perfetta; dopo un periodo di transiente possiamo assumerla come tale?

- In vista di un'applicazione pratica dovremmo anche considerare dei fattori esterni (quali clima, eventuali altre specie che possono inserirsi nella catena o possibili attività umane); in "Fondamenti di ecologia" ci sono parecchi spunti interessanti a riguardo.
- Come modellizziamo la mortalità in funzione dei predatori in maniera più fedele?
- Si potrebbe introdurre il fatto che la densità dei predatori non è uniforme nello spazio.

Bibliografia

- Competitive co-existence caused by adaptive predators;Vlastimil Krivan.
- Evolutionary games and population dynamics; Sigmund Hofbauer.
- Fondamenti di Ecologia; E.P. Odum,G.W.Barrett, Loreto Rossi.