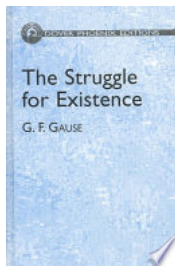


La competizione interspecifica



G. F. Gause "The struggle for existence"

Descrizione teorica dell'interazione tra specie.

Se $P_1(t)$ e $P_2(t)$ sono le numerosità di due specie al tempo t e se l'interazione è di competizione, l'evoluzione delle due popolazioni può essere descritta dalle equazioni differenziali (di tipo logistico)

$$\begin{aligned}
 P_1'(t) &= r_1 P_1(t) - r_1' P_1^2(t) - (p_1 P_2(t)) P_1(t) = \\
 &= P_1(t) [r_1 - r_1' P_1(t) - p_1 P_2(t)]
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 P_2'(t) &= r_2 P_2(t) - r_2' P_2^2(t) - (p_2 P_1(t)) P_2(t) = \\
 &= P_2(t) [r_2 - r_2' P_2(t) - p_2 P_1(t)]
 \end{aligned}$$

$$P_1(0) = P_1^* \qquad P_2(0) = P_2^*$$

- r_1 e r_2 sono i tassi effettivi di crescita delle due popolazioni,
- r_1' e r_2' sono detti "coefficienti di competitività intraspecifica" perché descrivono le limitazioni che agiscono su ciascuna popolazione a causa della numerosità della popolazione stessa.

I termini $(p_1 P_2(t))P_1(t)$ e $(p_2 P_1(t))P_2(t)$ rappresentano, rispettivamente, il danno che la specie 2 procura alla specie 1 e, viceversa.

- p_1 e p_2 sono detti "coefficienti di competitività interspecifica" perché quantificano le limitazioni che, su ciascuna specie, conseguono dalla presenza dell'altra specie.

Per una migliore quantificazione a fini sperimentali si pone

$$p_1 = cd_1, \text{ e } p_2 = cd_2,$$

cioè la competitività interspecifica è quantificata da c , che descrive il numero medio di incontri o interferenze fra gli individui delle popolazioni, e d_1 e d_2 che misurano il danno che questi incontri comportano su ciascuna specie.

Equilibrio

Due specie in competizione possono convivere in equilibrio nello stesso ambiente?

Si ha equilibrio se $P_1'(t) = 0$ e $P_2'(t) = 0$ per ogni t , quindi se:

$$r_1 - r_1'P_1(t) - p_1P_2(t) = r_1 - r_1'P_1(t) - cd_1P_2(t) = 0$$

$$r_2 - r_2'P_2(t) - p_2P_1(t) = r_2 - r_2'P_2(t) - cd_2P_1(t) = 0$$

cioè, ricavando $P_2(t)$ da entrambe le equazioni, se

$$P_2(t) = -\frac{r_1'}{cd_1}P_1(t) + \frac{r_1}{cd_1}$$

$$P_2(t) = -\frac{cd_2}{r_2'}P_1(t) + \frac{r_2}{r_2'}$$

Se $P_1'(t) = 0$ e $P_2'(t) = 0$ per ogni t , le numerosità devono essere costanti. Poniamo $P_1(t) = cost = x$ e $P_2(t) = cost = y$ e la condizione di equilibrio si riscrive

$$y = -\frac{r_1'}{cd_1}x + \frac{r_1}{cd_1}$$

$$y = -\frac{cd_2}{r_2'}x + \frac{r_2}{r_2'}$$

un sistema di equazioni lineari (2 rette).

L'esistenza di 1 o più soluzioni dipende dall'inclinazione delle rette

$$m_1 = \frac{r_1'}{cd_1} \text{ e } m_2 = \frac{cd_2}{r_2'}.$$

Si possono avere tre casi:

- i coefficienti di inclinazione delle due rette sono **diversi** tra loro, cioè

$$\frac{r'_1}{cd_1} \neq \frac{cd_2}{r'_2} (*)$$

in questo caso le rette, che non sono parallele, si incontrano in un sol punto e il sistema ha una sola soluzione.

La (*) si puo' riscrivere anche nella forma

$$r'_1 r'_2 \neq (cd_1)(cd_2)$$

quindi

il biosistema e' in equilibrio (in un sol modo) se il prodotto dei coefficienti di competitivita' intraspecifica e' diverso dal prodotto dei coefficienti di competitivita' interspecifica.

In altre parole, le specie convivono in equilibrio se gli effetti della competizione intraspecifica non non sono gli stessi di quello della competizione interspecifica

Osservazione. Le numerosita' di equilibrio delle due popolazioni si ottengono come soluzione del sistema

$$P_{1eq}(= x) = \frac{r_2 c d_1 - r_1 r'_2}{c^2 d_1 d_2 - r'_1 r'_2}, \quad P_{2eq}(= y) = \frac{r_1 c d_2 - r_2 r'_1}{c^2 d_1 d_2 - r'_1 r'_2}. (**)$$

e sono le coordinate del punto di intersezione tra le due rette.

Visto che deve essere anche $P_{1eq}(= x) > 0$, $P_{2eq}(= y) > 0$, il numeratore e il denominatore delle frazioni (**), devono avere **lo stesso segno**.

Se sono entrambi positivi questo implica che

$$r_2 cd_1 - r_1 r'_2 > 0 \Rightarrow cd_1 > r_1 r'_2 / r_2$$

$$r_1 cd_2 - r_2 r'_1 > 0 \Rightarrow cd_2 > r_2 r'_1 / r_1$$

e

$$c^2 d_1 d_2 - r'_1 r'_2 > 0 \Rightarrow (cd_1)(cd_2) > r'_1 r'_2$$

Il prodotto delle prime due disuguaglianze implica

$$(cd_1)(cd_2) > (r_1 r'_2 / r_2)(r_2 r'_1 / r_1) = r'_1 r'_2,$$

che e' la stessa condizione richiesta dalla terza disuguaglianza.

Se sia il numeratore che il denominatore delle (**) sono negativi si ha, con calcoli del tutto simili,

$$(cd_1)(cd_2) < r'_1 r'_2$$

e questa relazione conferma che

le popolazioni convivono in equilibrio se il prodotto delle competitività interspecifiche e' diverso da quello delle competitività intraspecifiche

Se $r'_1 r'_2 = c^2 d_1 d_2$ (il prodotto dei coefficienti di competitività intraspecifica è uguale a quello dei coefficienti di competitività interspecifica), le rette che descrivono la condizione di equilibrio sono parallele.

Se è **anche**

- $r_1/cd_1 = r_2/r'_2 = k_2$ (il rapporto del tasso netto di crescita di una delle specie con il tasso di competizione interspecifica è uguale alla soglia ecologica dell'altra), le rette sono parallele coincidenti.

In questo caso infinite soluzioni di equilibrio sono possibili, o cioè che è lo stesso la competizione è **persistente**.

In altre parole, ogni valore della numerosità P_1 che soddisfa la relazione

$$P_{2eq} = -\frac{r'_1}{cd_1} P_{1eq} + \frac{r_1}{cd_1}$$

è di equilibrio (la numerosità di equilibrio della specie 2 è funzione di quella della specie 1 e dei valori dei parametri r_1, r'_1, cd_1).

Se infine si ha

$$\frac{r'_1}{cd_1} = \frac{cd_2}{r'_2}$$

(le rette sono parallele) ma risulta

$$r_1/cd_1 \neq r_2/r'_2$$

le due rette sono parallele e e distinte il sistema **non ha soluzioni** o cio' che e' lo stesso,

le popolazioni **non possono coesistere in equilibrio** nello stesso habitat
(le specie hanno comportamenti troppo diversi)

N.B. Nel caso particolare in cui si abbia

$$r'_1 = cd_1 \text{ e } r'_2 = cd_2$$

se cioè i coefficienti di competizione inter ed intraspecifici per ciascuna delle due popolazioni sono uguali, la condizione di parallelismo diventa

$$\frac{r'_1}{cd_1} = \frac{cd_2}{r'_2} \Rightarrow 1 = 1$$

(soddisfatta)

mentre la condizione che le intercette siano diverse si scrive

$$\frac{r_1}{cd_1} \neq \frac{r_2}{r'_2} \Rightarrow \frac{r_1}{r'_1} \neq \frac{r_2}{r'_2}$$

cioè $k_1 \neq k_2$ e le soglie logistiche, sono **diverse**.

COSA SIGNIFICA QUESTO RISULTATO ?

Questo risultato e' stato interpretato da Vito Volterra come **il principio della competizione esclusiva**.

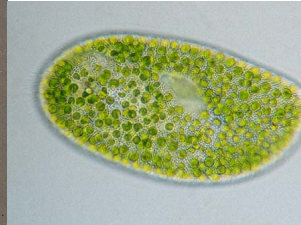
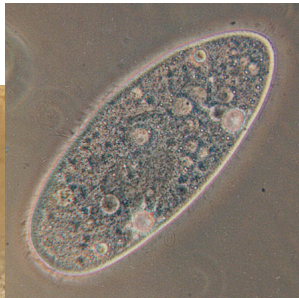
se due popolazioni in competizione sono simili, nel senso che i rispettivi coefficienti di competizione intraspecifica (r'_1 e r'_2) coincidono con quelli di competizione interspecifica (cd_1 e cd_2), se cioe' ogni individuo di una popolazione si rapporta a quelli dell'altra come ai suoi simili, ma si ha anche $r_1/r_2 \neq r'_1/r'_2$ (se cioe' le soglie logistiche sono diverse), allora la convivenza delle due specie in equilibrio nell'habitat e' impossibile.

Verifica sperimentale dei meccanismi di competizione

G.F. Gause "The struggle for existence"
(vedi nella sezione "Articoli" al sito elearning del corso)

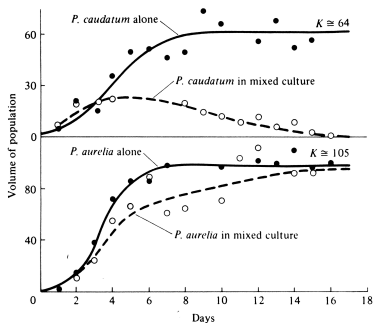
Organismi modello

Protozoi ciliati *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* e *Paramecium bursaria*.



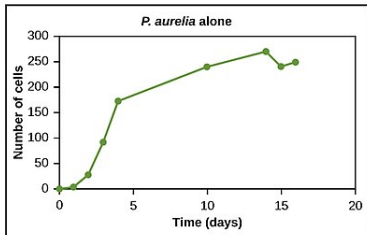
Le evidenze sperimentali

Analogamente a quanto accade ai lieviti, i protozoi, se posti isolati in colture di laboratorio, evolvono logisticamente, raggiungendo in un tempo opportuno, e tipico di ciascuna specie, la soglia logistica. Se invece due specie vengono poste nella stessa coltura, le evoluzioni possono essere molto diverse.

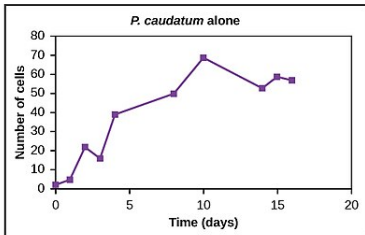


(1) **Caso** *P. caudatum* e *P. aurelia*. Le due specie, in condizioni costanti di laboratorio, vengono nutrite aggiungendo ogni giorno la stessa quantità di acqua e un flusso costante di nutrienti.

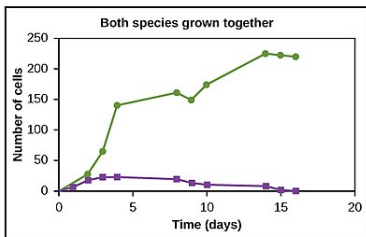
Le osservazioni sperimentali mostrano che inizialmente *P. caudatum* cresce di più di *P. aurelia*. In breve tempo però *P. aurelia* ha il sopravvento su *P. caudatum* portando la specie all'estinzione.



(a)

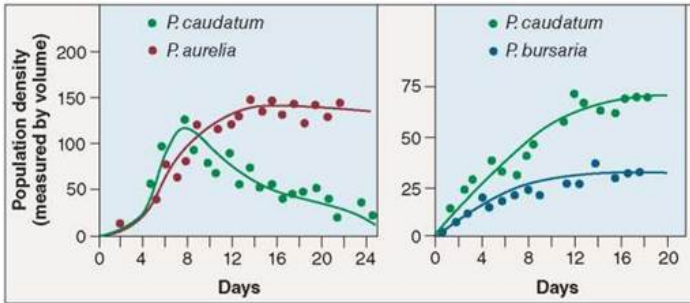


(b)



(c)

(2) Caso *P. aurelia* e *P. bursaria* Lasciando invece evolvere congiuntamente *P. aurelia* e *P. bursaria*, sempre in condizioni costanti, si osserva che le specie possono coesistere, anche se le soglie ecologiche risultano minori di quelle che si osservano nelle evoluzioni separate.



(b)

(c)

COME SI INTERPRETANO QUESTI RISULTATI?

(1) Caso *P. caudatum* e *P. aurelia*.

Le due specie hanno in effetti approssimativamente gli stessi tassi di competizione intraspecifica ed interspecifica ($r'_1 r'_2 = (cd_1)(cd_2)$) e hanno la stessa soglia logistica $k_1 = k_2$, utilizzano le stesse risorse e lo stesso spazio (hanno la stessa nicchia ecologica).

I risultati teorici affermano proprio che se $r'_1 r'_2 = (cd_1)(cd_2)$ e $k_1 = r_1/r'_1 = k_2$, le specie non possono sopravvivere insieme.

(2) Caso *P. bursaria* e *P. caudatum*.

Le specie, pur avendo, approssimativamente, gli stessi tassi di competizione intraspecifica ed interspecifica ($r'_1 r'_2 = (cd_1)(cd_2)$), utilizzano le risorse e lo spazio in modo diverso (non hanno la stessa nicchia ecologica) e hanno quindi diverse soglie logistiche $k_1 \neq k_2$.

In particolare *P. caudatum* predilige la parte superiore del mezzo di coltura, dove trova i batteri che sono il suo cibo prevalente, mentre *P. bursaria* vive sul fondo del mezzo di coltura, dove utilizza i residui dell'alimentazione di *P. caudatum*.

I risultati teorici prevedono che se $r'_1 r'_2 = (cd_1)(cd_2)$ ma $k_1 \neq r_1/r'_1 = k_2$, le specie possono sopravvivere insieme.

