INTERAZIONI

I biosistemi sono in generale costituiti da un gran numero di popolazioni interdipendenti e raramente una popolazione può considerarsi veramente isolata in un ambiente

Definizione: consideriamo **isolata** una popolazione che non abbia nel biosistema un partner privilegiato. Se invece l'evoluzione di due o piu' popolazioni e' **interdipendente**, si parla di **popolazioni conviventi**.

Le interazioni di popolazioni conviventi in uno stesso ambiente possono essere classificate a seconda di come influiscono sulla densità delle popolazioni.
Si parla di

"**interazione positiva**" (+) se favorisce l'aumento della densità

"**interazione negativa**" (-) se impedisce l'aumento della densità

"**interazione neutrale**" (0) se non favorisce nè impedisce l'aumento della densità.

Ad esempio

l'amensalismo è un'interazione in cui una specie impedisce e diminuisce il successo dell'altra, senza trarne nè vantaggio nè svantaggio (0/-). Un'interazione chimica tra due organismi della stessa specie o tra organismi di specie differenti nella quale un organismo pregiudica o elimina l'altro mediante l'espulsione di sostanze chimiche è un caso particolare di amensalismo. La radice della pianta *Juglans nigra* secerne un composto (juglone) che danneggia o uccide le piante nell'area circostante.

Il commensalismo è un'associazione nella quale una specie beneficia dell'essere albergata o trasportata, mentre l'altra non è nè beneficiata nè danneggiata (0/+).
Ad esempio le orchidee epifite crescono sui rami degli alberi

Un altro tipo di interazione è **lo sfruttamento** (-/+), che si divide in:

Predazione: il predatore normalmente è più grande della preda, e l'interazione dura il tempo dell'uccisione;
Erbivoria (ingestione di alghe, organismi della microflora insieme ad erba, radici frutta ecc.): non porta quasi mai all'uccisione dell'organismo consumato;
Parassitismo: interazione tra un parassita, normalmente più piccolo dell'ospite e da esso dipendente, e un ospite. L'interazione dura più tempo possibile.


La tenia è un parassita dell'uomo

Il mutualismoè una interazione obbligatoria oppure temporanea in cui tutte le specie coinvolte traggono beneficio (+/+).

Il Gobius niger (ghiozzo) con gamberetto: il gamberetto, quasi cieco, prepara e ripulisce le tane, il pesce trasporta il gamberetto

L'interazione predatore-preda

L'INTERAZIONE TRA DUE POPOLAZIONI E' DI TIPO ''PREDATORE-PREDA'' SE

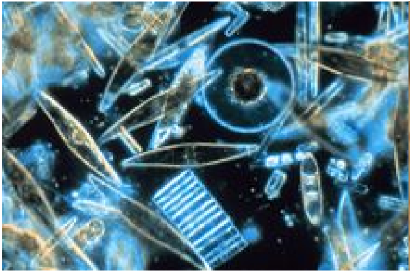
- gli individui di una delle popolazioni (le prede) sono il ''cibo'' privilegiato degli individui dell'altra popolazione (i predatori) (cioe' se non vi sono prede, la popolazione dei predatori non si nutre e quindi si estingue).
I predatori riducono in ogni caso la capacita' di sopravvivenza e/o riproduttiva delle prede, quindi diminuiscono la loro fitness

I predatori possono essere classificati sia per il tipo di prede che mangiano, sia per come le mangiano, sia per quel che riguarda il tipo di interazione che hanno con le prede.
Se ad esempio il predatore, per sopravvivere, ha necessita' di convivere per un certo tempo con la preda viene detto ''un parassita''
Un vero predatore **uccide** (in vari modi) e **mangia** la sua preda, ma nel caso del parassitismo cio' non e' necessariamente detto.

Esempi

Alcuni erbivori, come lo zooplankton (predatori), vivono su organismi unicellulari (fitoplakton=prede), li uccidono ma ne mangiano solo alcune piccole parti.

Le femmine delle zanzare (predatori) si soffermano brevemente sulle prede (umane) per acquisire solo la quantita' di proteine necessaria allo sviluppo della prole



Richard Dawkins nel libro il "*Il gene egoista*" considera come un tipo particolare di interazione predatore - preda anche la **distorsione di segregazione**.
Se durante la meiosi si realizza una mutazione che produce un gene in grado di intervenire sul processo stesso di meiosi, questo gene si diffonde inesorabilmente e rapidamente (deriva meiotica) a spese dell'altra forma allelica, anche se gli effetti sull'organismo portatore sono disastrosi.

Uno di questi geni é il gene t del topo; se é presente, il topo é sterile o muore precocemente. Si é osservato che una volta che la mutazione per il gene t si é realizzata, si diffonde cosí rapidamente che il 95 per cento della popolazione é portatore e i rischi di estinzione della popolazione sono enormi.

La modellizzazione dell'interazione predatore-preda

(Modello di Volterra-Lotka)

Alfred Lotka (1880-1949), era, di formazione, un fisico chimico. Pubblica nel 1925 la prima versione del suo fondamentale libro *Elementi di Biologia Fisica*, in cui tutto il mondo organico e le sue parti inorganiche vengono considerate componenti di un unico sistema. Per studiare le modalita' di funzionamento di questo sistema vengono utilizzati i principi della fisica e, in particolare, i modelli astratti.

Nel suo libro Lotka presenta un modello matematico per descrivere i fenomeni di interazione fra specie.
Applicazioni particolari di questo modello risultano i lavori di William R.Thompson sull'effetto del parassita *Liparis dispar* su un insetto ospite e le analisi di Ronal Ross sulla malaria indotta dalla zanzara *anopheles*.

Indipendentemente dal lavoro di Lotka, Vito Volterra (1860-1940), un fisico-matematico dell'Universita' di Roma, stimolato dal biologo marino Umberto D'ancona (marito di Luisa, sua figlia), intraprende uno studio teorico del problema della crescita inusuale di pesci predatori del mare Adriatico successiva alla I guerra mondiale.

Nel 1926 Volterra pubblica una memoria con i risultati di questa ricerca, che si sovrappongono a quelli ottenuti da Lotka l'anno precedente: da allora il modello e' noto con entrambi i nomi dei due studiosi.

Nel modello si considera un biosistema composto da due popolazioni conviventi: una di ''prede'' e l'altra di ''predatori''. Le prede sono il nutrimento principale dei predatori conviventi, che si estinguono in mancanza delle prede.

Consideriamo il caso piu' semplice di **due** popolazioni, i casi di tre o piu' popolazioni sono concettualmente analoghi e presentano solo maggiori difficolta' tecniche di trattazione.

Supponiamo anche che valgano alcune ipotesi generali

- le popolazioni sono **omogenee** per quanto riguarda natalita' e mortalita', cioe' natalita' e mortalita' non sono dipendenti dall'eta' degli individui, dalle condizioni esterne o da altri fattori (n e m costanti)

- non si tiene conto di eventuali **fenomeni migratori**,

- **l'ambiente circostante non varia col tempo**, cioe' non ha influenza sullo sviluppo delle popolazioni,

- una variazione in una delle due popolazione ha **influenza istantanea** sulla variazione dell'altra.

Studio della variazione della numerosità

Sia
- $p(t)$ la numerosita' delle **prede** al tempo t
- $P(t)$ la numerosita' dei **predatori** al tempo t

In assenza di predatori, la popolazione delle prede sarebbe malthusiana: la variazione istantanea della numerosità sarebbe espressa dalla legge

$$p'(t) = ap(t),$$

dove a e' il tasso netto di crescita.

In assenza di prede, la popolazione dei predatori in un tempo piu' o meno lungo si estinguerebbe in modo malthusiano, cioe'

$$P'(t) = -cP(t)$$

dove c e' il tasso di mortalita' dei predatori.

MA

se le due polazioni convivono nello stesso ambiente, l'effetto della presenza dei predatori si traduce, per le prede, in una **diminuzione** della loro numerosita'.

Il modo piu' semplice di modellizzare questo fatto e' suggerito dall'analogia con il modello logistico.

L'equazione di evoluzione delle prede si scrive quindi nella forma

$$p'(t) = ap(t) - bP(t)p(t)$$

dove $b > 0$ e' detto il "coefficiente di predazione".

Corrispondentemente la presenza delle prede comporta un **incremento** nella popolazione dei predatori. Questo incremento risulta proporzionale alla numerosita' delle prede e l'equazione di evoluzione dei predatori si scrive

$$P'(t) = -cP(t) + dp(t)P(t)$$

L'evoluzione congiunta delle due specie si rappresenta con il sistema di due equazioni differenziali non lineari

$$p'(t) = [a - bP(t)]p(t) \qquad p(0) = p_0$$
$$P'(t) = [-c + dp(t)]P(t) \qquad P(0) = P_0$$

che e' noto come **il modello di evoluzione di Volterra-Lotka per specie conviventi nello stesso ambiente** o "**modello preda-predatore**".

Studio dell'equilibrio

$p(t) = P(t) = 0$ rappresenta una soluzione di equilibrio per il sistema

(infatti si ha $p'(t) = P'(t) = 0$ per ogni valore di $t \geq 0$ se $p(t) = P(t) = 0$).

Si tratta di un equilibrio banale corrispondente all'assenza di popolazioni.

Se inizialmente le numerosita' assumono valori biologicamente significativi, cioe' se $p(0) = p_0 > 0$, e $P(0) = P_0 > 0$ esiste un altro equilibrio?

Dalle equazioni si deduce che si ha
$p'(t) = [a - bP(t)]p(t) = 0 \quad$ anche se $\quad P(t) = a/b$
Inoltre si ha
$P'(t) = [-c + dp(t)]P(t) = 0 \quad$ anche se $\quad p(t) = c/d$
Quindi una soluzione di equilibrio non banale e', per ogni valore di t,

$$p(t) = c/d, \qquad P(t) = a/b$$

(cioe' se inizialmente la numerositá delle **prede** risulta proprio $p_0 = c/d$, i **predatori** sono in equilibrio e se inizialmente i **predatori** sono $P_0 = a/b$, le **prede** sono in equilibrio, cioé le numerosita' manterranno sempre questo stesso valore per tutta l'evoluzione, a meno che perturbazioni esterne non alterino lo stato del biosistema)

Informazioni sulla dinamica

Cosa accade se le specie evolvono in accordo con il modello di Volterra-Lotka e inizialmente si ha $p_0 \neq c/d$, e $P_0 \neq a/b$?
Si possono dimostrare tre risultati:
(1) entrambe le specie persistono nell'ambiente indefinitamente con numerosita' finita (cioe' nessuna delle due specie si estingue ne' "esplode" asintoticamente)
(2) le numerosita' delle due specie oscillano periodicamente (cioe' aumentano e diminuiscono, poi aumentano e diminuiscono di nuovo ecc. impiegando sempre lo stesso tempo per compiere un'oscillazione completa)
(3) in media, su un'oscillazione, le numerosita' di entrambe le specie si mantengono uguali ai valori di equilibrio

Persistenza delle specie nell'ambiente

Per dimostrare il risultato (1), dividendo ambo i membri della prima equazione per $p(t)$ e quelli della seconda per $P(t)$, riscriviamo le equazioni nel modo seguente

$$\frac{p'(t)}{p(t)} = a - bP(t)$$
$$\frac{P'(t)}{P(t)} = -(c - dp(t))$$

Consideriamo "la funzione ausiliaria"

$$F(t) = a \ln P(t) - bP(t) + c \ln p(t) - dp(t)$$

Calcoliamo la derivata di $F(t)$ rispetto al tempo t. Si ha

$$F'(t) = \frac{a}{P(t)} P'(t) - bP'(t) + \frac{c}{p(t)} p'(t) - dp'(t) =$$

$$= \frac{P'(t)}{P(t)}(a - bP(t)) + \frac{p'(t)}{p(t)}(c - dp(t)).$$

Se le funzioni $p(t)$ e $P(t)$ sono soluzioni delle equazioni, si deve avere

$$\frac{p'(t)}{p(t)} \equiv a - bP(t) \qquad \frac{P'(t)}{P(t)} \equiv -(c - dp(t))$$

Sostituendo nella $F'(t)$, cioe' **calcolando la derivata di $F(t)$ lungo l'evoluzione**, si ha

$$F'(t) = -(c - dp(t))(a - bP(t)) + (a - bP(t))(c - dp(t)) \equiv 0.$$

Quindi $F(t)$ è costante lungo l'evoluzione

Si puo' concludere che
se $p(t)$ e $P(t)$ sono soluzioni del modello di Volterra-Lotka (e solo in questo caso), la funzione $F(t)$ e' **costante** per ogni t, cioe' $F(t)$ mantiene sempre lo stesso valore lungo l'evoluzione delle due specie.
Cio' implica in particolare che, fissate le condizioni iniziali $p(0)$ e $P(0)$, per ogni t si ha

$$F(t) = a \ln P(t) - bP(t) + c \ln p(t) - dp(t) =$$
$$= F(0) = a \ln P(0) - bP(0) + c \ln p(0) - dp(0) = cost$$

Supponiamo ora che per $t \to \infty$ fosse $p(t) \to 0$ (oppure $P(t) \to 0$) (cioe' , asintoticamente, si estinguono le prede o i predatori).
Visto che se $p(t) \to 0$ (oppure $P(t) \to 0$) per $t \to \infty$ si ha $\ln p(t) \to -\infty$, (oppure $\ln P(t) \to -\infty$,) si avrebbe

$$F(t) = a \ln P(t) - bP(t) + c \ln p(t) - dp(t) \to -\infty$$

Ma cio' e' IMPOSSIBILE perche' si deve avere anche $F(t) = F(0)$ e $F(0)$ e' costante.

Quindi ne' $p(t)$ ne' $P(t)$ possono tendere a zero (le popolazioni non possono estinguersi).

Analogamente si dimostra che ne' $p(t)$ ne' $P(t)$ possono tendere a infinito. Infatti se $p(t) \to \infty$ (oppure $P(t) \to \infty$) per $t \to \infty$, si avrebbe $\ln p(t) \to \infty$, (oppure $\ln P(t) \to \infty$,) e quindi anche $F(t) \to \infty$ ma questo non e' possibile.

Cio' prova che le due specie persistono nell'ambiente.

Se le popolazioni non si estinguono ne' esplodono, qual'e' il loro comportamento asintotico?

Definizione: una funzione $f(t)$ si dice **periodica di periodo** T se, per ogni valore della variabile indipendente t, si ha

$$f(t+T) = f(t)$$

cioe' la funzione riprende gli stessi valori dopo un tempo T. Una funzione periodica deve aumentare, poi diminuire, poi aumentare, poi diminuire ...... Il "prototipo" delle funzioni periodiche e' la funzione $\sin x$.

Studiamo i segni della derivata di $p(t)$ (che e' maggiore o uguale a zero) lungo l'evoluzione

$$p'(t) = [a - bP(t)]p(t)$$

Si ha

$$p'(t) > 0 \quad (p(t) \text{ crescente}) \quad \text{se} \;\; P(t) < a/b,$$
$$p'(t) < 0 \quad (p(t) \text{ decrescente}) \quad \text{se} \;\; P(t) > a/b,$$

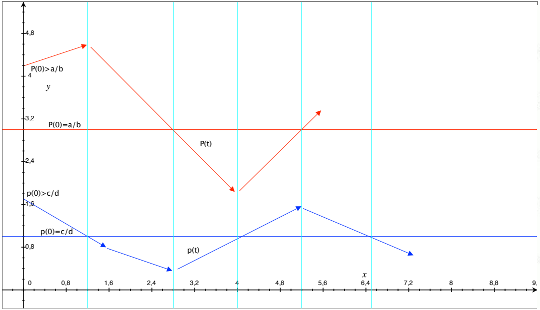
Visto che

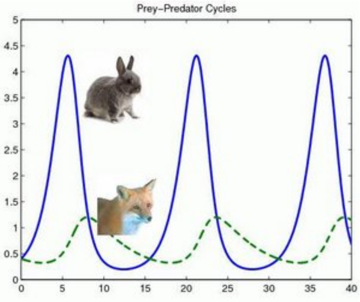
$$P'(t) = [-c + dp(t)]P(t)$$

i segni della derivata di $P(t)$ (che e' maggiore o uguale a zero) lungo l'evoluzione sono

$$P'(t) > 0 \quad (P(t) \text{ crescente}) \quad \text{se} \;\; p(t) > c/d,$$
$$P'(t) < 0 \quad (P(t) \text{ decrescente}) \quad \text{se} \;\; p(t) < c/d.$$

Se, in particolare, assumiamo che sia $p_0 > c/d$, $P_0 > a/b$, l'evoluzione che ne risulta, tenendo conto della tabella, e'



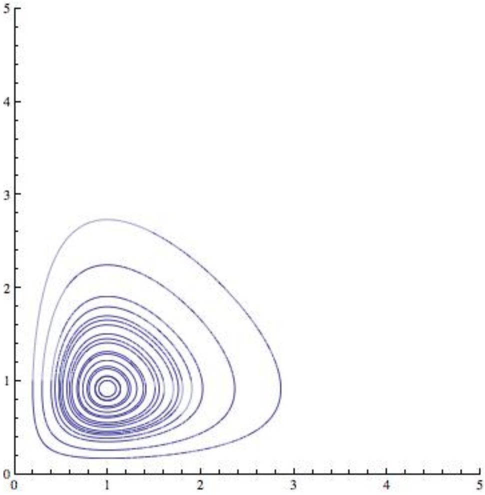


Le numerosita' oscillano intorno ai valori di equilibrio e si puo' in particolare dimostrare, ma qui non lo faremo, che esiste $T > 0$ per cui e'

$$p(t+T) = p(t) \qquad P(t+T) = P(t)$$

cioe' un'oscillazione completa avviene per entrambe le funzioni nello **stesso intervallo di tempo** T, quindi le numerosita' sono periodiche di periodo T.

Nel piano delle numerosita' questa proprieta', che prova il risultato (2), si rappresenta nel modo seguente



Previsione sui valori medi di numerosita'

Concludiamo dimostrando l'ultimo risultato (il (3)):

Su un intervallo di tempo pari ad un periodo T, i valori medi delle due numerosita' p_m e P_M sono dati dai rispettivi valori di equilibrio:

$$p_m = c/d \qquad P_m = a/b.$$

Per dimostrare le due uguaglianze ricordiamo che, per definizione, si ha (teorema della media integrale)

$$p_m = \frac{1}{T}\int_0^T p(t)dt \qquad P_m = \frac{1}{T}\int_0^T P(t)dt$$

Ma lungo l'evoluzione si ha

$$\frac{P'(t)}{P(t)} = -(c - dp(t))$$

quindi

$$\int_0^T \frac{P'(t)}{P(t)}dt = -\int_0^T (c - dp(t))dt = -c\int_0^T dt + d\int_0^T p(t)dt.$$

da cui segue che

$$d\int_0^T p(t)dt = \int_0^T \frac{P'(t)}{P(t)}dt + c\int_0^T dt$$

Calcoliamo il primo integrale a secondo membro. Si ha

$$\int_0^T \frac{P'(t)}{P(t)}dt = \ln P(T) - \ln P(0)$$

Ma $P(t)$ e' periodica cioe' $P(T) = P(0)$, quindi l'integrale e' uguale a zero.

Il secondo termine a secondo membro si calcola facilmente, infatti

$$c \int_0^T dt = cT$$

Tenendo conte del fatto che

$$d \int_0^T p(t)dt = Tdp_m$$

in definitiva si ha

$$Tdp_m = cT$$

$$T(dp_m - c) = 0, \qquad \Rightarrow \qquad p_m = c/d$$

e questo prova la prima uguaglianza.

L'altra uguaglianza si dimostra esattamente nello stesso modo, considerando l'equazione di evoluzione

$$\frac{p'(t)}{p(t)} = a - bP(t)$$

In conclusione

Se due popolazioni evolvono in un rapporto reciproco di tipo "predatore-preda", entrambe le popolazioni mantengono finita la loro numerosita'. Piu' precisamente i valori di numerosita' oscillano periodicamente intorno ai valori di equilibrio. In un ciclo, la numerosita' media e' uguale al valore di equilibrio.