Evidenze sperimentali

della validita' del modello di Volterra - Lotka

Il modello predatore-preda di Volterra e Lotka

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

- $p(t)$ la numerosita' delle prede al tempo t
- $P(t)$ la numerosita' dei predatori al tempo t,
- a tasso netto di crescita delle prede, b coefficiente di predazione, c tasso netto di crescita dei predatori, d tasso di predazione

Risultati

Equilibri.
(1) $p(t) = P(t) = 0$ equilibrio banale corrispondente all'assenza di popolazioni

(2) $p(t) = c/d, \quad P(t) = a/b$ per ogni t:

le prede sono in equilibrio se i predatori hanno sempre la numerosita' a/b,
i predatori sono in equilibrio se le prede sono c/d

Tre risultati fondamentali:

(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 <u>sempre lo stesso tempo</u> per compiere un'oscillazione completa)

(3) In media, su un'oscillazione, le numerosita' di entrambe le specie si mantengono uguali ai valori di equilibrio

Evidenze sperimentali della validita' del modello

L'esempio piú famoso é quello delle linci canadesi e delle lepri "con le scarpe da neve" (*lepus americanus*)

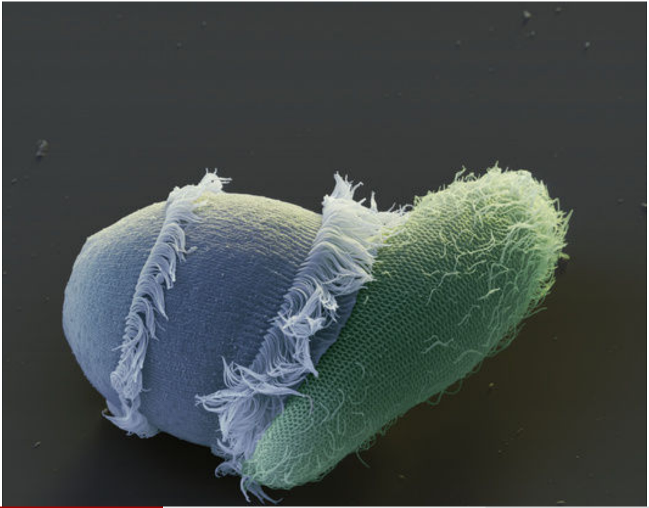
Recenti osservazioni mostrano peró che, mentre le linci sono quasi estinte, le numerositá delle lepri continuano ad oscillare.

L'oscillazione potrebbe non essere intrinseca alla interazione tra predatori e prede

(**Il problema é aperto**)

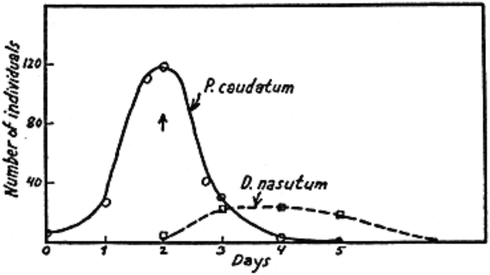
Le verifiche sperimentali di G. Gause (1934)

Specie in studio: *Didinium nasutum* (predatore) e *Paramecium caudatum* (preda)



Didinium nasutum è un organismo unicellulare appartenente al genere dei ciliati, di acqua dolce o salata. Si tratta di un predatore che si nutre principalmente di parameci. *Paramecium caudatum* (la preda) è un infusore di acqua dolce.

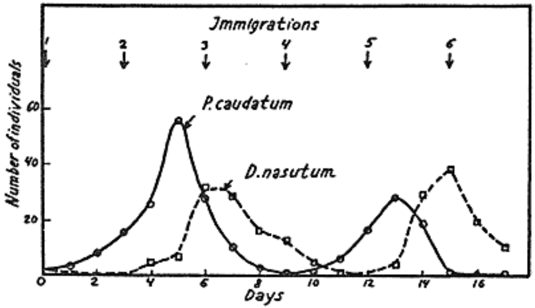
Gause esegue moltissimi esperimenti in condizioni controllate (per riprodurre le ipotesi del modello)
Lasciando evolvere alcuni Parameci e introducendo in seguito alcuni esemplari di *Didinium* i risultati osservati sono riassunti nella figura


Number of individuals
120
80
40
P. caudatum
D. nasutum
0
1
2
3
4
5
Days

Anche se le risorse esterne sono abbondanti, entrambe le specie si estinguono dopo una sola oscillazione.

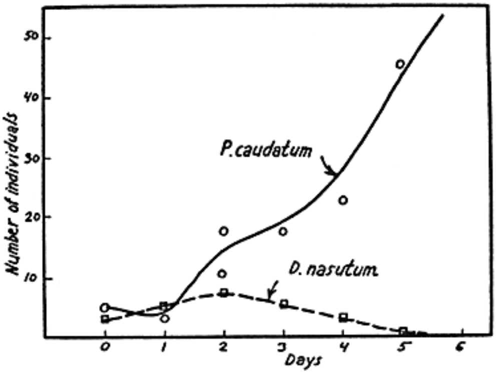
Gause spiega queste osservazioni notando che le equazioni valgono (e si osservano oscillazioni) solo se le ipotesi sono verificate. In questo caso ció non é vero perché la densitá di prede diminuisce quando vengono introdotti i predatori e il tasso di predazione delle prede d non é piú costante e varia al variare della densità di prede.

Per mantenere costanti questo tasso, si puó introdurre una ”immigrazione”. Introducendo 1 individuo di entrambe le specie si osserva il seguente comportamento delle numerositá



Jmmigrations
1
2
3
4
5
6
P. caudatum
D. nasutum
Number of individuals
20
40
60
0
2
4
6
8
10
12
14
16
Days

Si noti che se invece si impedisce che le prede diminuiscano introducendo appositi nascondigli, i risultati, illustrati nella figura seguente, mostrano che l'interazione predatore - preda e' assente. Come previsto dal modello malthusiano, i predatori si estinguono per la scarsita' di cibo, mentre la densita' delle prede esplode.

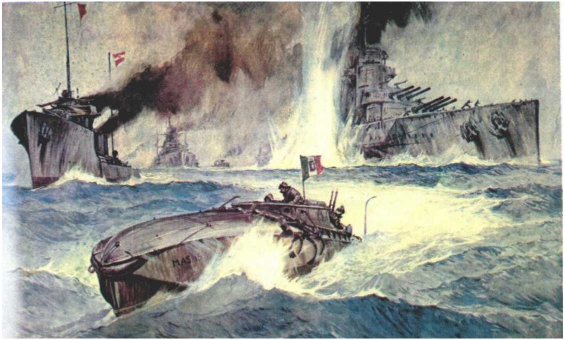

50
40
30
20
10
Number of individuals
P. caudatum
D. nasutum
0
1
2
3
4
5
6
Days

Se le ipotesi del modello sono verificate (tutti i tassi sono costanti), le previsioni sembrano confermate, anche se Gause conclude che questi esperimenti mostrano che

"*le oscillazioni sembrano non essere esattamente una proprietá dell'interazione predatore-preda, come sospettano i matematici, ma sembrano piuttosto emergere come risultato di interferenze costanti che si inseriscono in questa interazione*"

Conferme di questa conclusione si possono trovare nelle osservazioni raccolte su vertebrati e insetti da suoi contemporanei (vedere bibliografia nell'articolo di Gause).

Il modello spiega le osservazioni di D’Ancona



In Adriatico, in seguito alla I guerra mondiale all’arresto della pesca, la densita’ dei predatori era aumentata in modo anomalo. Come mai?

Consideriamo due specie di pesci S_1, S_2 (S_1 sono le prede, S_2 i predatori).

Le equazioni di Volterra - Lotka, in assenza di prelievo (pesca) sono

$$S_1'(t) = aS_1(t) - bS_1(t)S_2(t) = [a - bS_2(t)]S_1(t)$$

$$S_2'(t) = -cS_2(t) + dS_1(t)S_2(t) = [-c + dS_1(t)]S_2(t)$$

dove a e b sono i tassi di variazione intrinseci delle numerosita', c e d sono i tassi di predazione.

Supponiamo, come caso particolare, che sia $a = 0.8$, $c = 0.75$, $b = 0.02$ e $d = 0.05$. In questo caso
l'equilibrio delle due specie (numerosita' medie) si ha se

$$[a - bS_2(t)] = [0.8 - 0.02S_2(t)] = 0$$

$$[-c + dS_1(t)] = [-0.75 + 0.05S_1(t)] = 0$$

e quindi

$$S_{1eq}(= c/d) = \frac{0.75}{0.05} = 15$$

$$S_{2eq}(= a/b) = \frac{0.8}{0.02} = 40$$

Cosa accade se c'é prelievo?

Supponiamo, ad esempio, che una certa zona ci sia un prelievo costante sia sulle prede che sui predatori del 2%: $p = 0.02$. Le equazioni diventano

$$S_1'(t) = 0.8S_1(t) - 0.02S_1(t)S_2(t) - 0.02S_1(t) =$$
$$= [0.8 - 0.02S_2(t) - 0.02]S_1(t)$$
$$S_2'(t) = -0.75S_2(t) + 0.05S_1(t)S_2(t) - 0.02S_2(t) =$$
$$= [-0.75 + 0.05S_1(t) - 0.02]S_2(t)$$

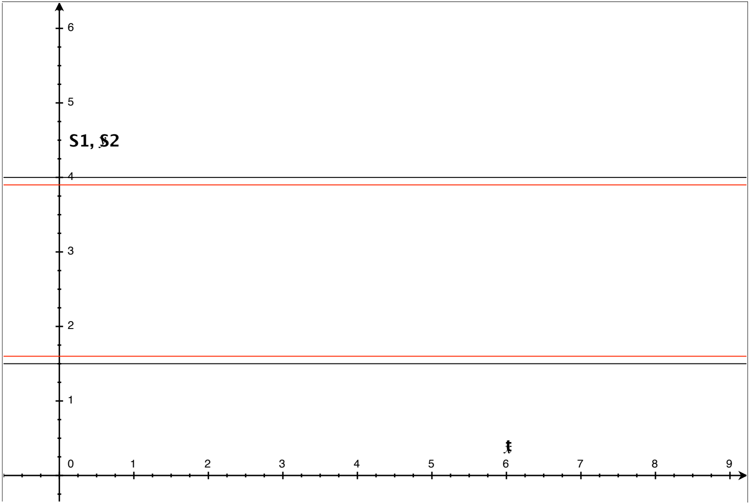
L'equilibrio (diverso da quello del "modello base") é dato da

$$0.8 - 0.02S_2(t) - 0.02 = 0$$

$$-0.75 + 0.05S_1(t) - 0.02 = 0$$

$$S_{1eq} \approx 16 \qquad S_{2eq} \approx 39$$

La numerosita' di equilibrio delle prede e' aumentata (da 15 a 16), quella dei predatori e' diminuita (da 40 a 39).



Sull'asse orizzontale e' rappresentato il tempo, su quello verticale le numerosita' (l'unita' di misura e' 1=10). **Rosso** = competizione, **Nero**=no competizione

Se all'istante iniziale si ha $S_1(0) = 25$ prede e $S_2(0) = 10$ predatori possiamo studiare l'andamento dei cicli.

Le prede

- **aumentano** se $S_1'(t) > 0$,

cioe' se $[0.8 - 0.02S_2(t) - 0.02 > 0 \Rightarrow S_2(t) < 39 = S_{2eq}$

- **diminuiscono** se $S_1'(t) < 0$,

cioe' se $[0.8 - 0.02S_2(t) - 0.02 < 0 \Rightarrow S_2(t) > 39 = S_{2eq}$

I predatori

- **aumentano** se $S_2'(t) > 0$

cioe' se $-0.75 + 0.05S_1(t) - 0.02 > 0 \Rightarrow S_1(t) > 16 = S_{1eq}$

- **diminuiscono** se $S_2'(t) < 0$

cioe' se $[-0.75 + 0.05S_1(t) - 0.02 < 0 \Rightarrow S_1(t) < 16 = S_{1eq}$

Inizialmente
i predatori sono $S_2(0) = 10 < S_{2eq} = 39$, quindi negli istanti successivi a quello iniziale le prede S_1 **aumentano**
le prede sono $S_1(0) = 25 > S_{1eq} = 16$ quindi i predatori **diminuiscono** (fino all'istante in cui $S_1 = 16$).

Il fatto che il valore di equilibrio delle prede sia aumentato, a causa del prelievo, avvantaggia le prede perche' prolunga l'intervallo di tempo in cui la numerosità S_2 delle prede decresce.

Questo spiega le osservazioni di D'Ancona, riportate nella tabella che segue.

Percentuale predatori nell'area di cattura di Fiume (Alto Adriatico)

1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
12	21	22	21	36	27	16	16	15	11

Piu' in generale

L'osservazione che un prelievo costante (oppure un inquinamento o altro fattore che induce un tasso di mortalita' aggiuntivo) modifica l'equilibrio (e quindi l'andamento delle numerosita') suggerisce che si possono pianificare le strategie di pesca.
Nel caso dell'esempio precedente l'equilibrio e', in particolare

$$0.8 - 0.02S_2(t) - p_1 = 0 \qquad S_2 = (0.8 - p_1)/0.02$$
$$-0.75 + 0.05S_1(t) - p_2 = 0 \qquad S_1 = (0.75 + p_2)/0.05$$

con p_1 tasso di prelievo della specie S_1, p_2 tasso di prelievo della specie S_2.

Se si vuole favorire l'aumento delle prede bisogna aumentare il valore di p_2, viceversa se si vuole favorire l'aumento dei predatori basta diminuire p_2.