

Introduzione ai sistemi predatore-preda

Dal modello Lotka-Volterra ai modelli con dominanza ciclica

Filippo Palombi

`filippo.palombi@enea.it`

ENEA - C.R. Frascati

4 Dicembre 2017

Coesistenza di specie differenti

Coesistenza di specie differenti

- ▶ ogni organismo lotta per la sua sopravvivenza

Coesistenza di specie differenti

- ▶ ogni organismo lotta per la sua sopravvivenza
- ▶ **competizione intraspecifica** : vs organismi della stessa specie

Coesistenza di specie differenti

- ▶ ogni organismo lotta per la sua sopravvivenza
- ▶ **competizione intraspecifica** : vs organismi della stessa specie
- ▶ **competizione interspecifica** : vs organismi di altra specie

Coesistenza di specie differenti

- ▶ ogni organismo lotta per la sua sopravvivenza
- ▶ competizione intraspecifica : vs organismi della stessa specie
- ▶ competizione interspecifica : vs organismi di altra specie
- ▶ due organismi in competizione si contendono una risorsa esterna

Coesistenza di specie differenti

- ▶ ogni organismo lotta per la sua sopravvivenza
- ▶ **competizione intraspecifica** : vs organismi della stessa specie
- ▶ **competizione interspecifica** : vs organismi di altra specie
- ▶ **due organismi in competizione si contendono una risorsa esterna**
- ▶ **due organismi in competizione combattono tra loro (predatore-preda)**

Coesistenza di specie differenti

- ▶ ogni organismo lotta per la sua sopravvivenza
- ▶ **competizione intraspecifica** : vs organismi della stessa specie
- ▶ **competizione interspecifica** : vs organismi di altra specie
- ▶ **due organismi in competizione si contendono una risorsa esterna**
- ▶ **due organismi in competizione combattono tra loro (predatore-preda)**

In quali condizioni specie in competizione nello stesso habitat possono coesistere?

Modello logistico

Modello logistico

- nel 1838 Pierre François Verhulst introdusse per primo l'eq.ne

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$



Modello logistico

- ▶ nel 1838 Pierre François Verhulst introdusse per primo l'eq.ne

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

- ▶ N = numero d'individui, r = tasso di crescita, K = portata



Modello logistico

- ▶ nel 1838 Pierre François Verhulst introdusse per primo l'eq.ne

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

- ▶ N = numero d'individui, r = tasso di crescita, K = portata
- ▶ soluzione analitica

$$N(t) = \frac{K}{1 + CKe^{-rt}}$$



Modello logistico

- ▶ nel 1838 Pierre François Verhulst introdusse per primo l'eq.ne

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

- ▶ N = numero d'individui, r = tasso di crescita, K = portata

- ▶ soluzione analitica

$$N(t) = \frac{K}{1 + CKe^{-rt}}$$

- ▶ C = costante di integrazione: $C = \frac{1}{N(0)} - \frac{1}{K}$



Modello logistico

- ▶ nel 1838 Pierre François Verhulst introdusse per primo l'eq.ne

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(1 - \frac{N}{K} \right)$$

- ▶ N = numero d'individui, r = tasso di crescita, K = portata

- ▶ soluzione analitica

$$N(t) = \frac{K}{1 + CKe^{-rt}}$$

- ▶ C = costante di integrazione: $C = \frac{1}{N(0)} - \frac{1}{K}$

- ▶ $N(t) \rightarrow K$ per $t \rightarrow \infty$, indipendentemente da r



Mappa logistica

Mappa logistica

- nel 1976 Robert May considerò la versione discreta

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n)$$



Mappa logistica

- ▶ nel 1976 Robert May considerò la versione discreta

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n)$$

- ▶ mostriamo che $0 \leq x_n \leq 1$ se $0 \leq r \leq 4$



Mappa logistica



- ▶ nel 1976 Robert May considerò la versione discreta

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n)$$

- ▶ mostriamo che $0 \leq x_n \leq 1$ se $0 \leq r \leq 4$

$$f(x) = x(1 - x) = x - x^2, \quad f'(x) = 1 - 2x,$$

$$f'(\tilde{x}) = 0 \Rightarrow \tilde{x} = 1/2, \quad f(\tilde{x}) = \frac{1}{4}, \quad f''(x) = -2$$

Mappa logistica



- ▶ nel 1976 Robert May considerò la versione discreta

$$x_{n+1} = r x_n (1 - x_n)$$

- ▶ mostriamo che $0 \leq x_n \leq 1$ se $0 \leq r \leq 4$

$$f(x) = x(1 - x) = x - x^2, \quad f'(x) = 1 - 2x,$$

$$f'(\tilde{x}) = 0 \Rightarrow \tilde{x} = 1/2, \quad f(\tilde{x}) = \frac{1}{4}, \quad f''(x) = -2$$

- ▶ il comportamento di x_n per $n \rightarrow \infty$ dipende sensibilmente da r

Mappa logistica

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

$$x_n \rightarrow 0$$

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

$$x_n \rightarrow 0$$

► se $1 < r < 3$

$$x_n \rightarrow \frac{r-1}{r}$$

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

► se $1 < r < 3$

► se $3 < r < 3.44949$

$$x_n \rightarrow 0$$

$$x_n \rightarrow \frac{r-1}{r}$$

x_n oscilla tra **due** valori dipendenti da r

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

$$x_n \rightarrow 0$$

► se $1 < r < 3$

$$x_n \rightarrow \frac{r-1}{r}$$

► se $3 < r < 3.44949$

x_n oscilla tra **due** valori dipendenti da r

► se $3.44949 < r < 3.54409$

x_n oscilla tra **quattro** valori dipendenti da r

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

► se $1 < r < 3$

► se $3 < r < 3.44949$

► se $3.44949 < r < 3.54409$

► se $3.54409 < r < 3.56441$

$$x_n \rightarrow 0$$

$$x_n \rightarrow \frac{r-1}{r}$$

x_n oscilla tra **due** valori dipendenti da r

x_n oscilla tra **quattro** valori dipendenti da r

x_n oscilla tra **otto** valori dipendenti da r

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

► se $1 < r < 3$

► se $3 < r < 3.44949$

► se $3.44949 < r < 3.54409$

► se $3.54409 < r < 3.56441$

⋮

$$x_n \rightarrow 0$$

$$x_n \rightarrow \frac{r-1}{r}$$

x_n oscilla tra **due** valori dipendenti da r

x_n oscilla tra **quattro** valori dipendenti da r

x_n oscilla tra **otto** valori dipendenti da r

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

$$x_n \rightarrow 0$$

► se $1 < r < 3$

$$x_n \rightarrow \frac{r-1}{r}$$

► se $3 < r < 3.44949$

x_n oscilla tra **due** valori dipendenti da r

► se $3.44949 < r < 3.54409$

x_n oscilla tra **quattro** valori dipendenti da r

► se $3.54409 < r < 3.56441$

x_n oscilla tra **otto** valori dipendenti da r

⋮

► se $r > 3.56995$

x_n esibisce comportamento **caotico**

Mappa logistica

► se $0 < r < 1$

$$x_n \rightarrow 0$$

► se $1 < r < 3$

$$x_n \rightarrow \frac{r-1}{r}$$

► se $3 < r < 3.44949$

x_n oscilla tra **due** valori dipendenti da r

► se $3.44949 < r < 3.54409$

x_n oscilla tra **quattro** valori dipendenti da r

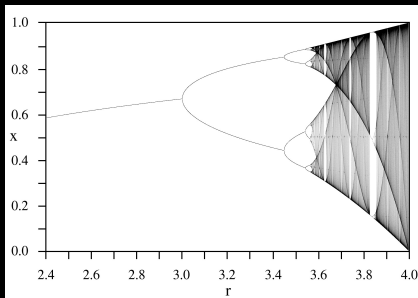
► se $3.54409 < r < 3.56441$

x_n oscilla tra **otto** valori dipendenti da r

⋮

► se $r > 3.56995$

x_n esibisce comportamento **caotico**



Modello Lotka-Volterra competitivo

Modello Lotka-Volterra competitivo



A. Lotka



V. Volterra

- ▶ negli anni 1920-1925, Lotka e Volterra generalizzarono il modello di Verhulst

Modello Lotka-Volterra competitivo



A. Lotka



V. Volterra

- ▶ negli anni 1920-1925, Lotka e Volterra generalizzarono il modello di Verhulst
- ▶ due specie in competizione per una risorsa comune. Abbiamo le eq.ni

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)\end{aligned}$$

Modello Lotka-Volterra competitivo



A. Lotka



V. Volterra

- ▶ negli anni 1920-1925, Lotka e Volterra generalizzarono il modello di Verhulst
- ▶ due specie in competizione per una risorsa comune. Abbiamo le eq.ni

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)\end{aligned}$$

- ▶ $(\alpha_{12}, \alpha_{21})$ parametri di competizione interspecifica

Modello Lotka-Volterra competitivo



A. Lotka



V. Volterra

- ▶ negli anni 1920-1925, Lotka e Volterra generalizzarono il modello di Verhulst
- ▶ due specie in competizione per una risorsa comune. Abbiamo le eq.ni

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)\end{aligned}$$

- ▶ $(\alpha_{12}, \alpha_{21})$ parametri di competizione interspecifica
- ▶ il comportamento della soluzione dipende dai parametri

Modello Lotka-Volterra competitivo



A. Lotka



V. Volterra

- ▶ negli anni 1920-1925, Lotka e Volterra generalizzarono il modello di Verhulst
- ▶ due specie in competizione per una risorsa comune. Abbiamo le eq.ni

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)\end{aligned}$$

- ▶ $(\alpha_{12}, \alpha_{21})$ parametri di competizione interspecifica
- ▶ il comportamento della soluzione dipende dai parametri
- ▶ 4 possibili casi

Modello Lotka-Volterra competitivo

Modello Lotka-Volterra competitivo

- caso 1: $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica debole

coesistenza stabile con $N_1 = \frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$ e $N_2 = \frac{K_2 - \alpha_{21}K_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$

Modello Lotka-Volterra competitivo

- caso 1: $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica debole

coesistenza stabile con $N_1 = \frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$ e $N_2 = \frac{K_2 - \alpha_{21}K_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$

- caso 2: $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica forte

esclusione competitiva condizionale

il sistema converge a $(N_1, N_2) = (K_1, 0)$ o $(N_1, N_2) = (0, K_2)$

Modello Lotka-Volterra competitivo

- caso 1: $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica debole

coesistenza stabile con $N_1 = \frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$ e $N_2 = \frac{K_2 - \alpha_{21}K_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$

- caso 2: $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica forte

esclusione competitiva condizionale

il sistema converge a $(N_1, N_2) = (K_1, 0)$ o $(N_1, N_2) = (0, K_2)$

- caso 3: $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica ($1 \rightarrow 2$) forte e ($2 \rightarrow 1$) debole

esclusione competitiva assoluta

il sistema converge a $(N_1, N_2) = (0, K_2)$

Modello Lotka-Volterra competitivo

- **caso 1:** $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica debole

coesistenza stabile con $N_1 = \frac{K_1 - \alpha_{12}K_2}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$ e $N_2 = \frac{K_2 - \alpha_{21}K_1}{1 - \alpha_{12}\alpha_{21}}$

- **caso 2:** $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica forte

esclusione competitiva condizionale

il sistema converge a $(N_1, N_2) = (K_1, 0)$ o $(N_1, N_2) = (0, K_2)$

- **caso 3:** $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} > \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica ($1 \rightarrow 2$) forte e ($2 \rightarrow 1$) debole

esclusione competitiva assoluta

il sistema converge a $(N_1, N_2) = (0, K_2)$

- **caso 4:** $\alpha_{12} > \frac{K_1}{K_2}$, $\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1}$

competizione interspecifica ($1 \rightarrow 2$) debole e ($2 \rightarrow 1$) forte

esclusione competitiva assoluta

il sistema converge a $(N_1, N_2) = (K_1, 0)$

Principio di esclusione competitiva

Se due specie coesistono in un medesimo ambiente ci avviene in ragione del fatto che esse presentano nicchie ecologiche separate. Qualora, per, le due specie presentino nicchie sovrapposte, allora una delle due specie prender il sopravvento sull'altra fino ad eliminarla.

Principio di esclusione competitiva

Se due specie coesistono in un medesimo ambiente ci avviene in ragione del fatto che esse presentano nicchie ecologiche separate. Qualora, per, le due specie presentino nicchie sovrapposte, allora una delle due specie prender il sopravvento sull'altra fino ad eliminarla.

In molti casi il principio di esclusione competitiva non vale

Sasso-Carta-Forbici (SCF)

- ▶ Carta avvolge Sasso
- ▶ Forbici tagliano Carta
- ▶ Sasso rompe Forbici



Sasso-Carta-Forbici (SCF)

- ▶ Carta avvolge Sasso
- ▶ Forbici tagliano Carta
- ▶ Sasso rompe Forbici



solo un gioco per bambini?

Sasso-Carta-Forbici (SCF)

- ▶ Carta avvolge Sasso
- ▶ Forbici tagliano Carta
- ▶ Sasso rompe Forbici



Pieter de Josselin de Jong - Italian Morra Players (1895)

o per incalliti frequentatori di bettole?

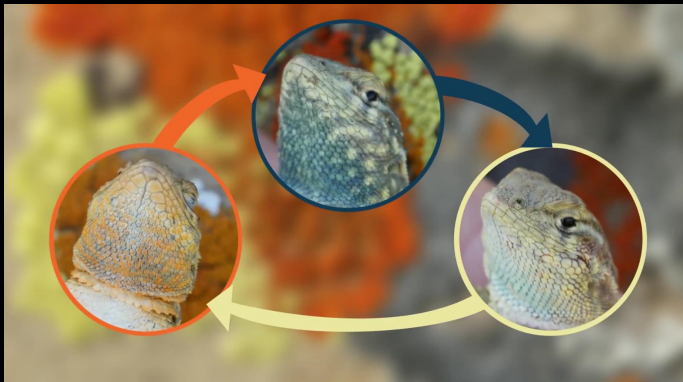
Sasso-Carta-Forbici (SCF)

- ▶ Carta avvolge Sasso
- ▶ Forbici tagliano Carta
- ▶ Sasso rompe Forbici

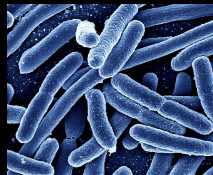


non esattamente!

Esempio 1: Uta Stansburiana

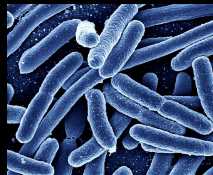


Esempio 2: Escherichia Coli



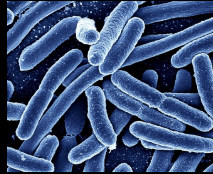
Esempio 2: Escherichia Coli

- ▶ E. Coli è un organismo a forma di bastoncello



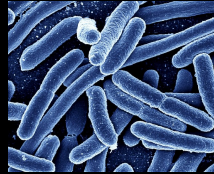
Esempio 2: Escherichia Coli

- ▶ E. Coli è un organismo a forma di bastoncello
- ▶ appartiene al gruppo degli enterobatteri



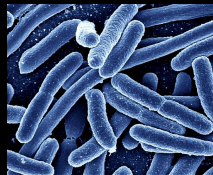
Esempio 2: Escherichia Coli

- ▶ E. Coli è un organismo a forma di bastoncello
- ▶ appartiene al gruppo degli enterobatteri
- ▶ è usato come organismo modello dei batteri



Esempio 2: Escherichia Coli

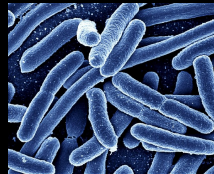
- ▶ E. Coli è un organismo a forma di bastoncello
- ▶ appartiene al gruppo degli enterobatteri
- ▶ è usato come organismo modello dei batteri
- ▶ le sue cellule contengono il plasmide* **col**, i cui geni codificano



* una piccola molecola di DNA separata dal DNA cromosomico che può replicare indipendentemente

Esempio 2: Escherichia Coli

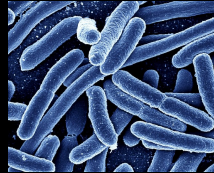
- ▶ E. Coli è un organismo a forma di bastoncello
- ▶ appartiene al gruppo degli enterobatteri
- ▶ è usato come organismo modello dei batteri
- ▶ le sue cellule contengono il plasmide* **col**, i cui geni codificano
 - a) la **colicina** (una fito-tossina)
 - b) una proteina specifica che immunizza dalla colicina
 - c) una proteina di lisi che rompe la membrana cell. facendo fuoriuscire la colicina



* una piccola molecola di DNA separata dal DNA cromosomico che può replicare indipendentemente

Esempio 2: Escherichia Coli

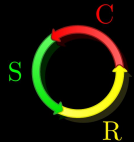
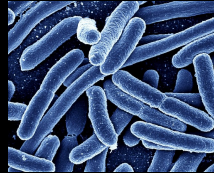
- ▶ E. Coli è un organismo a forma di bastoncello
- ▶ appartiene al gruppo degli enterobatteri
- ▶ è usato come organismo modello dei batteri
- ▶ le sue cellule contengono il plasmide* **col**, i cui geni codificano
 - a) la **colicina** (una fito-tossina)
 - b) una proteina specifica che immunizza dalla colicina
 - c) una proteina di lisi che rompe la membrana cell. facendo fuoriuscire la colicina
- ▶ 3 ceppi: colicogenici **(C)**, resistenti **(R)** , sensibili **(S)**



* una piccola molecola di DNA separata dal DNA cromosomico che può replicare indipendentemente

Esempio 2: Escherichia Coli

- ▶ E. Coli è un organismo a forma di bastoncello
- ▶ appartiene al gruppo degli enterobatteri
- ▶ è usato come organismo modello dei batteri
- ▶ le sue cellule contengono il plasmide* **col**, i cui geni codificano
 - a) la **colicina** (una fito-tossina)
 - b) una proteina specifica che immunizza dalla colicina
 - c) una proteina di lisi che rompe la membrana cell. facendo fuoriuscire la colicina
- ▶ 3 ceppi: colicogenici (**C**), resistenti (**R**) , sensibili (**S**)
- ▶ **Kerr et al., Nature 418, 171174 (2002)**



* una piccola molecola di DNA separata dal DNA cromosomico che può replicare indipendentemente

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

$$A B \xrightarrow{p} A \emptyset \quad B C \xrightarrow{p} B \emptyset \quad C A \xrightarrow{p} C \emptyset \quad \text{dominance removal}$$

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

$A B \xrightarrow{p} A \emptyset$ $B C \xrightarrow{p} B \emptyset$ $C A \xrightarrow{p} C \emptyset$ dominance removal

$A B \xrightarrow{z} A A$ $B C \xrightarrow{z} B B$ $C A \xrightarrow{z} C C$ dominance replacement

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

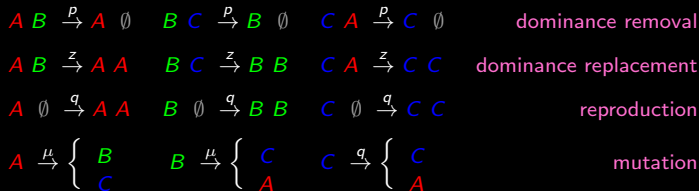
$A B \xrightarrow{p} A \emptyset$ $B C \xrightarrow{p} B \emptyset$ $C A \xrightarrow{p} C \emptyset$ dominance removal

$A B \xrightarrow{z} A A$ $B C \xrightarrow{z} B B$ $C A \xrightarrow{z} C C$ dominance replacement

$A \emptyset \xrightarrow{q} A A$ $B \emptyset \xrightarrow{q} B B$ $C \emptyset \xrightarrow{q} C C$ reproduction

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:



Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

$A B \xrightarrow{p} A \emptyset$ $B C \xrightarrow{p} B \emptyset$ $C A \xrightarrow{p} C \emptyset$ dominance removal

$A B \xrightarrow{z} A A$ $B C \xrightarrow{z} B B$ $C A \xrightarrow{z} C C$ dominance replacement

$A \emptyset \xrightarrow{q} A A$ $B \emptyset \xrightarrow{q} B B$ $C \emptyset \xrightarrow{q} C C$ reproduction

$A \xrightarrow{\mu} \begin{Bmatrix} B \\ C \end{Bmatrix}$ $B \xrightarrow{\mu} \begin{Bmatrix} C \\ A \end{Bmatrix}$ $C \xrightarrow{\mu} \begin{Bmatrix} A \\ B \end{Bmatrix}$ mutation

- ▶ i parametri p, q, z, μ sono *rates* (# transizioni per unità di tempo)

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

$A B \xrightarrow{p} A \emptyset$ $B C \xrightarrow{p} B \emptyset$ $C A \xrightarrow{p} C \emptyset$ dominance removal

$A B \xrightarrow{z} A A$ $B C \xrightarrow{z} B B$ $C A \xrightarrow{z} C C$ dominance replacement

$A \emptyset \xrightarrow{q} A A$ $B \emptyset \xrightarrow{q} B B$ $C \emptyset \xrightarrow{q} C C$ reproduction

$A \xrightarrow{\mu} \begin{Bmatrix} B \\ C \end{Bmatrix}$ $B \xrightarrow{\mu} \begin{Bmatrix} C \\ A \end{Bmatrix}$ $C \xrightarrow{\mu} \begin{Bmatrix} A \\ B \end{Bmatrix}$ mutation

- ▶ i parametri p, q, z, μ sono *rates* (# transizioni per unità di tempo)
- ▶ ne conseguono le eq.ni di rate (o eq.ni di campo medio)

$$\frac{da}{dt} = a[q\rho_0 + z(b - c) - pc] + \mu(b + c - 2a)$$

$$\frac{db}{dt} = b[q\rho_0 + z(c - a) - pa] + \mu(c + a - 2b)$$

$$\frac{dc}{dt} = c[q\rho_0 + z(a - b) - pb] + \mu(a + b - 2c)$$

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

$A B \xrightarrow{p} A \emptyset$ $B C \xrightarrow{p} B \emptyset$ $C A \xrightarrow{p} C \emptyset$ dominance removal

$A B \xrightarrow{z} A A$ $B C \xrightarrow{z} B B$ $C A \xrightarrow{z} C C$ dominance replacement

$A \emptyset \xrightarrow{q} A A$ $B \emptyset \xrightarrow{q} B B$ $C \emptyset \xrightarrow{q} C C$ reproduction

$A \xrightarrow{\mu} \begin{cases} B \\ C \end{cases}$ $B \xrightarrow{\mu} \begin{cases} C \\ A \end{cases}$ $C \xrightarrow{\mu} \begin{cases} A \\ B \end{cases}$ mutation

- ▶ i parametri p, q, z, μ sono *rates* (# transizioni per unità di tempo)
- ▶ ne conseguono le eq.ni di rate (o eq.ni di campo medio)

$$\frac{da}{dt} = a[q\rho_0 + z(b - c) - pc] + \mu(b + c - 2a)$$

$$\frac{db}{dt} = b[q\rho_0 + z(c - a) - pa] + \mu(c + a - 2b)$$

$$\frac{dc}{dt} = c[q\rho_0 + z(a - b) - pb] + \mu(a + b - 2c)$$

- ▶ a, b, c = densità di A, B, C ; $\rho_0 = 1 - a - b - c$

Sistemi ad agenti con dinamica SCF

- ▶ consideriamo tre specie A , B , C in competizione
- ▶ coppie di individui appartenenti alle tre specie interagiscono secondo:

$A B \xrightarrow{p} A \emptyset$ $B C \xrightarrow{p} B \emptyset$ $C A \xrightarrow{p} C \emptyset$ dominance removal

$A B \xrightarrow{z} A A$ $B C \xrightarrow{z} B B$ $C A \xrightarrow{z} C C$ dominance replacement

$A \emptyset \xrightarrow{q} A A$ $B \emptyset \xrightarrow{q} B B$ $C \emptyset \xrightarrow{q} C C$ reproduction

$A \xrightarrow{\mu} \begin{cases} B \\ C \end{cases}$ $B \xrightarrow{\mu} \begin{cases} C \\ A \end{cases}$ $C \xrightarrow{\mu} \begin{cases} A \\ B \end{cases}$ mutation

- ▶ i parametri p, q, z, μ sono *rates* (# transizioni per unità di tempo)
- ▶ ne conseguono le eq.ni di rate (o eq.ni di campo medio)

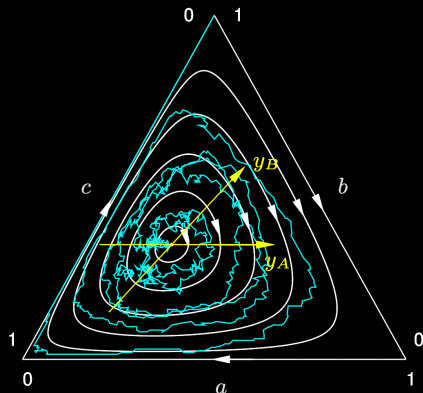
$$\frac{da}{dt} = a[q\rho_0 + z(b - c) - pc] + \mu(b + c - 2a)$$

$$\frac{db}{dt} = b[q\rho_0 + z(c - a) - pa] + \mu(c + a - 2b) \quad \text{generalizzano Lotka-Volterra!!!}$$

$$\frac{dc}{dt} = c[q\rho_0 + z(a - b) - pb] + \mu(a + b - 2c)$$

- ▶ a, b, c = densità di A, B, C ; $\rho_0 = 1 - a - b - c$

Sistemi ad agenti con dinamica SCF



- ▶ $p = q = \mu = 0$
- ▶ $z_A = 2, z_B = 1, z_C = 1.5$
- ▶ $N = 200$
- ▶ le fluttuazioni per N finito (su grafo completo!) distruggono la coesistenza

Ruolo della mobilità

Ruolo della mobilità

- ▶ poniamo gli agenti su un reticolo 2-dim $N \times N$

Ruolo della mobilità

- ▶ poniamo gli agenti su un reticolo 2-dim $N \times N$
- ▶ aggiungiamo reazioni di mobilità:

Ruolo della mobilità

- ▶ poniamo gli agenti su un reticolo 2-dim $N \times N$
- ▶ aggiungiamo reazioni di mobilità:



Ruolo della mobilità

- ▶ poniamo gli agenti su un reticolo 2-dim $N \times N$
- ▶ aggiungiamo reazioni di mobilità:



Ruolo della mobilità

- ▶ poniamo gli agenti su un reticolo 2-dim $N \times N$
- ▶ aggiungiamo reazioni di mobilità:



- ▶ interpretiamo le densità a, b, c come densità locali $a(\mathbf{r}), b(\mathbf{r}), c(\mathbf{r})$

Ruolo della mobilità

- ▶ poniamo gli agenti su un reticolo 2-dim $N \times N$
- ▶ aggiungiamo reazioni di **mobilità**:



- ▶ interpretiamo le densità a, b, c come densità locali $a(\mathbf{r}), b(\mathbf{r}), c(\mathbf{r})$

$$\frac{\partial a}{\partial t} = D\Delta a + a[q\rho_0 + z(b - c) - pc] + \mu(b + c - 2a)$$

$$\frac{db}{dt} = D\Delta b + b[q\rho_0 + z(c - a) - pa] + \mu(c + a - 2b)$$

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D\Delta c + c[q\rho_0 + z(a - b) - pb] + \mu(a + b - 2c)$$

Ruolo della mobilità

- ▶ poniamo gli agenti su un reticolo 2-dim $N \times N$
- ▶ aggiungiamo reazioni di mobilità:



- ▶ interpretiamo le densità a, b, c come densità locali $a(\mathbf{r}), b(\mathbf{r}), c(\mathbf{r})$

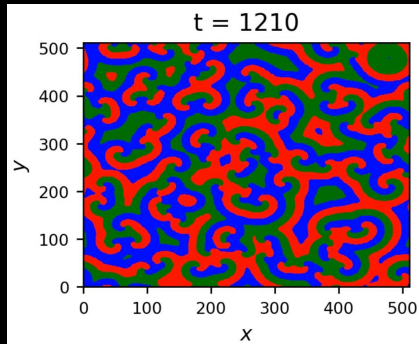
$$\frac{\partial a}{\partial t} = D\Delta a + a[q\rho_0 + z(b - c) - pc] + \mu(b + c - 2a)$$

$$\frac{db}{dt} = D\Delta b + b[q\rho_0 + z(c - a) - pa] + \mu(c + a - 2b)$$

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D\Delta c + c[q\rho_0 + z(a - b) - pb] + \mu(a + b - 2c)$$

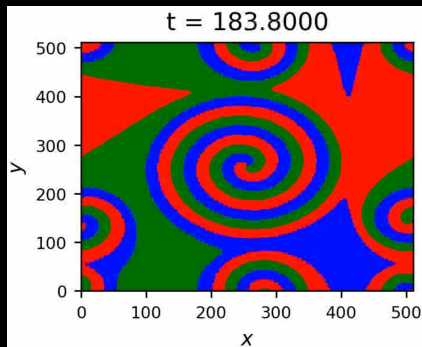
- ▶ $D = 2\gamma/N^2$
- ▶ $\Delta = \partial_x^2 + \partial_y^2$

Ruolo della mobilità



- ▶ $p = q = 1$, $z = \mu = 0$, $D = 5 \times 10^{-6}$, $N = 512$
- ▶ presenza di fronti d'onda che avanzano
- ▶ presenza di onde concentriche
- ▶ presenza di onde spiraleggianti

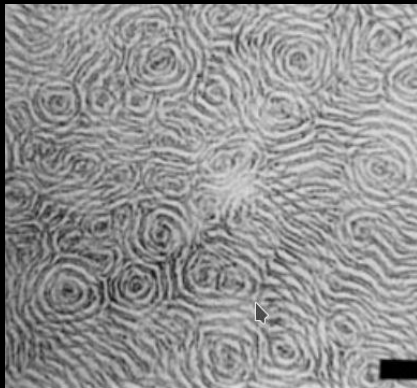
Ruolo della mobilità



- ▶ è possibile isolare le spirali simulando con condizioni iniziali appropriate
- ▶ proprietà matematiche dall'eq.ne complessa di Landau-Ginzburg

Ruolo della mobilità

Esempio



- ▶ myxobatteri (batteri del suolo) crescono in onde concentriche e spirali
- ▶ scala (barra nera) $200\mu\text{m}$

O. A. Igoshin et al., PNAS 101, 12, 4256-4261 (2004)

Conclusioni

- ▶ sebbene il principio di esclusione competitiva sia alla base dell'ecologia, esso non è in grado di spiegare la coesistenza di specie differenti in molti ecosistemi osservati (plancton, foresta amazzonica, etc.)

Conclusioni

- ▶ sebbene il principio di esclusione competitiva sia alla base dell'ecologia, esso non è in grado di spiegare la coesistenza di specie differenti in molti ecosistemi osservati (plancton, foresta amazzonica, etc.)
- ▶ negli anni recenti sono emersi meccanismi competitivi basati sul concetto di *catena alimentare intransitiva*, dei quali il gioco Sasso-Carta-Forbice costituisce l'esemplificazione più semplice (3 stati)

Conclusioni

- ▶ sebbene il principio di esclusione competitiva sia alla base dell'ecologia, esso non è in grado di spiegare la coesistenza di specie differenti in molti ecosistemi osservati (plancton, foresta amazzonica, etc.)
- ▶ negli anni recenti sono emersi meccanismi competitivi basati sul concetto di *catena alimentare intransitiva*, dei quali il gioco Sasso-Carta-Forbice costituisce l'esemplificazione più semplice (3 stati)
- ▶ modelli agent-based hanno dimostrato l'importanza della struttura spaziale degli ecosistemi per garantire la coesistenza di specie

Conclusioni

- ▶ sebbene il principio di esclusione competitiva sia alla base dell'ecologia, esso non è in grado di spiegare la coesistenza di specie differenti in molti ecosistemi osservati (plancton, foresta amazzonica, etc.)
- ▶ negli anni recenti sono emersi meccanismi competitivi basati sul concetto di *catena alimentare intransitiva*, dei quali il gioco Sasso-Carta-Forbice costituisce l'esemplificazione più semplice (3 stati)
- ▶ modelli agent-based hanno dimostrato l'importanza della struttura spaziale degli ecosistemi per garantire la coesistenza di specie
- ▶ la fisica che ne deriva è di grande bellezza ed eleganza

Conclusioni

- ▶ sebbene il principio di esclusione competitiva sia alla base dell'ecologia, esso non è in grado di spiegare la coesistenza di specie differenti in molti ecosistemi osservati (plancton, foresta amazzonica, etc.)
- ▶ negli anni recenti sono emersi meccanismi competitivi basati sul concetto di *catena alimentare intransitiva*, dei quali il gioco Sasso-Carta-Forbice costituisce l'esemplificazione più semplice (3 stati)
- ▶ modelli agent-based hanno dimostrato l'importanza della struttura spaziale degli ecosistemi per garantire la coesistenza di specie
- ▶ la fisica che ne deriva è di grande bellezza ed eleganza
- ▶ la modellizzazione consente di studiare problemi connessi alla conservazione della biodiversità (impatto della struttura per età, introduzione di specie aliene, confinamento parziale in riserve, food-webs più complesse, etc.)