



UNIVERSITÀ DI PARMA

DIPARTIMENTO DI SCIENZE MATEMATICHE
FISICHE E INFORMATICHE

Corso di Laurea in Matematica

TESI DI LAUREA

DINAMICA DI MODELLI DI PREDAZIONE E COMPETIZIONE

Relatrice:
Prof.ssa Maria Groppi

Laureanda:
Annalisa Ori

Anno Accademico 2022/2023

Indice

1	Il modello di competizione e predazione	4
1.1	Il modello di Holt e Polis	4
1.2	I modelli IGP	7
2	Analisi qualitativa	12
2.1	Proprietà delle soluzioni	12
2.1.1	Consistenza del modello	12
2.1.2	Limitatezza	13
2.2	Equilibri di non coesistenza	15
2.2.1	Stabilità	17
2.3	Analisi dei sistemi piani ridotti	24
2.3.1	Sottosistema $x-y$	24
2.3.2	Sottosistema $x-z$	27
2.4	Persistenza	33
2.4.1	Persistenza di una singola specie	33
2.4.2	Persistenza di due specie	36
2.4.3	Persistenza di tre specie	40
2.5	Estinzione	41
2.6	Attrattori multipli	44
2.7	Simulazioni numeriche	65
3	Conclusioni	68
3.1	Confronto con il modello di Holt e Polis	68
3.2	Caso limite	70

Introduzione

Le comunità di organismi viventi, in ecologia, vengono denominate biocenosi. Precisamente una biocenosi è una comunità di organismi viventi che convivono in uno stesso ambiente, interagendo tramite diversi rapporti come il neutralismo, la competizione e la predazione. Le interazioni tra competizione e predazione possono influenzare notevolmente la coesistenza o l'esclusione delle specie, e quindi la composizione della comunità.

Partendo da un semplice modello preda-predatore di Lotka-Volterra - che modella la dinamica di un sistema in cui interagiscono solo due specie animali: una come predatore, l'altra come la sua preda - è possibile rappresentare meccanismi di predazione e competizione, mediante un modello denominato 'intraguild predation' (IGP). Si tratta di una particolare combinazione di competizione e predazione, in cui due specie, in relazione tra loro con una dinamica di tipo preda-predatore, competono anche per una terza preda/risorsa condivisa. Esistono innumerevoli prove dell'importanza dell'IGP in molte comunità naturali, ma sono poche le teorie ecologiche formali che affrontano questa particolare miscela di interazioni.

In questa tesi studieremo gli effetti dell'incorporazione dell'IGP in un modello matematico di tipo preda-predatore, chiariremo dal punto di vista matematico le condizioni di coesistenza delle tre specie considerate e confronteremo le dinamiche previste dal sistema considerato con i risultati ottenuti dallo studio di altri modelli comunitari.

Studieremo qualitativamente il comportamento di due modelli IGP [1], descritti da sistemi di 3 equazioni differenziali ordinarie. Il primo modello prevede un predatore IG 'specialista', ed è definito in modo tale che la preda IG e la preda condivisa siano le uniche risorse disponibili per il predatore IG. Il secondo prevede un predatore IG 'generalista', ovvero in grado di sopravvivere anche, eventualmente, in assenza delle altre due specie.

Entrambi i modelli presenteranno una risposta funzionale Holling di tipo I (lineare) tra risorsa e predatore IG e tra risorsa e preda IG, mentre tra predatore IG e preda IG ci sarà una risposta funzionale Holling di tipo III. Confronteremo quindi le nostre conclusioni con i risultati ottenuti da Holt e Polis [2], che incorporano l'IGP in un semplice modello Lotka-Volterra, con una risposta funzionale Holling di tipo lineare anche tra predatore IG e preda IG.

Nel prossimo capitolo verrà introdotto il modello studiato da Holt e Polis [2], e riportati i principali risultati da loro ottenuti. Sulla base di questo, successivamente, incorporando la dinamica IGP, verranno presentati i nostri modelli con predatore specialista o generalista. Nel capitolo 3 svilupperemo un'analisi qualitativa dei sistemi ottenuti. Ci focalizzeremo in particolare sulle condizioni di persistenza e estinzione delle specie e simuleremo numericamente alcune dinamiche particolari dei sistemi. Infine, nel capitolo finale confronteremo i risultati con quelli ottenuti da Holt e Polis in [2] e presenteremo alcune conclusioni.

Capitolo 1

Il modello di competizione e predazione

1.1 Il modello di Holt e Polis

Il modello di predazione e competizione alla base di questo lavoro di tesi fu proposto da Holt e Polis nel 1997 [2]. Essi incorporarono la dinamica IGP in un semplice modello Lotka-Volterra, secondo le ipotesi che le specie che competono per le risorse, sono impegnate anche in un'interazione diretta preda-predatore. Il predatore si considera specialista, ossia incapace di sopravvivere in assenza delle altre due popolazioni.

Indicando con $P(t)$, $G(t)$, $M(t)$ la biomassa della preda (risorsa) condivisa, della preda IG e del predatore IG, rispettivamente, il loro modello risulta:

$$\begin{cases} \dot{P} = P \left[r_p \left(1 - \frac{P}{k_p} \right) - a_g G - a_m M \right] \\ \dot{G} = G [e_g a_g P - \alpha_m M - d_g] \\ \dot{M} = M [e_m a_m P + \beta \alpha_m G - d_m] \end{cases} \quad (1.1)$$

dove:

r_p	Tasso di crescita della preda condivisa
k_p	Capacità massima (portante) della preda condivisa, cioè la sua numerosità ottimale
a_m	Tasso di perdita della risorsa P per predazione $M \rightarrow P$
a_g	Tasso di perdita della risorsa P per predazione $G \rightarrow P$
α_m	Tasso di perdita della preda G per predazione $M \rightarrow G$
d_g	Tasso di mortalità della preda G
e_g	Efficienza di predazione (< 1) della preda G nella predazione $G \rightarrow P$
d_m	Tasso di mortalità del predatore M
β	Efficienza di predazione (< 1) del predatore M nella predazione $M \rightarrow G$
e_m	Efficienza di predazione (< 1) del predatore M nella predazione $M \rightarrow P$

Mediante un'opportuna adimensionalizzazione, molto simile a quello che vedremo nel dettaglio per i nostri modelli, Holt e Polis semplificarono il sistema (1.1) come segue:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - y - z) \\ \dot{y} = \gamma_1 y(x - a_1 z - d_1) \\ \dot{z} = \gamma_2 z(x + a_2 y - d_2) \end{cases} \quad (1.2)$$

con:

$$\begin{aligned} x &= \frac{P}{k_p} & y &= \frac{a_g G}{r_p} & z &= \frac{a_m M}{r_p} & \tau &= r_p t \\ a_1 &= \frac{\alpha_m r_p}{e_g k_p a_m a_g} & a_2 &= \frac{\alpha_m \beta r_p}{k_p a_m a_g e_m} \\ \gamma_1 &= \frac{e_g a_g k_p}{r_p} & \gamma_2 &= \frac{e_m a_m k_p}{r_p} & d_1 &= \frac{d_g}{e_g a_g k_p} & d_2 &= \frac{d_m}{e_m a_m k_p} \end{aligned}$$

Annullando le componenti del campo vettoriale associato al sistema (1.1), si trovano i seguenti possibili equilibri:

- $E_0 = (0, 0, 0)$, che rappresenta l'estinzione di tutte le specie
- $E_x = (1, 0, 0)$, in cui la preda condivisa è presente alla sua capacità portante
- $E_{x,y} = (d_1, 1 - d_1, 0)$, che rappresenta l'estinzione del predatore IG
- $E_{x,z} = (d_2, 0, 1 - d_2)$, che rappresenta l'estinzione della preda IG
- $E_{x,y,z} = \left(\frac{-a_1 d_2 + d_1 a_2 + a_2 a_1}{a_1 a_2 + a_2 - a_1}, \frac{d_2 + d_2 a_1 - d_1 a_1}{a_1 a_2 + a_2 - a_1}, \frac{a_2(1 - d_1) - d_2 + d_1}{a_2 + a_2 a_1 - a_1} \right)$, che rappresenta la coesistenza delle tre popolazioni.

Holt e Polis, in [2], studiarono la stabilità degli equilibri, la possibilità di attrattori multipli, criteri generali per la coesistenza delle tre popolazioni ed evidenziarono la maggior propensione verso l'instabilità delle dinamiche del sistema rispetto allo stesso sistema senza IGP.

In particolare dimostrarono che gli unici possibili attrattori multipli sono gli equilibri localmente stabili $E_{x,y}$ e $E_{x,z}$, dunque due equilibri di bordo, ed evidenziarono che le condizioni per l'esistenza di un attrattore interno, di coesistenza, sono le stesse che garantiscono la permanenza del sistema.

Conclusero inoltre che, per avere coesistenza, la preda IG (y) debba essere superiore al predatore IG (z) nel competere per la risorsa condivisa (x).

Osserviamo anche che questo risultato si trova in accordo alla regola R^* formulata dall'ecologista americano David Tilman [7], secondo cui, tra le popolazioni concorrenti, quella superiore nello sfruttamento è tale da persistere al livello di equilibrio più basso della preda condivisa.

1.2 I modelli IGP

Sulla base del modello IGP proposto in [2], deriviamo due modelli IGP, in cui uno considera un predatore specialista, la cui sopravvivenza dipende solo dalla predazione sulle altre due specie, mentre il secondo considera un predatore generalista, che può sopravvivere anche grazie a risorse esterne. Inoltre, ricordiamo che le tre specie P , M e G , soddisfano le seguenti condizioni:

- In assenza di G e M , la crescita della risorsa condivisa P segue la legge logistica.
- Nel caso in cui il predatore principale M sia generalista, in assenza di P e G , la sua crescita segue la legge logistica.
- Il predatore M si ciba sia della risorsa P che della preda G , mentre G può sopravvivere solo grazie alla predazione sulla risorsa P .
- G si nutre della risorsa P , e anche il predatore M si nutre della risorsa P , seguendo una risposta funzionale Holling di tipo I, dunque lineare.
- Il predatore principale M si nutre della preda G seguendo una risposta funzionale Holling di tipo III.

La dinamica di popolazioni nel caso di predatore specialista, in accordo con le ipotesi sopra illustrate, può essere modellizzata mediante le seguenti tre equazioni differenziali ordinarie [1].

$$\begin{cases} \dot{P} = P \left[r_p \left(1 - \frac{P}{k_p} \right) - a_g G - a_m M \right] \\ \dot{G} = G \left[e_g a_g P - \frac{a M G}{G^2 + b^2} - d_g \right] \\ \dot{M} = M \left[e_m a_m P + \frac{e_m a G^2}{G^2 + b^2} - d_m \right] \end{cases} \quad (1.3)$$

La dinamica delle tre popolazioni nel caso in cui il predatore M sia generalista è descritta dal sistema

$$\begin{cases} \dot{P} = P \left[r_p \left(1 - \frac{P}{k_p} \right) - a_g G - a_m M \right] \\ \dot{G} = G \left[e_g a_g P - \frac{a M G}{G^2 + b^2} - d_g \right] \\ \dot{M} = M \left[r_m \left(1 - \frac{M}{k_m} \right) + e_m a_m P + \frac{e_m a G^2}{G^2 + b^2} \right] \end{cases} \quad (1.4)$$

I parametri sono sintetizzati nella seguente tabella:

r_p	Tasso di crescita della preda condivisa
r_m	Tasso di crescita del predatore IG
k_p	Capacità massima (portante) della preda condivisa, cioè la sua numerosità ottimale
k_m	Capacità massima (portante) del predatore M
a_m	Tasso di perdita della risorsa P per predazione $M \rightarrow P$
a_g	Tasso di perdita della risorsa P per predazione $G \rightarrow P$
a	Numero massimo di prede G uccise dal predatore M
b	Densità della preda G quando il numero delle prede uccise da M ha raggiunto la metà del suo massimo (costante di semisaturazione)
d_g	Tasso di mortalità della preda G
e_g	Efficienza di predazione (< 1) della preda G nella predazione $G \rightarrow P$
d_m	Tasso di mortalità del predatore M
e_m	Efficienza di predazione (< 1) del predatore M nella predazione $M \rightarrow G$, e nella predazione $M \rightarrow P$

Osserviamo che l'unica differenza tra i due sistemi risiede nel termine di crescita logistica del predatore IG in assenza di preda e risorsa, che è presente nel caso di predatore generalista e non compare invece nel caso di predatore specialistico, dove è sostituito da una mortalità malthusiana. Assumendo che tutti i parametri che appaiono nei sistemi siano strettamente positivi,

posso effettuare una adimensionalizzazione allo scopo di ridurne il numero. Pongo:

$$\begin{aligned} x &= \frac{P}{k_p} & y &= \frac{a_g G}{r_p} & z &= \frac{a_m M}{r_p} & \tau &= r_p t \\ a_1 &= \frac{a}{e_g k_p a_m} & a_2 &= \frac{a}{k_p a_m} & a_3 &= \frac{r_m}{e_m a_m k_p} & a_4 &= \frac{r_p r_m}{k_m (a_m)^2 e_m k_p} \\ \gamma_1 &= \frac{e_g a_g k_p}{r_p} & \gamma_2 &= \frac{e_m a_m k_p}{r_p} & d_1 &= \frac{d_g}{e_g a_g k_p} & d_2 &= \frac{d_m}{e_m a_m k_p} \end{aligned}$$

* Poiché

$$P = P(t), \tau = r_p t \longrightarrow \frac{dP}{dt} = \frac{dP}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = k_p r_p \frac{dx}{d\tau} \quad (1.5)$$

Sostituendo l'espressione di x , y e z nella prima equazione di (2.1) e di (2.2), ottengo:

$$\frac{dP}{dt} = x k_p [r_p (1 - x) - r_p y - r_p z] \quad (1.6)$$

ed eguagliando infine le due espressioni (1.5) e (1.6) :

$$\dot{x} = \frac{dx}{d\tau} = x(1 - x - y - z)$$

* Analogamente, poichè

$$G = G(t), \tau = r_p t \longrightarrow \frac{dG}{dt} = \frac{dG}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = \frac{r_p^2}{a_g} \frac{dy}{d\tau} \quad (1.7)$$

Sostituendo l'espressione di x , y e z , e l'espressione dei parametri γ_1, a_1, β e d_1 nella seconda equazione di (2.1) e (2.2), ottengo:

$$\frac{dG}{dt} = \gamma_1 y \frac{r_p^2}{a_g} \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) \quad (1.8)$$

ed eguagliando infine le due espressioni (1.7) e (1.8):

$$\dot{y} = \gamma_1 y \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right)$$

* Per la terza equazione del sistema (2.1) poichè

$$M = M(t), \tau = r_p t \longrightarrow \frac{dM}{dt} = \frac{dM}{d\tau} \frac{d\tau}{dt} = \frac{r_p^2}{a_m} \frac{dz}{d\tau} \quad (1.9)$$

Sostituendo l'espressione di x , y e z , e l'espressione dei parametri γ_2, a_2, β e d_2 nella terza equazione, ottengo:

$$\frac{dM}{dt} = \gamma_2 z \frac{r_p^2}{a_m} \left(x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} - d_2 \right) \quad (1.10)$$

ed eguagliando infine le due espressioni (1.9) e (1.10):

$$\dot{z} = \gamma_2 z \left(x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} - d_2 \right)$$

* Infine, per la terza equazione del sistema (2.2): procedendo analogamente, e sostituendo l'espressione di x , y , z , $\gamma_2, a_2, \beta, d_2$, e inoltre a_3 e a_4 nella terza equazione, in modo da ottenere:

$$\frac{dM}{dt} = \gamma_2 z \frac{r_p^2}{a_m} \left(a_3 - a_4 z + x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \quad (1.11)$$

ed eguagliando infine le due espressioni (1.9) e (1.11), trovo:

$$\dot{z} = \gamma_2 z \left(a_3 - a_4 z + x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right)$$

A seguito dell'adimensionalizzazione, ottengo dunque i seguenti sistemi.

a) Dinamica delle tre popolazioni nel caso di predatore specialista:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - y - z) \\ \dot{y} = \gamma_1 y \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) \\ \dot{z} = \gamma_2 z \left(x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} - d_2 \right) \end{cases} \quad (1.12)$$

b) Dinamica delle tre popolazioni nel caso di predatore generalista:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - y - z) \\ \dot{y} = \gamma_1 y \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) \\ \dot{z} = \gamma_2 z \left(a_3 - a_4 z + x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \end{cases} \quad (1.13)$$

Nelle sezioni successive, analizzeremo nel dettaglio le possibili dinamiche dei due sistemi.

Mostreremo condizioni sufficienti di persistenza ed estinzione delle specie in ogni scenario possibile e studieremo i possibili casi di bistabilità con attrattori multipli. Con simulazioni numeriche evidenzieremo i risultati ottenuti. In particolare metteremo in risalto la diversa evoluzione del sistema nel caso del predatore specialista con quella del caso con predatore generalista.

Analizzeremo infine gli effetti della risposta funzionale tra preda-predatore, confrontando i nostri risultati con quelli ottenuti da Holt e Polis in [2].

Capitolo 2

Analisi qualitativa

2.1 Proprietà delle soluzioni

2.1.1 Consistenza del modello

Innanzitutto andiamo a studiare le proprietà di consistenza dei modelli di competizione e predazione introdotti. Poichè x, y e z rappresentano la densità numerica di prede o predatori, e in quanto tali non potranno mai assumere valori negativi, occorre dimostrare che partendo da valori iniziali positivi o nulli, le soluzioni si manterranno positive o nulle ad ogni istante di tempo successivo considerato.

Tesi: $x(\tau) \geq 0 \forall \tau, y(\tau) \geq 0 \forall \tau, z(\tau) \geq 0 \forall \tau$ se $x(0) \geq 0, y(0) \geq 0, z(0) \geq 0$.

Poichè (1.12) e (1.13) sono sistemi del tipo: $\dot{\underline{x}} = \underline{F}(\underline{x})$ con $\underline{F} \in C^1(\mathbb{R}^3)$ dal teorema di esistenza e unicità della soluzione per problemi di Cauchy [6], so che $\exists!$ la soluzione, per ciascuno di essi. Dunque nei rispettivi ritratti di fase le traiettorie non potranno intersecarsi. Inoltre si ha che:

- l'asse z è traiettoria

Ponendo infatti $x = y = 0$, ottengo $\dot{x} = \dot{y} = 0 \longrightarrow x = 0$ e $y = 0$ sono soluzioni costanti \longrightarrow

– Nel primo caso (1.12), l'asse z viene percorso con legge:

$$\dot{z} = \gamma_2 z(-d_2)$$

– Nel secondo caso (1.13), l'asse z sarà percorso con legge:

$$\dot{z} = \gamma_2 z(a_3 - a_4 z)$$

- l'asse x è traiettoria

Ponendo $y = z = 0$, ottengo $\dot{y} = \dot{z} = 0 \longrightarrow y = 0$ e $z = 0$ sono soluzioni costanti \longrightarrow in entrambi i casi (1.12) e (1.13) l'asse x viene percorso con legge: $\dot{x} = x(1 - x)$

- l'asse y è traiettoria

Ponendo $x = z = 0$, ottengo $\dot{x} = \dot{z} = 0 \longrightarrow x = 0$ e $z = 0$ sono

soluzioni costanti \longrightarrow in entrambi i casi (1.12) e (1.13) l'asse y viene percorso con legge: $\dot{y} = \gamma_1 y(1 - d_1)$

Dunque in quanto traiettorie, gli assi non potranno essere attraversati. Il primo ottante di \mathbb{R}^3 risulta, così, invariante.

2.1.2 Limitatezza

Mostro che le soluzioni dei sistemi (1.12) e (1.13) - sono limitate in \mathbb{R}_+^3 .

È possibile dimostrare che:

$$\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1 \text{ e } \frac{a_3}{a_4} \leq \liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \limsup_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \frac{1 + a_2 + a_3}{a_4}$$

- Dalla positività delle soluzioni posso dedurre:
 $\dot{x} = x(1 - x - y - z) \leq x(1 - x).$

Applicando il teorema del confronto per problemi di Cauchy [6], ottengo: $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1.$

\implies la specie x è limitata (per entrambi i sistemi).

- Analogamente,
 $\dot{z} = \gamma_2 z \left(a_3 - a_4 z + x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \geq \gamma_2 z(a_3 - a_4 z) \longrightarrow$
 $\liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \geq \frac{a_3}{a_4}$

Nello stesso tempo, poichè $\frac{y^2}{y^2 + \beta^2} \leq 1 \longrightarrow$

$$\dot{z} = \gamma_2 z \left(a_3 - a_4 z + x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \leq \gamma_2 z(a_3 - a_4 z + 1 + a_2) \longrightarrow$$

$$\limsup_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \frac{a_3 + 1 + a_2}{a_4}$$

\implies la specie z è limitata per il sistema (1.13).

- Definendo $v = x + \theta_1 y + \theta_2 z$ con $\begin{cases} 1 - \gamma_1 \theta_1 > 0 \\ 1 - \gamma_2 \theta_2 > 0 \\ a_1 \gamma_1 \theta_1 > a_2 \gamma_2 \theta_2 \end{cases}$

trovo:

$$\begin{aligned} v' &= x' + \theta_1 y' + \theta_2 z' \leq x - x^2 - \gamma_1 \theta_1 d_1 y - \gamma_2 \theta_2 d_2 z \leq \\ &\leq (\min[\gamma_1 d_1, \gamma_2 d_2] + 1)x - (\min[\gamma_1 d_1, \gamma_2 d_2])v \end{aligned}$$

Poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1 \longrightarrow \forall \epsilon > 0 \exists \tau_0 > 0 : \forall \tau > \tau_0$ valga:
 $x(\tau) < 1 + \epsilon$

dunque $\forall \tau > \tau_0$ si ha: $v' < (\min[\gamma_1 d_1, \gamma_2 d_2] + 1)(1 + \epsilon) - (\min[\gamma_1 d_1, \gamma_2 d_2])v$

$$\longrightarrow \limsup_{\tau \rightarrow \infty} v(\tau) \leq \frac{\min[\gamma_1 d_1, \gamma_2 d_2] + 1}{\min[\gamma_1 d_1, \gamma_2 d_2]}$$

Per come è definita v , posso concludere che anche le specie y e z sono limitate per il sistema (1.12).

Quindi il sistema (1.12) è limitato in \mathbb{R}_+^3 .

- Per il sistema (1.13) mi resta da mostrare che la specie y è limitata.

$$\begin{aligned} \text{Definendo } v &= \gamma_1 x + y \longrightarrow v' = \gamma_1 x' + y' \leq \\ &\leq \gamma_1(x - d_1 y) \leq \gamma_1(1 + \gamma_1 d_1 - d_1 v) \end{aligned}$$

$$\longrightarrow \limsup_{\tau \rightarrow \infty} v(\tau) \leq \frac{1 + d_1 \gamma_1}{d_1} \longrightarrow \limsup_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) \leq \frac{1 + d_1 \gamma_1}{d_1}.$$

Anche il sistema (1.13) è limitato in \mathbb{R}_+^3 .

Le proprietà di limitatezza, mostrate in questo paragrafo, ci consentiranno di ottenere condizioni sufficienti per la persistenza e l'estinzione delle specie nelle sezioni successive.

2.2 Equilibri di non coesistenza

I punti di equilibrio sono tutti e soli i punti che annullano il campo vettoriale \underline{f} associato al sistema. Per ora mi occupo di studiare la stabilità degli equilibri al contorno di non coesistenza, ovvero quelli che hanno almeno una, tra le tre componenti, nulla.

Per il sistema (1.12), con predatore specialista, il campo vettoriale risulta:

$$\begin{cases} f_1 = x(1 - x - y - z) \\ f_2 = \gamma_1 y \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) \\ f_3 = \gamma_2 z \left(x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} - d_2 \right) \end{cases}$$

Annullando le componenti trovo:

$$f_1 = 0 \iff x = 0 \text{ oppure } x + y + z = 1$$

$$f_2 = 0 \iff y = 0 \text{ oppure } x = d_1 + \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2}$$

$$f_3 = 0 \iff z = 0 \text{ oppure } x = d_2 - \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2}$$

ottengo allora i seguenti possibili equilibri di non coesistenza per il sistema (1.12):

- $E_1 = (0, 0, 0)$
- $E_2 = (1, 0, 0)$
- $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, che è ammissibile nel primo ottante solo quando $d_1 < 1$
- $E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$, che è ammissibile nel primo ottante solo quando $d_2 < 1$

Per il sistema (1.13) con predatore generalista, il campo vettoriale risulta:

$$\begin{cases} f_1 = x(1 - x - y - z) \\ f_2 = \gamma_1 y \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) \\ f_3 = \gamma_2 z \left(a_3 - a_4 z + x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \end{cases}$$

Annullando le componenti del campo, trovo:

$$f_1 = 0 \iff x = 0 \text{ oppure } x + y + z = 1$$

$$f_2 = 0 \iff y = 0 \text{ oppure } x = d_1 + \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2}$$

$$f_3 = 0 \iff z = 0 \text{ oppure } x = a_4 z - a_3 - \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2}$$

ottengo allora i seguenti possibili equilibri di non coesistenza per il sistema (1.13):

- $E_1 = (0, 0, 0)$
- $E_2 = (1, 0, 0)$
- $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, che è ammissibile nel primo ottante solo quando $d_1 < 1$
- $E_4 = \left(\frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}, 0, \frac{1 + a_3}{1 + a_4} \right)$, che è ammissibile nel primo ottante solo quando $a_4 > a_3$
- $E_5 = \left(0, 0, \frac{a_3}{a_4} \right)$

2.2.1 Stabilità

Per valutare la stabilità di ciascun equilibrio di non coesistenza, utilizzo il primo metodo di linearizzazione di Liapunov [4].

Determino la matrice jacobiana del campo vettoriale \underline{f} associato al sistema.

Per il sistema (1.12) con predatore specialista, trovo:

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - y - z & -x & -x \\ \gamma_1 y & \gamma_1 \left(x - d_1 - \frac{2a_1 z y \beta^2}{y^2 + \beta^2} \right) & -\frac{\gamma_1 a_1 y^2}{y^2 + \beta^2} \\ \gamma_2 z & \frac{2a_2 \gamma_2 z \beta^2 y}{(y^2 + \beta^2)^2} & \gamma_2 \left(x - d_2 + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \end{pmatrix}$$

- Lo jacobiano valutato in $E_1 = (0, 0, 0)$ risulta:

$$J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -\gamma_1 d_1 & 0 \\ 0 & 0 & -\gamma_2 d_2 \end{pmatrix}$$

ed è una matrice diagonale con autovalori

$$1 > 0 \quad -\gamma_1 d_1 < 0 \quad \text{e} \quad -\gamma_2 d_2 < 0$$

dunque dal I Teorema di Liapunov,

$$\lambda^* = \text{Max}\{Re(\lambda) : \lambda \text{ autovalore di } J(0, 0, 0)\} > 0,$$

quindi E_1 risulta sempre instabile ed è localmente un punto sella.

- Lo jacobiano valutato in $E_2 = (1, 0, 0)$ risulta:

$$J(1, 0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 & -1 \\ 0 & -\gamma_1(1 - d_1) & 0 \\ 0 & 0 & -\gamma_2(1 - d_2) \end{pmatrix}$$

ed è una matrice triangolare superiore con autovalori

$$-1 < 0, \quad -\gamma_1(1 - d_1) < 0 \iff d_1 > 1 \quad \text{e}$$

$$-\gamma_2(1 - d_2) < 0 \iff d_2 > 1$$

dunque dal I Teorema di Liapunov,

E_2 risulta localmente asintoticamente stabile (nodo localmente) \iff

$d_1 > 1$ e $d_2 > 1$.

E_2 risulta instabile (sella o nodo) $\iff d_1 < 1$ oppure $d_2 < 1$.

- Lo jacobiano valutato in $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, ammissibile nel primo ottante solo se $d_1 < 1$, risulta:

$$J(d_1, 1 - d_1, 0) = \begin{pmatrix} -d_1 & -d_1 & -d_1 \\ \gamma_1(1 - d_1) & 0 & \frac{-\gamma_1(1 - d_1)^2 a_1}{(1 - d_1)^2 + \beta^2} \\ 0 & 0 & \gamma_2(d_1 - d_2) + \frac{\gamma_2 a_2 (1 - d_1)^2}{(1 - d_1)^2 + \beta^2} \end{pmatrix}$$

Calcolando il determinante di $J(d_1, 1 - d_1, 0) - \lambda I$ sviluppando rispetto la terza riga trovo che j_{33} è uno degli autovalori della matrice jacobiana e risulta:

$$\gamma_2(d_1 - d_2) + \frac{\gamma_2 a_2 (1 - d_1)^2}{(1 - d_1)^2 + \beta^2} < 0 \iff d_2 > d_1 + \frac{a_2 (1 - d_1)^2}{(1 - d_1)^2 + \beta^2}$$

Gli altri due autovalori sono dati dal minore $J_{33} = \begin{pmatrix} -d_1 & -d_1 \\ \gamma_1(1 - d_1) & 0 \end{pmatrix}$

Ne calcolo traccia e determinante:

$$Tr(J_{33}) = -d_1 < 0$$

$$Det(J_{33}) = d_1 \gamma_1 (1 - d_1) > 0 \iff d_1 < 1$$

allora, dal criterio di Routh-Hurwitz per matrici di dimensione 2, trovo che se $d_1 < 1$, gli altri due autovalori di $J(d_1, 1 - d_1, 0)$ hanno parte reale negativa.

Dal I Teorema di Liapunov, E_3 risulta localmente asintoticamente stabile $\iff d_1 < 1$ e $d_2 > d_1 + \frac{a_2 (1 - d_1)^2}{(1 - d_1)^2 + \beta^2}$

- Lo jacobiano valutato in $E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$, ammissibile nel primo ottante solo se $d_2 < 1$, risulta:

$$J(d_2, 0, 1 - d_2) = \begin{pmatrix} -d_2 & -d_2 & -d_2 \\ 0 & \gamma_1(d_2 - d_1) & 0 \\ \gamma_2(1 - d_2) & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Calcolando il determinante di $J(d_2, 0, 1-d_2) - \lambda I$ sviluppando rispetto la seconda riga trovo che j_{22} è un autovalore e risulta:

$$j_{22} = \gamma_1(d_2 - d_1) < 0 \iff d_1 > d_2$$

Gli altri due autovalori sono dati dal minore $J_{22} = \begin{pmatrix} -d_2 & -d_2 \\ \gamma_2(1-d_2) & 0 \end{pmatrix}$

Ne calcolo traccia e determinante:

$$Tr(J_{22}) = -d_2 < 0$$

$$Det(J_{22}) = d_2\gamma_2(1-d_2) > 0 \iff d_2 < 1$$

allora, dal criterio di Routh-Hurwitz per matrici di dimensione 2, trovo che se $d_2 < 1$, gli altri due autovalori di $J(d_2, 0, 1-d_2)$ hanno parte reale negativa.

Dal I Teorema di Liapunov, E_4 risulta localmente asintoticamente stabile $\iff d_2 < 1$ e $d_2 < d_1$

Per il sistema (1.13) con predatore generalista, trovo:

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - y - z & -x & -x \\ \gamma_1 y & \gamma_1 \left(x - d_1 - \frac{2a_1 z y \beta^2}{y^2 + \beta^2} \right) & -\frac{\gamma_1 a_1 y^2}{y^2 + \beta^2} \\ \gamma_2 z & \frac{2a_2 \gamma_2 z \beta^2 y}{(y^2 + \beta^2)^2} & \gamma_2 \left(a_3 - 2a_4 z + x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \end{pmatrix}$$

- Lo jacobiano valutato in $E_1 = (0, 0, 0)$ risulta:

$$J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -\gamma_1 d_1 & 0 \\ 0 & 0 & \gamma_2 a_3 \end{pmatrix}$$

ed è una matrice diagonale con autovalori

$$1 > 0, \quad -\gamma_1 d_1 < 0 \quad \text{e} \quad \gamma_2 a_3 > 0$$

dunque dal I Teorema di Liapunov,

$\lambda^* = \text{Max}\{Re(\lambda) : \lambda \text{ autovalore di } J(0,0,0)\} > 0$, quindi E_1 risulta sempre instabile ed è localmente un punto sella.

- Lo jacobiano valutato in $E_2 = (1, 0, 0)$ risulta:

$$J(1, 0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 & -1 \\ 0 & \gamma_1(1 - d_1) & 0 \\ 0 & 0 & \gamma_2(1 + a_3) \end{pmatrix}$$

ed è una matrice triangolare superiore con autovalori

$$-1 < 0, \quad \gamma_1(1 - d_1) \quad \text{e} \quad \gamma_2(1 + a_3) > 0$$

dunque dal I Teorema di Liapunov,

$\lambda^* = \text{Max}\{Re(\lambda) : \lambda \text{ autovalore di } J(1,0,0)\} > 0$, quindi E_2 risulta sempre instabile.

- Studiamo l'equilibrio $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, ammissibile nel primo ot-tante solo se $d_1 < 1$.

$$J(d_1, 1 - d_1, 0) = \begin{pmatrix} -d_1 & -d_1 & -d_1 \\ \gamma_1(1 - d_1) & 0 & -\frac{\gamma_1 a_1 (1 - d_1)^2}{(1 - d_1)^2 + \beta^2} \\ 0 & 0 & \gamma_2 \frac{a_3 + d_1 + a_2 (1 - d_1)^2}{(1 - d_1)^2 + \beta_2} \end{pmatrix}$$

Calcolando il determinante della matrice $J(d_1, 1 - d_1, 0) - \lambda I$ sviluppando rispetto la terza riga trovo che j_{33} è un autovalore e risulta:

$$j_{33} = \gamma_2 \frac{a_3 + d_1 + a_2 (1 - d_1)^2}{(1 - d_1)^2 + \beta_2} > 0$$

dunque dal I teorema di Liapunov

poichè $\lambda^* = \text{Max}\{Re(\lambda) : \lambda \text{ autovalore di } J(d_1, 1 - d_1, 0)\} > 0$ posso concludere che E_3 è sempre un punto di equilibrio instabile.

- Lo jacobiano valutato in $E_4 = \left(0, 0, \frac{a_3}{a_4}\right)$ risulta:

$$J\left(0, 0, \frac{a_3}{a_4}\right) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{a_3}{a_4} & 0 & 0 \\ 0 & -\gamma_1 d_1 & 0 \\ \gamma_2 \frac{a_3}{a_4} & 0 & -\gamma_2 a_3 \end{pmatrix}$$

ed è una matrice triangolare inferiore con autovalori

$$1 - \frac{a_3}{a_4} < 0 \iff a_4 < a_3, \quad -\gamma_1 d_1 < 0 \quad \text{e} \quad -\gamma_2 a_3 < 0$$

dunque dal I Teorema di Liapunov,

E_4 risulta localmente asintoticamente stabile $\iff a_3 > a_4$.

- Lo jacobiano valutato in $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right)$, ammissibile nel primo ottante solo se $a_4 > a_3$, risulta:

$$J\left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right) = \begin{pmatrix} \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} & \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} & \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} \\ 0 & \gamma_1 \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} - d_1\right) & 0 \\ \gamma_2 \left(\frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right) & 0 & -\gamma_2 a_4 \left(\frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right) \end{pmatrix}$$

Calcolando il determinante di $J(E_5) - \lambda I$ rispetto la seconda riga, tro-

vo che: $j_{22} = \gamma_1 \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} - d_1\right)$ è uno degli autovalori della matrice jacobiana e risulta:

$$j_{22} < 0 \iff \frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} < d_1$$

Gli altri autovalori sono dati dal minore $J_{22} = \begin{pmatrix} \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} & \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} \\ \gamma_2 \left(\frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right) & -\gamma_2 a_4 \left(\frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right) \end{pmatrix}$

Calcolandone traccia e determinante trovo che:

$$Tr(J_{22}) = \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} - \gamma_2 a_4 \left(\frac{1 + a_3}{a_4 + 1} \right) < 0 \iff a_3 < a_4$$

$$Det(J_{22}) = \left(\frac{1 + a_3}{a_4 + 1} \right) \left(\frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} \right) \gamma_2 (1 + a_4) > 0 \iff a_3 < a_4$$

Applicando il criterio di Routh-Hurwitz per matrici di dimensione 2 trovo che se $a_3 < a_4$, gli altri due autovalori di $J \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1} \right)$ hanno parte reale negativa.

Quindi se $a_3 < a_4$ e $\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} < d_1$ dal I Teorema di Liapunov posso concludere che:

$$E_5 \text{ risulta localmente asintoticamente stabile} \iff 0 < \frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} < d_1$$

I risultati ottenuti per la stabilità degli equilibri di non coesistenza sono riassunti nelle tabelle 2.1 e 2.2.

Sistema (1.12) con predatore specialista	
Equilibrio	Stabilità
$E_1 = (0, 0, 0)$	instabile
$E_2 = (1, 0, 0)$	$d_1 > 1$ e $d_2 > 1$
$E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$	$d_1 < 1$ e $d_2 > d_1 + \frac{a_2(1-d_1)^2}{(1-d_1)^2 + \beta^2}$
$E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$	$d_2 < d_1$ e $d_2 < 1$

Tabella 2.1: Predatore specialista: condizioni sufficienti per la stabilità dei punti di equilibrio

Sistema (1.13) con predatore generalista	
Equilibrio	Stabilità
$E_1 = (0, 0, 0)$	instabile
$E_2 = (1, 0, 0)$	instabile
$E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$	instabile
$E_4 = (0, 0, \frac{a_3}{a_4})$	$\frac{a_3}{a_4} > 1$
$E_5 = (\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1})$	$0 < \frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} < d_1$

Tabella 2.2: Predatore generalista: condizioni sufficienti per la stabilità dei punti di equilibrio

In sintesi: dallo studio della stabilità degli equilibri di ciascun sistema si deduce che:

- * Per entrambi i sistemi l'equilibrio $E_1 = (0, 0, 0)$ di estinzione di tutte e tre le specie risulta sempre instabile.
- * Per il primo modello con predatore specialista (1.12), quando $E_2 = (1, 0, 0)$ risulta asintoticamente localmente stabile, sono ammissibili solamente E_1 ed E_2 .
- * Inoltre, sempre per il caso con predatore specialista, E_3 ed E_4 non possono essere contemporaneamente asintoticamente stabili.
- * Per il secondo modello con predatore generalista (1.13), se E_4 è localmente asintoticamente stabile, non è ammissibile l'equilibrio E_5 .
- * Infine, sempre per il caso con predatore generalista, $E_2 = (1, 0, 0)$ ed $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, sono sempre punti di equilibrio instabili, mentre per il sistema con predatore specialista (1.12), sotto determinate condizioni, potrebbero essere localmente asintoticamente stabili.

2.3 Analisi dei sistemi piani ridotti

2.3.1 Sottosistema x - y

Osserviamo che i sistemi (1.12) e (1.13) hanno entrambi lo stesso sottosistema nel piano invariante (x, y) , che contiene le dinamiche della risorsa x e della preda IG y nel caso in cui il predatore IG z sia assente. Tale sistema risulta:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - y - z) \\ \dot{y} = \gamma_1 y(x - d_1) \end{cases} \quad (2.1)$$

Vale la seguente

Proposizione

- * L'equilibrio $E_2 = (1, 0)$ è globalmente asintoticamente stabile per il sottosistema (2.1) $\iff d_1 \geq 1$.
- * L'equilibrio $E_3 = (d_1, 1 - d_1)$ è globalmente asintoticamente stabile per il sottosistema (2.1) $\iff d_1 < 1$.

Dimostrazione:

- Nel caso in cui $d_1 > 1$

Poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1$ si ha che $\forall \epsilon > 0 : d_1 > 1 + \epsilon$ e per τ sufficientemente grande, si ha che $\dot{y} = \gamma_1 y(x - d_1) \leq \gamma_1 y(1 + \epsilon - d_1)$. Allora, utilizzando il teorema del confronto per problemi di Cauchy [6], posso concludere che: $d_1 > 1 \longrightarrow \limsup_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) = 0$

Ora, poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) = 0$ si ha che $\forall \delta > 0 \exists \tau_0 : \forall \tau \geq \tau_0$ si abbia $\dot{x} \geq x(1 - x - \delta)$.

Riapplicando il teorema del confronto per problemi di Cauchy [6], deduco che $\liminf_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 1$

ed infine: $\lim_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 1$

Posso quindi concludere che, nel caso in cui $d_1 > 1$, $E_2 = (1, 0)$ è globalmente asintoticamente stabile per il sottosistema (2.1).

- Nel caso in cui $d_1 < 1$

So che $\exists E_3 = (d_1, 1 - d_1)$. Valutando la matrice Jacobiana del campo vettoriale associato al sottosistema (2.1) in E_3 , ottengo:

$$J(d_1, 1 - d_1) = \begin{pmatrix} -d_1 & -d_1 \\ \gamma_1(1 - d_1) & 0 \end{pmatrix}$$

dal criterio di Routh Hurwitz per matrici di dimensione 2 [5], poichè la matrice risulta avere determinante positivo e traccia negativa, posso concludere che E_3 è localmente asintoticamente stabile.

Mentre per $E_1 = (0, 0)$ e $E_2 = (1, 0)$, che sono sempre ammissibili, ottengo:

$$J(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -\gamma_1 d_1 \end{pmatrix}$$

con autovalori reali e discordi, dunque E_1 è un punto sella, e:

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 0 & \gamma_1(1 - d_1) \end{pmatrix}$$

con autovalori reali e discordi, dunque anche E_2 è un punto sella.

Poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1$ e $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) \leq \frac{1+d_1\gamma_1}{d_1}$

posso considerare il campo vettoriale \underline{f} associato al sottosistema (2.1) di classe C^1 su un dominio Ω regolare e limitato, contenuto in \mathbb{R}^2 . Allora il criterio di Dulac mi permette di escludere la presenza di cicli. Infatti considerando la funzione scalare: $\rho : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$, $\rho \in C^1(\Omega)$ definita come: $\rho(x, y) = \frac{1}{xy}$, risulta che: $\text{div}(\rho \underline{f})$ ha segno costante su Ω :

$$\text{div}(\rho \underline{f}) = -\frac{1}{y} < 0 \quad \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2$$

Dunque dal corollario del teorema di Poincarè-Bendixson [4]: tutte le traiettorie che si originano in Ω , vengono dirette dal campo \underline{f} verso l'unico equilibrio stabile E_3 , che risulta quindi globalmente asintoticamente stabile.

- Nell'ultimo caso in cui $d_1 = 1$, l'equilibrio E_3 viene a coincidere con $E_2 = (1, 0)$ e lo jacobiano risulta

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Studiando il segno delle componenti del campo, deduco che le possibili direzioni di quest'ultimo sono solamente tre e sono raffigurate in Figura 2.1, dunque posso escludere la presenza di cicli.

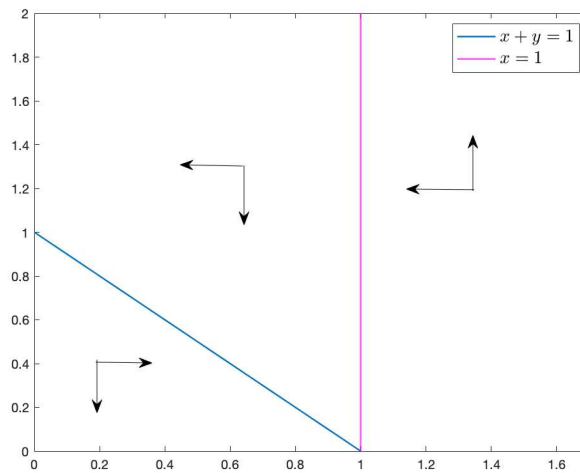


Figura 2.1: Possibili direzioni del campo

Riapplicando il teorema di Poincarè-Bendixson [4], posso concludere che E_2 , anche nel caso $d_1 = 1$, risulta globalmente asintoticamente stabile.

2.3.2 Sottosistema x - z

Caso del predatore generalista

Occupiamoci di studiare il sottosistema che si ottiene dal modello con predatore generalista (1.13) quando la preda IG è assente, ossia nel piano invariante (x, z) . Il sistema si riduce a:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - z) \\ \dot{z} = \gamma_2 z(a_3 - a_4 z + x) \end{cases} \quad (2.2)$$

con matrice Jacobiana:

$$J(x, z) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - z & -x \\ \gamma_2 z & \gamma_2(a_3 + x - 2a_4 z) \end{pmatrix}$$

Il sistema ammette:

- Gli equilibri $E_1 = (0, 0)$ ed $E_2 = (1, 0)$ che risultano essere sempre punti sella.
- L'equilibrio $E_4 = \left(0, \frac{a_3}{a_4}\right)$, in cui lo jacobiano vale:

$$J\left(0, \frac{a_3}{a_4}\right) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{a_3}{a_4} & 0 \\ \gamma_2 \frac{a_3}{a_4} & -\gamma_2 a_3 \end{pmatrix}$$

e dunque risulta:

E_4 localmente asintoticamente stabile $\iff a_3 > a_4$
 E_4 punto sella $\iff a_3 < a_4$

- L'equilibrio $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right)$, ammissibile solo nel caso in cui $a_3 < a_4$, in cui lo jacobiano vale:

$$J\left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right) = \begin{pmatrix} \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} & \frac{a_3 - a_4}{a_4 + 1} \\ \gamma_2 \frac{1 + a_3}{a_4 + 1} & -\gamma_2 a_4 \frac{1 + a_3}{a_4 + 1} \end{pmatrix}$$

e dunque risulta:

E_5 localmente asintoticamente stabile $\iff a_3 < a_4$, cioè quando esiste.

* Nel caso in cui $a_4 < a_3$

Il sottosistema (2.2) ammette dunque come equilibri: E_1 ed E_2 , punti sella, ed $E_4 = \left(0, \frac{a_3}{a_4}\right)$, asintoticamente stabile.

Poichè $\liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \geq \frac{a_3}{a_4}$, per τ abbastanza grande si ha:

$$\dot{x} = x(1 - x - z) \leq x \left(1 - x - \frac{a_3}{a_4}\right) \leq x \left(1 - \frac{a_3}{a_4}\right).$$

Dunque $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 0$
 $\longrightarrow \forall \delta > 0 \exists \tau_0 : \forall \tau \geq \tau_0$ si ha: $\dot{z} \leq \gamma_2 z(a_3 - a_4 z + \delta) \longrightarrow$
 $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = \frac{a_3}{a_4}$

quindi, sapendo anche che: $\liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \geq \frac{a_3}{a_4}$ si ha

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = \frac{a_3}{a_4}.$$

Posso quindi concludere che $E_4 = \left(0, \frac{a_3}{a_4}\right)$ è globalmente asintoticamente stabile per il sottosistema (2.2).

* Nel caso in cui $a_3 < a_4$

Il sottosistema (2.2) ammette come equilibri: E_1 ed E_2 ed E_4 , punti sella, ed $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right)$, asintoticamente stabile.

Poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1$ e

$$\frac{a_3}{a_4} \leq \liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \limsup_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \frac{a_2 + a_3 + 1}{a_4} \quad (2.3)$$

posso considerare il campo vettoriale \underline{f} associato a (2.2) di classe C^1 su un dominio Ω regolare e limitato, contenuto in \mathbb{R}^2 . Allora il criterio

di Dulac mi permette di escludere la presenza di cicli. Infatti considerando la funzione scalare: $\rho : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$, $\rho \in C^1(\Omega)$ definita come:

$\rho(x, z) = \frac{1}{xz}$, risulta che: $\text{div}(\rho \underline{f})$ ha segno costante su Ω :

$$\text{div}(\rho \underline{f}) = -\frac{1}{z} - \frac{a_4 \gamma_2}{x} < 0 \quad \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2.$$

Dunque dal corollario del teorema di Poincarè-Bendixson [4]: tutte le traiettorie che si originano in Ω , vengono dirette dal campo \underline{f} verso l'unico equilibrio stabile E_5 , che risulta quindi globalmente asintoticamente stabile.

* Nel caso in cui $a_3 = a_4$, l'equilibrio E_4 viene a coincidere con $E_5 = (0, 1)$ e lo jacobiano risulta:

$$J\left(0, \frac{a_3}{a_4}\right) = J(0, 1) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ \gamma_2 & -\gamma_2 a_3 \end{pmatrix}$$

Studiando il segno delle componenti del campo, deduco che le possibili direzioni di quest'ultimo sono solamente tre e sono raffigurate in Figura 2.2, dunque posso escludere la presenza di cicli.

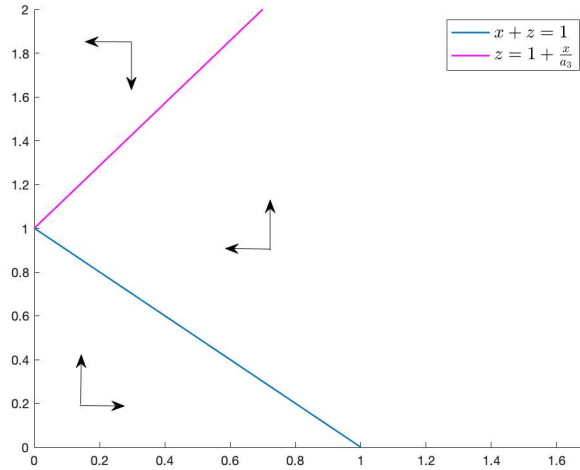


Figura 2.2: Possibili direzioni del campo

Riapplicando il teorema di Poincarè-Bendixson [4], posso concludere che E_4 , anche nel caso $a_3 = a_4$, risulta globalmente asintoticamente stabile.

Quindi riassumendo:

- $a_4 \leq a_3 \iff E_4 = \left(0, \frac{a_3}{a_4}\right)$ è globalmente asintoticamente stabile.
- $a_4 > a_3 \iff E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right)$ è globalmente asintoticamente stabile.

Caso del predatore specialista

Occupiamoci ora di studiare il sottosistema che si ottiene dal modello con predatore specialista (1.12) quando la preda IG è assente, ossia nel piano invariante (x, z) . Il sistema si riduce a:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - z) \\ \dot{z} = \gamma_2 z(x - d_2) \end{cases} \quad (2.4)$$

con matrice jacobiana: $J(x, z) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - z & -x \\ \gamma_2 z & \gamma_2(x - d_2) \end{pmatrix}$

Il sistema ammette:

- L'equilibrio $E_1 = (0, 0)$, che risulta essere un punto sella.
- L'equilibrio $E_2 = (1, 0)$, in cui lo jacobiano vale:

$$J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 0 & \gamma_2(1 - d_2) \end{pmatrix}$$

e dunque risulta:

$$\begin{aligned} E_2 \text{ localmente asintoticamente stabile} &\iff d_2 > 1 \\ E_2 \text{ punto sella} &\iff d_2 < 1 \end{aligned}$$

- L'equilibrio $E_3 = (d_2, 1 - d_2)$, ammissibile solo se $d_2 < 1$, in cui lo jacobiano vale:

$$J(d_2, 1 - d_2) = \begin{pmatrix} -d_2 & -d_2 \\ \gamma_2(1 - d_2) & 0 \end{pmatrix}$$

dunque dal criterio di Routh-Hurwitz per matrici di dimensioni 2 [5] risulta che E_3 è localmente asintoticamente stabile.

(Nel caso in cui $d_2 = 1$, l'equilibrio coincide con E_1 .)

- * Nel caso in cui $d_2 < 1$

Il sottosistema (2.4) ammette dunque come equilibri: E_1 ed E_2 , punti sella, ed $E_3 = (d_2, 1 - d_2)$, asintoticamente stabile.

Poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \geq 1$ e

$$\frac{a_3}{a_4} \leq \liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \limsup_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \frac{a_2 + a_3 + 1}{a_4}$$

posso concludere che il campo vettoriale \underline{f} associato a (2.4) è di classe C^1 su un dominio Ω regolare e limitato, contenuto in \mathbb{R}^2 . Allora il criterio di Dulac mi permette di escludere la presenza di cicli. Infatti considerando la funzione scalare: $\rho : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$, $\rho \in C^1(\Omega)$ definita come: $\rho(x, z) = \frac{1}{xz}$, risulta che: $\text{div}(\rho \underline{f})$ ha segno costante su Ω .

$$\text{div}(\rho \underline{f}) = -\frac{1}{z} < 0 \quad \forall (x, y) \in \mathbb{R}^2$$

Dunque dal corollario del teorema di Poincarè-Bendixson [4]: tutte le traiettorie che si originano in Ω , vengono dirette dal campo \underline{f} verso l'unico equilibrio stabile E_3 , che risulta quindi globalmente asintoticamente stabile.

- * Nel caso in cui $d_2 > 1$

Il sottosistema (2.4) ammette come equilibri: E_1 , punto sella, ed $E_2 = (1, 0)$, asintoticamente stabile.

Poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1 \longrightarrow$

$\forall \epsilon > 0 : d_2 > 1 + \epsilon$ e per τ abbastanza grande si ha $\dot{z} = \gamma_2 z(x - d_2) \leq \gamma_2 z(1 + \epsilon - d_2)$.

Da: $d_2 > 1 \longrightarrow \limsup_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = 0$, dunque:

$\forall \delta > 0 \exists \tau_0 : \forall \tau \geq \tau_0$ si ha: $\dot{x} \geq x(1 - x - \delta) \longrightarrow \liminf_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 1$
Inoltre sapendo che $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1$ ottengo: $\lim_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 1$,
dunque $E_2 = (1, 0)$ risulta globalmente asintoticamente stabile.

* Nel caso in cui $d_2 = 1$, l'equilibrio E_3 viene a coincidere con $E_2 = (1, 0)$ e lo jacobiano risulta:

$$J(E_2) = J(E_3) = J(1, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Studiando il segno delle componenti del campo, posso escludere la presenza di cicli.

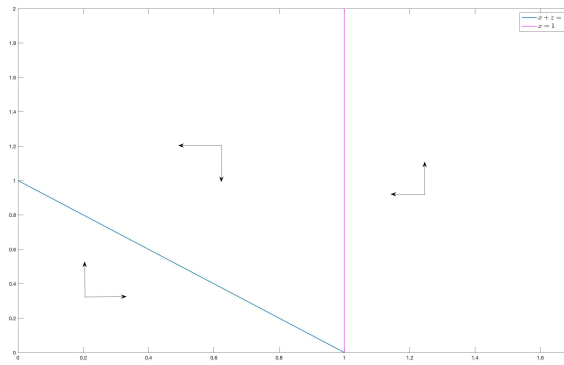


Figura 2.3: Possibili direzioni del campo

Riapplicando il teorema di Poincarè-Bendixson, [4], posso concludere che $E_2 = (1, 0)$, anche nel caso in cui $d_2 = 1$, risulta globalmente asintoticamente stabile.

Quindi riassumendo:

- $d_2 < 1 \iff E_3 = (d_2, 1 - d_2)$ è globalmente asintoticamente stabile.
- $d_2 \geq 1 \iff E_2 = (1, 0)$ è globalmente asintoticamente stabile.

2.4 Persistenza

Persistenza di una specie

Diremo che la specie x è persistente in \mathbb{R}_+^3 per i sistemi (1.12) e (1.13) $\iff \exists$ costanti b e B : $0 < b < B$ tali che $\forall x_0 = x(0) > 0$ si abbia $b \leq \liminf_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq \limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq B$. In modo analogo si definisce la persistenza per le specie y e z .

Permanenza del sistema

Diremo che il sistema (1.12) è permanente in $\mathbb{R}_+^3 \iff \exists$ costanti b e B : $0 < b < B$ tali che $\forall x_0 = x(0) > 0, y_0 = y(0) > 0, z_0 = z(0) > 0$ si abbia: $b \leq \liminf_{\tau \rightarrow \infty} \min[x(\tau), y(\tau), z(\tau)] \leq \limsup_{\tau \rightarrow \infty} \max[x(\tau), y(\tau), z(\tau)] \leq B$.

2.4.1 Persistenza di una singola specie

Teorema 2.4.1.

La specie x è persistente in \mathbb{R}_+^3 per il sistema (1.12), con equilibrio $E_2 = (1, 0, 0)$, che risulta globalmente stabile se $d_1, d_2 > 1$.

Dimostrazione

Considero il sottosistema y - z di (1.12):

$$\begin{cases} \dot{y} = \gamma_1 y \left(-\frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) \\ \dot{z} = \gamma_2 z \left(\frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} - d_2 \right) \end{cases} \quad (2.5)$$

con equilibri:

- $E_1 = (0, 0)$ con $J(0, 0) = \begin{pmatrix} -\gamma_1 d_1 & 0 \\ 0 & -\gamma_2 d_2 \end{pmatrix}$ dunque localmente asintoticamente stabile.
- $E_3 = (0, 1 - d_2)$ che \nexists se $d_2 > 1$.
- $E_4 = (1 - d_1, 0)$ che \nexists se $d_1 > 1$

Per mostrare che la specie x è persistente in \mathbb{R}_+^3 , seguiamo [1].

Considerando il sistema di equazioni differenziali autonome

$$\dot{x}_i = x_i f_i(\underline{x}) \quad (i : 1 \dots n) \text{ dove } f \in C^1(\mathbb{R}^n)$$

nell'insieme $D = \{\underline{x} : x_i > 0 \quad \forall i : 1 \dots n\}$

allora il sistema si dice permanentemente coesistente se e solo se esiste un insieme compatto M in D tale che ogni semiorbita in D tende ad M .

Se consideriamo l'equilibrio $E_1 = (0, 0, 0)$ e valutiamo in esso:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{d\tau} \Big|_{(0,0,0)} = \frac{\dot{x}}{x} \Big|_{(0,0,0)} = (1 - x - y - z) \Big|_{(0,0,0)} = 1 > 0$$

la stretta positività implica la persistenza della specie x . Per i dettagli si veda [3].

Infine, per mostrare che E_2 è globalmente asintoticamente stabile se $d_1, d_2 > 1$, definisco:

$$V = \gamma_2 a_2 y + \gamma_1 a_1 z$$

$\forall \epsilon > 0 : 1 + \epsilon < \min[d_1, d_2], \exists \tau_0$ tale che $\forall \tau > \tau_0$ si ha:

$$\begin{aligned} V' &= \gamma_2 a_2 y' + \gamma_1 a_1 z' \leq \gamma_1 \gamma_2 a_2 y (1 + \epsilon - d_1) + \gamma_1 \gamma_2 a_1 z (1 + \epsilon - d_2) \\ &\leq \max[1 + \epsilon - d_1, 1 + \epsilon - d_2] (\gamma_2 a_2 y + \gamma_1 a_1 z) = \max[1 + \epsilon - d_1, 1 + \epsilon - d_2] V \end{aligned}$$

Poichè $\max[1 + \epsilon - d_1, 1 + \epsilon - d_2] = 1 + \epsilon - \min[d_1, d_2] < 0$, applicando il teorema del confronto per problemi di Cauchy [6], ottengo: $\lim_{\tau \rightarrow \infty} V(\tau) = 0$ e dall'espressione di V si ottiene $\lim_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) = 0$ e $\lim_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = 0$.

Concludo quindi che il sistema limite di (1.12) è $\dot{x} = x(1 - x) \longrightarrow$

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 1$$

$\implies E_2 = (1, 0, 0)$ è globalmente asintoticamente stabile se $d_1, d_2 > 1$.

Teorema 2.4.2.

La specie z è persistente in \mathbb{R}_+^3 per il sistema (1.13),
 con equilibrio $E_4 = \left(0, 0, \frac{a_3}{a_4}\right)$, globalmente stabile se $a_3 > a_4$.

Dimostrazione

Da (2.3), so che:

$$\frac{a_3}{a_4} \leq \liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \limsup_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) \leq \frac{a_2 + a_3 + 1}{a_4}$$

per definizione, la specie z risulta persistente per il sistema (1.13), infatti, nel caso di predatore IG generalista esso sopravvive anche in assenza delle altre due specie.

Da $\frac{a_3}{a_4} \leq \liminf_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau)$, supponendo $a_3 > a_4 \longrightarrow \forall \epsilon > 0 \exists \tau_0 : \forall \tau > \tau_0$ t.c.

$$\dot{x} = x(1 - x - y - z) \leq x(1 - z) \leq x \left(1 - \frac{a_3}{a_4} + \epsilon\right)$$

Allora dal teorema del confronto per problemi di Cauchy [6], posso concludere che: $\lim_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 0$;

Inoltre siccome la risorsa condivisa x è l'unica fonte di sopravvivenza per la preda IG y , posso dedurre: $\lim_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) = 0$;

\longrightarrow il sistema limite di (2.5) è $\dot{z} = \gamma_2 z(a_3 - a_4 z) \longrightarrow \lim_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = \frac{a_3}{a_4}$

$\implies E_4 = \left(0, 0, \frac{a_3}{a_4}\right)$ è globalmente asintoticamente stabile per (1.13) se $a_3 > a_4$.

2.4.2 Persistenza di due specie

Teorema 2.4.3.

Per il sistema (1.12)

- Le specie x e y sono persistenti in \mathbb{R}_+^3 se e solo se $d_1 < \min[1, d_2]$.
Inoltre nel caso in cui $d_2 > 1 > d_1$ e $d_2 > 1 + a_2$, $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$ risulta globalmente asintoticamente stabile.
- Le specie x e z sono persistenti in \mathbb{R}_+^3 se e solo se
 $d_1 + \frac{a_2(d_1 - 1)^2}{(d_1 - 1)^2 + \beta^2} > d_2$ e $d_1 < 1$ oppure se e solo se $d_2 < 1 < d_1$.
Inoltre nel caso in cui $d_2 < 1 < d_1$, $E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$ risulta globalmente asintoticamente stabile.

Per il sistema (1.13)

- Le specie x e z sono persistenti in \mathbb{R}_+^3 se e solo se $a_3 < a_4$.
Inoltre nel caso in cui $d_1 > 1$ e $a_3 < a_4$, $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}, 0, \frac{1 + a_3}{1 + a_4}\right)$ risulta globalmente asintoticamente stabile.
- Le specie y e z sono persistenti in \mathbb{R}_+^3 se e solo se $a_3 < a_4$ e $\frac{a_4 - a_3}{1 + a_4} > d_1$.

Dimostrazione

Per il sistema (1.12) so che la specie x è persistente in \mathbb{R}_+^3 , allora le condizioni sufficienti per la persistenza contemporanea delle specie x e y , o di x e z , coincideranno con le condizioni per la persistenza di y e di z , rispettivamente.

In accordo a quanto visto nella sezione precedente, l'insieme ω -limite del sottosistema x - z , (2.4), risulta:

$$* \text{ se } d_2 > 1 \longrightarrow E_2 = (1, 0, 0)$$

$$* \text{ se } d_2 < 1 \longrightarrow E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$$

Nel primo caso, in cui supponiamo $d_2 > 1$, per mostrare che la specie y è persistente in \mathbb{R}_+^3 , seguo [1].

Considero l'equilibrio $E_2 = (1, 0, 0)$ e valuto in esso:

$$\frac{\dot{y}}{y}|_{(1,0,0)} = \gamma_1 \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) |_{(1,0,0)} = \gamma_1(1 - d_1) > 0 \iff d_1 < 1$$

quindi, dalla stretta positività la specie y è persistente in \mathbb{R}_+^3 se $d_1 < 1$.

Supponendo invece $d_2 < 1$, analogamente, se $d_2 > d_1$ ottengo:

$$\frac{\dot{y}}{y}|_{(d_2,0,1-d_2)} = \gamma_1 \left(x - d_1 - \frac{a_1 y z}{(y^2 + \beta^2)^2} \right) |_{(d_2,0,1-d_2)} = \gamma_1(d_2 - d_1) > 0$$

e la specie y risulta persistente in \mathbb{R}_+^3 .

Riassumendo i risultati ottenuti finora:

le specie x e y sono persistenti in $\mathbb{R}_+^3 \iff d_1 < \min[1, d_2]$.

Invece, nel caso particolare in cui: $d_2 > 1 > d_1$, assumendo inoltre $d_2 > 1 + a_2$, mostro che la specie z tende ad estinguersi per tempi lunghi.

Sapendo che $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1$, allora per τ abbastanza grande, si ha:

$$\dot{z} = \gamma_2 z \left(x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} - d_2 \right) < \gamma_2 z(1 + a_2 - d_2) \implies \lim_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = 0$$

Quindi se $d_2 > 1 > d_1$ e $d_2 > 1 + a_2$, l'insieme ω -limite di (1.12) è il sottosistema x - y , (2.1), con l'equilibrio $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$ globalmente asintoticamente stabile.

In accordo ai risultati ottenuti nelle sezioni precedenti, l'insieme ω -limite del sottosistema x - y , (2.1), è:

$$* \text{ se } d_1 > 1 \longrightarrow E_1 = (1, 0, 0)$$

$$* \text{ se } d_1 < 1 \longrightarrow E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$$

Nel primo caso, in cui supponiamo $d_1 > 1$, per mostrare che la specie z è persistente in \mathbb{R}_+^3 , seguo [1].

Considero l'equilibrio $E_2 = (1, 0, 0)$ e valuto in esso:

$$\frac{\dot{z}}{z}|_{(1,0,0)} = \gamma_2 \left(x + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} - d_2 \right) |_{(1,0,0)} = \gamma_2(1 - d_2) > 0 \iff d_2 < 1$$

quindi, dalla stretta positività, la specie z è persistente in \mathbb{R}_+^3 se $d_2 < 1$.

Supponendo invece $d_1 < 1$, analogamente, se $d_1 + \frac{a_2(1-d_1)^2}{(1-d_1)^2 + \beta^2} > d_2$, ottengo:

$$\frac{\dot{z}}{z} \Big|_{(d_1, 1-d_1, 0)} = \gamma_2 \left(d_1 + \frac{a_2(1-d_1)^2}{(1-d_1)^2 + \beta^2} - d_2 \right) > 0$$

e la specie z risulta persistente in \mathbb{R}_+^3 .

Osservo che nel caso in cui $d_1 > 1$, la specie y tende ad estinguersi per tempi lunghi. Infatti sapendo che $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1 \implies$ per τ sufficientemente grande, si ha:

$$\dot{y} = \gamma_1 y \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) < \gamma_1 y (1 - d_1) \implies \lim_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) = 0$$

Quindi nel caso in cui $d_1 > 1 > d_2$, l'insieme ω -*limite* di (1.12) è il sottosistema x - z , (2.4), che ha equilibrio $E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$ globalmente asintoticamente stabile.

Per il sistema (1.13), invece, so che la specie z è persistente in \mathbb{R}_+^3 , allora le condizioni sufficienti per la persistenza contemporanea delle specie x e z , o di y e z , coincideranno con le condizioni per la persistenza di x e di y , rispettivamente.

Mi occupo di studiare il sottosistema y - z nel caso del predatore generalista:

$$\begin{cases} \dot{y} = -\gamma_1 y \left(\frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} + d_1 \right) \\ \dot{z} = \gamma_2 z \left(a_3 - a_4 z + \frac{a_2 y^2}{y^2 + \beta^2} \right) \end{cases} \quad (2.6)$$

Si può verificare che l'unico equilibrio asintoticamente stabile è $E_4 = \left(0, \frac{a_3}{a_4} \right)$.

Nel caso in cui $a_3 < a_4$, per mostrare che la specie x è persistente in \mathbb{R}_+^3 , seguo [1].

Considero il punto di equilibrio $E_4 = (0, 0, \frac{a_3}{a_4})$ e valuto in esso:

$$\frac{\dot{x}}{x} \Big|_{(0,0,\frac{a_3}{a_4})} = (1 - x - y - z) \Big|_{(0,0,\frac{a_3}{a_4})} > 0 \iff 1 - \frac{a_3}{a_4} > 0$$

quindi in questo caso, dalla stretta positività, la specie x risulta persistente in \mathbb{R}_+^3 .

Osservo che nel caso in cui $d_1 > 1$, la specie y tende ad estinguersi per tempi lunghi. Infatti sapendo che $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) \leq 1 \implies$ per τ sufficientemente grande, si ha:

$$\dot{y} = \gamma_1 y \left(x - \frac{a_1 y z}{y^2 + \beta^2} - d_1 \right) < \gamma_1 y (1 - d_1) \implies \lim_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) = 0$$

Quindi nel caso in cui $a_3 < a_4$ e $d_1 > 1$, l'insieme ω -*limite* di (1.13) è il sottosistema x - z , (2.2) con l'equilibrio $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1} \right)$ globalmente asintoticamente stabile.

Poichè l'unica fonte di sopravvivenza per la preda y è la risorsa x , per avere la persistenza di y è sicuramente richiesto che $a_3 < a_4$, cioè che x persista. Inoltre se $\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} > d_1$, considero l'equilibrio E_5 e valuto in esso:

$$\frac{\dot{y}}{y} \Big|_{(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1})} = \gamma_1 \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} - d_1 \right) > 0$$

quindi, dalla stretta positività, posso concludere che la specie y è persistente in \mathbb{R}_+^3 .

2.4.3 Persistenza di 3 specie

Teorema 2.4.4.

Per il sistema (1.12), accoppiando le condizioni sufficienti per la persistenza delle specie x - y e delle specie x - z , elencate nella sezione precedente, trovo che:

$$(1.12) \text{ è permanente in } \mathbb{R}_+^3 \iff d_1 + \frac{a_2(d_1 - 1)^2}{(d_1 - 1)^2 + \beta^2} > d_2 > d_1 \text{ e } d_2 < 1$$

Analogamente, osservando che per il sistema (1.13), la persistenza della specie y indica la persistenza di x e anche di z , trovo che:

$$(1.13) \text{ è permanente in } \mathbb{R}_+^3 \iff a_3 < a_4 \text{ e } \frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} > d_1$$

Si riassumono nella tabella seguente, i risultati di persistenza di 1,2 o 3 specie, per entrambi i sistemi.

Persistenza delle specie		
Specie	Sistema (1.12)	Sistema (1.13)
x	sempre	$\frac{a_3}{a_4} < 1$
z	$d_1 + \frac{a_2(d_1-1)^2}{(-1+d_1)^2+\beta^2} > d_2$ e $d_1 < 1$ oppure $d_2 < 1$ e $d_1 > 1$	sempre
x, y	$d_1 < \min[1, d_2]$	$\frac{a_3}{a_4} < 1$ e $\frac{a_4-a_3}{a_4+1} > d_1$
x, z	$d_1 + \frac{a_2(d_1-1)^2}{(-1+d_1)^2+\beta^2} > d_2$ e $d_1 < 1$ oppure $d_2 < 1 < d_1$	$\frac{a_3}{a_4} < 1$
x, y, z	$d_1 + \frac{a_2(d_1-1)^2}{(-1+d_1)^2+\beta^2} > d_2 > d_1$ e $d_2 < 1$	$\frac{a_3}{a_4} < 1$ e $\frac{a_4-a_3}{a_4+1} > d_1$

Tabella 2.3: Condizioni sufficienti per la persistenza delle specie

2.5 Estinzione

Teorema 2.5.1.

Si trovano le seguenti condizioni sufficienti per l'estinzione di una o due specie.

Estinzione delle specie		
Specie	Sistema (1.13)	Sistema (1.13)
x	mai	$\frac{a_3}{a_4} > 1$
y	$d_2 < \min[1, d_1]$ oppure $d_1 > 1$	$d_1 > 1$ oppure $\frac{a_3}{a_4} > 1$
z	$d_2 > 1 + a_2$	mai
x, y	mai	$\frac{a_3}{a_4} > 1$
y, z	$d_1, d_2 > 1$	mai

Tabella 2.4: Condizioni sufficienti per l'estinzione delle specie

Dimostrazione:

- x è persistente in \mathbb{R}_+^3 per il sistema con predatore specialista (1.12), dunque non esistono condizioni tali per cui la specie x si estingua. Analogamente, essendo z persistente in \mathbb{R}_+^3 per il sistema con predatore generalista (1.13), non esistono casi in cui z si estingua.
- Da quanto visto in precedenza, so che se $d_1 > 1$ allora $\lim_{\tau \rightarrow \infty} y(\tau) = 0$, cioè y si estingue in tempi lunghi in entrambi i sistemi.
- Per il sistema (1.12), y è persistente $\iff d_1 < \min[1, d_2]$ quindi se $d_2 < \min[d_1, 1]$, y si estingue.
- Per il sistema (1.13), x è persistente $\iff a_3 < a_4$, dunque se $a_3 > a_4$, la specie x si estingue. Poichè x è l'unica fonte di sopravvivenza per il predatore IG y , se $a_3 > a_4$, anche la specie y si estingue. (Avevo trovato, infatti, che se $a_3 > a_4$, l'equilibrio $E_4 = \left(0, 0, \frac{a_3}{a_4}\right)$ risulta globalmente asintoticamente stabile).
- Per il sistema (1.12), so che se $d_2 > 1 + a_2$, allora $\lim_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = 0$, cioè z si estingue.

- Infine, per il sistema (1.12), so che se $d_1, d_2 > 1$ allora $E_2 = (1, 0, 0)$ risulta globalmente asintoticamente stabile, quindi in questo caso y e z si estinguono contemporaneamente.

In Figura 2.4 e Figura 2.5 si riportano i diagrammi di biforcazione per i sistemi (1.12) e (1.13). I parametri di biforcazione utilizzati per il sistema con predatore specialista sono i parametri d_1 e d_2 , che includono i tassi di morte della preda IG y e del predatore IG z .

Per il sistema con predatore generalista utilizzo invece a_3 ed a_4 , quindi in questo caso le variazioni qualitative e topologiche del sistema dipendono dalla disponibilità di risorse esterne.

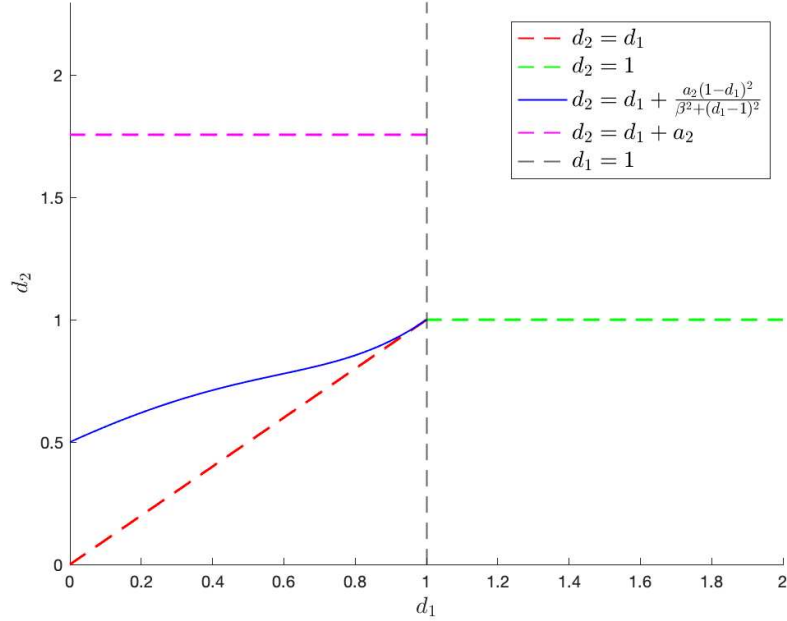


Figura 2.4: Diagramma di biforcazione per il sistema (1.12)

Si osservi che nella regione compresa tra la retta $d_2 = d_1$ e

$d_2 = d_1 + \frac{a_2(1-d_1)^2}{(d_1-1)^2 + \beta^2}$ i parametri d_1 e d_2 verificano le condizioni sufficienti di permanenza del sistema. Per $d_2 < d_1$ e $d_2 < 1$ esiste l'equilibrio E_4 ed è l'unico a risultare localmente asintoticamente stabile. Nel caso in cui $d_1 > 1$, E_4 è globalmente asintoticamente stabile. Invece se $d_2 > d_1 + \frac{a_2(1-d_1)^2}{(d_1-1)^2 + \beta^2}$ con $d_1 < 1$, è l'equilibrio E_3 ad essere localmente asintoticamente stabile, e nel caso in cui risulti anche $d_2 > 1 + a_2$, E_4 risulta globalmente stabile. Infine, per $d_1, d_2 > 1$ l'equilibrio $E_1 = (1, 0, 0)$ è globalmente stabile.

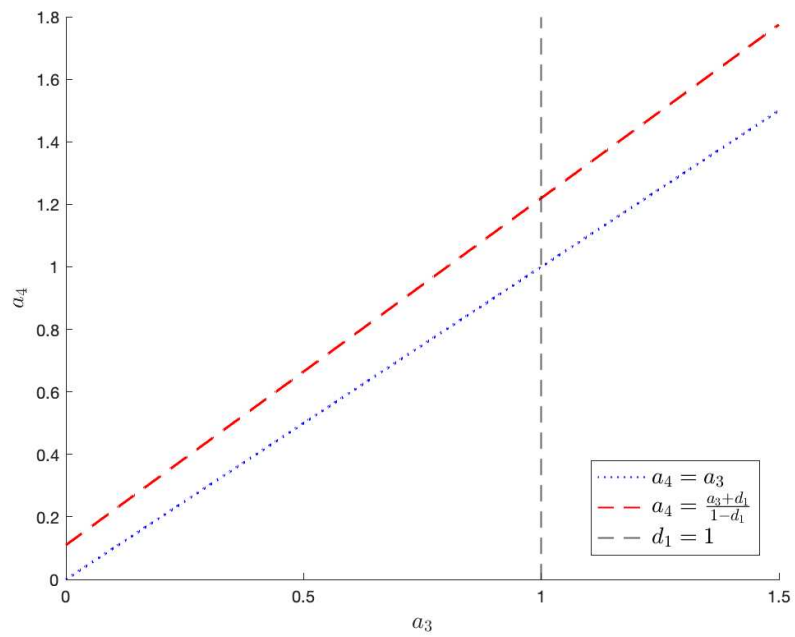


Figura 2.5: Diagramma di biforcazione per il sistema (1.13)

Si osservi che per $a_4 > \frac{a_3 + d_1}{1 - d_1}$ e $a_3 < a_4$, i parametri verificano le condizioni di permanenza del sistema. Per $a_4 > a_3$, la specie x risulta persistente e se $d_1 > 1$ l'equilibrio E_5 è in questo caso globalmente stabile. Invece nel caso in cui $a_3 > a_4$ il sistema ha stabilità globale in E_4 .

2.6 Attrattori multipli

Teorema 2.6.1.

In questa sezione ci concentriamo sui possibili casi di bistabilità, cioè se, e sotto quali condizioni, i sistemi (1.12) e (1.13), possono avere più equilibri interni, nei seguenti casi:

1. Quando entrambi i sistemi sono permanenti
2. Quando (1.12) ha stabilità locale in $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$ o quando (1.13) ha stabilità locale in $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right)$

Intanto per il sistema (1.12), se (x^*, y^*, z^*) è un punto di equilibrio interno, in quanto tale avrà: $x^* \neq 0, y^* \neq 0$ e $z^* \neq 0$ e:

$$\begin{cases} f_1 = x^*(1 - x^* - y^* - z^*) = 0 & (1) \\ f_2 = \gamma_1 y^* \left(x^* - \frac{a_1 y^* z^*}{y^{*2} + \beta^2} - d_1\right) = 0 & (2) \\ f_3 = \gamma_2 z^* \left(x^* + \frac{a_2 y^{*2}}{y^{*2} + \beta^2} - d_2\right) = 0 & (3) \end{cases} \quad (2.7)$$

Da (1) ottengo: $1 - x^* - y^* - z^* = 0$

Da (2) ottengo: $\frac{y^* z^*}{y^{*2} + \beta^2} = \frac{x^* - d_1}{a_1}$

Da (3) ottengo: $\frac{y^{*2}}{y^{*2} + \beta^2} = \frac{d_2 - x^*}{a_2}$, quindi ricavando y^* : $y^* = \sqrt{\frac{\beta^2(d_2 - x^*)}{a_2 + x^* - d_2}}$

Affinchè (2) e (3) siano ben definite, dev'essere: $x^* > d_1$ e $d_2 - a_2 < x^* < d_2 \implies \max[d_1, d_2 - a_2] < x^* < d_2$

Da (2) ricavo z^* e vi sostituisco l'espressione di x^* :

$$z^* = \frac{(x^* - d_1)a_2\beta}{a_1\sqrt{(d_2 - x^*)(x^* + a_2 - d_2)}}$$

Da (1), sostituendo y^* e z^* , poichè $\limsup_{\tau \rightarrow \infty} x(\tau) = 1$ dovrà essere:

$$\frac{a_1(1-x^*)\sqrt{(x^*+a_2-d_2)(d_2-x^*)}}{\beta} = a_1d_2 - a_2d_1 - (a_1 - a_2)x^* > 0 \implies x^* < \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2}$$

Quindi l'ascissa x^* del punto di equilibrio deve soddisfare :

$$\max[d_1, d_2 - a_2] < x^* < \min\left[d_2, \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2}\right], \text{ con } \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} > 0 \quad (2.8)$$

Posto $g_1 = \frac{a_1(1-x)\sqrt{(x+a_2-d_2)(d_2-x)}}{\beta}$ e $g_2 = a_1d_2 - a_2d_1 - (a_1 - a_2)x$

dove g_1 è una funzione convessa, mentre g_2 è una retta, x^* è l'intersezione di g_1 e g_2 nel primo quadrante.

Classifico i possibili scenari nelle seguenti categorie:

- Non ci sono punti di equilibrio nel caso in cui g_1 e g_2 si intersecano, ma non sono rispettate le restrizioni (2.8) sopra elencate.

- Se $d_1 > d_2$ e $a_1 > a_2 > d_2$, con $d_2 > 1 \implies \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} < d_2$, g_1 e g_2 si intersecano in un punto, come mostrato in Figura 2.6, ma poichè non risulta $d_2 > d_1$, si esclude.
- Analogamente questo accade se $d_1 > d_2$ e $\min[a_1, d_2] > a_2$, con $d_2 > 1 \implies \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} < d_2 < d_1$, come in Figura 2.7.
- Se $d_2 > d_1$ e $a_2 > \max[a_1, d_2]$ con $d_1 > 1 \implies 0 < \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} < d_1$, g_1 e g_2 si intersecano in un punto, di ascissa x^* , ma poichè risulta $x^* < d_1$, anche questo punto si deve escludere. Si veda Figura 2.8.
- Per lo stesso motivo, escludo il punto di intersezione nel caso in cui $d_2 > d_1$ e $a_2 > \max[a_1, d_2]$, con $d_1 < 1 \implies \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} < 0$, illustrato in Figura 2.9.
- Se $d_2 > d_1$ e $d_2 > a_2 > a_1$, con $d_1 > 1 \implies \frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} < d_1$.

Distinguendo i casi in cui $\frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} > d_2 - a_2$, mostrato in Figura 2.10, con un'intersezione di ascissa x^* da escludere poichè tale che $x^* < d_1$, oppure $\frac{a_1d_2 - a_2d_1}{a_1 - a_2} < d_2 - a_2$, come in Figura 2.11, con due intersezioni, di ascisse x_1^* e x_2^* , da escludere, poichè $x_1^* < d_1$ e $x_2^* < d_1$.

- Se $d_2 > a_2 > a_1$ e $d_1 < d_2$, quando $g_1(d_1) > g_2(d_1)$, nel caso particolare in cui $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < d_2 - a_2$, come in Figura 2.12, ma è da escludere poichè non rispetterebbe le restrizioni (2.8).
- Se $d_2 > a_2 > a_1$ e $d_1 < d_2$, quando $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < d_1 < d_2 - a_2$, ma si esclude poichè non viene rispettata (2.8). Si veda Figura 2.13.

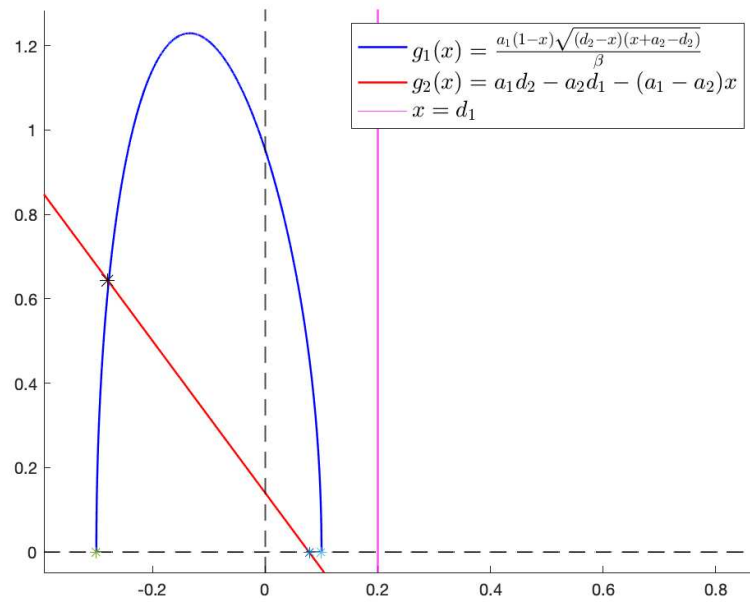


Figura 2.6

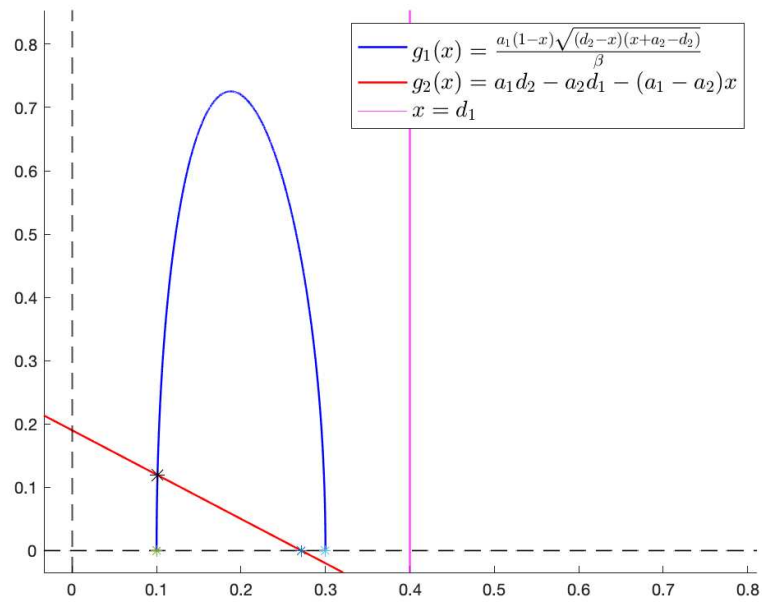


Figura 2.7

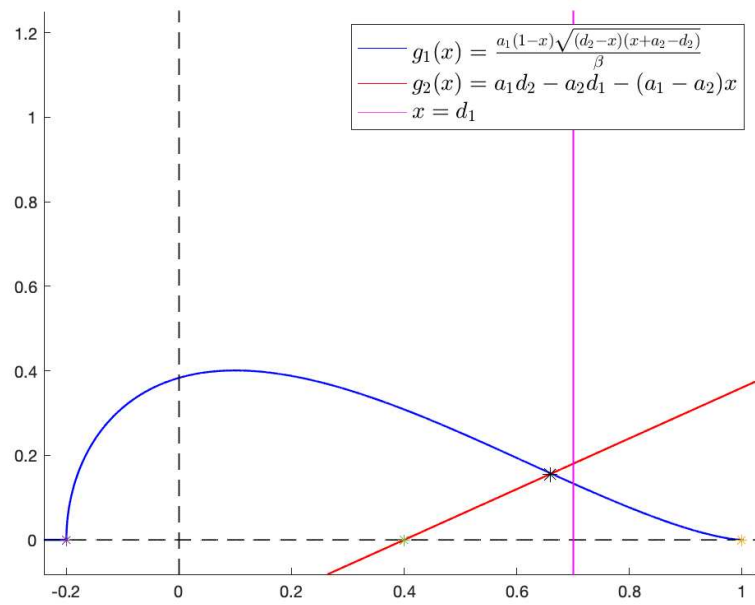


Figura 2.8

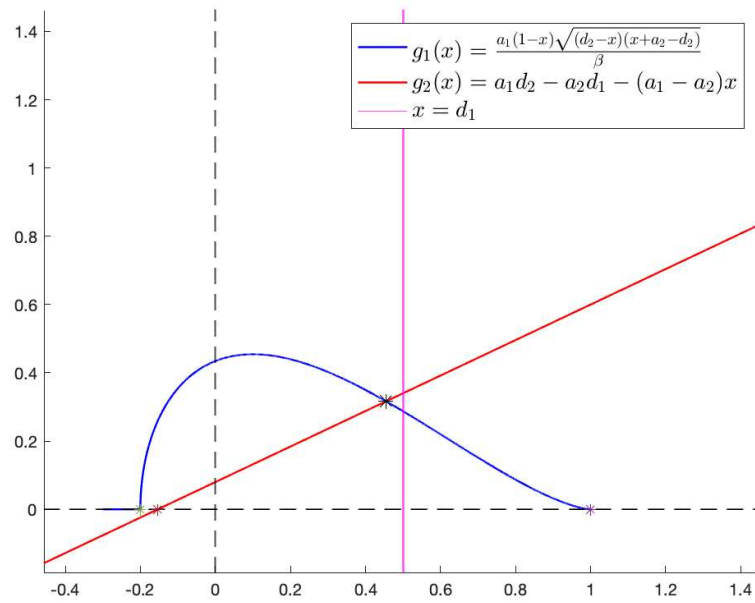


Figura 2.9

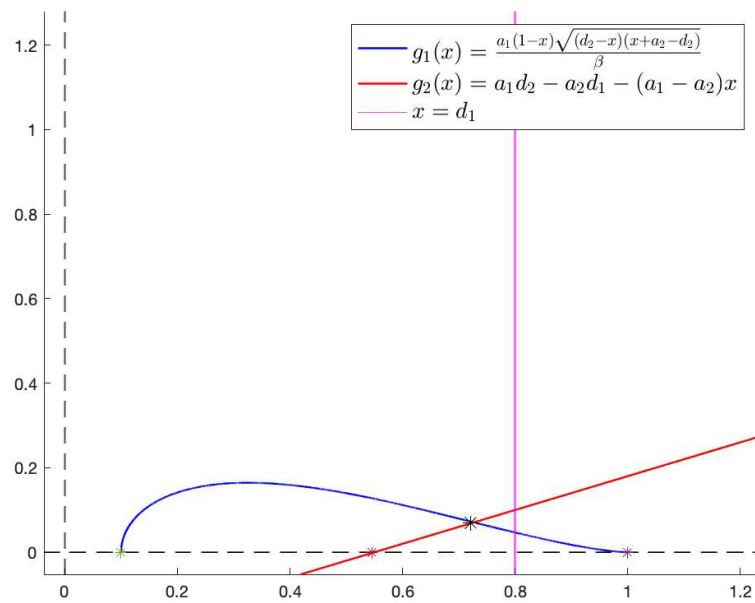


Figura 2.10

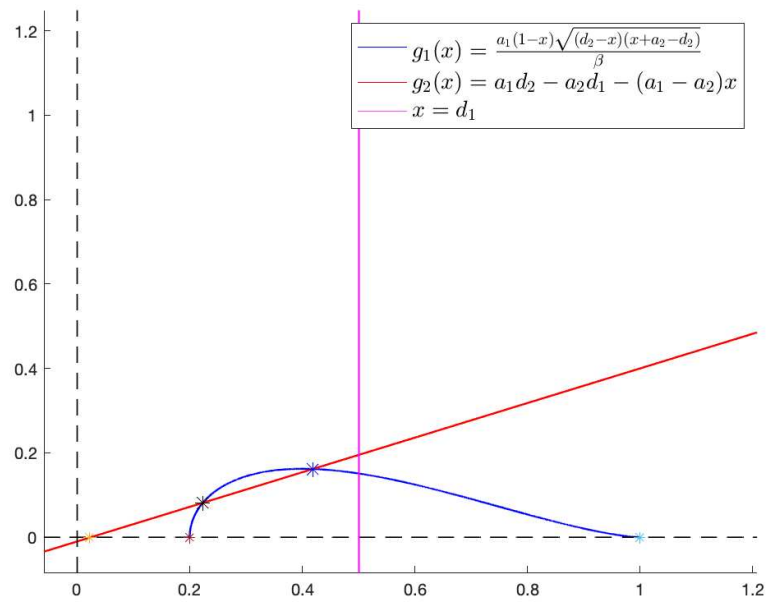


Figura 2.11

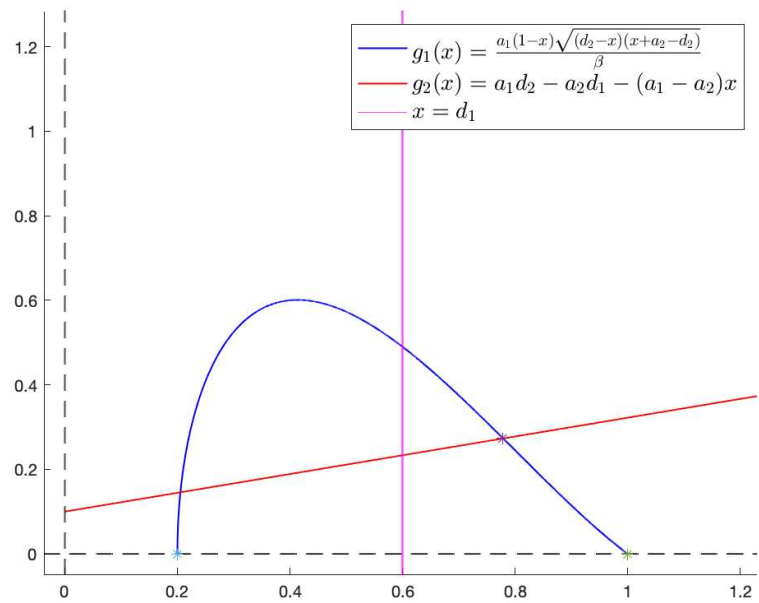


Figura 2.12

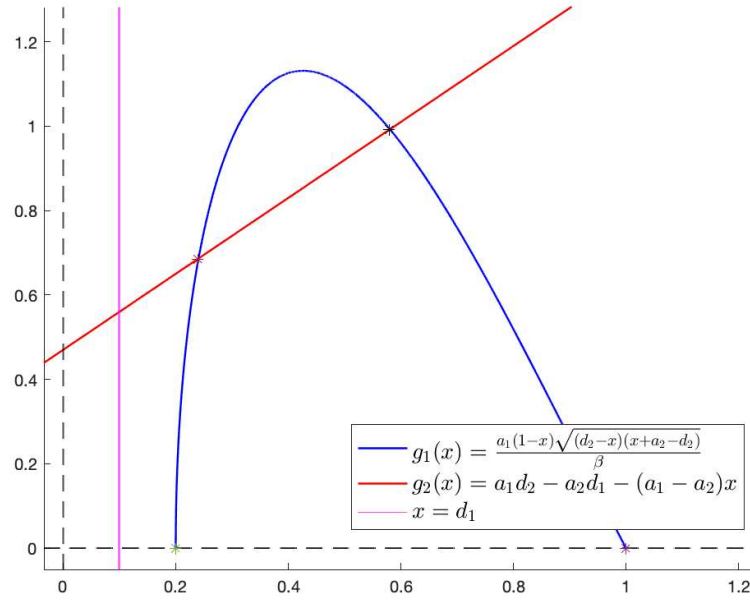


Figura 2.13

- Non ci sono punti di equilibrio neanche nei casi in cui g_1 e g_2 non si intersecano, dunque:
 - Se $a_1 > a_2 > d_2$ e $d_1 < d_2$ quando $g_2(x) > g_1(x) \forall x \in (d_2 - a_2, d_2) \rightarrow \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} > d_2$, come illustrato in Figura 2.14.
 - Se $\min[a_1, d_2] > a_2$ e $d_1 < d_2 \rightarrow \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} > d_2$, come illustrato in Figura 2.15.
 - Se $d_2 > a_2 > a_1$ e $d_1 < d_2 \rightarrow \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} > d_2$, come illustrato in Figura 2.16.
 - Se $\max[a_1, d_2] < a_2$ e $d_1 < d_2 \rightarrow \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} > d_2$, come illustrato in Figura 2.17.
 - Se $a_2 > a_1$ e $d_1 < d_2 \rightarrow \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < d_2 - a_2$, distinguendo i casi in cui $d_2 - a_2 > 0$, raffigurato in Figura 2.18, e $d_2 - a_2 < 0$, mostrato in Figura 2.19.

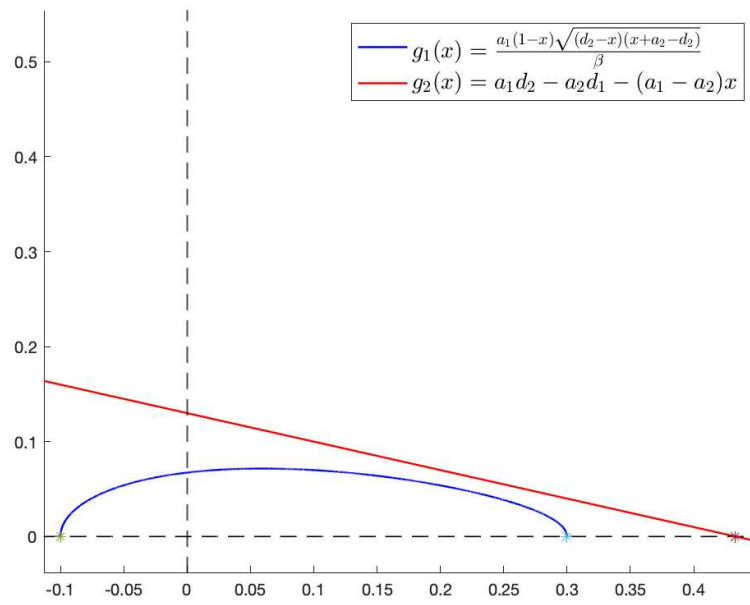


Figura 2.14

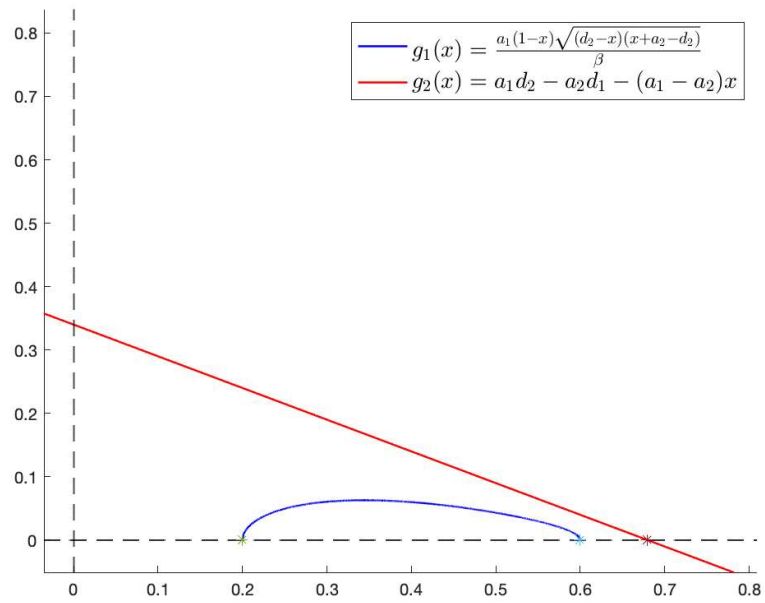


Figura 2.15

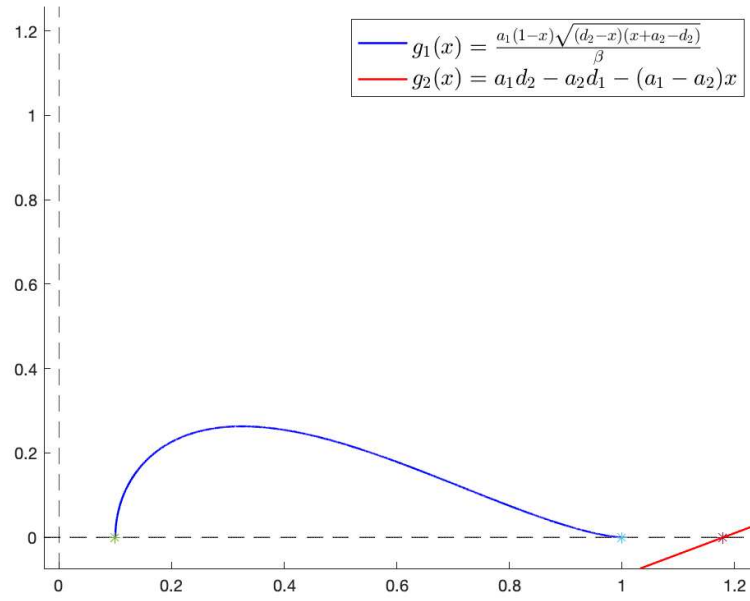


Figura 2.16

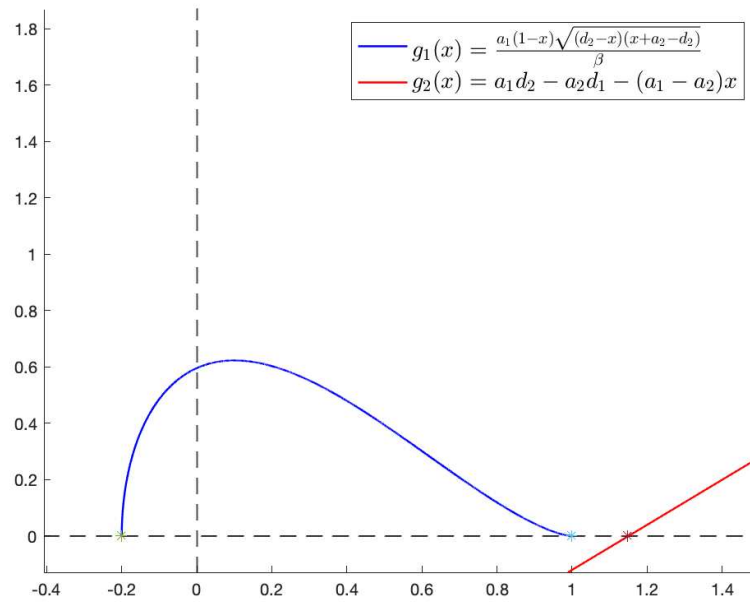


Figura 2.17

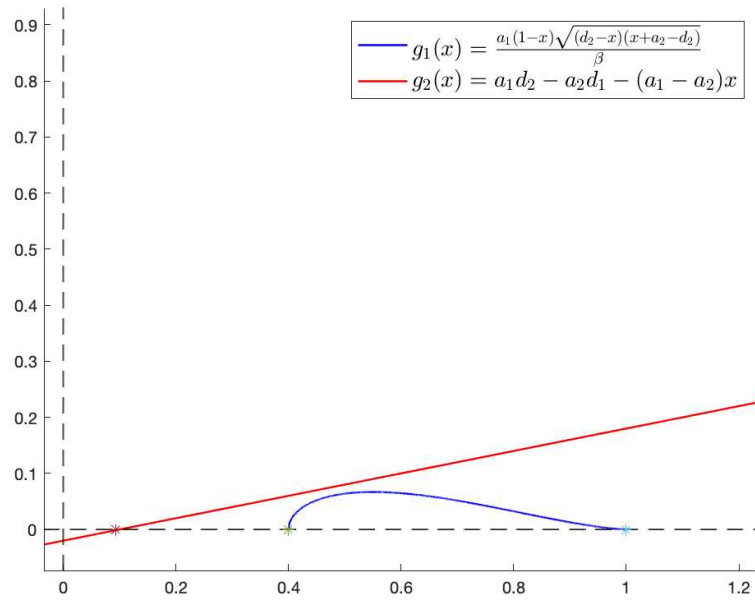


Figura 2.18

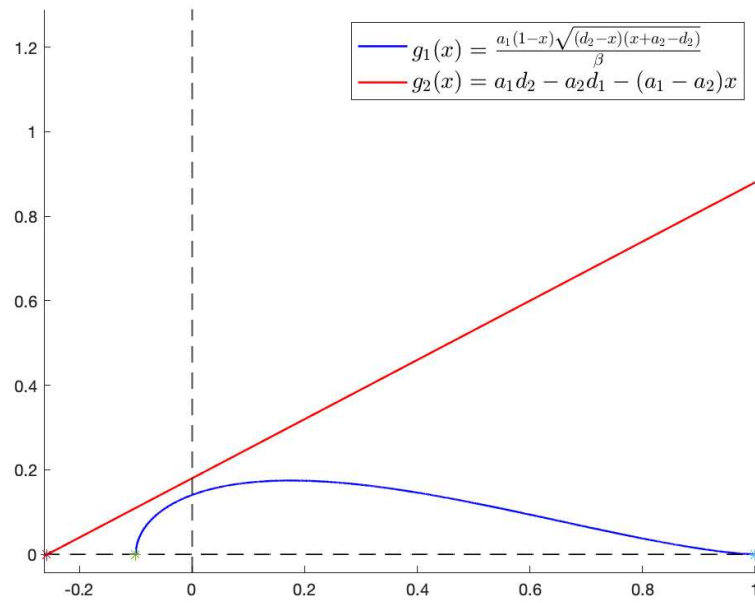


Figura 2.19

- Ci potrebbe essere un unico punto di equilibrio :
 - Se $\max[a_1, d_2] < a_2$ e $d_1 < d_2$, quando $g_1(d_1) > g_2(d_1)$ e $d_2 - a_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < d_2$, distinguendo i casi in cui $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < 0$, illustrato in Figura 2.20 e $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} > 0$, in Figura 2.21 .
 - Se $a_1 > a_2 > d_2$ e $d_1 < d_2$, quando $g_1(d_1) > g_2(d_1)$ e $d_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$, come in Figura 2.22.
 - Se $\min[a_1, d_2] > a_2$ e $d_1 < d_2$, quando $g_1(d_1) > g_2(d_1)$ e $d_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$, illustrato in Figura 2.23.
 - Se $d_2 > a_2 > a_1$ e $d_1 < d_2$, quando $g_1(d_1) > g_2(d_1)$, nel caso in cui $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} > d_2 - a_2$, come mostrato in Figura 2.24.

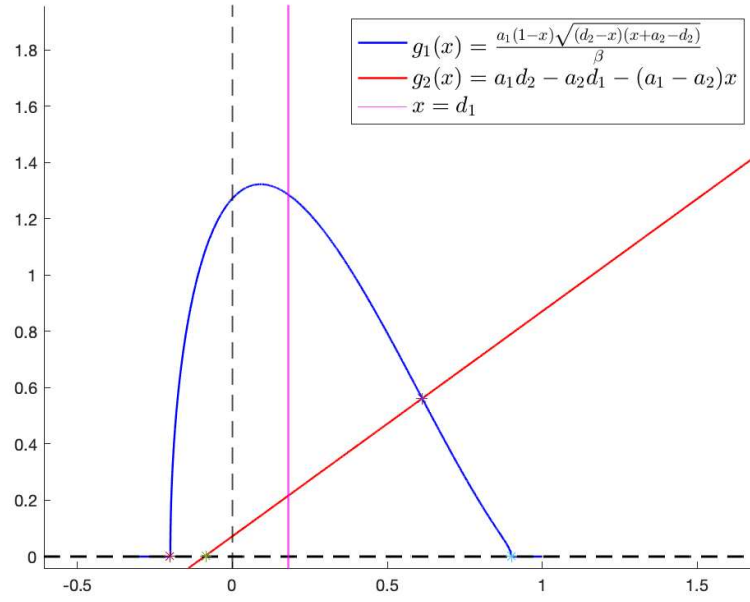


Figura 2.20

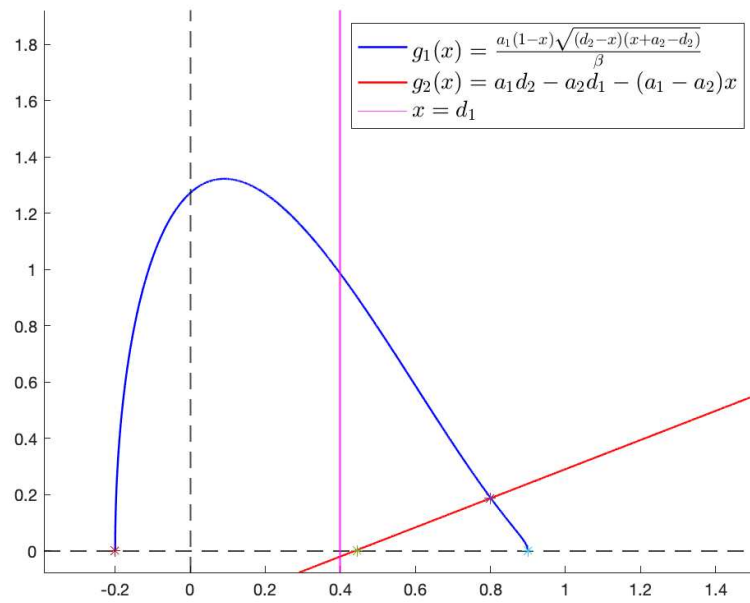


Figura 2.21

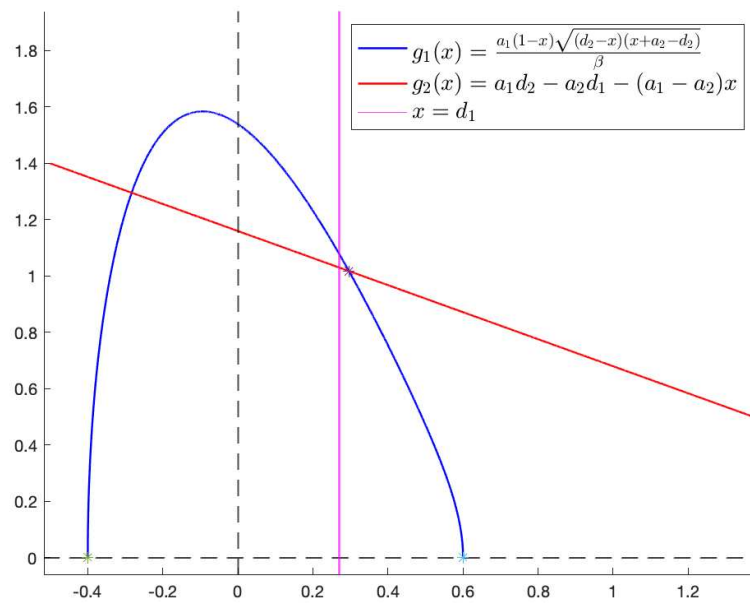


Figura 2.22

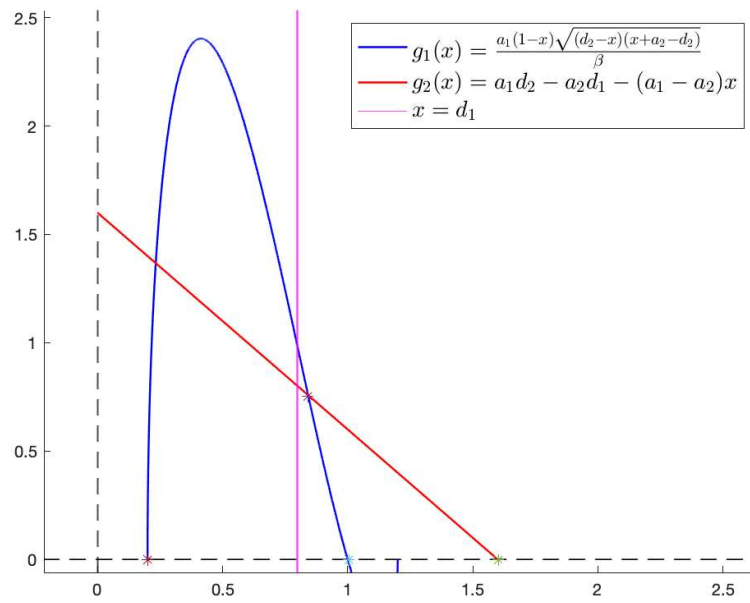


Figura 2.23

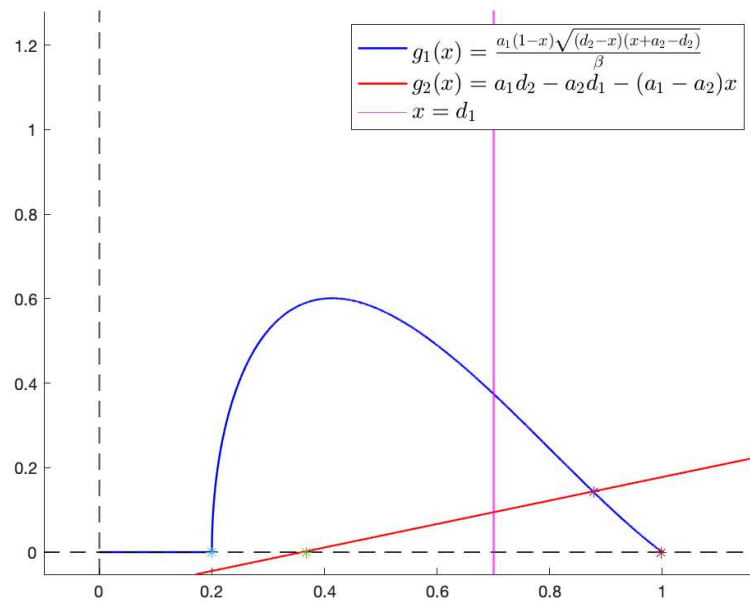


Figura 2.24

- Potrebbero esserci due equilibri distinti nei casi:
 - Se $a_1 > a_2$, $d_2 > a_2$ e $d_1 < d_2$, quando $\exists x_0 \in (d_2 - a_2, d_2) :$
 $g_1(x_0) > g_2(x_0)$ e $d_2 - a_2 < d_1 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$, come illustrato in
 Figura 2.25.
 - Se $\min[a_1, d_2] > a_2$ e $d_1 < d_2$, quando
 $d_1 + a_2 < d_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$, come in Figura 2.26.

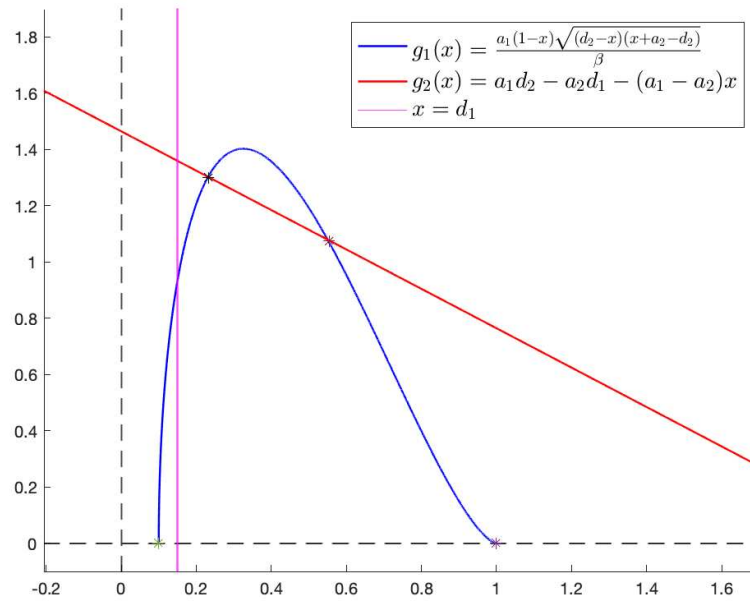


Figura 2.25

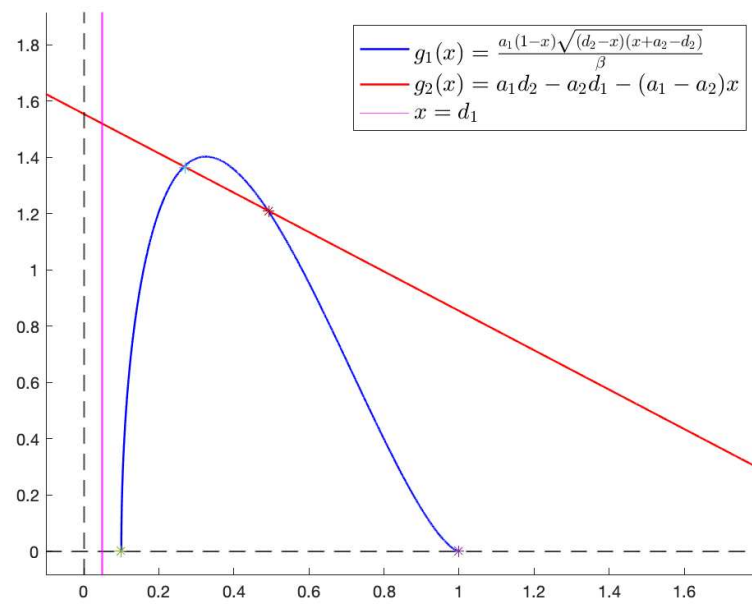


Figura 2.26

Riassumo i risultati trovati nella seguente tabella:

Condizioni sufficienti per equilibri del sistema (1.12)	
Numero di equilibri	Condizioni
0	<ul style="list-style-type: none"> • $d_1 > d_2$ • $a_1 > a_2$, $d_2 > d_1$, $d_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$ quando $g_2(x) > g_1(x) \forall x \in (d_2 - a_2, d_2)$ • $a_2 > a_1$, $d_2 > d_1$, $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < d_1$ con $g_1(d_1) < g_2(d_1)$ • $a_2 > a_1$, $d_2 > d_1$, quando $d_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$, oppure quando $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < d_2 - a_2$
1	<ul style="list-style-type: none"> • $a_2 > a_1$, $d_2 > d_1$, con $\frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2} < d_1$ e $g_1(d_1) > g_2(d_1)$ • $a_1 > a_2$, $d_2 > d_1$, con $d_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$ e $g_1(d_1) > g_2(d_1)$
2	<ul style="list-style-type: none"> • $a_1 > a_2$, $d_2 > d_1$, con $d_2 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$ e inoltre $\exists x_0 \in (d_2 - a_2, d_2) : g_1(x_0) > g_2(x_0)$ e $d_2 - a_2 < d_1 < \frac{a_1 d_2 - a_2 d_1}{a_1 - a_2}$

Tabella 2.5: Predatore specialista: condizioni sufficienti per l'esistenza di equilibri interni

Per il sistema (1.13), analogamente, se (x^*, y^*, z^*) è un punto di equilibrio interno, in quanto tale avrò: $x^* \neq 0, y^* \neq 0, z^* \neq 0$ e:

$$\begin{cases} f_1 = x^*(1 - x^* - y^* - z^*) = 0 & (1) \\ f_2 = \gamma_1 y^* (x^* - \frac{a_1 y^* z^*}{y^{*2} + \beta^2} - d_1) = 0 & (2) \\ f_3 = \gamma_2 z^* (a_3 - a_4 z^* + x^* + \frac{a_2 y^{*2}}{y^{*2} + \beta^2}) = 0 & (3) \end{cases}$$

Da (1) ottengo: $1 - x^* - y^* - z^* = 0$

Da (2), deduco debba essere: $x^* > d_1$ e sostituendo l'espressione di x^* , $z^* = \frac{(1 - d_1 - y^*)((y^*)^2 + \beta^2)}{(y^{*2} + \beta^2) + a_1 y^*}$ quindi $y^* < 1 - d_1$.

Da (3) deduco: $z^* > \frac{a_3}{a_4}$ e ricavo: $z^* = \frac{(1 + a_3 - y^* + a_2)(y^{*2} + \beta^2) - a_2 \beta^2}{(1 + a_4)(y^{*2} + \beta^2)}$

Eguagliando le due espressioni:

$$1 - d_1 - y^* = \frac{[(1 + a_3 - y^* + a_2)(y^{*2} + \beta^2) - a_2 \beta^2][y^{*2} + \beta^2 + a_1 y^*]}{(1 + a_4)(y^{*2} + \beta^2)^2}$$

Definendo:

$$g_1 = 1 - d_1 - y$$

$$g_2 = \frac{[(1 + a_3 - y + a_2)(y^2 + \beta^2) - a_2 \beta^2][(1 + a_4)(y^2 + \beta^2 + a_1 y)]}{(1 + a_4)(y^2 + \beta^2)^2}$$

I punti di equilibrio saranno le intersezioni di g_1 e g_2 nel primo quadrante.

Osservazioni per la funzione g_2 :

- g_2 ha esattamente una sola intersezione $(y^0, 0)$ con l'asse x .
- $g_2(1) = \frac{((a_3 + a_2)(1 + \beta^2) - a_2 \beta^2)(1 + \beta^2 + a_1)}{(1 + a_4)(1 + \beta^2)^2} > 0$
- $g_2(1 + a_2 + a_3) = \frac{(-a_2 \beta^2)[(1 + a_2 + a_3)^2 + \beta^2 + a_1(1 + a_2 + a_3)]}{(1 + a_4)((1 + a_2 + a_3)^2 + \beta^2)^2} < 0$

Essendo g_2 una funzione continua, dal teorema di esistenza degli zeri, l'intersezione y^0 deve soddisfare:

$$1 - d_1 < 1 < y^0 < 1 + a_2 + a_3$$

Osservazioni per la funzione g_1 :

- $g_1(0) = 1 - d_1$
- $g_2(0) = \frac{1 + a_3}{1 + a_4} = 1 - \frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}$

Nel caso in cui $g_1(0) > g_2(0)$, cioè se $d_1 < \frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}$, con $a_4 > a_3$, dagli studi nelle sezioni precedenti (Teorema 2.4.4) so che il sistema (1.13) è permanente.

Poichè $g_2(1 - d_1) > 0 > g_1(1 - d_1) = 0$, deduco che il sistema (1.13) può avere un'unico punto di equilibrio, come nel caso mostrato in Figura 2.27, o tre punti di equilibri, come in Figura 2.28.

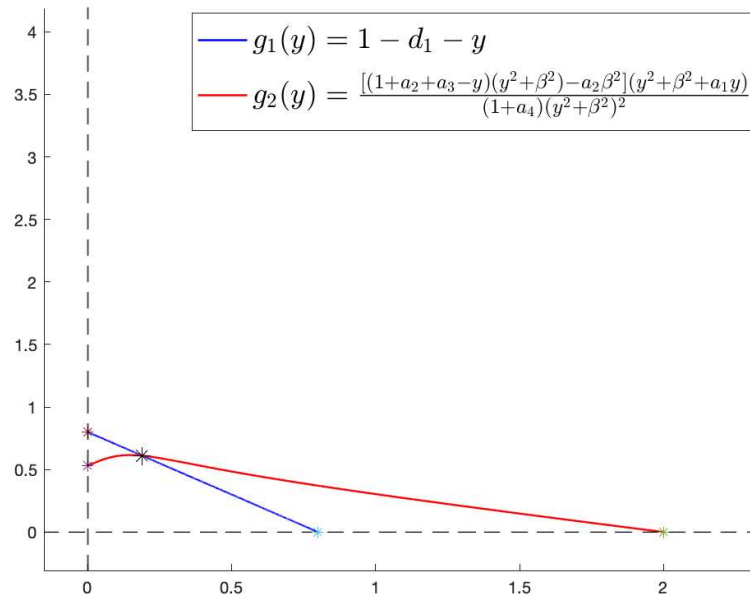


Figura 2.27

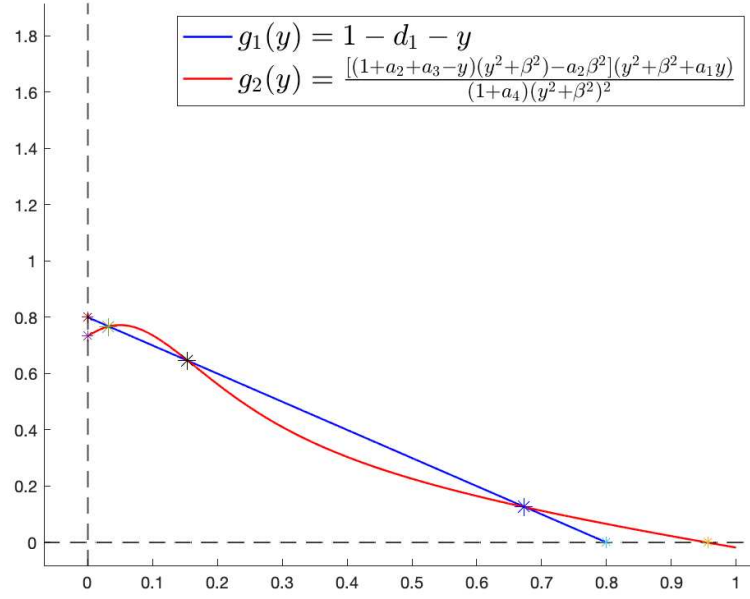


Figura 2.28

Invece, se $g_1(0) < g_2(0)$, cioè se $d_1 > \frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}$, con $a_4 > a_3$, dallo studio degli equilibri fatto in precedenza (Sezione 2.2.1), so che il sistema (1.13) è localmente asintoticamente stabile in $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1} \right)$.

Poichè $g_2(1 - d_1) > 0 > g_1(1 - d_1) = 0$, analogamente a prima, deduco che (1.13) può non avere punti di equilibrio, come nel caso illustrato in Figura 2.29, o due punti di equilibri, come in Figura 2.30.

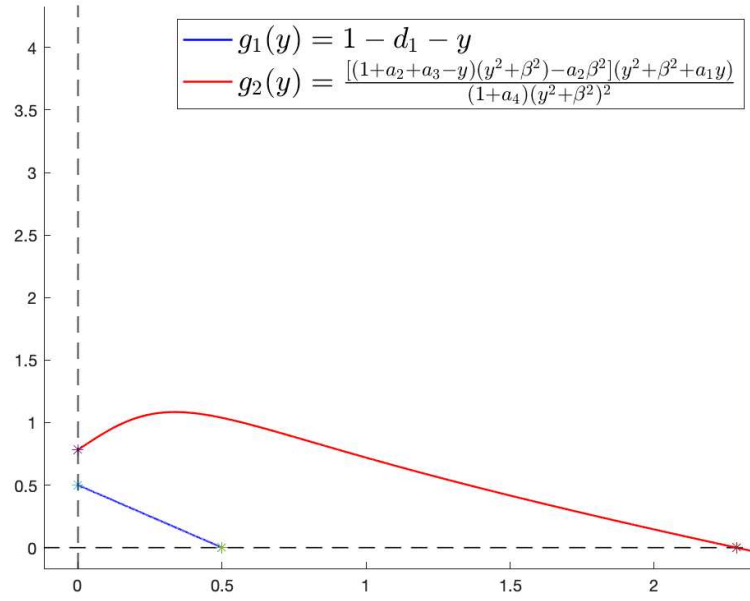


Figura 2.29

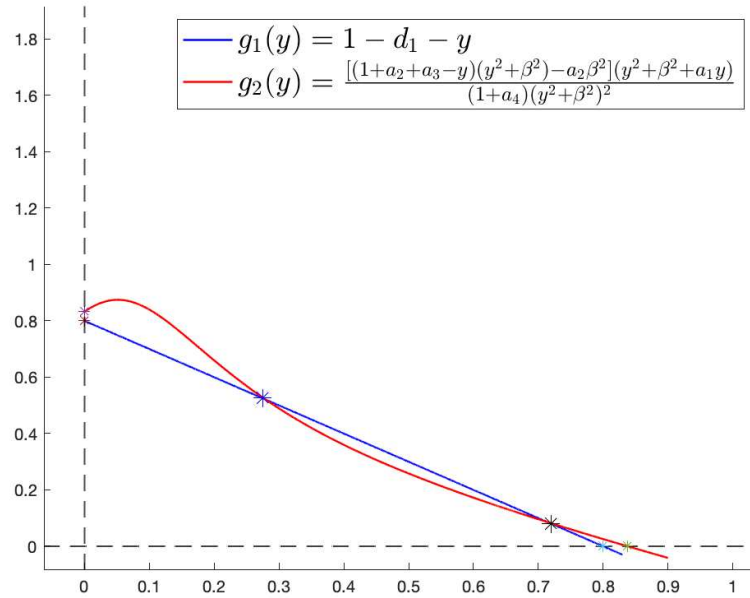


Figura 2.30

Posto $g_1(y_c) = \max[g_1(y)]$ al variare di $y \in [0, 1 + a_2 + a_3]$ e
 $g_2(y_c) = \max[g_2(y)]$ al variare di $y \in [0, 1 + a_2 + a_3]$,

riassumo i risultati trovati nella seguente tabella:

Condizioni sufficienti per equilibri del sistema (1.13)	
Numero di equilibri	Condizioni
0	<ul style="list-style-type: none"> • $a_3 > a_4$ • $a_4 > a_3$ e $d_1 > \frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}$, quando $g_2(y) > g_1(y) \forall y \in (0, 1 - d_1)$
1	<ul style="list-style-type: none"> • $a_4 > a_3$ e $d_1 < \frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}$, quando $g_2(y_c) < g_1(y_c)$
2	<ul style="list-style-type: none"> • $a_4 > a_3$, $d_1 > \frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}$ quando $g_2(y_c) > g_1(y_c)$ e $\exists y \in (y_c, y^0) : g_2(y) < g_1(y)$
3	<ul style="list-style-type: none"> • $a_4 > a_3$, $d_1 < \frac{a_4 - a_3}{1 + a_4}$ quando $g_2(y_c) > g_1(y_c)$

Tabella 2.6: Predatore generalista: condizioni sufficienti per l'esistenza di equilibri interni

2.7 Simulazioni numeriche

Oltre ai casi di bistabilità fra punti di equilibrio, mostro altre due dinamiche particolari per il sistema con predatore specialista (1.12):

La prima, quando (1.12) è permanente in \mathbb{R}_+^3 , cioè quando $d_1 + \frac{a_2(d_1 - 1)^2}{(d_1 - 1)^2 + \beta^2} > d_2 > d_1$ e $d_2 < 1$, come mostrato in Figura 2.31.

Si osservi dunque che in questo caso, il sistema (1.12) ha due attrattori di cui uno è un equilibrio interno localmente stabile, mentre l'altro è un ciclo limite.

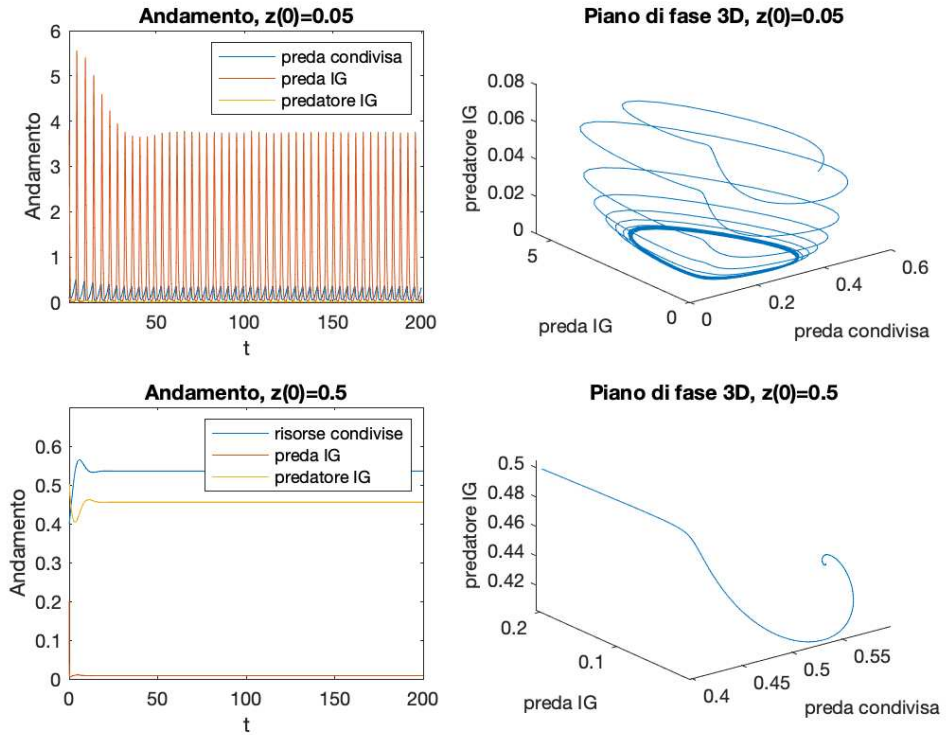


Figura 2.31: Dinamica del sistema (1.12), nel caso di permanenza, assumendo:

$\gamma_1 = 25$, $\gamma_2 = 1$, $\beta = 0.1$, $a_1 = 1$, $a_2 = 0.6$, $d_1 = 0.15$, $d_2 = 0.54$ con dati iniziali $x(0) = 0.4$, $y(0) = 0.2$, $z(0) = 0.05$, e poi $z(0) = 0.5$

La seconda dinamica considerata per (1.12) è quando il sistema è localmente asintoticamente stabile in $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$. Si veda Figura 2.32.

Si osservi che il sistema (1.12) risulta avere in $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$ un equilibrio al contorno localmente asintoticamente stabile, in accordo agli studi fatti in precedenza. Inoltre la simulazione mostra che esiste un altro attrattore, anch'esso un equilibrio interno localmente stabile.

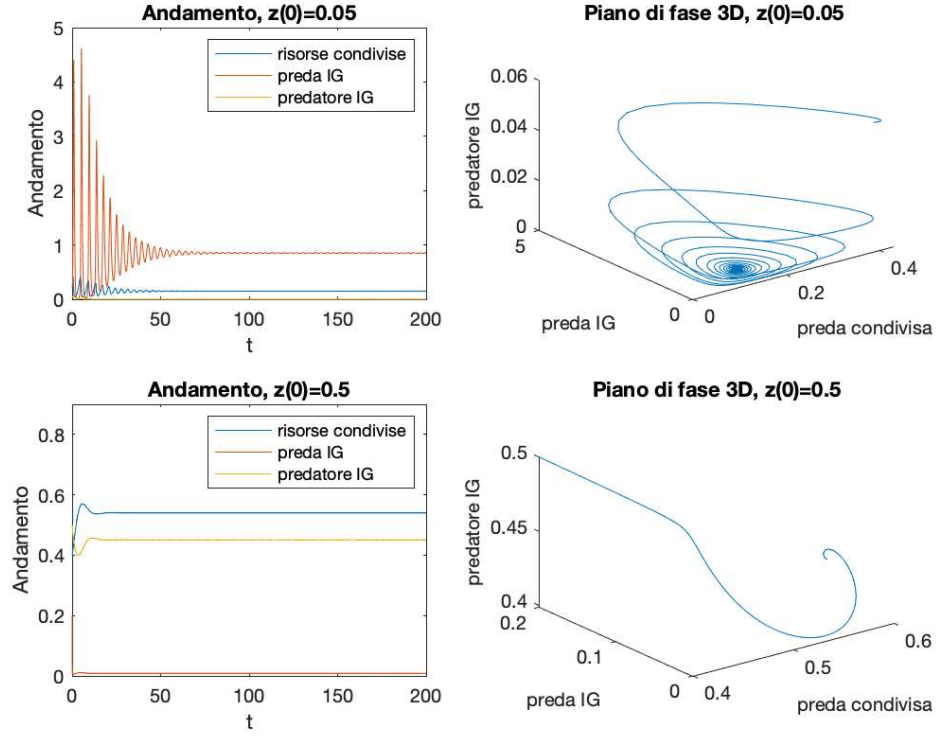


Figura 2.32: Dinamica del sistema (1.12), nel caso di permanenza, assumendo:

$\gamma_1 = 25$, $\gamma_2 = 1$, $\beta = 0.1$, $a_1 = 1$, $a_2 = 0.01$, $d_1 = 0.15$, $d_2 = 0.54$ con dati iniziali $x(0) = 0.4$, $y(0) = 0.2$, $z(0) = 0.05$, e poi $z(0) = 0.5$.

Per il sistema (1.13), invece, considero il caso in cui il sistema è permanente, cioè, come raffigurato in Figura 2.33, quando $a_3 < a_4$ e $\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} > d_1$.

Dalle simulazioni numeriche, si può vedere anche il sistema (1.13) ha la possibilità di avere due attrattori, di cui uno è un equilibrio interno localmente stabile, mentre l'altro è un ciclo limite.

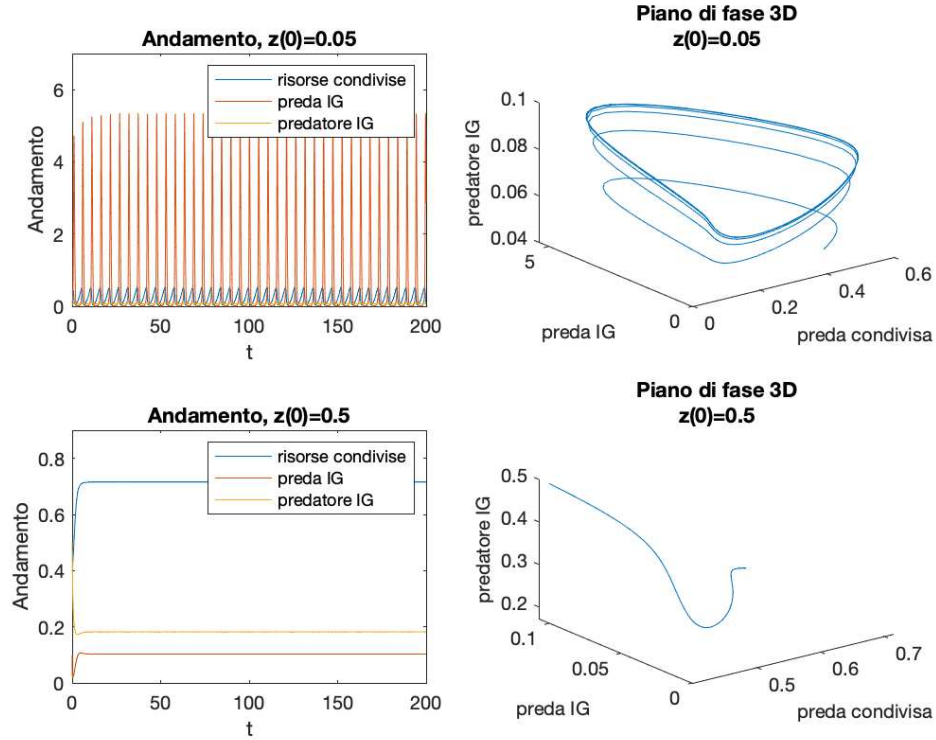


Figura 2.33: Dinamica del sistema (1.13), nel caso di permanenza, assumendo:

$\gamma_1 = 25$, $\gamma_2 = 1$, $\beta = 0.1$, $a_1 = 1$, $a_2 = 0.01$, $a_3 = 0.1$, $a_4 = 4.5$, $d_1 = 0.15$ con dati iniziali $x(0) = 0.4$, $y(0) = 0.1$, $z(0) = 0.05$ e poi $z(0) = 0.5$.

Capitolo 3

Conclusioni

3.1 Confronto con il modello di Holt e Polis

In questa sezione evidenzieremo le differenze tra la dinamica del sistema (1.1), studiato da Holt e Polis in [2], riassunti brevemente nel primo capitolo, e i risultati ottenuti nelle sezioni precedenti dall'analisi del sistema (1.12) con predatore specialista.

- **Stati stabili alternativi**

Holt e Polis mostrarono che gli unici possibili attrattori multipli per il loro modello, sono gli equilibri localmente stabili $E_{x,y} = (d_1, 1 - d_1, 0)$ e $E_{x,z} = (d_2, 0, 1 - d_2)$, dunque due equilibri di bordo.

Invece il sistema IGP (1.12) con predatore specialista, come dimostrato, non può avere attrattori multipli quando $E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$ è localmente stabile. Inoltre, come mostrato attraverso le simulazioni numeriche, Figura 2.31 e Figura 2.32, può avere come attrattori multipli due equilibri interni, ma anche un equilibrio interno e $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, equilibrio di bordo.

La differenza può essere dovuta al fatto che la risposta funzionale Holling di tipo III tra preda IG e predatore IG in (1.12) amplia il ventaglio delle dinamiche possibili, addirittura si rileva la presenza di cicli limite stabili. Nella sezione successiva analizzeremo appositamente un caso limite, con tasso di mortalità inflitto dal predatore IG alla preda IG costante, per capire, effettivamente, quanto la diversa risposta funzionale possa influenzare, e in che modo, le dinamiche di un certo sistema.

- **Coesistenza**

Holt e Polis mostrarono che per avere coesistenza, la preda IG deve essere un concorrente superiore al predatore IG nella competizione di sfruttamento delle risorse. Come già preannunciato, questo si trova in accordo con la regola R^* [7], che vale anche per modelli più generali. Anche nel nostro caso, infatti:

Sono presenti due equilibri di bordo non banali dati da $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$ e $E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$, e y persiste $\iff d_1 < \min[1, d_2]$, cioè

y è la specie che persiste al livello più basso della risorsa condivisa, dunque il concorrente sfruttatore superiore.

Osserviamo che questo vale anche nel caso con predatore generalista, in cui infatti due equilibri di bordo non banali sono: $E_3 = (d_1, 1-d_1, 0)$ e $E_5 = \left(\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1}\right)$ e y persiste $\iff d_1 < \frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}$.

Un'altra grande differenza tra i modelli, è che il sistema (1.12) può avere sia attrattori di confine che interni, sotto determinate condizioni, mentre Hold e Polis, nel loro studio, mostrarono che l'esistenza di un attrattore interno portava alla permanenza del sistema.

Riassumo di seguito i risultati ottenuti dalle analisi teoriche e numeriche.

- Nella sezione 2.4.3, avevo ottenuto che il sistema (1.12), con predatore specialista,

$$\text{è permanente in } \mathbb{R}_+^3 \iff d_1 + \frac{a_2(d_1 - 1)^2}{(d_1 - 1)^2 + \beta^2} > d_2 > d_1 \text{ e } d_2 < 1$$

ovvero, la permanenza è controllata da d_1 e d_2 , che includono i tassi di morte della preda IG e del predatore IG, rispettivamente.

Per il sistema con predatore generalista, avevo trovato che (1.13)

$$\text{è permanente in } \mathbb{R}_+^3 \iff y \text{ è persistente} \iff a_3 < a_4 \text{ e } \frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1} > d_1$$

quindi in questo caso la permanenza dipende dalla disponibilità di risorse esterne, tramite i parametri a_3 e a_4 .

- Come osservato precedentemente, la persistenza della specie y richiede che essa stessa sia un concorrente superiore al predatore IG nella competizione di sfruttamento delle risorse. Tuttavia, nel sistema (1.13), con predatore generalista, la persistenza di y comporta la permanenza del sistema.

Invece nel caso (1.12), con predatore specialista, se y persiste, il sistema può risultare permanente, ma anche esibire un attrattore di confine o interno.

- Osservando i diagrammi di biforcazione 2.4 e 2.5, posso dedurre che il sistema (1.13) ha una regione di permanenza molto più vasta, rispetto che il sistema (1.12). Inoltre le simulazioni numeriche 2.31, 2.32 e 2.33, mostrano che (1.13) non può avere sia attrattori di bordo che di

confine contemporaneamente, al contrario di (1.12). Questi risultati ci portano a concludere che il sistema (1.13) con predatore generalista tende alla coesistenza delle tre specie insieme.

- Dal confronto con il modello di Holt e Polis, si evince che una risposta funzionale Holling di tipo III tra preda IG e predatore IG porta a dinamiche molto complicate. Per capire effettivamente se questo dipende esclusivamente da una diversa risposta funzionale oppure è legato anche al comportamento del predatore IG all'aumentare della densità della preda IG, verrà ora analizzato un caso limite, in cui il tasso di mortalità inflitto dal predatore IG alla preda IG sia costante.

3.2 Caso limite

Ponendo $\beta = 0$, il sistema (1.12) con predatore specialista diventa:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(1 - x - y - z) \\ \dot{y} = \gamma_1 y(x - d_1) - \gamma_1 a_1 z \\ \dot{z} = \gamma_2 z(x + a_2 - d_2) \end{cases} \quad (3.1)$$

Annullando le componenti del campo vettoriale associato al sistema, trovo i seguenti possibili equilibri:

- $E_1 = (0, 0, 0)$
- $E_2 = (1, 0, 0)$
- $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, che è ammissibile solamente nel caso in cui $d_1 < 1$.
- $E_4 = (d_2 - a_2, 0, 1 - d_2 + a_2)$, che è ammissibile solamente nel caso in cui $d_2 > a_2$ e $d_2 - a_2 < 1$.
- $E_5 = \left(d_2 - a_2, \frac{a_1 - a_1 d_2 + a_1 a_2}{a_1 - d_1 + d_2 - a_2}, \frac{-(d_2 - a_2)^2 + (1 + d_1)(d_2 - a_2) - d_1}{a_1 - d_1 + d_2 - a_2} \right)$,

che è ammissibile solamente nel caso in cui $1 + a_2 > d_2 > a_2 + d_1$.

Per valutare la stabilità di ciascun equilibrio utilizzo il primo metodo di linearizzazione di Liapunov. Determino la matrice Jacobiana del campo vettoriale associato al sistema:

$$J(x, y, z) = \begin{pmatrix} 1 - 2x - y - z & -x & -x \\ \gamma_1 y & \gamma_1(x - d_1) & -a_1 \gamma_1 \\ \gamma_2 z & 0 & \gamma_2(x - d_2 + a_2) \end{pmatrix}$$

- Lo jacobiano valutato in $E_1 = (0, 0, 0)$ risulta:

$$J(0, 0, 0) = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & -\gamma_1 d_1 & -a_1 \gamma_1 \\ 0 & 0 & \gamma_2(a_2 - d_2) \end{pmatrix}$$

ed è una matrice diagonale con autovalori:

$$1 > 0, \quad -\gamma_1 d_1 < 0 \quad \text{e} \quad \gamma_2(a_2 - d_2) < 0 \iff a_2 < d_2$$

dunque dal I Teorema di Liapunov, $\lambda^* = \text{Max}\{Re(\lambda) : \lambda \text{ autovalore di } J(0, 0, 0)\} > 0$,

E_1 risulta sempre instabile ed è localmente un punto sella.

- Lo jacobiano valutato in $E_2 = (1, 0, 0)$ risulta:

$$J(1, 0, 0) = \begin{pmatrix} -1 & -1 & -1 \\ 0 & \gamma_1(1 - d_1) & -a_1 \gamma_1 \\ 0 & 0 & \gamma_2(1 + a_2 - d_2) \end{pmatrix}$$

ed è una matrice triangolare superiore con autovalori:

$$-1 < 0, \quad \gamma_1(1 - d_1) < 0 \iff d_1 > 1 \quad \text{e}$$

$$\gamma_2(1 + a_2 - d_2) < 0 \iff 1 + a_2 < d_2$$

dunque dal I Teorema di Liapunov, $\lambda^* = \text{Max}\{Re(\lambda) : \lambda \text{ autovalore di } J(1, 0, 0)\} < 0 \iff d_1 > 1 \text{ e } d_2 > 1 + a_2$,

E_1 risulta localmente asintoticamente stabile (nodo localmente) $\iff d_1 > 1 \text{ e } d_2 > 1 + a_2$.

- Lo jacobiano valutato in $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$, ammissibile nel primo ottante solo se $d_1 < 1$, risulta:

$$J(d_1, 1 - d_1, 0) = \begin{pmatrix} -d_1 & -d_1 & -d_1 \\ \gamma_1(1 - d_1) & 0 & -a_1\gamma_1 \\ 0 & 0 & \gamma_2(d_1 + a_2 - d_2) \end{pmatrix}$$

Calcolando il determinante di $J(d_1, 1 - d_1, 0) - \lambda I$ sviluppando rispetto la terza riga, trovo che j_{33} è un autovalore della matrice jacobiana, e risulta:

$$j_{33} = \gamma_2(d_1 + a_2 - d_2) < 0 \iff d_2 > a_2 + d_1$$

Considero il minore $J_{22} = \begin{pmatrix} -d_1 & -d_1 \\ \gamma_1(1 - d_1) & 0 \end{pmatrix}$

Ne calcolo traccia e determinante:

$$Tr(J_{22}) = -d_1 < 0$$

$$Det(J_{22}) = d_1(1 - d_1)\gamma_1 > 0 \iff d_1 < 1$$

allora, dal criterio di Routh-Hurwitz per matrici di dimensione 2, trovo che se $d_1 < 1$ gli altri due autovalori di $J(d_1, 1 - d_1, 0)$ hanno parte reale negativa.

Applicando il I Teorema di Liapunov: E_3 risulta localmente asintoticamente stabile $\iff d_1 < 1$ e $d_2 > a_2 + d_1$

- Lo jacobiano valutato in $E_4 = (d_2 - a_2, 0, 1 - d_2 + a_2)$, ammissibile nel primo ottante solo se $d_2 > a_2$ e $d_2 - a_2 < 1$, risulta:

$$J(d_2 - a_2, 0, 1 - d_2 + a_2) = \begin{pmatrix} a_2 - d_2 & a_2 - d_2 & a_2 - d_2 \\ 0 & \gamma_1(d_2 - a_2 - d_1) & -a_1\gamma_1 \\ \gamma_2(1 - d_2 + a_2) & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Calcolando il determinante di $J(d_2 - a_2, 0, 1 - d_2 + a_2) - \lambda I$ trovo che un autovalore è dato da $j_{22} = \gamma_1(d_2 - a_2 - d_1)$ e risulta:

$$j_{22} = \gamma_1(d_2 - a_2 - d_1) < 0 \iff d_2 < a_2 + d_1$$

ma poichè tutti i parametri sono strettamente positivi e l'equilibrio E_4 è ammissibile solo nel caso in cui $d_2 > a_2$, allora l'autovalore j_{22} risulta sempre positivo e dal I teorema di Liapunov posso concludere che E_4 risulta sempre un punto di equilibrio instabile .

- Lo jacobiano valutato in

$$E_5 = \left(d_2 - a_2, \frac{a_1 - a_1 d_2 + a_1 a_2}{a_1 - d_1 + d_2 - a_2}, \frac{-(d_2 - a_2)^2 + (1 + d_1)(d_2 - a_2) - d_1}{a_1 - d_1 + d_2 - a_2} \right)$$

che è ammissibile nel primo ottante solo se $1 + a_2 > d_2 > a_2 + d_1$, risulta:

$$J(E_5) = \begin{pmatrix} (d_2 - a_2)(d_1 + d_2 + a_1 - a_2 - 2) & a_2 - d_2 & a_2 - d_2 \\ \gamma_1 \left(\frac{a_1 - a_1 d_2 + a_1 a_2}{a_1 - d_1 + d_2 - a_2} \right) & \gamma_1(d_2 - a_2 - d_1) & -a_1 \gamma_1 \\ \gamma_2 \left(\frac{-(d_2 - a_2)^2 + (1 + d_1)(d_2 - a_2) - d_1}{a_1 - d_1 + d_2 - a_2} \right) & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

Calcolando il polinomio caratteristico della matrice trovo che un autovalore è: $j_{22} = \gamma_1(d_2 - a_2 - d_1)$ e risulta strettamente positivo quando l'equilibrio è ammissibile.

Dunque applicando il I Teorema di Liapunov, poichè:

$$\lambda^* = \text{Max}\{ \text{Re}(\lambda) : \lambda \text{ autovalore di } J(E_5) \} > 0,$$

concludo che, quando ammissibile, E_5 risulta sempre un punto di equilibrio instabile .

Osservazioni:

- ° Nel caso in cui $a_2 > d_2$, abbiamo che: $\dot{z} = \gamma_2 z(x + a_2 - d_2) \geq \gamma_2 z$, dunque grazie al teorema del confronto per problemi di Cauchy [6], analogamente a quanto fatto nelle sezioni precedenti, si prova che: $\lim_{\tau \rightarrow \infty} z(\tau) = +\infty$.

Di conseguenza, l'espansione della specie z per tempi lunghi comporta l'estinzione delle specie x e y .

- Si può dimostrare che la specie x è persistente in \mathbb{R}_+^3 . Considero il sottosistema y - z di 3.2:

$$\begin{cases} \dot{y} = -\gamma_1(yd_1 + a_1z) \\ \dot{z} = \gamma_2z(a_2 - d_2) \end{cases}$$

Annullando il campo vettoriale associato si trova che l'unico possibile punto di equilibrio è quello di estinzione $E_0 = (0, 0)$.

Seguendo [1], valutando:

$$\frac{\dot{x}}{x} \Big|_{(0,0,0)} = (1 - x - y - z) \Big|_{(1,0,0)} = 1 > 0$$

dalla stretta positività posso concludere che x è persistente in \mathbb{R}_+^3 .

- L'equilibrio $E_2 = (1, 0, 0)$ risulta globalmente asintoticamente stabile $\iff d_1 > 1$ e $d_2 > 1 + a_2$.

Proseguendo similmente al Teorema per la persistenza di una specie nel sistema (1.12), trovo che $E_2 = (1, 0, 0)$ è globalmente asintoticamente stabile quando localmente asintoticamente stabile, cioè quando $d_1 > 1$ e $d_2 > 1 + a_2$.

- Se $d_1 < 1$ e $d_2 > a_2 + d_1$, il sistema ha stabilità locale in $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$
- Se $1 + a_2 > d_2 > a_2 + d_1$, esiste l'equilibrio interno E_5 sempre instabile e l'equilibrio $E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$ localmente asintoticamente stabile.

Anallizzando questo caso, al limite tra il sistema (1.12) con risposta funzionale Holling di tipo I, e il sistema di Holt e Polis, con risposta Holling di tipo III, i risultati ottenuti mostrano che il sistema (3.2) non può ammettere attrattori multipli. Quindi posso concludere che la destabilizzazione delle dinamiche con IGP, è causata principalmente dal ritorno su scala del predatore IG all'aumentare della densità della preda IG, mentre, come testimoniato dai risultati ottenuti per (1.12), la risposta funzionale Holling di tipo III genera ricche dinamiche con possibilità di coesistenza e attrattori multipli.

Appendice

Riporto i risultati ottenuti in termini dei parametri originali.

Stabilità degli equilibri al contorno, predatore specialista		
Equilibrio	Stabilità	Instabilità
$E_1 = (0, 0, 0)$ $E_2 = (1, 0, 0)$	mai $d_g > e_g a_g k_p$ e $d_m > e_m a_m k_p$	sempre $d_g < e_g a_g k_p$ o $d_m < e_m a_m k_p$
$E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$	$d_g < e_g a_g k_p$ e $\frac{\frac{d_m}{a_m e_m}}{\frac{\frac{a}{a_m} (\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2}{(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2 + (\frac{a g b}{r_p})^2}} > \frac{d_g}{e_g a_g} +$	$d_g < e_g a_g k_p$ e $\frac{\frac{d_m}{a_m e_m}}{\frac{\frac{a}{a_m} (\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2}{(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2 + (\frac{a g b}{r_p})^2}} < \frac{d_g}{e_g a_g} +$
$E_4 = (d_2, 0, 1 - d_2)$	$\frac{d_m}{e_m a_m} < \frac{d_g}{e_g a_g k_p}$ e $d_m < e_m a_m k_p$	$\frac{d_m}{e_m a_m} > \frac{d_g}{e_g a_g k_p}$ e $d_m > e_m a_m k_p$

Tabella 3.1: Predatore specialista: condizioni sufficienti di stabilità degli equilibri di bordo in termini delle costanti originali

Stabilità degli equilibri al contorno, predatore generalista		
Equilibrio	Stabilità	Instabilità
$E_1 = (0, 0, 0)$	mai	sempre
$E_2 = (1, 0, 0)$	mai	sempre
$E_3 = (d_1, 1 - d_1, 0)$	mai	sempre
$E_4 = (0, 0, \frac{a_3}{a_4})$	$\frac{a_m k_m}{r_p} > 1$	$\frac{a_m k_m}{r_p} < 1$
$E_5 = (\frac{a_4 - a_3}{a_4 + 1}, 0, \frac{1 + a_3}{a_4 + 1})$	$0 < \frac{r_m(r_p - k_m a_m)}{r_p r_m + k_m k_p a_m^2 e_m} < \frac{d_g}{e_g a_g k_p}$	$\frac{r_m(r_p - k_m a_m)}{r_p r_m + k_m k_p a_m^2 e_m} > \frac{d_g}{e_g a_g k_p}$ e $\frac{a_m k_m}{r_p} < 1$

Tabella 3.2: Predatore generalista: condizioni sufficienti di stabilità degli equilibri di bordo in termini delle costanti originali

Persistenza delle specie		
Specie	Predatore specialista	Predatore generalista
x	sempre	$\frac{a_m k_m}{r_p} < 1$
z	$\frac{d_m}{a_m e_m} < \frac{d_g}{e_g a_g} + \frac{\frac{a}{a_m}(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2}{(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2 + (\frac{a_g b}{r_p})^2}$ e $\frac{d_g}{e_g a_g k_p} < 1$ oppure $\frac{d_m}{e_m a_m k_p} < 1$ e $\frac{d_g}{e_g a_g k_p} > 1$	sempre
x, y	$\frac{d_g}{e_g a_g k_p} < \min[1, \frac{d_m}{e_m a_m k_p}]$	$\frac{r_m(r_p - k_m a_m)}{r_p r_m + k_m k_p a_m^2 e_m} > \frac{d_g}{e_g a_g k_p}$ e $\frac{a_m k_m}{r_p} < 1$
x, z	$\frac{d_m}{a_m e_m} < \frac{d_g}{e_g a_g} + \frac{\frac{a}{a_m}(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2}{(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2 + (\frac{a_g b}{r_p})^2}$ e $\frac{d_g}{e_g a_g k_p} < 1$ oppure $\frac{d_m}{e_m a_m k_p} < 1 < \frac{d_g}{e_g a_g k_p}$	$\frac{a_m k_m}{r_p} < 1$
x, y, z	$\frac{d_g}{e_g a_g} + \frac{\frac{a}{a_m}(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2}{(\frac{d_g}{e_g a_g k_p} - 1)^2 + (\frac{a_g b}{r_p})^2} > \frac{d_m}{a_m e_m} > \frac{d_g}{a_g e_g}$ e $\frac{d_m}{e_m a_m k_p} < 1$	$\frac{r_m(r_p - k_m a_m)}{r_p r_m + k_m k_p a_m^2 e_m} > \frac{d_g}{e_g a_g k_p}$ e $\frac{a_m k_m}{r_p} < 1$

Tabella 3.3: Condizioni sufficienti di persistenza delle specie in termini delle costanti originali

Estinzione delle specie		
Specie	Predatore specialista	Predatore generalista
x	mai	$\frac{a_m k_m}{r_p} > 1$
y	$\frac{d_m}{e_m a_m k_p} < \min[1, \frac{d_g}{e_g a_g k_p}]$ oppure $\frac{d_g}{e_g a_g k_p} > 1$	$\frac{d_g}{e_g a_g k_p} > 1$ oppure $\frac{a_m k_m}{r_p} > 1$
z	$\frac{d_m}{e_m a_m k_p} > 1 + \frac{a}{a_m k_p}$	mai
x, y	mai	$\frac{a_m k_m}{r_p} > 1$
y, z	$\frac{d_m}{e_m a_m k_p} > 1$ e $\frac{d_g}{e_g a_g k_p} > 1$	mai

Tabella 3.4: Condizioni sufficienti di estinzione delle specie in termini delle costanti originali

Bibliografia

- [1] Y. Kang, L. Wedekin, Dynamics of a intraguild predation model with generalist or specialist predator - *Journal of Mathematical Biology* - (2013), **67**:1227–1259.
- [2] R.D. Holt, G.A. Polis, A theoretical framework for intraguild predation - *"The American naturalist"* - (1997), **149**:745–764.
- [3] V.Hutson, A theorem on average Liapunov functions - *"Monatshefte für Mathematik"* - (1984), **98**:267–275.
- [4] R. Riganti, *Biforcazioni e Caos nei modelli matematici delle Scienze applicate*, Torino, Levrotto e Bella, (2000).
- [5] M.Groppi, note del corso di Modelli della fisica matematica, AA 2022/2023, Università di Parma.
- [6] E. Acerbi, G.Buttazzo, *Secondo corso di analisi matematica*, Bologna, Pitagora Editrice, (2016).
- [7] Wikipedia contributors. "R* rule (ecology)." Wikipedia, The Free Encyclopedia, [https://en.wikipedia.org/wiki/R*_rule_\(ecology\)](https://en.wikipedia.org/wiki/R*_rule_(ecology)).