Il Gambero della Louisiana nel Parco delle Alpi Marittime

Matteo Bracco, Cecilia Zannotti, Marco Lugarà

30 maggio 2024

1 E-mail

Email dei partecipanti

- Matteo Bracco: matteo.bracco198@edu.unito.it
- Cecilia Zannotti: cecilia.zannotti@edu.unito.it
- Marco Lugarà: marco.lugara@edu.unito.it

2 Problematica

Il Gambero della Lousiana, *Procamburus Clarkii*, è stato introdotto in Italia tramite acquacultura. La specie è particolarmente edace e distruttrice, si adatta bene a quasi tutti i contesti di acqua dolce o salmastra[1]. Le principali problematiche relative alla loro presenza sono

- Diffusione di malattie, in particolare la peste del gambero (*Aphanomyces astaci*) nelle specie di gambero d'acqua dolce autoctone dell'Italia, come *Austropotamobius pallipes italicus*, già minacciate da altri fattori fra i quali l'inquinamento delle acque. La diffusione non avviene per contatto diretto fra gamberi; il gambero autoctono viene infettato dalle spore del fungo, che possono essere trasportate tramite attrezzatura da pesca per esempio, oppure dal gambero della Louisiana, che possiamo considerare come portatore sano della malattia.
- È un animale onnivoro estremamente vorace, si ciba di uova, avanotti, piccoli anfibi, per esempio nel Parco del delta del Po ha causato l'estinzione del 45% delle specie di Odonati (insetti simili alle libellule) [2]. Studiando il fenomeno all'interno del Parco delle Alpi Marittime, potrebbe essere interessante la relazione con specie endemiche come lo Scazzone, nel caso possano esistere dei pericoli.
- Produce anche danni economici, per esempio mangia i germogli nelle risaie; danni geologici, per lo scavo degli argini in cui crea le sue tane; inoltre è ospite di parassiti intermedi pericolosi per uomini e animali da compagnia.

3 Possibili Azioni

Al fine di inquadrare al meglio la situazione ed avere un parere diretto sul fenomeno, abbiamo contattato il Parco delle Alpi Marittime e ci siamo fatti spiegare meglio quali sono i pericoli attuali e quali possono essere le modalità per affrontarli.

Per il momento, il Parco ha solamente iniziato un'attività volta a monitorare la presenza di questo gambero nelle sue acque, sarebbe interessante analizzare alcune tecniche volte all'eliminazione della specie, come previsto dal Piano Nazionale [1]. Alcune azioni possono essere: introdurre esemplari di maschi sterili insieme ad una cattura intensiva tramite nasse, volta a limitare la densità di popolazione, oppure aumentare i predatori indigeni (uccelli, trote), [3], [1].

Date le precedenti considerazioni, elenchiamo di seguito alcune popolazioni che potrebbero essere analizzate nel modello.

- Gambero della Louisiana *Procamburus Clarkii* L
- IL Gambero d'acqua dolce *Austropotamobius pallipes italicus* G.
- La Peste del gambero, *Aphanomyces astaci*, eventualmente separando spore Z dai funghi sul gambero F
- Possibili prede (Scazzone, Odonati) S
- Possibili predatori (Trote o Uccelli).

4 Primo Modello

Abbiamo deciso di analizzare la sopravvivenza del Gambero autoctono in presenza del Gambero della Louisiana e della Peste del gambero; ci concentriamo quindi sull'interazione tra le due specie di gambero e la diffusione della malattia, mentre le prede comuni e i predatori di gamberi non compariranno direttamente all'interno del modello, per contenere il numero di popolazioni.

Dunque consideriamo, in partenza, cinque popolazioni per un primo modello:

- Zoospore del fungo Z
- Il Fungo Peste del gambero allo stato riproduttivo F
- Gamberi della Louisiana totali L
- Gamberi delle Louisiana infetti I
- Gamberi Autoctoni G

Z Il Fungo adulto F produce in media c_1 spore. Le spore nell'acqua muoiono con un rate m_1, inoltre vi sono i termini di migrazione quando avviene l'infezione delle Zoospore Z.

F la variazione dei Funghi adulti F è proporzionale alla popolazione di Gamberi della Louisiana infetti, dove c_2 rappresenta il numero medio di Funghi per individuo infetto, inoltre diminuisce con rate m_2.

L Dato che non risente della malattia, la variazione della popolazione dei Gamberi della Louisiana, ha due componenti, una demografica e una di competizione con il gambero nostrano G determinata dal coefficiente a_2.

I I gamberi della Louisiana si infettano a causa dell'incontro con Zoospore Z nell'ambiente, con un tasso γ_2, ma poichè non risentono della malattia hanno un tasso di mortalità pari a quello dei Gamberi della Louisiana totali L.

G I gamberi nostrani muoiono non appena contraggono la malattia, inoltre vi è competizione con L, determinata dal coefficiente a_1, e infine la parte demografica, che segue il modello logistico.

Nota La competizione tra i due gamberi è molto a sfavore del gambero autoctono. Nella realtà, quindi, molto probabilmente si avrà che $a_1 > a_2$.

$$\begin{cases} \dot{Z} = c_1F - m_1Z - \gamma_2LZ - \gamma_1GZ \\ \dot{F} = c_2I - m_2F \\ \dot{G} = -\gamma_1GZ - a_1GL + b_1G - m_3G^2 \\ \dot{L} = -a_2GL + b_2L - m_4L^2 \\ \dot{I} = \gamma_2LZ - m_4I \end{cases}$$

Analizziamo i vari pezzi di ogni equazione:

Equazione 1

- c_1F: incremento di spore, dovuto alla produzione dei funghi
- $-m_1Z$: diminuizione delle spore, relativo al tasso di mortalità m_1
- $-\gamma_1GZ$: diminuzione delle spore dovute all'infezione di G, passano nella popolazione di F
- $-\gamma_2LZ$: diminuzione delle spore dovute all'infezione di L, passano nella popolazione di F

Equazione 2

- c_2I: incremento di funghi proporzionale al numero di gamberi infetti I
- $-m_2F$: diminuizione dei funghi, rispetto al tasso di mortalità m_2

Equazione 3

- $-a_2GL$: diminuzione di L dovuta alla competizione con G
- $b_2L - m_4L^2$: modello di crescita logistica per L, notare che la capacità portante è data da $\frac{b_2}{m_4}$

Equazione 4

- γ_2LZ: incremento degli infetti nella popolazione di L
- $-m_4I$: diminuzione dei gamberi infetti, rispetto al tasso di mortalità m_4 condiviso con la popolazione totale L

Equazione 5

- $-\gamma_1GZ$: morte istantanea nei gamberi G, dovuta all'infezione
- $-a_1GL$: diminuzione di G dovuta alla competizione con L
- $b_1G - m_3G^2$: modello logistico per G con capacità portante $\frac{b_1}{m_3}$

Ci rendiamo però conto che con questo modello quando un individuo di L viene infettato passa in I, allora correggiamo l'errore come segue

$$\begin{cases} \dot{Z} = c_1F - m_1Z - \gamma_2LZ - \gamma_1GZ \\ \dot{F} = c_2I - m_2F \\ \dot{G} = -\gamma_1GZ - a_1GL + b_1G - m_3G^2 \\ \dot{L} = -a_2GL + b_2L - m_4L^2 - \boldsymbol{\gamma_2 LZ} \\ \dot{I} = \gamma_2LZ - m_4I \end{cases}$$

Tuttavia qualcosa continua ad essere errato dato che, in realtà, L ed I non sono popolazioni completamente diverse, sono piuttosto una la sottopopolazione dell'altra e la loro variazione è essenzialmente la stessa.

5 Secondo Modello

Riteniamo dunque che sia opportuno rimuovere I dal modello e consideriamo che i Funghi F varino al variare delle infezioni del Gambero della Louisiana L. Il nuovo modello sarà allora il seguente

$$\begin{cases} \dot{Z} = c_1 F - m_1 Z - \gamma_2 LZ - \gamma_1 GZ \\ \dot{F} = c_2 \gamma_2 LZ - m_2 F \\ \dot{G} = -\gamma_1 GZ - a_1 LG + b_1 G - m_3 G^2 \\ \dot{L} = -a_2 LG + b_2 L - m_4 L^2 \end{cases}$$

In particolare il pezzo $c_2\gamma_2 LZ - m_2 F$ spiega che F varia con il numero di infezioni, dove c_2 è il numero medio di funghi per infezione.
Inoltre osserviamo che nell'equazione di L non c'è più il pezzo $-\gamma_2 LZ$, in quanto abbiamo eliminato la variabile I.
Infine decidiamo di inserire un termine di sopravvivenza del Fungo anche sui Gamberi di acqua dolce, cioè il Fungo continua a vivere e produrre spore per un periodo breve (quantificato da λ piccolo) anche se il Gambero è già morto, [5], [6]: $c_2\lambda\gamma_1 GZ$.
Inoltre ci accorgiamo, dai conti, che manca un termine di interazione intraspecifica per le Zoospore: $a_3 Z^2$.

$$\begin{cases} \dot{Z} = c_1 F - m_1 Z - \gamma_2 LZ - \gamma_1 GZ - \mathbf{a_3 Z^2} \\ \dot{F} = c_2(\gamma_2 LZ + \lambda\boldsymbol{\gamma_1}\mathbf{GZ}) - m_2 F \\ \dot{G} = -\gamma_1 GZ - a_1 LG + b_1 G - m_3 G^2 \\ \dot{L} = -a_2 LG + b_2 L - m_4 L^2 \end{cases}$$

Riassumendo, i termini differenti dal modello precedente:

Equazione 1

- $c_1 F$: incremento di spore, dovuto alla produzione dei funghi
- $-m_1 Z$: diminuizione delle spore, relativo al tasso di mortalità m_1
- $-\gamma_1 GZ$: diminuzione delle spore dovute all'infezione di G, passano nella popolazione di F
- $-\gamma_2 LZ$: diminuzione delle spore dovute all'infezione di L, passano nella popolazione di F
- $-a_3 Z^2$: diminuzione delle spore per interazione interspecifica con tasso a_3

Equazione 2

- $c_2\gamma_2 LZ$: variazione di F dovuta alla infezione di gamberi L, dove c_2 è il numero medio di funghi prodotti per infezione
- $c_2\lambda\gamma_1 GZ$: variazione di F dovuta alla sopravvivenza del fungo, per un breve periodo indicato da λ, su gamberi G morti a seguito dell'infezione, dove c_2 è il numero medio di funghi prodotti per infezione
- $-m_2 F$: variazione istantanea di F dovuta alla morte dei funghi

MODELLO FINALE

$$
\begin{cases}
\dot{Z} = c_1 F - m_1 Z - \gamma_2 LZ - \gamma_1 GZ - a_3 Z^2 & (1)\\
\dot{F} = c_2(\gamma_2 LZ + \lambda\gamma_1 GZ) - m_2 F & (2)\\
\dot{G} = -\gamma_1 GZ - a_1 LG + b_1 G - m_3 G^2 & (3)\\
\dot{L} = -a_2 LG + b_2 L - m_4 L^2 & (4)
\end{cases}
$$

Tabellina riassuntiva per i Parametri

- a_1 = competizione interspecifica L, G di cui risente G
- a_2 = competizione interspecifica L, G di cui risente F
- a_3 = fattore di competizione intraspecifico di Z
- b_1 = tasso di crescita di G
- b_2 = tasso di crescita di L
- c_1 = numero medio di spore Z prodotte da un fungo F
- c_2 = numero medio di funghi F prodotti per ogni infezione
- m_1 = tasso di mortalità di Z
- m_2 = tasso di mortalità di F
- m_3 = fattore di competizione[1]intraspecifica per G
- m_4 = fattore di competizione[2] intraspecifica per L
- λ = fattore che tiene conto della sopravvivenza del fungo F sulle carcasse del gambero G
- γ_1 = tasso di infezione delle spore Z sul gambero G
- γ_2 = tasso di infezione delle spore Z sul gambero L

[1]corrisponde al rapporto fra rate di crescita e capacità portante per G
[2]corrisponde al rapporto fra rate di crescita e capacità portante per L

6 Equilibri e Ammisibilità

Analizziamo gli Equilibri di questo modello. Di seguito la Tabella Binaria, Tabella 1.

Z	F	G	L			
0	0	0	0	✓	$E_0 = (0,0,0,0)$	
0	0	0	1	✓	$E_1 = (0,0,0,\frac{b_2}{m_4})$	$b_2 L - m_4 L^2 = 0 \implies L_1 = \frac{b_2}{m_4}$
0	0	1	0	✓	$E_2 = (0,0,\frac{b_1}{m_3},0)$	$b_1 G - m_3 G^2 = 0 \implies G_2 = \frac{b_1}{m_3}$
0	0	1	1	✓*	E_3	dettagli dopo la tabella
0	1	0	0	✗	Eq 2 (F)	$-m_2 F = 0$
0	1	0	1	✗	Eq 2 (F)	$-m_2 F = 0$
0	1	1	0	✗	Eq 2 (F)	$-m_2 F = 0$
0	1	1	1	✗	Eq 1 (Z)	$c_1 F = 0$
1	0	0	0	✗	Eq 1 (Z)	$-m_1 Z - a_3 Z^2 = 0 \implies Z = -\frac{m_1}{a_3}$ non ammissibile
1	0	0	1	✗	Eq 2 (F)	$c_2 \gamma_2 L Z = 0 \implies L = 0 \vee Z = 0$
1	0	1	0	✗	Eq 2 (F)	$c_2 \lambda \gamma_1 G Z = 0 \implies G = 0 \vee Z = 0$
1	0	1	1	✗	Eq 2 (F)	$c_2(\gamma_2 L Z + \lambda \gamma_1 G Z) = 0 \implies Z = 0 \vee L = -\frac{\lambda \gamma_1}{\gamma_2} G$
1	1	0	0	✗	Eq 2 (F)	$-m_2 F = 0$
1	1	0	1	✓*	E_5	dettagli dopo la tabella
1	1	1	0	✓*	E_4	dettagli dopo la tabella
1	1	1	1	✓*	E_6	dettagli dopo la tabella

Tabella 1: Tabella Binaria

Vediamo a parte le condizione di ammissibilità per gli equilibri E_3, E_4, E_5, E_6.

E_3 Qui abbiamo $Z = F = 0$. Il sistema diventa

$$\begin{cases} \dot{Z} = 0 \\ \dot{F} = 0 \\ \dot{G} = -a_1 L G + b_1 G - m_3 G^2 = 0 \\ \dot{L} = -a_2 L G + b_2 L - m_4 L^2 = 0 \end{cases}$$

Ci si riduce quindi ad un modello di competizione intraspecifica fra le due specie di gamberi. Semplificando L e G nelle due equazioni, risolvendo per G e sostituendo nella quarta equazione ($\dot{L} = 0$) quanto trovato, otteniamo

$$\begin{cases} G_3 = \frac{b_1 - a_1 L_3}{m_3} \\ -a_2 \frac{b_1 - a_1 L_3}{m_3} + b_2 - m_4 L_3 = 0 \end{cases}$$

Possiamo allora ricavare L_3 e poi G_3 sostituendo a ritroso. Posto $D = a_2 a_1 - m_4 m_3$ si ha

$$\begin{cases} Z_3 = 0 \\ F_3 = 0 \\ G_3 = \frac{a_1 b_2 - b_1 m_4}{D} = \frac{N_1}{D} \\ L_3 = \frac{a_2 b_1 - b_2 m_3}{D} = \frac{N_2}{D} \end{cases}$$

Ossia il punto è dato da $E_3 = (0, 0, \frac{N_1}{D}, \frac{N_2}{D})$.

Dovremo allora avere che i segni dei due numeratori N_i coincidono con quello di D, e quindi anche fra di loro. Per avere entrambi i numeratori positivi, si può trovare come condizione sugli a_i:

$$\begin{cases} a_1 > \frac{b_1 m_4}{b_2} \\ a_2 > \frac{b_2 m_3}{b_1} \end{cases} \tag{5}$$

Notiamo che se vale 5 allora D è automaticamente positivo:

$$D > \frac{b_1 m_4}{b_2} \frac{b_2 m_3}{b_1} - m_4 m_3 = 0$$

Il caso in cui N_i e D sono positivi e quindi equivalente alla condizione data in 5. Analogamente, il caso per cui N_i, D sono tutti negativi si ha con i versi opposti

$$\begin{cases} a_1 < \frac{b_1 m_4}{b_2} \\ a_2 < \frac{b_2 m_3}{b_1} \end{cases} \tag{6}$$

Infatti in questo caso

$$D < \frac{b_1 m_4}{b_2} \frac{b_2 m_3}{b_1} - m_4 m_3 = 0$$

Quindi l'equilibrio è ammissibile quando vale 5 oppure 6, abbiamo la condizione di ammissibilità

$$\begin{cases} a_1 < \frac{b_1 m_4}{b_2} \\ a_2 < \frac{b_2 m_3}{b_1} \end{cases} \text{oppure} \begin{cases} a_1 > \frac{b_1 m_4}{b_2} \\ a_2 > \frac{b_2 m_3}{b_1} \end{cases}$$

Il che non è così ovvio da interpretare.

E_4

Il sistema con $L = 0$ diventa

$$\begin{cases} \dot{Z} = c_1 F - m_1 Z - \gamma_1 G Z - a_3 Z^2 \\ \dot{F} = c_2 \lambda \gamma_1 G Z - m_2 F \\ \dot{G} = -\gamma_1 G Z + b_1 G - m_3 G^2 \\ \dot{L} = 0 \end{cases}$$

Chiamiamo $A = c_2 \lambda \gamma_1$ che è una quantità strettamente positiva. Da $\dot{F} = 0$ ricaviamo

$$F_4 = \frac{A}{m_2} G_4 Z_4$$

Invece da $\dot{G} = 0$ ricaviamo

$$G_4 = \frac{b_1 - \gamma_1 Z_4}{m_3}$$

Sostituendo G_4, F_4 in $\dot{Z} = 0$ si ricava la seguente espressione per Z:

$$-\frac{c_1 A \left(Z\gamma_1 - b_1\right) Z}{m_3 m_2} - m_1 Z - a_3 Z^2 + \frac{\gamma_1 \left(Z\gamma_1 - b_1\right) Z}{m_3}$$

Da cui

$$Z_4 = \frac{A b_1 c_1 - b_1 \gamma_1 m_2 - m_1 m_2 m_3}{A c_1 \gamma_1 + a_3 m_2 m_3 - \gamma_1^2 m_2}$$

Possiamo allora riscriverci l'equilibrio E_4 come

$$E_4 = \begin{cases} Z_4 = \frac{Ab_1c_1 - b_1\gamma_1 m_2 - m_1 m_2 m_3}{Ac_1\gamma_1 + a_3 m_2 m_3 - \gamma_1^2 m_2} \\ G_4 = \frac{b_1 - \gamma_1 Z_4}{m_3} \\ F_4 = \frac{A}{m_2} G_4 Z_4 \\ L_4 = 0 \end{cases}$$

Abbiamo allora due condizioni di ammissibilità che devono essere soddisfatte contemporaneamente,

- $Z_4 > 0$
- $b_1 - \gamma_1 Z_4 > 0$

Allora le condizioni sono

$$\begin{cases} Z_4 > 0 \\ Z_4 < \frac{b_1}{\gamma_1} \end{cases}$$

E_5

Quando $G = 0$ il sistema diventa

$$\begin{cases} \dot{Z} = c_1 F - m_1 Z - \gamma_2 L Z - a_3 Z^2 = 0 \\ \dot{F} = c_2\gamma_2 L Z - m_2 F = 0 \\ \dot{G} = 0 \\ \dot{L} = b_2 L - m_4 L^2 = 0 \end{cases}$$

L'evoluzione dei Gamberi della Louisiana è quindi indipendente dal resto delle variabili, e si ricava subito da $\dot{L} = 0$ che

$$L_5 = \frac{b_2}{m_4}$$

Sostituendo nell'equazione 2 ($\dot{F} = 0$) otteniamo, posto $V = \frac{c_2\gamma_2}{m_2} > 0$:

$$F_5 = \frac{c_2\gamma_2 L_5 Z_5}{m_2} = V L_5 Z_5$$

Sostituendo il tutto in $\dot{Z} = 0$ otteniamo

$$c_1 V Z_5 L_5 - m_1 Z_5 - a_3 {Z_5}^2 - \gamma_2 L_5 Z_5 = 0$$

Semplifcando Z_5 e risolvendo si ha

$$Z_5 = \frac{1}{a_3}(-m_1 + c_1 V L_5 - \gamma_2 L_5)$$

La condizione di ammissibilità è allora unica, ed è data da

$$-m_1 + c_1 V L_5 - \gamma_2 L_5 > 0$$

Possiamo racogliere L_5 e ottenere

$$m_1 < L_5(c_1 V - \gamma_2) = L_5\gamma_2 \left(\frac{c_1 c_2}{m_2} - 1 \right)$$

Si nota che se $c_1 c_2 < m_2$ tale condizione non è mai soddisfatta, in quanto r.h.s. diventa negativo. Dunque questo equilibrio è ammissibile solo quando il rate m_2 di mortalità del fungo è più piccolo del prodotto $c_2 c_1$, indicatore della crescita della malattia.

E_6 Proviamo a studiare l'ammissibilità dell'ultimo equilibrio, in cui coesistono tutte e 4 le specie. Risolvendo la quarta equazione $\dot{L} = 0$ per L, si ricava

$$L_6 = \frac{b_2 - a_2 G_6}{m_4}$$

Sostituendo nella terza equazione $\dot{G} = 0$ ricaviamo anche G in funzione di Z, come

$$G_6 = \frac{Z_6 \overbrace{\gamma_1 m_4}^{\alpha_1} + \overbrace{a_1 b_2 - b_1 m_4}^{N_1}}{\underbrace{a_1 a_2 - m_3 m_4}_{D}} = \frac{\alpha_1 Z_6 + N_1}{D}$$

Se sostituiamo quest'espressione in L_6 ricaviamo

$$L_6 = \frac{-Z_6 \overbrace{a_2 \gamma_1}^{\alpha_2} + \overbrace{a_2 b_1 - b_2 m_3}^{N_2}}{\underbrace{a_1 a_2 - m_3 m_4}_{D}} = \frac{-\alpha_2 Z_6 + N_2}{D}$$

I termini N_1, N_2, D sono gli stessi dell'equilibrio E_3, in pratica quello che otteniamo è una modifica di tale equilibrio dovuto al termine Z_6. Da queste espressioni, ricaviamo anche nella seconda equazione $\dot{F} = 0$ l'equilibrio di F in funzione di quello di Z, in particolare

$$F_6 = \frac{1}{D} \underbrace{\frac{c_2}{m_2}}_{q} Z_6 \left[\underbrace{(\lambda \alpha_1 \gamma_1 - \alpha_2 \gamma_2)}_{r} Z_6 + \underbrace{\lambda N_1 \gamma_1 + N_2 \gamma_2}_{s} \right] = \frac{q}{D} Z_6 (r Z_6 + s)$$

Infine sostituendo in Z_6, si ricava esplicitamente tale equilibrio in funzione dei parametri.

$$Z_6 = \frac{q s c_1 - D m_1 - N_1 \gamma_1 - N_2 \gamma_2}{-q r c_1 + D a_3 + \alpha_1 \gamma_1 - \alpha_2 \gamma_2}$$

Le condizioni di ammissibilità saranno allora

$$\begin{cases} Z_6 > 0 \\ \frac{r \cdot Z_6 + s}{D} > 0 \\ \frac{N_1 + \alpha_1 Z_6}{D} > 0 \\ \frac{N_2 - \alpha_2 Z_6}{D} > 0 \end{cases}$$

7 Stabilità

Studiamo, per quanto possibile, la stabilità degli equilibri.
Utilizzeremo spesso il polinomio caratteristico della matrice Jacobiana del sistema, che ha la seguente forma nel caso generale

$$J = \begin{bmatrix} -G\gamma_1 - L\gamma_2 - 2Za_3 - m_1 & c_1 & -Z\gamma_1 & -Z\gamma_2 \\ c_2 (G\lambda\gamma_1 + L\gamma_2) & -m_2 & c_2 Z \lambda \gamma_1 & c_2 Z \gamma_2 \\ -G\gamma_1 & 0 & -2Gm_3 - La_1 - Z\gamma_1 + b_1 & -Ga_1 \\ 0 & 0 & -La_2 & -Ga_2 - 2Lm_4 + b_2 \end{bmatrix}$$

In effetti tale matrice può essere riscritta nella seguente forma

$$M = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 & -h & -l \\ \beta & -m_2 & Q & P \\ -\delta & 0 & b_1 - \omega & -\xi \\ 0 & 0 & -\rho & b_2 - \eta \end{bmatrix}$$

Dove i termini $h, l, \alpha, \beta, \delta, Q, P, \omega, \eta, \xi, \rho$ sono tutti quanti positivi, poichè la matrice viene calcolata nei punti di equilibrio, il che significa $Z, F, G, L > 0$. Nota che al variare degli equilibri, è possibile che alcuni termini nella matrice si annullino, per esempio quando $Z = 0$, i coefficienti s, l, P, Q sono tutti nulli, e quindi può essere fattibile studiare la stabilità.

E_0

In $E_0 = (0, 0, 0, 0)$ La matrice J_F diventa particolarmente semplice:

$$M_0 = \begin{bmatrix} -m_1 & c_1 & 0 & 0 \\ 0 & -m_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b_1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & b_2 \end{bmatrix}$$

Non ricorre quindi passare tramite la riscrittura di M, e si vede subito che l'equilibrio è instabile, siccome per esempio $b_1 > 0$, in particolare abbiamo una sella.

E_1

Nel caso di $E_1 = (0, 0, 0, L_1 = \frac{b_2}{m_4})$, utilizziamo invece la matrice M, che con le varie semplificazioni (dovunque ci sono termini proporzionali a F, G, Z posso mettere 0), diventa

$$M_1 = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 & 0 & 0 \\ \beta & -m_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b_1 - \omega & 0 \\ 0 & 0 & -\rho & b_2 - \eta \end{bmatrix}$$

Allora possiamo leggere già due autovalori nelle ultime due posizioni della diagonale:

$$\mu_1 = b_1 - \omega, \qquad \mu_2 = b_2 - \eta$$

Da cui avremo le prime due condizioni per la stabilità

$$b_1 < \omega, \qquad b_2 < \eta$$

Andiamo ad analizzare le restanti radici del polinomio caratteristico. Esse corrispondono agli autovalori della sottomatrice di M ottenuta prendendo le prime due righe e due colonne:

$$M_1^{(2,2)} = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 \\ \beta & -m_2 \end{bmatrix}$$

Non ci interessano i valori di tali radici, ma solo che esse siano entrambe negative, il che succede esattamente quando

$$\begin{cases} det(M_1^{(2,2)}) > 0 \\ tr(M_1^{(2,2)}) < 0 \end{cases}$$

ossia se le somme delle radici è negativa e il prodotto è positivo. Tali condizioni corrispondono a

$$\begin{cases} \alpha m_2 - \beta c_1 > 0 \\ -\alpha - m_2 < 0 \end{cases}$$

La seconda è sempre verificata, quindi facendo il paio con le condizioni precedenza si avrà stabilità se vale il seguente sistema di condizioni

$$\begin{cases} \alpha m_2 - \beta c_1 > 0 \\ b_1 < \omega \\ b_2 < \eta \end{cases}$$

Torniamo ora ai significati dei parametri per cercare di scrivere le condizioni su L_1, nello specifico sostituiamo quelli che contengono L_1. Abbiamo

$$\begin{cases} (L_1\gamma_1 + m_1)m_2 > \beta c_1 \\ L_1 a_1 > b_1 \\ 2L_1 m_4 > b_2 \end{cases}$$

Da cui si ricava, ricordando però che $L_1 = \frac{b_2}{m_4} > \frac{b_2}{2m_4}$ la seguente condizione

$$L_1 > \max\left\{ \frac{1}{\gamma_1}\left(\frac{\beta c_1}{m_2} - m_1\right), \frac{b_1}{a_1} \right\}$$

Attenzione però che β dipende da L_1, e quindi **non** abbiamo un bound su L_1 nella precedente condizione. Tuttavia, essendo L_1 esplicito nei parametri, le condizioni scritte con β non esplicito sono più comode e veloci da utilizzare nei programmi MATLAB. Inoltre sostituire β non porta a bound su L_1, ma a condizioni più noiose da scrivere

E_2

In questo caso abbiamo $E_2 = (0, 0, G_2 = \frac{b_1}{m_3}, 0)$. Le semplificazioni permettono di studiare M nella seguente forma

$$M_2 = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 & 0 & 0 \\ \beta & -m_2 & 0 & 0 \\ -\delta & 0 & b_1 - \omega & -\xi \\ 0 & 0 & 0 & b_2 - \eta \end{bmatrix}$$

Notiamo di nuovo che sulle ultime due posizioni della diagonale compaiono due autovalori, come nel caso precedente, ma attenzione al significato dei parametri:

$$\mu_1 = b_1 - \omega, \qquad \mu_2 = b_2 - \eta$$

Di nuovo le condizioni di stabilità che si ricavano da tali autovalori sono

$$b_1 < \omega, \qquad b_2 < \eta$$

Adesso studiamo di nuovo la sottomatrice $M_2^{(2,2)}$, per capire il segno degli autovalori:

$$M_2^{(2,2)} = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 \\ \beta & -m_2 \end{bmatrix}$$

Ma questa è uguale a quella precedente (in effetti le due matrici M_1, M_2 differiscono solamente in due posizioni, per via dei termini nulli questo non influisce sugli autovalori, attenzione che però i parametri hanno significati diversi nelle due matrici). Abbiamo quindi le stesse condizioni precedenti sui coefficienti di M, il che si traduce però in condizioni diversi su G_2

$$\begin{cases} \alpha m_2 - \beta c_1 > 0 \\ b_1 < \omega \\ b_2 < \eta \end{cases}$$

Sostituendo tutto tranne β, otteniamo che

$$\begin{cases} (G_2\gamma_1 + m_1)m_2 > \beta c_1 \\ 2G_2 m_3 > b_1 \\ G_2 a_2 > b_2 \end{cases}$$

Analogamente al caso di L_2, possiamo scrivere tali condizioni come

$$G_2 > \max\left\{ \frac{1}{\gamma_1}\left(\frac{\beta c_1}{m_2} - m_1\right), \frac{a_2}{b_2} \right\}$$

Infatti la seconda condizione è sempre soddifatta anche qua, mentre di nuovo ricordiamo che β dipende da G_2, e quindi questo **non** è un bound per G_2, ma è solo comodo per riscrivere il codice aver la condizione compatta e leggibile.

E_3

Prendiamo ora l'equilibrio $E_3 = (0, 0, L_3, G_3)$ dove $G_3 = \frac{N_1}{D}, L_3 = \frac{N_2}{D}$. In tal caso M si riduce a

$$M_3 = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 & 0 & 0 \\ \beta & -m_2 & 0 & 0 \\ -\delta & 0 & b_1 - \omega & -\xi \\ 0 & 0 & -\rho & b_2 - \eta \end{bmatrix}$$

Qui non abbiamo più la fortuna di vedere ad occhio già alcuni autovalori, ma per fortuna, si riesce a fattorizzare il polinomio caratteristico di M_3 in due fattori quadratici:

$$p(M_3, \mu) = \underbrace{\left(\mu^2 + \eta\mu + \eta\omega - \eta b_1 + \mu\omega - \mu b_1 - \mu b_2 - b_2\omega - \rho\xi + b_2 b_1\right)}_{p_1} \underbrace{\left(\alpha\mu + m_2\alpha - \beta c_1 + \mu^2 + \mu m_2\right)}_{p_2}$$

Ricordiamo ora che, data una matrice due per due A, il suo polinomio caratteristico p_A si riscrive come

$$\mu^2 + A_1\mu + A_2 = \mu^2 - (tr(A))\mu + det(A)$$

Le condizioni per avere autovalori negativi in questi polinomi saranno dati da

$$\begin{cases} A_1 > 0 \\ A_2 > 0 \end{cases}$$

In pratica bisogna ricordarsi di cambiare il segno al secondo coefficiente che esprime la condzione sulla traccia, e quindi il verso. Dunque per P_1 abbiamo

$$\begin{cases} \eta + \omega - b_1 - b_2 > 0 \\ \eta\omega - \eta b_1 - b_2\omega - \rho\xi + b_2 b_1 > 0 \end{cases} \tag{p_1}$$

Mentre per p_2

$$\begin{cases} \alpha + m_2 > 0 \\ m_2\alpha - \beta c_1 > 0 \end{cases} \tag{p_2}$$

La prima condizione in per p_2 è sempre vera. Quindi rimangono le seguenti condizioni:

$$\begin{cases} \eta + \omega - b_1 - b_2 > 0 \\ \eta\omega - \eta b_1 - b_2\omega - \rho\xi + b_2 b_1 > 0 \\ m_2\alpha - \beta c_1 > 0 \end{cases}$$

In questo caso, pure ritornando a G_2, L_2, le condizioni rimangono abbastanza misteriose e non si cavano molti ragni dal buco, quindi prendiamole così come vengono. In effetti sarebbe un sistema di equazioni di secondo grado.

E_4

Consideriamo l'equilibrio $E_4 = (Z_4, F_4, G_4, 0)$ da cui otteniamo

$$M_4 = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 & -h & -l \\ \beta & -m_2 & Q & P \\ -\delta & 0 & b_1 - \omega & -\xi \\ 0 & 0 & 0 & b_2 - \eta \end{bmatrix}$$

L'ultimo autovalore è di nuovo $b_2 - \eta$, ma qua η dipende da G e non da L, quindi non è automaticamente negativo. Fattorizzando il termine lineare relativo a tale radice nel polinomio caratteristico, ci rimane un polinomio di terzo grado:

$$\begin{aligned} p(M_4, \mu) = &(-b_2 + \eta + \mu)\,(Q\delta c_1 + \alpha\mu^2 + \alpha\mu\omega - \alpha\mu b_1 + \\ &+ \alpha\mu m_2 + \alpha\omega m_2 - \alpha b_1 m_2 - \beta\mu c_1 - \beta\omega c_1 + \beta b_1 c_1 - \delta\mu h - \delta h m_2 + \mu^3 + \\ &+ \mu^2\omega - \mu^2 b_1 + \mu^2 m_2 + \mu\omega m_2 - \mu b_1 m_2) \end{aligned}$$

Qua non si riescono a trovare direttamente le radici, ma possiamo comunque studiare la stabilità del sistema utilizzando il Criterio di Routh-Hurwitz per polinomi di terzo grado, si veda 1.1 per maggiori dettagli, qui riportiamo solo le condizioni per i polinomi monici di terzo grado.

Teorema 7.1: Criterio di Routh-Hurwitz per grado 3

$P(s) = s^3 + A_2 s^2 + A_1 s + A_0$, le sue radici hanno tutte parte reale negativa se e solo se $A_2, A_1, A_0 > 0 \wedge A_2 A_1 > A_0$.

Appicando il criterio a $p(M_4, \mu)$ otteniamo le condizioni

$$\begin{cases} -b_1 + \omega + m_2 + \alpha > 0 \\ \alpha\omega - \alpha b_1 + \alpha m_2 - \beta c_1 - \delta h + \omega m_2 - b_1 m_2 > 0 \\ Q\delta c_1 + \alpha\omega m_2 - \alpha b_1 m_2 - \beta\omega c_1 + \beta b_1 c_1 - \delta h m_2 > 0 \\ \Omega < \Sigma \end{cases}$$

Dove

$$\begin{aligned} \Sigma =& \alpha^2\omega - \alpha^2 b_1 + \alpha^2 m_2 - \alpha\beta c_1 - \alpha\delta s + \\ &+ \alpha\,\omega^2 - 2\alpha\omega b_1 + 3\alpha\omega m_2 + \alpha b_1^2 - 3\alpha b_1 m_2 + \\ &+ \alpha m_2^2 - \beta\omega c_1 + \beta b_1 c_1 - \beta c_1 m_2 - \delta\omega h + \delta h b_1 - \delta h m_2 + \\ &+ \omega^2 m_2 - 2\omega b_1 m_2 + \omega m_2^2 + b_1^2 m_2 - b_1 m_2^2 \\ \Omega =& Q\delta c_1 + \alpha\omega m_2 - \alpha b_1 m_2 - \beta\omega c_1 + \beta b_1 c_1 - \delta h m_2 \end{aligned}$$

E_5

Consideriamo l'equilibrio $E_5 = (Z_5, F_5, 0, L_5)$. A tale Equilibrio corrisponde la matrice M data da

$$M_5 = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 & -h & -l \\ \beta & -m_2 & Q & P \\ 0 & 0 & b_1 - \omega & 0 \\ 0 & 0 & -\rho & b_2 - \eta \end{bmatrix}$$

Che è di nuovo particolarmente comoda perchè due autovalori sono già sulla diagonale, come al solito sono $\mu_1 = b_1 - \omega$ e $\mu_2 = b_2 - \eta$. Per farlo bisogna però fattorizzare prima rispetto alla terza riga e poi rispetto alla quarta. I restanti autovalori, come al solito, corrispondono a quelli della matrice 2×2

$$\begin{bmatrix} -\alpha & c_1 \\ \beta & -m_2 \end{bmatrix}$$

Abbiamo quindi sempre le stesse condizioni già viste per E_1, E_2:

$$\begin{cases} \alpha m_2 - \beta c_1 > 0 \\ b_1 < \omega \\ b_2 < \eta \end{cases}$$

Dobbiamo però reinterpretare il risultato in questo caso. Intanto la condizione $\beta_2 < \eta$ è di nuovo sempre vera, siccome non essendoci G, si ha di nuovo $\eta = 2L_5 m_4$, e si procede come nell'equilibrio E_1, siccome $L_5 = L_1$. Inoltre, avendo un'espressione semplice per L_5, ricaviamo le altre due condizioni per Z_5 in funzione di L_5:

$$\begin{cases} Z_5 > \frac{c_2 L_5 \gamma_2 c_1 - L_5 \gamma_2 m_2 - m_1 m_2}{2 a_3 m_2} \\ Z_5 > \frac{-L_5 a_1 + b_1}{\gamma_1} \end{cases}$$

Che possiamo esprimere come

$$Z_5 > \max\left\{\frac{c_2L_5\gamma_2c_1 - L_5\gamma_2m_2 - m_1m_2}{2a_3m_2}, \frac{-L_5a_1 + b_1}{\gamma_1}\right\}$$

E_6

In $E_6 = (Z_6, F_6, G_6, L_6)$ tutti i termini sono non nulli, e quindi abbiamo

$$M_6 = \begin{bmatrix} -\alpha & c_1 & -h & -l \\ \beta & -m_2 & Q & P \\ -\delta & 0 & b_1 - \omega & -\xi \\ 0 & 0 & -\rho & b_2 - \eta \end{bmatrix}$$

Scrivendo il polinomio caratteristico quartico, che non si fattorizza, otteniamo

$$p(M_6, \mu) = \mu^4 + A_3\mu^3 + A_2\mu^2 + A_1\mu + A_0$$

Dove

$$\begin{aligned}
A_0 = &- P\delta\rho c_1 + Q\delta\eta c_1 - Q\delta b_2 c_1 + \\
&+ \alpha\eta\omega m_2 - \alpha\eta b_1 m_2 - \alpha\omega b_2 m_2 - \alpha\rho\xi m_2 + \\
&+ \alpha b_1 b_2 m_2 - \beta\eta\omega c_1 + \beta\eta b_1 c_1 + \beta\omega b_2 c_1 + \\
&+ \beta\rho\xi c_1 - \beta b_1 b_2 c_1 - \delta\eta h m_2 + \delta l\rho m_2 + \delta h b_2 m_2 \\
A_1 = &+ Q\delta c_1 + \alpha\eta\omega - \alpha\eta b_1 + \alpha\eta m_2 - \alpha\omega b_2 + \\
&+ \alpha\omega m_2 - \alpha\rho\xi + \alpha b_1 b_2 - \alpha b_1 m_2 - \alpha b_2 m_2 - \beta\eta c_1 - \beta\omega c_1 + \\
&+ \beta b_1 c_1 + \beta b_2 c_1 - \delta\eta h + \delta l\rho + \delta h b_2 - \delta h m_2 + \\
&+ \eta\omega m_2 - \eta b_1 m_2 - \omega b_2 m_2 - \rho\xi m_2 + b_1 b_2 m_2 \\
A_2 = &+ \eta\alpha + \alpha\omega - \alpha b_1 - b_2\alpha + \alpha m_2 - \beta c_1 - \delta h + \\
&+ \eta\omega - \eta b_1 + \eta m_2 - b_2\omega + \omega m_2 - \rho\xi + b_2 b_1 - b_1 m_2 - b_2 m_2 \\
A_3 = &- b_2 + \eta - b_1 + \omega + m_2 + \alpha
\end{aligned}$$

Riutilizziamo il Criterio di Routh-Hurwitz, si veda il Teorema 1.1, riportiamo l'enunciato per un polinomio di quarto grado.

Teorema 7.2: Criterio di Routh-Hurwitz per grado 4

Dato un polinomio monico di grado 4, $P(s) = s^4 + A_3s^3 + A_2s^2 + A_1s + A_0$, le sue radici hanno tutte parte reale negativa se e solo se $A_3, A_2, A_1, A_0 > 0 \wedge A_3A_2 > A_1 \wedge A_3A_2A_1 > A_1^2 + A_3^2A_0$.

Quindi le condizioni sono

$$\begin{cases} \min\{A_0, A_1, A_2, A_3\} > 0 \\ A_3A_2 > A_1 \\ A_3A_2A_1 > A_1^2 + A_3^2A_0 \end{cases}$$

8 Simulazioni numeriche

8.1 Equilibri

Riportiamo di seguito i risultati ottenuti dalle simulazioni numeriche fatte con Mathlab.

Equilibrio E_1

$$\begin{cases} c_1 = 25 \\ m_1 = 25 \\ \gamma_2 = 0.0075 \\ \gamma_1 = 0.007 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 30 \\ \lambda = 0.005 \\ a_1 = 0.05 \\ a_2 = 1 \\ m_2 = 1 \\ b_1 = 19 \\ b_2 = 7 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases}$$

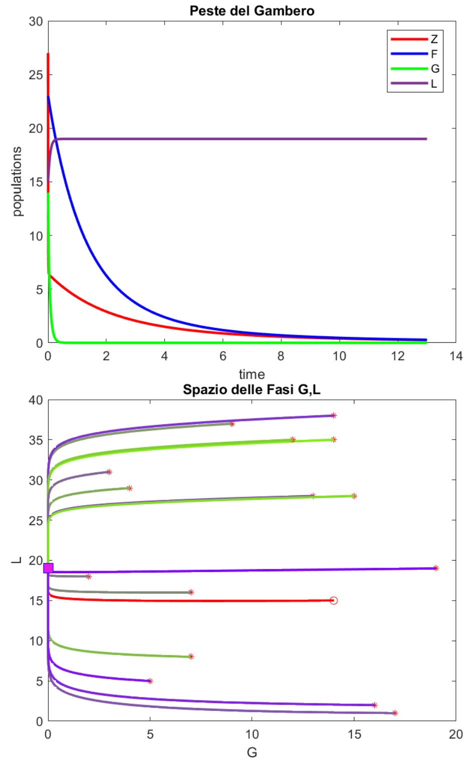

Figura 1: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_1

Equilibrio E_2

$$\begin{cases} c_1 = 25 \\ m_1 = 25 \\ \gamma_2 = 0.0075 \\ \gamma_1 = 0.007 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 30 \\ \lambda = 0.005 \\ a_1 = 0.05 \\ a_2 = 1 \\ m_2 = 1 \\ b_1 = 19 \\ b_2 = 7 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases}$$

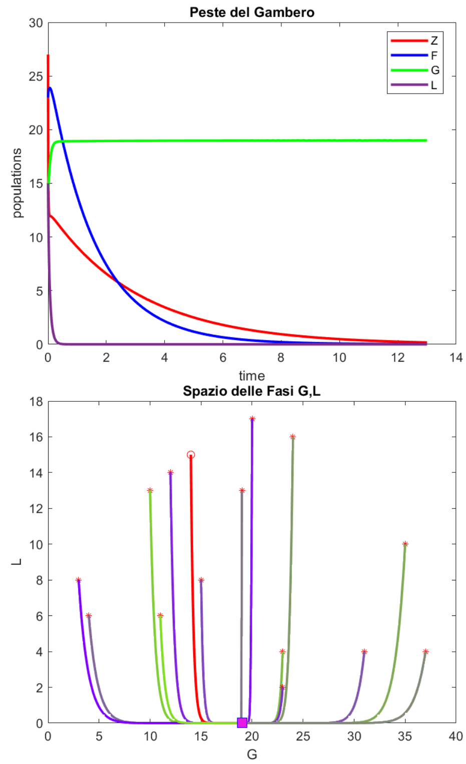

Figura 2: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_2

Equilibrio E_3

$$\begin{cases} c_1 = 45 \\ m_1 = 40 \\ \gamma_2 = 0.00075 \\ \gamma_1 = 0.0007 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 3 \\ \lambda = 0.005 \\ a_1 = 0.2 \\ a_2 = 0.2 \\ m_2 = 15 \\ b_1 = 19 \\ b_2 = 19 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases}$$

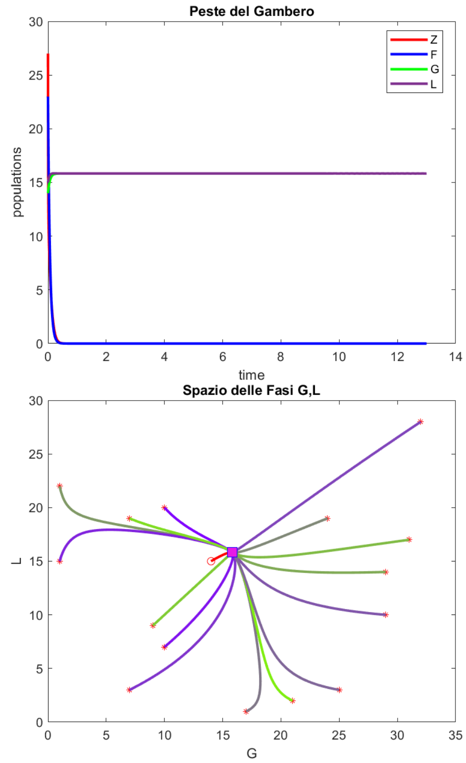

Figura 3: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_3

Equilibrio E_4

$$\begin{cases} c_1 = 250 \\ m_1 = 2 \\ \gamma_2 = 0.0072 \\ \gamma_1 = 0.0075 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 30 \\ \lambda = 0.5 \\ a_1 = 0.5 \\ a_2 = 1 \\ m_2 = 1 \\ b_1 = 19 \\ b_2 = 7 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases}$$

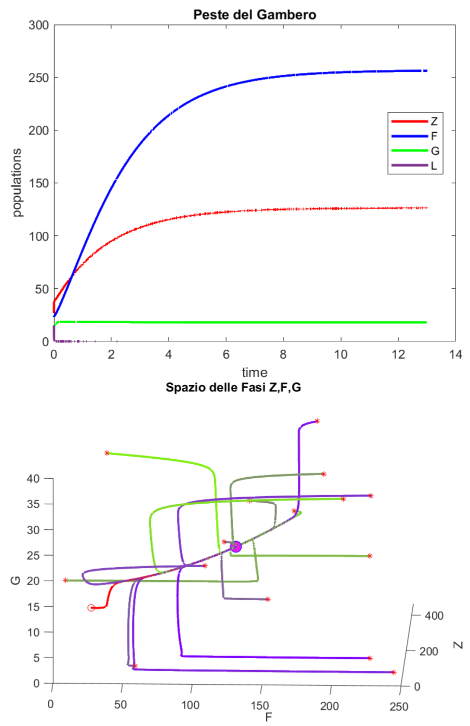

Figura 4: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_4

Equilibrio E_5

$$\begin{cases} c_1 = 25 \\ m_1 = 2 \\ \gamma_2 = 0.0075 \\ \gamma_1 = 0.007 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 30 \\ \lambda = 0.005 \\ a_1 = 1 \\ a_2 = 0.5 \\ m_2 = 0.64 \\ b_1 = 7 \\ b_2 = 19 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases}$$

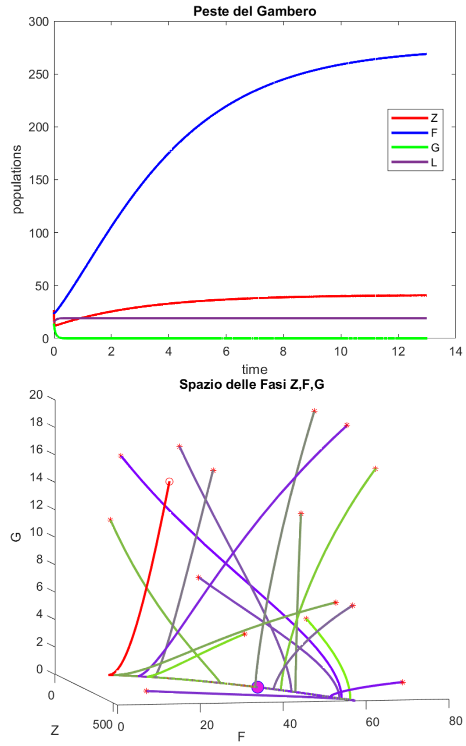

Figura 5: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_5

Equilibrio E_6

$$\begin{cases} c_1 = 150 \\ m_1 = 6 \\ \gamma_2 = 0.0075 \\ \gamma_1 = 0.007 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 45 \\ \lambda = 0.5 \\ a_1 = 0.2 \\ a_2 = 0.2 \\ m_2 = 7 \\ b_1 = 19 \\ b_2 = 19 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases}$$

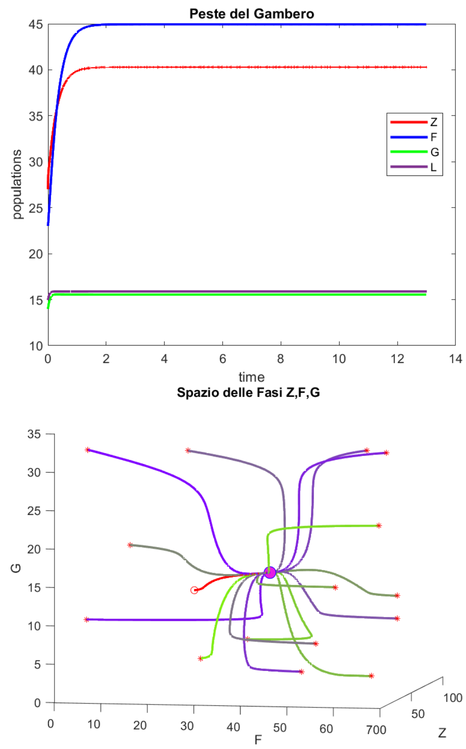

Figura 6: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_6

8.2 Bistabilità

È stato anche possibile individuare alcuni casi di bistabilità: per le coppie di equilibri (E_4, E_5),(E_2, E_5) ed (E_1, E_2).

$$E_4, E_5 : \begin{cases} c_1 = 250 \\ m : 1 = 2 \\ \gamma_2 = 0.0072 \\ \gamma_1 = 0.0075 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 30 \\ \lambda = 0.5 \\ a_1 = 7 \\ a_2 = 7 \\ m_2 = 1 \\ b_1 = 19 \\ b_2 = 19 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases} \quad E_2, E_5 : \begin{cases} c_1 = 250 \\ m_1 = 20 \\ \gamma_2 = 0.0072 \\ \gamma_1 = 0.0075 \\ a_3 = 41 \\ c_2 = 35 \\ \lambda = 0.0005 \\ a_1 = 2 \\ a_2 = 5 \\ m_2 = 1 \\ b_1 = 17 \\ b_2 = 11 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases} \quad E_1, E_2 : \begin{cases} c_1 = 45 \\ m_1 = 40 \\ \gamma_2 = 0.00075 \\ \gamma_1 = 0.0007 \\ a_3 = 4 \\ c_2 = 3 \\ \lambda = 0.005 \\ a_1 = 3 \\ a_2 = 3 \\ m_2 = 15 \\ b_1 = 19 \\ b_2 = 19 \\ m_3 = 1 \\ m_4 = 1 \end{cases}$$

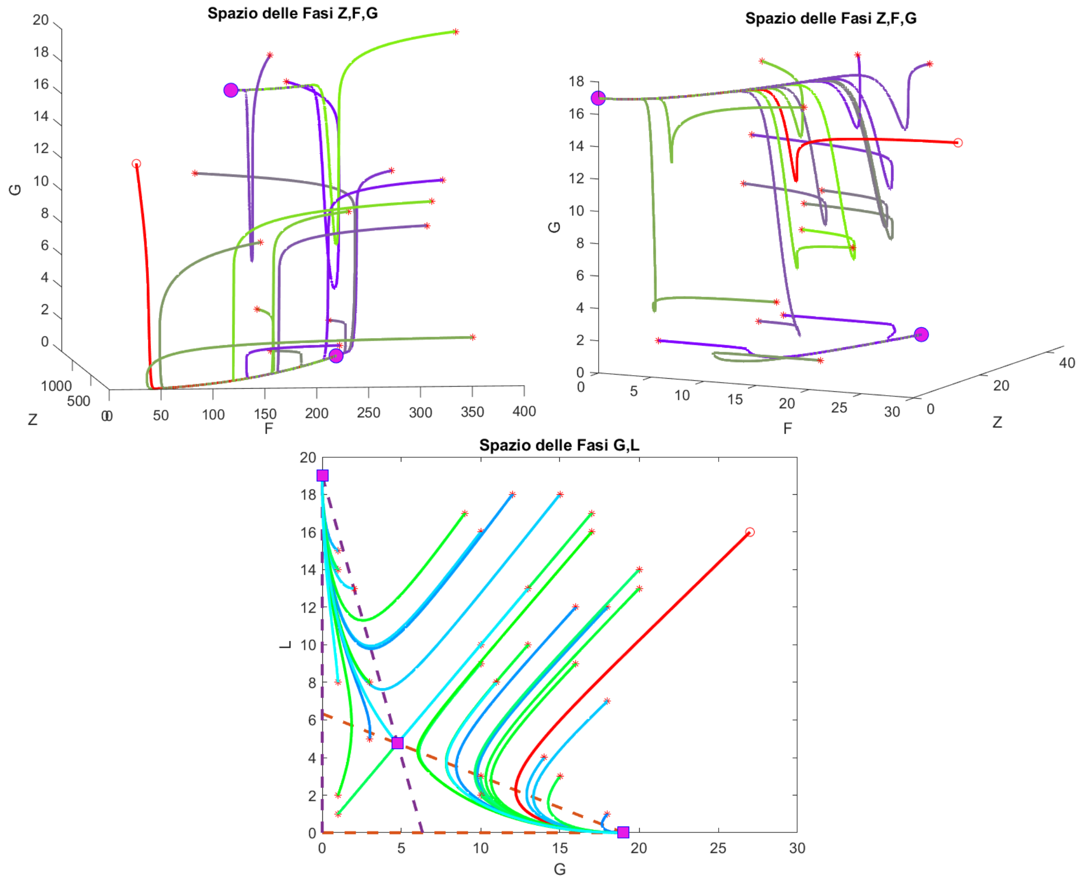

Figura 7: I tre ritratti di fase $((E_4, E_5)$, $(E_2, E_5))$ ed (E_1, E_2) nel caso di bistabilità, notare come nella bistabilità di E_1, E_2, l'equilibrio E_3 che si trova sull'intersezione delle isoclinee di crescita zero (rette tratteggiate), separi i due bacini d'attrazzione.

8.3 Biforcazioni di Hopf

Dalle simulazioni numeriche, abbiamo trovato dei valori dei parametri per cui le popolazioni convergevano in maniera oscillatoria all'equilibrio E_4, si veda 2 per i valori. Analizzando inoltre il ritratto di fase nello spazio Z, F, G, sembrerebbe proprio che l'equilibrio E_4 abbia tutta la faccia di un pozzo a spirale, o il suo analogo in dimensione 4.

a_1	a_2	a_3	λ	b_1	b_2	c_1	c_2	m_1	m_2	m_3	m_4	γ_1	γ_2
20	0.2	0.2	0.5	40	4	10	10	20	1	0.2	6	0.35	0.07

Tabella 2: Tabella dei parametri utilizzati per la Figura 8.

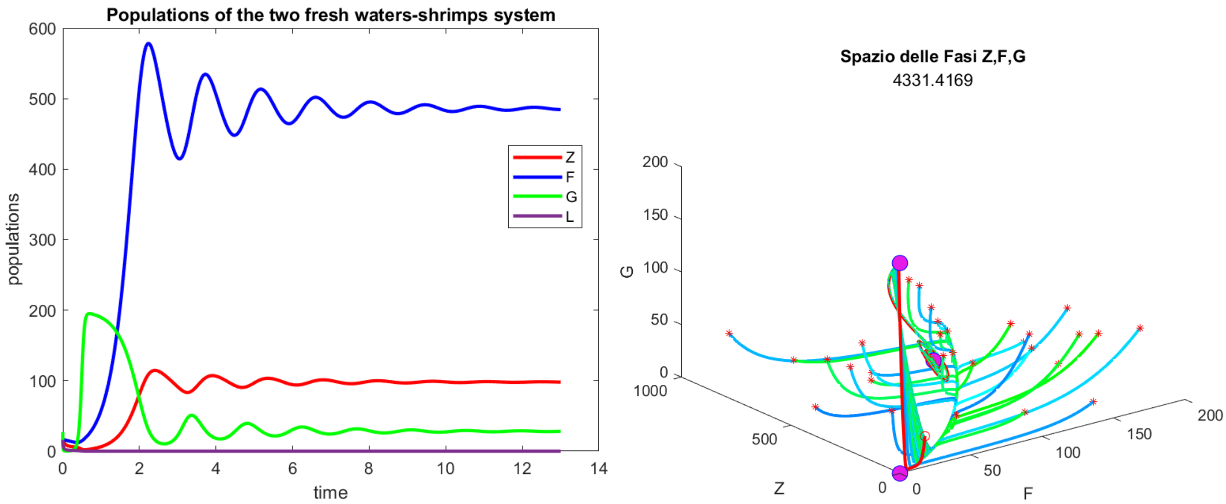

Figura 8: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_4 con $\gamma_1 = 0.35$

Inoltre, incrementando il rate d'infezione sui gamberi autoctoni, la stabilità di E_4 scompare e le traiettorie convergono verso un ciclo limite.

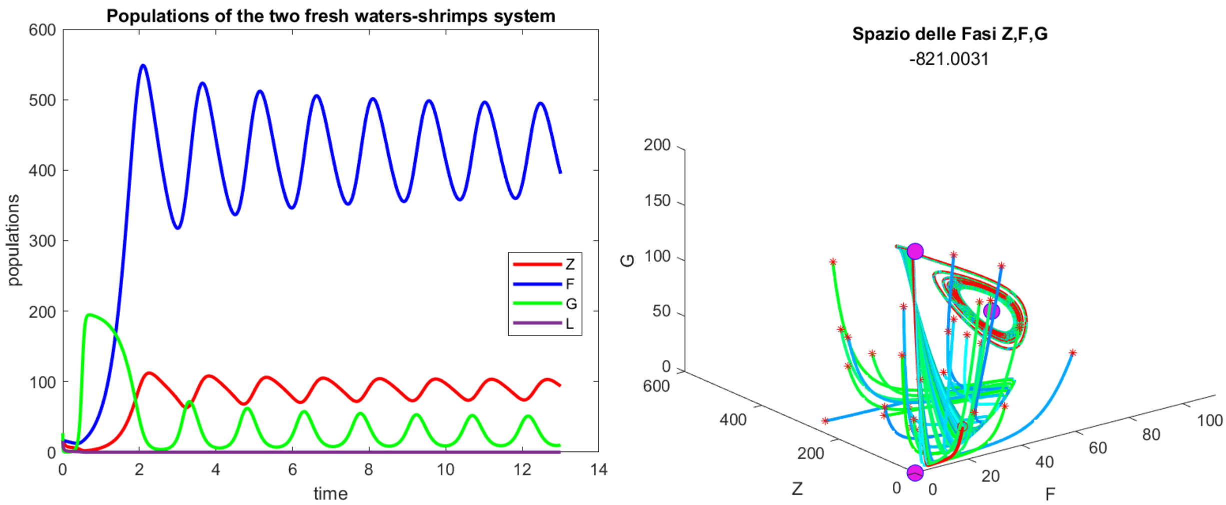

Figura 9: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_4, con $\gamma_1 = 0.39$

Insomma sembrerebbe proprio che sia comparsa una biforcazione di Hopf. In effetti si può constatare che a cambiare di segno è l'ultima condizione dell'equilibrio $E4$ dovuta a Routh-Hurwitz, come si può vedere sotto ai titoli delle figure 8 e 9. Ricordiamo che tale quantità è data da

$$A_2 A_1 - A_0 \tag{7}$$

con gli appositi coefficienti del polinomio di terzo grado.

Abbiamo allora cercato quale valore di γ_1, compreso fra 0.35 e 0.39 annullasse 7. Si trova che tale valore vale circa 0.3822914034, come si può constatare da 10, in effetti inserendo tale valore nelle simulazioni si vede che si è poco dopo il valore esatto di biforcazione (si è appena formato il ciclo limite, e la condizione di R-H 7 è quasi nulla, di poco negativa).

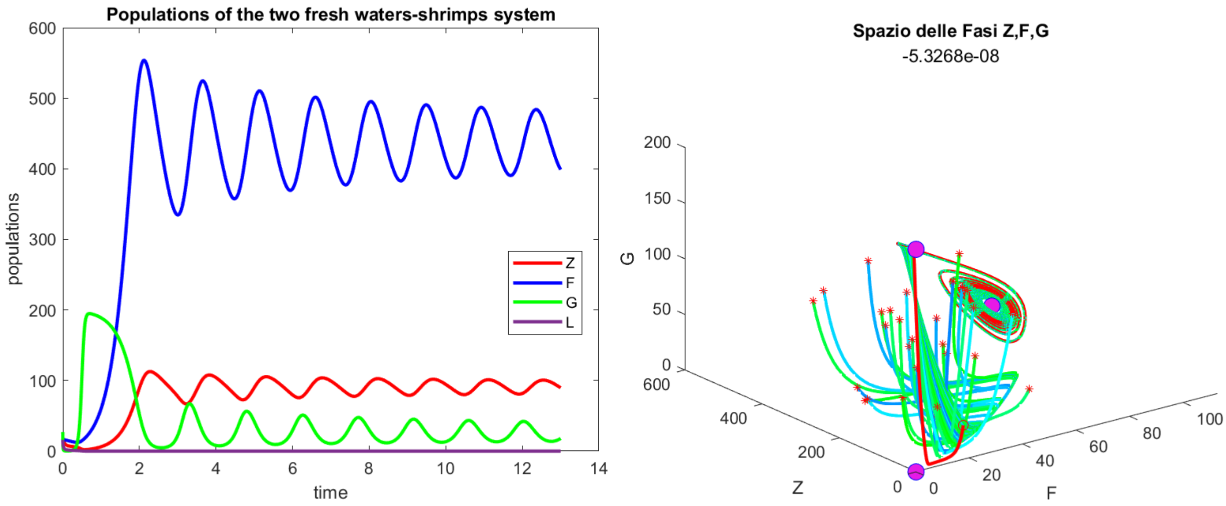

Figura 10: Popolazioni nel tempo e ritratto di fase per l'equlibrio E_4,con $\gamma_1 = 0.3822914034$

A Criterio di Routh-Hurwitz

Consideriamo un polinomio di grado n a coefficienti reali della forma

$$p(s) = a_n s^n + a_{n-1} s^{n-1} + \cdots + a_1 s + a_0$$

Diremo **matrice di Routh** del polinomio p la matrice in $\mathbb{R}^{n+1,n}$ della forma

$$\begin{bmatrix} a_n & a_{n-2} & a_{n-4} & a_{n-6} & \dots \\ a_{n-1} & a_{n-3} & a_{n-5} & \dots & \\ b_{n-1} & b_{n-2} & \dots & & \\ c_{n-2} & c_{n-3} & & & \end{bmatrix}$$

dove

- $b_{n-1} = -\frac{\begin{vmatrix} a_n & a_{n-2} \\ a_{n-1} & a_{n-3} \end{vmatrix}}{a_{n-1}}$

- $b_{n-2} = -\frac{\begin{vmatrix} a_n & a_{n-4} \\ a_{n-1} & a_{n-5} \end{vmatrix}}{a_{n-1}}$

- $c_{n-2} = -\frac{\begin{vmatrix} a_{n-1} & a_{n-3} \\ b_{n-1} & b_{n-2} \end{vmatrix}}{b_{n-1}}$

- $c_{n-3} = -\frac{\begin{vmatrix} a_{n-1} & a_{n-5} \\ b_{n-1} & b_{n-3} \end{vmatrix}}{b_{n-1}}$

Ossia più in generale nel posto (i,j) della matrice di Routh inseriamo il rapport fra il determinante della matrice 2×2 ottenuta mettendo nella prima colonna, le due precedenti entrate della prima colonna della matrice di Routh (quindi gli elementi al posto $(i-1,1),(i-2,1)$, e sulla seconda colonna i due precedenti termini della colonna j-esima dellamatrice di Routh, ossia gli elementi di posto $(i-1,j),(i-2,j)$, e dividendo il tutto per l'elemento in posizione $(i-1,1)$ Se definiamo $R_{i,j}$ gli elementi della matrice di Routh, questo significa che la costruizione iterativa della matrice di Routh è data da

$$R_{1,j+1} = a_{n-2j}, \quad j = 0, \dots, \left\lfloor \frac{n}{2} \right\rfloor, \qquad R_{2,k+1} = a_{n-2k-1}, \quad k = 0, \dots, \left\lfloor \frac{n-1}{2} \right\rfloor$$

$$R_{1,j+1} = 0, \quad j > \left\lfloor \frac{n}{2} \right\rfloor, \qquad R_{2,k+1} = 0, \quad k > \left\lfloor \frac{n-1}{2} \right\rfloor$$

$$R_{i,j} = -\frac{\begin{vmatrix} R_{i-2,1} & R_{i-2,j} \\ R_{i-1,1} & R_{i-1,j} \end{vmatrix}}{R_{i-1,1}}$$

Passiamo all'enunciato del teorema di Routh-Hurwitz

Teorema 1.1: Criterio di Routh-Hurwitz

Dato un polinomio a coefficienti

$$p(s) = a_n s^n + a_{n-1}s^{n-1} + \cdots + a_1 s + a_0, \text{ tale che } a_i \neq 0 \ \ \forall\, i = 1, \ldots, n$$

le radici del polinomio p sono negative se e solo se tutti i coefficienti di p hanno lo stesso segno e se tutti gli elementi della prima colonna della matrice di Routh hanno lo stesso segno. In particolare, se il polinomio è monico, i coefficienti e i termini della prima colonna devono essere tutti positivi.

Ricordiamo allora nello specifico i criteri nel caso di polinomi monici di grado 3 e 4.

1. per $q(s) = s^3 + A_2 s^2 + A_1 s + A_0$ la matrice di Routh è data da

$$\begin{bmatrix} 1 & A_1 & 0 \\ A_2 & A_0 & 0 \\ \frac{(A_2A_1 - A_0)}{A_2} & 0 & 0 \\ A_0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Ricaviamo allora le seguenti condizioni per avere parte reale negativa in tutte le radici, da Routh-Hurwitz:

$$\begin{cases} A_i > 0, \quad i = 0, \ldots, 2 \\ A_2A_1 - A_0 > 0 \end{cases}$$

2. Prendiamo un polinomio monico di grado tre

$$p(s) = s^4 + A_3 s^3 + A_2 s^2 + A_1 s + A_0$$

Allora, la matrice di Routh è data da

$$\begin{bmatrix} 1 & A_2 & A_0 & 0 \\ A_3 & A_1 & 0 & 0 \\ \frac{A_3A_2 - A_1}{A_3} & A_0 & 0 & 0 \\ \frac{(A_3A_2 - A_1)A_1 - A_3^2 A_0}{A_3A_2 - A_1} & 0 & 0 & 0 \\ A_0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Ne segue che le condizioni per avere tutte le radici di parte reale negativa, date dal criterio di Routh-Hurwitz, sono

$$\begin{cases} A_i > 0, \quad i = 0, \ldots, 3 \\ A_3A_2 - A_1 > 0 \\ (A_3A_2 - A_1)A_1 - A_3^2 A_0 > 0 \end{cases}$$

Ossia le stesse per un polinomio di terzo grado, a cui si aggiunge
$A_3 > 0, (A_3A_2 - A_1)A_1 - A_3^2 A_0 > 0$.

Riferimenti bibliografici

[1] Ministero dell'ambiente e della sicurezza energetica, *Piano di gestione nazionale del Gambero rosso della Louisiana*, 2003, https://www.mase.gov.it/pagina/piano-di-gestione-nazionale-del-gambero-rosso-della-louisiana

[2] LifeClaw, *L'importanza del gambero dolce*, https://www.lifeclaw.eu/i-gamberi-di-fiume/

[3] LifeClaw, *Le azioni*, https://www.lifeclaw.eu/il-progetto/azioni/

[4] Rizzato, Andrea, *Presenza e caratteristiche delle popolazioni di Procambarus clarkii (Girard, 1852) nella provincia di Vicenza*, 2015

[5] Strand, David A and Jussila, Japo and Viljamaa-Dirks, Satu and Kokko, Harri and Makkonen, Jenny and Holst-Jensen, Arne and Viljugrein, Hildegunn and Vrålstad, Trude, *Monitoring the spore dynamics of Aphanomyces astaci in the ambient water of latent carrier crayfish*, (Veterinary Microbiology), vol.160, pp.99–107, Elsevier, 2012

[6] Makkonen, J and Strand, DA and Kokko, H and Vrålstad, T and Jussila, J, *Timing and quantifying Aphanomyces astaci sporulation from the noble crayfish suffering from the crayfish plague*, (Veterinary Microbiology), vol.162, pp.750–755, Elsevier, 2013