

DOTTORATO DI RICERCA  
in  
SCIENZE COMPUTAZIONALI E INFORMATICHE  
Ciclo XX

Consorzio tra Università di Catania, Università di Napoli Federico II,  
Seconda Università di Napoli, Università di Palermo, Università di Salerno

SEDE AMMINISTRATIVA: UNIVERSITÀ DI NAPOLI FEDERICO II

---

---

DANIELA ERRICO

UN AMPLIAMENTO DI UN MODELLO COMPATTO  
PER LE METAPOPOLAZIONI

---

*TESI DI DOTTORATO DI RICERCA*

IL COORDINATORE

Prof. Aldo De Luca

# 1 Introduzione

Una delle maggiori cause dell'estinzione di molte specie animali è, attualmente, l'alterazione, la perdita e la frammentazione dei loro habitat, principalmente ad opera dell'uomo.

Nel corso dei secoli la crescita demografica, lo sviluppo industriale e tecnologico hanno prodotto profondi cambiamenti del territorio. Ad esempio, l'aumento demografico che ha caratterizzato l'ultimo secolo, ha prodotto un notevole sfruttamento del suolo atto ad aumentare le superfici utilizzate per l'agricoltura e l'allevamento.

La perdita di habitat e la conseguente estinzione di diverse specie si traducono in una perdita di biodiversità, in altre parole di ricchezza in specie, a livello ecosistemico. Questo fenomeno, da un lato determina una diminuzione della capacità da parte degli ecosistemi di rispondere ad eventi di disturbo di varia natura (perdita di stabilità), dall'altro diminuisce la capacità degli ecosistemi di "fornire" servizi essenziali per l'uomo quali il riciclo dei nutrienti, l'assorbimento dell'energia solare, la gestione dei cicli idrogeologici.

In quest'ottica, lo studio dei fattori che determinano e influenzano la persistenza di popolazioni, o meglio sottopopolazioni, che vivono in habitat frammentati, e sono quindi potenzialmente soggette ad estinzione, diventa di primaria importanza.

Con il termine habitat frammentato intendiamo un ambiente parcellizzato in sottoaree tra loro parzialmente connesse o totalmente isolate, che risulta distribuito sul territorio a "macchia di leopardo".

La frammentazione è dovuta sia alla perdita di habitat originari sia alla costruzione di barriere (quali strade, linee elettriche, canali artificiali e impianti sciistici), in entrambi i casi viene impedito il libero movimento delle popolazioni, con un'influenza diretta, ad esempio, sulle possibilità d'incontro e riproduzione e, in definitiva, sul rischio d'estinzione.

In habitat frammentati, aree (dette **patches**), favorevoli si alternano ad altre meno favorevoli e/o ostili. Di conseguenza gli animali, in cerca di cibo e di condizioni favorevoli alla riproduzione, sono spesso costretti a muoversi lungo strette fasce d'ambiente che assicurano le condizioni minimali a garantire lo spostamento: queste aree di passaggio preferenziale e/o obbligato sono chiamate **corridoi ecologici** (Figura 1).



Figura 1-Corridoio biologico presso Birchiwald/Berna (immagine: Martin Frick, TBA[a])

Essi giocano un ruolo fondamentale nel mantenere il grado di connettività tra le diverse sottopopolazioni che occupano patches abitabili.

Come detto in precedenza, in condizioni naturali molte specie sono strutturate in complessi di gruppi d'individui isolati spesso poco numerosi, che fanno parte di quella che è definita una “**metapopolazione**” (*popolazione di popolazioni*, [14]); ovvero un insieme di differenti sottopopolazioni (di una stessa specie) separate da patches d'ambienti non favorevoli.

La capacità di movimento è un elemento fondamentale per la sopravvivenza di una metapopolazione, in quanto consente agli individui che la compongono di colonizzare patches vuoti, garantendo, in questo modo, la persistenza della popolazione nel suo insieme anche in seguito all'estinzione d'alcune popolazioni locali.

Per esempio, la farfalla **Euphydrya edita** (Figura 2) si estingue ogni anno in alcuni patches, ma colonizza contemporaneamente altri patches, compensando in questo modo le estinzioni locali e mantenendo così una densità di (meta)popolazione pressoché costante. In questo modo le metapopolazioni, nel loro complesso, non si estinguono.



Figura 2 - *Euphydrya edita* ([b]).

Altri fattori determinanti per la persistenza delle specie che vivono in un mosaico ambientale, sono la **dispersione**, ossia il processo attraverso il quale una popolazione migra per colonizzare nuovi patches, la **connettività**, i.e. in che maniera i patches sono collegati fra loro: la crescente connettività tra patches garantisce, per esempio, un minor rischio d'estinzione locale di una specie, e la **frammentazione**, che invece ha l'effetto opposto della connettività.

Una ragionevole previsione del destino delle popolazioni frammentate nel tempo può essere fornita dai modelli di dispersione e frammentazione.

La base teorica per lo studio delle metapopolazioni è fornita dalla “**Biogeografia delle Isole**” ([23]). Questa teoria stabilisce le condizioni per il raggiungimento ed il mantenimento di un numero di specie in equilibrio sulle isole e in ambienti frammentati ed impiega modelli matematici per stimare tasso di crescita intrinseco e di dispersione. Da essa deriva, inoltre, che una popolazione isolata è destinata all'estinzione, perché ogni patch ospita un numero finito d'individui soggetti ad eventi casuali. Nelle popolazioni a rischio (di piccole dimensioni) questo numero non può essere un numero reale, ma deve essere un intero (un numero discreto).

Di recente lo studio delle metapopolazioni è stato affrontato mediante tre tipi di modelli:

- 1) **modelli Markoviani**, che sono discreti e stocastici;
- 2) **modelli compatti**, che invece sono continui e sono sistemi d'equazioni differenziali ordinarie;
- 3) **automi cellulari**, ossia sistemi complessi formati da un numero finito d'unità che interagiscono tra loro, simulando in maniera spazialmente esplicita i vari spostamenti da un patch all'altro. A differenza dei precedenti, che sono spazialmente impliciti, lo spazio, in questo tipo di modello è espresso esplicitamente e questo implica la necessità di conoscere dettagliatamente le caratteristiche

e la demografia di una specie ed un'enorme quantità di dati, come la distribuzione spaziale e temporale d'abbondanze locali (si vedano per esempio [30] e [18]).

Quando ci si avvicina allo studio della dinamica delle metapopolazione e quindi ad una schematizzazione del reale problema biologico, bisogna decidere come descrivere la *struttura spaziale dell'habitat* e le *caratteristiche demografiche locali* e come modellizzare il moto degli individui che abbandonano il patch d'origine (**dispersi**).

Come già anticipato, è possibile descrivere lo spazio sia implicitamente sia esplicitamente. Nel primo caso si considera l'ambiente come un insieme finito di patches identici ed equidistanti ([22]), nel secondo come un paesaggio caratterizzato da un numero finito di habitat favorevoli ognuno dei quali è caratterizzato da un'area specifica ed una posizione geografica (modelli spazialmente realistici).

Per la demografia locale si può considerare solo la presenza o l'assenza di una specie in ogni patch, oppure esplicitare le abbondanze locali con una variabile continua ([15]), anche se è più appropriato che sia un numero discreto, poiché ogni patch può contenere un piccolo numero d'individui (scelta tipica dei modelli individual-based, [8]). In alternativa si può assumere che la crescita demografica sia logistica.

Infine per quanto riguarda il moto dei dispersi, negli approcci spazialmente impliciti di solito si assume che essi si raggruppino in una pioggia globale di *propaguli* (con propagulo in genere s'indicano gli individui o le parti di una pianta, usati allo scopo di propagare la specie), ciò significa che i patches sono egualmente raggiungibili da ogni propagulo proveniente da una qualunque posizione. Mentre, nei modelli spazialmente espliciti si considera un processo di diffusione a corto raggio a partire da un nucleo di dispersione ([9]).

Inizialmente in questa tesi saranno presentati, come introduzione al lavoro di ricerca vero e proprio, un modello Markoviano ed un modello compatto ([4] e [5]), da esso derivato, per lo studio dell'evoluzione di una sola metapopolazione in un ambiente frammentato.

Di seguito, nella prima parte del lavoro, sarà proposta la verifica analitica dei grafici ricavati tramite simulazioni in Loebif del modello compatto. Nessun nuovo risultato è stato prodotto, ma l'analisi fatta conferma le conclusioni ottenute tramite le simulazioni.

Infine, nella seconda parte del lavoro, si disquisirà sulla costruzione e lo studio di un nuovo modello a partire da quello compatto, tale modello è un ampliamento del precedente che consente di studiare l'evoluzione di due metapopolazioni che risiedono in due penisole.

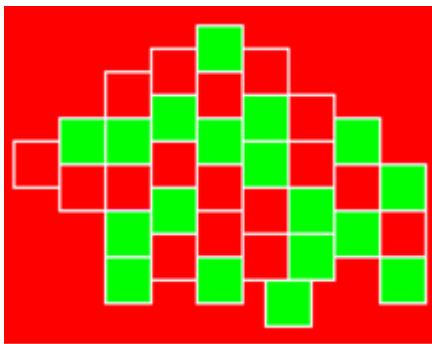
## 2 Modello Markoviano

Come anticipato, cominciamo descrivendo il modello Markoviano dovuto a Casagrandi-Gatto ([4]) per lo studio di una metapopolazione.

### 2.1 Il Modello

Consideriamo un habitat frammentato in cui nel tempo non ci sia ulteriore perdita di habitat. Un territorio frammentato è, per certi aspetti, simile a un arcipelago: i *patches* adatti ad una certa specie sono simili a isole e l'ambiente circostante, meno ospitale, è simile all'Oceano.

Il modello di partenza è spazialmente implicito, i.e. si suppone che il territorio sia diviso in numero elevato (teoricamente infinito) di patches tutti uguali (Figura 3).



**Figura 3 - Territorio Frammentato.**

In rosso sono evidenziati i patch ostili in verde quelli abitabili.

Indichiamo con  $i$  il numero (discreto) d'individui presenti in un singolo patch.

L'estinzione è, allora, univocamente caratterizzata da  $i = 0$ , in questo modo si evita l'inserimento di una soglia artificiale sotto la quale le popolazioni locali dovrebbero considerarsi estinte ([12]).

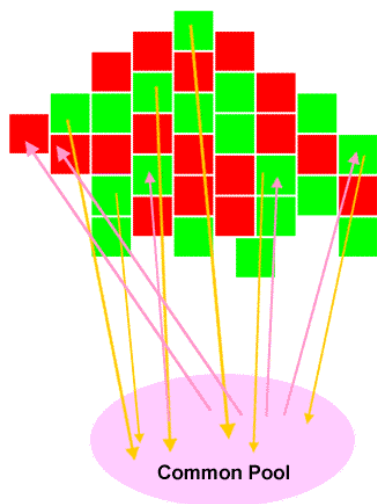
Considerando un numero finito di patches identici, si può mostrare che se questo numero è abbastanza grande, si possono scegliere le probabilità  $\{p_i(t)\}$  che un patch contenga  $i$  individui al tempo  $t$ , come variabili di stato del sistema ([6] e [7]).

Questo è l'approccio tipico dei processi di nascita-morte, ma è anche usato nell'ecologia dei parassiti ([2]), infatti, ogni ospite può essere visto come patch contenente un certo numero di parassiti.

Siano  $\nu_i$ ,  $\mu_i$  e  $D_i$  rispettivamente i tassi di natalità, mortalità e dispersione pro capite in un patch contenente  $i$  individui ( $i = 1, 2, 3, \dots$ ), dove  $\nu_i \cdot dt$ ,  $\mu_i \cdot dt$ ,  $D_i \cdot dt$  rappresentano rispettivamente le probabilità che uno dei  $i$  individui produca un nuovo individuo, muoia e si disperda, nell'intervallo di tempo  $dt$ . Il numero medio di dispersi per patch è allora:

$$S_p(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_i \cdot i \cdot p_i(t). \quad (2.1.1)$$

Riguardo alla modellizzazione dei dispersi, si assume che i dispersi provenienti da tutti i patches si raggruppino in una *riserva di dispersi*, "Common Pool", ([26]) per poi dirigersi verso i patches come una pioggia di propaguli (Figura 4), si ricorda che in questo tipo di modellizzazione si suppone che i patches siano identici ed ugualmente raggiungibili.



**Figura 4 - Common Pool**

Le frecce gialle simboleggiano i dispersi che migrano verso la common pool, le rosa la pioggia di propaguli.

Si osservi che i dispersi possono partire solo dalle aree abitate (in verde), mentre possono arrivare anche in quelle ostili (in rosso) trovando la morte.

La dinamica dei dispersi per patch che vivono nella Common Pool può essere descritta da:

$$\dot{R}(t) = \frac{dR}{dt} = -\chi R(t) - \varepsilon R(t) + S_p(t)$$

dove  $\chi$  e  $\varepsilon$  sono rispettivamente il tasso di mortalità nella Common Pool e quello di migrazione dalla stessa.

Se il tempo medio speso nella common pool è breve in confronto all'ampiezza della vita di un individuo ([20]), si può assumere che la variabile  $R(t)$  sia praticamente all'equilibrio, i.e.  $\dot{R}(t) = 0$ , per ogni  $t$ .

Quindi:

$$R(t) = \frac{S_p(t)}{\chi + \varepsilon}$$

Giacché non tutti gli individui che migrano dalla Common Pool riescono ad arrivare in un patch favorevole, il numero medio  $F(t)$  di colonizzatori, che hanno successo, per patch è dato da:

$$F(t) = k \frac{\varepsilon}{\chi + \varepsilon} S_p(t) \tag{2.1.2}$$

dove  $k < 1$  rappresenta la probabilità che un individuo arrivi in un patch abitabile e quindi dipende anche dall'habitat, mentre  $\frac{\varepsilon}{\chi + \varepsilon}$  è la probabilità di sopravvivenza nella common pool e dipende principalmente dalle caratteristiche della specie.

Per alleggerire la notazione si può porre:

$$a = k \frac{\varepsilon}{\chi + \varepsilon} \tag{2.1.3}$$

e quindi

$$F(t) = aS_p(t). \quad (2.1.4)$$

Si osservi che  $F(t)$  è un *tasso di rientro*, cioè un numero/unità tempo.

Usando le assunzioni *Poisson-like*, ossia non più di un evento nascita, morte o dispense in un intervallo di tempo molto piccolo, si possono scrivere le equazioni per ognuna delle  $p_i(t)$  al variare di  $i=0,1,2,\dots$

Considerando che l'incremento [decremento] di un individuo in un patch occupato può essere causato da un evento nascita [morte] od un arrivo [partenza], e che eventi nascita, morte e partenza sono impossibili in un patch vuoto, si ottiene:

$$\begin{cases} \dot{p}_0(t) = -aS_p(t)p_0(t) + (\mu_1 + D_1)p_1(t) \\ \dot{p}_i(t) = [v_{i-1} \cdot (i-1) + aS_p(t)] \cdot p_{i-1}(t) - [(v_i + \mu_i + D_i) \cdot i + aS_p(t)] \cdot p_i(t) + \\ \quad + [(\mu_{i+1} + D_{i+1}) \cdot (i+1)] \cdot p_{i+1}(t) \quad \forall i \geq 1 \end{cases} \quad (2.1.5)$$

dove:

$aS_p(t)p_0(t)$	probabilità che almeno un individuo raggiunga un patch vuoto,
$(\mu_1 + D_1)p_1(t)$	probabilità che l'unico individuo che abita il patch muoia o si disperda;
$[v_{i-1} \cdot (i-1) + aS_p(t)] \cdot p_{i-1}(t)$	probabilità che in un patch con $i-1$ individui nasca o arrivi un individuo,
$[(v_i + \mu_i + D_i) \cdot i + aS_p(t)] \cdot p_i(t)$	probabilità che in un patch con $i$ individui nasca, muoia o parta un individuo,
$[(\mu_{i+1} + D_{i+1}) \cdot (i+1)] \cdot p_{i+1}(t)$	probabilità che in un patch con $i+1$ individui muoia o parta un individuo.

Le equazioni (2.1.5) determinano un processo di Markov, uno strumento matematico spesso usato in ecologia, per esempio per il modello interazione ospite-parassita ([2]) e per le dinamiche vegetative ([29]).

Il sistema completo è non lineare (infatti  $S_p(t)$  dipende da tutte le variabili eccetto  $p_0(t)$ ) e non standard nel contesto dei processi di Markov, a causa del modo in cui viene tenuto conto della dispersione e della colonizzazione.

Poiché il sistema è non lineare e d'elevata dimensione la popolazione può persistere in due modi:

- raggiungendo una distribuzione stazionaria
- esibendo una dinamica ciclica o caotica.

Benché non vi sia nella letteratura un'analisi esaustiva del modello, il secondo caso è ritenuto poco probabile e non è stato riscontrato in simulazioni del sistema. Gli sforzi sono invece stati concentrati sulla caratterizzazione degli eventuali equilibri del sistema.

Si osservi, che eccetto che nel caso poco realistico di demografia malthusiana([27]), qualsiasi sia la scelta della demografia, il valore della dispersione è cruciale per la persistenza della metapopolazione. Se, infatti, la specie è incapace di muoversi tra i patches,  $D_i = 0$ , allora il

secondo membro della prima equazione del sistema è sempre positivo e questo implica che l'estinzione è sicura ([17]).  
Di conseguenza, affinché la metapopolazione sopravviva il tasso di dispersione, deve essere positivo,  $D_i > 0$ , almeno per qualche stato  $i$ .



## 2.2 Le Distribuzioni Stazionarie

Si vede subito che il vettore colonna:

$$p_{ext} = [1\ 0\ 0\ 0\ 0 \dots 0 \dots]^T \quad (2.2.1)$$

(la  $T$  indica la matrice trasposta) è sempre un equilibrio del modello (2.1.5).

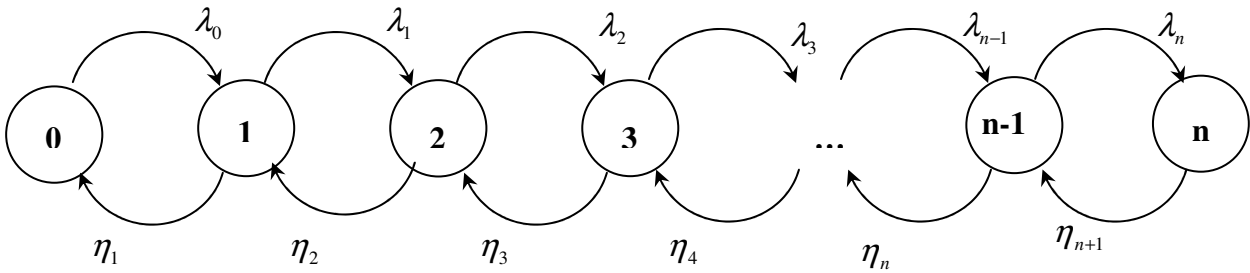
Infatti se  $p_i = 0 \ \forall i \geq 1$  il secondo membro di tutte le equazioni, tranne la prima, va a zero.

D'altronde il numero di dispersi per patch espresso dalla (2.1.1) è nullo e quindi come ci si aspetta la popolazione si estingue.

Tale equilibrio rappresenta, dunque, l'estinzione globale della metapopolazione.

Analizziamo gli equilibri non triviali.

In equilibrio, il processo si può rappresentare con il seguente grafo delle intensità di transizione, tipico delle catene di Markov in tempo continuo:



Gli stati della catena rappresentano il numero d'individui per patch, mentre:

$$\begin{aligned} \lambda_i &= \nu_i \cdot i + a \bar{S}_p \\ \eta_i &= (\mu_i + D_i) \cdot i \end{aligned} \quad (2.2.2)$$

sono le intensità di probabilità con cui si va un passo avanti o indietro sul grafo.

Ad esempio, partendo dallo stato 1, quindi in un patch in cui c'è un solo individuo, si può passare allo stato 2 tramite un evento nascita o arrivo, oppure allo stato 0 con un evento morte o dispersione (*Poisson-like assumption*).

Utilizzando le assunzioni (2.2.2), il sistema (2.1.5) in posizione d'equilibrio, si può riscrivere nella forma:

$$\begin{cases} -\lambda_0 \cdot \bar{p}_0 + \eta_1 \cdot \bar{p}_1 = 0 \\ \lambda_{i-1} \cdot \bar{p}_{i-1} - (\lambda_i + \eta_i) \cdot \bar{p}_i + \eta_{i+1} \cdot \bar{p}_{i+1} = 0 \quad \forall i \geq 1 \end{cases}$$

Si noti che il termine d'immigrazione definito dalla (2.1.1) rimane una funzione delle soluzioni del sistema stazionario:

$$S_p(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_i \cdot i \cdot \bar{p}_i = \bar{S}_p$$

ma per l'analisi seguente viene considerato, in un primo momento, come una costante positiva indipendente dal sistema.

Con dei semplici calcoli otteniamo, poi:

$$\begin{aligned}
 \bar{p}_1 &= \frac{\lambda_0}{\eta_1} \bar{p}_0 \\
 \bar{p}_2 &= \frac{\lambda_0 \lambda_1}{\eta_1 \eta_2} \bar{p}_0 \\
 &\dots \\
 \bar{p}_n &= \frac{\lambda_0 \lambda_1 \dots \lambda_{n-1}}{\eta_1 \eta_2 \dots \eta_n} \bar{p}_0 \\
 &\dots \\
 &\text{con } \sum_{i=0}^{\infty} \bar{p}_i = 1.
 \end{aligned} \tag{2.2.3}$$

Consideriamo la seguente distribuzione:

$$p_{pers} = [\pi_0 \ \pi_1 \ \pi_2 \ \dots \ \pi_j \ \dots]^T \cdot \bar{p}_0 \tag{2.2.4}$$

definita tramite le relazioni:

$$\begin{aligned}
 \pi_0 &= 1 \\
 \pi_j &= \frac{\lambda_0 \lambda_1 \dots \lambda_{j-1}}{\eta_1 \eta_2 \dots \eta_j}, \quad j \geq 1.
 \end{aligned}$$

Si può provare che la distribuzione (2.2.4) è un equilibrio del modello (2.1.5)([17]).

Tale distribuzione rappresenta, quindi, la distribuzione d'equilibrio, ma dipende da due parametri  $\bar{S}_p$  e  $\bar{p}_0$ .

La frazione di patch vuoti  $\bar{p}_0$  è determinata dalla condizione  $\sum_{i=0}^{\infty} \bar{p}_i = 1$ , perciò si ricava da:

$$\bar{p}_0 = \frac{1}{\sum_{i=0}^{\infty} \pi_i}$$

Si osservi che se  $\bar{p}_0 = 0$  si annullano tutte le probabilità descritte da (2.2.3). Questa soluzione rappresenta "l'esplosione" del processo o, più formalmente, l'allocazione di tutta la probabilità allo stato "infinito". Assumiamo, perciò, che  $\sum_{i=0}^{\infty} \pi_i$  converga ad un valore finito e non nullo.

La media dei dispersi sarà data da:

$$\bar{S}_p = \sum_{j=1}^{\infty} D_j \cdot j \cdot \bar{p}_j$$

dove

$$\bar{p}_j = \pi_j \cdot \bar{p}_0.$$

Poniamo:

$$z_1 = \frac{1}{(\mu_1 + D_1)}$$

$$z_j = \frac{1}{j!(\mu_j + D_j)} \prod_{k=1}^{j-1} \frac{k\nu_k + a\bar{S}_p}{\mu_k + D_k}, \quad j \geq 2.$$

Possiamo, allora, scrivere:

$$\pi_j = a\bar{S} \cdot z_j$$

$$\bar{S}_p = \frac{\sum_{j=1}^{\infty} D_j \cdot j \cdot \pi_j}{\sum_{i=0}^{\infty} \pi_i}$$

da cui si ricava:

$$\bar{S}_p = \bar{S}_p f(\bar{S}_p) \tag{2.2.5}$$

dove:

$$f(\bar{S}_p) = \frac{\sum_{j=1}^{\infty} a \cdot D_j \cdot j \cdot z_j}{1 + \sum_{j=1}^{\infty} a\bar{S}_p z_j}.$$

Naturalmente  $\bar{S}_p = 0$  è sempre una soluzione dell'equazione (2.2.5) e corrisponde all'equilibrio banale  $p_{ext} = [10000...0...]^T$ .

Equilibri non banali si possono avere per i valori positivi di  $\bar{S}_p$  che soddisfano l'equazione:

$$f(\bar{S}_p) = 1. \tag{2.2.6}$$

Casagrandi e Gatto ([4]) osservano che la persistenza della metapopolazione è garantita se c'è almeno una soluzione positiva dell'equazione (2.2.6) e che ciò avviene se :

$$f(0) = \sum_{j=1}^{\infty} a \frac{D_j}{(\mu_j + D_j)} \cdot \rho_j > 1$$

con

$$\rho_1 = 1$$

$$\rho_2 = \frac{v_1}{(\mu_1 + D_1)}$$

$$\rho_j = \frac{v_1 \cdot v_2 \cdot \dots \cdot v_{j-1}}{(\mu_1 + D_1) \dots (\mu_{j-1} + D_{j-1})}, \quad j \geq 3.$$

Hanno poi osservato che  $f(0)$  coincide con  $E_0$ , il numero atteso di emigranti che hanno successo e che partono da un patch, che inizialmente ha un solo individuo e nel quale l'immigrazione è esclusa.

Di conseguenza, affinché la metapopolazione persista deve valere la seguente relazione:

$$E_0 = f(0) > 1. \tag{2.2.7}$$

La (2.2.7) è un criterio equivalente a quello proposto da **Chesson** ([7]).

## 2.3 Simulazioni in Locbif

Il modello Markoviano è stato studiato da Casagrandi e Gatto ([4]) anche tramite simulazioni al computer, utilizzando il **Locbif** (LOCAL BIFurcation Analyzer [19]) un software per l'analisi dei punti di biforcazione dei sistemi d'equazioni differenziali ordinari che dipendono da uno o più parametri (fino a 10). Il Locbif si basa su una procedura continuativa che rileva le curve di biforcazione locali (fino a codimensione 3) del sistema dinamico in esame, le proiezioni di queste curve nel piano dei parametri determinano le frontiere d'esistenza e stabilità degli equilibri.

Per effettuare le simulazioni in Locbif si è supposto che:

- il tasso di dispersione sia indipendente dalla densità e costante  $D_i = D$ . Recenti studi ([24]) hanno dimostrato che tale assunzione è realistica per alcune specie di carabidi, una famiglia di coleotteri, come i **Pterostichus Niger** (Figura 5).
- la crescita sia logistica, con la seguente parametrizzazione:

$$v_i - \mu_i = r \left( 1 - \frac{i}{K} \right) \quad (2.3.1)$$

con

$$v_i + \mu_i = \beta + \gamma \cdot i$$

dove  $r$  e  $K$  sono rispettivamente il tasso di crescita intrinseco e la capacità portante, in effetti, ogni patch può ospitare un numero limitato di individui (si osservi che  $K$  è intero perché stiamo considerando individui discreti e piccole abbondanze locali), inoltre  $r, K, \beta > 0$  e  $\gamma \in R$ .

Inoltre sono state aggiunte le seguenti restrizioni:

$$\begin{aligned} v_i &= \max \left\{ \frac{1}{2} \cdot \left[ (\beta + r) - \left( \frac{r}{K} - \gamma \right) \cdot i \right], 0 \right\} \\ \mu_i &= \frac{1}{2} \left[ (\beta - r) + \left( \frac{r}{K} + \gamma \right) \cdot i \right] \\ -\frac{r}{K} &< \gamma < \frac{r}{K} \text{ e } \beta > r \end{aligned} \quad (2.3.2)$$

onde evitare che i tassi di natalità e mortalità diventino negativi.



Figura 5 - Pterostichus Niger [c]

Tramite il confronto tra simulazioni e dati acquisiti sul campo si conclude che il modello simula abbastanza bene la realtà. Inoltre poiché il tasso di dispersione è una misura della frequenza dei dispersi, possiamo utilizzare i rapporti:

$$\frac{D \cdot i \cdot dt}{v_i \cdot i \cdot dt} = \frac{D}{v_i}$$

oppure

$$\frac{D}{\mu_i}$$

come valutazione della frequenza o infrequenza dei dispersi, con una opportuna scelta dello stato  $i$  di paragone.

I due rapporti, infatti, rappresentano, rispettivamente, il confronto tra le probabilità di eventi dispersione nell'unità di tempo con la probabilità di nascita o di morte nello stesso tempo.

In maniera analoga si può considerare il rapporto:

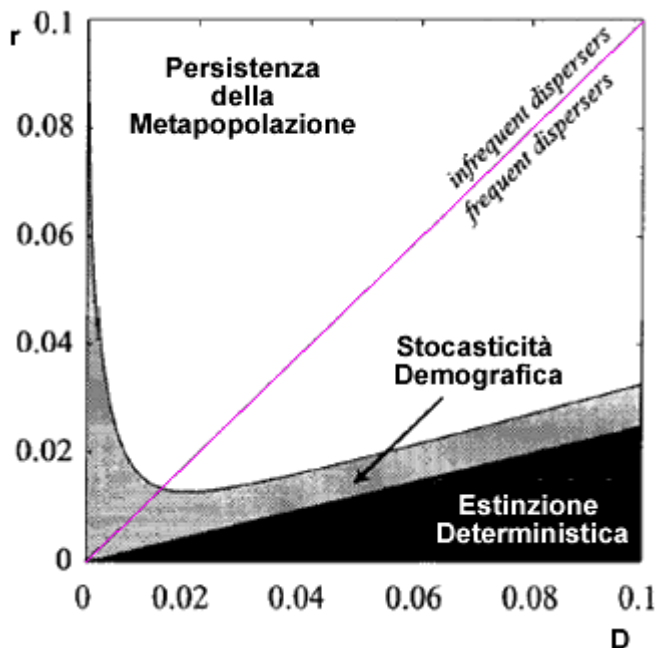
$$\frac{D}{(v_i - \mu_i)}$$

ossia il rapporto con la probabilità di crescita della popolazione.

Per basse densità (i.e. valori piccoli di  $i$ ) è naturale utilizzare  $D/r$ , dove  $r$  è il tasso di crescita intrinseco.

Si può dunque definire un organismo *frequent disperser* se  $D > r$ , i.e. le variazioni nelle abbondanze locali sono influenzate principalmente dalla dispersione piuttosto che dalla demografia, e di contro *infrequent disperser* se  $D < r$ .

Con queste assunzioni dalle simulazioni al computer si ricavano i limiti di persistenza-estinzione ( $E_0 = 1$ ) nello spazio dei parametri di base della metapopolazione (Figura 6).



**Figura 6 - Limiti di Persistenza-Estinzione della Metapopolazione.**

Limiti di persistenza-estinzione nello spazio dei parametri  $(D, r)$ . L'area bianca corrisponde alla persistenza della metapopolazione, mentre la grigia e la nera corrispondono all'estinzione globale. L'area nera  $D > r/(1-a)$  deriva dalla condizione di stabilità per l'equilibrio di estinzione del modello deterministico. L'area grigia corrisponde alle soluzioni negative dell'equazione  $f(\bar{s}_p)=1$  e rappresenta l'effetto della demografia stocastica. La retta  $D = r$  separa i *frequent disperser* dagli *infrequent*, per fissati valori degli altri parametri.[4]

Nel grafico sono presenti due curve, la prima ottenuta dal modello Markoviano, la seconda, la retta che delimita la zona "deterministic extinction", dal modello deterministico semplicistico:

$$\frac{dM}{dt} = rM \left( 1 - \frac{M}{K} \right) - D(1-a)M$$

dove  $M$  è la media di individui per patch.

La condizione d'estinzione in questo modello è data da  $r < D(1-a)$ .

L'area bianca corrisponde alla persistenza della popolazione, mentre la grigia (che deve intendersi contenente la nera) e la nera rappresentano la globale estinzione.

L'area nera è individuata da entrambe le curve come area d'estinzione, mentre la grigia viene rilevata solo tramite il modello Markoviano. Ciò significa che il modello deterministico non prevede l'estinzione per bassi valori della dispersione e del tasso di crescita intrinseco.

Questa discrepanza tra i due modelli deriva dal fatto che in quello deterministico non si è tenuto conto della stocasticità demografica.

Infine dal grafico è evidente che con queste assunzioni gli *infrequent dispersers* hanno più chances di sopravvivere dei *frequent*.

La robustezza dei risultati ottenuti con questo modello è stata testata da Casagrandi-Gatto([3]) utilizzando un automa cellulare 6x6 caratterizzato da dispersione locale (con direzione scelta a caso e ristretta ai 4 patch più vicini su un toro) e da eventi nascita e morte casuali ma logisticamente dipendenti dalle abbondanze locali. I limiti persistenza-estinzione ottenuti mostrano una forma che è qualitativamente simile alla **Figura 6** e differisce solo sulla grandezza della zona d'estinzione che è ovviamente leggermente più larga.

Facendo altre simulazioni con gli automi hanno concluso che, se lo scopo principale è valutare le chances di sopravvivenza per una metapopolazione, si può affermare che considerare un numero discreto d'individui in ogni patch ([10]) e negare la struttura spaziale può essere sufficiente per giungere a conclusioni realistiche (vedi [11] per una discussione recente e molto interessante su quest'argomento).

### 3 Modello Compatto

Di seguito, sarà presentato il modello compatto scritto ed analizzato da Casagrandi e Gatto ([5]) e la verifica analitica dei grafici ricavati tramite simulazioni in Locbif da Casagrandi-Gatto.

#### 3.1 Il Modello

E' naturale chiedersi se è possibile scrivere un modello deterministico che approssimi meglio quello markoviano.

D'altronde il modello diventa poco maneggevole, quando si considerano gli effetti distruttivi, dovuti sia all'uomo sia alla natura, su un ambiente già frammentato (quindi su una metapopolazione).

Si è allora pensato di costruire con un modello compatto in cui le variabili di stato sono la probabilità che un patch sia vuoto ed il numero medio d'individui per patch.

Tramite questo modello è stato analizzato il "disturbo" provocato dalla perdita permanente di patches, erosione di patches esistenti e catastrofi casuali che incidono solo sugli individui che popolano un patch (per esempio epidemie, che possono distruggere l'intera popolazione di un patches).

Il fine del modello consiste nel valutare il rischio d'estinzione legato a questi tre disturbi, differenziando i casi di dispersione attiva (moto degli animali) e passiva (trasporto dovuto ad altri mezzi, tipo il vento).

Ricordiamo che il numero medio  $F(t)$  di colonizzatori (per patch) che hanno successo è dato dalle (2.1.1), (2.1.2), (2.1.3):

$$F(t) = aS_p(t)$$

con

$$S_p(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_i \cdot i \cdot p_i(t)$$

$$a = ks_c$$

dove  $k < 1$  rappresenta invece la probabilità che un individuo arrivi in un patch abitabile e

$$s_c = \frac{\mathcal{E}}{\chi + \mathcal{E}}$$

è probabilità di sopravvivenza nella Common Pool.

Se l'immigrazione avviene attraverso un ambiente su cui l'uomo agisce distruggendo permanentemente parti di patches, il successo durante la colonizzazione dipende anche dalla frazione di patches, che indichiamo con  $h$ , che rimangono intatti (al di fuori dell'habitat originale).

Il parametro  $h$  sarà dunque un indicatore di perdita di habitat:  $h = 0$  significa che il paesaggio è stato completamente alterato e reso inabitabile per la specie in esame, mentre  $h = 1$  indicherà che tutti i patches originali sono stati preservati.

Con la perdita di habitat, il numero medio  $F(t)$  di dispersi che giungono in un patch abitabile, è dato da:



$$F(t) = a\phi(h)S_p(t) \quad (3.1.1)$$

dove  $\phi(h)$  è la misura del successo durante la colonizzazione ( $0 = \phi(0) \leq \phi(h) \leq \phi(1) = 1$ ).

Più precisamente  $\phi(h)$  è una funzione monotona crescente di  $h$ , poiché la probabilità di trovare un habitat favorevole prima di morire decresce al decrescere dell'habitat disponibile. La forma analitica di  $\phi(h)$  dipende dall'abilità della specie di riconoscere i patches abitabili, ed in generale, valgono le proprietà:

$$\frac{d\phi(h)}{dh} > 0, \quad \frac{d^2\phi(h)}{dh^2} \leq 0$$

poiché la ricerca di un habitat favorevole dipende dal tipo di dispersione: casuale se è passiva, non casuale (e quindi funzione dell'abilità della specie) se è attiva. Una forma semplice di  $\phi(h)$  che soddisfi le condizioni precedenti è  $\phi(h) = h^\alpha$ , con  $\alpha$  positiva costante e minore o uguale ad uno.

Il parametro  $\alpha$  è legato inversamente alla specifica abilità di distinguere un habitat favorevole da uno ostile, di conseguenza  $\alpha = 1$  indicherà che il processo di dispersione è passivo (es. semi): non si è per niente abili ad individuare patch favorevoli.

Intuitivamente si può considerare come *indicatore dell'abilità di colonizzazione* di una specie, il numero massimo di territori in cui un animale riesce a cercare prima di morire ([21]).

Oltre alla distruzione fisica dei patches, si può considerare il disturbo causato dalle catastrofi casuali che può estinguere intere popolazioni locali lasciando intatti i patches (epidemie o variazioni microclimatiche).

Gli effetti di queste catastrofi ambientali possono essere incorporati nel modello di Markov in diversi modi a seconda di come li intendiamo.

Un'epidemia, per esempio, può uccidere solo una frazione della popolazione locale (*disastro parziale*) oppure tutti gli individui della popolazione locale. Nel secondo caso parleremo di *disastro totale* ([1], [13] e [25]).

Supponendo di essere nel caso di *disastro totale*, basterà introdurre un singolo parametro  $m$ , tasso d'occorrenza di catastrofe, nella catena Markoviana.

Quindi tenendo conto sia della perdita di habitat, che riduce le probabilità di arrivare ad un patch favorevole, sia dei disastri ambientali, che possono ridurre a zero il numero d'individui che abitano un patch, il modello markoviano (2.1.5) diviene:

$$\begin{cases} \dot{p}_0(t) = -ah^\alpha S_p(t)p_0(t) + (\mu_1 + D_1)p_1(t) + m(1 - p_0) \\ \dot{p}_i(t) = [v_{i-1} \cdot (i-1) + ah^\alpha S_p(t)] \cdot p_{i-1}(t) - [(v_i + \mu_i + D_i) \cdot i + ah^\alpha S_p(t) + m] \cdot p_i(t) + \\ \quad + [(\mu_{i+1} + D_{i+1}) \cdot (i+1)] \cdot p_{i+1}(t) \end{cases}, \quad \forall i \geq 1 \quad (3.1.2)$$

Se inoltre assumiamo che il tasso di crescita demografica locale,  $v_i - \mu_i$ , si annulli in corrispondenza del parametro  $K \geq 1$ , detto *capacità portante*,  $K$  può essere considerato un indicatore della taglia del patch, in questo modo si può descrivere anche il disturbo legato all'erosione di un patch tramite la decrescita della capacità portante, che verrà ridotta di una certa quantità, i.e.  $(1 - \eta)K$ , dove  $\eta$  è la frazione di patch eroso.

L'erosione dell'habitat, è un'altra causa d'estinzione per le specie poiché riduce l'area dei patches abitabili ([16]).

Il modello (3.1.2) risulta essere molto complesso. L'espressione analitica della distribuzione all'equilibrio non è disponibile se il tasso di disastro ambientale non è trascurabile, quindi non si può utilizzare il criterio di persistenza  $E_0 = 1$ . Inoltre è abbastanza difficile registrare le esatte dinamiche in tutti i patches e coerentemente derivare la distribuzione delle abbondanze locali, mentre semplici informazioni come frequenza dei patches vuoti e media e varianza d'abbondanze per patch sono più facilmente disponibili.

Una delle tecniche per passare dalla catena di Markov al modello compatto è quella del “**Moment closure**”, usata anche nelle dinamiche ospite-parassita ([2]). L'idea consiste nel derivare dal sistema Markoviano le equazioni per le dinamiche dei primi pochi momenti centrali della distribuzione dei  $p_i$ , ottenendo così un modello compatto in cui si considerano solo il rischio d'estinzione ed i primi due momenti della distribuzione delle abbondanze nei patches occupati (permane l'effetto della stocasticità demografica).

Come primo passo esprimeremo il modello in termini di  $\delta_i$ , ossia delle probabilità condizionali che un patch sia occupato da uno o più individui:

$$\delta_i(t) = \frac{p_i(t)}{(1 - p_0(t))} (\Leftrightarrow p_0(t) \neq 1) \quad (3.1.3)$$

questa ultima assunzione semplificherà il modello compatto, permettendoci di scriverlo in due blocchi uno in funzione di  $\dot{p}_0(t)$ , l'altro in  $\dot{\delta}_i(t)$ .

La (2.1.1) diviene allora:

$$S_p(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_i \cdot i \cdot p_i(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_i \cdot i \cdot \delta_i(t)(1 - p_0(t)) = S(t)(1 - p_0(t)) \quad (3.1.4)$$

dove:

$$S(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_i \cdot i \cdot \delta_i(t) = \frac{S_p(t)}{1 - p_0(t)}. \quad (3.1.5)$$

Si noti che:

$$\delta_0(t) = \frac{p_0(t)}{(1 - p_0(t))}.$$

Si osservi, ora, che le dinamiche di  $\delta_i$  non dipendono direttamente dal tasso di disastro ambientale  $m$ , poiché queste probabilità dipendono dalle zone che sono occupate.

Di conseguenza, se nel modello Markoviano con l'aggiunta dei disturbi (3.1.2), si sostituisce  $\delta_i$ , facendo un po' d'algebra, si ottiene un sistema d'equazioni nelle incognite:

- $p_0(t)$  probabilità che il patch sia vuoto;
- $M_\delta(t) = \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \delta_i(t)$ , media condizionale delle abbondanze nei patches occupati;
- $\sigma_\delta^2(t) = \sum_{i=1}^{\infty} (i - M)^2 \cdot \delta_i(t)$ , varianza ;

- ..., momenti centrali d'ordine superiori al secondo.

Troncando poi il modello ai primi due momenti si ha un sistema in tre equazioni in tre incognite.

Questa operazione, però, richiede due differenti ipotesi:

1. si devono fare alcune assunzioni specifiche sulla dipendenza dalla densità dei tassi  $\nu_i, \mu_i$ , e  $D_i$  in maniera che i secondi membri delle equazioni riguardanti media e varianza siano espressi come funzioni di  $\delta_1$  ed i momenti di  $\delta_i$ .
2.  $\delta_1$  ed i momenti del terzo ordine o più grandi devono essere specificati come funzioni di  $M_\delta$  e  $\sigma_\delta^2(t)$ .

A tal scopo dobbiamo assumere che in ogni istante di tempo  $t$  la distribuzione condizionale  $\delta_i$  sia uguale ad una teorica distribuzione  $\Delta$  per il numero d'individui nei patches occupati, vale a dire:

$$\delta_i(t) = \Delta(i, M_\delta(t), \sigma_\delta^2(t))$$

Per esempio, se la distribuzione teorica è specificata dal solo suo momento del primo ordine (Poisson e binomiale negativa con parametri clumping fissati) allora  $\delta_1, \sigma_\delta^2(t)$  ed il momento del terzo ordine sono funzioni di  $M_\delta$  ed il modello compatto consiste in due sole equazioni che specificano le dinamiche della probabilità che un patch sia vuoto e della media dell'abbondanza in patches non vuoti.

Dunque, la crescita è logistica, con la parametrizzazione definita dalle (2.3.1) e (2.3.2), che nel nostro caso diventano:

$$\nu_1 - \mu_1 = r \left( 1 - \frac{1}{K} \right), \quad (\text{con } \nu_1 + \mu_1 = \beta + \gamma) \quad (3.1.6)$$

$$\mu_1 = \frac{1}{2} \left[ \beta + \gamma - r \left( 1 - \frac{1}{K} \right) \right], \quad \text{con } -\frac{r}{K} < \gamma < \frac{r}{K} \text{ e } \beta > r \quad (3.1.7)$$

e se la dispersione è indipendente dalla densità ( $D_i = D$ ), si otterrà il seguente sistema autonomo:

$$\begin{cases} \dot{p}_0 = (1 - p_0) [(\mu_1 + D)\delta_1 - ah^\alpha p_0 S + m] \\ \dot{M}_\delta = r M_\delta \left( 1 - \frac{M_\delta}{K} \right) - \frac{r}{K} \sigma_\delta^2 + (\mu_1 + D)\delta_1 M_\delta - S \left[ (1 - ah^\alpha) + ah^\alpha p_0 M_\delta \right] \\ \dot{\sigma}_\delta^2 = \beta M_\delta + 2r \sigma_\delta^2 + S \left[ 1 + ah^\alpha (1 - 2p_0 M_\delta) \right] + \left( \gamma + 2 \frac{r}{K} M_\delta \right) (M_\delta^2 + \sigma_\delta^2) + \\ + [(\mu_1 + D)\delta_1 - ah^\alpha p_0 S] (-M_\delta^2 + \sigma_\delta^2) - 2 \frac{r}{K} \sum_{i=1}^{\infty} i^3 \delta_i - 2D \sigma_\delta^2 \end{cases} \quad (3.1.8)$$

dove le variabili  $p_0, M_\delta, \sigma_\delta, S$  sono funzioni del tempo.

Se infine, si sceglie come distribuzione la binomiale negativa:

$$\begin{cases} \delta_1 = \left(1 + \frac{M-1}{\chi}\right)^{-\chi} \\ \sigma^2 = (M-1) + \frac{(M-1)^2}{\chi} \end{cases} \text{ con } \chi = 1 \Rightarrow \begin{cases} \delta_1 = M^{-1} \\ \sigma^2 = M(M-1) \end{cases}$$

si ottiene il modello compatto:

$$\begin{cases} \dot{p}_0 = [-ah^\alpha Sp_0 + (\mu_1 + D)M^{-1} + m](1 - p_0) \\ \dot{M} = rM\left(1 - \frac{M}{K}\right) - \frac{r}{K}M(M-1) + (\mu_1 + D) - S - ah^\alpha Sp_0M + ah^\alpha S \end{cases} \quad (3.1.9)$$

dove per alleggerire la notazione si è omissso il pedice  $\delta$ .

Si osservi che, come già anticipato, poiché la distribuzione binomiale negativa è specificata dal solo suo momento del primo ordine il modello è stato troncato a due equazioni in due incognite.

Tenendo conto che  $D_i = D \Rightarrow S = DM$  la (3.1.9) si può scrivere:

$$\begin{cases} \dot{p}_0 = [-ah^\alpha DMp_0 + (\mu_1 + D)M^{-1} + m](1 - p_0) \\ \dot{M} = rM\left(1 - \frac{M}{K}\right) - \frac{r}{K}M(M-1) + (\mu_1 + D) - DM - ah^\alpha DM^2p_0 + ah^\alpha DM \end{cases} \quad (3.1.10)$$

In generale affinché le soluzioni del sistema abbiano senso, dal punto di vista biologico, esse devono soddisfare la condizione:

$$\begin{cases} 0 \leq p_0(t) \leq 1 \\ M(t) \geq 1 \end{cases} .$$

Quindi i punti d'equilibrio che indicano la sopravvivenza della specie saranno del tipo:

$$\begin{cases} 0 \leq \bar{p}_0 < 1 \\ \bar{M} \geq 1 \end{cases} \quad (3.1.11)$$

mentre l'equilibrio che rappresenta l'equilibrio associato all'estinzione, sarà del tipo

$$\begin{cases} \bar{p}_0 \rightarrow 1 \\ \bar{M} \geq 1 \end{cases} . \quad (3.1.12)$$

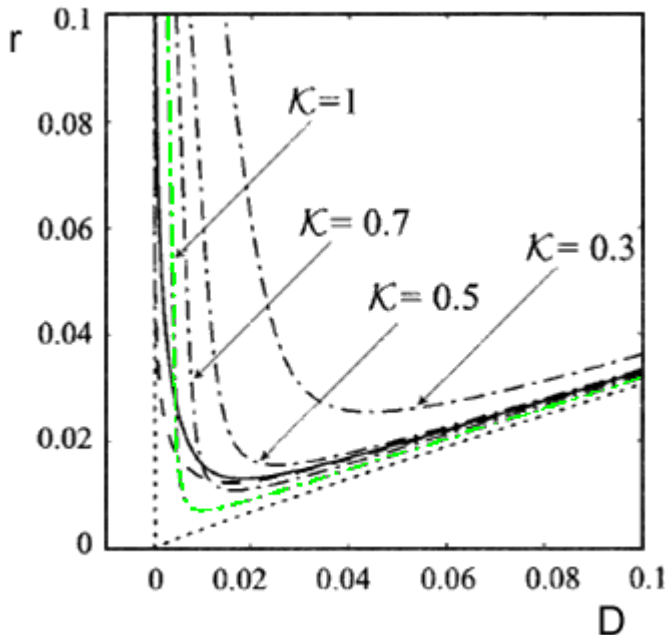
Si noti, infine, che  $M(t) = M_\delta(t)$  è una media condizionata ad essere diversa da zero (perché è condizionata dal fatto che il patch non sia vuoto), quindi assumerà valori maggiori od uguali ad uno (il numero successivo a zero nel caso discreto).

La media reale d'individui per patch sarà data, invece, da:  $M_r(t) = M_\delta(1 - p_0(t))$ .

Pertanto quando  $p_0(t) \rightarrow 1 \Rightarrow M_r(t) = 0$ , mentre  $M_\delta(t) \geq 1$ .

### 3.2 Simulazioni in Locbif

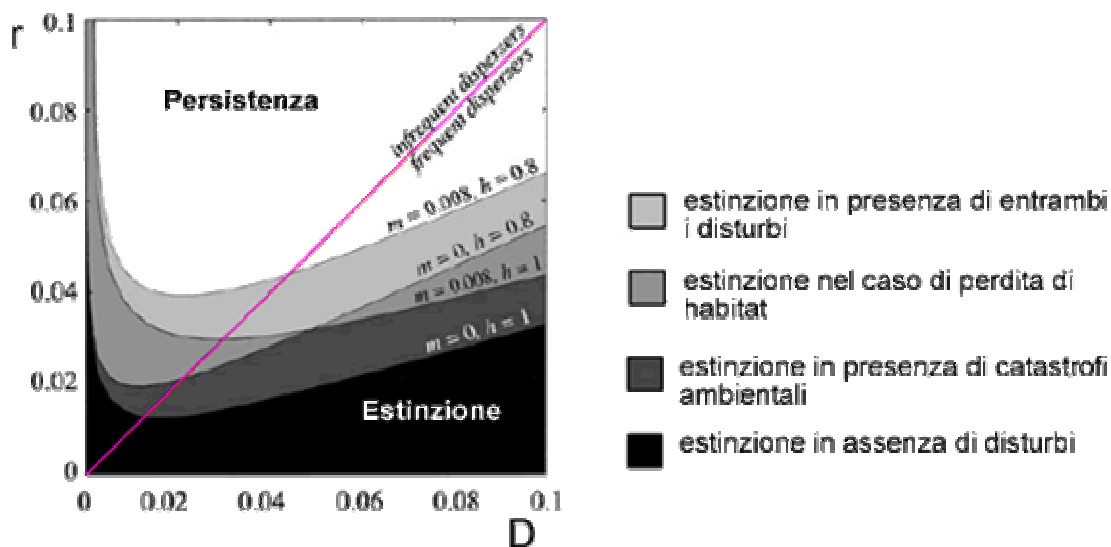
Dalle simulazioni con il Locbif sono stati ricavati ([5]) i limiti di persistenza-esistenza della specie come biforcazioni transcritiche nel piano di due parametri: tasso di dispersione e di crescita intrinseco. In assenza di disturbo il modello con la binomiale negativa approssima bene il risultato ottenuto col modello markoviano(Figura 7).



**Figura 7 - Limiti di Persistenza-Estinzione del Modello Compatto.**

Limiti di Persistenza-Estinzione di differenti modelli compatti con crescita logistica e dispersione indipendente dalla densità, nello spazio dei parametri  $(D, r)$ , nel caso d'assenza di disturbi ( $m = 0, h = 1$ ). La popolazione persiste sopra alle curve. La linea punteggiata è stata ricavata dal modello compatto supponendo che la distribuzione ipotetica nella tecnica della chiusura dei momenti sia una Poissoniana. Mentre le curve tratteggio-punteggiate sono i limiti nel caso in cui la distribuzione ipotetica sia una negativa binomiale quando il clumping parameter  $\kappa$  è fissato a valori differenti, in particolare è evidenziata in verde la curva relativa al valore  $\kappa = 1$ . Infine la curva continua corrisponde al limite d'estinzione per il modello infinito dimensionale Markoviano.([ 5]).

Inserendo i possibili disturbi nel modello si conclude che le catastrofi ambientali incrementano il rischio d'estinzione sia per *frequent disperser* sia per gli *infrequent*, mentre la perdita casuale di patches ha più influenza sui *frequent*, così come l'erosione danneggia maggiormente gli *infrequent disperser*. Tuttavia i danni maggiori sono provocati dalla sinergia di tutti i disturbi, infatti, si ottiene che essi danneggiano entrambi i tipi di *disperser* sia nel caso di dispersione attiva sia in quello di dispersione passiva (Figura 8).



**Figura 8 - Curve di Persistenza in presenza di disturbi.**

Curve di persistenza estinzione nello spazio dei parametri  $(D, r)$ , nel caso d'assenza di disturbo, perdita di habitat, catastrofi ambientali e nel caso di sinergia dei due fenomeni. La sopravvivenza della metapopolazione è garantita sopra la curva in esame, mentre sotto c'è l'estinzione([5])

### 3.3 Verifica dei risultati ottenuti da Casagrandi-Gatto

Eseguiamo, ora, uno studio analitico dei risultati ottenuti tramite simulazioni con Locbif del modello compatto, in assenza di disturbi, di Casagrandi-Gatto([5]). Tale analisi, pur non avendo prodotto nessun nuovo risultato, conferma le conclusioni ottenute dai due autori tramite le simulazioni.

Tale studio è servito come preparazione all'analisi del modello da me introdotto nel caso di due metapopolazioni.

#### 3.3.1 Esistenza delle soluzioni: Estinzione

In assenza di disturbi ( $m = 0, h = 1$ ), il modello (3.1.10) diviene:

$$\begin{cases} \dot{p}_0 = [-aDp_0 + (\mu_1 + D)M^{-1}](1 - p_0) \\ \dot{M} = -2\frac{r}{K}M^2 - aDp_0M^2 + \left(r + \frac{r}{K} - (1-a)D\right)M + (\mu_1 + D) \end{cases} \quad (3.3.1.1)$$

fissiamo poi gli altri parametri:

$$a = 0.75; K = 10; \beta = 0.2; \gamma = 0.001.$$

Allora, i punti d'equilibrio del modello compatto (3.3.1.1) sono dati dal sistema:

$$\begin{cases} \left[-\frac{3}{4}Dp_0 + (\mu_1 + D)M^{-1}\right](1 - p_0) = 0 \\ -\frac{2}{10}rM^2 - \frac{3}{4}Dp_0M^2 + \left(\frac{11}{10}r - \frac{1}{4}D\right)M + (\mu_1 + D) = 0 \end{cases} \quad (3.3.1.2)$$

Studiamo l'equilibrio associato all'estinzione:

$$\begin{cases} \bar{p}_{0,ext} \rightarrow 1 \\ M_{ext} \geq 1 \end{cases}$$

di conseguenza, dalla seconda equazione del sistema (3.3.1.2) si ricava:

$$\begin{aligned} -\frac{1}{20}(4r + 15D)M^2 + \frac{1}{20}(22r - 5D)M + (\mu_1 + D) &= 0 \\ (4r + 15D)M^2 - (22r - 5D)M - 20(\mu_1 + D) &= 0 \end{aligned}$$

il delta è positivo essendo:

$$\Delta = (22r - 5D)^2 + 80(\mu_1 + D)(4r + 15D) > 0$$

e le soluzioni sono date da:

$$M_{ext} = \frac{(22r - 5D) \pm \sqrt{\Delta}}{2(4r + 15D)}.$$

Osserviamo che ci sono sempre due radici discordi indipendentemente dal segno della quantità  $22r - 5D$ , quindi prenderemo solo quella positiva che in ogni caso è:

$$M_{ext} = M_{ext}^+ = \frac{(22r - 5D) + \sqrt{\Delta}}{2(4r + 15D)} \quad (3.3.1.3)$$

per ogni valore di  $D$ .

Bisogna ora studiare per quali valori dei parametri  $D, r$  la soluzione (3.3.1.3) è accettabile, i.e. soddisfa la seconda della (3.1.11) ossia:

$$M_{ext} = \frac{(22r - 5D) + \sqrt{\Delta}}{2(4r + 15D)} \geq 1.$$

Si osservi subito che

$$M_{ext} = 1$$

non è soluzione del sistema (3.3.1.2), infatti sostituendola nella seconda equazione del sistema si ottiene:

$$\frac{9}{10}r + \mu_1 = 0$$

il che è un assurdo, perché i parametri sono sempre positivi.

Cerchiamo, dunque, i valori dei parametri dispersione e tasso di crescita intrinseco che soddisfano la relazione:

$$M_{ext} > 1 \quad (3.3.1.4)$$

ossia la disequazione:

$$\frac{(22r - 5D) + \sqrt{\Delta}}{2(4r + 15D)} > 1$$

Facendo un po' di conti si ottiene:

$$\begin{aligned} (22r - 5D) + \sqrt{\Delta} &> 8r + 30D \\ \sqrt{\Delta} &> 35D - 14r \\ 288r^2 + 1080Dr + 80\mu_1(4r + 15D) &> 0 \end{aligned}$$

L'ultima disequazione è sempre verificata per valori positivi dei parametri. Quindi la (3.3.1.4) è dimostrata per ogni valore di  $D$  ed  $r$ .

Possiamo, dunque, concludere che la soluzione:

$$\begin{cases} p_{0,ext} = 1 \\ M_{ext} = \frac{(22r - 5D) + \sqrt{\Delta}}{2(4r + 15D)} > 1 \end{cases} \quad \text{con} \quad \Delta = (22r - 5D)^2 + 80(\mu_1 + D)(4r + 15D) > 0 \quad (3.3.1.5)$$

è un punto d'equilibrio del sistema (3.3.1.1) per ogni coppia di valori  $(D, r)$ , tale equilibrio rappresenta l'estinzione della metapopolazione.



### 3.3.2 Esistenza delle soluzioni: Persistenza

I punti d'equilibrio del modello compatto (3.3.1.1) che rappresentano la persistenza sono invece dati dal sistema:

$$\begin{cases} -\frac{3}{4}DMp_0 + (\mu_1 + D)M^{-1} = 0 \\ -2\frac{r}{10}M^2 - \frac{3}{4}Dp_0M^2 + \left(\frac{11}{10}r - \frac{1}{4}D\right)M + (\mu_1 + D) = 0 \end{cases} \quad \text{con } p_0 \neq 1 \quad (3.3.2.1)$$

da cui si ottiene subito l'espressione della probabilità:

$$\begin{cases} p_{0,pers} = \frac{4(\mu_1 + D)}{3DM^2} \\ -\frac{1}{5}rM^2 - \frac{3}{4}Dp_0M^2 + \left(\frac{11}{10}r - \frac{1}{4}D\right)M + (\mu_1 + D) = 0 \end{cases} \quad (3.3.2.2)$$

Si noti che, anche in questo, caso  $M \neq 1$ , perché se così non fosse si avrebbe:

$$p_{0,pers} = \frac{4(\mu_1 + D)}{3D} = \frac{4\mu_1}{3D} + \frac{4D}{3D} = \frac{4\mu_1}{3D} + \frac{4}{3} > 1$$

quindi il valore  $M = 1$  non può essere accettato, altrimenti la funzione  $p_{0,pers}$  non rappresenta più una probabilità.

Dalla prima equazione del sistema (3.3.2.2) si ricava:

$$\frac{3}{4}DM^2 p_{0,pers} = (\mu_1 + D)$$

semplificando nella seconda ,allora, si trova:

$$\begin{cases} p_{0,pers} = \frac{4(\mu_1 + D)}{3DM^2} \\ \left[ -\frac{r}{5}M + \left(\frac{11}{10}r - \frac{1}{4}D\right) \right] M = 0 \end{cases}$$

Scartiamo subito la soluzione  $M = 0$  ed osserviamo che  $p_{0,pers} > 0$  sempre.

Dunque:

$$\begin{cases} p_{0,pers} = \frac{4(\mu_1 + D)}{3DM^2} \\ M = \frac{(22r - 5D)}{r} \end{cases} \quad (3.3.2.3)$$

L'equilibrio è ammissibile solo se:

$$\begin{cases} 0 < p_{0,pers} < 1 \\ M_{pers} > 1 \end{cases} \quad (3.3.2.4)$$

Studiamo prima la funzione media d'individui per patch:

$$M_{pers} = \frac{22r - 5D}{4r} > 1.$$

Analizziamo, quindi, l'equazione:

$$22r - 5D = 4r$$

al variare dei parametri  $D$  ed  $r$ .

Ricavando il tasso di crescita intrinseco come funzione della dispersione si ottiene l'equazione della retta passante per l'origine:

$$r^* = \frac{5}{18} D \quad (3.3.2.5)$$

Nello spazio dei parametri allora tale retta è rappresentata da:

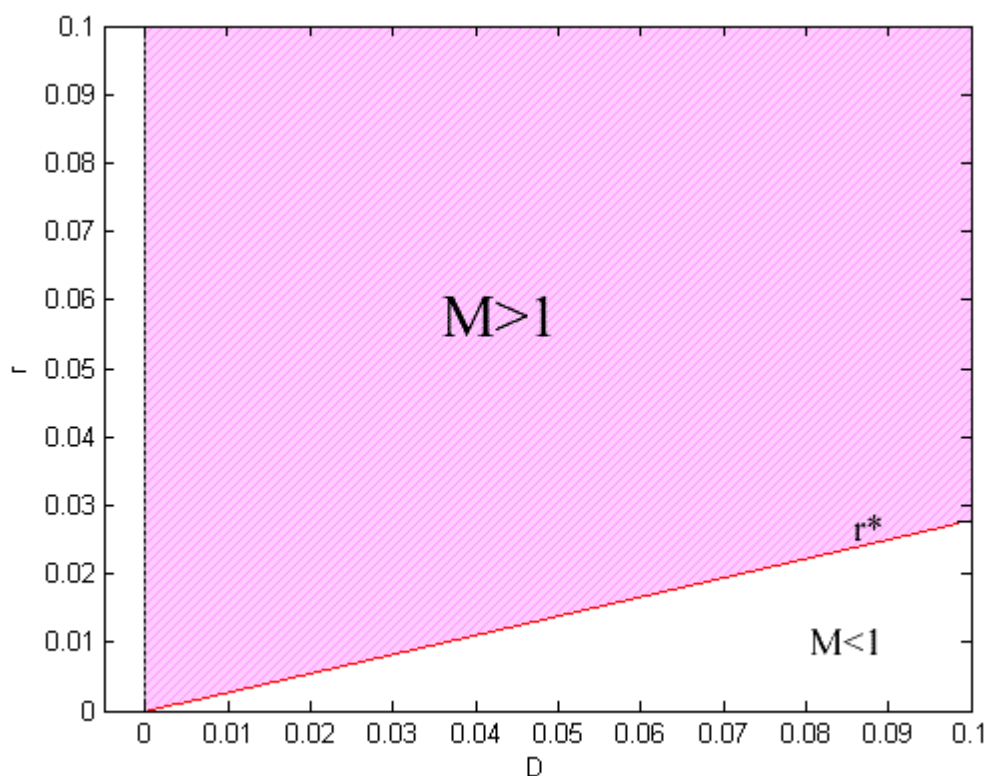


Figura 9 - Grafico della retta  $18r^* = 5D$

Si osservi che sopra  $r^*$ , si ha:

$$r > \frac{5}{18}D \quad (3.3.2.6)$$

di conseguenza:

$$M_{pers} = \frac{22r - 5D}{4r} > 1$$

mentre al di sotto della retta (3.3.2.5)  $M_{pers} < 1$ .

E' dunque necessario che la scelta dei parametri sia fatta in modo che la coppia  $(D, r)$  si trovi sopra la retta  $r^*$ , ma bisogna anche controllare quali di queste coppie sono tali che:

$$p_{0,pers} = \frac{4(\mu_1 + D)}{3DM^2} < 1. \quad (3.3.2.7)$$

Ricordando che valgono le (3.1.6) e (3.1.7) si ricavano le seguenti relazioni:

$$\mu_1 = \frac{1}{2} \left[ \beta + \gamma + \frac{r}{K} - r \right]$$

onde ricordando che abbiamo fissato  $K = 10; \beta = 0.2; \gamma = 0.001$ :

$$\mu_1 = \frac{1}{20} \left( \frac{201}{10^2} - 9r \right) \quad (3.3.2.8)$$

ed inoltre:

$$0.01 < r < 0.2. \quad (3.3.2.9)$$

Osserviamo allora che la retta (3.3.2.5) va considerata per i valori di D tali che:

$$0.01 < r^* = \frac{5}{18}D < 0.2$$

cioè per

$$\frac{18}{500} < D < \frac{18}{25} = 0.72.$$

Sostituendo poi il valore della media nella funzione probabilità:

$$p_{0,pers} = \frac{64r^2(\mu_1 + D)}{3D(22r - 5D)^2} \quad (3.3.2.10)$$

si osserva subito che la funzione non è definita per i valori di  $D, r$  tali che:

$$D=0 \quad \text{ed} \quad D = \frac{22}{5}r \quad (3.3.2.11)$$

ma se scegliamo i parametri al di sopra della retta  $r^*$  allora

$$r > \frac{5}{18}D > \frac{5}{22}D \quad (3.3.2.11\text{bis})$$

ed il secondo punto di discontinuità della (3.3.2.11) è automaticamente escluso; se imponiamo anche  $D \neq 0$ , la funzione  $p_{0,pers}(D,r)$  è sempre definita al di sopra della retta (3.3.2.5).

Ora bisogna vedere quando vale la (3.3.2.7), ossia quando:

$$1 - p_{0,pers} = 1 - \frac{64r^2(\mu_1 + D)}{3D(22r - 5D)^2} > 0$$

onde:

$$3D(22r - 5D)^2 - 64r^2(\mu_1 + D) > 0$$

allora sostituendo il valore del tasso di mortalità espresso dalla (3.3.2.8) si ha:

$$3D(22^2 r^2 + 25D^2 - 220Dr) - \frac{64}{20} r^2 \left( \frac{201}{100} - 9r + 20D \right) > 0$$

$$144r^3 - \frac{804}{25} r^2 + 6940Dr^2 - 3300D^2 r + 375D^3 > 0.$$

Poniamo:

$$F(D,r) = 144r^3 - \frac{804}{25} r^2 + 6940Dr^2 - 3300D^2 r + 375D^3 \quad (3.3.2.12)$$

essendo poi:

$$F(D,r) = 1 - p_0(D,r) \quad (3.3.2.13)$$

tale funzione è tale che:

$$F(D,r) > 0 \Leftrightarrow p_0 < 1. \quad (3.3.2.14)$$

### 3.3.3 Simulazioni Matlab

Simulando la funzione  $F(D, r)$  in tre dimensioni si ottiene il grafico:

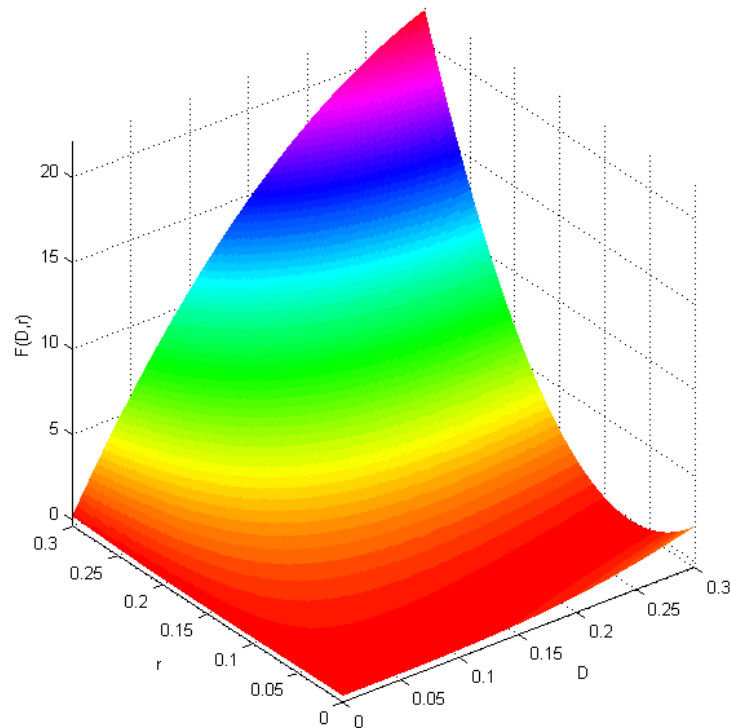


Figura 10 – Grafico Tridimensionale della funzione  $F(D, r)$

da cui si ricavano le curve di livello nel piano  $Dr$ :

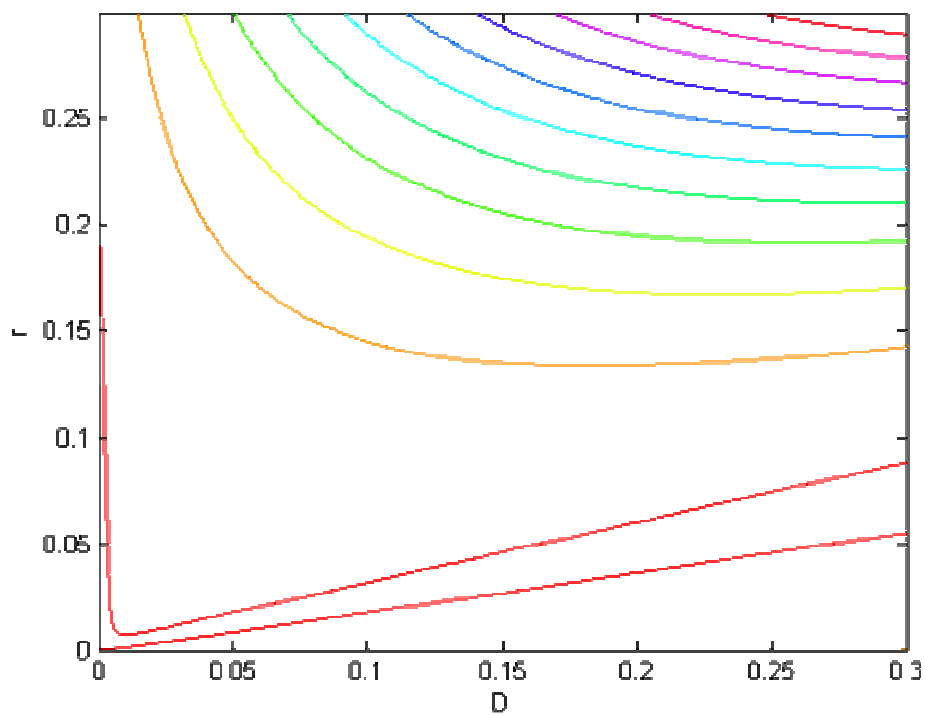
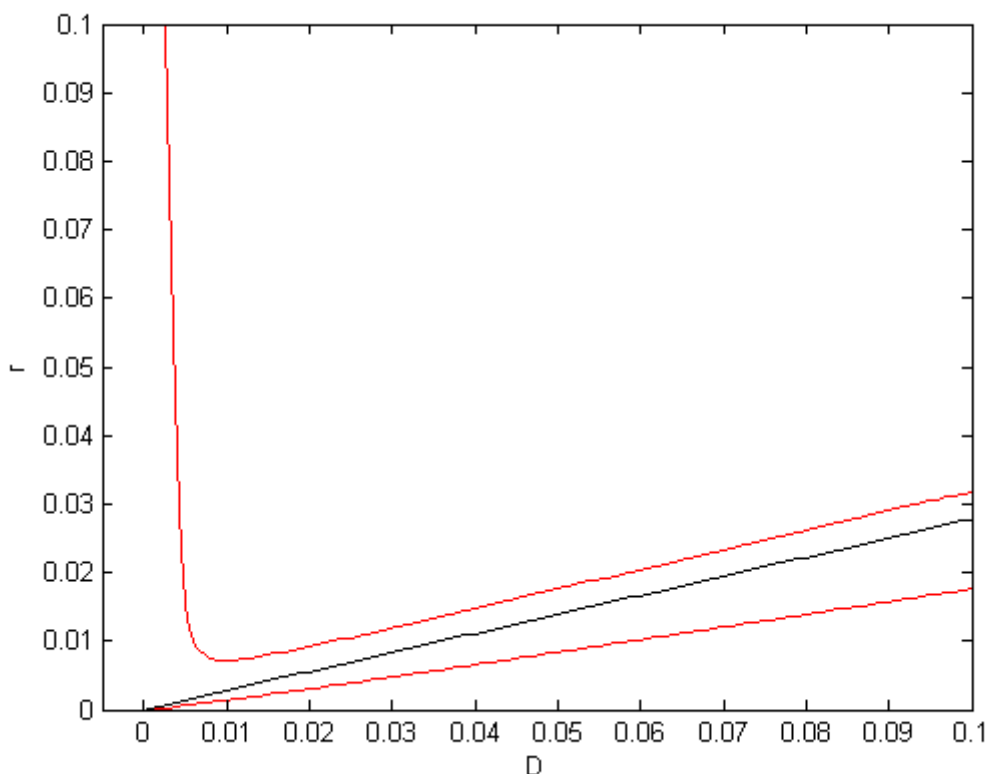


Figura 11 - Curve di livello della funzione  $F(D, r)$

e quindi le curve di livello relative a  $F(D, r) = 0$  :



**Figura 12 - Curve di livello della funzione  $F(D, r)$  nel piano  $F(D, r) = 0$**   
(in rosso, mentre la retta nera è  $18r^* = 5D$ ).

Confrontando **Figura 11** e **Figura 12**, si deduce che, la (3.3.2.14) è soddisfatta sopra la curva rossa. Ricordando poi che al di sopra della retta (3.3.2.5), (in **Figura 12** la retta nera) la media è maggiore di uno, si conclude che le coppie di parametri accettabili sono quelli sopra la curva rossa, cioè nell'area intersezione delle due identificate rispettivamente dalla curva rossa e dalla retta nera.

Il grafico di **Figura 12** presenta lo stesso andamento trovato da Casagrandi-Gatto con le simulazioni in Locbif (**Figura 7**).

Si osservi però che il grafico di **Figura 12** è stato ricavato dal solo studio dell'esistenza del punto d'equilibrio mentre il grafico di **Figura 7** evidenzia la zona del piano  $Dr$  in cui la soluzione non solo esiste ma è anche asintoticamente stabile.

I due grafici hanno lo stesso andamento perché dimostreremo (sez. 3.3.5) che l'equilibrio (3.3.2.4) laddove esiste, nello spazio dei parametri  $(D, r)$ , è asintoticamente stabile.

### 3.3.4 Studio analitico del caso $r = 0.08$

Fissando il tasso di crescita intrinseco le funzioni espresse dalle (3.3.2.3) e (3.3.2.12) diventano funzioni in una sola variabile,  $D$ , in particolare la (3.3.2.12) si può studiare come funzione di terzo grado in  $D$ .

Sia  $r = 0.08$ , di conseguenza per la (3.3.2.8) anche  $\mu_1$  sarà fissato:

$$\mu_1 = \frac{129}{2 \cdot 10^3} = 0.0645. \quad (3.3.4.1)$$

Iniziamo studiando la funzione probabilità che un patch sia vuoto in funzione del parametro  $D$ :

$$p_{0,pers}(D) = \frac{64r^2(\mu_1 + D)}{3D(22r - 5D)^2}.$$

Abbiamo già visto che la funzione non è definita nei punti

$$D=0 \quad \text{ed} \quad D = \frac{22}{5}r.$$

Inoltre si vede subito che :

$$\begin{aligned} \lim_{D \rightarrow 0^+} p_{0,pers}(D) &= +\infty, & \lim_{D \rightarrow 0^-} p_{0,pers}(D) &= -\infty, \\ \lim_{D \rightarrow 22/5r^+} p_{0,pers}(D) &= +\infty, & \lim_{D \rightarrow 22/5r^-} p_{0,pers}(D) &= +\infty, \\ \lim_{D \rightarrow +\infty} p_{0,pers}(D) &= 0, & \lim_{D \rightarrow -\infty} p_{0,pers}(D) &= 0. \end{aligned}$$

La sua derivata:

$$\frac{\partial p_{0,pers}}{\partial D} = \frac{64r^2}{3} \left[ \frac{-\mu_1(22r - 5D)^2 + 10D(\mu_1 + D)(22r - 5D)}{(D(22r - 5D)^2)^2} \right]$$

si annulla se:

$$10D^2 + 15D\mu_1 - 22r\mu_1 = 0.$$

Essendo il delta positivo,

$$\Delta = (15D\mu_1)^2 + 40 \cdot 22r\mu_1 = (225\mu_1 + 880r)\mu_1 > 0$$

le soluzioni sono discordi:

$$\begin{aligned} D_- &= \frac{-15\mu_1 - \sqrt{\Delta}}{20} \cong -0.1653884207 < 0 \\ D_+ &= \frac{-15\mu_1 + \sqrt{\Delta}}{20} \cong 0.0686384207 > 0 \end{aligned} \quad (3.3.4.3)$$

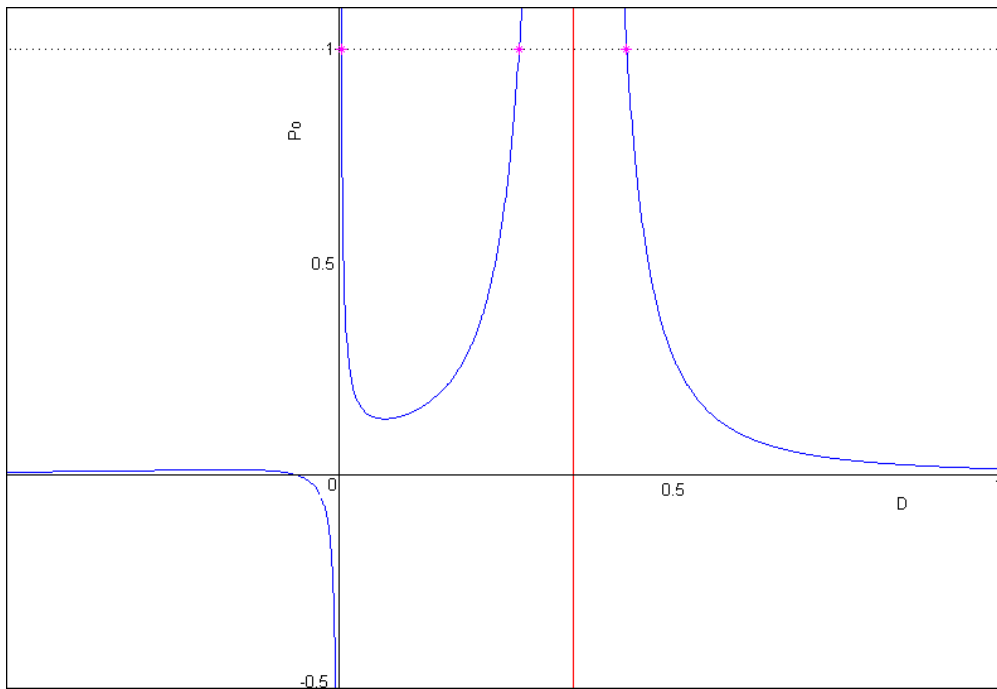
Inoltre:

$$\frac{\partial p_{0,pers}}{\partial D} > 0 \Leftrightarrow 10D^2 + 15D\mu_1 - 22r\mu_1 > 0 \Leftrightarrow \begin{cases} D < D_- \\ D > D_+ \end{cases}$$

altrimenti è negativa.

Di conseguenza,  $p_{0,pers}(D_-)$  è un punto di massimo, mentre  $p_{0,pers}(D_+)$  è un punto di minimo della funzione  $p_{0,pers}(D)$ .

Con queste informazioni siamo ora in grado di tracciare il grafico della funzione  $p_{0,pers}(D)$ :



**Figura 13 - Grafico della funzione  $p_{0,pers}(D)$**   
(in rosso la retta per  $D = 22/5r$ )

Si noti che, com'è stato in precedenza osservato, fissando il tasso di crescita intrinseco  $r = 0.08$  resta fissato anche  $\mu_1$ , inoltre affinché valga la condizione d'esistenza (3.3.2.7) bisogna studiare la disequazione:

$$p_{0,pers}(D) = \frac{64r^2(\mu_1 + D)}{3D(22r - 5D)^2} < 1 \Leftrightarrow 64r^2(\mu_1 + D) < 3D(22r - 5D)^2$$

ossia:

$$64r^2(\mu_1 + D) - 3D(22r - 5D)^2 < 0. \quad (3.3.4.4)$$

Con un pò di conti si ricava:

$$75D^3 - 660rD^2 + 1388r^2D - 64\mu_1r^2 > 0.$$



Definiamo ora la funzione:

$$g(D) = 75D^3 - 660rD^2 + 1388r^2D - 64\mu_1r^2. \quad (3.3.4.5)$$

Si osservi che

$$g(D) = 1 - \bar{p}_0(D) \quad (3.3.4.6)$$

confrontando pertanto la (3.3.4.6) con la (3.3.2.13) è facile notare che:

$$g(D) = F(D, 0.08).$$

Laddove si annulla la funzione (3.3.4.5), si ha  $p_{0,pers}(D) = 1$ , mentre dov'è positiva  $p_{0,pers}(D) < 1$ .  
Con dei semplici calcoli si ricavano le relazioni:

$$\begin{aligned} g(0) &= -64\mu_1r^2 < 0 \\ g(r) &= 75r^3 - 660r^3 + 1388r^3 - 64\mu_1r^2 = (803r - 64\mu_1)r^2 > 0 \end{aligned}$$

per cui, di sicuro la funzione si annulla almeno una volta.

Studiamo la derivata prima:

$$g'(D) = 225D^2 - 1320rD + 1388r^2 \quad (3.3.4.7)$$

Poiché il delta è positivo:

$$\frac{\Delta}{4} = 30^2 \cdot 137r^2 > 0$$

le soluzioni della (3.3.4.7) sono reali ed entrambe positive:

$$\begin{aligned} D^+ &= \frac{600r - 30r\sqrt{137}}{225} = \frac{44}{15}r - \frac{2}{15}r\sqrt{137} < \frac{44}{15}r \\ D^{++} &= \frac{600r + 30r\sqrt{137}}{225} = \frac{44}{15}r + \frac{2}{15}r\sqrt{137} > \frac{44}{15}r \end{aligned} \quad (3.3.4.8)$$

inoltre:

$$g''(D) = 450D - 1320r$$

onde:

$$g''(D) > 0 \Leftrightarrow D > \frac{44}{15}r$$

quindi la derivata seconda è positiva in  $D^{++}$  e negativa in  $D^+$ , quindi  $g(D^{++})$  è un minimo e  $g(D^+)$  è un massimo.

Con il Matlab è possibile ricavare immediatamente le soluzioni in cui si annulla la funzione  $g(D)$ .  
Calcolando le radici dell'equazione:

$$75D^3 - 660rD^2 + 1388r^2D - 64\mu_1r^2 = 0$$

si ottengono i punti:

$$D_1^* \cong 0.00302833856380$$

$$D_2^* \cong 0.26973664879067.$$

$$D_3^* \cong 0.43123501264553$$

Si dimostra (**Appendice A**) che:

$$g(D^+) > 0 \text{ e } g(D^{++}) < 0$$

e che per i seguenti valori accoppiati:

$$g\left(\frac{3}{80}r\right) < 0 \text{ e } g\left(\frac{31}{800}r\right) > 0$$

$$g\left(\frac{269}{80}r\right) > 0 \text{ e } g\left(\frac{27}{8}r\right) < 0$$

$$g\left(\frac{431}{80}r\right) < 0 \text{ e } g\left(\frac{27}{5}r\right) > 0$$

quindi in ognuno dei tre intervalli individuati cade uno zero della funzione.

Confrontando gli intervalli con i trovati col Matlab si ha che:

$$D_1^* \in \left(\frac{3}{80}r; \frac{31}{800}r\right)$$

$$D_2^* \in \left(\frac{269}{80}r; \frac{27}{8}r\right)$$

$$D_3^* \in \left(\frac{431}{80}r; \frac{27}{5}r\right)$$

(3.3.4.9)

lo studio analitico concorda con la simulazione.

Il grafico della funzione  $g(D)$  sarà quindi:

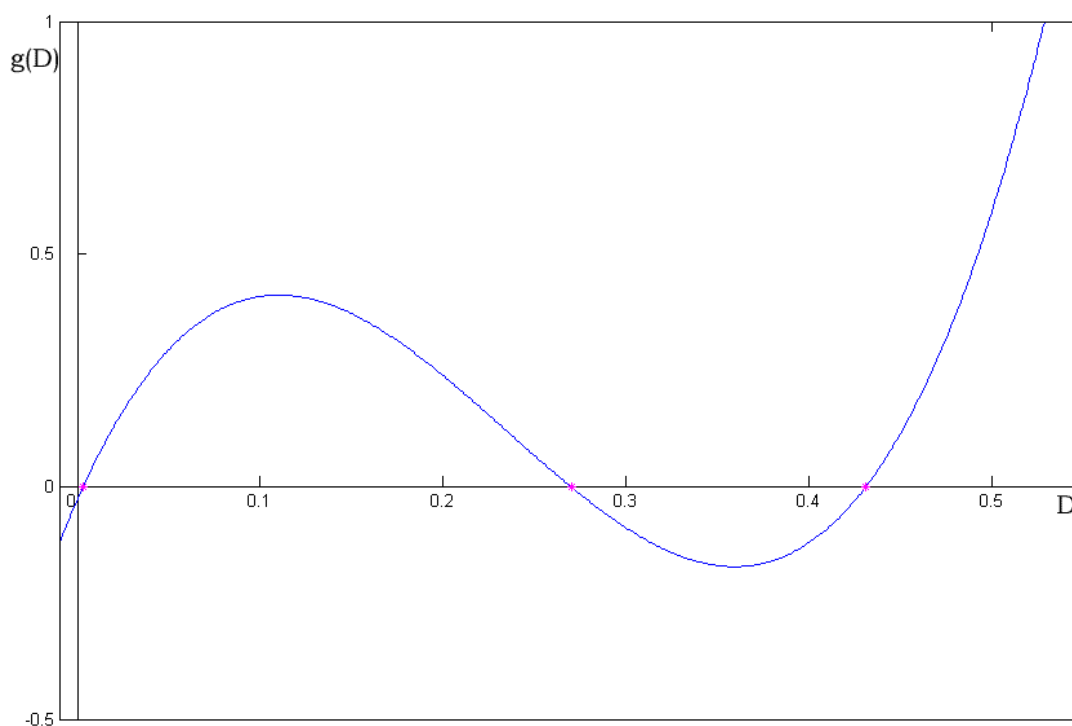


Figura 14 - Grafico della funzione  $g(D) = 1 - p_{0,pers}(D)$

onde:

$$p_{0,pers}(D) < 1 \Leftrightarrow \begin{cases} D_1^* < D < D_2^* \\ D > D_3^* \end{cases} .$$

Si osservi però che affinché la media abbia senso ( $M_{pers} > 1$ ), deve essere rispettata la condizione

(3.3.2.6), di conseguenza i valori del parametro maggiori di  $D_3^* \in \left( \frac{431}{80}r; \frac{27}{5}r \right)$  vanno esclusi,

essendo:

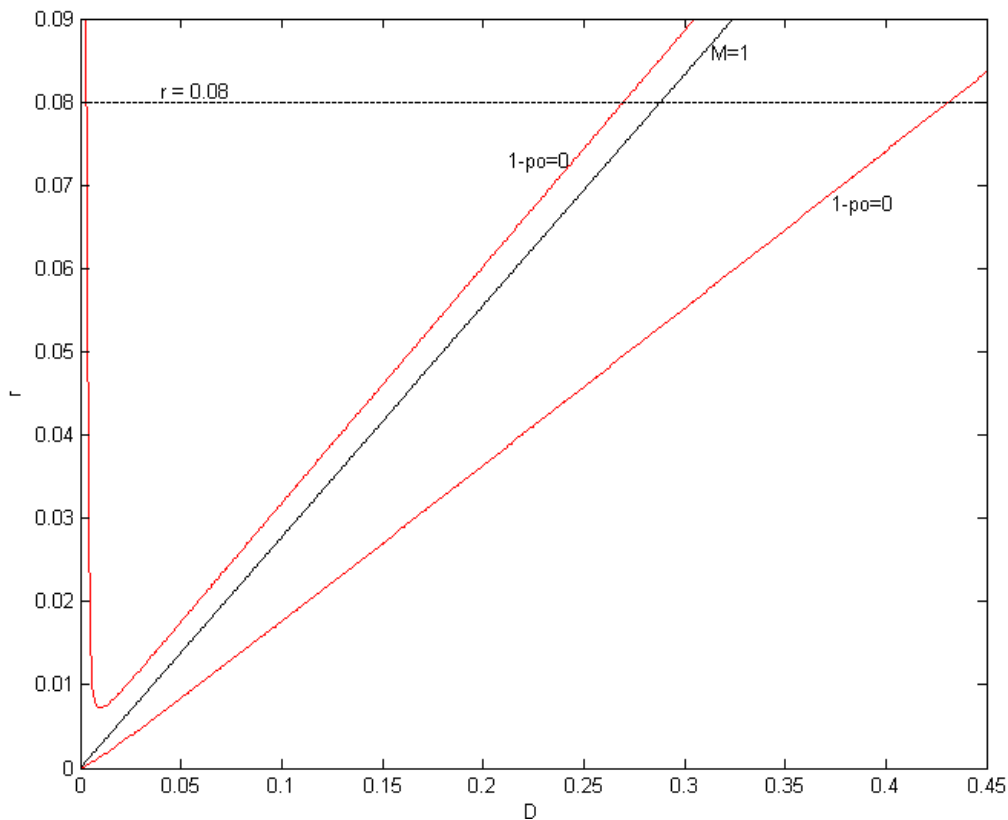
$$D < \frac{18}{5}r < \frac{431}{80}r .$$

Possiamo, dunque, concludere che i valori del parametro  $D$  per cui, fissato  $r = 0.08$ , possiamo accettare la soluzione (3.3.2.3), cioè quella che rappresenta la persistenza della metapopolazione, sono:

$$D_1^* < D < D_2^*$$

con  $D_1^*, D_2^*$  appartenenti agli intervalli definiti dalla (3.3.4.9).

Osserviamo, infine se nella **Figura 12** tracciamo la retta  $r = 0.08$ , si ottiene il seguente grafico:



**Figura 15 - Grafico delle curve d'esistenza dell'equilibrio di Persistenza.**

La retta nera è la retta per cui  $M_{pers}(D, r) = 1$ , mentre le due curve rosse sono quelle lungo le quali  $p_{0,pers}(D, r) = 1$ . L'area in cui esiste questa soluzione è data dall'intersezione delle aree del grafico che si trovano sopra le tre curve, quindi l'area sopra la curva rossa.  
(Per alleggerire le notazioni sono stati omessi i pedici "pers".)

In **Figura 15** è possibile confrontare i risultati ottenuti con le simulazioni tridimensionali della funzione  $F(D, r) = 0$  (sez. 3.3.3) e quelli ricavati con lo studio della funzione  $g(D)$  in questa sezione.

Si vede che la retta  $r = 0.08$  interseca la curva e la retta rossa, che ricordiamo rappresentano la funzione  $1 - p_{0,pers}(D, r) = 0$  in tre punti, uno dei quali si trova al di sotto della retta  $M(D, r) = 1$ , di conseguenza tale punto va scartato.

Le simulazioni sono coerenti con i risultati analitici.

### 3.3.5 Studio della stabilità

Linearizziamo il sistema (3.3.1.1).

Poniamo:

$$\begin{cases} F_1 = [-aD\bar{M}p_0 + (\mu_1 + D)\bar{M}^{-1}](1 - p_0) \\ F_2 = -\frac{2}{10}r\bar{M}^2 - aDp_0\bar{M}^2 + \left(\frac{11}{10}r - (1-a)D\right)\bar{M} + (\mu_1 + D) \end{cases}$$

e calcoliamo le derivate nel punto d'equilibrio di persistenza:

$$\begin{aligned} \left(\frac{\partial F_1}{\partial p_0}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} &= -(\mu_1 + D)\bar{M}^{-1} - aD\bar{M}(1 - 2\bar{p}_0) \\ \left(\frac{\partial F_1}{\partial M}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} &= [-aD\bar{p}_0 - (\mu_1 + D)\bar{M}^{-2}](1 - \bar{p}_0) < 0 \\ \left(\frac{\partial F_2}{\partial p_0}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} &= -aD\bar{M}^2 < 0 \\ \left(\frac{\partial F_2}{\partial M}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} &= -\frac{4}{10}r\bar{M} - 2aD\bar{M}\bar{p}_0 + \frac{11}{10}r - (1-a)D \end{aligned} \quad (3.3.5.1)$$

Si noti che per alleggerire la scrittura è stato posto:

$$\begin{cases} p_{0,pers} = \bar{p}_0 = \frac{(\mu_1 + D)}{aD\bar{M}^2} \\ M_{pers} = \bar{M} = \frac{(22r - 5D)}{4r} \end{cases} \quad (3.3.5.2)$$

Dalla prima equazione delle (3.3.5.2) si ricava:

$$aD\bar{M}\bar{p}_0 = (\mu_1 + D)\bar{M}^{-1}$$

e con dei semplici conti allora dalla prima equazione delle (3.3.5.1) si ricava:

$$\left(\frac{\partial F_1}{\partial p_0}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} = -(\mu_1 + D)\bar{M}^{-1} - aD\bar{M}(1 - 2\bar{p}_0) = -aD\bar{M}(1 - \bar{p}_0) < 0. \quad (3.3.5.3)$$

Studiamo ora il segno dell'ultima derivata delle (3.3.5.1):

$$\left(\frac{\partial F_2}{\partial M}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} = -\frac{4}{10}r\bar{M} + \frac{11}{10}r - (1-a)D - 2aD\bar{M}\bar{p}_0.$$

Prima però dimostriamo che vale la relazione:

$$-\frac{4}{10}r\bar{M} + \frac{11}{10}r - (1-a)D = -\frac{4}{10}r\bar{M} + \frac{11}{10}r - \frac{1}{4}D < 0. \quad (3.3.5.4)$$

Infatti:

$$\begin{aligned} &-\frac{4}{10}r\bar{M} + \frac{11}{10}r - \frac{1}{4}D < 0 \\ &\frac{-22r + 5D}{20} < 0 \Leftrightarrow D < \frac{22}{5}r \end{aligned}$$

l'ultima disuguaglianza vale per la (3.3.2.11bis).

Di conseguenza

$$\left(\frac{\partial F_2}{\partial M}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} = -\frac{4}{10}r\bar{M} + \frac{11}{10}r - (1-a)D - 2aD\bar{M}\bar{p}_0 < 0 \quad (3.3.5.5)$$

essendo somma algebrica di termini negativi per la (3.3.5.4).

Calcoliamo gli autovalori della matrice linearizzata nel punto d'equilibrio(3.3.5.2):

$$\begin{aligned} &\begin{vmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial p_0} - \lambda & \frac{\partial F_1}{\partial M} \\ \frac{\partial F_2}{\partial p_0} & \frac{\partial F_2}{\partial M} - \lambda \end{vmatrix} = \lambda^2 - \left(\frac{\partial F_1}{\partial p_0} + \frac{\partial F_2}{\partial M}\right)\lambda - \frac{\partial F_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial p_0} + \frac{\partial F_1}{\partial p_0} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial M} \\ &\lambda^2 - \left(\frac{\partial F_1}{\partial p_0} + \frac{\partial F_2}{\partial M}\right)\lambda - \frac{\partial F_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial p_0} + \frac{\partial F_1}{\partial p_0} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial M} = 0 \end{aligned} \quad (3.3.5.6)$$

il cui delta è:

$$\begin{aligned} \Delta &= \left(\frac{\partial F_1}{\partial p_0} + \frac{\partial F_2}{\partial M}\right)^2 + 4 \frac{\partial F_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial p_0} - 4 \frac{\partial F_1}{\partial p_0} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial M} = \\ &= \left(\frac{\partial F_1}{\partial p_0} - \frac{\partial F_2}{\partial M}\right)^2 + 4 \frac{\partial F_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial p_0} > 0. \end{aligned}$$

Poiché il delta dell'equazione caratteristica (3.3.5.6) è positivo, allora le soluzioni e quindi gli autovalori sono negativi se:

$$\frac{\partial F_1}{\partial p_0} + \frac{\partial F_2}{\partial M} < 0 \quad (3.3.5.7)$$

$$\frac{\partial F_1}{\partial p_0} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial M} - \frac{\partial F_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial p_0} > 0. \quad (3.3.5.8)$$

La (3.3.5.7) è vera poiché per la (3.3.5.3) e la (3.3.5.5):

$$\left(\frac{\partial F_1}{\partial p_0}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} < 0, \quad \left(\frac{\partial F_2}{\partial M}\right)_{(\bar{p}_0, \bar{M})} < 0$$

mentre per la (3.3.5.8) basta fare qualche conto per ottenere:

$$\begin{aligned} & \frac{\partial F_1}{\partial p_0} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial M} - \frac{\partial F_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial F_2}{\partial p_0} = \\ & = -aD\bar{M}(1-\bar{p}_0) \left[ -\frac{4}{10}r\bar{M} - 2aD\bar{M}\bar{p}_0 + \frac{11}{10}r - (1-a)D \right] - aD\bar{M}^2(1-\bar{p}_0) \left[ -aD\bar{p}_0 - (\mu_1 + D)\bar{M}^{-2} \right] = \\ & = -aD\bar{M}(1-\bar{p}_0) \left[ -\frac{4}{10}r\bar{M} + \frac{11}{10}r - \frac{1}{4}D \right]. \end{aligned}$$

La (3.3.5.8) è dunque provata grazie alla (3.3.5.4).

Di conseguenza, il punto d'equilibrio:

$$\begin{cases} p_{0,pers} = \frac{4(\mu_1 + D)}{3DM^2} \\ M_{pers} = \frac{(22r - 5D)}{4r} \end{cases}$$

che rappresenta la persistenza della metapopolazione, è asintoticamente stabile, relativamente al sistema linearizzato.

### 3.4 Conclusioni

Si osservi subito che poiché nello studio degli autovalori (sez. 3.3.5) si è usata solo la condizione d'esistenza dell'equilibrio persistente, ossia le relazioni:

$$\begin{cases} p_{0,pers} = \frac{4(\mu_1 + D)}{3DM^2} < 1 \\ M_{pers} = \frac{(22r - 5D)}{4r} > 1 \end{cases}$$

l'asintotica stabilità è provata, non solo nel caso  $r$  sia fissato a 0.08, ma per tutti i valori dei parametri  $(D, r)$  per cui la soluzione esiste.

Come già anticipato (sez. 3.3.4), dunque, la curva ottenuta tramite lo studio analitico per l'esistenza dell'equilibrio persistente (**Figura 12**) è anche la curva nel piano dei parametri che divide l'area dove la persistenza è stabile, sopra la curva, dall'area dove non è più stabile, ossia sotto la curva stessa.

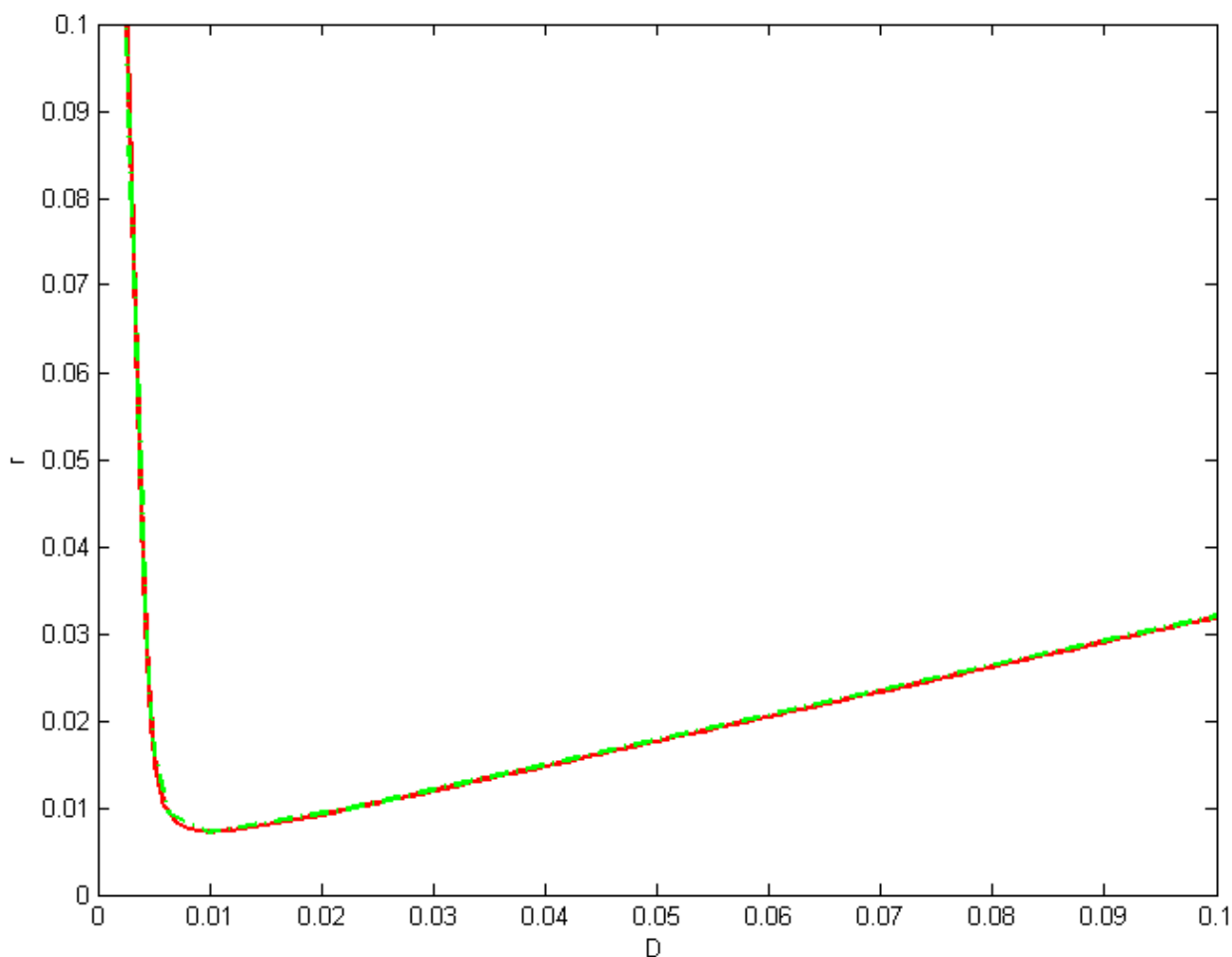


Figura 166 - Confronto tra la curva ricavata con Loebif (verde) e quella di verifica(rossa).



Come mostra la **Figura 16** la curva ricavata tramite simulazioni in Locbif (in verde) si sovrappone perfettamente alla curva di stabilità da noi ricavata (in rosso) di **Figura 12**, possiamo dunque , concludere che il risultato analitico ottenuto concorda perfettamente con quello trovato da Casagrandi-Gatto tramite le sole simulazioni in Locbif ( **Figura 7**).

Si noti infine che poiché è stata imposta la (3.3.2.9) onde evitare che i tassi di mortalità e natalità diventassero negativi, i valori cercati non sono proprio tutti quelli descritti dall'area sopra la curva, bensì quelli per cui:

$$0.01 < r < 0.2 \ .$$

## 4 Modello Compatto con due Metapopolazioni

In questa sezione sarà presentato il lavoro vero e proprio, ossia la costruzione e l'analisi di un nuovo modello compatto, ampliamento del precedente, che consenta di studiare l'evoluzione di due metapopolazioni, in un ambiente frammentato.

### 4.1 Il Modello

Dopo le considerazioni fatte sinora, sorge spontaneo chiedersi cosa accade se data una metapopolazione risiedente in un'isola, viene aperto un corridoio biologico che la colleghi ad un'altra isola abitata dalla stessa specie.

Ci si chiede se una metapopolazione che persiste da sola, continuerà a persistere o si estinguerà e viceversa in quali condizioni una popolazione destinata all'estinzione se isolata, può trarre beneficio dalla creazione di questo corridoio.

Consideriamo quindi, una specie divisa in due metapopolazione risiedenti in due penisole collegate fra loro.

In questa nuova situazione un disperso potrà scegliere se spostarsi all'interno della sua penisola d'origine oppure avventurarsi verso la seconda (Figura 17).

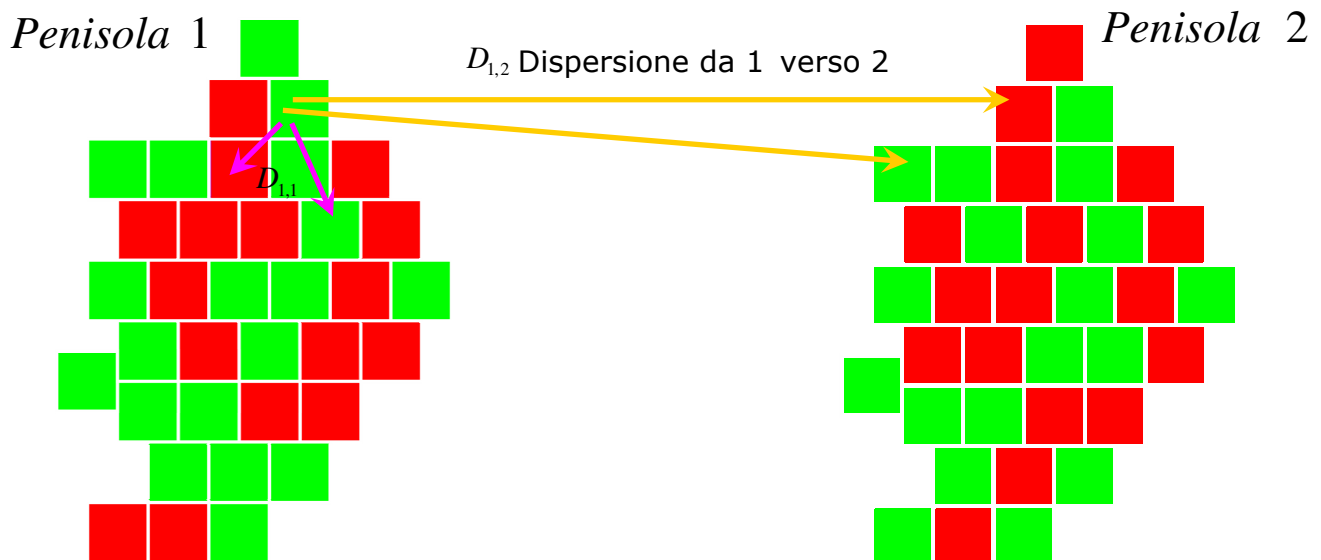


Figura 177 - Schema di due penisole abitate da due metapopolazioni.

Indicheremo allora con  $D_{i,i}, i = \{1,2\}$  la *short dispersion*, la dispersione verso la penisola d'appartenenza e con  $D_{i,j}, i \neq j$  la *long dispersion*, quella orientata verso l'altra penisola.

In natura di solito il rapporto tra long e short dispersion è di 1:10 oppure 1:100.

Si ricorda che  $D_{i,i} \geq 0, i = \{1,2\}$ .

Supponendo sempre che le dispersioni siano tutte indipendenti dalla densità  $(D_{i,j})_k = D_{i,j}$ , immaginiamo che ci siano due vasche di dispersione: nella prima (Common Pool 1) si radunano

tutti gli individui, provenienti sia dalla prima sia dalla seconda penisola, diretti verso la prima, nella seconda (Common Pool 2) tutti quelli diretti verso la seconda (Figura 18).

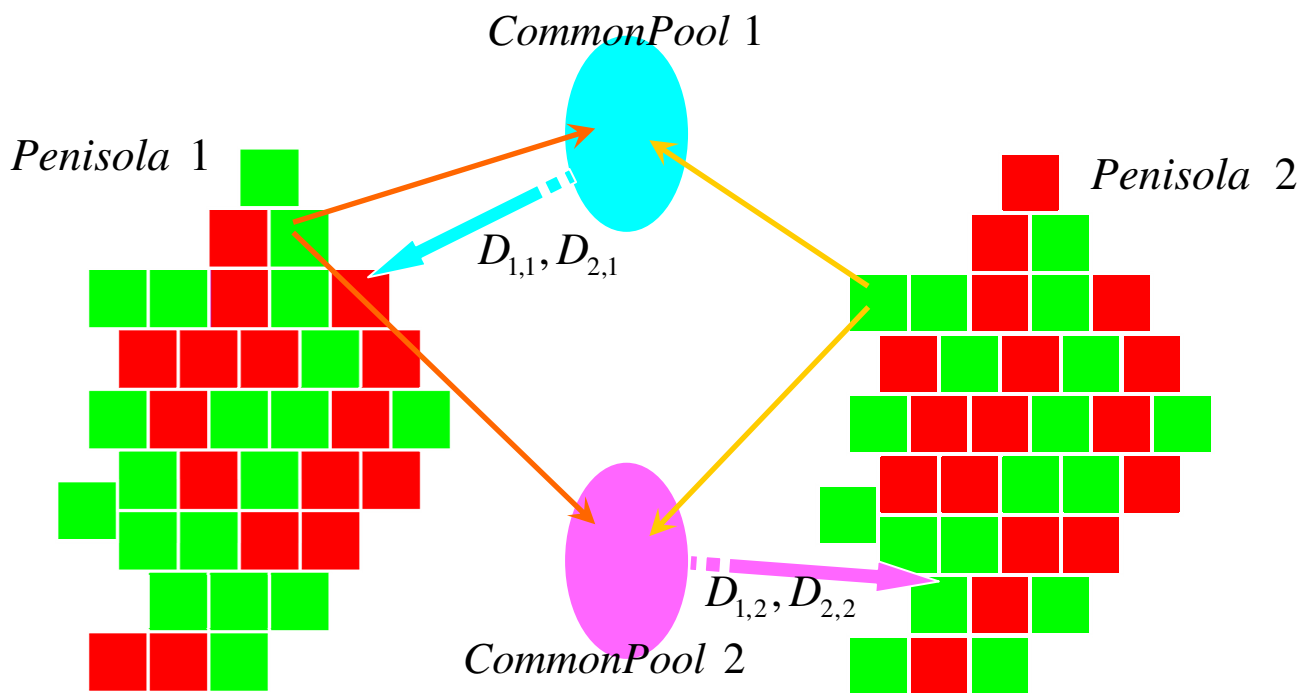


Figura 18 - Common Pool nel caso di due penisole e due metapopolazioni.

Definiamo poi:

- ④  $r_i > 0, \mu_{1,i} > 0$  e  $m_i > 0$ , rispettivamente il tasso di crescita intrinseco, il tasso di mortalità in un patch con un individuo e quello d'occorrenza di catastrofe relativa alla popolazione  $i$ ;
- ④  $K_i \geq 1$  la capacità portante della penisola  $i$ ;
- ④  $t_i$  probabilità d'arrivo in un patch abitabile nella penisola  $i$  (dipende dall'habitat  $i$ );
- ④  $\phi_i(h_j) = h_j^{\alpha_i}$  misura del successo durante la colonizzazione dei dispersi della popolazione  $i$  nella penisola  $j$ , dove:
  - $h_j$  indice di perdita di habitat in  $j$ ,
  - $\alpha_i$  inversamente proporzionale alla capacità della metapopolazione  $i$  di individuare habitat abitabili;
- ④  $\varepsilon_{i,j}$  tasso di migrazione della popolazione  $i$  dalla vasca  $j$ ;
- ④  $\chi_{i,j}$  tasso di mortalità della popolazione  $i$  nella vasca di dispersione  $j$ .

Possiamo quindi indicare con il rapporto:

$$s_{i,j} = \frac{\mathcal{E}_{i,j}}{\chi_{i,j} + \mathcal{E}_{i,j}}$$

la probabilità di sopravvivenza della popolazione  $i$  nella vasca di dispersione  $j$ , e scrivere in forma compatta:

$$a_{i,j} = t_j s_{i,j} = t_j \frac{\mathcal{E}_{i,j}}{\chi_{i,j} + \mathcal{E}_{i,j}}$$

la probabilità che un individuo  $i$  giunga in un patch abitabile di  $j$  (essendo sopravvissuto nella Common Pool  $j$ ).

Osserviamo che si potrebbe considerare anche una sola Common Pool dal momento che la distinzione tra le due avviene solo in termini di tasso di migrazione e mortalità della prima e della seconda metapopolazione nella vasca. Tuttavia, ipotizzarne due rende più semplice l'analisi del flusso dei dispersi uscenti ed entranti dalle penisole.

Con queste assunzioni, iniziamo a lavorare sulla funzione  $F_p(t)$ , ossia la media di colonizzatori che riescono a raggiungere un patch abitabile, che nel caso di una sola metapopolazione, ricordiamo essere definita dalle (3.1.1) e (2.1.1) e (2.1.3).

Si osservi, preliminarmente, che stiamo lavorando con probabilità reali e non con quelle condizionate che saranno introdotte in seguito.

Allora possiamo definire la media d'individui di  $i$  che si disperdono verso  $j$  come:

$$(S_p)_{i,j}(t) = \sum_{k=1}^{\infty} D_{i,j} \cdot k \cdot p_{k,i}(t) \quad (4.1.1)$$

$p_{k,i}$  chiaramente è la probabilità che un patch della penisola  $i$  contenga  $k$  individui.

In particolare:

$$(S_p)_{2,1}(t) = D_{2,1} \sum_{k=1}^{\infty} k \cdot p_{k,2}(t)$$

rappresenta la media d'individui che partono dalla seconda penisola diretti alla prima, mentre:

$$(S_p)_{1,1}(t) = D_{1,1} \sum_{k=1}^{\infty} k \cdot p_{k,1}(t)$$

sarà la media d'individui che partono dalla prima diretti alla penisola d'origine.

Di conseguenza, omettendo il tempo per alleggerire le notazioni, definiamo:

$$(F_p)_{i,j} = a_{i,j} \phi_i(h_j) (S_p)_{i,j} \quad (4.1.2)$$

il numero medio d'individui provenienti dalla  $i$ -esima penisola che giungono sani e salvi in un patch abitabile della  $j$ -esima penisola, ovviamente  $a_{i,j}$  e  $\phi_i(h_j)$  assumono i valori definiti all'inizio del paragrafo.

Di conseguenza:

$$(F_p)_{1,1} = a_{1,1}\phi_1(h_1)(S_p)_{1,1}$$

sarà il numero medio d'individui provenienti dalla prima penisola che giungono sani e salvi in un patch abitabile della prima penisola, così come:

$$(F_p)_{2,1} = a_{2,1}\phi_2(h_1)(S_p)_{2,1}$$

sarà il numero medio d'individui provenienti dalla seconda penisola che giungono sani e salvi in un patch abitabile della prima penisola.

Analogamente le medie d'individui provenienti dalla prima e dalla seconda penisola, che hanno successo colonizzando nella seconda saranno date rispettivamente da :

$$(F_p)_{1,2} = a_{1,2}\phi_1(h_2)(S_p)_{1,2}$$

e

$$(F_p)_{2,2} = a_{2,2}\phi_2(h_2)(S_p)_{2,2}.$$

Al fine di ampliare il modello compatto di Casagrandi-Gatto riscriviamo il sistema (3.1.10) facendo comparire le funzioni  $F(t), S(t)$ , ossia nella forma:

$$\begin{cases} \dot{p}_0 = -F(t)p_0 + [(\mu_1 + D)\delta_1 + m](1 - p_0) \\ \dot{M} = rM\left(1 - \frac{M}{K}\right) - \frac{r}{K}\sigma^2 + (\mu_1 + D)M\delta_1 - \left[DM + \frac{F}{(1 - p_0)}(p_0M - 1)\right] \end{cases} \quad (4.1.3)$$

Si osservi che nel modello compatto (4.1.3) le funzioni  $F(t), S(t)$  non sono quelle reali, ma quelle condizionate, i.e. valgono le relazioni (3.1.4) e (3.1.5), dunque:

$$F(t) = a\phi(h)S_p(t) = a\phi(h)S(t)(1 - p_0(t)). \quad (4.1.4)$$

Inoltre se la dispersione è indipendente dalla densità:

$$D_i = D \Rightarrow S(t) = D \cdot M \quad (4.1.5)$$

allora la (4.1.4) diviene:

$$F(t) = a\phi(h)DM(1 - p_0) \quad (4.1.4bis)$$

Relazioni analoghe alle (3.1.4) e (3.15), e quindi della (4.1.4bis), si possono scrivere anche per il nuovo modello introducendo il condizionamento tramite le  $\delta_{i,k}$ , ossia delle probabilità condizionate:

$$\delta_{i,1}(t) = \frac{p_{i,1}(t)}{1 - p_{0,1}(t)} \quad \text{e} \quad \delta_{i,2}(t) = \frac{p_{i,2}(t)}{1 - p_{0,2}(t)} \quad (p_{0,j}(t) \neq 1, \forall j). \quad (4.1.6)$$

Le  $\delta_{i,k}$  così definite rappresentano rispettivamente le probabilità condizionali che un patch della prima o della seconda penisola sia occupato da uno o più individui.

Assumendo le (4.1.6) possiamo ora riscrivere una relazione analoga alla (3.1.4):

$$S_{i,j} = \sum_{k=1}^{\infty} D_{i,j} \cdot k \cdot \delta_{k,i}(t) = \frac{(S_p)_{i,j}}{1 - p_{0,i}(t)}. \quad (4.1.7)$$

Inoltre, essendo  $D_{i,j}$  indipendente dalla densità di popolazione:

$$S_{i,j} = D_{i,j} \cdot M_{\delta,i} \quad (4.1.8)$$

Si osservi che la  $M_{\delta,i}$  che compare nella (4.1.8) è la media condizionale delle abbondanze nei patches occupati nella penisola  $i$ , quindi è definita dalla relazione:

$$M_{\delta,i}(t) = \sum_{k=1}^{\infty} k \cdot \delta_{k,i}(t).$$

Si può, dunque, ridefinire anche  $\bar{F}(t)$ , ossia la media d'individui che dopo essersi dispersi ritornano in un patch abitabile della penisola, come la somma dei dispersi provenienti sia dalla prima sia dalla seconda penisola.

Nel caso della prima penisola possiamo, allora scrivere:

$$F_1 = (F_p)_{1,1} + (F_p)_{2,1}$$

esplicitando la  $(F_p)_{i,j}$  si ottiene:

$$F_1 = a_{11}\phi_1(h_1)S_{11}(1 - p_{0,1}) + a_{21}\phi_2(h_1)S_{21}(1 - p_{0,2}) \quad (4.1.9)$$

dove per la (4.1.8)

$$S_{11} = D_{11}M_{\delta,1}$$

$$S_{21} = D_{21}M_{\delta,2}.$$

Siamo ora in grado di modificare direttamente la funzione  $F(t)$  nel sistema (4.1.3), piuttosto che riscrivere le equazioni aggiungendo le variazioni.

Relativamente alla media e alla probabilità della 1 penisola possiamo scrivere:

$$\begin{aligned}\dot{p}_{0,1} &= -F_1 p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1}(1 - p_{0,1}) + m_1(1 - p_{0,1}) \\ \dot{M}_{\delta,1} &= r_1 M_{\delta,1} - \frac{r_1}{K_1} M_{\delta,1}^2 - \frac{r_1}{K_1} \sigma_{\delta,1}^2 + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1} M_{\delta,1} - (D_{1,1} + D_{1,2})M_{\delta,1} + \frac{F_1}{(1 - p_{0,1})} \cdot (1 - p_{0,1} \cdot M_{\delta,1})\end{aligned}$$

Con lo stesso procedimento si ricavano le equazioni relative alla seconda metapopolazione, si ottiene quindi il sistema:

$$\begin{cases} \dot{p}_{0,1} = -F_1 p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1}(1 - p_{0,1}) + m_1(1 - p_{0,1}) \\ \dot{M}_{\delta,1} = r_1 M_{\delta,1} - \frac{r_1}{K_1} M_{\delta,1}^2 - \frac{r_1}{K_1} \sigma_{\delta,1}^2 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1} M_{\delta,1} - (D_{11} + D_{12})M_{\delta,1} + \frac{F_1}{(1 - p_{0,1})} (1 - p_{0,1} M_{\delta,1}) \\ \dot{p}_{0,2} = -F_2 p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2}(1 - p_{0,2}) + m_2(1 - p_{0,2}) \\ \dot{M}_{\delta,2} = r_2 M_{\delta,2} - \frac{r_2}{K_2} M_{\delta,2}^2 - \frac{r_2}{K_2} \sigma_{\delta,2}^2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2} M_{\delta,2} - (D_{22} + D_{21})M_{\delta,2} + \frac{F_2}{(1 - p_{0,2})} (1 - p_{0,2} M_{\delta,2}) \end{cases}$$

dove, naturalmente, si è posto :

$$F_2 = a_{22}\phi_2(h_2)D_{22}M_2(1 - p_{0,2}) + a_{12}\phi_1(h_2)D_{12}M_1(1 - p_{0,1}). \quad (4.1.10)$$

Esplicitando tutti i termini ed omettendo il pedice delta si ricava il sistema:

$$\begin{cases} \dot{p}_{0,1} = -[a_{11}\phi_1(h_1)D_{11}M_1(1 - p_{0,1}) + a_{21}\phi_2(h_1)D_{21}M_2(1 - p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1}(1 - p_{0,1}) + m_1(1 - p_{0,1}) \\ \dot{M}_1 = r_1 M_1 - \frac{r_1}{K_1} M_1^2 - \frac{r_1}{K_1} \sigma_1^2 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1} M_1 - (D_{11} + D_{12})M_1 + \\ \quad + \frac{[a_{11}\phi_1(h_1)D_{11}M_1(1 - p_{0,1}) + a_{21}\phi_2(h_1)D_{21}M_2(1 - p_{0,2})]}{(1 - p_{0,1})} \cdot (1 - p_{0,1} \cdot M_1) \\ \dot{p}_{0,2} = -[a_{22}\phi_2(h_2)D_{22}M_2(1 - p_{0,2}) + a_{12}\phi_1(h_2)D_{12}M_1(1 - p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2}(1 - p_{0,2}) + m_2(1 - p_{0,2}) \\ \dot{M}_2 = r_2 M_2 - \frac{r_2}{K_2} M_2^2 - \frac{r_2}{K_2} \sigma_2^2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2} M_2 - (D_{22} + D_{21})M_2 + \\ \quad + \frac{[a_{22}\phi_2(h_2)D_{22}M_2(1 - p_{0,2}) + a_{12}\phi_1(h_2)D_{12}M_1(1 - p_{0,1})]}{(1 - p_{0,2})} \cdot (1 - p_{0,2} \cdot M_2) \end{cases} \quad (4.1.11)$$

Supponendo infine che entrambe le distribuzioni siano binomiali negative con il clumping parameter uguale ad uno, i.e.:

$$\begin{cases} \delta_{1,1} = M_1^{-1} \\ \sigma_1^2 = M_1(M_1 - 1) \end{cases} \quad \text{e} \quad \begin{cases} \delta_{1,2} = M_2^{-1} \\ \sigma_2^2 = M_2(M_2 - 1) \end{cases}$$

il sistema (4.1.11) diventa:

$$\left\{ \begin{array}{l}
\dot{p}_{0,1} = -[a_{11}\phi_1(h_1)D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}\phi_2(h_1)D_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})M_1^{-1}(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1}) \\
\dot{M}_1 = r_1M_1 - \frac{r_1}{K_1}M_1^2 - \frac{r_1}{K_1}M_1^2 + \frac{r_1}{K_1}M_1 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12}) - (D_{11} + D_{12})M_1 + \\
+ \frac{[a_{11}\phi_1(h_1)D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}\phi_2(h_1)D_{21}M_2(1-p_{0,2})]}{(1-p_{0,1})} \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) \\
\dot{p}_{0,2} = -[a_{22}\phi_2(h_2)D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}\phi_1(h_2)D_{12}M_1(1-p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})M_2^{-1}(1-p_{0,2}) + m_2(1-p_{0,2}) \\
\dot{M}_2 = r_2M_2 - \frac{r_2}{K_2}M_2^2 - \frac{r_2}{K_2}M_2^2 + \frac{r_2}{K_2}M_2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21}) - (D_{22} + D_{21})M_2 + \\
+ \frac{[a_{22}\phi_2(h_2)D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}\phi_1(h_2)D_{12}M_1(1-p_{0,1})]}{(1-p_{0,2})} \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2)
\end{array} \right. \quad (4.1.12)$$

Se poi esplicitiamo anche la funzione della perdita di habitat:

$$\phi_j(h_i) = h_i^{\alpha_j}$$

il modello (4.1.12) si può scrivere:

$$\left\{ \begin{array}{l}
\dot{p}_{0,1} = -[a_{11}h_1^{\alpha_1}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}h_1^{\alpha_2}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})M_1^{-1}(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1}) \\
\dot{M}_1 = -2\frac{r_1}{K_1}M_1^2 + \frac{r_1}{K_1}(K_1+1)M_1 - (D_{11} + D_{12})M_1 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12}) + \\
+ \frac{[a_{11}h_1^{\alpha_1}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}h_1^{\alpha_2}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]}{(1-p_{0,1})} \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) \\
\dot{p}_{0,2} = -[a_{22}h_2^{\alpha_2}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}h_2^{\alpha_1}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})M_2^{-1}(1-p_{0,2}) + m_2(1-p_{0,2}) \\
\dot{M}_2 = -2\frac{r_2}{K_2}M_2^2 + \frac{r_2}{K_2}(K_2+1)M_2 - (D_{22} + D_{21})M_2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21}) + \\
+ \frac{[a_{22}h_2^{\alpha_2}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}h_2^{\alpha_1}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]}{(1-p_{0,2})} \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2)
\end{array} \right. \quad (4.1.13)$$

Si noti che il modello (4.1.13) può essere ricavato anche a partire dal modello Markoviano.

Basterà ampliare a due metapopolazioni il modello Markoviano per poi applicare la tecnica della chiusura dei momenti (si veda **Appendice B**).



## 4.2 Osservazioni Preliminari

Ponendo:

$$b_{ij} = a_{ij} h_j^{\alpha_i} D_{ij} \quad (4.2.1)$$

il sistema (4.1.13) diviene:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p}_{0,1} = -[b_{11}M_1(1-p_{0,1}) + b_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})M_1^{-1}(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1}) \\ \dot{M}_1 = -2\frac{r_1}{K_1}M_1^2 + \frac{r_1}{K_1}(K_1+1)M_1 - (D_{11} + D_{12})M_1 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12}) + \\ \quad + \frac{[b_{11}M_1(1-p_{0,1}) + b_{21}M_2(1-p_{0,2})]}{(1-p_{0,1})} \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) \\ \dot{p}_{0,2} = -[b_{22}M_2(1-p_{0,2}) + b_{12}M_1(1-p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})M_2^{-1}(1-p_{0,2}) + m_2(1-p_{0,2}) \\ \dot{M}_2 = -2\frac{r_2}{K_2}M_2^2 + \frac{r_2}{K_2}(K_2+1)M_2 - (D_{22} + D_{21})M_2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21}) + \\ \quad + \frac{[b_{22}M_2(1-p_{0,2}) + b_{12}M_1(1-p_{0,1})]}{(1-p_{0,2})} \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2) \end{array} \right. \quad (4.2.2)$$

Si osservi che :

➤ Se

$$b_{ij} = a_{ij} h_j^{\alpha_i} D_{ij} = 0, \quad \forall i \neq j \quad (4.2.3)$$

i due gruppi d'individui diventano indipendenti ( $b_{12} = b_{21} = 0$ ), infatti in questo caso o sono nulle le dispersioni oppure sono nulle le probabilità di sopravvivenza durante i viaggi lunghi (da una penisola all'altra) oppure  $h_1 = h_2 = 0$ .

Nel primo caso allora, questo vuol dire che non c'è migrazione verso le penisole opposte, mentre nel secondo c'è migrazione ma si muore durante il viaggio, quindi in entrambi i casi non c'è scambio tra le due penisole e quindi è come se fossero isolate. Infatti, in questi casi, il modello si riduce a 4 equazioni che sono indipendenti a coppie (probabilità e media della uno sono indipendenti dalla probabilità e media della seconda e viceversa). Le coppie d'equazioni sono analoghe a quelle del modello compatto Casagrandi-Gatto e quindi si comportano secondo quanto studiato dai suddetti autori, indipendentemente l'una dall'altra.

Infine il caso, poco interessante,  $h_1 = h_2 = 0$ , rappresenta la situazione in cui c'è la completa perdita di habitat in tutte e due le penisole e quindi indipendentemente dal valore della dispersione o dalla probabilità di sopravvivenza durante il viaggio, un disperso raggiungerà sempre un patch ostile e morirà.

➤ Se

$$b_{21} = a_{21} h_1^{\alpha_2} D_{21} = 0, b_{12} \neq 0 \quad (4.2.4)$$

(oppure il contrario), allora vuol dire che il flusso di dispersi avviene solo dalla seconda penisola alla prima, quindi è come se la seconda penisola fosse isolata, di conseguenza si estinguerà o persisterà indipendentemente dalla prima.

La prima invece, se la seconda si estingue sarà anch'essa indipendente, mentre se la seconda raggiunge un equilibrio allora non potrà mai estinguersi, poiché riceverà un flusso costante d'individui dalla seconda penisola.

Il modello si potrebbe allora riscrivere considerando solo la penisola che riceve i dispersi, tenendo conto, oltre della dispersione locale, del flusso costante d'individui provenienti dall'esterno.

Questa situazione può essere interpretata, biologicamente, in diversi modi.

Si può pensare ad una sorta di "dispersione a senso unico" ( $b_{12} = 0 \Leftrightarrow D_{12} = 0, b_{21} \neq 0$ ), riscontrabile in natura, quando la specie in esame presenta un comportamento passivo e quindi la dispersione è passiva, ad esempio, è biocora, cioè avviene tramite parassitismo sugli animali, per esempio, su quelli che migrano oppure è antropocora (tramite l'uomo).

Diversamente si può immaginare che una delle due metapopolazioni non riesca a sopravvivere al viaggio verso la penisola opposta ( $b_{12} = 0 \Leftrightarrow a_{12} = 0, b_{21} \neq 0$ ).

Per esempio, alcune famiglie di Carnivori sudamericani tendono a disperdersi più attivamente verso nord di quanto non riescano quelle nordamericane verso sud. Il fenomeno si spiega tenendo conto del fatto che le specie sudamericane, appartenenti a comunità più altamente strutturate e quindi con maggiori interazioni competitive, sono più abili di quelle settentrionali ad inserirsi nelle nuove comunità. Il corridoio biologico è rappresentato in questo caso dalla strettoia panamense, che svolge un'azione di "filtro" in una sola direzione. In quest'area si assiste, infatti, ad una forte competizione tra le specie settentrionali e meridionali a vantaggio di queste ultime ([31]). In sostanza, volendo rapportarsi all'equazione, è come se la probabilità di sopravvivenza nella Common Pool fosse quasi nulla per gli individui nordamericani.

Si noti che, in generale, l'azione di filtro può essere esercitata sia da vere e proprie strettoie geografiche, ponti continentali, istmi, etc. sia da barriere ecologiche in senso ampio.

- Se infine nessuno dei  $b_{ij}$  è nullo, allora o si estinguono o persistono entrambe, tutto dipenderà dai valori dei parametri.

A conclusione di queste osservazioni preliminari, riprendiamo la domanda iniziale su cosa accade se una metapopolazione isolata è messa in comunicazione con un'altra tramite un corridoio biologico, ora abbiamo un'idea di cosa accade se il corridoio è unilaterale, ma è ancora presto per poter dire qualcosa nel caso del corridoio bilaterale.

### 4.3 Punti d'Equilibrio

In questa sezione saranno analizzati gli equilibri del sistema nel caso generale.

#### 4.3.1 Esistenza dell'Equilibrio di Totale Estinzione

Riscrivendo il sistema (4.1.13) all'equilibrio:

$$\left\{ \begin{array}{l} -[a_{11}h_1^{\alpha_1}D_{11}M_1(1-p_{0,1})+a_{21}h_1^{\alpha_2}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1}+(\mu_{1,1}+D_{11}+D_{12})M_1^{-1}(1-p_{0,1})+m_1(1-p_{0,1})=0 \\ -2\frac{r_1}{K_1}M_1^2+\frac{r_1}{K_1}(K_1+1)M_1-(D_{11}+D_{12})M_1+(\mu_{1,1}+D_{11}+D_{12})+ \\ +\frac{[a_{11}h_1^{\alpha_1}D_{11}M_1(1-p_{0,1})+a_{21}h_1^{\alpha_2}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]}{(1-p_{0,1})}\cdot(1-p_{0,1}\cdot M_1)=0 \\ -[a_{22}h_2^{\alpha_2}D_{22}M_2(1-p_{0,2})+a_{12}h_2^{\alpha_1}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]p_{0,2}+(\mu_{1,2}+D_{22}+D_{21})M_2^{-1}(1-p_{0,2})+m_2(1-p_{0,2})=0 \\ -2\frac{r_2}{K_2}M_2^2+\frac{r_2}{K_2}(K_2+1)M_2-(D_{22}+D_{21})M_2+(\mu_{1,2}+D_{22}+D_{21})+ \\ +\frac{[a_{22}h_2^{\alpha_2}D_{22}M_2(1-p_{0,2})+a_{12}h_2^{\alpha_1}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]}{(1-p_{0,2})}\cdot(1-p_{0,2}\cdot M_2)=0 \end{array} \right. \quad (4.3.1.1)$$

Cerchiamo, ora di studiare l'equilibrio che rappresenta l'estinzione d'entrambe le metapopolazioni:

$$p_{0,1} \rightarrow 1 \text{ e } p_{0,2} \rightarrow 1,$$

tale assunzione, però, ha un senso se solo se si suppone che le due funzioni vadano a 1 con la stessa legge, in particolare ciò è ragionevole nel caso di totale simmetria del sistema.

In queste ipotesi dalla seconda equazione del sistema (4.3.1.1) si ricava:

$$2\frac{r_1}{K_1}M_1^2-\left[\frac{r_1}{K_1}(K_1+1)-(D_{11}+D_{12})\right]M_1-(\mu_{1,1}+D_{11}+D_{12})=0$$

il delta dell'equazione è positivo, essendo:

$$\Delta=\left[\frac{r_1}{K_1}(K_1+1)-(D_{11}+D_{12})\right]^2+8\frac{r_1}{K_1}(\mu_{1,1}+D_{11}+D_{12})>0$$

per cui le soluzioni sono discordi:

$$M_1=K_1\frac{\left[\frac{r_1}{K_1}(K_1+1)-(D_{11}+D_{12})\right]\pm\sqrt{\Delta}}{4r_1}. \quad (4.3.1.2)$$

Possiamo accettare solo quella positiva, ammesso che soddisfi la condizione:

$$M_1^+ = K_1 \frac{\left[ \frac{r_1}{K_1} (K_1 + 1) - (D_{11} + D_{12}) \right] + \sqrt{\Delta}}{4r_1} > 1 \quad (4.3.1.3)$$

ossia se vale la disuguaglianza:

$$\frac{r_1}{K_1} (K_1 + 1) - (D_{11} + D_{12}) \pm \sqrt{\Delta} > \frac{4r_1}{K_1}$$

quindi se:

$$\sqrt{\Delta} > -\frac{r_1}{K_1} (K_1 - 3) + D_{11} + D_{12}.$$

Sostituendo il delta e facendo un po' di conti si giunge alla disuguaglianza:

$$8 \left( \frac{r_1}{K_1} \right) \left[ \frac{r_1}{K_1} (K_1 - 1) + \mu_{1,1} \right] > 0$$

che è sempre verificata, perché  $K_1 \geq 1$ ; ricordiamo che  $K_1$  la *capacità portante* è un indicatore della taglia del patch e quindi se  $K_1 < 1$ , il patch conterrebbe meno di un individuo e quindi sarebbe inabitabile. Quindi la (4.3.1.3) è provata.

Dunque  $M_1^+ > 1$  per ogni valore dei parametri.

Analogamente si ricava:

$$M_2^+ = K_2 \frac{\left[ \frac{r_2}{K_2} (K_2 + 1) - (D_{11} + D_{12}) \right] + \sqrt{\Delta}}{4r_2} > 1. \quad (4.3.1.4)$$

Si conclude che l'equilibrio associato all'estinzione:

$$(p_{0,1} \rightarrow 1, M_1^+, p_{0,2} \rightarrow 1, M_2^+) \quad (4.3.1.5)$$

definito dalle (4.3.1.2) e (4.3.1.4) esiste sempre per i valori dei parametri scelti in partenza (sez. 4.1).

Si osservi che è stato scelto

$$M_i^+ > 1, \forall i = \{1, 2\} \quad (4.3.1.6)$$

infatti se  $M_1^+ = 1$ , allora dalla seconda equazione del sistema (4.3.1.1):

$$-2 \frac{r_1}{K_1} M_1^2 + \frac{r_1}{K_1} (K_1 + 1) M_1 - (D_{11} + D_{12}) M_1 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12}) = 0$$

si ottiene:

$$\frac{r_1}{K_1}(K_1 - 1) + \mu_{1,1} = 0$$

che è assurdo essendo somma di due quantità positive.

In maniera del tutto analoga, se  $M_2^+ = 1$  dalla quarta equazione della (4.3.1.1) si giunge ad un assurdo.

Di conseguenza la (4.3.1.6) è provata.

### 4.3.2 Esistenza degli Equilibri di Totale Persistenza

Studiamo ora il caso di totale persistenza, con questo intendiamo che entrambe le metapopolazioni persistono nel tempo.

Dunque prenderemo:

$$\begin{aligned} p_{0,1} &\neq 1, \\ p_{0,2} &\neq 1. \end{aligned} \tag{4.3.2.1}$$

Proviamo che anche in questo, relativamente al valore della media vale la (4.3.1.6), ossia:  $M_i > 1, i = 1, 2$ .

Se per assurdo  $M_1 = 1$  allora dalla prima equazione del sistema (4.3.1.1) si ricava:

$$[a_{11}h_1^{\alpha_1}D_{11}(1-p_{0,1}) + a_{21}h_1^{\alpha_2}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1} = (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1})$$

che sostituito nella seconda equazione del sistema, fornisce:

$$\frac{r_1}{K_1}(K_1 - 1) + \mu_{1,1} + \frac{(\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1})}{p_{0,1}} = 0$$

da cui possiamo ricavare il valore della probabilità:

$$p_{0,1} = \frac{(\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12} + m_1)}{D_{11} + D_{12} + m_1 - \left(\frac{r_1}{K_1}(K_1 - 1)\right)}$$

che ha senso solo se è compreso tra zero ed uno, ossia se

$$0 < \frac{(\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12} + m_1)}{D_{11} + D_{12} + m_1 - \left(\frac{r_1}{K_1}(K_1 - 1)\right)} < 1$$

con dei semplici conti si giunge a:

$$\mu_{1,1} < -\left(\frac{r_1}{K_1}(K_1 - 1)\right)$$

il che è assurdo essendo il tasso di mortalità una quantità sempre positiva.

Di conseguenza  $M_1 \neq 1$  indipendentemente dal valore di  $M_2$ .

Analogamente si prova che  $M_2 \neq 1$  indipendentemente da  $M_1$ .

Si conclude che le disuguaglianze sono sempre strette, qualsiasi sia il valore delle probabilità.

Infine osserviamo che data la complessità del sistema non è possibile aggiungere altro allo studio preliminare di questo tipo di soluzioni.

### 4.3.3 Esistenza degli Equilibri Misti

Chiameremo *equilibrio misto*, il punto d'equilibrio che corrisponde al caso biologico in cui una metapopolazione persiste e l'altra si estingue.

In termini matematici:

$$p_{0,i} \rightarrow 1 \text{ e } p_{0,j} \neq 1, j \neq i. \quad (4.3.3.1)$$

Si osservi che nel sistema (4.1.13) supporre ad esempio che

$$p_{0,1} \rightarrow 1 \text{ e } p_{0,2} \neq 1$$

ha senso solo se

$$a_{21} h_1^{\alpha_2} D_{21} M_2 (1 - p_{0,2}) = 0$$

ossia se vale la (4.2.4) :

$$a_{21} h_1^{\alpha_2} D_{21} = 0$$

e quindi per quanto detto nel paragrafo 4.2 è come se uno dei corridoi, quello che porta dalla seconda alla prima penisola fosse chiuso.

Discorso analogo si può fare nel caso opposto.

Possiamo, dunque, concludere che se i parametri  $a_{ij}, h_j^{\alpha_i}, D_{ij}, i \neq j$  sono tutti non nulli e quindi entrambi i corridoi biologici sono agibili, allora gli equilibri misti non ci sono, ciò significa che entrambe le metapopolazioni o persistono o si estinguono.

Questa conclusione è ragionevole poiché se quei parametri sono non nulli vuol dire che all'equilibrio c'è un flusso costante di dispersi che si sposta da una penisola all'altra, in questo modo nessuna delle penisole sarà mai vuota a meno che non siano vuote entrambe contemporaneamente.

## 4.4 Conclusioni del caso Generale

Concludiamo questa sezione riassumendo le informazioni sugli equilibri finora acquisite.

Abbiamo visto che l'equilibrio che rappresenta l'estinzione totale esiste sempre, anche se bisogna studiarne la stabilità caso per caso.

L'equilibrio che rappresenta la totale persistenza, invece è funzione dei 4 parametri di dispersione e dei due tassi di crescita intrinseco.

Infine, gli equilibri misti esistono solo se uno degli  $a_{ij}, h_j^{\alpha_i}, D_{ij}, i \neq j$  è nullo, cioè se uno dei due corridoi non viene utilizzato. Ciò non stupisce poiché se immaginiamo la situazione biologica è ragionevole pensare che finché c'è scambio tra le due penisole, ci sarà un continuo afflusso di individui da una parte all'altra, di conseguenza sarebbe strano che una metapopolazione s'estinguesse e l'altra no.

Terminiamo questa breve discussione soffermandoci sul caso in cui entrambi i corridoi biologici sono entrambi agibili. In questo caso, come abbiamo appena visto gli equilibri misti non ci sono, di conseguenza i possibili equilibri sono due: totale persistenza e totale estinzione.

Ciò significa che esiste sempre una *funzione soglia*, che dipenderà dai parametri considerati, che divide lo spazio dei parametri nelle due aree che rappresentano i due soli comportamenti possibili.

Come vedremo nei paragrafi successivi, in alcuni casi, riducendo il numero dei parametri, è possibile scrivere e studiare analiticamente questa funzione.

Per quanto concerne le simulazioni in Loebif nel caso generale, cioè supponendo che tutti e quattro i parametri di dispersione e i due tassi di crescita intrinsechi varino indipendentemente l'uno dall'altro, osserviamo che dato che ci sono 6 parametri è complicato decidere da quali valori dei parametri iniziare, anche perché se ne può far variare solo uno all'inizio e quando viene rilevata una biforcazione si può far variare anche un altro parametro.

È dunque inutile e dispersivo fare simulazioni del caso generale senza avere un punto di riferimento iniziale, magari dei dati biologici ricavati tramite osservazioni sul campo.



## 4.5 Caso particolare Totale Simmetria

Data la complessità del caso generale, analizziamo inizialmente la situazione che appare più semplice, cioè il caso totale simmetria tra le metapopolazioni e tra le penisole, in assenza di disturbi.

Quindi, supporremo che le due penisole siano strutturalmente identiche ( $K_i = K$ ,  $i = 1, 2$ ), i corridoi biologici offrano le stesse possibilità di sopravvivenza a tutti gli individui ( $a_{i,j} = a$ ,  $\forall i, j$ ) e che le due metapopolazioni appartengano alla stessa specie ( $r_i = r$  e  $\mu_{1,i} = \mu_1$ ,  $i = 1, 2$ ) e siano caratterizzate dagli stessi parametri di dispersione ( $D_{1,1} = D_{2,2} = D$  e  $D_{1,2} = D_{2,1} = \frac{1}{10}D$ ).

In assenza di catastrofi e perdita di habitat ( $m_i = 0, h_i = 1 \quad \forall i$ ), il sistema (4.1.13) diviene:

$$\begin{cases} \dot{p}_{0,1} = - \left[ aDM_1(1-p_{0,1}) + \frac{1}{10}aDM_2(1-p_{0,2}) \right] p_{0,1} + \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) M_1^{-1}(1-p_{0,1}) \\ \dot{M}_1 = -2\frac{r}{K}M_1^2 + \frac{r}{K}(K+1)M_1 - \frac{11}{10}DM_1 + \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) + aDM_1 \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) + \frac{1}{10}aDM_2 \frac{(1-p_{0,2})}{(1-p_{0,1})} \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) \\ \dot{p}_{0,2} = - \left[ aDM_2(1-p_{0,2}) + \frac{1}{10}aDM_1(1-p_{0,1}) \right] p_{0,2} + \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) M_2^{-1}(1-p_{0,2}) \\ \dot{M}_2 = -2\frac{r}{K}M_2^2 + \frac{r}{K}(K+1)M_2 - \frac{11}{10}DM_2 + \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) + aDM_2 \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2) + \frac{1}{10}aDM_1 \frac{(1-p_{0,1})}{(1-p_{0,2})} \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2) \end{cases} \quad (4.5.1)$$

In situazione di totale simmetria è ragionevole prendere in considerazione le soluzioni lungo le quali  $p_{01}(t) = p_{02}(t)$  e  $M_1(t) = M_2(t)$  lungo tutto il moto. Mettiamoci inoltre nella situazione di persistenza, in altre parole nella situazione in cui le probabilità siano  $\neq 1$ . Osserviamo che vale la seguente equivalenza:

$$p_{01}(t) = p_{02}(t) \Leftrightarrow M_1(t) = M_2(t).$$

Infatti, se  $p_{01}(t) = p_{02}(t) = p(t)$  per ogni  $t$  lungo le soluzioni di (4.5.1), la differenza tra le derivate lungo tali soluzioni è nulla, quindi sottraendo membro a membro la seconda e la quarta equazione di (4.5.1) si ha:

$$(1-p(t)) \left[ \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) (M_1^{-1}(t) - M_2^{-1}(t)) + \frac{9aDp(t)}{10} (M_1(t) - M_2(t)) \right] = 0,$$

da cui, essendo  $p(t) \neq 1$  per ogni  $t$ , risulta

$$\left[ \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) (M_1(t)M_2(t))^{-1} + \frac{9aDp(t)}{10} \right] (M_1(t) - M_2(t)) = 0,$$

cioè  $M_1(t) = M_2(t)$ . Viceversa se assumiamo  $M_1(t) = M_2(t) = M(t)$  lungo tutto il moto, la differenza delle derivate lungo tali soluzioni è ancora una volta nulla, quindi dalla seconda e dalla quarta equazione, sottraendo membro a membro si ottiene:

$$-aDM^2(t)(p_{01}(t) - p_{02}(t)) + \frac{aD}{10} \frac{(1 - p_{02}(t))^2(1 - p_{01}(t)M(t)) - (1 - p_{01}(t))^2(1 - p_{02}(t)M(t))}{(1 - p_{01}(t))(1 - p_{02}(t))} = 0$$

da cui segue

$$M(t)(p_{01}(t) - p_{02}(t)) \left[ aD \left( M(t) - \frac{1}{5} \right) + \frac{aD}{10} (p_{01}(t) + p_{02}(t)) + \frac{aDM(t)}{10} (1 - p_{01}(t)p_{02}(t)) \right] = 0.$$

Dato che  $M(t) > 1$  e  $p_{01}(t)p_{02}(t) < 1$ , deve essere allora  $p_{01}(t) - p_{02}(t) = 0$ , e l'equivalenza richiesta è dimostrata.

Allora la varietà bidimensionale  $W$  definita dalle equazioni:  $p_{01} = p_{02}$ ,  $M_1 = M_2$  è invariante rispetto al sistema (4.5.1). Tale sistema sulla varietà si riduce a:

$$\begin{cases} \dot{p} = - \left[ aDM(1-p) + \frac{1}{10} aDM(1-p) \right] p + \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) M^{-1} (1-p) \\ \dot{M} = -2 \frac{r}{K} M^2 + \frac{r}{K} (K+1) M_1 - \frac{11}{10} DM + \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) + aDM(1-pM) + \frac{1}{10} aDM \frac{(1-p)}{(1-p)} (1-pM) \end{cases} \quad (4.5.2)$$

dove abbiamo posto  $p_{01} = p_{02} = p$ ,  $M_1 = M_2 = M$ .

Per ottenere i punti d'equilibrio dobbiamo annullare i secondi membri di (4.5.2).

Ricordiamo che dallo studio nel caso generale (sez. 4.3), sappiamo già che possono esserci solo due tipi d'equilibrio: quello che rappresenta la persistenza e quello che indica l'estinzione. Ci occupiamo di determinare le condizioni per l'esistenza dell'equilibrio di Totale Persistenza.

Essendo  $p \neq 1$ , si ottiene in questo modo il punto d'equilibrio:

$$\bar{p} = \frac{\left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right)}{\frac{11}{10} aD \bar{M}^2}, \quad \bar{M} = 11 \frac{(r - D + aD)}{2r}. \quad (4.5.3)$$

Tale punto in  $\mathfrak{R}^4$  corrisponde al punto d'equilibrio  $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$ .

Affinché il punto d'equilibrio sia ammissibile biologicamente, deve essere  $0 < \bar{p} < 1$ ,  $\bar{M} > 1$ .

#### 4.5.1 Analisi dell'esistenza dell'equilibrio $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$ in un caso di scelta particolare dei parametri.

Fissiamo tutti i parametri, tranne  $r$  e  $D$  nel modo seguente:

- ❖  $K = 10$
- ❖  $a = 0.75 = 3/4$
- ❖  $\beta = 0.2$  e  $\gamma = 0.001$

I parametri  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $K$  servono per calcolare il tasso di mortalità:

$$\mu_1 = (\beta + \gamma)/2 - [0.5r(1 - 1/K)].$$

Essendo  $a = 3/4$ , sostituendo in (4.5.3)<sub>2</sub>, si ottiene:

$$\bar{M} = 11 \frac{(4r - D)}{8r}.$$

Quindi nel nostro caso, affinché  $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$  sia un equilibrio ammissibile biologicamente, devono essere verificate le seguenti disuguaglianze:

$$\bar{p} = 10 \frac{\left(\mu_1 + \frac{11}{10}D\right)}{11aD\bar{M}^2} < 1, \quad \bar{M} = 11 \frac{(4r - D)}{8r} > 1. \quad (4.5.1.1)$$

Osserviamo preliminarmente che la media è una funzione limitata superiormente:

$$\bar{M} = 11 \frac{(4r - D)}{8r} < \frac{11}{2}.$$

Inoltre affinché sia accettabile:

$$\bar{M} = 11 \frac{(4r - D)}{8r} > 1 \Leftrightarrow 11(4r - D) > 8r \Leftrightarrow 36r - 11D > 0 \Leftrightarrow r > \frac{11}{36}D$$

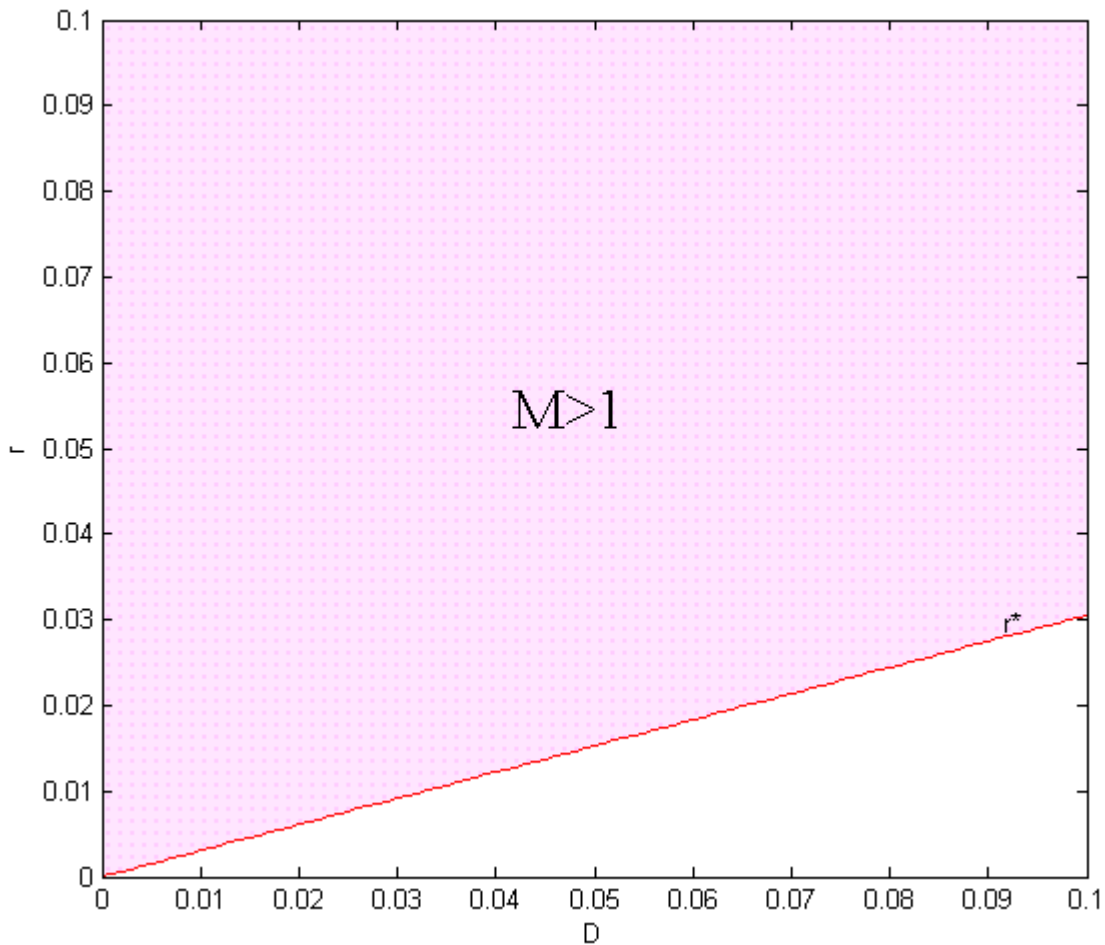
cioè

$$\bar{M} > 1 \Leftrightarrow r > \frac{11}{36}D. \quad (4.5.1.2)$$

Di conseguenza i valori di  $D$  ed  $r$  che soddisfano  $\bar{M} > 1$  sono tutti quelli che nello spazio dei parametri  $(D, r)$ , si trovano sopra la retta:

$$r^*(D) = \frac{11}{36}D,$$

interpretando  $r$ , come funzione di  $D$  (si veda **Figura18**).



**Figura 19 - Grafico della retta  $36r^* = 11D$**

Resta da vedere per quali valori dei parametri vale la  $(4.5.1.1)_1$  ossia quando:

$$\bar{p} = 10 \frac{\left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right)}{11aDM^2} < 1.$$

Per inciso, si noti che la probabilità è sempre positiva e non nulla.

Sostituendo il valore della media si ottiene:

$$\bar{p} = \frac{640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right)}{11^3 aD(4r - D)^2},$$

quindi tale funzione è definita per tutti i valori dei parametri  $D$  ed  $r$  tali che:

$$D \neq 0 \text{ e } D \neq 4r.$$

Imponendo la condizione d'esistenza  $(4.5.1.1)_1$ :

$$1 - \bar{p} > 0 \Leftrightarrow 11^3 aD(4r - D)^2 - 640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) > 0. \quad (4.5.1.3)$$

Si noti che esattamente come nel caso di una sola metapopolazione anche in questo caso si trova una disequazione di terzo grado nei due parametri essendo:

$$\mu_1 = \frac{1}{2} \left[ \beta + \gamma - r \left( 1 - \frac{1}{K} \right) \right],$$

con i limiti:

$$-\frac{r}{K} < \gamma < \frac{r}{K} \text{ e } \beta > r.$$

Ricordando che  $K = 10$ ;  $\beta = 0.2$ ;  $\gamma = 0.001$  si ha:

$$\mu_1 = \frac{1}{2} \left[ 201 \cdot 10^{-3} - \frac{9}{10} r \right] = \frac{1}{20} \left( \frac{201}{10^2} - 9r \right), \quad (4.5.1.4)$$

$$0.01 < r < 0.2. \quad (4.5.1.5)$$

Introducendo la funzione in due variabili:

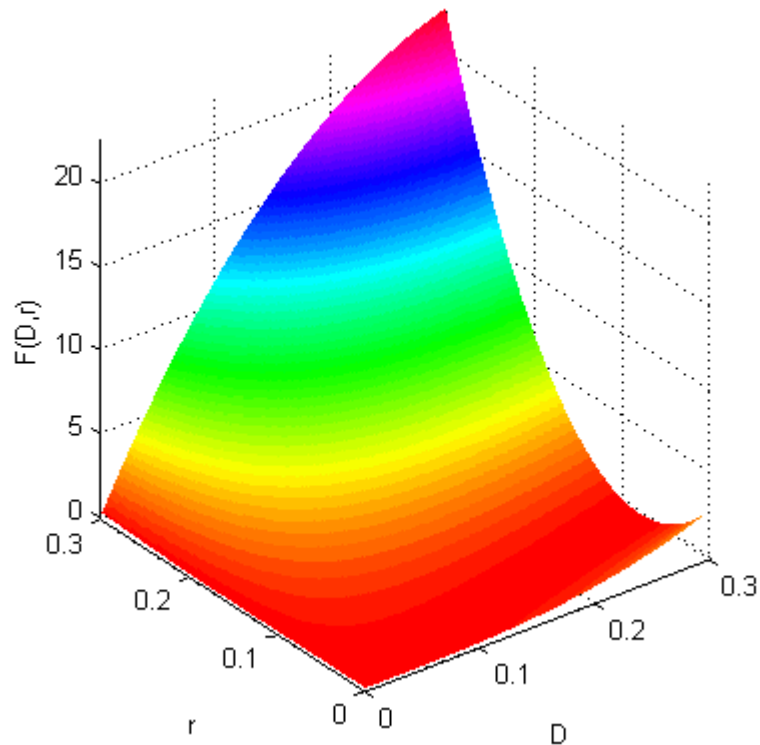
$$F(D, r) = 11^3 aD(4r - D)^2 - 640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right), \quad (4.5.1.6)$$

si ha che:

$$F(D, r) > 0 \Leftrightarrow \bar{p} < 1. \quad (4.5.1.7)$$

### 4.5.1.1 Simulazioni Matlab

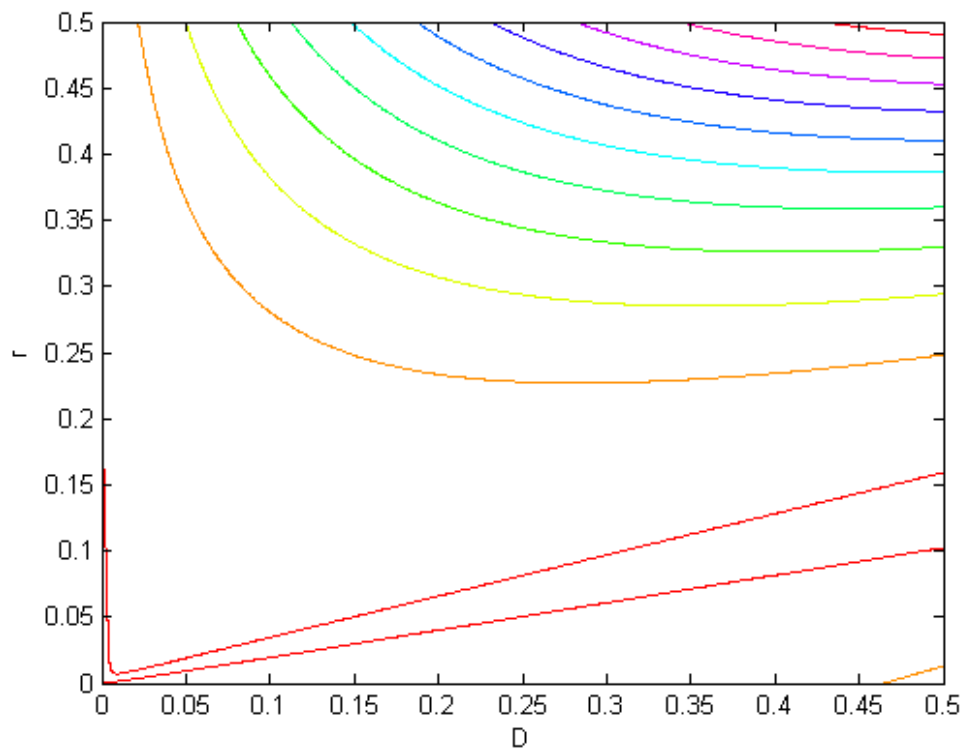
Simulando la funzione  $F(D, r)$ , definita dalla (4.5.1.6), in tre dimensioni si ottiene il seguente grafico:



**Figura 20 - Grafico Tridimensionale di  $F(D, r)$**

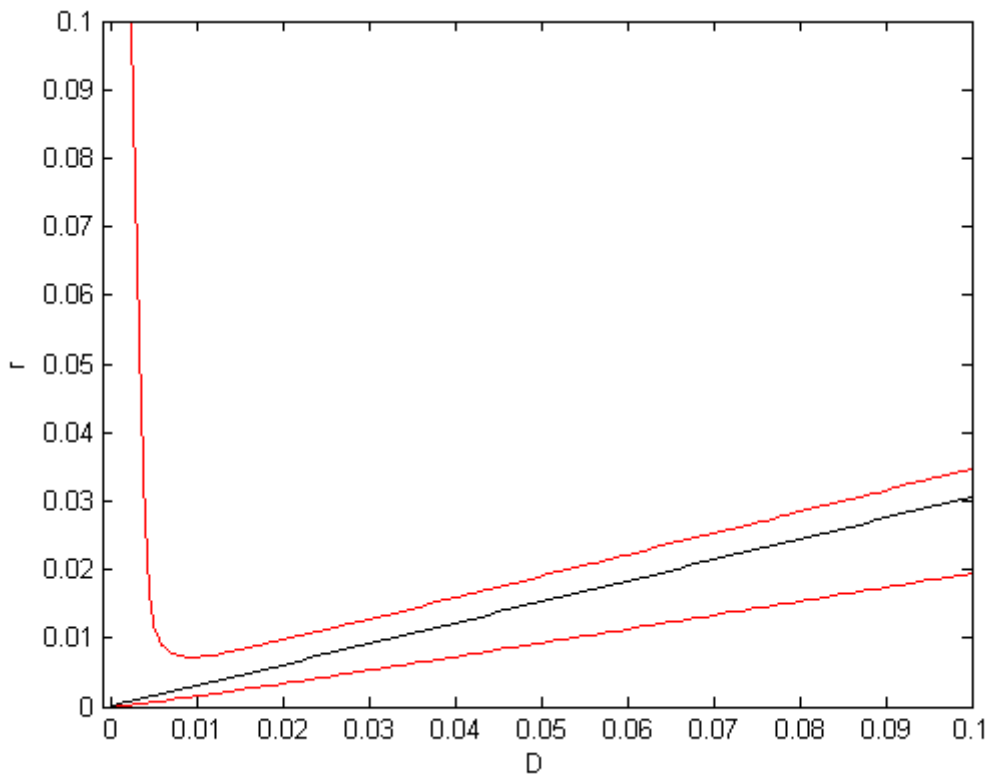
I parametri sono fissati ai valori scelti all'inizio della sezione 4.5.1

da cui si ricavano le curve di livello nel piano  $Dr$ :



**Figura 21 - Curve di livello della funzione  $F(D, r)$**

Invece le curve di livello relative a  $F(D, r) = 0$  sono rappresentate nel seguente grafico:



**Figura 22 - Curve di livello della funzione  $F(D, r)$ , relative al piano  $F(D, r) = 0$   
in rosso, in nero la retta  $D = 4r$**

Osserviamo che in maniera del tutto analoga al caso di una sola metapopolazione, anche stavolta troviamo una curva con un andamento analogo a quello di **Figura 12**, sopra la quale l'equilibrio di totale persistenza esiste sempre, infatti, ricordiamo che sopra la retta nera la media è maggiore di uno, mentre sopra la curva rossa vale la (4.5.1.7) e quindi la probabilità è minore di uno, di conseguenza le coppie di parametri accettabili sono quelli che si trovano nell'intersezione delle due aree individuate dalla parte di piano sopra la curva rossa e quella sopra la retta nera (si veda **Figura 22**).

#### 4.5.1.2 Studio analitico del caso $r = 0.08$

Se fissiamo il tasso di crescita intrinseco allora la disequazione (4.5.1.3) diventa una disequazione di terzo grado in  $D$  di cui è possibile fare uno studio analitico.

Fissiamo quindi  $r = 0.08$  di conseguenza anche  $\mu_1$  sarà fissato, allora dalla (4.5.1.4) si ricava:

$$\mu_1 = 0.0645 = \frac{129}{2 \cdot 10^3}. \quad (4.5.1.2.1)$$

Studiamo la funzione probabilità che un patch sia vuoto in funzione del parametro  $D$ :

$$\bar{p} = \frac{640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right)}{11^3 a D (4r - D)^2}.$$

Abbiamo già visto che la funzione non è definita nei punti

$$D=0 \quad \text{ed} \quad D=4r.$$

Inoltre si vede subito che:

$$\begin{aligned} \lim_{D \rightarrow 0^+} \bar{p}(D) &= +\infty, & \lim_{D \rightarrow 0^-} \bar{p}(D) &= -\infty, \\ \lim_{D \rightarrow 4r^+} \bar{p}(D) &= +\infty, & \lim_{D \rightarrow 4r^-} \bar{p}(D) &= +\infty, \\ \lim_{D \rightarrow +\infty} \bar{p}(D) &= 0, & \lim_{D \rightarrow -\infty} \bar{p}(D) &= 0. \end{aligned}$$

Calcoliamone la derivata:

$$\frac{\partial \bar{p}}{\partial D} = \frac{640}{11^3} r^2 \frac{a(4r - D)}{a^2 D^2 (4r - D)^4} \left[ \frac{11}{10} D(4r - D) - (4r - D) \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) + 2D \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) \right].$$

Poiché  $D \neq 4r$  allora la derivata si annullerà quando:

$$(4r - D) \left( \frac{11}{10} D - \mu_1 - \frac{11}{10} D \right) + 2D \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) = 0$$

da cui:

$$-(4r - D)\mu_1 + 2D\mu_1 + \frac{22}{10} D^2 = 0$$

$$11D^2 + 15D\mu_1 - 20r\mu_1 = 0.$$

Il discriminante dell'equazione è positivo:

$$\Delta = 225\mu_1^2 + 880r\mu_1 > 0$$

quindi l'equazione ammette due radici discordi:



$$D^+ = \frac{-15\mu_1 + \sqrt{\Delta}}{22} > 0, D^- = \frac{-15\mu_1 - \sqrt{\Delta}}{22} < 0. \quad (4.5.1.2.2)$$

Osservando poi che il segno della derivata dipende dal prodotto:

$$(11D^2 + 15D\mu_1 - 20r\mu_1)(4r - D)$$

allora, la derivata avrà segno positivo, e quindi la funzione sarà crescente, quando:

$$\begin{cases} D < D^- \\ D > D^+ \end{cases} \quad \text{e} \quad D < 4r$$

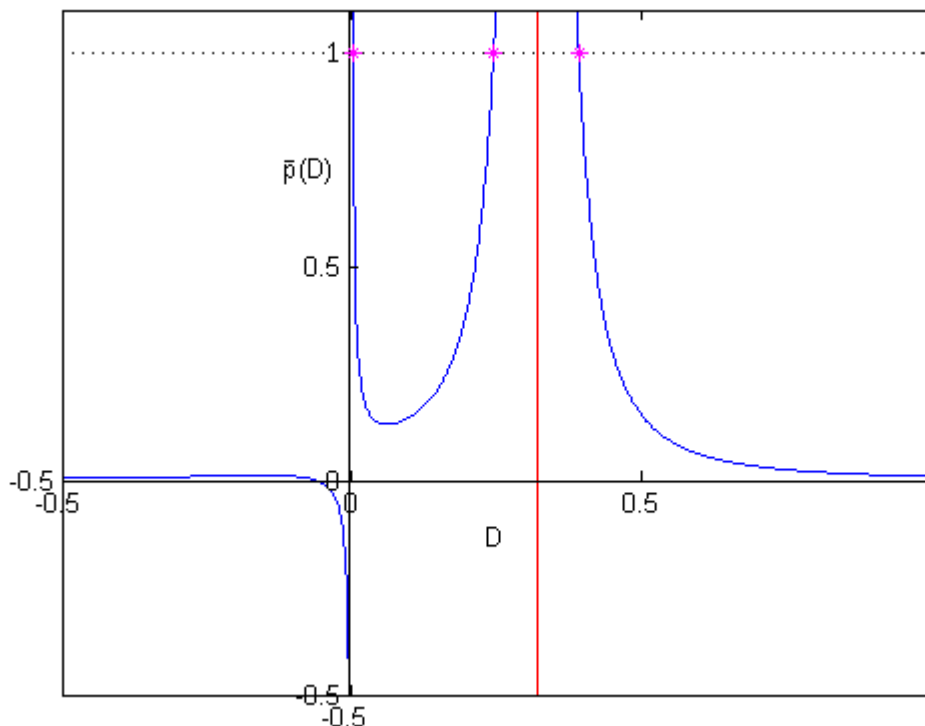
altrimenti è negativa.

Tutto ciò ha senso essendo:

$$D^+ < 4r$$

In conclusione in  $D^+$  la funzione assume valore minimo, mentre in  $D^-$  ha un massimo.

Mettendo insieme tutte le informazioni trovate siamo ora in grado di tracciare il grafico della funzione  $\bar{p}(D)$  (Figura 23).



**Figura 23 - Grafico della funzione  $\bar{p}(D)$**   
(in rosso la retta per  $D = 4r$ )

Dal grafico della funzione probabilità è facile dedurre che, per trovare i valori della dispersione per i quali  $\bar{p}(D) < 1$  è sufficiente trovare i valori per cui  $\bar{p}(D) = 1$ , tali valori ci daranno gli estremi degli intervalli in cui prendere  $D$ .

Quindi bisogna calcolare le soluzioni dell'equazione:

$$11^3 aD(4r - D)^2 - 640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) = 0$$

ossia:

$$11^3 aD^3 - 11^3 \cdot 6rD^2 + 44 \cdot 347r^2 D - 640r^2 \mu_1 = 0. \quad (4.5.1.2.3)$$

Studiamo la funzione:

$$\delta(D) = 11^3 aD^3 - 11^3 \cdot 6rD^2 + 44 \cdot 347r^2 D - 640r^2 \mu_1.$$

Si vede subito che:

$$\delta(0) = -640r^2 \mu_1 < 0,$$

$$\delta(r) = 11^3 ar^3 - 11^3 \cdot 6r^3 + 44 \cdot 347r^3 - 640r^2 \mu_1 \cong 3.975296 > 0,$$

quindi sicuramente c'è un punto in cui la funzione si annulla per poi cambiare segno.

Studiamo la derivata:

$$\frac{\partial \delta}{\partial D} = 11^3 \cdot \frac{9}{4} D^2 - 11^3 \cdot 12rD + 44 \cdot 347r^2$$

e vediamo dove si annulla:

$$\frac{\partial \delta}{\partial D} = 0 \Leftrightarrow 11^3 \cdot \frac{9}{4} D^2 - 11^3 \cdot 12rD + 44 \cdot 347r^2 = 0$$

quindi per i valori della dispersione che soddisfano l'equazione:

$$11^2 \cdot \frac{9}{4} D^2 - 11^2 \cdot 12rD + 4 \cdot 347r^2 = 0.$$

Il discriminante è positivo:

$$\frac{\Delta}{4} = 9 \cdot 11^2 (11^2 \cdot 4 - 347) r^2 = 137(3 \cdot 11 \cdot r)^2 > 0$$

allora esistono due soluzioni positive:

$$\begin{aligned} \tilde{D}_- &= 4 \cdot \frac{11^2 \cdot 6r - 33r\sqrt{137}}{11^2 \cdot 9} = 4 \cdot \left( \frac{2}{3} r - \frac{1}{33} r\sqrt{137} \right) \cong 0.0998332128 \\ \tilde{D}_+ &= 4 \cdot \left( \frac{2}{3} r + \frac{1}{33} r\sqrt{137} \right) \cong 0.3268334538. \end{aligned} \quad (4.5.1.2.4)$$

Inoltre il segno della derivata dipende dal segno della quantità:

$$11^2 \cdot \frac{9}{4} D^2 - 11^2 \cdot 12rD + 4 \cdot 347r^2$$

quindi è positiva, e la funzione  $\delta(D)$  è crescente se :

$$\begin{cases} D < \tilde{D}_- \\ D > \tilde{D}_+ \end{cases}$$

altrimenti decresce.

In conclusione, in corrispondenza di  $\tilde{D}_+$  c'è un minimo, mentre in  $\tilde{D}_-$  c'è un massimo.

Con il Matlab è possibile ricavare immediatamente le soluzioni dell'equazione:

$$11^3 aD^3 - 11^3 \cdot 6rD^2 + 44 \cdot 347r^2 D - 640r^2 \mu_1 = 0$$

e si ottengono i punti:

$$D_1^* \cong 0.00275303505800$$

$$D_2^* \cong 0.24521513526425 .$$

$$D_3^* \cong 0.39203182967775$$

(4.5.1.2.5)

Risulta inoltre, (**Appendice C**), che:

$$\delta(\tilde{D}_-) > 0 \text{ e } \delta(\tilde{D}_+) < 0$$

e che per i seguenti valori accoppiati:

$$\delta\left(\frac{13}{400}r\right) < 0 \text{ e } \delta\left(\frac{7}{200}r\right) > 0,$$

$$\delta\left(\frac{613}{200}r\right) > 0 \text{ e } \delta\left(\frac{2453}{800}r\right) < 0,$$

$$\delta\left(\frac{3919}{800}r\right) < 0 \text{ e } \delta\left(\frac{3921}{800}r\right) > 0,$$

quindi in ognuno dei tre intervalli così trovati si trova uno zero della funzione.

Si osservi che i valori trovati col Matlab sono tali che:

$$D_1^* \in \left(\frac{13}{400}r; \frac{7}{200}r\right)$$

$$D_2^* \in \left(\frac{613}{200}r; \frac{2453}{800}r\right)$$

$$D_3^* \in \left(\frac{3919}{800}r; \frac{3921}{800}r\right)$$

Il grafico della funzione  $\delta(D)$  sarà allora:

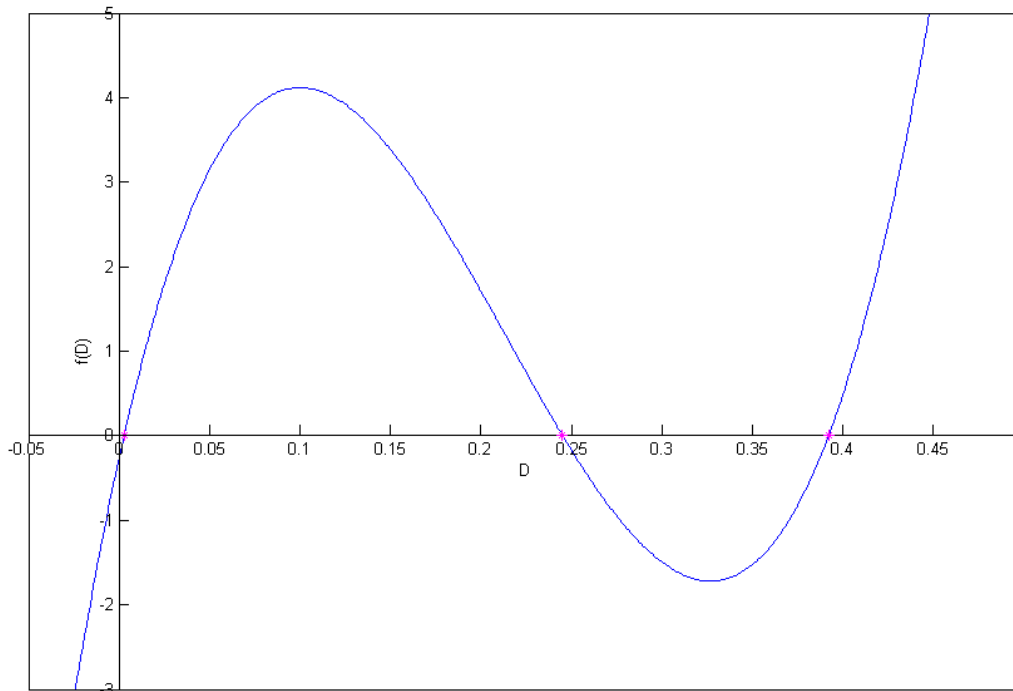


Figura 24 - Grafico della funzione  $\delta(D)$

Quindi:

$$\bar{p}(D) < 1 \Leftrightarrow \begin{cases} D_1^* < D < D_2^* \\ D > D_3^* \end{cases}.$$

Si osservi però che affinché la media abbia senso:

$$M > 1$$

deve essere rispettata la condizione (4.5.1.2) e poiché:

$$D < \frac{36}{11}r < \frac{3919}{800}r$$

i valori della dispersione maggiori di  $D_3^* \in \left( \frac{3919}{800}r; \frac{3921}{800}r \right)$  vanno esclusi.

Possiamo dunque concludere che i valori del parametro  $D$  per cui, fissato  $r = 0.08$ , possiamo accettare la soluzione  $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$ , dove:

$$\bar{p} = 10 \frac{\left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right)}{11aDM^2}, \quad \bar{M} = 11 \frac{(4r - D)}{8r}$$

sono i valori di  $D$  tali che:

$$D_1^* < D < D_2^*$$

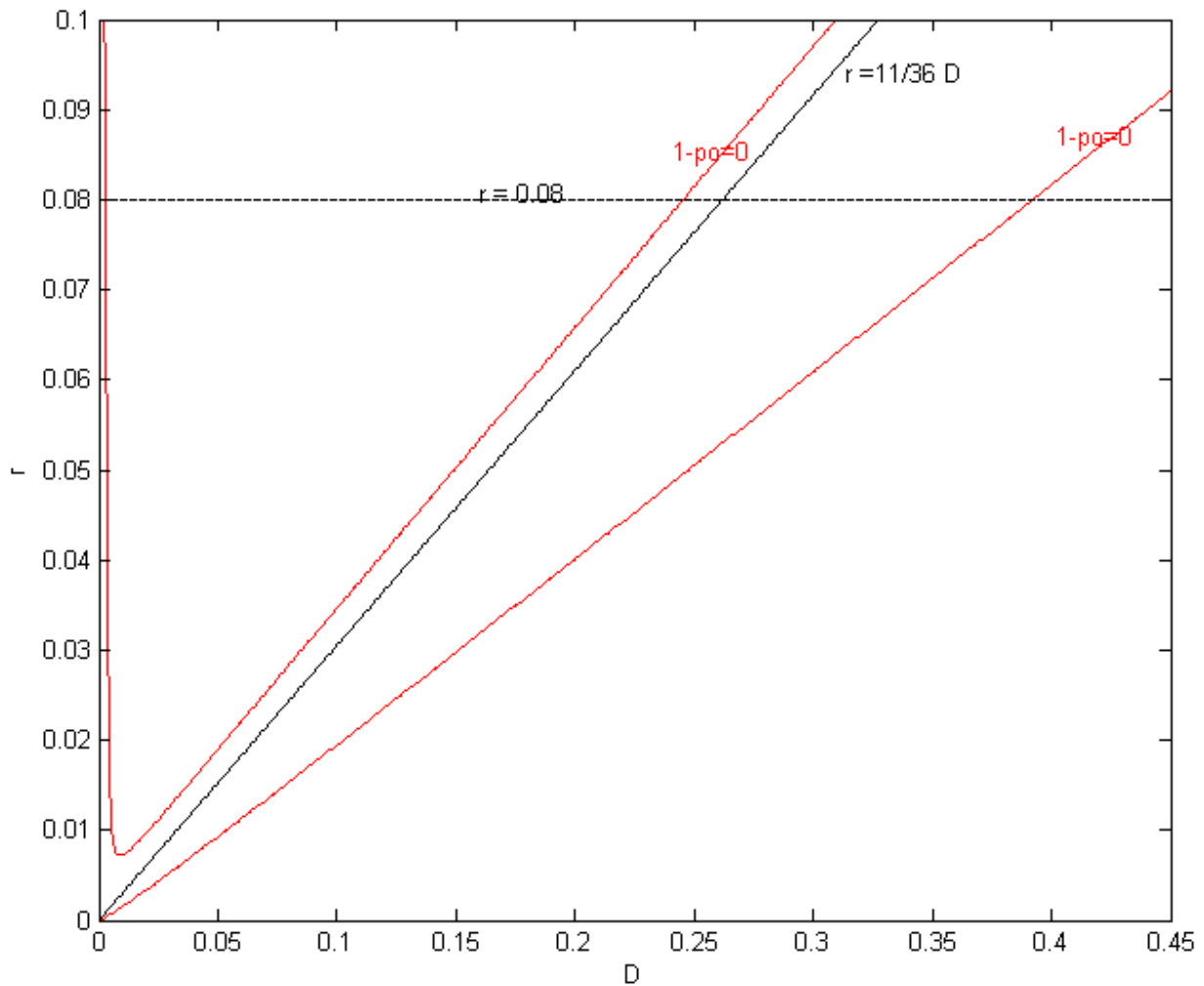
con:

$$D_1^* \in \left( \frac{13}{400} r; \frac{7}{200} r \right)$$

$$D_2^* \in \left( \frac{613}{200} r; \frac{2453}{800} r \right)$$

(4.5.1.2.6)

Infine se nella **Figura 22** tracciamo la retta  $r = 0.08$ , si ottiene:



**Figura 25 - Grafico delle curve d'esistenza di  $(\bar{p}, \bar{M})$**

La retta nera è la retta per cui  $M(D, r) = 1$ , mentre le due curve rosse sono quelle lungo le quali  $\bar{p}(D, r) = 1$ . L'area in cui esiste questa soluzione è data dall'intersezione delle aree del grafico che si trovano sopra le tre curve, quindi l'area sopra la curva rossa.

In **Figura 25** si vede che la retta  $r = 0.08$  interseca la curva e la retta rossa, che ricordiamo rappresentano la funzione  $1 - \bar{p}(D, r) = 0$  in tre punti, uno dei quali si trova sotto la retta  $\bar{M}(D, r) = 1$ . Le simulazioni iniziali in Matlab sono, dunque, coerenti con i risultati analitici.

Infine si osservi che la media d'individui per patch rivista come funzione della dispersione è strettamente decrescente essendo:

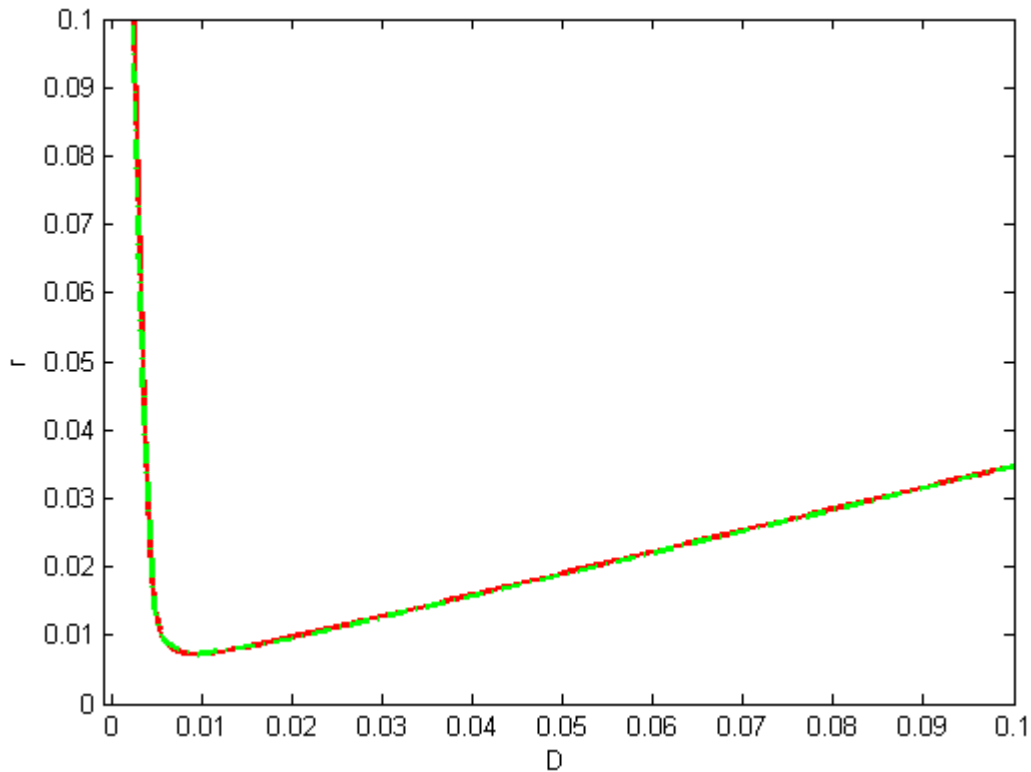
$$\frac{\partial \bar{M}}{\partial D} = -\frac{11}{8r} < 0$$

dunque:

$$\bar{M}(D_1^*) > \bar{M}(D) > \bar{M}(D_2^*) \tag{4.5.1.2.7}$$

### 4.5.1.3 Simulazioni in Locbif

Confrontiamo ora i dati ottenuti con lo studio analitico con le simulazioni in Locbif.



**Figura 26 - Confronto tra la curva ricavata con il Locbif (verde) e quella del Matlab(rossa)**  
I parametri sono fissati ai valori scelti all'inizio della sezione 4.5.1

In **Figura 26** sono rappresentate, nello spazio dei parametri, la curva ricavata con il Locbif (in verde e tratteggiata) e la curva di **Figura 22** ricavata col Matlab (in rosso). Come nel caso di una singola metapopolazione osserviamo che i due studi, analitico e simulazioni, hanno portato allo stesso risultato, infatti le curve coincidono.

E' bene ricordare, tuttavia, che la curva analitica è stata ricavata in modo che fossero soddisfatte le condizioni d'esistenza dell'equilibrio di persistenza, mentre la curva ricavata con le simulazioni rappresenta il confine tra l'area in cui la soluzione persistente è instabile, sotto la curva, da quella dov'è stabile (sopra la curva).

#### 4.5.2 Studio della stabilità del punto d'equilibrio $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$ condizionata alla varietà $W$

Facciamo lo studio della stabilità nel caso particolare della scelta dei parametri effettuata nella sezione 4.5.1, vale a dire  $K = 10$ ,  $a = 0.75 = 3/4$ ,  $\beta = 0.2$ ,  $\gamma = 0.001$ .

Studiare la stabilità condizionata alla varietà  $W$ , significa studiare la stabilità del punto d'equilibrio  $(\bar{p}, \bar{M})$  relativamente a perturbazioni dei dati iniziali che giacciono su  $W$  e quindi in definitiva, rispetto al sistema (4.5.2). Indichiamo i secondi membri di questo sistema con:

$$\begin{cases} G_1(p, M) = \left[ -\frac{11}{10} aDMp + (\mu_1 + D)M^{-1} \right] (1-p) \\ G_2(p, M) = -\frac{2}{10} rM^2 - \frac{11}{10} aDM^2 p + \frac{11}{10} (r - (1-a)D)M + \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right). \end{cases}$$

Studieremo la stabilità dell'equilibrio esaminando la parte lineare del sistema (4.5.2). Le derivate nel punto d'equilibrio  $(\bar{p}, \bar{M})$  sono:

$$\left( \frac{\partial G_1}{\partial p} \right)_{(\bar{p}, \bar{M})} = -(\mu_1 + D)\bar{M}^{-1} - \frac{11}{10} aD\bar{M}(1 - 2\bar{p}) = -\frac{11}{10} aD\bar{M}(1 - \bar{p}) < 0$$

$$\left( \frac{\partial G_1}{\partial M} \right)_{(\bar{p}, \bar{M})} = -[aD\bar{p} + (\mu_1 + D)\bar{M}^{-2}] (1 - \bar{p}) = -\frac{22}{10} aD\bar{p}(1 - \bar{p}) < 0$$

$$\left( \frac{\partial G_2}{\partial p} \right)_{(\bar{p}, \bar{M})} = -\frac{11}{10} aD\bar{M}^2 < 0$$

$$\left( \frac{\partial G_2}{\partial M} \right)_{(\bar{p}, \bar{M})} = -\frac{4}{10} r\bar{M} - \frac{22}{10} aD\bar{M}\bar{p} + \frac{11}{10} r - \frac{11}{10} (1-a)D = -\frac{11}{10} \frac{(4r - D)}{2} - \frac{22}{10} aD\bar{M}\bar{p} < 0.$$

Gli autovalori della matrice linearizzata nel punto d'equilibrio  $(\bar{p}, \bar{M})$  si ottengono risolvendo l'equazione caratteristica:

$$\lambda^2 - \left( \frac{\partial G_1}{\partial p} + \frac{\partial G_2}{\partial M} \right) \lambda + \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} - \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} = 0.$$

Indipendentemente dal segno del delta, tale equazione ammette due autovalori a parte negativa (o negativi se sono reali) se:

$$\frac{\partial G_1}{\partial p} + \frac{\partial G_2}{\partial M} < 0, \quad \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} - \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} > 0.$$

Nell'**Appendice D** mostreremo che ciò è vero, come pure dimostreremo che il discriminante dell'equazione è positivo.



Di conseguenza, il punto d'equilibrio  $(\bar{p}, \bar{M})$ , laddove esiste è asintoticamente stabile sulla varietà  $W$ , inoltre si osservi che poiché nello studio degli autovalori si è usata **solo la condizione d'esistenza** della soluzione, i.e. la (4.5.1.1), questo risultato vale sia nel caso  $r$  sia fissato a 0.08, sia nel caso vari insieme al tasso di dispersione, dunque, la curva ottenuta tramite lo studio analitico (**Figura 22**) è la curva che divide il piano dei parametri nell'area di persistenza, sopra la curva, e quella d'estinzione, al di sotto, ma solo nella varietà  $W$ .

Nel prossimo paragrafo dimostreremo la stabilità incondizionata dell'equilibrio, vale a dire la stabilità del punto d'equilibrio  $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$  in  $\mathfrak{R}^4$ .

### 4.5.3 Studio della stabilità incondizionata del punto d'equilibrio $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$

Per la dimostrazione della stabilità incondizionata del punto d'equilibrio, avremo bisogno di illustrare alcuni risultati generali d'altri autori sulle relazioni tra stabilità condizionata e incondizionata di un insieme compatto invariante. Dividiamo quindi il paragrafo in due parti: nella prima illustreremo i suddetti risultati, nella seconda li applicheremo al caso che stiamo studiando.

#### 4.5.3.1 Relazione tra proprietà di stabilità condizionata e incondizionata di un insieme compatto invariante.

Abbiamo bisogno d'alcuni concetti preliminari, per enunciare un teorema che ci permetterà di risolvere completamente il problema della stabilità asintotica per il punto d'equilibrio in  $\mathfrak{R}^4$ . Sia i concetti, sia il teorema a cui facciamo riferimento sono contenuti in un articolo di L. Salvadori e F. Visentin([28]).

Sia  $C$  un sottoinsieme di  $\mathfrak{R}^n$ .

Per ogni  $a > 0$  denoteremo con  $\rho$  la distanza indotta dalla norma usata in  $\mathfrak{R}^n$  e porremo:  $B^n(C, a) = \{x \in \mathfrak{R}^n : \rho(x, C) < a\}$ ,  $B^n[C, a] = \{x \in \mathfrak{R}^n : \rho(x, C) \leq a\}$ . Se  $C = \{0\}$ , allora tali insiemi saranno indicati con  $B^n(a)$  e  $B^n[a]$  rispettivamente. Sia  $A$  un sottoinsieme di  $\mathfrak{R} \times \mathfrak{R}^n$ . Per ogni  $t \in \mathfrak{R}$ , l'insieme  $A(t) = \{x \in \mathfrak{R}^n : (t, x) \in A\}$  rappresenta la sezione in  $\mathfrak{R}^n$  di  $A$ .

Diremo che  $A$  è  $s$ -compatto se ogni sezione  $A(t)$  è compatta e inoltre esiste un compatto  $Q \subset \mathfrak{R}^n$  tale che  $A(t) \subset Q$  per ogni  $t \in \mathfrak{R}$ .

Consideriamo il sistema d'equazioni differenziali

$$\frac{dz}{dt} = f(t, z), \quad (4.5.3.1.1)$$

con  $f \in C(\mathfrak{R} \times \mathfrak{R}^n, \mathfrak{R}^n)$  e  $f$  soddisfacente condizioni che assicurano l'unicità delle soluzioni. Supponiamo inoltre che ammetta un sottoinsieme  $M$   $s$ -compatto e invariante in  $\mathfrak{R} \times \mathfrak{R}^n$ . Per ogni  $(t_0, z_0) \in \mathfrak{R} \times \mathfrak{R}^n$  indichiamo con  $z(t, t_0, z_0)$  la soluzione massimale di (4.5.3.1.1) passante per  $(t_0, z_0)$ . Diremo inoltre che un insieme  $A$  ha una proprietà di stabilità "vicino a  $M$ " se esiste  $\gamma > 0$  tale che la proprietà è soddisfatta rispetto alle perturbazioni iniziali  $(t_0, z_0) \in I[M, \gamma]$ , dove abbiamo posto:  $I[M, \gamma] = \{(t, z) : t \in \mathfrak{R}, z \in B^n[M(t), \gamma]\}$ . Indichiamo ora con  $L_{ub}$  l'insieme delle funzioni  $g : \mathfrak{R} \times \mathfrak{R}^n \rightarrow \mathfrak{R}^n$ ,  $(t, z) \rightarrow g(t, z)$ , tali che per ogni compatto  $K \subset \mathfrak{R}^n$  esiste una costante  $L(K) > 0$  tale che  $\|g(t, z_1) - g(t, z_2)\| \leq L(K) \|z_1 - z_2\|$ ,  $\forall z_1, z_2 \in K, \forall t \in \mathfrak{R}$  e se esiste almeno un valore  $z \in \mathfrak{R}^n$  tale che  $g(\cdot, z)$  è limitata in  $\mathfrak{R}$ .

Assumiamo ancora l'esistenza di una varietà invariante, rispetto al sistema (4.5.3.1.1),  $\Phi$  contenente  $M$ .

Siamo ora in grado di enunciare il seguente teorema.

### **Teorema 1** ([28])

Supponiamo che  $f$  in (4.5.3.1.1) sia continua e  $f \in L_{ub}$ . Inoltre supponiamo che  $M$  sia uniformemente asintoticamente stabile per perturbazioni iniziali  $(t_0, z_0) \in \Phi$ . Assumiamo inoltre che la varietà  $\Phi$  possa essere scritta nella forma:

$$\Phi = \{(t, x, y): y = g(t, x)\}, (x, y) = z, x \in \mathfrak{R}^m, y \in \mathfrak{R}^{n-m} \quad g \in C^1, g \in L'_{ub}(x).$$

(In questo caso  $g \in L'_{ub}(x)$  significa che  $g \in L_{ub}(x)$  insieme con le sue derivate parziali prime.)

Allora se  $\Phi$  è uniformemente asintoticamente stabile vicino a  $M$ ,  $M$  è uniformemente asintoticamente stabile.

Questo risultato sarà utilizzato in un contesto più semplice. Infatti, il nostro sistema di riferimento è indipendente da  $t$ , e anche  $M$  e  $\Phi$  saranno insiemi particolari.

### 4.5.3.2 Applicazione allo studio della stabilità incondizionata del punto d'equilibrio ( $\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M}$ )

Cominciamo a scrivere il sistema (4.5.1), sempre con la scelta dei parametri  $K = 10$ ,  $a = 0.75 = 3/4$ ,  $\beta = 0.2$ ,  $\gamma = 0.001$ , in forma diversa.

Facciamo la trasformazione di coordinate (invertibile):

$$\begin{aligned} x_1 &= p_{0,1} - \bar{p} & y_1 &= p_{0,2} - \bar{p} \\ x_2 &= M_1 - \bar{M} & y_2 &= M_2 - \bar{M} \end{aligned}$$

da cui

$$\begin{aligned} p_{0,1} &= x_1 + \bar{p} & p_{0,2} &= y_1 + \bar{p} \\ M_1 &= x_2 + \bar{M} & M_2 &= y_2 + \bar{M} \end{aligned}$$

dove:

$$\begin{aligned} \bar{M} &= 11 \frac{4r - D}{8r} < \frac{11}{2} \text{ e } \bar{M} > 1 \text{ solo se } D < \frac{36}{11}r, \\ \bar{p} &= \frac{64r^2 \left( \mu + \frac{11}{10}D \right)}{\frac{11^3}{10} aD(4r - D)^2}, \text{ con } \bar{p} < 1 \Leftrightarrow D_1^* < D < D_2^*, \text{ definiti dalla (4.5.1.2.6)}. \end{aligned}$$

In questo modo le equazioni della varietà  $W$  assumono la forma:

$$\begin{cases} y_1 = x_1 \\ y_2 = x_2 \end{cases} \quad (4.5.3.2.1)$$

cioè

$$y = g(x).$$

Inoltre, il punto d'equilibrio da studiare si trasforma nell'origine del sistema di riferimento. Le equazioni del (4.5.1) nelle nuove variabili sono allora:

$$\begin{cases}
\dot{x}_1 = \dot{p}_{0,1} = \left[ \frac{\mu_1 + \frac{11}{10}D}{x_2 + \bar{M}} - aD(x_2 + \bar{M})(x_1 + \bar{p}) \right] (1 - x_1 - \bar{p}) - \frac{1}{10} aD(y_2 + \bar{M})(1 - y_1 - \bar{p})(x_1 + \bar{p}) = f_1(x_1, x_2, y_1, y_2) \\
\dot{x}_2 = \dot{M}_1 = -\frac{2r}{10}(x_2 + \bar{M})^2 + \frac{11}{10}(r - D)(x_2 + \bar{M}) + \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) + aD(x_2 + \bar{M})[1 - (x_1 + \bar{p})(x_2 + \bar{M})] + \\
+ \frac{1}{10} aD \frac{(y_2 + \bar{M})(1 - y_1 - \bar{p})}{(1 - x_1 - \bar{p})} [1 - (x_1 + \bar{p})(x_2 + \bar{M})] = f_2(x_1, x_2, y_1, y_2) \\
\dot{y}_1 = \dot{p}_{0,2} = \left[ \frac{\mu_1 + \frac{11}{10}D}{y_2 + \bar{M}} - aD(y_2 + \bar{M})(y_1 + \bar{p}) \right] (1 - y_1 - \bar{p}) - \frac{1}{10} aD(x_2 + \bar{M})(1 - x_1 - \bar{p})(y_1 + \bar{p}) = f_3(x_1, x_2, y_1, y_2) \\
\dot{y}_2 = \dot{M}_2 = -\frac{2r}{10}(y_2 + \bar{M})^2 + \frac{11}{10}(r - D)(y_2 + \bar{M}) + \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) + aD(y_2 + \bar{M})[1 - (y_1 + \bar{p})(y_2 + \bar{M})] + \\
+ \frac{1}{10} aD \frac{(x_2 + \bar{M})(1 - x_1 - \bar{p})}{(1 - y_1 - \bar{p})} [1 - (y_1 + \bar{p})(y_2 + \bar{M})] = f_4(x_1, x_2, y_1, y_2)
\end{cases}$$

Dato che  $(0,0,0,0)$  è soluzione di questo sistema il termine di grado zero in  $(x_1, x_2, y_1, y_2)$  nello sviluppo dei secondi membri si annulla.

Possiamo allora scrivere le equazioni nella forma:

$$\begin{cases}
\dot{x}_1 = \left( \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right)_0 x_1 + \left( \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right)_0 x_2 + \left( \frac{\partial f_1}{\partial y_1} \right)_0 y_1 + \left( \frac{\partial f_1}{\partial y_2} \right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\
\dot{x}_2 = \left( \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \right)_0 x_1 + \left( \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right)_0 x_2 + \left( \frac{\partial f_2}{\partial y_1} \right)_0 y_1 + \left( \frac{\partial f_2}{\partial y_2} \right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\
\dot{y}_1 = \left( \frac{\partial f_3}{\partial x_1} \right)_0 x_1 + \left( \frac{\partial f_3}{\partial x_2} \right)_0 x_2 + \left( \frac{\partial f_3}{\partial y_1} \right)_0 y_1 + \left( \frac{\partial f_3}{\partial y_2} \right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\
\dot{y}_2 = \left( \frac{\partial f_4}{\partial x_1} \right)_0 x_1 + \left( \frac{\partial f_4}{\partial x_2} \right)_0 x_2 + \left( \frac{\partial f_4}{\partial y_1} \right)_0 y_1 + \left( \frac{\partial f_4}{\partial y_2} \right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2),
\end{cases} \tag{4.5.3.2.2}$$

con:

$$\begin{aligned}
\left( \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right)_0 &= -\frac{1}{10} aD\bar{M}(11 - 21\bar{p}) \\
\left( \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right)_0 &= -\frac{21}{10} aD\bar{p}(1 - \bar{p}) \\
\left( \frac{\partial f_1}{\partial y_1} \right)_0 &= \frac{1}{10} aD\bar{M}\bar{p} \\
\left( \frac{\partial f_1}{\partial y_2} \right)_0 &= -\frac{1}{10} aD\bar{p}(1 - \bar{p}) \\
\left( \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \right)_0 &= \frac{1}{10} \frac{aD\bar{M}}{(1 - \bar{p})} (1 - \bar{M}\bar{p}) - \frac{11}{10} aD\bar{M}^2
\end{aligned}$$

$$\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 = -\frac{2r}{10}\bar{M} - \frac{1}{10}aD - \frac{21}{10}aD\bar{M}\bar{p}$$

$$\left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0 = -\frac{1}{10}aD\bar{M}\frac{(1-\bar{M}\bar{p})}{(1-\bar{p})}$$

$$\left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0 = \frac{1}{10}aD(1-\bar{M}\bar{p})$$

$$\left(\frac{\partial f_3}{\partial x_1}\right)_0 = \frac{1}{10}aD\bar{M}\bar{p}$$

$$\left(\frac{\partial f_3}{\partial x_2}\right)_0 = -\frac{1}{10}aD\bar{p}(1-\bar{p})$$

$$\left(\frac{\partial f_3}{\partial y_1}\right)_0 = -\frac{1}{10}aD\bar{M}(11-21\bar{p})$$

$$\left(\frac{\partial f_3}{\partial y_2}\right)_0 = -\frac{21}{10}aD\bar{p}(1-\bar{p})$$

$$\left(\frac{\partial f_4}{\partial x_1}\right)_0 = -\frac{1}{10}aD\bar{M}\frac{(1-\bar{M}\bar{p})}{(1-\bar{p})}$$

$$\left(\frac{\partial f_4}{\partial x_2}\right)_0 = \frac{1}{10}aD(1-\bar{M}\bar{p})$$

$$\left(\frac{\partial f_4}{\partial y_1}\right)_0 = \frac{1}{10}\frac{aD\bar{M}}{(1-\bar{p})}(1-Mp) - \frac{11}{10}aD\bar{M}^2$$

$$\left(\frac{\partial f_4}{\partial y_2}\right)_0 = -\frac{2r}{10}\bar{M} - \frac{1}{10}aD - \frac{21}{10}aD\bar{M}\bar{p}$$

Si osservi che:

$$\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_3}{\partial y_1}\right)_0, \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_3}{\partial y_2}\right)_0, \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_1}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_3}{\partial x_1}\right)_0, \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_3}{\partial x_2}\right)_0,$$

$$\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_4}{\partial y_1}\right)_0, \left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_4}{\partial y_2}\right)_0, \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_4}{\partial x_1}\right)_0, \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0 = \left(\frac{\partial f_4}{\partial x_2}\right)_0$$

onde il sistema (4.5.3.2.2) diviene:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1}\right)_0 x_1 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_0 x_2 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_1}\right)_0 y_1 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\ \dot{x}_2 = \left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_0 x_1 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 x_2 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0 y_1 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\ \dot{y}_1 = \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_1}\right)_0 x_1 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0 x_2 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1}\right)_0 y_1 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\ \dot{y}_2 = \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0 x_1 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0 x_2 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_0 y_1 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 y_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2). \end{cases} \quad (4.5.3.2.3)$$

Riduciamo ora la varietà (4.5.3.2.1) all'iperpiano:

$$u = 0.$$

Consideriamo la nuova trasformazione (invertibile) di coordinate:

$$u = y - g(x).$$

Si ha:

$$\begin{cases} u_1 = y_1 - x_1 \\ u_2 = y_2 - x_2 \end{cases} \quad \text{con inversa:} \quad \begin{cases} y_1 = u_1 + x_1 \\ y_2 = u_2 + x_2 \end{cases}.$$

Con la nuova trasformazione di coordinate, il sistema (4.5.3.2.3) diventa:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \left[\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_1}\right)_0\right] x_1 + \left[\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0\right] x_2 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_1}\right)_0 u_1 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0 u_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\ \dot{x}_2 = \left[\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0\right] x_1 + \left[\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0\right] x_2 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0 u_1 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0 u_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\ \dot{u}_1 = \left[\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1}\right)_0 - \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_1}\right)_0\right] u_1 + \left[\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_0 - \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0\right] u_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \\ \dot{u}_2 = \left[\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_0 - \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0\right] u_1 + \left[\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 - \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0\right] u_2 + o(x_1, x_2, y_1, y_2) \end{cases} \quad (4.5.3.2.4)$$

Notiamo che il sistema(4.5.3.2.4) sulla varietà  $u = 0$  si riduce a:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \left[\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_1}\right)_0\right] x_1 + \left[\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0\right] x_2 + o(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2 = \left[\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0\right] x_1 + \left[\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 + \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0\right] x_2 + o(x_1, x_2) \end{cases} \quad (4.5.3.2.5)$$

Ovviamente l'origine è un punto asintoticamente stabile per il sistema (4.5.3.2.5) ed è una soluzione del sistema (4.5.3.2.4).

Siamo ora in grado di applicare il **Teorema 1**.

Nel nostro caso  $n=4$  e  $m=2$ , inoltre il sistema (4.5.3.2.4) è indipendente da  $t$ . L'insieme  $M$  coincide con  $\mathfrak{R} \times \{0\}$ , con  $0$  origine di  $\mathfrak{R}^4$ . Inoltre la varietà  $\Phi$  coincide con l'insieme  $\mathfrak{R} \times \phi = \mathfrak{R} \times \{(x, u) : x \in \mathfrak{R}^2, u \in \mathfrak{R}^2, u = 0\}$ , dove  $\phi$  è la trasformata di  $W$ , nel nuovo sistema di coordinate.

Osserviamo subito che dato che tutte le funzioni coinvolte sono indipendenti dal tempo, e regolari, le condizioni del teorema su tali funzioni sono ovviamente soddisfatte. Inoltre, dato che l'origine sulla varietà  $\phi$  coincide con il punto  $(\bar{p}, \bar{M})$  di  $W$ , e la proprietà di stabilità asintotica non dipende dalla scelta delle coordinate, la condizione che  $M$  sia asintoticamente stabile rispetto alle perturbazioni iniziali scelte su  $\Phi$  è soddisfatta.

Resta pertanto solo da dimostrare che  $\Phi$  è (uniformemente) asintoticamente stabile per (4.5.3.2.4) vicino all'origine. Dobbiamo quindi dimostrare che

(a)  $\exists \alpha, \sigma > 0 : (x_0, u_0) \in B^4(\alpha)$  implica che  $\|u(t)\| \rightarrow 0, t \rightarrow +\infty$  lungo le soluzioni per le quali  $x(t) \in B^2(\sigma), \forall t > 0$ , uniformemente in  $(x_0, u_0)$ .

Di conseguenza, per ottenere la (a), dobbiamo anche dimostrare che :

(b) lungo le soluzioni del sistema (4.5.3.2.4), esiste un intorno, sempre in  $\mathfrak{R}^4$ , tale che scegliendo  $(x_0, u_0)$  in questo intorno:  $x(t) \in B^2(\sigma), \forall t > 0$ .

**Cominciamo col dimostrare (a).**

Le ultime due equazioni del sistema (4.5.3.2.4) possono essere scritte nella forma

$$\frac{du}{dt} = Au + o(x, u), \quad (4.5.3.2.6)$$

dove  $A$  è la matrice dei coefficienti delle  $u_i, i = 1, 2$  nelle due equazioni.

Allora se gli autovalori della parte lineare di (4.5.3.2.6) sono a parte reale negativa, possiamo affermare che  $\exists \sigma > 0$  tale che  $\|u(t)\| \rightarrow 0$  lungo le soluzioni del sistema (4.5.3.2.4) per cui  $x(t) \in B^2(\sigma), \forall t > 0$ . Verifichiamo quando ciò accade.

Si ha

$$\left( \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right)_0 - \left( \frac{\partial f_1}{\partial y_1} \right)_0 = -\frac{aD\bar{M}}{10}(11 - 20\bar{p}) < 0 \quad \text{se } \bar{p} < \frac{11}{20}.$$

Si dimostra, con un'analisi analoga alle precedenti per lo studio dei valori della dispersione in funzione della probabilità, che esiste una coppia di valori  $(\bar{D}, \bar{\bar{D}})$  della dispersione tale che se

$D_1^* < \bar{D} < D < \bar{\bar{D}} < D_2^*$  allora  $\bar{p} < \frac{11}{20}$  ( si veda **Appendice E**).



Si osservi però che nell'effettuare l'analisi dei valori della dispersione tali che  $\bar{p} < \frac{11}{20}$ , analogamente a quanto già fatto, s'è dovuto **fissare** il valore del tasso di crescita intrinseco ( $r = 0.08$ ).

Mentre per le altre:

$$\left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_0 - \left(\frac{\partial f_1}{\partial y_2}\right)_0 = -\frac{21}{10}aD\bar{p}(1-\bar{p}) + \frac{1}{10}aD\bar{p}(1-\bar{p}) = -2aD\bar{p}(1-\bar{p}) < 0$$

$$\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_0 - \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_1}\right)_0 = -\frac{1}{10}\frac{aD\bar{M}}{(1-\bar{p})}(11\bar{M} - 9\bar{M}\bar{p} - 2) < 0$$

essendo:

$$11\bar{M} - 9\bar{M}\bar{p} - 2 = 9\bar{M} - 9\bar{M}\bar{p} + 2\bar{M} - 2 = 9\bar{M}(1-\bar{p}) + 2(\bar{M} - 1) > 0,$$

infine:

$$\left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_0 - \left(\frac{\partial f_2}{\partial y_2}\right)_0 = -\frac{2r}{10}\bar{M} - \frac{2}{10}aD - 2aD\bar{M}\bar{p} < 0.$$

La matrice degli autovalori è:

$$\begin{pmatrix} -\frac{aD\bar{M}}{10}(11-20\bar{p})-\lambda & -2aD\bar{p}(1-\bar{p}) \\ -\frac{1}{10}\frac{aD\bar{M}}{(1-\bar{p})}(11\bar{M}-9\bar{M}\bar{p}-2) & -\frac{2r}{10}\bar{M}-\frac{2}{10}aD-2aD\bar{M}\bar{p}-\lambda \end{pmatrix}$$

e l'equazione caratteristica è quindi:

$$\lambda^2 + \lambda \left( \frac{aD\bar{M}}{10}(11-20\bar{p}) + \frac{2r}{10}\bar{M} + \frac{2aD}{10} + 2aD\bar{M}\bar{p} \right) + \frac{aD\bar{M}}{10}(11-20\bar{p}) \left( \frac{2r}{10}\bar{M} + \frac{2aD}{10} + 2aD\bar{M}\bar{p} \right) + \frac{2}{10}a^2D^2\bar{M}\bar{p}(11\bar{M}-9\bar{M}\bar{p}-2) = 0.$$

Il coefficiente di  $\lambda$  è positivo, perché stiamo prendendo i valori della dispersione per cui  $\bar{p} < \frac{11}{20}$ , le radici caratteristiche sono tutte a parte reale negativa (o negative), se il termine noto è positivo, i.e. se:

$$\frac{2aD\bar{M}}{10} \left[ (11-20\bar{p}) \left( \frac{r}{10}\bar{M} + \frac{aD}{10} + aD\bar{M}\bar{p} \right) - aD\bar{p}(11\bar{M}-9\bar{M}\bar{p}-2) \right] > 0 \quad (4.5.3.2.7)$$

osserviamo che:

$$\frac{2aD\bar{M}}{10} \left[ (11-20\bar{p}) \left( \frac{r}{10}\bar{M} + \frac{aD}{10} + aD\bar{M}\bar{p} \right) - aD\bar{p}(11\bar{M}-9\bar{M}\bar{p}-2) \right] =$$

$$= \frac{2aD\bar{M}}{10} \left[ \frac{11}{10} r\bar{M} + \frac{11}{10} aD - 2r\bar{M}\bar{p} - 11aD\bar{M}\bar{p}^2 \right]$$

dunque la (4.5.3.2.7) vale se :

$$\left[ \frac{11}{10} r\bar{M} + \frac{11}{10} aD - 2r\bar{M}\bar{p} - 11aD\bar{M}\bar{p}^2 \right] > 0$$

ovvero se

$$11aD\bar{M}\bar{p}^2 + 2r\bar{M}\bar{p} - \frac{11}{10}(r\bar{M} + aD) < 0$$

Anche in questo caso si riesce a trovare un intervallo di valori della dispersione  $(\hat{D}_1, \hat{D}_2)$ , più piccolo del precedente, che soddisfa la disequazione (vedi **Appendice F**).

Si può dunque concludere che, in un intorno dell'origine,  $\|u(t)\| \rightarrow 0$  lungo le soluzioni del sistema (4.5.3.2.4) per cui  $x(t) \in B^2(\sigma), \forall t$ .

### Dimostriamo ora (b).

Dobbiamo provare quindi che  $x(t)$  è limitata lungo le soluzioni del sistema (4.5.3.2.4) in un intorno dell'origine in  $\mathfrak{R}^4$ .

Osserviamo innanzi tutto che per i teoremi inversi di Liapunov ([32]), relativi alla stabilità asintotica dell'origine sulla varietà, esiste una funzione di Liapunov  $V$  definita in  $\mathfrak{R}^2$ , a valori reali, associata al sistema (4.5.3.2.5) per la quale esiste  $\chi > 0$  per cui per ogni  $x \in B^2(\chi)$  si abbia

$$\begin{aligned} a(\|x\|) &\leq V(x) \leq b(\|x\|), \\ \dot{V}_{(4.5.3.2.5)} &\leq -c(\|x\|), \end{aligned} \tag{4.5.3.2.8}$$

dove  $a(r)$  e  $b(r)$ ,  $c(r)$  sono funzioni continue, crescenti e a valori positivi.

Inoltre il gradiente di  $V$  è limitato in norma, cioè esiste  $H > 0$  tale che  $\left\| \frac{\partial V}{\partial x} \right\| < H$  per ogni  $x \in B^2(\chi)$ .

Scegliamo ora  $\sigma \in (0, \chi) : (x_0, u_0) \in B^4(\sigma)$  comporta che  $\|u(t)\| \rightarrow 0, t \rightarrow +\infty$  lungo le soluzioni per le quali  $x(t) \in B^2(\sigma), \forall t$ , uniformemente in  $(x_0, u_0)$ .

Sia  $\gamma \in (0, b^{-1}(a(\sigma)))$  e  $\delta(\gamma)$  il delta della stabilità in  $\mathfrak{R}^2$  scelto in modo che:

$$\delta(\gamma) \in \left( 0, \min \left\{ \frac{c(\gamma)}{kMH} \right\} \right) \tag{4.5.3.2.9}$$

dove  $k$  è la costante di Lipschitz del secondo membro dell'equazione in  $B^4[\sigma]$ ,  $M$  è il massimo di  $\left\| \frac{\partial f}{\partial u} \right\|$  in  $B^4[\sigma]$  e  $H$  è il massimo di  $\left\| \frac{\partial V}{\partial x} \right\|$  in  $B^4[\sigma]$ .

Sia ora  $T = T(\delta(\gamma))$  il numero legato a  $\delta(\gamma)$  dalla proprietà d'attrattività della varietà, cioè  $T$  è tale che

$$\|u(t, x_0, u_0)\| < \delta(\gamma), \forall t \geq T \text{ e } \forall (x_0, u_0) \text{ nella regione di attrazione di } \Phi \text{ vicino all'origine.}$$

Inoltre, per la continuità nei dati iniziali possiamo scegliere un numero che indichiamo con  $\alpha(\delta(\gamma)) > 0$  tale che:

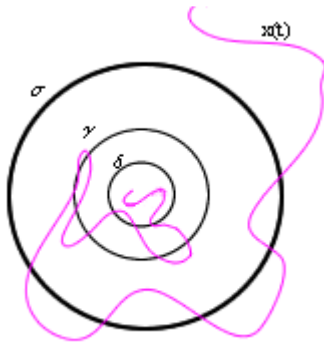
$$(x_0, u_0) \in B^4(\alpha(\delta(\gamma))) \Rightarrow \|u(t)\| < \delta(\gamma), \forall t \in [0, T].$$

Possiamo sempre ottenere che  $B^4(\alpha(\delta(\gamma)))$  sia contenuta nella regione d'attrazione di  $\Phi$  vicino all'origine. Scegliamo, dunque  $(x_0, u_0) \in B^4(\delta(\delta(\gamma)))$  e proviamo che:

$$\|x(t, x_0, u_0)\| < \sigma, \forall t \geq 0 \tag{4.5.3.2.10}$$

lungo le soluzioni del sistema (4.5.3.2.4).

Osserviamo che per la scelta di  $T$  e di  $\alpha(\delta(\gamma))$ , si ha  $\|u(t, x_0, u_0)\| < \delta(\gamma)$ ,  $\forall (x_0, u_0) \in B^4(\alpha(\delta(\gamma)))$  e  $\forall t \geq 0$ . Supponiamo, per assurdo che (4.5.3.2.10) non sia vera, allora esistono  $t_1, t_2 \in \mathfrak{R}$  tali che, ponendo per brevità  $x(t) = x(t, x_0, u_0)$ :



$$0 < t_1 < t_2$$

$$\|x(t_1)\| = \gamma$$

$$\|x(t_2)\| = \sigma$$

$$\gamma \leq \|x(t)\| \leq \sigma, \forall t \in [t_1, t_2].$$

Faremo ora riferimento, nel seguito della dimostrazione, ad una tecnica utilizzata in alcuni risultati di L. Salvadori e F. Visentin, non ancora pubblicati, concernenti le relazioni tra stabilità condizionata e non, nel caso non asintotico (anche rispetto alle perturbazioni iniziali sulla varietà).

Calcoliamo la derivata della funzione  $V$  lungo le soluzioni del sistema (4.5.3.2.4), e quindi lungo la componente  $x(t, x_0, u_0)$ . Si ha

$$\dot{V}_{(4.5.3.2.4)} = \frac{\partial V}{\partial x} f = \frac{\partial V}{\partial x} \cdot f_0 + \frac{\partial V}{\partial x} \cdot (f - f_0) = \dot{V}_{(4.5.3.2.5)} + \frac{\partial V}{\partial x} \cdot (f - f_0) \tag{4.5.3.2.11}$$

avendo posto  $\dot{x} = f_0$  nel sistema (4.5.3.2.5) e avendo indicato con la funzione vettoriale  $f$  le funzioni al secondo membro in (4.5.3.2.4).

Dalla (4.5.3.2.11) utilizzando la (4.5.3.2.9), lo sviluppo al primo ordine in termini di polinomio di MacLaurin per  $f$  e ricordando l'intervallo d'appartenenza di  $\gamma$ , si ottiene:

$$\dot{V}_{(4.5.3.2.4)} \leq \dot{V}_{(4.5.3.2.5)} + kH \left[ \frac{\partial f}{\partial u} \right] \|u\| \leq -c(\|x\|) + kHM\delta(\gamma) < -c(\gamma) + c(\gamma) = 0, \forall t \in [t_1, t_2].$$

Allora  $V$  è una funzione non crescente nell'intervallo  $[t_1, t_2]$  e quindi

$$a(\sigma) = a(\|x(t_2)\|) \leq V(x(t_2)) \leq V(x(t_1)) \leq b(\gamma) < b(b^{-1}(a(\sigma))) \leq a(\sigma),$$

onde  $a(\sigma) < a(\sigma)$ , che è assurdo.

Dunque  $\|x(t, x_0, u_0)\| < \sigma, \forall t \geq 0$  lungo le soluzioni del sistema (4.5.3.2.4), se  $(x_0, u_0) \in B^4(\alpha(\delta(\gamma)))$ .

Quindi applicando il **Teorema 1**, concludiamo che la soluzione  $(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})$  è (uniformemente) asintoticamente stabile incondizionatamente per  $D \in (\hat{D}_1, \hat{D}_2)$ .

Terminiamo lo studio analitico del caso di totale simmetria osservando che, poiché lo studio della stabilità è stato fatto applicando un teorema per il quale è stato utile porre dei limiti più stretti di quelli reali (a partire dal fatto che abbiamo dovuto fissare il tasso di crescita intrinseco), la stabilità è stata provata in un intervallo più piccolo di quello reale (si veda **Appendice F**), di conseguenza anche più piccolo di quello rilevato dalle simulazioni (**Figura 26**). Nulla toglie che si possano analizzare i punti rimasti al di fuori (ma appartenenti alla presunta area di stabilità) e provarne la stabilità, in questo modo l'area di stabilità della soluzione persistente coinciderebbe con quella in cui esiste, esattamente come rilevato dalla simulazione in *Loebif* nel paragrafo 4.5.1.3.

#### 4.5.4 Simulazioni in Locbif

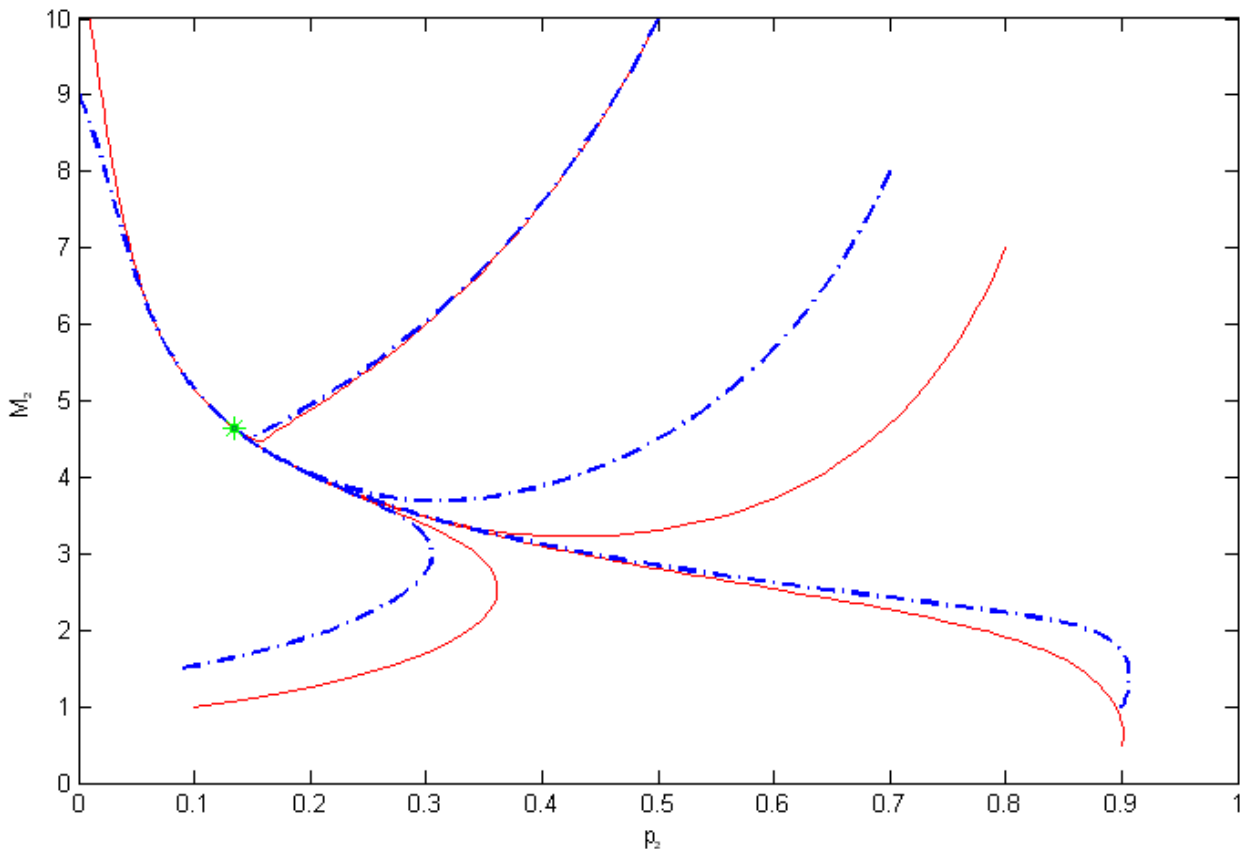
A questo punto facciamo un po' di simulazioni: partiamo da qualcuna di controllo dei nostri risultati, per poi spingerci un po' oltre creando piccole perturbazioni dei nostri parametri per vedere cosa succede.

Si osservi che inizialmente in tutte le simulazioni i parametri sono fissati come in sezione 4.5, ossia:

- $K = 10$
- $a = 0.75$
- $\beta = 0.2$  e  $\gamma = 0.001$

##### 4.5.4.1 Orbite delle soluzioni

Queste simulazioni mostrano che le soluzioni che non partono dalla varietà  $W$ , sulla quale  $p_{01}(t) = p_{02}(t)$  e  $M_1(t) = M_2(t)$ , (nel grafico sono blue tratteggiate) convergono al punto d'equilibrio (in verde). In rosso, invece, le soluzioni che partono dalla varietà  $W$ .



**Figura 27 - Orbite delle soluzioni.**

In rosso le orbite delle soluzioni che partono dalla varietà  $W$ , in blue quelle che partono al di fuori di  $W$ .

Il grafico di **Figura 27** mostra che anche questa volta le simulazioni concordano con lo studio analitico delle sezioni precedenti.

Si osservi che per la totale simmetria del sistema, il grafico delle orbite in  $(p_1, M_1)$  è del tutto analogo a quello di **Figura 27**.

#### 4.5.4.2 Apertura dei corridoi biologici

Date due popolazioni isolate identiche, con i parametri fissati (anche  $D_{11} = D_{22} = D^*$ ) facciamo delle simulazioni per la curva soglia nel piano dei parametri  $D_r$  (in verde), e confrontiamo questa curva con quelle del caso in cui siano aperti i due corridoi che mettono in comunicazione le due penisole, possiamo avere almeno due casi:

- a) la dispersione totale della metapopolazione non cambia il che significa che:

$$D_{11} + D_{12} = D^* \text{ e } D_{22} + D_{21} = D^* \text{ (curva arancione);}$$

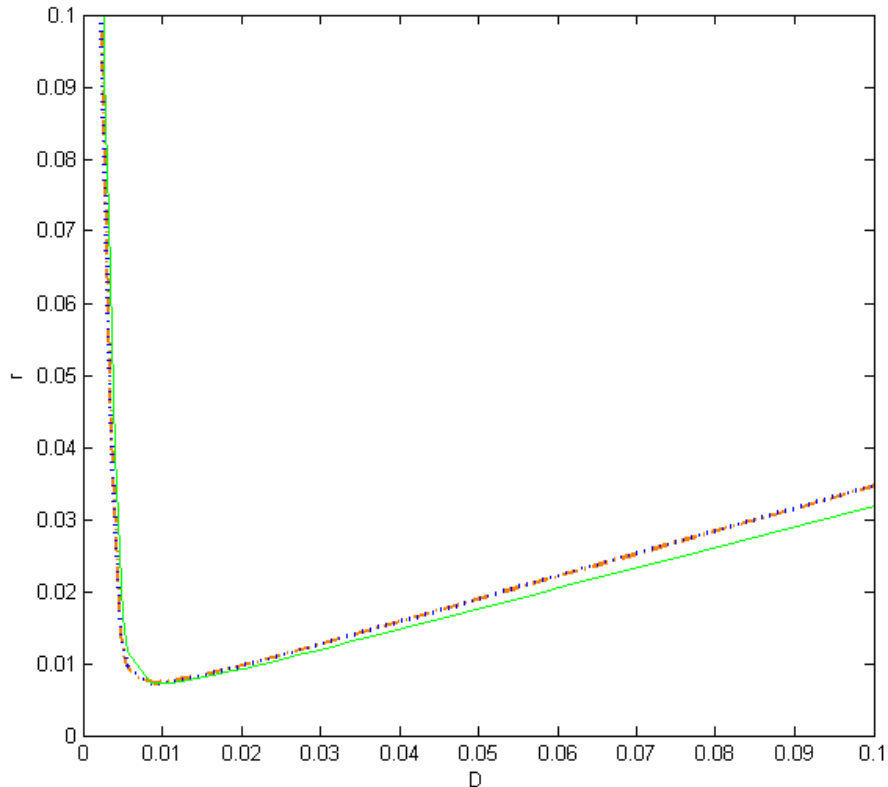
- b) l'apertura del corridoio aumenta la dispersione:

$$D_{11} = D^* \text{ e } D_{12} = \frac{1}{10}D^* \text{ ,di conseguenza } D_{11} + D_{12} > D^* \text{ ,}$$

$$\text{così come } D_{22} = D^* \text{ e } D_{21} = \frac{1}{10}D^* \text{ , implicano } D_{22} + D_{21} > D^* \text{ (curva blue).}$$

Si osservi che continuiamo a mantenere la simmetria anche se apriamo i corridoi, quindi valgono ancora le relazioni:  $D_{ii} = D^*$  e  $D_{ij} = \frac{1}{10}D^*$  ,  $\forall i \neq j$  .

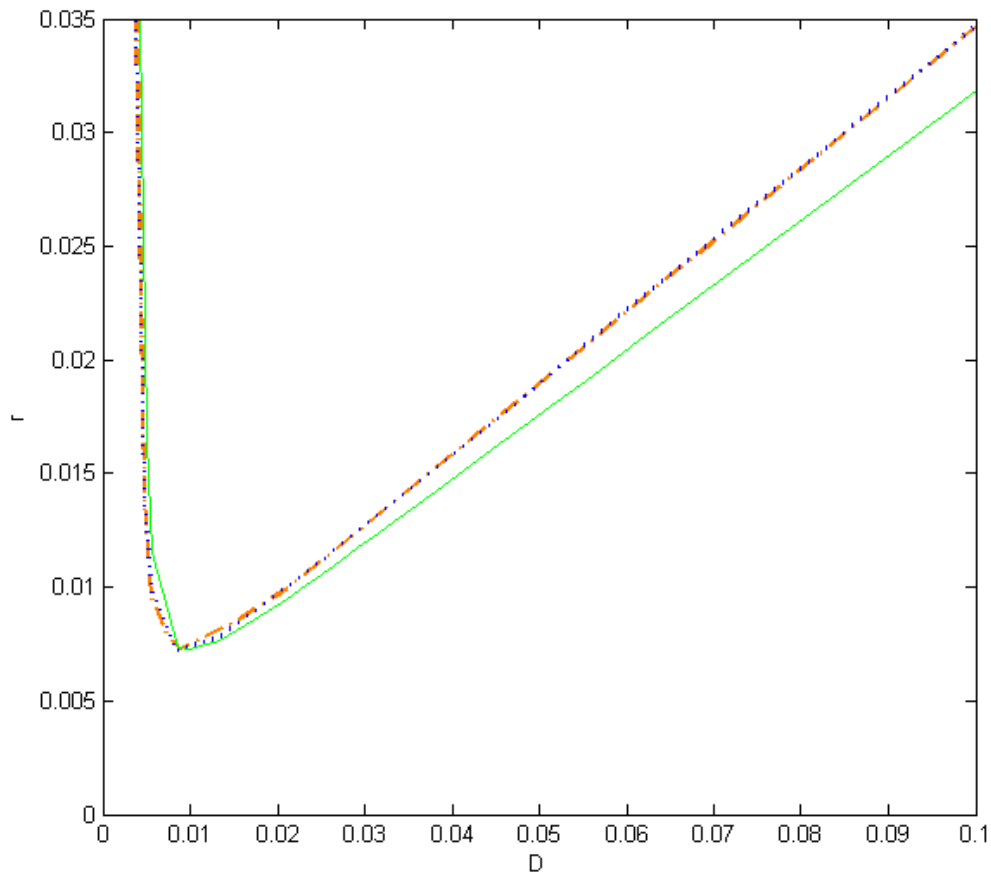
Dalle simulazioni, allora, si ottiene il seguente grafico:



**Figura 28 - Limiti di persistenza-estinzione**

Nel caso le penisole siano isolate (verde), e dopo l'apertura dei corridoi, nel caso di dispersione totale costante(arancione) ed in quello in cui a dispersione aumenta(blue).

Ingrandiamo la **Figura 28**:



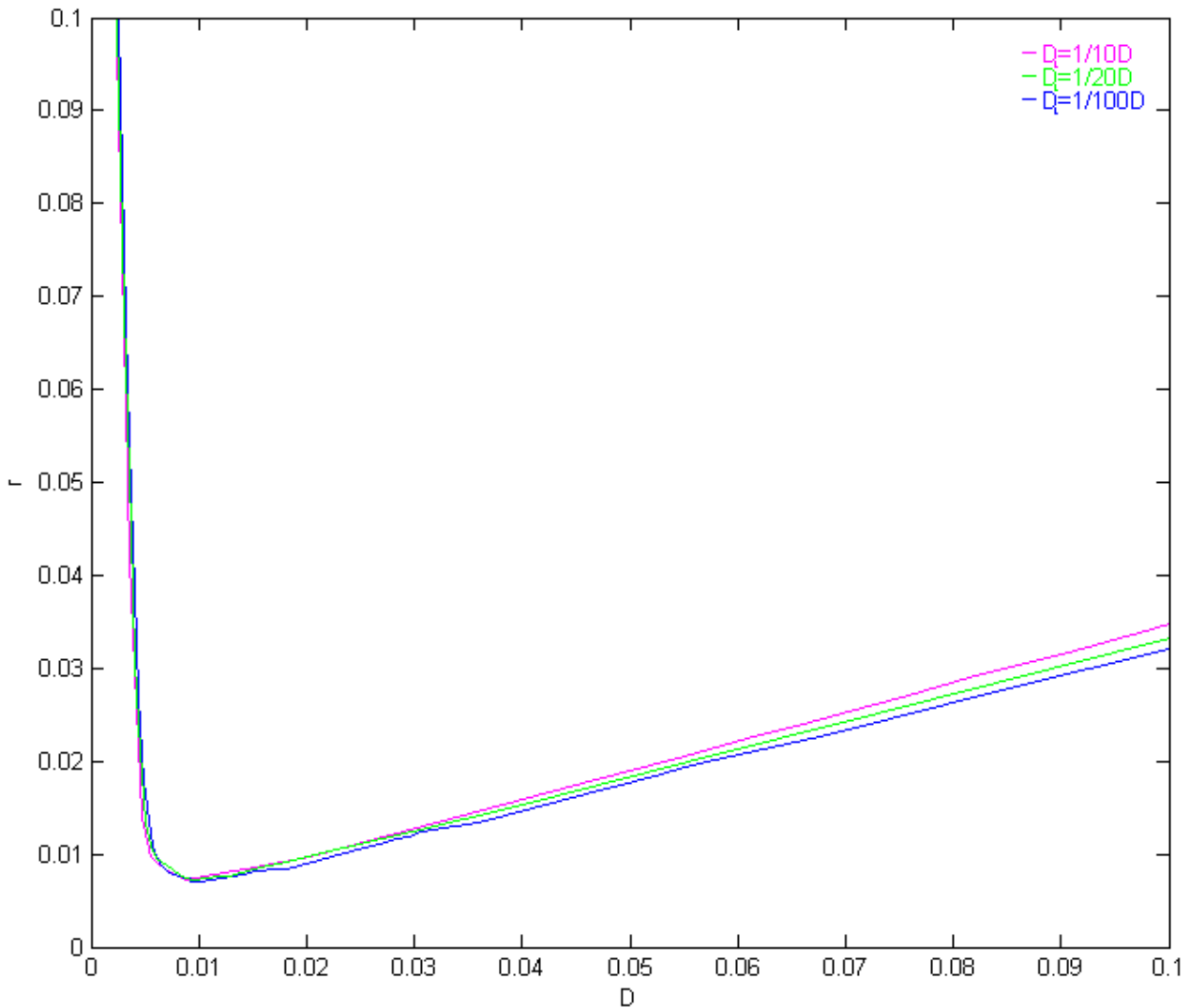
**Figura 29 - Ingrandimento della Figura 28**

Indubbiamente anche se le popolazioni persistono, dopo l'apertura dei corridoi aumenta l'area di possibile estinzione d'entrambe, infatti, la curva che rappresenta il caso in cui siano isolate (la verde) è quella che si trova più in basso. Le altre due sono molto prossime l'una all'altra, ( forse perché la long dispersion è molto più piccola della short), quindi, in questo caso, non sembra cambiare molto la situazione se si considera una aumento della dispersione totale rispetto a quando la dispersione totale rimane costante.

#### 4.5.4.3 Diminuzione del flusso dei Dispersi

In **Figura 30** osserviamo che diminuendo il traffico da una penisola all'altra, agendo sul rapporto tra la *long* e la *short dispersion*, dalle simulazioni risulta che una riduzione della *long dispersion* implica un aumento dell'area di persistenza.

Ciò non stupisce data totale simmetria del sistema e la totale assenza di disturbi.

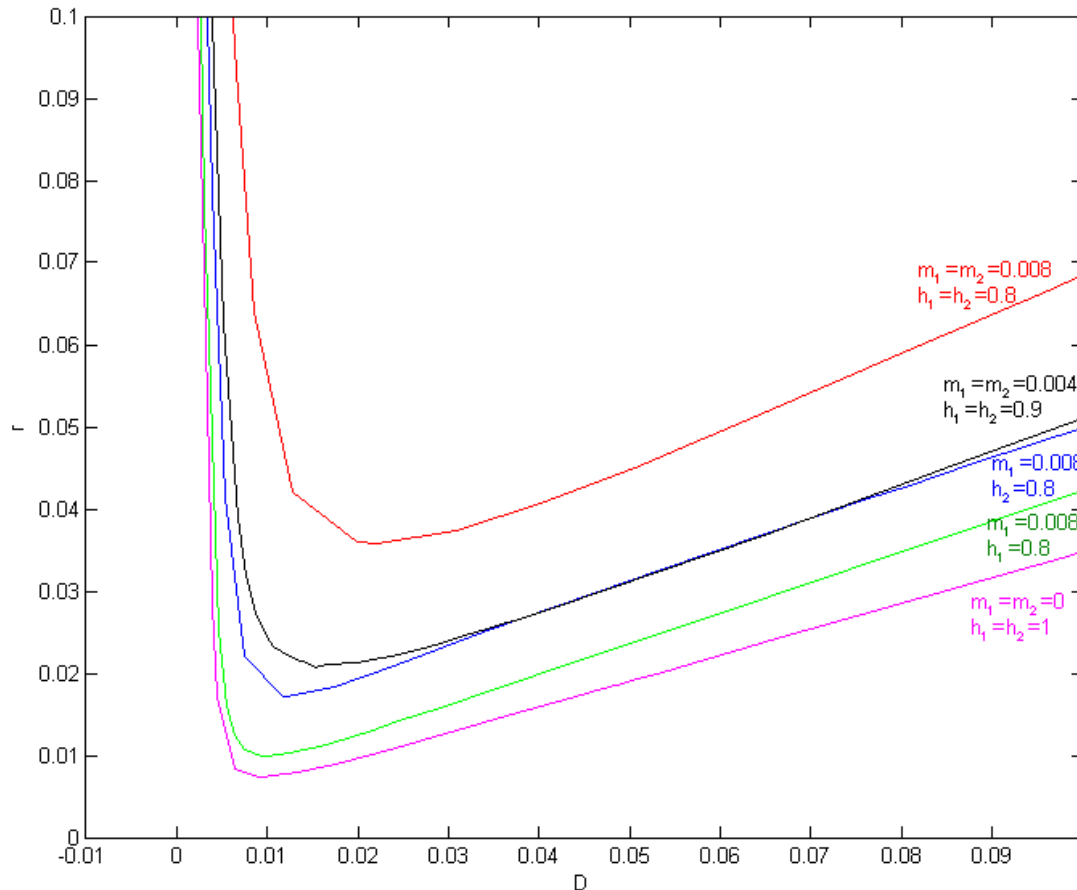


**Figura 30 - Curve di persistenza in relazione alla long dispersion**  
Curve di persistenza in corrispondenza di diversi rapporti tra long e short dispersion:  
nei casi  $D_L=1/10D_s$  (rosa)  $D_L=1/20D_s$  (verde)  $D_L=1/100D_s$  (blue).



#### 4.5.4.4 Presenza di Disturbi

Le curve del grafico di **Figura 31** sono state ricavate mediante simulazioni del modello compatto nel caso di totale simmetria aggiungendo i vari tipi di disturbi e combinandoli fra loro.



**Figura 31 - Confronto con vari tipi di disturbi**

Osserviamo che la curva corrispondente ad una maggiore area di persistenza della specie è ovviamente quella relativa all'assenza di disturbi (in rosa), mentre la peggiore è quella ottenuta nel caso in cui entrambe le penisole siano colpite sia da perdita di habitat che da catastrofi (in rosso).

Mentre si direbbe che il caso in cui una sola delle due penisole è deteriorata (in verde), sia da perdita di habitat che da epidemie, è migliore del caso in cui ognuna delle due penisole è opprressa da un tipo diverso di disturbo (in blue).

Infine, se distribuiamo il disturbo tra le penisole (in nero) la situazione peggiora ulteriormente.

Questo fa pensare che una specie distribuita in due penisole rischia maggiormente l'estinzione se le due penisole sono colpite contemporaneamente da catastrofi e perdita di habitat, rispetto alla situazione in cui solo una delle due diviene poco ospitale.

#### 4.5.4.5 Mortalità durante i lunghi viaggi

Nella totale simmetria, analizzata in questa sezione, abbiamo anche supposto che le probabilità di sopravvivere ad un viaggio verso la penisola opposta fossero le stesse rispetto a quelle verso la penisola d'origine, in natura però spesso non è vero, basti pensare che solitamente spostarsi da una penisola all'altra significa percorrere un tragitto più lungo esponendosi alla predazione per più tempo.

Tramite la seguente simulazione si vede che se le probabilità di sopravvivenza nei viaggi lunghi ( $a_{12}$  e  $a_{21}$ ), che in ogni caso supponiamo uguali, diminuisce, allora si riduce anche l'area di persistenza della specie.

Si ricorda che durante tutto lo studio effettuato nelle sezioni 4.5.1, 4.5.2 e 4.5.3 si è supposto  $a_{12} = a_{21} = a_{22} = a_{11} = 0.75$ .

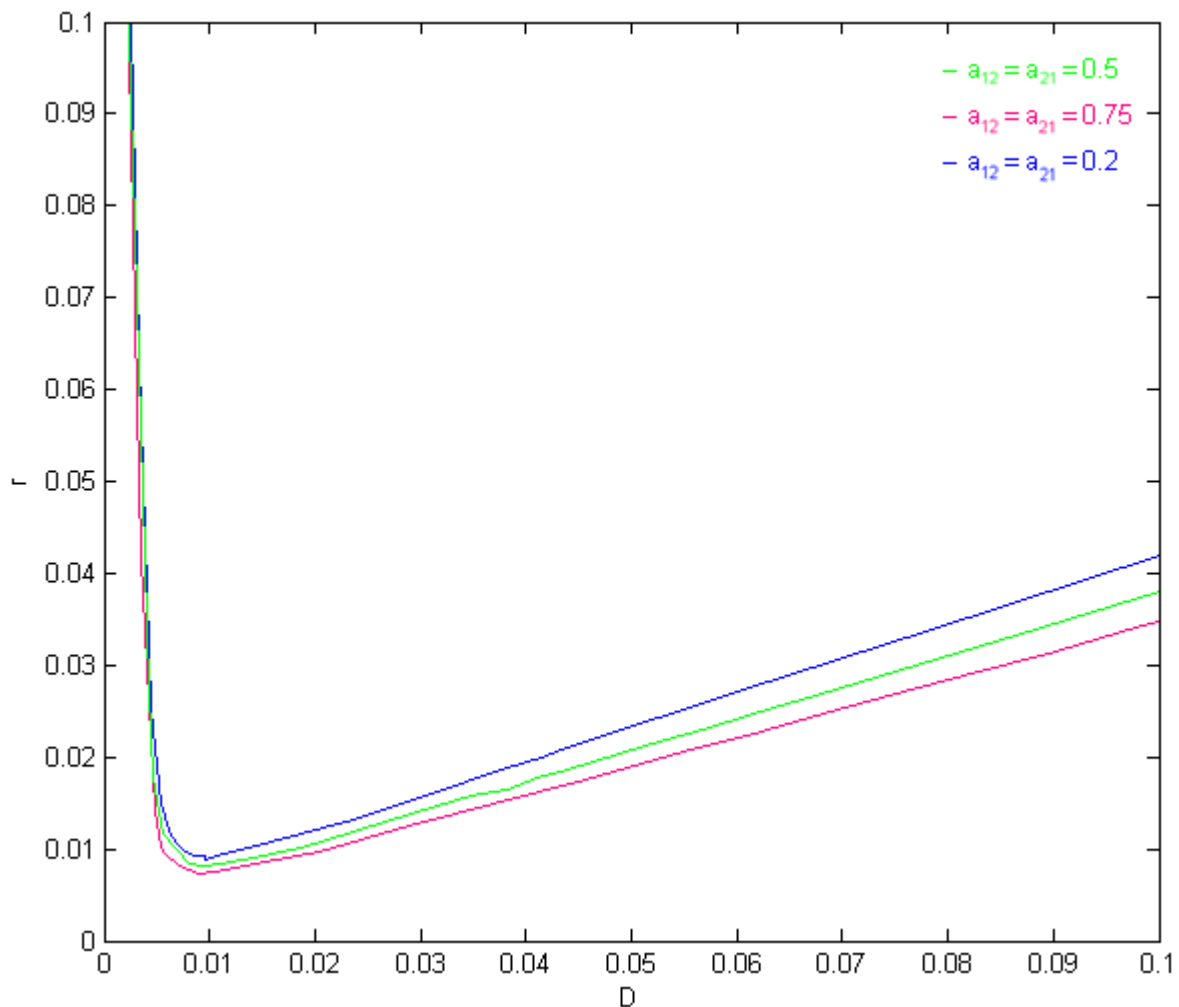


Figura 32 - Curve di persistenza al variare della probabilità di sopravvivenza durante i viaggi lunghi.

## 4.6 Conclusioni

Questo studio ha permesso di fare chiarezza sul funzionamento del modello fondamentale per una metapopolazione e ha dato delle risposte, anche se non esaustive, alla domanda posta all'inizio del paragrafo 4.1, circa l'interazione di due metapopolazioni:

*“Cosa accade se una metapopolazione che vive in un habitat frammentato è messa in comunicazione con un'altra metapopolazione tramite un corridoio?”*

Risultati più o meno espliciti sono stati trovati per il caso simmetrico. Si può notare che le risposte variano a seconda di come funziona il corridoio biologico (per esempio, grandezza dei flussi di dispersione, cambiamento totale dei flussi, probabilità di sopravvivenza durante i viaggi), e soprattutto se il corridoio è a senso unico o a doppio senso, cioè se ci sono due corridoi praticabili (e praticati) o uno solo, e che dunque non esiste una risposta univoca alla domanda, ma risposte differenti a secondo di varie relazioni quantitative tra parametri.

Ci sono molte possibilità di sviluppo del lavoro presentato, tra cui la ricerca di un'espressione esplicita per la *funzione soglia* tra i due comportamenti fondamentali del modello, l'estinzione e l'equilibrio persistente (in teoria sarebbe anche utile poter escludere in via teorica altri tipi di comportamento per combinazioni particolari dei parametri), uno studio esaustivo del modello simmetrico, ad esempio traendo spunto dalle simulazioni fatte in Locbif e riportate nella sezione 4.5.4, uno studio del modello intermedio di comunicazione unidirezionale e, infine, risultati maneggevoli per il modello generale che, purtroppo, a causa dei suoi 16 parametri e molte nonlinearità, si è finora rivelato molto arduo da studiare.

Una differente, ma sempre interessante, possibilità di sviluppo del modello e dei risultati potrebbe essere trovata nell'interazione più approfondita con studiosi di ecologia e biologia, orientando lo studio verso le domande più dettagliate che ci si può porre ispirati da situazioni pratiche.

## Appendici

### Appendice A

*.Modello Compatto con una Metapopolazione: Studio del segno della funzione  $g(D)$ .*

Valgono le seguenti disuguaglianze:

$$\begin{aligned} g(D^+) &> 0 \text{ e } g(D^{++}) < 0 \\ g\left(\frac{3}{80}r\right) &< 0 \text{ e } g\left(\frac{31}{800}r\right) > 0 \\ g\left(\frac{269}{80}r\right) &> 0 \text{ e } g\left(\frac{27}{8}r\right) < 0 \\ g\left(\frac{431}{80}r\right) &< 0 \text{ e } g\left(\frac{27}{5}r\right) > 0 \end{aligned}$$

Sapendo che:

$$D^+ = \frac{44}{15}r - \frac{2}{15}r\sqrt{137}, \quad D^{++} = \frac{44}{15}r + \frac{2}{15}r\sqrt{137} \text{ e che } \mu_1 = 0.0645 = \frac{129}{2 \cdot 10^3} \Rightarrow 64\mu_1 = \frac{16 \cdot 129}{500}$$

dimostriamolo:

$$\begin{aligned} g(D^+) &= 75\left(\frac{44r - 2r\sqrt{137}}{15}\right)^3 - 660r\left(\frac{44r - 2r\sqrt{137}}{15}\right)^2 + 1388r^2\left(\frac{44r - 2r\sqrt{137}}{15}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= 5\left(\frac{44r - 2r\sqrt{137}}{15}\right)^2 \left(15\frac{44 - 2\sqrt{137}}{15} - 132\right)r + 1388r^2\left(\frac{44r - 2r\sqrt{137}}{15}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= 5\left(\frac{44r - 2r\sqrt{137}}{15}\right)^2 (-2\sqrt{137} - 88)r + 1388r^2\left(\frac{44r - 2r\sqrt{137}}{15}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left(\frac{44 - 2\sqrt{137}}{15}\right) \left[ 5(-2\sqrt{137} - 88)\left(\frac{44 - 2\sqrt{137}}{15}\right) + 1388 \right] r^3 - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left(\frac{44 - 2\sqrt{137}}{15}\right) \left( \frac{-88\sqrt{137} + 548 - 3872 + 176\sqrt{137} + 4164}{3} \right) r^3 - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left(\frac{44 - 2\sqrt{137}}{15}\right) \left( \frac{840 + 88\sqrt{137}}{3} \right) r^3 - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left( \frac{840 \cdot 44 - 1680\sqrt{137} + 3872\sqrt{137} - 176 \cdot 137}{45} \right) r^3 - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left( \frac{176 \cdot 73 + 2192\sqrt{137}}{45} \right) r^3 - 64\mu_1r^2 = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \left[ 16 \left( \frac{11 \cdot 73 + 137\sqrt{137}}{45} \right) \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5} \right] r^2 = \\
&= \frac{16}{500} \left[ \frac{11 \cdot 73 + 137\sqrt{137}}{9} 8 - 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{16}{500} \left[ \frac{88 \cdot 73 - 129 \cdot 9 + 1096\sqrt{137}}{9} \right] r^2 = \\
&= \frac{16}{500} \left[ \frac{5263 + 1096\sqrt{137}}{9} \right] r^2 \cong 0.411678745 > 0 \\
&g(D^+) > 0
\end{aligned}$$

poi:

$$\begin{aligned}
g(D^{++}) &= 75 \left( \frac{44r + 2r\sqrt{137}}{15} \right)^3 - 660r \left( \frac{44r + 2r\sqrt{137}}{15} \right)^2 + 1388r^2 \left( \frac{44r + 2r\sqrt{137}}{15} \right) - 64\mu_1 r^2 = \\
&= 5 \left( \frac{44r + 2r\sqrt{137}}{15} \right)^2 \left( 15 \frac{44 + 2\sqrt{137}}{15} - 132 \right) r + 1388r^2 \left( \frac{44r + 2r\sqrt{137}}{15} \right) - 64\mu_1 r^2 = \\
&= 5 \left( \frac{44r + 2r\sqrt{137}}{15} \right)^2 (2\sqrt{137} - 88)r + 1388r^2 \left( \frac{44r + 2r\sqrt{137}}{15} \right) - 64\mu_1 r^2 = \\
&= \left( \frac{44 + 2\sqrt{137}}{15} \right) \left[ 5(2\sqrt{137} - 88) \left( \frac{44 + 2\sqrt{137}}{15} \right) + 1388 \right] r^3 - 64\mu_1 r^2 = \\
&= \left( \frac{44 + 2\sqrt{137}}{15} \right) \left( \frac{88\sqrt{137} + 548 - 3872 - 176\sqrt{137} + 4164}{3} \right) r^3 - 64\mu_1 r^2 = \\
&= \left( \frac{44 + 2\sqrt{137}}{15} \right) \left( \frac{840 - 88\sqrt{137}}{3} \right) r^3 - 64\mu_1 r^2 = \\
&= 8 \left( \frac{44 + 2\sqrt{137}}{15} \right) \left( \frac{105 - 11\sqrt{137}}{3} \right) r^3 - 64\mu_1 r^2 = \\
&= 8 \left( \frac{105 \cdot 44 + 210\sqrt{137} - 484\sqrt{137} - 22 \cdot 137}{45} \right) r^3 - 64\mu_1 r^2 = \\
&= 16 \left( \frac{803 - 137\sqrt{137}}{45} \right) r^3 - 64\mu_1 r^2 = \\
&= \left[ 16 \left( \frac{803 - 137\sqrt{137}}{45} \right) \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5} \right] r^2 = \\
&= \frac{16}{500} \left[ \frac{6424 - 1096\sqrt{137}}{9} - 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{16}{500} \left[ \frac{5263 - 1096\sqrt{137}}{9} \right] r^2 \cong -0.172153767 < 0 \\
&g(D^{++}) < 0
\end{aligned}$$

e:

$$\begin{aligned}
& g\left(\frac{3}{80}r\right) < 0 \\
& g\left(\frac{3}{80}r\right) = 75\left(\frac{3}{80}r\right)^3 - 660r\left(\frac{3}{80}r\right)^2 + 1388r^2\left(\frac{3}{80}r\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{3}{80}\right)^2\left(15\frac{3}{80} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{3}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{3}{80}\right)^2\left(\frac{9}{16} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{3}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{3}{80}\right)^2\left(\frac{-2103}{16}\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{3}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{3}{80}\right)\left(-\frac{2103}{16} \cdot \frac{3}{16} + 1388\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{3}{80}\right)\left(-\frac{6309}{16^2} + 1388\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{3}{80}\right)\left(\frac{349019}{16^2}\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left[\frac{349019}{16^2} \cdot \frac{3}{80} \cdot \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5}\right]r^2 = \\
& = \frac{3}{500}\left[\frac{349019}{512} - 688\right]r^2 \cong -2.42774994 \cdot 10^{-4} < 0
\end{aligned}$$

ancora:

$$\begin{aligned}
& g\left(\frac{31}{800}r\right) > 0 \\
& g\left(\frac{31}{800}r\right) = 75\left(\frac{31}{800}r\right)^3 - 660r\left(\frac{31}{800}r\right)^2 + 1388r^2\left(\frac{31}{800}r\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{31}{800}\right)^2\left(15\frac{31}{800} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{31}{800}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{31}{800}\right)^2\left(\frac{9}{160} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{31}{800}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{31}{800}\right)^2\left(\frac{-21027}{160}\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{31}{800}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{31}{800}\right)\left(-\frac{21027}{32} \cdot \frac{31}{800} + 1388\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{31}{800}\right)\left(-\frac{34880963}{800 \cdot 32}\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left[\frac{34880963}{800 \cdot 32} \cdot \frac{31}{800} \cdot \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5}\right]r^2 =
\end{aligned}$$

$$= \frac{8}{500} \left[ \frac{34880963}{800 \cdot 32} \cdot \frac{31}{160} - 258 \right] r^2 \cong 6.135463296 \cdot 10^{-4} > 0$$

e

$$\begin{aligned} g\left(\frac{269}{80}r\right) &> 0 \\ g\left(\frac{269}{80}r\right) &= 75\left(\frac{269}{80}r\right)^3 - 660r\left(\frac{269}{80}r\right)^2 + 1388r^2\left(\frac{269}{80}r\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= 5\left(\frac{269}{80}\right)^2 \left(15\frac{269}{80} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{269}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= 5\left(\frac{269}{80}\right)^2 \left(\frac{807 - 2112}{16}\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{269}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= 5\left(\frac{269}{80}\right)^2 \left(\frac{-1305}{16}\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{269}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left(\frac{269}{80}\right) \left(-\frac{1305}{16} \cdot \frac{269}{16} + 1388\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left[\frac{269}{80} \cdot \frac{4283}{16^2} \cdot \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5}\right]r^2 = \\ &= \frac{1}{500} \left[\frac{269 \cdot 4283}{512} - 16 \cdot 129\right]r^2 \cong 2.383975002 \cdot 10^{-3} > 0 \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} g\left(\frac{27}{8}r\right) &< 0 \\ g\left(\frac{27}{8}r\right) &= 75\left(\frac{27}{8}r\right)^3 - 660r\left(\frac{27}{8}r\right)^2 + 1388r^2\left(\frac{27}{8}r\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= 5\left(\frac{27}{8}\right)^2 \left(15\frac{27}{8} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{27}{8}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= 5\left(\frac{27}{8}\right)^2 \left(-\frac{651}{8}\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{27}{8}\right) - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left(\frac{27}{8}\right) \left(-\frac{651}{8} \cdot \frac{27}{8} \cdot 5 + 1388\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left(\frac{27}{8}\right) \left(\frac{-87885 + 88832}{64}\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\ &= \left[\frac{947}{64} \cdot \frac{27}{8} \cdot \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5}\right]r^2 = \\ &= \frac{1}{100} \left[\frac{25569}{64} - \frac{2064}{5}\right]r^2 \cong -8.502000000 \cdot 10^{-4} < 0 \end{aligned}$$

inoltre:

$$\begin{aligned}
& g\left(\frac{431}{80}r\right) < 0 \\
& g\left(\frac{431}{80}r\right) = 75\left(\frac{431}{80}r\right)^3 - 660r\left(\frac{431}{80}r\right)^2 + 1388r^2\left(\frac{431}{80}r\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{431}{80}\right)^2\left(15\frac{431}{80} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{431}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{431}{80}\right)^2\left(\frac{431}{16} \cdot 3 - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{431}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{431}{80}\right)^2\left(\frac{-819}{16}\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{431}{80}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{431}{80}\right)\left(-\frac{819}{16} \cdot \frac{431}{16} + 1388\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{431}{80}\right)\left(\frac{2339}{16^2}\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left[\frac{2339}{16^2} \cdot \frac{431}{80} \cdot \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5}\right]r^2 = \\
& = \frac{8}{500}\left[\frac{431}{16^3} \cdot 2339 - 258\right]r^2 \cong -1.216474992 \cdot 10^{-3} < 0
\end{aligned}$$

infine:

$$\begin{aligned}
& g\left(\frac{27}{5}r\right) > 0 \\
& g\left(\frac{27}{5}r\right) = 75\left(\frac{27}{5}r\right)^3 - 660r\left(\frac{27}{5}r\right)^2 + 1388r^2\left(\frac{27}{5}r\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{27}{5}\right)^2\left(15\frac{27}{5} - 132\right)r^3 + 1388r^3\left(\frac{27}{5}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{27}{5}\right)^2(81 - 132)r^3 + 1388r^3\left(\frac{27}{5}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = 5\left(\frac{27}{5}\right)^2(-51)r^3 + 1388r^3\left(\frac{27}{5}\right) - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{27}{5}\right)(-51 \cdot 27 + 1388)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left(\frac{27}{5} \cdot 11\right)r^3 - 64\mu_1r^2 = \\
& = \left[\frac{297}{5} \cdot \frac{8}{100} - \frac{1}{100} \cdot \frac{16 \cdot 129}{5}\right]r^2 = \\
& = \frac{8}{500}[297 - 258]r^2 = \\
& = \frac{8}{500} \cdot 39r^2 \cong 3.993600000 \cdot 10^{-3} > 0
\end{aligned}$$

C.V.D.



## Appendice B

### Modello con Due Metapopolazioni: Derivazione dal Modello Markoviano.

Per ampliare il modello compatto di Casagrandi-Gatto facciamo prima un passo indietro, ampliando quello Markoviano, poi con la tecnica della chiusura dei momenti otterremo quello compatto. Nell'ipotesi di dispersione indipendente da densità, ossia  $D_i = D$ , ed in presenza di catastrofi naturali, il modello Markoviano di una sola metapopolazione era:

$$\begin{cases} \dot{p}_0(t) = -a S_p(t) p_0(t) + (\mu_1 + D_1) p_1(t) + m(1 - p_0) \\ \dot{p}_i(t) = [v_{i-1} \cdot (i-1) + a S_p(t)] \cdot p_{i-1}(t) - [(v_i + \mu_i + D_i) \cdot i + a S_p(t)] \cdot p_i(t) + [(\mu_{i+1} + D_{i+1}) \cdot (i+1)] \cdot p_{i+1}(t) \end{cases}$$

Quindi nel caso di due metapopolazioni il modello, scritto solo per la prima penisola, diviene:

$$\begin{cases} \dot{p}_{0,1}(t) = -a_{1,1}(S_p)_{1,1}(t) p_{0,1}(t) - a_{2,1}(S_p)_{2,1}(t) p_{0,1}(t) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) p_{1,1}(t) + m_1(1 - p_{0,1}) \\ \dot{p}_{i,1}(t) = [v_{i-1,1} \cdot (i-1) + a_{1,1}(S_p)_{1,1}(t) + a_{2,1}(S_p)_{2,1}(t)] \cdot p_{i-1,1}(t) - \\ \quad + [(v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + a_{1,1}(S_p)_{1,1}(t) + a_{2,1}(S_p)_{2,1}(t) + m_1] \cdot p_{i,1}(t) + \\ \quad + [(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot p_{i+1,1}(t) \end{cases}$$

$\forall i \geq 1$

ove:

$$a_{1,1}(S_p)_{1,1}(t) p_{0,1} + a_{2,1}(S_p)_{2,1}(t) p_{0,1}$$

probabilità che almeno un individuo, proveniente da una qualsiasi delle due penisole raggiunga un patch vuoto della prima,

$$(\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) p_{1,1}(t)$$

probabilità che l'unico individuo che abita un patch della prima penisola muoia o si disperda;

$$[v_{i-1,1} \cdot (i-1) + a_{1,1}(S_p)_{1,1}(t) + a_{2,1}(S_p)_{2,1}(t)] \cdot p_{i-1,1}(t)$$

probabilità che in un patch con  $i-1$  individui nasca o arrivi un individuo, da una qualsiasi penisola

$$[(v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + a_{1,1}(S_p)_{1,1}(t) + a_{2,1}(S_p)_{2,1}(t)] \cdot p_{i,1}(t)$$

probabilità che in un patch con  $i$  individui nasca, muoia, parta o arrivi un individuo,

$$[(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot p_{i+1,1}(t)$$

probabilità che in un patch con  $i+1$  individui muoia o parta un individuo.

In maniera più compatta:

$$\begin{cases} \dot{p}_{0,1}(t) = -F_{p,1}(t)p_{0,1}(t) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})p_{1,1}(t) + m_1(1 - p_{0,1}) \\ \dot{p}_{i,1}(t) = [v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}(t)] \cdot p_{i-1,1}(t) - [(v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + F_{p,1}(t) + m_1] \cdot p_{i,1}(t) + \\ \quad + [(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot p_{i+1,1}(t) \end{cases}$$

$\forall i \geq 1$

Avendo posto:

$$F_{p,1}(t) = a_{1,1}(S_p)_{1,1}(t) + a_{2,1}(S_p)_{2,1}(t)$$

A questo punto usiamo la tecnica della chiusura dei momenti per rendere il modello compatto, consideriamo quindi le probabilità condizionate:

$$\delta_{i,1}(t) = \frac{p_{i,1}(t)}{1 - p_{0,1}(t)} \quad ; \quad \delta_{i,2}(t) = \frac{p_{i,2}(t)}{1 - p_{0,2}(t)} \quad (p_{0,j}(t) \neq 1, \forall j)$$

Di conseguenza:

$$\dot{\delta}_{i,1}(t) = \frac{\dot{p}_{i,1}(t)}{1 - p_{0,1}(t)} + \frac{\dot{p}_{0,1}(t)}{1 - p_{0,1}(t)} \delta_{i,1}(t)$$

$$(si \text{ ricava derivando: } p_{i,1}(t) = (1 - p_{0,1}(t))\delta_{i,1}(t) )$$

Ne deriva subito che:

$$(S_p)_{1,1}(t) = \sum_{k=1}^{\infty} D_{1,1} \cdot k \cdot p_{k,1}(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_{1,1} \cdot i \cdot \delta_{i,1}(t)(1 - p_{0,1}) = S_{1,1}(t)(1 - p_{0,1})$$

mentre

$$(S_p)_{2,1}(t) = \sum_{k=1}^{\infty} D_{2,1} \cdot k \cdot p_{k,2}(t) = \sum_{i=1}^{\infty} D_{2,2} \cdot i \cdot \delta_{i,2}(t)(1 - p_{0,2}) = S_{2,2}(t)(1 - p_{0,2})$$

Onde:

$$F_{p,1}(t) = a_{1,1}S_{1,1}(t)(1 - p_{0,1}) + a_{2,1}S_{2,1}(t)(1 - p_{0,2})$$

Poiché

$$(1 - p_{0,1}(t))\delta_{i,1}(t) = p_{i,1}(t)$$

Allora, omettendo il tempo:

$$\dot{\delta}_{i,1} = \frac{\dot{p}_{i,1}}{1 - p_{0,1}} + \frac{\dot{p}_{0,1}}{1 - p_{0,1}} \delta_{i,1} =$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{[v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}] \cdot \delta_{i-1,1}(1-p_{0,1}) - [(v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + F_{p,1} + m_1] \cdot \delta_{i,1}(1-p_{0,1})}{(1-p_{0,1})} + \\
&+ \frac{[(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot \delta_{i+1,1}(1-p_{0,1})}{(1-p_{0,1})} + \\
&+ \frac{-F_{p,1}p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1}(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1})}{(1-p_{0,1})} \delta_{i,1} = \\
&= [v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}] \cdot \delta_{i-1,1} - [(v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + F_{p,1}] \cdot \delta_{i,1} + \\
&+ [(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot \delta_{i+1,1} + \\
&- \frac{F_{p,1}p_{0,1}}{(1-p_{0,1})} \delta_{i,1} + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1}\delta_{i,1} = \\
&= [v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}] \cdot \delta_{i-1,1} - \left[ (v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + F_{p,1} + \frac{F_{p,1}p_{0,1}}{(1-p_{0,1})} - (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1} \right] \cdot \delta_{i,1} + \\
&+ [(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot \delta_{i+1,1}
\end{aligned}$$

Essendo poi

$$F_{p,1} + \frac{F_{p,1}p_{0,1}}{(1-p_{0,1})} = F_{p,1} \left[ \frac{1-p_{0,1} + p_{0,1}}{(1-p_{0,1})} \right] = \frac{F_{p,1}}{(1-p_{0,1})}$$

Si ha

$$\begin{aligned}
\dot{\delta}_{i,1} &= [v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}] \cdot \delta_{i-1,1} - \left[ (v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + \frac{F_{p,1}}{(1-p_{0,1})} - (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1} \right] \cdot \delta_{i,1} + \\
&+ [(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot \delta_{i+1,1}
\end{aligned}$$

Dunque trovo il sistema nelle probabilità condizionate delta:

$$\begin{cases} \dot{p}_{0,1}(t) = -F_{p,1}(t)p_{0,1}(t) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1}(t) + m_1(1-p_0) & (1B) \\ \dot{\delta}_{i,1}(t) = [v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}(t)] \cdot \delta_{i-1,1}(t) - \left[ (v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} - (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1}(t) \right] \cdot \delta_{i,1}(t) + \\ \quad + [(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot \delta_{i+1,1}(t) \end{cases}$$

$\forall i \geq 1$

La prima equazione del sistema (1B) diviene allora:

$$\dot{p}_{0,1}(t) = -[a_{1,1}S_{1,1}(t)(1-p_{0,1}(t)) + a_{2,1}S_{2,1}(t)(1-p_{0,2}(t))]p_{0,1}(t) + [(\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2})\delta_{1,1}(t) + m_1](1-p_{0,1}(t))$$

Mentre la media si ricava dalla:

$$M_{\delta,1}(t) = \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \delta_{i,1}(t)$$

Calcoliamola utilizzando la seconda equazione del sistema(1B):

$$\begin{aligned} \dot{M}_{\delta,1}(t) &= \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \dot{\delta}_{i,1}(t) = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \left\{ \left[ v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}(t) \right] \cdot \delta_{i-1,1}(t) - \left[ (v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} - (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) \right] \cdot \delta_{i,1}(t) + \right. \\ &\quad \left. + \left[ (\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1) \right] \cdot \delta_{i+1,1}(t) \right\} \end{aligned}$$

Studiamo i pezzi che la compongono:

$$\dot{M}_{\delta,1}(t) = Z_1 - Z_2 + Z_3 \quad (2B)$$

dove si è posto:

$$\begin{aligned} Z_1 &= \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \left[ v_{i-1,1} \cdot (i-1) + F_{p,1}(t) \right] \cdot \delta_{i-1,1}(t) = \sum_{j=0}^{\infty} j \cdot \left[ v_{j,1} \cdot j + F_{p,1}(t) \right] \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=0}^{\infty} \left[ v_{j,1} \cdot j + F_{p,1}(t) \right] \cdot \delta_{j,1}(t) = \\ &= \sum_{j=0}^{\infty} j^2 \cdot v_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=0}^{\infty} j \cdot F_{p,1}(t) \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=0}^{\infty} j \cdot v_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=0}^{\infty} F_{p,1}(t) \cdot \delta_{j,1}(t) = \\ &= \sum_{j=0}^{\infty} j^2 \cdot v_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=0}^{\infty} j \cdot v_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + F_{p,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} \end{aligned}$$

avendo preso:

$$i-1 = j$$

e :

$$M_{\delta,1}(t) = \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \delta_{i,1}(t)$$

ed avendo osservato che :

$$\sum_{j=0}^{\infty} \delta_{j,1}(t) = \sum_{j=0}^{\infty} \frac{p_{j,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} = \frac{1}{(1-p_{0,1}(t))}$$

e che

$$\sum_{j=0}^{\infty} F_{p,1}(t) \delta_{j,1}(t) = \frac{F_{p,1}}{(1-p_{0,1}(t))} = a_{1,1} S_{1,1}(t) + a_{2,1} S_{2,1}(t) \frac{(1-p_{0,2}(t))}{(1-p_{0,1}(t))};$$

passando poi al secondo pezzo:

$$Z_2 = \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \left[ (v_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot i + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} - (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) \right] \cdot \delta_{i,1}(t) =$$

$$\begin{aligned}
&= \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot (\nu_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{i,1} + \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \delta_{i,1} \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} - \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \delta_{i,1} (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) = \\
&= \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot (\nu_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{i,1} + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} M_{\delta,1}(t) - (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t)
\end{aligned}$$

ed infine al terzo pezzo:

$$\begin{aligned}
Z_3 &= \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot [(\mu_{i+1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot (i+1)] \cdot \delta_{i+1,1}(t) = \\
&= \sum_{j=2}^{\infty} (j-1) \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot j \cdot \delta_{j,1}(t) = \\
&= \sum_{j=2}^{\infty} j^2 \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) - \sum_{j=2}^{\infty} j \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) = \\
&= \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) - (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{1,1}(t) + \\
&- \sum_{j=1}^{\infty} j \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) - (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{1,1}(t) = \\
&= \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) - \sum_{j=1}^{\infty} j \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t).
\end{aligned}$$

Sostituendo le espressioni trovate nella (2B) si ha:

$$\begin{aligned}
\dot{M}_{\delta,1}(t) &= Z_1 - Z_2 + Z_3 = \\
&= \sum_{j=0}^{\infty} j^2 \nu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=0}^{\infty} j \cdot \nu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + F_{p,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} + \\
&- \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot (\nu_{i,1} + \mu_{i,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{i,1} - \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} M_{\delta,1}(t) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t) + \\
&+ \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) - \sum_{j=1}^{\infty} j \cdot (\mu_{j,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) = \\
&= \sum_{j=0}^{\infty} j^2 \nu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=0}^{\infty} j \cdot \nu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + F_{p,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} + \\
&- \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \nu_{i,1} \delta_{i,1}(t) - \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \mu_{i,1} \delta_{i,1}(t) - \sum_{i=1}^{\infty} i^2 (D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{i,1}(t) - \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} M_{\delta,1}(t) + \\
&+ (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t) + \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \cdot \mu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + \sum_{j=1}^{\infty} j^2 \cdot (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) + \\
&- \sum_{j=1}^{\infty} j \cdot \mu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) - \sum_{j=1}^{\infty} j \cdot (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t) = \\
&= \sum_{j=0}^{\infty} j \cdot \nu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) + F_{p,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} - \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} M_{\delta,1}(t) + \\
&+ (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t) - \sum_{j=1}^{\infty} j \cdot \mu_{j,1} \cdot \delta_{j,1}(t) - \sum_{j=1}^{\infty} j \cdot (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{j,1}(t)
\end{aligned}$$

quindi:

$$\dot{M}_{\delta,1}(t) = \sum_{i=0}^{\infty} i \cdot (v_{i,1} - \mu_{i,1} - D_{1,1} - D_{1,2}) \cdot \delta_{i,1}(t) + F_{p,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} - \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} M_{\delta,1}(t) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t)$$

poiché

$$F_{p,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t) - \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} M_{\delta,1}(t) = F_{p,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t) - \frac{1-p_{0,1}(t)-1}{(1-p_{0,1}(t))} = -\frac{F_{p,1}(t)M_{\delta,1}(t)p_{0,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))}$$

allora:

$$\dot{M}_{\delta,1}(t) = \sum_{i=0}^{\infty} i \cdot (v_{i,1} - \mu_{i,1} - D_{1,1} - D_{1,2}) \cdot \delta_{i,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1-p_{0,1}(t))} (1-p_{0,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t)) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t) \quad (3B)$$

Poi osservo che:

$$\begin{aligned} \sigma_{\delta,1}^2(t) &= \sum_{i=1}^{\infty} [i - M_{\delta,1}(t)]^2 \cdot \delta_{i,1}(t) = \sum_{i=1}^{\infty} [i^2 - 2 \cdot i \cdot M_{\delta,1}(t) + M_{\delta,1}^2(t)] \cdot \delta_{i,1}(t) = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot \delta_{i,1}(t) - 2M_{\delta,1}(t) \sum_{i=1}^{\infty} i \cdot \delta_{i,1}(t) + M_{\delta,1}^2(t) \sum_{i=1}^{\infty} \delta_{i,1}(t) = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot \delta_{i,1}(t) - 2M_{\delta,1}^2(t) + M_{\delta,1}^2(t) = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot \delta_{i,1}(t) - M_{\delta,1}^2(t) \end{aligned}$$

essendo:

$$\sum_{i=1}^{\infty} \delta_{i,1}(t) = \sum_{i=1}^{\infty} \frac{p_{i,1}(t)}{1-p_{0,1}(t)} = \frac{1-p_{0,1}(t)}{1-p_{0,1}(t)} = 1$$

quindi

$$\sigma_{\delta,1}^2(t) = \sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot \delta_{i,1}(t) - M_{\delta,1}^2(t)$$

da cui

$$\sum_{i=1}^{\infty} i^2 \cdot \delta_{i,1}(t) = \sigma_{\delta,1}^2(t) + M_{\delta,1}^2(t).$$

Ipotizziamo che la crescita della metapopolazione sia logistica, ossia:

$$v_{i,1} - \mu_{i,1} = r_1 \left( 1 - \frac{i}{K_1} \right)$$

si ha che:

$$\begin{aligned} \sum_{i=0}^{\infty} i \cdot (v_{i,1} - \mu_{i,1} - D_{1,1} - D_{1,2}) \cdot \delta_{i,1}(t) &= \sum_{i=0}^{\infty} i \cdot r_1 \left( 1 - \frac{i}{K_1} \right) \cdot \delta_{i,1}(t) - \sum_{i=0}^{\infty} i \cdot (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{i,1}(t) = \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} i \cdot r_1 \cdot \delta_{i,1}(t) - \sum_{i=0}^{\infty} i^2 \cdot \frac{r_1}{K_1} \cdot \delta_{i,1}(t) - \sum_{i=0}^{\infty} i \cdot (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot \delta_{i,1}(t) = \\ &= r_1 M_{\delta,1}(t) - \frac{r_1}{K_1} \sum_{i=0}^{\infty} i^2 \cdot \delta_{i,1}(t) - (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot M_{\delta,1}(t) = \\ &= r_1 M_{\delta,1}(t) - \frac{r_1}{K_1} (\sigma_{\delta,1}^2(t) + M_{\delta,1}^2(t)) - (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot M_{\delta,1}(t) \end{aligned}$$

sostituendo nell'equazione della media (3B) si ottiene:

$$\begin{aligned} \dot{M}_{\delta,1}(t) &= r_1 M_{\delta,1}(t) - \frac{r_1}{K_1} (\sigma_{\delta,1}^2(t) + M_{\delta,1}^2(t)) - (D_{1,1} + D_{1,2}) \cdot M_{\delta,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1 - p_{0,1}(t))} (1 - p_{0,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t)) + \\ &+ (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t) \end{aligned}$$

Quindi il sistema relativo a media e probabilità della 1 penisola, diventerà

$$\left\{ \begin{aligned} \dot{p}_{0,1}(t) &= -F_{p,1}(t) p_{0,1}(t) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) (1 - p_{0,1}(t)) + m_1 (1 - p_{0,1}(t)) \\ \dot{M}_{\delta,1}(t) &= r_1 M_{\delta,1}(t) - \frac{r_1}{K_1} M_{\delta,1}^2(t) - \frac{r_1}{K_1} \sigma_{\delta,1}^2(t) + (\mu_{1,1} + D_{1,1} + D_{1,2}) \delta_{1,1}(t) M_{\delta,1}(t) + \\ &\quad - (D_{1,1} + D_{1,2}) M_{\delta,1}(t) + \frac{F_{p,1}(t)}{(1 - p_{0,1}(t))} \cdot (1 - p_{0,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t)) \end{aligned} \right.$$

dove:

$$F_{p,1}(t) = a_{11} S_{11}(t) (1 - p_{0,1}(t)) + a_{21} S_{21}(t) (1 - p_{0,2}(t))$$

Si osservi che avendo supposto che la dispersione sia indipendente dalla densità:

$$S_{11}(t) = D_{11} M_{\delta,1}(t)$$

$$S_{21}(t) = D_{21} M_{\delta,2}(t)$$

$$F_{p,1}(t) = a_{11} D_{11} M_1(t) (1 - p_{0,1}(t)) + a_{21} D_{21} M_2(t) (1 - p_{0,2}(t))$$

Lo stesso procedimento si ripete per la seconda metapopolazione ( con le stesse assunzioni), si ottiene quindi il sistema:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p}_{0,1}(t) = -F_{p,1}(t)p_{0,1}(t) + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1}(t)(1 - p_{0,1}(t)) + m_1(1 - p_{0,1}(t)) \\ \dot{M}_{\delta,1}(t) = r_1 M_{\delta,1}(t) - \frac{r_1}{K_1} M_{\delta,1}^2(t) - \frac{r_1}{K_1} \sigma_{\delta,1}^2(t) + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1} M_{\delta,1}(t) - (D_{11} + D_{12})M_{\delta,1}(t) + \\ \quad + \frac{F_{p,1}(t)}{(1 - p_{0,1}(t))} \cdot (1 - p_{0,1}(t) \cdot M_{\delta,1}(t)) \\ \dot{p}_{0,2}(t) = -F_{p,2}(t)p_{0,2}(t) + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2}(t)(1 - p_{0,2}(t)) + m_2(1 - p_{0,2}(t)) \\ \dot{M}_{\delta,2}(t) = r_2 M_{\delta,2}(t) - \frac{r_2}{K_2} M_{\delta,2}^2(t) - \frac{r_2}{K_2} \sigma_{\delta,2}^2(t) + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2} M_{\delta,2}(t) - (D_{22} + D_{21})M_{\delta,2}(t) + \\ \quad + \frac{F_{p,2}(t)}{(1 - p_{0,2}(t))} \cdot (1 - p_{0,2}(t) \cdot M_{\delta,2}(t)) \end{array} \right.$$

naturalmente, si è posto :

$$F_{p,2}(t) = a_{22}D_{22}M_2(t)(1 - p_{0,2}(t)) + a_{12}D_{12}M_1(t)(1 - p_{0,1}(t))$$

Quindi esplicitando tutti i termini ed omettendo il tempo:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p}_{0,1} = -[a_{11}D_{11}M_1(1 - p_{0,1}) + a_{21}D_{21}M_2(1 - p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1}(1 - p_{0,1}) + m_1(1 - p_{0,1}) \\ \dot{M}_1 = r_1 M_1 - \frac{r_1}{K_1} M_1^2 - \frac{r_1}{K_1} \sigma_1^2 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})\delta_{1,1} M_1 - (D_{11} + D_{12})M_1 + \\ \quad + \frac{[a_{11}D_{11}M_1(1 - p_{0,1}) + a_{21}D_{21}M_2(1 - p_{0,2})]}{(1 - p_{0,1})} \cdot (1 - p_{0,1} \cdot M_1) \\ \dot{p}_{0,2} = -[a_{22}D_{22}M_2(1 - p_{0,2}) + a_{12}D_{12}M_1(1 - p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2}(1 - p_{0,2}) + m_2(1 - p_{0,2}) \\ \dot{M}_2 = r_2 M_2 - \frac{r_2}{K_2} M_2^2 - \frac{r_2}{K_2} \sigma_2^2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})\delta_{1,2} M_2 - (D_{22} + D_{21})M_2 + \\ \quad + \frac{[a_{22}D_{22}M_2(1 - p_{0,2}) + a_{12}D_{12}M_1(1 - p_{0,1})]}{(1 - p_{0,2})} \cdot (1 - p_{0,2} \cdot M_2) \end{array} \right.$$

Supponendo infine che entrambe le distribuzioni siano binomiali negative con il clumping parameter uguale ad uno, ossia:

$$\left\{ \begin{array}{l} \delta_{1,1} = M_1^{-1} \\ \sigma_1^2 = M_1(M_1 - 1) \end{array} \right. \quad \text{e} \quad \left\{ \begin{array}{l} \delta_{1,2} = M_2^{-1} \\ \sigma_2^2 = M_2(M_2 - 1) \end{array} \right.$$

Si ottiene:



$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p}_{0,1} = -[a_{11}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})M_1^{-1}(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1}) \\ \dot{M}_1 = r_1M_1 - \frac{r_1}{K_1}M_1^2 - \frac{r_1}{K_1}M_1^2 + \frac{r_1}{K_1}M_1 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12}) - (D_{11} + D_{12})M_1 + \\ \quad + \frac{[a_{11}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]}{(1-p_{0,1})} \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) \\ \dot{p}_{0,2} = -[a_{22}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})M_2^{-1}(1-p_{0,2}) + m_2(1-p_{0,2}) \\ \dot{M}_2 = r_2M_2 - \frac{r_2}{K_2}M_2^2 - \frac{r_2}{K_2}M_2^2 + \frac{r_2}{K_2}M_2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21}) - (D_{22} + D_{21})M_2 + \\ \quad + \frac{[a_{22}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]}{(1-p_{0,2})} \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2) \end{array} \right.$$

da cui

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p}_{0,1} = -[a_{11}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})M_1^{-1}(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1}) \\ \dot{M}_1 = -2\frac{r_1}{K_1}M_1^2 + \frac{r_1}{K_1}(K_1+1)M_1 - (D_{11} + D_{12})M_1 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12}) + \\ \quad + \frac{[a_{11}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]}{(1-p_{0,1})} \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) \\ \dot{p}_{0,2} = -[a_{22}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})M_2^{-1}(1-p_{0,2}) + m_2(1-p_{0,2}) \\ \dot{M}_2 = -2\frac{r_2}{K_2}M_2^2 + \frac{r_2}{K_2}(K_2+1)M_2 - (D_{22} + D_{21})M_2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21}) + \\ \quad + \frac{[a_{22}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]}{(1-p_{0,2})} \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2) \end{array} \right.$$

Inserendo poi la perdita di habitat (da j ad i):

$$(F_p)_{j,i}(t) = a_{j,i}\phi_j(h_i)D_{ji}M_j(t) = a_{j,i}h_i^{\alpha_j}D_{ji}M_j(t)$$

si ottiene:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{p}_{0,1} = -[a_{11}h_1^{\alpha_1}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}h_1^{\alpha_2}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]p_{0,1} + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12})M_1^{-1}(1-p_{0,1}) + m_1(1-p_{0,1}) \\ \dot{M}_1 = -2\frac{r_1}{K_1}M_1^2 + \frac{r_1}{K_1}(K_1+1)M_1 - (D_{11} + D_{12})M_1 + (\mu_{1,1} + D_{11} + D_{12}) + \\ \quad + \frac{[a_{11}h_1^{\alpha_1}D_{11}M_1(1-p_{0,1}) + a_{21}h_1^{\alpha_2}D_{21}M_2(1-p_{0,2})]}{(1-p_{0,1})} \cdot (1-p_{0,1} \cdot M_1) \\ \dot{p}_{0,2} = -[a_{22}h_2^{\alpha_2}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}h_2^{\alpha_1}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]p_{0,2} + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21})M_2^{-1}(1-p_{0,2}) + m_2(1-p_{0,2}) \\ \dot{M}_2 = -2\frac{r_2}{K_2}M_2^2 + \frac{r_2}{K_2}(K_2+1)M_2 - (D_{22} + D_{21})M_2 + (\mu_{1,2} + D_{22} + D_{21}) + \\ \quad + \frac{[a_{22}h_2^{\alpha_2}D_{22}M_2(1-p_{0,2}) + a_{12}h_2^{\alpha_1}D_{12}M_1(1-p_{0,1})]}{(1-p_{0,2})} \cdot (1-p_{0,2} \cdot M_2) \end{array} \right.$$

che è proprio il sistema(4.1.13).

## Appendice C

### *Modello con Due Metapopolazioni: Studio del segno di $\delta(D)$*

Dimostriamo che :

$$\delta(\tilde{D}_-) > 0 \text{ e } \delta(\tilde{D}_+) < 0$$

e che per i seguenti valori accoppiati:

$$\delta\left(\frac{13}{400}r\right) < 0 \text{ e } \delta\left(\frac{7}{200}r\right) > 0,$$

$$\delta\left(\frac{613}{200}r\right) > 0 \text{ e } \delta\left(\frac{2453}{800}r\right) < 0,$$

$$\delta\left(\frac{3919}{800}r\right) < 0 \text{ e } \delta\left(\frac{3921}{800}r\right) > 0,$$

dove:

$$\delta(D) = 11^3 a D^3 - 11^3 \cdot 6r D^2 + 44 \cdot 347r^2 D - 640r^2 \mu_1$$

e

$$\tilde{D}_+ = \frac{4}{33}r \cdot (22 + \sqrt{137}) \cong 0.3268334538$$

$$\tilde{D}_- = \frac{4}{33}r \cdot (22 - \sqrt{137}) \cong 0.0998332128$$

Prima di iniziare osserviamo che:

$$640\mu_1 = 640 \cdot \frac{645}{10^4} = 8 \cdot \frac{129}{25}.$$

Dunque:

$$\begin{aligned} \delta(\tilde{D}_-) &= 11^3 a \cdot \frac{4^3}{33^3} \cdot (22 - \sqrt{137})^3 r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{4^2}{33^2} \cdot (22 - \sqrt{137})^2 r^3 + 44 \cdot 347 \frac{4}{33} \cdot (22 - \sqrt{137}) r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\ &= \left[ \left( \frac{1}{33} \cdot (22 - \sqrt{137}) - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{4^2}{33^2} \cdot (22 - \sqrt{137})^2 + 44 \cdot 347 \frac{4}{33} \cdot (22 - \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\ &= \left[ (-\sqrt{137} - 44) \cdot \frac{4^2}{3^2} \cdot (22 - \sqrt{137})^2 + 347 \cdot \frac{4^2}{3} \cdot (22 - \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\ &= \left[ ((-\sqrt{137} - 44)(22 - \sqrt{137}) + 3 \cdot 347) \cdot \frac{4^2}{3^3} \cdot (22 - \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\ &= \left[ (137 - 22\sqrt{137} - 968 + 44\sqrt{137} + 1041) \cdot \frac{4^2}{3^3} \cdot (22 - \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\ &= \left[ (210 + 22\sqrt{137}) \cdot \frac{4^2}{3^3} \cdot (22 - \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \left[ \frac{4^2}{3^2} \cdot (4620 - 210\sqrt{137} + 484\sqrt{137} - 22 \cdot 137) \cdot r - 640\mu_1 \right] r^2 = \\
&= \left[ \frac{4^2}{3^2} \cdot (1606 + 274\sqrt{137}) \cdot \frac{8}{10^2} - 8 \cdot \frac{129}{25} \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25 \cdot 9} r^2 \left[ 4(1606 + 274\sqrt{137}) - 129 \cdot 3^2 \right] \cong 4.11678745 > 0
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\delta(\tilde{D}_+) &= 11^3 a \cdot \frac{4^3}{33^3} \cdot (22 + \sqrt{137})^3 r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{4^2}{33^2} \cdot (22 + \sqrt{137})^2 r^3 + 44 \cdot 347 \frac{4}{33} \cdot (22 + \sqrt{137}) r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \left( \frac{1}{33} \cdot (22 + \sqrt{137}) - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{4^2}{33^2} \cdot (22 + \sqrt{137})^2 + 44 \cdot 347 \frac{4}{33} \cdot (22 + \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ (\sqrt{137} - 44) \cdot \frac{4^2}{3^2} \cdot (22 + \sqrt{137})^2 + 347 \cdot \frac{4^2}{3} \cdot (22 + \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ ((\sqrt{137} - 44)(22 + \sqrt{137}) + 3 \cdot 347) \cdot \frac{4^2}{3^3} \cdot (22 + \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ (137 + 22\sqrt{137} - 968 - 44\sqrt{137} + 1041) \cdot \frac{4^2}{3^3} \cdot (22 + \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ (210 - 22\sqrt{137}) \cdot \frac{4^2}{3^3} \cdot (22 + \sqrt{137}) \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \frac{4^2}{3^2} \cdot (4620 + 210\sqrt{137} - 484\sqrt{137} - 22 \cdot 137) \cdot r - 640\mu_1 \right] r^2 = \\
&= \left[ \frac{4^2}{3^2} \cdot (1606 - 274\sqrt{137}) \cdot \frac{8}{10^2} - 8 \cdot \frac{129}{25} \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25 \cdot 9} r^2 \left[ 4(1606 - 274\sqrt{137}) - 129 \cdot 3^2 \right] \cong 1.721537673 > 0
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\delta\left(\frac{13}{400}r\right) &= 11^3 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{13^3}{400^3} \cdot r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{13^2}{400^2} \cdot r^3 + 44 \cdot 347 \frac{13}{400} r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \left( \frac{13}{1600} - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{13^2}{400^2} + 44 \cdot 347 \frac{13}{400} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ -\frac{3187}{1600} \cdot 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{13^2}{400^2} + 44 \cdot 347 \frac{13}{400} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \frac{13}{400} \cdot 11 \left[ -\frac{3187}{1600} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot \frac{13}{400} + 4 \cdot 347 \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \frac{13}{400} \cdot 11 \left( -\frac{3187}{64 \cdot 10^4} \cdot 11^2 \cdot 39 + 4 \cdot 347 \right) \cdot \frac{8}{10^2} - \frac{8}{25} \cdot 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25} \left[ \frac{13}{1600} \cdot 11 \left( -\frac{3187}{64 \cdot 10^4} \cdot 11^2 \cdot 39 + 4 \cdot 347 \right) - 129 \right] r^2 \cong -0.014433763 < 0
\end{aligned}$$

$$\delta\left(\frac{7}{200}r\right) = 11^3 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{7^3}{200^3} \cdot r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{7^2}{200^2} \cdot r^3 + 44 \cdot 347 \frac{7}{200} r^3 - 640r^2 \mu_1 =$$

$$\begin{aligned}
&= \left[ \left( \frac{7}{800} - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{7^2}{200^2} + 44 \cdot 347 \frac{7}{200} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ -\frac{1593}{800} \cdot 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{7^2}{200^2} + 44 \cdot 347 \frac{7}{200} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \frac{7}{200} \cdot 11 \left[ -\frac{1593}{800} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot \frac{7}{200} + 4 \cdot 347 \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \frac{7}{200} \cdot 11 \left( -\frac{1593}{16 \cdot 10^4} \cdot 11^2 \cdot 21 + 4 \cdot 347 \right) \cdot \frac{8}{10^2} - \frac{8}{25} \cdot 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25} \left[ \frac{7}{800} \cdot 11 \left( -\frac{1593}{16 \cdot 10^4} \cdot 11^2 \cdot 21 + 1388 \right) - 129 \right] r^2 \cong 4.4236544 \cdot 10^{-3} > 0
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\delta \left( \frac{613}{200} r \right) &= 11^3 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{613^3}{200^3} \cdot r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{613^2}{200^2} \cdot r^3 + 44 \cdot 347 \frac{613}{200} r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \left( \frac{613}{800} - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{613^2}{200^2} + 44 \cdot 347 \frac{613}{200} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ -\frac{987}{800} \cdot 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{613^2}{200^2} + 44 \cdot 347 \frac{613}{200} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \frac{613}{200} \cdot 11 \left[ -\frac{987}{800} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot \frac{613}{200} + 4 \cdot 347 \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \frac{613}{200} \cdot 11 \left( -\frac{987}{16 \cdot 10^4} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot 613 + 4 \cdot 347 \right) \cdot \frac{8}{10^2} - \frac{8}{25} \cdot 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25} \left[ \frac{613}{800} \cdot 11 \left( -\frac{987}{16 \cdot 10^4} \cdot 11^2 \cdot 1839 + 1388 \right) - 129 \right] r^2 \cong 5.37860708 \cdot 10^{-4} > 0
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\delta \left( \frac{2453}{800} r \right) &= 11^3 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{2453^3}{800^3} \cdot r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{2453^2}{800^2} \cdot r^3 + 44 \cdot 347 \frac{2453}{800} r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \left( \frac{2453}{3200} - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{2453^2}{800^2} + 44 \cdot 347 \frac{2453}{800} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ -\frac{3947}{3200} \cdot 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{2453^2}{800^2} + 44 \cdot 347 \frac{2453}{800} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \frac{2453}{800} \cdot 11 \left[ -\frac{3947}{3200} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot \frac{2453}{800} + 4 \cdot 347 \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \frac{2453}{800} \cdot 11 \left( -\frac{3947}{4 \cdot 800^2} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot 2453 + 4 \cdot 347 \right) \cdot \frac{8}{10^2} - \frac{8}{25} \cdot 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25} \left[ \frac{2453}{3200} \cdot 11 \left( -\frac{3947}{4 \cdot 800^2} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot 2453 + 1388 \right) - 129 \right] r^2 \cong -3.015003341 \cdot 10^{-3} < 0
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\delta \left( \frac{3919}{800} r \right) &= 11^3 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{3919^3}{800^3} \cdot r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{3919^2}{800^2} \cdot r^3 + 44 \cdot 347 \frac{3919}{800} r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \left( \frac{3919}{3200} - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{3919^2}{800^2} + 44 \cdot 347 \frac{3919}{800} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 =
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \left[ -\frac{2481}{3200} \cdot 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{3919^2}{800^2} + 44 \cdot 347 \frac{3919}{800} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \frac{3919}{800} \cdot 11 \left[ -\frac{2481}{3200} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot \frac{3919}{800} + 4 \cdot 347 \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \frac{3919}{800} \cdot 11 \left( -\frac{2481}{4 \cdot 800^2} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot 3919 + 4 \cdot 347 \right) \cdot \frac{8}{10^2} - \frac{8}{25} \cdot 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25} \left[ \frac{3919}{3200} \cdot 11 \left( -\frac{2481}{4 \cdot 800^2} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot 3919 + 1388 \right) - 129 \right] r^2 \cong -7.51193696 \cdot 10^{-3} < 0
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\delta \left( \frac{3921}{800} r \right) &= 11^3 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{3921^3}{800^3} \cdot r^3 - 11^3 \cdot 6 \cdot \frac{3921^2}{800^2} \cdot r^3 + 44 \cdot 347 \frac{3921}{800} r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \left( \frac{3921}{3200} - 2 \right) 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{3921^2}{800^2} + 44 \cdot 347 \frac{3921}{800} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ -\frac{2479}{3200} \cdot 11^3 \cdot 3 \cdot \frac{3921^2}{800^2} + 44 \cdot 347 \frac{3921}{800} \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \frac{3921}{800} \cdot 11 \left[ -\frac{2479}{3200} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot \frac{3921}{800} + 4 \cdot 347 \right] r^3 - 640r^2 \mu_1 = \\
&= \left[ \frac{3921}{800} \cdot 11 \left( -\frac{2479}{4 \cdot 800^2} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot 3921 + 4 \cdot 347 \right) \cdot \frac{8}{10^2} - \frac{8}{25} \cdot 129 \right] r^2 = \\
&= \frac{8}{25} \left[ \frac{3921}{3200} \cdot 11 \left( -\frac{2479}{4 \cdot 800^2} \cdot 11^2 \cdot 3 \cdot 3921 + 1388 \right) - 129 \right] r^2 \cong 3.891773848 \cdot 10^{-3} > 0
\end{aligned}$$

E tutte le disequazioni sono provate.

## Appendice D

*Modello con Due Metapopolazioni: Calcolo degli autovalori.*

Gli autovalori della matrice linearizzata nel punto d'equilibrio  $(\bar{p}, \bar{M})$  si ottengono risolvendo l'equazione caratteristica:

$$\lambda^2 - \left( \frac{\partial G_1}{\partial p} + \frac{\partial G_2}{\partial M} \right) \lambda + \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} - \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} = 0.$$

Indipendentemente dal segno del delta, tale equazione ammette due autovalori a parte negativa (o negativi se sono reali) se:

$$\frac{\partial G_1}{\partial p} + \frac{\partial G_2}{\partial M} < 0, \quad \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} - \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} > 0. \quad (1D)$$

la prima delle (1D) è vera poiché

$$\left( \frac{\partial G_1}{\partial p} \right)_{(\bar{p}, \bar{M})} < 0, \quad \left( \frac{\partial G_2}{\partial M} \right)_{(\bar{p}, \bar{M})} < 0$$

mentre per la seconda si ha :

$$\begin{aligned} \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} - \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} &= -\frac{11}{10} a D \bar{M} (1 - \bar{p}) \left[ -\frac{22}{10} a D \bar{M} \bar{p} - \frac{11}{10} \left( \frac{4r - D}{4} \right) \right] - \frac{11}{10} a D \bar{M}^2 \cdot \frac{22}{10} a D \bar{p} (1 - \bar{p}) = \\ &= -\frac{11}{10} a D \bar{M} (1 - \bar{p}) \left[ -\frac{22}{10} a D \bar{M} \bar{p} - \frac{11}{10} \left( \frac{4r - D}{4} \right) + \frac{22}{10} a D \bar{M} \bar{p} \right] = \\ &= \frac{11}{10} a D \bar{M} (1 - \bar{p}) \left[ \frac{11}{10} \left( \frac{4r - D}{4} \right) \right] > 0 \end{aligned}$$

quindi anche la seconda è provata.

Infine mostriamo che il discriminante è sempre positivo:

$$\begin{aligned} \Delta &= \left( \frac{\partial G_1}{\partial p} + \frac{\partial G_2}{\partial M} \right)^2 + 4 \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} - 4 \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} = \\ &= \left( \frac{\partial G_1}{\partial p} \right)^2 + \left( \frac{\partial G_2}{\partial M} \right)^2 + 2 \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} + 4 \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} - 4 \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} = \\ &= \left( \frac{\partial G_1}{\partial p} \right)^2 + \left( \frac{\partial G_2}{\partial M} \right)^2 - 2 \frac{\partial G_1}{\partial p} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial M} + 4 \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} = \\ &= \left( \frac{\partial G_1}{\partial p} - \frac{\partial G_2}{\partial M} \right)^2 + 4 \frac{\partial G_1}{\partial M} \cdot \frac{\partial G_2}{\partial p} > 0. \end{aligned}$$

## Appendice E

*.Modello con Due Metapopolazioni.*

Vedere per quali valori di  $D$  vale la disuguaglianza:

$$\bar{p} = \frac{640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right)}{11^3 aD(4r - D)^2} < \frac{11}{20} \quad (1E)$$

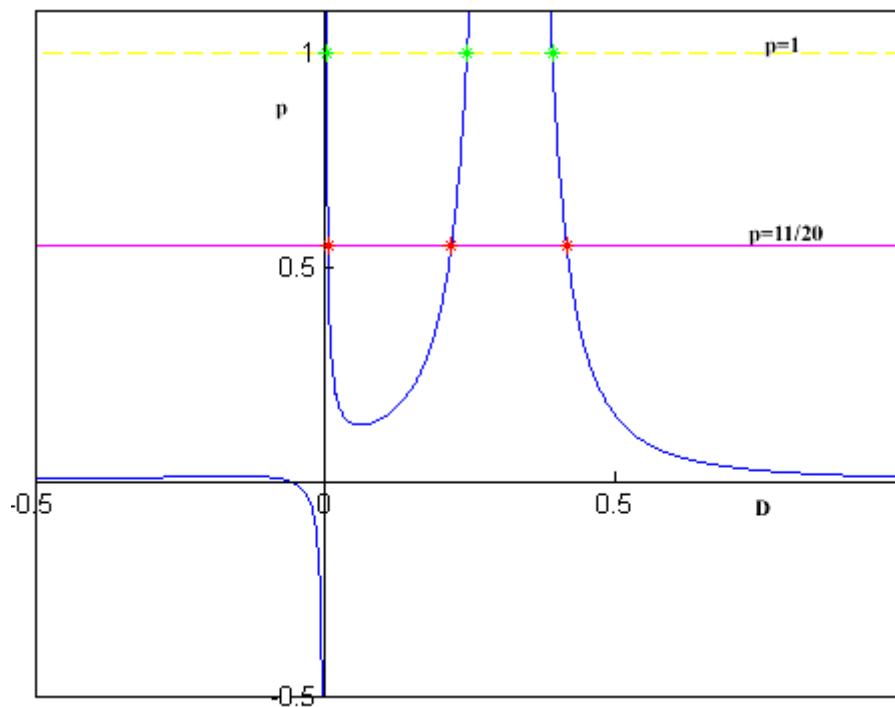
Per fare questo, come prima cosa dobbiamo fissare il tasso di crescita intrinseco

$$r = 0.08$$

Se nel grafico della funzione  $\bar{p}(D)$  **Figura 23** tracciamo la retta:

$$\bar{p} = \frac{11}{20}$$

si ha il seguente grafico:



**Figura 1E**

ci aspettiamo, quindi di trovare tre valori della dispersione che soddisfano l'uguaglianza :

$$\bar{p} = \frac{11}{20} \Leftrightarrow \frac{11^4}{20} aD(4r - D)^2 - 640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10}D \right) = 0 \quad (2E)$$

dei tre valori però come sempre scarterò quello maggiore di  $36/11r$  e quindi troverò i due valori di  $D$  tali che l'intervallo soddisfa la (1E).

Studiamo quindi l'equazione (2E)

$$\frac{11^4}{20} aD(4r - D)^2 - 640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) = 0$$

da cui si ricava

$$11^4 aD^3 - 11^4 \cdot 8arD^2 + 161612ar^2D - 128 \cdot 10^2 \mu_1 r^2 = 0$$

poniamo

$$h(D) = 11^4 aD^3 - 11^4 \cdot 8arD^2 + 161612ar^2D - 128 \cdot 10^2 \mu_1 r^2 \quad (3E)$$

Cercando le radici della funzione (3E) tramite simulazioni in matlab si ottiene:

$$\bar{D} \cong 0.00529764116080 > D_1^*$$

$$\bar{D} \cong 0.21795018570205 < D_2^*$$

$$\check{D} \cong 0.41675217131715 > D_3^*$$

Come negli **Appendici A e C** è possibile trovare degli intervalli di valori in cui cadono tali punti:

$$\bar{D} \in \left( \frac{1}{16} r; \frac{3}{40} r \right)$$

$$\bar{D} \in \left( \frac{217}{80} r; \frac{109}{40} r \right)$$

$$\check{D} \in \left( \frac{26}{5} r; \frac{417}{80} r \right)$$

e tali che:

$$h\left(\frac{1}{16} r\right) < 0 \quad h\left(\frac{3}{40} r\right) > 0$$

$$h\left(\frac{217}{80} r\right) > 0 \quad \text{e} \quad h\left(\frac{109}{40} r\right) < 0$$

$$h\left(\frac{26}{5} r\right) < 0 \quad h\left(\frac{417}{80} r\right) > 0$$

Il grafico della funzione  $h(D)$  sarà analogo a quello delle funzioni  $g(D), \delta(D)$  (**Figura 14 e Figura 24**).

Si osservi che anche in questo caso escludiamo il valore della dispersione più grande  $\check{D}$  essendo:

$$\frac{26}{5} r > \frac{36}{11} r$$



e quindi poiché:

$$M > 1 \Leftrightarrow D < \frac{36}{11}r$$

questo valore della dispersione non è accettabile.

Si conclude che la (1E) vale per ogni  $D \in (\overline{D}, \overline{\overline{D}})$ .

## Appendice F

*.Modello con Due Metapopolazioni.*

Dimostreremo che esiste un intervallo di valori  $(\hat{D}_1, \hat{D}_2)$ , con  $\bar{D} < \hat{D}_1 < \hat{D}_2 < \bar{\bar{D}}$ , per il quale sia anche verificata la condizione  $\bar{p} < \frac{11}{20}$ , in cui vale la disequazione:

$$11aD\bar{M}\bar{p}^2 + 2r\bar{M}\bar{p} - \frac{11}{10}(r\bar{M} + aD) < 0 \quad (1F)$$

che assicura la stabilità asintotica della soluzione nulla del sistema lineare (4.5.3.2.6).

Si vede subito che sostituendo le espressioni di media e probabilità nella (1F) la disequazione diventa di 6 grado in  $D$  e quindi difficile da studiare, di conseguenza cercheremo un intervallo di valori che soddisfi la disequazione in un altro modo.

Osserviamo che per  $\bar{M} = 2$  la (1F) non è verificata, infatti se calcoliamo il valore della dispersione in questo caso, si ha:

$$\bar{M} = 11 \frac{(4r - D)}{8r} = 2 \Leftrightarrow D = \frac{28}{11}r$$

da cui la probabilità:

$$\bar{p} = \frac{\left(\mu_1 + \frac{11}{10}D\right)}{\frac{11}{10}aD\bar{M}^2} = \frac{\left(\mu_1 + \frac{11}{10} \cdot \frac{28}{11}r\right)}{\frac{11}{10} \cdot \frac{3}{4} \cdot 4} = \frac{5\mu_1 + 14r}{42r}$$

allora la (1F) diventa:

$$\left(11 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{28}{11}r \cdot \frac{5\mu_1 + 14r}{42r} + 2r\right) \cdot 2 \cdot \frac{5\mu_1 + 14r}{42r} - \frac{11}{10} \left(2r + \frac{3}{4} \cdot \frac{28}{11}r\right) < 0$$

$$\left(\frac{5\mu_1 + 14r}{2} + 2r\right) \cdot 2 \cdot \frac{5\mu_1 + 14r}{42r} - \frac{11}{10} \left(2r + \frac{3}{4} \cdot \frac{28}{11}r\right) < 0$$

$$(5\mu_1 + 14r + 4r) \cdot \frac{5\mu_1 + 14r}{21r} - \frac{11}{10} \left(2r + \frac{21}{11}r\right) < 0$$

$$\frac{(5\mu_1 + 18r)(5\mu_1 + 14r)}{21r} - \frac{11}{10} \cdot \frac{43}{11}r < 0$$

$$\frac{(5\mu_1 + 18r)(5\mu_1 + 14r)}{21r} - \frac{43}{10}r < 0$$

$$\frac{25\mu_1^2 + 90r\mu_1 + 70r\mu_1 + 252r^2}{21r} - \frac{43}{10}r < 0$$

$$250\mu_1^2 + 1600r\mu_1 + 2520r^2 - 903r^2 < 0$$

$$250\mu_1^2 + 1500r\mu_1 + 1617r^2 < 0 \text{ assurdo.}$$

Invece per  $\bar{M} = 3$  la (1F) è verificata, infatti con lo stesso procedimento di prima:

$$\bar{M}(D) = 11 \frac{(4r - D)}{8r} = 3 \Leftrightarrow D = \frac{20}{11} r$$

da cui:

$$\bar{p}(D) = \frac{\left(\mu_1 + \frac{11}{10} D\right)}{\frac{11}{10} a D \bar{M}^2} = \frac{\left(\mu_1 + \frac{11}{10} \cdot \frac{20}{11} r\right)}{\frac{11}{10} \cdot \frac{20}{11} \cdot 9ar} = \frac{2\mu_1 + 4r}{27r} \cong 0.2078703704..$$

allora la (1F) diventa:

$$\left(11 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{20}{11} r \cdot \frac{2\mu_1 + 4r}{27r} + 2r\right) \cdot 3 \cdot \frac{2\mu_1 + 4r}{27r} - \frac{11}{10} \left(3r + \frac{3}{4} \cdot \frac{20}{11} r\right) < 0$$

$$\left(\frac{10\mu_1 + 20r}{9} + 2r\right) \cdot 3 \cdot \frac{2\mu_1 + 4r}{27r} - \frac{11}{10} \left(3r + \frac{15}{11} r\right) < 0$$

$$(10\mu_1 + 20r + 6r) \cdot \frac{1}{3} \cdot \frac{2\mu_1 + 4r}{27r} - \frac{11}{10} \left(3r + \frac{15}{11} r\right) < 0$$

$$\frac{(10\mu_1 + 26r)(2\mu_1 + 4r)}{81r} - \frac{11}{10} \cdot \frac{48}{11} r < 0$$

$$2 \frac{(5\mu_1 + 13r)(2\mu_1 + 4r)}{81r} - \frac{24}{5} r < 0$$

$$\frac{(5\mu_1 + 13r)(\mu_1 + 2r)}{81r} - \frac{6}{5} r < 0$$

$$5(5\mu_1 + 13r)(\mu_1 + 2r) - 486r^2 < 0$$

$$5\mu_1^2 + 13r\mu_1 + 10r\mu_1 + 26r^2 - 486r^2 < 0$$

$$5\mu_1^2 + 23r\mu_1 - 460r^2 \cong -2.97091875 < 0 \quad \text{c.v.d.}$$

Osserviamo che

$$D_{**} = \frac{20}{11} r > D^+$$

ossia il valore trovato è maggiore del valore  $D^+$  in cui la funzione probabilità è minima (si veda paragrafo 4.5.1.3), di conseguenza esisterà un valore  $D_* \in (0, D^+)$  in cui

$$\bar{M}(D_*) = 3$$

$$\bar{p}(D_*) = \frac{2\mu_1 + 4r}{27r} \cong 0.207.. < \frac{1}{5}$$

per cui varrà la (1F).

Mostreremo ora, che se  $\bar{p}(D) < \frac{1}{5}$  allora vale la (1F).

Per cominciare vediamo quando si verifica la disuguaglianza:

$$\bar{p}(D) = \frac{640r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right)}{11^3 aD(4r - D)^2} < \frac{1}{5}. \quad (2F)$$

Analogamente a quanto fatto in **Appendice E** se nel grafico della funzione  $\bar{p}(D)$  **Figura 23** tracciamo la retta:

$$\bar{p} = \frac{1}{5}$$

ci rendiamo subito conto che per trovare i valori che soddisfano la (2F) è sufficiente studiare l'equazione:

$$11^3 aD(4r - D)^2 - 3200r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) = 0$$

da cui

$$11^3 aD(16r^2 - 8rD + D^2) - 32 \cdot 10^2 r^2 \left( \mu_1 + \frac{11}{10} D \right) = 0$$

con un po' di conti si ottiene:

$$11^3 aD^3 - 11^3 \cdot 8arD^2 + 44 \cdot 283r^2 D - 32 \cdot 10^2 \mu_1 r^2 = 0$$

Poniamo, dunque:

$$\rho(D) = 11^3 aD^3 - 11^3 \cdot 8arD^2 + 44 \cdot 283r^2 D - 32 \cdot 10^2 \mu_1 r^2 \quad (3F)$$

Calcolando le radici della funzione (3F) tramite simulazioni in Matlab si ottiene:

$$\hat{D}_1 \cong 0.01954442020826 > \bar{D}$$

$$\hat{D}_2 \cong 0.14130408135076 < \bar{\bar{D}}$$

$$\hat{D}_3 \cong 0.4791549844098 > D_3^*$$

osserviamo come sempre che il terzo valore, nonché il più grande va scartato perché dobbiamo rimanere nell'intervallo  $(\bar{D}, \bar{\bar{D}})$ .

Inoltre si ha che:

$$\hat{D}_1 < D < \hat{D}_2 < \frac{20}{11} r = D_{**}$$

per questi valori della dispersione vale la (2F), inoltre si ricordi che la media vista come funzione della sola dispersione è una funzione strettamente decrescente per cui per questi stessi valori della media si ha che:

$$M(\hat{D}_1) > M(D) > M(\hat{D}_2) > M(D_{**}) = 3$$

cioè

$$\hat{D}_1 < D < \hat{D}_2 \Rightarrow M(D) > 3$$

Mostriamo ora che questi valori della dispersione soddisfano la (1F)

$$\begin{aligned} & 11aD\bar{M}\bar{p}^2 + 2r\bar{M}\bar{p} - \frac{11}{10}(r\bar{M} + aD) < \\ & < 11 \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{20}{11} r \cdot \frac{1}{25} \bar{M} + \frac{2r}{5} \bar{M} - \frac{11}{10}(r\bar{M} + aD) = \\ & = \frac{3}{5} r\bar{M} + \frac{2}{5} r\bar{M} - \frac{11}{10}(r\bar{M} + aD) = \\ & = r\bar{M} - \frac{11}{10} r\bar{M} - \frac{11}{10} aD = \\ & = -\frac{1}{10}(r\bar{M} - 11aD) < 0 \end{aligned}$$

Concludo che se  $D \in (\hat{D}_1, \hat{D}_2)$  la (1F) è soddisfatta.

Quindi esiste certamente un intervallo di valori in cui la (1F) è soddisfatta.

Si osservi che in realtà l'intervallo è sicuramente più grande, cioè esistono  $D_\alpha, D_\beta$  t.c.

$$D_1^* < \bar{D} < D_\alpha \leq \hat{D}_1 < D < \hat{D}_2 \leq D_\beta < \bar{D} < D_2^*$$

per cui la (1F) vale ancora.

## Bibliografia

- [1] Adler, F. B., and Nüernerger, B. 1994. Persistence in patchy irregular landscapes, *Theor. Popul. Biology* **45**, 45–71.
- [2] Anderson, R. M., and May, R. M. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions—I–II, *J. Anim. Ecol.* **47**, 219–247, 249–267.
- [3] Casagrandi, R., and Gatto, M. 1999. A mesoscale approach to extinction risk in fragmented habitats, *Nature* **400**, 560–562.
- [4] Casagrandi, R., and Gatto, M. 2002. A persistence criterion for metapopulations, *Theoret. Popul. Biol.* **61**, 115–125.
- [5] Casagrandi, R., and Gatto, M. 2002. Habitat Destruction, Environmental Catastrophes, and Metapopulation Extinction, *Theoret. Popul. Biol.* **61**, 127–140.
- [6] Chesson, P. L. 1981. Models for spatially distributed populations: the effect of within-patch variability, *Theor. Popul. Biol.* **19**, 288–325.
- [7] Chesson, P. L. 1984. Persistence of a Markovian population in a patchy environment, *Z. Wahrscheinlichkeitstheor.* **66**, 97–107.
- [8] DeAngelis, D. L., and Gross, L. J. (Eds.) 1992. “Individual-Based Models and Approaches in Ecology,” Chapman & Hall, New York, NY.
- [9] Durrett, R., and Levin, S. 1994a. Stochastic spatial models: a user’s guide to ecological applications, *Philos. Trans. R. Soc. London* **343**, 329–350.
- [10] Durrett, R., and Levin, S. 1994b. The importance of being discrete (and spatial), *Theor. Popul. Biol.* **46**, 363–364.
- [11] Ellner, S. P., McCauley, E., Kendall, B. E., Briggs, C. J., Hosseinik, P. R., Wood, S. N., Janssen, A., Sabelis, M. W., Turchin, P., Nisbet, R. M., and Murdoch, W. W. 2001. Habitat structure and population persistence in an experimental community, *Nature* **412**, 538–543.
- [12] Ginzburg, L. R., Slobodkin, L. B., Johnson, K., and Bindman, A. G. 1982. Quasiextinction probabilities as a measure of impact on population growth, *Risk Anal.* **21**, 171–181.
- [13] Gyllenberg, M., and Hanski, I. 1992. Single-species metapopulation dynamics: A structured model, *Theor. Popul. Biol.* **42**, 35–61.
- [14] Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics, *Nature* **396**, 41–50.
- [15] Hanski, I., and Gyllenberg, M. 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite hypothesis, *Amer. Nat.* **142**, 17–41.
- [16] Hanski, I., and Ovaskainen, O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape, *Nature* **404**, 755–758.
- [17] Karlin, S. 1966. “A First Course in Stochastic Processes,” Academic Press, New York, NY.
- [18] Keymer, J. E., Marquet, P. A., and Johnson, A. R. 1998. Pattern formation in a patch occupancy metapopulation model: a cellular automata approach, *J. Theor. Biol.* **194**, 79–90.
- [19] Khibnik, A. I., Kuznetsov, Y. A., Levitin, V. V., and Nikolaev, E. V. 1992 Interactive LOCAL BIFurcation Analyzer.
- [20] Kretzschmar, M., and Adler, F. R. 1993. Aggregated distributions in models for patchy populations, *Theor. Popul. Biol.* **43**, 1–30.
- [21] Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations, *Am. Nat.* **130**, 624–635.

- [22] Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bull. Entomol.Soc. Am.* **15**, 237–240.
- [23] Mac Arthur, R.H. and Wilson, E.O.1967. Theory of island biogeography, Princeton,NJ: Princeton University Press, 203p.
- [24] Midtgaard, F. 1999. Is dispersal density-dependent in carabid beetles? A field experiment with *Harpalus rufipes* (Degeer) and *Pterostichus niger* (Schaller) (Col., Carabidae), *J. Appl. Entomol.* **123**, 9–12.
- [25] Olivieri, I., Michalakis, Y., and Gouyon, P. H. 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal, *Am. Nat.* **146**, 202–228.
- [26] Paradis, E. 1995. Survival, immigration and habitat quality in the Mediterranean pine vole, *J. Anim. Ecol.* **64**, 579–591.
- [27] Pielou, E. C. 1977. “Mathematical Ecology,” Wiley, New York, NY.
- [28] Salvadori, L. and Visentin, F. 2005, Conditional and Unconditional Stability properties of time dependent sets, *Scientiae Mathematicae Japonicae*, **62**, No.3, 381-392
- [29] Valverde, T., and Silvertown, J. 1997. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb, *J. Ecol.* **85**, 193–210.
- [30] Wolfram, S. 1984. Universality and complexity in cellular automata, *Physica D* **10**, 1–35.
- [31] [www.esa-net.it/pbs/dispersione.html](http://www.esa-net.it/pbs/dispersione.html)
- [32] Yoshizawa,T. 1966, Stability Theory by Liapunov’s Second Methods, *Publications of the Matematical society of Japan*

## Bibliografia delle Immagini

- [a] <http://www.bafu.admin.ch/>
- [b] <http://www.funet.fi/>
- [c] <http://www.habitas.org.uk/>

# Indice

1	Introduzione.....	2
2	Modello Markoviano .....	5
2.1	Il Modello.....	5
2.2	Le Distribuzioni Stazionarie.....	9
2.3	Simulazioni in Locbif.....	13
3	Modello Compatto.....	16
3.1	Il Modello.....	16
3.2	Simulazioni in Locbif.....	21
3.3	Verifica dei risultati ottenuti da Casagrandi-Gatto .....	22
3.3.1	<i>Esistenza delle soluzioni: Estinzione</i> .....	22
3.3.2	<i>Esistenza delle soluzioni: Persistenza</i> .....	25
3.3.3	<i>Simulazioni Matlab</i> .....	29
3.3.4	<i>Studio analitico del caso <math>r = 0.08</math></i> .....	31
3.3.5	<i>Studio della stabilità</i> .....	37
3.4	Conclusioni.....	40
4	Modello Compatto con due Metapopolazioni.....	42
4.1	Il Modello.....	42
4.2	Osservazioni Preliminari .....	49
4.3	Punti d'Equilibrio .....	51
4.3.1	<i>Esistenza dell'Equilibrio di Totale Estinzione</i> .....	51
4.3.2	<i>Esistenza degli Equilibri di Totale Persistenza</i> .....	54
4.3.3	<i>Esistenza degli Equilibri Misti</i> .....	55
4.4	Conclusioni del caso Generale .....	56
4.5	Caso particolare Totale Simmetria .....	57
4.5.1	<i>Analisi dell'esistenza dell'equilibrio <math>(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})</math> in un caso di scelta particolare dei parametri</i> ....	59
4.5.2	<i>Studio della stabilità del punto d'equilibrio <math>(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})</math> condizionata alla varietà <math>W</math></i> .....	72
4.5.3	<i>Studio della stabilità incondizionata del punto d'equilibrio <math>(\bar{p}, \bar{M}, \bar{p}, \bar{M})</math></i> .....	74
4.5.4	<i>Simulazioni in Locbif</i> .....	85
4.6	Conclusioni.....	91
Appendici .....		92
Appendice A .....		92
Appendice B .....		97
Appendice C .....		106
Appendice D.....		110
Appendice E .....		111
Appendice F.....		114
Bibliografia.....		118
Bibliografia delle Immagini.....		119
Indice .....		120
Indice delle Figure .....		121



## Indice delle Figure

Figura 1-Corridoio biologico presso Birchiwald/Berna (immagine: Martin Frick, TBA[a]).....	2
Figura 2 - Euphydrya edita ([b]). .....	3
Figura 3 - Territorio Frammentato.....	5
Figura 4 - Common Pool .....	6
Figura 5 - Pterostichus Niger [c].....	14
Figura 6 - Limiti di Persistenza-Estinzione della Metapopolazione. ....	15
Figura 7 - Limiti di Persistenza-Estinzione del Modello Compatto.....	21
Figura 8 - Curve di Persistenza in presenza di disturbi.....	21
Figura 9 - Grafico della retta $18r^* = 5D$ .....	26
Figura 10 – Grafico Tridimensionale della funzione $F(D, r)$ .....	29
Figura 11 - Curve di livello della funzione $F(D, r)$ .....	29
Figura 12 - Curve di livello della funzione $F(D, r)$ nel piano $F(D, r) = 0$ .....	30
Figura 13 - Grafico della funzione $p_{0,pers}(D)$ .....	32
Figura 14 - Grafico della funzione $g(D) = 1 - p_{0,pers}(D)$ .....	35
Figura 15 - Grafico delle curve d'esistenza dell'equilibrio di Persistenza. ....	36
Figura 16 - Confronto tra la curva ricavata con Locbif (verde) e quella di verifica(rossa).....	40
Figura 17 - Schema di due penisole abitate da due metapopolazioni. ....	42
Figura 18 - Common Pool nel caso di due penisole e due metapopolazioni.....	43
Figura 19 - Grafico della retta $36r^* = 11D$ .....	60
Figura 20 - Grafico Tridimensionale di $F(D, r)$ .....	62
Figura 21 - Curve di livello della funzione $F(D, r)$ .....	62
Figura 22 - Curve di livello della funzione $F(D, r)$ , relative al piano $F(D, r) = 0$ .....	63
Figura 23 - Grafico della funzione $\bar{p}(D)$ .....	65
Figura 24 - Grafico della funzione $\delta(D)$ .....	68
Figura 25 - Grafico delle curve d'esistenza di $(\bar{p}, \bar{M})$ .....	69
Figura 26 - Confronto tra la curva ricavata con il Locbif (verde) e quella del Matlab(rossa).....	71
Figura 27 - Orbite delle soluzioni. ....	85
Figura 28 - Limiti di persistenza-estinzione .....	86
Figura 29 - Ingrandimento della Figura 28.....	87
Figura 30 - Curve di persistenza in relazione alla long dispersion .....	88
Figura 31 - Confronto con vari tipi di disturbi.....	89
Figura 32 - Curve di persistenza al variare della probabilità di sopravvivenza durante i viaggi lunghi. ....	90