



Università degli Studi di Padova

FACOLTÀ DI INGEGNERIA
DIPARTIMENTO DI INGEGNERIA DELL'INFORMAZIONE
Laurea in Ingegneria dell'Informazione

Tesi di laurea triennale

Interazioni tra popolazioni in ambienti eterogenei

Relatore:
Prof. Giovanni Marchesini

Laureanda:
Claudia Lobbia

Indice

1	Effetto di una migrazione costante su popolazioni in competizione	4
1.1	Migrazione nulla	5
1.2	Migrazione non nulla	6
1.2.1	Sostituzione	6
1.2.2	Coesistenza	7
1.2.2.1	Competizione debole	8
1.2.2.2	Competizione forte	9
1.3	Conclusione	10
2	Competizione in ambienti identici	12
2.1	Ambienti isolati	12
2.2	Ambienti in comunicazione	13
3	Modello preda-predatore in ambienti adiacenti	18
4	Metapopolazioni	21
4.1	Sistemi terraferma-isole	21
4.1.1	Fattori distanza e area	22
4.1.2	Competizione	24
4.2	Sistemi isole-isole	25
4.2.1	Competizione	26
4.2.2	Predazione	27
4.2.3	Competizione e predazione	29

La disciplina dei sistemi ecologici costruisce e studia modelli matematici per descrivere l'evoluzione delle popolazioni ecologiche in dipendenza dall'ambiente in cui vivono, dalle relazioni con le altre specie, dai movimenti tra i vari ambienti. Tale studio si affronta a partire dalla costruzione di modelli di base che descrivono le dinamiche di una o più popolazioni con varie caratteristiche all'interno di un ambiente omogeneo. In natura però è raro trovare ambienti che possano essere definiti omogenei, mentre è più comune incontrare un mosaico eterogeneo di ambienti più o meno isolati, con caratteristiche diverse e abitati da popolazioni differenti che si possono spostare da uno all'altro ambiente. I modelli iniziali risultano tuttavia utili anche considerando tale sistema ambientale, perché all'interno di ogni settore essi hanno ancora validità, pur con alcune modifiche dovute all'interazione con popolazioni provenienti da altri settori.

Ogni ambiente oggetto di studio è per definizione dotato di caratteristiche diverse, ad esempio la struttura del terreno, la presenza o meno di vegetazione e il tipo di piante presenti, il tipo di animali che le abitano, la temperatura, la latitudine, la distanza dal mare, la piovosità. In ogni ambiente esistono specie in grado di adattarsi e sfruttare le diverse caratteristiche meglio delle altre, e dunque con probabilità di sopravvivenza e di evoluzione maggiori; tali specie sono dette competitori superiori. In termini relativi, nel caso in cui in un ambiente siano presenti più di due specie, è possibile che esista una graduatoria di competizione, vale a dire che una singola specie può risultare prevalente rispetto ad un competitore inferiore e svantaggiata rispetto ad uno superiore. Inoltre, anche se una specie è competitore superiore in un ambiente può essere sostituita da una specie proveniente da un'altro ambiente, se la migrazione è consistente. Esistono poi specie che sono competitori inferiori in un ambiente, ma riescono a sopravvivere grazie alla loro capacità di colonizzare velocemente nuove zone.

Argomento di questa tesi è l'analisi degli equilibri che le popolazioni possono raggiungere nei diversi ambienti, in varie situazioni. Cominceremo l'analisi considerando due popolazioni, ciascuna competitore superiore nell'ambiente in cui vive; uno dei due ambienti è contenuto nell'altro, e la specie competitore superiore in quello maggiore può spostarsi nel più piccolo. In assenza di migrazione sono possibili due equilibri, la cui configurazione dipende dai parametri delle popolazioni. Tali equilibri vengono modificati dalla migrazione, che porta, se moderata, ad una coesistenza delle due specie, ma anche all'estinzione della specie che precedentemente abitava l'ambiente

più piccolo, nel caso in cui la migrazione sia più consistente. In tutti questi casi è possibile ricavare quale sarà la situazione effettiva basandosi sulle caratteristiche delle popolazioni.

Considereremo poi due ambienti identici in cui le specie convivano e siano in competizione. Quando si permettono migrazioni delle specie fra di essi gli equilibri precedentemente ricavati in caso di ambienti isolati risultano modificati, e le curve stesse che descrivono l'evoluzione delle popolazioni assumono andamenti differenti.

Se invece di essere competitivo il rapporto tra le due specie è di tipo risorsa-consumatore, cioè se una è preda dell'altra, è possibile basarsi sui modelli ricavati da Lotka e Volterra, per poi espanderli al caso in cui gli ambienti da considerare siano due, con caratteristiche diverse. Si ottengono così equilibri differenti, ma le densità oscillano in ogni caso attorno al valore di equilibrio.

Studieremo infine le dinamiche delle metapopolazioni, cioè delle popolazioni di specie anziché di singoli individui. L'ambiente in questione è frammentato ed assimilabile ad isole; è possibile che sia presente una fonte infinita di migrazione, oppure che i movimenti delle specie siano possibili solo tra le isole. Nel primo caso sono influenti la distanza dalla fonte, assimilabile alla terraferma, e l'area dell'isola; nel secondo caso l'evoluzione delle popolazioni dipende solo dalle interazioni tra le specie, che possono essere di tipo competitivo o di tipo predatorio, oppure entrambi.

Capitolo 1

Effetto di una migrazione costante su popolazioni in competizione

Consideriamo un ambiente H_1 , in cui la specie 1 è competitore superiore, contenuto in un ambiente H_2 , in cui è la specie 2 ad essere privilegiata. Assumiamo che ci sia un tasso di migrazione m da H_2 a H_1 della specie 2. La migrazione opposta è trascurabile per il rapporto tra le dimensioni degli ambienti.

Un esempio di tale situazione è costituito da due specie di lumache *Hydrobia* che vivono in estuari e lagune in Danimarca. La condizione ottima per le due specie è determinata da diversi livelli di salinità dell'acqua, dunque ognuna è competitore superiore nel proprio ambiente, pur avendo entrambe una notevole tolleranza nei confronti della salinità.

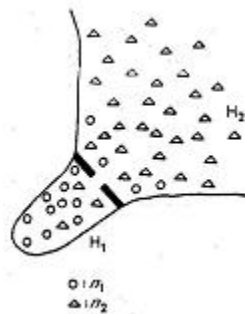


Figura 1.1: Movimenti di due specie in ambienti comunicanti

All'interno dell'ambiente H_1 , la dinamica dell'evoluzione delle due popolazioni può essere descritta dalle equazioni di Lotka-Volterra, opportunamente modificate

dall'inserimento del tasso di migrazione m .

$$\begin{cases} \dot{n}_1 = \varepsilon_1 n_1 \left(1 - \frac{n_1}{K_1}\right) - \beta_{12} n_1 n_2 \\ \dot{n}_2 = \varepsilon_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2}{K_2}\right) - \beta_{21} n_1 n_2 + m \end{cases}$$

1.1 Migrazione nulla

Studiamo inizialmente il caso in cui la migrazione sia nulla, cioè $m = 0$.

Gli equilibri si ottengono quando le due popolazioni si assestano su un valore costante, cioè per $\dot{n}_1 = 0$ e $\dot{n}_2 = 0$. Le equazioni corrispondenti sono le seguenti.

Per $\dot{n}_1 = 0$ e $n_1 \neq 0$

$$\varepsilon_1 n_1 \left(1 - \frac{n_1}{K_1}\right) - \beta_{12} n_1 n_2 = 0 \text{ cioè } n_2 = \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \left(1 - \frac{n_1}{K_1}\right)$$

Per $\dot{n}_2 = 0$ e $n_2 \neq 0$

$$\varepsilon_2 n_2 \left(1 - \frac{n_2}{K_2}\right) - \beta_{21} n_1 n_2 = 0 \text{ cioè } n_1 = \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}} \left(1 - \frac{n_2}{K_2}\right).$$

Le due equazioni trovate corrispondono a due rette non parallele, che possono intersecarsi o meno nel primo quadrante. L'equazione corrispondente a $\dot{n}_1 = 0$ si annulla nel punto $(K_1, 0)$, l'altra si annulla nel punto $(0, K_2)$. Poichè la specie 1 è competitore superiore in H_1 , si ha $K_1 > \frac{\varepsilon_2}{\beta_{21}}$, dunque gli unici due casi possibili sono i seguenti (Figura 1.2).

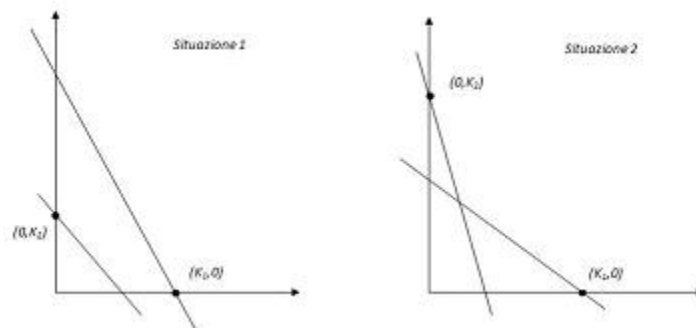


Figura 1.2: Equilibri in un modello competitivo di Lotka-Volterra in ambienti isolati.

Dai grafici si vede chiaramente che, nel caso considerato, la specie 1 esclude la specie 2 per tutte le condizioni iniziali (situazione 1) o solo per parte di esse (situazione 2).

1.2 Migrazione non nulla

Passiamo ora a considerare l'evoluzione delle popolazioni per $m \neq 0$.

Gli equilibri si ottengono sempre ponendo $\dot{n}_1 = 0$ e $\dot{n}_2 = 0$. Si ricavano così tre equazioni.

- (1) $n_1 = 0$
- (2) $\varepsilon_1 - n_1 \frac{\varepsilon_1}{K_1} - \beta_{12} n_2 = 0$, con $n_1 \neq 0$
- (3) $\frac{\varepsilon_2}{K_2} n_2^2 - \varepsilon_2 n_2 + \beta_{21} n_1 n_2 - m = 0$

Le prime due sono le condizioni per cui $\dot{n}_1 = 0$, l'ultima è equivalente a $\dot{n}_2 = 0$.

1.2.1 Sostituzione

Studiamo innanzitutto la situazione in cui siano verificate le equazioni (1) e (3).

L'equazione (3) diventa

$$\frac{\varepsilon_2}{K_2} n_2^2 - \varepsilon_2 n_2 - m = 0$$

a cui corrisponde il punto di equilibrio

$$\begin{cases} n_{1P} = 0 \\ n_{2P} = \frac{K_2}{2} + \sqrt{\frac{K_2^2}{4} + m \frac{K_2}{\varepsilon_2}} \end{cases}$$

La matrice jacobiana corrispondente alle equazioni descrittive del modello è

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial \dot{n}_1}{\partial n_1} & \frac{\partial \dot{n}_1}{\partial n_2} \\ \frac{\partial \dot{n}_2}{\partial n_1} & \frac{\partial \dot{n}_2}{\partial n_2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -2n_1 \frac{\varepsilon_1}{K_1} + \varepsilon_1 - \beta_{12} n_2 & -n_1 \beta_{12} \\ -n_2 \beta_{21} & -2n_2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} + \varepsilon_2 - \beta_{21} n_1 \end{bmatrix}$$

e calcolata nel punto di equilibrio risulta

$$J(n_{1P}, n_{2P}) = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 - \beta_{12} n_{2P} & 0 \\ n_{2P} \beta_{21} & -2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} n_{2P} + \varepsilon_2 \end{bmatrix}$$

Se il determinante di tale matrice è negativo, allora l'equilibrio (n_{1P}, n_{2P}) è instabile. Il termine in posizione (2,2) è sempre negativo, infatti

$$-2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} n_{2P} + \varepsilon_2 < -2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} \frac{K_2}{2} + \varepsilon_2 = 0.$$

Per quanto riguarda il termine in posizione (1,1) invece, esso può essere sia positivo sia negativo. E' positivo nel seguente caso

$$\varepsilon_1 - \beta_{12} n_{2P} > 0, \text{ se } n_{2P} < \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}, \text{ cioè } \sqrt{\frac{K_2^2}{4} + m \frac{K_2}{\varepsilon_2}} < \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} - \frac{K_2}{2}$$

Se tale condizione è verificata, l'equilibrio sarà instabile.

Si distinguono ancora due casi. Se $\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} - \frac{K_2}{2} < 0$, cioè $K_2 > 2\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}$, la condizione non può mai essere verificata. Allora il determinante è sempre positivo, e l'equilibrio è sempre stabile. Di conseguenza ci troveremo in una situazione analoga alla situazione 2 del paragrafo precedente, con largo margine di stabilità della specie 2 in H_1 . Se invece $\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} - \frac{K_2}{2} > 0$, allora m deve essere tale da soddisfare la seguente relazione

$$\begin{aligned} \sqrt{\frac{K_2^2}{4} + m\frac{K_2}{\varepsilon_2}} &< \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} - \frac{K_2}{2} \\ \frac{K_2^2}{4} + m\frac{K_2}{\varepsilon_2} &< \frac{\varepsilon_1^2}{\beta_{12}^2} + \frac{K_2^2}{4} - \frac{\varepsilon_1 K_2}{\beta_{12}} \\ m &< \left(\frac{\varepsilon_1^2}{\beta_{12}^2} - \frac{\varepsilon_1 K_2}{\beta_{12}} \right) \frac{\varepsilon_2}{K_2} = \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{K_2 \beta_{12}} \left(\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} - K_2 \right) \hat{=} M_1 \end{aligned}$$

Dunque, per $m < M_1$ il determinante sarà negativo, l'equilibrio $(0, n_{2P})$ sarà instabile e l'esistenza della specie 2 in H_1 sarà precaria.

Abbiamo dunque trovato che, se la capacità portante K_2 della specie 2 è largamente superiore al rapporto tra i fattori di crescita della specie 1, $\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}$, l'equilibrio $(0, n_{2P})$ sarà stabile per qualsiasi entità di migrazione da H_2 ad H_1 , e la specie 2 sostituirà la specie 1 nell'ambiente H_1 . Se invece il margine non è così ampio, l'equilibrio potrà essere stabile solo se la specie 2 sarà supportata da una migrazione sufficientemente elevata, cioè per $m > M_1$. Se il tasso di migrazione è inferiore a tale valore, $0 < m < M_1$, le probabilità di sopravvivenza della specie 2 aumentano al crescere di m , ma l'equilibrio rimane instabile e le densità delle due popolazioni tendono a scostarsi da esso. Nell'ambiente che abbiamo considerato, però, la specie 2 è competitore inferiore, dunque non è possibile che sia verificata la condizione $K_2 > 2\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}$. Allora l'unica condizione effettiva per cui l'equilibrio è stabile risulta $m > M_1$ e la specie 2 può sostituire la specie 1 solo se la migrazione è consistente.

1.2.2 Coesistenza

Consideriamo ora le equazioni (2) e (3), che corrispondono alla coesistenza delle due specie. Risulta

$$n_1 = K_1 - \frac{\beta_{12} K_1}{\varepsilon_1} n_2$$

e

$$\begin{aligned}
n_2^2 \frac{\varepsilon_2}{K_2} - \varepsilon_2 n_2 + \beta_{21} n_2 \left(K_1 - \frac{\beta_{21} K_1}{\varepsilon_1} n_2 \right) - m &= 0 \\
n_2^2 \left[\frac{\varepsilon_2}{K_2} - \frac{\beta_{12} \beta_{21} K_1}{\varepsilon_1} \right] + n_2 [\beta_{21} K_1 - \varepsilon_2] - m &= 0 \\
n_2^2 + n_2 \left[\frac{(\beta_{21} K_1 - \varepsilon_2) \varepsilon_1 K_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 - \beta_{12} \beta_{21} K_1 K_2} \right] - m \left[\frac{\varepsilon_1 K_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 - \beta_{12} \beta_{21} K_1 K_2} \right] &= 0
\end{aligned}$$

Definiamo i due coefficienti

$$\left[\frac{(\beta_{21} K_1 - \varepsilon_2) \varepsilon_1 K_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 - \beta_{12} \beta_{21} K_1 K_2} \right] = -2A \text{ e } \left[\frac{\varepsilon_1 K_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 - \beta_{12} \beta_{21} K_1 K_2} \right] = B$$

in modo da poter riscrivere l'equazione nella forma

$$n_2^2 - 2A n_2 - mB = 0$$

che ha soluzioni

$$n_2 = A \pm \sqrt{A^2 + mB}$$

Possiamo distinguere due casi.

1.2.2.1 Competizione debole

Sia $\beta_{12} \beta_{21} < \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{K_1 K_2}$, cioè $A < 0$ e $B > 0$.

L'equilibrio risultante è

$$\begin{cases}
n_{1Q} = K_1 - \frac{\beta_{12} K_1}{\varepsilon_1} [A + \sqrt{A^2 + mB}] \\
n_{2Q} = A + \sqrt{A^2 + mB}
\end{cases}$$

Consideriamo solo questo valore di n_2 perchè l'altro è negativo, dunque non accettabile.

Perchè n_{1Q} sia positivo, è necessario che sia

$$\begin{aligned}
K_1 - \frac{\beta_{12} K_1}{\varepsilon_1} A &> \frac{\beta_{12} K_1}{\varepsilon_1} \sqrt{A^2 + mB} \\
K_1^2 + \frac{\beta_{12}^2 K_1^2}{\varepsilon_1^2} A^2 - 2 \frac{\beta_{12} K_1^2}{\varepsilon_1} A &> \frac{\beta_{12}^2 K_1^2}{\varepsilon_1^2} A^2 + \frac{\beta_{12}^2 K_1^2}{\varepsilon_1^2} mB
\end{aligned}$$

$$1 - 2A \frac{\beta_{12}}{\varepsilon_1} > \frac{\beta_{12}^2}{\varepsilon_1^2} mB$$

$$\begin{aligned}
m < \frac{\varepsilon_1^2}{\beta_{12}^2 B} - 2A \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12} B} &= \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \left[\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} \cdot \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2 - \beta_{12} \beta_{21} K_1 K_2}{\varepsilon_1 K_2} + \frac{(\beta_{21} K_1 - \varepsilon_2) \varepsilon_1 K_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2 - \beta_{12} \beta_{21} K_1 K_2} \cdot \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2 - \beta_{12} \beta_{21} K_1 K_2}{\varepsilon_1 K_2} \right] = \\
&= \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{K_2 \beta_{12}} \left[\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}} - K_2 \right] = M_1
\end{aligned}$$

L'equilibrio (n_{1Q}, n_{2Q}) esiste solo per i valori per cui (n_{1P}, n_{2P}) è instabile, dunque per $m < M_1$, come abbiamo verificato. Infatti, per valori di m più elevati la specie 2 escluderebbe la specie 1 da H_1 e l'equilibrio (n_{1Q}, n_{2Q}) cesserebbe di esistere. Tale equilibrio è sempre stabile quando esiste, cioè per $m < M_1$ e nelle ipotesi $\beta_{12}\beta_{21} < \frac{\varepsilon_1\varepsilon_2}{K_1K_2}$.

1.2.2.2 Competizione forte

Sia ora $\beta_{12}\beta_{21} > \frac{\varepsilon_1\varepsilon_2}{K_1K_2}$, cioè $A > 0$ e $B < 0$. Gli equilibri sono due e sono descritti dalle equazioni

$$\begin{cases} n_1 = K_1 - \frac{\beta_{12}K_1}{\varepsilon_1} [A \pm \sqrt{A^2 + mB}] \\ n_2 = A \pm \sqrt{A^2 + mB} \end{cases}$$

Il punto (n_1, n_2) esiste se il discriminante è positivo, cioè se $A^2 + mB > 0$. Essendo $B < 0$ questo corrisponde alla condizione $A^2 > m|B|$.

$$\left[-\frac{1}{2} \frac{(\beta_{21}K_1 - \varepsilon_2)\varepsilon_1K_2}{\varepsilon_1\varepsilon_2 - \beta_{12}\beta_{21}K_1K_2} \right]^2 > m \frac{\varepsilon_1K_2}{\beta_{12}\beta_{21}K_1K_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2}$$

$$m < \frac{(\beta_{21}K_1 - \varepsilon_2)^2 \varepsilon_1 K_2}{4(\beta_{12}\beta_{21}K_1K_2 - \varepsilon_1\varepsilon_2)} \hat{=} M_2$$

Se $m < M_2$, allora esistono due equilibri

$$\begin{cases} n_{1I} = K_1 - \frac{\beta_{12}K_1}{\varepsilon_1} [A + \sqrt{A^2 + mB}] \\ n_{2I} = A + \sqrt{A^2 + mB} \end{cases}$$

e

$$\begin{cases} n_{1S} = K_1 - \frac{\beta_{12}K_1}{\varepsilon_1} [A - \sqrt{A^2 + mB}] \\ n_{2S} = A - \sqrt{A^2 + mB} \end{cases}$$

il primo dei quali è instabile, il secondo è stabile.

Come accennato nel paragrafo precedente, la condizione $K_2 > 2\frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}$, può essere verificata solo se gli ambienti vengono modificati e la specie 1 non è più competitore superiore. Assumiamo che sia verificata la condizione più debole $K_2 > \frac{\varepsilon_1}{\beta_{12}}$, cioè che la specie 2 sia competitore superiore. M_1 , valore limite per la stabilità dell'equilibrio $(0, n_{2P})$, risulta negativo e da quanto segue si ottiene un vincolo su β_{12} per l'esistenza degli equilibri (n_{1S}, n_{2S}) e (n_{1I}, n_{2I}) . Sommando termine a termine le seguenti disuguaglianze

$$\begin{aligned}\beta_{12}\beta_{21}K_1K_2 &> \varepsilon_1\varepsilon_2 \\ \varepsilon_2K_2\beta_{12} &> \varepsilon_1\varepsilon_2\end{aligned}$$

si ottiene

$$\beta_{12}(\beta_{21}K_1K_2 + \varepsilon_2K_2) > 2\varepsilon_1\varepsilon_2$$

cioè

$$\beta_{12} > \frac{2\varepsilon_1\varepsilon_2}{K_2(\beta_{21}K_1 + \varepsilon_2)} \hat{=} \beta_{12}^*$$

1.3 Conclusione

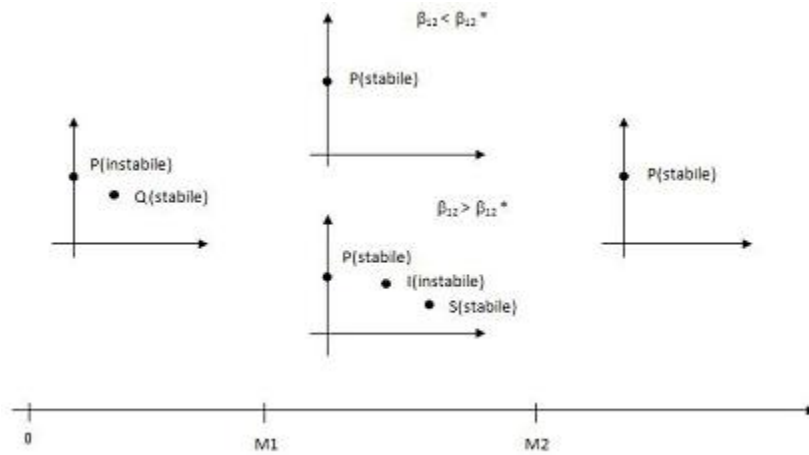


Figura 1.3: Composizione degli equilibri.

Riassumendo, al variare dell'entità m della migrazione, gli equilibri assumono le seguenti caratteristiche nell'ambiente H_1 oggetto di studio.

In assenza di migrazione ($m = 0$) esistono due equilibri $(K_1, 0)$ e $(0, K_2)$ la cui stabilità dipende dai parametri della popolazione 1.

All'aumentare del tasso di migrazione, $0 < m < M_1$, esiste un equilibrio $(0, n_{2P})$ instabile, e le densità tendono a portarsi su un altro equilibrio (n_{1Q}, n_{2Q}) stabile.

Per $M_1 < m < M_2$, esiste sempre l'equilibrio $(0, n_{2P})$ stabile, che prevede l'estinzione della specie 1 da H_1 , mentre gli equilibri (n_{1S}, n_{2S}) stabile e (n_{1I}, n_{2I}) instabile esistono per $\beta_{12}\beta_{21} > \frac{\varepsilon_1\varepsilon_2}{K_1K_2}$ se la specie 1 è competitore superiore, mentre nel caso

in cui l'ambiente sia modificato e la specie 2 risulti competitore superiore, β_{12} deve essere maggiore di un certo parametro β_{12}^* .

Per $m > M_2$ l'unico equilibrio esistente è $(0, n_{2P})$, stabile.

I seguenti grafici (Figura 1.4) mostrano gli equilibri in funzione di m nelle diverse situazioni, al variare dei coefficienti β_{12} e β_{21} .

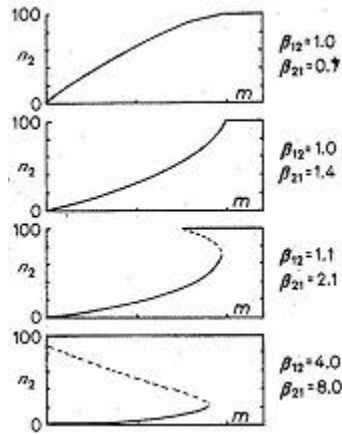


Figura 1.4: Composizione degli equilibri nell'ambiente H_1 in funzione di m , posto $K_1 = 2K_2$. Le linee tratteggiate indicano gli equilibri instabili.

Capitolo 2

Competizione in ambienti identici

2.1 Ambienti isolati

Consideriamo due ambienti A e B identici, in cui le specie 1 e 2 sono in competizione per la stessa risorsa. Il modello può essere descritto dalle equazioni di Lotka-Volterra, analoghe nei due ambienti.

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - \alpha_{12} N_1 N_2 \\ \dot{N}_2 = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - \alpha_{21} N_1 N_2 \end{cases}$$

Se consideriamo le densità normalizzate $n_1 = \frac{N_1}{K_1}$ e $n_2 = \frac{N_2}{K_2}$ e assumiamo che i coefficienti r_1 e r_2 siano unitari, le equazioni risultano modificate come segue.

$$\begin{cases} \dot{n}_1 = n_1 (1 - n_1) - \alpha n_1 n_2 \\ \dot{n}_2 = n_2 (1 - n_2) - \alpha n_1 n_2 \end{cases}$$

dove $\alpha_{12}K_2 = \alpha_{21}K_1 = \alpha$ è supposto uguale per le due specie.

I punti di equilibrio sono $(1, 0)$, $(0, 1)$, $(0, 0)$ e un altro punto tale che

$$\begin{cases} 1 - n_1 - \alpha n_2 = 0 \\ 1 - n_2 - \alpha n_1 = 0 \end{cases}$$
$$\begin{cases} n_1 = 1 - \alpha n_2 \\ n_2 = 1 - \alpha (1 - \alpha n_2) = 1 - \alpha + \alpha^2 n_2 \end{cases}$$
$$\begin{cases} n_1 = \frac{1}{1+\alpha} \\ n_2 = \frac{1}{1+\alpha} \end{cases}$$

Poichè α è sempre maggiore di 1, tra questi i punti stabili sono quelli in cui una sola specie sopravvive in ogni ambiente escludendo l'altra, cioè

$$(0, 1), (0, 1); (1, 0), (1, 0); (0, 1), (1, 0); (1, 0), (0, 1)$$

dove ogni coppia di parentesi descrive la situazione nei due ambienti. La dinamica di tali specie è descritta, per entrambi gli ambienti, nel grafico in Figura 2.1.

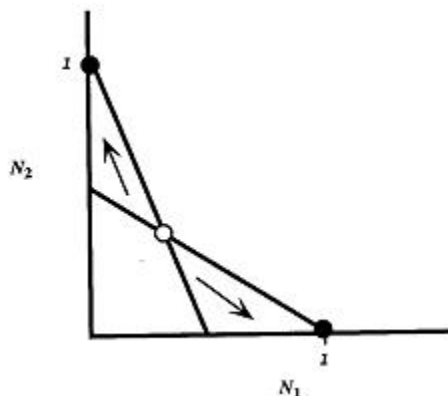


Figura 2.1: Composizione degli equilibri.

Il punto di equilibrio interno è instabile perchè le due specie non possono coesistere, all'equilibrio.

Quanto detto finora è valido se i due ambienti sono isolati e abitati da due specie la cui evoluzione è descritta da equazioni assolutamente analoghe.

Se i due ambienti sono in comunicazione, le equazioni risultano modificate.

2.2 Ambienti in comunicazione

Supponiamo che ci sia un piccolo tasso di migrazione m , e indichiamo con $N_{i,A}$ e $N_{i,B}$ la numerosità della popolazione i -esima nell'ambiente A e B rispettivamente. Allora le equazioni per quanto riguarda l'ambiente A sono le seguenti

$$\begin{cases} \dot{N}_{1,A} = r_1 N_{1,A} \left(1 - \frac{N_{1,A}}{K_{1,A}}\right) - \alpha_{12} N_{1,A} N_{2,A} + m N_{1,B} - m N_{1,A} \\ \dot{N}_{2,A} = r_2 N_{2,A} \left(1 - \frac{N_{2,A}}{K_{2,A}}\right) - \alpha_{21} N_{1,A} N_{2,A} + m N_{2,B} - m N_{2,A} \end{cases}$$

e analogamente per B. Assumiamo che le due zone abbiano raggiunto l'equilibrio prima di essere messe in comunicazione. Allora nell'ambiente A si parte da $(K_{1,A}, 0)$

e nell'ambiente B da $(0, K_{2,B})$. Quando le due zone vengono messe in comunicazione, ci sarà una migrazione che supponiamo proporzionale alla densità, dunque nell'ambiente A ci sarà inizialmente un flusso in entrata di $mK_{2,B}$ individui, e in uscita di $mK_{1,A}$. Allora il grafico di $\dot{N}_{1,A} = 0$ sarà spostato verso densità minori (Figura 2.2), perchè

$$\dot{N}_{1,A} = r_1 N_{1,A} \left(1 - \frac{N_{1,A}}{K_{1,A}}\right) - \alpha_{12} N_{1,A} N_{2,A} - m N_{1,A}$$

$$N_{2,A} = \frac{r_1}{\alpha_{12}} \left(1 - \frac{N_{1,A}}{K_{1,A}}\right) - \frac{m}{\alpha_{12}},$$

$$N_{1,A} = \frac{(r_1 - m)}{r_1} K_{1,A} - \frac{\alpha_{12} K_{1,A}}{r_1} N_{2,A}$$

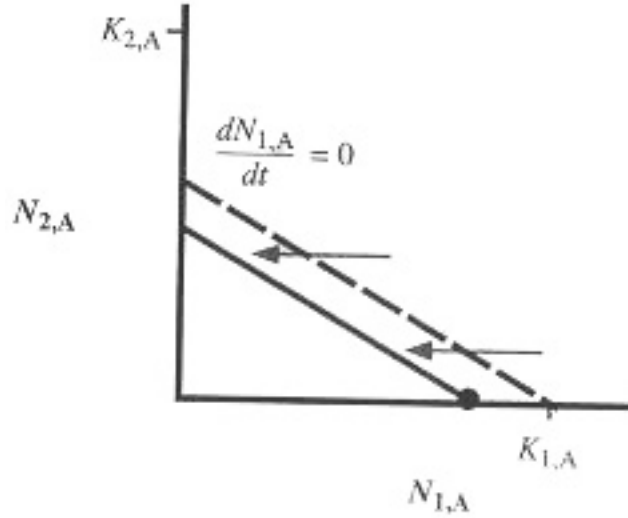


Figura 2.2: Modifiche all'andamento della densità della specie 1 nell'ambiente A in caso di migrazione nell'ambiente B.

Quello di $\dot{N}_{2,A} = 0$ risulterà invece modificato come in Figura 2.3, perchè

$$\dot{N}_{2,A} = r_2 N_{2,A} \left(1 - \frac{N_{2,A}}{K_{2,A}}\right) - \alpha_{21} N_{1,A} N_{2,A} + m N_{2,B}$$

$$N_{1,A} = \frac{r_2}{\alpha_{21}} \left(1 - \frac{N_{2,A}}{K_{2,A}}\right) + \frac{m}{\alpha_{12}} \frac{N_{2,B}}{N_{2,A}}.$$

$$r_2 N_{2,A}^2 - (r_2 K_{2,A} - \alpha_{21} K_{2,A} N_{1,A}) N_{2,A} - m N_{2,B} K_{2,A} = 0.$$

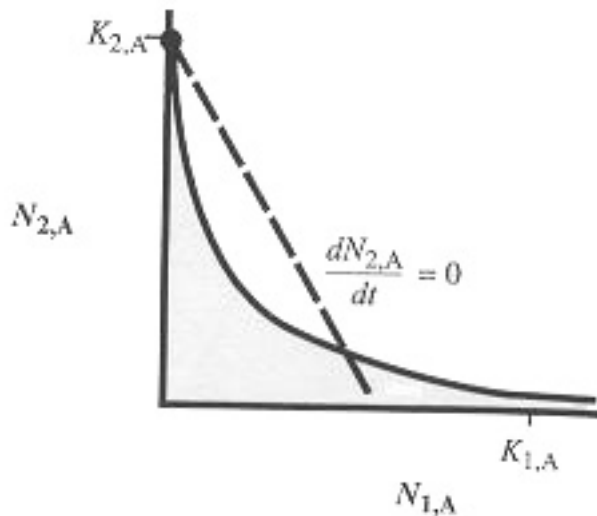


Figura 2.3: Modifiche all'andamento della densità della specie 2 nell'ambiente A in caso di migrazione dall'ambiente B.

Dunque, grazie alla migrazione della specie 2 dall'ambiente B, dove è numerosa, la densità di tale specie nell'ambiente A non sarà mai annullata, nonostante la forte competizione con la specie 1. Le due curve si intersecano in due punti di equilibrio, di cui uno solo è stabile (Figura 2.4). Il punto $(0, K_{2,A})$ sarebbe stabile, ma non può essere raggiunto con condizioni iniziali $(N_{1,A}, 0)$ perchè tale punto è al di fuori del dominio di attrazione dell'equilibrio.

Analogamente, nell'ambiente B la dinamica delle popolazioni è descritta dalla Figura 2.5. L'equilibrio $(K_{1,B}, 0)$ sarebbe stabile ma non può essere raggiunto perchè il punto iniziale $(0, N_{2,A})$ è all'esterno del suo dominio di attrazione. Allora l'intersezione delle due curve genera un solo equilibrio stabile, che indica la coesistenza delle due specie.

Quanto detto è vero solo per tassi di migrazione molto limitati.

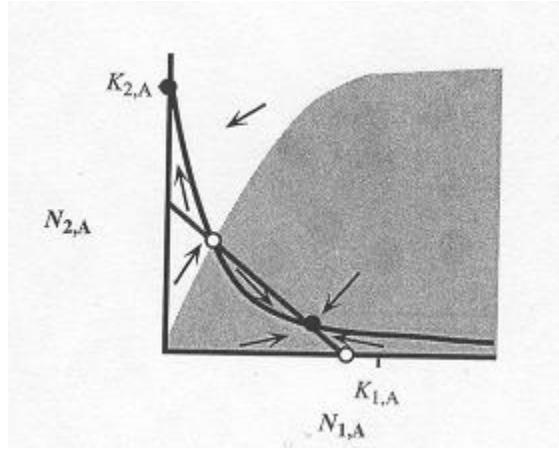


Figura 2.4: Equilibri e domini d'attrazione nell'ambiente A.

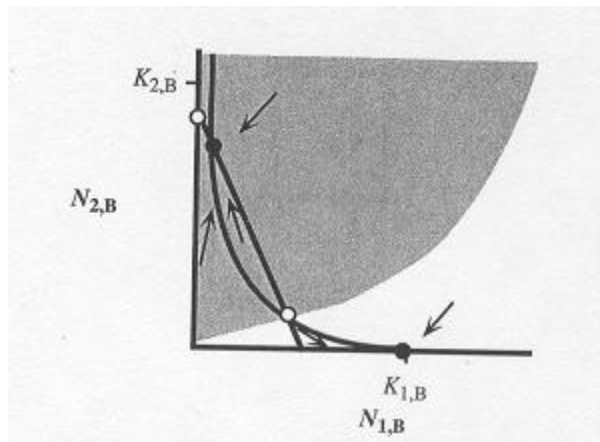


Figura 2.5: Equilibri e domini d'attrazione nell'ambiente B.

Supponiamo che la specie 2 abbia una capacità portante lievemente maggiore della specie 1. Allora la specie 2 è in leggero vantaggio competitivo. Se il tasso di migrazione è limitato, le due specie potranno coesistere in entrambi gli ambienti, tuttavia al crescere di m la specie 1 si estinguerà in entrambe le zone, come mostrato dalla seguente simulazione.

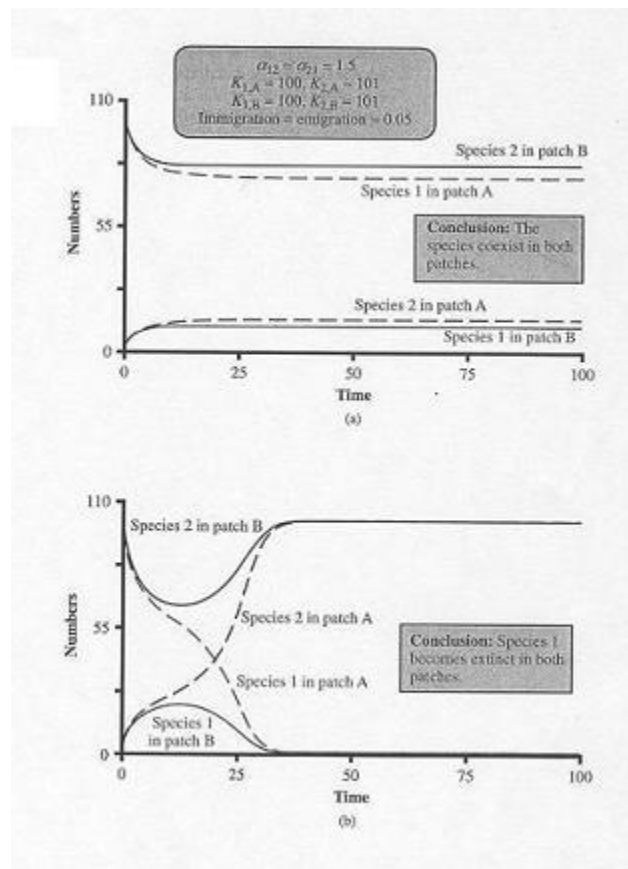


Figura 2.6: Simulazione del comportamento di due specie in competizione con capacità portanti differenti.

Capitolo 3

Modello preda-predatore in ambienti adiacenti

Consideriamo inizialmente un solo ambiente. L'evoluzione delle popolazioni è descritta dalle equazioni di Lotka-Volterra con crescita della popolazione delle prede in assenza di predatori di tipo esponenziale.

$$\begin{cases} \dot{n}_1 = \varepsilon_1 n_1 - p n_1 n_2 \\ \dot{n}_2 = -\varepsilon_2 n_2 + e p n_1 n_2 \end{cases}$$

Il punto di equilibrio si ha per $(n_{1P}, n_{2P}) = \left(\frac{\varepsilon_2}{ep}, \frac{\varepsilon_1}{p}\right)$. Se consideriamo la densità normalizzata $\left(\frac{n_1}{n_{1P}}, \frac{n_2}{n_{2P}}\right) = (x_1, x_2)$, otteniamo le seguenti equazioni

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \varepsilon_1 x_1 (1 - x_2) \\ \dot{x}_2 = -\varepsilon_2 x_2 (1 - x_1) \end{cases}$$

che individuano un equilibrio $(1, 1)$ e descrivono curve chiuse attorno ad esso, dipendenti dalle condizioni iniziali, con oscillazioni persistenti attorno all'equilibrio, e il valor medio della densità normalizzata coincide con l'equilibrio stesso (Figura 3.1).

Studiamo ora il caso in cui le popolazioni siano distribuite in due ambienti A e B, con tassi di migrazione descritti dai coefficienti $\mu_{1,A}$, $\mu_{1,B}$, $\mu_{2,A}$, $\mu_{2,B}$. Le equazioni risultano così modificate

$$\begin{cases} \dot{n}_{1,A} = n_{1,A} (\varepsilon_{1,A} - p_A n_{2,A}) - \mu_{1,A} n_{1,A} + \mu_{1,B} n_{1,B} \\ \dot{n}_{2,A} = n_{2,A} (-\varepsilon_{2,A} + e_A p_A n_{1,A}) - \mu_{2,A} n_{2,A} + \mu_{2,B} n_{2,B} \\ \dot{n}_{1,B} = n_{1,B} (\varepsilon_{1,B} - p_B n_{2,B}) - \mu_{1,B} n_{1,B} + \mu_{1,A} n_{1,A} \\ \dot{n}_{2,B} = n_{2,B} (-\varepsilon_{2,B} + e_B p_B n_{1,B}) - \mu_{2,B} n_{2,B} + \mu_{2,A} n_{2,A} \end{cases}$$

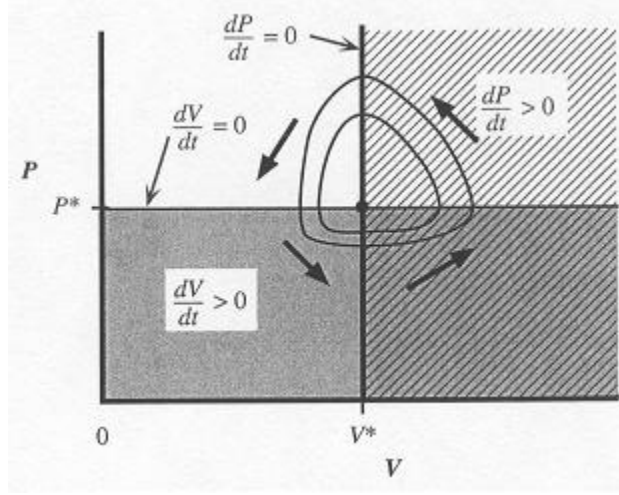


Figura 3.1: Oscillazioni della densità delle popolazioni in un solo ambiente attorno all'equilibrio.

Per valutare gli equilibri, studiamo solamente la prima equazione. Per le altre varranno analoghe considerazioni. Per $\dot{n}_{1,A} = 0$ si ha

$$n_{1,A}^* (\varepsilon_{1,A} - p_A n_{2,A}^*) - \mu_{1,A} n_{1,A}^* + \mu_{1,B} n_{1,B}^* = 0$$

$$\varepsilon_{1,A} - p_A n_{2,A}^* - \mu_{1,A} + \mu_{1,B} \frac{n_{1,B}^*}{n_{1,A}^*} = 0$$

Se i movimenti tra le zone sono identici e le celle stesse sono identiche, allora $\mu_{1,A} = \mu_{1,B}$, e $n_{1,A}^* = n_{1,B}^*$. L'equazione si riduce a

$$\varepsilon_{1,A} - p_A n_{2,A}^* = 0$$

e si ottiene lo stesso risultato che si avrebbe in assenza di movimenti.

Determiniamo ora la stabilità dell'equilibrio. Supponiamo che nell'ambiente B le condizioni siano più favorevoli per entrambe le specie rispetto all'ambiente A, dunque che il tasso di nascita delle prede $\varepsilon_{1,B}$ sia maggiore e il tasso di morte dei predatori $\varepsilon_{2,B}$ sia minore. Se non ci sono movimenti, l'equilibrio si sposta verso densità di prede minori e di predatori maggiori in B rispetto ad A.

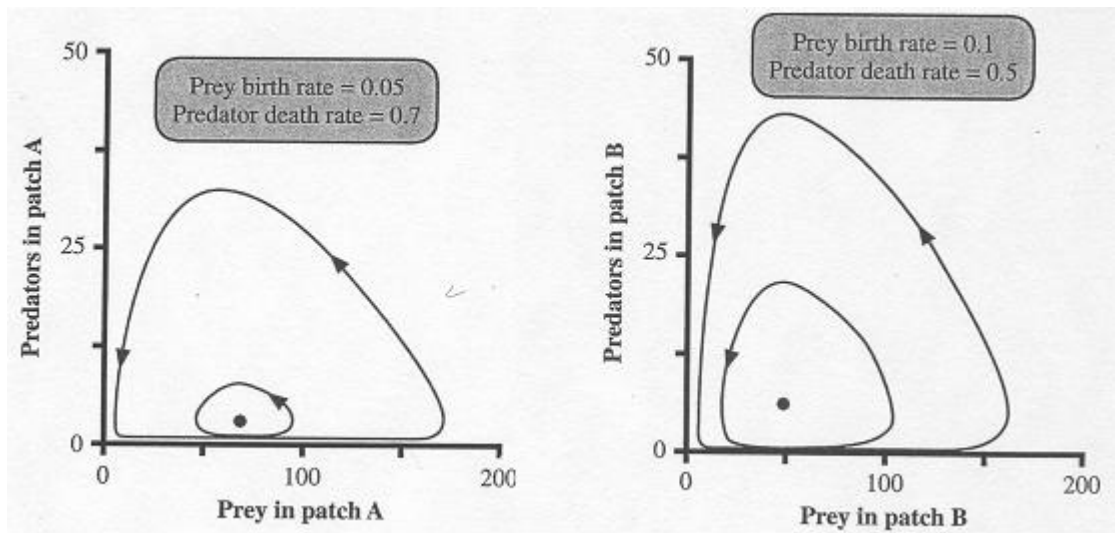


Figura 3.2: Modifiche all'equilibrio in caso di condizioni più favorevoli ad entrambe le specie.

Quanto detto vale solo se i movimenti sono limitati, perchè altrimenti i due ambienti risulterebbero come un solo ambiente descritto dalle equazioni iniziali.

Capitolo 4

Metapopolazioni

La teoria della biogeografia delle isole studia la dinamica delle popolazioni in un ambiente frammentato, che può essere assimilato ad isole che non sono direttamente in contatto tra loro. In tale ambiente, una specie fuggitiva, cioè in grado di colonizzare velocemente un ambiente ma nel quale si estingue rapidamente in presenza di competizione, può stabilire una coesistenza con altre specie, anche se non ne sarebbe in grado in un ambiente omogeneo.

La variabile di stato in tali modelli è data dalla frazione di ambienti occupati da una specie, indipendentemente dalla densità. Questo corrisponde nella pratica al caso in cui la capacità portante è raggiunta velocemente da tutte le specie in ogni ambiente.

Detta J la frazione di isole occupate da una determinata specie, tale frazione cambia in seguito alla colonizzazione o all'estinzione della specie nelle diverse isole. La quantità di isole in cui si verifica l'estinzione è proporzionale al numero di isole occupate dalla specie secondo un coefficiente di estinzione e , dunque le perdite dovute all'estinzione sono date da eJ .

Per quanto riguarda la colonizzazione, ci sono due possibili modelli.

4.1 Sistemi terraferma-isole

In questi modelli esiste un'area più vasta in cui vivono le diverse specie, che ha il ruolo di fonte infinita di specie per le isole. Di conseguenza, l'evoluzione delle specie sulla terraferma può essere ignorata.

Assumiamo che la colonizzazione sia possibile solo in isole vuote, il cui numero è $1 - J$. Allora, se il tasso di colonizzazione c è costante, le isole che vengono occupate dalla specie in questione nell'unità di tempo sono pari a $(1 - J)c$. La variazione di isole occupate risulta allora

$$\dot{J} = (1 - J)c - eJ$$

All'equilibrio, le perdite dovute all'estinzione e i guadagni dovuti alla colonizzazione si equivalgono

$$(1 - J^*)c = eJ^*$$

dunque l'equilibrio J^* risulta

$$J^* = \frac{c}{c+e} = \frac{1}{1+\frac{e}{c}}.$$

Tale equilibrio si avvicina al massimo, cioè a 1, all'aumentare del tasso di colonizzazione e al minimo, cioè a 0, quando il tasso di estinzione diventa elevato.

4.1.1 Fattori distanza e area

Inseriamo ora la dipendenza dalla distanza d dell'isola dalla terraferma e dall'area A dell'isola.

Sperimentalmente si ricava che il tasso di colonizzazione cala esponenzialmente con la distanza, secondo la relazione

$$c(d) = \omega e^{-\frac{d}{d_0}}$$

dove i parametri ω e d_0 sono caratteristici della specie.

Inoltre, se l'isola è più grande supporterà popolazioni più numerose, che avranno una persistenza maggiore. In altri termini, il tasso di estinzione è inversamente proporzionale all'area dell'isola

$$e(A) = \frac{\varepsilon}{A}$$

dove la costante ε dipende ancora una volta dalla specie.

Sostituendo $c(d)$ e $e(A)$ nell'espressione dell'equilibrio, risulta

$$J^* = \frac{1}{1 + \frac{\varepsilon}{A\omega e^{-d/d_0}}}.$$

I seguenti grafici mostrano le variazioni nella numerosità della popolazione al variare dei coefficienti ω ed ε , cioè del tasso di colonizzazione e di estinzione.

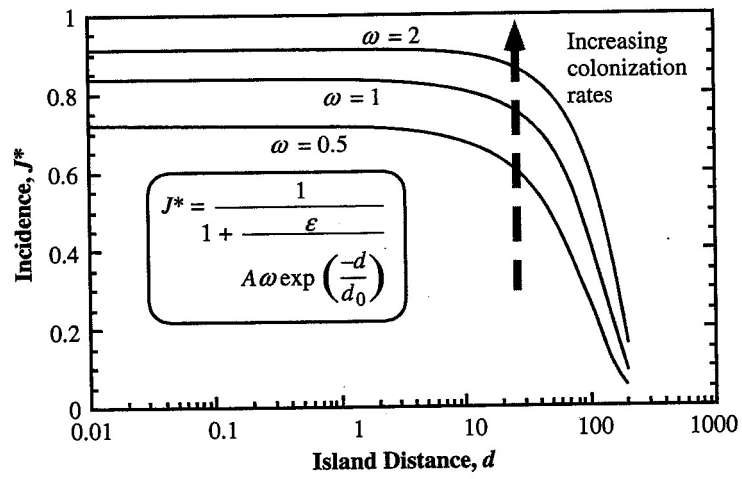


Figura 4.1: Variazioni dei valori di equilibrio al variare della distanza dalla terraferma.

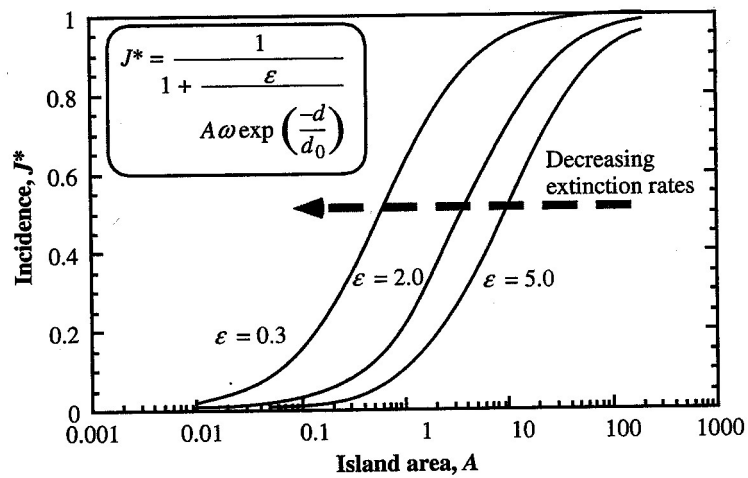


Figura 4.2: Variazioni dei valori di equilibrio al variare dell'area.

4.1.2 Competizione

Nel caso in cui in un'isola possano essere presenti specie diverse la situazione cambia.

Assumiamo inizialmente che tutte le specie abbiano tassi di colonizzazione ed estinzione uguali. Siano T le specie totali e S le specie già presenti sull'isola. Allora il tasso totale di colonizzazione è

$$C(S) = c(d)(T - S)$$

e il tasso totale di estinzione è

$$E'(S) = e(A)S.$$

Di conseguenza, quando le specie che colonizzano l'isola aumentano, cioè al crescere di S , il tasso di colonizzazione diminuisce mentre il tasso di estinzione aumenta. Inseriamo allora la dipendenza dal numero di specie nella definizione del tasso di estinzione

$$e(A, S) = \frac{\varepsilon S^x}{A}$$

dove ancora una volta x è un parametro da ricavare dall'analisi dei dati. Risulta (Figura 4.3)

$$E'(S) = \frac{\varepsilon S^{x+1}}{A}.$$

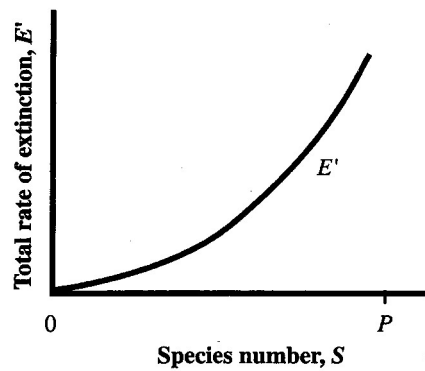


Figura 4.3: Andamento del tasso di estinzione in funzione del numero di specie presenti.

Analogamente da $c(d) = \omega e^{-\frac{d}{d_0}}$ segue, per il tasso di colonizzazione,

$$C(d, S) = \omega e^{-\frac{d}{d_0}} (T - S)$$

e il tasso totale assume un andamento esponenzialmente decrescente (Figura 4.4).

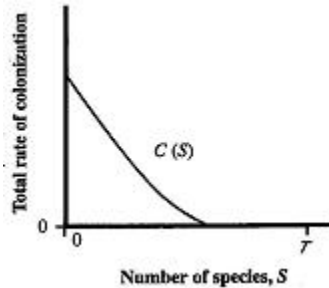


Figura 4.4: Andamento del tasso di colonizzazione in funzione del numero di specie.

L'intersezione delle due curve individua un punto di equilibrio S^* attorno a cui si assesta il numero di specie (Figura 4.5).

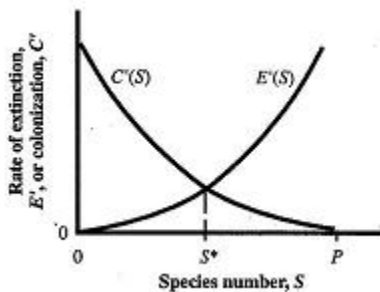


Figura 4.5: Valore dell'equilibrio per tassi di colonizzazione ed estinzione dipendenti dal numero di specie.

4.2 Sistemi isole-isole

Questi modelli prevedono l'esistenza di un largo numero di isole e di movimenti delle specie tra di esse.

L'aumento della popolazione, intesa come numero di isole occupate dalla specie, dipende dal tasso di colonizzazione c costante, dal numero di isole vuote, $1 - J$, e dal numero di isole occupate, J . Allora, la variazione di isole occupate risulta

$$\dot{J} = c(1 - J)J - eJ$$

e l'equilibrio è determinato come segue

$$c(1 - J^*) J^* = eJ^*$$

$$J^* = 1 - \frac{e}{c} = \frac{c-e}{c}.$$

Tale equilibrio esiste solo se $c > e$ e risulta in tal caso stabile.

4.2.1 Competizione

Consideriamo ora cosa succede se invece di una sola specie in un'isola ne esistono varie.

Assumiamo che ci siano due competitori, uno superiore ed uno inferiore. In un singolo ambiente, il competitore superiore escluderebbe l'altra specie. In un ambiente frammentato, invece, è possibile la convivenza tra le due specie, se il competitore inferiore ha un tasso di colonizzazione elevato. In questo caso, infatti, arriverà prima in isole vuote e le colonizzerà rapidamente. Specie con tali caratteristiche sono dette fuggitive.

La dinamica del competitore superiore è descritta dalle equazioni studiate nei paragrafi precedenti

$$\dot{P}_1 = c_1(1 - P_1)P_1 - e_1P_1.$$

Per quanto riguarda la specie fuggitiva, invece, la colonizzazione è possibile solo in isole vuote, che sono in numero $1 - P_1 - P_2$, e al tasso di estinzione si aggiunge il caso in cui la specie competitorice colonizza un'isola in cui la specie fuggitiva sia già presente, $c_1P_1P_2$. Allora

$$\dot{P}_2 = c_2(1 - P_1 - P_2)P_2 - e_2P_2 - c_1P_1P_2.$$

L'equilibrio per P_1 è

$$P_1^* = \frac{c_1 - e_1}{c_1}$$

e per P_2

$$c_2(1 - P_1^* - P_2^*) - e_2 - c_1P_1^* = 0$$

$$P_2^* = \left(1 - \frac{e_2}{c_2}\right) - P_1^* \left(1 + \frac{c_1}{c_2}\right) = \frac{e_1 - e_2 - c_1}{c_2} + \frac{e_1}{c_1}.$$

Poichè tali punti devono essere positivi, le condizioni di esistenza sono

$$c_1 > e_1$$

$$c_2 > \frac{c_1(c_1+e_2-e_1)}{e_1}$$

rispettivamente. Allora è necessario che sia $e_1 \neq 0$. Inoltre, se i tassi di estinzione sono uguali per le due specie, cioè se le popolazioni si evolvono in modo uguale in assenza dell'altra specie, tale vincolo risulta semplificato

$$\frac{c_2}{c_1} > \frac{c_1}{e_1}.$$

Se inizialmente la specie 1 ha almeno un individuo, $P_1^* > 0$, allora c_1 deve essere maggiore di e_1 , dunque risulta $\frac{c_2}{c_1} > 1$, cioè $c_2 > c_1$. Come prevedibile dal fatto che la specie 2 è fuggitiva, la condizione per la coesistenza delle due specie è che la capacità di colonizzazione di tale specie sia maggiore della capacità di colonizzazione del suo competitore superiore.

4.2.2 Predazione

Consideriamo ora due specie, una delle quali sia preda dell'altra, e che chiameremo specie 1 e 3 rispettivamente.

Non è possibile l'esistenza della specie 3 in assenza della specie 1, perchè non avrebbe nutrimento, dunque le isole possono essere vuote, abitate solo dalla specie 1 oppure abitate da entrambe le specie. Se la specie 1 si estingue in un'isola in cui è presente anche la specie 3, presto si estinguerà anche quest'ultima, dunque consideriamo solo il tasso di estinzione congiunto e_{13} . Le equazioni descrittive del modello sono le seguenti.

$$\begin{cases} \dot{P}_1 = c_1(1 - P_1 - P_{13})P_1 - c_3P_1P_{13} - e_1P_1 \\ \dot{P}_{13} = c_3P_{13}P_1 - e_{13}P_{13} \end{cases}$$

All'equilibrio si ha l'estinzione di entrambe le specie, la sopravvivenza della sola specie 1 o la coesistenza delle due specie.

Il primo caso corrisponde all'equilibrio $(0, 0)$.

Il secondo caso è possibile se il tasso di colonizzazione della specie 1 è maggiore del suo tasso di estinzione, cioè se la specie è fuggitiva. Infatti, da $\dot{P}_1 = 0$ e con equilibrio $(P_1^*, 0)$ si ha

$$0 = c_1(1 - P_1^*) - e_1$$

$$P_1^* = 1 - \frac{e_1}{c_1} = \frac{c_1 - e_1}{c_1}$$

che è positivo, e dunque esiste, solo se $c_1 > e_1$.

Il terzo equilibrio si ha per $(\bar{P}_1, \bar{P}_{13})$ e si ricava come segue. Dall'equazione $\dot{P}_{13} = 0$ si ha

$$\bar{P}_1 = \frac{e_{13}}{c_3}.$$

Sostituendo tale valore nell'equazione $\dot{P}_1 = 0$ si ottiene

$$0 = c_1 \left(1 - \frac{e_{13}}{c_3} - \bar{P}_{13} \right) - c_3 \bar{P}_{13} - e_1$$

$$\bar{P}_{13} = \frac{c_1 - \frac{e_{13}c_1}{c_3} - e_1}{c_1 + c_3}$$

Tale equilibrio esiste se $\bar{P}_{13} > 0$, cioè se

$$c_1 \left(1 - \frac{e_{13}}{c_3} \right) > e_1$$

$$1 - \frac{e_{13}}{c_3} > \frac{e_1}{c_1}$$

$$\frac{e_1}{c_1} + \frac{e_{13}}{c_3} < 1$$

dunque se la somma dei rapporti tra i tassi di estinzione e quelli di colonizzazione delle due specie è inferiore a 1.

La matrice jacobiana del modello è la seguente

$$J = \begin{bmatrix} c_1(1 - 2P_1 - P_{13}) - c_3P_{13} - e_1 & -(c_1 + c_3)P_1 \\ c_3P_{13} & c_3P_1 - e_{13} \end{bmatrix}$$

quindi

$$J(\bar{P}_1, \bar{P}_{13}) = \begin{bmatrix} * & -(c_1 + c_3)\bar{P}_1 \\ c_3\bar{P}_{13} & 0 \end{bmatrix}.$$

Il valore in posizione (1,1) è irrilevante, perchè è d'interesse solo il determinante della matrice, e nel calcolo tale valore risulta moltiplicato per 0.

Il determinante è positivo se gli autovalori sono concordi

$$\det J = \lambda_1 \cdot \lambda_2 = c_3\bar{P}_{13}(c_1 + c_3)\bar{P}_1 > 0$$

Tale condizione è sempre verificata perchè i coefficienti c_1 e c_3 e i valori dell'equilibrio \bar{P}_{13} e \bar{P}_1 sono tutti numeri positivi. Allora l'equilibrio è stabile quando esiste.

4.2.3 Competizione e predazione

Consideriamo infine il caso in cui nell'ambiente siano presenti tre specie, di cui due siano in competizione tra loro e la terza sia predatrice di entrambe. Come nei paragrafi precedenti, il competitore superiore sarà la specie 1, il predatore la specie 3.

Le isole possono essere vuote, abitate da una delle due specie in competizione oppure da una di esse e dal predatore. I tassi di estinzione sono indicati dai coefficienti e , i tassi di colonizzazione dai coefficienti c , e la probabilità di colonizzazione della specie 3 è data da $c_3(P_{13} + P_{23})$ in entrambi i casi. Ponendo il numero di isole vuote pari a $P_0 = 1 - P_1 - P_2 - P_{13} - P_{23}$, si ottengono le seguenti equazioni

$$\begin{cases} \dot{P}_1 = c_1 P_1 P_0 - c_3 (P_{13} + P_{23}) P_1 + c_1 P_1 P_2 - e_1 P_1 \\ \dot{P}_2 = c_2 P_2 P_0 - c_3 (P_{13} + P_{23}) P_2 - c_1 P_1 P_2 - e_2 P_2 \\ \dot{P}_{13} = c_3 (P_{13} + P_{23}) P_1 + c_1 P_1 P_{23} - e_{13} P_{13} \\ \dot{P}_{23} = c_3 (P_{13} + P_{23}) P_2 - c_1 P_1 P_{23} - e_{23} P_{23} \end{cases}$$

Dai risultati dei paragrafi precedenti, risulta evidente che la presenza del predatore ha l'effetto di liberare le isole precedentemente occupate dalla specie 1, rendendo possibile la colonizzazione da parte della specie 2. Infatti, i tassi di estinzione delle specie nelle isole in cui sono presenti i predatori sono maggiori dei tassi di estinzione nelle isole prive di competizione e predazione.

Le dinamiche delle popolazioni sono analoghe a quelle descritte separatamente nei due paragrafi precedenti.

Bibliografia

- [1] Theories of Populations in Biological Communities. F.B. Christiansen, T.M. Fenchel. Ed. Springer-Verlog. Anno 1977.
- [2] An Illustrated Guide of Theoretical Ecology. Ted J. Case. Oxford University Press. Anno 2000.