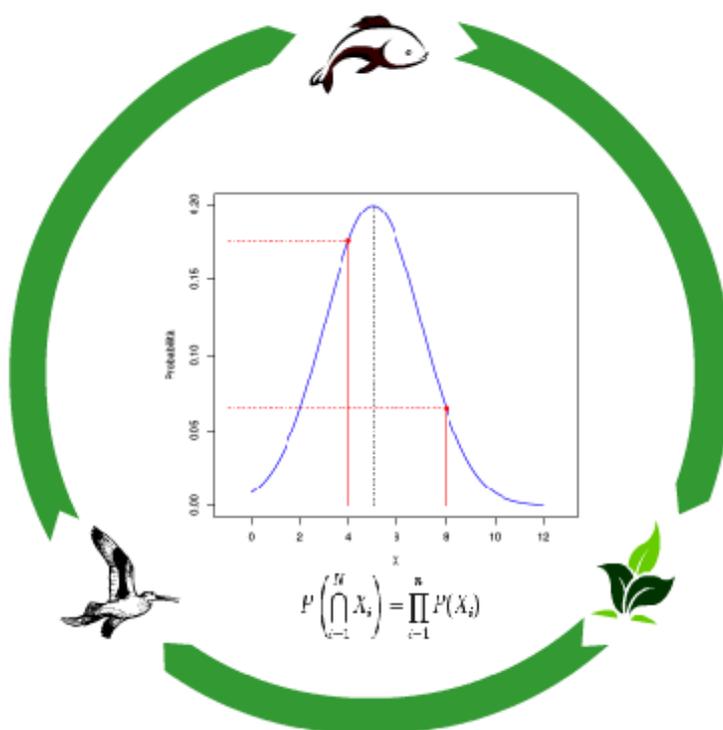


Appunti di Modellistica Ambientale



Stefano Leonardi ©

Dipartimento di Scienze Chimiche, della Vita
e della Sostenibilità Ambientale

Università di Parma

Parma, 23 novembre 2017

Indice

1	I modelli in Ecologia	3
1.1	Perchè usare i modelli in ecologia?	3
2	Dinamica di Popolazioni	6
2.1	Modelli indipendenti dalla densità	6
2.1.1	Crescita continua e crescita discreta	18
2.1.2	Assunzioni dei modelli indipendenti dalla densità	27
2.1.3	Esempio di simulazione stocastica	30
2.2	Modelli dipendenti dalla densità	45
2.2.1	Crescita discreta dipendente dalla densità	48
2.2.2	Crescita continua dipendente dalla densità	65
2.2.3	Sfruttamento delle popolazioni	77
2.3	Modelli con struttura per età o dimensioni	86
2.3.1	I cicli vitali	86
2.3.2	Struttura per età della popolazione	88
2.3.3	Life tables	92
2.3.4	Dinamica dei Modelli strutturati per età o dimensioni	96
2.3.5	Il Prodotto di Matrici	98
2.3.6	Modelli strutturati per dimensioni	101
2.3.7	Matrici con i dati di <i>life table</i>	120
2.3.8	Alcune quantità importanti	126
2.3.9	Modelli di meta-popolazioni	131
2.3.10	Simulazione stocastica del masting	133
2.3.11	Dipendenza dalla densità	134
2.4	Modelli per età continui	136
2.4.1	Alcune definizioni utili	138
2.5	Modelli per la competizione	156
2.5.1	Il modello di Lotka-Volterra	156
2.6	Modelli Preda-Predatore	171
2.6.1	Il modello Preda-Predatore di Lotka-Volterra	172

Capitolo 1

I modelli in Ecologia

1.1 Perchè usare i modelli in ecologia?

I modelli sono uno strumento molto utile in tutte le scienze ma particolarmente in ecologia. Possiamo definire un modello come un'ipotesi che descrive un sistema, espressa in linguaggio simbolico come il linguaggio matematico.

La descrizione del sistema è sempre, per forza di cose, semplificata rispetto alla realtà, soprattutto per i sistemi ecologici. Le **assunzioni** dei modelli sono più o meno pesanti (es: si assume che la variabile x non abbia nessuna influenza sulla variabile y) e più o meno verificate, ma ovviamente i modelli con più assunzioni risultano generalmente più semplici rispetto a quelli che hanno meno assunzioni o che hanno assunzioni meno pesanti. Ricordiamo la famosa frase di George E. P. Box: “*All models are wrong, but some are useful*”.

Cerchiamo di capire i **vantaggi** e **svantaggi** che derivano dall'uso dei modelli. Assumiamo che i modelli di cui parleremo abbiano una qualche base scientifica vera o verosimile. Gli svantaggi di un modello palesemente falso sono assunti come ovvi.

- Previsioni **qualitative** *vs.* **quantitative**: le ipotesi quantitative sono meno vaghe, più definite, più facilmente invalidabili rispetto alle previsioni qualitative e meno “soggettive”.
- I modelli descrivono ma **semplificano la realtà**. Il vantaggio è che sono tralasciati i fattori non influenti o non importanti per spiegare il fenomeno che vogliamo descrivere. Lo svantaggio sta ovviamente nella semplificazione che può essere eccessiva.
- I modelli aiutano e inducono a capire come funziona la natura. Hanno **potere euristico**. (Es: la relatività, la relazione specie-area).

- I modelli aiutano a **“prevedere il futuro”**. Le scienze applicate sono basate su modelli.
- **Organizzano e riassumono** grandi quantità di dati, di idee e di ricerca scientifica.
- **Evidenziano aree di “ignoranza”** ovvero settori del sapere di cui non si hanno sufficienti conoscenze.
- Alcuni modelli (specialmente quelli matematici) sono spesso difficili da comprendere a coloro che hanno il compito di verificarli. Difficoltà di comunicazione fra i “modellisti” e gli “sperimentalisti”.
- Alcuni modelli non sono verificabili su una **scala spaziale o temporale** adatta ad esperimenti di laboratorio. Problemi di verifica dei modelli “globali” o dei modelli evolutivi. (Es: le scienze geologiche, astronomia, dinamica forestale, molti settori della biologia evolutiva).

Alcune forme che possono assumere i modelli:

Modelli concettuali o verbali descritti con un linguaggio naturale.

Modelli diagrammatici che descrivono graficamente il sistema. Per esempio poligoni e frecce descrivono oggetti e relazioni. (Es. diagrammi di flusso dell'energia, cicli metabolici)

Modelli fisici reali o fittizi del sistema di studio. (Es: galleria del vento, acquario, serra per alberi)

Modelli formali usano il linguaggio matematico.

Elenchiamo alcuni tipi di modelli formali usati in ecologia:

Meccanicistici descrivono esplicitamente i processi in dettaglio	Fenomenologici descrivono solo alcuni parametri o proprietà emergenti (es: modelli a scatola nera)
Dinamici descrivono andamenti nel tempo (futuro)	Statici descrivono relazioni fra variabili statiche
Continui rappresentano il tempo in numeri frazionari	Discreti rappresentano il tempo in numeri interi
Spazialmente omogenei : lo spazio non è considerato o viene considerato costante (es: molti modelli di dinamica popolazionistica come: $N_t = N_{t-1}e^{rt}$)	Spazialmente espliciti : lo spazio è eterogeneo e ogni oggetto del modello ha una posizione nello spazio (es: X e Y). I risultati dipendono dalle coordinate spaziali degli oggetti e di solito sono influenzati dai "vicini"
Stocastici : alcuni parametri hanno elementi casuali. Il risultato di questi modelli cambia da una volta all'altra, quindi si usano parametri descrittivi come la media e la varianza dei risultati (es: le simulazioni al computer).	Deterministici : i parametri sono costanti.

Capitolo 2

Dinamica di Popolazioni

2.1 Modelli indipendenti dalla densità

In questo capitolo cercheremo di rispondere a domande come:

- Come faccio a stabilire se una popolazione animale o vegetale è in crescita, stabile o in declino?
- La popolazione ha bisogno di interventi di conservazione o non sono necessari?
- Posso prevedere la dimensione della popolazione fra 3 anni?
- Quanto tempo passerà prima che la popolazione si estingua?
- Su quali fasi del ciclo vitale è meglio intervenire per favorire o limitare la crescita di una popolazione?
- Cosa succede se prelevo il 50% degli adulti?
- Cosa succederebbe se la fertilità aumentasse del 10%?
- Cosa succederebbe se aumentasse la sopravvivenza degli adulti del 20%?

Sono domande tipiche dell'ecologia applicata ma più precisamente fanno parte del dominio della **ecologia di popolazioni** che studia la crescita, la composizione e la dispersione spaziale delle popolazioni.

Quindi l'*oggetto* dello studio è *la popolazione*, mentre gli *strumenti* per lo studio della dinamica di popolazioni sono ovviamente i *modelli*.

Le popolazioni sono quindi *oggetti dinamici* che cambiano nel tempo e gli ecologi sono interessati soprattutto a descrivere il numero degli individui delle popolazioni e questo numero cambia nel tempo

Il numero degli individui N di una popolazione viene quindi spesso modellizzato in funzione del tempo, cioè

$$N = f(t)$$

Le popolazioni crescono in base alle loro capacità riproduttive che sono, in parte, funzione dei loro stessi geni e, in parte, determinate dall'ambiente che, per esempio, può o meno fornire le risorse necessarie alla crescita. Spesso la componente genetica e ambientale interagiscono.

Domanda *Voi da cosa partireste per modellizzare la dinamica di una popolazione vegetale?*

Un modello semplice che è sempre vero e serve per introdurre l'argomento è il seguente:

$$N(t + 1) = N(t) + B(t) - D(t) + I(t) - E(t) \quad (2.1)$$

Immaginiamo di censire gli individui ogni anno, quindi $N(t)$ è il numero di individui della popolazione al tempo t del primo censimento, $N(t + 1)$ è il numero di individui al tempo $t + 1$ del secondo censimento, B è il numero di nuovi nati fra i due censimenti, D è la mortalità, I ed E sono rispettivamente le immigrazioni dall'esterno e le emigrazioni all'esterno della popolazione.

Semplificando potremmo dire che questo è un po' il modello "base" di tutti i modelli di dinamica di popolazioni. Tipicamente i modelli sono spiegati partendo dal fatto che prevedono l' N dell'anno successivo dall' N dell'anno precedente.

Quando si modella un processo, per rendere, almeno all'inizio, il procedimento più semplice si fanno delle *assunzioni*. In questa prima parte del corso faremo delle assunzioni anche piuttosto pesanti. Alcune di queste verranno poi "rilassate" nei modelli successivi, ma questo determinerà inevitabilmente i modelli più complicati.

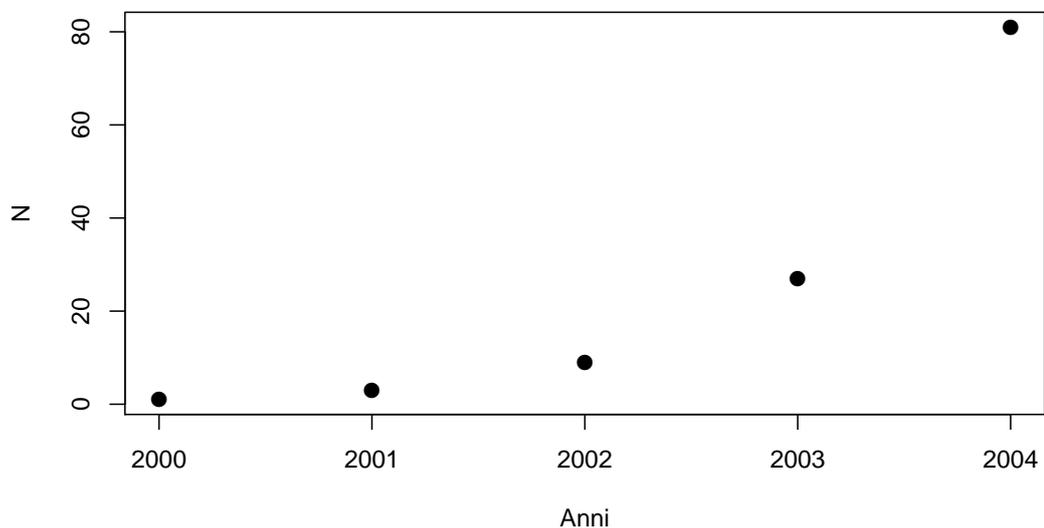
Come prima assunzione decidiamo che la popolazione oggetto del nostro esempio sia *isolata*, cioè che l'effetto delle emigrazioni o immigrazioni sia trascurabile (o che il loro effetto contrario si equivalga).

Il libro "*A primer of Ecology with R*" inizia subito con un esempio di uno stagno con una popolazione di ninfee. La popolazione dello stagno è stata creata artificialmente immettendo una singola pianta di ninfea il giorno della festa della mamma nell'anno 2000.



L'anno seguente (2001) al giorno della festa della mamma le ninfee erano diventate 3, anche se magari ci può essere qualche difficoltà a distinguere gli individui. Nel 2002 le ninfee sono diventate 9, nel 2003 sono 27 e nel 2004 sono 81 ¹.

```
N <- c(1,3,9,27,81)
t <- 2000:2004
plot(N ~ t, pch=16, cex=1.4, xlab="Anni")
```



Per sapere quanto cresce la popolazione abbiamo sostanzialmente due possibilità: fare la *differenza* fra la dimensione della popolazione dell'anno

¹A questo punto viene si chiede: se nel 2015 lo stagno è pieno di ninfee (supponiamo che non ci sia più posto sulla superficie del lago per ulteriori ninfee), a che anno lo stagno sarà pieno per un terzo?

seguinte e quella dell'anno precedente e fare il *rapporto* fra le dimensioni nei due anni. Nel caso di popolazioni il **rapporto** è decisamente la scelta migliore

```
# differenze
N[2:5]-N[1:4]

## [1]  2  6 18 54

## oppure
diff(N)

## [1]  2  6 18 54

## rapporto
N[2:5]/N[1:4]

## [1]  3  3  3  3
```

Come forse avevate previsto, il rapporto fra le dimensioni in due anni consecutivi nel nostro esempio è costante. Ogni anno la popolazione cresce di più in quanto la crescita del primo anno è 2, l'anno seguente è 6, poi 18 e 54 nell'ultimo anno, ma *in proporzione* la crescita è costante. Questo tipo di modello di crescita, molto utilizzato per le popolazioni biologiche è chiamato modello di crescita *geometrica* e la dimensione della popolazione di ogni anno si può ricavare dall'anno precedente, nel nostro caso, moltiplicando per 3.

$$N_{2002} = 3 \times N_{2001}$$

da cui

$$\frac{N_{2002}}{N_{2001}} = 3$$

e generalizzando

$$N_{t+1} = 3N_t$$

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = 3 = \lambda$$

Il rapporto fra le dimensioni della popolazione del tempo seguente e quella del tempo precedente è chiamata λ , quindi nel nostro caso $\lambda = 3$. Al tempo $t + 1$ avremo che:

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$

e al tempo $t + 2$ avremo che:

$$N_{t+2} = \lambda N_{t+1}$$

sostituendo N_{t+1} con λN_t

$$N_{t+2} = \lambda \lambda N_t = \lambda^2 N_t$$

e al tempo $t + 3$ avremo che:

$$N_{t+3} = \lambda N_{t+2} = \lambda \lambda N_{t+1} = \lambda \lambda \lambda N_t = \lambda^3 N_t$$

e via così.

Se chiamiamo $t = 0$ il tempo iniziale e vogliamo generalizzare al tempo t , cioè nel nostro esempio dopo t anni,

$$N_t = \lambda^t N_0 \quad (2.2)$$

dove con N_0 indichiamo la dimensione della popolazione di partenza al tempo $t = 0$

Con il simbolo λ si indica il *tasso finito di crescita pro-capite*, cioè il numero di individui nuovi prodotti, nell'intervallo di tempo finito considerato, per ogni individuo all'inizio dell'intervallo. L'unità di misura di λ è quindi individui per individuo per unità di tempo (es: ind ind⁻¹ anno⁻¹).

L'equazione precedente può essere usata per calcolare direttamente la dimensione della popolazione t periodi dopo, senza dovere fare i calcoli per tutti i periodi intermedi. Partendo da una popolazione nel 1964 di 1 un individuo e con un tasso finito di crescita di 1.5 quanti individui avremo nel 1971?

```

N0<-1
lambda=1.5
time<- 1971-1964
time

## [1] 7

Nt <- N0 * (lambda^time)
Nt

## [1] 17.08594

```

o dopo 20 anni ad intervalli di 5 anni?

```

time <- seq(0,20,5)
time

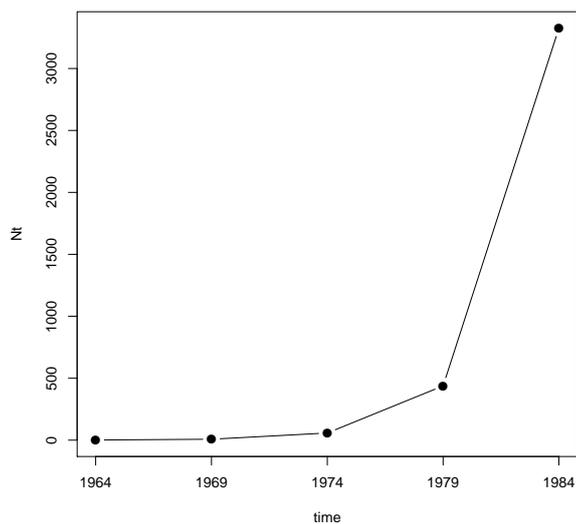
## [1] 0 5 10 15 20

Nt <- N0 * (lambda^time)
Nt

## [1] 1.00000 7.59375 57.66504 437.89389 3325.25673

plot(Nt ~ time, xaxt="n", pch=16, cex=1.4, type="b")
axis(1, at=time, label=1964+time)

```



Possiamo introdurre qui un nuovo termine r_d chiamato il *fattore di crescita discreto* che ci sarà utile più tardi e che ci dice quanto cresce la nostra popolazione in percentuale da un anno all'altro. Per esempio un r_d di 0.36 implica che la popolazione, in un unità di tempo discreta, incrementa del 36%, quindi definiamo r_d come:

$$r_d = \lambda - 1$$

e quindi

$$\lambda = 1 + r_d.$$

Ovviamente un r_d negativo indica una diminuzione percentuale della popolazione.

Cambiare N_0

Esploriamo il comportamento del modello dell'equazione 2.2. Fino ad ora avevamo un solo valore di N_0 e uno di λ . Per primo esaminiamo cosa succede se cambiano le condizioni iniziali e cioè N_0 . Ovvero ci chiediamo se popolazioni iniziali differenti, cioè più piccole oppure più grandi possano fare qualche differenza nel risultato finale.

Partiamo con tre popolazioni con dimensioni diverse: 10, 20 e 30 e proiettiamo le popolazioni con lo stesso tasso finito di crescita per altre 4 unità di tempo.

```
NO <- c(10,20,30)
lambda=2
time=0:4
Nt.s <- matrix(NA, ncol=length(NO), nrow=length(time))
for(i in 1:nrow(Nt.s)){
  Nt.s[i,] <- NO*lambda^time[i]
}
## Prima dell'output diamo dei titoli alle colonne
colnames(Nt.s) <- paste("NO:", NO, sep="")
rownames(Nt.s) <- paste("T", time, sep="")
Nt.s
```

	NO:10	NO:20	NO:30
T0	10	20	30
T1	20	40	60
T2	40	80	120
T3	80	160	240
T4	160	320	480

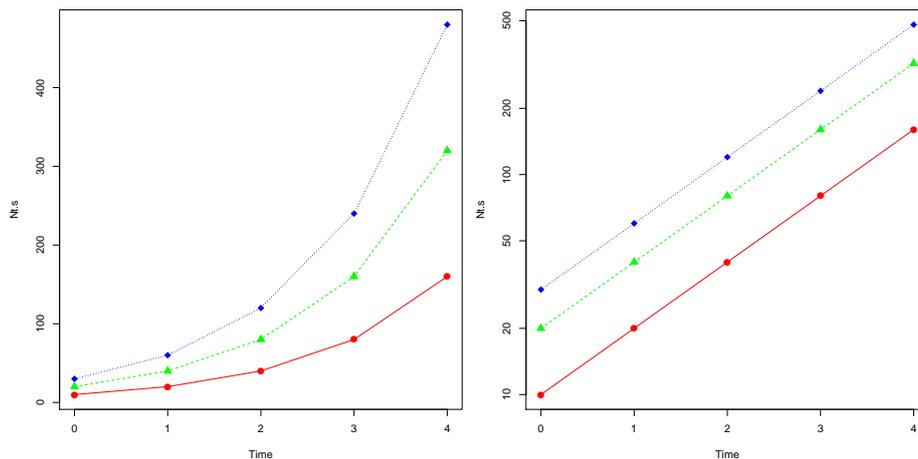
Mettiamo in grafico la matrice ottenuta con tre colori diversi per le colonne con valori iniziali diversi. Nel grafico a destra la scala delle ordinate è logaritmica.

```
plot(as.vector(Nt.s) ~ rep(time,3),type="n",
     xlab="Time", ylab="Nt.s")
for(j in 1:ncol(Nt.s)){
  lines(Nt.s[,j] ~ time, col=rainbow(3)[j],lty=j)
  points(Nt.s[,j] ~ time, pch=15+j, col=rainbow(3)[j], cex=1.4)
}
## scala logaritmica sull'asse y
```

```

plot(as.vector(Nt.s) ~ rep(time,3),type="n", pch=1:3, col=rainbow(3),
     xlab="Time", ylab="Nt.s",log="y")
for(j in 1:ncol(Nt.s)){
  lines(Nt.s[,j] ~ time , col=rainbow(3)[j],lty=j)
  points(Nt.s[,j] ~ time, pch=15+j, col=rainbow(3)[j], cex=1.4)
}

```



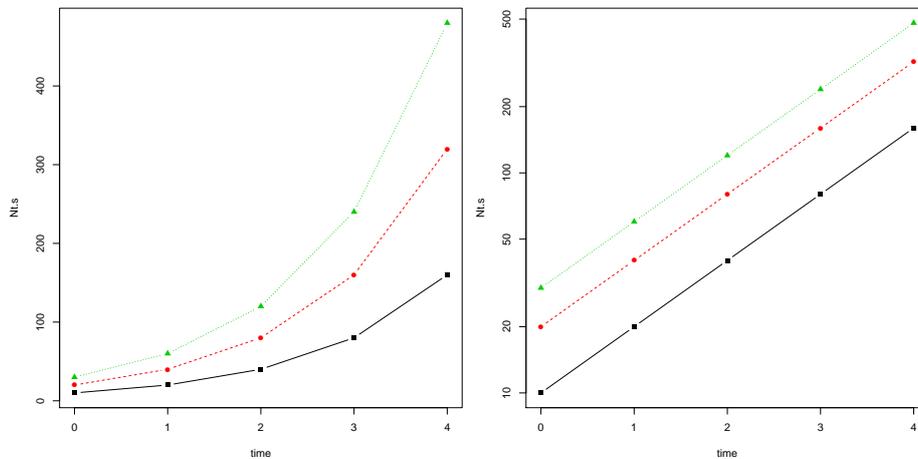
Le popolazioni con un “vantaggio iniziale”, cioè un numero di individui iniziali maggiore non vengono mai “raggiunte” dalle altre popolazioni, ma mantengono, anzi amplificano, tale vantaggio. Il tasso di crescita è però uguale per le tre popolazioni. Quando la crescita è esponenziale, come in questo caso, mettendo l’asse delle ordinate in scala logaritmica si ottiene un andamento lineare di $\log(N)$ nel tempo e in scala logaritmica il vantaggio rimane costante.

Il libro usa dei comandi R molto concisi e veloci sia per proiettare le popolazioni, sia per mettere in grafico la matrice ottenuta con la proiezione.

```

Nt.s <- sapply(NO, function(n) n * lambda^time)
matplot(time, Nt.s, type="b", pch=15:17, lty=1:3)
matplot(time, Nt.s, type="b", pch=15:17, lty=1:3, log="y")

```



La funzione `sapply` applica una funzione, passata come secondo argomento, e nel nostro caso, creata al momento, su ciascun elemento del vettore passato come primo argomento. Qui viene applicata la funzione moltiplicazione per λ^{time} ad ogni elemento di `N0` passato come primo argomento a `sapply`. Ciascun elemento di `N0` diventa l'argomento `n` della funzione passata come secondo argomento a `sapply`. La funzione `matplot` invece è utile quando si vogliono plottare dei dati in una matrice. I dati vengono plottati per colonna. Molte delle opzioni sono simili a `plot`

Cambiare λ

Il valore di λ dipende dalle caratteristiche genetiche della popolazione e dall'ambiente (e dall'interazione fra i due) e quindi, nel mondo reale, cambiare il valore di λ di una popolazione, in realtà non è facile, ma noi vediamo semplicemente cosa succede in modelli con valori di λ diversi.

Il risultato più rilevante, soprattutto per un ecologo, è che **quando il valore di λ è minore di 1, la dimensione della popolazione cala**, mentre **quando $\lambda > 1$, la popolazione cresce** e quando $\lambda = 1$ la popolazione è stabile. Esaminiamo cosa succede in base all'equazione 2.2. Partendo al tempo 0 con tre popolazioni di 100 individui ciascuna, ma che hanno tre valori di λ diversi:

```

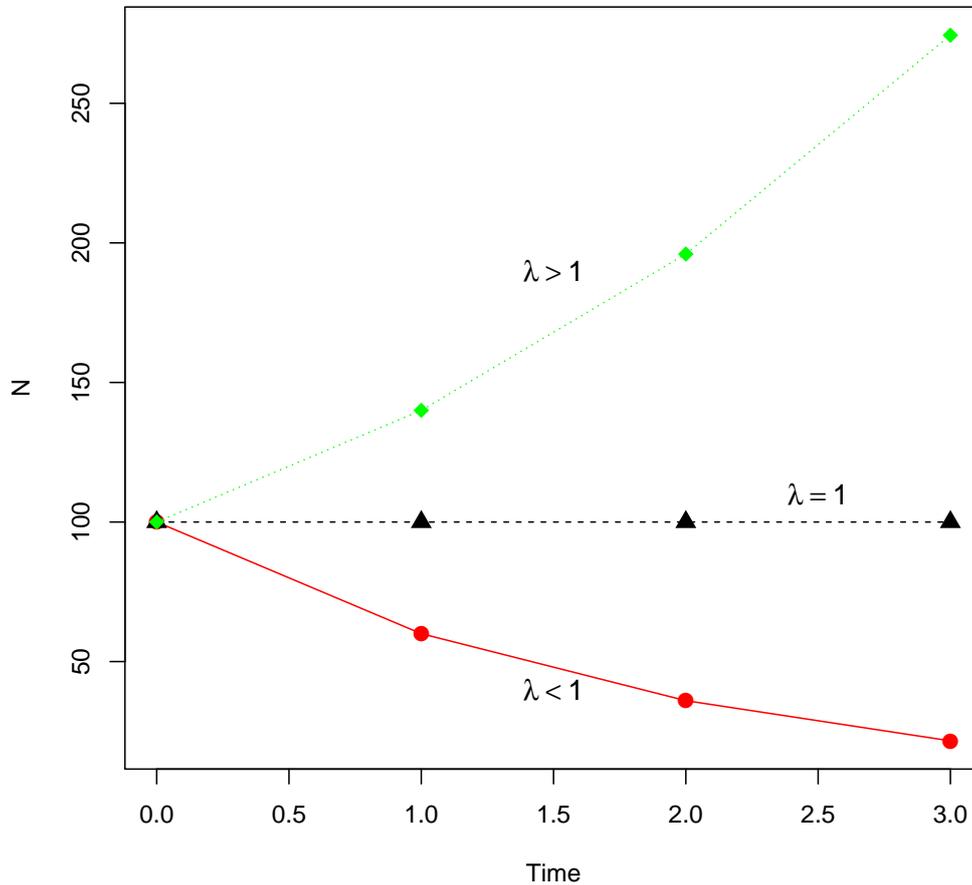
N0 <- 100
time<- 0:3
lambdas <- c(0.6,1,1.4)
N.all <- matrix(NA, ncol=length(lambdas), nrow=length(time))
for(i in 1:nrow(N.all)){
  N.all[i,] <- N0*lambdas^time[i]
}
## Prima dell'output diamo dei titoli alle colonne

```

```
colnames(N.all) <- paste("lambda:", lambdas, sep="")
rownames(N.all) <- paste("T", time, sep="")
N.all

##      lambda:0.6 lambda:1 lambda:1.4
## T0      100.0      100      100.0
## T1       60.0      100      140.0
## T2       36.0      100      196.0
## T3       21.6      100      274.4

colori<- c("red","black","green")
plot(as.vector(N.all) ~ rep(time,3),type="n",
      xlab="Time", ylab="N")
for(j in 1:ncol(N.all)){
  lines(N.all[,j] ~ time , col=colori[j],lty=j)
  points(N.all[,j] ~ time, pch=15+j, col=colori[j], cex=1.4)
}
## per le scritte sul plot
text(1.5, 190, expression(lambda > 1), cex=1.2)
text(1.5, 40, expression(lambda < 1), cex=1.2)
text(2.5, 110, expression(lambda == 1), cex=1.2)
```



Con i comandi più concisi del libro si può ottenere lo stesso risultato.

```
N.all <- sapply(lambdas, function(x) N0 * x^time)
matplot(time, N.all, type="b", pch=15:17, lty=1:3, col=colori,
        xlab="Time", ylab="N")
text(1.5, 190, expression(lambda > 1), cex=1.2)
text(1.5, 40, expression(lambda < 1), cex=1.2)
text(2.5, 110, expression(lambda == 1), cex=1.2)
```

Notare che le linee che connettono i punti in realtà non andrebbero tracciate in quanto noi non sappiamo cosa succede fra un tempo e un altro. In sostanza abbiamo calcolato la crescita di una popolazione per tempi *discreti*. Ritourneremo più tardi su questo punto.

Tasso di crescita medio

In molte popolazioni naturali il tasso di crescita finito non sarà costante, ma potrebbe variare da un anno all'altro. Nelle proiezioni che abbiamo fatto fino ad ora tutte le popolazioni mantenevano per tutto il periodo lo stesso tasso di crescita che avevano all'inizio. I risultati non cambierebbero se intendessimo il λ come un *tasso finito di crescita medio* e assumessimo che questa crescita media non cambi nel tempo. Quest'assunzione è leggermente meno pesante della precedente. Le nostre previsioni riguarderebbero una sorte di dimensione media della popolazione dopo t anni.

Ma come si calcola il tasso di crescita medio? Per esempio se usiamo due tassi di crescita per due anni diversi: 0.5 e 1.5, a prima vista ci si può attendere che il tasso di crescita medio sia la media aritmetica dei tassi di crescita negli anni cioè $(0.5+1.5)/2=1$. Proviamo a fare i conti e poniamo:

$$N_0 = 100$$

$$N_1 = 0.5 N_0 = 50$$

$$N_2 = 1.5 N_1 = 75$$

quindi se il tasso di crescita medio fosse stato 1 avremmo avuto 100 individui anche alla fine del secondo anno. Quindi il tasso di crescita medio *non* è uguale alla media aritmetica dei tassi di crescita annuali. In realtà il modello prevede che i tassi di crescita siano moltiplicati tra loro e non sommati, quindi il tasso di crescita medio è **la media geometrica dei tassi di crescita relativi a ciascun periodo**, cioè al prodotto dei vari tassi di crescita sotto radice *t-esima*:

$$\bar{\lambda} = \left(\prod_{i=0}^t \lambda_i \right)^{1/t}$$

$$\bar{\lambda} = (\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3 \dots \lambda_t)^{1/t}$$

Nel nostro caso:

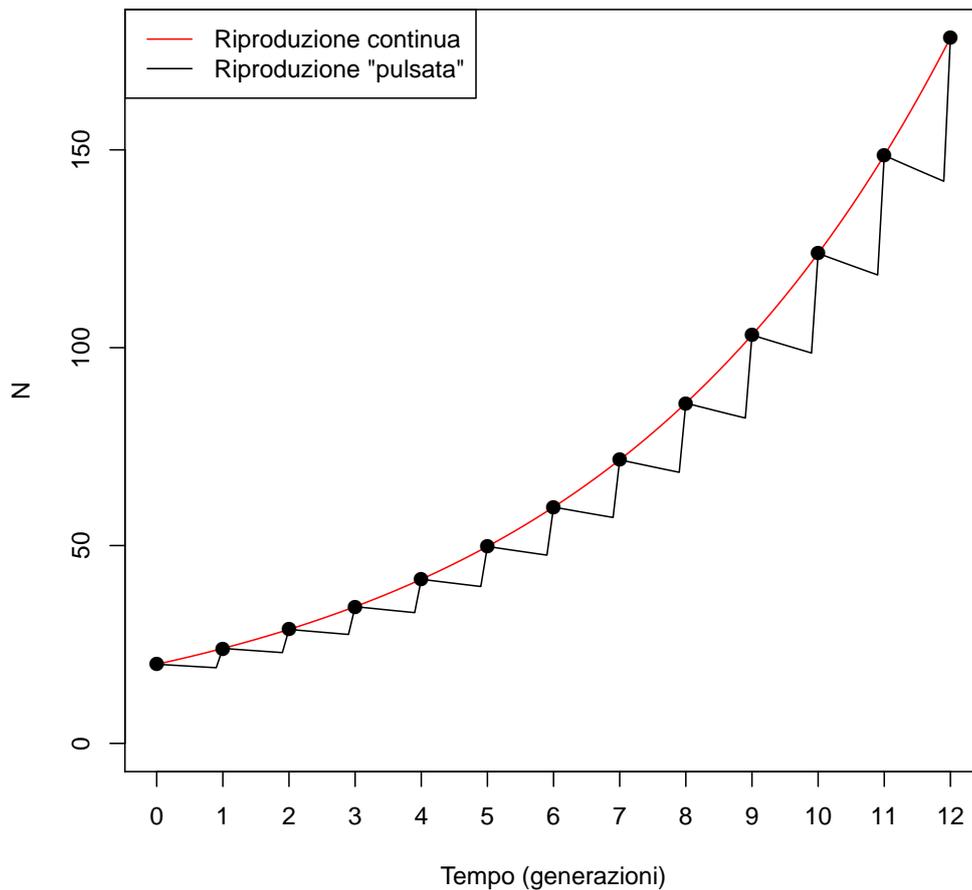
$$\bar{\lambda} = \sqrt{0.5 \times 1.5} = 0.866$$

I calcoli per la varianza sono un po' più complicati e verranno affrontati successivamente.

2.1.1 Crescita continua e crescita discreta

Alcuni organismi come batteri e alghe unicellulari hanno una riproduzione *continua* e crescono anche nel periodo intermedio fra t e $t + 1$ e quindi se andassimo a contare le cellule per $t + 0.5$ troveremmo che sono in numero maggiore rispetto al tempo t .

Altri organismi invece hanno un periodo riproduttivo piuttosto corto e aumentano di numero in modo quasi “improvviso”, per poi rimanere costanti o diminuire per una certa mortalità, questa sì, continua nel periodo rimanente fino al periodo riproduttivo seguente. Tali organismi hanno un tipo di crescita *pulsato* o discreto. Quindi se andassimo a contare gli individui per $t + 0.5$ troveremmo che sono in numero minore o uguale rispetto al tempo t .



Poniamo che una popolazione cresca con un λ pari a 1.5 e quindi con un r_d pari a 0.5, cioè la popolazione cresce del 50% ogni periodo di tempo,

poniamo un anno. L'organismo in esame potrebbe avere un unico periodo riproduttivo e crescere in un solo balzo del 50%

$$N_1 = N_0 \lambda = N_0 1.5 = N_0 (1 + 0.5)$$

L'organismo potrebbe però anche avere due periodi riproduttivi in un anno e crescere in ognuno del 25%. In questo caso avremmo due *time steps* e ciascuno avrebbe un $\lambda = 1.25$ e r_d pari alla metà del caso precedente $0.5/2 = 0.25$, però λ va elevato alla seconda perché i periodi riproduttivi sono 2: (vedi nota ²)

$$N_1 = N_0 \lambda^2 = N_0 (1 + 0.5/2)^2 = N_0 (1 + 0.25)^2$$

Nel caso di tre periodi riproduttivi all'anno:

$$N_1 = N_0 \lambda^3 = N_0 (1 + 0.5/3)^3 = N_0 (1 + 0.16667)^3$$

Potremo facilmente proseguire e trovare che la regola generale per n periodi riproduttivi in un anno:

$$N_1 = N_0 \left(1 + \frac{r_d}{n}\right)^n$$

$$\frac{N_1}{N_0} = \left(1 + \frac{r_d}{n}\right)^n$$

Ma andiamo subito al caso in cui dividiamo l'anno in un numero molto elevato di periodi, cioè per $n \rightarrow \infty$, in sostanza andando a vedere cosa succede nel caso di una riproduzione *continua* nel tempo che avviene per intervalli di tempo infinitesimi:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{r_d}{n}\right)^n$$

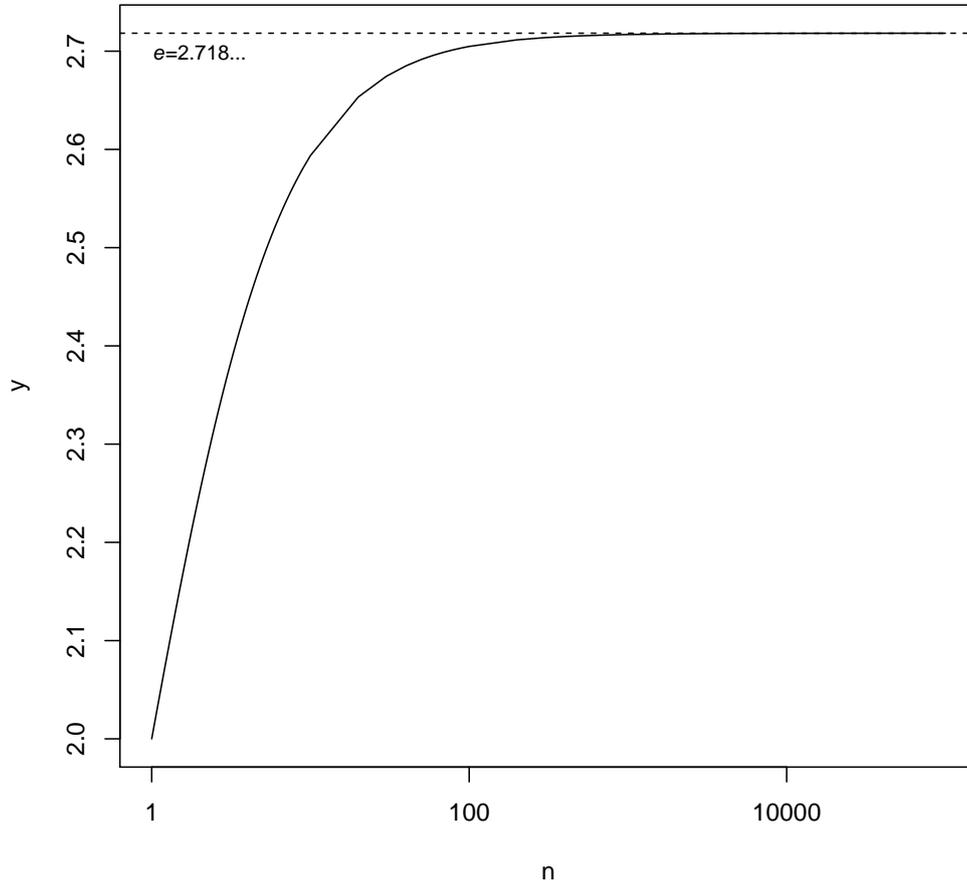
Usiamo R per calcolare numericamente questo limite. Cerchiamo di rendere più riconoscibile il risultato ponendo $r_d = 1$. Per primo creiamo una funzione che esegua il calcolo:

```
limrd <- function(rd, n) return((1+rd/n)^n)
rd <- 1
## creiamo un vettore n da 0 a 100mila a passo crescente
n <- c(seq(1,9,0.1), seq(10,90,10), seq(100,900,100), seq(1000,9000,1000),
      seq(10000,100000,10000))
y <- limrd(rd, n)
y
```

²E' chiaro che in due periodi riproduttivi, ciascuno con r_d 0.25, la popolazione aumenta di più rispetto ad un solo periodo riproduttivo con 0.5, ma per semplicità, per ora, lasciamo che aumenti e proseguiamo accorciando sempre di più gli intervalli e vediamo dove si va a finire.

```
## [1] 2.000000 2.036617 2.069616 2.099519 2.126750 2.151657 2.174530
## [8] 2.195610 2.215103 2.233183 2.250000 2.265682 2.280342 2.294077
## [15] 2.306973 2.319103 2.330536 2.341329 2.351536 2.361202 2.370370
## [22] 2.379078 2.387359 2.395245 2.402762 2.409937 2.416792 2.423348
## [29] 2.429624 2.435638 2.441406 2.446943 2.452263 2.457378 2.462299
## [36] 2.467038 2.471604 2.476007 2.480256 2.484357 2.488320 2.492150
## [43] 2.495855 2.499441 2.502912 2.506275 2.509534 2.512695 2.515761
## [50] 2.518737 2.521626 2.524433 2.527162 2.529814 2.532393 2.534903
## [57] 2.537346 2.539725 2.542042 2.544299 2.546500 2.548645 2.550737
## [64] 2.552779 2.554771 2.556716 2.558615 2.560470 2.562282 2.564053
## [71] 2.565785 2.567477 2.569133 2.570753 2.572338 2.573889 2.575407
## [78] 2.576894 2.578350 2.579777 2.581175 2.593742 2.653298 2.674319
## [85] 2.685064 2.691588 2.695970 2.699116 2.701485 2.703332 2.704814
## [92] 2.711517 2.713765 2.714892 2.715569 2.716020 2.716343 2.716585
## [99] 2.716773 2.716924 2.717603 2.717829 2.717942 2.718010 2.718055
## [106] 2.718088 2.718112 2.718131 2.718146 2.718214 2.718237 2.718248
## [113] 2.718255 2.718259 2.718262 2.718265 2.718267 2.718268

plot(y ~ n, type="l", log="x")
abline(h=exp(1), lty=2)
text(2, exp(1)-0.02, expression(paste(italic("e"), "=2.718...")), cex=0.8)
```



Con un $r_d = 1$, il valore del limite corrisponde a “ e ”, il numero di Nepero, mentre con $r_d = 0.5$, il limite corrisponde a $e^{0.5}$ e con $r_d = 3$, corrisponde a e^3 . Abbiamo quindi trovato che

$$\frac{N_1}{N_0} = \lim_{n \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{r_d}{n}\right)^n = e^r$$

Questo significa che quando una popolazione cresce *geometricamente con un intervallo di tempo infinitamente piccolo*, possiamo chiamare questa crescita *esponenziale* e rappresentarla con la seguente equazione

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (2.3)$$

Notate che abbiamo cambiato notazione: abbiamo cancellato il d di “discreto” al pedice di r in quanto ora r è riferito ad un tasso *istantaneo* di

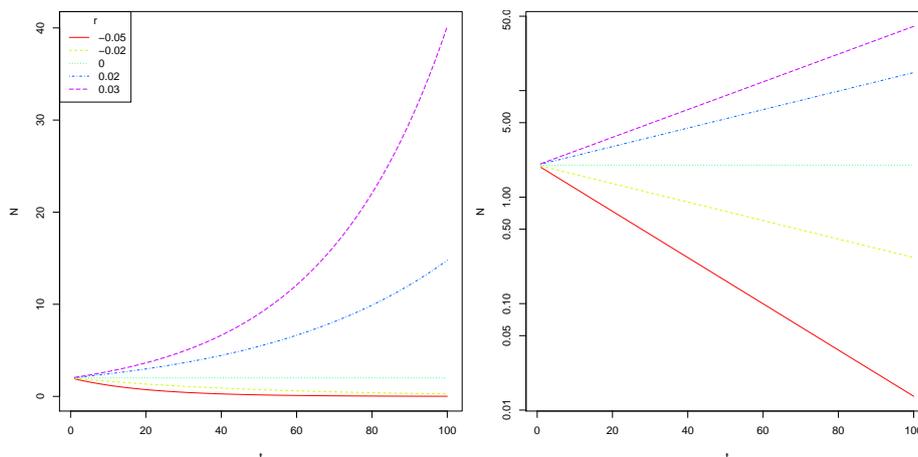
crescita *pro-capite* e viene chiamato **tasso istantaneo di crescita** o anche **tasso intrinseco di crescita**. Questo parametro svolge un ruolo molto importante in molti modelli di dinamica di popolazione.

La proiezione di una popolazione con crescita continua nel tempo non è più difficile rispetto al caso discreto. Come nel libro eseguiamo le proiezioni partendo da 2 individui al tempo $t = 0$ e proiettiamo per 100 unità di tempo con cinque valore di versi di r , due positivi, due negativi e uno uguale a zero

```
r <- c(-0.05, -0.02, 0.00, 0.02, 0.03)
NO <- 2
t<- 1:100
cont.mat <- sapply(r, function(ri) NO * exp(ri*t))
head(cont.mat)

##           [,1]      [,2] [,3]      [,4]      [,5]
## [1,] 1.902459 1.960397    2 2.040403 2.060909
## [2,] 1.809675 1.921579    2 2.081622 2.123673
## [3,] 1.721416 1.883529    2 2.123673 2.188349
## [4,] 1.637462 1.846233    2 2.166574 2.254994
## [5,] 1.557602 1.809675    2 2.210342 2.323668
## [6,] 1.481636 1.773841    2 2.254994 2.394435

colori <- rainbow(length(r))
matplot(t, cont.mat, type="l", ylab="N", col=colori)
legend("topleft",lty=1:5,col=colori, legend=r,title="r")
matplot(t, cont.mat, type="l", ylab="N", col=colori, log="y")
## nella figura a destra l'ordinata ha una scala logaritmica
```



Analogamente a prima, le curve continue con $r > 0$ indicano che la popolazione cresce, quelle con $r < 0$ indicano che tende a calare e con $r = 0$ a rimanere costante.

Dall'equazione 2.3 è facile trovare la formula che ci fornisce l'informazione sulla *velocità di crescita* della popolazione, che come tutte le velocità è una derivata rispetto al tempo: (vedi nota ³)

$$\frac{dN}{dt} = \frac{d}{dt} N_0 e^{rt} = rN \quad (2.4)$$

Per controllo, sfruttiamo il fatto che l'integrale è l'operazione inversa della derivata. Se la derivata trovata nell'equazione 2.4 è corretta, la sua integrazione deve riportare all'equazione originale 2.3. Controlliamo: (vedi nota ⁴)

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \\ \frac{1}{N} dN &= r dt \\ \int \frac{1}{N} dN &= \int r dt \\ &= \log N = rt + C \end{aligned}$$

passando all'antilogaritmo sia a destra, sia a sinistra:

$$e^{\log N} = e^{rt+C} =$$

³Ricordando in generale che: se k è una costante e se $f(x) = kx$ allora: $f'(kx) = k \cdot f'(x)$; che se $f(x) = e^x$ allora $f'(x) = e^x$ e che la regola della catena prevede che

$$\frac{d f(g(x))}{dx} = f'(g(x)) \cdot g'(x).$$

Nel nostro caso applicando queste regole ed in particolare ponendo $k = N_0$, $x = t$, $g(t) = rt$, $f(g(t)) = e^{rt}$, quindi $g'(t) = r$ e $f'(g(t)) = e^{rt}$ otteniamo:

$$\frac{d}{dt} N_0 e^{rt} = N_0 e^{rt} r = N r$$

in quanto in base all'equazione 2.3: $N_0 e^{rt} = N$.

⁴ Ricordando che:

$$\frac{d}{dx} \log x = \frac{1}{x}$$

e quindi che

$$\int \frac{1}{x} dx = \log x$$

$$N = e^C \cdot e^{rt}$$

e ponendo la costante $e^C = N_0$

$$N = N_0 e^{rt} \quad c.v.d.$$

Il risultato dell'equazione 2.4 è molto importante e implica che la popolazione cresca ad una velocità proporzionale al numero degli individui della popolazione stessa: popolazioni grandi crescono più velocemente rispetto a popolazioni piccole. Nella crescita continua i nuovi individui nati sono immediatamente pronti alla riproduzione e quindi contribuiscono ad aumentare la velocità di crescita della popolazione, che quindi immediatamente avrà a nuovi individui, che a loro volta aumenteranno la velocità di crescita e così via ... appunto in una sorta di "vortice esponenziale". Si può tentare un'analogia con il tasso di interessi in banca: è come se gli interessi venissero subito accreditati sul conto aumentando immediatamente il capitale e contribuendo così a generare nuovi interessi sugli interessi, che a loro volta contribuiscono ad aumentare immediatamente il capitale. Nell'analogia con crescita discreta invece gli interessi sono accreditati una volta per ogni periodo, per esempio una volta all'anno, e gli interessi sugli interessi vengono accreditati solo alla fine del periodo successivo.

Il tasso istantaneo di crescita r va inteso *pro capite* ed è costante nel tempo. Però r dipenderà dal tasso istantaneo di natalità b e dal tasso di mortalità d che rappresentano rispettivamente il numero istantaneo di individui nati o morti per individuo, per unità di tempo

$$r = b - d$$

Assumere un r costante implica assumere b e d costanti. Se con le lettere maiuscole indichiamo il numero assoluto di nati B e morti D in un intervallo temporale molto breve allora $B = bN$ e morti $D = dN$.

Relazione fra λ e r

È facile ricavare la relazione fra λ , che, ricordo, è relativo alla riproduzione geometrica discreta, e r , che invece è relativo alla riproduzione continua esponenziale. Partendo dall'equazione 2.3:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

e 2.2

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

si vede chiaramente che

$$\lambda = e^r$$

e che

$$\log \lambda = r$$

Riassumendo possiamo dire che quando:

$\lambda = 1, \quad r = 0$	La popolazione è costante
$\lambda > 1, \quad r > 0$	La popolazione cresce
$\lambda < 1, \quad r < 0$	La popolazione cala

Inoltre è facile **stimare** r da una semplice retta di regressione quando si hanno gli N_t per vari t . Infatti partendo di nuovo da

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

e passando ai logaritmi a destra e a sinistra

$$\log N_t = \log N_0 + \log e^{rt}$$

$$\log N_t = \log N_0 + rt$$

dove quest'ultima si può interpretare come relazione lineare fra $y = \log N_t$ e il tempo t con intercetta $a = \log N_0$ e pendenza $b = r$. Si riesce quindi a stimare r dalla pendenza. Un metodo alternativo è ovviamente il metodo Maximum Likelihood con `nls` in R oppure con una procedura Bayesiana.

Cambiare unità di tempo

Se si volesse cambiare unità di misura del tempo in un tasso di crescita passando per esempio da numero di individui per individuo *per anno* a numero di individui per individuo *per giorno* è molto facile per r e meno facile per λ .

Infatti per r è sufficiente dividere per 365 (Esempio per passare da un r di 0.8 individui per individuo *per anno* si divide per 365 ottenendo 0.0022 individui per individuo *per giorno*).

Per λ invece bisogna prima trasformare λ in r attraverso la relazione $r = \log(\lambda)$, cambiare l'unità di misura ad r e poi ri-trasformare r in λ attraverso la relazione inversa alla precedente: $\lambda = e^r$. Ecco un esempio in R per trasformare $\lambda = 1.2 \text{ ind ind}^{-1} \text{ anno}^{-1}$ in $\text{ind ind}^{-1} \text{ giorno}^{-1}$

```
exp(log(1.2)/365)
## [1] 1.0005
```

Tempo di Raddoppio

Confrontando popolazioni con modalità di crescita diverse possiamo usare r , ma possiamo anche essere interessati a sapere quanto *tempo* possa passare prima di raggiungere un certo “traguardo”. Spesso si usa il tempo di raddoppio per una popolazione in crescita (o il tempo di dimezzamento per una popolazione in calo). Per esempio potremo chiederci quanto tempo occorre affinché una popolazione di 100 individui raggiunga il traguardo dei 200 individui. La risposta è facile utilizzando l’equazione 2.3 e ponendo il “traguardo” $N = 2 \times N_0$:

$$2N_0 = N_0 e^{rt}$$

e risolvere per t . Dividendo per N_0 a destra e sinistra si ottiene:

$$2 = e^{rt}$$

passando ai logaritmi

$$\log 2 = rt$$

da cui

$$t = \frac{\log 2}{r}$$

In R si può creare una funzione apposita:

```
m.time <- function(r, m=2) return(log(m)/r)
m.time(0.01)
## [1] 69.31472
## Ha senso il terzo elemento del prossimo risultato? Perché?
m.time(c(0.2,1,-0.5))
## [1] 3.4657359 0.6931472 -1.3862944
## Questo cosa calcola esattamente?
m.time(log(0.75),m=0.5)
## [1] 2.409421
```

2.1.2 Assunzioni dei modelli indipendenti dalla densità

Ecco una lista delle principali assunzioni di questo tipo di modelli:

la popolazione è chiusa ovvero gli effetti di emigrazione o immigrazione sono trascurabili (o esattamente contrari uno all'altro). Più avanti nel corso rilasseremo questa assunzione.

il tasso di crescita costante nel tempo sostanzialmente vuol dire che assumiamo che i *tassi di natalità e mortalità per individuo non cambino nel tempo*. In qualche caso è utile assumere che varino in modo casuale attorno ad un valore medio.

non c'è struttura genetica assumiamo che il tasso di crescita sia omogeneo su tutta la popolazione, cioè i *tassi di natalità e mortalità per individuo non cambino da un individuo all'altro*.

non c'è struttura per età o dimensioni anche qui assumiamo che *non ci siano differenze* nel tasso di natalità e mortalità dovute *all'età, alle dimensioni corporee o al sesso*. In sostanza è come modellizzare una popolazione asessuata partenogenetica dove gli individui siano in grado di riprodursi subito dopo essere nati, come possono essere batteri o alghe unicellulari. Più avanti nel corso rilasseremo questa assunzione.

la crescita è continua senza interruzioni temporali. Il tasso di crescita della popolazione è ritenuto cambiare istantaneamente in funzione della mortalità, riproduzione continue e della popolazione e del numero di individui. Abbiamo anche esaminato, e lo faremo di nuovo, popolazioni con generazioni discrete.

L'assunzione di costanza nei tassi di natalità e mortalità implica disponibilità di risorse illimitate per la crescita. Sappiamo però che quest'assunzione è quasi sempre violata, ma allora a cosa servono questi modelli? E soprattutto, perché sono ritenuti “la pietra angolare della biologia di popolazioni”? Una risposta può essere che le popolazioni avrebbero il *potenziale* per crescere in modo esponenziale e questa capacità è una caratteristica tipica degli organismi viventi. I modelli indipendenti dalla densità forniscono una sorta di *modello nullo* con cui confrontarsi. Anche cercando di capire perché una popolazione non segue un certo andamento previsto dal modello indipendente dalla densità può portare ad un progresso scientifico in Ecologia.

Dal punto di vista storico i lavori di Darwin e di Malthus, che per primi hanno riconosciuto l'importanza di questa caratteristica, sono considerati i lavori fondanti la biologia di popolazioni. Inoltre in alcuni momenti e per

periodi generalmente brevi le popolazioni possono effettivamente crescere in modo esponenziale: pensiamo alle infestazioni da insetti, alle specie infestanti o a popolazioni umane che in alcune zone del mondo mostrano evidenze di forte sovraffollamento e che spesso sono fonte di preoccupazione.

Abbastanza sorprendentemente l'autore del libro che stiamo seguendo "A Primer of Ecology in R", M.H.H. Stevens, sostiene fortemente che in realtà facciamo una sola importante assunzione: *N aumenta ad un tasso pro-capite costante nell'intervallo di tempo considerato*. Sostiene semplicemente che tutti gli altri processi che noi escludiamo con le assunzioni riportate qui sopra (competizione, migrazione, strutturazione genetica, mortalità differenziale, ecc) o si bilanciano o non influenzano significativamente il "percorso" della popolazione nel periodo di tempo considerato.

Stocasticità ambientale e demografica

I modelli che abbiamo visto fino ad ora sono strettamente deterministici e sono quindi visioni idealizzate del mondo reale e possono non incorporarne la complessità e l'incertezza. Ma come si può includere nei modelli l'incertezza dovuta alla scarsa predicibilità del ambiente? E come influenza la dinamica della popolazione?

Senza entrare molto nei dettagli è noto che le popolazioni naturali hanno "buone" annate dove crescono e annate "cattive" dove crescono meno o addirittura calano in abbondanza. La variabilità relativa a periodi buoni o cattivi in cui le popolazioni cambiano i loro parametri di crescita è chiamata **stocasticità ambientale**.

Possiamo immaginare che la popolazione cresca esponenzialmente con un **tasso medio intrinseco di crescita** \bar{r} e una sua **varianza**: σ_r^2 , che possono essere usate per predire la **dimensione media della popolazione** \bar{N}_t al tempo t e la **varianza nelle dimensioni della popolazione** $\sigma_{N_t}^2$. La trattazione matematica può essere molto complessa, ma ci limitiamo a dire che analogamente al modello deterministico:

$$\bar{N}_t = N_0 e^{\bar{r}t},$$

cioè si usa un tasso medio di crescita per predire la dimensione media della popolazione.

Comunque, come tutte le medie, \bar{N}_t può essere una rappresentazione accurata o meno della realtà, dipende dalla varianza nella dimensione della popolazione. Uno dei modi per stimare quest'ultima è la seguente formula dovuta a May:

$$\sigma_{N_t}^2 = N_0^2 e^{2\bar{r}t} (e^{\sigma_r^2 t} - 1)$$

Questa espressione matematica ci aiuta a capire come funzioneranno i modelli stocastici:

- la varianza della dimensione della popolazione aumenta con il tempo (analogamente all'incertezza delle previsioni meteo che sono meno precise per tempi lunghi)
- la varianza aumenta sia all'aumentare della varianza del tasso di crescita σ_r^2 , sia all'aumentare della media \bar{r} . Le popolazioni che crescono meno, oscillano meno nel tempo rispetto a popolazioni che crescono più velocemente.
- se la varianza nel tasso di crescita è zero, si annulla la varianza della popolazione e si torna al modello deterministico

Comunque se una popolazione oscillasse troppo, anche se il tasso di crescita medio fosse positivo, potrebbe estinguersi, cioè potrebbe “incappare” in un $N = 0$ nel suo andare su e giù nel tempo. Se una popolazione si azzerava anche per un solo istante, non potrà più riprendersi a meno di immigrazione dall'esterno. May sostiene che questo tipo di *estinzione stocastica avviene quasi certamente* se la varianza di r è più grande del doppio della media di r :

$$\sigma_r^2 > 2\bar{r}$$

Esistono altri tipi di fluttuazioni nel tempo dovute a processi stocastici che avvengono **anche se r fosse costante** e sono dovuti alla cosiddetta **stocasticità demografica**. La stocasticità demografica è rilevante soprattutto per *piccole popolazioni* e ha due possibili spiegazioni:

- il fatto che gli individui si riproducono per unità discrete (numeri interi e non frazionari)
- il fatto che se anche il numero di casi di morte o di riproduzione sono costanti, essi possono avvenire in sequenze diverse. Per esempio in un caso estremo, nel periodo considerato, potremo avere tutte le morti prima e poi tutte le nascite, o viceversa, tutte le nascite prima e poi tutte le morti. Nei due casi la dinamica della popolazione sarebbe diversa anche se il numero di morti e di nascite totali sono le stesse.

Si può facilmente capire che in una popolazione piccola, se avvengono diverse morti in fila prima di avere delle nascite, si potrebbe arrivare all'estinzione.

Inoltre affinché una popolazione non si estingua è necessario che $r \geq 0$ cioè che la popolazioni cresca o sia stabile e quindi che $b \geq d$. La probabilità di estinzione è:

$$P(\text{extinction}) = \left(\frac{d}{b}\right)^{N_0}$$

e quindi dipende dai tassi di natalità e mortalità, ma anche dalle dimensioni iniziali della popolazione. Provate a fare i conti per $d = 0.50$, $b = 0.55$ con due popolazioni diverse: una di 50 e una di 10 individui.

2.1.3 Esempio di simulazione stocastica

```
## -----
## Simulazione deterministica e stocastica densità indipendente
## sul "Song Sparrow" Melospiza melodia
## -----
rm(list=ls())
## per restringere l'ampiezza dell'output
options(width=60)
## carico il pacchetto primer
## devo avere dato il comando: install.packages("primer")
library(primer)

## Loading required package: deSolve
## Loading required package: lattice

## carico il dataset
data(sparrows)
sparrows

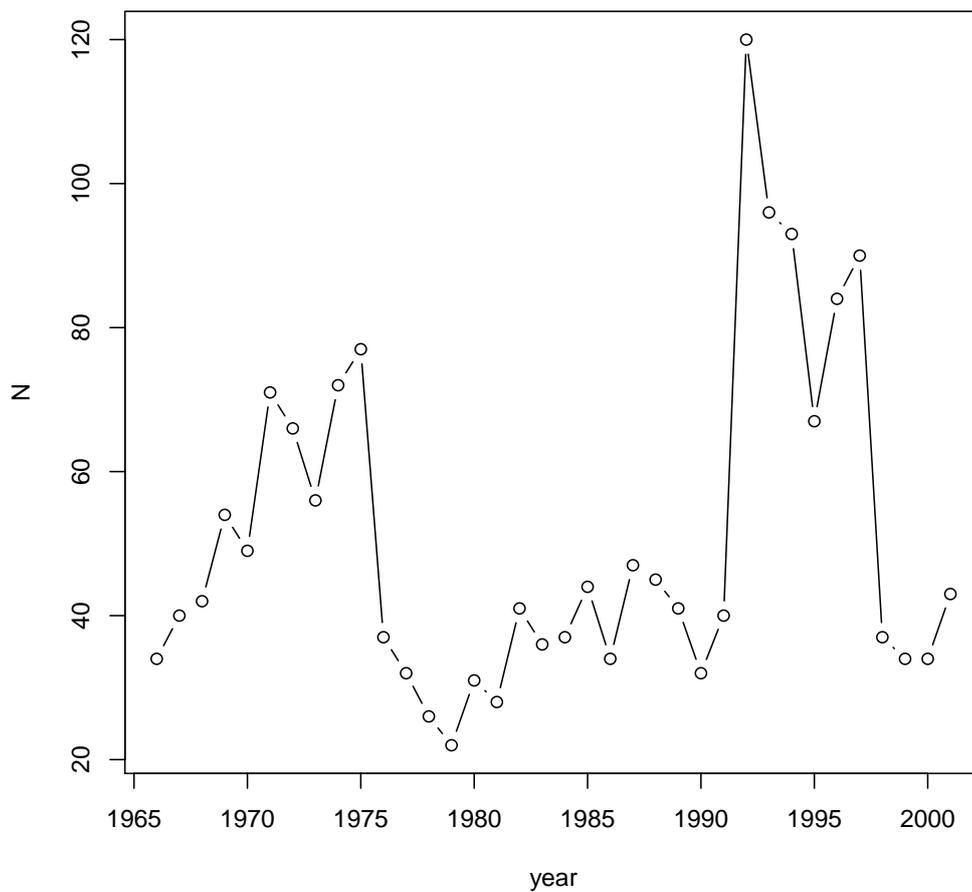
##      Year Count ObserverNumber
## 1  1966     34                1
## 2  1967     40                1
## 3  1968     42                1
## 4  1969     54                1
## 5  1970     49                1
## 6  1971     71                1
## 7  1972     66                1
## 8  1973     56                1
## 9  1974     72                1
## 10 1976     77                1
```

```
## 11 1977    37      1
## 12 1978    32      1
## 13 1979    26      1
## 14 1980    22      1
## 15 1981    31      1
## 16 1982    28      1
## 17 1983    41      1
## 18 1984    36      1
## 19 1985    37      1
## 20 1986    44      1
## 21 1987    34      1
## 22 1988    47      1
## 23 1989    45      1
## 24 1990    41      1
## 25 1991    32      1
## 26 1992    40      1
## 27 1993   120      2
## 28 1994    96      2
## 29 1995    93      2
## 30 1996    67      2
## 31 1997    84      2
## 32 1998    90      2
## 33 1999    37      3
## 34 2000    34      3
## 35 2001    34      3
## 36 2003    43      3

## ci sono due anni in cui il censimento non è stato effettuato
## il 1975 e il 2002
## ai fini didattici per semplicità assumo che il censimento
## sia stato effettuato ininterrottamente dal 1966 al 2001
## per cui semplifico il dataset
d.df <-data.frame(year=1966:2001, N=sparrows$Count)
head(d.df)

##   year  N
## 1 1966 34
## 2 1967 40
## 3 1968 42
## 4 1969 54
## 5 1970 49
```

```
## 6 1971 71  
  
## Andamento nel tempo  
plot(N ~ year, type="b", data=d.df)
```



```
## Sparrows all'anno zero  
NO <- d.df$N[1]  
NO  
  
## [1] 34  
  
## Vettore del tempo che useremo sempre  
time <- 0:35
```

```
## o il alternativa
time <- d.df$year - d.df$year[1]
## Vettore dei lambda osservati
l <- d.df$N[-1]/d.df$N[-length(d.df$N)]
l

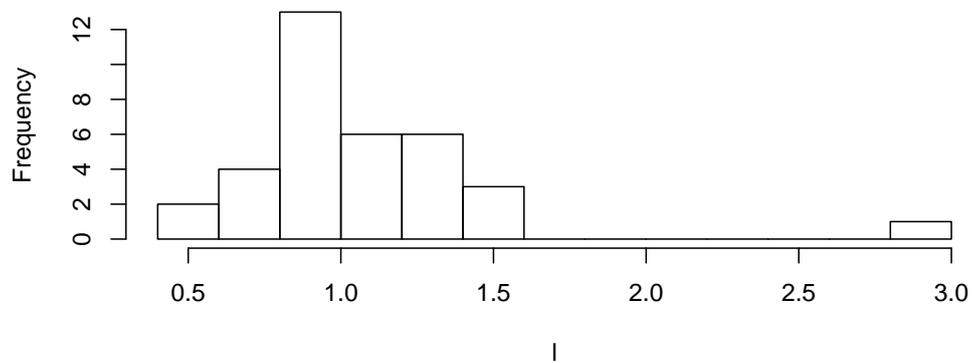
## [1] 1.1764706 1.0500000 1.2857143 0.9074074 1.4489796
## [6] 0.9295775 0.8484848 1.2857143 1.0694444 0.4805195
## [11] 0.8648649 0.8125000 0.8461538 1.4090909 0.9032258
## [16] 1.4642857 0.8780488 1.0277778 1.1891892 0.7727273
## [21] 1.3823529 0.9574468 0.9111111 0.7804878 1.2500000
## [26] 3.0000000 0.8000000 0.9687500 0.7204301 1.2537313
## [31] 1.0714286 0.4111111 0.9189189 1.0000000 1.2647059

## Vettore degli r osservati
r <- log(l)
r

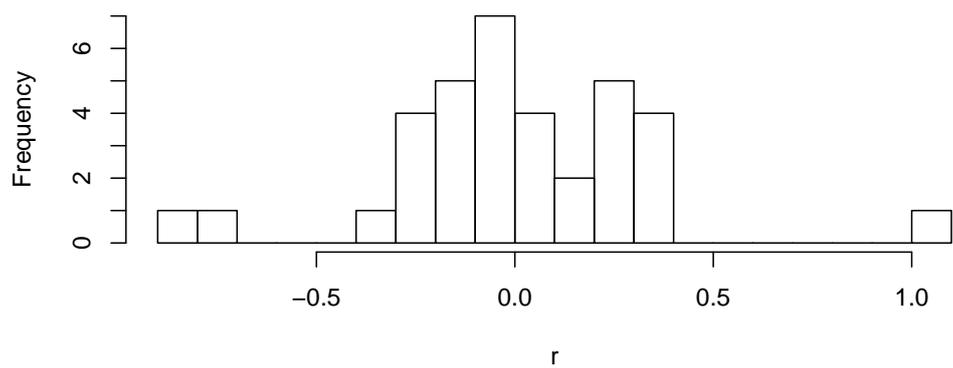
## [1] 0.16251893 0.04879016 0.25131443 -0.09716375
## [5] 0.37085958 -0.07302514 -0.16430305 0.25131443
## [9] 0.06713930 -0.73288751 -0.14518201 -0.20763936
## [13] -0.16705408 0.34294475 -0.10178269 0.38136756
## [17] -0.13005313 0.02739897 0.17327172 -0.25782911
## [21] 0.32378708 -0.04348511 -0.09309042 -0.24783616
## [25] 0.22314355 1.09861229 -0.22314355 -0.03174870
## [29] -0.32790687 0.22612418 0.06899287 -0.88889176
## [33] -0.08455739 0.00000000 0.23483959

## due istogrammi affiancati
par(mfrow=c(2,1))
hist(l,breaks=15)
hist(r,breaks=15)
```

Histogram of l



Histogram of r



```
par(mfrow=c(1,1))
## lambda medio
lm <- (prod(l))^(1/length(l))
lm
## [1] 1.006732
## r medio
rm <- mean(r)## oppure in alternativa rm<- log(lm)
rm
## [1] 0.006709703
```

```

## ricordo che time è:
time

## [1] 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17
## [19] 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35

## ricordo che NO è:
NO

## [1] 34

## calcolo N per gli anni successivi al primo con la formula discreta
NO*lm^(time)

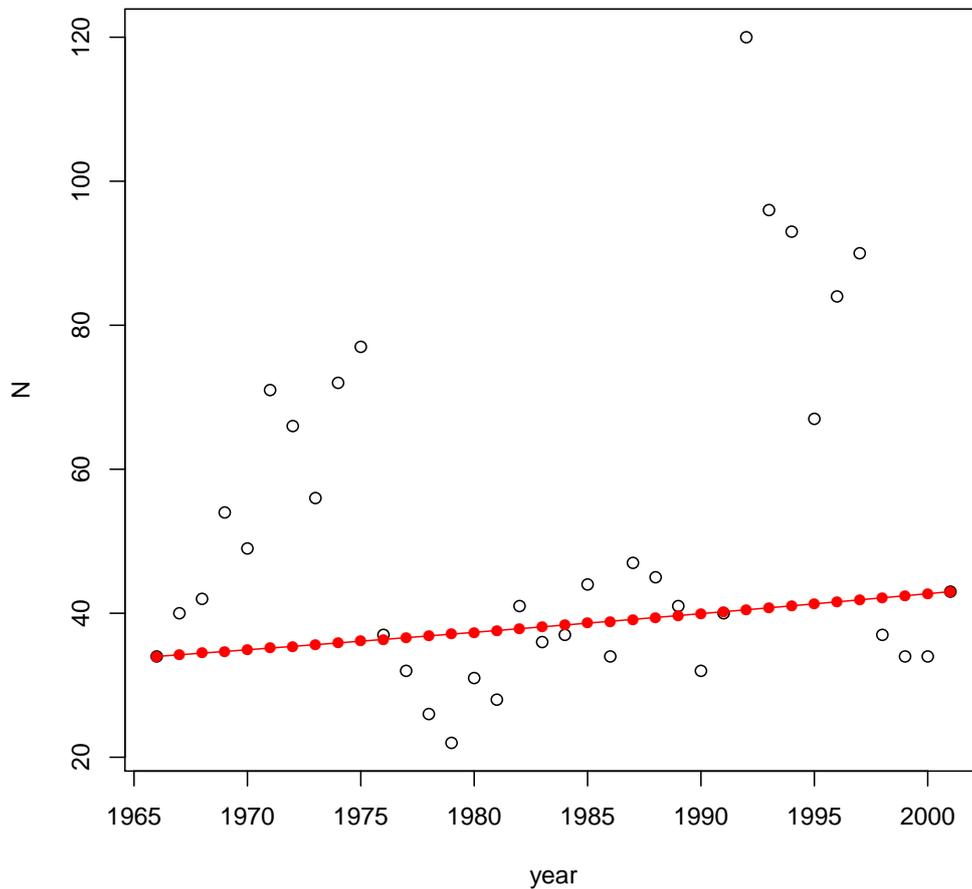
## [1] 34.00000 34.22890 34.45933 34.69132 34.92488 35.16000
## [7] 35.39671 35.63501 35.87491 36.11643 36.35957 36.60436
## [13] 36.85079 37.09888 37.34863 37.60008 37.85321 38.10805
## [19] 38.36460 38.62288 38.88290 39.14467 39.40820 39.67351
## [25] 39.94060 40.20949 40.48019 40.75272 41.02707 41.30328
## [31] 41.58134 41.86128 42.14310 42.42682 42.71245 43.00000

## calcolo N per gli anni successivi al primo con la formula continua
NO*exp(time*rm)

## [1] 34.00000 34.22890 34.45933 34.69132 34.92488 35.16000
## [7] 35.39671 35.63501 35.87491 36.11643 36.35957 36.60436
## [13] 36.85079 37.09888 37.34863 37.60008 37.85321 38.10805
## [19] 38.36460 38.62288 38.88290 39.14467 39.40820 39.67351
## [25] 39.94060 40.20949 40.48019 40.75272 41.02707 41.30328
## [31] 41.58134 41.86128 42.14310 42.42682 42.71245 43.00000

## facciamo un grafico con i punti veri
plot(N ~ year , data=d.df)
## aggiungiamo i punti ricavati dal modello deterministico che
## assume che la crescita (lambda o r) siano costati
## dapprima con la formula discreta
points(time+1966,NO*lm^(time),pch=16, col="red")
## aggiungiamo poi la linea ricavata con la formula continua
## qui potremo avere anche un time piu fitto con punti intermeti
## (es con i mesi,o le settimane)
lines(time+1966,NO*exp(time*rm), col="red")

```



```
## Calcolo la variabilità degli r
mad(r)

## [1] 0.283762

sd(r)

## [1] 0.3366946

## uso il mad(r) come stima della deviazione standard degli r
## perchè è più robusto e risente meno degli outlier
sdr <- mad(r)
### -----Simulazione
```

```

## preparo il vettore vuoto degli N
N <- rep(NA,length(time))
## inizializzo il primo anno
N[1] <- NO
N

## [1] 34 NA NA
## [19] NA NA

## Esempio del secondo anno: calcolo il secondo anno dal primo
## estraendo a caso un r da un curva normale con media=rm e ds=sdr
N[2] <- N[1]*exp(rnorm(1, m=rm, s=sdr))
## potrei proseguire per N[3], N[4], ....
## ma decido di fare un ciclo for
## preparo il vettore per memorizzare gli r estratti
randr<-rep(NA,length(time)-1)
## per avere tutti gli stessi risultati. Cancellare per una simulazion vera
set.seed(1)
## calcolo il tempo t+1 dal tempo t ma mi fermo al penultimo anno
for(i in 1:(length(time)-1)){
  randr[i] <-rnorm(1, m=rm, s=sdr)
  N[i+1] <- N[i]*exp(randr[i])
}
## oppure in alternativa (calcolo t da t-1 ma parto dal 2 secondo anno)
## for(i in 2:length(time)){
##   randr[i-1] <-rnorm(1, m=rm, s=sdr)
##   N[i] <- N[i-1]*exp(randr[i-1])
## }
N

## [1] 34.00000 28.65438 30.39041 24.13631 38.21037
## [6] 42.23792 33.69032 38.94825 48.34932 57.31410
## [11] 52.91034 81.80142 91.98513 77.63763 41.69221
## [16] 57.75654 57.40870 57.53028 75.70513 96.21517
## [21] 114.64304 149.80042 188.28451 193.60550 110.83359
## [26] 133.03637 131.81574 126.96430 84.20649 74.01745
## [31] 83.89840 124.19561 121.43757 136.47159 135.30863
## [36] 92.15859

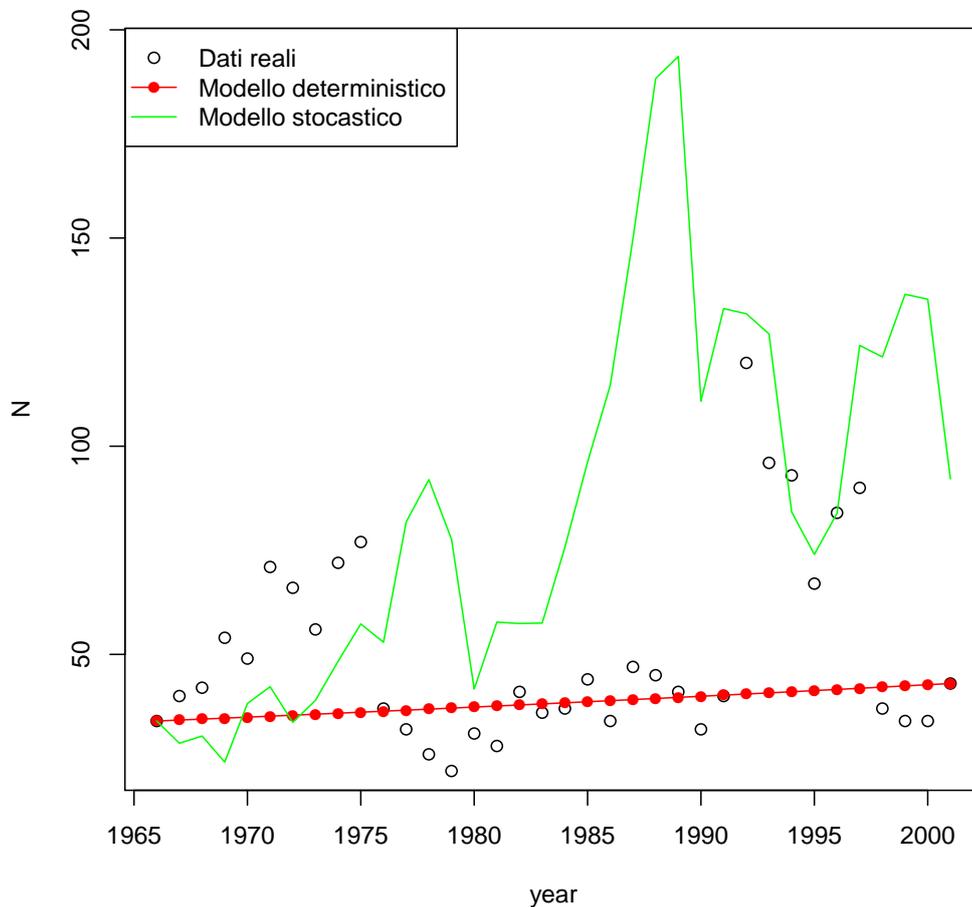
nrange <- range(N)
## grafico con gli N veri in nero

```

```

plot(N ~ year , data=d.df, ylim=nrangle)
## modello deterministico in rosso
points(time+1966,34*lm^(time),pch=16, col="red")
lines(time+1966,34*exp(time*rm), col="red")
## modello stocastico in verde
lines(time+1966,N, col="green")
legend("topleft", pch=c(1,16,NA), lty=c(NA,1,1), col=c("black","red","green"),
       legend=c("Dati reali", "Modello deterministico", "Modello stocastico"))

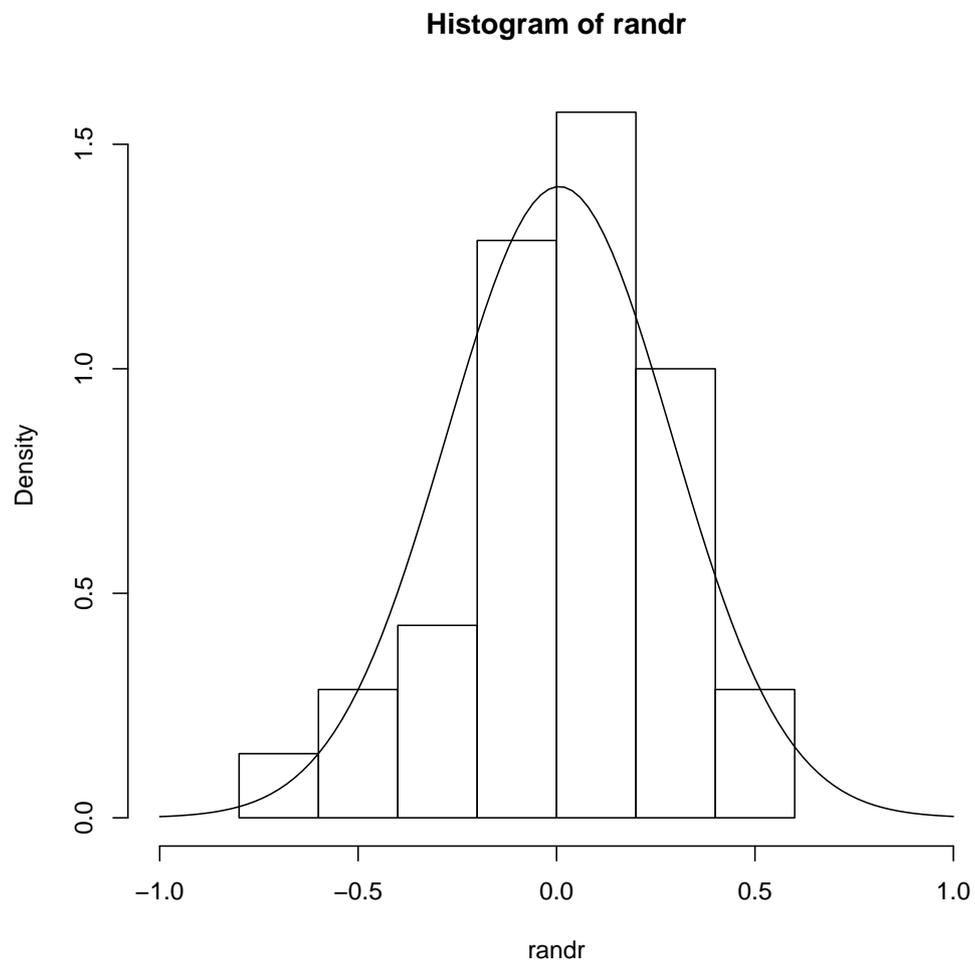
```



```

## ho usato questi r
hist(randr, freq=F,xlim=c(-1,1))
x <- seq(-1,1,0.02)
lines(x,dnorm(x, m=rm, s=sdr))

```



```
### ora facciamo più simulazioni per più tempo
## tempo più lungo
time<-0:100 ## 101 anni ma il primo anno è uguale per tutti
### quante simulazioni facciamo?
nsim=100
## preparo la matrice degli N
## sulle righe il tempo
## nelle colonne le varie simulazioni
N <- matrix(NA,nrow=length(time), ncol=nsim)
## vettore colori per i grafici
colori <- rainbow(ncol(N))
```

```

## inicializzo tutte le simulazioni allo stesso numero
N[1,] <- NO
## vettore per memorizzare gli r che userò
randr<-matrix(NA,nrow=length(time)-1,ncol=ncol(N))
## ciclo sulle simulazioni
for(s in 1:ncol(N)){
  ## ciclo sul tempo (mi fermo a length(time) -1
  ## per calcolare N al tempo t+1
  for(t in 1:(length(time)-1)){
    randr[t,s]<-rnorm(1, m=rm, s=sdr)
    N[t+1,s] <- N[t,s]*exp(randr[t,s])
    ## metto a zero se N è minore di 1
    ## if(N[t+1,s] < 1) N[t+1,s] <- 0.0
  }
}

## per non avere la notazione scientifica nei numeri dopo
options(scipen=6)

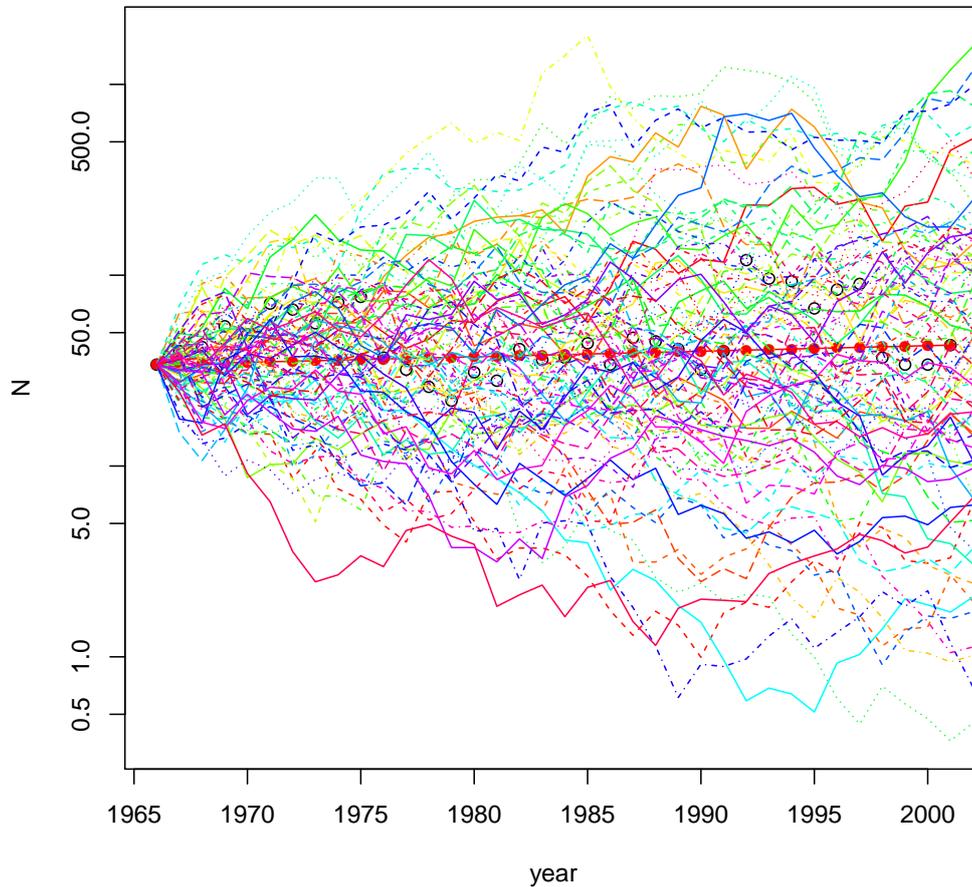
## plot delle simulazioni per i primi 35 anni + il primo anno
## nrange<-range(N[1:36,])
## dati veri
## plot(N ~ year , data=d.df, ylim=nrage, main="Primi 35 anni")
## si vede meglio se la scala delle ordinate è logaritmica
## però non posso avere log(0) per cui aumento leggermente
## gli zeri a 0.01
##N[N==0] <- 0.01
nrage<-range(N[1:36,])

plot(N ~ year , data=d.df, ylim=nrage, log="y", main="Primi 35 anni")

## modello deterministico
lines(time[1:36]+1966,NO*exp(time[1:36]*rm), col="red")
points(time[1:36]+1966,NO*lm^(time[1:36]),pch=16, col="red")
## simulazioni
matlines(time+1966,N, col=colori)

```

Primi 35 anni



```

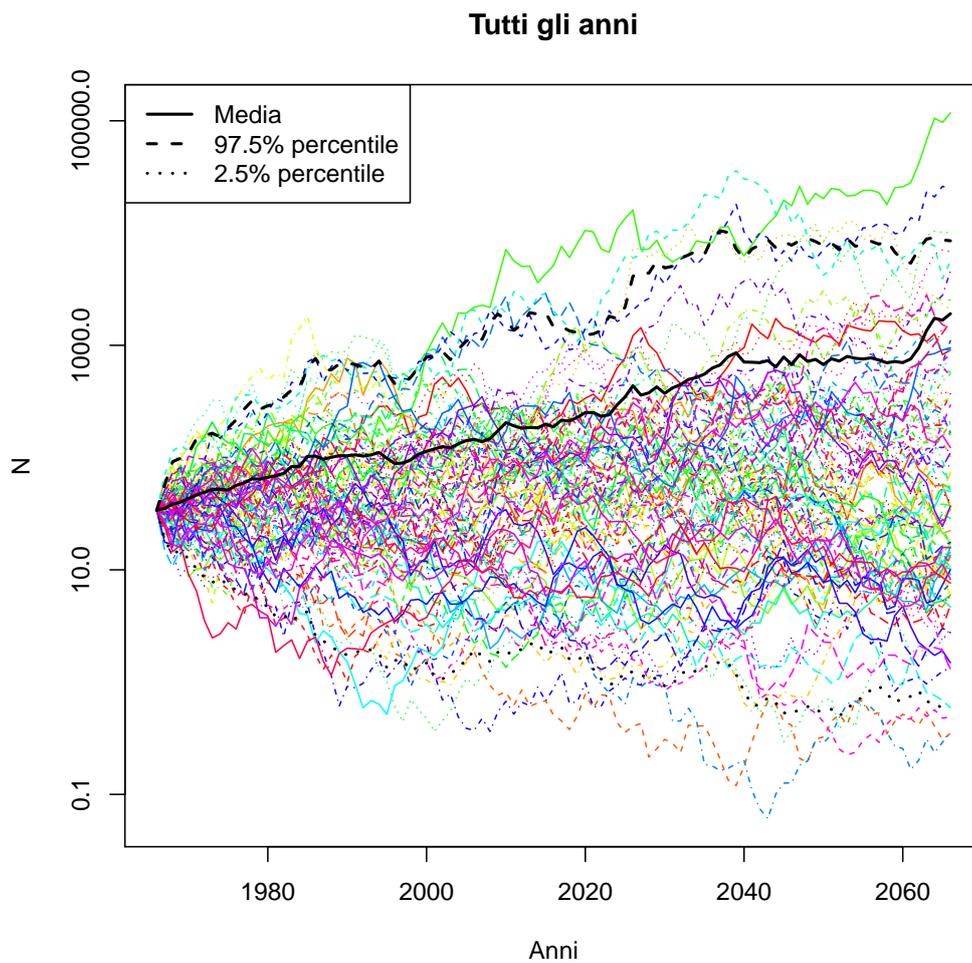
### plot delle simulazioni per tutti gli anni
nrange<-range(N)
matplot(time+1966,N, col=colori, type="l", ylim=nrange,
        log="y",main="Tutti gli anni", xlab="Anni")
## calcolo la media degli N sulle simulazioni per ogni anno
## cioè media sulle righe di N
msim <- apply(N,1,mean)
## andamento della media
lines(time+1966,msim, col="black", lwd=2)
### per calcolare l'intervallo di confidenza
### uso il quantile del 97.5% in alto
sesimtop <- apply(N,1,quantile,probs=0.975)
### uso il quantile del 2.5% in basso

```

```

sesimbot <- apply(N,1,quantile,probs=0.025)
lines(time+1966,sesimtop, col="black", lwd=2, lty=2)
lines(time+1966,sesimbot, col="black", lwd=2, lty=3)
legend("topleft", lty=c(1:3),lwd=2,
      legend=c("Media", "97.5% percentile", "2.5% percentile"))

```



```

## massimo e minimo per ylim
mmin <- min(sesimbot)
mmax <- max(sesimtop)
## proviamo a plottare l'intervallo di confidenza con un area grigia
matplot(time+1966,N, col=colori, type="n", ylim=c(mmin,mmax),
      log="y", main="Tutti gli anni", xlab="Anni")

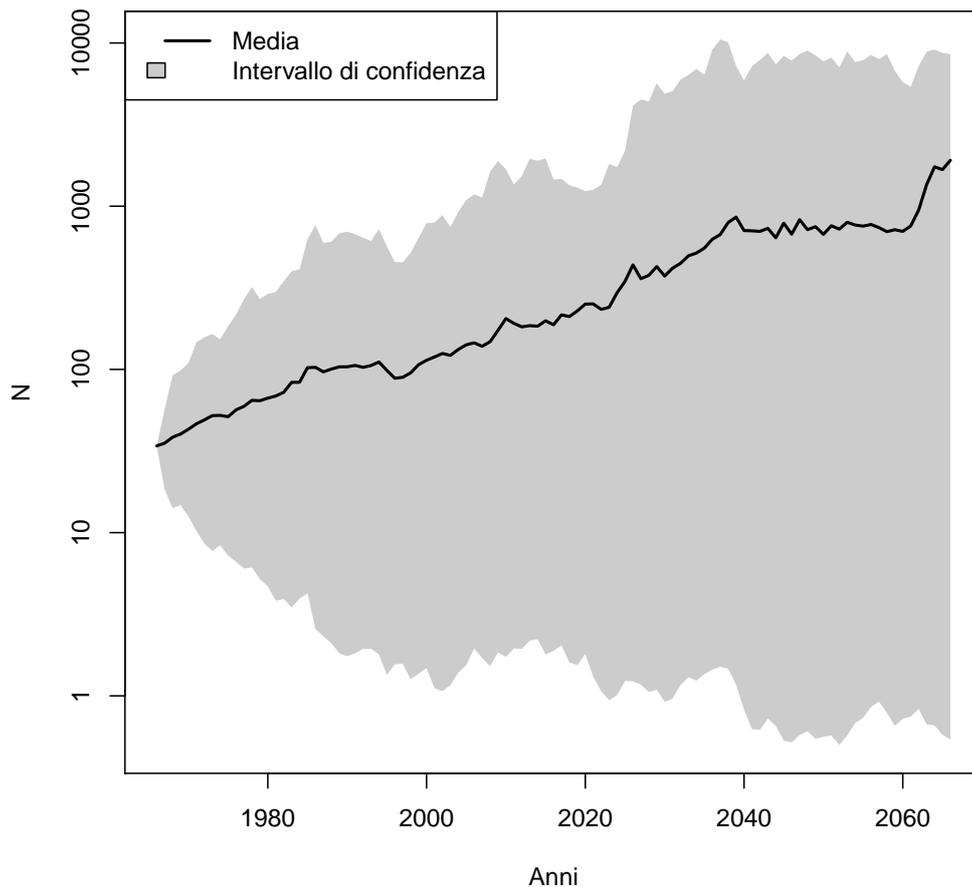
```

```

xpoli <- c(time+1966,time[length(time):1]+1966)
ypoli <- c(sesimbot,sesimtop[length(sesimtop):1])
### area grigia come poligono
polygon(xpoli,ypoli,col="grey80", border=NA)
## visto che ha coperto qualche linea le ritraccio
##matlines(time+1966,N, col=colori)
## media
lines(time+1966,msim, col="black", lwd=2)
legend("topleft", lty=c(1,NA),lwd=c(2,NA), fill=c(0,"grey80"),
      border=c("white","black"),
      legend=c("Media", "Intervallo di confidenza"))

```

Tutti gli anni

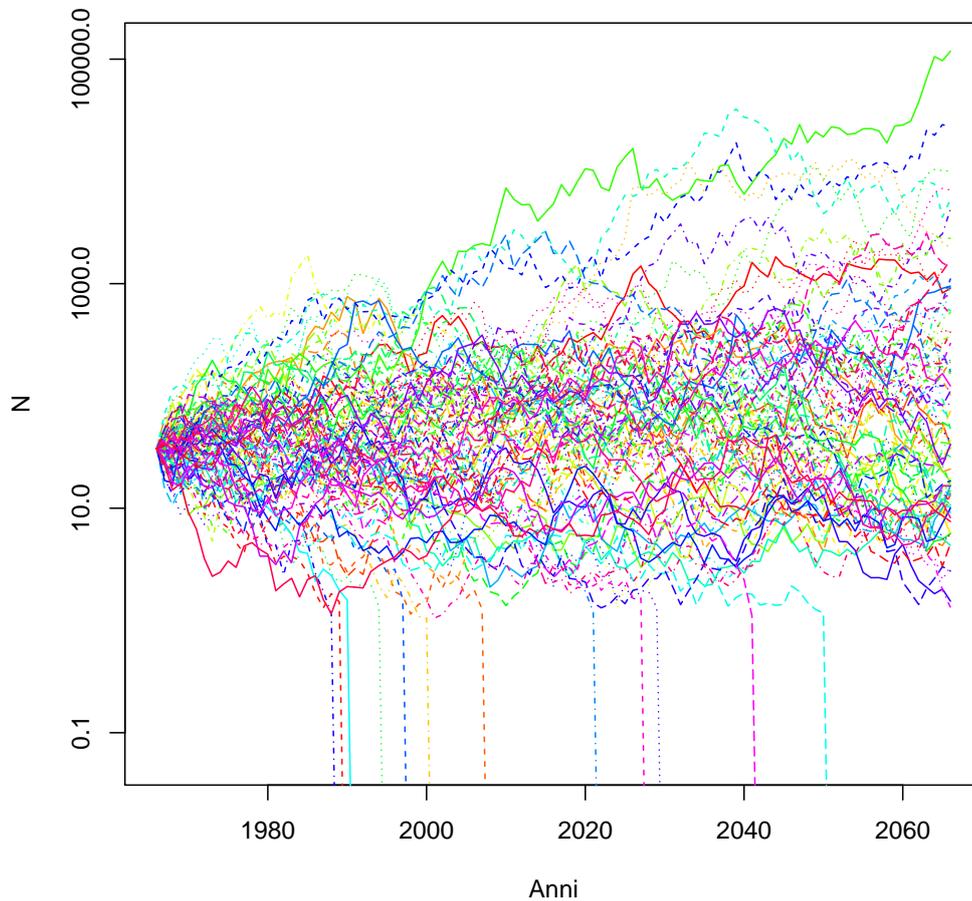


```
## Conto quante simulazioni hanno portato all'estinzione
## guardando quali elementi della matrice sono < 1
## e azzerando quell'elemento e tutti gli elementi
## successivi per quella simulazione
## per poi interrompere il ciclo con break e passare alla colonna
## successiva
for (s in 1:ncol(N)){
  for(i in 1:nrow(N)){
    if(N[i,s] <1) {
      N[i:nrow(N),s] <- 0.0001
      break
    }
  }
}
table(N[time[length(time)],] < 1)

##
## FALSE TRUE
##    88    12

matplot(time+1966,N, col=colori, type="l", ylim=nrangle,
        log="y",main="Tutti gli anni con estinzioni", xlab="Anni")
```

Tutti gli anni con estinzioni

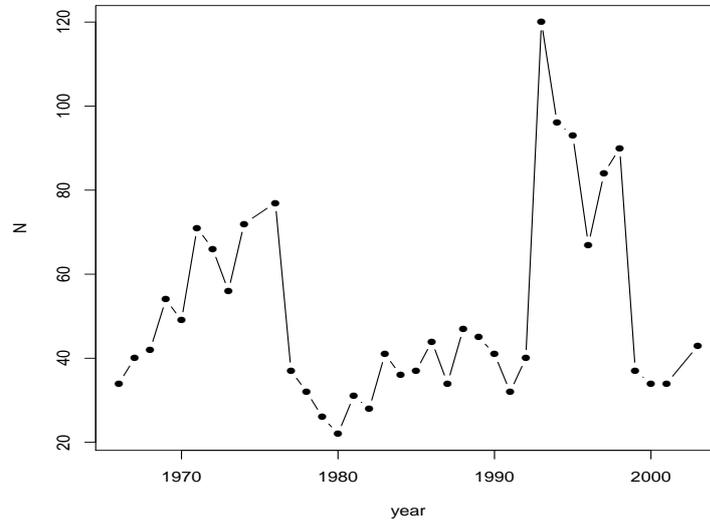


Avrei un 12% di probabilità di estinzione (12 simulazioni sulle 100 effettuate si sono estinte). Dal grafico è facile individuare quelle simulazioni che si sono estinte. L'assunzione è che la popolazione sia isolata. Naturalmente bisognerebbe fare molte più simulazioni.

2.2 Modelli dipendenti dalla densità

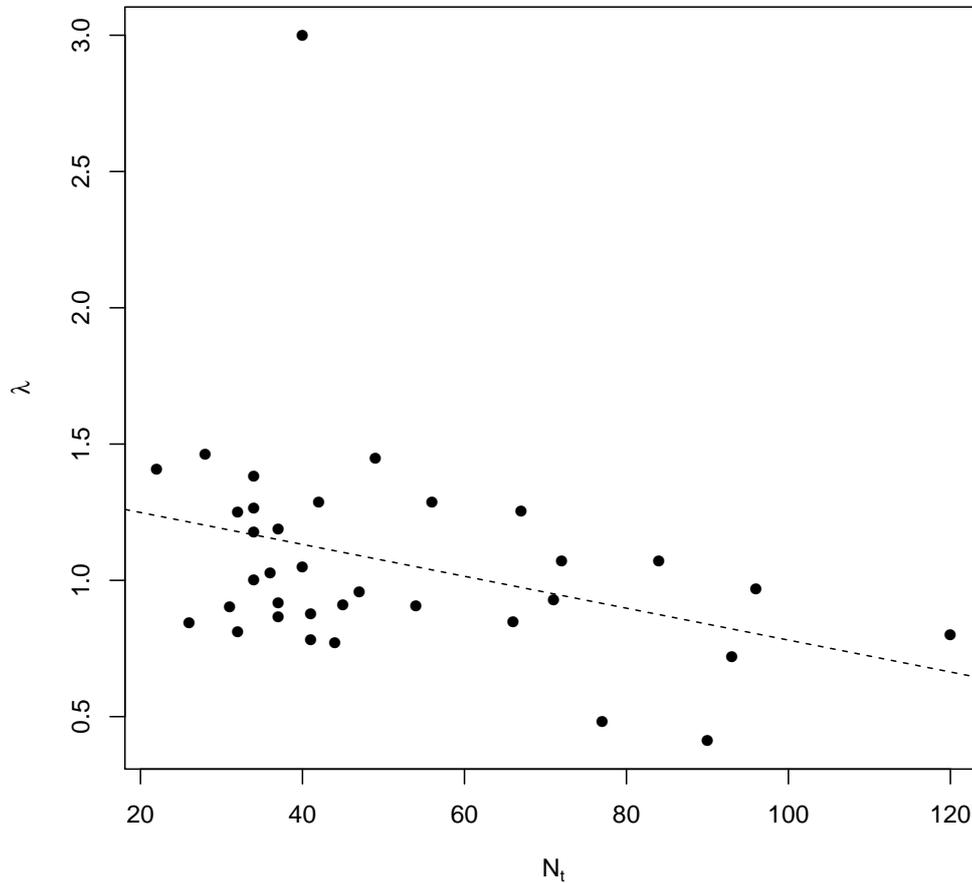
In questa parte del corso introduciamo i modelli dipendenti dalla densità, cominciando dal caso discreto. Si cambia l'assunzione che i tassi di mortalità e natalità siano costanti, e si assumono dipendenti dalla densità e quindi dall' N_t della popolazione.

Ma da cosa si evidenzia la dipendenza dalla densità? Nel caso del "Song Sparrow" l'andamento dell'abbondanza della popolazione è il seguente:



Ma se mostriamo l'andamento di λ in funzione della dimensione della popolazione nell'anno precedente, invece che come al solito in funzione del tempo, otteniamo:

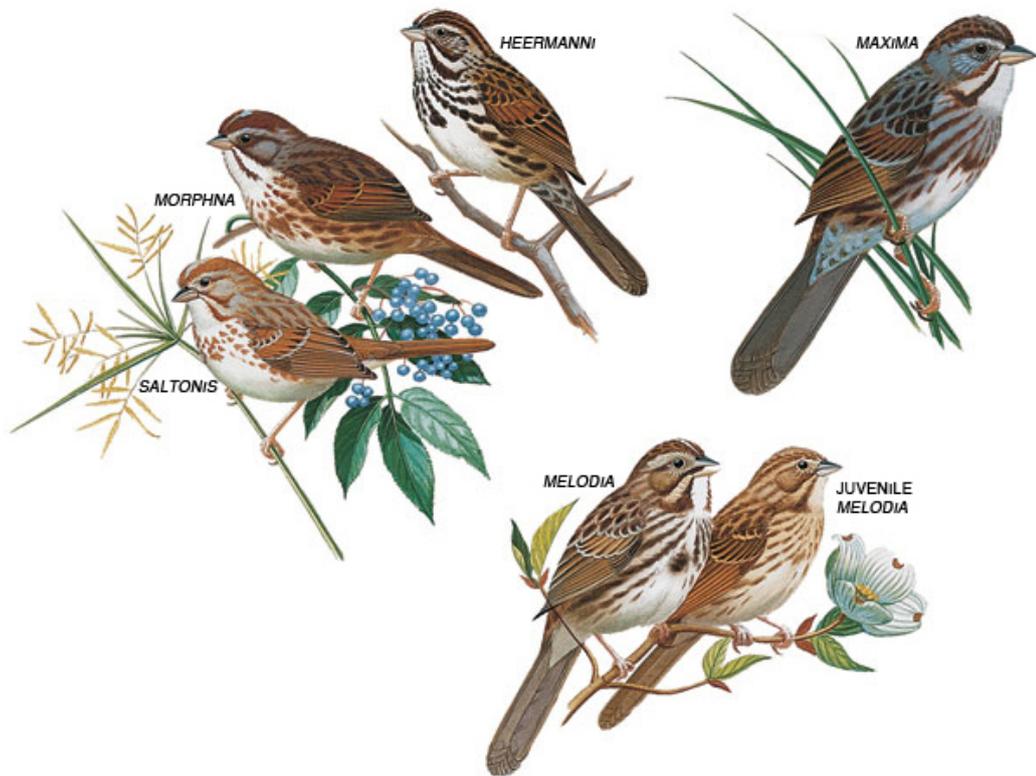
```
l <- d.df$N[-1]/d.df$N[-length(d.df$N)]
plot(l ~ d.df$N[-length(d.df$N)], pch=16,
      ylab=expression(lambda), xlab=expression(N[t]))
abline(lm(l ~ d.df$N[-length(d.df$N)]), lty=2)
```



da quest'ultimo grafico si vede che popolazioni più grandi crescono meno di popolazioni più piccole e si nota come la *crescita* della popolazione sia dipendente in maniera *lineare e negativa* dall'abbondanza o densità della popolazione (a parte un evidente outlier).

Domanda: sapreste motivare ecologicamente il perché di questo andamento? Qual è il processo ecologico sottostante?

La dipendenza dalla densità è quindi evidenziabile con una relazione statistica negativa fra crescita e densità.



2.2.1 Crescita discreta dipendente dalla densità

Richiamiamo il caso di crescita geometrica dell'equazione 2.2:

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$

e ricordiamo che avevamo definito $\lambda = 1 + r_d$ dove r_d è chiamato il *fattore di crescita discreta*. Possiamo quindi scrivere:

$$N_{t+1} = \lambda N_t = N_t(1 + r_d) = N_t + r_d N_t.$$

Per “catturare” in un modello il fenomeno della dipendenza dalla densità non si può usare un r_d costante, ma occorrerà moltiplicarlo per un fattore di correzione che tenga conto della densità e che renda la crescita *pro capite* minore, al crescere della densità della popolazione totale. Quindi, in altre parole, servirebbe una

$$r_d = f(N_t)$$

e tale relazione $f()$ dovrebbe essere negativa, in modo da rendere r_d minore per N_t grandi, fino addirittura a rendere nulla la crescita per N_t molto grandi e, al contrario, rendere massima la crescita quando la popolazione ha densità

bassissima. Inoltre, riferendosi alla figura precedente, potremmo dire che tale relazione sembra lineare.

Il modo più semplice di introdurre questa correzione è moltiplicare r_d per

$$f(N_t) = 1 - \alpha N_t$$

e l'equazione che si ottiene è chiamata **equazione di crescita logistica discreta**:

$$N_{t+1} = N_t + r_d (1 - \alpha N_t) N_t \quad (2.5)$$

che evidenzia che quando $N_t \rightarrow 0$ la crescita *pro-capite* tende a essere r_d e quindi potremmo definire r_d una sorta di *crescita pro-capite massima* o *intrinseca*. Ma quando N_t tende a diventare più grande, il fattore correggerà di più e la crescita diminuirà. Ma per quale valore di N_t la crescita sarà uguale a zero?

Il risultato si ricava partendo dall'equazione precedente, ricavando la crescita per differenza fra il tempo $t + 1$ e il tempo t e ponendola uguale a zero. Si può verificare analiticamente che la crescita sarà zero quando r_d o N_t sono zero che sono dei risultati, per così dire, banali.

$$N_{t+1} - N_t = r_d (1 - \alpha N_t) N_t = 0$$

e quindi, oltre alle soluzioni banali a cui abbiamo accennato, la terza soluzione deriva dal porre

$$(1 - \alpha N_t) = 0$$

$$(1 = \alpha N_t)$$

$$\frac{1}{\alpha} = N_t$$

Quindi anche quando $N_t = 1/\alpha$ la crescita sarà zero.

L'equazione 2.5 nella sua forma forse più nota è ottenuta definendo semplicemente $\frac{1}{\alpha} = K$, dove K è chiamata la *capacità portante*, e quindi l'equazione 2.5 diventa:

$$N_{t+1} = N_t + r_d \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) N_t \quad (2.6)$$

o nella forma equivalente:

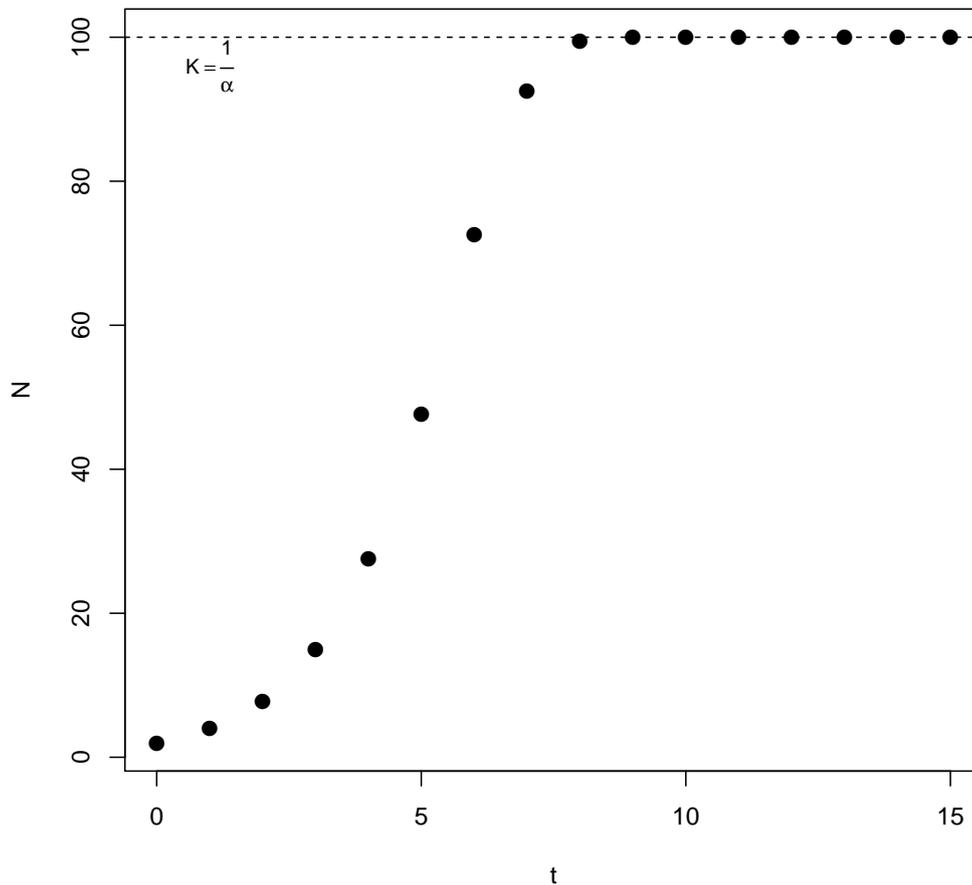
$$N_{t+1} = N_t + r_d \left(\frac{K - N_t}{K}\right) N_t \quad (2.7)$$

Esaminiamo graficamente l'andamento dell'equazione 2.5 e scriviamo in \mathbb{R} una funzione apposita che prenda come argomento un vettore di interi per

il tempo t , un vettore con un elemento per r_d , un altro per α e un altro per il numero iniziale di individui N_0 e ci restituisca un vettore con numero di individui agli intervalli di tempo discreti successivi, passando un passo alla volta da t a $t + 1$:

```
dlogistic <- function(t,rd,alpha,NO){
  N <- rep(NA, length(t))
  N[1] <- NO
  ## Devo fermare i cicli a t-1 per andare a calcolare N per i+1
  for(i in 1:(length(t)-1)) {
    N[i+1] <- N[i] + rd * (1 - alpha * N[i]) * N[i]
  }
  return(N)
}
## un modo alternativo è partire da i=2 e prendere Nt dall'anno
## precedente. I risultati sono uguali.
## dlogistic <- function(t,rd,alpha,NO){
## N <- rep(NA, length(t))
## N[1] <- NO
## for(i in 2:(length(t))) {
##   N[i] <- N[i-1] + rd * (1 - alpha * N[i-1]) * N[i-1]
## }
## return(N)
## }

t <-0:15
rd <-1
alpha <-0.01
NO <-2
N<-dlogistic(t,rd,alpha,NO)
plot(N~t, pch=16,cex=1.4, ylab="N")
abline(h=1/alpha,lty=2)
text(1,96, expression(K==frac(1,alpha)),cex=0.8)
```



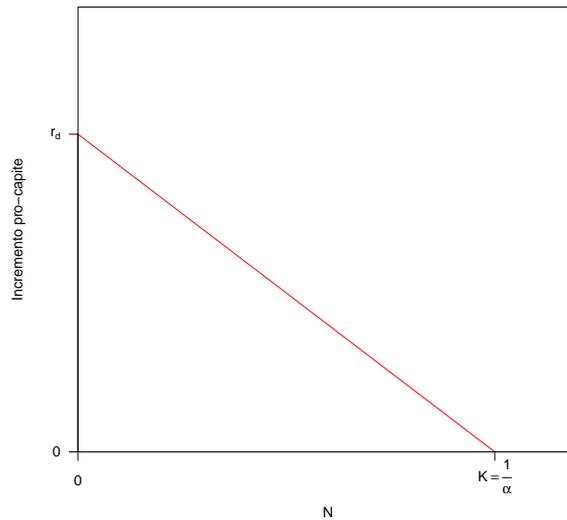
Quindi con questo tipo di crescita la popolazione tende a crescere dapprima in modo esponenziale quando la popolazione è piccola e poi crescerà sempre meno via via che la popolazione aumenta. Quando la popolazione avrà raggiunto la capacità portante, non crescerà più.

Relazione fra crescita e densità

È utile notare che se ricaviamo dall'equazione 2.5 l'incremento pro-capite otteniamo

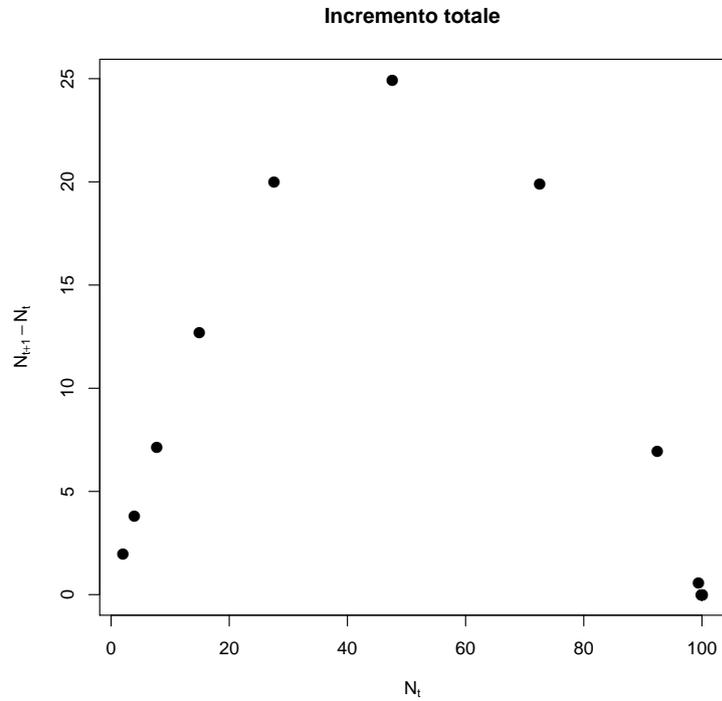
$$\begin{aligned} \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} &= r_d (1 - \alpha N_t) \\ &= r_d - r_d \alpha N_t \end{aligned}$$

che delinea un andamento lineare negativo dell'incremento pro-capite in funzione di N_t . Infatti ponendo $r_d =$ come l'intercetta e $r_d\alpha$ come la pendenza in funzione di N_t , otteniamo il seguente grafico:



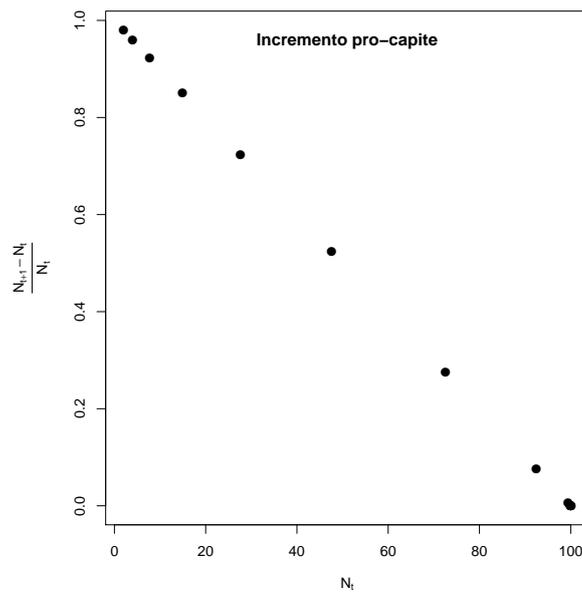
Nel nostro esempio, se calcoliamo l'incremento della popolazione come differenza fra gli N_{t+1} e N_t e lo plottiamo in funzione di N_t otteniamo:

```
total.incr <- N[2:length(N)] - N[1:(length(N)-1)]
per.capita.incr <- total.incr/N[1:(length(N)-1)]
```



In questo grafico si vede che, per la popolazione totale, il massimo dell'incremento si raggiunge per 50 individui, mentre la crescita si abbassa per N più grandi o più piccoli.

Se invece calcoliamo l'incremento *pro-capite* ritroviamo l'andamento lineare negativo previsto.



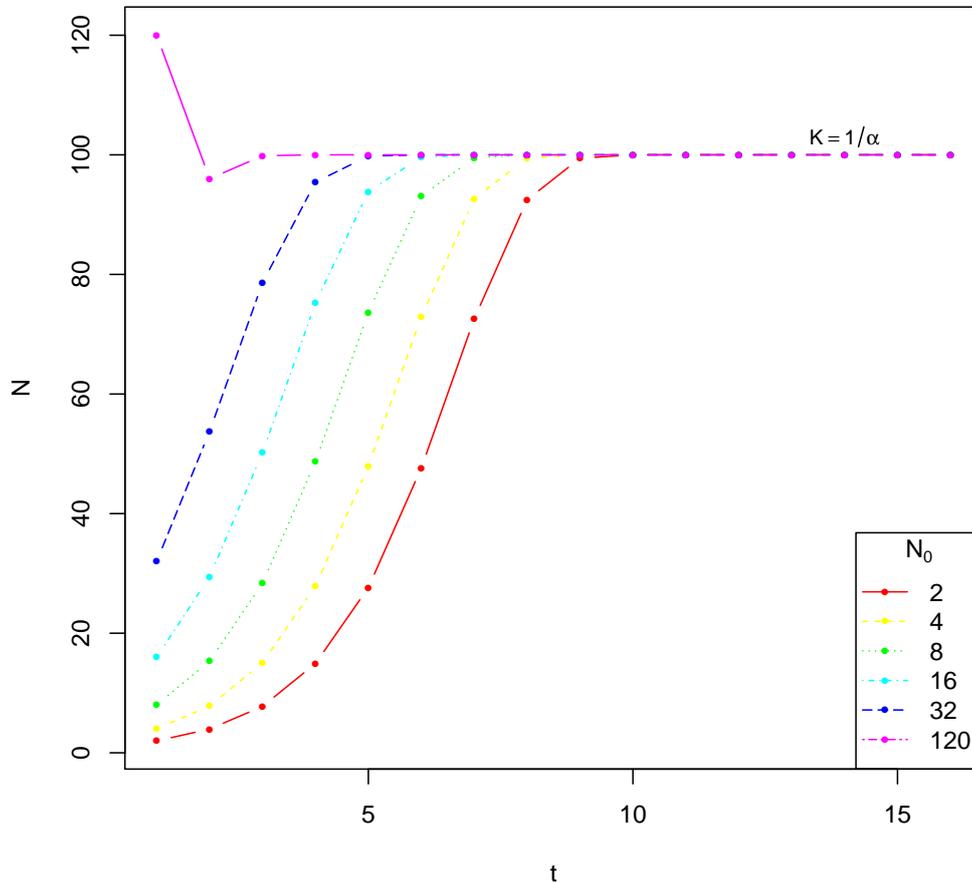
Cambiare N_0

Esaminiamo graficamente cosa cambia nel nostro esempio se aumentiamo il valore di N_0 da 2 a 4, 8, 16, 32 e 120, mantenendo sempre costanti come prima $\alpha = 0.01$ e $r_d = 1$

```
t <-0:15
rd <-1
alpha <-0.01
NO <-c(2,4,8,16,32,120)
N<-sapply(NO,dlogistic, t=t,alpha=alpha, rd=rd)

## in alternativa all'uso di sapply possiamo fare un ciclo for
## che riempie, una alla volta, le colonne di N partendo da NO diversi
## N <- matrix(NA,nrow=length(t), ncol=length(NO))
## for(j in 1:length(NO)){
##     N[,j] <- dlogistic(t,rd,alpha,NO[j])
## }

colori<- rainbow(length(NO))
matplot(N,type="b", col=colori,pch=16,cex=0.6,xlab="t")
legend("bottomright", lty=1:length(NO), pch=16,
      pt.cex=0.6, col=colori,
      legend=NO, title=expression(N[0]))
text(14,103, expression(K==1/alpha),cex=0.8)
```



A differenza dal caso dei modelli indipendenti dalla densità, qui il numero di individui raggiunto dalle popolazioni è lo stesso per qualsiasi numero di individui di partenza: è sufficiente che $N_0 > 0$ affinché, dopo un certo periodo, la popolazione converga al valore di K . Si dice che K è un *attrattore*. Anche se una popolazione parte con un “vantaggio” dopo un po’ di tempo essa viene “raggiunta” dalle popolazioni che avevano uno svantaggio iniziale. Il fenomeno della dipendenza dalla densità qui sembra stabilire una sorta di meccanismo di “auto-regolazione” della popolazione

Cambiare α

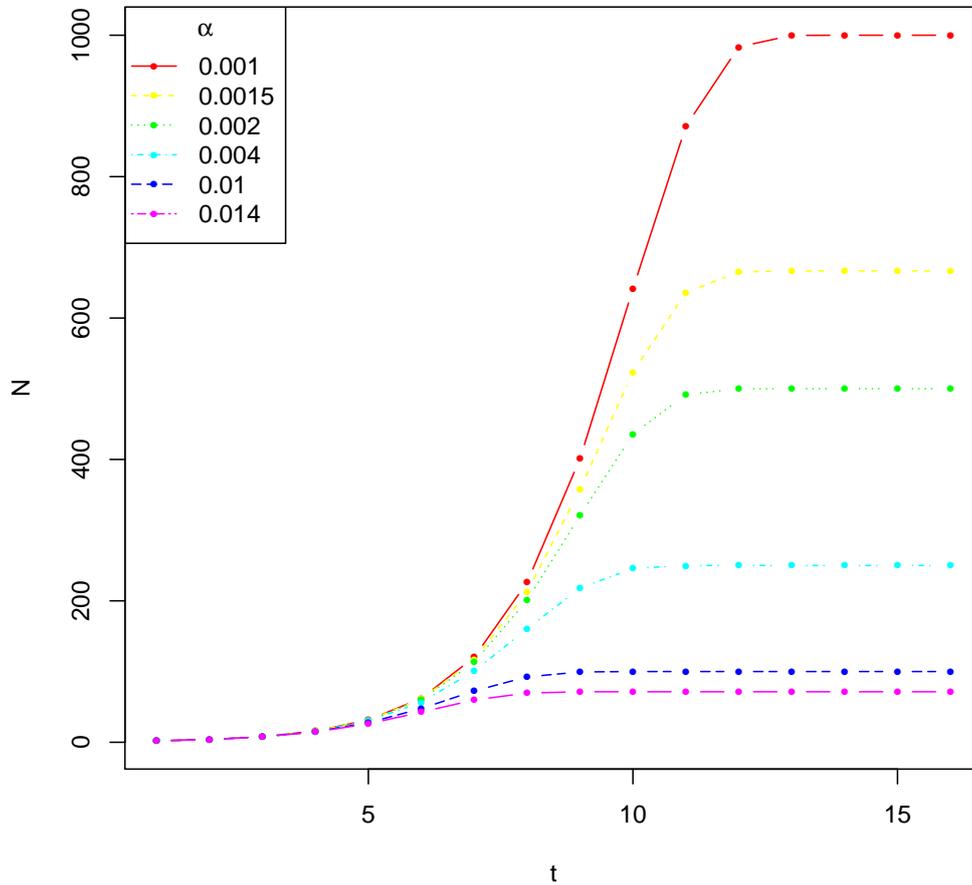
Stavolta esaminiamo graficamente cosa cambia nel nostro modello se applichiamo valori di α diversi: da 0.01 lo rendiamo più piccolo a 0.001, 0.0015,

0.002 e 0.004 e anche più grande 0.014, mantenendo sempre uguali come prima $N_0 = 2$ e $r_d = 1$

```
t <-0:15
rd <-1
alpha <-c(0.001,0.0015,0.002,0.004, 0.010, 0.014)
NO <- 2
N<-sapply(alpha,dlogistic, t=t,NO=NO, rd=rd)

## in alternativa all'uso di sapply possiamo fare un ciclo for
## che riempie, una alla volta, le colonne di N partendo da alpha diversi
## N <- matrix(NA,nrow=length(t), ncol=length(alpha))
## for(j in 1:length(alpha)){
##     N[,j] <- dlogistic(t,rd,alpha[j],NO)
## }

colori<- rainbow(length(alpha))
matplot(N,type="b", col=colori,pch=16,cex=0.6,xlab="t")
legend("topleft", lty=1:length(alpha), pch=16,
       pt.cex=0.6, col=colori,
       legend=alpha, title=expression(alpha))
```



In questo caso, come era facile prevedere, cambiando α , stiamo cambiando ovviamente K che rappresenta il plateau della curva, la capacità portante, cioè il valore alla quale la popolazione tenderà dopo qualche generazione. Popolazioni con valori di α diversi cresceranno fino a livellarsi per valori pari a $1/\alpha$. Notare la scala dell'asse delle ordinate che è diversa dai grafici precedenti.

Cambiare r_d

A questo punto può sembrare facile studiare i cambiamenti delle popolazioni se cambiamo i valori di r_d . Vedremo che ci saranno delle sorprese. Effettuiamo il solito grafico con valori crescenti di r_d che dal valore di 1 crescono fino a 2.8 con passo 0.3

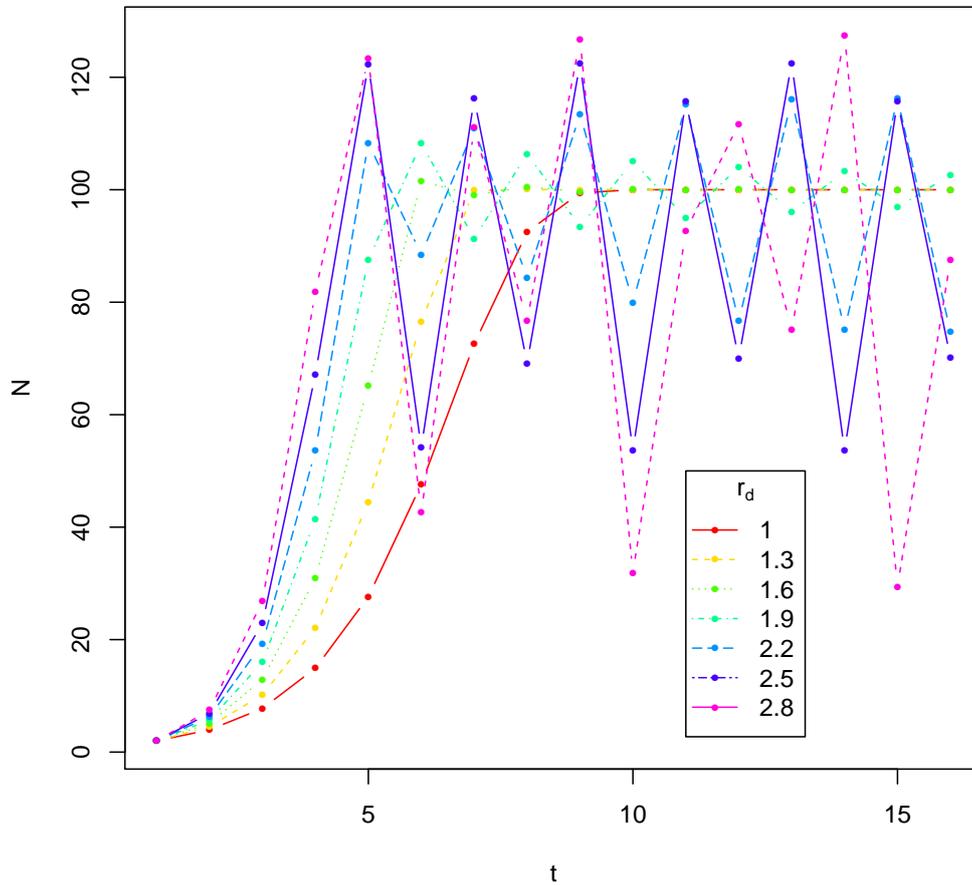
```
t <-0:15
rd <- seq(1,2.8,0.3)
rd

## [1] 1.0 1.3 1.6 1.9 2.2 2.5 2.8

alpha <-0.01
NO <-2
N <-sapply(rd,dlogistic, t=t,NO=NO, alpha=alpha)

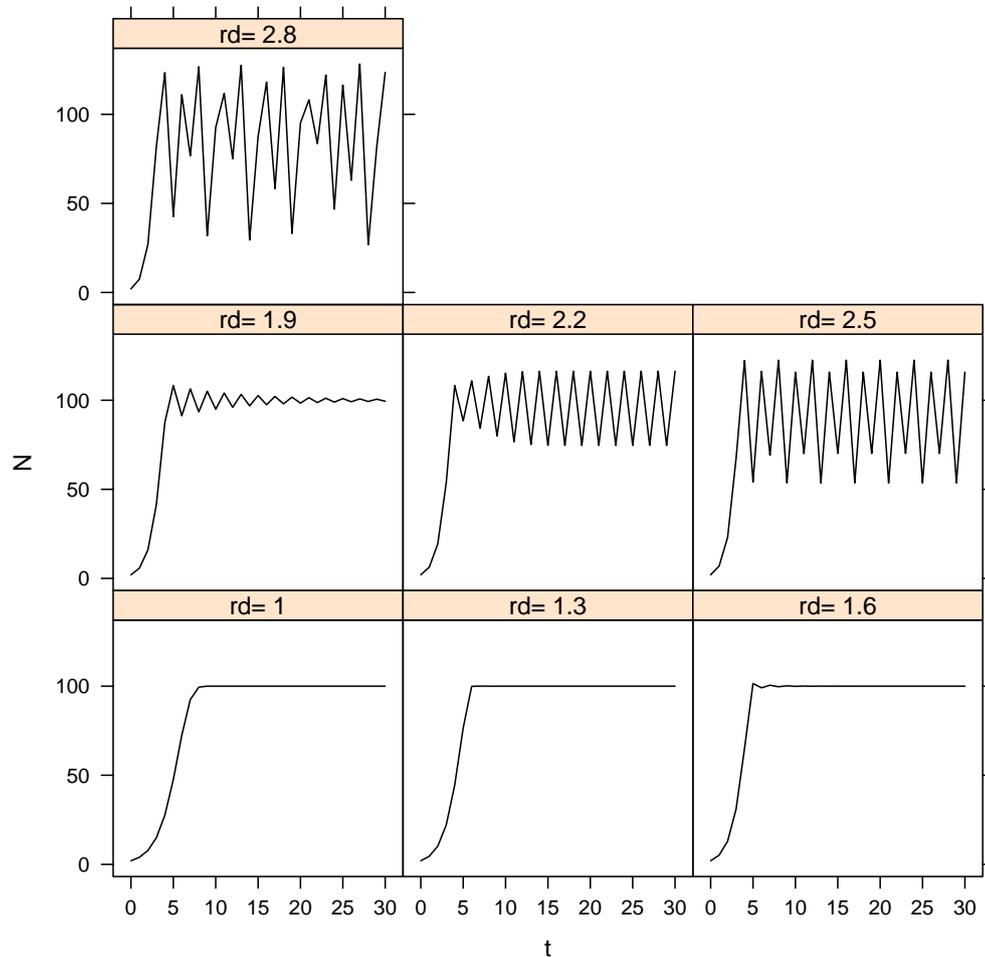
## in alternativa all'uso di sapply possiamo fare un ciclo for
## che riempie, una alla volta, le colonne di N partendo da rd diversi
## N <- matrix(NA,nrow=length(t), ncol=length(rd))
## for(j in 1:length(rd)){
##     N[,j] <- dlogistic(t,rd[j],alpha,NO)
## }

colori<- rainbow(length(rd))
matplot(N,type="b", col=colori,pch=16,cex=0.6,xlab="t")
legend(11,50, lty=1:length(rd), pch=16,
      pt.cex=0.6, col=colori,
      legend=rd, title=expression(r[d]))
```



L'effetto ottenuto stavolta è abbastanza sorprendente. Per studiarlo meglio produciamo un plot separato per ogni valore diverso di r_d utilizzando il pacchetto `lattice` e allunghiamo t fino a 30 generazioni:

```
library(lattice)
t<-0:30
N<-sapply(rd,dlogistic, t=t,N0=N0, alpha=alpha)
rdf <-as.factor(paste("rd=",as.character(rd)))
N.df <-data.frame(N=as.vector(N),t,
                  rd=rep(rdf, rep(length(t), length(rdf))))
xyplot(N ~t | rd,data=N.df,type="l",col=1,
       layout=c(3,3,1),scale=list(alternating=FALSE))
```



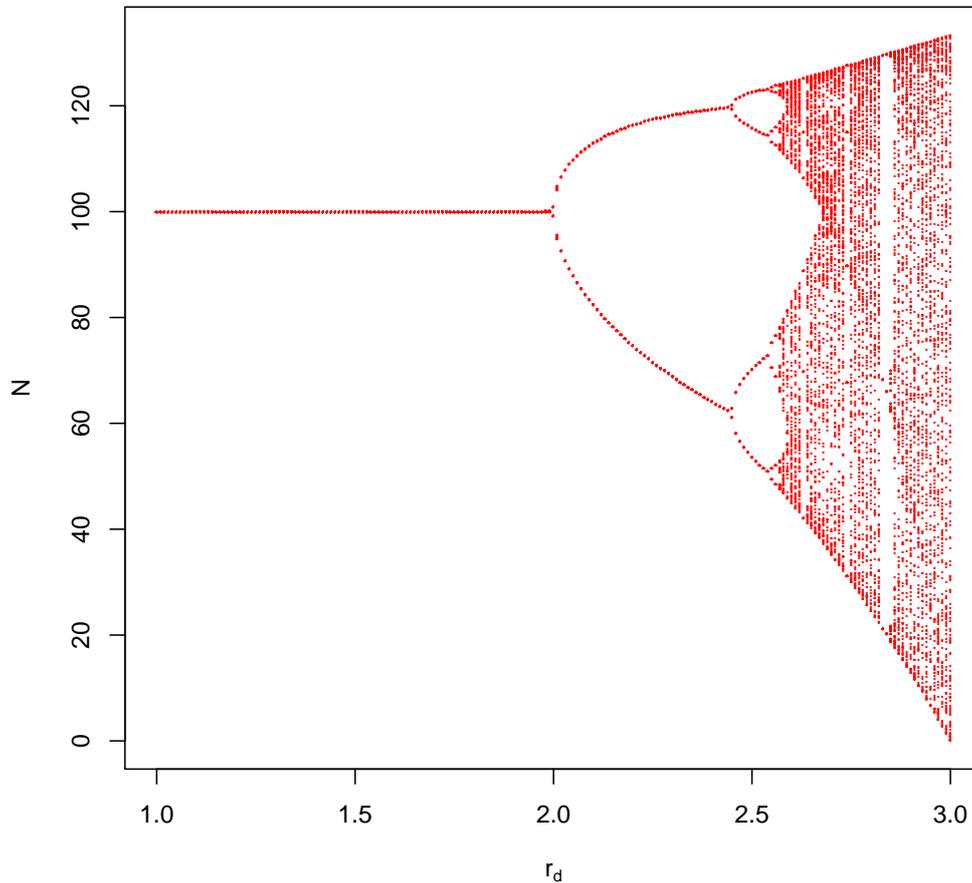
Guardando attentamente quest'ultima figura partendo dal basso a sinistra per $r_d = 1$, proseguendo a destra e in alto per valori via via più elevati di r_d , si può osservare un trend. Le prime due figure non mostrano sostanziali sorprese, ma proseguendo si nota che il valore della popolazione al *plateau* tende ad oscillare, dapprima fino a smorzarsi, ma poi ad amplificarsi fino a diventare apparentemente irregolare e casuale. Quello che succede è che emerge un comportamento della popolazione che tende dapprima a dei *cicli limite* e poi al *caos deterministico*.

Più in dettaglio per valori di $r < 2$ la popolazione tende a raggiungere un unico punto di attrazione, per $2 < r_d < 2.449$ la popolazione è attratta in due punti e continuerà ad oscillare tra questi due punti (*ciclo limite*), indipendentemente dal valore iniziale. Per $r_d = 2.5$ il numero di attrattori aumenta a 4. Aumentando il valore di r_d il numero di attrattori diventerà poi 8, 16,

32 ... eccetera. Per $r_d > 2.57$ i cicli limite si trasformano in *caos* che è caratterizzato da un trend con assenza di ripetizioni, traiettorie deterministiche oscillanti che dipendono però dal valore iniziale della popolazione.

Questo fenomeno, chiamato *caos deterministico*, è stato descritto per la prima volta da Robert May in un famoso articolo su Science nel 1974, partendo da un'equazione molto semplice uguale a questa che può, come avete visto, portare a fenomeni molto complessi. Questo articolo e molti altri che seguirono su questo argomento hanno suscitato molto interesse da parte degli ecologi. L'interesse deriva dal fatto che i trend temporali caotici descritti sembrano apparentemente casuali, ma sono fenomeni strettamente deterministici descritti perfettamente dalle equazioni deterministiche. In nessuna parte del modello ci sono delle estrazioni a sorte. Gli ecologi allora si sono chiesti se molti dei pattern osservati in natura, che a prima vista sembrano casuali, fossero in realtà dovuti a processi strettamente deterministici descrivibili da equazioni matematiche precise e senza errore.

Esaminando N in funzione di r_d ed in particolare plottando gli *attrattori stabili* in funzione di r_d si ottiene la figura seguente.



Ma come si interpreta questa figura? Per $r_d < 2$ c'è un unico valore di N che funziona da attrattore stabile. Via via che r_d cresce, aumenta anche il numero degli attrattori: per $2 < r_d < 2.45$ abbiamo improvvisamente due possibili attrattori (*ciclo limite*) che si separano sempre di più man mano che r_d aumenta. Il punto a $r_d = 2$ è chiamato *biforcazione*. Ad $r_d \approx 2.45$ c'è un'altra biforcazione e ciascun attrattore si biforca producendo quindi 4 punti di attrazione, che tendono a loro volta a separarsi. Ad $r_d \approx 2.53$ c'è un'ulteriore biforcazione che porta a 8 attrattori. Tutti questi attrattori sono *periodici*, in quanto la popolazione raggiungerà ognuno di questi N ad intervalli regolari.

Al crescere di r_d il numero di attrattori continuerà a raddoppiare fino a diventare un numero infinito di attrattori unici. Quindi il caos è un meccanismo non casuale che determina un andamento non ripetuto.

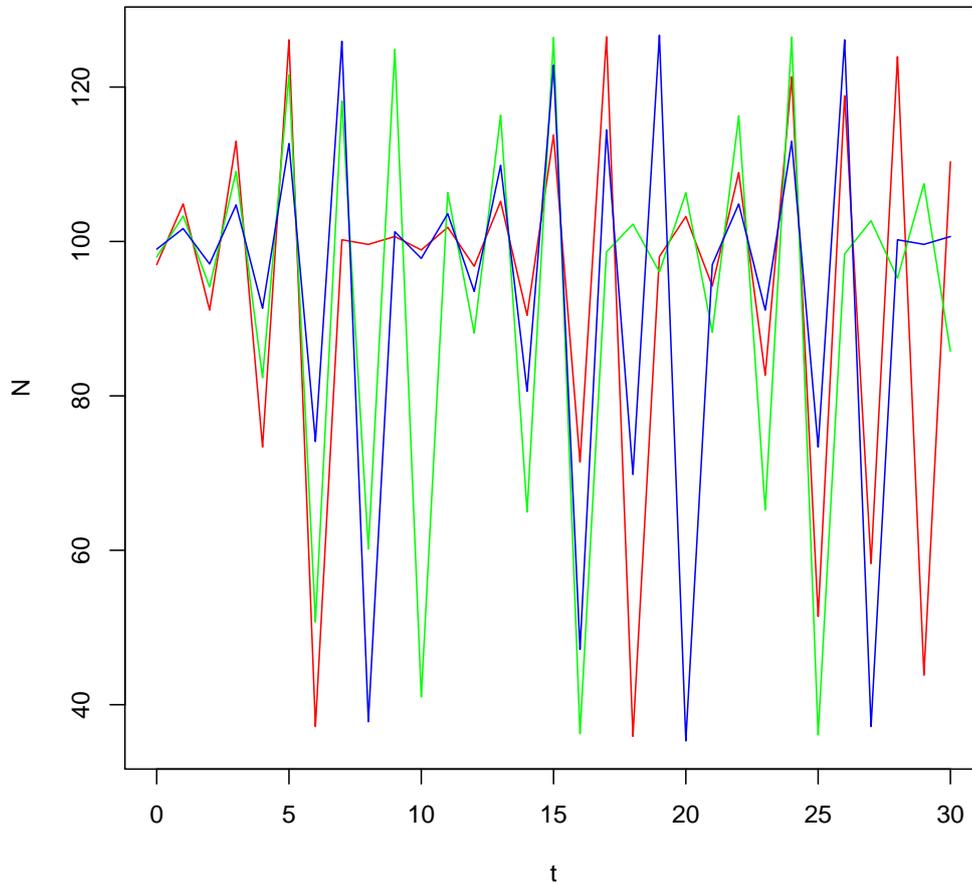
Come reagisce il caos al variare delle condizioni iniziali

Come spesso abbiamo fatto esploriamo ora come cambia la dinamica caotica al cambiare delle condizioni iniziali anche di uno o pochi individui. Proviamo a vedere la dinamica nel tempo di tre popolazioni con $N = 97, 98$ e 99 individui, tutte con un r_d piuttosto elevato che induca una dinamica caotica:

```
NO <- c(97,98,99)
t <- 0:30
N <- sapply(NO,function(n0) dlogistic(t=t,rd=2.7,alpha=0.01,NO=n0))

## in alternativa all'uso di sapply possiamo fare un ciclo for
## che riempie, una alla volta, le colonne di N partendo da NO diversi
## N <- matrix(NA,nrow=length(t), ncol=length(NO))
## for(j in 1:length(NO)){
##   N[,j] <- dlogistic(t,rd=2.7, alpha=0.01, NO[j])
## }

colori <- c("red", "green", "blue")
matplot(t,N, type="l", col=colori, lty=1)
```



Si nota come la dinamica iniziale sia molto simile, ma col trascorrere del tempo le piccole differenze iniziali determinano delle notevoli differenze nella dinamica caotica delle tre popolazioni.

Questo effetto, applicato ai modelli di previsione del tempo ha portato Edward Lorenz nel 1972 ad intitolare un articolo scientifico così: “*Does the Flap of a Butterfly’s Wings in Brazil set off a Tornado in Texas?*”, coniando così il famoso *butterfly effect*, che allude al fatto che piccoli cambiamenti nelle condizioni iniziali, come il battito d’ali di una farfalla, possa determinare delle traiettorie completamente diverse riguardanti fenomeni su larga scala. Il *butterfly effect* rende in qualche modo conto di come piccole differenze iniziali determinino di fatto l’impossibilità di fare delle previsioni.

Da parte degli ecologi, in passato, è stata dedicata molta energia e tempo per scoprire se particolari modelli esibivano vero caos o semplici attrattori

periodici. Attualmente questo tipo di ricerche è sostanzialmente abbandonato. Ma il punto chiave è comunque che meccanismi semplici possono generare dinamiche estremamente complesse.

2.2.2 Crescita continua dipendente dalla densità

La versione classica della crescita continua dipendente dalla densità è l'*equazione di crescita logistica continua*, che è la versione continua dell'equazione 2.7 data precedentemente:

$$\frac{dN}{dt} = r N \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (2.8)$$

che è uguale alla seguente versione:

$$\frac{dN}{dt} = r N (1 - \alpha N) \quad (2.9)$$

che, svolgendo il prodotto, porta alla seguente:

$$\frac{dN}{dt} = r N - r \alpha N^2 \quad (2.10)$$

5.

Pensiamo ad una popolazione che inizia con pochi individui e quindi con un $N \ll K$ il termine fra parentesi dell'equazione 2.8 potrebbe essere vicino a 1. Oppure riferendosi all'equazione 2.9 quando $N \rightarrow 0$ allora $(\alpha N) \rightarrow 0$ e il termine fra parentesi diventa molto piccolo e trascurabile. Quindi, quando succede questo, la popolazione tende a crescere con tasso $r N$ e quindi secondo un esponenziale. La crescita tenderà poi a rallentare quando N si avvicinerà a K .

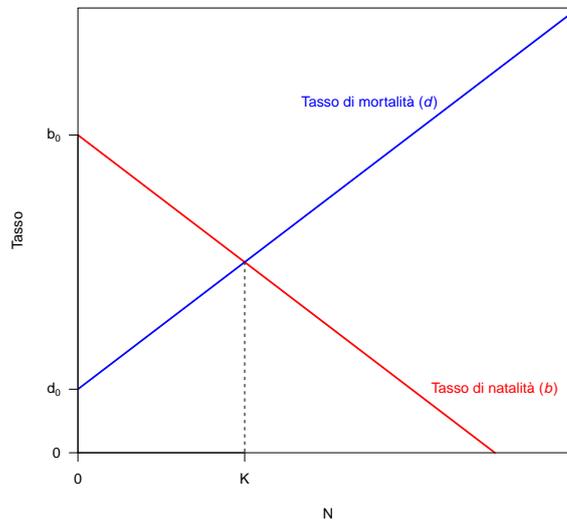
Generalizzazione della logistica

Anche nel caso dell'equazione logistica continua il termine α ha lo stesso significato del caso discreto: esprime quanto cala il tasso di riproduzione *pro-capite* al crescere di N . In realtà, come abbiamo visto per il caso continuo della crescita esponenziale, il tasso istantaneo di crescita r della popolazione dipende dai tassi istantanei di natalità b e di mortalità d , che, nel caso di crescita continua, erano costanti, ma che in questo caso dipendono da N . Il tasso di natalità è assunto calare in modo lineare al crescere di N e il tasso di mortalità è assunto crescere in modo lineare al crescere di N . In ogni

⁵L'equazione 2.10 è l'equazione di una parabola in N con concavità verso il basso e con vertice $(\frac{1}{2\alpha}, \frac{r}{4\alpha})$

punto la popolazione crescerà o calerà in modo proporzionale alla differenza fra questi due tassi.

Esiste un punto nel quale il tasso istantaneo di mortalità e di natalità si equivalgono e in quel punto la popolazione non cala e non cresce: ha raggiunto la capacità portante K . Se una perturbazione portasse la popolazione a valori maggiori di K , il tasso di mortalità prevarrebbe sul tasso di natalità ($b < d$) e la popolazione calerebbe di nuovo fino alla capacità portante. Se la perturbazione portasse la popolazione a valori minori di K , essa aumenterebbe fino a K perché la natalità sarebbe maggiore della mortalità ($b > d$).



Per modellizzare la dipendenza dalla densità del tasso di natalità, che chiameremo b' , e mortalità che chiameremo d' e l'equazione 2.8 diventa:

$$\frac{dN}{dt} = (b' - d') N \quad (2.11)$$

e quindi prepariamo le seguenti due equazioni che esprimono un andamento lineare dei tassi di mortalità e natalità al crescere di N come nel grafico precedente

$$b' = b - aN \quad (2.12)$$

$$d' = d + cN \quad (2.13)$$

per cui l'equazione 2.11 diventa

$$\frac{dN}{dt} = [(b - aN) - (d + cN)] N$$

che, riarrangiando, diventa

$$\frac{dN}{dt} = [(b - d) - (a + c)N] N$$

moltiplicando per $[(b - d)/(b - d)]$ che vale 1, ottengo

$$\frac{dN}{dt} = \left[\frac{(b - d)}{(b - d)} \right] [(b - d) - (a + c)N] N$$

$$\frac{dN}{dt} = (b - d) \left[\frac{(b - d)}{(b - d)} - \frac{(a + c)}{(b - d)} N \right] N$$

sostituendo $r = (b - d)$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \frac{(a + c)}{(b - d)} N \right]$$

e ponendo $\frac{(a+c)}{(b-d)} = \alpha$ ottengo l'equazione 2.9. Si tenga presente che a, b, c e d sono tutte costanti e quindi che anche α è costante.

Si può dimostrare che anche se solo uno dei due tassi non è dipendente dalla densità e rimane costante al crescere di N , l'equazione della logistica rimane valida.

Con qualche modifica il modello potrebbe anche includere degli andamenti non lineari della mortalità e della natalità in funzione di N (per esempio a causa del famoso effetto Allee), ma in pratica nelle popolazioni reali, questo comporterebbe degli ulteriori parametri da stimare.

Il grande vantaggio del modello dell'equazione 2.9 è la sua semplicità e il fatto che riesca a "catturare" o riassumere sufficientemente bene molti andamenti delle popolazioni naturali.

Integrale

L'equazione 2.8 può essere risolta abbastanza facilmente. Si parte da:

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

e per prima cosa occorre separare le variabili N a sinistra e t a destra. Per farlo moltiplico sinistra e destra per dt

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

poi divido sinistra e destra per $N \left(\frac{K-N}{K} \right)$

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

A questo punto posso integrare sia a sinistra, sia a destra

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

L'integrale di destra è facile:

$$\int r dt = r \int dt = rt + C_1.$$

Lo mettiamo da parte e lo riprenderemo dopo.

Per calcolare l'integrale di sinistra devo fare qualche passaggio in più. In particolare noto che:

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

tolgo e aggiungo N al numeratore:

$$= \frac{K-N+N}{N(K-N)} = \frac{K-N}{N(K-N)} + \frac{N}{N(K-N)} = \frac{1}{N} + \frac{1}{K-N}$$

Quindi, ritornando all'integrale di sinistra di prima:

$$\begin{aligned} \int \frac{dN}{N \left(\frac{K-N}{K} \right)} &= \int \left(\frac{1}{N} + \frac{1}{K-N} \right) dN \\ &= \int \frac{1}{N} dN + \int \frac{1}{K-N} dN \end{aligned}$$

Questi due integrali sono ora piuttosto facili, infatti ponendo $K-N = u$ ho che $\frac{du}{dN} = -1$; $du = -dN$ e quindi $dN = -du$ e quindi sostituendo nella precedente ho che:

$$\begin{aligned} &= \int \frac{1}{N} dN - \int \frac{1}{u} du \\ &= \log |N| - \log |u| + C_2 \\ &= \log N - \log(K-N) + C_2 \end{aligned}$$

e riportando anche l'integrale di destra che avevamo lasciato

$$\log N - \log(K-N) = rt + C$$

dove $C = C_1 - C_2$. Proseguendo e cambiando di segno a destra e a sinistra:

$$\log(K - N) - \log N = \log\left(\frac{K - N}{N}\right) = -rt - C$$

$$e^{\log\frac{K-N}{N}} = e^{-rt-C}$$

$$\frac{K - N}{N} = e^{-rt-C} = e^{-C} e^{-rt}$$

sostituendo $A = e^{-C}$

$$\frac{K - N}{N} = A e^{-rt} \quad (2.14)$$

$$\frac{K}{N} - 1 = A e^{-rt}$$

$$\frac{K}{N} = A e^{-rt} + 1$$

Ora ricaviamo N :

$$K = (A e^{-rt} + 1) N$$

$$N = \frac{K}{A e^{-rt} + 1} \quad (2.15)$$

Per trovare il valore di A si può utilizzare l'equazione 2.14 per $t = 0$ cioè quando la popolazione ha l'abbondanza iniziale $N = N_0$

$$\frac{K - N_0}{N_0} = A e^{-r0} = A$$

Sostituendo questo risultato dentro all'equazione 2.15 si ottiene:

$$N = \frac{K}{\left(\frac{K-N_0}{N_0}\right) e^{-rt} + 1} = \quad (2.16)$$

$$\frac{K}{\left(\frac{K-N_0}{N_0}\right) \frac{1}{e^{rt}} + 1}$$

$$N = \frac{K}{\frac{K-N_0}{N_0 e^{rt}} + 1} = \frac{K}{\frac{K-N_0+N_0 e^{rt}}{N_0 e^{rt}}}$$

$$N = \frac{K N_0 e^{rt}}{K - N_0 + N_0 e^{rt}} = \frac{K N_0 e^{rt}}{K \left(1 - \frac{N_0}{K} + \frac{N_0 e^{rt}}{K}\right)}$$

$$N = \frac{N_0 e^{rt}}{1 + \frac{N_0}{K} (e^{rt} - 1)} \quad (2.17)$$

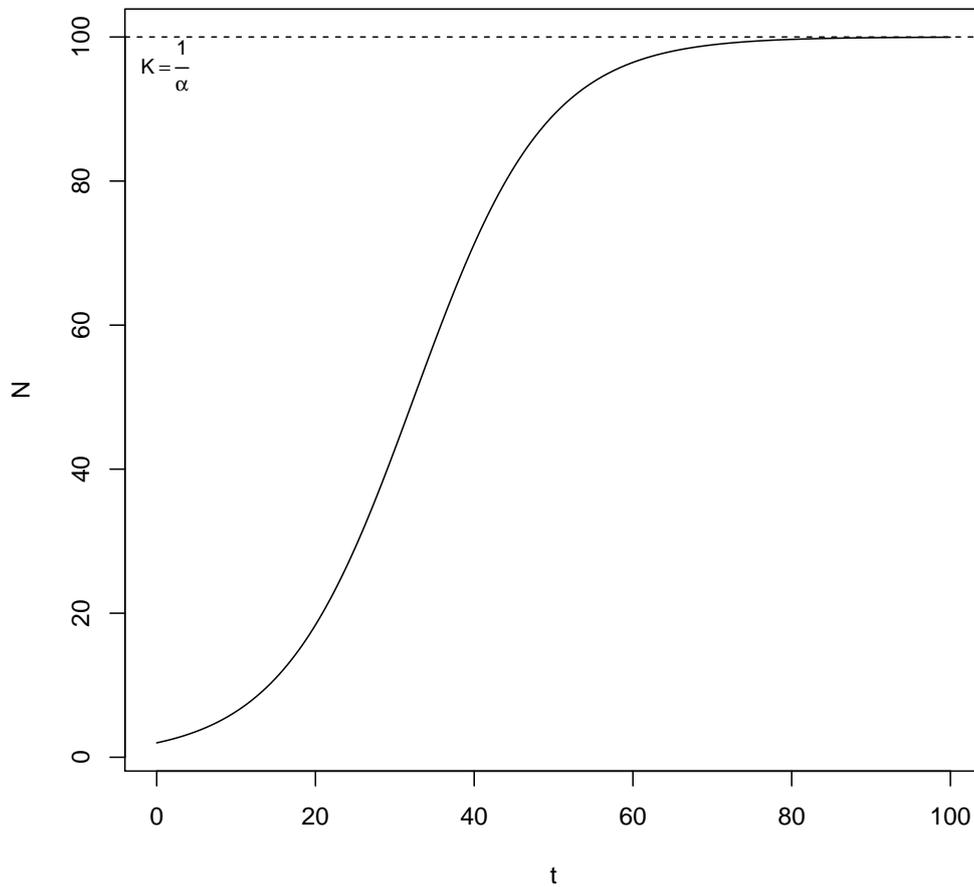
che, sostituendo come al solito $\alpha = \frac{1}{K}$, diventa finalmente

$$N = \frac{N_0 e^{rt}}{1 + \alpha N_0 (e^{rt} - 1)} \quad (2.18)$$

Quest'equazione permette di calcolare l'abbondanza della popolazione in qualsiasi punto nel tempo, anche per frazioni dell'intervallo di tempo, se sono noti i parametri, e non serve passare da N_t a N_{t+1} come nel caso discreto. Assieme alla sua derivata (equazione 2.9 e 2.8 è una delle equazioni più importanti dell'ecologia e fu introdotta da

Nei libri si trova scritta in varie forme che generalmente corrispondono ad una delle nostre equazioni 2.18, 2.17 o 2.16. In particolare dall'equazione 2.16 si vede bene che per $t \rightarrow \infty$, N tende a diventare $N \rightarrow K$, dove K ha lo stesso significato del caso della logistica discreta ed è la capacità portante della popolazione e che anche qui è un attrattore stabile della popolazione.

```
## funzione logistica continua
dclogistic <- function(t,r,alpha,N0){
  return((N0*exp(r*t))/(1+alpha*N0*(exp(r*t)-1)))
}
t<-seq(0,100,0.2)
N0 <- 2
alpha<-0.01
r <- 0.12
plot(t,dclogistic(t,r, alpha,N0),type="l",ylab="N")
abline(h=1/alpha,lty=2)
text(1,96, expression(K==frac(1,alpha)),cex=0.8)
```



Dinamica all'equilibrio

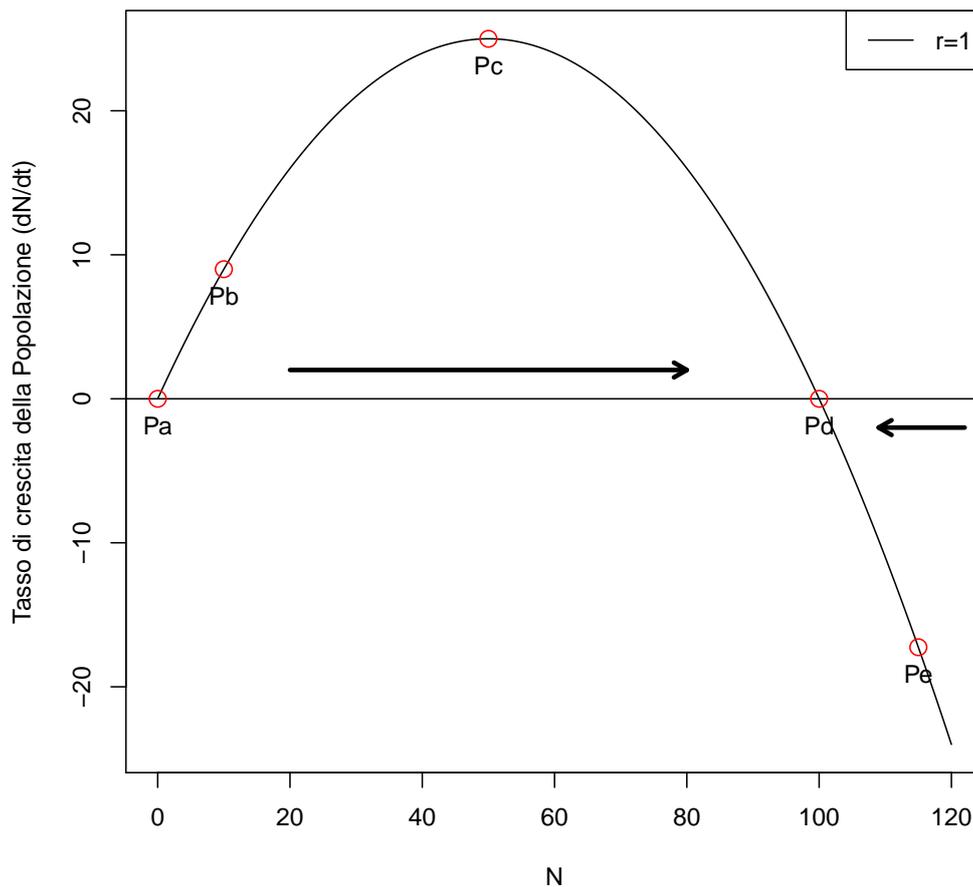
Se mettiamo in grafico l'andamento del tasso di crescita della popolazione in funzione di N , facendo riferimento all'equazione 2.9 otteniamo il seguente grafico:

```
pop.growth.rate <- function(r,alpha,N){
  return(r*N*(1-alpha*N))
}
r<-1
alpha<-0.01
N<- seq(0,120,0.1)
plot(pop.growth.rate(r,alpha,N)~ N, type="l",
```

```

    ylab="Tasso di crescita della Popolazione (dN/dt)")
abline(h=0)
legend("topright", "r=1", lty=1)
## Aggiungiamo alcuni punti con etichette
N <-c(0,10,50,100,115)
points(N, pop.growth.rate(r,alpha,N), cex=1.5, col="red")
text(N, pop.growth.rate(r,alpha,N), paste("P",letters[1:5],sep=""),
     adj=c(0.5,2))
## frecce
arrows(20,2,80,2,length=0.1, lwd=3)
arrows(122,-2,109,-2, ,length=0.1, lwd=3)

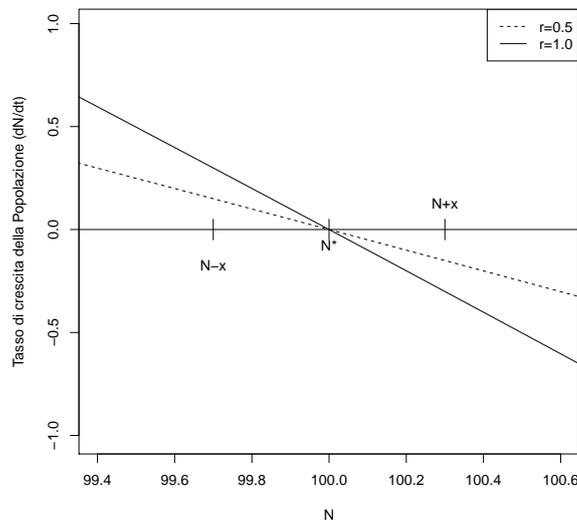
```



Dal grafico si nota bene quando il tasso di crescita popolazione è positivo e quando è negativo. I punti all'equilibrio sono quando la popolazione è

stabile, cioè non cresce e non cala, cioè quando la derivata è uguale a zero. Nel nostro grafico corrispondono ai punti Pa e Pd . Il punto Pa però è un punto di equilibrio banale e che corrisponde ad una popolazione nulla. Questo punto è anche un punto di equilibrio instabile che, se perturbato (aggiungendo qualche individuo), porterebbe ad un equilibrio diverso. Cosa succederebbe nel modello quando la popolazione si trovasse al punto Pb o Pc , cioè con 10 o 50 individui? La popolazione continuerebbe a crescere, spostandosi a destra sull'asse delle ordinate, dapprima accelerando (fino a Pc) e poi rallentando, fino a fermarsi in corrispondenza del punto Pd . Se la popolazione venisse perturbata e andasse a finire nel punto Pe , la popolazione calerebbe e quindi si sposterebbe a sinistra sull'asse delle ascisse fino al punto Pd .

Le perturbazioni determinano uno spostamento x dal punto di equilibrio N^* e la velocità con cui viene raggiunto di nuovo l'equilibrio è proporzionale al tasso di crescita r della popolazione. Come si vede nel grafico la velocità, a parità di perturbazione x , con cui viene raggiunto l'equilibrio è maggiore nella popolazione con $r = 1$ rispetto a quelle con $r = 0.5$.



Non solo. La velocità di ritorno all'equilibrio è proporzionale a e^{-r} .

Altre forme di dipendenza dalla densità

Esistono diverse altre formulazioni di dinamica di popolazioni con dipendenza dalla densità. Alcune le vedremo nei prossimi capitoli. Il libro ne riporta

solo una che ha un parametro in più: il *modello logistico theta*

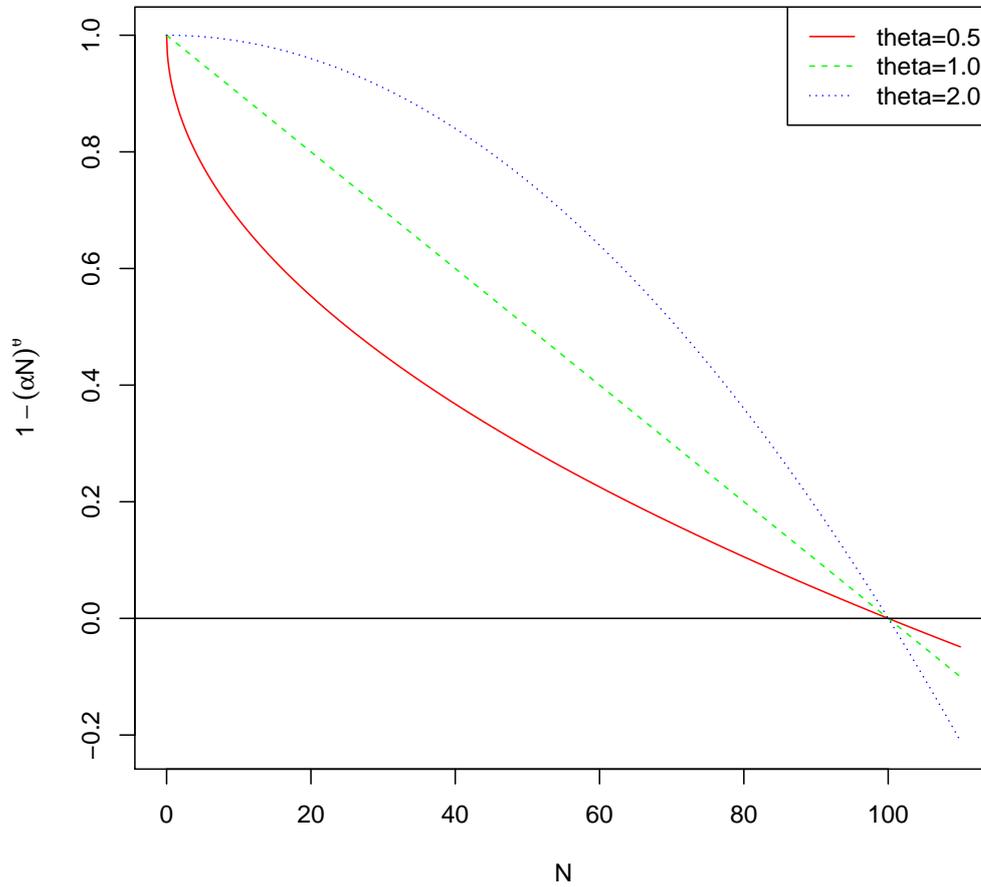
$$\frac{dN}{dt} = r N (1 - (\alpha N)^\theta) \quad (2.19)$$

dove θ è inteso essere positivo ($\theta > 0$). Interpretazioni con $\theta \leq 0$ sono possibili ma decisamente forzate.

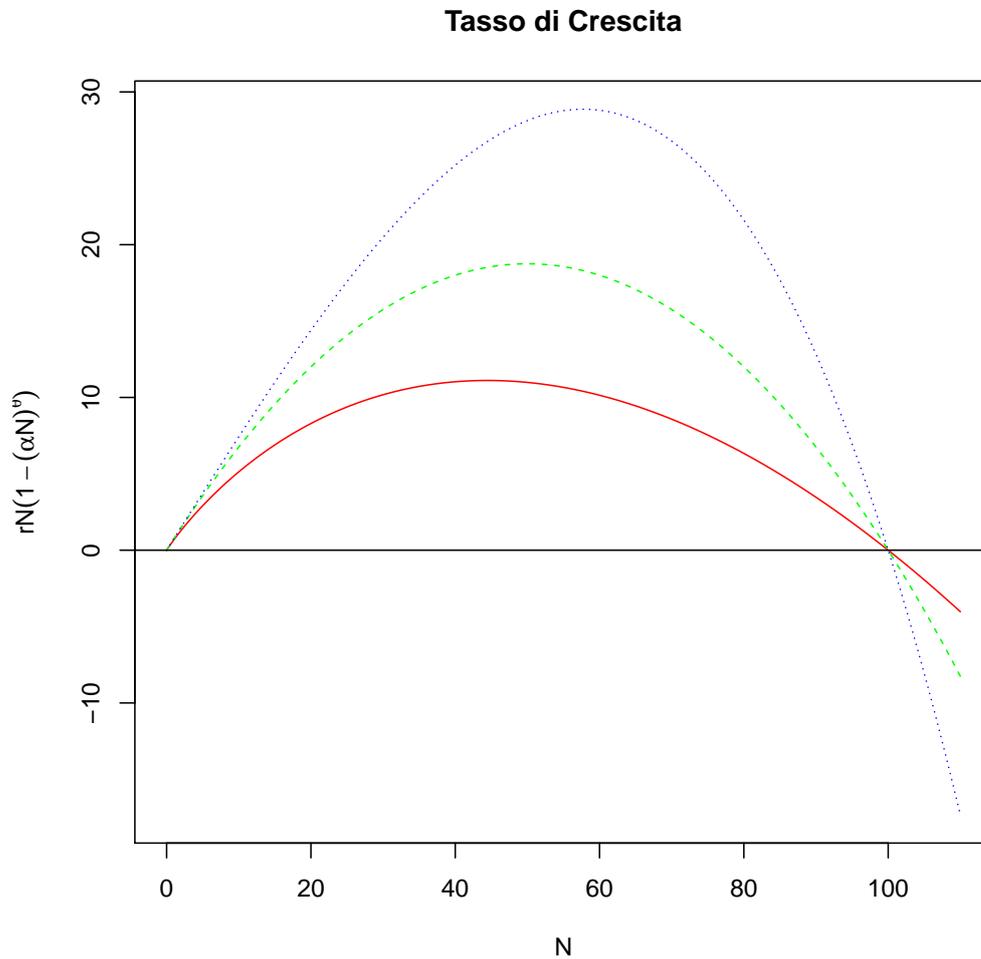
Vediamo il comportamento al variare del coefficiente *theta*.

```
r <- 0.75
alpha <- 0.01
N <- seq(0, 110, 0.1)
theta <- c(0.5, 1, 2)
colori <- c("red", "green", "blue")
theta.out <- sapply(theta, function(th) return(1 - (alpha * N)^th))
matplot(N, theta.out, type="l", col=colori, ylab=expression(1 - (alpha * N)^theta),
        main="Dipendenza dalla Densità")
abline(h=0)
legend("topright", legend=sprintf("theta=%3.1f", theta), lty=1:3,
      col=colori)
```

Dipendenza dalla Densità



```
thetaGR.out <- sapply(theta, function(th) return(r*N*(1-(alpha*N)^th)))
matplot(N, thetaGR.out, type="l", col=colori,
        ylab=expression(r*N*(1-(alpha*N)^theta)),
        main="Tasso di Crescita")
abline(h=0)
```

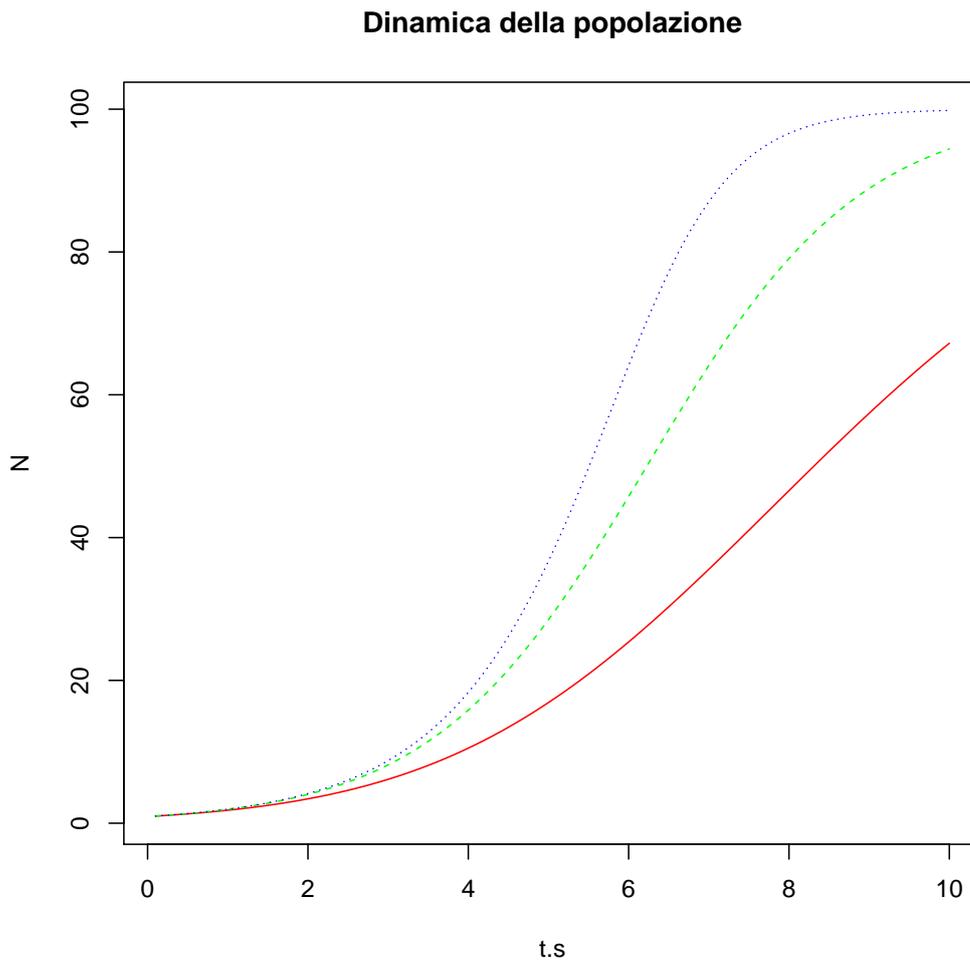


```

## risolviamo numericamente con la funzione ode
require(primer)
thetalogistic <- function(times, y, parms){
  n<- y[1]
  with(as.list(parms),{
    dN.dt <- r* n *(1- (alpha * n) ^ theta)
    return(list(c(dN.dt)))
  })
}
t.s <- seq(0.1,10,0.1)
prms <- c(r=0.75, alpha=0.01,theta=1)
thetaN <- sapply(theta, function(th){
  prms["theta"] <- th

```

```
ode(y=1, t.s, thetalogistic, prms)[,2]
})
matplot(t.s, thetaN, type="l", col=colori, ylab="N",
        main="Dinamica della popolazione")
```



2.2.3 Sfruttamento delle popolazioni

Uno dei problemi più grandi dell'ecologia applicata è quello dello sfruttamento delle *risorse rinnovabili*, cioè la pianificazione e la gestione corretta delle risorse che per loro stessa natura hanno la capacità di riprodursi.

Le due difficoltà maggiori nell'attuare questo genere di gestione sono dovute a,

rinnovabilità la produzione di nuovi individui dipende dal numero stesso (N) della popolazione esistente. Quindi ad un maggiore sforzo o impegno da parte dell'uomo nello sfruttare queste popolazioni corrisponde, nel lungo periodo, una produzione minore. Infatti una riduzione del numero o della biomassa di una popolazione porta inevitabilmente ad una riduzione della crescita della popolazione nel periodo di tempo successivo e quindi ad un minore "guadagno". Cioè succede il contrario di quello che succede nelle tipiche produzioni industriali dove ad un maggior sforzo corrisponde solitamente un guadagno maggiore.

accesso libero nel senso che le risorse rinnovabili spesso non sono di proprietà individuale ma bensì appartengono a chi se ne appropria per primo. Ne sono un esempio gli stock ittici nelle acque internazionali o la fauna in diverse regioni italiane. Esistono per la verità un buon numero di eccezioni, che in un certo senso limitano l'accesso: valli da pesca di proprietà di cooperative, foreste di proprietà privata o di comunità varie e anche riserve gestite da società di cacciatori.

Un esempio semplice che aiuta a capire il concetto è il cosiddetto **dilemma del pescatore**, per analogia al dilemma del prigioniero della teoria dei giochi. Si considera una risorsa con due sfruttatori in competizione A e B che hanno a disposizione solo due strategie possibili:

1. sfruttare con moderazione
2. sfruttare a fondo

Si immagina che, se la risorsa viene sfruttata a fondo, dopo un periodo sufficientemente lungo, la produzione sia minore rispetto a quando viene sfruttata con moderazione. I risultati possibili in termini di benefici economici (misurati in unità arbitrarie) a lungo termine sono illustrati nella seguente tabella:

		B	
		Sfruttare con moderazione	Sfruttare a fondo
A	Sfruttare con moderazione	3 , 3	1 , 4
	Sfruttare a fondo	4 , 1	2 , 2

Se entrambi gli sfruttatori adottano una strategia moderata, la popolazione si mantiene in buone condizioni e sia A sia B ottengono 3 unità arbitrarie

per un totale di 6. Se uno dei due competitori adotta una strategia dissennata, la popolazione si impoverisce e fornisce solo un totale di 5 unità, però 4 di queste andranno al più avido e solo una al moderato. Se entrambi adottano una politica di sfruttamento a fondo la popolazione fornisce solo 4 unità totali che saranno equamente distribuite fra i due competitori.

Ma quale coppia di strategie si affermerà nella realtà? Cosa conviene fare a *A*? Guardando dal punto di vista di *A* è chiaro che se *B* è moderato ad *A* conviene non esserlo in quanto guadagnerebbe 4 al posto di 3; se invece *B* sfrutta a fondo la risorsa, lo stesso conviene fare ad *A* così guadagna 2 unità al posto di 1. La morale è che ad *A* conviene comunque sfruttare a fondo la risorsa. Lo stesso si può dire guardando dal punto di vista di *B*.

Questo dilemma mette in evidenza come l'anarchia nello sfruttamento delle risorse porti inevitabilmente ad uno sfruttamento che potrebbe rivelarsi eccessivo per la popolazione e che una regolamentazione nello sfruttamento delle risorse è bene che sia introdotta.

I punti di vista però possono essere diversi:

- quello del biologo classico, che tende a massimizzare la biomassa prodotta
- quello economico, che tende a massimizzare la redditività a lungo termine con misure di regolamentazione che siano minime ma accettabili socialmente
- quello del conservazionista, che mira a minimizzare il pericolo di estinzione delle popolazione o la deteriorazione dell'habitat

Massima Resa Sostenibile

Ci proponiamo di vedere quali sono gli effetti dello sfruttamento sulla dinamica di una popolazione animale o vegetale. È utile sapere che il tipo di modelli che presenteremo in seguito è stato sviluppato soprattutto per la pesca quindi per popolazioni marine, ma che potrebbe essere adottato anche per altri tipi di attività e popolazioni. Cominciamo dal caso semplice di una popolazione con riproduzione continua dipendente dalla densità.

Il concetto forse più importante è quello di **Massima Resa Sostenibile**, in inglese *Maximum Sustained Yield* che viene definito come il numero massimo di individui che potrebbe venire rimosso ogni unità di tempo e che la popolazione sarebbe in grado di ripristinare. Quando la dimensione della popolazione ha il valore "giusto" è massimo sia il tasso di crescita della popolazione, sia lo sfruttamento o raccolta. Il valore di *MSY* è ottenibile dalla

solita equazione 2.9 che riportiamo:

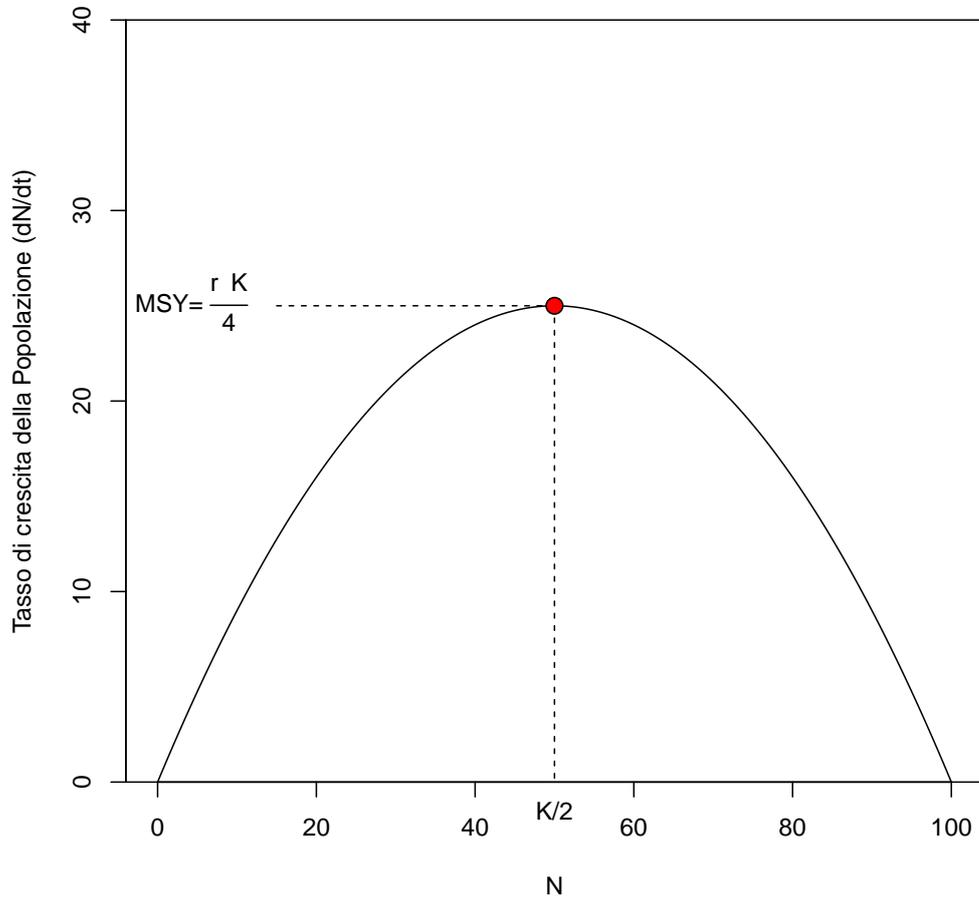
$$\frac{dN}{dt} = r N (1 - \alpha N)$$
$$\dot{N} = r N - r \alpha N^2$$

in quest'ambito il tasso di crescita della popolazione dN/dt viene spesso indicato con \dot{N} . Il massimo si ottiene ponendo la derivata di quest'ultima equazione uguale a zero.

$$\frac{d\dot{N}}{dN} = r - 2r\alpha N = 0$$

$$N = \frac{r}{2r\alpha} = \frac{K}{2}$$

Quindi il *MSY* si ottiene quando $N = K/2$, che corrisponde al punto di massima pendenza della curva sigmoide della logistica. E il numero di individui rimovibili è $\frac{rK}{4}$.

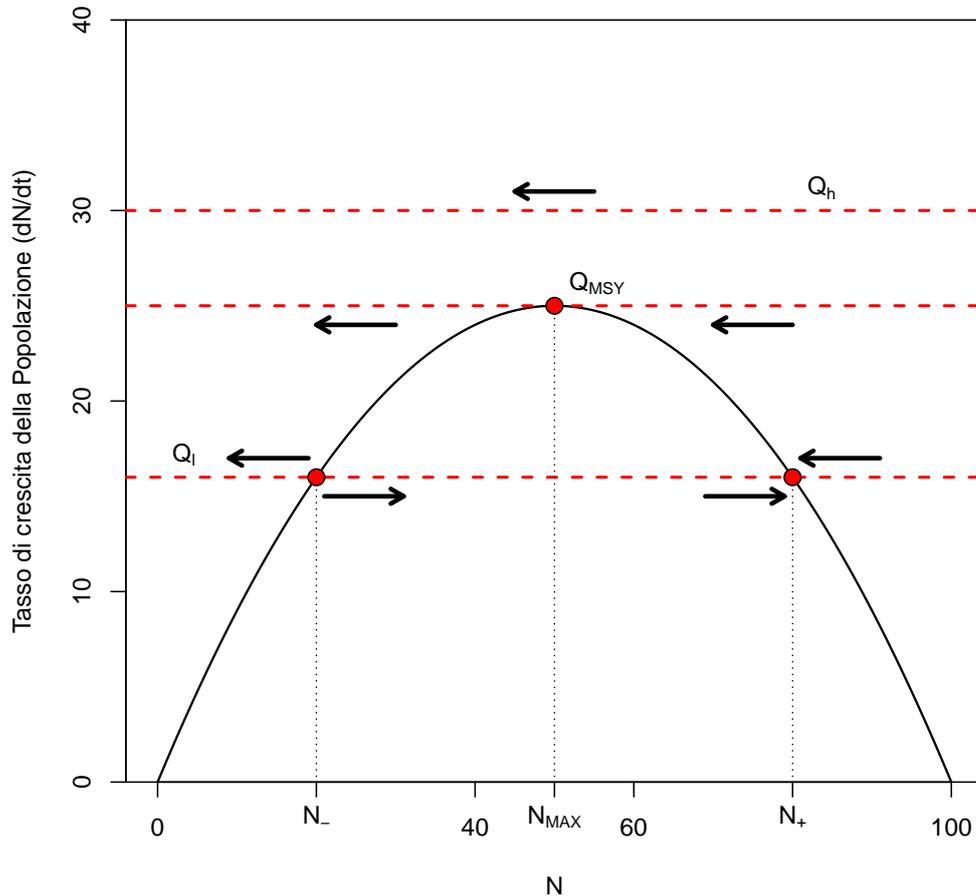


Quota di rimozione costante

Indichiamo con $h = Q$ la quota di rimozione per caccia, pesca o raccolta della popolazione e assumiamo che questa quota Q sia costante nel tempo. Visto anche che l'effetto è generale e non riferibile solo alla curva di crescita logistica, ma per esempio anche alla *theta - logistica* per brevità indichiamo con $R(N)$ il tasso di crescita pro-capite, detto anche *reclutamento pro capite*, cioè i nuovi individui aggiunti alla popolazione nell'unità di tempo considerata in assenza di sfruttamento. Otteniamo quindi che:

$$\dot{N} = N R(N) - Q$$

Si vengono a creare stati di equilibrio ($\dot{N} = 0$) diversi da quelli naturali. Guardando il grafico seguente è facile fare l'analisi:



Se il prelievo è più grande di MSY , come nel caso della riga tratteggiata Q_h nella figura, verrà prelevato un numero maggiore di individui di quelli che la popolazione riesce a rimpiazzare ($N R(N)$) anche al massimo della sua produzione (che avviene quando $N = K/2$) e quindi, se il prelievo è costante nel tempo, la popolazione verrà rapidamente spazzata via e in questo caso non ci sono stati di equilibrio.

Se il prelievo è minore di MSY , come nel caso della riga tratteggiata Q_i nella figura, esistono due stati di equilibrio in corrispondenza di N_- e di N_+ . Poiché $\dot{N} < 0$ se $N < N_-$ o $N > N_+$ e $\dot{N} > 0$ se $N_- < N < N_+$ risulta evidente che il punto N_- è instabile, mentre il punto N_+ è stabile.

E' come se la derivata della popolazione fosse uguale a zero solo in corrispondenza della linea tratteggiata rossa orizzontale. Sotto alla linea rossa la popolazione cala perché il prelievo è maggiore del reclutamento. Sopra la

linea rossa la popolazione cresce perché il prelievo è minore del reclutamento.

Però a destra di N_{MAX} la popolazione, se è sotto alla linea rossa, cala ma il tasso di reclutamento aumenterà nella prossima generazione perché cala la densità. A sinistra di N_{MAX} la popolazione, se è sotto alla linea rossa, cala ma calerà anche il reclutamento nella prossima generazione portando inevitabilmente all'estinzione.

Se il prelievo è uguale a MSY esiste un solo stato di equilibrio semi-stabile quando $N R(N) = K/2 = Q$, cioè quando la popolazione produce il massimo numero possibile di individui e questi vengono tutti prelevati. La popolazione rimane stabile a patto venga perturbata solo in eccesso. Se la perturbazione dovesse farla diminuire sotto al punto N_{MAX} , il prelievo eccederebbe il punto di equilibrio e quindi il reclutamento calerebbe e la popolazione si estinguerebbe se la quota di prelievo venisse effettivamente mantenuta costante.

Quindi in generale basta qualche fluttuazione per qualche evento fortuito (un inverno rigido, un evento di El-Niño, ecc) perché la popolazione scenda sotto la soglia N_- e si estingua. Purtroppo è accaduto in diversi casi e forse il più noto è quello della “anchoveta” peruviana.

Sforzo costante

In molti casi però la quota di *prelievo non è costante*, ma può esserlo lo **sforzo**, che misura l'impegno nello sfruttare una risorsa. Per esempio una misura dello sforzo è il numero di pescherecci utilizzati, il loro tonnellaggio complessivo, il numero di cacciatori, i giorni di caccia o di pesca nell'anno, il numero di trappole, ecc. Se indichiamo con E lo sforzo complessivo, con q il *coefficiente di catturabilità*, cioè la facilità con cui si catturano gli individui della specie in oggetto, che dipende dalla specie stessa e dalla tecnologia adottata e di solito si assume costante ⁶, il numero di individui prelevati dipenderà da E , da q e dall'abbondanza della popolazione N in modo lineare:

$$h = q E N$$

Assumiamo quindi che lo sforzo E sia costante e il numero di individui prelevati dipenda dall'abbondanza della popolazione. La dinamica è ora fornita dall'equazione

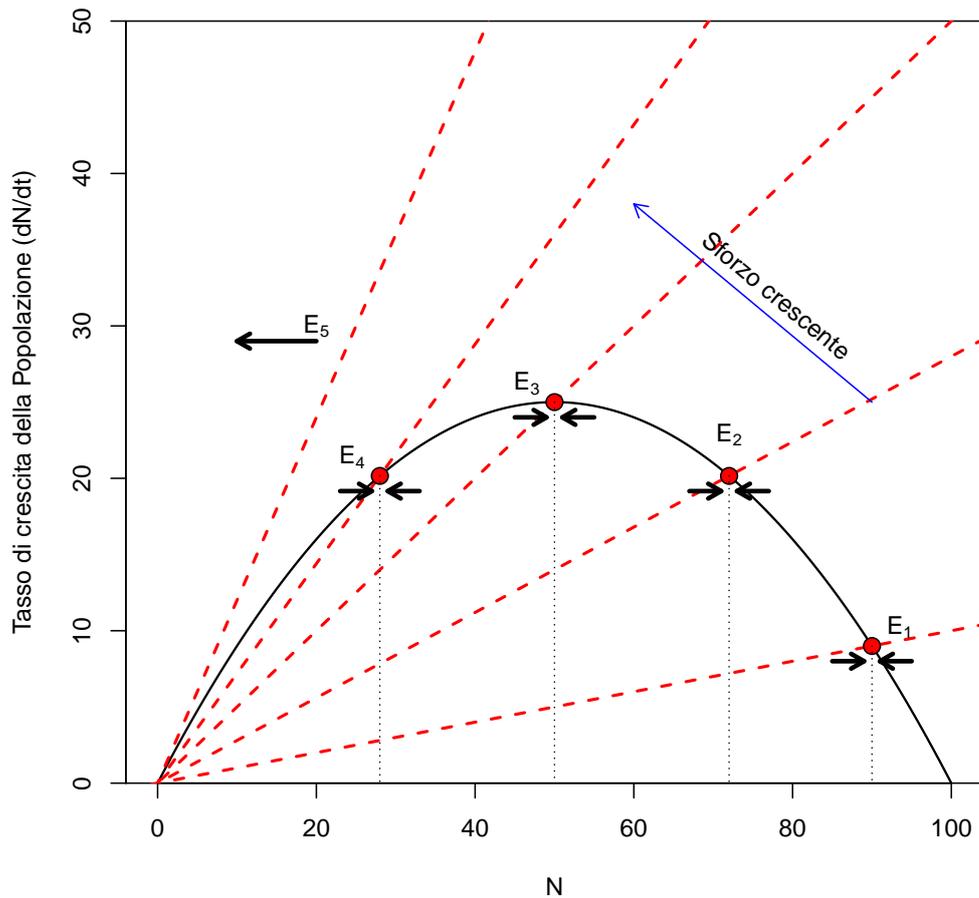
$$\dot{N} = N(R(N) - q E) \quad (2.20)$$

Se si espande il reclutamento $R(N)$ secondo la logistica la precedente equazione diventa:

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K}\right) N - q E N \quad (2.21)$$

⁶Anche se spesso la tecnologia migliora nel tempo e la catturabilità aumenta

Questa equazione viene chiamata *equazione di Schaefer*.
 Gli stati di equilibrio si trovano facilmente in maniera grafica:



Nella figura precedente abbiamo plottato cinque sforzi crescenti ⁷ da E_1 fino E_5 . Il prelievo sarà proporzionale allo sforzo effettuato, ma anche all'abbondanza della popolazione. Se la popolazione è scarsa, anche se lo sforzo è elevato, il prelievo sarà scarso. Viceversa, se la popolazione è abbondante, con poco sforzo si raccoglie molto. Il prelievo è misurabile dai segmenti verticali tratteggiati in nero.

Se lo sforzo E non è troppo elevato, come nel caso dei punti E_1 , E_2 , E_3 , E_4 della figura, esiste un solo punto di equilibrio stabile. Se perturbato, per esempio se si preleva di più del dovuto per una volta, la popolazione

⁷Non fate confusione: lo sforzo è costante al variare di N per una qualsiasi linea rossa tratteggiata, ma cambia da linea a linea.

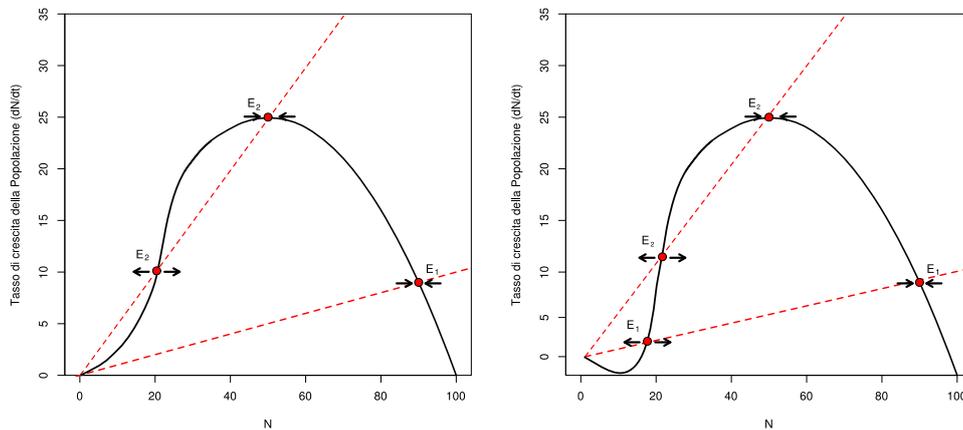
successivamente sarà più piccola e quindi il prelievo successivo sarà minore e la popolazione crescerà fino a portarsi di nuovo al punto di equilibrio stabile. Se si preleva di meno, la volta successiva la popolazione sarà più abbondante e quindi si catturerà un numero maggiore di individui, riportandola di nuovo all'equilibrio.

Quando però lo sforzo è eccessivo, come nel caso E_5 della figura, la popolazione non sarà in grado di recuperare successivamente e quindi sarà destinata ad azzerarsi.

Il risultato è qualitativamente diverso da quello ottenuto con la quota costante Q . Infatti, a patto di contenere ragionevolmente lo sforzo, esiste un equilibrio stabile e non c'è più una soglia al di sotto della quale la popolazione è destinata all'estinzione. Eventuali fluttuazioni sono riassorbite nel tempo dal sistema che si "autoregola".

Teniamo presente che abbiamo esaminato un cosiddetto caso di *pura compensazione* in cui il tasso di crescita pro-capite è sempre linearmente decrescente con N . Questo determina una curva di reclutamento senza flessi che intercetta la retta dello sforzo in un solo punto.

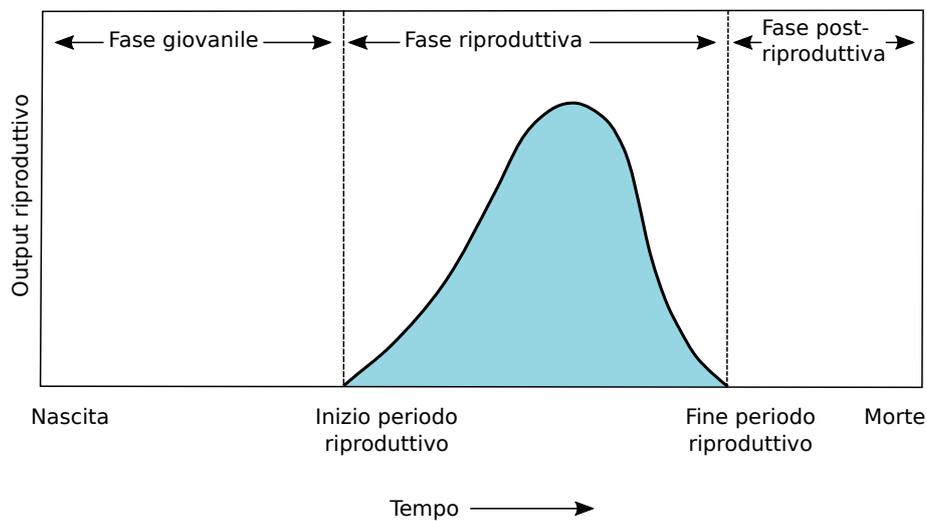
In casi di *depressione*, in cui il tasso di crescita pro capite potrebbe avere anche andamenti crescenti, come nel caso dell'*Allee Effect*, le cose si complicano in quanto la curva di reclutamento presenta dei punti di flesso e la retta potrebbe intercettarla più volte creando anche punti di equilibrio instabili.



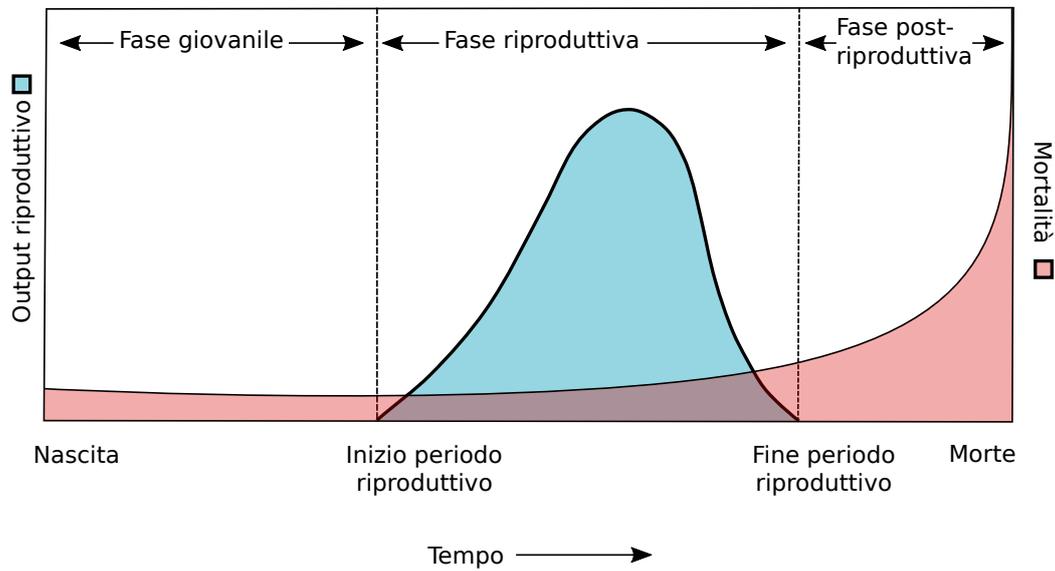
2.3 Modelli con struttura per età o dimensioni

2.3.1 I cicli vitali

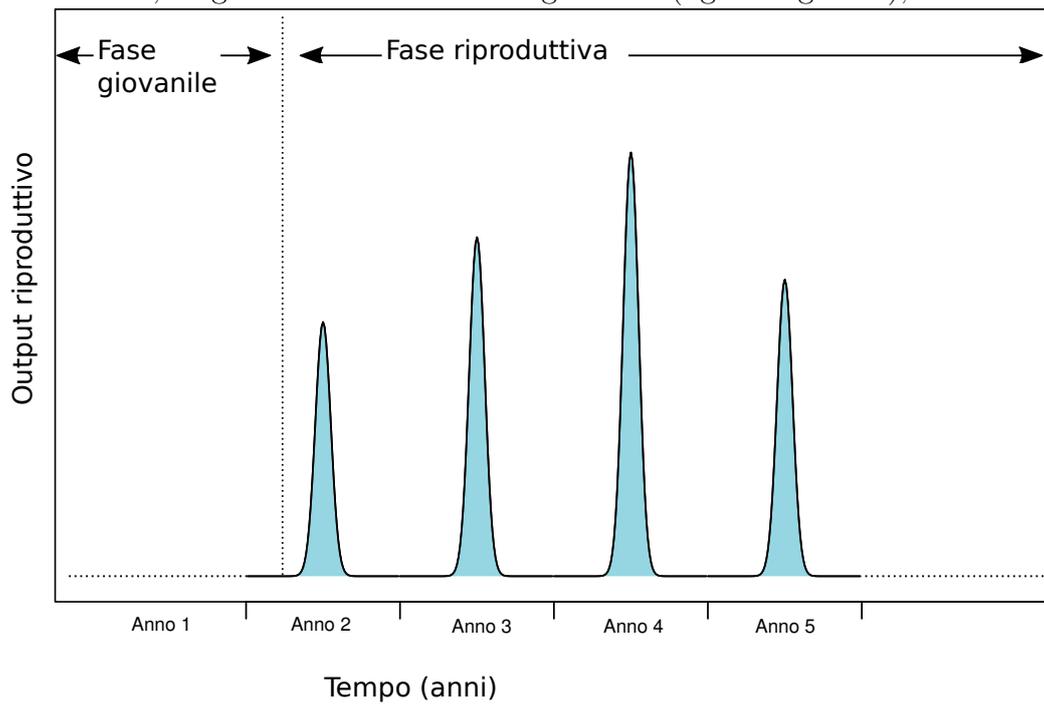
Nella vita di un organismo esiste un momento in cui, se sopravvive, inizia la fase riproduttiva. La figura seguente mostra le varie fasi vitali di un'organismo **semelparo** o **univoltino**, cioè che si riproduce una sola volta e la riproduzione è inevitabilmente seguita dalla morte.



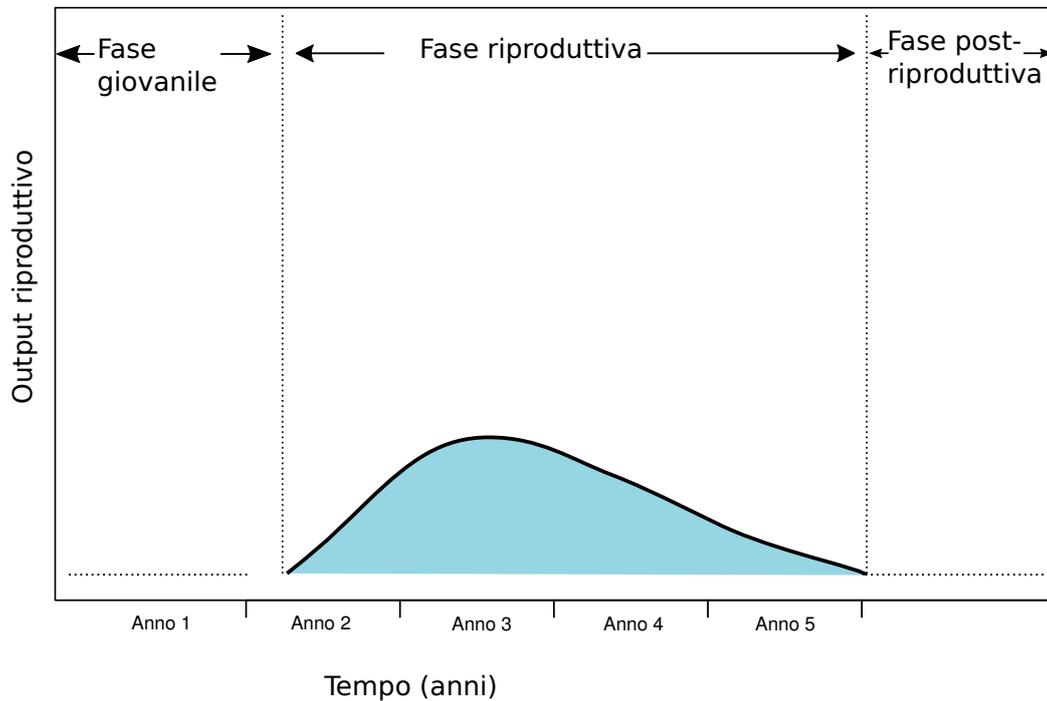
Sovrapponendo anche il grafico della mortalità otterremmo qualcosa che potrebbe essere riassunto nella seguente figura. Si ammette che per la fine del ciclo vitale il tasso di mortalità sia infinito.



Alcune specie, dette **iteropare** o **polivoltine** invece si riproducono ripetutamente, stagionalmente una volta ogni anno (figura seguente);



altre si riproducono continuamente durante tutto l'anno (*b*).

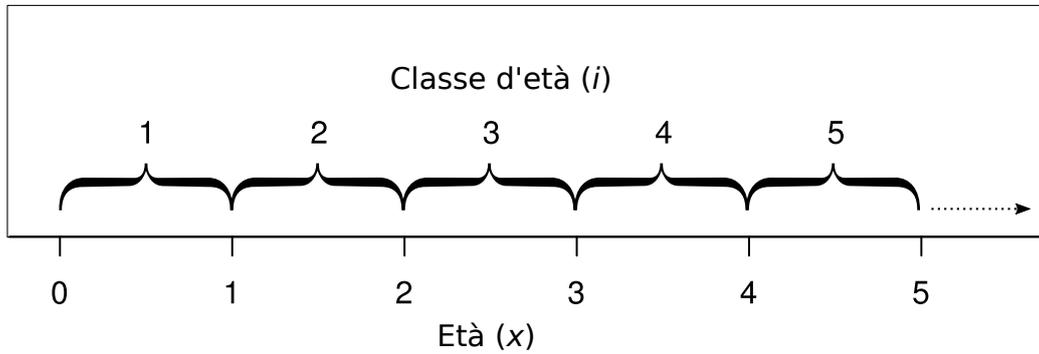


2.3.2 Struttura per età della popolazione

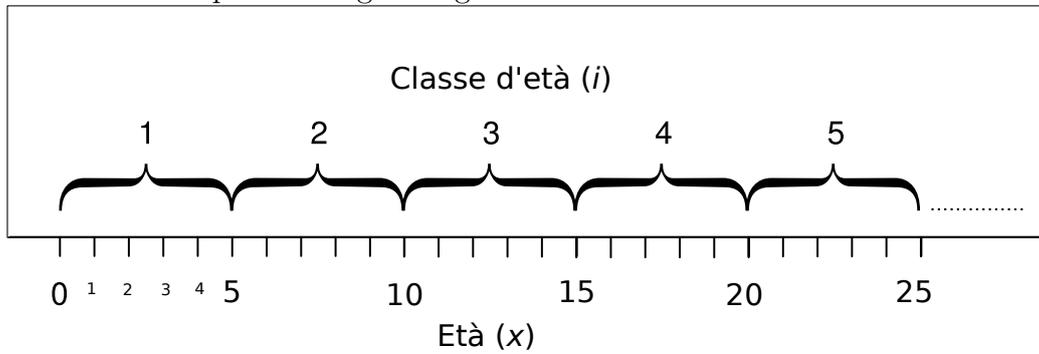
Nei modelli che abbiamo considerato fino ad ora, i singoli individui erano assunti essere tutti uguali dal punto di vista demografico, ma per la maggior parte di piante e animali *la capacità di riprodursi e la probabilità di sopravvivere dipende fortemente dall'età*. L'età è quindi un parametro di cui non si può non tenere conto nei modelli di dinamica di popolazioni per averne una rappresentazione sufficiente realistica.

Un discorso simile si può fare per le *dimensioni corporee*, ma molto spesso, soprattutto negli animali, dimensioni corporee ed età sono correlate.

In molti casi l'unità di tempo con cui si misura l'età è l'anno. Inoltre si distingue fra età e classe di età.



In altri casi infatti le classi di età non corrispondono ad un anno, ma a più anni. Per esempio nella figura seguente le classi di età sono di 5 anni:

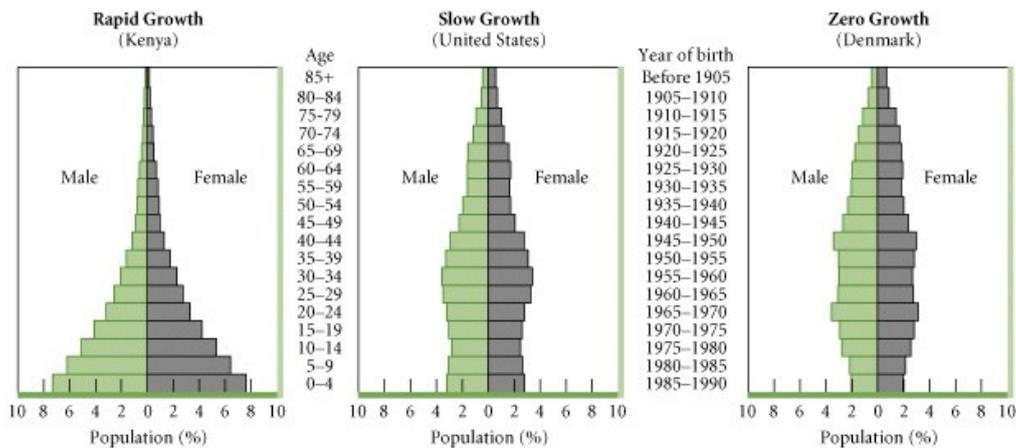


Esistono però altri criteri per “raggruppare” gli organismi dal punto di vista demografico. Normalmente quando si studia una popolazione di piante, per esempio una specie forestale, le classificazioni in classi si possono fare in base a:

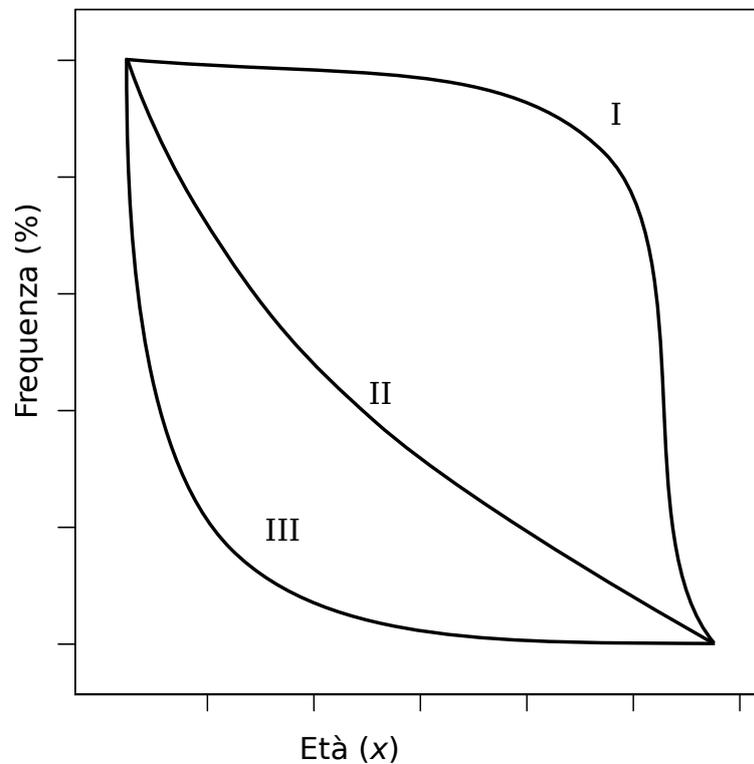
- età
- stadio vitale (seme, piantina o semenzale, arbusto, albero adulto)
- dimensione (0-2 m, 2-5 m, 5-10 m, > 10 m)

Le classi dimensionali però hanno comportamenti diversi dalle classi d’età: per esempio un individuo, una volta che è trascorso un certo periodo di tempo, non può rimanere nella stessa classe d’età, mentre, se non cresce in dimensioni può effettivamente rimanere nella stessa classe dimensionale. Gli individui non possono “non invecchiare”, ma possono “non crescere”.

Per descrivere la struttura delle popolazioni umane si usano spesso classi di 5 anni e la descrizione della struttura della popolazione riguarda la frequenza delle varie classi maschili e femminili. Ecco alcune tipiche descrizioni chiamate “piramidi”:



La frequenza delle varie classi di età in natura riflette la sopravvivenza degli individui al crescere dell’età. Nella figura seguente sono riportate le tre tipiche curve di sopravvivenza che si riscontrano in natura.



Curva di Tipo I è quella tipica dell'uomo o delle specie in cui le cure parentali sono sviluppate. La sopravvivenza dei giovani e delle età intermedie è piuttosto elevata. Le classi più vecchie però presentano un rapido decremento all'avvicinarsi della dell'età massima.

Curva di Tipo III è il caso opposto ed è la più frequente in natura e include molti insetti, invertebrati e piante. La sopravvivenza diminuisce notevolmente nelle classi giovanili. Nella popolazione comunque si ha una forte prevalenza di individui giovani e un numero molto minore di individui vecchi, in quanto in genere queste specie producono un numero molto elevato di uova, semi o larve, molti dei quali però muoiono. Comunque i pochi individui che riescono a passare questi stadi giovanili e vulnerabili hanno relativamente buone chances di sopravvivere fino ad età più avanzate.

Curva di Tipo II è intermedia alle precedenti ed è spesso caratterizzata da una mortalità costante nel corso della vita. Poche specie presentano una curva del genere, ma qualche uccello ha una curva simile dopo gli stadi vulnerabili di uova o pulcino.

2.3.3 Life tables

I dati che servono per i modelli di dinamica di popolazione riguardano essenzialmente due caratteristiche degli organismi viventi

- la sopravvivenza (o il caso contrario ovvero la morte)
- la fecondità (numero di figli femmina nati)

Entrambe dipendono dall'età.

Tipicamente i dati per costruire modelli per le popolazioni raggruppate per età vengono tratti da esperimenti di *life tables* che in italiano vengono tradotte con *tavole di vita* ma più spesso *tavole di sopravvivenza* o di *mortalità*. Per esempio queste sono le tavole di mortalità per classi di 5 anni per la popolazione femminile italiana relativa al 2008 tratte dal sito dell'ISTAT <http://demo.istat.it/unitav/index.html?lingua=ita>

Età	Sopravvivenenti	Decessi	Probabilità di morte (per mille)
0-4	100000	355	3.54739
5-9	99645	39	0.39074
10-14	99606	45	0.45590
15-19	99561	90	0.90205
20-24	99471	94	0.94588
25-29	99377	104	1.04380
30-34	99273	148	1.49007
35-39	99125	228	2.29807
40-44	98898	379	3.83458
45-49	98518	615	6.24399
50-54	97903	990	10.11676
55-59	96913	1561	16.10862
60-64	95352	2298	24.10348
65-69	93053	3566	38.31783
70-74	89488	5674	63.40819
75-79	83813	9937	118.56324
80-84	73876	16689	225.90969
85-89	57187	22219	388.53732
90-94	34968	22229	635.70836
95-99	12738	9925	779.16560
100-104	2813	2598	923.60840
105-109	215	212	984.49714
110-114	3	3	998.09965
115-119	0	0	999.85906

Le *tavole di fecondità* relative al 2004 invece sono così:

Età	Fecondità (per mille)
13	0
14	0
15	0
16	3
17	6
18	10
19	15
20	20
21	25
22	32
23	39
24	46
25	56
26	65
27	74
28	84
29	90
30	95
31	98
32	95
33	90
34	82
35	72
36	63
37	50
38	39
39	30
40	21
41	13
42	8
43	4
44	2
45	1
46	0
47	0
48	0
49	0
50	0

Naturalmente è molto più difficile avere questi dati per animali e piante e soprattutto per popolazioni naturali. Spesso si devono preparare esperimenti appositi. Comunque, tanto per esser chiari, senza i dati di sopravvivenza e fecondità non si riescono a fare i modelli!

Esistono due tipi di *life table*: **dinamiche** e **statiche**. Nelle prime, le più corrette, si segue una *coorte* di individui nel tempo: dalla nascita fino alla morte dell'ultimo individuo e si registrano il numero delle nascite e dei morti. Naturalmente i dati e quindi i modelli saranno statisticamente migliori quanto più grande è il numero degli individui di partenza. Nella tabella di mortalità precedente si è partiti da centomila individui.

Nelle *life table* statiche invece si contano gli individui per ogni età in periodo di tempo breve (come in un censimento): in sostanza si fa una fotografia dell'abbondanza delle classi d'età ad un istante (come nelle piramidi mostrate in figura 2.3.2). Però in questo caso, se la popolazione non è stazionaria (sta calando o crescendo), si commettono errori piuttosto gravi nella stima dei parametri demografici. Tipicamente se la popolazione sta crescendo le classi degli individui più giovani saranno più numerose rispetto ad una *life table* basata sulle coorti (es: il Kenia nella figura 2.3.2). In pratica le tavole statiche sono molto più facili da ottenere rispetto a quelle dinamiche, ma per avere dati di dinamica bisogna assumere che la popolazione sia stazionaria ($r = 0$) o almeno che la struttura per età sia stabile. Tali assunzioni possono essere molto pesanti.

In teoria la sopravvivenza e la natalità sarebbero funzioni continue con l'età. Inevitabilmente però i dati di sono discreti riferiti a classi di età. Implicitamente viene annullata qualsiasi differenza nei parametri demografici all'interno di una classe d'età. I modelli che usano questi dati quindi fanno delle approssimazioni più o meno corrette, soprattutto in funzione dell'ampiezza della classe di età.

Differenza fra piante e animali

La grande plasticità morfologica delle piante riveste grande importanza nella dinamica delle popolazioni. Tipicamente le piante, a differenza degli animali, hanno una minore corrispondenza fra caratteristiche demografiche ed età. Nelle piante rivestono molta importanza quei modelli strutturati rispetto allo stadio vitale o alle dimensioni (**stage-structured models**), rispetto a quei modelli basati sull'età (**age-structured models**).

Il motivo è ovviamente che sopravvivenza, il numero di fiori o frutti molte volte dipendono più dalle dimensioni che dall'età. Questo non significa che l'età non sia importante, ma solamente che non è un buon predittore delle capacità riproduttive di una specie vegetale e spesso non può essere determinata facilmente.

Non è tuttavia infrequente trovare modelli misti cioè che adottano sia criteri basati sull'età per definire certi nodi, sia criteri basati sulle dimensioni

o sul ciclo vitale per definire altri nodi. La metodologia nella sostanza non cambia.

Domanda *Vi viene in mente un modo semplice per determinare l'età di una categoria di piante?*

La variabilità strutturale delle popolazioni vegetali è generalmente superiore a quella degli animali. Le dimensioni delle piante possono variare su diversi ordini di grandezza (es: pensate al piccolo seme di una sequoia). In parte la ragione di questa grande plasticità è dovuta alla **crescita modulare**: le piante crescono ripetendo dei moduli o unità (nodi, organi laterali e internodi).



Figura 2.1: *Cypripedium calceolus*

Questo significa che possono anche “perdere pezzi” senza risentirne più di tanto e le piante possono addirittura diventare più piccole (ad esempio in alcuni anni gli individui adulti della scarpetta della Madonna americana (*Cypripedium acaule*) possono addirittura non apparire in superficie e limitarsi a sopravvivere nelle loro parti ipogee).

2.3.4 Dinamica dei Modelli strutturati per età o dimensioni

Come decidiamo se una popolazione sta crescendo o è in declino? Abbiamo visto che uno dei modi è guardare al valore di λ (se è superiore a 1 la popolazione sta crescendo, se è inferiore a 1 sta calando, se è 1 è costante).

Ma se la popolazione è strutturata, la risposta può essere diversa se osservata per un tempo sufficientemente lungo (pensate per esempio ad una popolazione costituita da un buon numero di individui non ancora maturi; se ci limitiamo a censirli un anno solo, la popolazione può sembrarci in declino, ma non appena gli individui raggiungeranno la maturità, la popolazione potrebbe anche avere un “boom demografico”). Quindi per una popolazione strutturata non è poi così semplice dare una risposta definitiva alla domanda iniziale.

Il modello che seguiamo noi prevede la creazione di un **grafico del ciclo riproduttivo**:

- si individuano gli stadi appropriati (età, dimensioni o altro)
- si sceglie l'intervallo di tempo del modello sui quali effettuare la proiezione (basandosi anche sulla biologia della specie)
- si creano dei nodi (cerchi) per ogni stadio e si numerano
- si disegna una freccia che va dallo stadio i a j se un individuo in stadio i può contribuire, per sviluppo o riproduzione, allo stadio j nell'intervallo di tempo scelto. Un individuo allo stadio i al tempo t che sopravvive ma non cambia stadio, contribuisce allo stadio i al tempo $t + 1$ e determina la creazione di un self-loop (freccia che parte e arriva allo stesso stadio)
- si determina un coefficiente a_{ji} per ogni freccia nel grafico che esprime il numero di individui che ogni individuo nello stadio i dona allo stadio j .

Prima vediamo un “grafo” per età. Si suppone di modellizzare la crescita di una pianta che arriva fino ad un massimo di 3 anni e si suppone di effettuare il censimento appena dopo un evento riproduttivo. Per cui lo stadio 1 potrebbero essere i semi, lo stadio 2, 3 e 4 potrebbero rappresentare piante di 1,2 e 3 anni. Le probabilità di sopravvivenza da un anno all'altro sono indicate dalle P_i mentre le fecondità delle varie classi di età sono indicate dalle F_i .

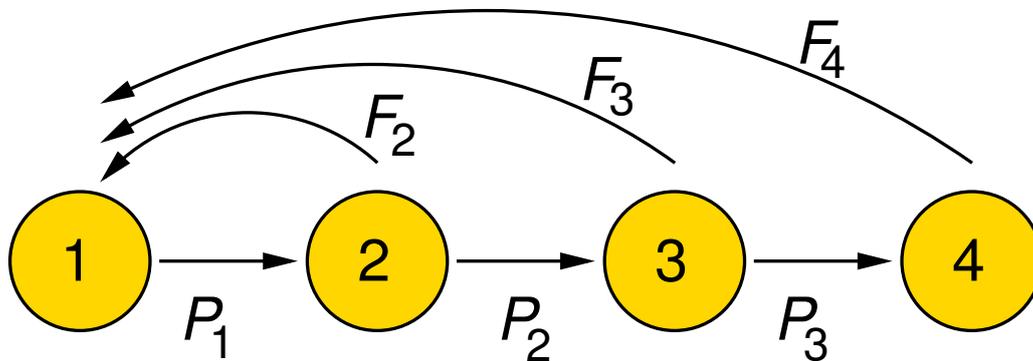


Figura 2.2: Grafico vitale di per età.

All tempo $t + 1$ quindi la popolazione dipenderà dalla popolazione al tempo t e sarà data da:

$$N_2(t + 1) = P_1 N_1(t) \quad (2.22)$$

$$N_3(t + 1) = P_2 N_2(t) \quad (2.23)$$

$$N_4(t + 1) = P_3 N_3(t) \quad (2.24)$$

cioè gli individui delle classi 2,3 e 4 al tempo $t + 1$ sono gli individui delle classi 1,2, e 3 rispettivamente, che sono sopravvissuti durante l'intero periodo.

La classe di età 1 invece dipenderà dalla fecondità di tutte le classi che si riproducono:

$$N_1(t + 1) = F_2(t)N_2(t) + F_3(t)N_3(t) + F_4(t)N_4(t) \quad (2.25)$$

La dimensione totale della popolazione è quindi

$$N(t + 1) = N_1(t + 1) + N_2(t + 1) + N_3(t + 1) + N_4(t + 1) \quad (2.26)$$

Sostanzialmente quindi per proiettare una popolazione secondo un modello strutturato per età è sufficiente conoscere le sopravvivenze (P_i) delle **coorti** da un anno all'altro e le rispettive fecondità (F_i) e naturalmente gli N_i delle classi in partenza.

Domanda: Che altre assunzioni abbiamo fatto?

In realtà non vengono mai eseguiti i conteggi manualmente ma il tutto viene riscritto in una forma più concisa e conveniente che garantisce di effettuare conteggi e trarre conclusioni analitiche molto più approfondite di quanto sopra esposto: la forma è quella matriciale.

2.3.5 Il Prodotto di Matrici

Qui mi limito a ricordare brevemente come si effettua un prodotto di matrici. Per esempio moltiplichiamo le matrici $A \cdot B$

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \\ a_{41} & a_{42} & a_{43} \end{pmatrix}$$

e

$$B = \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} & b_{14} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} & b_{24} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} & b_{34} \end{pmatrix}$$

la matrice AB sarà data da:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \\ a_{41} & a_{42} & a_{43} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} & b_{14} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} & b_{24} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} & b_{34} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_{11} & c_{12} & c_{13} & c_{14} \\ c_{21} & c_{22} & c_{23} & c_{24} \\ c_{31} & c_{32} & c_{33} & c_{34} \\ c_{41} & c_{42} & c_{43} & c_{44} \end{pmatrix}$$

dove l'elemento c_{ij} si ottiene sommando i prodotti di ciascun elemento della riga i -esima della matrice A per il corrispondente elemento della colonna j -esima della matrice B

$$c_{ij} = a_{i1} \cdot b_{1j} + a_{i2} \cdot b_{2j} + \cdots + a_{ij} \cdot b_{ij} + \cdots + a_{ip} \cdot b_{pj} = \sum_{k=1}^p a_{ik} b_{kj}$$

per esempio l'elemento c_{23} è dato dal prodotto del vettore riga 2 per il vettore colonna 3:

$$c_{23} = a_{21} \cdot b_{13} + a_{22} \cdot b_{23} + a_{23} \cdot b_{33}$$

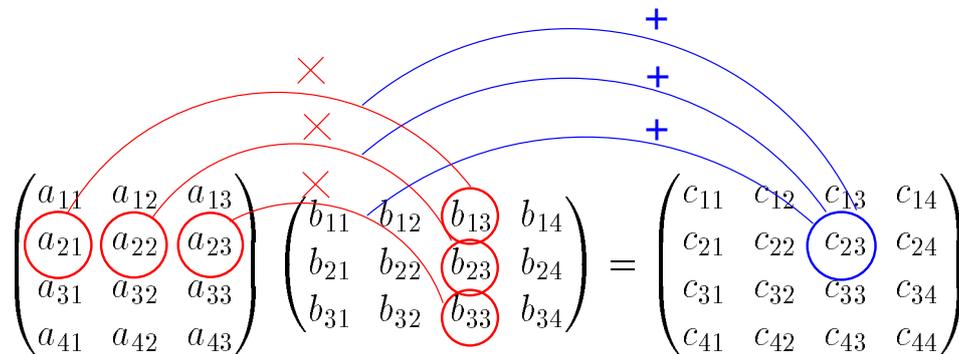


Figura 2.3: Schema del prodotto di matrici. In rosso le moltiplicazioni e in blu le addizioni

- Il prodotto di matrici è possibile solo se il numero di colonne della prima matrice è uguale al numero di righe della seconda matrice ($A_{m,n} \times B_{n,k} = C_{m,k}$).
- La matrice prodotto ha il numero di righe del primo fattore e il numero di colonne del secondo fattore.
- Il prodotto di matrici **non è commutativo** ($AB \neq BA$).
- Il prodotto di una matrice per un vettore colonna (o di un vettore riga per una matrice) sono casi particolari del prodotto di matrici

Esempio numerico.

$$\begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 4 & 3 \\ 5 & 0 \\ 6 & 4 \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} 8 & 2 & 9 \\ 0 & 7 & 1 \end{pmatrix} =$$

$$= \begin{pmatrix} (2 \times 8 + 1 \times 0) & (2 \times 2 + 1 \times 7) & (2 \times 9 + 1 \times 1) \\ (4 \times 8 + 3 \times 0) & (4 \times 2 + 3 \times 7) & (4 \times 9 + 3 \times 1) \\ (5 \times 8 + 0 \times 0) & (5 \times 2 + 0 \times 7) & (5 \times 9 + 0 \times 1) \\ (6 \times 8 + 4 \times 0) & (6 \times 2 + 4 \times 7) & (6 \times 9 + 4 \times 1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 16 & 11 & 19 \\ 32 & 29 & 39 \\ 40 & 10 & 45 \\ 48 & 40 & 58 \end{pmatrix}$$

Ritornando al modello per proiettare una popolazione dall'anno t all'anno $t + 1$ possiamo riscrivere il grafo per età in un matrice A detta **Matrice di Leslie**

$$A = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{pmatrix}$$

Essa può essere intesa come la proiezione delle classi di età dell'anno t sulle righe alle classi di età dell'anno $t + 1$ sulle colonne.

$$\begin{array}{c}
 \text{Classi tempo } t+1 \\
 \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \end{array}
 \end{array}
 \left|
 \begin{array}{cccc}
 \text{Classi tempo } t \\
 \hline
 1 & 2 & 3 & 4 \\
 \hline
 0 & F_2 & F_3 & F_4 \\
 P_1 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & P_2 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & P_3 & 0
 \end{array}
 \right.$$

Figura 2.4: Interpretazione di una matrice di proiezione della popolazione (Matrice di Leslie)

per cui la proiezione da t a $t + 1$ un anno sarà data:

$$\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \\ N_4 \end{pmatrix}_{(t+1)} = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \\ N_4 \end{pmatrix}_{(t)} \quad (2.27)$$

o in modo molto più compatto:

$$N(t + 1) = AN(t) \quad (2.28)$$

È importante rendersi conto che effettuando il prodotto della matrice A per il vettore $N(t)$ si effettuano in realtà tutte le stesse operazioni delle equazioni 2.22, 2.23, 2.24 e 2.25.

Le matrici di proiezione delle popolazioni sono quindi un modo molto compatto e facilmente implementabile su un calcolatore per effettuare delle proiezioni anche molto complesse.

Assumendo che A non cambi nel tempo posso facilmente proiettare la popolazione anche per più anni:

$$N(t + 1) = AN(t)$$

$$N(t + 2) = AN(t + 1) = AAN(t) = A^2N(t)$$

$$\begin{aligned} N(t+3) &= AN(t+2) = A^3N(t) \\ &\dots \\ N(t+n) &= AN(t+n-1) = A^nN(t) \end{aligned} \quad (2.29)$$

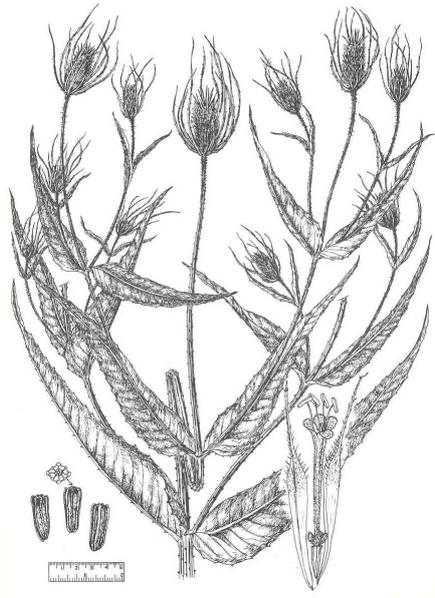


Figura 2.5: *Dipsacus sylvestris*

2.3.6 Modelli strutturati per dimensioni

Lo stesso modello della figura 2.2 può essere ristrutturato in base alle dimensioni e non più all'età.

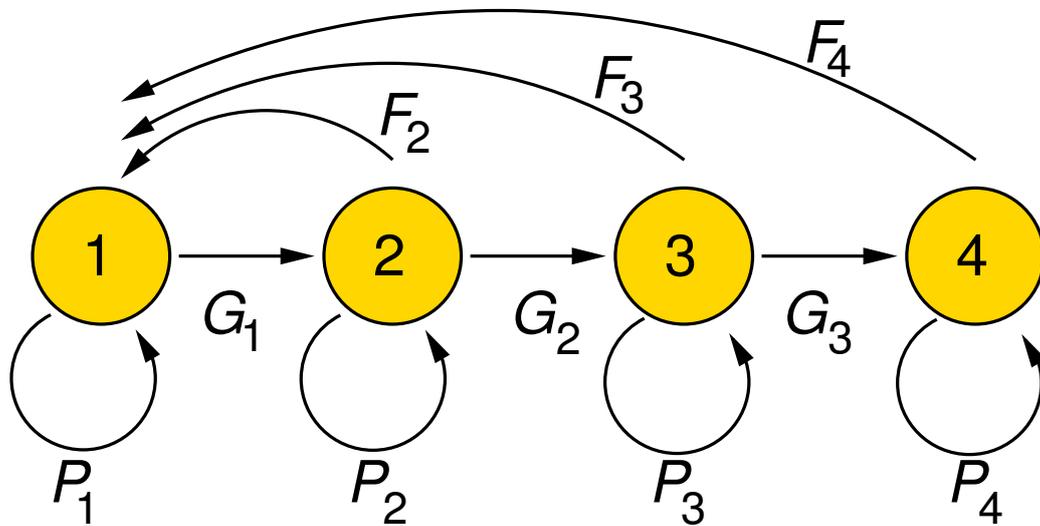


Figura 2.6: Esempio di grafico del ciclo vitale per dimensioni

Come si può notare qui appaiono i “*self-loop*” in quanto un individuo in un anno può non crescere a sufficienza per cambiare classe dimensionale. Quindi c'è una certa probabilità P_i di rimanere nello stessa classe.

Proviamo ora a scrivere assieme la matrice di proiezione per questo grafo:

$$A = \begin{pmatrix} \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \end{pmatrix}$$

Controlliamo se abbiamo fatto un buon lavoro riempiendo i buchi:

$$A = \begin{pmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ G_1 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & P_4 \end{pmatrix} \quad (2.30)$$

Un esempio reale è quello del cardo (*Dipsacus sylvestris*) (figura 2.5) che è una specie di origine europea ma che è considerata infestante in America del Nord.

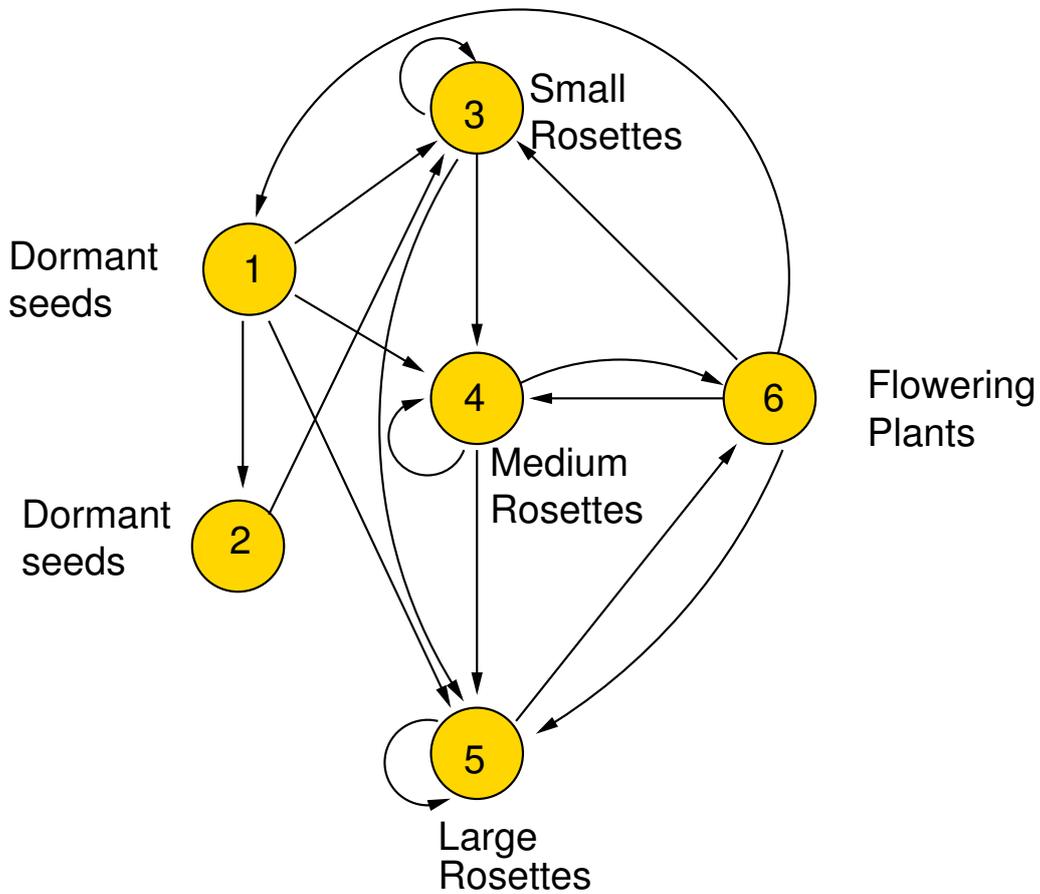


Figura 2.7: Schema del ciclo vitale del cardo *Dipsacus sylvestris*

La matrice di proiezione è la seguente:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 322.380 \\ 0.966 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.013 & 0.01 & 0.125 & 0 & 0 & 3.448 \\ 0.007 & 0 & 0.125 & 0.238 & 0 & 30.170 \\ 0.008 & 0 & 0.038 & 0.245 & 0.167 & 0.862 \\ 0 & 0 & 0 & 0.023 & 0.750 & 0 \end{pmatrix}$$

```
rm(list=ls())
options(width=55)
options(digits=4)
options(scipen=12)
```

```

A <- matrix(c(
0,      0,      0,      0,      0,      322.38,
0.966,  0,      0,      0,      0,      0,
0.013,  0.01,   0.125,  0,      0,      3.448,
0.007,  0,      0.125,  0.238,  0,      30.17,
0.008,  0,      0.038,  0.245,  0.167,  0.862,
0,      0,      0,      0.023,  0.75,  0),
nrow=6,ncol=6, byrow=T)
## in alternativa leggo da file
##A<- as.matrix(read.table("teasel_matrix.csv"))
nodenames <-c("DormSeedY1", "DormSeedY2", "SmallRosette",
              "MedRosette", "LargeRosette", "FlowAdults")
rownames(A) <- nodenames
colnames(A) <- nodenames
A
##
##          DormSeedY1 DormSeedY2 SmallRosette
## DormSeedY1      0.000      0.00      0.000
## DormSeedY2      0.966      0.00      0.000
## SmallRosette    0.013      0.01      0.125
## MedRosette      0.007      0.00      0.125
## LargeRosette    0.008      0.00      0.038
## FlowAdults      0.000      0.00      0.000
##
##          MedRosette LargeRosette FlowAdults
## DormSeedY1      0.000      0.000      322.380
## DormSeedY2      0.000      0.000      0.000
## SmallRosette    0.000      0.000      3.448
## MedRosette      0.238      0.000      30.170
## LargeRosette    0.245      0.167      0.862
## FlowAdults      0.023      0.750      0.000

## Abracadabra!! Prevedo che questo il numero seguente sarà ....!!!
max(Mod(eigen(A)$values))

## [1] 2.334

## e prevedo che la struttura per età sarà...
cbind(Re(eigen(A)$vector[,1])/sum( Re(eigen(A)$vector[,1])))

##          [,1]
## [1,] 0.637720

```

```
## [2,] 0.263954
## [3,] 0.012155
## [4,] 0.069313
## [5,] 0.012241
## [6,] 0.004617

## Partiamo con una popolazione di 6 individui totali, 1 per nodo
n0 <- rep(1,6)
n0

## [1] 1 1 1 1 1 1

n1<-A %*% n0
n1

##           [,1]
## DormSeedY1 322.380
## DormSeedY2   0.966
## SmallRosette  3.596
## MedRosette  30.540
## LargeRosette  1.320
## FlowAdults   0.773

n2<-A %*% n1
n2

##           [,1]
## DormSeedY1 249.200
## DormSeedY2 311.419
## SmallRosette  7.315
## MedRosette  33.296
## LargeRosette 11.085
## FlowAdults   1.692

n3<-A %*% n2
n3

##           [,1]
## DormSeedY1 545.602
## DormSeedY2 240.727
## SmallRosette 13.104
## MedRosette  61.644
## LargeRosette 13.739
## FlowAdults   9.079
```

```

N <- matrix(rep(NA,100*6),nrow=6)
rownames(N) <- nodenames
N[,1] <- n0
for( i in 1:99) {
  N[,i+1] <-A %*% N[, i]
}
#N
N[, 1:10]

##          [,1]      [,2]      [,3]      [,4]      [,5]
## DormSeedY1    1 322.380 249.200 545.602 2927.01
## DormSeedY2    1   0.966 311.419 240.727  527.05
## SmallRosette  1   3.596   7.315  13.104  42.44
## MedRosette    1  30.540  33.296  61.644 294.05
## LargeRosette  1   1.320  11.085  13.739  30.09
## FlowAdults    1   0.773   1.692   9.079  11.72
##          [,6]      [,7]      [,8]      [,9]     [,10]
## DormSeedY1 3778.99 9454.74 30460.9 53026.7 131902
## DormSeedY2 2827.49 3650.50  9133.3 29425.3  51224
## SmallRosette  89.05  189.66   508.9  1118.1   2534
## MedRosette   449.44 1029.37  3185.6  5997.5  14282
## LargeRosette 112.20  187.75   447.8  1260.1   2499
## FlowAdults   29.33   94.49   164.5   409.2   1083

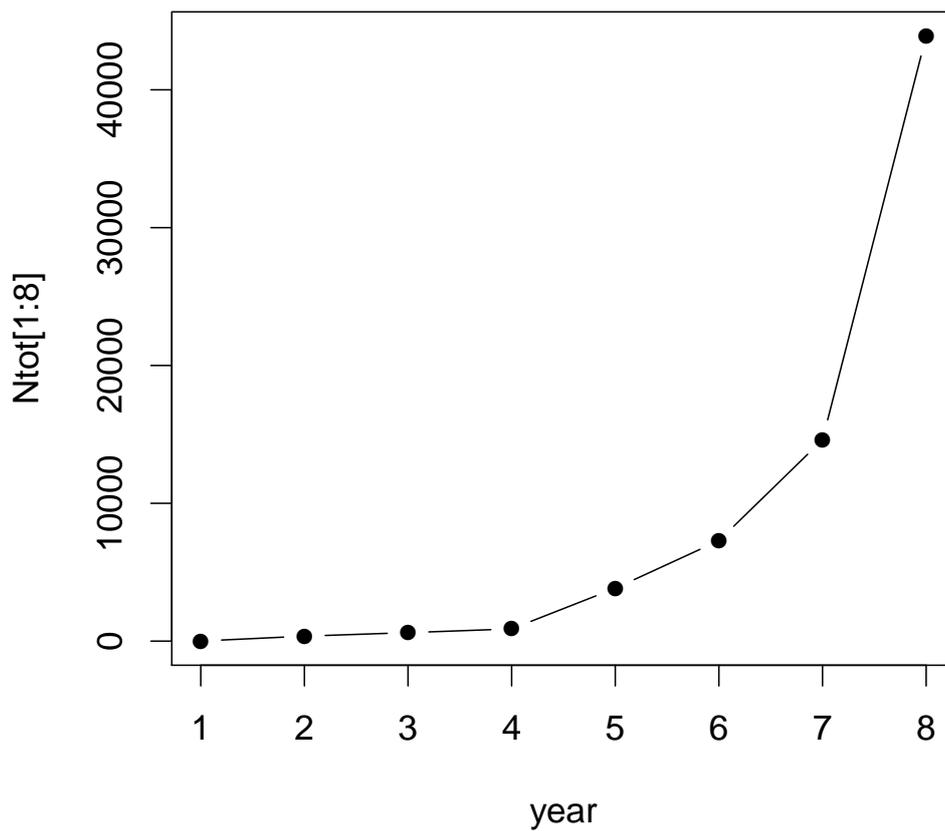
Ntot <- apply(N,2,sum)
Ntot

##   [1] 6.000e+00 3.596e+02 6.140e+02 8.839e+02 3.832e+03
##   [6] 7.286e+03 1.461e+04 4.390e+04 9.124e+04 2.035e+05
##  [11] 5.283e+05 1.161e+06 2.680e+06 6.538e+06 1.481e+07
##  [16] 3.453e+07 8.206e+07 1.888e+08 4.412e+08 1.037e+09
##  [21] 2.404e+09 5.619e+09 1.315e+10 3.060e+10 7.148e+10
##  [26] 1.670e+11 3.892e+11 9.089e+11 2.122e+12 4.949e+12
##  [31] 1.155e+13 2.697e+13 6.293e+13 1.469e+14 3.428e+14
##  [36] 8.000e+14 1.867e+15 4.358e+15 1.017e+16 2.374e+16
##  [41] 5.540e+16 1.293e+17 3.018e+17 7.043e+17 1.644e+18
##  [46] 3.836e+18 8.954e+18 2.090e+19 4.877e+19 1.138e+20
##  [51] 2.657e+20 6.200e+20 1.447e+21 3.377e+21 7.882e+21
##  [56] 1.840e+22 4.293e+22 1.002e+23 2.339e+23 5.458e+23
##  [61] 1.274e+24 2.973e+24 6.938e+24 1.619e+25 3.779e+25
##  [66] 8.820e+25 2.059e+26 4.805e+26 1.121e+27 2.617e+27

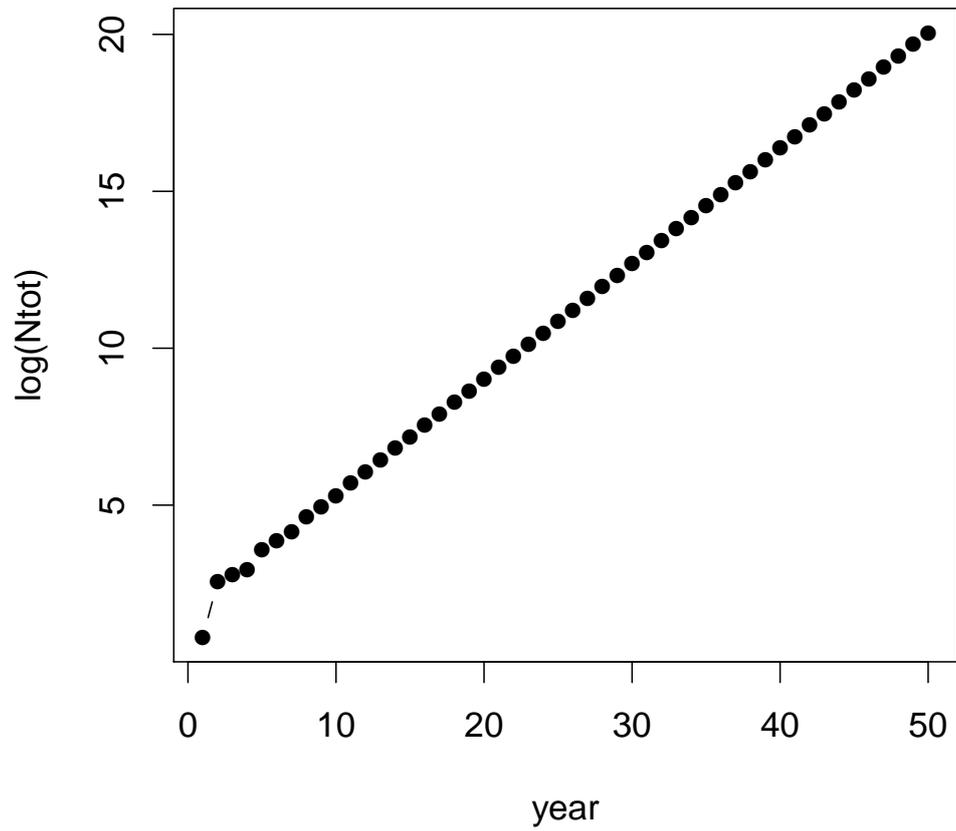
```

```
## [71] 6.108e+27 1.425e+28 3.327e+28 7.765e+28 1.812e+29
## [76] 4.229e+29 9.871e+29 2.304e+30 5.377e+30 1.255e+31
## [81] 2.929e+31 6.835e+31 1.595e+32 3.723e+32 8.689e+32
## [86] 2.028e+33 4.733e+33 1.105e+34 2.578e+34 6.017e+34
## [91] 1.404e+35 3.277e+35 7.649e+35 1.785e+36 4.166e+36
## [96] 9.724e+36 2.269e+37 5.297e+37 1.236e+38 2.885e+38
```

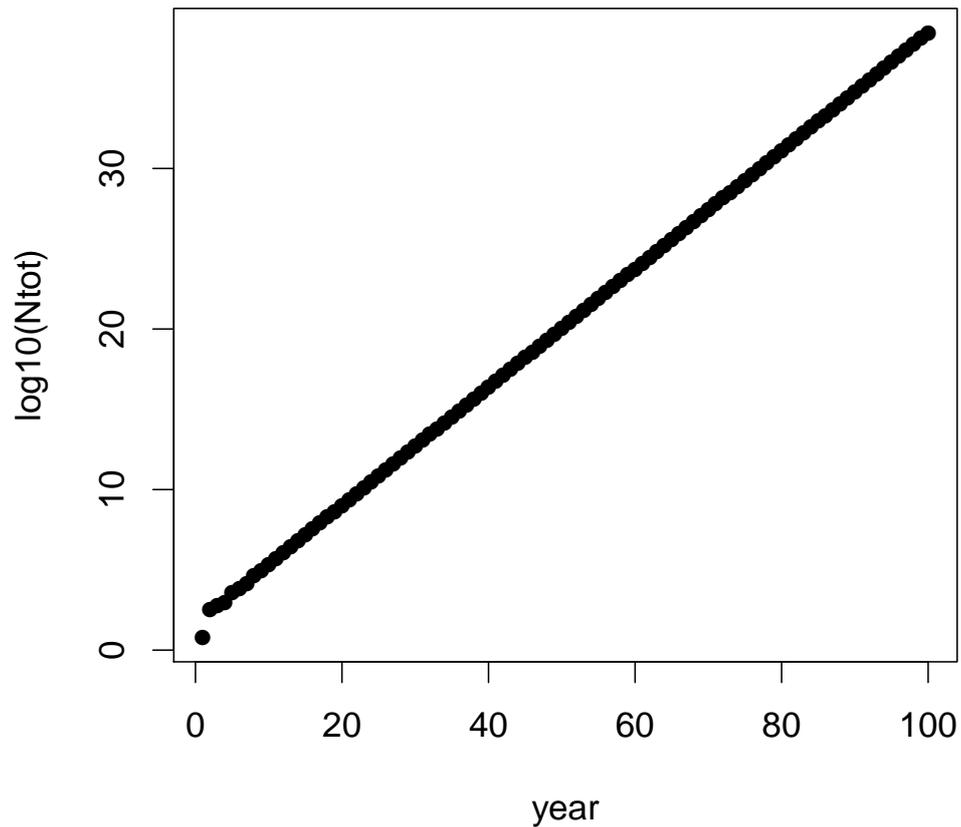
```
par(pch=16,cex=1.4)
plot(Ntot[1:8] ~ c(1:8),type="b", xlab="year")
```



```
plot(log10(Ntot[1:50]) ~ c(1:50), xlab="year", ylab="log(Ntot)", type="b")
```



```
plot(log10(Ntot) ~ c(1:100), xlab="year", , type="b")
```



```
lambda <- Ntot[-1] / Ntot[-length(N2tot)]  
## Error in eval(expr, envir, enclos): object 'N2tot' not found  
lambda  
## Error in eval(expr, envir, enclos): object 'lambda' not found  
plot(lambda, xlab="year",type="b")  
## Error in plot(lambda, xlab = "year", type = "b"): object 'lambda'  
not found  
plot(lambda, ylim=c(0,5),type="b")
```

```

## Error in plot(lambda, ylim = c(0, 5), type = "b"): object 'lambda'
not found

Re(eigen(A)$vector[,1])/sum( Re(eigen(A)$vector[,1]))

## [1] 0.637720 0.263954 0.012155 0.069313 0.012241
## [6] 0.004617

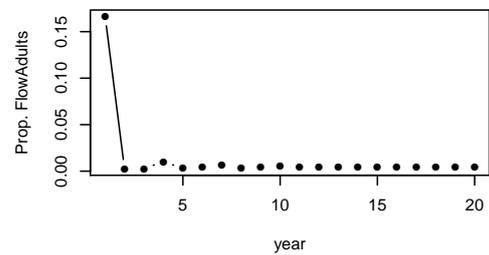
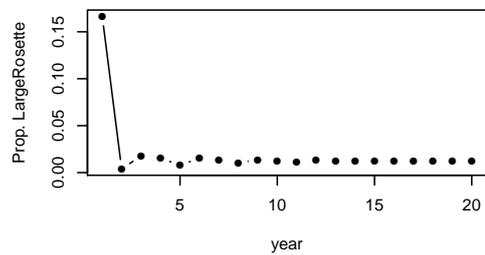
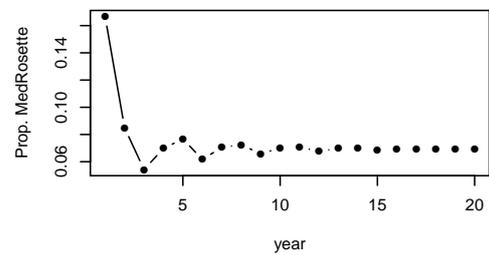
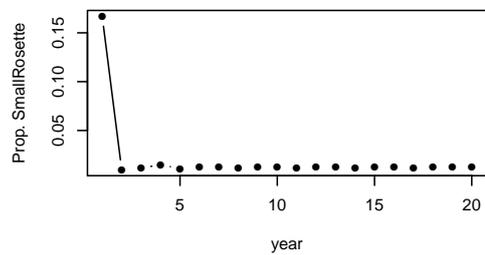
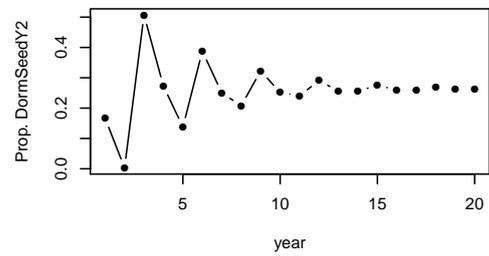
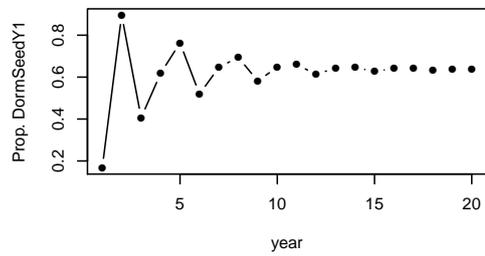
fracteta<-N
for (i in 1:6) {
  fracteta[i,] <- N[i,]/Ntot
}
fracteta[,1:20]

##           [,1]      [,2]      [,3]      [,4]      [,5]
## DormSeedY1 0.1667 0.896558 0.405858 0.61727 0.763760
## DormSeedY2 0.1667 0.002687 0.507191 0.27235 0.137526
## SmallRosette 0.1667 0.010001 0.011914 0.01482 0.011075
## MedRosette 0.1667 0.084934 0.054227 0.06974 0.076729
## LargeRosette 0.1667 0.003671 0.018053 0.01554 0.007851
## FlowAdults 0.1667 0.002150 0.002756 0.01027 0.003059
##           [,6]      [,7]      [,8]      [,9]
## DormSeedY1 0.518630 0.647297 0.693855 0.581199
## DormSeedY2 0.388046 0.249923 0.208042 0.322515
## SmallRosette 0.012221 0.012984 0.011592 0.012255
## MedRosette 0.061681 0.070474 0.072563 0.065736
## LargeRosette 0.015398 0.012854 0.010201 0.013811
## FlowAdults 0.004025 0.006469 0.003747 0.004484
##           [,10]     [,11]     [,12]     [,13]
## DormSeedY1 0.648089 0.660805 0.611882 0.644807
## DormSeedY2 0.251684 0.241161 0.290586 0.256027
## SmallRosette 0.012451 0.011882 0.012229 0.012263
## MedRosette 0.070175 0.070622 0.067696 0.069841
## LargeRosette 0.012280 0.011359 0.012988 0.012169
## FlowAdults 0.005321 0.004169 0.004618 0.004894
##           [,14]     [,15]     [,16]     [,17]
## DormSeedY1 0.646602 0.626176 0.641899 0.640913
## DormSeedY2 0.255287 0.275795 0.259403 0.260892
## SmallRosette 0.012029 0.012200 0.012193 0.012099
## MedRosette 0.069803 0.068599 0.069608 0.069482
## LargeRosette 0.011880 0.012587 0.012172 0.012100

```

```
## FlowAdults    0.004399 0.004643 0.004725 0.004515
##              [,18]    [,19]    [,20]
## DormSeedY1    0.632657 0.639996 0.63877
## DormSeedY2    0.269122 0.261515 0.26298
## SmallRosette  0.012180 0.012167 0.01213
## MedRosette    0.069003 0.069468 0.06936
## LargeRosette  0.012398 0.012195 0.01219
## FlowAdults    0.004639 0.004658 0.00457

par(mfrow=c(3,2))
for (i in 1:6) {
plot(fracteta[i,1:20] ~ c(1:20), ylab=paste("Prop.", rownames(A)[i]),
     xlab="year",type="b")
}
```



```

N2 <- matrix(rep(NA,100*6),nrow=6)
N2[,1] <- c(1,2,4,8,16,32)
N2[,1]

## [1] 1 2 4 8 16 32

for(i in 1:99) {
  N2[,i+1] <-A %*% N2[, i]
}
#N2
N2[,1:10]

##      [,1]      [,2]      [,3]      [,4]      [,5]      [,6]

```

```

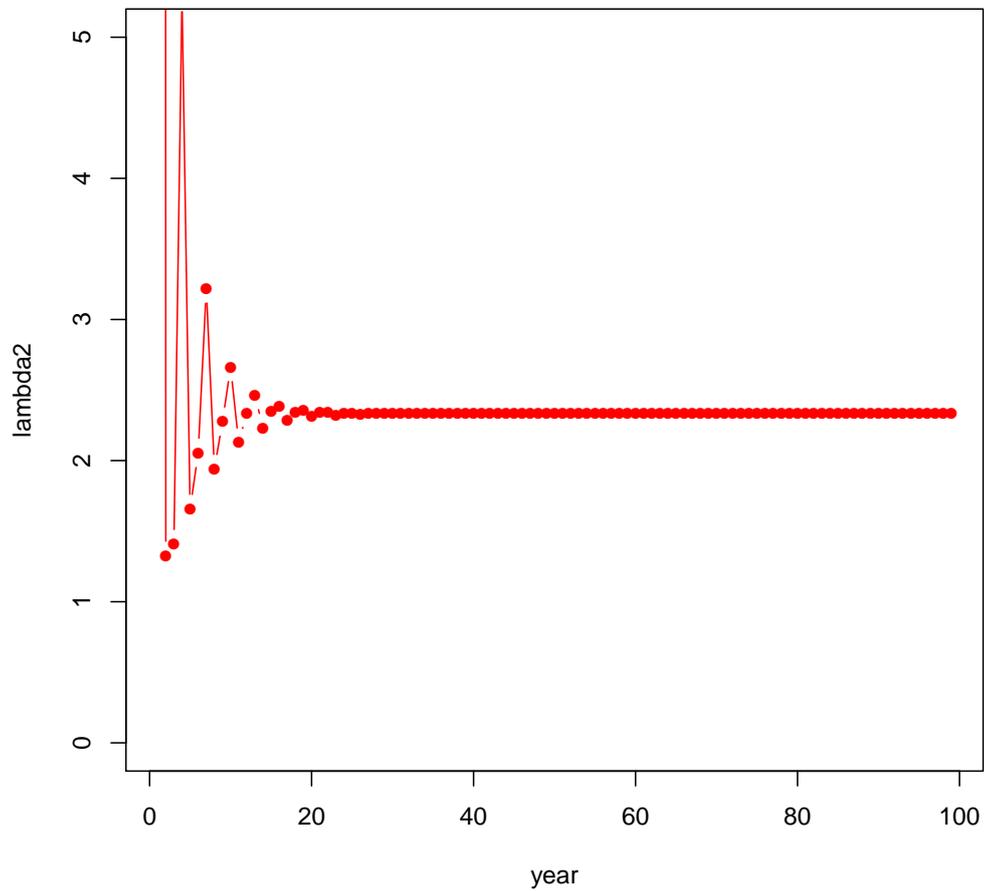
## [1,] 1 10316.160 3927.88 15004.4 87224.3 85280.8
## [2,] 2 0.966 9965.41 3794.3 14494.2 84258.7
## [3,] 4 110.869 189.99 334.9 1207.8 2341.9
## [4,] 8 967.851 684.01 1618.2 8694.9 10812.0
## [5,] 16 32.376 339.78 303.1 813.1 3237.8
## [6,] 32 12.184 46.54 270.6 264.5 809.8
##      [,7] [,8] [,9] [,10]
## [1,] 261059 863010 1333283 3615959
## [2,] 82381 252183 833668 1287952
## [3,] 5036 14077 29761 68064
## [4,] 27894 89861 153963 388097
## [5,] 4659 12200 35057 65041
## [6,] 2677 4136 11216 29834

N2tot <- apply(N2,2,sum)
lambda2 <- N2tot[-1] / N2tot[-length(N2tot)]
lambda2[1:50]

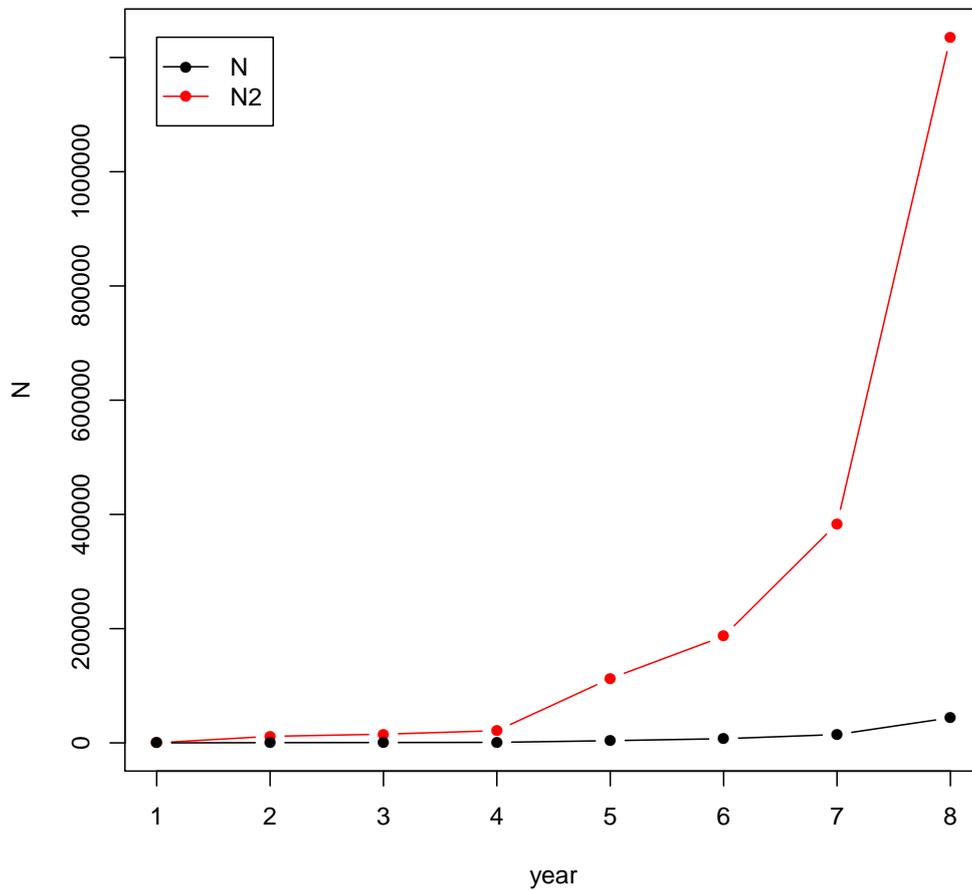
## [1] 181.594 1.325 1.407 5.285 1.657 2.055
## [7] 3.220 1.940 2.276 2.664 2.127 2.337
## [13] 2.463 2.232 2.347 2.384 2.286 2.345
## [19] 2.353 2.312 2.341 2.341 2.324 2.338
## [25] 2.336 2.330 2.336 2.335 2.332 2.335
## [31] 2.334 2.333 2.334 2.334 2.334 2.334
## [37] 2.334 2.334 2.334 2.334 2.334 2.334
## [43] 2.334 2.334 2.334 2.334 2.334 2.334
## [49] 2.334 2.334

par(mfrow=c(1,1))
plot(lambda2,ylim=c(0,5),xlab="year",type="b", col="red")

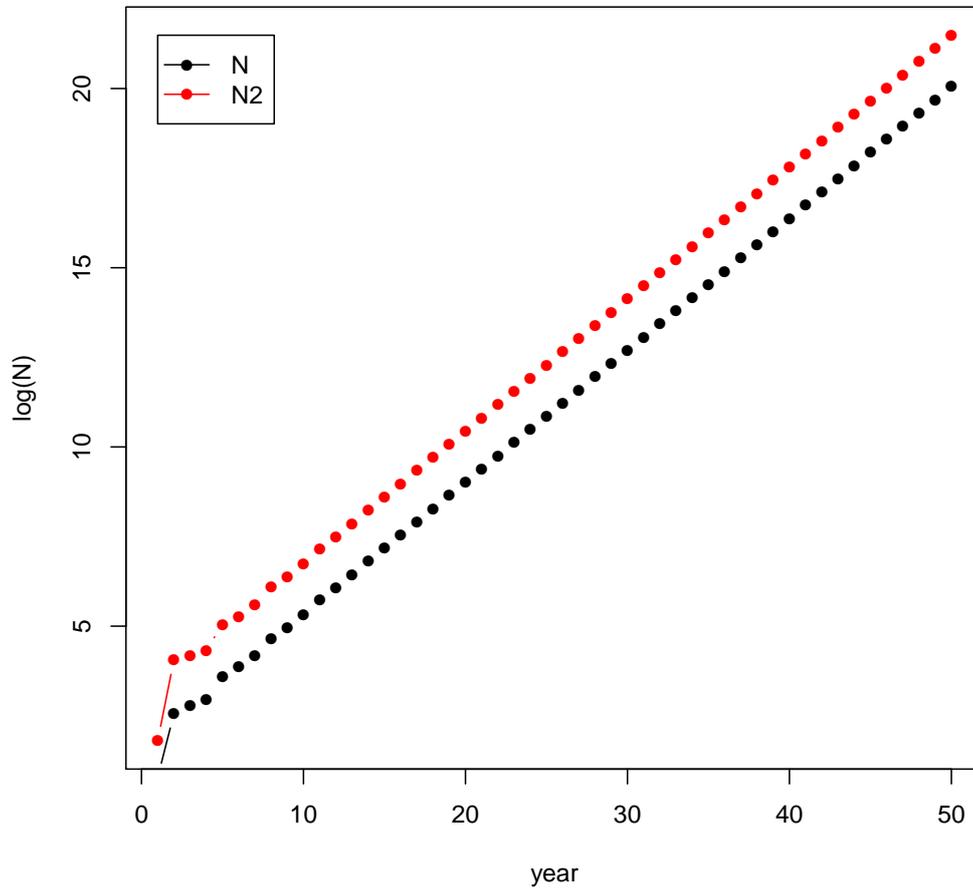
```



```
plot(N2tot[1:8] ~ c(1:8) ,xlab="year",type="b", ylab="N",col="red")  
lines(Ntot[1:8] ~ c(1:8), type="b", pch=16, col="black")  
legend(1,N2tot[8], c("N","N2"), pch=16,lty=1,col=c("black","red" ))
```



```
plot(log10(N2tot[1:50]) ~ c(1:50) ,xlab="year",type="b",ylab="log(N)",col="red")  
lines(log10(Ntot[1:50]) ~ c(1:50), type="b", pch=16, col="black")  
legend(1,log10(N2tot[50]), c("N","N2"), pch=16,lty=1,col=c("black","red"))
```



```
fracteta2<-N2
for (i in 1:6) {
fracteta2[i,] <- N2[i,]/N2tot}
fracteta2[,1:20]

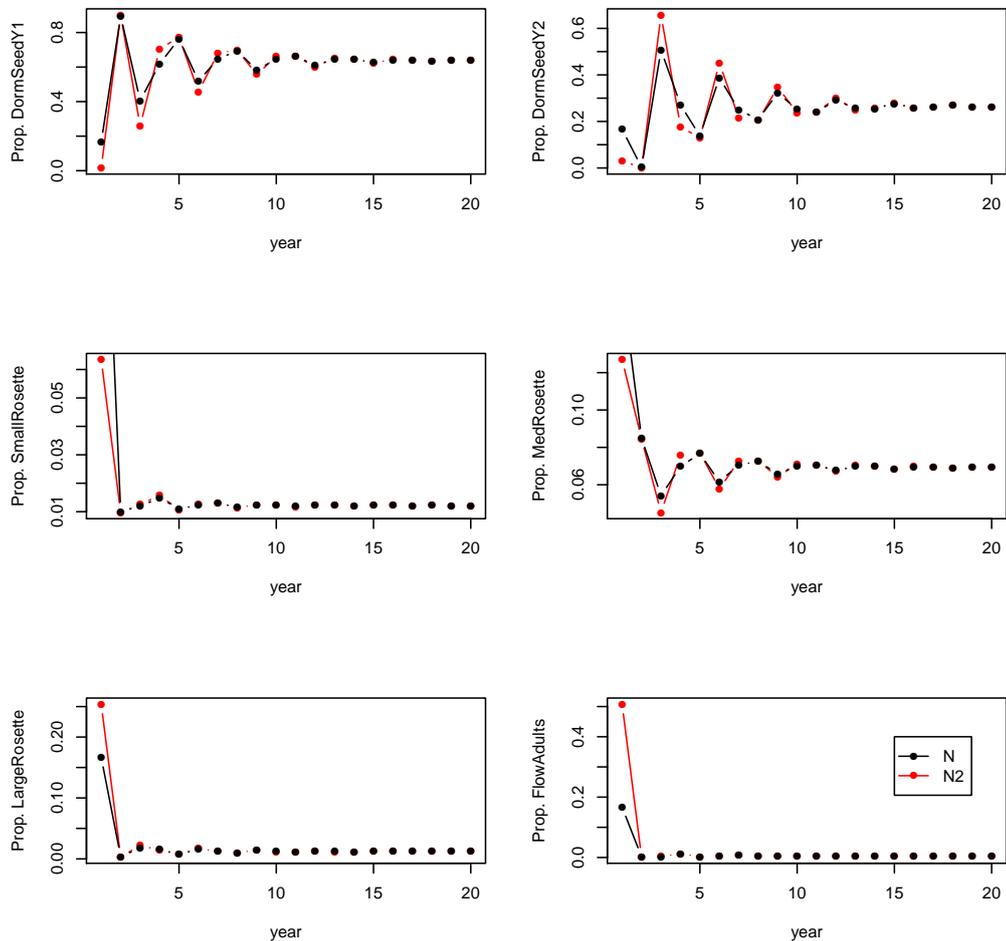
##          [,1]      [,2]      [,3]      [,4]      [,5]
## [1,] 0.01587 0.90173024 0.259204 0.70359 0.773959
## [2,] 0.03175 0.00008444 0.657626 0.17792 0.128610
## [3,] 0.06349 0.00969100 0.012538 0.01571 0.010717
## [4,] 0.12698 0.08459936 0.045139 0.07588 0.077152
## [5,] 0.25397 0.00282997 0.022422 0.01421 0.007215
## [6,] 0.50794 0.00106500 0.003071 0.01269 0.002347
##          [,6]      [,7]      [,8]      [,9]      [,10]
```

```

## [1,] 0.456680 0.680361 0.698530 0.556242 0.662877
## [2,] 0.451206 0.214699 0.204120 0.347804 0.236107
## [3,] 0.012541 0.013125 0.011394 0.012416 0.012477
## [4,] 0.057898 0.072697 0.072734 0.064233 0.071146
## [5,] 0.017338 0.012142 0.009874 0.014626 0.011923
## [6,] 0.004336 0.006977 0.003348 0.004679 0.005469
##      [,11]      [,12]      [,13]      [,14]      [,15]
## [1,] 0.661964 0.601928 0.651679 0.646456 0.622236
## [2,] 0.240411 0.300611 0.248844 0.255641 0.279736
## [3,] 0.011787 0.012306 0.012264 0.011987 0.012236
## [4,] 0.070635 0.067105 0.070284 0.069767 0.068368
## [5,] 0.011231 0.013327 0.011992 0.011841 0.012727
## [6,] 0.003972 0.004723 0.004938 0.004309 0.004697
##      [,16]      [,17]      [,18]      [,19]      [,20]
## [1,] 0.645096 0.640511 0.631123 0.64147 0.638438
## [2,] 0.256082 0.261395 0.270645 0.26000 0.263355
## [3,] 0.012189 0.012082 0.012196 0.01216 0.012124
## [4,] 0.069811 0.069445 0.068915 0.06956 0.069339
## [5,] 0.012085 0.012093 0.012455 0.01215 0.012190
## [6,] 0.004737 0.004476 0.004666 0.00466 0.004554

par(mfrow=c(3,2))
for (i in 1:6) {
plot(fracteta2[i,1:20] ~ c(1:20), ylab=paste("Prop.", rownames(A)[i]),
     xlab="year",type="b", col="red")
lines(fracteta[i,1:20] ~ c(1:20),type="b",col="black",pch=16)
}
legend(15,0.4, c("N","N2"), pch=16,lty=1,col=c("black","red" ))

```



Dalle simulazioni abbiamo ottenuto alcune dimostrazioni empiriche di alcune leggi matematiche che governano questi modelli. La trattazione è molto più complicata di come è presentata qui ma alcune di queste leggi è bene conoscerle:

- Se la matrice di proiezioni è mantenuta costante la popolazione tende, dopo qualche generazione, a crescere (o a decrescere) ad un tasso esponenziale costante (λ)
- la struttura per età/classe dimensionale tende ad essere costante
- il numero degli individui nelle classi di partenza (al tempo t) è importante per determinare la dimensione della popolazione al tempo $t + n$ ma non influenza (se non nei cicli iniziali) il tasso di crescita asintotico o la struttura per età.

Un modello è detto **ergodico** se la dinamica asintotica è indipendente dalle condizioni iniziali.

In realtà tramite alcune operazioni matriciali relativamente complesse è possibile conoscere il tasso di crescita asintotico della popolazione senza dover eseguire alcuna simulazione o proiezione. Il parametro λ infatti è l'**autovalore dominante** della matrice di proiezione e gli elementi dell'**autovettore** relativo ci danno un'idea della struttura per età asintotica della popolazione stessa.

L'autovalore è uno scalare (un numero) ed è definito quel numero tale che

$$A w = \lambda w \quad (2.31)$$

dove A è la matrice di proiezione e w è l'autovettore della matrice A . Il problema è quindi, data una matrice di proiezione, trovare il λ e il vettore w che soddisfino la precedente equazione.

Immaginiamo per un attimo che w sia il vettore dei numeri delle classi, allora posso pensare che λ sia quel numero, uno scalare, che pre-moltiplicato al vettore mi dà lo stesso effetto sulla popolazione che moltiplicare il vettore per la matrice A .

In realtà esiste più di un λ che soddisfa la precedente equazione, ma noi siamo interessati a quello più grande in valore assoluto (dominante), in quanto sarà il λ dominante a determinare l'andamento della popolazione a lungo termine. Gli altri autovalori per $t \rightarrow \infty$ tendono ad avere un effetto trascurabile rispetto all'autovalore dominante. Il fatto che la matrice di transizione A sia non-negativa (tutti gli elementi sono 0 o maggiori di 0) fa in modo che l'autovalore dominante sia reale e positivo. Non così per gli altri autovalori che spesso sono numeri complessi con parte reale e parte immaginaria e che possono determinare delle oscillazioni anche notevoli nella dinamica.

Anche di w ne esistono molti (addirittura infiniti), ma quelli relativi al λ dominante sono tutti proporzionali l'uno a l'altro per un fattore costante c : cioè se w è un autovettore che soddisfa l'equazione 2.31 allora anche cw la soddisfa, per qualsiasi c .

Trovare gli autovalori e gli autovettori di una matrice con l'aiuto del computer è relativamente semplice. In R si usa la funzione `eigen()`: `eigen()$values` restituisce gli autovalori e `eigen()$vectors` gli autovettori. Molto velocemente però vi accorgete che si incontrano i numeri complessi e le cose si fanno via via più difficili.

Matematicamente le "leggi" di cui parlavamo prima sono esprimibili in termini di un solo teorema (che non dimostreremo) che viene chiamato il **teorema ergodico forte**:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{n(t)}{\lambda^t} = c w_1 \quad (2.32)$$

A rigor di termini il presente teorema vale solo se la matrice è primitiva (non ci sono nodi “isolati” cioè che non contribuiscono a nessun altro nodo).

Quindi analizzando semplicemente la matrice di proiezione A del cardo è stato facile prevedere di avere un λ asintotico pari a 2.3338 con una struttura per età proporzionale al vettore

$$w_1 = \begin{pmatrix} 0.6377 \\ 0.2639 \\ 0.0121 \\ 0.0693 \\ 0.0122 \\ 0.0046 \end{pmatrix}$$

che ci dice che la popolazione tenderà ad avere il 63.77% di individui nella classe 1 (semi di un anno), il 26.39% nella classe 2 (semi di due anni) e così via.

2.3.7 Matrici con i dati di *life table*

Non è molto difficile riempire le matrici di proiezione utilizzando i dati provenienti dalle tabelle di vita. Le sopravvivenze P_j vanno calcolate dalla colonna delle sopravvivenze delle *life table*. Se l'intervallo di tempo relativo ad una proiezione riguarda più anni, si combinano le sopravvivenze per uno stesso nodo relative ai diversi anni prestando attenzione a fare i conti in modo corretto.

Costruendo dei modelli per classi di età si fa l'ovvia assunzione che gli individui in una stessa classe di età siano tutti uguali dal punto di vista demografico. Lo stesso si può dire per il periodo di tempo entro l'intervallo di proiezione: si assume che gli andamenti demografici (sopravvivenze e fertilità) siano costanti per una certa classe per tutto l'intervallo di tempo. Si assume cioè che la variabilità entro classe di età ed entro periodo siano nulle.

Nel caso di cicli vitali con **riproduzione pulsata** lo schema è riassunto nella figura seguente in cui i valori di p misurano la frazione di intervallo relativa al periodo trascorso dal momento del censimento fino al picco di riproduzione (e $1 - p$ la frazione del tempo fra la riproduzione e il momento del censimento successivo).

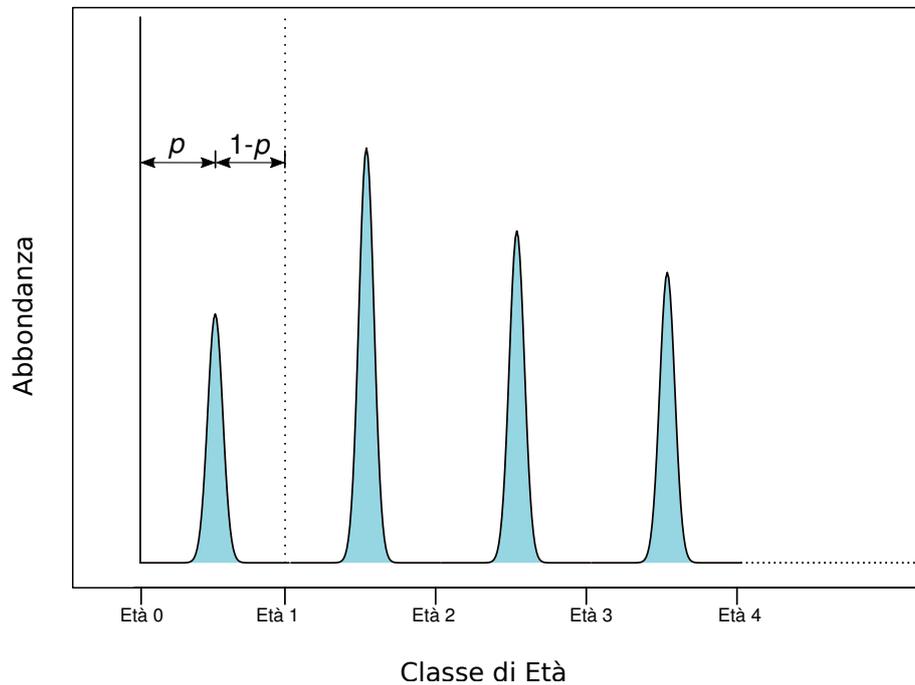


Figura 2.8: Schema del censimenti per una popolazione con riproduzione a impulsi

I casi più frequenti si hanno quando:

- ($p \rightarrow 0$) il censimento è effettuato *appena dopo* la riproduzione (**censimento post-riproduzione**). In questo caso si ritrovano individui appena nati che hanno età p , e individui che hanno età $1 + p$, $2 + p$, eccetera.
- ($p \rightarrow 1$) il censimento è effettuato *appena prima* della riproduzione (**censimento pre-riproduttivo**) In questo caso si ritrovano individui che hanno età p ma che non sono appena nati e hanno quasi un intero periodo (anno) di vita. Poi troviamo individui che hanno quasi due periodi ($1 + p$), tre periodi ($2 + p$), eccetera.

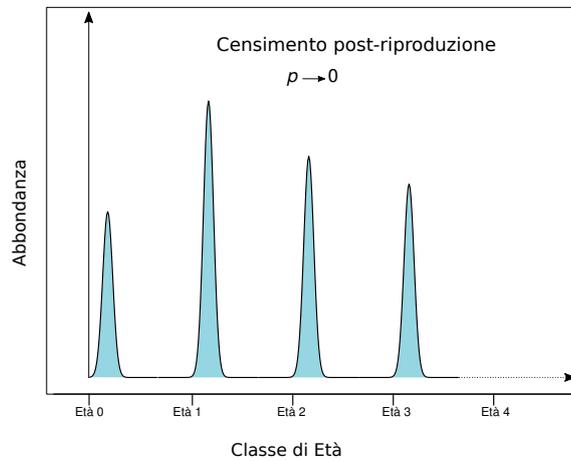


Figura 2.9: Schema del censimento post-riproduttivo

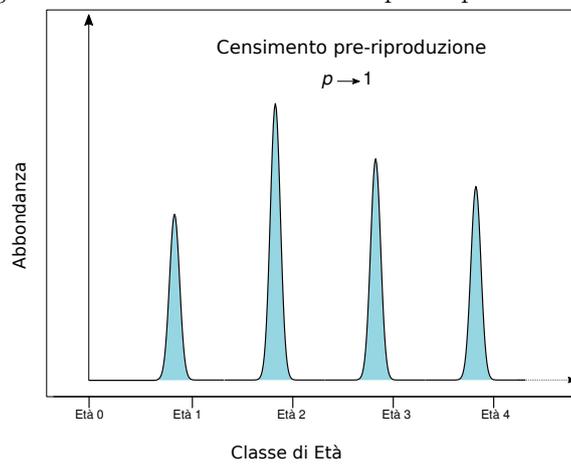


Figura 2.10: Schema del censimento pre-riproduttivo

Le sopravvivenze P_i dall'età $i - 1 + p$ all'età $1 + p$ da inserire nella matrice di proiezione sono date dal seguente calcolo:

$$P_i = \frac{l_{(i+p)}}{l_{(i-1+p)}}$$

dove $l_{(x)}$ è la frazione di sopravvissuti della coorte di partenza fino all'età x derivabile dalla life table di sopravvivenza.

Quindi nel caso di **censimento post-riproduttivo** ($p \rightarrow 0$)

$$P_i = \frac{l_{(i)}}{l_{(i-1)}}$$

mentre nel caso di **censimento pre-riproduttivo** ($p \rightarrow 1$)

$$P_i = \frac{l_{(i+1)}}{l_{(i)}}$$

Per gli elementi F_i delle fertilità si attinge ovviamente alla colonna delle fertilità delle *life table*, ma un'attenzione particolare va prestata nel riempire la prima riga, in quanto gli elementi F_i della matrice di Leslie coinvolgono anche le sopravvivenze. Le modalità per trovare i numeri da immettere nella matrice di Leslie dipendono dal ciclo riproduttivo degli organismi e da quando viene effettuato il censimento.

In sostanza gli elementi F_i della prima riga della matrice devono tenere conto, oltre alla fecondità delle diverse classi di età, anche della sopravvivenza dei nuovi nati fino al momento del censimento o della sopravvivenza degli adulti fino al momento della riproduzione. Se, per esempio, la riproduzione fosse concentrata in un solo mese, per proiettare una popolazione da un anno all'altro occorre tenere conto anche della sopravvivenze negli altri 11 mesi degli adulti (prima) o dei piccoli appena nati (dopo).

Per cui se indichiamo con $b_{(i)}$ il numero di individui nati per ogni classe di età i derivabile dalle tavole di fertilità, per il caso di **censimento post-riproduttivo** ($p \rightarrow 0$)

$$F_i = P_i b_{(i)}$$

mentre nel caso di **censimento pre-riproduttivo** ($p \rightarrow 1$)

$$F_i = l_{(1)} b_{(i)}$$

Cioè nel caso di censimento post-riproduttivo il numero di nati prodotti da ogni adulto deve essere moltiplicato per la probabilità degli adulti di sopravvivere per un ulteriore periodo $1 - p$ (es: anno) quasi intero. Mentre nel caso di censimento pre-riproduttivo sono i piccoli nati l'ultima volta che devono sopravvivere per il loro primo periodo p (es: il loro primo anno) quasi intero.

Per gli organismi, come l'uomo, che hanno una **riproduzione continua** i calcoli sono diversi. In particolare si assume che all'interno dell'intervallo i tassi di sopravvivenza e di natalità siano costanti. In genere si conoscono i valori relativi al inizio e alla fine del periodo per queste due quantità e si assume che i tassi siano costanti e pari alla media del valore iniziale e finale. Quindi in sostanza per i casi di riproduzione continua i valori di P_i relative alle sopravvivenze si calcolano come segue:

$$P_i \approx \frac{l_{(i)} + l_{(i+1)}}{l_{(i-1)} + l_{(i)}}$$

oppure in alternativa

$$P_i \approx \frac{1}{2} \left(\frac{l_{(i)} l_{(i+1)}}{l_{(i-1)} l_{(i)}} \right)$$

Le differenze tra queste due approssimazioni e anche altre possibili approssimazioni sono piccole e normalmente ritenute trascurabili.

Per le fertilità F_i si usa la seguente formula

$$F_i = l_{(0.5)} \left(\frac{b_{(i)} + P_i b_{(i+1)}}{2} \right)$$

Se non si conosce direttamente $l_{(0.5)}$, cioè la probabilità di sopravvivere nella prima metà del primo periodo riproduttivo (es: nei primi sei mesi di vita) si può approssimare utilizzando la media della sopravvivenza alla nascita e alla fine del primo periodo (es: alla fine del primo anno)

$$l_{(0.5)} \approx \frac{l_{(0)} + l_{(1)}}{2}$$

oppure nel caso di mortalità neonatale elevata:

$$l_{(0.5)} \approx l_{(0)} \sqrt{l_{(1)}}$$

Per chiarire concretamente questi calcoli che possono risultare piuttosto tediosi riportiamo un esempio tratto dalla seguente *life table*:

Età	$l_{(x)}$	$b_{(x)}$
0	1.0	0
1	0.8	2
2	0.5	6
3	0.1	3
4	0.0	0

e proviamo ad applicarlo ai tre possibili combinazioni di modalità di riproduzione e censimento appena affrontate. Nel caso delle sopravvivenze P_i avremo:

i	Rip. continua	Rip. pulsata	
		$p \rightarrow 0$	$p \rightarrow 1$
1	$\frac{0.8+0.5}{1.0+0.8} = 0.722$	$\frac{0.8}{1.0} = 0.800$	$\frac{0.5}{0.8} = 0.625$
2	$\frac{0.5+0.1}{0.8+0.5} = 0.462$	$\frac{0.5}{0.8} = 0.625$	$\frac{0.1}{0.5} = 0.200$
3	$\frac{0.1+0.0}{0.5+0.1} = 0.167$	$\frac{0.1}{0.5} = 0.200$	$\frac{0.0}{0.1} = 0$
4	0	0	—

Nel caso delle fecondità F_i calcoliamo prima $l_{(0.5)}$ come $(1.0+0.8)/2 = 0.9$ e quindi avremo

i	Rip. continua	Rip. pulsata	
		$p \rightarrow 0$	$p \rightarrow 1$
1	$0.9 \left(\frac{0+2(0.722)}{2} \right) = 0.650$	$(0.8)(0) = 0$	$(0.8)(0) = 0$
2	$0.9 \left(\frac{2+6(0.462)}{2} \right) = 2.052$	$(0.625)(2) = 1.250$	$(0.8)(2) = 1.6$
3	$0.9 \left(\frac{6+3(0.167)}{2} \right) = 2.926$	$(0.200)(6) = 1.200$	$(0.8)(6) = 4.8$
4	$0.9 \left(\frac{3+0(0.000)}{2} \right) = 1.350$	$(0)(3) = 0$	$(0.8)(3) = 2.4$

Ricordando che la posizione dei P_i e F_i nella matrice di Leslie è la seguente

$$\begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{pmatrix}$$

alla fine questi calcoli producono le seguenti tre matrici e che nel caso di riproduzione continua corrisponde a

$$\begin{pmatrix} 0.650 & 2.052 & 2.926 & 1.350 \\ 0.722 & 0.000 & 0.000 & 0.000 \\ 0.000 & 0.462 & 0.000 & 0.000 \\ 0.000 & 0.000 & 0.167 & 0.000 \end{pmatrix}$$

mentre nel caso di riproduzione pulsata con censimento post-riproduttivo ($p \rightarrow 0$) è

$$\begin{pmatrix} 0.0 & 1.250 & 1.2 & 0.0 \\ 0.8 & 0.000 & 0.0 & 0.0 \\ 0.0 & 0.625 & 0.0 & 0.0 \\ 0.0 & 0.000 & 0.2 & 0.0 \end{pmatrix}$$

e infine nel caso di censimento pre-riproduttivo ($p \rightarrow 1$) è

$$\begin{pmatrix} 0.000 & 1.6 & 4.8 & 2.4 \\ 0.625 & 0.0 & 0.0 & 0.0 \\ 0.0 & 0.2 & 0.0 & 0.0 \\ 0.0 & 0 & 0 & 0.0 \end{pmatrix}$$

La prima di queste tre matrici ha un autovalore pari a 1.793 mentre la seconda e la terza hanno autovalori coincidenti e pari a 1.221. Ovviamente il periodo del censimento non ha influenza sul tasso di crescita della popolazione.

2.3.8 Alcune quantità importanti

Forse la quantità più importante relativa ad una matrice di popolazioni, lo abbiamo appena visto, è il suo **autovalore dominante**, che ci da la velocità di crescita asintotica della popolazione. Se l'autovalore dominante sarà > 1 la popolazione tenderà a crescere a lungo termine, mentre se sarà < 1 la popolazione tenderà all'estinzione.

Abbiamo già visto che in R si può ricavare dalla seguente espressione

```
max(Mod(eigen(A)$values))

## [1] 2.334

## oppure anche da questa espressione che è più generale, ma
## equivalente alla precedente nel caso del cardo
## calcolo la posizione nell'array del autovalore dominante
dom.pos <- which.max(Re(eigen(A)$values))
Re(eigen(A)$values[dom.pos])

## [1] 2.334
```

Il suo **autovettore** associato ha il significato biologico di essere proporzionale alla *struttura per età* alla quale la popolazione tende. Di solito si standardizza l'autovettore dominante dividendolo per la somma dei suoi elementi, così da ottenere la proporzione di individui presenti in ogni classe di età o dimensionale dopo un po' di tempo.

In R si può calcolare così:

```
## prendendo direttamente il primo autovettore
Re(eigen(A)$vector[,1])/sum( Re(eigen(A)$vector[,1]))

## [1] 0.637720 0.263954 0.012155 0.069313 0.012241
## [6] 0.004617

## oppure in modo più generale utilizzando
w <- abs(Re(eigen(A)$vectors[, dom.pos]))
## standardizzando, dividendo per la somma
w <- w/sum(w)
w

## [1] 0.637720 0.263954 0.012155 0.069313 0.012241
## [6] 0.004617
```

Un altro parametro importante è il cosiddetto **valore riproduttivo**, che viene calcolato per ogni età-stadio e misura il contributo di ciascun individuo dello stadio alla crescita della popolazione totale. Per capire l'importanza anche pratica di questo parametro facciamo un esempio: supponiamo di dover gestire una popolazione che si sta estinguendo e di poter inserire un solo individuo nuovo, prelevato da un'altra popolazione. A quale stadio conviene scegliere l'individuo da immettere? Stadio adulto, con il massimo delle capacità riproduttive, ma di solito con maggiori probabilità di morire o uno stadio giovanile con maggiori probabilità di sopravvivenza, ma con attualmente minori capacità riproduttive? Capite che se inserissi, per esempio, un individuo in uno stadio post-riproduttivo non aumenterei per niente la crescita della popolazione. Un ragionamento contrario, ma basato sullo stesso parametro, lo si fa quando si vuole prelevare, per esempio attraverso la caccia di selezione, un individuo dalla popolazione senza diminuire la capacità di crescita della popolazione.

Il conteggio è analogo a fare un confronto fra simulazioni, per un numero di generazioni sufficienti, partendo al da $t = 0$ con un solo individuo in un particolare stadio e zero in tutti gli altri stadi. Si possono confrontare i valori riproduttivi dei vari stadi, semplicemente “spostando l'1” da uno stadio all'altro in diverse simulazioni.

In realtà per calcolare questo confronto non è necessario fare simulazioni: è sufficiente calcolare l'*autovettore di sinistra* corrispondente all'autovalore dominante. Stavolta devo quindi cercare il vettore riga che soddisfa la seguente equazione:

$$v A = \lambda v$$

Questo vettore è proporzionale al valore riproduttivo. Di solito si standardizza in riferimento al primo stadio in modo che $v_1 = 1$ e gli altri stadi abbiano valori relativi al primo stadio.

In R si può calcolare l'autovettore di sinistra, utilizzando l'autovettore di destra della matrice A trasposta:

```
## autovettore dominante della matrice trasposta
## NB: l'autovalore invece non cambia se la matrice è trasposta
v <- abs(Re(eigen(t(A))$vectors[,dom.pos]))
v
## [1] 0.00132685 0.00003585 0.00836724 0.04854580
## [5] 0.32668439 0.94384789

RV <-v/v[1]
RV
```

```
## [1] 1.00000 0.02702 6.30611 36.58734 246.21103
## [6] 711.34640
```

Quindi, nel caso del cardo, il valore riproduttivo di un adulto è più di 700 volte maggiore di quello di un seme dormiente del primo anno.

Di solito nei modelli per età, il valore riproduttivo ha un massimo negli anni appena precedenti l'inizio dell'età riproduttiva. Successivamente cala perchè le capacità riproduttive calano e nelle età precedenti è minore a causa della mortalità possibile prima di raggiungere l'età riproduttiva.

Un altro parametro importante è la **sensibilità** che misura l'importanza dei *singoli valori della matrice di transizione* A in funzione del λ . In sostanza ci chiediamo, sempre in un ottica conservazionistica, quale valori della matrice mi conviene aumentare per aumentare il λ ? Mi conviene cercare di aumentare una sopravvivenza o una fecondità? e quale? di un giovane o di un adulto? Una domanda simile, ma con esigenze contrarie, può essere importante per un progetto di contenimento di una specie invasiva che vuole diminuire i valori di λ e quindi i valori di A . La sensibilità ci dice l'importanza di ciascuna transizione, cioè di ciascuna freccia del grafo, nel determinare il λ .

Non daremo molti dettagli matematici, ma comunque il principio sarebbe di trovare una matrice di derivate di λ rispetto ai valori di A e poi confrontarli. La derivata ci informa sulla pendenza della relazione di $a_{i,j}$ vs. λ . Ogni elemento i, j della matrice di sensibilità sarà:

$$\frac{\delta \lambda}{\delta a_{i,j}} = \frac{v_{i,j} w_{i,j}}{\langle v, w \rangle}$$

dove $a_{i,j}$ sono gli elementi della matrice A e v e w sono gli autovettori dominanti rispettivamente di sinistra e di destra della matrice e $v_{i,j}$ e $w_{i,j}$ ne sono gli elementi e $\langle v, w \rangle$ è il prodotto scalare dei due vettori, cioè il prodotto matriciale del vettore riga v per il vettore colonna w , che produce uno scalare.

```
## Metodo proposto dal libro
## calcolo del numeratore
vw.s <- cbind(v) %*% rbind(w)
S <- vw.s/as.numeric(rbind(v) %*% cbind(w))
round(S,3)

##      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6]
## [1,] 0.067 0.028 0.001 0.007 0.001 0.000
```

```

## [2,] 0.002 0.001 0.000 0.000 0.000 0.000
## [3,] 0.421 0.174 0.008 0.046 0.008 0.003
## [4,] 2.442 1.011 0.047 0.265 0.047 0.018
## [5,] 16.432 6.801 0.313 1.786 0.315 0.119
## [6,] 47.474 19.650 0.905 5.160 0.911 0.344

## Un metodo più generale
V<-zapsmall(Conj(solve(eigen(A)$vectors)))
v=Re(V[dom.pos,])
w1<- Re(eigen(A)$vectors[,dom.pos])
sensit <- zapsmall(v %*% t(w1))
sensit

##      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6]
## [1,] 0.06 0.03 0.00 0.01 0.00 0.00
## [2,] 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00 0.00
## [3,] 0.42 0.17 0.01 0.05 0.01 0.00
## [4,] 2.44 1.01 0.05 0.27 0.05 0.02
## [5,] 16.43 6.80 0.31 1.79 0.32 0.12
## [6,] 47.48 19.65 0.90 5.16 0.91 0.34

## tolgo i valori di sensitività corrispondenti agli zeri nella matrice A
zA<-1*(A !=0)
zA*sensit

##           DormSeedY1 DormSeedY2 SmallRosette
## DormSeedY1           0.00           0.00           0.00
## DormSeedY2           0.00           0.00           0.00
## SmallRosette         0.42           0.17           0.01
## MedRosette           2.44           0.00           0.05
## LargeRosette         16.43           0.00           0.31
## FlowAdults           0.00           0.00           0.00
##           MedRosette LargeRosette FlowAdults
## DormSeedY1           0.00           0.00           0.00
## DormSeedY2           0.00           0.00           0.00
## SmallRosette         0.00           0.00           0.00
## MedRosette           0.27           0.00           0.02
## LargeRosette         1.79           0.32           0.12
## FlowAdults           5.16           0.91           0.00

```

Nella nostra matrice di transizione il parametro più importante nel de-

terminare il tasso di crescita è il nodo [5,1] da semi dormienti del primo anno a rosette medie.

Il parametro $S[6,1] = 47.4741$ avrebbe il valore di sensibilità più grande in assoluto della matrice di sensibilità, ma in realtà non è una transizione: non esiste una freccia nel grafo che va dal nodo 1 al nodo 6. Quindi in genere si tolgono dalla matrice di sensitività quei valori che non hanno corrispondenti nella matrice di transizione. Bisogna stare attenti però che non siano transizioni esistenti nella realtà per le quali commettiamo un errore e le stimiamo uguali a zero. Un piccolo errore in queste stime produce un grande effetto sul tasso di crescita.

In sostanza la matrice di sensibilità ci informa su quali siano gli elementi di A più importanti nel determinare il tasso di crescita della popolazione e quindi su quali di questi valori ci dovremo concentrare per avere stime migliori: più accurate e precise. Possiamo permetterci, per esempio, di stimare meno bene i valori di transizione che hanno una sensibilità più bassa, in quanto non influiranno molto sul tasso di crescita. La sensibilità ci dice quanto varierà il tasso di crescita al variare dei valori di transizione. Questa variazione sarà una variazione in senso assoluto per esempio passando da $a_{i,j}$ ad $a_{i,j} + \Delta a_{i,j}$.

Il parametro di **elasticità** invece è simile alla sensibilità, ma ci dice come cambierà il tasso di crescita della popolazione se i valori della matrice di transizione cambieranno *in percentuale*, o meglio *in proporzione*, ai valori attuali. Cioè, per esempio, ci chiediamo cosa succede a λ se un certo $a_{i,j}$ aumenta del 10% oppure diminuisce del 20%.

La formula è

$$e_i = \frac{a_{i,j} \delta \lambda}{\lambda \delta a_{i,j}}$$

In R si può calcolare così:

```

elast <- sensit * A / Re(eigen(A)$values[dom.pos])
elast

##           DormSeedY1 DormSeedY2 SmallRosette
## DormSeedY1    0.000000  0.0000000  0.0000000
## DormSeedY2    0.000000  0.0000000  0.0000000
## SmallRosette  0.002339  0.0007284  0.0005356
## MedRosette    0.007318  0.0000000  0.0026779
## LargeRosette  0.056318  0.0000000  0.0050474
## FlowAdults    0.000000  0.0000000  0.0000000
##           MedRosette LargeRosette FlowAdults
## DormSeedY1    0.00000  0.0000  0.00000

```

## DormSeedY2	0.00000	0.0000	0.00000
## SmallRosette	0.00000	0.0000	0.00000
## MedRosette	0.02753	0.0000	0.25854
## LargeRosette	0.18791	0.0229	0.04432
## FlowAdults	0.05085	0.2924	0.00000

Segnalo che esiste un pacchetto di R chiamato `popbio` che ha una serie di funzioni apposite per questi calcoli nei modelli strutturati per età o dimensioni.

Il valore riproduttivo indica quali sono le *classi* più importanti per la crescita della popolazione, mentre le sensibilità e le elasticità indicano quali sono le *transizioni* più importanti per determinare la crescita della popolazione.

2.3.9 Modelli di meta-popolazioni

I modelli strutturati come quelli che abbiamo visto sono in realtà molto flessibili.

Per esempio è possibile simulare delle metapopolazioni (gruppi di popolazioni che si scambiano individui per migrazione). Di solito si è interessati a vedere se la popolazione totale e le sotto-popolazioni crescono o sono destinate ad estinzione. La trasformazione di una popolazione unica in una metapopolazione è uno dei classici effetti della frammentazione dell'habitat.

Nella seguente figura è rappresentata una metapopolazione costituita da due sottopopolazioni (quella gialla e quella rossa) ciascuna con 3 stadi (nodi). La modellizzazione viene fatta al solito modo, scrivendo una sola matrice di proiezione che tiene conto di tutti i 6 stadi.

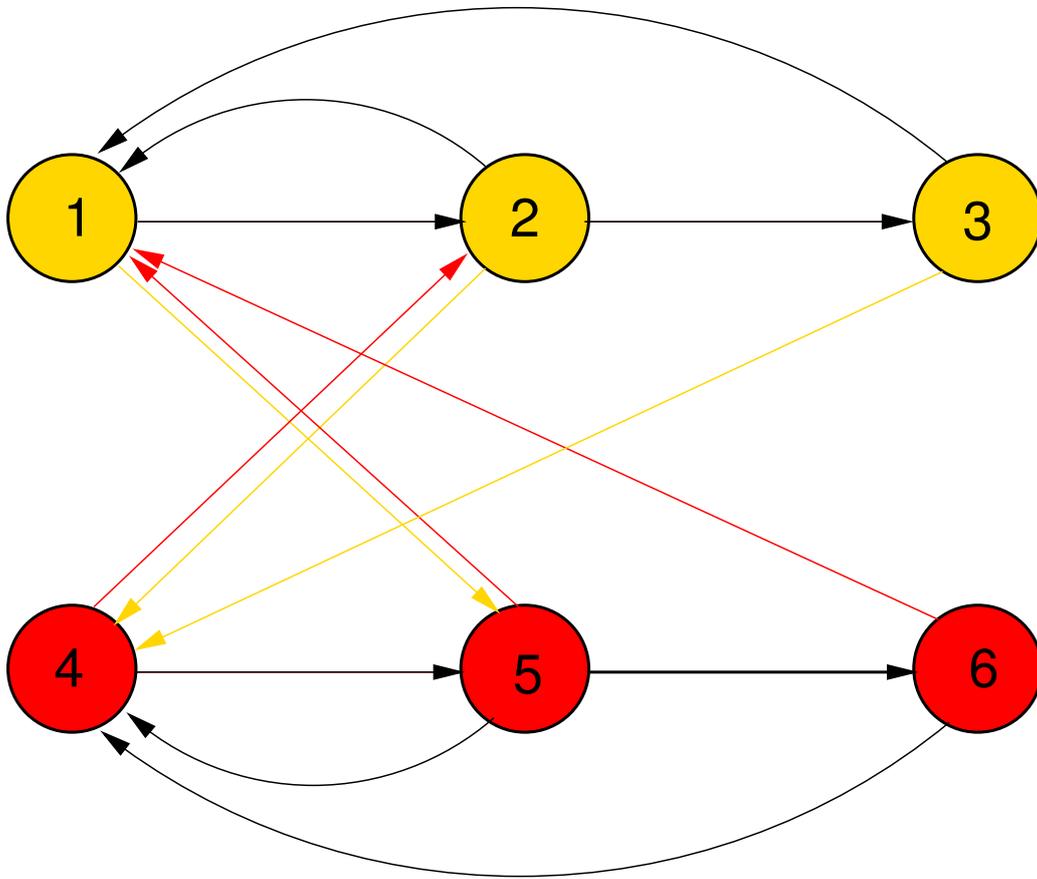


Figura 2.11: Ciclo riproduttivo di una metapopolazione costituita da 2 sotto-popolazioni (gialla e rossa) ciascuna con 3 classi di età. Le frecce colorate indicano la popolazione di origine della migrazione. Le frecce nere indicano apporti "interni" alla sotto-popolazione

2.3.10 Simulazione stocastica del masting

Immaginiamo la seguente matrice di proiezione per età:

$$A_t = \begin{pmatrix} 0 & 1 \cdot h(t) & 8 \cdot h(t) \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix} \quad (2.33)$$

dove le fertilità non sono costanti ma dipendono stocasticamente dal tempo. Per esempio potremo simulare anni “*masting*” o pasciona che si ripetono casualmente in media 1 volta ogni 4 anni. Ammettiamo che le fecondità siano dimezzate in anni normali e raddoppiate in anni di masting. Quindi $h(t) = 0.5$ in anni normali e $h(t) = 2.0$ in anni di masting.

Abbiamo quindi “rilassato” l’assunzione che la matrice di proiezione sia costante per ogni anno. I risultati saranno diversi ogni volta che eseguiamo la proiezione. La variabilità (varianza) dei N_{tot} aumenta al passare delle generazioni.

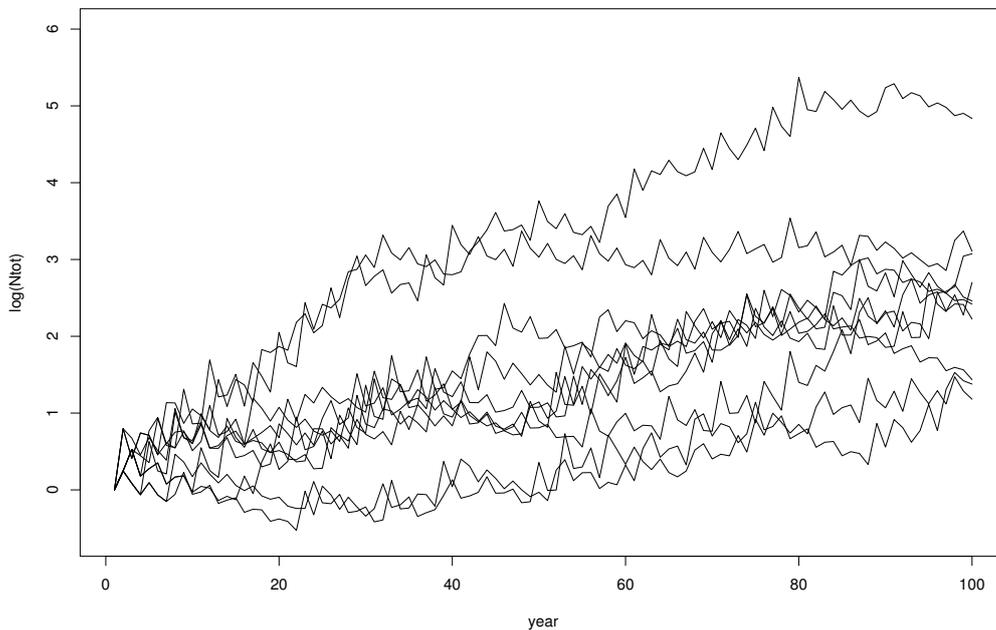


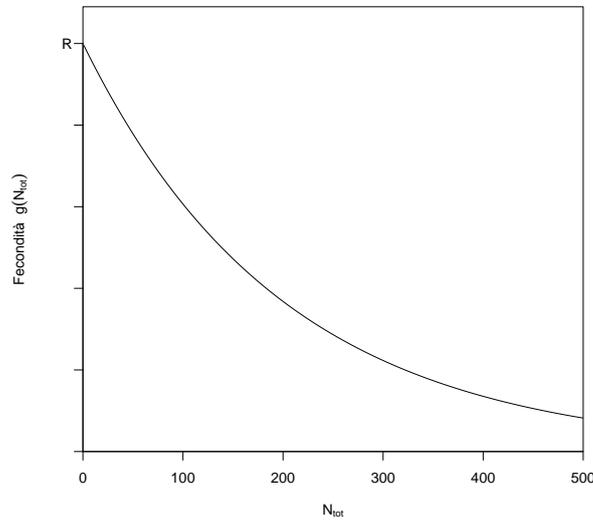
Figura 2.12: Dieci simulazioni con la matrice 2.33 con anni di “masting” in media ogni 4 anni

2.3.11 Dipendenza dalla densità

Ora proviamo a vedere cosa succederebbe se rilassassimo anche l'assunzione che la dinamica sia indipendente dalla densità. La dinamica diventa non lineare e quindi la teoria si può complicare molto.

Assumiamo che le fecondità dipendano da N_{tot} con una funzione decrescente. Quella riportata di seguito è una delle tante possibili:

$$g(N_{tot}) = R e^{-b N_{tot}} \quad (2.34)$$



Immaginiamo la seguente matrice di proiezione per età:

$$A_n = \begin{pmatrix} 0 & 1 \cdot g(N_{tot}) & 5 \cdot g(N_{tot}) \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0 \end{pmatrix} \quad (2.35)$$

dove le fertilità non sono costanti ma calano al crescere dal numero totale degli individui (N_{tot}). Simuliamo l'andamento di una popolazione con 1 individuo di partenza, $b=0.005$ e $R = 1$.

L'andamento che si ottiene, dopo qualche oscillazione iniziale, è una sigmoide (come nella curva logistica). Anche la dinamica delle singole classi di età è simile.

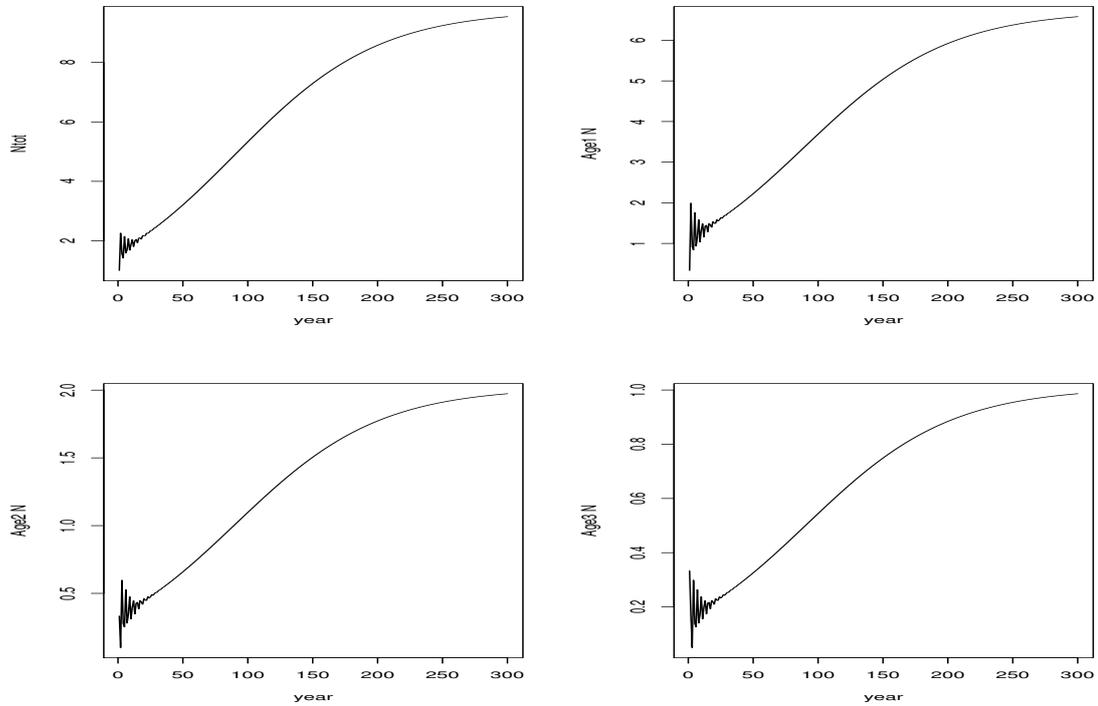


Figura 2.13: Dinamica di una popolazione con dipendenza dalla densità

La dimensione della popolazione tende alla capacità portante e vi tende anche con un numero diverso di individui in partenza.

Ma cosa succede se aumentiamo le fecondità aumentando R ? Ecco proiezioni con R pari a 2, 20, 100 e 500.

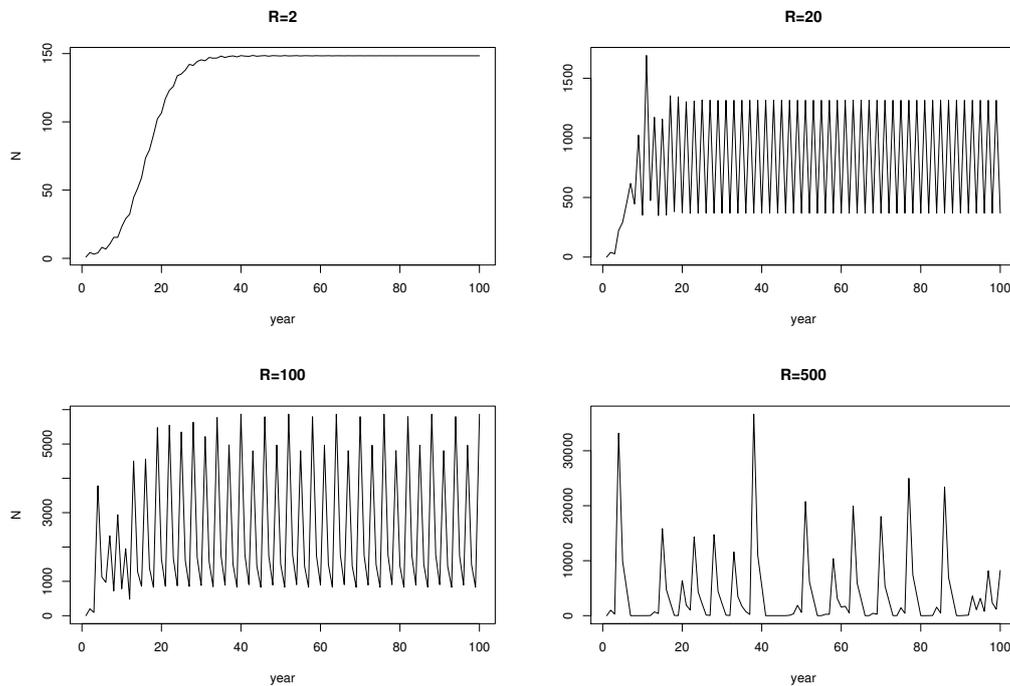
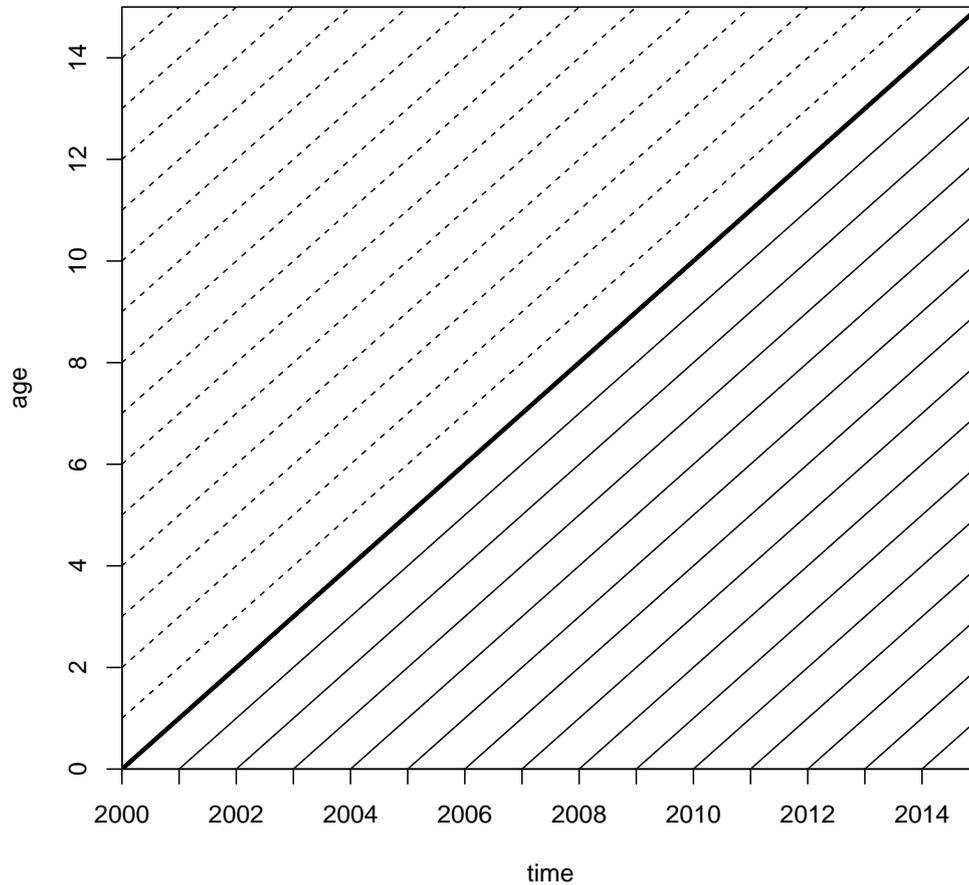


Figura 2.14: Dinamica di una popolazione con dipendenza dalla densità

Al crescere di R l'andamento si fa sempre più oscillante fino a diventare caotico. Abbiamo trovato il **caos deterministico**.

2.4 Modelli per età continui

Nel modellizzare brevemente i modelli per età continui si può fare riferimento al diagramma di Lexis in cui sulle ordinate c'è il tempo, di solito in anni, e sulle ascisse l'età degli individui. Il diagramma ha la stessa scala per il tempo e per l'età e quindi le rette hanno una pendenza di 45° . Le rette uniscono i punti di individui che sono nati all'inizio di un certo anno x e che un anno all'anno $x + 1$ dopo avranno età 1, dopo due anni avranno età due e via così. In realtà esistono individui nati al tempo pari ad una frazione di anno e quindi le rette andrebbero tracciate anche dove ora ci sono gli spazi bianchi. Le rette continue riguardano gli individui che sono nati a partire dal tempo $t = 0$, o l'anno 2000 nel nostro caso. Le rette tratteggiate riguardano individui nati in precedenza.



In questa fase, come abbiamo fatto per molti (ma non per tutti) modelli che abbiamo affrontato in precedenza, assumiamo che le risorse disponibili alla popolazione siano abbondanti e non siano limitanti, in sostanza assumiamo che *non ci sia dipendenza da densità*. Se non c'è dipendenza da densità come crescerà la popolazione? Intuitivamente ci possiamo aspettare che cresca in modo esponenziale, cioè proporzionale a e^{rt} dove t è il tempo e r è il tasso di crescita. Però diversamente dai modelli precedenti qui abbiamo presenti contemporaneamente individui di tutte le età, cioè secondo una distribuzione continua di età.

Le probabilità di sopravvivenza e le natalità anche loro varierebbero continuamente con le età, ma purtroppo questi dati sono, praticamente sempre, raccolti in modo discreto e quindi spesso si dovranno fare delle approssimazioni e si sostituiscono gli integrali con delle sommatorie. Le formule date

per le sommatorie sono approssimazioni che valgono, nella notazione riportata qua tratta dal Gotelli, per popolazioni con riproduzione pulsata e con censimento effettuato appena dopo la riproduzione.

2.4.1 Alcune definizioni utili

x età

$b(x)$ **numero di nati da ciascun adulta** di età x nell'unità di tempo. Di solito si fa riferimento a femmine nate per femmina adulta all'anno.

$S(x)$ **il numero di sopravvissuti all'età x** da una coorte di individui di partenza. Si ricava dalle tavole di sopravvivenza partendo da un numero congruo di individui all'età 0.

$l(x)$ **probabilità di sopravvivenza** è la probabilità che ciascun individuo ha alla nascita di sopravvivere fino all'età x . Si ricava dalle tavole di sopravvivenza. Si calcola approssimando, perché di solito non è una curva continua, come $l(x) \cong \frac{S(x)}{S(0)}$.

In sostanza partendo da due di queste quantità: $l(x)$ e $b(x)$ si riescono a calcolare tutta una serie di altre quantità che ci permettono di capire e creare dei modelli di crescita adeguati per le assunzioni che abbiamo fatto.

Per esempio cerchiamo di calcolare il *numero totale di nati* al tempo t : per prima cosa occorrerà sommare i nati da ciascun individuo prendendo tutte le età possibili. Per ora consideriamo l'età distribuita continuamente:

$$B(t) = \int_0^{\infty} (\text{nati per genitore di età } x) dx$$

Si cerca cioè di sommare tutti i figli dei genitori femmina che hanno età fino a t , cioè che sono nate prima di t . Ma come calcoliamo questa quantità? Semplicemente moltiplicando il numero di individui di età x , che indichiamo con $n(x)$, per la natalità specifica di ogni età x cioè $b(x)$.

$$= \int_0^{\infty} n(x) b(x)$$

Ovviamente ora bisognerà calcolare il numero di individui all'età x : $n(x)$. Quest'ultimo numero infatti non è nient'altro che il numero di individui nati x anni fa e sopravvissuto fino ad oggi cioè fino al tempo t .

$$n(x) = B(t - x) l(x)$$

che, sostituito nella precedente da:

$$B(t) = \int_0^{\infty} B(t-x) l(x) b(x) dx \quad (2.36)$$

Quest'ultima equazione è chiamata **equazione di rinnovo** perché descrive come la popolazione si rinnova attraverso le nascite.

Per risolvere l'equazione precedente e per rendere la soluzione più semplice occorre fare una nuova assunzione (che per altro abbiamo visto essere vera per $t \rightarrow \infty$ nelle popolazioni con classi di età discrete): si assume che *la popolazione abbia una distribuzione stabile per età*. Questo porta a inoltre assumere che, se la struttura per età è stabile e le risorse sono illimitate, la popolazione cresca con un tasso esponenziale r costante e che così facciano tutte le infinite classi di età della popolazione. Per cui se ipotizziamo che per $t = 0$, cioè all'inizio, ci siano stati in totale $B(0)$ nati, al tempo t avremo che:

$$B(t) = e^{rt} B(0)$$

e non solo avremo che x anni fa, quando cioè saranno passati $t-x$ dal tempo zero:

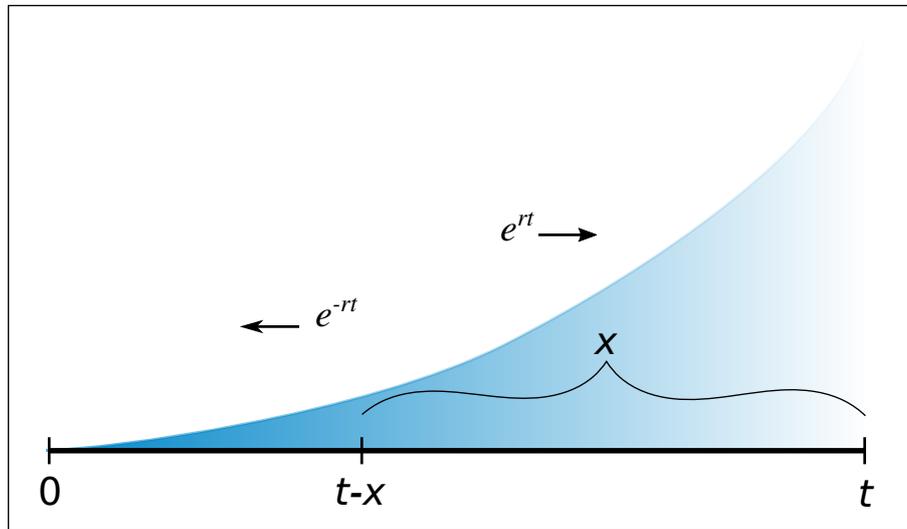
$$B(t-x) = e^{r(t-x)} B(0).$$

Sostituendo le due precedenti nell'equazione 2.36 otteniamo:

$$e^{rt} B(0) = \int_0^{\infty} e^{r(t-x)} B(0) l(x) b(x) dx$$

dividendo entrambi i lati dell'equazione per $e^{rt} B(0)$ e ricordando che $e^{r(t-x)}/e^{rt} = e^{-rx}$ si arriva alla famosa **equazione di Lotka**

$$1 = \int_0^{\infty} e^{-rx} l(x) b(x) dx \quad (2.37)$$



È un'equazione celeberrima dovuta principalmente al lavoro del matematico di origini austriaco-polacche Alfred J. Lotka e pubblicato nel 1922. Pare però che per prima fosse stata, almeno in parte, scoperta dal matematico svizzero Leonardo Eulero, per cui da alcuni è chiamata anche **equazione di Eulero** o equazione di **Eulero-Lotka**.

La parte destra dell'equazione è una funzione monotonicamente decrescente di r , all'aumentare di r la sommatoria cala. Ha per limite 0 quando $r \rightarrow +\infty$ e limite $+\infty$ quando $r \rightarrow -\infty$. Quindi ha una e una sola soluzione reale per r quando è uguale a 1.

Visto che, come abbiamo detto più volte, i dati sono raccolti per tempi discreti la formula di Lotka viene approssimata in una sommatoria

$$1 = \sum_0^w e^{-rx} l(x) b(x) \quad (2.38)$$

dove w è l'ultima classe di età.

In realtà è molto usata per ricavare r dai tassi di natalità e sopravvivenza, ma purtroppo r non è ricavabile analiticamente ed è comodo utilizzare dei metodi numerici di fitting.

Naturalmente questo sistema con R è particolarmente semplice e ne faremo un'applicazione.

Il dataset seguente è tratto da dati tabelle di vita ricavati da laboratorio in una specie di arvicola, un piccolo roditore: *Microtus agrestis*

Età (settimane)	Classe di età	$l(x)$	$b(x)$
0	1	1.0000	0.0000
8	2	0.8335	0.6504
16	3	0.7313	2.3939
24	4	0.5881	2.9727
32	5	0.4334	2.4662
40	6	0.2928	1.7043
48	7	0.1813	1.0815
56	8	0.1029	0.6683
64	9	0.0535	0.4286
72	10	0.0255	0.3000

```
d.df <- read.table("R/microtus_life_table.csv", h=T)
d.df

##   age aclass    lx    bx
## 1    0     1 1.0000 0.0000
## 2    8     2 0.8335 0.6504
## 3   16     3 0.7313 2.3939
## 4   24     4 0.5881 2.9727
## 5   32     5 0.4334 2.4662
## 6   40     6 0.2928 1.7043
## 7   48     7 0.1813 1.0815
## 8   56     8 0.1029 0.6683
## 9   64     9 0.0535 0.4286
## 10  72    10 0.0255 0.3000

lotka <- function(r,x,lx,bx){
  sum(exp(-r*x)*lx*bx)
}

minimizza <- function(par, x, lx, bx){
  print(par)
  return((1-lotka(r=par,x, lx,bx))^2)
}

##vpar=0.1
## optim(par=vpar,fn=minimizza, lx=l.df$lx, bx=l.df$bx)
## optim(par=vpar,fn=minimizza, lx=l.df$lx, bx=l.df$bx,
## method="Brent", lower=-10, upper=10, hessian=T)
```

```
fit<-optimize(f=minimizza,interval=c(-10,10),
             x=d.df$age, lx=d.df$lx, bx=d.df$bx)

## [1] -2.361
## [1] 2.361
## [1] 5.279
## [1] 3.82
## [1] 0.5573
## [1] -0.5573
## [1] 1.246
## [1] 0.1316
## [1] -0.1316
## [1] 0.2942
## [1] 0.03106
## [1] 0.1937
## [1] 0.09317
## [1] 0.06944
## [1] 0.09567
## [1] 0.08951
## [1] 0.08184
## [1] 0.08776
## [1] 0.08726
## [1] 0.08742
## [1] 0.08746
## [1] 0.08737
## [1] 0.08742

r <- fit$minimum
r

## [1] 0.08742

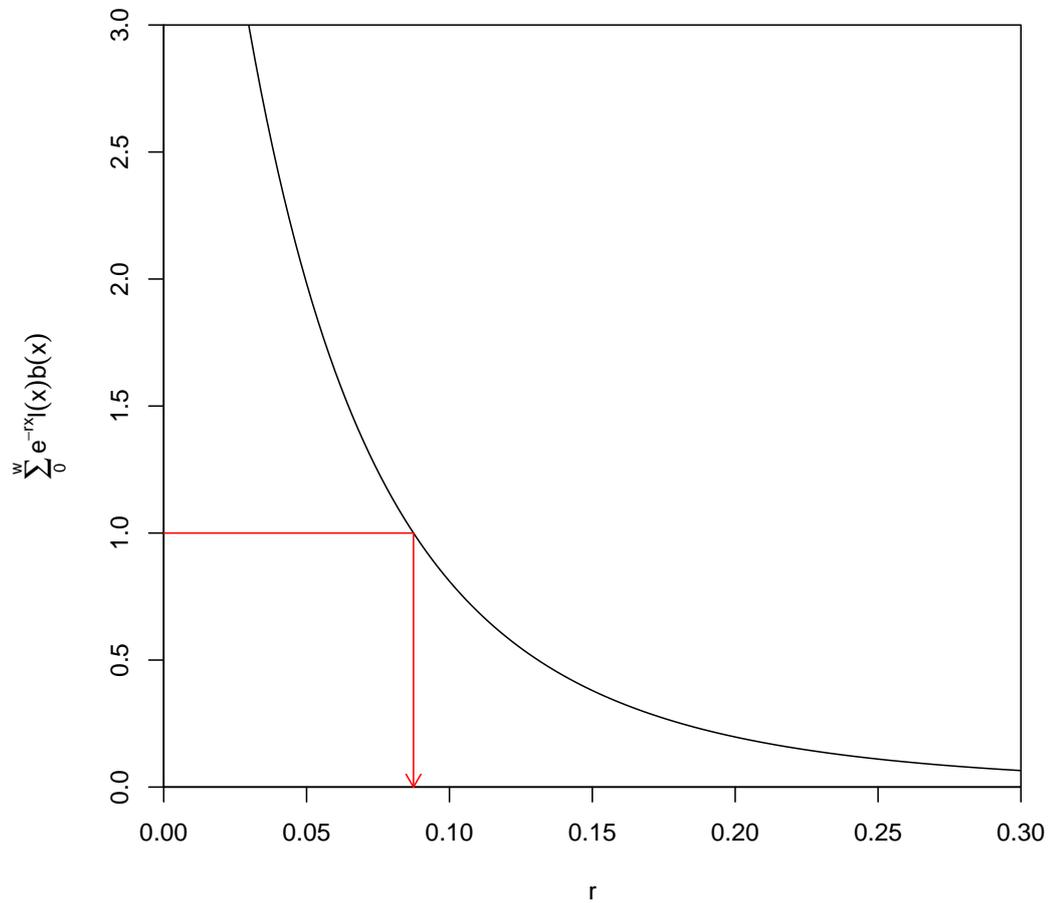
## ora un procedimento grafico
## procedimento grafico
rv <- seq(0,0.3,0.002)
## aumento leggermente il primo rv da 0 a 0.0001
rv[1] <- 0.00001
sommelotka <-sapply(rv,lotka,x=d.df$age,lx=d.df$lx, bx=d.df$bx)
## procedura con i cicli
sommelotka2 <- rep(NA, length(rv))
```

```
for (i in 1:length(rv)) {
  sommalotka2[i] <- lotka(rv[i],x=d.df$age, lx=d.df$lx, bx=d.df$bx)
}
## sono uguali ?
all(sommalotka==somialotka2)

## [1] TRUE

## sî!
## cambio i margini a sinistra
##> par("mar")
##[1] 5.1 4.1 4.1 2.1
par(mar=c(5.1, 5.1, 4.1, 1.1))

plot(somialotka~rv, type="l",yaxs="i",xaxs="i",
      xlab="r", ylim=c(0,3),xlim=c(0,0.3),
      ylab=expression(sum(e^{-rx}*l(x)*b(x),x=0,w)))
##axis(1, at=seq(0,0.3,0.05))
##axis(2, at=0:3)
segments(0,1,r,1, col="red")
arrows(r,1,r,0,length=0.1, col="red")
```



I libro dice che r è circa uguale a 0.7 per 8 settimane
E' corretto il nostro calcolo?

Da notare che sostanzialmente l'equazione di Lotka riassume (e ne dipende) gli effetti di:

- la mortalità età specifica
- la fecondità età specifica
- la struttura per età della popolazione
- il tasso di crescita della popolazione

R_0 **Tasso netto di riproduzione** È il numero medio di figlie prodotto da una femmina nel corso della sua vita. È la somma o integrale di tutte le figlie prodotte ad ogni età della madre, sommate per tutte le età e aggiustate per la mortalità nel tempo:

$$R_0 = \int_0^{\infty} l(x) b(x) dx \quad (2.39)$$

Anche questo formula viene approssimata per classi di età discrete

$$R_0 = \sum_0^{\infty} l(x) b(x) \quad (2.40)$$

La natalità viene “pesata” per la sopravvivenza in quanto se, per esempio, non ci fosse mortalità $l(x) = 1$ per tutte le età fino alla fine della vita e R_0 totale sarebbe semplicemente la somma delle figlie nate ad ogni età. Si capisce però che la mortalità ad ogni classe d’età riduce le capacità generative medie nelle femmine delle generazioni più avanti, perciò il tasso riproduttivo netto “sconta” la natalità per la mortalità.

In R nel nostro esempio R_0 è piuttosto facile da calcolare:

```
sum(d.df$lx * d.df$bx)
## [1] 5.904
```

L’unità di misura di R_0 è numero di figlie per generazione. Se $R_0 > 1$, c’è un surplus di nati ad ogni generazione e la popolazione crescerà esponenzialmente. Se $R_0 < 1$ la popolazione calerà fino ad estinguersi. Da quello che abbiamo appena scritto R_0 appare un parametro importante che “assomiglia” molto a λ dei modelli precedenti. L’unità di misura del tempo è tuttavia diversa nei due parametri: infatti R_0 è il numero di figli medio per generazione, mentre λ è per tempo assoluto: all’anno, al giorno, ecc. Stare attenti che $r \neq \log_e(R_0)$! Se volessimo calcolare λ da R_0 , occorrerebbe prima scolarlo per il tempo di generazione medio T_c .

T_c **Età media delle madri alla nascita delle loro figlie** È una delle definizioni di *durata di una generazione* È l’età media delle madri alla nascita delle loro figlie. Si calcola immaginando di seguire dalla nascita una coorte in individui femmine, segnandosi l’età quando diventano madri, cioè quando nascono tutte le loro figlie e facendo infine la media.

$$T_c = \frac{\int_0^\infty l(x) b(x) x dx}{\int_0^\infty l(x) b(x) dx} \quad (2.41)$$

Le unità di misura $l(x)$ e $b(x)$ si cancellano sopra e sotto la linea di frazione e resta l'unità di x che è un'età.

Per età discrete si approssima a:

$$T_c = \frac{\sum_0^\infty l(x) b(x) x}{\sum_0^\infty l(x) b(x)} \quad (2.42)$$

In R nel nostro esempio T_c si può approssimare così:

```
sum(d.df$lx * d.df$bx * d.df$age) / sum(d.df$lx * d.df$bx)
## [1] 24.35
```

$\phi(x)$ **funzione netta di maternità** è il numero medio di figlie femmina per unità di tempo che ogni femmina, alla nascita, deve attendersi di produrre all'età x . Dipende dalla probabilità di sopravvivere fino ad x :

$$\phi(x) = l(x) b(x)$$

Alcuni libri usano questa quantità nelle formule riportate sopra per sostituire $l(x) b(x)$.

$v(x)$ **Valore riproduttivo** ne abbiamo parlato già in precedenza per i modelli con le matrici. Il concetto è lo stesso. Lo avevamo definito come ricavabile dagli autovettori di sinistra della matrice di transizione. Gli autovettori erano scalati in modo che il valore relativo al primo nodo fosse 1 e tutti gli altri avessero valori relativi al primo nodo. La definizione di valore riproduttivo è orientata *nel futuro* in quanto viene definito come *il numero di figli che un individuo di una data età può ancora produrre*. Il valore è basso per individui appena nati e per individui anziani vicino alla fine o oltre del periodo riproduttivo. Si fa riferimento ad un individuo di età x in una popolazione con distribuzione per età stabile e si conteggiano i nati nelle future generazioni y

$$\frac{v(x)}{v(0)} = \frac{e^{rx}}{l(x)} \int_{y=x}^w e^{-ry} l(y) b(y) dy \quad (2.43)$$

Come al solito viene approssimata come

$$\frac{v(x)}{v(0)} = \frac{e^{rx}}{l(x)} \sum_{y=x+1}^w e^{-ry} l(y) b(y) \quad (2.44)$$

L'equazione integrale 2.43 si può ottenere partendo dal presupposto che per contare i nati nelle età nel futuro (y) si deve calcolare la probabilità di sopravvivere da x a y che è pari a $\frac{l(y)}{l(x)}$ e moltiplicarla per la natalità specifica ad ogni età y , cioè $b(y)$. Però devo "scontare indietro" nel tempo da y a x , moltiplicando per $e^{-r(y-x)}$, gli individui nati nei vari y futuri, in quanto un individuo nato prima "vale di più" in termini demografici di un individuo nato più tardi. È un calcolo simile a quello che si fa con gli capitali spostandone il valore avanti e indietro nel tempo, sommando o scontando gli interessi. Per cui la definizione di partenza sarebbe questa:

$$\frac{v(x)}{v(0)} = \int_{y=x}^w e^{-r(y-x)} \frac{l(y)}{l(x)} b(y) dx$$

da cui si può ottenere la 2.43 in pochi altri passaggi.

$c(x)$ **struttura per età** Dall'equazione di Lotka si può ricavare anche la struttura per età, cioè la frazione di individui presenti ad ogni età quando, appunto, la struttura per età sarà diventata stabile. È data da:

$$c(x) = \frac{l(x) e^{-rx}}{\int_0^{\infty} l(x) e^{-rx} dx} \quad (2.45)$$

e nella sua approssimazione discreta:

$$c(x) = \frac{l(x) e^{-rx}}{\sum_0^w l(x) e^{-rx}} \quad (2.46)$$

A questo punto possiamo anche rispondere alla domanda su cosa succederebbe se la struttura iniziale per età fosse diversa da $c(x)$ cioè diversa cioè da quella stabile? La risposta è che tenderebbe comunque ad una soluzione con distribuzione per età invariante.

Altre definizioni:

$d(x)$ **probabilità di morte** di una femmina di età x nell'unità di tempo ($\mu(x)$ in Gatto). In pratica si desume approssimando perché di solito non è una curva continua, dalle tavole di sopravvivenza come $(S(x) - S(x+1))/S(x)$

$\gamma(x)$ **distribuzione dell'età alla morte** è una densità di probabilità definita in base al fatto che $\gamma(x)dx$ è probabilità che un individuo ha alla nascita di morire in un'età compresa fra x e $x + dx$. Non va confusa con il tasso di mortalità $d(x)$ che, se moltiplicato per dx , è la probabilità condizionata che ha un individuo di morire fra x e $x + dx$, ma che è sopravvissuto fino all'età x . Il primo $\gamma(x)$ è la probabilità alla nascita di morire, il secondo è la probabilità all'età x di morire. Si ricava da $\gamma(x) = l(x) d(x)$, ma è anche la derivata cambiata di segno di $l(x)$ cioè $\gamma(x) = -l'(x)$.

$e(0)$ **vita media alla nascita** è la lunghezza media della vita che un individuo deve attendersi di vivere quando nasce. Si calcola semplicemente come media dell'età alla morte

$$e(0) = \int_0^{\infty} x l(x) d(x) dx$$

cioè la media dell'età degli individui quando muoiono pesata per la probabilità di sopravvivere appunto fino quell'età. Una formula alternativa più semplice

$$e(0) = \int_0^{\infty} l(x) dx \quad (2.47)$$

$e(x)$ **vita media all'età x** è il numero medio di anni che un individuo che è sopravvissuto fino all'età x può attendersi di vivere ancora. Per esempio, io oggi ho 50 anni e la vita media alla nascita è pari a 80 anni, ora mi attendo di vivere più di trent'anni perché una certa probabilità di morire l'ho già "scontata" nei 50 precedenti.

$$e(x) = \int_0^{\infty} u \frac{\gamma(x+u)}{l(x)} du,$$

dove $\frac{\gamma(x+u)}{l(x)}$ è uguale proprio alla probabilità di morire fra $x+u$ e $x+u+du$ dato che si è sopravvissuti fino a x . Ricordando che $\gamma(x) = -l'(x)$ integrando per parti si ottiene che

$$e(x) = \frac{\int_x^{\infty} l(\zeta) d\zeta}{l(x)}.$$

Notare che non è detto che sia sempre calante l'età. Per esempio se la probabilità di morte è costante e la curva di sopravvivenza è di tipo II, cioè un esponenziale negativa $l(x) = e^{-\mu x}$ con μ costante, allora è facile calcolare $e(x) = \frac{1}{\mu}$ che è costante, come nel caso dei gufi.

Qualche considerazione finale:

- il tasso di crescita r della popolazione vale per le stesse condizioni in cui sono stati ricavati i dati delle tavole di vita e quindi *varia al variare dalle condizioni ambientali*
- difficilmente si può esportare in natura il risultato di una life table prodotta in laboratorio in quanto, pur cercando di riprodurre al meglio le condizioni naturali, è molto probabile che in laboratorio manchino diverse importanti interazioni biotiche come, per esempio, la predazione. Comunque il tasso di crescita è un parametro così utile e direi indispensabile per i modelli numerici previsionale che ha sempre una grande utilità, se non altro per capire la *crescita potenziale* di una popolazione.
- la crescita della popolazione, le strategie riproduttive e in ultima analisi *la fitness* dipendono dal prodotto della sopravvivenza e della fecondità, e non separatamente dalle due. Le fasi post-riproduttive per esempio non influenzano il tasso di crescita.
- la funzione di maternità $\phi(x) = l(x)b(x)$, dalla cui forma precisa dipende il tasso r , varia relativamente poco da specie a specie. Alcuni parametri con preciso significato biologico sembrano essere particolarmente importanti per determinare la funzione di maternità e quindi r . I principali sono
 - il tasso netto di riproduzione R_0
 - l'età della prima riproduzione
 - T_c l'età media delle madri alla nascita delle loro figlie.

Forse molti scommetterebbero che il parametro più importante sia R_0 , sorprendentemente spesso però il parametro chiave si è rivelata essere l'età della prima riproduzione. Non è difficile immaginare che queste caratteristiche vitali siano sottoposte ad una forte pressione dalla selezione naturale.

Gatto per calcolare $b(x)$ indica con $y(x)$ il numero dei nuovi nati nell'intervallo T di una life table, poi calcola $b(x)$ come

$$b(x) = \frac{y(x) + y(x + T)}{2T S(x)}$$

e

$$\phi(x) = l(x)b(x) \cong \frac{S(x)b(x)}{S(0)} = \frac{y(x) + y(x + T)}{2T S(0)}$$

Sempre Gatto per calcolare R_0 usa la regola dei trapezi

$$R_0 = \int_0^\infty \phi(x) dx = \frac{\phi(0)}{2} + \sum_{j=1}^{\frac{w-1}{T}} \phi(jT)$$

che diventa nel caso frequentissimo di $\phi(0) = 0$ (organismi non fertili alla nascita)

$$\sum_{j=1}^{\frac{w-1}{T}} \phi(jT)$$

dove w è l'età massima raggiungibile. Gatto calcola T_c come

$$T_c = \frac{\int_0^\infty x \phi(x) dx}{R_0} = \frac{\sum_{j=1}^{\frac{w-1}{T}} jT \phi(jT)}{R_0}$$

Esempio con dati tratti da tabella di vita

```
rm(list=ls())
d.df <- read.table("R/Holbrookia_maculata.csv", h=T)
d.df$bx fem <- d.df$bx/2
d.df$dx <- c(0, d.df$lx[-length(d.df$lx)] - d.df$lx[-1])
d.df

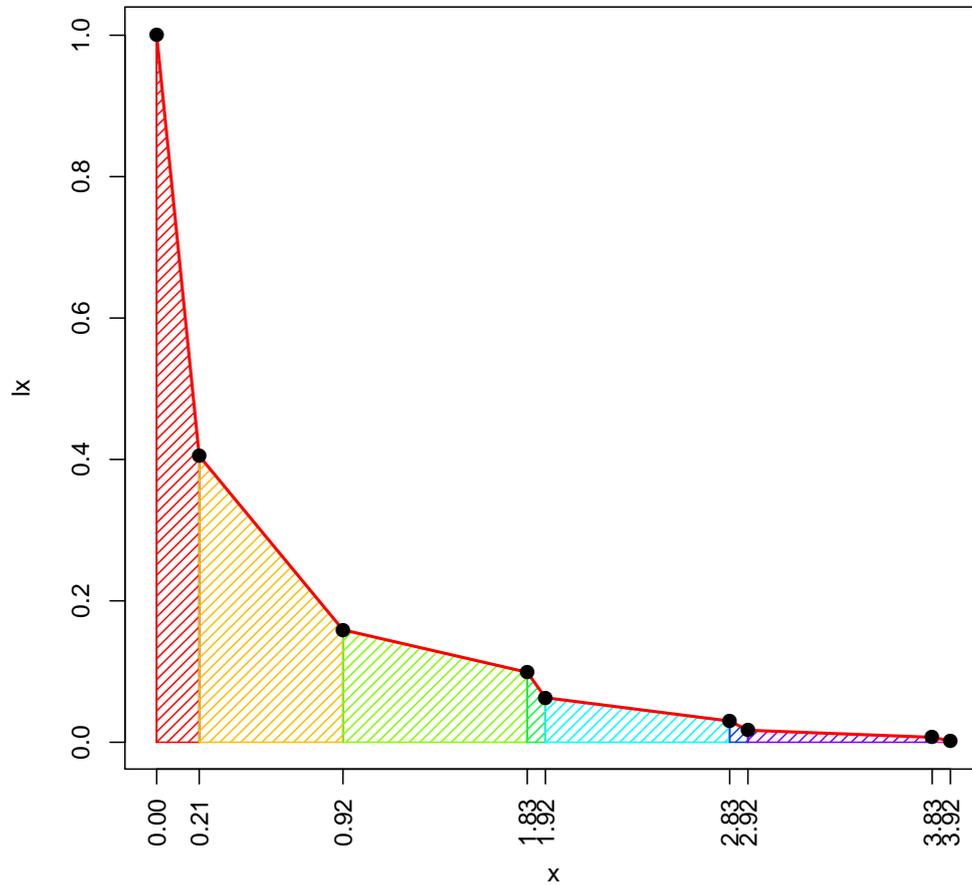
##      x    lx    bx bx fem    dx
## 1 0.00 1.000 0.00 0.000 0.000
## 2 0.21 0.405 0.00 0.000 0.595
## 3 0.92 0.159 2.98 1.490 0.246
## 4 1.83 0.099 5.27 2.635 0.060
## 5 1.92 0.063 4.70 2.350 0.036
## 6 2.83 0.030 5.27 2.635 0.033
## 7 2.92 0.017 4.70 2.350 0.013
## 8 3.83 0.007 5.27 2.635 0.010
## 9 3.92 0.002 4.70 2.350 0.005

## non usa la regola dei trapezi per la fecondità perché
## qui le nascite sono pulsate e quindi l'integrale è semplicemente la somma
##

R0 <- sum(d.df$lx * d.df$bx fem)
R0
```

```
## [1] 0.788

##Approssimazione dell'integrale con i trapezi per il calcolo della vita
## media alla nascita
## grafico dei trapezi colorati
plot(lx ~ x, type="p", data=d.df, pch=16,xaxt="n")
axis(1,at=d.df$x, las=3)
lines(lx ~ x, type="h", data=d.df, pch=16)
for(i in 1:8) {
  with(d.df,polygon(c(x[i],x[i],x[i+1],x[i+1], x[i]),
                    c(0,lx[i],lx[i+1],0,0),
                    col=rainbow(8)[i], density=20) )
}
lines(lx ~ x, type="l", data=d.df, col="red", lwd=2)
points(lx ~ x, pch=16,cex=1.3, data=d.df)
```



```
## calcolo le "altezze" dei trapezi, che in questo caso
## sono i segmenti orizzontali sull'asse x
diffx<-diff(d.df$x)
## è uguale a fare d.df$x[-1]-d.df$x[-length(d.df$x)]
diffx

## [1] 0.21 0.71 0.91 0.09 0.91 0.09 0.91 0.09

## (base maggiore + base minore X altezza) / 2
## poi sommo tutti i rettangoli
sum(with(d.df, lx[-length(lx)]+lx[-1]) * diffx) / 2

## [1] 0.5282
```

```

d.df <- read.table("R/Scoiattolo.csv", h=T)
d.df

##      pratox pratorlx pratobx nonx nonlx nonbx
## 1      0.00      1.000      0.00 0.00 1.000  0.00
## 2      0.25      0.821      0.00 0.25 0.737  0.00
## 3      0.75      0.359      1.75 0.75 0.474  1.67
## 4      1.75      0.190      2.76 1.75 0.228  2.04
## 5      2.75      0.089      2.76 2.75 0.134  2.04
## 6      3.75      0.041      2.76 3.75 0.079  2.04
## 7      4.75      0.019      2.76 4.75 0.046  2.04
## 8      5.75      0.009      2.76 5.75 0.027  2.04
## 9      6.75      0.000      0.00 6.75 0.016  2.04
## 10     NA        NA        NA 7.75 0.000  0.00

areatrapezio <- function(b,h) {
  h <- diff(h)
  bM <- b[-length(b)]
  bm <- b[-1]
  (bM+bm)*h/2
}

e0.prato<-sum(areatrapezio(d.df$pratorlx,d.df$pratox),na.rm=T)
e0.prato

## [1] 1.05

e0.non.prato<-sum(areatrapezio(d.df$nonlx,d.df$nonx),na.rm=T)
e0.non.prato

## [1] 1.287

d.df$pratophix <- d.df$pratorlx*d.df$pratobx
R0.prato <-sum(areatrapezio(d.df$pratophix,d.df$pratox),na.rm=T)
R0.prato

## [1] 1.432

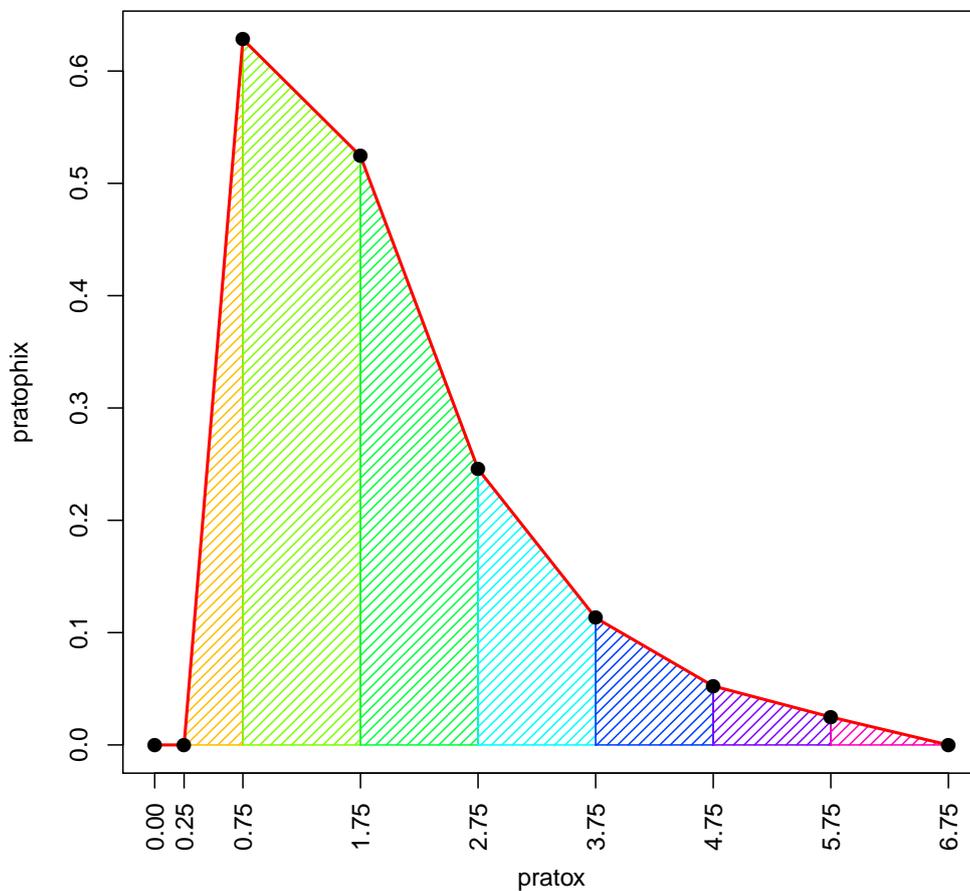
plot(pratophix ~ pratox, type="p", data=d.df, pch=16,xaxt="n")
axis(1,at=d.df$pratox, las=3)
lines(pratophix ~ pratox, type="h", data=d.df, pch=16)
for(i in 1:8) {

```

```

with(d.df,polygon(c(pratox[i],pratox[i],pratox[i+1],pratox[i+1],
                    pratox[i]), c(0,pratophix[i],pratophix[i+1],0,0),
                    col=rainbow(8)[i], density=20) )
}
lines(pratophix ~ pratox, type="l", data=d.df, col="red", lwd=2)
points(pratophix ~ pratox, pch=16,cex=1.3, data=d.df)

```



```

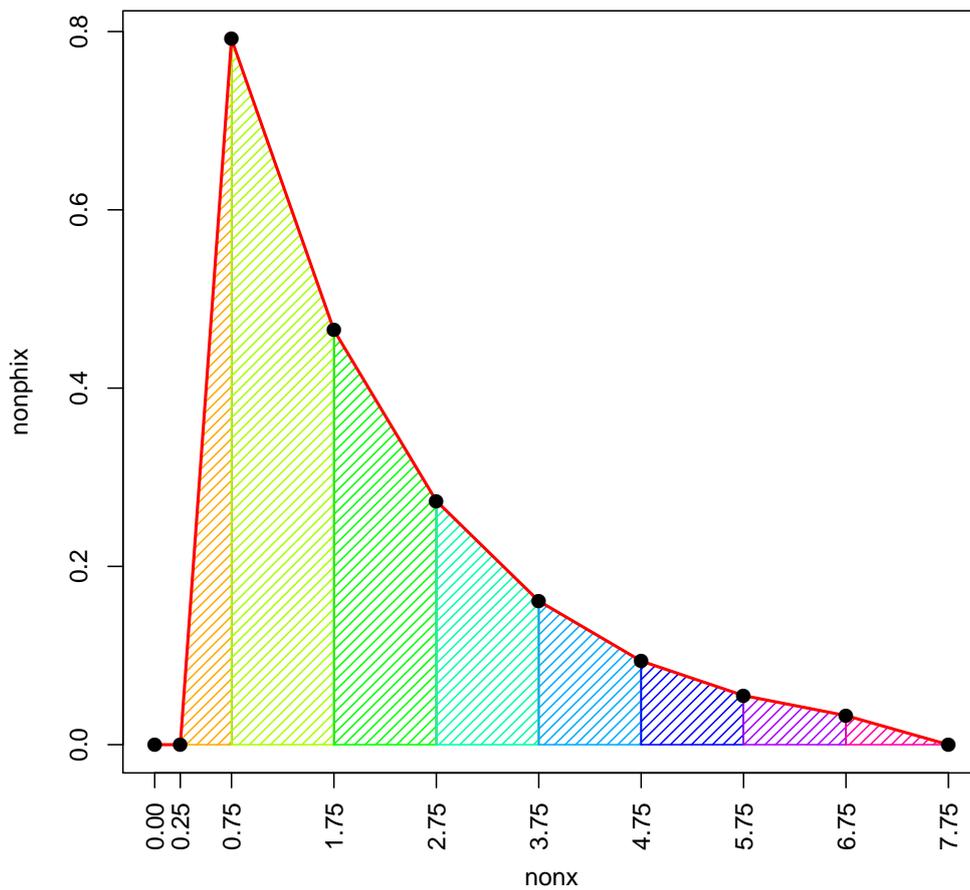
d.df$nonphix <- d.df$nonlx*d.df$nonbx
R0.nonprato<-sum(areatrapezio(d.df$nonphix,d.df$nonx),na.rm=T)
R0.nonprato
## [1] 1.675

```

```

plot(nonphix ~ nonx, type="p", data=d.df, pch=16,xaxt="n")
axis(1,at=d.df$nonx, las=3)
lines(nonphix ~ nonx, type="h", data=d.df, pch=16)
for(i in 1:9) {
  with(d.df,polygon(c(nonx[i],nonx[i],nonx[i+1],nonx[i+1], nonx[i]),
                    c(0,nonphix[i],nonphix[i+1],0,0),
                    col=rainbow(9)[i], density=20) )
}
lines(nonphix ~ nonx, type="l", data=d.df, col="red", lwd=2)
points(nonphix ~ nonx, pch=16,cex=1.3, data=d.df)

```



2.5 Modelli per la competizione

La presenza di altre specie può influenzare negativamente le crescita delle popolazioni (stiamo parlando quindi di **competizione interspecifica**). Quando la presenza di altre specie influenza positivamente parliamo di *mutualismo* o *facilitazione*.

Gli ecologi distinguono la competizione in alcune categorie:

competizione per sfruttamento di una risorsa in comune

competizione preventiva quando le due specie condividono una risorsa che però è completamente riciclabile, come lo spazio o i nidi. Appena una specie abbandona un nido l'altra è pronta a riutilizzarlo.

competizione per interferenza quando una specie con il suo comportamento inibisce la crescita dell'altra specie (es: con aggressioni)

competizione apparente quando due specie condividono un predatore.

Il modello di competizione fra due specie più semplice e famoso è il modello noto come **Lotka-Volterra**, dovuto al contributo indipendente e quasi contemporaneo del matematico italiano Vito Volterra e del matematico di origini polacche Alfred J. Lotka. Costituisce la base, o la cornice di partenza per modelli di competizione più complicati. Ogni ecologo dovrebbe conoscerlo.

2.5.1 Il modello di Lotka-Volterra

Indichiamo con N_1 il numero di individui della popolazione della specie 1 e con N_2 quelli della seconda specie. Il modello può essere ricavato a partire dall'equazione 2.5 relativa al caso di tempo discreto alla quale stavolta però dobbiamo apporre un ulteriore pedice i per distinguere le specie:

$$N_{i,t+1} = N_{i,t} + r_d N_{i,t} (1 - \alpha N_{i,t})$$

Ricordo che il termine $(1 - \alpha N_{i,t})$ rendeva conto della dipendenza dalla densità (**competizione intraspecifica**).

In sostanza il modello di Lotka-Volterra aggiunge all'equazione precedente un termine che tiene conto dell'effetto negativo della presenza dell'altra specie, cioè aggiunge un ulteriore $-\alpha_{i,j} N_{j,t}$ dentro la parentesi. Quindi per la specie 1 ($i = 1$)

$$N_{1,t+1} = N_{1,t} + r_{1,d} N_{1,t} (1 - \alpha_{1,1} N_{1,t} - \alpha_{1,2} N_{2,t})$$

L'ultimo termine a destra rende conto dell'effetto negativo lineare che la specie 2 esercita sulla specie 1. Quanto più è alto in valore assoluto il termine $\alpha_{1,2}$ e tanto più è grande la popolazione della specie 2 al tempo t , tanto maggiore sarà l'effetto negativo sulla crescita della prima specie. Il termine $\alpha_{1,1}$ è l'effetto *pro capite* della specie 1 su se stessa, mentre $\alpha_{1,2}$ è l'effetto *pro capite* della specie 2 sulla specie 1.

Per la specie 2 ($i = 2$) analogamente si ha:

$$N_{2,t+1} = N_{2,t} + r_{2,d}N_{2,t}(1 - \alpha_{2,2}N_{2,t} - \alpha_{2,1}N_{1,t})$$

Come si interpretano biologicamente questi coefficienti?

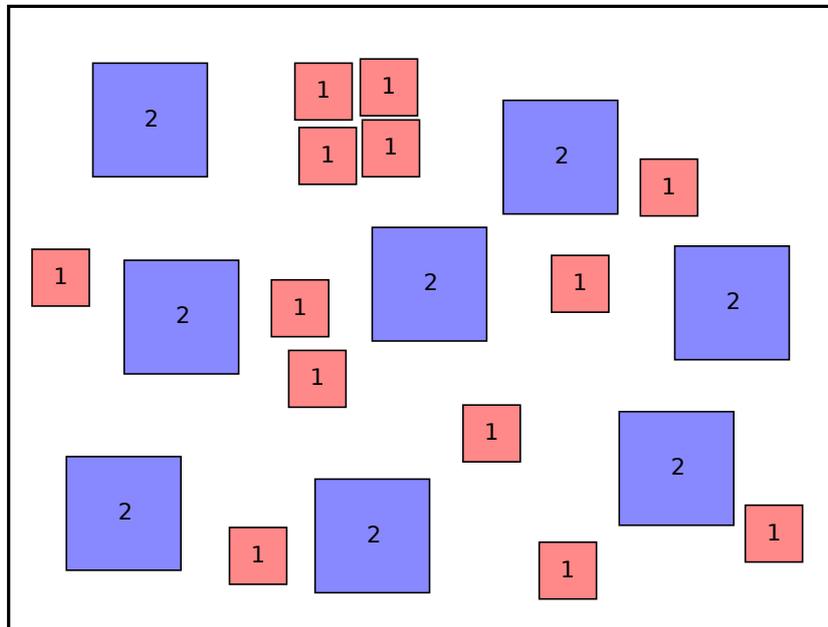


Figura 2.15: La capacità portante è rappresentata dalla cornice nera esterna. Gli individui delle varie specie sfruttano la risorsa comune in proporzione all'area di ciascuna "piastrella". In questo esempio un individuo della specie 2 (blue) riduce la capacità portante 4 volte di più rispetto ad un individuo della specie 1 (rossa).

```
lotkavolterra <- function(N1,N2,rd,a11,a22){
  N1+rd*N1*(1-a11*N1-a22*N2)
}

N1<-rep(NA,20)
N2<-rep(NA,20)
N1[1]<-N2[1]<-1
```

```

rd1<-rd2 <- 1
a11 <- a22 <- 0.01
a12<- 0.005
a21<- 0.008
for(i in 1:19){
  N1[i+1]<- lotkavolterra(N1[i],N2[i], rd1, a11,a12)
  N2[i+1]<- lotkavolterra(N2[i],N1[i], rd2, a22,a21)
}
t <- 0:19
N1

## [1] 1.000 1.985 3.911 7.593 14.324 25.593 41.508
## [8] 57.919 68.143 72.404 74.907 76.743 78.120 79.171
## [15] 79.983 80.620 81.125 81.528 81.853 82.116

N2

## [1] 1.000 1.982 3.893 7.513 14.005 24.444 37.909
## [8] 48.859 51.207 48.277 45.284 42.925 41.071 39.606
## [15] 38.440 37.507 36.756 36.147 35.652 35.248

plot(N1 ~t, xlab="Tempo", ylab="N", ylim=c(0,(1/a11)+9), xlim=c(0,20),type="n")
lines(N1 ~t, col="blue", type="b", pch=16)
lines(N2 ~t, col="red", type="b", pch=16)
abline(h=1/a11, lty=2)
text(2,105, expression(paste(K==frac(1,alpha[11]), " = ",frac(1,alpha[22]))), cex=
legend(0,90, pch=16,lty=1, col=c("blue","red"),legend=c("Specie 1","Specie 2"))
text(17,75, expression(alpha[12]==0.005))
text(17,25, expression(alpha[21]==0.008))

```

Nel caso continuo il modello è analogo, ma il considerare il tempo suddiviso in istanti infinitamente piccoli ci permette di eliminare il pedice t

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 (1 - \alpha_{1,1} N_1 - \alpha_{1,2} N_2) \quad (2.48)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 (1 - \alpha_{2,2} N_2 - \alpha_{2,1} N_1) \quad (2.49)$$

```

lotkavolterracont<- function(t, n, parms){
  with(as.list(parms),{

```

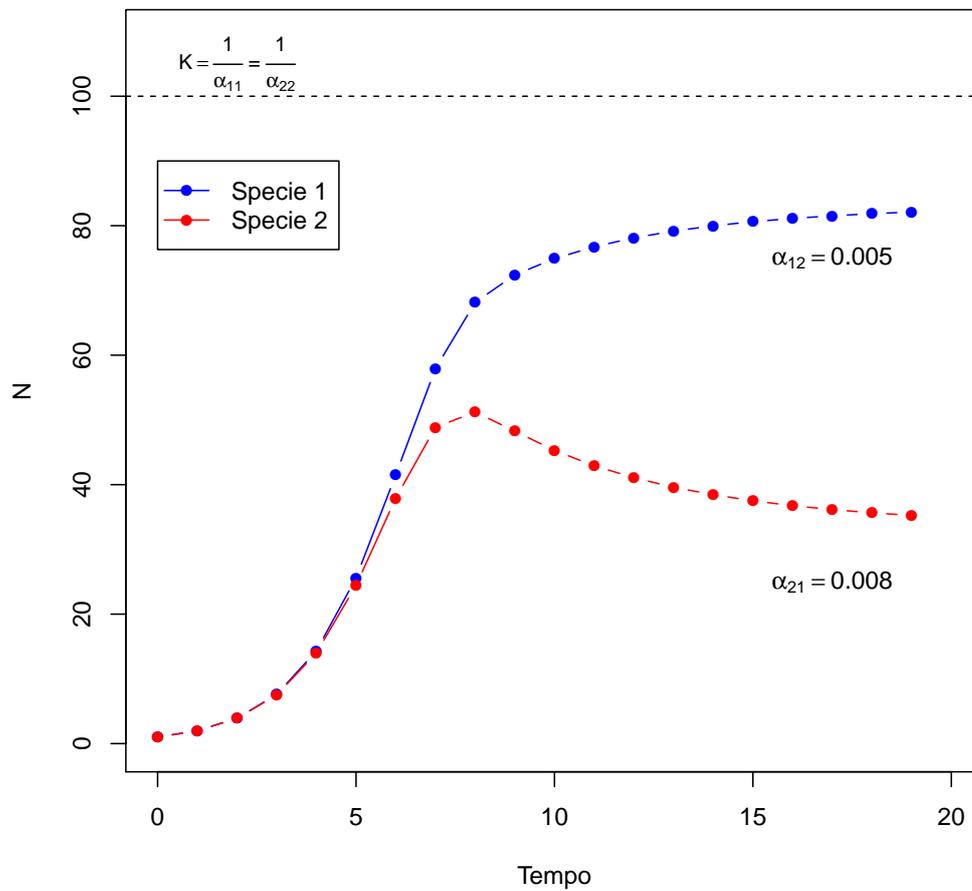


Figura 2.16: Crescita discreta di due popolazioni in competizione. La capacità portante è uguale a 100 per entrambe. La specie 1 esercita una competizione maggiore sulla specie 2, rispetto alla 2 sulla 1. Entrambe però non raggiungono la capacità portante

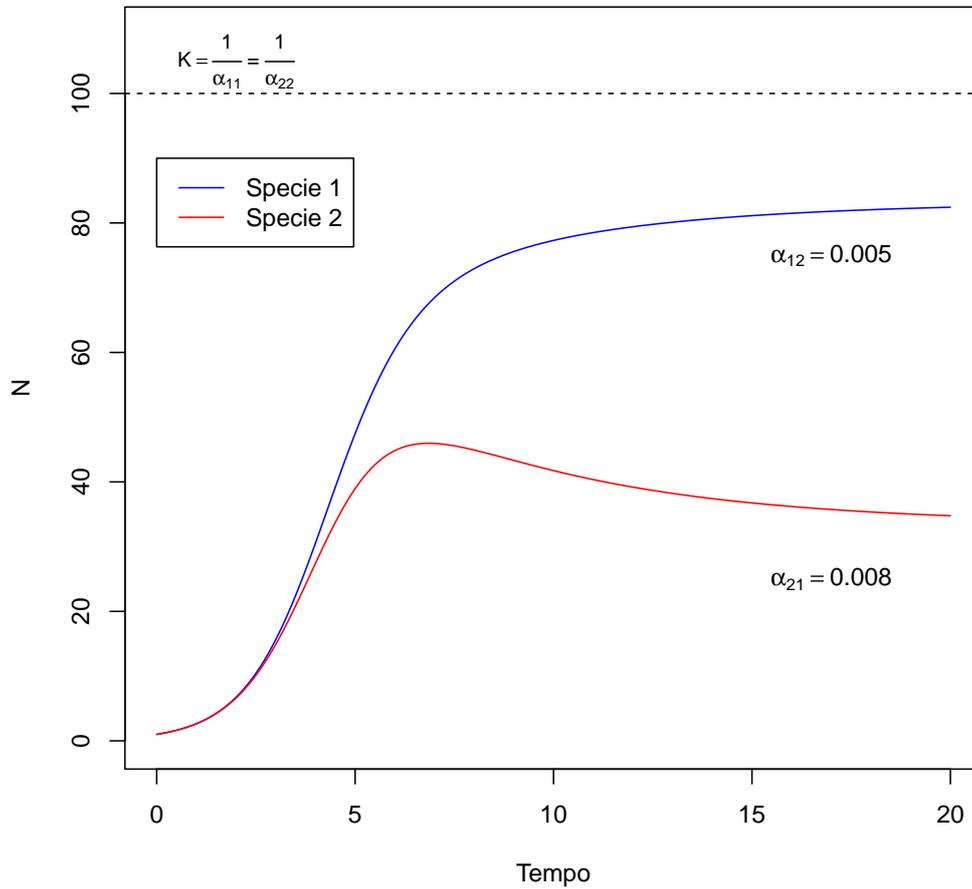
```

    dn1dt <- r1*n[1]*(1- a11*n[1]- a12 *n[2])
    dn2dt <- r2*n[2]*(1- a22*n[2]- a21 *n[1])
    list(c(dn1dt,dn2dt))
  })
}

library(deSolve)

## parametri uguali alla versione discreta
parms <- c(r1=1,r2=1,a11=0.01,a21=0.008,a12=0.005,a22=0.01)
N0 <-c(1,1)
out <- ode(y=N0, times=seq(0,20,0.1), fun=lotkavolterracont, parms=parms)
N1 <- out[,2]
N2 <- out[,3]
t <- out[,1]
plot(N1 ~t, xlab="Tempo", ylab="N", ylim=c(0,(1/parms["a11"])+9),
      xlim=c(0,20),type="n")
lines(N1 ~t, col="blue", type="l")
lines(N2 ~t, col="red", type="l")
abline(h=1/parms["a11"],lty=2)
text(2,105, expression(paste(K==frac(1,alpha[11])," = ",frac(1,alpha[22]))),cex=
legend(0,90, lty=1, col=c("blue","red"),legend=c("Specie 1","Specie 2"))
text(17,75, expression(alpha[12]==0.005))
text(17,25, expression(alpha[21]==0.008))

```

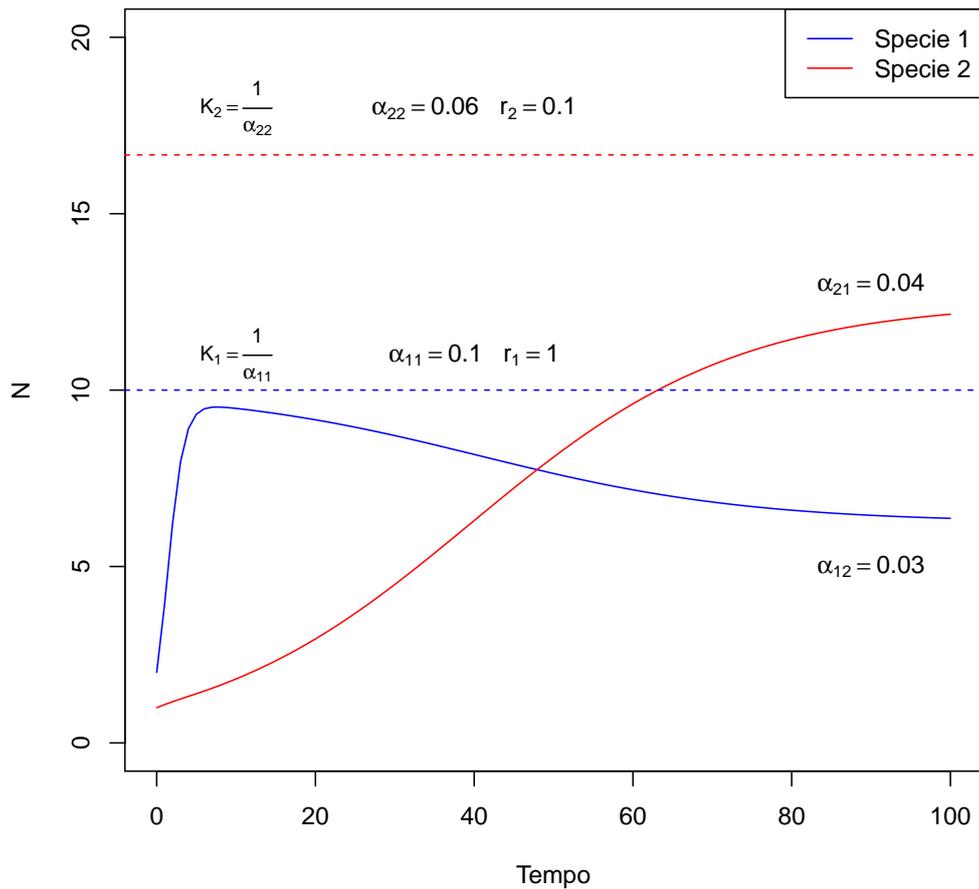


```
## parametri diversi
parms <- c(r1=1,r2=0.1,a11=0.1,a21=0.04,a12=0.03,a22=0.06)
N0 <-c(2,1)
out <- ode(y=N0, times=seq(0,100,1), fun=lotkavolterracont, parms=parms)
N1 <- out[,2]
N2 <- out[,3]
t <- out[,1]
plot(N1 ~t, xlab="Tempo", ylab="N", ylim=c(0,20), xlim=c(0,100),type="n")
lines(N1 ~t, col="blue", type="l")
lines(N2 ~t, col="red", type="l")
parms

##   r1   r2  a11  a21  a12  a22
```

```
## 1.00 0.10 0.10 0.04 0.03 0.06

abline(h=1/parms["a11"],lty=2, col="blue")
abline(h=1/parms["a22"],lty=2, col="red")
text(10,11, expression(K[1]==frac(1,alpha[11])),cex=0.8)
text(10,18, expression(K[2]==frac(1,alpha[22])),cex=0.8)
legend("topright", lty=1, col=c("blue","red"),legend=c("Specie 1","Specie 2"))
text(90,13, expression(alpha[21]==0.04))
text(90,5, expression(alpha[12]==0.03))
text(40,18, expression(paste(alpha[22]==0.06," ",r[2]==0.1)))
text(40,11, expression(paste(alpha[11]==0.1," ",r[1]==1.0)))
```



All'equilibrio

Ora studiamo la dinamica all'equilibrio, cioè risolvendo le equazioni ponendo la crescita a zero e ottenendo così delle combinazioni di parametri che determinano un qualche equilibrio che può essere stabile o instabile, banale o interessante. Partiamo per esempio dall'equazione 2.48

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 (1 - \alpha_{1,1} N_1 - \alpha_{1,2} N_2) \\ 0 &= r_1 N_1 (1 - \alpha_{1,1} N_1 - \alpha_{1,2} N_2)\end{aligned}$$

Ponendo $r_1 = 0$ o $N_1 = 0$ si ottengono equilibri banali che non considereremo oltre. Però posso ottenere un equilibrio più interessante ponendo:

$$\begin{aligned}0 &= 1 - \alpha_{1,1} N_1 - \alpha_{1,2} N_2 \\ \alpha_{1,2} N_2 &= 1 - \alpha_{1,1} N_1 \\ N_2 &= \frac{1 - \alpha_{1,1} N_1}{\alpha_{1,2}} \\ N_2 &= \frac{1}{\alpha_{1,2}} - \frac{\alpha_{1,1}}{\alpha_{1,2}} N_1\end{aligned}\tag{2.50}$$

Quest'ultima equazione è l'equazione di una retta che mette in relazione N_1 a N_2 con intercetta $= \frac{1}{\alpha_{1,2}}$ e pendenza $= \frac{\alpha_{1,1}}{\alpha_{1,2}}$. Ponendola su un grafico otteniamo la figura 2.17. Nel grafico non c'è il tempo e la rappresentazione descrive il sistema una volta che ha raggiunto l'equilibrio. I punti sulla retta sono tutti punti (combinazioni di N_1 e N_2) in cui la popolazione della specie 1 non cala e non cresce ed è detta **isoclina di accrescimento zero**. Sono punti di equilibrio stabile, cioè se la popolazione 1 viene a trovarsi a densità inferiori, le natalità sarà maggiore della mortalità, per cui la popolazione tenderà a crescere. Ricordo che stiamo sempre parlando di una popolazione autoregolata dalla propria densità attraverso il coefficiente $\alpha_{1,1}$, ma regolata anche dalla densità della specie 2 attraverso il coefficiente $\alpha_{1,2}$, quindi anche variazioni della specie 2 possono influenzare la crescita della specie 1.

Notare che i punti di equilibrio non dipendono da r_i , quindi non dipendono dal tasso di crescita istantaneo, ma solo dai coefficienti di competizione intra- e inter-specifica.

Il punto in cui la retta intercetta l'asse delle ascisse si ottiene ponendo $N_2 = 0$ e cioè

$$N_2 = \frac{1}{\alpha_{1,2}} - \frac{\alpha_{1,1}}{\alpha_{1,2}} N_1 = 0$$

da cui

$$\frac{1}{\alpha_{1,2}} = \frac{\alpha_{1,1}}{\alpha_{1,2}} N_1$$

moltiplicando per $\alpha_{1,2}$ a destra e sinistra:

$$1 = \alpha_{1,1} N_1$$

$$N_1 = \frac{1}{\alpha_{1,1}}$$

Mentre il punto sull'asse delle ordinate è pari all'intercetta della retta che abbiamo detto essere $= \frac{1}{\alpha_{1,2}}$.

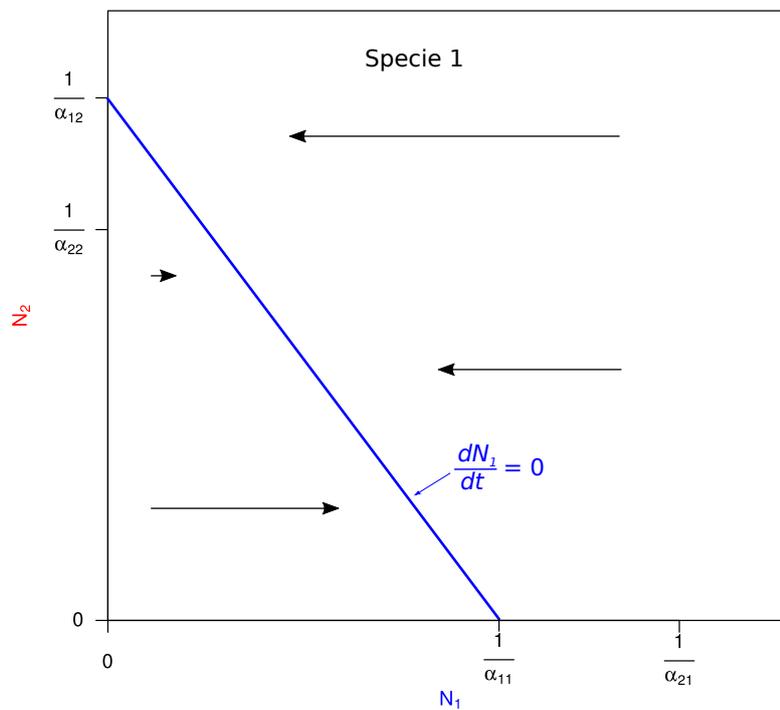


Figura 2.17: Diagramma all'equilibrio per due specie. La retta blu rappresenta l'isoclina di accrescimento zero per la specie 1

Facendo lo stesso con l'equazione 2.49 per la specie 2 si ottiene un'isoclina simile ma diversa, in quanto i coefficienti α sono diversi. La retta è in figura 2.18

$$0 = 1 - \alpha_{2,2}N_2 - \alpha_{2,1}N_1$$

$$\begin{aligned}\alpha_{2,2}N_2 &= 1 - \alpha_{2,1}N_1 \\ N_2 &= \frac{1 - \alpha_{2,1}N_1}{\alpha_{2,2}} \\ N_2 &= \frac{1}{\alpha_{2,2}} - \frac{\alpha_{2,1}}{\alpha_{2,2}}N_1\end{aligned}\tag{2.51}$$

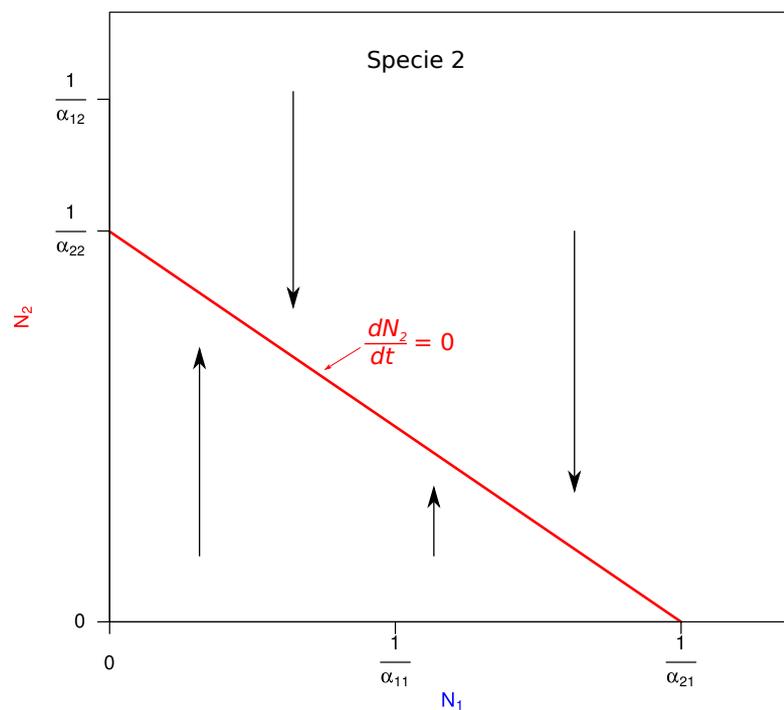


Figura 2.18: Isoclina di accrescimento zero per la specie 2

Considerando il sistema fra le due equazioni, cioè andando a vedere se esistono dei punti in comune fra le due rette, si possono ottenere 4 differenti casi:

Caso 1 In questo caso le rette tracciate precedentemente si incrociano in un unico punto, in cui sia la specie 1, sia la specie 2 sono in equilibrio in quanto entrambe le derivate rispetto al tempo sono zero. Questo caso è un equilibrio stabile.

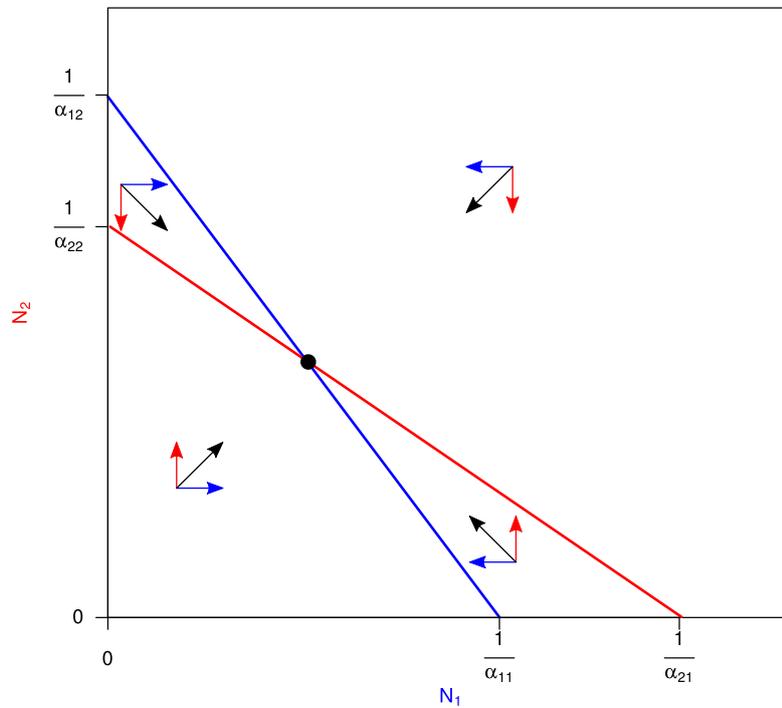


Figura 2.19: Isocline di accrescimento zero per entrambe le specie. Esiste un punto di equilibrio stabile dove entrambe le specie non crescono e non calano e al quale il sistema tende.

Aumentando la densità di entrambe le specie (zona in alto a destra) si determina un abbassamento della crescita pro capite per entrambe le specie e il sistema tornerà al punto di equilibrio. Aumentando la densità della specie 2, ma diminuendo quella della specie 1 (zona in alto a sinistra) si determina un aumento della crescita pro capite della specie 1 e una diminuzione di quella della specie 2, riportando il sistema di nuovo all'equilibrio. I casi sono analoghi per le altre due zone del grafico. In questo caso le due specie sono in grado di **coesistere**.

Caso 2 In questo caso le rette tracciate precedentemente non si incrociano in nessun punto e quindi non è possibile nessuna coesistenza.

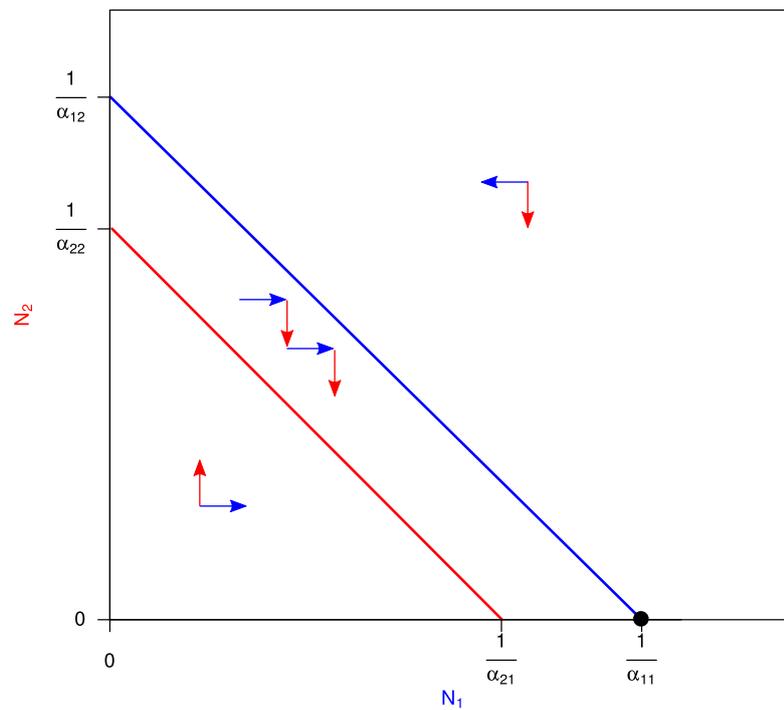


Figura 2.20: Isocline di accrescimento zero per entrambe le specie. Non esiste un punto di equilibrio stabile. La specie 2 si estingue.

Nella zona fra le due isocline la specie 1 cresce ma questo determina per competizione una diminuzione della specie 2, che a sua volta determina un aumento della specie 1 e così via fino all'estinzione della specie 2.

Caso 3 Questo caso è analogo al caso 2. Solo che la posizione delle rette è invertita e stavolta si estingue la specie 1.

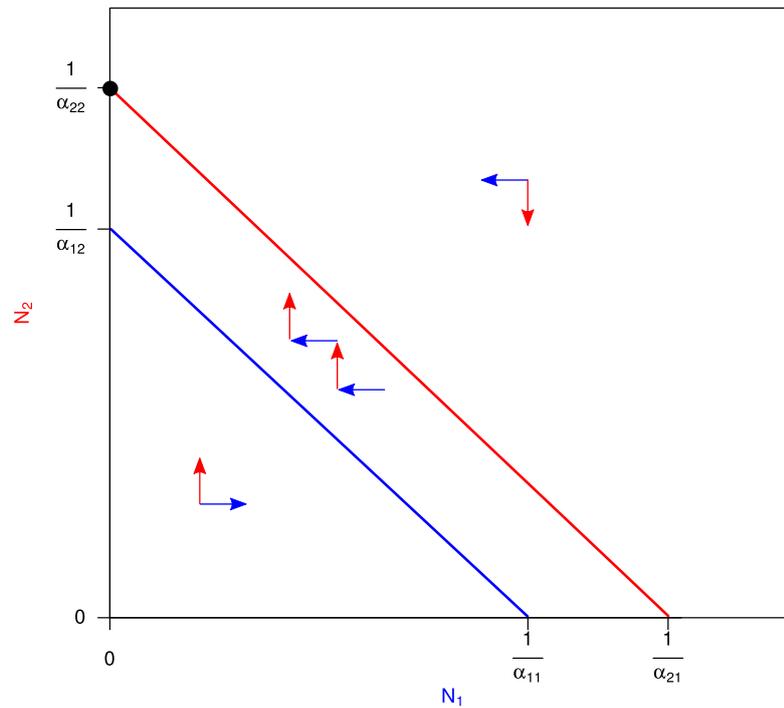


Figura 2.21: Isocline di accrescimento zero per entrambe le specie. Non esiste un punto di equilibrio stabile. La specie 1 si estingue.

Nella zona fra le due isocline la specie 2 cresce ma questo determina per competizione una diminuzione della specie 1, che a sua volta determina un aumento della specie 2 e così via fino all'estinzione della specie 1.

Caso 4 Questo caso è, in un certo senso, l'“opposto” del caso 1. C'è un caso di equilibrio instabile in cui le specie, in teoria, potrebbero coesistere, ma basta una piccola perturbazione per far estinguere una delle due specie.

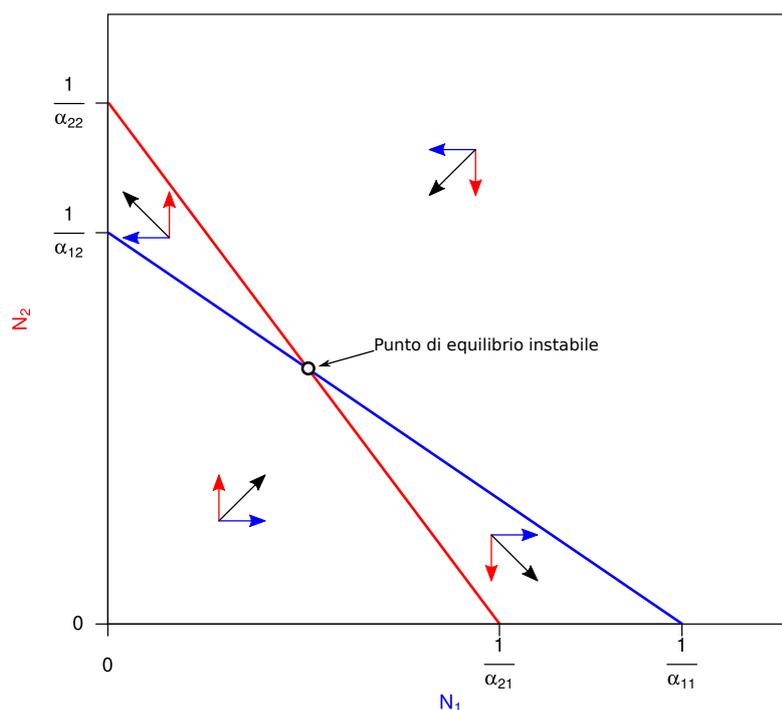


Figura 2.22: Isocline di accrescimento zero per entrambe le specie. Esiste un punto di equilibrio instabile. Una delle due specie si estingue.

Basta un aumento di una delle due specie per destinare l'altra all'estinzione. Nella zona del grafico comprese fra le due rette prevale una specie su un'altra, cioè una delle due aumenta e trascina l'altra all'estinzione. Nella zona in basso a sinistra entrambe le specie aumentano la loro densità e nella zona in alto a destra entrambe diminuiscono, ma la tendenza per entrambe queste due zone non sarà di andare verso un equilibrio, ma verso l'esclusione di una delle due specie.

Guardando questi grafici si capisce abbastanza intuitivamente che la posizione delle rette, che determinano in quale dei quattro casi si ricade, dipende dai coefficienti $\alpha_{1,1}$, $\alpha_{2,2}$, $\alpha_{1,2}$, $\alpha_{2,1}$. Ricordo che i primi due, quelli con i due

pedici uguali indicano la competizione intraspecifica, cioè l'effetto della densità di una specie su se stessa, mentre gli altri due indicano la competizione interspecifica, cioè l'effetto di una specie sull'altra.

Perché sia realizzato il **Caso 1** occorre che le rette si intersechino come mostrato nella figura 2.19 e perciò che

$$\frac{1}{\alpha_{1,2}} > \frac{1}{\alpha_{2,2}}$$

e che

$$\frac{1}{\alpha_{2,1}} > \frac{1}{\alpha_{1,1}}$$

ovvero che

$$\alpha_{1,2} < \alpha_{2,2} \quad \text{e} \quad \alpha_{2,1} < \alpha_{1,1}$$

Questo in termini ecologici vuole dire che, affinché due specie coesistano in un equilibrio stabile, è sufficiente che *l'effetto inibitorio della densità della specie su se stessa sia maggiore dell'effetto sull'altra specie*. Affinché ci sia equilibrio stabile l'auto-regolazione (competizione intra-specifica) deve prevalere sulla regolazione esterna (competizione inter-specifica). Basta che una delle due specie eserciti sull'altra una pressione maggiore di quanto eserciti su se stessa, che la seconda specie viene esclusa. Quando entrambe esercitano sulla competitorice una pressione maggiore di quanto esercitano su se stesse, l'equilibrio diventa instabile e l'esito dipende dalle condizioni iniziali causate dalla perturbazione. La specie che la perturbazione farà diminuire rispetto alla densità all'equilibrio viene esclusa.

Il punto di incrocio delle due rette si può ricavare a partire dall'equazione 2.51 e dall'analogia per N_1

$$N_2 = \frac{1}{\alpha_{2,2}} - \frac{\alpha_{2,1}}{\alpha_{2,2}} N_1$$

$$N_1 = \frac{1}{\alpha_{1,1}} - \frac{\alpha_{1,2}}{\alpha_{1,1}} N_2$$

Sostituendo la prima dentro la seconda si ottiene

$$N_1 = \frac{1}{\alpha_{1,1}} - \frac{\alpha_{1,2}}{\alpha_{1,1}} \left(\frac{1}{\alpha_{2,2}} - \frac{\alpha_{2,1}}{\alpha_{2,2}} N_1 \right)$$

$$N_1 = \frac{1}{\alpha_{1,1}} - \frac{\alpha_{1,2}}{\alpha_{1,1} \alpha_{2,2}} + \frac{\alpha_{1,2} \alpha_{2,1}}{\alpha_{1,1} \alpha_{2,2}} N_1$$

$$N_1 \left(1 - \frac{\alpha_{1,2} \alpha_{2,1}}{\alpha_{1,1} \alpha_{2,2}} \right) = \frac{\alpha_{2,2} - \alpha_{1,2}}{\alpha_{1,1} \alpha_{2,2}}$$

$$N_1^* = \frac{\alpha_{2,2} - \alpha_{1,2}}{\alpha_{1,1} \alpha_{2,2} - \alpha_{1,2} \alpha_{2,1}} \quad (2.52)$$

Analogamente sostituendo la seconda dentro la prima si ottiene

$$N_2^* = \frac{\alpha_{1,1} - \alpha_{2,1}}{\alpha_{1,1} \alpha_{2,2} - \alpha_{1,2} \alpha_{2,1}} \quad (2.53)$$

2.6 Modelli Preda-Predatore

Sarebbe più opportuno parlare di modelli vittima-nemico, consumatore-risorsa o comunque di interazioni di sfruttamento piuttosto che di modelli Preda-Predatore. Rispetto ai modelli di competizione, in questa interazione una specie ha un chiaro vantaggio e l'altra un danno, misurati in termini di crescita della popolazione.

Il genere umano è sempre stato affascinato dai carnivori che predavano sui grandi erbivori, ma in effetti anche le piante consumano risorse come nutrienti e anidride carbonica.

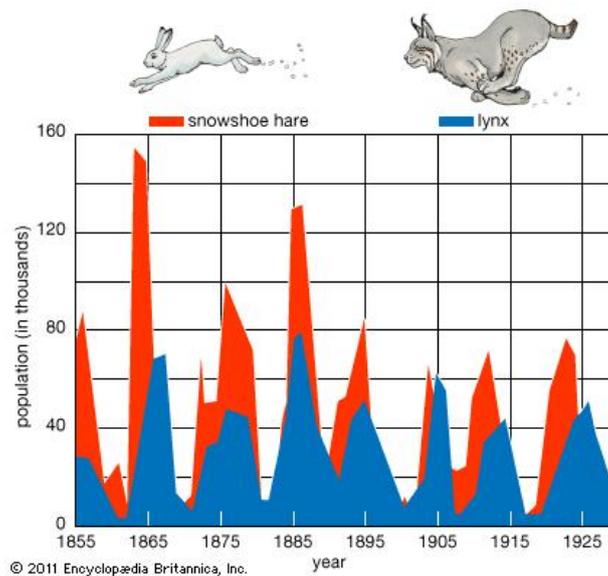


Figura 2.23: L'esempio più famoso del rapporto preda predatore è basato sui dati dalla Hudson Bay Trading Co. e riguarda la lince e la lepre delle nevi. La figura è tratta dall'Enciclopedia Britannica.

L'esempio della lepre delle nevi e della lince è stato analizzato a fondo e ormai sembra chiaro che, mentre l'abbondanza della lince sembra dipendere e seguire molto da vicino la densità della lepre, quest'ultima sembra dipendere da molti altri fattori oltre alla densità della lince.

2.6.1 Il modello Preda-Predatore di Lotka-Volterra

È il modello più semplice, il più facile da spiegare ed è un'utile introduzione a modelli più complessi. Il suo pregio principale è quello di chiarire una delle potenziali caratteristiche di questo tipo di interazioni: **l'instabilità**. Quando la preda è limitata da un solo predatore e il predatore dipende solo da una preda, questa interazione non è stabile. Per rendere stabile questi modelli bisogna aggiungere delle altre componenti più o meno realistiche al modello.

Nei grafici seguenti il colore rosso è riferito al predatore indicato con P , mentre il verde è riferito all'erbivoro H , dall'inglese "*Herbivore*", rispettando la simbologia classica dei modelli preda-predatore.

Il modello Preda-Predatore di Lotka-Volterra è relativamente semplice:

$$\frac{dH}{dt} = bH - aPH \quad (2.54)$$

$$\frac{dP}{dt} = eaPH - sP \quad (2.55)$$

I parametri b, a, e ed s sono assunti essere costanti e li descriveremo tra breve. Partendo dall'equazione 2.54 che riguarda la **dinamica della preda**, troviamo due termini: bH che aumenta la derivata e quindi fa crescere la popolazione ad un tasso costante e che quindi descrive un andamento esponenziale della popolazione dell'erbivoro in assenza del predatore. Il termine b assomiglia un po' al termine r che abbiamo più volte visto in passato.

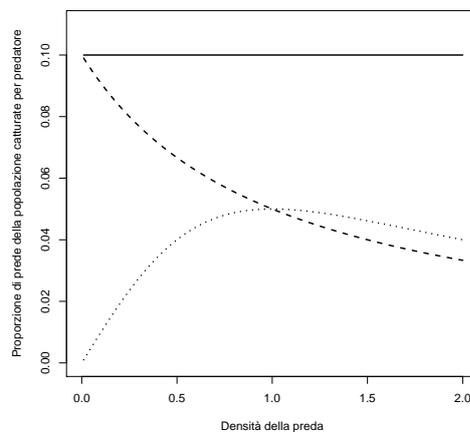
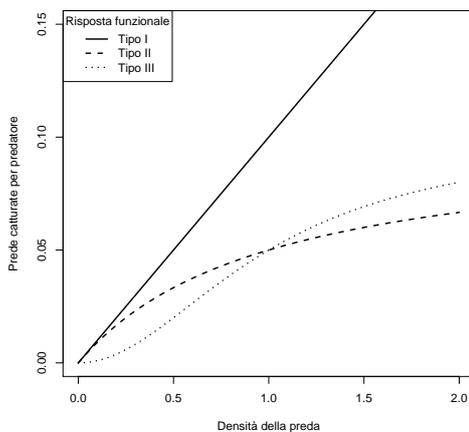
Il termine $-aPH$ invece diminuisce la derivata della densità della preda rispetto al tempo ed è noto come *azione di massa*, un nome preso a prestito dalla legge di azione di massa della chimica e rende conto del fatto che gli individui preda e predatori interagiscono incontrandosi casualmente come interagirebbero le particelle gassose in una reazione chimica. La velocità di tale reazione procederebbe in modo proporzionale al prodotto delle concentrazioni di P e di H , mentre a è proprio la costante di proporzionalità. Il termine a , chiamato anche *attack rate* o *efficienza del predatore* esprime semplicemente quanti, degli incontri tra preda e predatore, finiscono con un successo da parte dell'attaccante.

Esaminando **la dinamica del predatore** (equazione 2.55), il termine a destra $-sP$ ci dice che, in assenza della preda, il predatore diminuirebbe la sua densità ad un tasso costante di morte pro-capite di s . Si assume infatti che il predatore non abbia altre risorse al di fuori della preda in esame. È analogo al tasso di morte d visto in precedenza nei modelli di crescita esponenziale. Il termine a sinistra $eaPH$, che contribuisce ad aumentare la crescita della popolazione del predatore, ne descrive la cosiddetta **risposta funzionale**. Quest'ultima non è altro che il tasso, ovvero la velocità alla

quale un singolo predatore uccide le sue prede, intesa proprio come numero di prede predate con successo nell'unità di tempo. Se mettessimo in grafico la risposta funzionale in funzione del numero di prede disponibili otterremmo una relazione lineare. Il termine e è il *tasso di conversione* della preda in biomassa di predatore o in figli di predatore. Le unità di misura sono fatte in modo che alla fine $eaPH$ siano predatori \cdot predatore⁻¹ \cdot tempo⁻¹ \cdot preda⁻¹.

Questo tipo di risposta funzionale è illustrata come di "Tipo I" nella figura seguente. Esistono potenzialmente altri tipi di risposta funzionale di cui parleremo dopo. La risposta funzionale di "Tipo I" comunque non va a saturazione e il predatore consuma sempre una frazione costante di preda anche quando la densità di questa aumenta molto.

```
a <- 0.1
w <- 0.1
D <- w/a
H <- seq(0,2,0.01)
plot(a*H ~ H, type="l", ylim=c(0,0.15), lwd=2,
     ylab="Prede catturate per predatore", xlab="Densità della preda")
lines(w*H/(D+H) ~ H, lty=2, lwd=2)
lines(w*H^2/(D^2+H^2) ~ H, lty=3, lwd=2)
legend("topleft", lty=1:3, lwd=2, legend=c("Tipo I", "Tipo II", "Tipo III"), title
      ="Risposta funzionale")
plot(a*H/H ~ H, type="l", ylim=c(0,0.11),
     lwd=2, ylab="Proporzione di prede della popolazione catturate per predatore")
lines(w*H/(D+H)/H ~ H, lty=2, lwd=2)
lines(w*H^2/(D^2+H^2)/H ~ H, lty=3, lwd=2)
```



Un modo per distinguere maggiormente le risposte funzionali è dividere il tasso di attacco per il numero delle prede totali ed esaminarlo ancora al crescere della densità delle prede

All'equilibrio

Come al solito proviamo a fare un'analisi indipendente dal tempo, cioè all'equilibrio, ponendo le derivate uguali a zero e ricavando le isocline di accrescimento zero per le popolazioni di preda e predatore.

Cominciando dalla preda e dall'equazione 2.54:

$$\frac{dH}{dt} = bH - aPH = 0$$

$$bH = aPH$$

dividendo a destra e a sinistra per H ed evidenziando P si ottiene

$$\hat{P} = \frac{b}{a} \quad (2.56)$$

Notare che pur avendo cercato di risolvere un'equazione per la preda, ci troviamo una soluzione in termini del predatore. La soluzione ci dice che *un numero preciso di predatori, pari a b/a , mantiene la popolazione di prede costante*. Maggiore sarà il tasso di crescita b (analogo di r) delle prede, maggiore sarà il numero di predatori necessario per controllarne e stabilizzarne la popolazione. Se invece l'efficienza nella cattura a sarà maggiore, allora sarà necessario un numero minore di predatori.

Passando al predatore, cioè all'equazione 2.55:

$$\frac{dP}{dt} = e a P H - s P = 0$$

$$e a P H = s P$$

dividendo a destra e sinistra per P e risolvendo per H

$$e a H = s$$

$$\hat{H} = \frac{s}{e a} \quad (2.57)$$

Anche qui, cercando una soluzione per il predatore, troviamo un'equazione in termini di preda. La popolazione del predatore è stabile quando c'è un numero fissato di prede. Maggiore la mortalità costante s (analogo del d) più grande sarà il numero richiesto di prede per mantenere stabile la popolazione

del predatore. Al contrario se l'efficienza di attacco e il tasso di conversione saranno più grandi, sarà necessario catturare un numero minore di prede per stabilizzare la popolazione del predatore.

Le equazioni 2.56 e 2.57 sono le equazioni per le isocline di accrescimento zero rispettivamente per la preda e per il predatore. Proviamo ora vedere graficamente questi risultati:

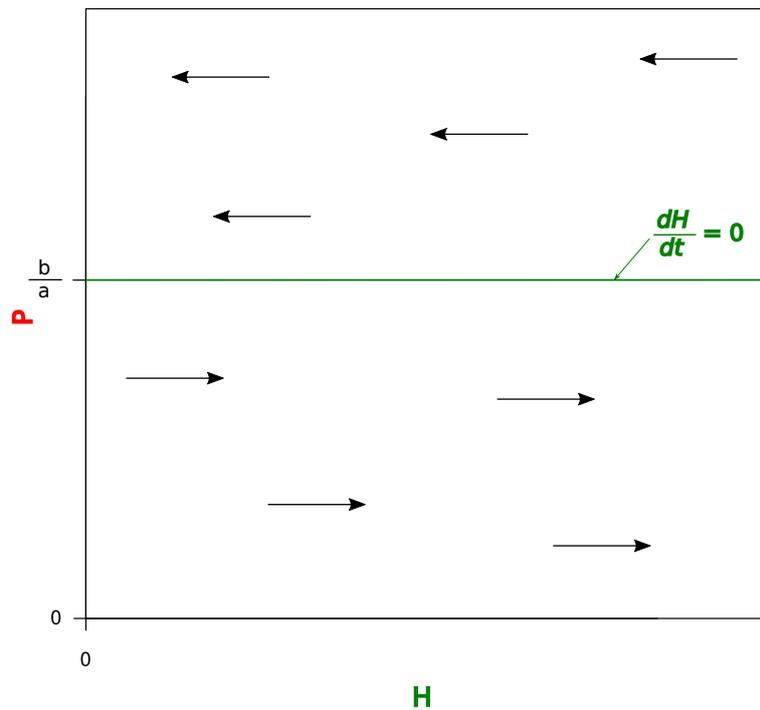


Figura 2.24: Isocline di accrescimento della preda-erbivoro. Ci dice quanti predatori sono necessari per mantenere la popolazione di prede costanti

Per valori di P di sopra della retta verde (isoclina di accrescimento zero per la preda) la derivata della densità della preda nel tempo sarà negativa e la popolazione di prede calerà. Al di sotto dell'isoclina la popolazione di prede crescerà.

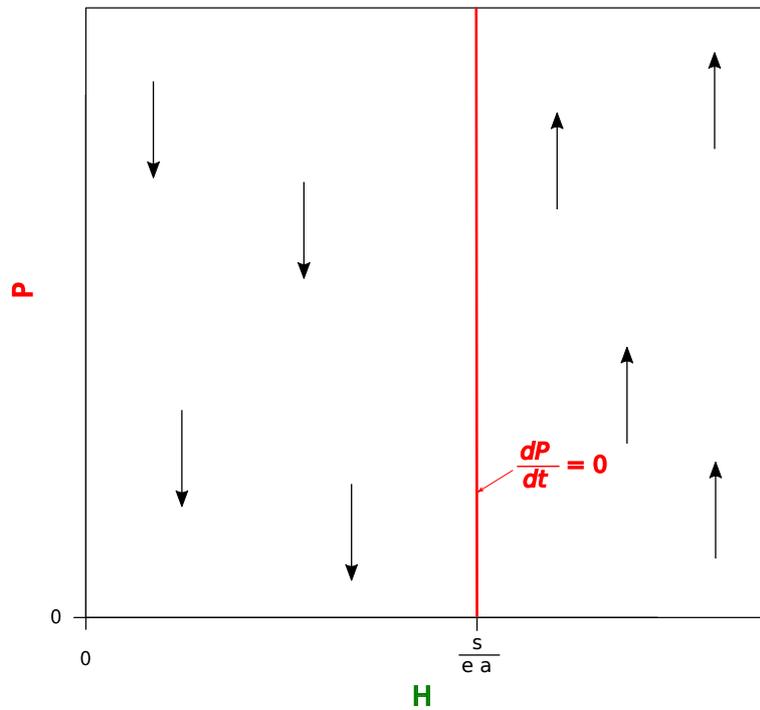


Figura 2.25: Isocline di accrescimento del predatore: ci dice quante prede sono necessarie per mantenere la popolazione di predatori costanti

Per valori di H a sinistra della retta rossa (isoclina di accrescimento zero per il predatore) la derivata della densità del predatore nel tempo sarà negativa e la popolazione del predatore calerà. A destra dell'isoclina la popolazione del predatore crescerà.

Mettendole assieme in un unico grafico si ottiene la seguente figura:

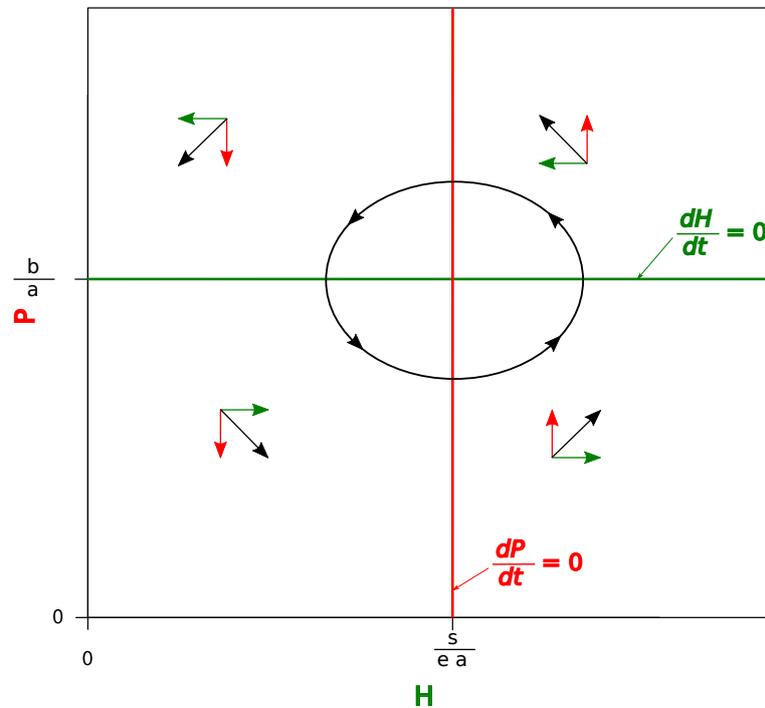
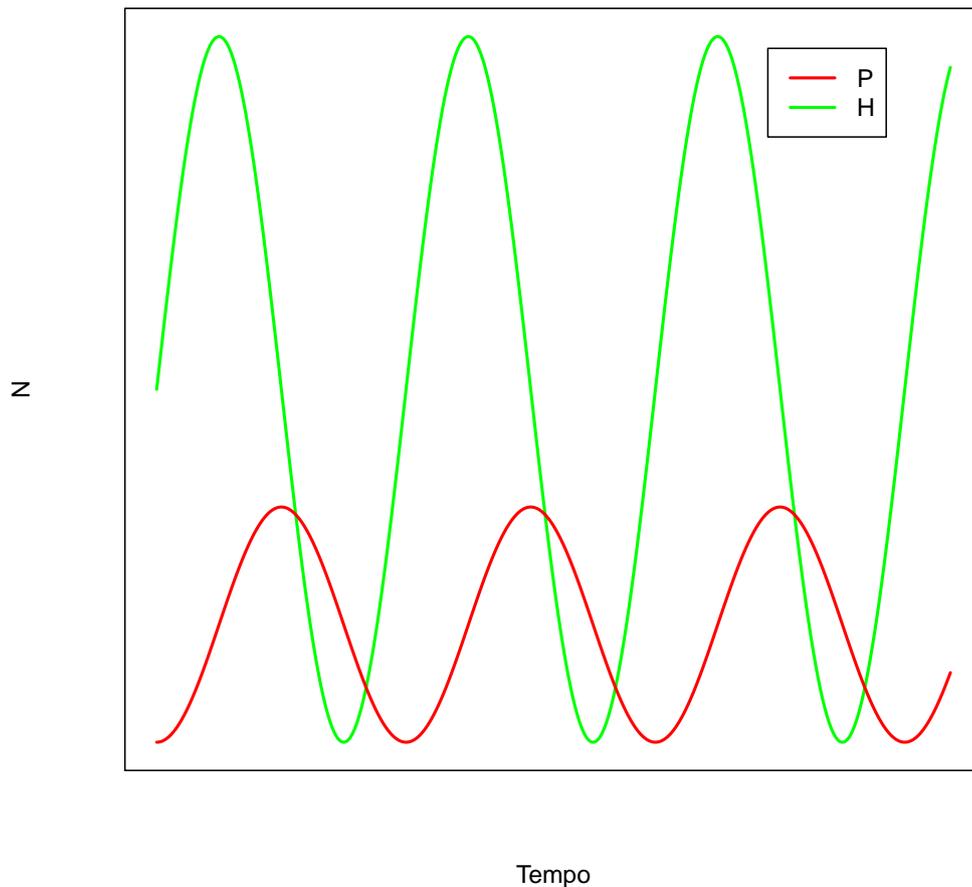


Figura 2.26: Dinamica di predatori e prede nel modello di Lotka-Volterra. I vettori indicano le traiettorie della popolazione in differenti zone dello spazio delle variabili. Le popolazioni tracciano un percorso anti-orario che approssima un'ellisse

Le isocline si intersecano con un angolo di 90° , ma la dinamica è più complessa rispetto al modello di Lotka-Volterra per la competizione. Le isocline dividono lo spazio delle variabili in quattro settori e in ciascuno la dinamica è peculiare. Iniziando dal riquadro in alto a destra: siamo a destra dell'isocline del predatore dove c'è abbondanza di prede e il predatore tende a crescere. Per la preda siamo sopra l'isocline di accrescimento, dove c'è un numero eccessivo di predatori e quindi le prede tenderanno a calare. Il movimento netto del sistema porterà nel quadrante in alto a sinistra, dove c'è un numero minore di prede per cui il predatore tenderà a calare. Essendoci comunque ancora un numero elevato di predatori anche le prede continueranno a calare. Il sistema giungerà quindi al quadrante in basso a sinistra dove c'è un numero basso di predatori, che determinerà finalmente un aumento delle prede, portando il sistema nel quadrante in basso a destra dove il numero di prede sarà alto e quindi aumenteranno i predatori e il ciclo riprenderà da capo esattamente dallo stesso punto dove era iniziato. Le densità di preda e

predatore traccerebbero approssimativamente un'ellisse in senso anti-orario.

Ma come si traduce questo andamento nel tempo? Entrambe le popolazioni oscilleranno ciclicamente nel tempo su e giù, regolandosi vicendevolmente, ma non raggiungeranno mai un punto perfettamente stabile di equilibrio. I picchi saranno sfasati circa di un quarto di angolo giro.



Questo andamento ricorda ovviamente quello della lince e della lepre delle nevi.

Cosa succederebbe se le popolazioni partissero da punti diversi nello spazio delle variabili? Semplicemente traccerebbero delle ellissi più larghe o più strette. Si dice che il modello di Lotka-Volterra è *neutro-stabile* e l'ampiezza delle fluttuazioni dipende solo dalle condizioni iniziali. Ci sarebbero solo due possibili eccezioni: una se partissero proprio dal punto di incrocio delle due isocline dove rimarrebbero stabili. Se una perturbazione le spostasse da quel

punto, inizierebbero però a ciclare. La seconda eccezione si verificerebbe qualora l'ellisse partisse da un punto troppo lontano dall'incrocio delle isocline e quindi una delle due popolazioni potrebbe andare a "sbattere" contro lo zero ed estinguersi.

Modelli con dipendenza da densità nella preda

Iniziamo a complicare il modello di Lotka-Volterra per la preda introducendo un coefficiente simile all' α della logistica per tenere conto della dipendenza da densità.

Si complica l'equazione 2.54 aggiungendo un termine $-b\alpha H^2$ (per confronto si veda anche l'equazione 2.10) e, come al solito, la si pone uguale a 0:

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= bH - aPH - b\alpha H^2 = 0 \\ &= H(b - aP - b\alpha H) = 0\end{aligned}$$

Oltre all'equilibrio banale $H = 0$, l'equazione produce un'isoclina rettilinea con pendenza negativa, a differenza del modello di Lotka-Volterra dove l'isoclina era orizzontale.

$$b - aP - b\alpha H = 0$$

$$b - b\alpha H = aP$$

$$P = \frac{b - b\alpha H}{a}$$

$$P = \frac{b}{a} - \frac{b\alpha}{a}H$$

che avrà intercetta b/a e pendenza $-(b\alpha)/a$ e intercetterà l'asse delle ascisse nel punto ricavato ponendo a zero P :

$$P = \frac{b}{a} - \frac{b\alpha}{a}H = 0$$

$$\frac{b}{a} = \frac{b\alpha}{a}H$$

e moltiplicando destra e sinistra per a/b :

$$1 = \alpha H$$

$$H = \frac{1}{\alpha}$$

Il modello prevede che quando il predatore è assente ($P = 0$) il punto sull'isoclina della preda sia in corrispondenza di $1/\alpha$ pari alla capacità portante del sistema per la preda.

La parte del modello per il predatore non viene cambiata e l'isoclina relativa rimane verticale.

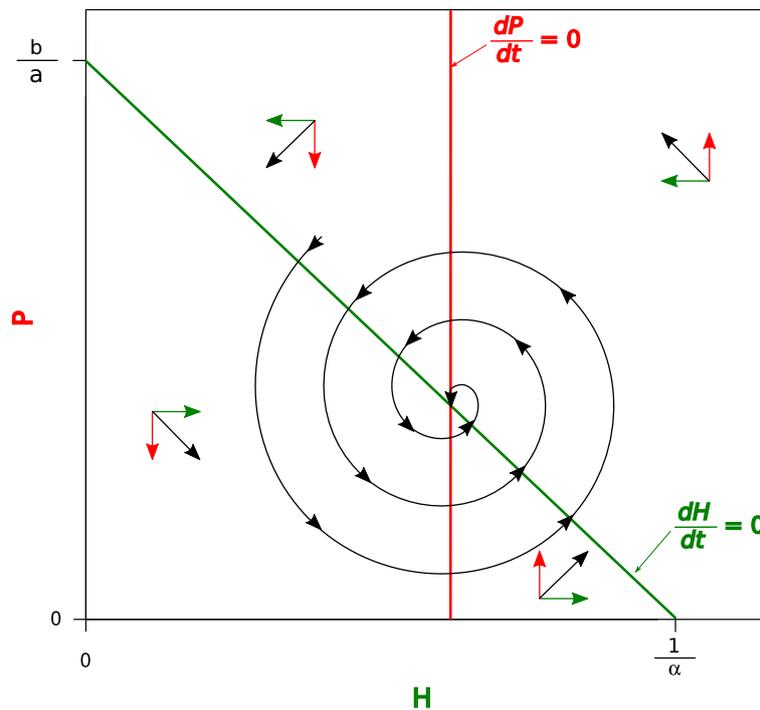


Figura 2.27: Effetto della limitazione da densità sull'isoclina della preda. Introducendo nel modello la dipendenza da densità per la preda l'isoclina pende verso il basso. L'intersezione con l'isoclina verticale del predatore determina un punto di equilibrio stabile

Il modello così modificato produce un punto di equilibrio stabile all'incrocio delle due isocline. La dinamica prevede che partendo da un punto qualsiasi dello spazio delle variabili venga raggiunto con un percorso a spirale.

Ecco un esempio in R partendo da 20 prede e 5 predatori per 80 intervalli temporali con i parametri riportati qui sotto. L'esempio usa la funzione `ode` per trovare una soluzione numerica alle equazioni.

```
require(deSolve)
parms <- c(b=0.8, a=0.1, alpha=0.05, e=0.5, s=0.2)
```

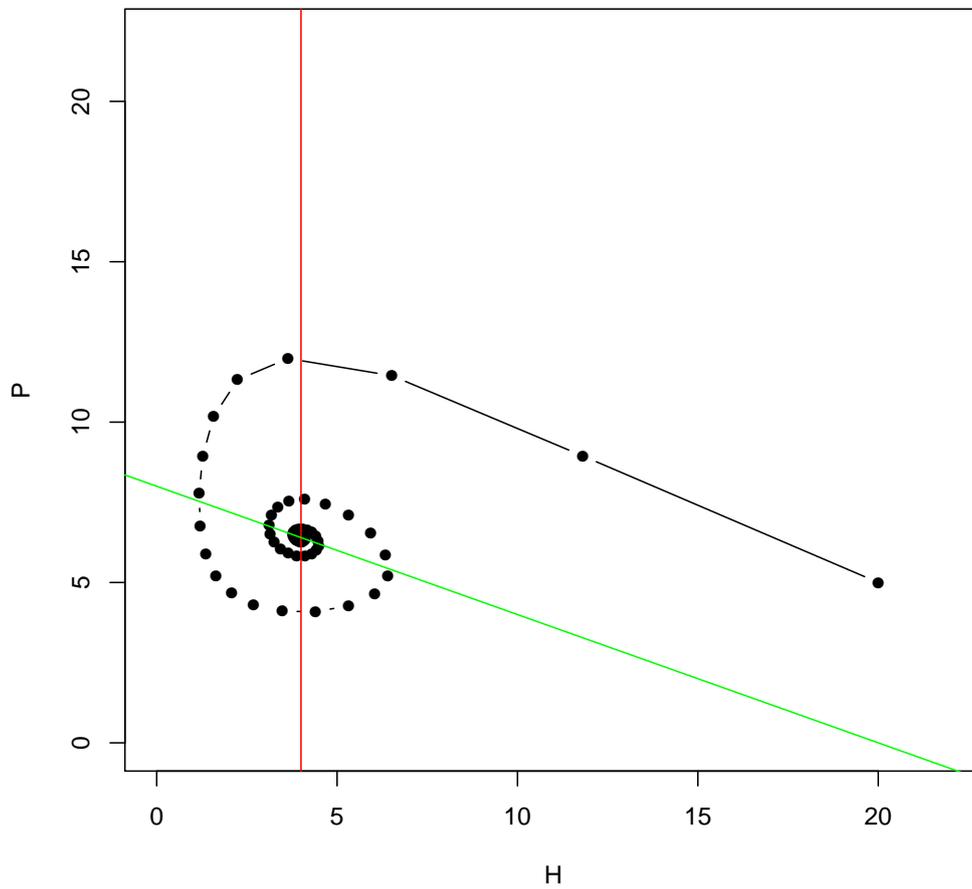
```

##n[1] è H
##n[2] è P

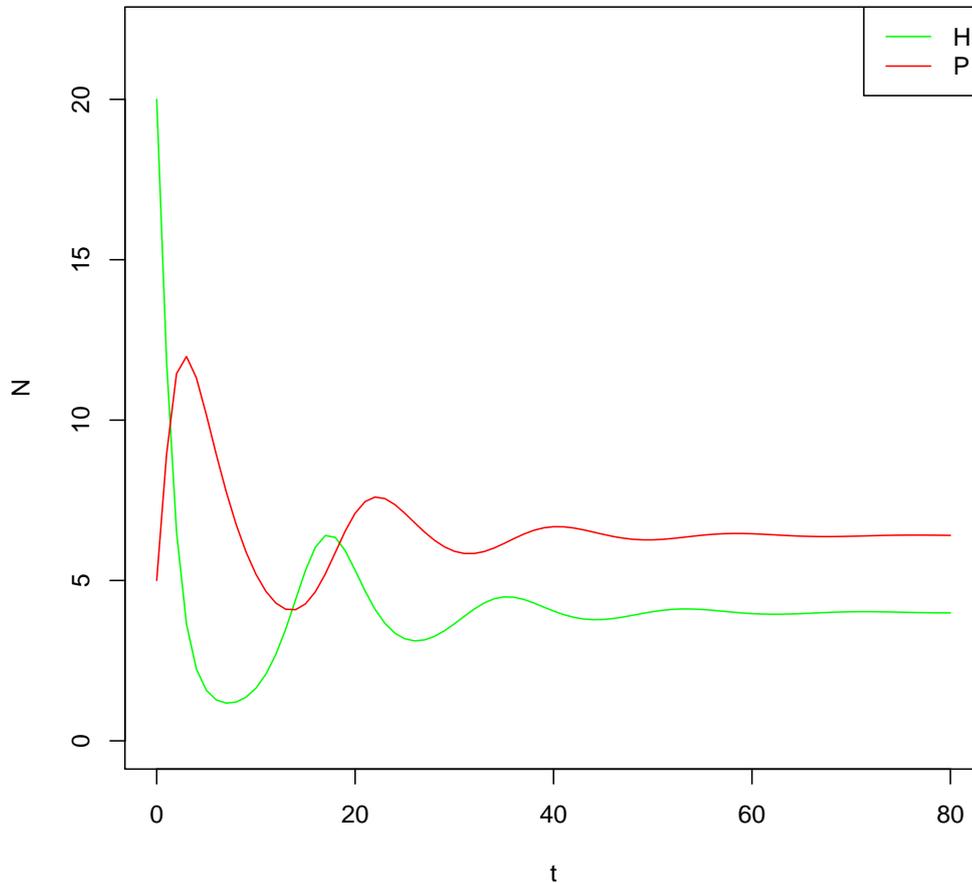
predpred<- function(t, n, parms){
  with(as.list(parms),{
    dn1dt <- n[1]*(b - a*n[2]-b*alpha*n[1])
    dn2dt <- e*a*n[2]*n[1]-s*n[2]
    list(c(dn1dt,dn2dt))
  })
}

##Inizio con 20 prede e 5 predatori e vado avanti per 80 time steps
N0 <-c(20,5)
out <- ode(y=N0, times=seq(0,80,1), fun=predpred, parms=parms)
H <- out[,2]
P <- out[,3]
t <- out[,1]
plot( P ~H, ylim=c(0,1.1*max(c(H,P))),xlim=c(0,1.1*max(c(H,P))),
type="b", pch=16)
abline(v=parms["s"]/(parms["e"]*parms["a"]), col="red")
abline(parms["b"]/parms["a"],-parms["b"]*parms["alpha"]/parms["a"] , col="green"

```



```
##points(1/parms["alpha"],0, pch=16, col="red")
plot(H~t,type="l", col="green",ylab="N", ylim=c(0,1.1*max(c(H,P))))
lines(P~t, col="red")
legend("topright", lty=1, col=c("green","red"), legend=c("H","P"))
```



Il modello di Rosenzweig e MacArthur

Il modello di Rosenzweig e MacArthur prevede una modifica alle equazioni di preda e predatore nella parte in cui si assume che una frazione costante di preda venga catturata dal predatore qualunque sia la densità della preda. È noto infatti che il predatore, quando la preda è molto abbondante, potrebbe andare incontro a sazietà o comunque non riuscire a trattare le prede con la sufficiente velocità che l'assunzione richiederebbe. Comunque, per cibarsi di una preda, il predatore ha bisogno di un certo tempo che non può diminuire sotto ad una certa soglia. Tutto questo porterebbe la risposta funzionale del predatore ad essere di "Tipo II", cioè ad andare incontro ad un plateau al crescere della densità della preda.

La parte di equazione che tiene conto di questo andamento a saturazione è del tutto simile alla famosa equazione di Michaelis-Menten o di Monod per reazioni biologiche ⁸

$$\frac{dH}{dt} = bH(1 - \alpha H) - w \frac{H}{D + H} P \quad (2.58)$$

$$\frac{dP}{dt} = e w \frac{H}{D + H} P - s P \quad (2.59)$$

Dove w e D sono nuovi parametri e indicano rispettivamente (in analogia ai parametri della Michaelis-Menten V_{max} e K_M) il *tasso di cattura massimo* di prede e la *costante di metà saturazione*, dove quest'ultima è l'abbondanza delle prede alla quale la cattura è metà di quella massima possibile a saturazione.

Come al solito si possono uguagliare a zero le derivate e ricercare il punto di incrocio fra le isocline di accrescimento zero per preda e predatore. Cominciando dalla preda:

$$0 = bH(1 - \alpha H) - w \frac{PH}{D + H}$$

$$\frac{wP}{D + H} = b(1 - \alpha H)$$

$$P = \frac{D + H}{w} b(1 - \alpha H)$$

$$P = \frac{b}{w} [D + (1 - \alpha D)H - \alpha H^2]$$

Quest'ultima è un'equazione quadratica in funzione di H , una parabola con la concavità rivolta verso il basso ($-\alpha H^2$ con $\alpha > 0$) e il vertice con $H > 0$.

Ora troviamo l'isoclina del predatore:

$$0 = e w \frac{PH}{D + H} - s P$$

$$0 = P \left(\frac{eWH}{D + H} - s \right)$$

con una soluzione banale per $P = 0$ e un'altra

$$0 = \frac{eWH}{D + H} - s$$

⁸Una parametrizzazione alternativa è l'equazione dei dischi di Holling $\frac{\alpha HP}{1 + bH}$

$$ewH - sH = sD$$

$$H = \frac{sD}{ew - s}$$

Quest'ultima è una costante totalmente dipendente dai parametri e non dalla densità del predatore, è quindi un isoclina rettilinea verticale.

Mettendo in grafico il risultato si ottiene la figura seguente:

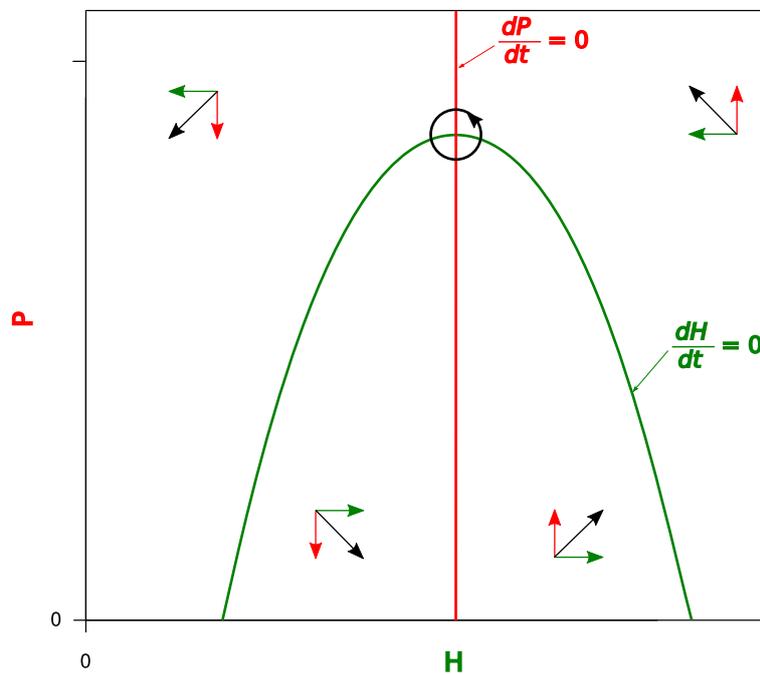


Figura 2.28: Dinamica di predatori e prede nel modello di Rosenzweig. Se l'isoclina di accrescimento zero del predatore intercetta quella della preda nel vertice della sua parabola si ha un equilibrio neutro-stabile.

Nel caso l'isoclina del predatore intercetti quella della preda nel vertice della parabola vi è un punto di equilibrio neutro-stabile in cui le due specie oscillano ciclicamente come nel modello di Lotka-Volterra.

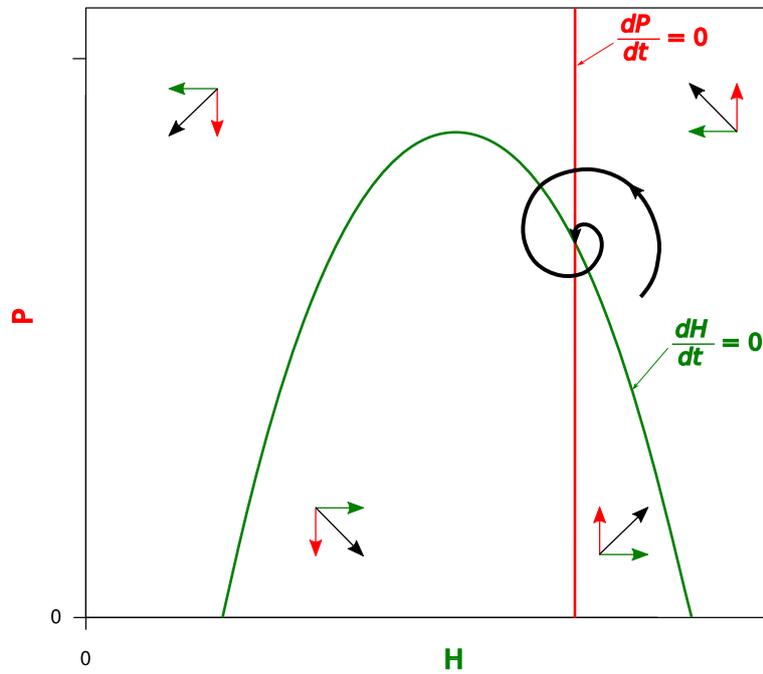


Figura 2.29: Dinamica di predatori e prede nel modello di Rosenzweig. Se l'isocline di accrescimento zero del predatore intercetta quella della preda a destra del vertice della sua parabola si ha un equilibrio stabile.

Se l'incrocio avviene a destra del vertice della parabola non ci sono cicli e l'equilibrio è stabile. In questo caso il predatore è relativamente inefficiente, cioè può avere un tasso piuttosto alto di mortalità o una scarsa efficienza di trasformazione o di cattura.

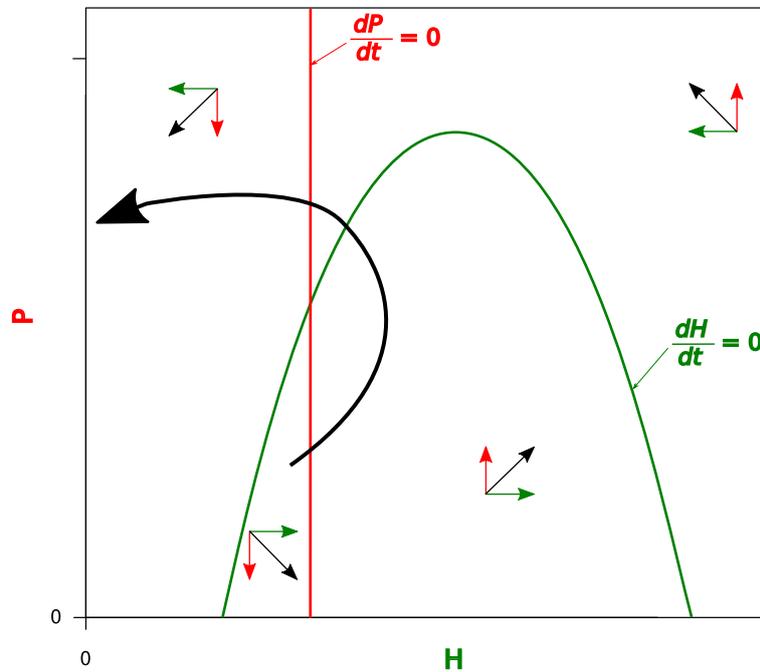


Figura 2.30: Dinamica di predatori e prede nel modello di Rosenzweig. Se l'isocline di accrescimento zero del predatore intercetta quella della preda a sinistra del vertice della sua parabola si ha un equilibrio instabile.

Se l'incrocio avviene a sinistra del vertice della parabola, il predatore porta all'estinzione la preda sovra-sfruttando la risorsa. Si tratterebbe quindi di un predatore fin troppo efficiente.

Questo caso potrebbe portare al cosiddetto **paradosso dell'arricchimento** in cui, cercando di aumentare la densità della preda (es: dando fertilizzante ad una pianta su cui preda un erbivoro), si potrebbe spostare a destra il ramo della parabola, facendo incrociare l'isocline del predatore più a sinistra del vertice e portare così paradossalmente all'estinzione la specie che si voleva favorire. Si trasformerebbe involontariamente un sistema stabile in uno instabile.

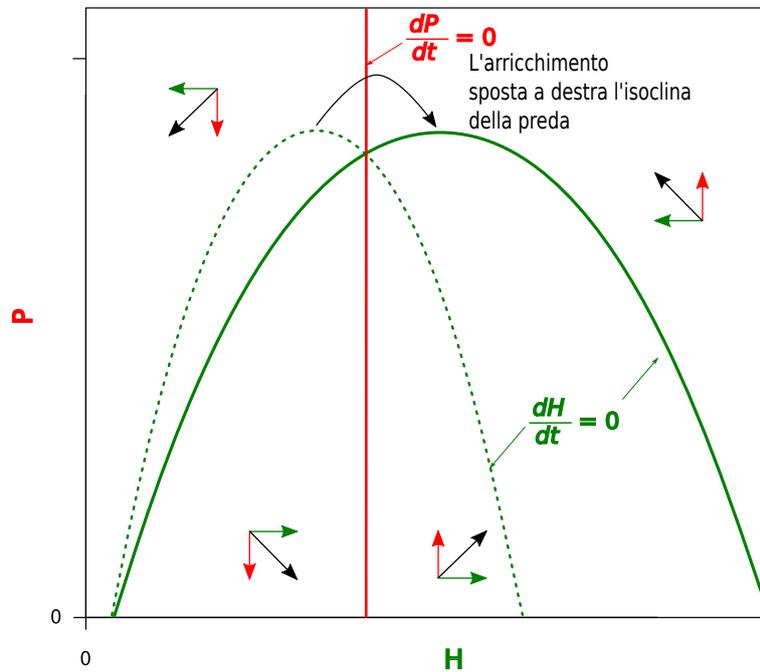


Figura 2.31: Paradosso dell'arricchimento. Cercando di favorire la preda si potrebbe portare a destra la sua isoclina. Se l'isoclina del predatore non si sposta, l'incrocio fra le due isocline avviene a sinistra del vertice della parabola, portando all'estinzione la preda.

Spostare a destra il vertice della parabola equivale ad alzare la capacità portante dell'ambiente per la preda. La coordinata sull'ascissa del vertice della parabola dell'isoclina della preda è $\left(\frac{1}{2\alpha} - D\right)$ ovvero $\left(\frac{K}{2} - D\right)$. Quindi, per esempio arricchendo di nutrienti, si alzerebbe la capacità portante dell'ambiente della preda e questo, se le caratteristiche del predatore rimasero invariate, porterebbe ad uno spostamento a destra della parabola con conseguente cambiamento del punto di equilibrio verso un sistema instabile a danno proprio della preda.