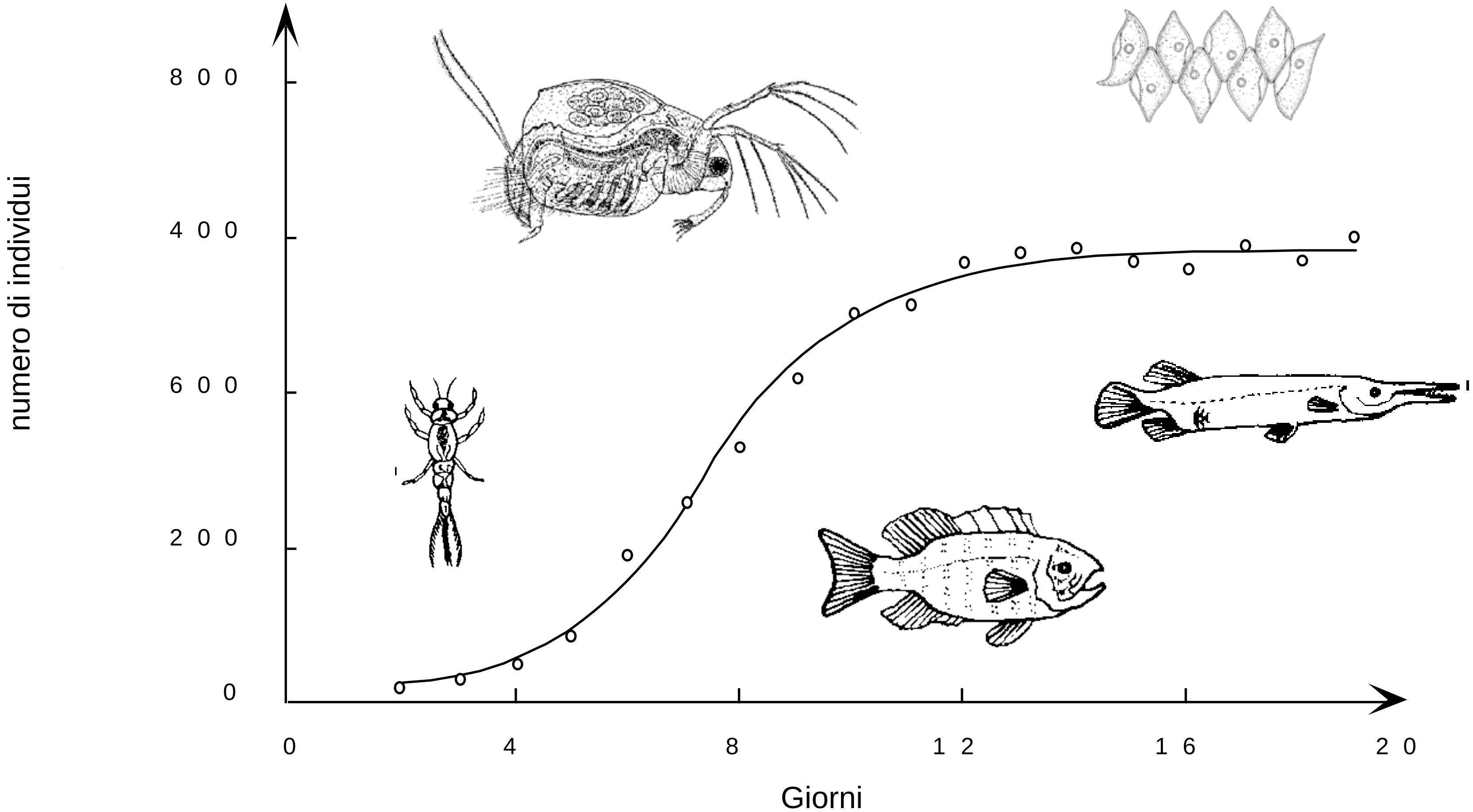
DINAMICA DELLE POPOLAZIONI

Modelli di crescita di una singola popolazione



Dinamica delle Popolazioni

- *Scopo:* descrivere l'evoluzione nel tempo degli individui di un ecosistema, appartenenti ad una o più specie
- *Unità di misura:*
  - Numero di individui/superficie es. [insetti/m^2]
  - Densità di biomassa espressa come contenuto energetico [kcal/m^2]
  - Questa seconda unità è preferible perché permette di valutare i trasferimenti di energia nell'ecosistema fra i vari livelli trofici
- *Scala di modello:*
  - *Singola specie:* considera individui tutti uguali e indifferenziati
  - *Singola specie con struttura di età:* tiene conto dello sviluppo e della fertilità al variare dell'età
  - *Due specie:* descrive le interazioni reciproche fra due specie in rapporto trofico fra di loro (es. preda/predatore) o in competizione per una risorsa comune (es. commensalismo)
  - *Molte specie:* catena alimentare, con relazione multiple attraverso i vari livelli trofici (problemi di stabilità strutturale)

Crescita di una singola specie

- Ipotesi:
  - Individui tutti ugualmente riproduttivi
  - Riproduzione continua
  - Ogni nuovo individuo è immediatamente fertile
  - La velocità di riproduzione F(x) è proporzionale alla popolazione

$$\underbrace{\frac{1}{x}\frac{dx}{dt}}_{\substack{crescita\\relativa}} = \underbrace{F(x)}_{\substack{funzione\\di\\crescita}} \qquad \Rightarrow \qquad \frac{dx}{dt} = x \cdot F(x)$$

- Per costruire un modello di crescita si devono dare delle condizioni sulla funzione di crescita F(x)
  - Stabilità
  - Limitazione dello sviluppo

Condizioni generali su F(x)

- La funzione di crescita deve essere positiva

$$F(x) > 0 \qquad \forall x > 0$$

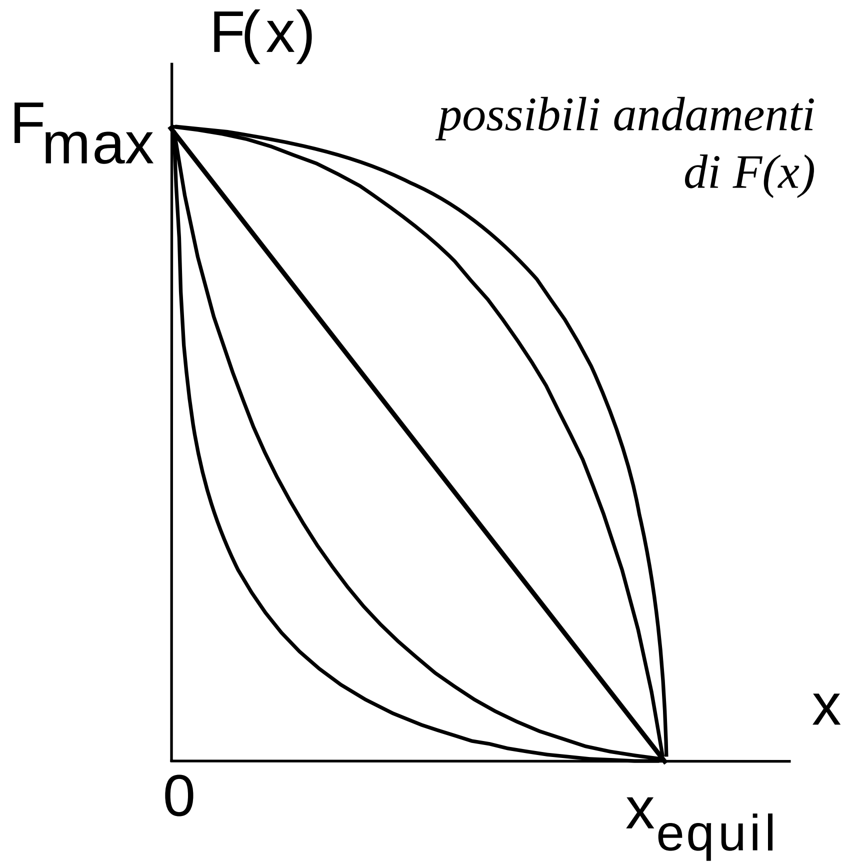
- Si deve annullare quando la popolazione raggiunge l'equilibrio

$$F(x_{equil}) = 0$$

- E' massima per $x = 0$

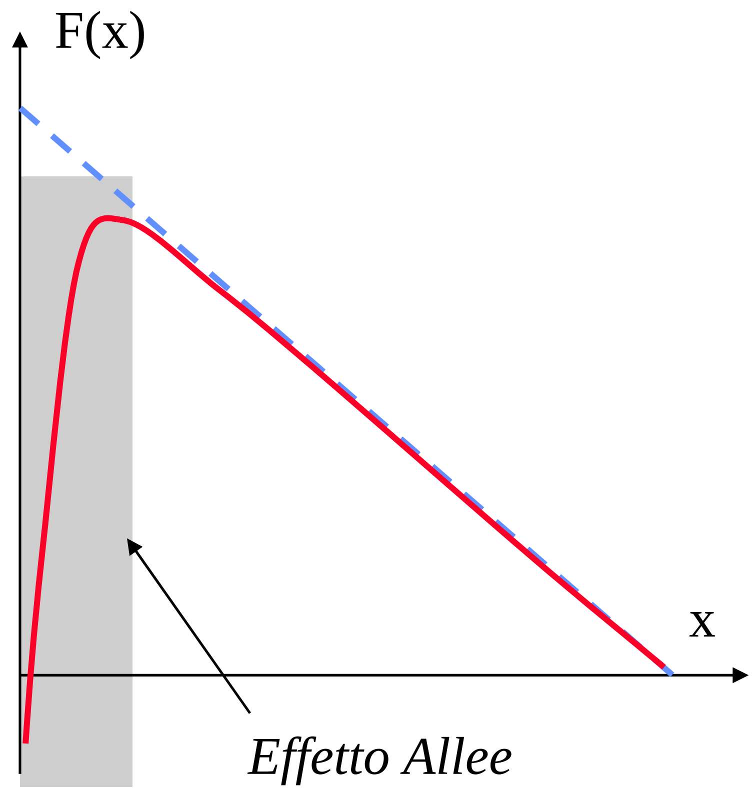
- La velocità di crescita deve diminuire all'aumentare della popolazione

$$\frac{dF(x)}{dx} < 0 \qquad \forall x > 0$$



Effetto Allee

- Una popolazione non può crescere se inizialmente si trova al di sotto di un “minimo critico”
  - Esempio: una popolazione di piante che sfrutta gli insetti o il vento per propagare il polline non può svilupparsi se non produce una quantità di polline tale che la parte raccolta sia efficace per la fecondazione
- Per questo motivo, non è in pratica vero che la funzione di crescita parta da un valore positivo. Spesso il rateo riproduttivo può essere nullo o addirittura negativo per basse densità di popolazione (*depensazione* ⤷ vedi più avanti)



Condizioni sul punto di equilibrio

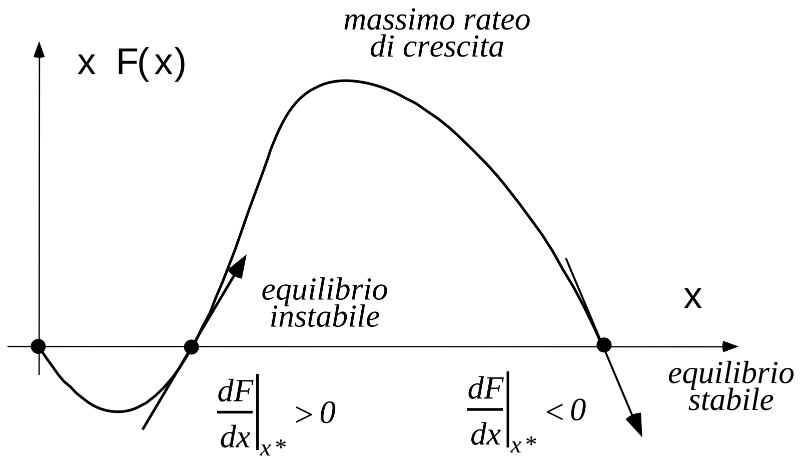
- **Ricerca di un punto di equilibrio:** non esiste popolazione che non tenda ad un valore di equilibrio compatibile con l'ecosistema *(sostenibile...)*
- Per determinare l'equilibrio si annulla la derivata dell'equazione di crescita

$$x^* > 0 \quad equilibrio \quad \Leftrightarrow \quad 0 = x^* \cdot F(x^*) \quad \Rightarrow \quad F(x^*) = 0$$

- **Stabilità dell'equilibrio** (locale): linearizzando intorno a x* > 0

$$\frac{d\tilde{x}}{dt} = \left(x\,\frac{dF}{dx} + \cancelto{0}{F(x)} \right)\Bigg|_{x^*} \tilde{x} = \left(x^* \,\frac{dF(x^*)}{dx} \right) \cdot \tilde{x} \qquad \tilde{x} = x^* - x$$

  - Equilibrio *localmente* stabile intorno a x* se $\left.\dfrac{dF}{dx}\right|_{x^*} < 0$
  - Equilibrio *localmente* instabile intorno a x* se $\left.\dfrac{dF}{dx}\right|_{x^*} > 0$



Dinamica di crescita di una singola specie

- ***Crescita esponenziale:*** supponendo che ad ogni istante tutta la popolazione si riproduca con rateo *r*, si ha

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad \Rightarrow \quad x(t) = x_o\, e^{rt}$$

  - *Conseguenze:* crescita illimitata, in violazione del principio di sostenibilità
  - In pratica intervengono sempre dei fattori limitanti che arrestano la crescita, ad esempio inibendo la fertilità (ad es. alterazioni ormonali provocati da un effetto di affollamento) o aumentando la mortalità.

- ***Crescita logistica:*** suppone che la crescita si arresti quando si raggiunge la massima densità di popolazione sostenibile *(capacità portante)*

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right) \qquad \begin{cases} r = \text{rateo di crescita} \\ K = \text{capacità portante} \end{cases}$$

  - La capacità portante K > 0 rappresenta il valore di equilibrio della popolazione.

Crescita logistica

- ☞ Si suppone che la crescita si arresti quando si raggiunge la massima densità di popolazione sostenibile *(K > 0 = capacità portante)*

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right) \qquad \begin{cases} r = \text{rateo di crescita} \\ K = \text{capacità portante} \end{cases}$$

- ☞ Può essere vista come una crescita esponenziale "corretta" con un termine di mortalità

$$\frac{dx}{dt} = rx - \gamma x^2$$

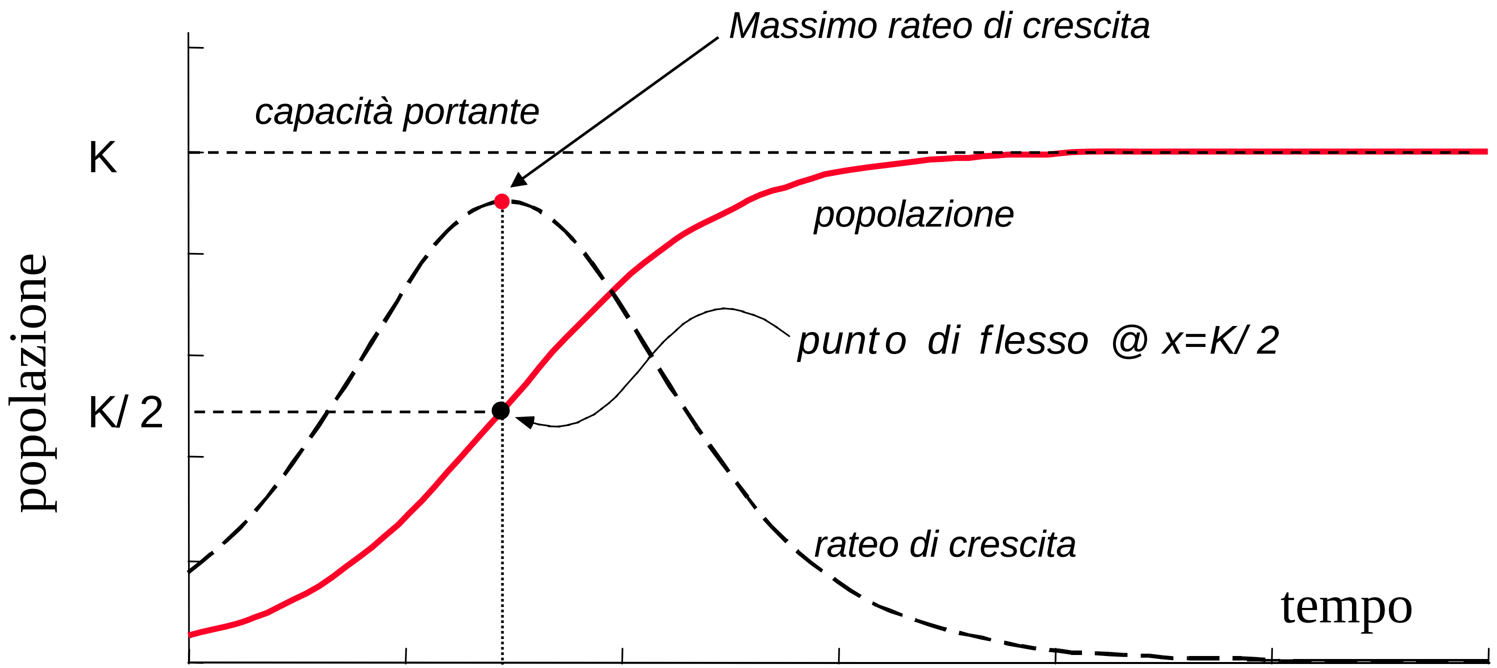
- ☞ ponendo $\gamma = \dfrac{r}{K}$ e raccogliendo rx

$$\frac{dx}{dt} = rx - \frac{r}{K}x^2 = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

- ☞ Conclusione: i parametri r (rateo di crescita) e K (capacità portante) non sono indipendenti, ma si influenzano a vicenda, essendo legati dal parametro γ.

Crescita Logistica

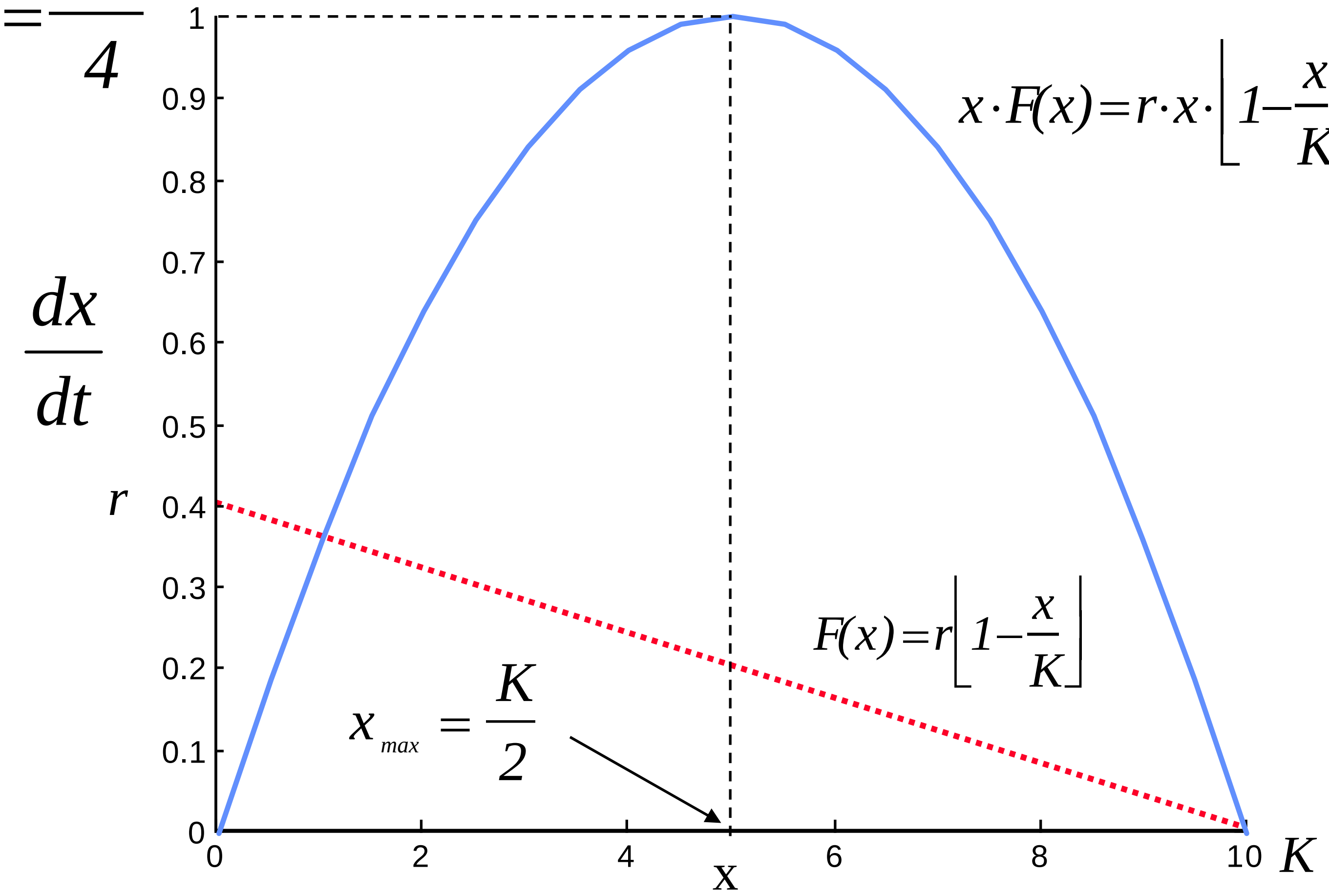
- *Sigmoide simmetrica* intorno al punto di flesso
- Flesso a $x = K/2$ per qualsiasi condizione iniziale x(0)
- In corrispondenza del flesso si ha la massima velocità di crescita $rK/4$
- La rigidità della curva logistica è il suo maggior limite



Andamento della velocità di crescita

Al punto di flesso $x = K/2$ si ha la massima velocità di crescita v_{max}

$$v_{max} = \frac{r\,K}{4}$$



Determinazione del punto di flesso

- Si cerca la popolazione che produce la massima velocità di crescita v_{max}
- Si azzera la derivata della velocità di crescita (dx/dt)

$$v_{max} \Leftrightarrow \frac{d}{dx}\left(\frac{dx}{dt}\right) = \frac{d}{dx}\left(rx\left(1-\frac{x}{k}\right)\right) = r\left(1-\frac{2x}{K}\right)\frac{dx}{dt} = 0$$

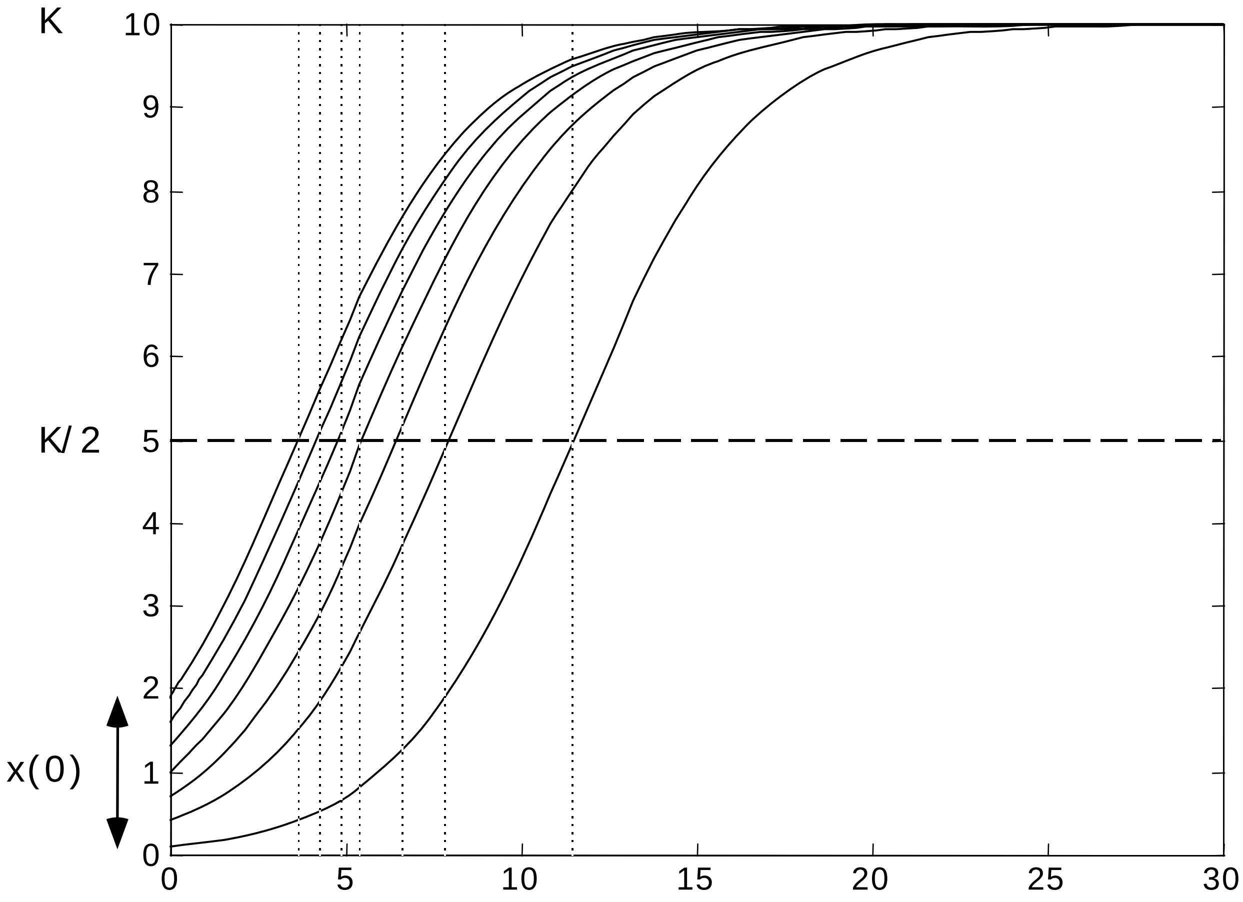
$$ma \quad \frac{dx}{dt} \neq 0 \quad per \quad x \in (0,K)$$

perciò è sufficiente azzerare l'altro termine

$$r\left[1-\frac{2x}{K}\right] = 0 \quad \Rightarrow \quad x_{max} = \frac{K}{2} \quad \Rightarrow \quad v_{max} = r\frac{K}{2}\left[1-\frac{1}{K}\frac{K}{2}\right] = r\frac{K}{4}$$

Indipendenza del flesso dalle condizioni iniziali

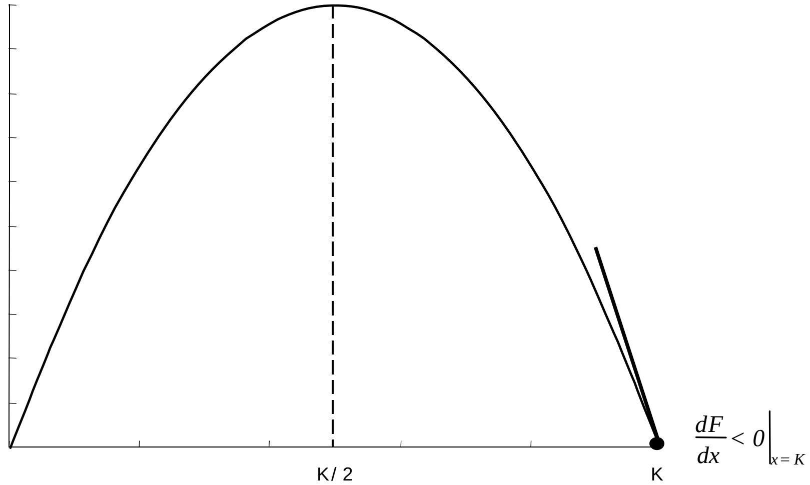
La posizione del flesso è comunque a *x* = *K/2*,
indipendentemente da *x(0)*



Equilibrio della Logistica

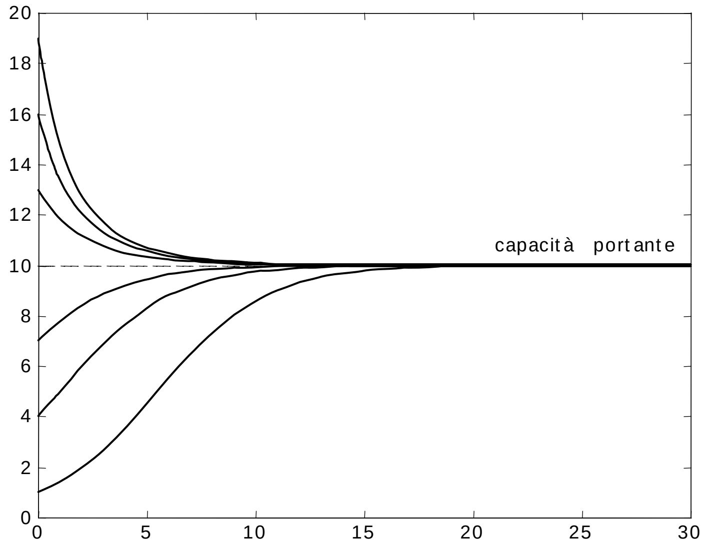
☞ La capacità portante rappresenta un punto di equilibrio ***locale***:

Derivata negativa della funzione di crescita valutata al punto di equilibrio $x = K$



☞ La capacità portante rappresenta un punto di equilibrio ***globale***:

Per qualunque punto iniziale, anche per $x(0) > K$, la popolazione tende alla capacità portante K.



Costante di tempo della logistica

- Dinamica della risposta alle perturbazioni intorno all'equilibrio
- Linearizzando la logistica intorno all'equilibrio $x^* = K$

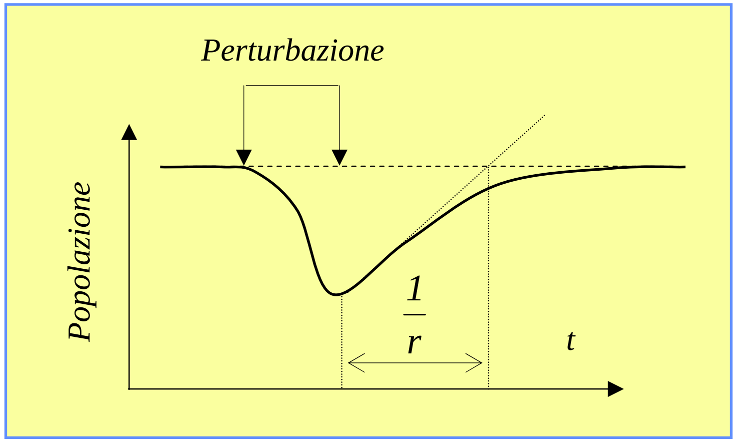
$$\frac{\partial(xF(x))}{\partial x} = r\left(1-2\frac{x^*}{K}\right)\Bigg|_{x^*=K} = -r$$

- Il sistema linearizzato intorno a $x^* = K$ è stabile con dinamica

$$\frac{d\tilde{x}}{dt} = -r\cdot\tilde{x} \quad \Rightarrow \quad \tilde{x} = \tilde{x}_o\, e^{-rt} = \tilde{x}_o e^{-\frac{t}{T_R}}$$

- Si definisce "*tempo caratteristico di ritorno*" *(May, 1976)*

$$T_R = \frac{1}{r}$$



Esempio di crescita logistica

Popolazioni di Protozoi ciliati

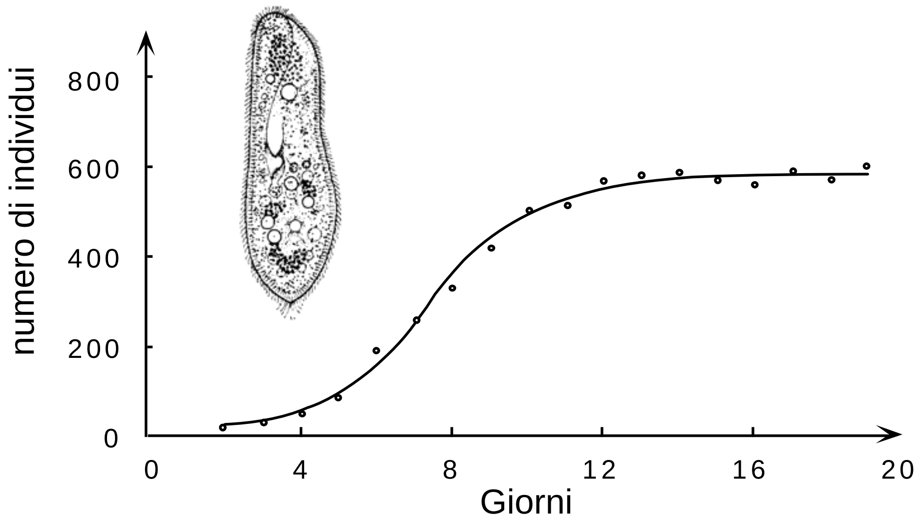
Il rateo di crescita r è "tipico" del genere perché è legato al meccanismo riproduttivo mentre la capacità portante K dipende dalle condizioni ambientali

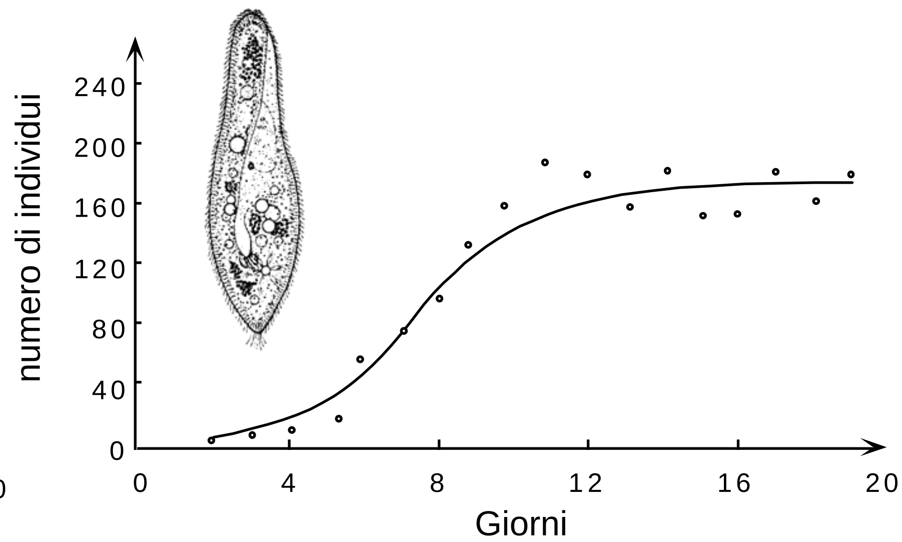
☞ Paramercium aurelia
acque con detriti vegetali putrefatti

$$\begin{cases} r = 0.6712 \ \ giorni^{-1} \\ K = 587.25 \ \ individui \end{cases}$$

☞ Paramecium caudatum
acque ricche di nutrienti

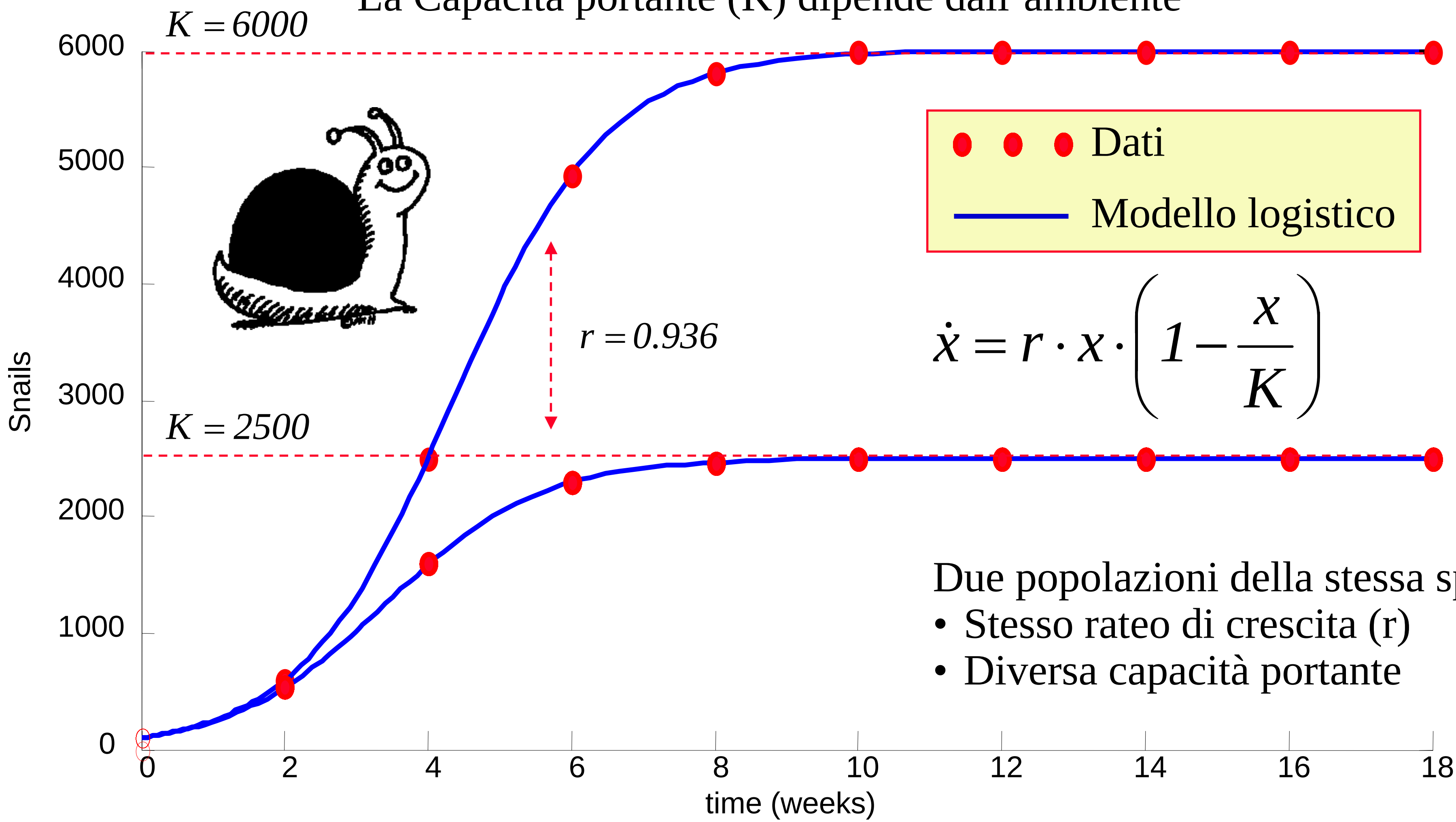
$$\begin{cases} r = 0.625 \ \ giorni^{-1} \\ K = 192.5 \ \ individui \end{cases}$$





Crescita di due popolazioni di lumache

Il rateo di crescita (r) dipende dalle capacità riproduttive della specie
La Capacità portante (K) dipende dall'ambiente



$$\dot{x} = r \cdot x \cdot \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Due popolazioni della stessa specie:
- Stesso rateo di crescita (r)
- Diversa capacità portante

Crescita logistica con ritardo

- Il ritardo *generazionale* è dato dalla maturazione riproduttiva della popolazione
- La popolazione feconda al tempo corrente t, è stata generata ad un tempo precedente $t\text{-}\delta \Rightarrow$ la funzione di crescita è $F(t\text{-}\delta)$
- E' sottinteso che si considera non tutta la popolazione dei nati al tempo $t\text{-}\delta$, ma solamente quella che sopravvive fino a diventare adulta al tempo t
- La funzione di crescita prende il nome di *"recruitment"* = "reclutamento" = ingresso nella popolazione "adulta " al tempo t dei nati al tempo $t\text{-}\delta$

$$\frac{1}{x}\frac{dx}{dt} = F\big(x(t-\delta)\big) \quad \Rightarrow \quad \frac{dx}{dt} = x(t)\cdot F\big(x(t-\delta)\big)$$

- L'equilibrio è lo stesso della logistica semplice
- Il comportamento dinamico è molto diverso...

Linearizzazione della logistica con ritardo

☞ Intorno all'equilibrio $x^* = K$, si può scrivere la dinamica agli incrementi

$$x = K + \tilde{x}$$

$$\frac{d\tilde{x}}{dt} = r \cdot (K + \tilde{x}(t))\left[1 - \frac{\tilde{x}(t-\delta) + K}{K}\right]$$

$$= -r \cdot (K + \tilde{x}(t))\frac{\tilde{x}(t-\delta)}{K} = -r\frac{\tilde{x}(t)\tilde{x}(t-\delta)}{K} - r\frac{\tilde{x}(t-\delta)K}{K}$$

$$\cong -r \cdot \tilde{x}(t-\delta)$$

trascurando il termine di secondo ordine $\tilde{x}(t)\tilde{x}(t-\delta)$

☞ Si ottiene l'equazione incrementale con ritardo

$$\frac{d\tilde{x}}{dt} + r \cdot \tilde{x}(t-\delta) = 0$$

Stabilità della logistica t.c. con ritardo

- Per determinare le radici caratteristiche (autovalori) di questa equazione

$$\frac{d\tilde{x}}{dt} + r \cdot \tilde{x}(t-\delta) = 0$$

si può ricorrere alla sua trasformata di Laplace

$$s \cdot \tilde{x}(s) + r \cdot \tilde{x}(s) \cdot e^{-\delta \cdot s} = 0$$

- *Problema:* determinare i limiti di stabilità per δ, dato r
- *Soluzione:* per trovare le radici della eq. precedente, si può approssimare l'esponenziale al secondo ordine

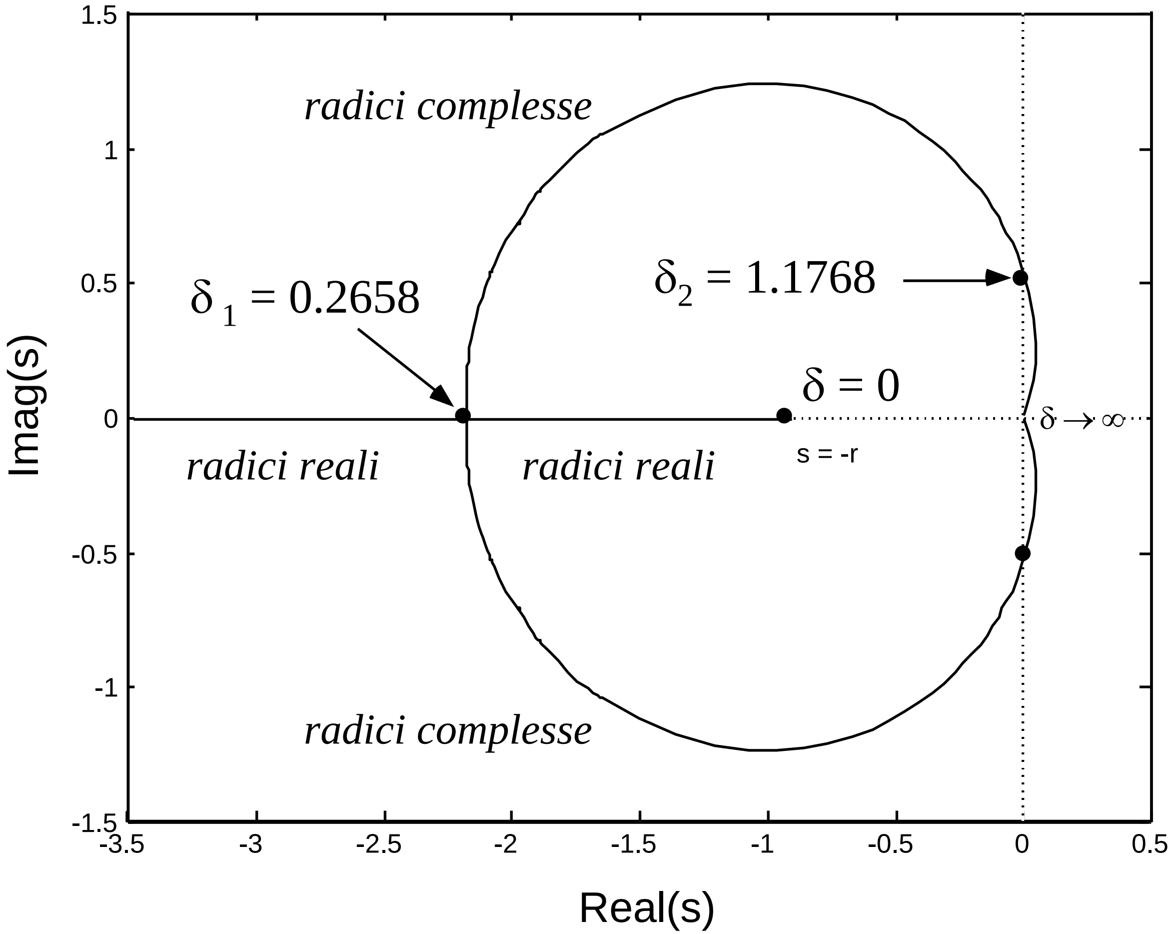
$$e^{-\delta \cdot s} \cong 1 - \delta \cdot s + \frac{\delta^2 \cdot s^2}{2!}$$

ottenendo l'equazione algebrica approssimata al 2° ordine

$$s^2 + 2\frac{1 - r\delta}{r\delta^2} s + \frac{2}{\delta^2} = 0$$

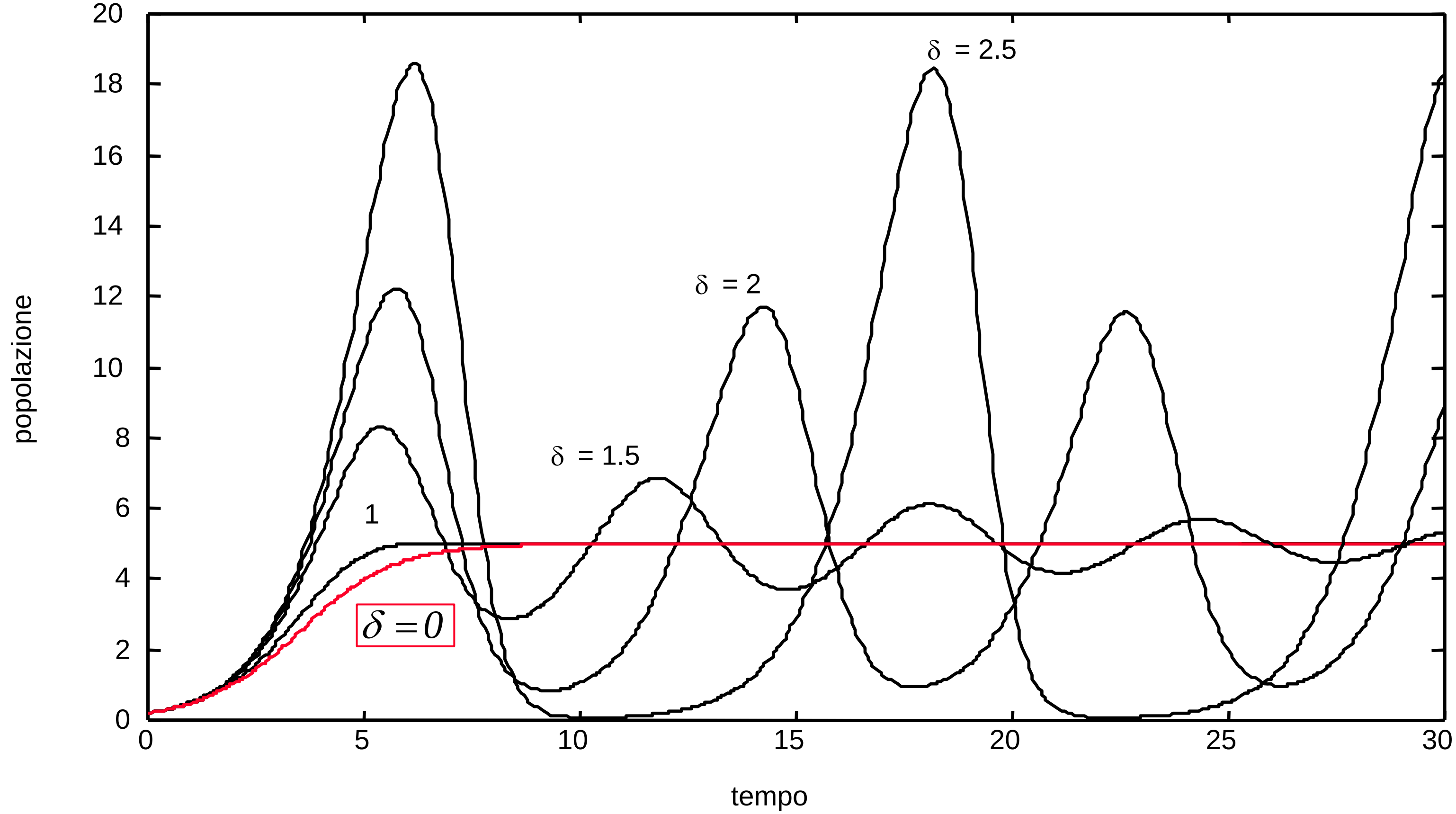
Analisi della stabilità

- Si possono analizzare le radici dell'equazione caratteristica nel piano complesso:
  - per δ minore di un primo valore critico δ_1, si hanno radici reali e negative = comportamento stabile
  - per $\delta \geq \delta_1$ si ha una biforcazione delle radici, che diventano complesse, ma sempre con parte reale negativa
  - per $\delta \geq \delta_2$ le radici hanno parte reale positiva = comportamento instabile



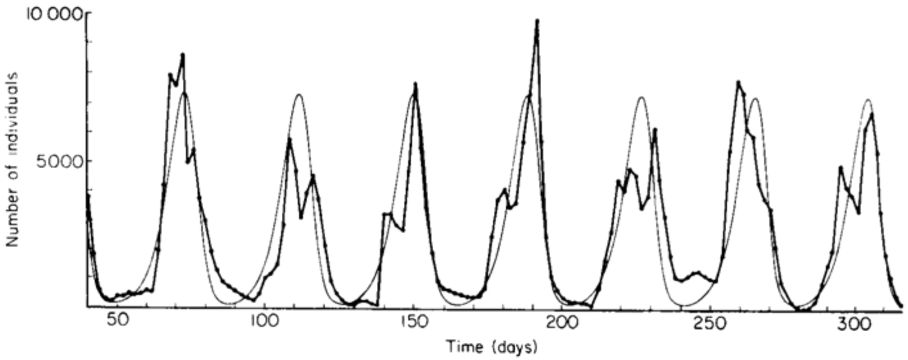
Limiti di stabilità

- Il ritardo peggiora la stabilità del sistema
- Oltre un certo ritardo si ha un comportamento instabile, con oscillazioni sostenute (ciclo limite) di tipo non-lineare (non sinusoidali).

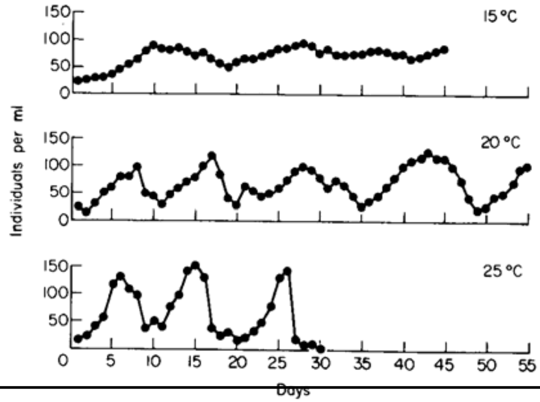


Esempi di popolazioni con andamento oscillatorio

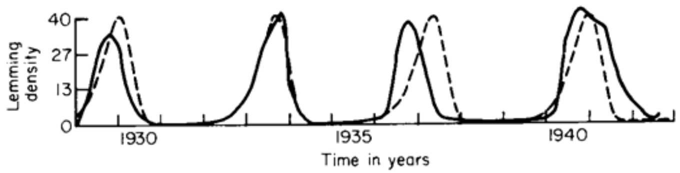
- *Lucilia cuprina:* mosca parassita delle pecore, con andamento fluttuanti riproducibili con un’equazione logistica ritardata



- *Rotiferi:* la velocità di riproduzione aumenta con il crescere della temperatura, producendo andamenti oscillatori di periodo sempre minore



- *Lemming:* la popolazione di questi roditori su un’isola del Canada segue andamenti oscillatori



Soluzione analitica dell'eq. logistica

$$x(t)=\frac{K}{1+\dfrac{K-x(0)}{x(0)}\,e^{-rt}}=\frac{K}{1+e^{\beta-rt}} \qquad con \quad \beta=ln\left(\frac{K-x(0)}{x(0)}\right)$$

- *Limite:* simmetria della sigmoide ⇨ rigidità della soluzione
- Ciò dipende dal rateo di crescita che è di tipo lineare $\Phi(t)=\beta-rt$
- *Possibili estensioni:* curve di crescita a sigmoide **non simmetrica** con rateo di crescita $\Phi(t)$ qualsiasi, purché soddisfi alle condizioni di stabilità

$$x(t)=\frac{K}{1+e^{\Phi(t)}} \qquad con \quad \frac{d\Phi(t)}{dt}<0 \quad \Leftrightarrow \quad \lim_{t\to\infty} e^{\Phi(t)}=0$$

Modello di Gompertez (1825 !!)

- Tiene conto dell'invecchiamento della popolazione attraverso una minore capacità riproduttiva al passare del tempo
- La crescita è descritta dall'equazione differenziale $\frac{dx}{dt} = r \cdot x \cdot (\ln K - \ln x)$
- La cui soluzione analitica è $x(t) = K\ \exp(e^{-(\beta - rt)})$
- Si può vedere che il rateo è una funzione decrescente del tempo

$$R(t) = r(\ln K - \ln x(t)) = r\left(\ln K - \ln\left(Ke^{-e^{(\beta - rt)}}\right)\right)$$

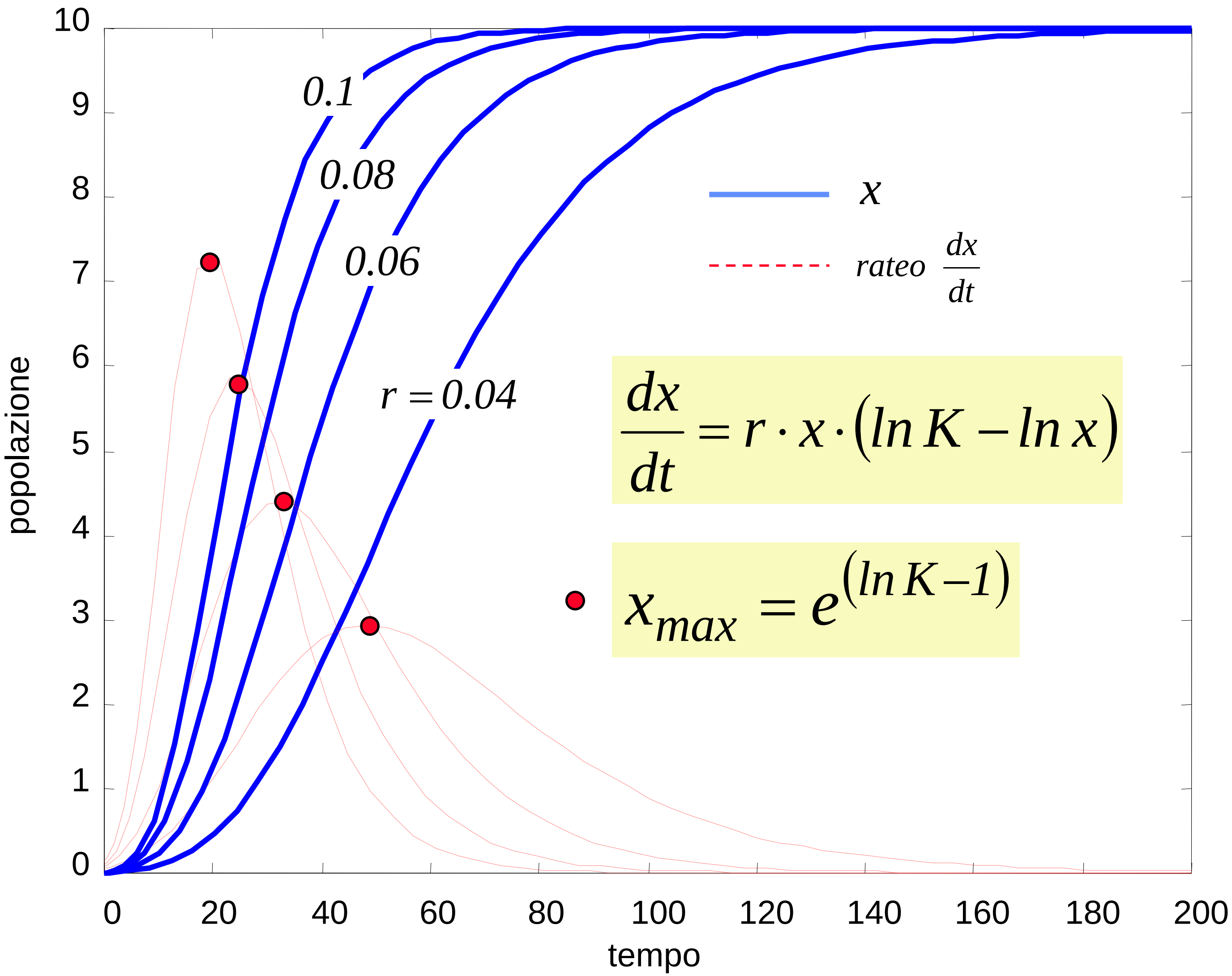
$$= r\left(\ln K - \ln K + e^{(\beta - rt)}\right) = r \cdot e^{(\beta - rt)}$$

- Mentre il massimo rateo di crescita si ha per

$$\frac{d}{dx}\left(\frac{dx}{dt}\right) = r(\ln K - \ln x) + \left(rx\left(-\frac{1}{x}\right)\right) = r \cdot \ln K - r \cdot \ln x - r \cdot x \cdot \frac{1}{x} = 0$$

$$x_{max} = e^{(\ln K - 1)}$$

Comportamento del modello di Gompertez



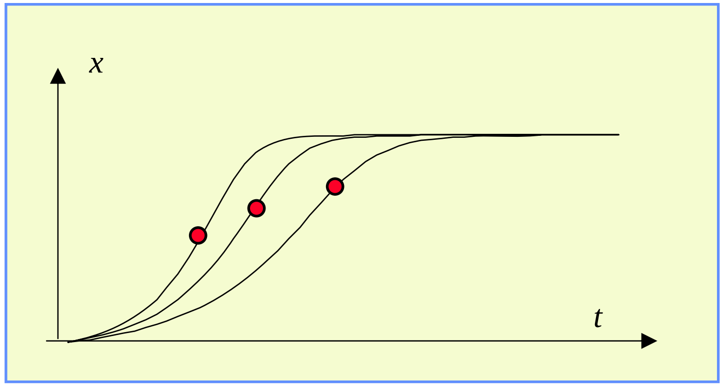
Modello di Richards

- Molto usato per modellare la crescita vegetale, dalla singola foglia ad intere colture in pieno campo
- Può essere visto come estensione della logistica classica
- Ha un parametro in più, che ne aumenta la flessibilità

$$\frac{dx}{dt} = x\,\frac{r}{n}\left(1 - \frac{x^n}{K^n}\right)$$

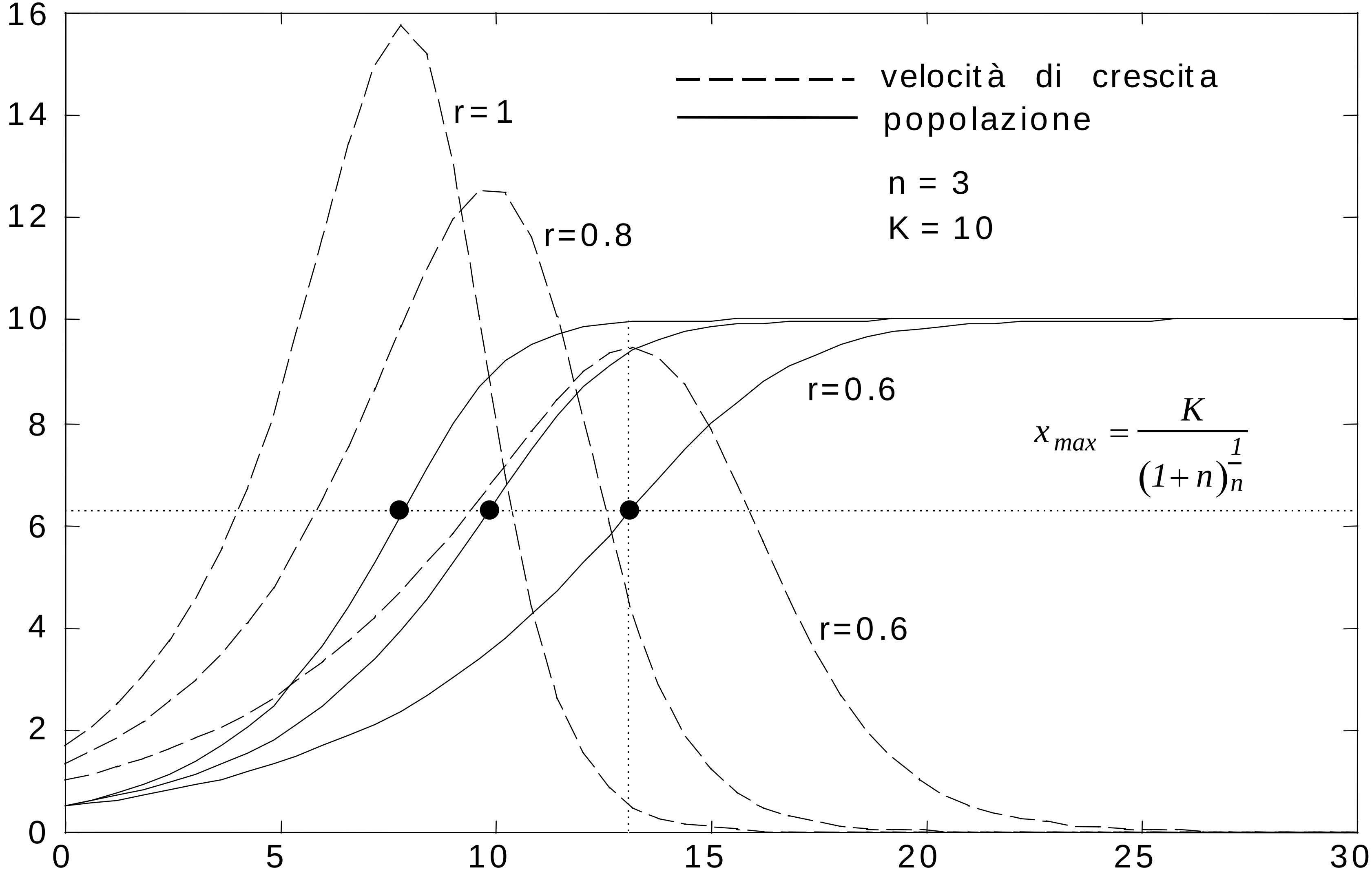
- Il flesso ha posizione variabile in funzione di *n*

$$x_{max} = \frac{K}{(1+n)^{\frac{1}{n}}}$$



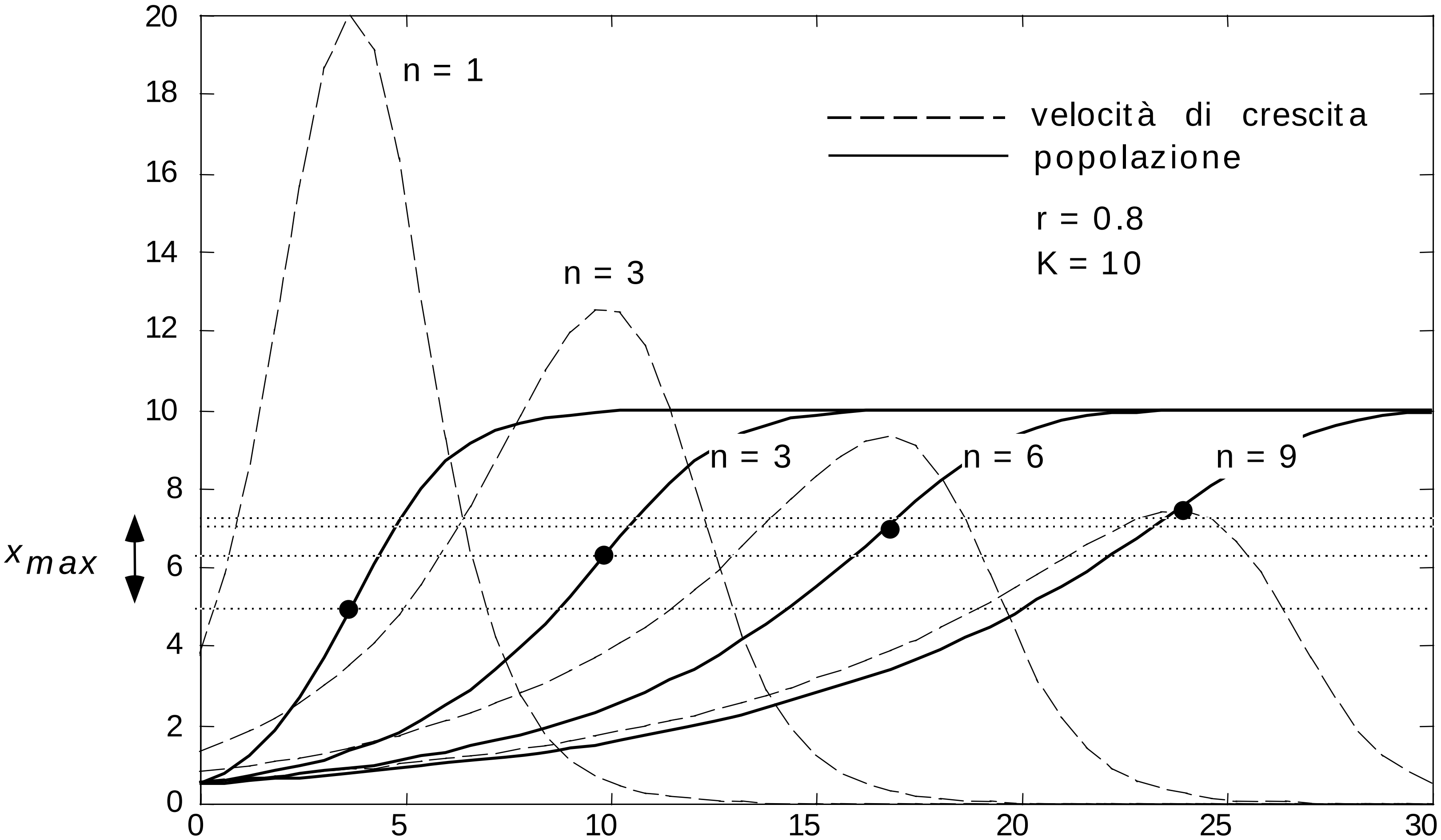
- Per $n = 1$ si ottiene nuovamente la logistica

Andamento del modello di Richards variando *r*



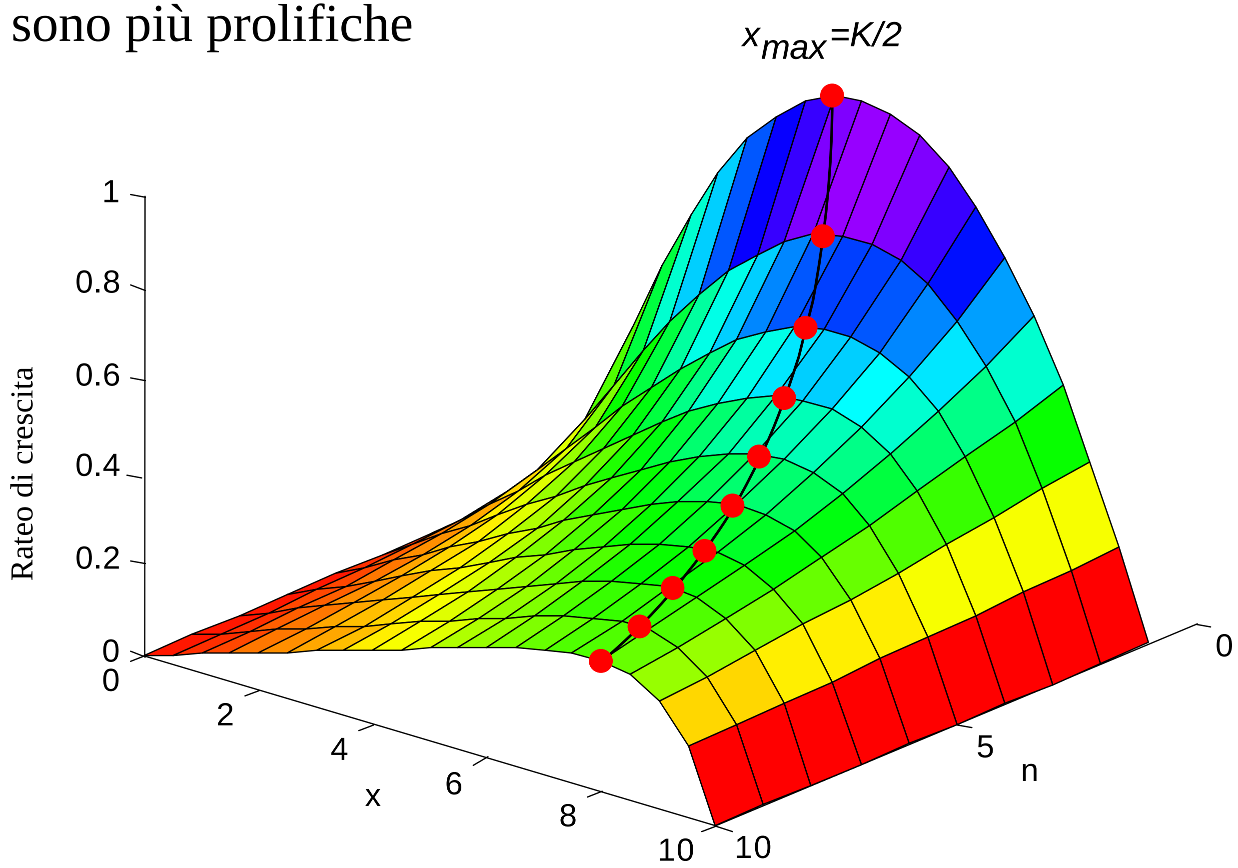
Andamento del modello di Richards variando *n*

- Aumentando *n* lo sviluppo della popolazione viene ritardato
- Anche la velocità di accrescimento diminuisce



Andamento del rateo di crescita

- All'aumentare di *n* il massimo rateo di crescita si ha per *maggiori* densità di popolazione
- *Effetto contrario a Gompertez:* nel modello di Richards popolazioni più "mature" sono più prolifiche



Applicazione del modello di Richards

- Crescita di colture algali della specie *Selenastrum capricornutum*
- Campioni coltivati con vari dosaggi di nutrienti (N e P)
- G è la popolazione algale (misurata in densità ottica @ 670 nm)

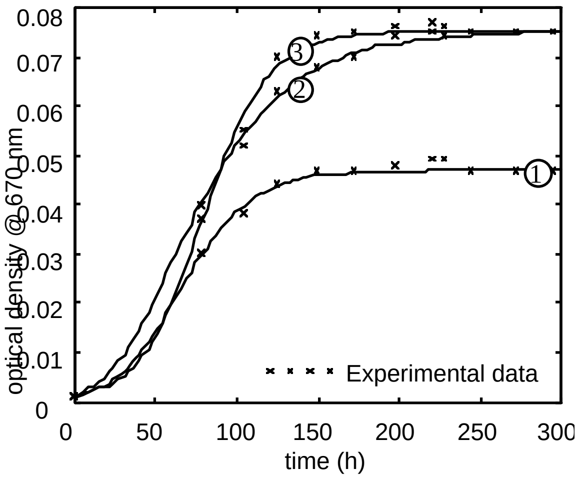
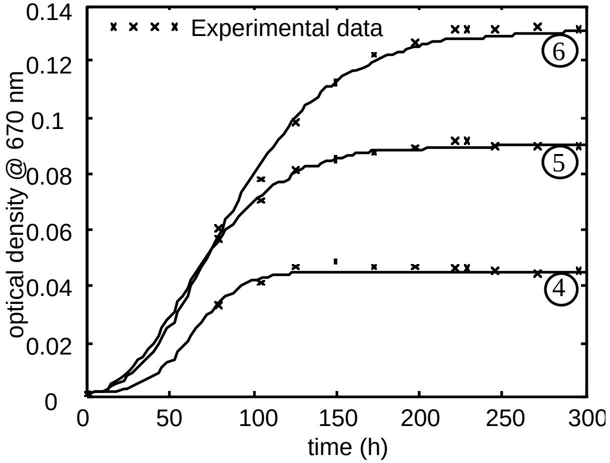
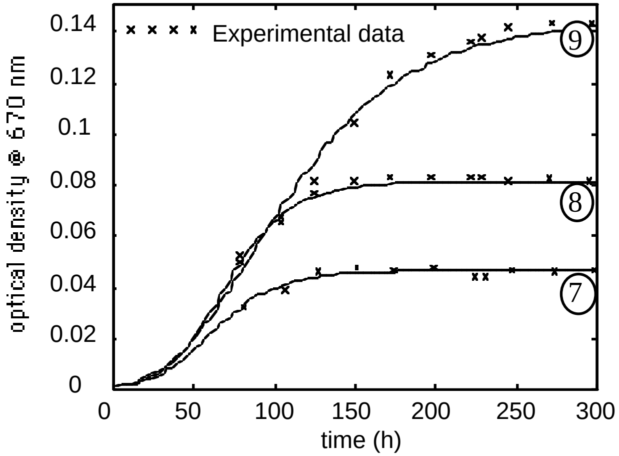
Alghe verdi del genere *Selenastrum*

$$\frac{dG}{dt} = G\frac{r}{n}\left(1-\frac{G^n}{K^n}\right)$$

- La capacità portante K dipende dalla concentrazione iniziale di nutrienti

$$K = \frac{1}{\dfrac{\dfrac{1}{N}}{K_n + N} + \dfrac{\dfrac{1}{P}}{K_p + P}}$$

Crescita di Selenastrum c.

Concentrazione di Fosforo Bassa (P = 0.02 mg/l)	*Concentrazione di Fosforo Media (P = 0.04 mg/l)*	*Concentrazione di Fosforo Alta (P = 0.08 mg/l)*
		

Concentrazioni iniziali di nutrienti

$1=\begin{cases}N=0.22\\P=0.02\end{cases}$	$2=\begin{cases}N=0.44\\P=0.02\end{cases}$	$3=\begin{cases}N=0.88\\P=0.02\end{cases}$
$4=\begin{cases}N=0.22\\P=0.04\end{cases}$	$5=\begin{cases}N=0.44\\P=0.04\end{cases}$	$6=\begin{cases}N=0.88\\P=0.04\end{cases}$
$7=\begin{cases}N=0.22\\P=0.08\end{cases}$	$8=\begin{cases}N=0.44\\P=0.08\end{cases}$	$9=\begin{cases}N=0.88\\P=0.08\end{cases}$

Valori dei parametri di crescita

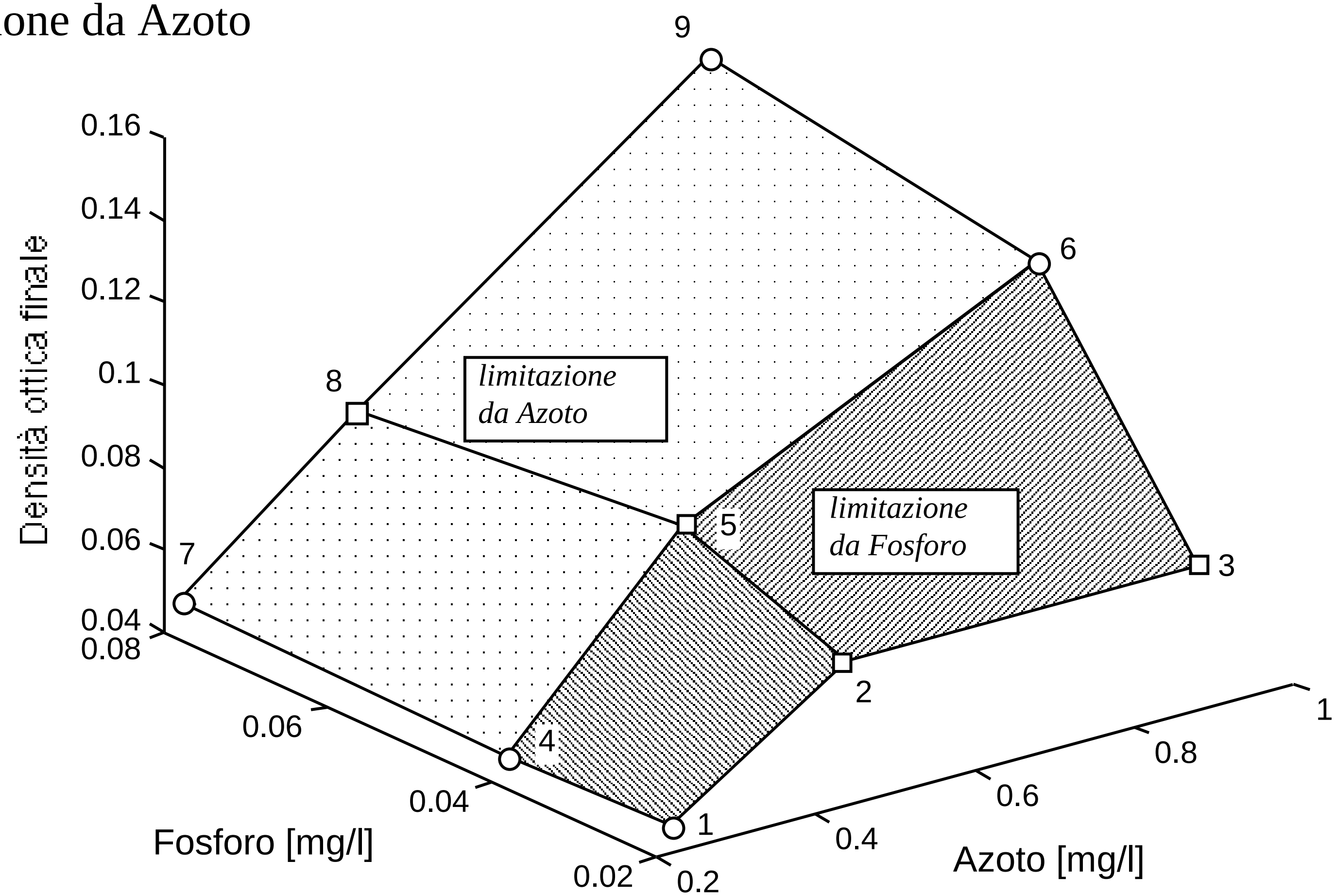
$1=\begin{cases}r=0.0421\\n=0.5803\end{cases}$	$2=\begin{cases}r=0.0252\\n=0.0258\end{cases}$	$3=\begin{cases}r=0.0498\\n=0.8879\end{cases}$
$4=\begin{cases}r=0.0748\\n=1.3728\end{cases}$	$5=\begin{cases}r=0.0302\\n=0.0622\end{cases}$	$6=\begin{cases}r=0.0244\\n=0.0719\end{cases}$
$7=\begin{cases}r=0.0465\\n=0.6267\end{cases}$	$8=\begin{cases}r=0.0453\\n=0.5757\end{cases}$	$9=\begin{cases}r=0.0193\\n=0.0259\end{cases}$

Il problema della calibrazione del modello verrà affrontato in seguito...

Crescita limitata dai nutrienti (N & P)

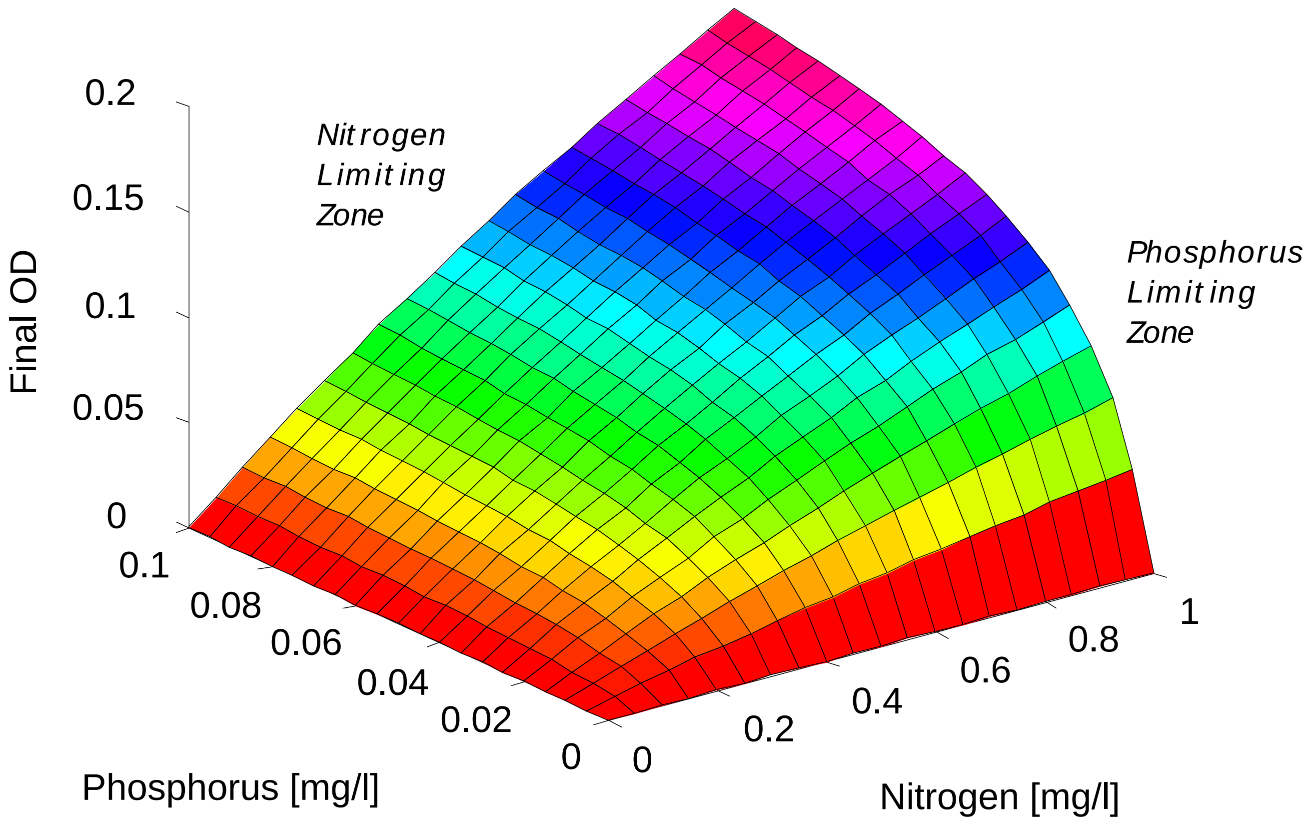
☞ Esistono 2 zone di limitazione della crescita finale *(capacità portante)*

- Limitazione da Fosforo
- Limitazione da Azoto



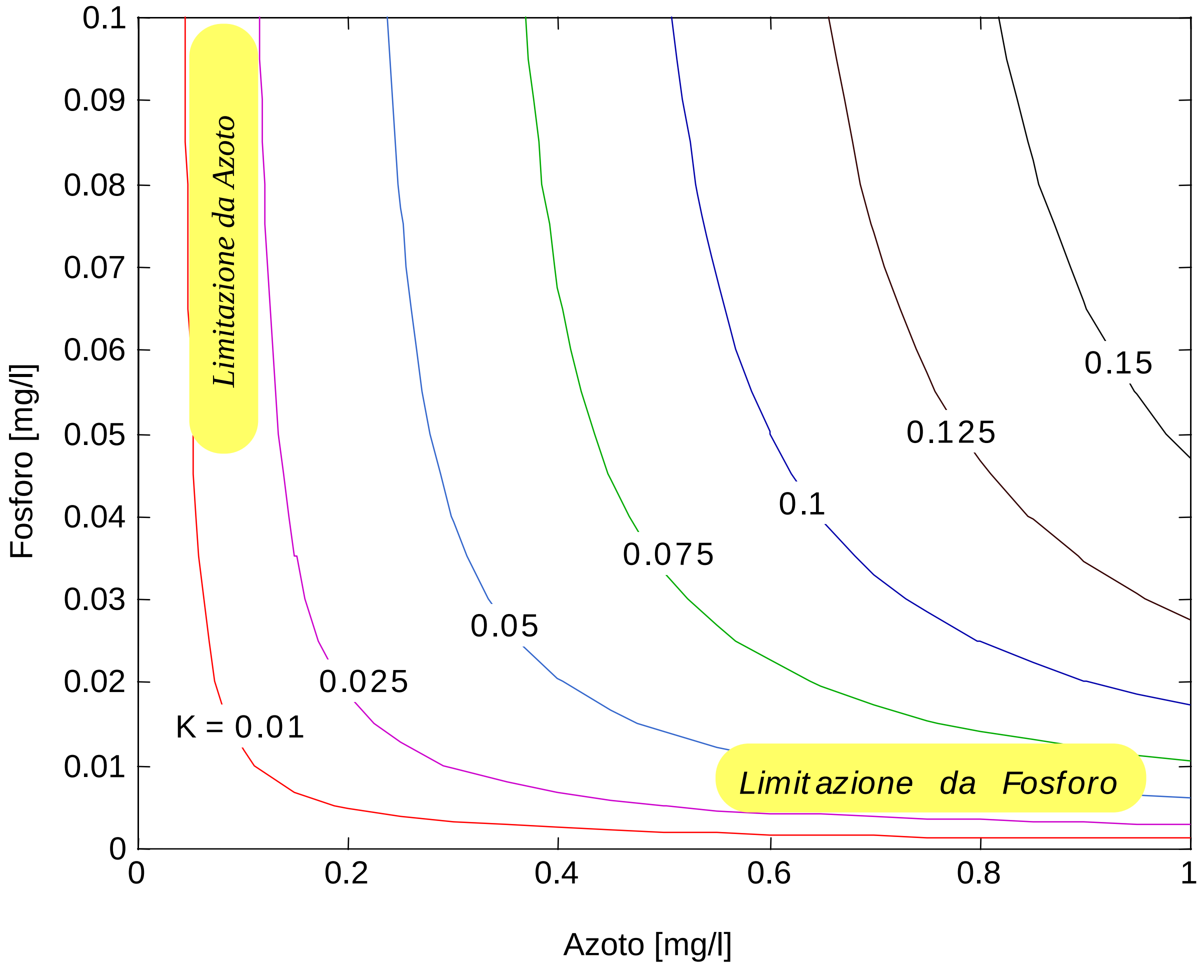
Curva di densità ottica finale

$$K = \frac{1}{\dfrac{1}{\dfrac{N}{K_n + N}} + \dfrac{1}{\dfrac{P}{K_p + P}}}$$



Limitazione della crescita e curve di livello

☞ Un elemento è limitante se le curve di livello sono perpendicolari al suo asse



Modello di Bertalanffy

- Considera i due processi separati di *nascita* e *morte*
- Il termine di crescita è di tipo esponenziale
- Il termine di mortalità è proporzionale alla popolazione *(vedi modelli batterici)*
- Non compare esplicitamente la capacità portante

$$\frac{dx}{dt} = \underbrace{r \cdot x^{n}}_{\text{termine di crescita}} - \underbrace{K_d \cdot x}_{\text{termine di mortalità}}$$

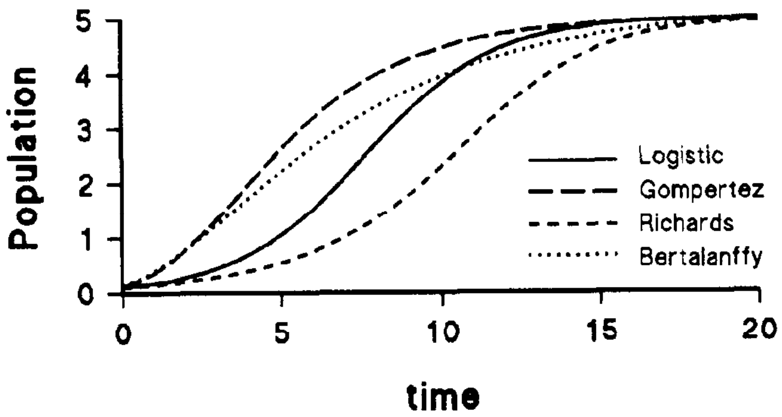
- L'equilibrio si trova come bilanciamento dei processi di nascita e morte

$$x_{equil} = \left(\frac{K_d}{r} \right)^{\frac{1}{n-1}}$$

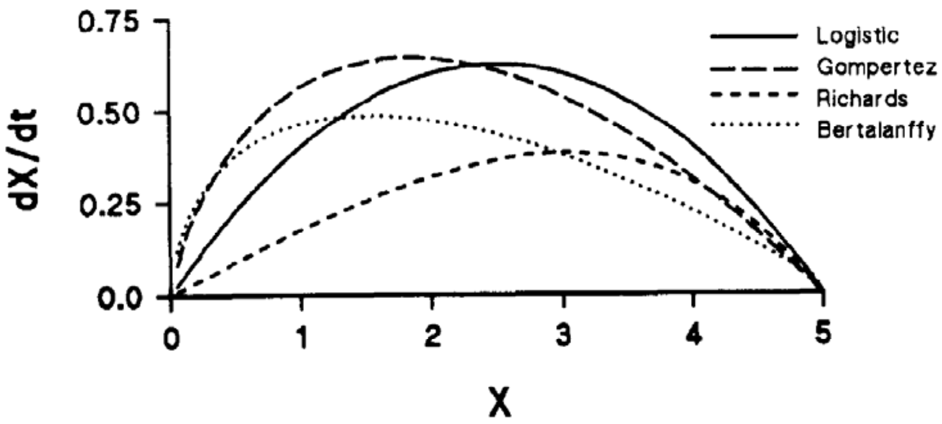
Paragone fra i modelli

- **Logistica:** sigmoide simmetrica *(rigidità strutturale)*
- **Gompertez:** invecchiamento della popolazione *(senescenza o stress)*
- **Richards:** sigmoide “flessibile” *(maggiore crescita di popolazione mature)*
- **Bertalanffy:** processo nascita/morte *(più completo dei precedenti che non considerano i processi di mortalità)*

Popolazione



Velocità di crescita



Modelli “Birth & Death”

- Si modellano separatamente i processi di nascita e morte
- La nascita è una funzione della popolazione (“recruitment”) nata ad un tempo precedente δ e maturata fino allo stadio adulto

$$R\big(x(t-\delta)\big)$$

- La mortalità è funzione della densità di popolazione
  Esempi:
  - Proporzionale alla popolazione $K_d\ x(t)$
  - Dipendente dall’abbondanza di una risorsa S (Leslie) $K_l\ \dfrac{x^2(t)}{S}$
- Dinamica totale di crescita

$$\frac{dx}{dt} = R\big(x(t-\delta)\big) - K_d\ x(t)$$

Modello Logistico come "Birth & Death"

- Il modello logistico sembra modellare solamente le nascite
- In realtà bilancia nascite e morti
- Introducendo i termini
  - Nascita $b - p_1 N$
  - Morte $d + p_2 N$

Il termine *pN* fa sì che nascite e morti siano funzioni della densità di popolazione: all'aumentare della popolazione le nascite diminuiscono e le morti aumentano

- Si ha il modello $\dfrac{dN}{dt} = N\left[\left(b - p_1 N\right) - \left(d + p_2 N\right)\right]$

$$\frac{dN}{dt} = N\left[b - d - N(p_1 + p_2)\right] = N\left(b - d\right)\left[1 - \frac{N(p_1 + p_2)}{b - d}\right]$$

ponendo $r = b - d \quad K = \dfrac{b - d}{p_1 + p_2}$

si ritrova il modello di crescita logistica $\dfrac{dN}{dt} = rN\left[1 - \dfrac{N}{K}\right]$

Altro esempio di modello “B&D”

- Modello di sviluppo della popolazione di balene adottato dalla *International Whaling Commission* per fissare le quote di cattura

$$\frac{dx}{dt} = x(t)\left[p + q\left(1 - \frac{x(t-\delta)}{K} \right)^z \right] - K_d\, x(t)$$

- p = rateo di gravidanza
- q = probabilità di sopravvivere fino allo stato adulto
- p+q = rateo di gravidanza “intrinseco”
- z = sensitività della popolazione all’effetto di densità (depensazione)
- δ = tempo di maturazione riproduttiva (ritardo nella fecondità)
  - δ = 6 anni per la balena azzurra
  - δ = 25 anni per il cadopoglio

Modelli di crescita tempo-discreti

- I dati sono spesso disponibili ad intervalli di tempo Δt (es. 1 volta all'anno)
- Facilità di modellazione e simulazione numerica (non è necessario disporre di algoritmi di integrazione numerica)
- E' possibile includere facilmente variabilità casuali
  - Ambientali: effetto dell'ambiente sulla crescita
  - Demografiche: variabilità delle caratteristiche riproduttive

Modelli per popolazioni annuali

- La popolazione al tempo $t+\Delta t$ è data dalla schiusa delle uova deposte dalla popolazione al tempo t, i cui individui si sono tutti estinti

$$N(t+\Delta t) = N(t)\cdot f(t)$$

- f(t) è la funzione di fertilità: quante uova o larve ha deposto ciascun individuo della popolazione N(t) prima di morire

Modelli per popolazioni poliennali

- La popolazione al tempo t+1 è data dalla somma dei nuovo nati, figli della popolazione al tempo t, più i sopravvissuti di questa popolazione

$$N(t+\Delta t) = N(t)\cdot f(t) + N(t)\cdot s(t) = N(t)\cdot\big(f(t)+s(t)\big)$$

- s(t) è la funzione di sopravvivenza della popolazione N(t) fino al tempo $t+\Delta t$

Fattori di crescita

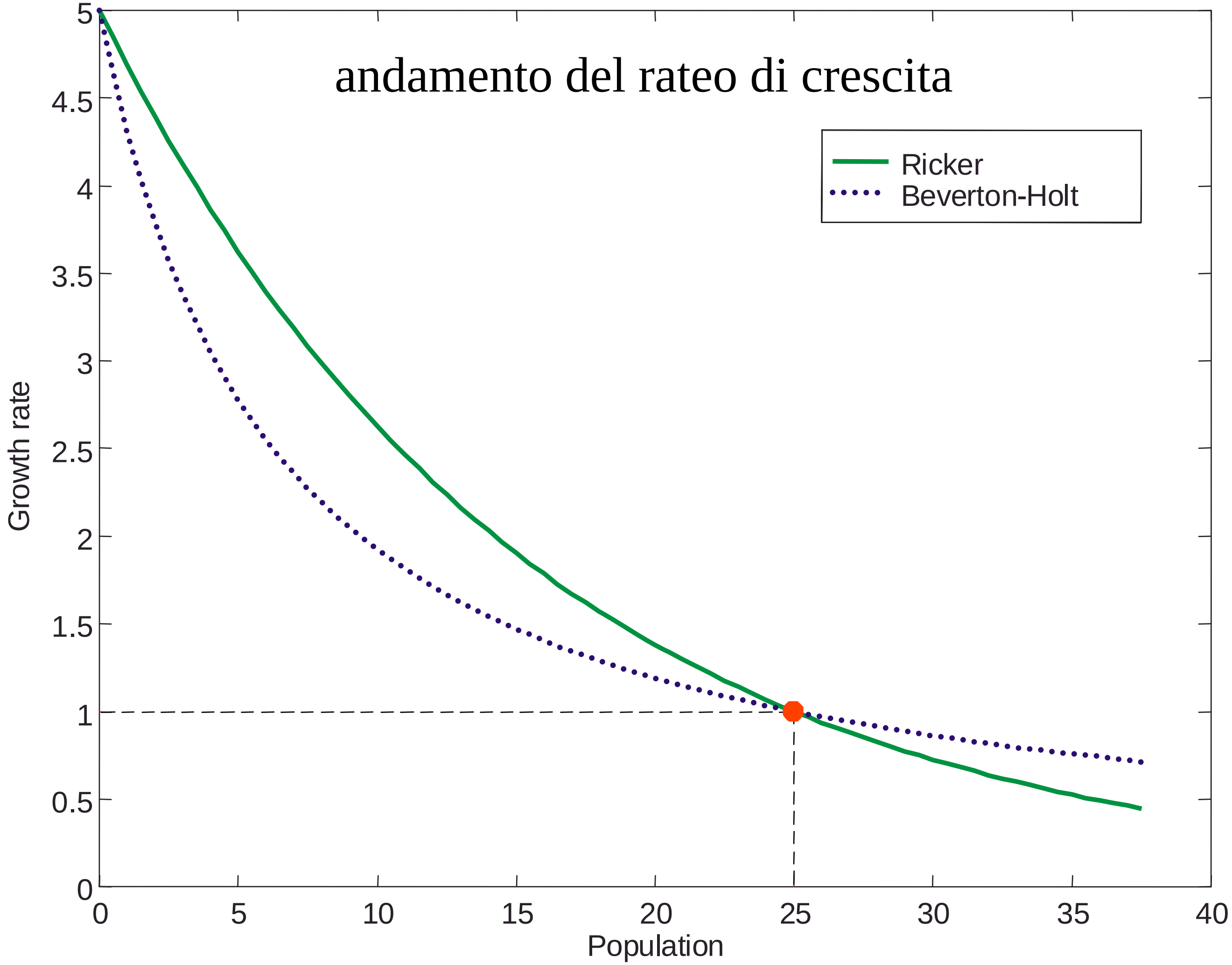
Ambedue i fattori R tendono ad 1 quando la popolazione tende alla capacità portante K

Rickert (Scramble)
Utilizzato per modellare popolazioni allo stato selvatico

$$R = R_{max}^{\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)}$$

Beverton-Holt (Contest)
Utilizzato per la gestione della pesca

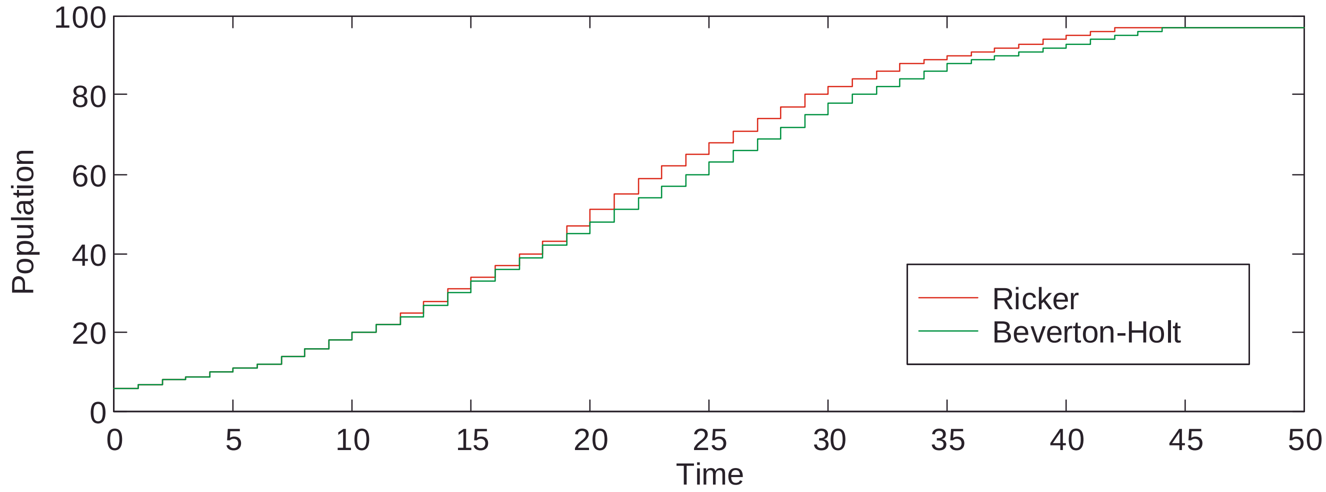
$$R = \frac{R_{max} \cdot K}{R_{max} \cdot N(t) - N(t) + K}$$



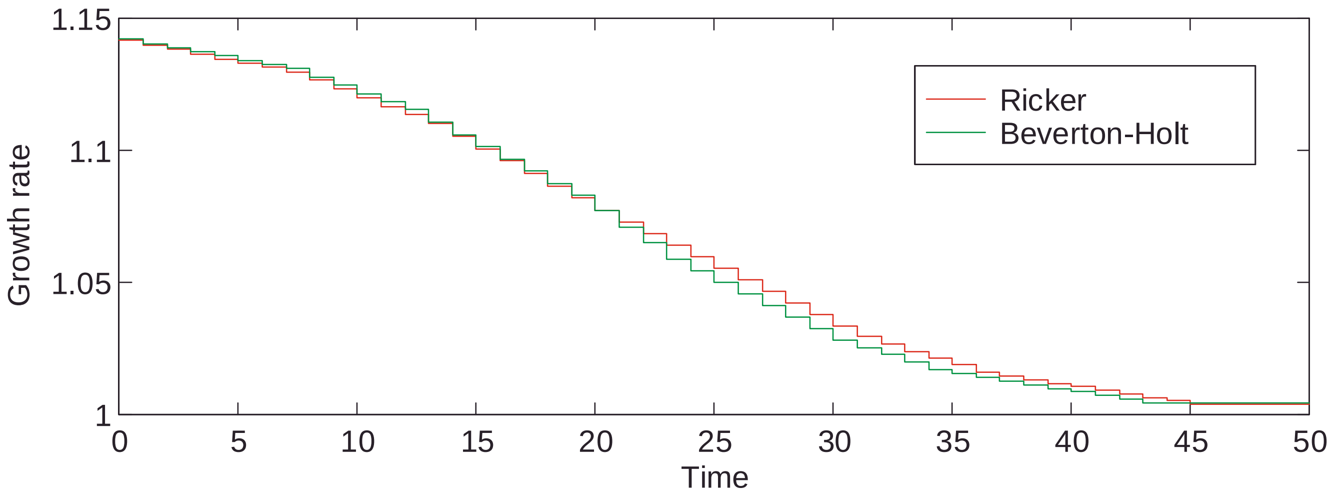
Capacità portante K

Crescita di popolazioni

Si fa l'ipotesi che la popolazione possa assumere solamente numeri interi, pari agli individui viventi ad ogni istante di campionamento.



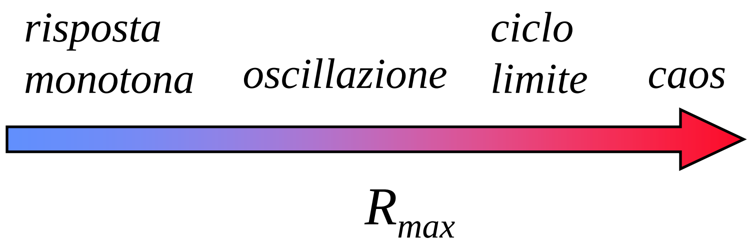
Il rateo di crescita è inizialmente maggiore di 1, per tendere a questo valore quando la popolazione raggiunge la capacità portante.



Comportamento al variare di R

- Il coefficiente di crescita può modificare qualitativamente l’andamento della crescita
- Al variare del coefficiente di crescita Rmax si possono avere risposte diverse:
  - l’equilibrio è raggiunto in modo monotono
  - l’equilibrio è raggiunto in modo oscillatorio
  - non si raggiunge l’equilibrio, ma si ha un ciclo limite intorno ad esso
  - non si raggiunge l’equilibrio e si sviluppa un processo caotico
- Consideriamo i due modelli:
- ***Ricker (Scramble):***

$$N(t+1) = N(t) \times R_{max}^{\left(1-\frac{N(t)}{K}\right)}$$

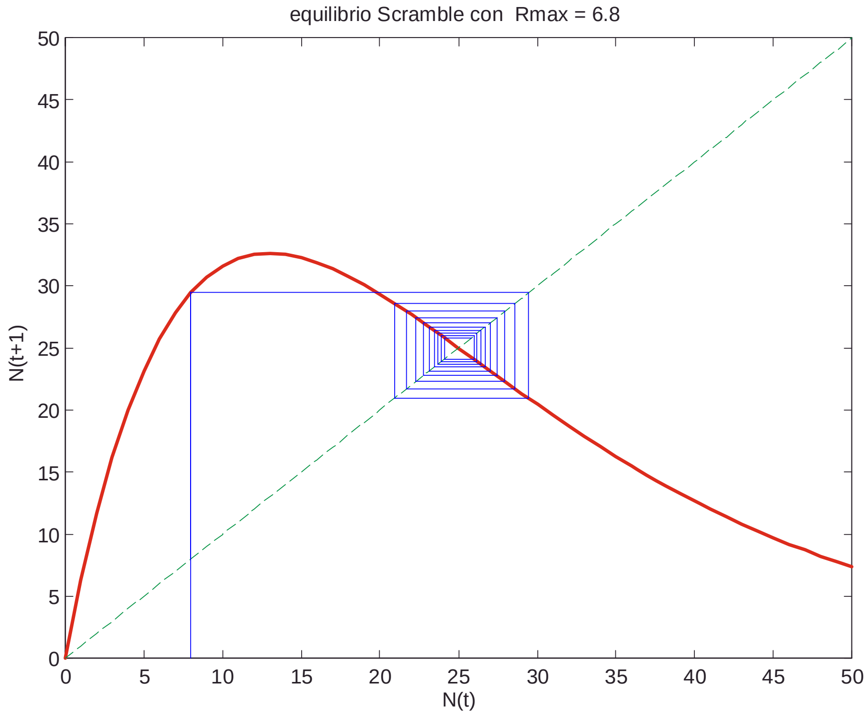


- ***Beverton-Holt (Contest):***

$$N(t+1) = \frac{R_{max} \cdot K}{R_{max} \cdot N(t) - N(t) + K} \times N(t)$$

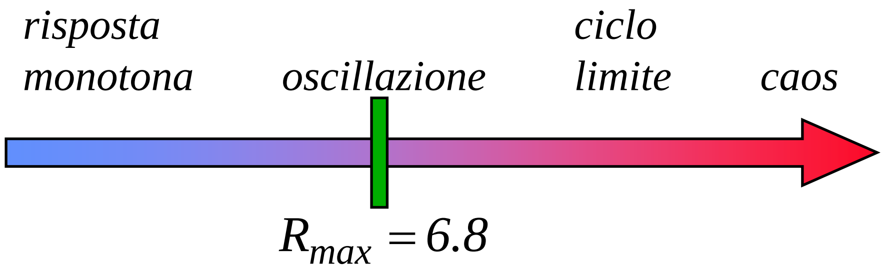
non si ha la stessa varietà di comportamenti

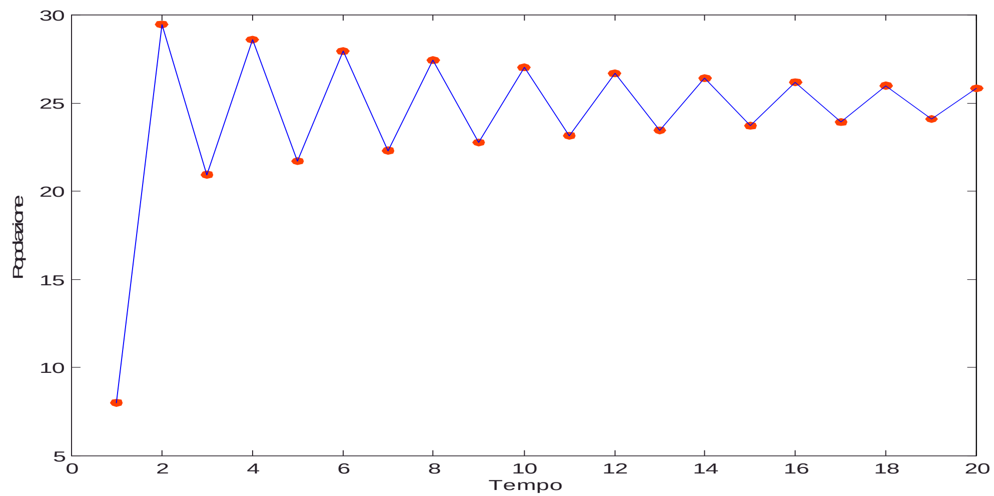
Modello di Ricker (Scramble)



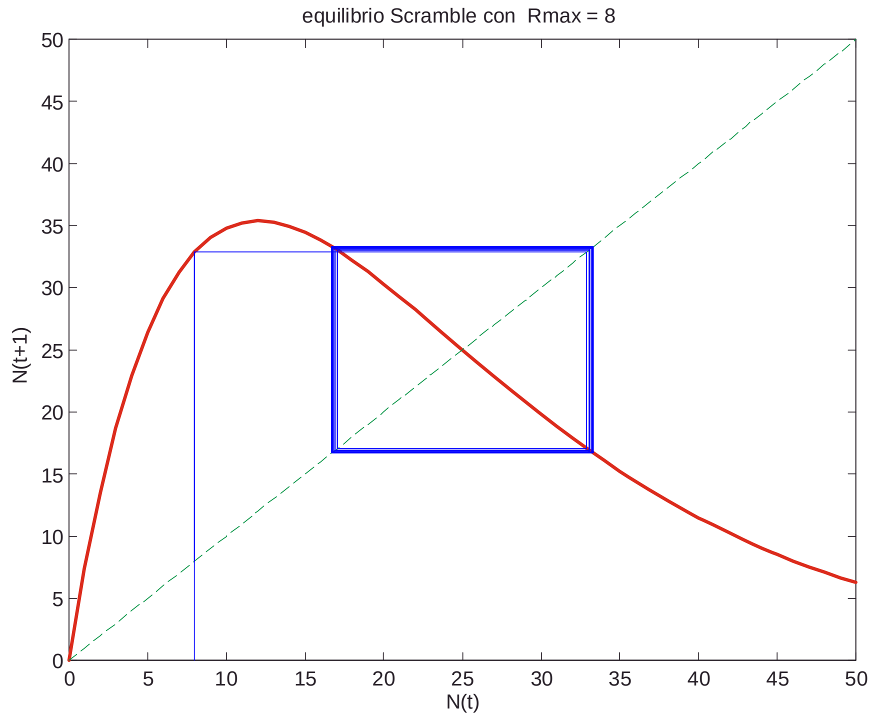
$$N(t+1) = N(t) \times R_{max}^{\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)}$$

Comportamento oscillatorio smorzato: la popolazione oscilla fino a tendere al valore di equilibrio

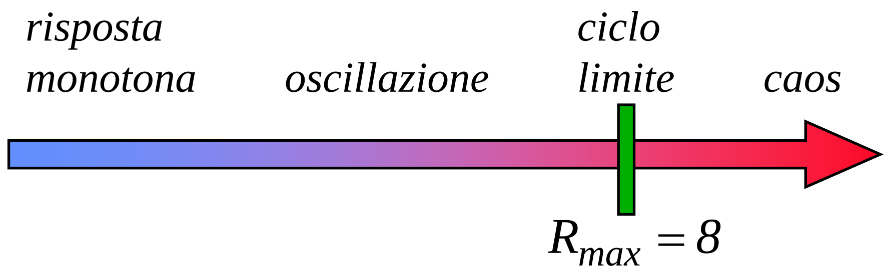




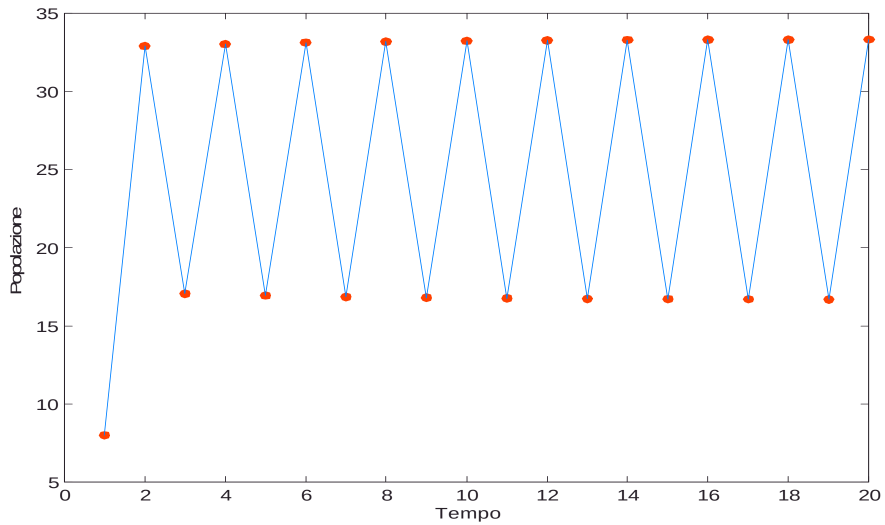
Modello di Ricker (Scramble)



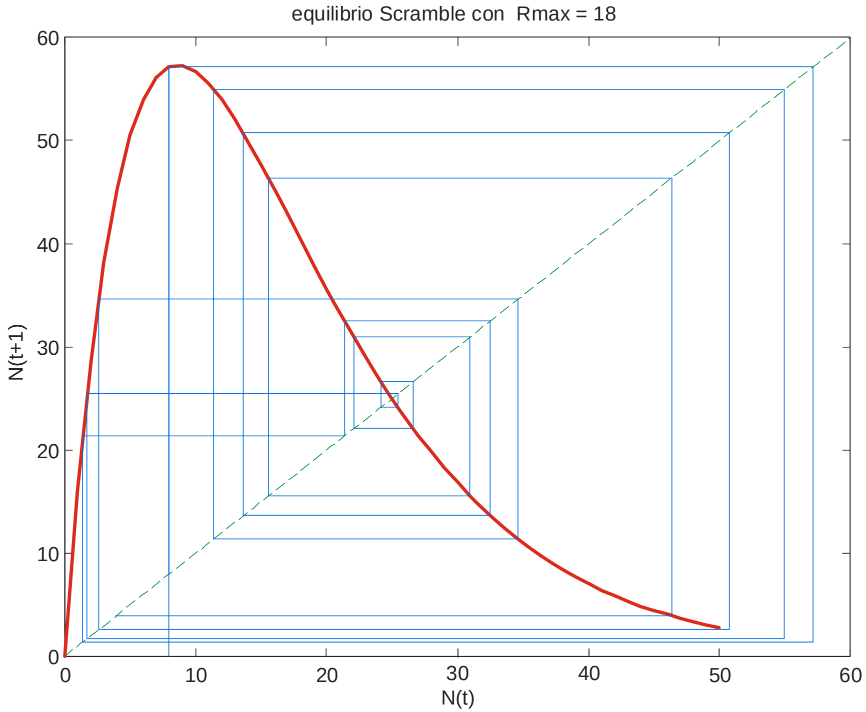
Ciclo limite: la popolazione oscilla fra due valori sempre uguali



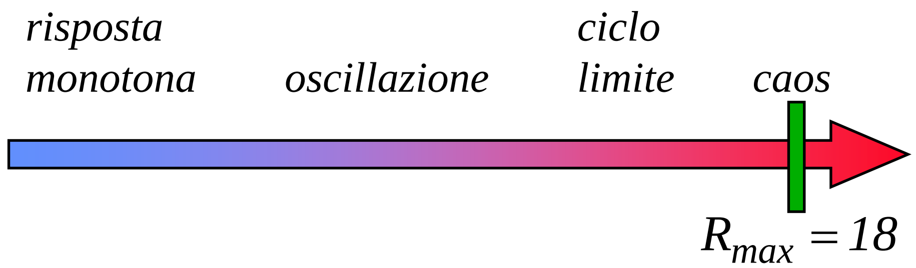
$$N(t+1) = N(t) \times R_{max}^{\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)}$$



Modello di Ricker (Scramble)



Caos: all'aumentare di R la popolazione oscilla fra valori sempre diversi, senza raggiungere mai un punto di equilibrio.



$$N(t+1) = N(t) \times R_{max}^{\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)}$$

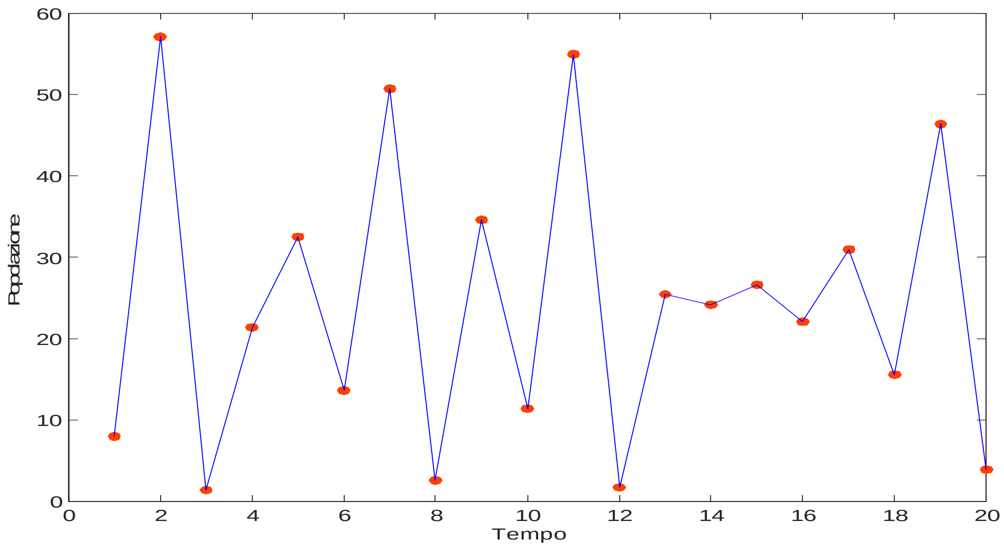
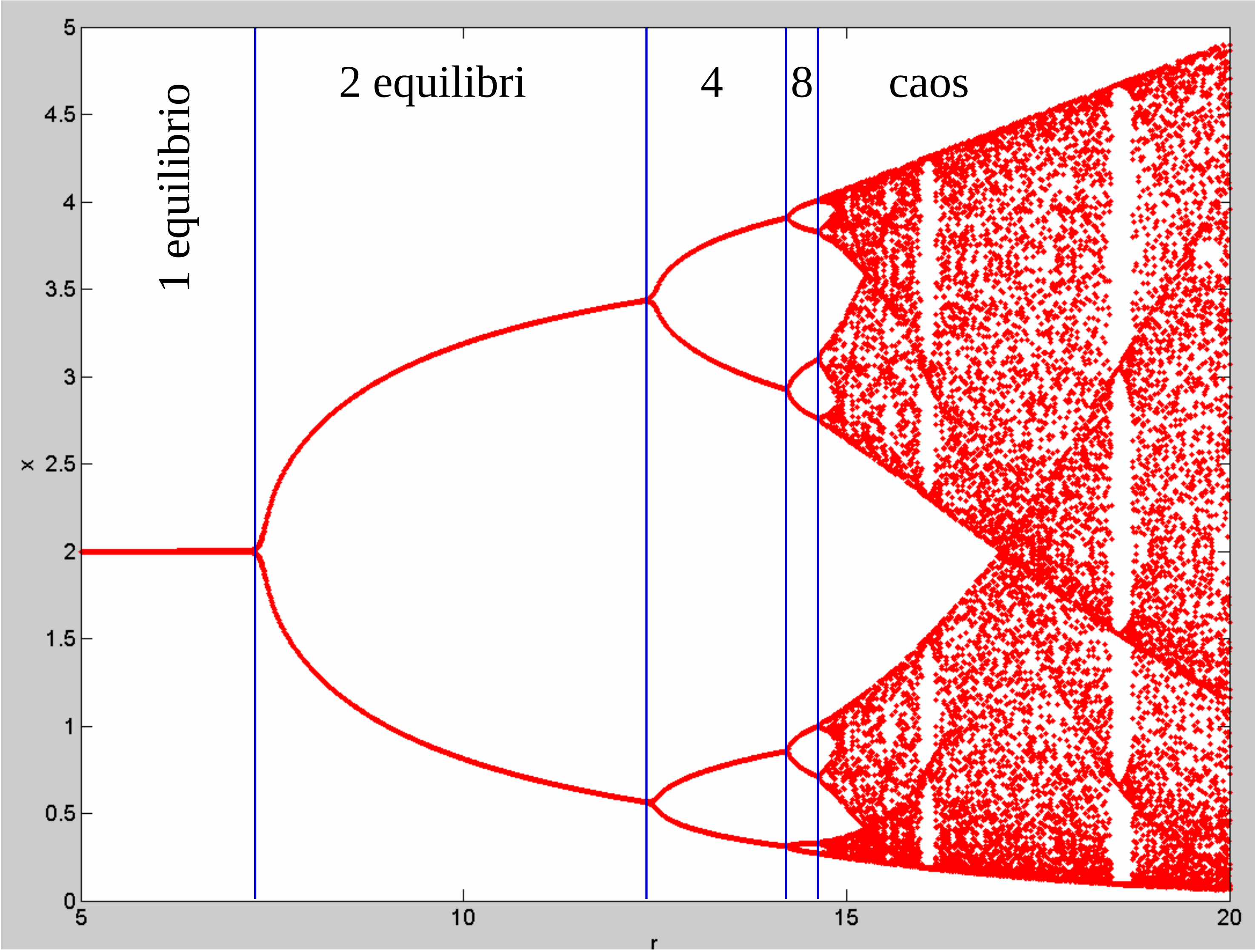
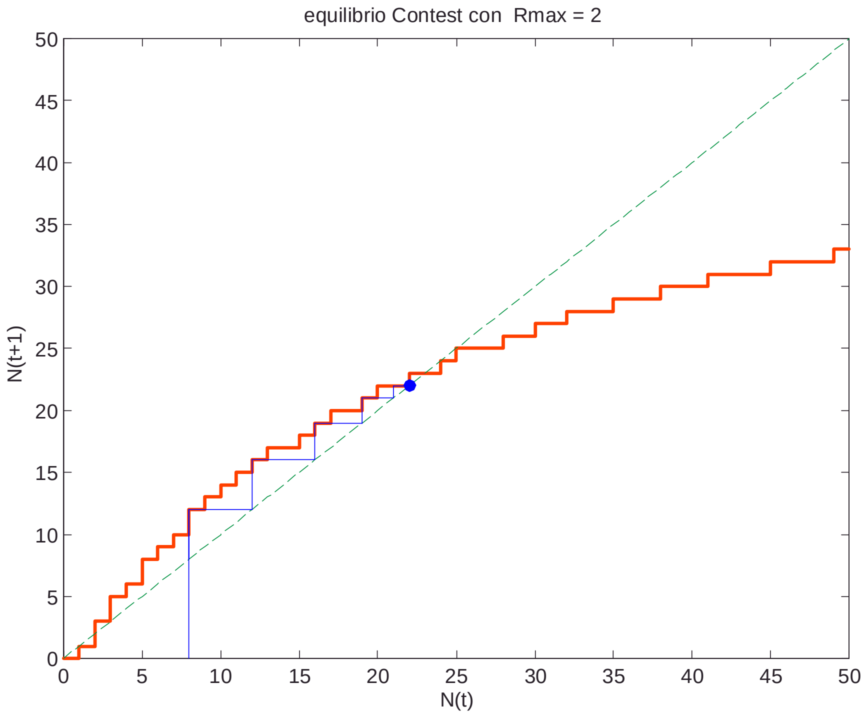


Diagramma delle biforcazioni del modello di Rickert

All'aumentare del fattore di crescita si passa da un solo equilibrio a due (oscillazioni). Aumentando ancora, gli equilibri raddoppiano fino a divenire una moltitudine disordinata (caos)



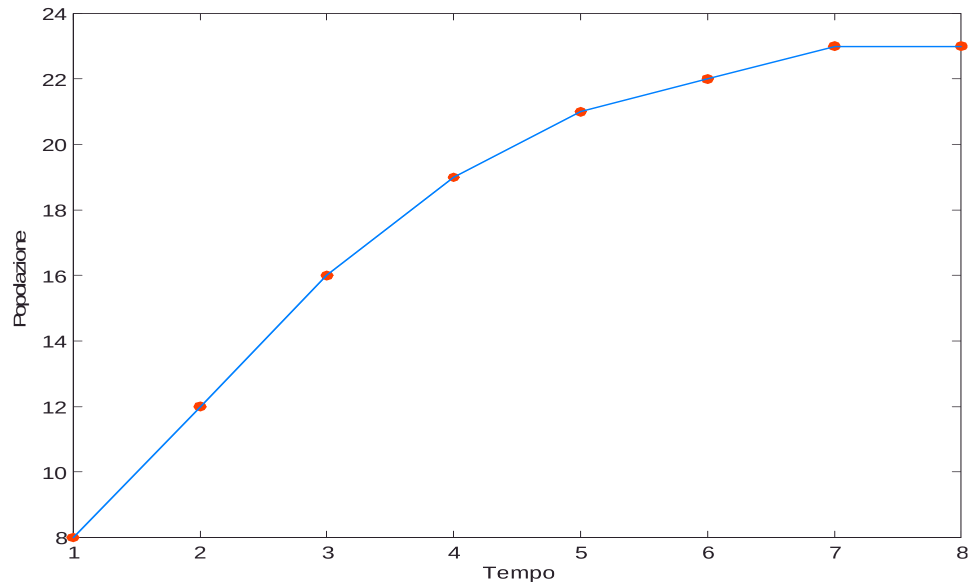
Modello di Beverton-Holt (Contest)



Risposta monotona: questo modello, per la forma della sua risposta funzionale, non può dare luogo ad oscillazioni, cicli limite o caos.

La popolazione raggiunge l'equilibrio con andamento monotono.

$$N(t+1) = \frac{R_{max} \cdot K}{R_{max} \cdot N(t) - N(t) + K} \times N(t)$$



Equazione logistica tempo-discreta

- Dall'equazione tempo-continua, approssimando la derivata con il rapporto incrementale

$$\frac{dx}{dt} \cong \frac{x(t+\Delta t)-x(t)}{\Delta t} = r \cdot x(t) \cdot \left[1-\frac{x(t)}{K}\right]$$

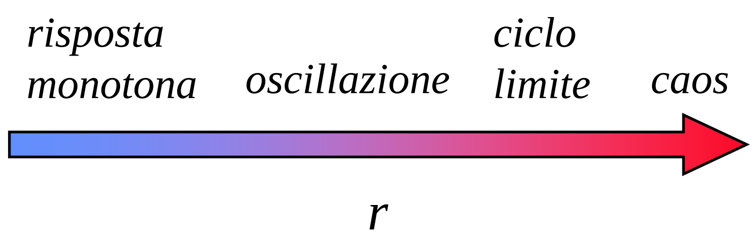
Si ricava

$$\begin{aligned} x(t+\Delta t) &= x(t)+\Delta t \cdot r \cdot x(t) \cdot \left[1-\frac{x(t)}{K}\right] \\ &= x(t) \cdot \left[1+\Delta t \cdot r-\frac{\Delta t \cdot r \cdot x(t)}{K}\right] \\ &= \alpha \cdot x(t) \cdot \left[1-\frac{\beta \cdot x(t)}{\alpha}\right] \end{aligned}$$

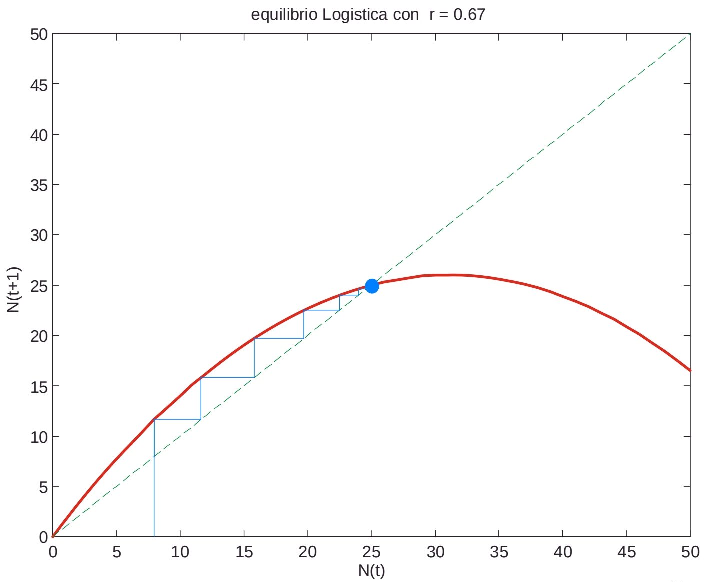
$$\begin{cases} \alpha = 1+\Delta t \cdot r \\ \beta = \dfrac{\Delta t \cdot r}{K} \end{cases}$$

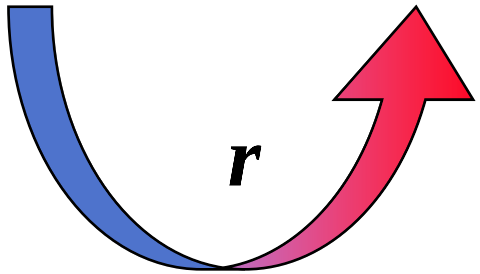
- Si ottiene l'equazione logistica tempo-discreta (posto Δt = 1)

$$N(t+1) = (1+r)\left[1-\frac{r \cdot N(t)}{K(1+r)}\right] \times N(t)$$

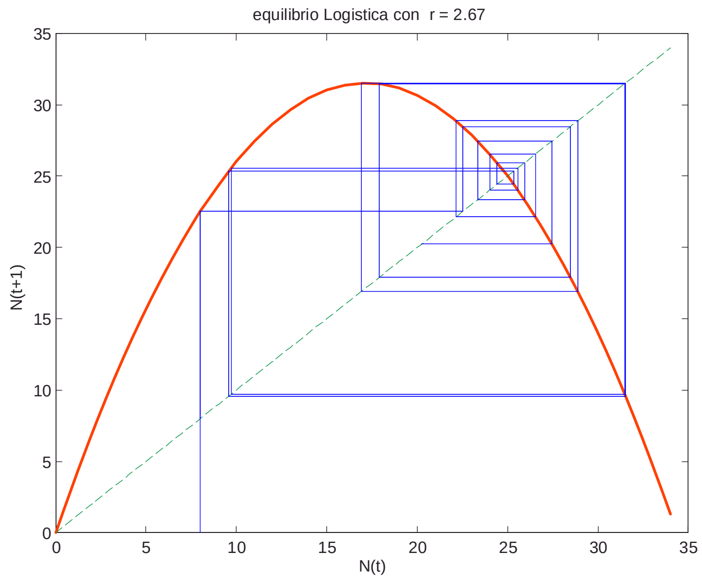


Crescita Logistica

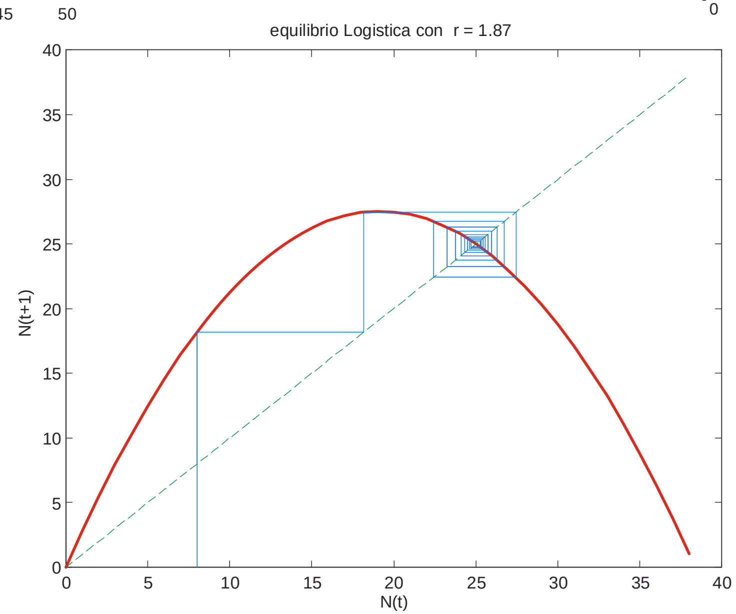




$$N(t+1)=(1+r)\left[1-\frac{r\cdot N(t)}{K(1+r)}\right]\times N(t)$$



Al variare di *r* si può avere un comportamento ***monotono, oscillatorio, caotico***



Equazione tempo-discreta normalizzata

- ☞ Introducendo la variabile $$z_n = \frac{\beta}{\alpha} x_n$$
- ☞ Si ha l'equazione logistica normalizzata

$$z_{n+1} = \alpha \cdot z_n \cdot (1 - z_n)$$

- ☞ Il punto di equilibrio si determina imponendo che $z_{n+1} = z_n = z$

$$z = \alpha z(1 - z) \quad \Rightarrow \quad z^* = \frac{\alpha - 1}{\alpha}$$

- ☞ La stabilità dipende dal valore assoluto dello Jacobiano nel punto di equilibrio

$$\left.\frac{df}{dz}\right|_{z^*} = \alpha \frac{d}{dz}(z - z^2)\Big|_{z^*} = \alpha\left(1 - 2\frac{\alpha - 1}{\alpha}\right) = 2 - \alpha$$

$$\tilde{z}_{n+1} = (2 - \alpha)\tilde{z}_n$$

$$-1 < 2 - \alpha < 1 \quad \Rightarrow \quad 1 < \alpha < 3 \quad \Rightarrow \begin{cases} 1 < \alpha < 2 & \left.\dfrac{df}{dz}\right|_{z^*} > 0 \quad \textit{risposta monotona} \\ 2 < \alpha < 3 & \left.\dfrac{df}{dz}\right|_{z^*} < 0 \quad \textit{risposta oscillatoria} \end{cases}$$

Comportamento oscillatorio con periodo 2

- Si estende l'analisi al modello a 2 passi $z_{n+2} = f(z_n)$ per cercare soluzioni stazionarie di periodo 2

$$\begin{cases} z_{n+1} = \alpha z_n(1 - z_n) \\ z_{n+2} = \alpha z_{n+1}(1 - z_{n+1}) \end{cases}$$

- Sostituendo

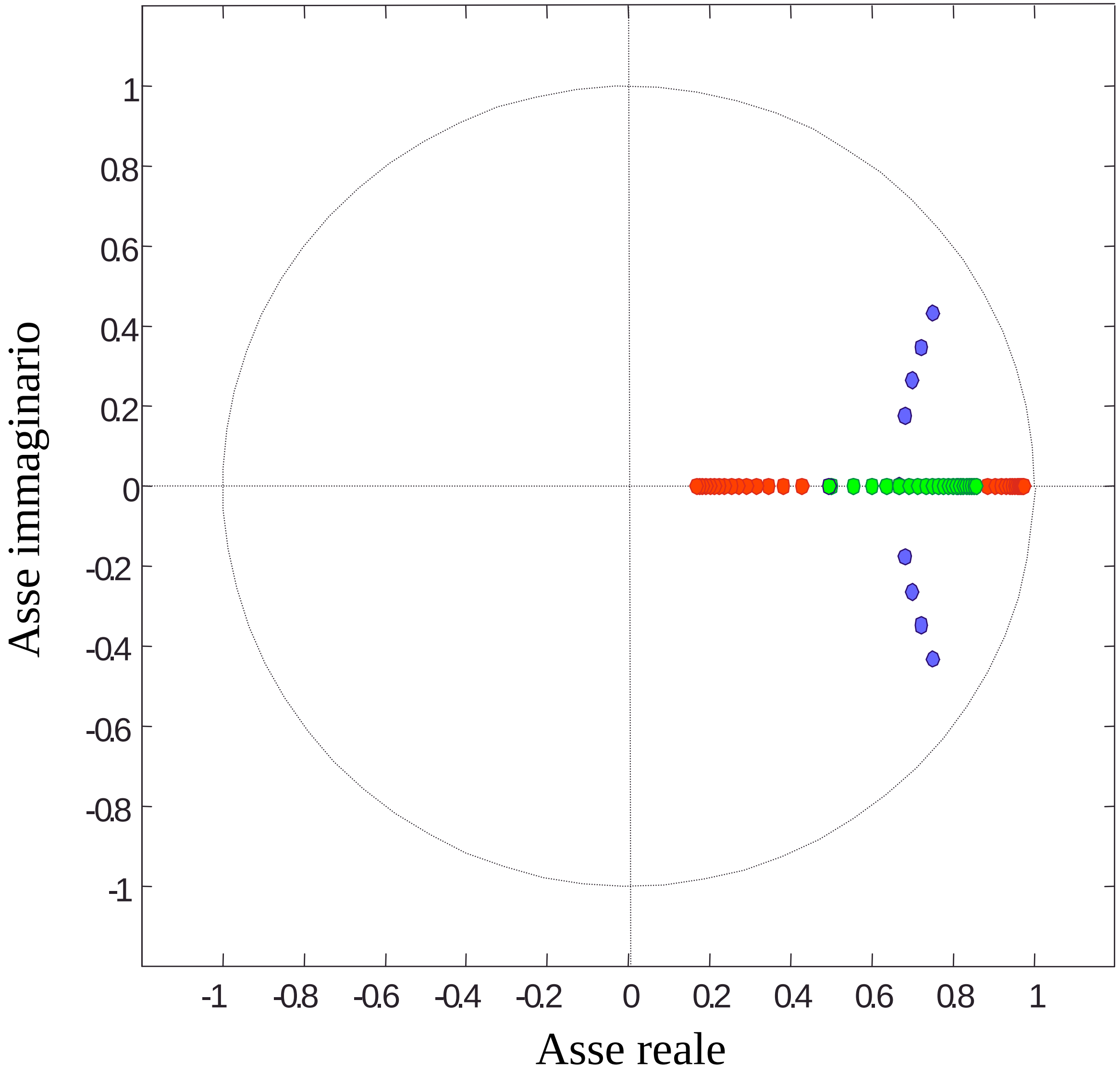
$$z_{n+2} = \alpha z_{n+1}\left(1 - z_{n+1}\right) = \alpha^2\left(1 - \alpha\left(1 - z_n\right)z_n\right)\left(1 - z_n\right)z_n$$

$$z_{n+2} = z_n \quad \Rightarrow \quad 1 = \alpha^2\left(1 - \alpha\left(1 - z\right)z\right)\left(1 - z\right)$$

$$\alpha z^3 - 2\alpha z^2 + (1 + \alpha)z - 1 + \frac{1}{\alpha^2} = 0$$

- L'equazione ha 3 radici:
  - una è la stessa del periodo 1: $z = \dfrac{\alpha - 1}{\alpha}$
  - le altre 2 sono le radici dell'equazione $\alpha z^2 - \left(1 + \alpha\right)z + \left(1 + \dfrac{1}{\alpha}\right) = 0$

Radici dell'equazione di periodo 2



$z < 1+\sqrt{6}$

$z > 1+\sqrt{6}$

$$z = \frac{\alpha - 1}{\alpha}$$

Diagramma delle biforcazioni per *period doubling*

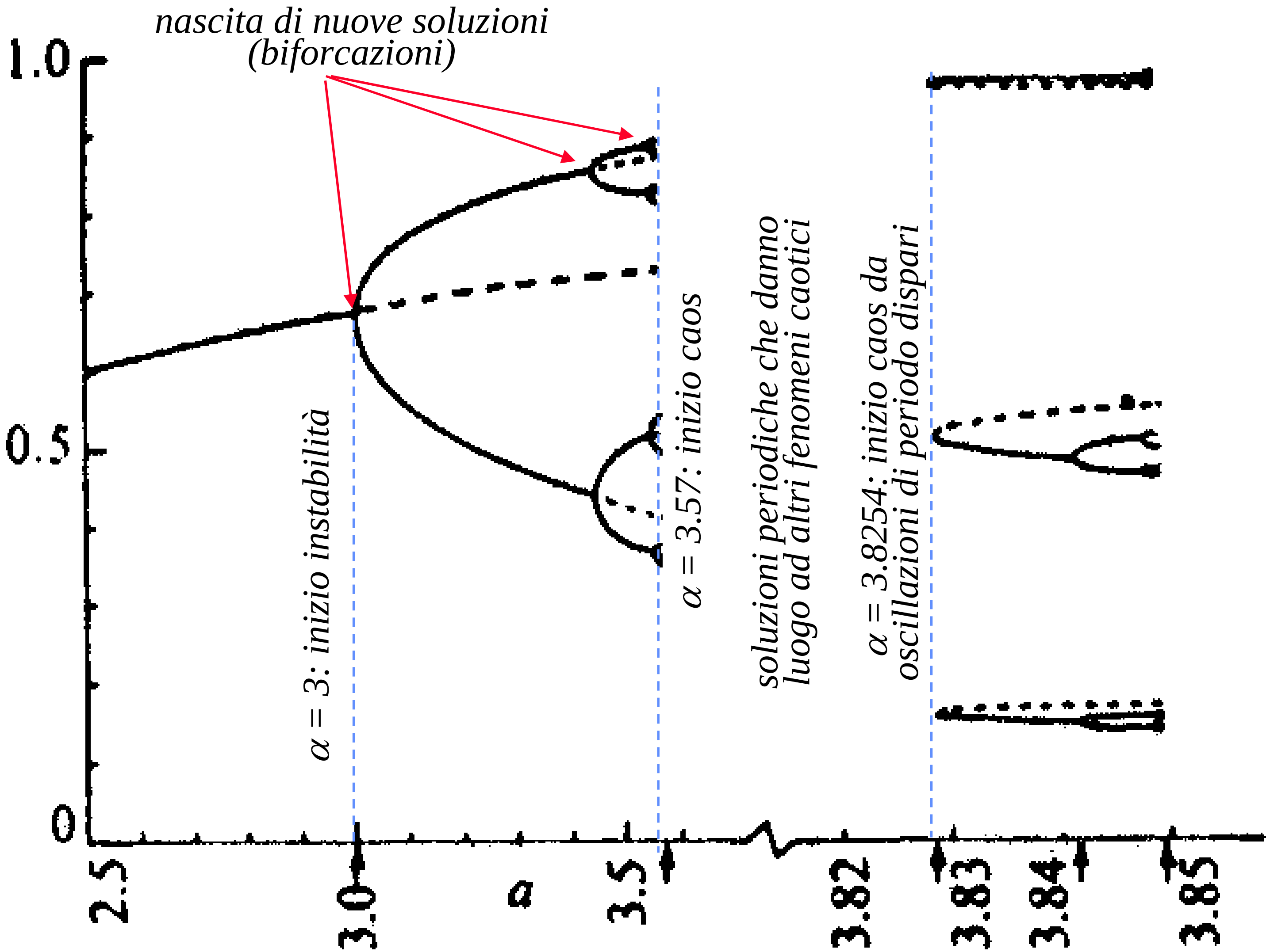
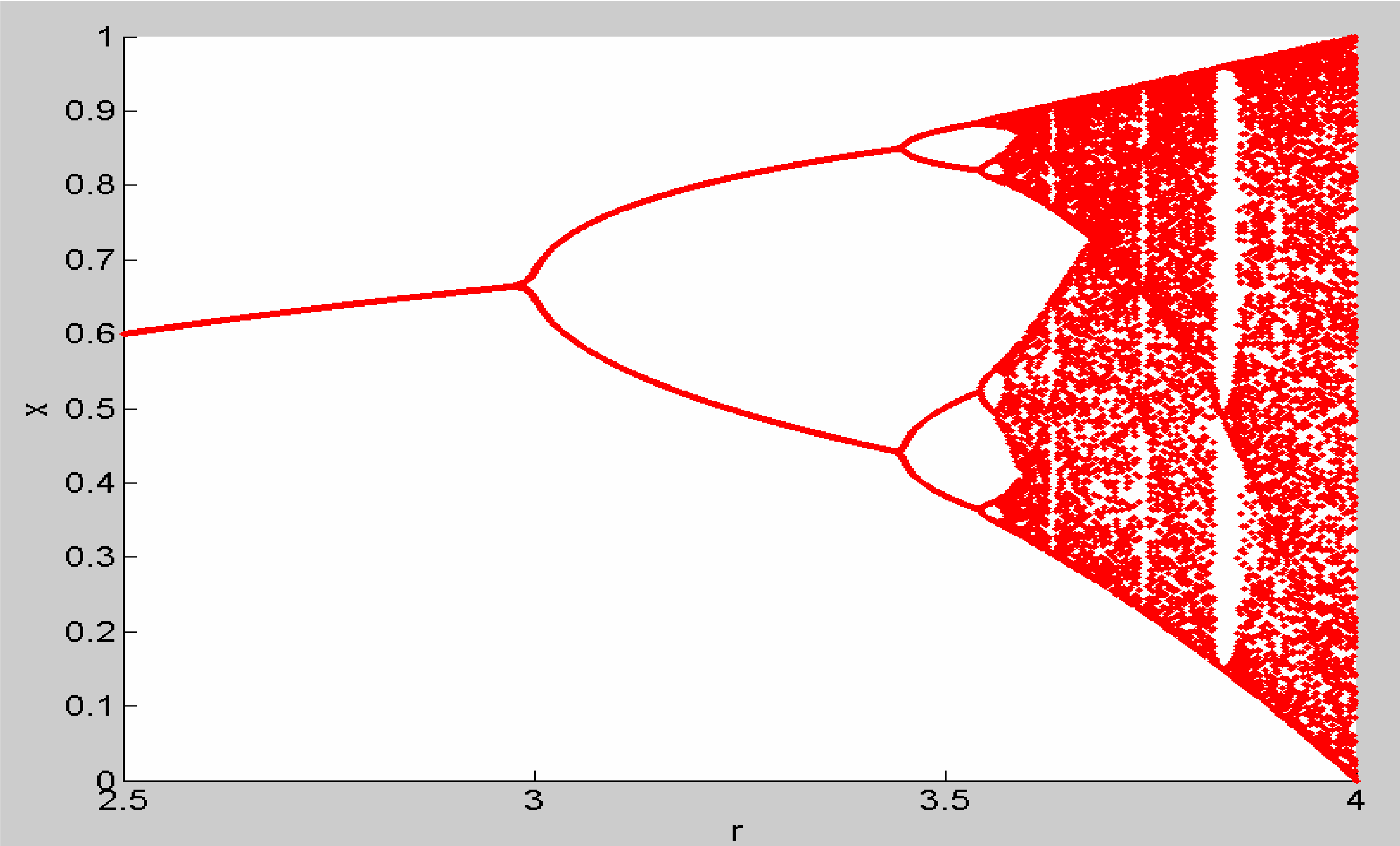
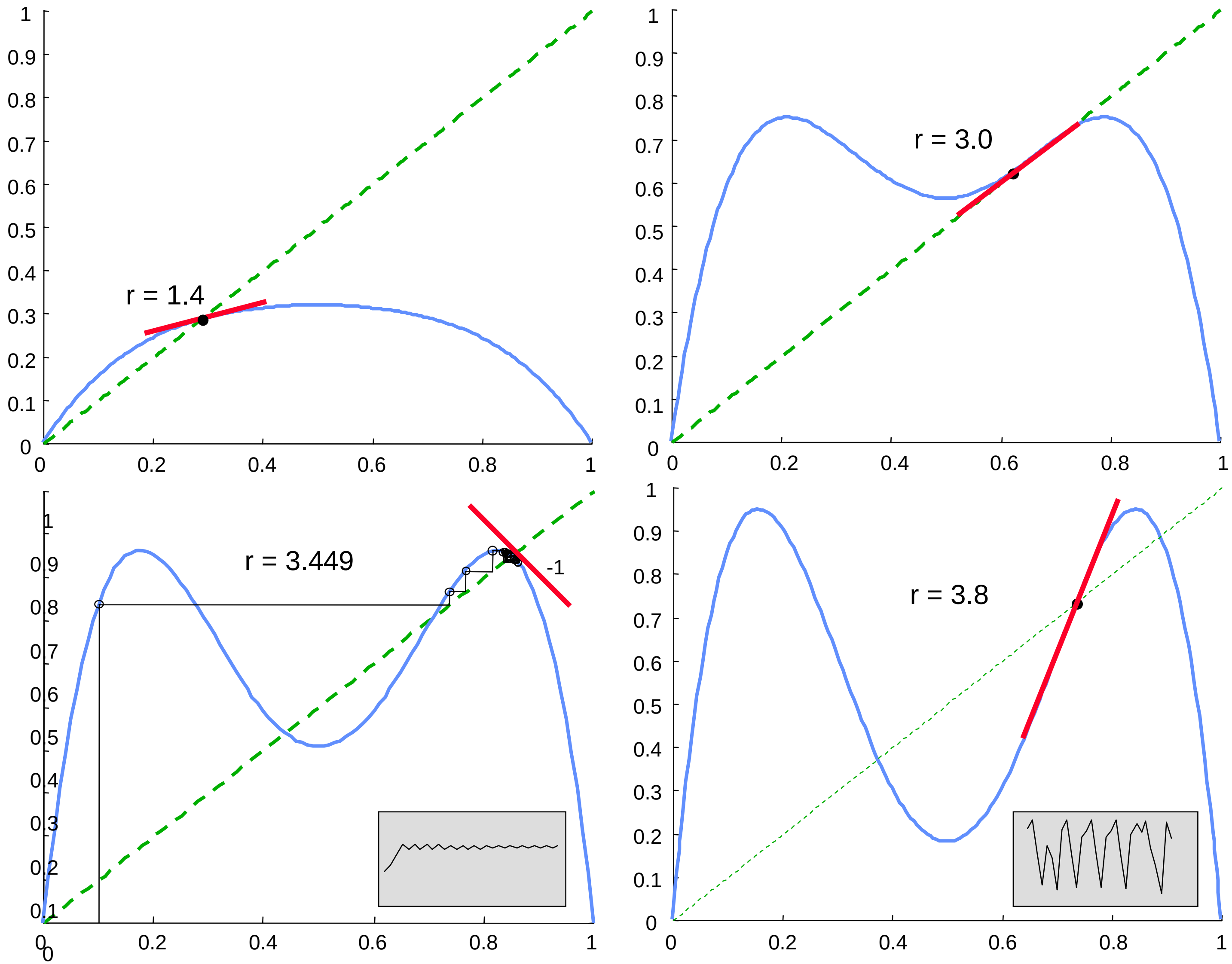


Diagramma delle biforcazioni della logistica t-d



Raddoppio di periodo fino al caos



Variabilità della popolazione

- In natura il livello di ogni popolazione è soggetto a fluttuazioni, apparentemente casuali
- In realtà si tratta dell'effetto congiunto di processi interni ed esterni alla popolazione:
  - ***Variabilità demografica (interna):*** variazioni dei tassi di fertilità e di sopravvivenza
  - ***Variabilità ambientale (esterna):*** variazioni nello sviluppo demografico indotte da fattori esterni (es. disponibilità di cibo, affollamento, condizioni climatiche)
- Esempio di variabilità ambientale: il rateo di crescita di un roditore *(Crocidura russula)* che abita i giardini della Svizzera dipende dalle variabili climatiche nel seguente modo

$$\Delta R = 0.73 \times P - 0.78 \times S + 0.50 \times T_s - 0.83 \times T_w$$

$P =$ *precipitazione media in primavera (m)* $\quad T_s =$ *Temperatura media mensile estiva* (^oC)

$S =$ *Altezza della neve nel passato inverno (m)* $\quad T_w =$ *Temperatura media mensile invernale* (^oC)

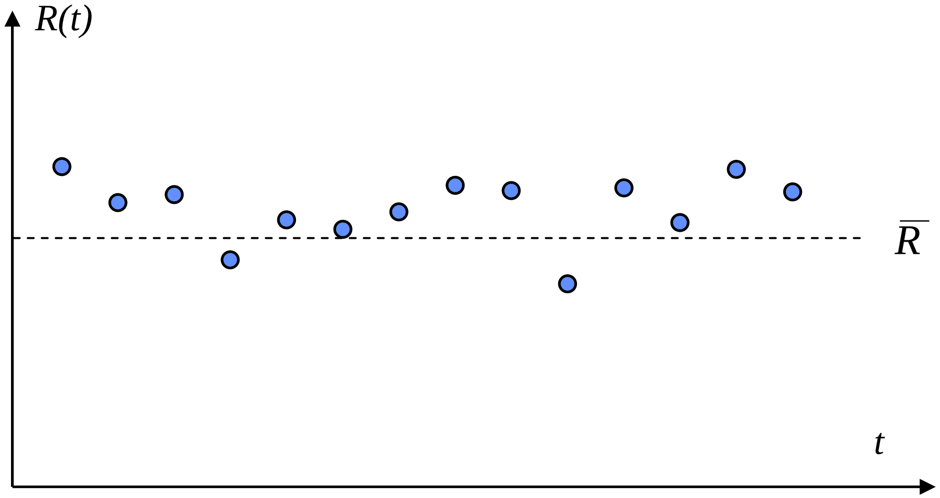
Variabilità del fattore di crescita

☞ *Variabilità demografica su R(t)*

- Le caratteristiche biologiche di una popolazione (fertilità e mortalità) possono variare nel tempo, dando luogo a variazioni nello sviluppo

$$N(t+1) = R(t) \times N(t)$$

- Si può stimare sperimentalmente R(t) come differenza fra le popolazioni a due campionamenti successivi e successivamente valutarne il valor medio $\overline{R}$ e le caratteristiche della componente stocastica $\nu(t)$

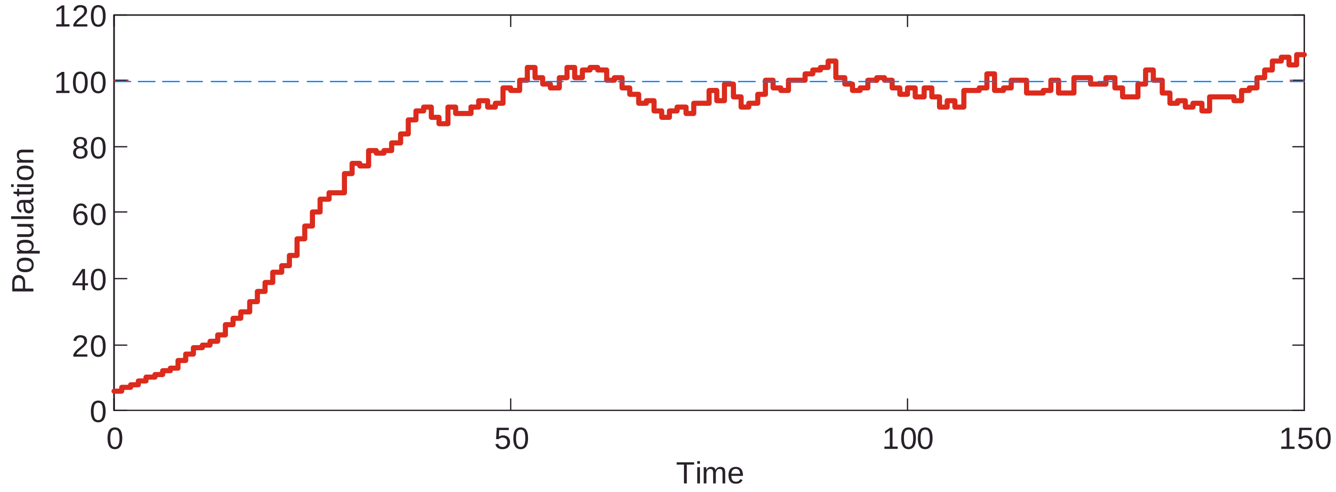


$$R(t) = \frac{N(t+1)}{N(t)}$$

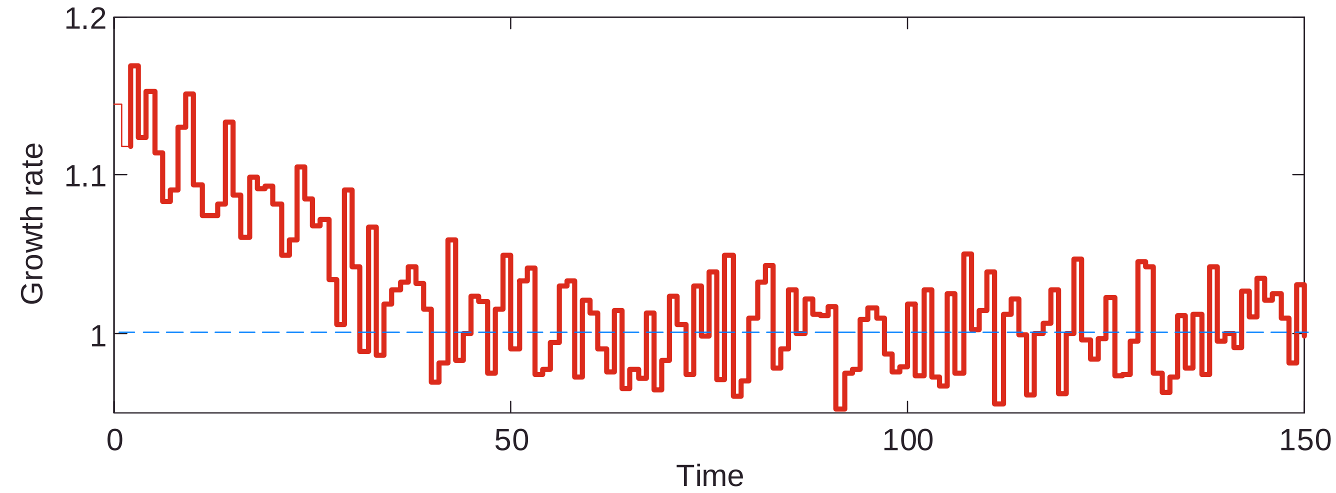
$$R(t) = \overline{R} + \nu(t)$$

Effetto della variabilità demografica

La popolazione fluttua in modo casuale intorno al valore della capacità portante



Il fattore di crescita, raggiunto il valore 1 alla capacità portante, è composto dalla sola componente stocastica

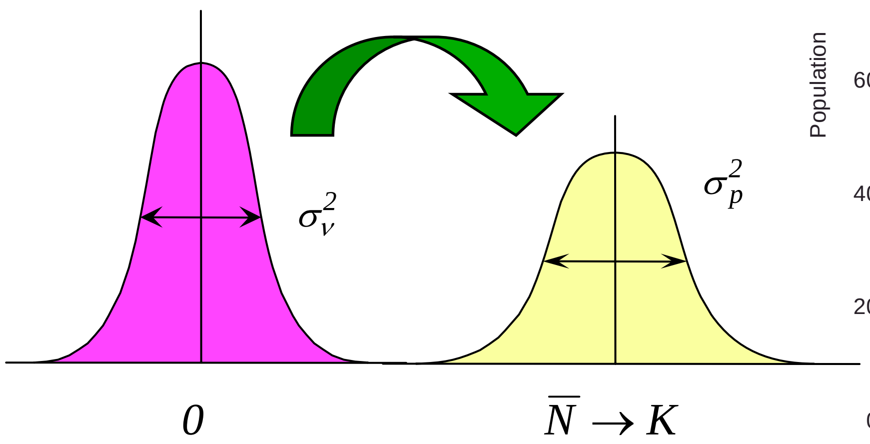


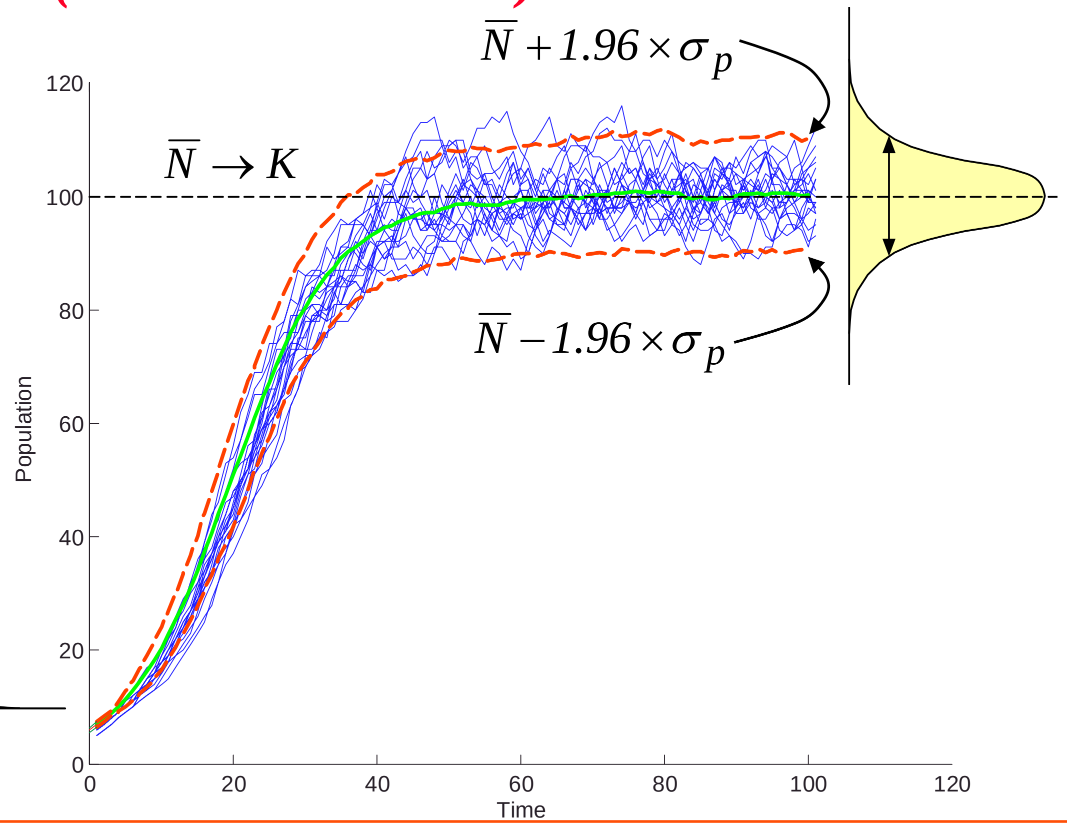
Caratterizzazione delle fluttuazioni demografiche

- Supposto che R(t) non sia costante, ma abbia una componente stocastica $\nu(t)$, si possono valutarne gli effetti attraverso una serie di simulazioni
- Specificate le sue caratteristiche (distribuzione, media, varianza, etc.) del processo $\{\nu(t)\}$ si effettuano varie simulazioni ogni volta con una realizzazione $\nu(t)$ diversa, e si analizzano statisticamente i risultati ***(Metodo MonteCarlo)***

$$\begin{cases} N(t+1) = R(t)N(t) \\ R(t) = \overline{R} + \nu(t) \end{cases}$$

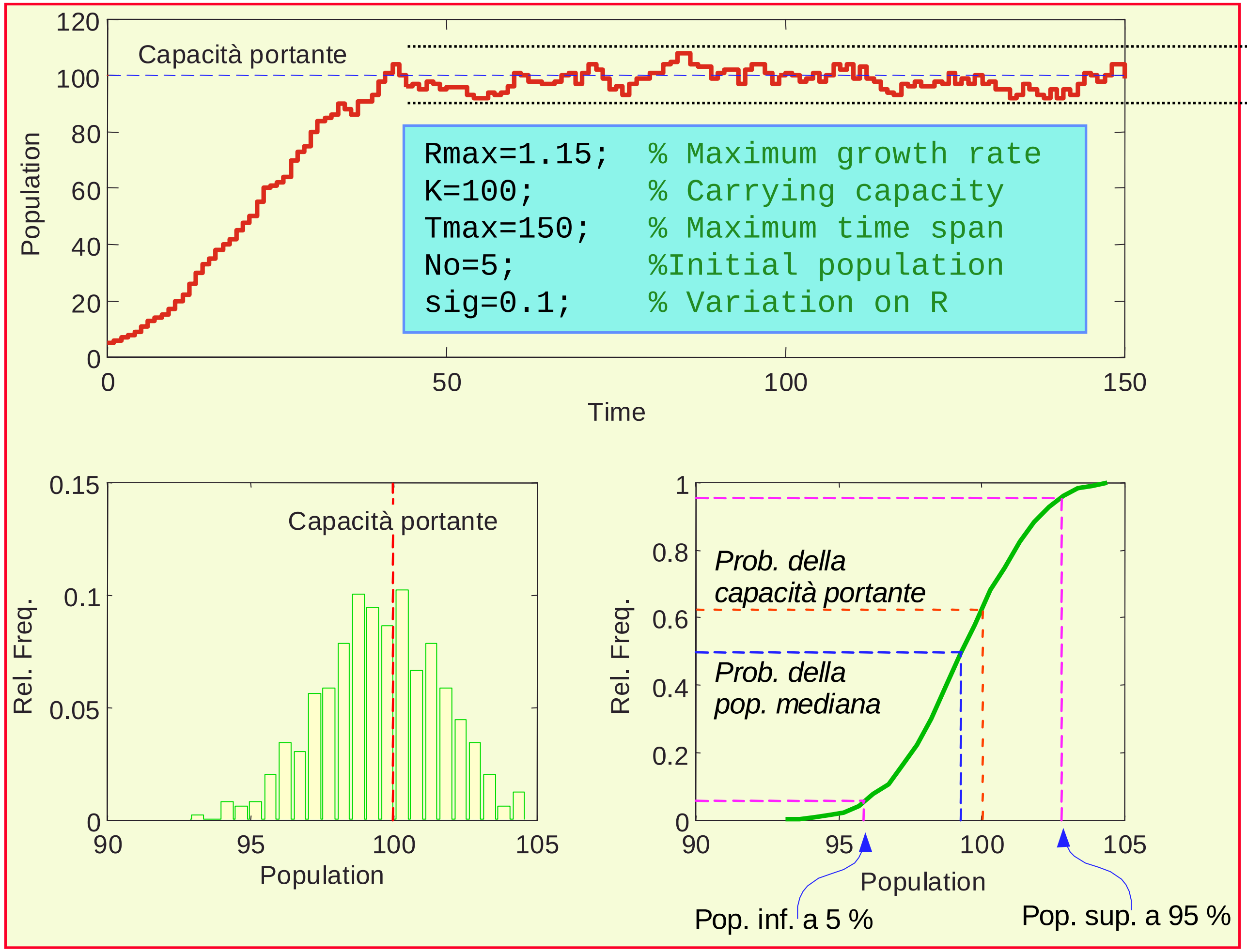
La variabilità di R si riflette nella variabilità di N





Distribuzione di popolazione

Data la variabilità sul fattore demografico (crescita) è possibile valutare la distribuzione delle densità di popolazione ad un dato anno, sulla base delle varie repliche simulate al variare di R(t)

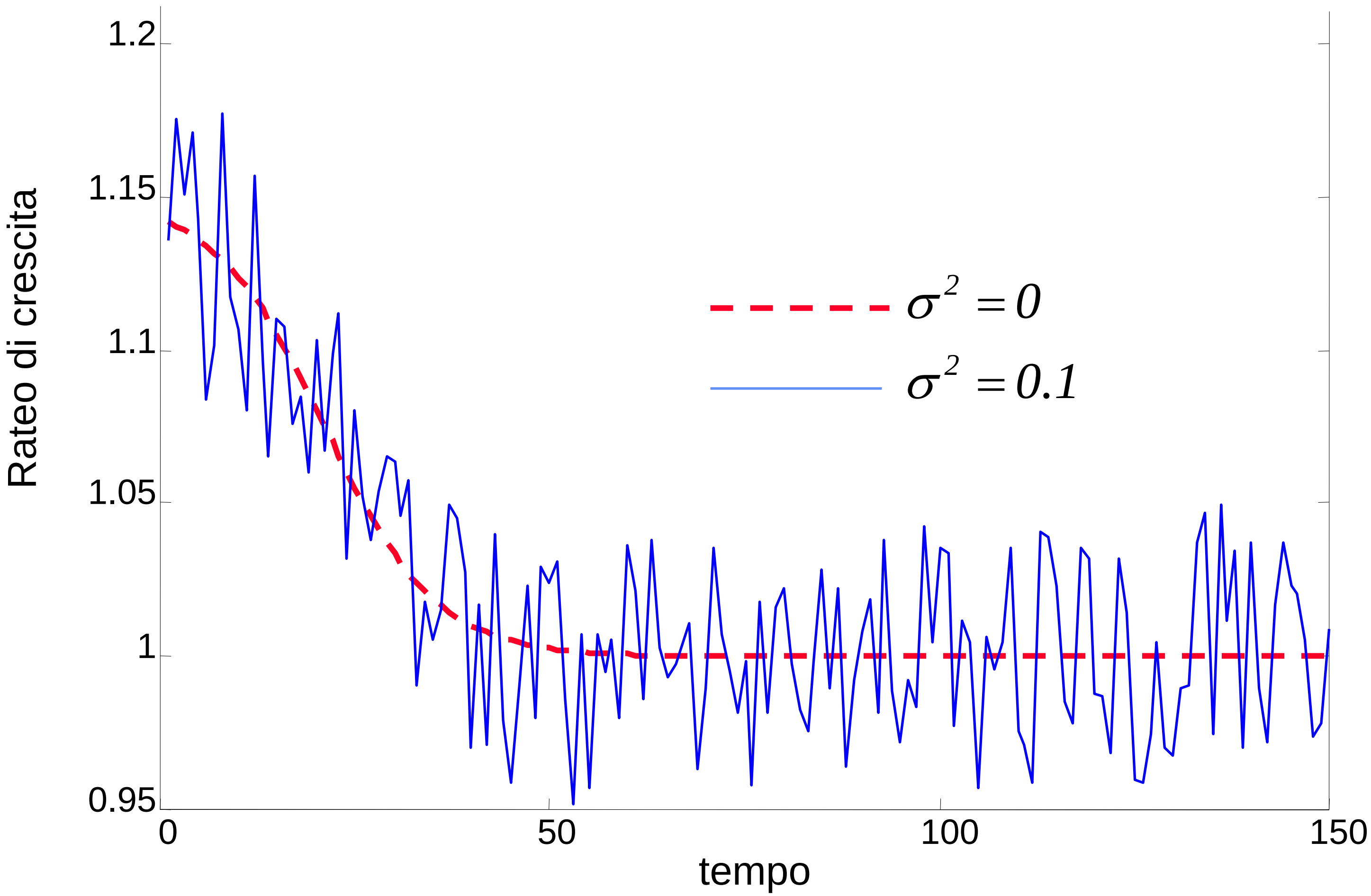


Variazioni della popolazione a regime dovute alla variabilità di R

Distribuzione delle popolazioni "stabili" intorno alla capacità portante K

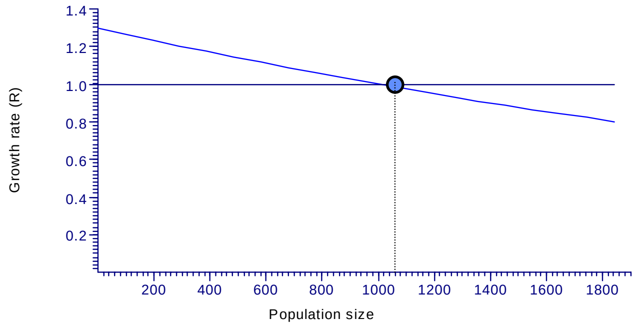
Probabilità cumulativa che la popolazione sia superiore o inferiore ad un dato valore

Andamento del rateo di crescita di Beverton-Holt

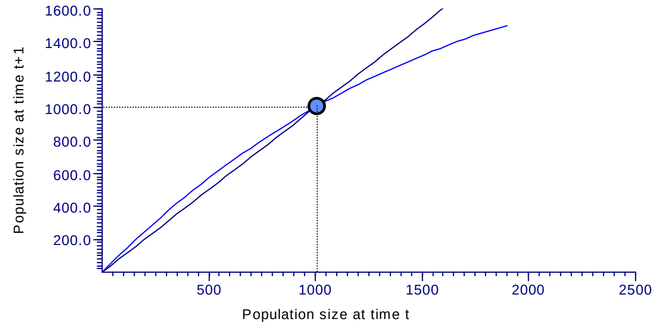


Uso di ECOLAB 2.0: *Scramble* R (Ricker)

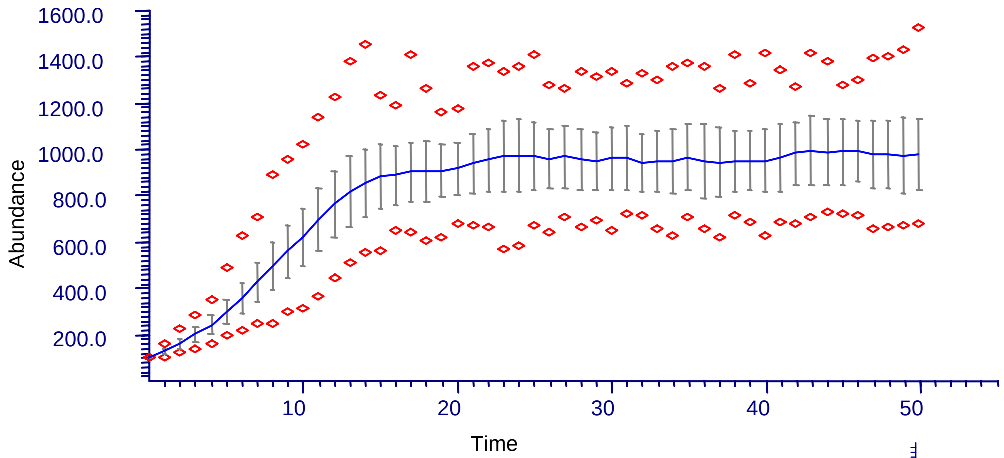
Density dependence in R



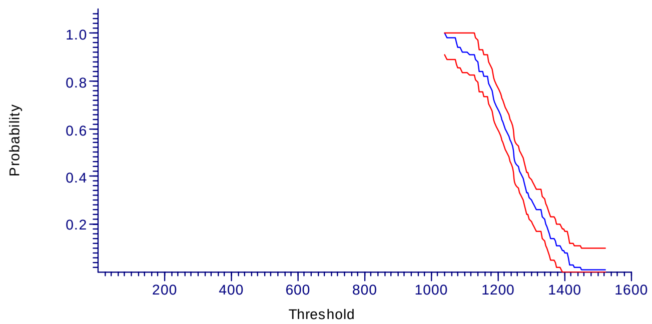
Replacement curve



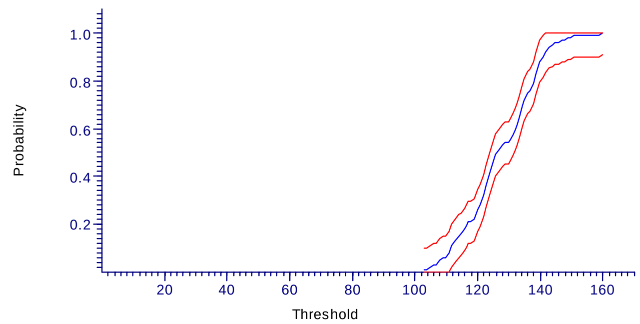
Trajectory summary



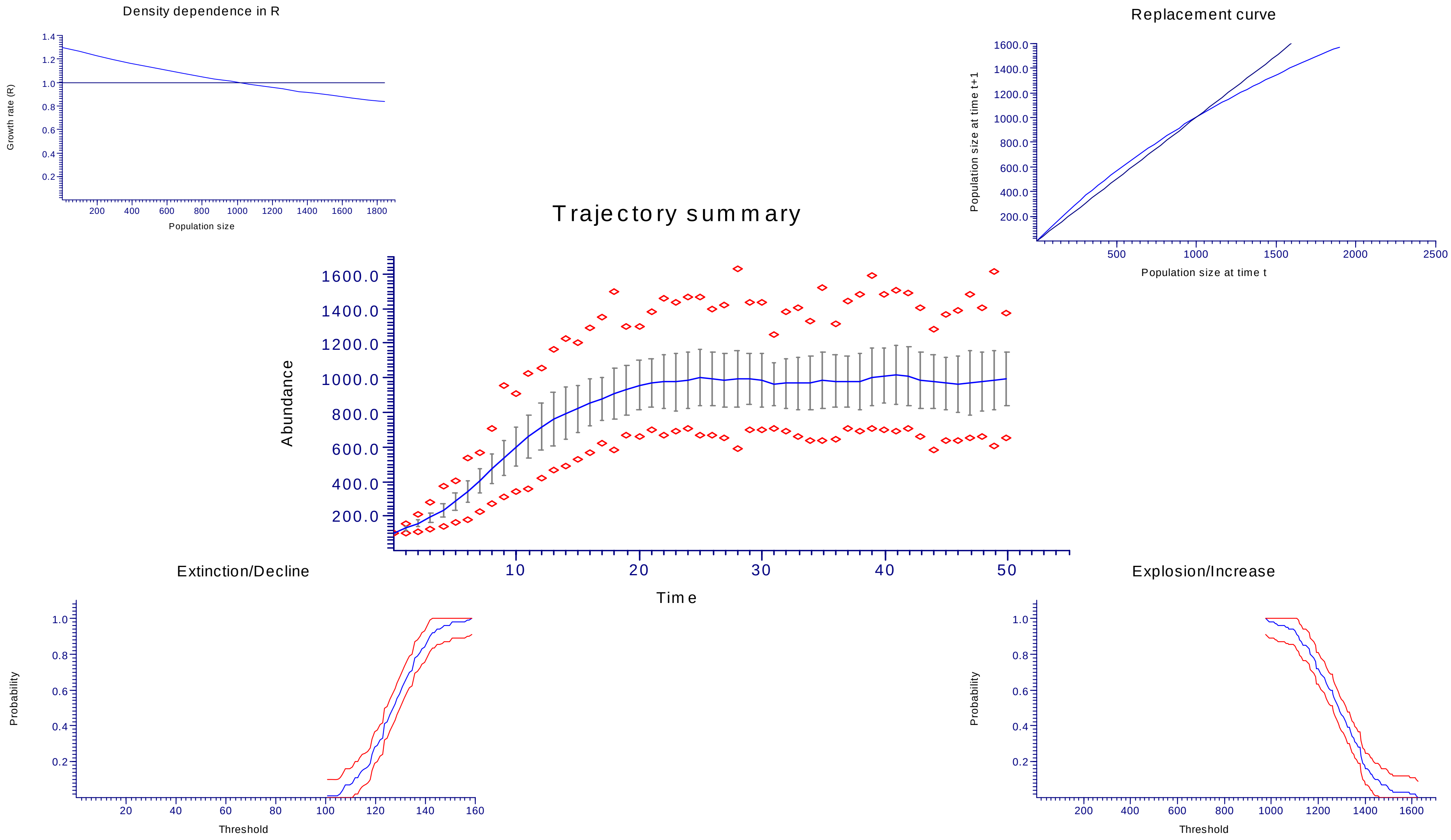
Explosion/Increase



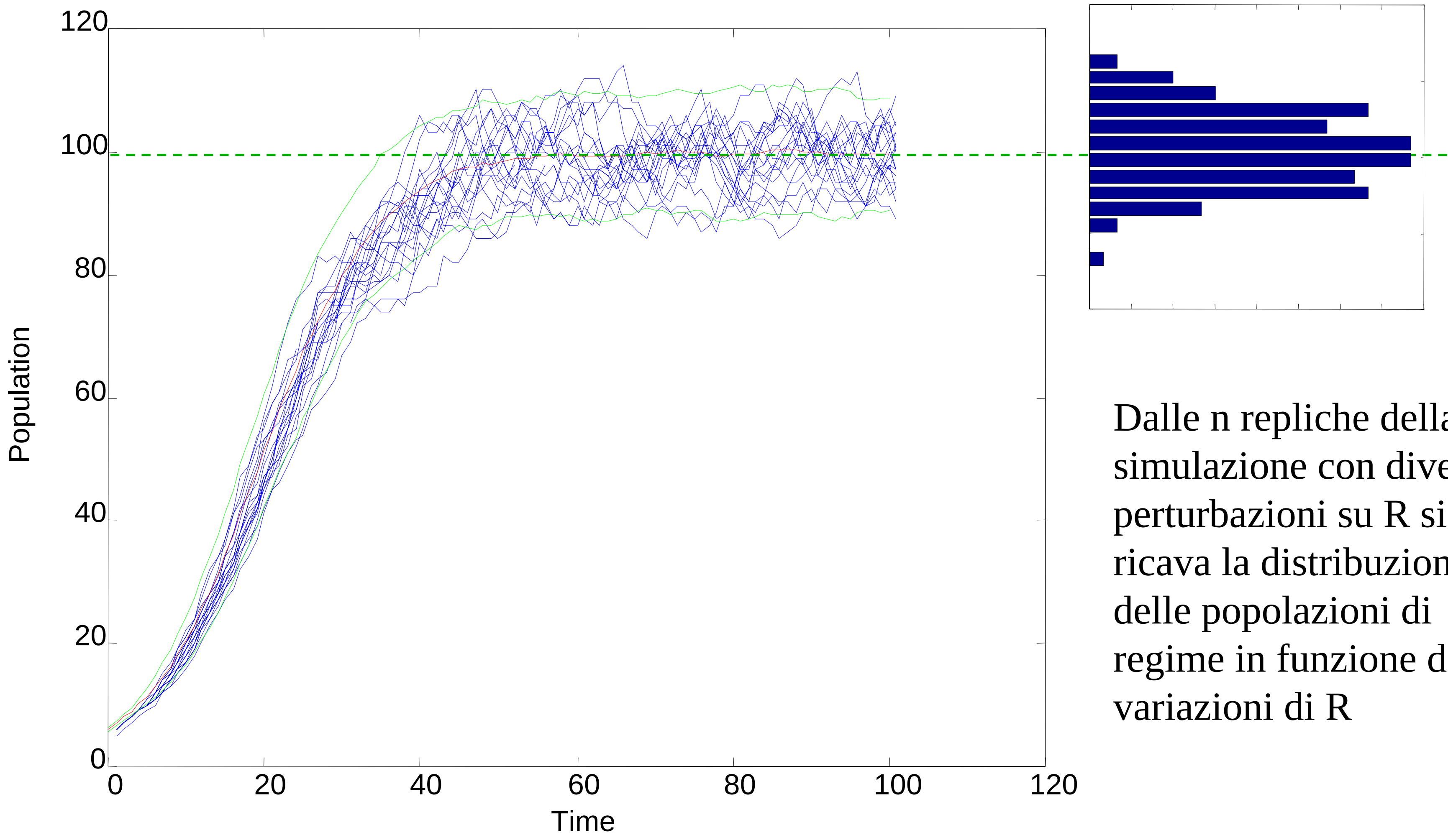
Extinction/Decline



Uso di ECOLAB 2.0: *Contest* R (Beverton-Holt)

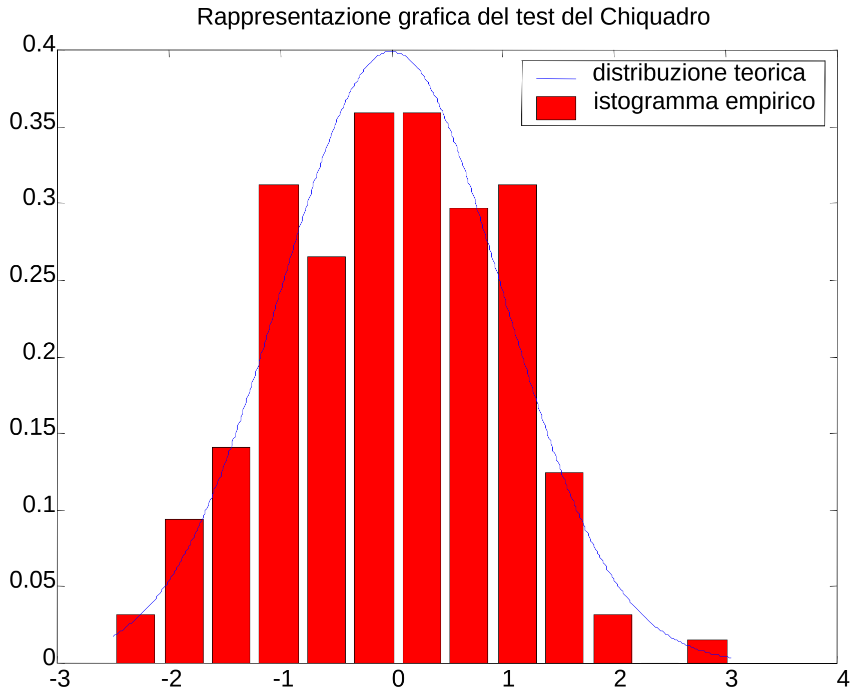


Analisi statistica della crescita



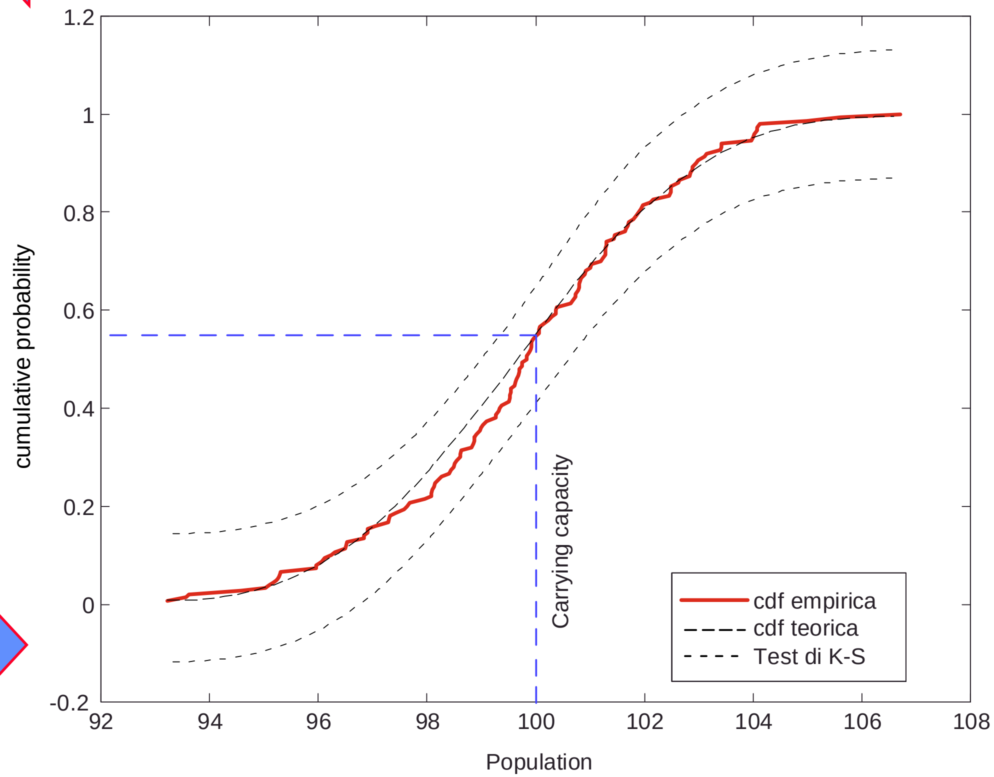
Dalle n repliche della simulazione con diverse perturbazioni su R si ricava la distribuzione delle popolazioni di regime in funzione delle variazioni di R

Stima della statistica della variabilità demografica



Scarto dalla popolazione media

Dalla distribuzione di popolazioni "stabili" intorno alla media (Istogramma) si può stimare la distribuzione di probabilità della componente stocastica.



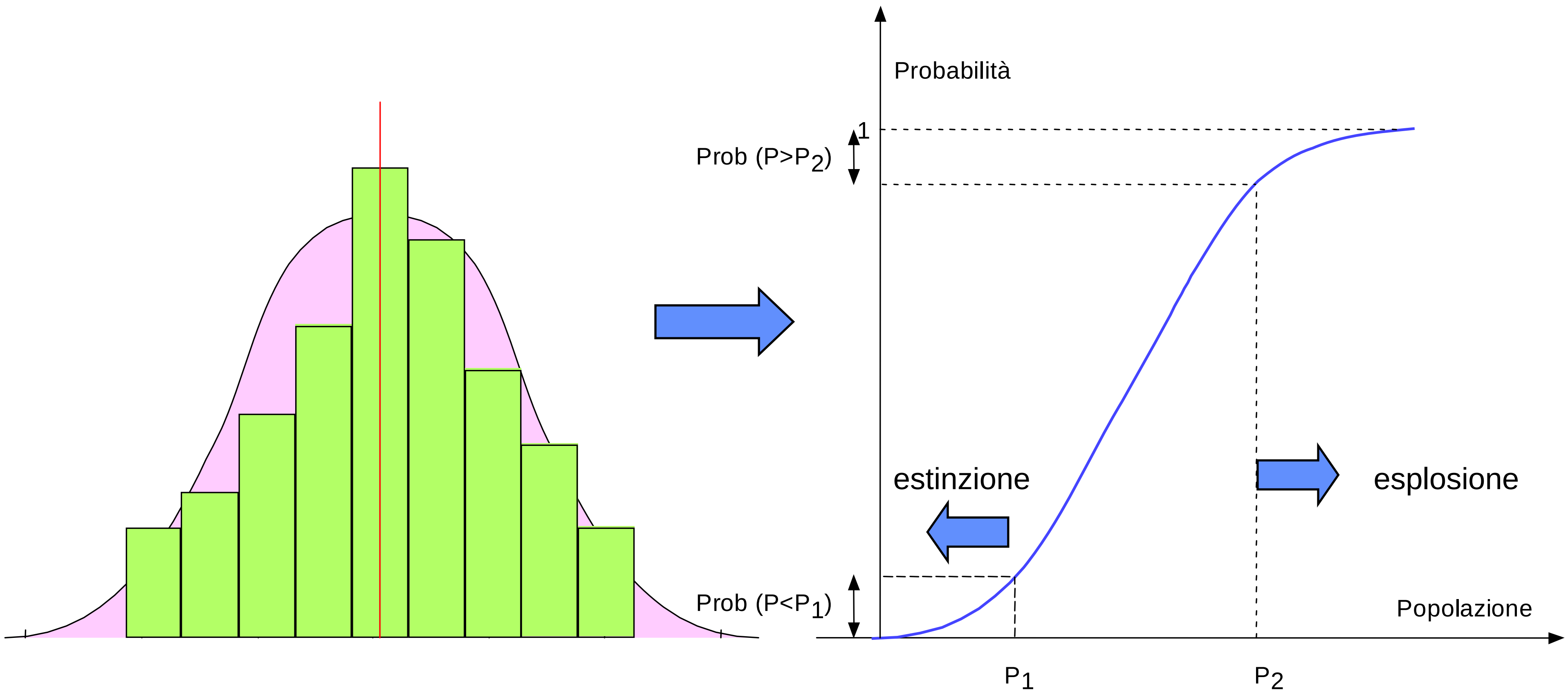
Con il test di Kolmogoroff-Smirnov si verifica che lo scostamento dalla cumulativa gaussiana sia compreso nella fascia di tolleranza

Livelli di estinzione ed esplosione

Dalle simulazioni MonteCarlo si ricava l'istogramma delle distribuzioni stazionarie di popolazione

Da queste di ottiene la curva cumulativa di probabilità da cui si può ricavare:

- La probabilità che la popolazione scenda sotto il livello P_1 (estinzione)
- La probabilità che la popolazione salga sopra il livello P_2 (esplosione)



Bibliografia

- Begon M. and Mortimer M., *Population Ecology, a unified study of animals and plants*, Blackwell Scientific Publ., 1986.
- Causton D.R. e Venus J.C., *The Biometry of Plant Growth*, Arnold, 1981.
- Gatto M., *Introduzione all'Ecologia delle Popolazioni*, CLUP, 1985.
- Ginzburg, L.R. e Golenberg, E.M., *Lectures in Theoretical Population Biology*, Prentice-Hall, 1985.
- Hallam T.G. *Population dynamics in a homogenous environment*, in Hallam T.G. e Levin S.A. (ed.), *Mathematical Ecology,* Springer Verlag, Biomathematics Series n. 17, 1986.
- May R. M., *Simple mathematical models with very complicated dynamics*. Nature **216**: 459 - 467 (1976).
- Akçakaya H.S., Burgman M.A., Ginzburg L.R., *Applied Population Ecology, using RAMAS EcoLab,* Applied Biomathematics, 1999.