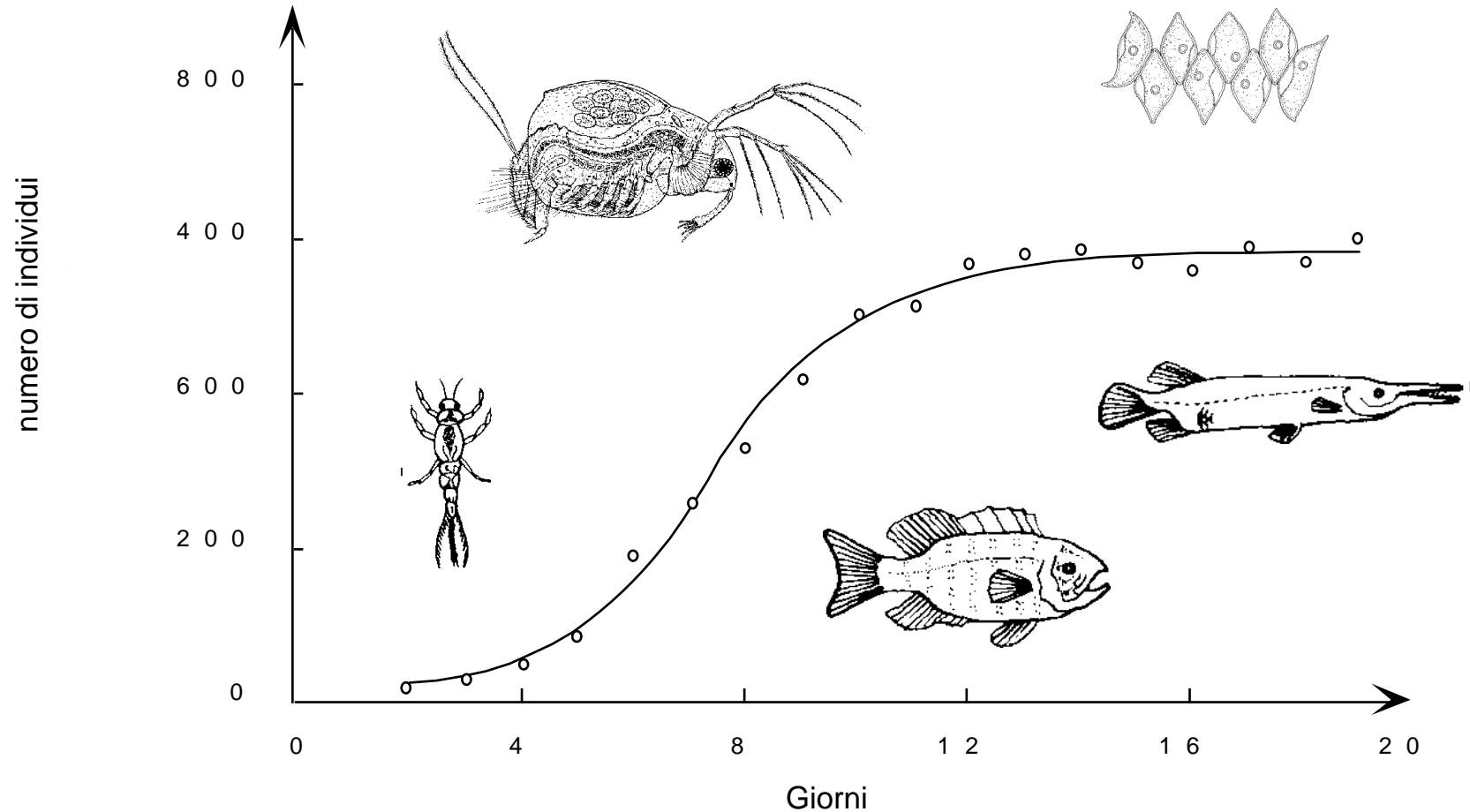


# DINAMICA DELLE POPOLAZIONI

## 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<sup>2</sup>]
  - Densità di biomassa espressa come contenuto energetico [kcal/m<sup>2</sup>]
  - Questa seconda unità è preferibile 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

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

- 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

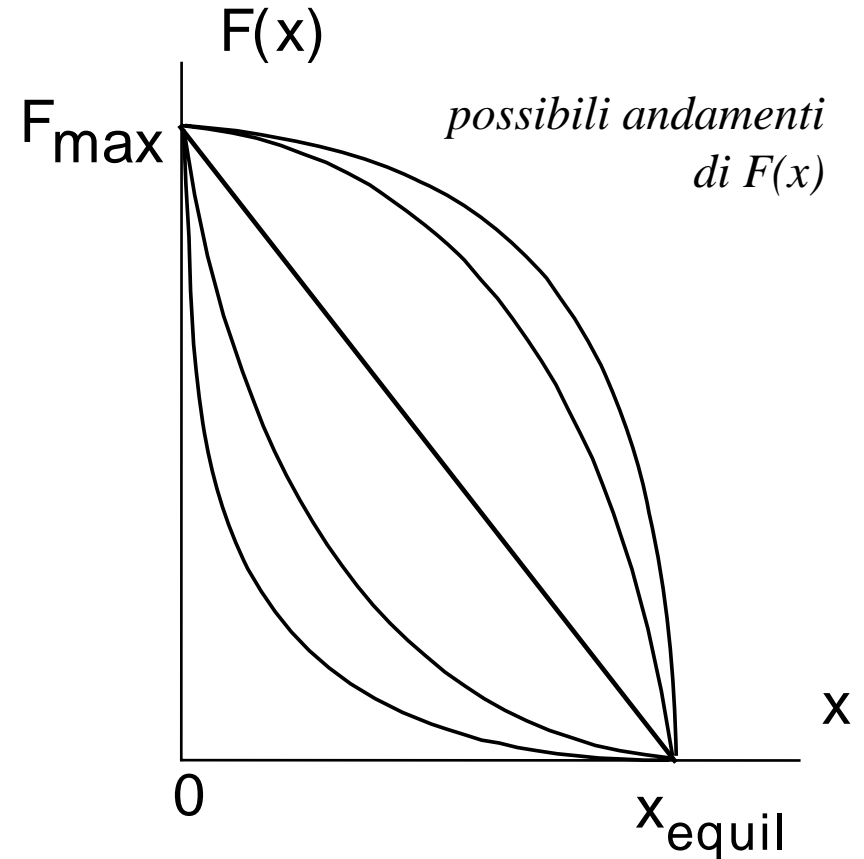
$$F(x) > 0 \quad \forall x > 0$$

- 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

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



# 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

$$x^* > 0 \text{ equilibrio} \Leftrightarrow 0 = x^* \cdot F(x^*) \Rightarrow F(x^*) = 0$$

➤ **Stabilità dell'equilibrio** (locale): linearizzando intorno a  $x^* > 0$

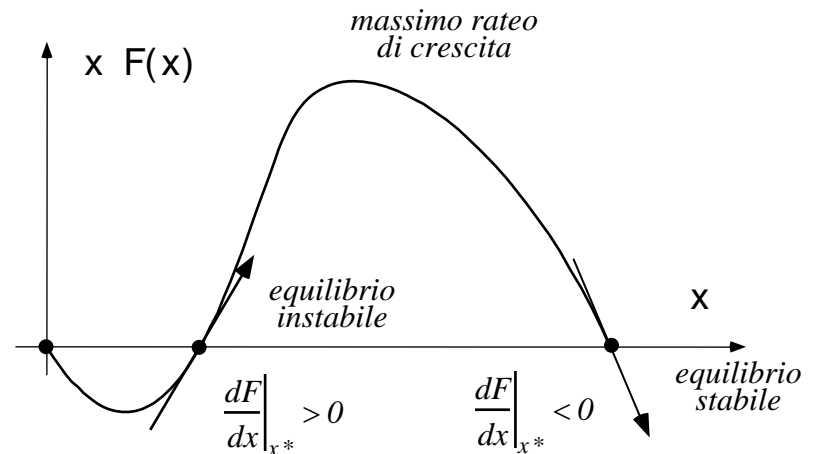
$$\frac{d\tilde{x}}{dt} = \left( x \frac{dF}{dx} + \underbrace{F(x)}_0 \right) \Big|_{x^*} \tilde{x} = \left( x^* \frac{dF(x^*)}{dx} \right) \cdot \tilde{x} \quad \tilde{x} = x^* - x$$

➤ Equilibrio *localmente* stabile intorno a  $x^*$  se

$$\frac{dF}{dx} \Big|_{x^*} < 0$$

➤ Equilibrio *localmente* instabile intorno a  $x^*$  se

$$\frac{dF}{dx} \Big|_{x^*} > 0$$



# Dinamica di crescita di una singola specie

---

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

$$\frac{dx}{dt} = rx \quad \Rightarrow \quad x(t) = x_0 e^{rt}$$

- *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*)

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

- 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 ( $K > 0 = \text{capacità portante}$ )

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

- Può essere vista come una crescita esponenziale “corretta” con un termine di mortalità

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

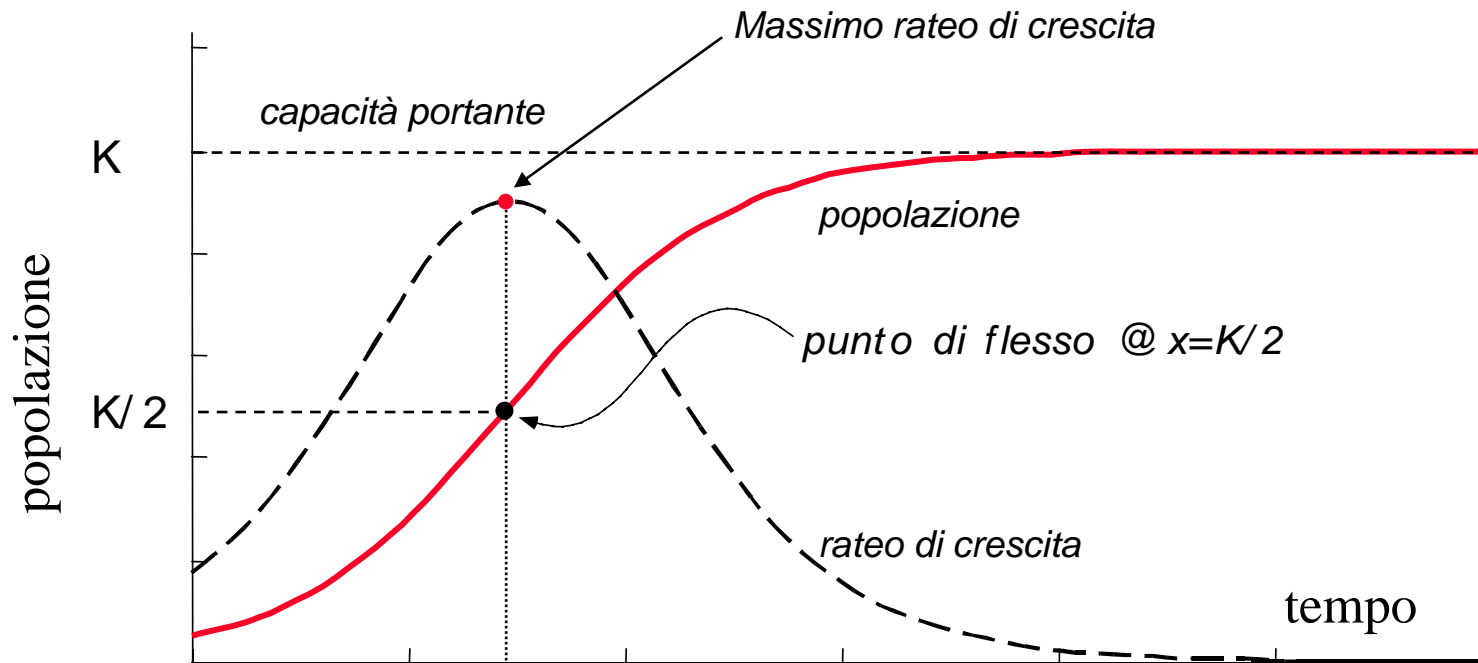
- ponendo  $\gamma = \frac{r}{K}$  e raccogliendo  $rx$

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

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

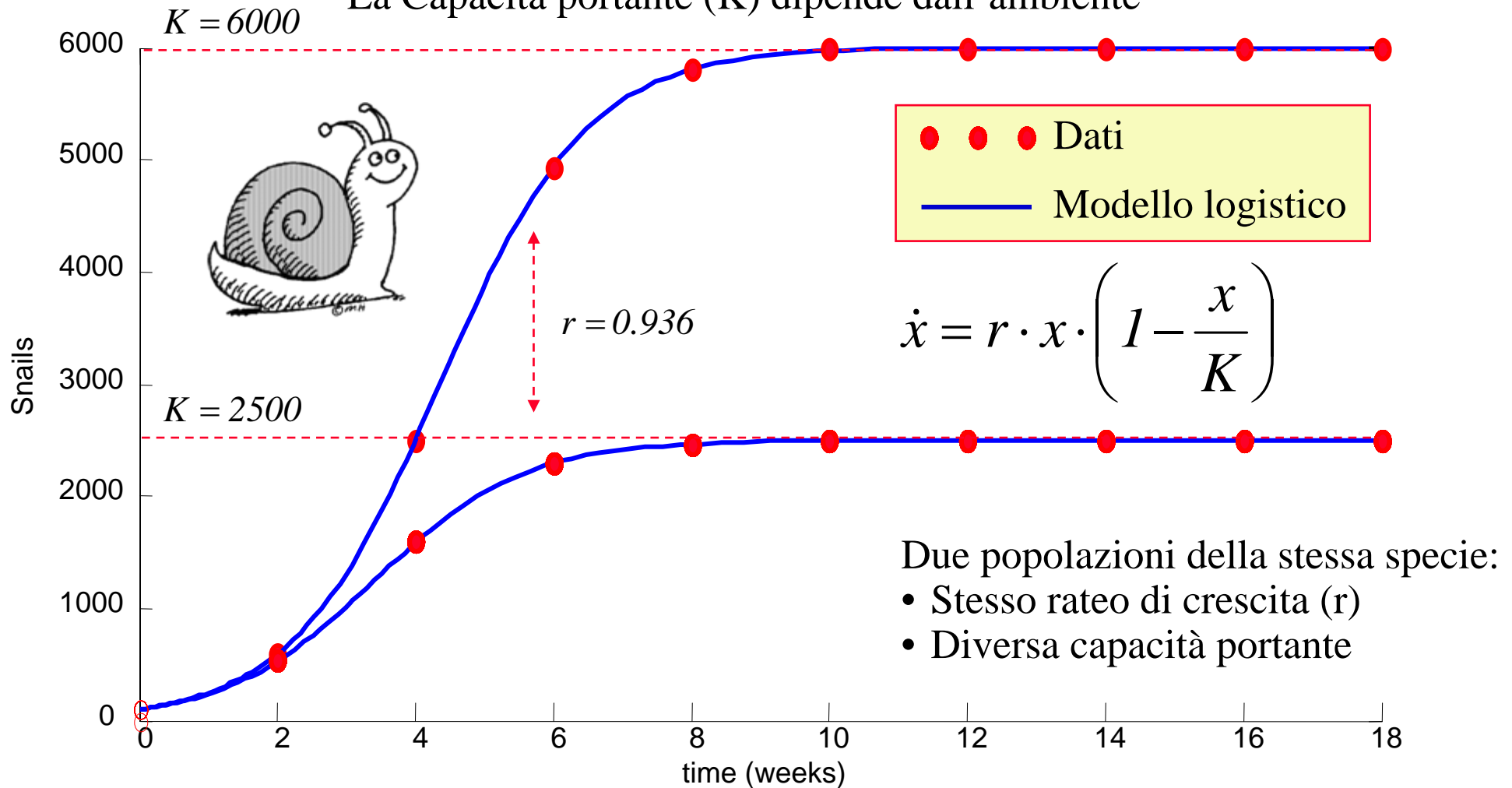
# Crescita Logistica

- *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



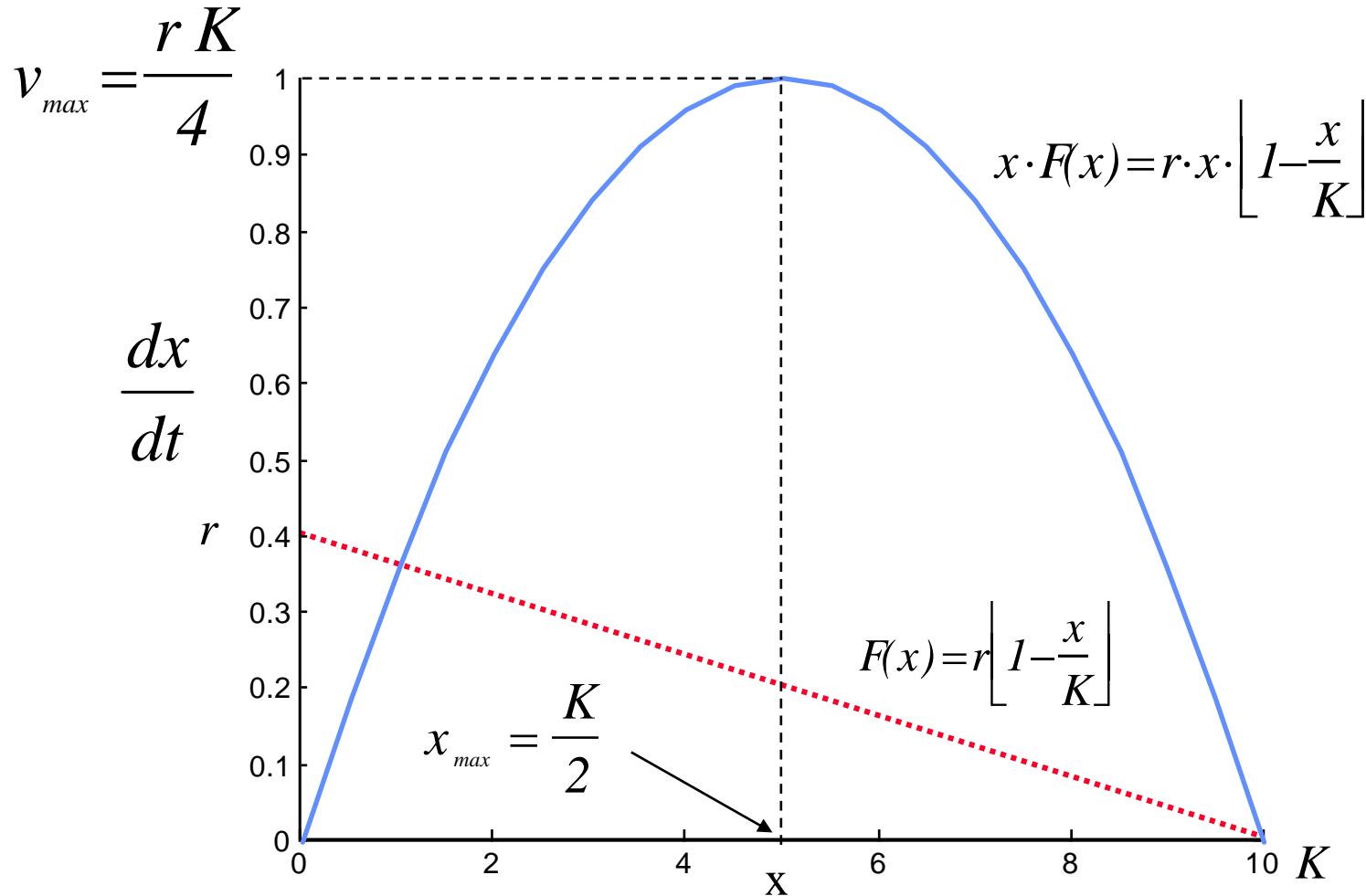
# Crescita di due popolazioni di lumache

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



# Andamento della velocità di crescita

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



# 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 ( $dx/dt$ )

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

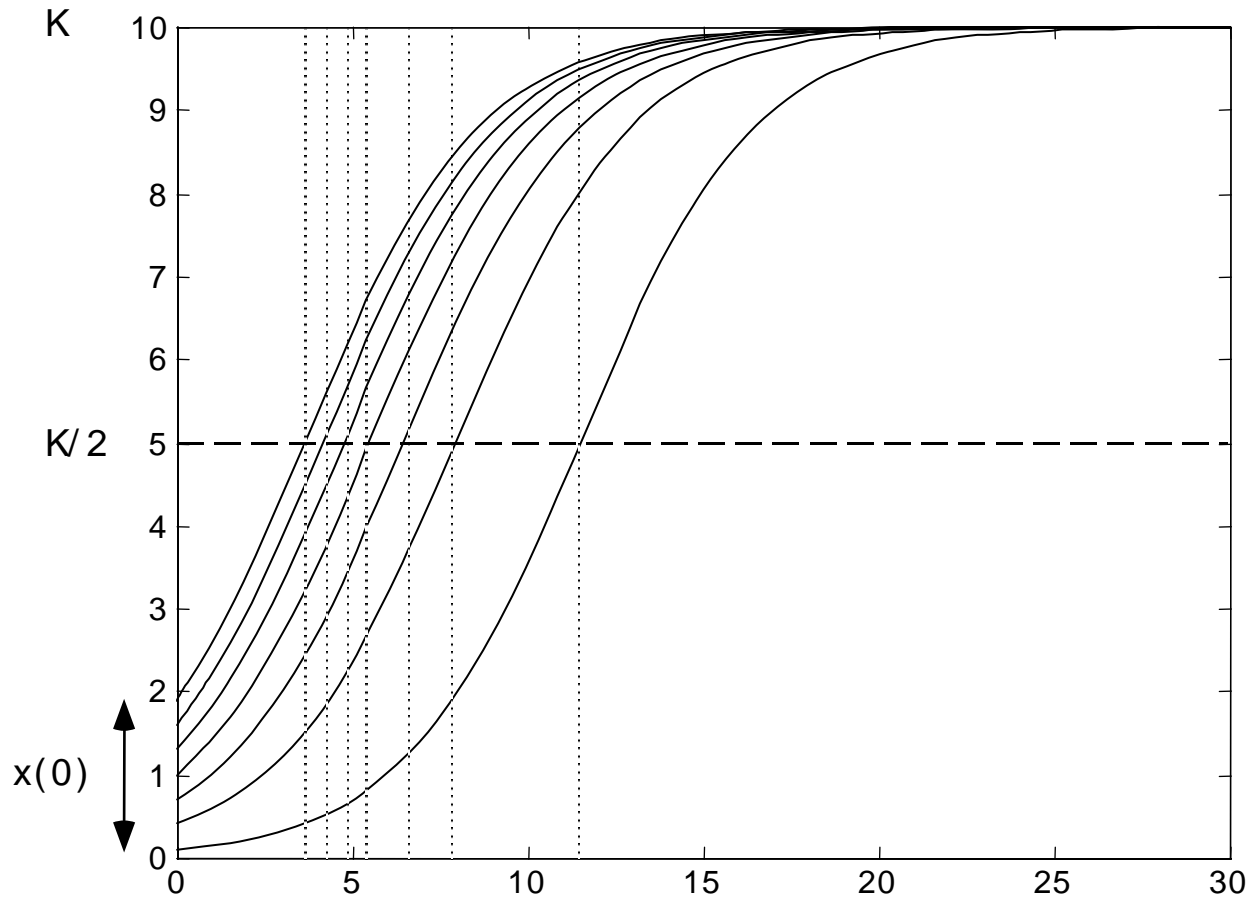
$$\text{ma } \frac{dx}{dt} \neq 0 \text{ per } x \in (0, K)$$

perciò è sufficiente azzerare l'altro termine

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

# Indipendenza del flesso dalle condizioni iniziali

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



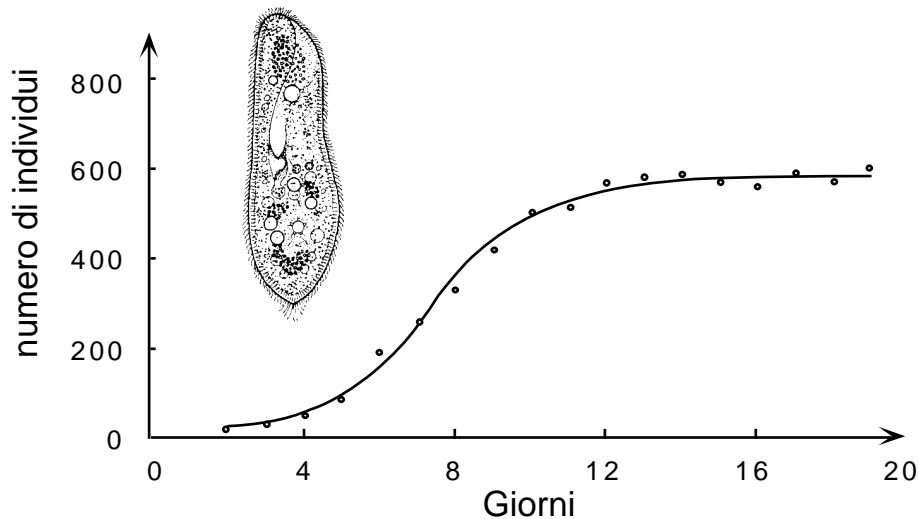
# Esempio di crescita logistica

## 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*

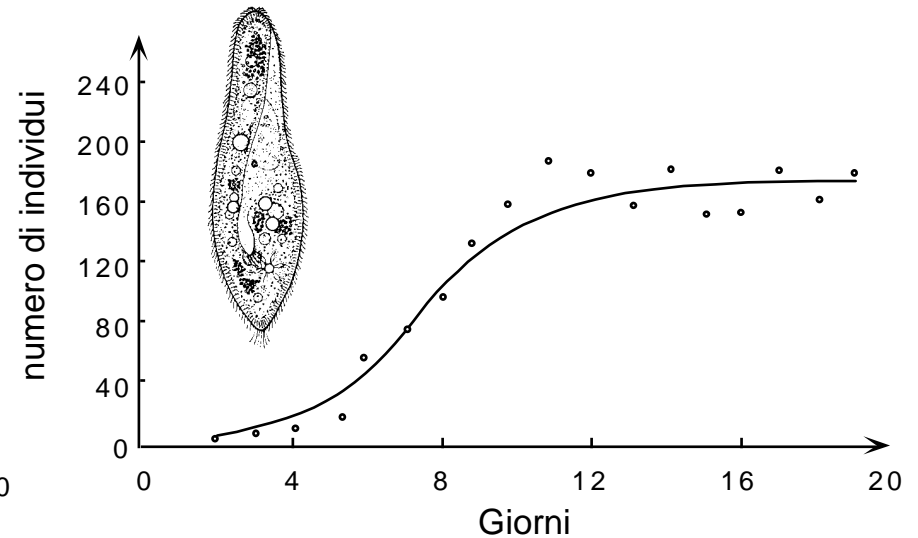
- *Paramecium aurelia*  
*acque con detriti vegetali putrefatti*

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



- *Paramecium caudatum*  
*acque ricche di nutrienti*

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



# Modello di Gompertz (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

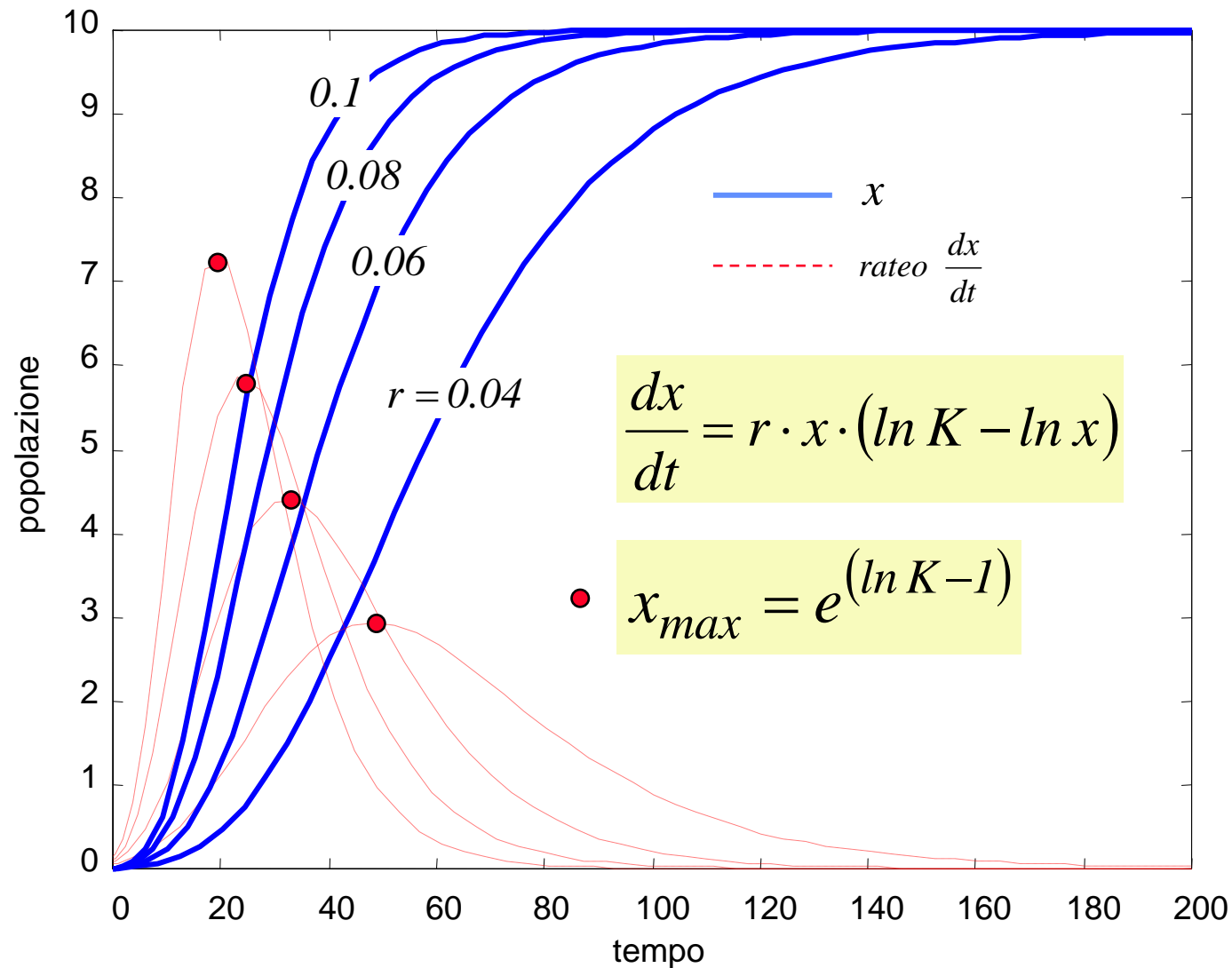
$$\begin{aligned} R(t) &= r(\ln K - \ln x(t)) = r\left(\ln K - \ln\left(Ke^{-e^{(\beta-rt)}}\right)\right) \\ &= r(\ln K - \ln K + e^{(\beta-rt)}) = r \cdot e^{(\beta-rt)} \end{aligned}$$

➤ 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 Gompertz



# Modello di Richards

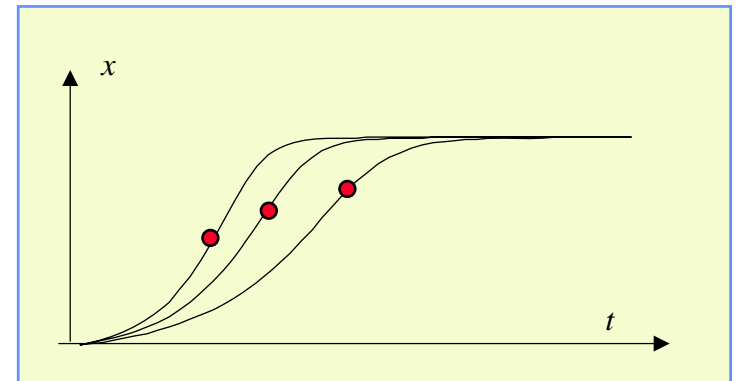
- Molto usato per modellare la crescita vegetale, dalla singola foglia ad intere colture in pieno campo
- Può essere visto come estensione della logistica classica
- Ha un parametro in più, che ne aumenta la flessibilità

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

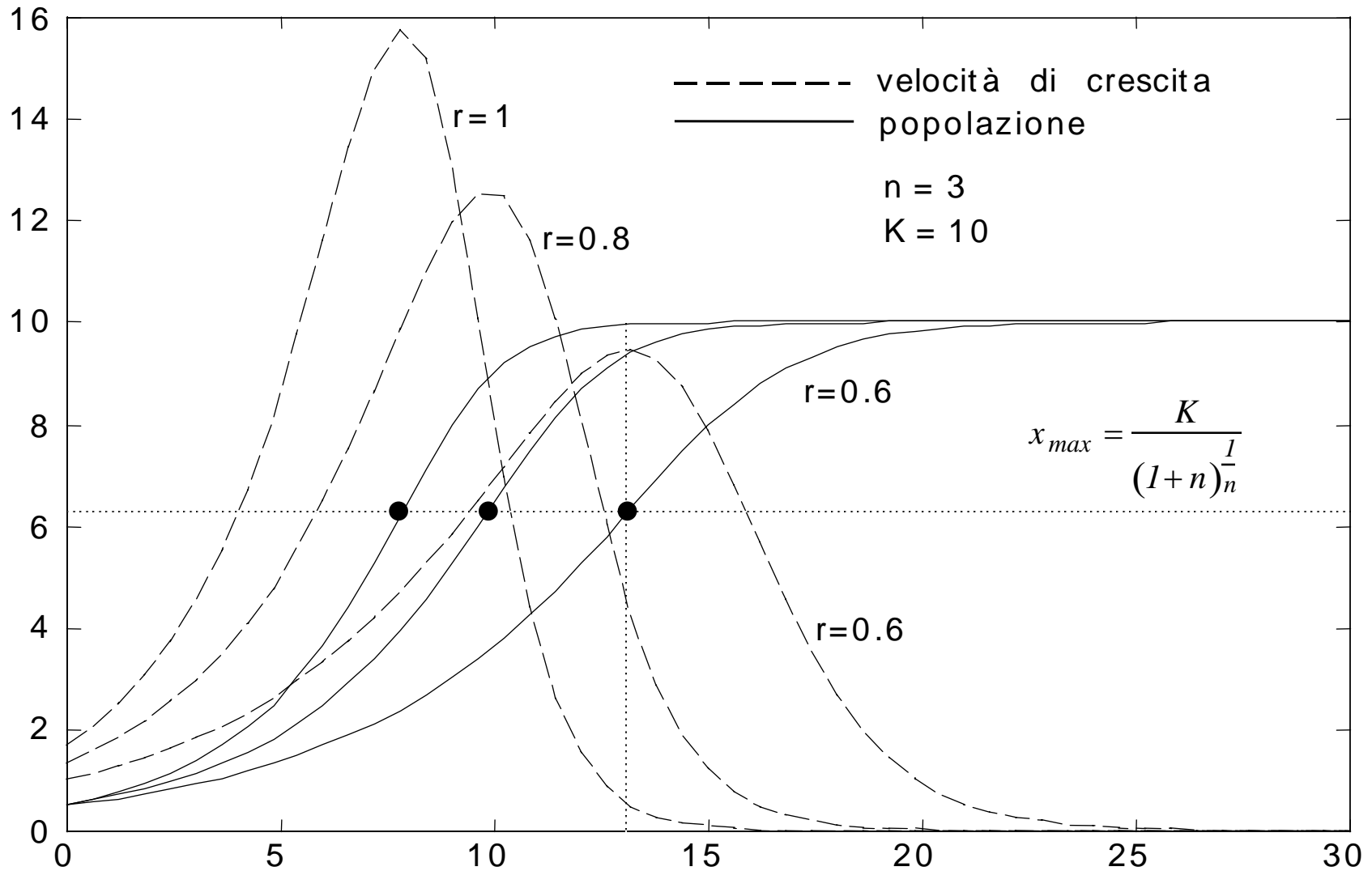
- Il flesso ha posizione variabile in funzione di  $n$

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

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

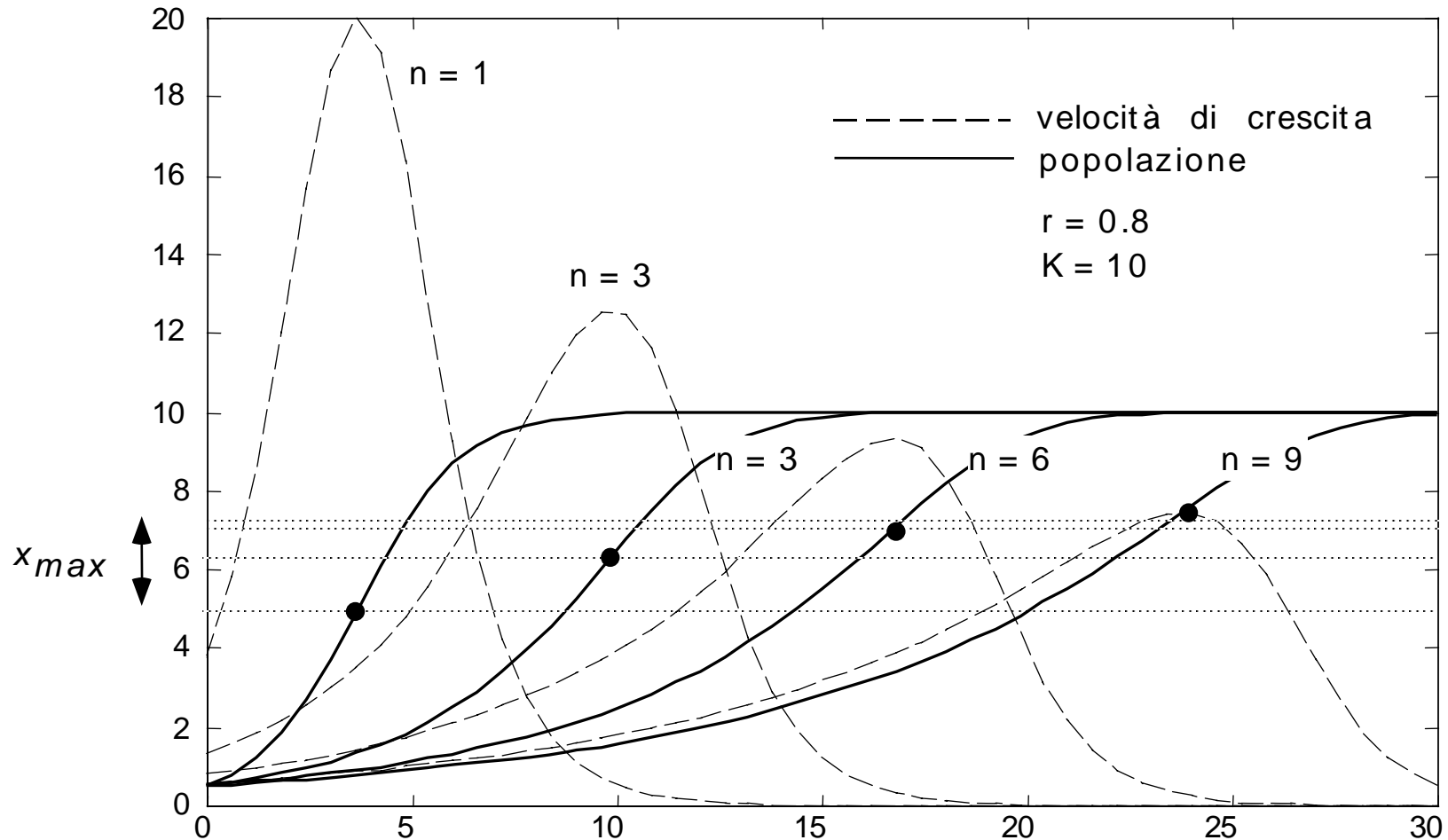


# Andamento del modello di Richards variando $r$



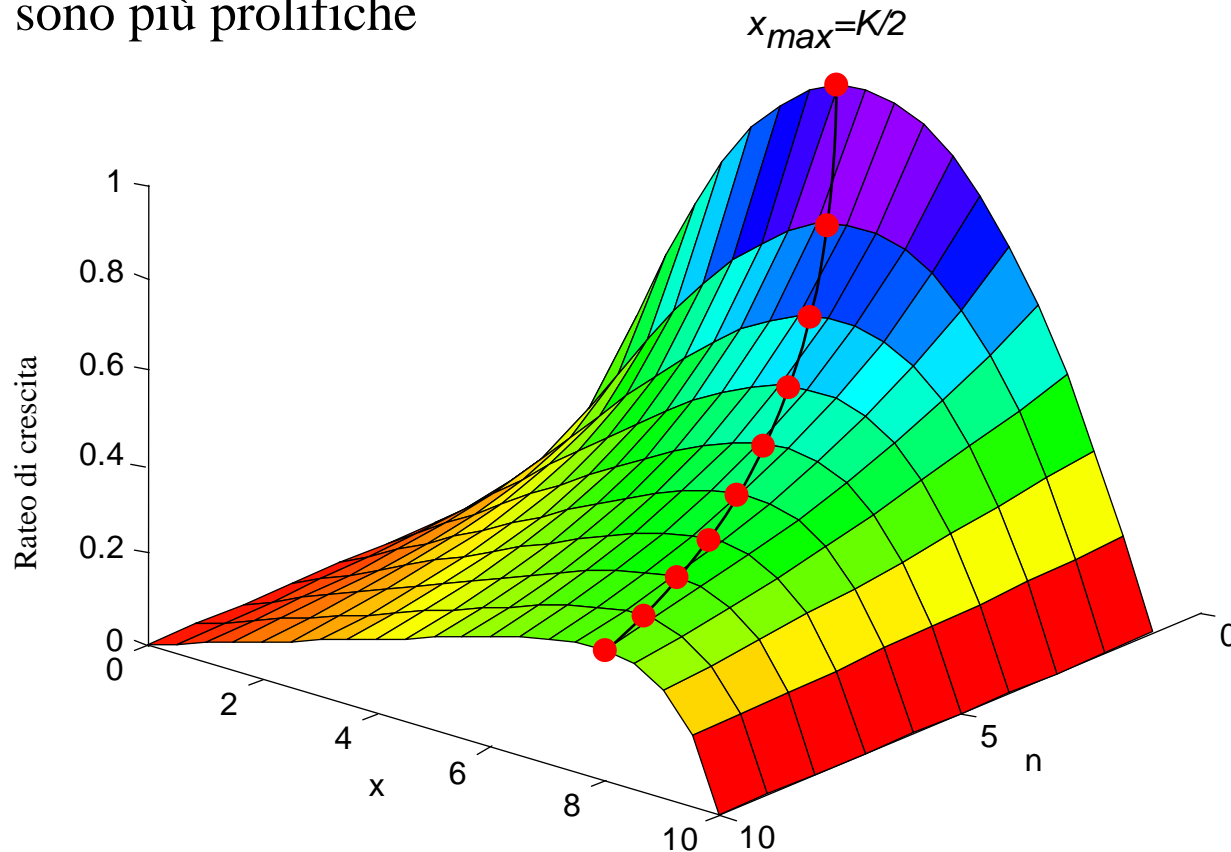
# Andamento del modello di Richards variando $n$

- 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 Gompertz*: 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)



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

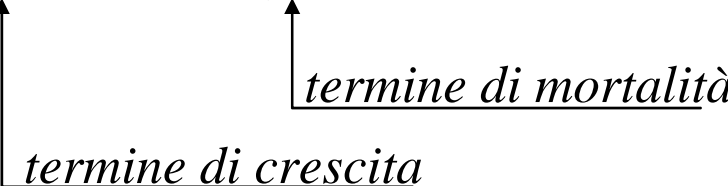
- La capacità portante K dipende dalla concentrazione iniziale di nutrienti

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

# 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

$$\frac{dx}{dt} = r \cdot x^n - K_d \cdot x$$

  
*termine di crescita*                      *termine di mortalità*

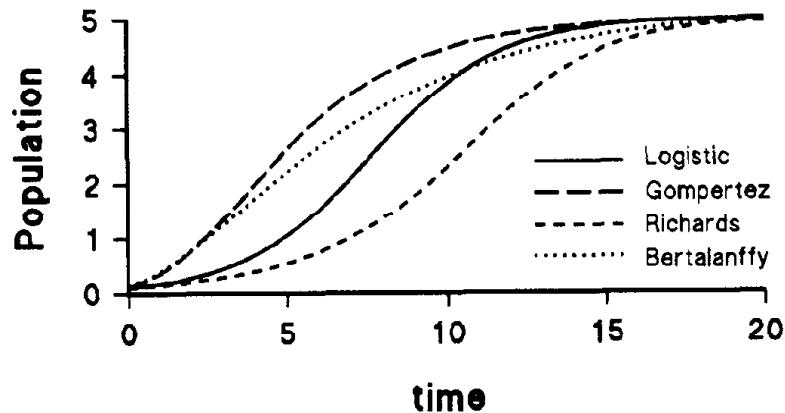
- L'equilibrio si trova come bilanciamento dei processi di nascita e morte

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

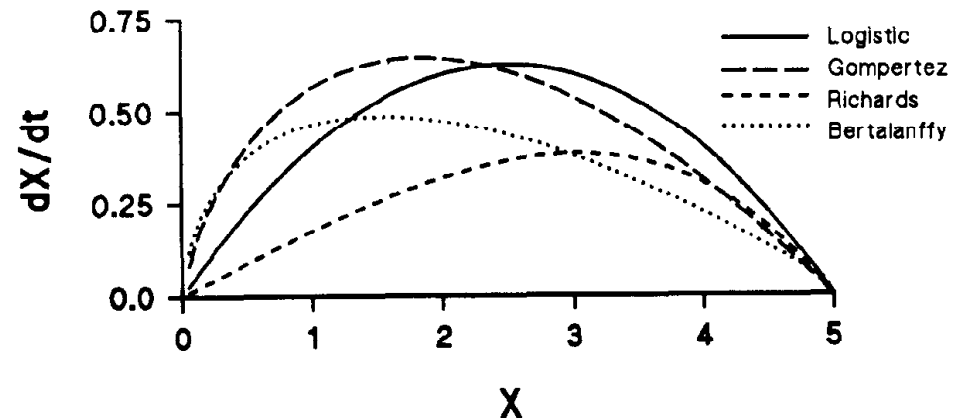
# Paragone fra i modelli

- **Logistica:** sigmoide simmetrica (*rigidità strutturale*)
- **Gompertz:** invecchiamento della popolazione (*senescenza o stress*)
- **Richards:** sigmoide “flessibile” (*maggior 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  $\delta$  e maturata fino allo stadio adulto

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

- La mortalità è funzione della densità di popolazione

Esempi:

- Proporzionale alla popolazione  $K_d x(t)$

- Dipendente dall’abbondanza di una risorsa S (Leslie)  $K_l \frac{x^2(t)}{S}$

- Dinamica totale di crescita

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

# Modelli di crescita tempo-discreti

---

- I dati sono spesso disponibili ad intervalli di tempo  $\Delta t$  (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

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

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

# 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.