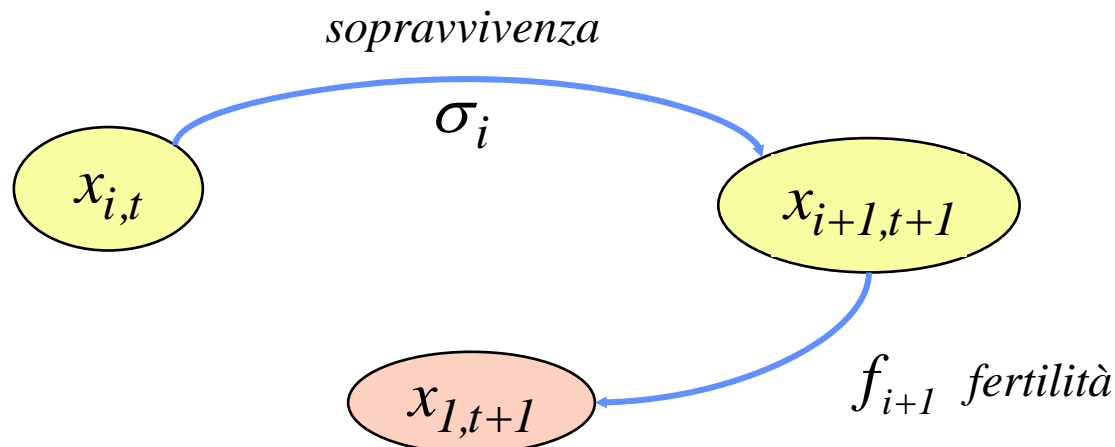


Modelli di Crescita con Struttura di Età

- La popolazione non è più rappresentata da una singola variabile, ma è suddivisa per classi di età

$$\mathbf{X}_t = [x_{1,t} \ x_{2,t} \ \dots \ x_{n,t}]^T$$

- Modellare la dinamica della popolazione consiste nel rappresentare i due processi fondamentali:
 - Sopravvivenza dalla classe i -esima al tempo t alla classe $i+1$ -esima al tempo $t+1$
 - Fertilità della classe i -esima al tempo t



Modello di popolazione per classi di età

- La prima equazione rappresenta la dinamica dei “neonati” = i nuovi nati che sopravvivono fino al passaggio nella seconda classe
- Le altre equazioni rappresentano la sopravvivenza fino alla classe superiore
- Si hanno tante equazioni quante sono le classi

$$\begin{cases} x_{1,t+1} = \sigma_o f_1 x_{1,t} + \sigma_o f_2 x_{2,t} + \sigma_o f_3 x_{3,t} + \dots + \sigma_o f_n x_{n,t} \\ x_{i,t+1} = \sigma_{i-1} x_{i-1,t} \end{cases}$$

$$\begin{cases} \sigma_o = \text{Sopravvivenza dei neonati fino alla seconda classe} \\ f_i = \text{Fertilità della classe } i\text{-esima} \end{cases}$$

Determinazione dei coefficienti

- Generalmente vengono ricavati da tabelle censuarie (*Tabelle di vita*) che gli ecologi raccolgono normalmente quando osservano una popolazione
- Nel rilevare la tabella si deve supporre che la popolazione sia stazionaria

Classe di età	0	1	2	3	4
Individui sopravvissuti	$n(0)$	$n(1)$	$n(2)$	$n(3)$	$n(4)$
Fertilità	$f(0)$	$f(1)$	$f(2)$	$f(3)$	$f(4)$

- Nella tabella ciascun $n(i)$ rappresenta il numero di individui sopravvissuti fino a raggiungere l'età della classe i -esima
- I coefficienti di sopravvivenza σ si ricavano come rapporto fra

$$\sigma_i = \frac{n(i+1)}{n(i)}$$

Calcolo della Matrice di Leslie

➤ Dalle tabelle di vita si può calcolare direttamente la matrice di Leslie ricordando che

➤ I coefficienti di sopravvivenza σ sono dati dal rapporto degli individui sopravvissuti in due adiacenti classi di età

$$\sigma_i = \frac{n_{i+1}}{n_i}$$

➤ I coefficienti di fertilità f sono dati direttamente dalla tabella di vita

$$M = \begin{bmatrix} \frac{n_1}{n_0} f_1 & \frac{n_1}{n_0} f_2 & \frac{n_1}{n_0} f_3 & \dots & \frac{n_1}{n_0} f_{n-1} \\ \frac{n_2}{n_1} & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{n_3}{n_2} & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \frac{n_{n-1}}{n_{n-2}} & 0 \end{bmatrix}$$

Nota: se l'ultimo elemento è diverso da zero, ciò significa che l'ultima classe contiene tutti gli individui di età pari o superiore a quella dell'ultima classe. Ciò significa che si considera anche la sopravvivenza della classe n-esima su sé stessa. In questo caso l'ultima classe è da intendersi come contenente individui di n anni o più.

$$x_{n,t+1} = \sigma_{n-1} x_{n-1,t} + \sigma_n x_{n,t}$$

Rappresentazione matriciale $\mathbf{X}_{t+1} = \mathbf{M} \cdot \mathbf{X}_t$

$$\begin{bmatrix} x_{1,t+1} \\ x_{2,t+1} \\ x_{3,t+1} \\ \dots \\ x_{n,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_0 f_1 & \sigma_0 f_2 & \sigma_0 f_3 & \dots & \sigma_0 f_n \\ \sigma_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{n-1} & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} x_{1,t} \\ x_{2,t} \\ x_{3,t} \\ \dots \\ x_{n,t} \end{bmatrix}$$

- Nei modelli con struttura d'età due problemi di stabilità sono importanti:
 - L'evoluzione globale della popolazione (stabilità globale)
 - La ripartizione fra le classi di età: esistono distribuzioni invarianti nel tempo? (stabilità delle classi)
- Per determinare la stabilità del sistema si ricercano gli autovalori della matrice di Leslie (\mathbf{M}) $\det(\mathbf{M} - \lambda \mathbf{I}) = 0$

Determinazione degli autovalori di M

$$\det(\mathbf{M} - \lambda \mathbf{I}) = \det \begin{bmatrix} \sigma_0 f_1 - \lambda & \sigma_0 f_2 & \sigma_0 f_3 & \dots & \sigma_0 f_n \\ \sigma_1 & -\lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_2 & -\lambda & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \sigma_{n-1} & -\lambda \end{bmatrix} = 0$$

$$\lambda^n - \lambda^{n-1} \sigma_0 f_1 - \lambda^{n-2} \sigma_0 \sigma_1 f_2 - \dots - \sigma_0 \sigma_1 \sigma_2 \dots \sigma_{n-1} f_n = 0$$

ponendo $p_i = \sigma_0 \sigma_1 \dots \sigma_{i-1}$

$$\lambda^n - \lambda^{n-1} p_1 f_1 - \lambda^{n-2} p_2 f_2 - \dots - \lambda^{n-i} p_i f_i - \dots - p_n f_n = 0$$

Gli autovalori sono funzioni dei coefficienti di sopravvivenza e fertilità

Proprietà della Matrice di Leslie

- La matrice di Leslie soddisfa al Teorema di Perron-Frobenius:
 - Se $\mathbf{M} > \mathbf{0}$ e $\mathbf{M}^N > \mathbf{0}$ per un qualche N allora:
 - \mathbf{M} ha un autovalore reale e positivo λ_1
 - L'autovettore corrispondente \mathbf{v} ha tutte le componenti positive
 - Ogni altro autovalore è in modulo inferiore a λ_1
- Da queste proprietà deriva che asintoticamente l'evoluzione della popolazione dipende solamente dall'autovalore dominante λ_1 e dal corrispondente autovettore \mathbf{v}

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \mathbf{X}_t = \mathbf{M}^t \cdot \mathbf{X}_0 \rightarrow c \lambda_1^t \mathbf{v} \quad C \text{ dipende dalle condizioni iniziali}$$

- Asintoticamente l'evoluzione nel tempo e la distribuzione di età si separano

La popolazione cresce con un rateo dato da \bullet_1

$$\mathbf{X}_{t+1} = \lambda_1 \mathbf{X}_t \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_{i,t+1}}{x_{i,t}} = \lambda_1$$

La distribuzione asintotica di età è data dall'autovettore \blacksquare associato a \bullet_1

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{x_{i,t}}{x_{i+1,t}} = \frac{v_i}{v_{i+1}} = \frac{\lambda_1}{\sigma_i}$$

La Balenottera Azzurra (*Balaenoptera musculus*)

- Usher (1972) propose un modello basato su 6 classi di età basato su dati di censo rilevati negli anni '30
- L'intervallo temporale è di 1 anno
- La sesta classe raccoglie gli individui da 6 anni in poi

$$M = \begin{bmatrix} 0 & 0.11 & 0.25 & 0.285 & 0.285 & 0.256 \\ 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0.8 \end{bmatrix}$$



Dinamica della Balenottera Azzurra

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} 0 & 0.11 & 0.25 & 0.285 & 0.285 & 0.256 \\ 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.87 & 0.8 \end{bmatrix}$$

Autovalori:

$$\lambda_1 = \mathbf{1.0380}$$

$$\lambda_{2,3} = -0.2692 \pm j0.2150$$

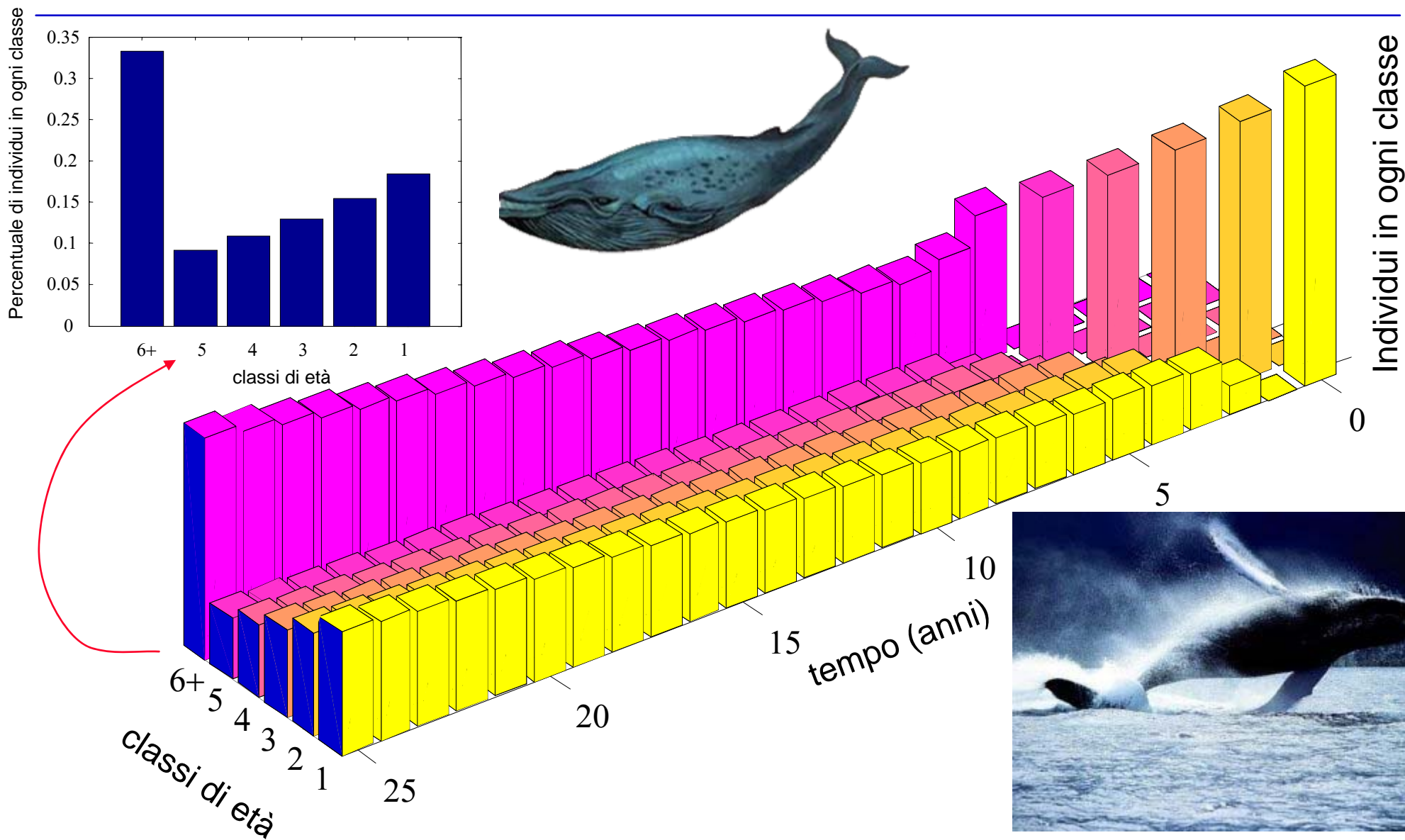
$$\lambda_{4,5} = 0.0787 \pm j0.4070$$

$$\lambda_6 = 0.1429$$

Dato che l'autovalore dominante λ_1 è maggiore di 1 la popolazione cresce nel tempo con dinamica

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{M} \mathbf{x}_t \Rightarrow \text{per } t \rightarrow \infty \quad \mathbf{x}_{t+1} = \lambda_1 \mathbf{x}_t$$

Evoluzione della popolazione di Balenottera azzurra



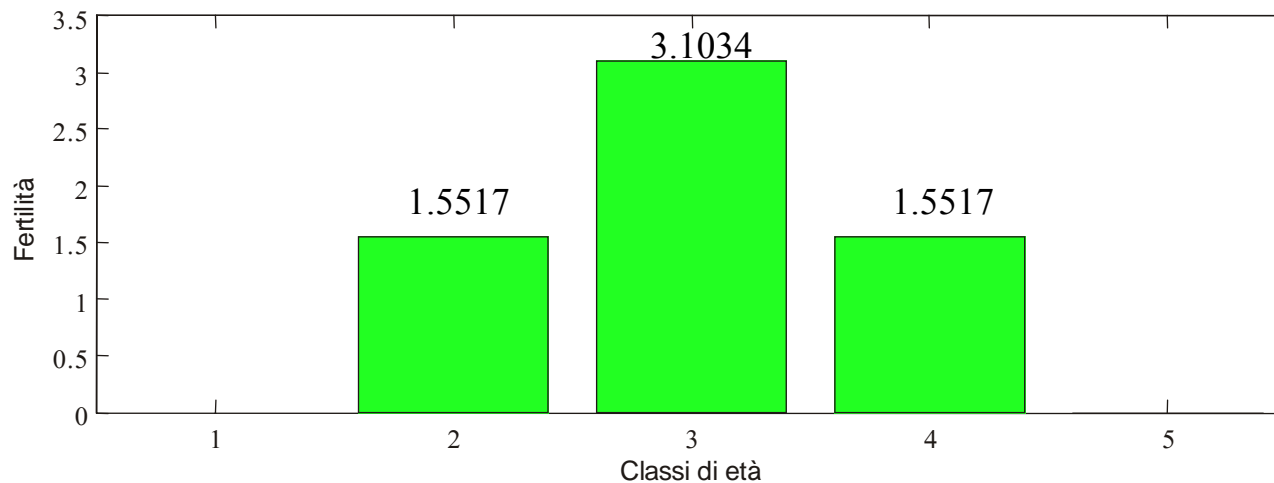
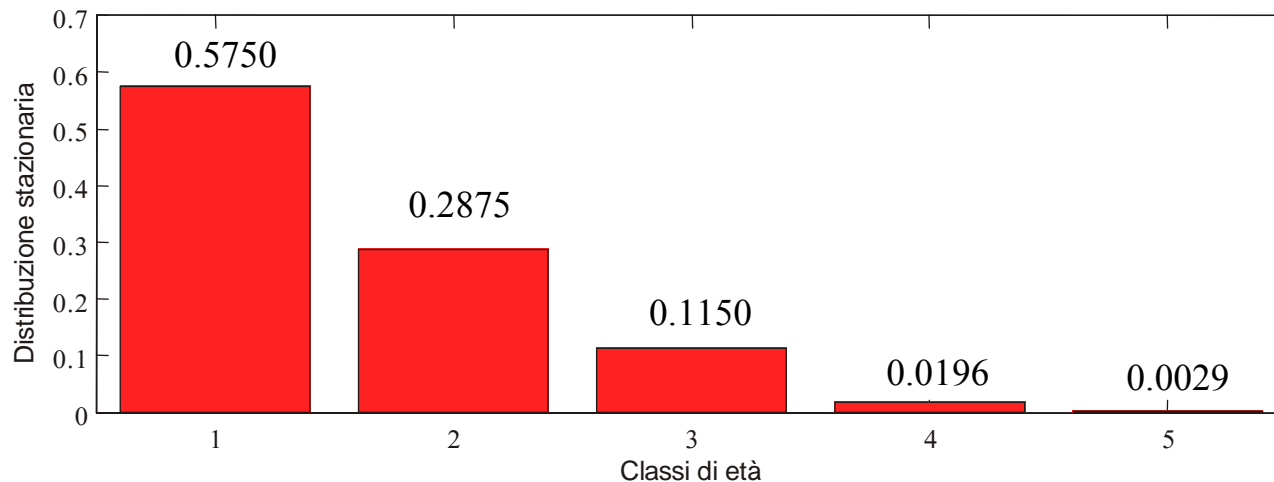
Esempio di calcolo

$$\sigma = \begin{bmatrix} 0.6900 \\ 0.5000 \\ 0.4000 \\ 0.1700 \\ 0.1500 \end{bmatrix}$$

Si è supposto che solamente le tre classi centrali siano feconde e che

$$f_1 = f_5 = 0$$

$$f_3 = 2f_2 = 2f_4$$



Andamento della popolazione

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} 0 & 1.0707 & 2.1413 & 1.0707 & 0 \\ 0.5000 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4000 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.1700 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.1500 & 0 \end{bmatrix}$$

Autovalori:

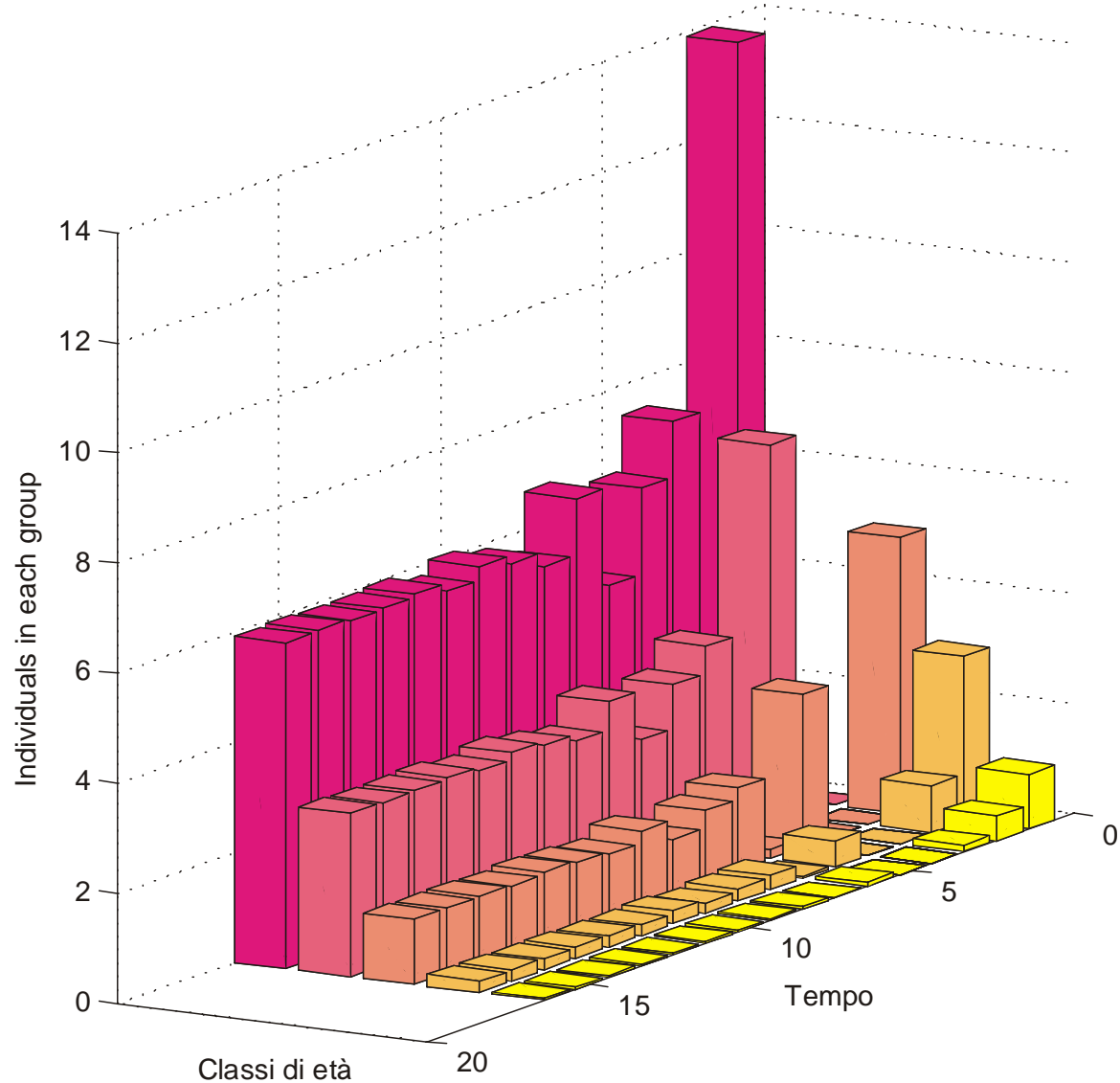
1.0000

0

$-0.4518 + 0.4165i$

$-0.4518 - 0.4165i$

-0.0964



Modello con struttura di età per la Cinciallegra

- La Cinciallegra (*Parus major*) è un passeriforme stanziale (non migra)
- Depone un gran numero di uova, per compensare l'alta mortalità infantile
- Si ipotizza che
 - la riproduzione avvenga una volta all'anno, sempre nello stesso periodo (primavera)
 - La vita media del volatile sia tale da giustificare un modello con 7 classi di età
- I dati di base del modello si possono ricavare da tabella di sopravvivenza - fertilità che gli zoologi raccolgono normalmente, del tipo qui riportato



Classe di età	0	1	2	3	4	5	6	7
Individui sopravvissuti	1000	90	60	20	9	6	1	0
Fertilità	0	2.95	2.95	2.95	2.95	2.95	2.95	2.95

Matrice di Leslie calcolata dai dati

$$M = \begin{bmatrix} 0 & 0.2655 & 0.2655 & 0.2655 & 0.2655 & 0.2655 \\ 0.6667 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3333 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.45 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.6667 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1667 & 0 \end{bmatrix}$$



Autovalori:

$$\lambda_1 = 0.6446$$

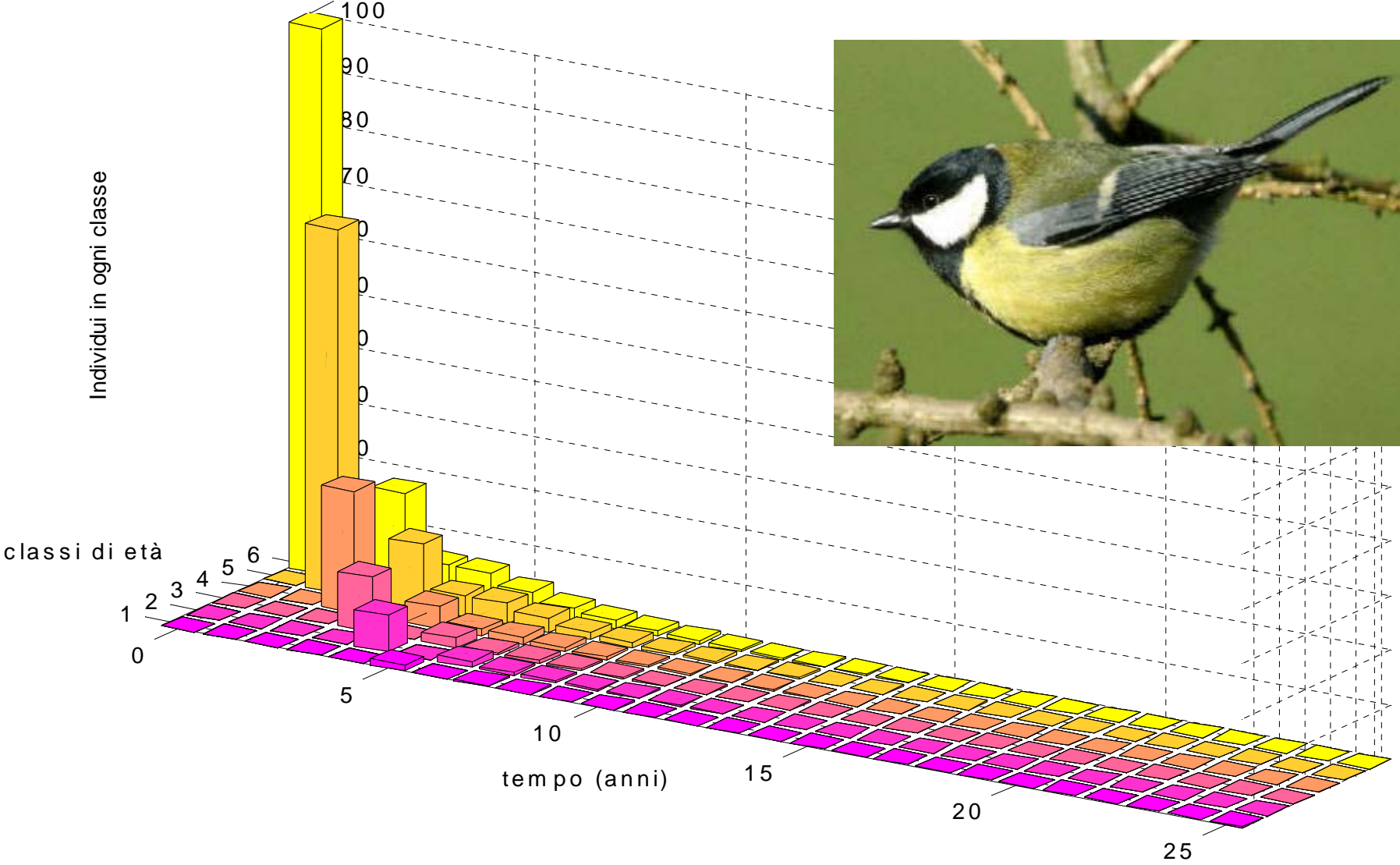
$$\lambda_{2,3} = 0.1107 \pm j 0.3656$$

$$\lambda_{4,5} = -0.3223 \pm j 0.1943$$

$$\lambda_6 = -0.2214$$

Dato che l'autovalore dominante λ_1 è minore di 1 la popolazione tende a zero = si estingue

Evoluzione della popolazione di Cinciallegre



Matrice di Leslie per la popolazione di Cinciallegre

Se si ipotizza una maggiore fertilità (numero medio di uova deposte) pari a 10.416 si ottiene una matrice stabile con autovalore dominante pari ad 1

$$M = \begin{bmatrix} 0 & 0.9374 & 0.9374 & 0.9374 & 0.9374 & 0.9374 \\ 0.6667 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.3333 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.4500 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.6667 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.1667 & 0 \end{bmatrix}$$

Autovalori

$$\lambda_1 = 1.0000$$

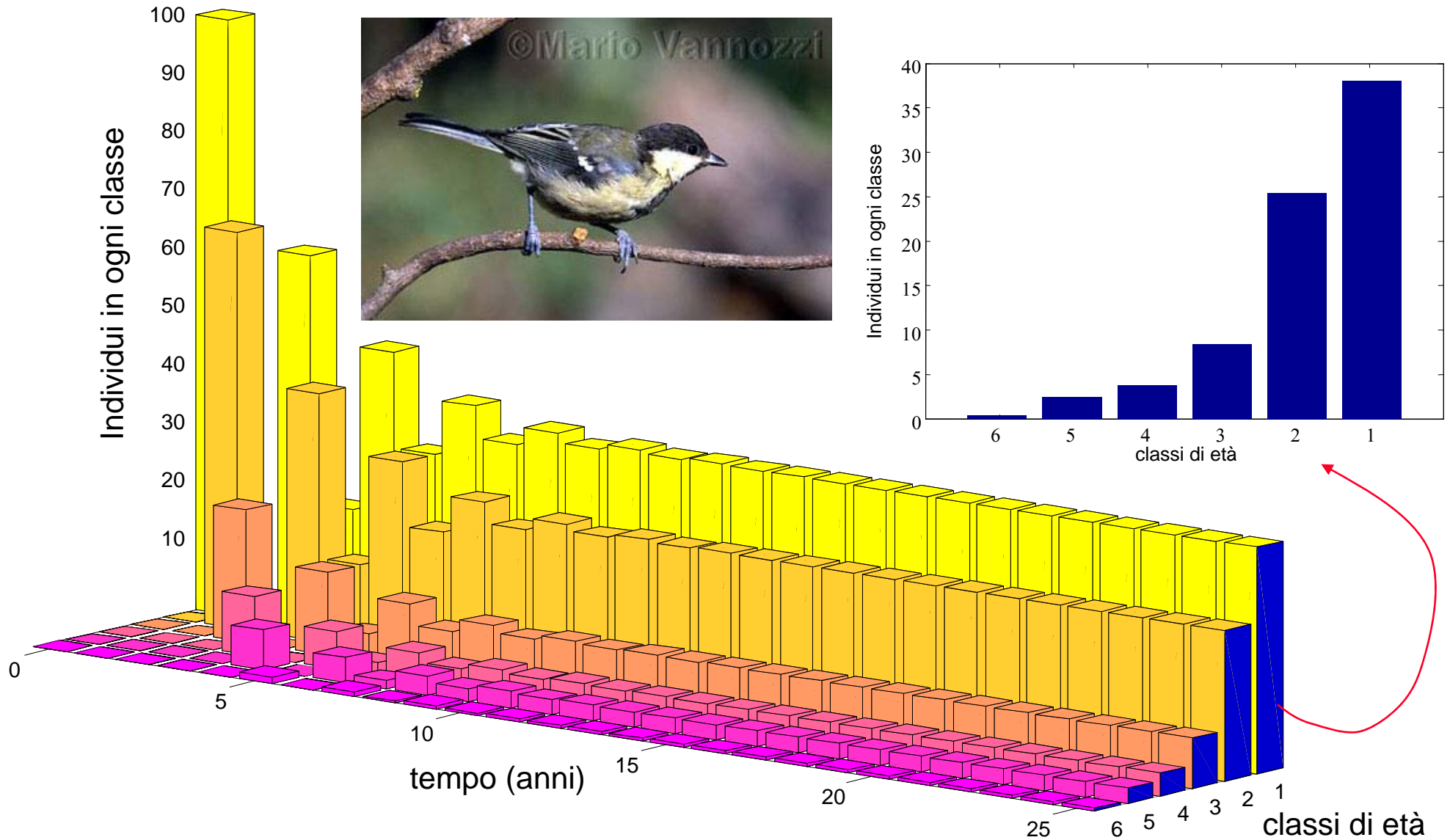
$$\lambda_{2,3} = 0.1163 \pm j 0.4069$$

$$\lambda_{4,5} = -0.5000 \pm j 0.0021$$






$$\lambda_6 = -0.2326$$



Modello di Leslie per la cinciallegra



Bibliografia

-  Begon M. and Mortimer M., *Population Ecology, a unified study of animals and plants*, Blackwell Scientific Publ., 1986.
-  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.
-  Casagrandi R., De Leo G., Gatto M., *101 Problemi di Ecologia*, McGraw-Hill, 2002.