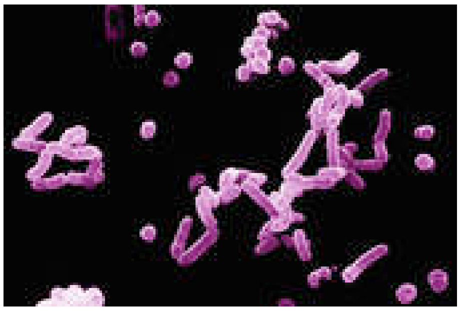
1.1 ESEMPI di DINAMICA DI UNA POPOLAZIONE

1. ***FISSIONE BINARIA* (crescita di cellule, batteri, protozoi…)**

Per **fissione binaria** s' intende il processo di riproduzione asessuata di organismi che avviene per "duplicazione", cioè da un individuo nascono due individui per "separazione". La velocità con cui si riproducono varia da fattori ambientali, ad esempio il liquido nutrizionale in cui vengono coltivati la temperatura della coltura e altri fattori intrinsechi.

La misura della popolazione è il numero di individui o, meglio, la densità spesso il numero di individui per ml.

Esponiamo il modello più semplice, quello della crescita cellulare in cui si considerano le seguenti ipotesi:

1) da una cellula nascono due cellule figlie dopo un certo tempo, detto tempo di duplicazione (o generazione), è il tempo medio che intercorre fra una generazione cellulare e la successiva.

2) un numero fissato di cellule sono coltivate in un opportuno ambiente con sufficiente nutrimento in modo da evitare il sovraffollamento (cioè mortalità per carenza di nutrimento)

3) le cellule vengono considerate dello stesso tipo e coltivate nelle medesime condizioni, è dato il numero iniziale delle cellule

4) vengono modellizzati solo meccanismi di nascita e di morte, cioè non si tiene conto delle mutazioni.

Il meccanismo di crescita è il seguente: da una cellula ne nascono 2 da 2 diventano 4 ecc.. , dopo n tempi di generazione diventano 2^n***, se consideriamo la fase i in cui non esistono morti.***

Considerando il tempo discreto ad intervalli uguali al tempo di generazione, indichiamo con N_t e N_{t+1} il numero degli individui al tempo t e t+1, **l'equazione che descrive la crescita** è:

(1) $$N_{t+1} = 2\,N_t .$$

Se inizialmente (t=0) ci sono N_0 cellule, per t=1, 2,… si ha:

$N_1 = 2\ N_0$,

$N_2 = 2N_1 = 2(2N_0) = 4N_0$ e così via….

dopo un tempo t = *n* generazioni, ci saranno:

$$N_t = N_0\, 2^n$$

Si ha dunque una crescita geometrica, cioè la soluzione di (1) è una successione geometrica.

In generale nella osservazione di una crescita di questo tipo si conosce il numero delle cellule all'istante iniziale ed il tempo di generazione.

Viceversa il numero delle generazioi n si può calcolare partendo dalla conoscenza di N_0 e N_t applicando ad ambo i membri della (1) il logaritmo (ad es. log in base 10) e si ottiene:

$$\log N_t = \log N_0 + n \log 2$$

da cui:

$$n = \frac{\log N_t - \log N_0}{\log 2}, \qquad \text{essendo } \log 2 = 0{,}301$$

$$n = 3{,}3\ (\log N_t - \log N_0) = 3{,}3 \log(N_t / N_0)$$

il tempo di duplicazione delle cellule t_{gen} è dato da $t_{gen} = t/n$.

Se il logaritmo è in base 2, n è uguale al logaritmo del rapporto fra il numero finale ed il numero iniziale delle cellule.

OSSERVAZIONE: Le colture cellulari avvengono in appositi recipienti e in generale il numero delle cellule è molto "grande",dell'ordine di migliaia, milioni, e non c'è perfetto sincronismo nella duplicazione perciò si potrebbe considerare un modello a tempo continuo.

2. *DINAMICA della POPOLAZIONE di CINGALLEGRA*

Parus Major

Parus caeruleus

Il ciclo di vita della cingallegra (o cinciallegra) ***Parus Major*** può essere schematizzato in questo modo:

- **il rapporto tra i sessi è circa 1:1 (50% maschi e 50% femmine)**
- **l'84% delle uova si schiude e dà luogo a pulcini che sopravvivono fino al primo mese di vita**
- **il 71% dei pulcini si impiuma e raggiunge i tre mesi di vita**
- **solo il 10% dei pulcini impiumati sopravvive all'inverno ed emerge come adulto riproduttivo l'anno successivo**
- **le femmine adulte depongono in media 10 uova all'inizio dell'estate (da 7 a 15 circa)**
- **il 50% degli adulti muore durante l'inverno, la parte rimanente sopravvive fino all'estate dell'anno successivo.**

La popolazione all'inizio dell'estate è composta pertanto da cinciallegre che sono nate in anni diversi, appartengono quindi a diverse generazioni. Le nascite sono sempre sincronizzate e avvengono in una stagione riproduttiva precisa durante l'anno, il tempo viene considerato discreto ad intervalli annuali, gli adulti possono vivere relativamente a lungo (vita media 7 anni) e le generazioni *si sovrappongono*.

In base ai dati e alle ipotesi sopra esposte si determina l'equazione che descrive l'evoluzione nel tempo di questa popolazione.

Siano:

N_t, N_{t+1}

rispettivamente il numero degli individui che nascono o sopravvivono fino al tempo t e t+1 cioè all'inizio di due estati successive.

Il numero delle femmine e dei maschi (rapporto 1 a 1) è $N_t/2$.

L'equazione che descrive l'evoluzione nelle successive annualità è:

$$N_{t+1} = N_t + n - m$$

dove n sono i nati e m i morti nella generazione t e dipendono da N_t

Poiché:

- il numero delle morti è dato da $m = 50\% N_t$
- il numero totale di uova deposte è in media $10 \text{x} N_t/2$
- il numero dei pulcini che raggiungono 1 mese è $0.84 \text{x} 10 \text{x} N_t/2 = 4{,}2\ N_t$
- il numero dei pulcini a 3 mesi è il 71% dei pulcini a 1 mese cioè : $0{,}71 \text{x} 4{,}2 N_t = 2{,}98 N_t$
- il numero pulcini adulti è l'10% dei pulcini a 3 mesi cioè $0{,}298\ N_t$

Allora il numero degli individui all'istante t+1 è dato da:

$$N_{t+1} = N_t/2 + 0.298\ N_t = 0{,}798\ N_t$$

il secondo membro è la somma degli individui già adulti al tempo t N_t e dei nati che sono sopravissuti meno i morti (50% N_t).

Posto $r = 0.798$

L'equazione dell'evoluzione nel tempo è :

(2) $$N_{t+1} = r N_t \qquad t = 1,2,3\ldots \text{ (anni)}$$

Considerando le successive iterazioni si ha

$$N_1 = r N_0$$

$$N_2 = r N_1 = r^2 N_0$$

…….

(3) $$N_t = N_0\ r^t$$

la popolazione di cinciallegre sotto le ipotesi considerate decresce in modo geometrico e tende all'estinzione per t tendente all'infinito essendo $r<1$.

Se ad esempio la popolazione inizialmente ha 1000 individui, l'anno successivo ne avrà 798, dopo un altro anno 637 e così via (si può verificare facilmente con una calcolatrice tascabile), naturalmente se non avvengono cambiamenti.

Il rapporto fra una generazione e la precedente, $r = N_{t+1}/N_t$, si dice **tasso di crescita finito**.

CHE COSA HANNO IN COMUNE I DUE ESEMPI PRECEDENTI?

E' evidente che l' equazione (1) che descrive la crescita cellulare e la (2) che descrive la dinamica della cinciallegra è la stessa (a parte il valore dei parametri) ed esprime che:

L'evoluzione della popolazione è caratterizzata dal fatto che il numero degli individui di una generazione è proporzionale al numero degli individui della generazione precedente.

Tale modello di crescita si dice **crescita malthusiana discreta**

(dal demografo-statistico Malthus ideatore del modello continuo).

La **dinamica malthusiana discreta è caratterizzata dall'equazione alle differenze** (2) la cui soluzione è fornita dalla (3) essendo r un parametro costante per la popolazione. Evidentemente **se *r* è maggiore di 1** la popolazione cresce a dismisura se non intervengono fattori limitanti, **se *r* è uguale a 1** la popolazione rimane costante, **se *r* è minore di 1** la popolazione decresce e tende all'estinzione.

In questo modello si considera la popolazione "isolata".

Questi schemi di comportamento valgono quando **non intervengono altri fattori,** come **immigrazione** o **emigrazione**, cambiamenti dell'ambiente dove vive la popolazione; inoltre è assicurata a tutti la stessa quantità di risorse, **non intervengono** interazioni di **competizione** o **cooperazione** fra individui dentro la popolazione, **sopravvivenza e natalità non sono influenzate** dalla **densità della popolazione stessa**.

Le condizioni sopra citate sono un limite del modello, nella realtà una popolazione quando il numero di individui aumenta introduce fattori di competizione intraspecifica per cui la velocità di crescita diminuisce all'aumentare della popolazione.

In generale ogni popolazione tende a mantenersi in uno stato di equilibrio ottimale per la sua "nicchia". Quindi in condizioni di sovraffollamento o scarsità di individui questo modello non vale in quanto la popolazione adatta il suo comportamento alla situazione in modo diverso.

1.2 EQUAZIONE DI BILANCIO

Se la popolazione **non è isolata** ma esistono **fenomeni di immigrazione e/o di emigrazione** si ha **:**

$$N_{t+1} = N_t + \mathrm{n} - \mathrm{m} + \mathrm{i} - \mathrm{e}$$

che si dice **equazione di bilancio,** dove n, m sono i nati e i morti nella generazione N_t i ed e gli individui immigrati e quelli emigrati.

Il numero delle nascite e delle morti dipende dalla popolazione nell'ambiente in cui si trova mentre l' immigrazione dipende da elementi esterni, l'emigrazione può dipendere da elementi intrinsechi, il sovraffollamento porta ad emigrare, oppure da elementi esterni quali siti appetibili verso cui emigrare. In casi particolari i coefficienti di migrazione possono essere costanti ad esempio se il flusso migratorio è sottoposto a regolamentazione.

1.3 EQUAZIONE MALTHUSIANA DISCRETA

Approfondiamo alcuni aspetti riguardo **l'equazione malthusiana discreta**, che abbiamo introdotto dagli esempi precedenti. E' **un'*equazione alle differenze,*** che può essere espressa nella forma generale :

(1) $N_{t+1} = rN_t$ $t = 0.1,2,3\ldots$, r parametro costante

La (1) è una relazione ricorsiva che dal valore iniziale dato N_0 permette di calcolare un passo alla volta tutti i valori della successione N_t.

La (1) è **un'equazione alle differenze del 1° ordine lineare omogenea**, del 1° ordine perché lega solo due valori consecutivi della successione N_t, lineare omogenea perché il secondo membro è una funzione lineare omogenea di N_t (polinomio di 1° grado).

Tale modello è analogo al modello maltusiano continuo, dal nome dello statistico inglese R.Malthus che per primo propose il modello per descrivere la crescita della popolazione umana nel suo famoso Saggio sulla Popolazione del 1798. L'ipotesi fondamentale per una crescita malthusiana nella dinamica di una popolazione è che tutti i parametri demografici (fertilità, sopravvivenza, ecc.) siano costanti. Il parametro r, detto **tasso finito** intrinseco di crescita gioca un ruolo fondamentale nel determinare i comportamenti dell'evoluzione nel tempo della popolazione.

Se si suppone noto il valore del parametro r e il valore N_0 della popolazione all'istante iniziale, possiamo ricavare la soluzione della (1).

Infatti come abbiamo visto iterando la (1) si individua la soluzione generale dell'equazione malthusiana :

(2) $$N_t = N_0\, r^t$$

Si può affermare evidentemente che :

- **r<1 la popolazione è in declino**
- **r>1 la popolazione è in crescita**
- **r=1 la popolazione è in stato stazionario (** $N_{t+1} = N_t$ **per ogni t) .**

Una popolazione a dinamica malthusiana ha pertanto una crescita di tipo geometrico. Valori di riferimento usuali nel modello maltusiano sono il **tempo di raddoppio (r>1)**, cioè il tempo che impiega la popolazione a raddoppiare il valore iniziale e **il tempo di dimezzamento (r<1)**, il tempo che impiega a dimezzare il valore iniziale.

Ponendo nella (2) $N_t = 2\ N_0$, **r>1,** con t valore incognito del tempo di raddopppio, si ha:

$$2\ N_0 = N_0\, r^t, \qquad \text{da cui } \ln 2 = t \ln r\,, \qquad t = \ln 2/\ln r\,.$$

Dunque il tempo di raddoppio è inversamente proporzionale a ln r. Il tempo di raddoppio non dipende dal valore iniziale perciò è una caratteristica della dinamica: la popolazione raddoppia in un intervallo di tempo pari al tempo di raddoppio.

Analogamente se **r<1 il tempo di dimezzamento** è dato da**:** – ln2/ln *r*.

Per quanto riguarda il parametro *r* si può ricavare con una stima dalle conoscenze sul ciclo di vita della popolazione che si osserva per un certo numero di generazioni. Applicando il logaritmo naturale ad ambo i membri della (2) si ha :

$$\ln N_t = \ln N_0 + t \ln r$$

Posto y = $\ln N_t$ $a = \ln r$, $b = \ln N_0$ è una retta di equazione :

$$y = at + b$$

in un grafico semilogaritmico t in ascissa e $\ln N_t$ in ordinata , una retta di coefficiente angolare ln *r* .

1.3. MODELLO MALTHUSIANO CON IMMIGRAZIONE

ESEMPIO

Nell'esempio della dinamica della cinciallegra si è visto che la popolazione diminuisce con un tasso r = 0,798 cioè diminuisce di circa il 20% all'anno. Allora in queste situazioni per evitare a lungo termine l'estinzione della popolazione si introduce ogni anno un certo numero di cingallegre della stessa specie ad esempio si introducono 1000 esemplari. Posto μ =1000 l'equazione della dinamica viene modificata ed è:

$$\textbf{(1)} \qquad N_{t+1} = rN_t + \mu \qquad t = 0,1,2\ldots$$

Se $r \neq 1$ (in questo caso r<1) considerando le successive iterazioni si ha:

$$N_1 = rN_0 + \mu$$

$$N_2 = rN_1 + \mu = r(rN_0 + \mu) + \mu = r^2 N_0 + \mu(1 + r)$$

$$N_3 = rN_2 + \mu = r^3 N_0 + r(1+r)\mu + \mu = r^3 N_0 + \mu(1 + r + r^2)$$

……

Quindi:

$$N_n = r^n N_0 + \mu(1 + r + \ldots + r^{n-1}) = r^n N_0 + \mu \frac{1 - r^n}{1 - r}$$

cioè **:**

(2) $$N_n = r^n\left(N_0 - \frac{\square}{1 \prod r}\right) + \frac{\square}{1 \prod r}$$

Con i valori dei parametri indicati risulta : $\frac{\square}{1 \prod r}$ = 4950.

La soluzione della (1) è la successione N_n n= 1,2,3…..**data dalla (2)**

COSA SUCCEDE NEL TEMPO?

Dopo 10 anni : N_{10} **= 0,80 (**N_0**- 4950) +4950**

Dopo 20 anni : N_{20} = **0,02 (**N_0**- 4950) + 4950**

Dopo 50 anni : N_{50} **= 0,000013** (N_0**- 4950**) **+4950**

…….

Si osservi che il primo termine diventa trascurabile all'aumentare di n rispetto al valore 4950 questo valore N* = $\frac{\square}{1 \prod r}$ **è il valore a cui tende la popolazione a "stabilizzarsi"; è un punto di equilibrio (stabile) della equazione (1).**

Si dice che N* è punto di equilibrio se N_0= N* implica N_n= N* per ogni n cioè se la popolazione inizialmente è in quel punto vi rimane per sempre .

Quindi nell'esempio considerato con l'immissione annuale di 1000 esemplari la popolazione tende a raggiungere nel tempo il valore di equilibrio, ovviamente se le condizioni dell'ambiente e di riproduzione rimangono le stesse.

IN GENERALE se consideriamo l'equazione (1) si hanno i seguenti comportamenti

Se $|r| < 1$ N_n tende a N* per n □□

se $|r| > 1$ N_n □□ per n □□ , tranne quando N_0 = N*

allora si rimane nello stato di equilibrio.

Se ***r* = -1** N*=□/2 , si dimostra che la soluzione oscilla con periodo 2 attorno al punto □/2 (tranne quando N_0=□/2 che rimane costante).

Se ***r* = 1** nelle successive iterazioni si ha:

$N_1 = N_0 +$ □

$N_2 = N_1 +$ □ $= N_0 + 2$□

………

$N_n = N_0 + n$□

…..

In questo caso la popolazione crescerebbe illimitatamente con n, ma il fenomeno viene poi modificato da fattori autolimitanti.

Quali sono le peculiarità dei modelli che descrivono i fenomeni considerati?

- **il tasso di crescita della popolazione si mantiene costante**
- **le equazioni che reggono i modelli sono equazioni lineari di cui si può determinare la soluzione esplicitamente con una "formula matematica.**

I modelli considerati **sono non dipendenti dalla densità,** nelle successive iterazioni il numero degli individui in ogni passo è una funzione lineare del numero di individui al passo precedente. Molto spesso le popolazioni sono soggette a risorse limitanti: sovrapopolazione, fattori ambientali ed altro ed in questa situazione il tasso di crescita cambia con la popolazione ed in generale diminuisce all'aumentare della popolazione, in questo caso si hanno **modelli dipendenti dalla densità**. Per questi ultimi modelli accade che le equazioni che li descrivono sono equazioni non lineari e quindi nelle successive iterazioni le equazioni cambiano sostanzialmente ed è raro poter determinare una espressione matematica per la soluzione e si ricorre alle soluzioni numeriche.

1.5 ESERCIZI CRESCITA MALTHUSIANA DISCRETA

Esercizio 1: Crescita insetti

Una specie di insetti cresce secondo una dinamica malthusiana discreta con tasso finito r=1,06 *e* con una popolazione iniziale di 50.000 insetti.

Il tempo è misurato in settimane .

a) Determinare $H1$, $H2$, e $H3$ ed in quante settimane la popolazione raddoppia.

b) Se il il tasso è 1,08, determinare in quanto tempo raddoppia la popolazione.

Soluzione

a) Si ha:

$$H_n = (1,06)^n H_0$$

da cui

$H1 = 1,06H0 = 53000$

$H2 = (1,06)\ H1 = 56180,$

$H3 = 1,06H2 = 59551$ . .

Tempo di raddoppio:

$$2H_0 = (1,06)^n H_0$$

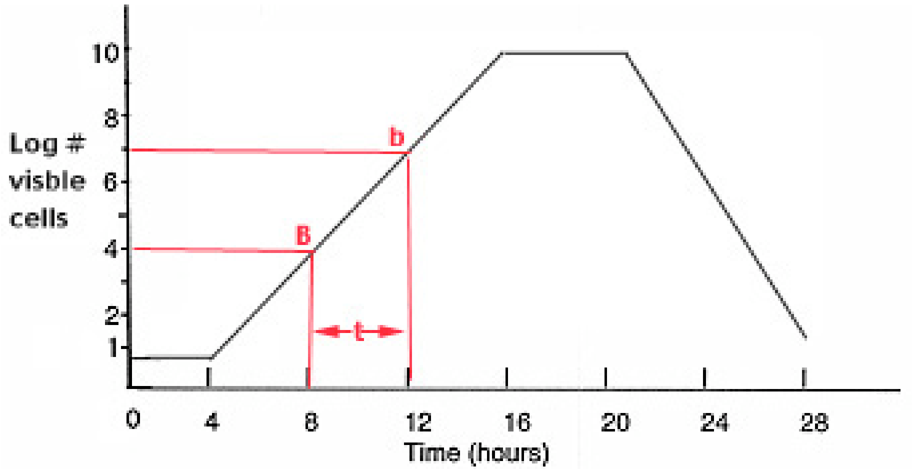
Applicando ad ambo i membri il logaritmo naturale si ha:

$\ln 2 = \ln(1,06^n) = n \ln(1,06)$ da cui si ha: $n = \ln(2)/\ln(1,06) = 11,90$, circa 12 settimane.

b) Procedendo in modo analogo**,** in questo caso il tempo di raddoppio è 9 settimane.

Esercizio 2 : Crescita di batteri

Si ha una popolazione di batteri che in 4 ore cresce da 10.000 a 10 milioni di batteri determinare il tempo di generazione.



In figura viene rappresentato l'andamento di una crescita batterica: in ascissa il tempo misurato in ore, in ordinata il Logaritmo in base 10 del numero dei batteri.

Soluzione

Supponiamo che la crescita batterica segua l'equazione malthusiana della fissione binaria dunque ponendo:

ordinata di B = Log 10.000 = 4 e ordinata di b = Log10.000.000 = 7

Il numero delle generazioni è:

n = 3,3 (Log10.000.000 – Log 10.000.) = 3,3 x 3 = 9,9

Calcolando il tempo in minuti *si ha:* ***tgen* = 240 /9,9 = 24 minuti circa.**

Esercizio 3: Interesse composto

Questo esempio è strettamente legato alla crescita malthusiana
Supponiamo di avere un capitale iniziale P_0 impiegato ad un tasso di interesse annuo *r* il capitale dopo n anni è :

$P_n = (1+r)^n P_0$.

Se l'interesse è invece calcolato ogni 3 mesi, 4 volte all'anno, dopo 1 anno è:

$P_1 = (1+\frac{r}{4})^4 P_0$

dopo n anni è:

$P_n = (1+\frac{r}{4})^{4n} P_0$.

Supponendo un tasso di interesse del 2% all'anno calcolare dopo 10 anni il valore del capitale nei due casi.