Evoluzione di una popolazione (1/2)

Indichiamo con p_n il numero di individui di una popolazione al tempo t_n (n-esimo passo temporale), $p_n \geq 0$.
Introduciamo:

- il *tasso di natalità* τ^{nati}, definito come il numero di individui nati durante il passo n diviso per il numero di individui p_n
- il *tasso di mortalità* τ^{morti}, definito come il numero di individui morti durante il passo n diviso per il numero di individui p_n

Tassi costanti nel tempo? **Risorse limitate**: al crescere della popolazione il tasso di natalità diminuisce e/o quello di mortalità cresce.

$$\tau_n^{\text{nati}} = \tau_0^{\text{nati}} - ap_n \qquad \text{e} \qquad \tau_n^{\text{morti}} = \tau_0^{\text{morti}} + bp_n,$$

dove $\tau_0^{\text{nati}}, \tau_0^{\text{morti}}$, a e b sono tutte costanti positive.
a e b misurano il ***grado di competizione per le risorse*** all'interno della specie.

In assenza di flusso migratorio:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= p_n + \tau_n^{\text{nati}} p_n - \tau_n^{\text{morti}} p_n \\ &= (1 + \tau_n^{\text{nati}} - \tau_n^{\text{morti}}) p_n \\ &= (1 + \tau_0^{\text{nati}} - ap_n - \tau_0^{\text{morti}} - bp_n) p_n \\ &= [(1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}}) - (a+b)p_n] p_n, \end{aligned} \tag{1}$$

Questo è solo un *modello* di evoluzione di una popolazione, detto modello *logistico* o *di Verhulst*.
Domande:

1. Esiste un valore *asintotico* p_∞ della popolazione?
2. Esiste un valore *massimo* $p_{\max}$ della popolazione?

Domanda 1: calcolo di p_∞

$$p_\infty = [(1+\tau_0^{\text{nati}}-\tau_0^{\text{morti}})-(a+b)p_\infty]p_\infty \quad \Longrightarrow \quad p_\infty = \frac{\tau_0^{\text{nati}}-\tau_0^{\text{morti}}}{a+b}.$$

Considerazioni:

- se $\tau_0^{\text{nati}} \le \tau_0^{\text{morti}}$ allora $p_\infty = 0$: la popolazione si **estingue**
- se $\tau_0^{\text{nati}} > \tau_0^{\text{morti}}$ allora $p_\infty \neq 0$: la popolazione si **stabilizza**; “comportamenti strani”?
- al crescere di a e b (competizione) p_∞ **diminuisce**
- limite $a = b = 0$: $p_{n+1} = [(1+\tau_0^{\text{nati}}-\tau_0^{\text{morti}})]p_n$, da cui

$$p_{n+1} = [(1+\tau_0^{\text{nati}}-\tau_0^{\text{morti}})]^n p_1$$

esplosione ($\tau_0^{\text{nati}} > \tau_0^{\text{morti}}$) o **estinzione** ($\tau_0^{\text{nati}} < \tau_0^{\text{morti}}$).

Domanda 2: calcolo di p_{max}

Sotto l’ipotesi $p_n \ge 0$, si ha

$$p_{n+1} \ge 0 \iff [(1+\tau_0^{\text{nati}}-\tau_0^{\text{morti}})-(a+b)p_n]p_n \ge 0$$

da cui

$$0 \le p_n \le \frac{1+\tau_0^{\text{nati}}-\tau_0^{\text{morti}}}{a+b},$$

pertanto

$$p_{\text{max}} = \frac{1+\tau_0^{\text{nati}}-\tau_0^{\text{morti}}}{a+b} > p_\infty.$$

$p_{\text{max}} > p_\infty$?
Sì: possibili fenomeni di *overshooting*, l’assestamento della popolazione avviene in maniera **non monotòna**.

Siccome esiste $p_{\max}$, anziché utilizzare il numero "assoluto" di individui p_n, introduciamo una **popolazione "riscalata"** $x_n = p_n/p_{\max}$ tale che $0 \leq x_n \leq 1$. Da

$$p_{n+1} = [(1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}}) - (a+b)p_n]p_n,$$

dividendo entrambi i membri per $p_{\max}$ e rielaborando si ottiene

$$\begin{aligned}
\frac{p_{n+1}}{p_{\max}} &= [(1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}}) - (a+b)p_n]\frac{p_n}{p_{\max}} \\
&= (1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}}) \left[1 - \frac{a+b}{1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}}}p_n\right] \frac{p_n}{p_{\max}} \\
&= (1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}}) \left[1 - \frac{p_n}{p_{\max}}\right] \frac{p_n}{p_{\max}}
\end{aligned}$$

Introducendo

$$A = 1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}} > 0 \qquad \text{e} \qquad x_n = \frac{p_n}{p_{\max}} = \frac{a+b}{1 + \tau_0^{\text{nati}} - \tau_0^{\text{morti}}}p_n,$$

si ottiene semplicemente

$$x_{n+1} = Ax_n(1 - x_n), \tag{2}$$

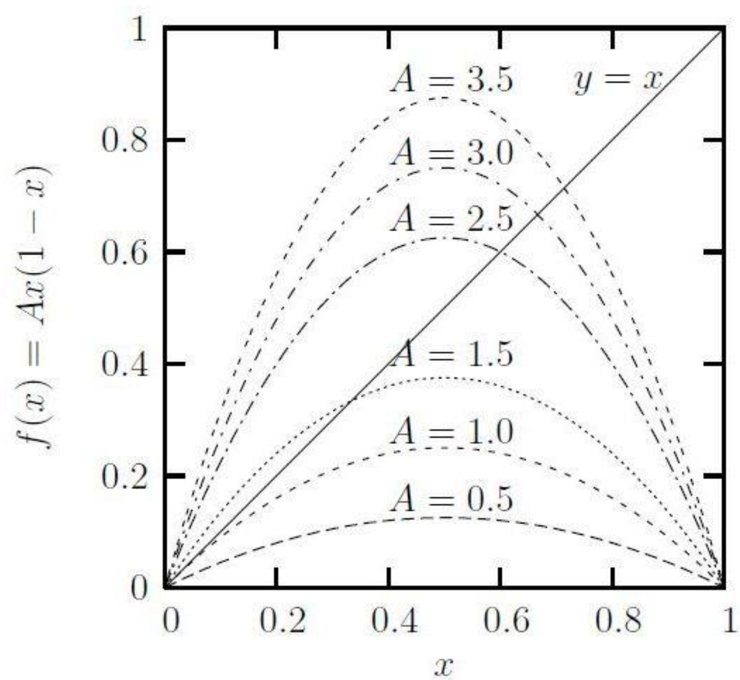
nota come *equazione logistica discreta*.

Domande:

1. Quanto vale x_∞ (valore asintotico normalizzato)?
2. Quali valori può assumere A in modo che la popolazione normalizzata x_n sia sempre $0 \leq x_n \leq 1$?
3. Si può pensare ad un *metodo grafico* per determinare il destino della popolazione normalizzata x_n?

1. calcolo di x_∞:
$$x_\infty = Ax_\infty(1 - x_\infty)$$
da cui
$$x_\infty = 0 \qquad \text{e} \qquad x_\infty = 1 - 1/A.$$
Affinché la specie non si estingua ($x_\infty > 0$), deve essere $1 - 1/A > 0$ che implica $A > 1$.
2. valori ammissibili di A: il vertice della parabola $y = Ax(1-x)$ è $V(1/2, A/4)$, per avere $0 < x_n \leq 1$ deve essere $0 < A/4 \leq 1$ che implica $0 < A \leq 4$.

- per $0 \leq A \leq 1$ si ha $x_\infty = 0$
- per $1 < A \leq 4$ si hanno $x_\infty = 0$ oppure $x_\infty = 1 - 1/A$.



Sì: basta riportare sullo stesso grafico $y = f(x)$ e $y = x$ e poi

1. partire dal dato iniziale x_1 e calcolare $x_2 = f(x_1)$
2. riportare il valore di x_2 sull'asse delle ascisse sfruttando la bisettrice $y = x$
3. calcolare $x_3 = f(x_2)$
4. ...
5. calcolare $x_{n+1} = f(x_n)$
6. se $|x_{n+1} - x_n| < \epsilon$, esci dal ciclo
7. riportare il valore di x_{n+1} sull'asse delle ascisse sfruttando la bisettrice $y = x$ e ripetere dal punto 5

Vedi script Octave.

Stato di equilibrio x_{eq}: un valore che, se raggiunto, fa in modo che la popolazione non evolva più e si mantenga *in equilibrio* su quel valore in eterno.
Per la mappa logistica, $x_{\text{eq}} = Ax_{\text{eq}}(1 - x_{\text{eq}})$:

$$x_{\text{eq}} = 0 \qquad \text{oppure} \qquad x_{\text{eq}} = 1 - 1/A.$$

- Il punto di equilibrio x_{eq} è ***stabile*** se, perturbando il sistema, la risposta non si allontana troppo dal punto di equilibrio.
- Il punto di equilibrio x_{eq} è ***asintoticamente stabile*** se perturbando il sistema, la risposta ritorna, prima o poi (per $n \to \infty$), esattamente al punto di equilibrio.

Sia $f : I \to I, I \subseteq \mathbb{R}$ e

$$x_{n+1} = f(x_n)$$

una generica successione per ricorrenza.
Se δ_n è una perturbazione (positiva o negativa) dello stato di equilibrio al tempo n, al tempo successivo $n+1$ la soluzione è

$$f(x_{\text{eq}} + \delta_n) \neq f(x_{\text{eq}}).$$

Per avere stabilità asintotica la distanza di $f(x_{\text{eq}} + \delta_n)$ dalla soluzione di equilibrio $f(x_{\text{eq}}) = x_{\text{eq}}$ deve essere minore di δ_n, altrimenti la soluzione continuerebbe ad allontanarsi, passo dopo passo, dal punto x_{eq}:

$$|f(x_{\text{eq}} + \delta_n) - f(x_{\text{eq}})| < |\delta_n|.$$

Linearizzando nell'intorno di x_{eq} si ha

$$f(x_{\text{eq}} + \delta_n) = f(x_{\text{eq}}) + f'(x_{\text{eq}})\delta_n + \mathcal{O}(\delta_n^2),$$

da cui

$$|f(x_{\text{eq}} + \delta_n) - f(x_{\text{eq}})| = |f(x_{\text{eq}}) + f'(x_{\text{eq}})\delta_n - f(x_{\text{eq}})| = |f'(x_{\text{eq}})| \cdot |\delta_n|,$$

imporre la stabilità asintotica implica

$$|f(x_{\text{eq}} + \delta_n) - f(x_{\text{eq}})| < |\delta_n| \quad \Longleftrightarrow \quad |f'(x_{\text{eq}})| \cdot |\delta_n| < |\delta_n|$$

da cui la condizione di asintotica stabilità

$$|f'(x_{\text{eq}})| < 1. \tag{3}$$

Si osservi che la condizione (3) è stata ottenuta *linearizzando* il problema di partenza, pertanto questa condizione è detta di ***stabilità asintotica locale***.

Sia $f : I \to I, I \subseteq \mathbb{R}$ una funzione di classe C^3 e x_{eq} un punto di equilibrio per la successione definita da $x_{n+1} = f(x_n)$. Allora vale il seguente schema:

- se $|f'(x_{eq})| < 1$ allora x_{eq} è (localmente asintoticamente) stabile.
- se $|f'(x_{eq})| > 1$ allora x_{eq} è instabile.
- se $|f'(x_{eq})| = 1$ si ha:
  - se $f'(x_{eq}) = -1$ si ha:
    - se $2f'''(x_{eq}) + 3[f''(x_{eq})]^2 < 0$ allora x_{eq} è instabile
    - se $2f'''(x_{eq}) + 3[f''(x_{eq})]^2 > 0$ allora x_{eq} è (localmente asintoticamente) stabile
  - se $f'(x_{eq}) = 1$ si ha:
    - se $f''(x_{eq}) < 0$ allora x_{eq} è (localmente asintoticamente) stabile superiormente ed instabile inferiormente
    - se $f''(x_{eq}) > 0$ allora x_{eq} è instabile superiormente e (localmente asintoticamente) stabile inferiormente
    - se $f''(x_{eq}) = 0$ si ha
      se $f'''(x_{eq}) < 0$ allora x_{eq} è (loc. asint.) stabile
      se $f'''(x_{eq}) > 0$ allora x_{eq} è instabile

Studiamo la stabilità di x_{eq} sapendo che $f'(x) = A - 2Ax$.

- $x_{eq} = 0$: $f'(0) = A$, $|f'(0)| < 1 \iff |A| < 1$, da cui $0 < A < 1$. Se $0 < A < 1$ la soluzione $x_{eq} = 0$ è l'*unica* possibile, quindi **per** $0 < A < 1$ **la popolazione è condannata all'estinzione**.
- $x_{eq} = 1 - 1/A$: essa esiste solo se $1 < A \leq 4$ e si ha $f'(1 - 1/A) = 2 - A$, la condizione di stabilità è

  $$|2 - A| < 1 \implies 1 < A < 3.$$

  Pertanto, la soluzione $x_{eq} = 1 - 1/A$ **è stabile per** $1 < A < 3$ **e instabile per** $3 \leq A < 4$.

In conclusione:

- $0 < A \leq 1$: estinzione ($x_{eq} = 0$ è unica e stabile)
- $1 < A < 3$: $x_{eq} = 1 - 1/A$ (soluzione stabile)
- $3 \leq A \leq 4$: $x_{eq} = 0$ e $x_{eq} = 1 - 1/A$ sono entrambe instabili... **cosa succede**?

Giochiamo un po' con Octave: per $0 < A < 3$ si osservano varie *transizioni*, in ogni caso c'è *almeno* una soluzione di equilibrio stabile:

- Se $0 < A \leq 1$, ovvero se $\tau_0^{\text{nati}} \leq \tau_0^{\text{morti}}$, allora $x_\infty = 1 - 1/A = 0$ e la specie si estingue.
- Se $1 < A \leq 2$ la popolazione si stabilizza velocemente al valore $1 - 1/A$, indipendentemente dal valore iniziale della popolazione.
- Se $2 < A \leq 3$ la popolazione si stabilizza comunque al valore $1 - 1/A$ ma oscillando attorno ad esso per un po' di tempo. La convergenza risulta molto lenta per $A = 3$.

Cosa succede per $3 < A \leq 4$?

Fatto interessante: **esistono soluzioni stabili per la mappa**

$$x_{n+1} = f^2(x_n),$$

dove $f^2(x)$ è l'iterata seconda di $f(x) = Ax(1-x)$:

$$f^2(x) = f(f(x)) = A^2 x(1-x)(Ax^2 - Ax + 1)$$

Significato biologico: $x_n \in [0,1] \implies 0 \leq f^2(x) \leq 1$. La funzione $f^2(x)$ raggiunge il massimo nei punti

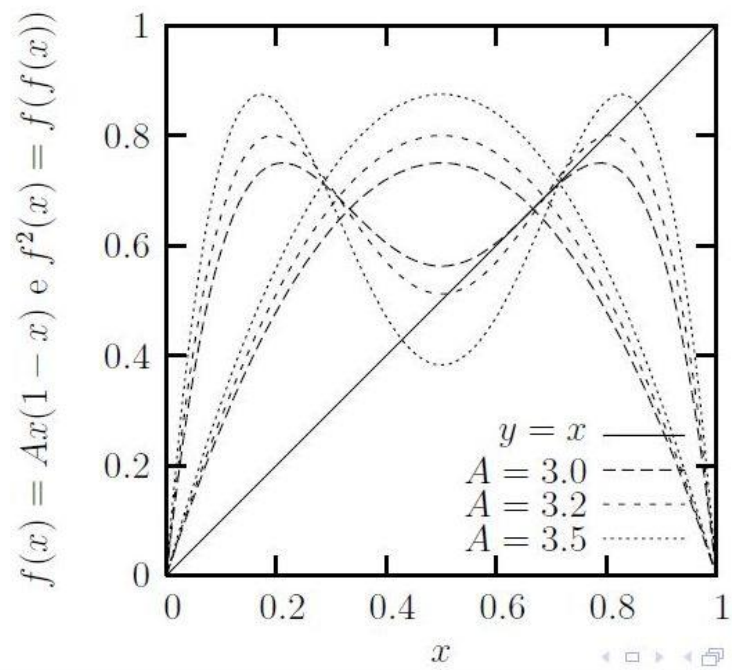
$$x_{\max} = \frac{A \pm \sqrt{A^2 - 2A}}{2A} \quad \implies \quad f^2(x_{\max}) = \frac{A}{4} \quad \implies \quad 0 \leq \frac{A}{4} \leq 1,$$

da cui $0 < A \leq 4$, che è soddisfatta in quanto $3 < A \leq 4$. I punti di equilibrio di $f^2(x)$ sono 4:

$$x = 0, \qquad x = 1 - \frac{1}{A},$$

$$x_+ = \frac{A + 1 + \sqrt{A^2 - 2A - 3}}{2A}, \qquad x_- = \frac{A + 1 - \sqrt{A^2 - 2A - 3}}{2A}.$$

Se x_- e x_+ sono le due soluzioni di equilibrio dell'iterata seconda (che esistono solo per $A \geq 3$) allora **partendo da** $x_0 = x_+$ **si avrà** $x_{2n} = x_+$ **e** $x_{2n+1} = x_- = f(x_+)$.



Calcoliamo la derivata prima di $f^2(x)$:

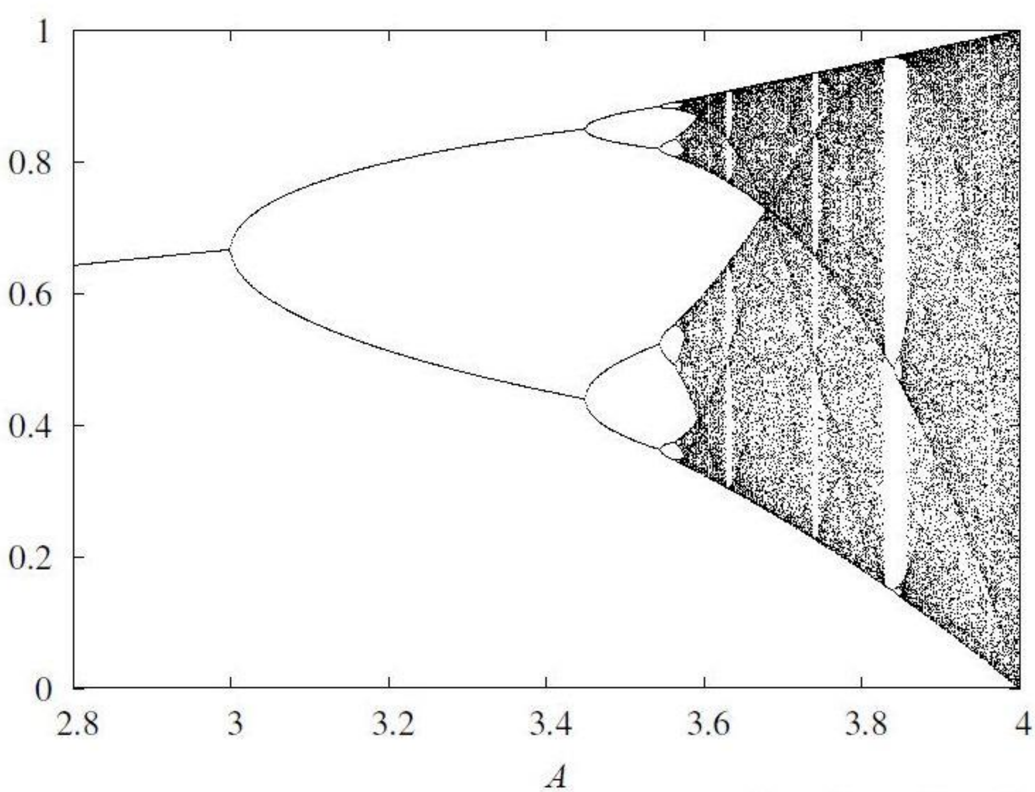
$$\frac{\mathrm{d}\, f^2(x)}{\mathrm{d}\, x} = g(x) = -4A^3x^3 + 6A^3x^2 - 2A^3x - 2A^2x + A^2.$$

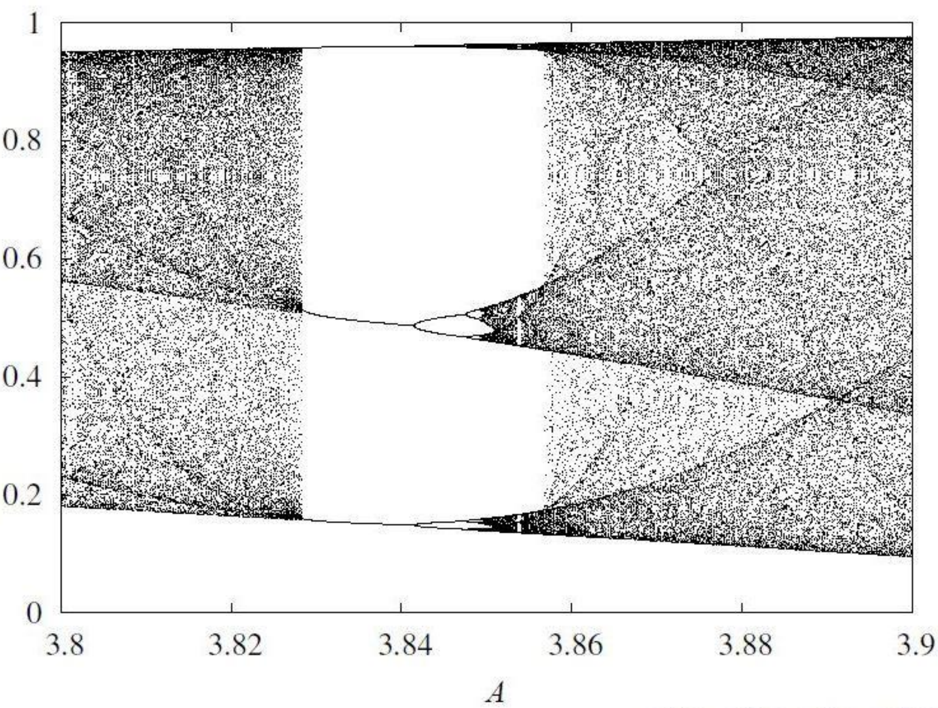
- $x_{\mathrm{eq}} = 0$: $g(0) = A^2$, quindi $x_{\mathrm{eq}} = 0$ è **instabile** essendo $A > 1$.
- $x_{\mathrm{eq}} = 1 - 1/A$: $g(1 - 1/A) = (A-2)^2$, quindi è **instabile** essendo $A > 3$.
- $x_{\mathrm{eq}} = x_\pm$: $g(x_+) = g(x_-) = -(A^2 - 2A - 4)$, da cui la condizione di stabilità $|-(A^2 - 2A - 4)| < 1$, ossia $x_{\mathrm{eq}} = x_\pm$ sono **stabili** per $3 < A < 1 + \sqrt{6} \approx 3.45$.
  Se $1 + \sqrt{6} < A \leq 4$? $x_{\mathrm{eq}} = x_\pm$ sono instabili e si deve ricorrere all'iterata terza (fintanto che essa ammette punti di equilibrio stabili), quindi all'iterata quarta e così via.

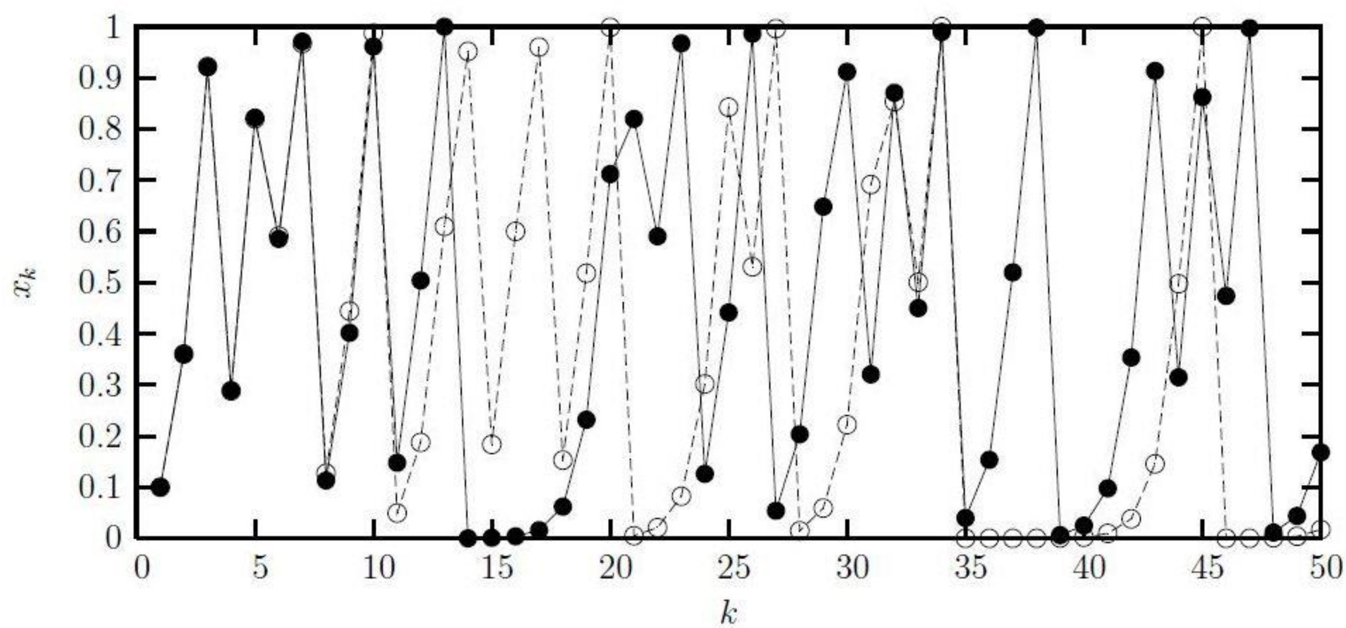
Calcoliamo la derivata prima di $f^2(x)$:

$$\frac{\mathrm{d}\, f^2(x)}{\mathrm{d}\, x} = g(x) = -4A^3x^3 + 6A^3x^2 - 2A^3x - 2A^2x + A^2.$$

- $x_{\mathrm{eq}} = 0$: $g(0) = A^2$, quindi $x_{\mathrm{eq}} = 0$ è **instabile** essendo $A > 1$.
- $x_{\mathrm{eq}} = 1 - 1/A$: $g(1 - 1/A) = (A - 2)^2$, quindi è **instabile** essendo $A > 3$.
- $x_{\mathrm{eq}} = x_{\pm}$: $g(x_+) = g(x_-) = -(A^2 - 2A - 4)$, da cui la condizione di stabilità $|-(A^2 - 2A - 4)| < 1$, ossia $x_{\mathrm{eq}} = x_{\pm}$ sono **stabili** per $3 < A < 1 + \sqrt{6} \approx 3.45$.
  Se $1 + \sqrt{6} < A \leq 4$? $x_{\mathrm{eq}} = x_{\pm}$ sono instabili e si deve ricorrere all'iterata terza (fintanto che essa ammette punti di equilibrio stabili), quindi all'iterata quarta e così via.







$A = 4.0$, confronto tra $x_1 = 0.1000$ (linea continua, pallini pieni) e $x_1 = 0.1001$ (linea tratteggiata, pallini vuoti). Si noti che le due soluzioni sono praticamente sovrapposte fino a $k = 6$, ma poi si allontanano l'una dall'altra.

- se $0 < A \leq 1$ la popolazione è condannata all'estinzione
- se $1 < A \leq 3$ la popolazione raggiunge il valore asintotico $1 - 1/A$ (velocemente se $1 < A \leq 2$, oscillando se $2 < A \leq 3$).
- se $3 < A < 1 + \sqrt{6} \approx 3.44948$ la popolazione oscilla tra 2 (valori che dipendono solo da A): comportamento periodico.
- se $1 + \sqrt{6} < A < 3.54409$ il numero di individui oscilla tra 4 valori
- se $3.54409 < A < 3.56995$ il numero di individui oscilla tra 8 valori, poi 16, etc.
- se $A \approx 3.56995$ non si capisce più niente... **caos matematico!**
- da $A = 1 + \sqrt{8} \approx 3.82843$ si osservano oscillazioni tra 3 valori, poi 6, poi 12 etc. (isole di stabilità)
- se $3.848 < A \leq 4$ ritorna il comportamento caotico

- Modelliamo il comportamento della Natura con delle **leggi deterministiche**, spesso all'apparenza semplici, che hanno sempre bisogno di una **condizione iniziale**.
- Al variare dei parametri queste leggi possono esibire un **comportamento *strano*** (soluzioni periodiche, caotiche).
- Se cambio di poco il dato iniziale, solitamente, **mi aspetto che il risultato cambi di poco**. Per soluzioni caotiche no: variando di pochissimo il dato iniziale si ottengono evoluzioni completamente diverse. **Dipendenza sensibile dalle condizioni iniziali**.
- Ci **sembra** che l'ordine sia sparito: il chaos apparente scaturisce da una **legge deterministica**.
- Esempi in Natura:
  - le previsioni metereologiche (effetto farfalla)
  - la turbolenza (argomento irrisolto della fisica classica)