Corso di “Biologia dei Sistemi”
A.A. 2016/17

Modelli di popolazioni monospecie

Prof. Carlo Cosentino
Dipartimento di Medicina Sperimentale e Clinica
Università degli Studi Magna Graecia di Catanzaro
tel: 0961-3694051
carlo.cosentino@unicz.it
http://bioingegneria.unicz.it/~cosentino
http://wpage.unina.it/carcosen

Utilità dei modelli di popolazioni

- Lo studio e la modellistica delle dinamiche di popolazioni è uno degli argomenti classici della matematica applicata alla biologia
- I modelli sono applicabili a una molteplicità di sistemi
  - Popolazioni umane
  - Popolazioni animali
  - Colonie di insetti
  - Colonie batteriche
  - Studio di ecosistemi
  - Colture cellulari
- Lo scopo principale è quello di effettuare predizioni mediante simulazioni

Storia dei modelli di popolazioni

- Il primo modello di popolazione si attribuisce a Leonardo Fibonacci (detto anche Pisano)
- E' un modello della crescita di una popolazione di conigli e risale al 1202
- Un grosso impulso allo studio dei modelli di popolazioni viene dall'ecologia, dove le applicazioni sono molteplici:
  - Relazione tra specie ed ambiente
  - Interazione/competizione prede-predatori
  - Evoluzione di specie resistenti ai pesticidi

L. Fibonacci (1170-1250)

Popolazioni mono e multispecie

- La prima classificazione dei sistemi di popolazioni può essere effettuata sulla base delle specie presenti
  - Popolazione monospecie: tutti gli individui della popolazione sono della stessa specie, ossia hanno le medesime caratteristiche
  - Popolazione multispecie: gli individui della popolazione hanno caratteristiche differenti e sono accomunabili in sottogruppi in base a tali caratteristiche

Popolazione monospecie

- I modelli di popolazione monospecie sono soprattutto utili in studi di laboratorio, ad es. per prevedere la crescita di una coltura batterica
- Tuttavia, essi possono essere anche applicati a popolazioni multispecie, laddove si vogliano analizzare isolatamente particolari sottosistemi

Modello base di p. monospecie

- Il primo passo nella costruzione di un modello è l’individuazione dello stato: nel caso di popolazione monospecie, lo stato è dato dal numero di individui
- Sia $N(t)$ il numero di individui della specie all’istante t
- Il secondo passo consiste nell’individuare quali sono i fattori che influenzano il cambiamento dello stato
  - Nascita
  - Morte
  - Migrazione

Modello base di p. monospecie

- Possiamo quindi scrivere una prima relazione semi-analitica

$$\frac{dN(t)}{dt} = \text{tasso nascita} - \text{tasso morte} + \text{tasso migrazione}$$

- Si noti che, a rigore, il modello dovrebbe essere discreto, poiché il numero di individui, *N*, può assumere solo valori interi
- In pratica *N* si può assumere reale, in modo da avere un modello continuo le cui dinamiche sono più facili da analizzare
- Per valori elevati di *N* la differenza è trascurabile

Generazione e degradazione

- Un’equazione di questo tipo si chiama **equazione di conservazione** della popolazione e si ottiene mediante un bilancio dei flussi entranti ed uscenti, come in molti altri campi dell’ingegneria
- Modelliamo i singoli termini, anche in questo caso non esiste un’unica scelta, e scelte diverse portano a modelli con caratteristiche differenti
- Tipicamente si assume che i tassi di **generazione** e di **degradazione** di una specie siano proporzionali al **livello di espressione** della specie

Modello di Malthus

T.R. Malthus (1766-1834)

- Tale ipotesi si traduce nel seguente modello (si trascuri per adesso il tasso di migrazione)

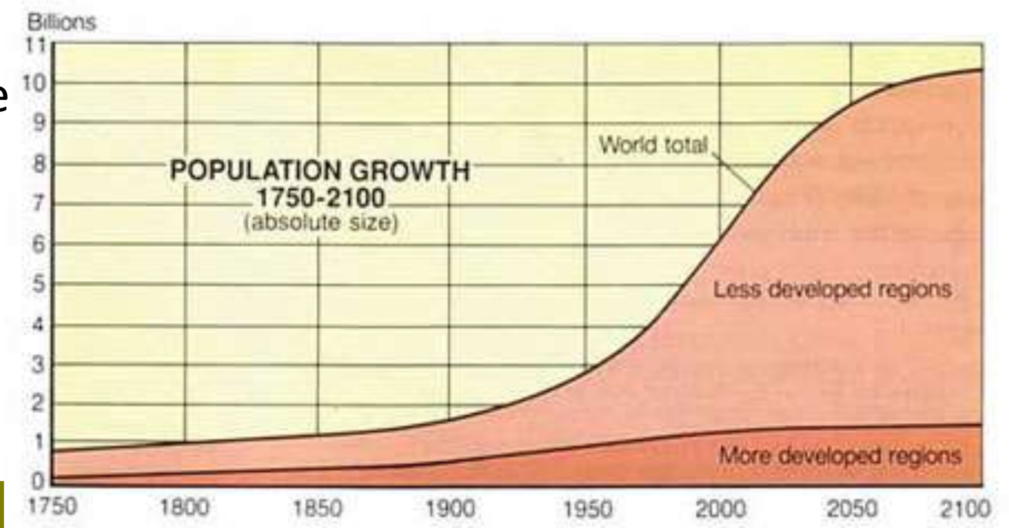
$$\frac{dN(t)}{dt} = bN(t) - dN(t)$$

- dove ***b*** e ***d*** assumono valori costanti e positivi e rappresentano il **coefficiente di crescita** e il **coefficiente di mortalità** rispettivamente.

- Otteniamo un'eq. differenziale ordinaria lineare a coefficienti costanti, la cui soluzione si può calcolare analiticamente dato il livello iniziale $N(0)=N_0$

Analisi del modello di Malthus

- La soluzione è $N(t) = N_0 e^{(b-d)t}$
- Cerchiamo ora di capire se il modello è realistico
- Possiamo avere due casi
  - $b > d$ ⇨ La popolazione cresce indefinitamente
  - $b < d$ ⇨ La popolazione decresce fino ad estinguersi
- Il modello è troppo semplicistico per risultare realistico
  - Andamento della popolazione mondiale ⇨



Analisi del modello di Malthus

- Nel 1975 il 18% circa della popolazione viveva in paesi con tasso di nascita al di sotto della soglia di ricambio (ossia 2.1 bambini per donna)
- Nel 1997 la percentuale era salita al 44% e nel 2015 le Nazioni Unite prevedono che salirà al 67%
- Ogni giorno avvengono 10^8 atti sessuali, risultanti in 910000 concepimenti, di cui la metà sono involontari e produrranno 150000 aborti, un terzo dei quali sarà condotto in condizioni non sicure, provocando 500 morti
- Il modello è chiaramente troppo semplificato!!!

Modello di Verhulst

P.F. Verhulst (1804-1849)

- Dall'analisi dei dati sperimentali e di quelli estrapolati si può evidenziare un fenomeno di **saturazione**

- Il matematico belga Pierre François Verhulst propose il seguente modello, noto anche come **equazione logistica**

$$\frac{dN(t)}{dt} = r\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)N(t)$$

  dove r e K sono costanti positive

- L'idea di base è che il coefficiente di generazione sia funzione del livello attuale di popolazione, N

$$b(t) = r\left(1 - N(t)/K\right)$$

Modello di Verhulst

- La costante K viene detta **capacità di carico** dell'ambiente ed è generalmente determinata dalle risorse disponibili per il sostentamento degli individui

- Annullando la derivata si trovano i due punti di equilibrio del sistema, $N = 0$ e $N = K$
  - L'origine è un equilibrio **instabile**, come si può vedere linearizzando il sistema in 0 e analizzando gli autovalori
  - $N = K$ invece è uno stato di equilibrio **asintoticamente stabile**

- In conclusione, per qualsiasi valore iniziale N_0, piccolo a piacere, il sistema evolverà sempre verso la condizione $N = K$.

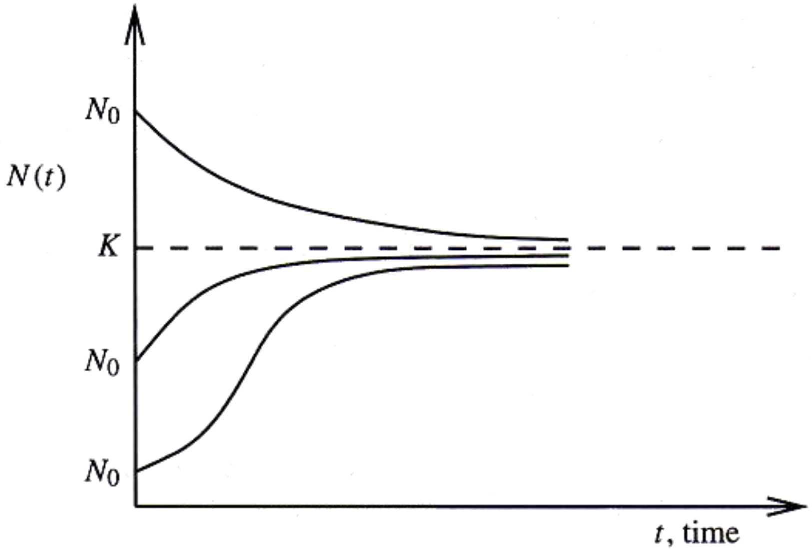
Soluzione analitica del modello di Verhulst

- La soluzione analitica è

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K + N_0\left(e^{rt} - 1\right)}$$

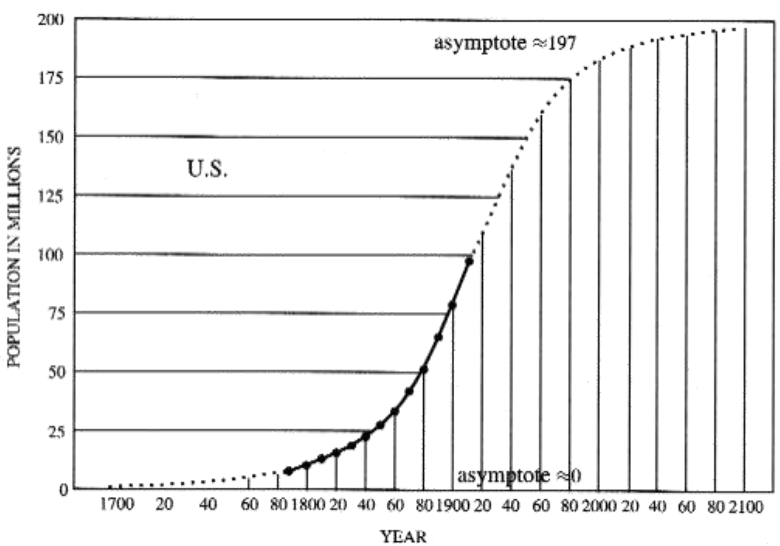
- Se $N_0 > K$ ($N_0 < K$) la curva decresce (cresce) in maniera monotona

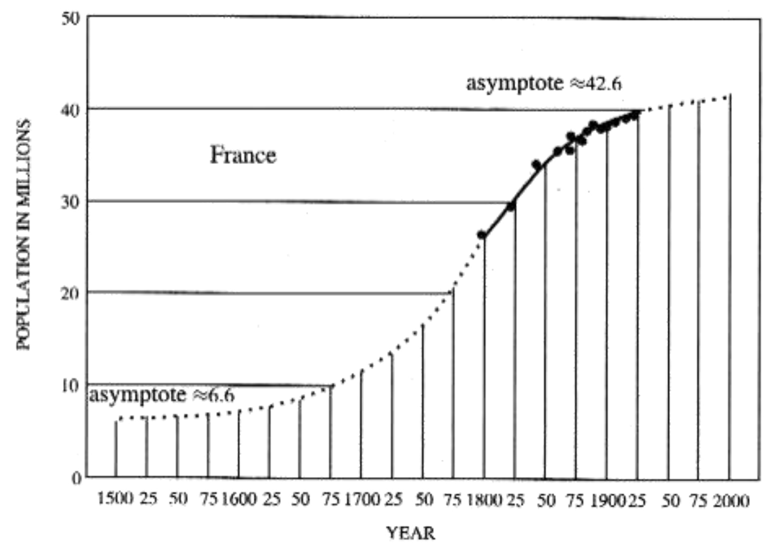
- Nel caso $N_0 < K$ la curva parte diversamente a seconda che sia N_0 maggiore o minore di $K/2$



Confronto con i dati demografici

- Ottimizzando i valori di N_0, K, r è possibile interpolare i dati demografici di vari paesi, come ad es. in (Pearl, 1925)





- Si noti che l'interpolazione risulta soddisfacente solo su alcuni intervalli, mentre gli altri non coincidono!

Interpolazione di dati sperimentali

- Non è corretto validare un modello interpolando solo una parte dei dati sperimentali!
- Un possibile approccio potrebbe consistere nell’introduzione di ulteriori termini correttivi e coefficienti nella espressione
- Tuttavia non conviene complicare il modello solo per ottenere un buon fitting, poiché questo non produce una maggiore comprensione dei meccanismi di base che regolano la dinamica del sistema
- Ogni termine matematico va introdotto come traduzione di un’ipotesi di funzionamento derivata dall’osservazione del sistema originario o mediante un ragionamento logico

Esempio di Modello Monospecie

- L'evoluzione del parassita dell'abete rosso del Canada (*Choristoneura fumiferana*) è stata descritta da Ludwig et al. (1978) mediante un modello simile a quello di Verhulst

$$\frac{dN(t)}{dt} = r_B N(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K_B}\right) - p(N)$$

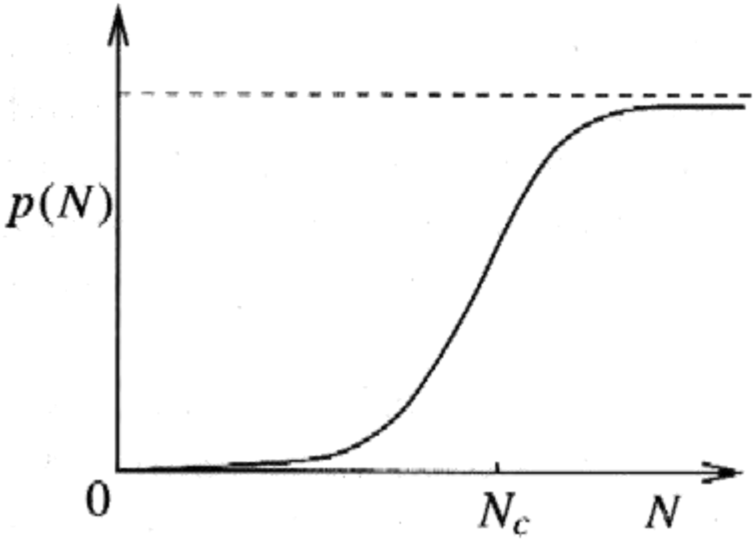
dove r_B è il tasso di nascita e K_B la capacità di carico, che dipende dalla densità di fogliame

- Il termine $p(N)$ tiene conto della predazione da parte degli uccelli e va definito in maniera opportuna

Modello di Predazione

- Da osservazioni sperimentali, si vede che la predazione tipicamente satura per valori alti di N
- Quando la popolazione è bassa, invece, gli uccelli si spostano in altre zone, e quindi la predazione è molto bassa
- Il passaggio da una condizione all'altra è abbastanza brusco, e avviene in prossimità di un valore di soglia, $\boldsymbol{N_c}$
  - Un andamento del genere può essere modellato come

$$p(N) = \frac{BN^2}{\left(A^2 + N^2\right)}$$



Modello Completo di Parassita dell'Abete Rosso

- Assumendo la suddetta relazione per $p(N)$, otteniamo

$$\frac{dN}{dt} = r_B N\left(1 - \frac{N}{K_B}\right) - \frac{BN^2}{A^2 + N^2}$$

- Il parametro A rappresenta la soglia, N_c , mentre B è il tasso di predazione nella condizione di saturazione
- Il modello comprende quattro parametri: r_B, K_B, A, B
- Possiamo ridurre il numero di parametri da analizzare adimensionalizzando il modello

Adimensionalizzazione

- Nel caso in esame, applicando le trasformazioni

$$u = \frac{N}{A}, \quad r = \frac{Ar_B}{B}, \quad q = \frac{K_B}{A}, \quad \tau = \frac{Bt}{A}$$

  si arriva al modello adimensionalizzato

$$\frac{du}{d\tau} = ru\left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1+u^2}$$

- Si è scelto di prendere come livello unitario la soglia, A
- Il tempo, t, e il tasso di nascita, r_B, sono stati scalati della quantità A/B e B/A, rispettivamente
- Le variabili vanno divise per quantità della stessa dimensione (es. t [tempo] diviso A/B [#]/[tempo^{-1}]=[tempo])

Vantaggi dell'adimensionalizzazione

- Non bisogna preoccuparsi dell'unità di misura
- Si può dire subito se un valore è grande (>>1) o piccolo (<<1)
- Si riduce il numero di parametri da considerare per l'analisi del modello
- Dato un modello, esso si può adimensionalizzare in più modi, scegliendo diverse relazioni di trasformazione
- L'importante è scegliere dei valori di riferimento per normalizzare e rendere tutte le variabili adimensionali

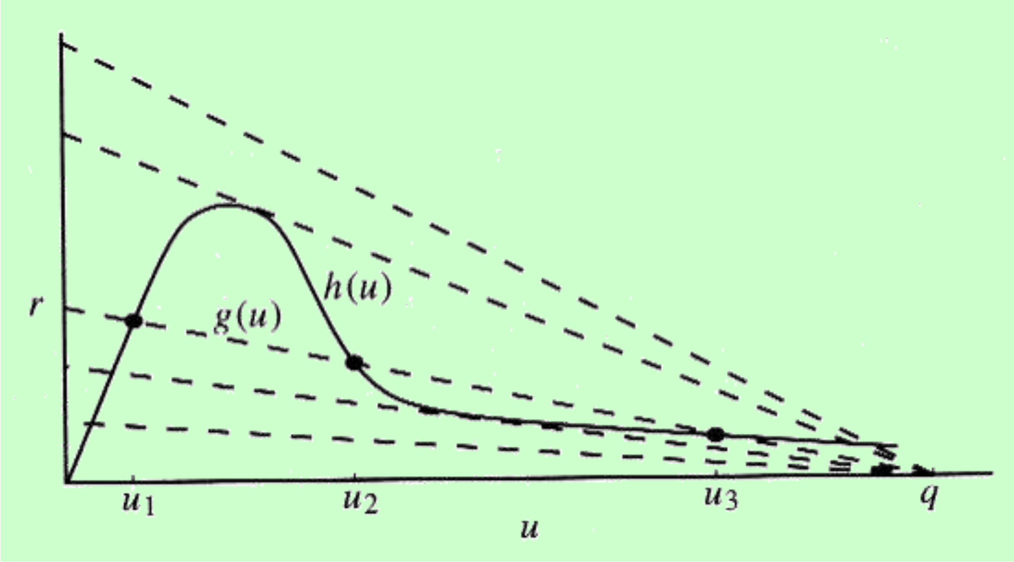
Punti di equilibrio

- Per trovare i punti di equilibrio annulliamo la derivata di u

$$\frac{du}{d\tau} = ru\left(1-\frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1+u^2} = 0 \quad \Rightarrow \quad r\left(1-\frac{u}{q}\right) = \frac{u}{1+u^2}$$

$g(u)$ $h(u)$

Le intersezioni sono i punti di equilibrio: possono essere 1 o 3 a seconda del valore dei parametri r e q



Metodo indiretto di stabilità di Lyapunov

- Dato un sistema

$$\dot{x} = f(x)$$

sia x_e un punto di equilibrio, ossia $f(x_e) = 0$.

- Costruiamo il sistema linearizzato

$$\delta\dot{x} = \left.\frac{\partial f}{\partial x}\right|_{x=x_e} \delta x, \quad \delta x := (x - x_e)$$

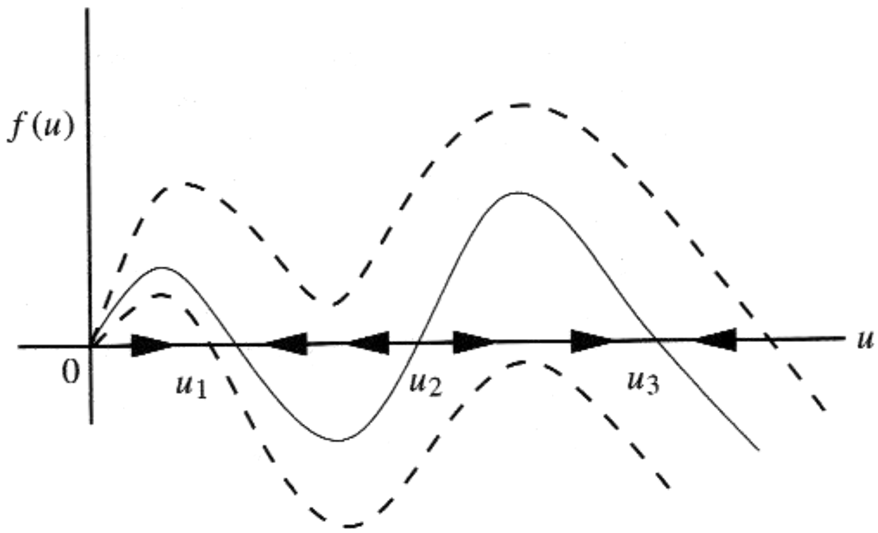
- Il teorema di Lyapunov ci dice che il punto di equilibrio x_e è (localmente) asintoticamente stabile per il sistema nonlineare se lo è anche per il sistema lineare

Punti di equilibrio

- Per determinare la stabilità dei punti di equilibrio bisogna tracciare l'andamento di $f(u)=g(u)-h(u)$ (infatti $du/d\tau=f(u)$)

- L'equilibrio è stabile solo se la df/du è negativa nell'intorno di quel punto, quindi l'origine e il punto u_2 sono instabili, mentre u_1 e u_3 sono asintoticamente stabili

- Infatti, se u aumenta la derivata negativa tende a riportare lo stato all'equilibrio



Modelli più complessi

- Il punto u_1 corrisponde al livello minimo di popolazione di insetti, u_3 a quello di infestazione della foresta
- In circa 4 anni l'infestazione distrugge tutto il fogliame di abete, lasciando che le betulle prendano il sopravvento
- Il tempo di riforestazione per gli abeti è tra i 50 e i 100 anni
- Si deduce che un modello completo dovrebbe comprendere anche la dinamica delle piante (modello multispecie)
- Modelli molto complessi (con più di 80 tra variabili e parametri) sono stati elaborati (Hassell et al. 1999) per portare in conto anche altri fattori

Modelli con ritardo

- Una delle semplificazioni implicitamente considerate nei modelli precedenti consiste nel considerare istantanei gli effetti di un dato tasso di nascita
- Nella realtà, il tasso di nascita attuale si ripercuoterà sulla crescita della popolazione dopo un certo periodo di tempo, dipendente dal periodo di gestazione e dal raggiungimento della maturità riproduttiva
- Un modello più realistico, quindi, dovrebbe essere del tipo

$$\frac{dN(t)}{dt} = f\left(N(t), N(t-T)\right)$$

Eq. logistica con ritardo

- Un'estensione in tal senso dell'equazione logistica è

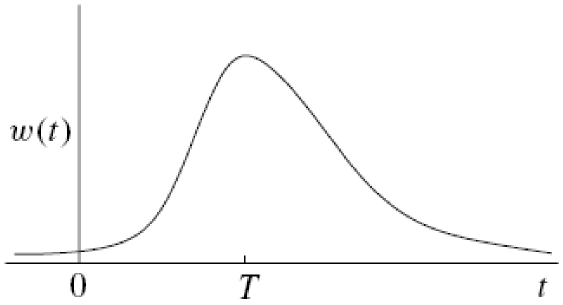
$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t-T)}{K}\right)$$

- In questo modo il tasso di nascita attuale dipende dal livello di popolazione all'istante $t - T$

- In realtà, un modello più accurato dovrebbe basarsi su una media pesata della storia passata, ad es.

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{1}{K}\int_{-\infty}^{t} w(t-s)N(s)ds\right)$$

dove $w(t)$ è una opportuna funzione di peso

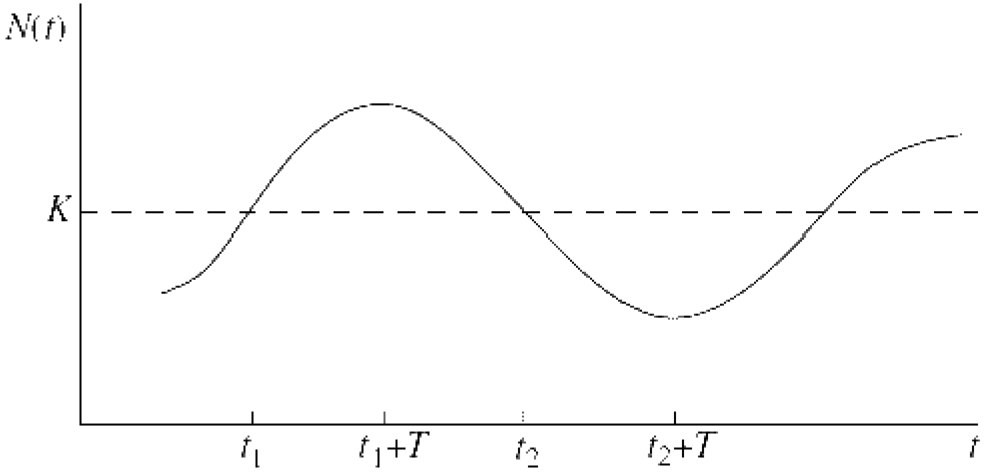


Modelli con andamento periodico

- L'introduzione del ritardo può cambiare profondamente il comportamento del sistema

- In particolare, i modelli con ritardo possono esibire una risposta oscillatoria permanente, ad es. per l'eq. logistica con ritardo

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)\left(1 - \frac{N(t-T)}{K}\right)$$



- Il periodo è dell'ordine di $4T$ (si può dedurre da considerazioni qualitative sull'equazione)

Ciclo limite stabile

- I modelli con ritardo possono esibire dei cicli limite, ossia delle traiettorie periodiche attrattive
- Se, a seguito di una perturbazione, la traiettoria devia dal ciclo limite stabile, essa tende a ritornarvi al cessare della perturbazione
- Vi sono molti sistemi biologici che esibiscono cicli limite
- Una proprietà importante è che un modello monospecie senza ritardo non può mai esibire un ciclo limite

Raccolto di popolazione monospecie

- Uno dei possibili utilizzi dei modelli monospecie consiste nel determinare la strategia ottima di raccolto
- Lo sfruttamento della popolazione influisce sul livello di equilibrio, portandolo dalla capacità di carico, K, ad un livello più basso, N_h
- L'obiettivo è quello di lavorare nel punto N_h in cui il tasso di nascita è più grande, in modo da massimizzare lo sfruttamento della popolazione

Ottimizzazione del raccolto

- Si consideri il modello

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - EN = f(N)$$

EN: tasso di sfruttamento

dove si suppone che il raccolto sia proporzionale a N per un fattore E, che dà una misura dell'intensità di sfruttamento

- Annullando $f(N)$ troviamo il nuovo stato di equilibrio, $Nh(E)$, e il livello di resa del raccolto per unità di tempo, $Y(E)$

$$N_h(E) = K\left(1 - \frac{E}{r}\right) > 0 \quad \text{if} \quad E < r \;\Rightarrow\; Y(E) = EN_h(E) = EK\left(1 - \frac{E}{r}\right)$$

Ottimizzazione del raccolto

- Se $E > r$, chiaramente la popolazione è destinata ad estinguersi
- Supponiamo $E < r$ e troviamo il massimo tasso di sfruttamento $Y(E)$ e lo stato di equilibrio corrispondente

$$Y_M = Y(E)\Big|_{E=r/2} = \frac{rK}{4} \Rightarrow N_h\Big|_{Y_M} = \frac{K}{2}$$

- Analizziamo la stabilità linearizzando nel punto di equilibrio

$$\frac{d(N - N_h)}{dt} \approx \left.\frac{df}{dN}\right|_{N_h} (N - N_h) = (E - r)(N - N_h)$$

- Il punto di equilibrio è asintoticamente stabile se $E < r$

Ottimizzazione del raccolto

- Possiamo analizzare graficamente il comportamento del punto di equilibrio al variare di E