LA LOTTA PER LA SOPRAVVIVENZA

ovvero

il modello logistico

Circa 50 anni dopo l'introduzione del modello di Malthus, il demografo belga Adolphe J. Quetelet (1796,1874) nella sua opera *Sull'uomo e sullo sviluppo delle sue facolta'* (1835) osserva che, proprio come previsto da Malthus, le popolazioni naturali, esseri umani compresi, dopo una fase iniziale di crescita esponenziale non possono evolvere indefinitamente con una "crescita esplosiva".
Infatti l'aumento della numerositá porta inevitabilmente all'innescarsi di **una lotta per la sopravvivenza**

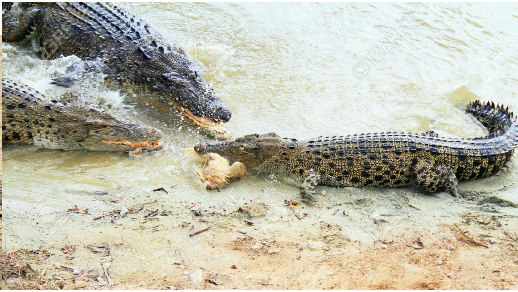
In particolare Quetelet nota che
"*. . . se lo sviluppo (di una polazione isolata) ha luogo fra ostacoli che tendono a frenarlo e che agiscono in maniera uniforme e se lo stato sociale (e ambientale) non muta, la popolazione non cresce indefinitamente, ma tende sempre piu' a diventare stazionaria*".

Adolphe Quetelet (1796-1874)

Tre anni piu' tardi l'allievo di Quetelet, Pierre F. Verhulst (1804- 1849), osserva che il comportamento asintotico della numerosita' verso un valore costante (stazionario) deve essere una conseguenza dell'aumento della numerosita' degli individui.

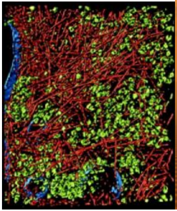
"Gli ostacoli" che anche nel caso che la natalita' superi la mortalita' impediscono la crescita esponenziale della popolazione dipendono dal fatto che, all'aumentare della numerosita', sia le risorse che lo spazio a disposizione di ogni individuo tendono a diminuire.

Come aveva gia' osservato Malthus infatti, le risorse si rinnovano molto piu' lentamente degli individui e cio', prima o poi, genera una **competizione** per procurarsi le risorse.



La competizione rallenta inevitabilmente la crescita della popolazione.

Queste osservazioni sono vere per tutte le popolazioni viventi



Competizione: il modello matematico

Una descrizione matematica del fenomeno deve assumere quindi che il tasso netto di crescita malthusiano r sia "**densita'-dipendente**" (r varia al variare della numerosita' della popolazione)
Verhulst propone che il tasso di crescita r di una popolazione sia una

funzione lineare

della numerosita' $N(t)$ (la piu' semplice funzione possibile).

Nel modello il tasso netto di crescita r è sostituito con un **tasso di crescita dipendente dalla numerositá**

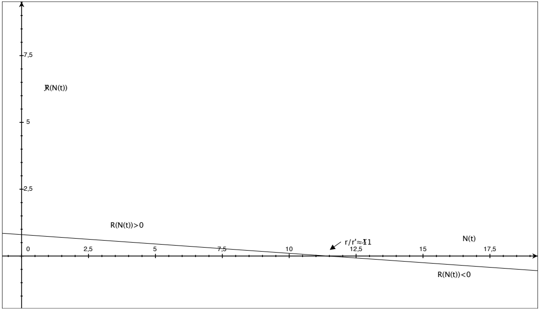
$$R(N(t)) = r - r' N(t)$$

con $r = n - m$ e r' detto **tasso di competizione intraspecifico** fra i membri della popolazione.

$R(N(t))$ è una funzione lineare decrescente di $N(t)$
(all'aumentare di $N(t)$ $R(N(t))$ diminuisce).

Notare che se $N(t)$ <u>trascurabile</u> $\Rightarrow R(N(t)) \approx r$ (''quasi'' il caso malthusiano)
se $N(t)$ <u>grande</u> $\Rightarrow R(N(t))$ diminuisce proporzionalmente all'aumento di $N(t)$

Ad es. se $r = n - m = 0.8$ e $r' = 0.07 \Rightarrow$ il grafico di $R(N(t))$ e'



Notare che, nel caso dell'esempio, $R(N(t)) = 0.8 - 0.07N(t) = 0$ (intersezione della retta con l'asse orizzontale) se

$$N(t) = r/r' = 0.8/0.07 \approx 11.4 \approx 11$$

Quindi, se la popolazione è composta da 11 individui il tasso di crescita è nullo e la numerosita' non aumenta ne' diminuisce.

Se $0 < N(t) < 11$ il tasso $R(N(t) > 0$ (se la popolazione è composta da meno di 11 individui il tasso di crescita è positivo e la popolazione puo' aumentare)

se $N(t)$ grande ($N(t) > 12$), il tasso netto di crescita $R(N(t)) < 0$ (se la popolazione è composta da piu' di 12 individui il tasso di crescita è negativo e la popolazione deve diminuire).

Molte osservazioni sperimentali confermano che all'aumentare della numerosita' segue, prima o poi, una diminuzione nella quantita' di cibo o spazio disponibile e questo conduce inevitabilmente ad una diminuzione della capacita' riproduttiva e ad un aumento della mortalita' della popolazione stessa

Equazione logistica

Introducendo $R(N(t)) = r - r'N(t)$ al posto di r nell'equazione malthusiana si ha l'**equazione logistica**

$$N'(t) = R(N(t))N(t) = [r - r'N(t)]N(t) =$$

$$= r[N(t) - \frac{r'}{r}N^2(t)] = r[N(t) - \frac{N^2(t)}{k}]$$

per definizione, $k = r/r'$= **capacita' portante dell'ambiente** o **soglia ecologica** (in inglese *carrying capacity*)

Il modello descrive una dinamica in cui la variazione istantanea della numerosita' ($N'(t)$) e' determinata da:

1. una crescita malthusiana $rN(t)$

2. "controllata" (frenata) dagli "incontri" che un certo numero di individui ($[r'N(t)]$) ha con i simili della stessa popolazione ($-[r'N(t)]N(t)$)
$\Rightarrow r'=$ tasso di competizione intraspecifico=la percentuale di individui che, incontrando altri individui della popolazione, ne limita la crescita

Il modello logistico

$$N'(t) = r[N(t) - \frac{N^2(t)}{k}]$$

$$N(0) = N_0$$

e' composto da una equazione differenziale del primo ordine **non lineare** (l'incognita $N(t)$ a secondo membro compare alla seconda potenza) e dal dato iniziale.

Si ha **EQUILIBRIO** se $N'(t) = 0$ per ogni valore di t (o equivalentemente $N(t) =$ cost per ogni t.

Visto che $N'(t) = rN(t)[1 - \frac{N(t)}{k}] = 0$

se $N(t) = 0$ (banale) oppure se

per ogni $t \geq 0$ si ha $1 = \frac{N(t)}{k}$ cioe' $N(t) = k$, concludiamo che

se, dall'istante iniziale e per sempre, la popolazione ha una numerosita' corrispondente al valore di soglia ecologica allora e' in equilibrio

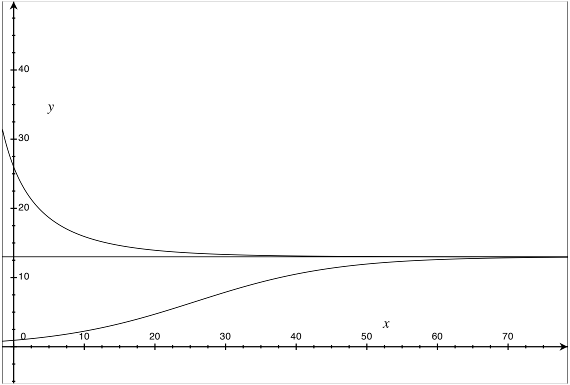
La funzione soluzione dell'equazione logistica

L'equazione logistica $N'(t) = rN(t) - r'N^2(t)$ con dato iniziale $N(0) = N_0$ ha per soluzione la funzione

$$N(t) = \frac{k}{1 + \big(k/(N_0) - 1\big)e^{-rt}}$$

(tutti i calcoli per arrivare a questa formula sono sugli appunti)

Ad esempio per $k = 13$ $r = 0.1$ (quindi $r' = r/k \approx 0.008$) il grafico della soluzione e'



- curva inferiore se $N(0) = 1$
- equilibrio se $N(0) = 13 = k$ (soglia ecologica)
- curva superiore per $N(0) = 26$

Per $t \to \infty$ la curva logistica tende al valore k per ogni dato iniziale (la retta orizzontale $N = k$ e' un asintoto per il grafico della funzione)
Cio' vuol dire che
l'evoluzione logistica asintoticamente evolve sempre verso la soglia ecologica k, decrescendo se $N(0) > k$, crescendo se $N(0) < k$

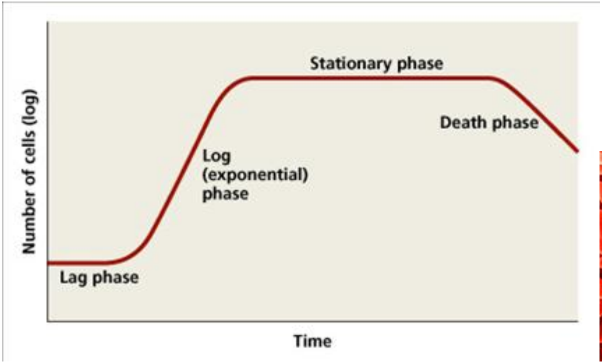
Questo risultato e' confermato studiando il segno della derivata direttamente dall'equazione
- Si ha $N'(t) > 0$ ($N(t)$ crescente) se $1 - \frac{N(t)}{k} > 0$ cioe' se $N(t) < k$ (la numerosita' puo' aumentare se e' inferiore al valore di soglia logistica)
- Si ha $N'(t) < 0$ ($N(t)$ diminuisce) se $N(t) > k$ ((la numerosita' diminuisce se e' superiore al valore di soglia logistica)

Le popolazioni che evolvono in accordo con la legge logistica sono dette, nella letteratura biologica, popolazioni k-selezionate.

Esempi

La crescita batterica é logistica

Il diagramma di una crescita batterica e'



Ai fini della modellizzazione, lo sviluppo di una cultura batterica di laboratorio viene diviso in 4 fasi successive:

- 1. fase iniziale, detta anche di **fase di ritardo** (i batteri appena prodotti si adattano alle condizioni ambientali e iniziano svilupparsi sintetizzando RNA, enzimi e tutte le altre molecole necessarie alla maturazione. In questa fase la numerosita' dei batteri si mantiene pressoche' costante)

- 2. **fase logaritmica** (i batteri iniziano a riprodursi e cio' avviene per duplicazione o, equivalentemente con una crescita esponenziale della numerosita' dei batteri)

Se si misura l'aumento della numerosita' nella scala logaritmica (per definizione $\log(e^x) = x$) la curva di crescita e' lineare. Il coefficiente di inclinazione della retta e' il tasso di crescita della popolazione

- 3. **fase stazionaria** o di **equilibrio** (trascorso un certo tempo la numerosita' delle cellule e' grande, le risorse ambientali iniziano a scarseggiare e prodotti tosssici si accumulano nel mezzo di cultura.
Se il tasso netto di crescita si misura con una legge lineare di tipo logistico $R(N(t)) = r - r'N(t)$ ($N(t)$ =numero cellule) questa fase inizia quando $R(N(t)) = 0$, cioe' $N(t) = r/r' = k$)

- 4. **fase di morte** (tutti i nutrienti si esauriscono, i batteri non si riproducono piu' quindi $r = -m$ e $R(N(t)) = -m - r'N(t) < 0$ la cultura tende ad estinguersi

La modellizzazione e' utile perche' si possono fare previsioni teoriche

IPOTESI: una cultura batterica di laboratorio inizia da un sol batterio, $N(0) = 1$, il tempo e' contato in ore, e' noto da precedenti studi che per quel tipo di batteri $r = 1.94$ l'ora, infine $k = 12000$ cellule per unita' di volume.

Descrizione dell'evoluzione della colonia

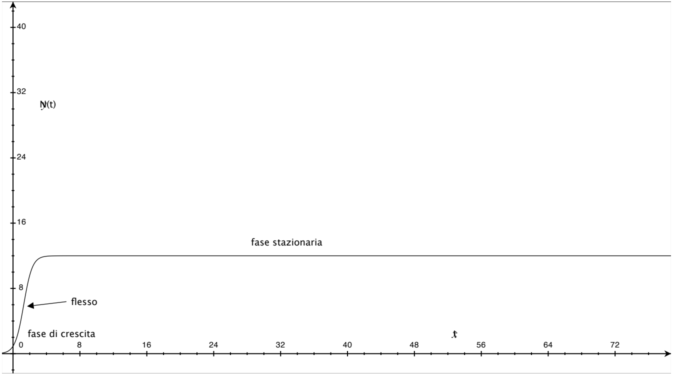
Fino alla fase stazionaria la numerosita' dei batteri varia con legge logistica

$$N(t) = \frac{k}{1 + (k/N(0) - 1)e^{-rt}}$$

Se $k = 12000$, $r = 1.94$ e $N(0) = 1$ si ha

$$N(t) = \frac{12000}{1 + (12000 - 1)e^{-1.94t}}$$

il grafico in scala e'



in questo caso
- la fase di ritardo ha durata trascurabile, infatti se $N(0) = 1$, si ha la prima duplicazione quando

$$N(t) = 2 = \frac{12000}{1 + (12000 - 1)e^{-1.94t}}$$

per $\Rightarrow t \approx 0.36$ (dopo circa 20 minuti avviene la prima duplicazione)
.

- la fase di crescita dura fino al tempo t corrispondente al flesso (nel punto di flesso si ha cambio di concavita' del grafico dall'alto verso i basso).
Per trovare questo tempo si calcolano la derivata prima $N'(t)$ e la seconda $N''(t)$.
Il punto in cui si annulla la derivata seconda $N''(t) = 0$ e' di flesso

Si ha

$$N'(t) = \frac{kr(k/N(0)-1)e^{-rt}}{(1+(k/N(0)-1)e^{-rt})^2}$$

$$N''(t) = \frac{kr^2(k/N(0)-1)e^{-rt}}{(1+(k/N(0)-1)e^{-rt})^3}\left((k/N(0)-1)e^{-rt}-1\right)$$

quindi il flesso si ha per $(k/N(0)-1)e^{-rt}-1=0$, cioe' $k/N(0)-1=e^{rt}$

$$t = \frac{\ln[(k-N(0))/N(0)]}{r} \approx 4.8$$

dopo circa 5 ore la fase esponenziale e' quasi alla fine

La numerosita' e' vicina al valore di soglia $k = 12000$ a meno di 50 unita' quando

$$12000 - N(t) < 50 \quad \Rightarrow \quad \frac{kN(0)e^{rt}}{N(0)(e^{rt}-1)+k} > 11950$$

Questa disequazione ha soluzioni per $t > 7.59$ ore (dopo circa 8 ore la cultura ha raggiunto la fase stazionaria.

La validita' del modello logistico e' stata verificata su quasi tutti gli organismi viventi

In particolare su

- *Escherichia coli* (McKendrick e Kesava Pai - 1911 // Hutchinson - 1978)

- infusori ciliati e protozoi come vorticelle, metopus, parameci, ecc (Robertson - 1921 e 1923)

- parassiti della farina (Chapman - 1928// Holdaway -1932)

- popolazioni umane (Pearl -1925).