

Capitolo 2

Popolazioni malthusiane - I

Thomas Robert Malthus (1766 – 1834), pastore anglicano, demografo ed economista pubblicò nel 1798 il *Saggio sul principio della popolazione e i suoi effetti sullo sviluppo futuro della società*, in cui afferma che

- le popolazioni hanno in sé la capacità di crescere esponenzialmente (o geometricamente)¹;
- qualora tale crescita non sia possibile, si verificano periodiche carestie e conseguenti epidemie (che esercitano quindi un “controllo a posteriori” del livello di popolazione).

Lo sviluppo esponenziale di una popolazione previsto da Malthus di basa su un insieme di ipotesi, che possiamo schematizzare come segue:

- ogni individuo ha a disposizione una quota di risorse (cibo, spazio, partner per la riproduzione, ...) indipendente dalle dimensioni della popolazione;
- la popolazione è isolata: non c'è migrazione o immigrazione, per cui gli unici contributi al livello della popolazione sono le nascite e le morti.
- è escluso un reciproco danneggiamento degli individui, ad esempio per atti aggressivi.
- eventuali altre popolazioni presenti nell'ambiente non interagiscono con lo sviluppo della popolazione in esame, nel senso che la loro presenza non modifica in alcun modo la dinamica che si svilupperebbe in loro assenza.

La malthusianità è quindi una caratteristica di una popolazione soltanto in un particolare tipo di ambiente. Questo può non essere particolarmente benigno: ad esempio, la disponibilità di ampi spazi per la colonizzazione può comportare risorse pro capite costanti, anche se piuttosto scarse. D'altra parte, se tutte le risorse sono abbondanti, la crescita può essere di tipo malthusiano per un lungo periodo di tempo: che ogni individuo può consumare un quantitativo massimo di risorse e la crescita si mantiene malthusiana finché il numero di individui presenti consente a ciascuno di avere a disposizione tale quantitativo.

Nella realtà, moltissime popolazioni non evolvono secondo questo schema. Tipicamente sono malthusiane alcune popolazioni di laboratorio, oppure popolazioni naturali durante la fase di colonizzazione in un ambiente costante.

2.1 Popolazioni malthusiane univoltine

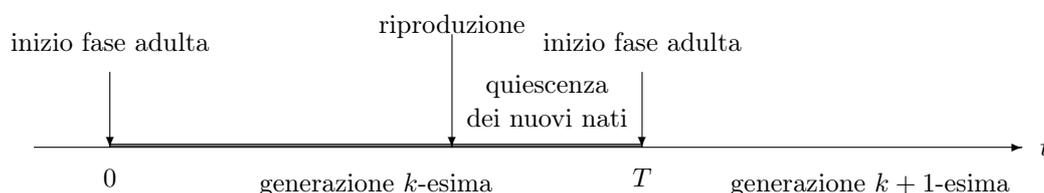
In questo primo modello, supponiamo che gli individui della popolazione abbiano un unico ciclo vitale di durata T (tipicamente un anno) e che nascite, riproduzione e morti abbiano le seguenti caratteristiche:

¹L'osservazione partiva dallo studio delle colonie del New England, dove la disponibilità illimitata di nuove terre fertili aveva portato, come “sviluppo naturale”, ad un accrescimento esponenziale degli abitanti.

1. tutti gli adulti presenti all'inizio del ciclo (al tempo $t = 0$) muoiono entro la fine del ciclo (cioè entro il tempo $t = T$);
2. gli adulti si riproducono in un periodo breve relativamente alla durata del ciclo (si ipotizza cioè una "covata" per anno);
3. i nuovi nati hanno una fase di maturazione ed emergono come adulti all'inizio del ciclo successivo.

Inoltre, se la specie è sessuata, si considerano solo la popolazione femminile (adulti femmine, nuovi nati femmine) e si ipotizza un rapporto numerico costante tra i sessi, in modo che dalla dinamica delle femmine si possa dedurre quella dei maschi.

Appartengono a questo gruppo alcune piante annuali, numerose specie di insetti con periodo larvale, ...



Il modello consta di due parti: la prima - a tempo continuo - rappresenta la dinamica di una generazione di adulti durante il suo ciclo di vita, la seconda - a tempo discreto - rappresenta l'evoluzione della popolazione adulta da un ciclo al successivo.

2.1.1 Modello a tempo continuo

Con riferimento al ciclo che si svolge sull'intervallo $[0, T]$, e riferendoci - se del caso - alla sola popolazione femminile, denotiamo con

- $a(t)$ il numero di adulti sopravvissuti fino al tempo t (una funzione decrescente);
- $\mu(t)$ il tasso di mortalità degli adulti di età t (o, equivalentemente, al tempo t);
- $\nu(t)dt$: numero di individui che un individuo di età t genera nell'intervallo $[t, t + dt]$.

Si noti che $\mu(t)a(t)dt$ rappresenta il numero di adulti che muoiono nell'intervallo $[t, t + dt]$ e pertanto $\mu(t)dt$ è la probabilità che un adulto di età t ha di morire in $[t, t + dt]$.

Per la dinamica della popolazione adulta si ricava allora

$$\begin{aligned} a(t + dt) &= a(t) - a(t)\mu(t)dt \\ \frac{a(t + dt) - a(t)}{dt} &= -a(t)\mu(t) \\ \frac{da}{dt} &= -a(t)\mu(t) \end{aligned}$$

e l'equazione differenziale ha per soluzione

$$a(t) = a(0)e^{\int_0^t -\mu(\xi) d\xi} \quad (2.1)$$

Per la prima ipotesi del modello, tutti gli adulti al tempo T devono essere morti, quindi deve risultare $a(T) = 0$ e il tasso $\mu(\cdot)$ in qualche istante deve divergere, in modo da rendere infinito l'esponente in (2.1) quando $t = T$:

$$0 = a(T) = a(0)e^{-\int_0^T \mu(\xi) d\xi} \Rightarrow \int_0^T \mu(\xi) d\xi = \infty$$

In particolare, non è ipotizzabile un tasso $\mu(t) = \mu = \text{cost.}$

Il rapporto $\frac{a(t)}{a(0)}$ si può interpretare come la frequenza con la quale gli adulti raggiungono

l'età t . Identificando probabilità e frequenza e ponendo $\frac{a(t)}{a(0)} = p(t)$ si ottiene la *probabilità* (o *funzione*) di sopravvivenza $p(t) = e^{-\int_0^t \mu(\xi) d\xi}$, che considereremo in dettaglio nel prossimo capitolo.

Sempre sull'arco di un ciclo, denotando con $b(t)$ il numero di individui generati fino all'istante t , avremo

$$\begin{aligned} b(t + dt) &= b(t) + \nu(t)a(t)dt \\ \frac{b(t + dt) - b(t)}{dt} &= \nu(t)a(t) \\ \frac{db}{dt} &= \nu(t)a(t) \end{aligned}$$

e quindi, essendo $b(0) = 0$ perché all'inizio del ciclo i nati del ciclo precedente sono ormai adulti, si ottiene

$$b(t) = \int_0^t \nu(\xi)a(\xi) d\xi = a(0) \int_0^t \nu(\xi)p(\xi) d\xi \quad (2.2)$$

Introduciamo infine la funzione

$$\phi(t) = \nu(t)p(t)$$

detta *funzione "netta"* (ciò netto delle morti) di *maternità*, di cui approfondiremo le proprietà nel capitolo successivo² Ricaviamo allora

$$b(T) = a(0) \int_0^T \phi(\xi) d\xi = a(0)\rho$$

dove $\rho = \int_0^T \phi(\xi) d\xi$ è detto *tasso netto di riproduzione*.

2.1.2 Modello a tempo discreto

Denotiamo ora con:

- $N(k)$ il numero di adulti presenti all'inizio del ciclo k -esimo;
- $N(k + 1)$ il numero di adulti presenti all'inizio del ciclo $(k + 1)$ -esimo

Se ci riferiamo al modello continuo appena descritto e identifichiamo $a(0)$ con il numero $N(k)$ di adulti presenti all'inizio del ciclo k -esimo, gli adulti $N(k + 1)$ all'inizio del ciclo $(k + 1)$ -esimo sono i nati nel ciclo precedente, ovvero

$$b(T) = \rho a(0) = \rho N(k),$$

che sono sopravvissuti dal momento della nascita fino allo stadio adulto.

Indicato con $\sigma < 1$ il *coefficiente di sopravvivenza* dei nuovi nati fino al raggiungimento dello stadio adulto, si ricava infine

$$N(k + 1) = \sigma b(T) = \sigma \rho N(k) = \lambda N(k). \quad (2.3)$$

Il coefficiente

$$\lambda = \sigma \rho = \sigma \int_0^T p(\xi)\nu(\xi) d\xi = \sigma \int_0^T \phi(\xi) d\xi$$

² $\phi(t)dt$ rappresenta il numero di femmine che una femmina all'istante $t = 0$ in cui raggiunge l'età adulta può aspettarsi di generare nell'intervallo $[t, t + dt]$.

è detto *tasso finito di crescita* della popolazione.

Esso regola la dinamica della popolazione, riassumendo in sé mortalità nello stadio larvale e mortalità e natalità nello stadio adulto. Chiaramente si ha

$$N(k) = \lambda^k N(0)$$

e la popolazione si accresce o si estingue con andamento geometrico a seconda che sia abbia $\lambda > 1$ o $\lambda < 1$.

Qualora si disponga dei dati raccolti periodicamente circa la dimensione della popolazione,

$$N(0), \dots, N(k), N(k+1), \dots, N(K),$$

da (2.3), ponendo

$$y(k) := \ln N(k),$$

si ricava

$$y(k+1) = y(k) + \ln \lambda \tag{2.4}$$

e da una regressione lineare sui dati si può ottenere

$$\ln \lambda = \arg \left\{ \min_x \sum_{i=0}^{K-1} [y(i+1) - y(i) - x]^2 \right\}$$

2.2 E se le popolazioni malthusiane non sono univoltine?

Per molte specie non è possibile distinguere dei cicli di vita nettamente separati fra loro.

La riproduzione può non avere cadenza periodica oppure, pur avendola, gli adulti non muoiono entro la fine del ciclo o i giovani non hanno una fase di quiescenza che duri fino alla fine del ciclo. Coesistono allora nello stesso istante organismi riproduttivi di età diverse e le varie generazioni si sovrappongono.

Supporremo anche che la riproduzione abbia carattere “continuo” (in contrapposizione a “periodico”) intendendo che, pur esistendo un intervallo tra le varie nascite,

- gli individui riproduttori non sono sincronizzati, cioè non si riproducono tutti nel medesimo intervallo di tempo;

- l'intervallo tra i periodi di riproduzione può essere molto breve rispetto alla vita media.

Anche la frequenza delle morti può essere relativamente costante oppure variare nel tempo, ma senza concentrarsi in intervalli particolari.

In queste condizioni vengono meno le condizioni che giustificano la periodizzazione adottata nel paragrafo precedente. Adotteremo sia una rappresentazione a tempo continuo per i fenomeni di riproduzione e di sopravvivenza, sia, quando conveniente, una a tempo discreto, che però non corrisponde più all'esistenza di ciclicità biologiche, ma piuttosto ad esigenze sperimentali, quali ad esempio la cadenza periodica delle misurazioni effettuate sulla popolazione.

Le variabili indipendenti nei modelli non univoltini sono due:

- t : il **tempo**, che si estende al di là del singolo ciclo annuale ed è misurato a partire da un istante convenzionale 0;
- x : l'**età** del singolo componente della popolazione.

A differenza del ciclo degli adulti nel caso univoltino, x e t in generale non coincidono; al tempo t coesistono individui di tutte le età.

Le ipotesi sono ancora quelle riportate all'inizio del capitolo: l'assenza di **migrazione**, la **malthusianità**: ambiente costante e disponibilità di risorse pro capite indipendente dal numero di organismi, e conseguentemente **tassi di natalità e mortalità** indipendenti da t o dalla numerosità della popolazione. Essi possono dipendere invece dall'età x degli individui; in particolare, continueremo a indicare con

- $\mu(x)dx$ la probabilità che un individuo di età x muoia in età compresa in $[x, x + dx]$,
- $\nu(x)dx$ il numero di femmine generate in $[x, x + dx]$ da una femmina di età x .

Come vedremo nel prosieguo del capitolo, quando μ e ν sono indipendenti dall'età la trattazione dei modelli malthusiani non univoltini è molto semplice nel caso deterministico, ma richiede maggior impegno e offre spunti nuovi e interessanti nel caso stocastico. Nei due capitoli successivi considereremo, in ambito deterministico, i modelli con tassi di natalità e mortalità dipendenti dall'età.

2.3 Modelli malthusiani deterministici a tassi costanti

2.3.1 Modello a tempo continuo

Se i tassi di natalità e di mortalità non dipendono dall'età

$$\mu(x) = \mu = \text{cost}, \quad \nu(x) = \nu = \text{cost} \quad \forall x,$$

e indichiamo con $N(t)$ la popolazione (femminile) totale al tempo t , risulta

$$\begin{aligned} N(t + dt) &= N(t) + \nu N(t)dt - \mu N(t)dt \\ \frac{N(t + dt) - N(t)}{dt} &= \nu N(t) - \mu N(t) \\ \frac{dN}{dt} &= (\nu - \mu)N = rN \end{aligned} \quad (2.5)$$

dove, nell'ultimo passaggio, si è posto $\nu - \mu = r$: questo parametro è detto *tasso intrinseco di crescita*.

La soluzione dell'equazione (2.5) è ovviamente:

$$N(t) = N(0)e^{rt}. \quad (2.6)$$

2.3.2 Modello a tempo discreto

Se in (2.6) il tempo t è "campionato" negli istanti interi, si ottiene

$$\begin{aligned} N(k) &= N(0)e^{rk}, \quad k = 0, 1, 2, \dots \\ \frac{N(k+1)}{N(k)} &= \frac{N(0)e^{r(k+1)}}{N(0)e^{rk}} = e^r \\ N(k+1) &= e^r N(k). \end{aligned}$$

Il *tasso finito di crescita* λ , relativo al trascorrere di una unità di tempo, e il tasso intrinseco r sono legati da

$$e^r = \lambda,$$

come nel caso delle specie univoltine. Anche in questo caso la stima di r si riduce ad una regressione lineare utilizzando l'equazione $\log N(k+1) = \log N(k) + r$.

2.4 Introduzione ai modelli stocastici malthusiani

Nei modelli deterministici, che abbiamo considerato finora e ai quali dedicheremo gran parte degli appunti, i livelli delle popolazioni future possono essere individuati con esattezza quando sia nota la popolazione attuale.

Nei modelli stocastici la popolazione futura non può essere individuata con esattezza da quella attuale: tutto quello che possiamo calcolare è la *frequenza* relativa dei risultati che

otterremmo se considerassimo molte repliche della medesima popolazione, inizializzate nello stesso modo all'istante iniziale, e osservassimo lo stato di ciascuna replica in istanti successivi. La dinamica di un modello stocastico è pertanto descritta tramite l'*evoluzione* nel tempo delle sue distribuzioni di probabilità.

Le considerazioni di varia natura che inducono a considerare modelli stocastici in Ecologia delle Popolazioni sono riconducibili genericamente al fatto che i sistemi biologici sono assai complessi e le nostre conoscenze (o il nostro interesse a elementi di dettaglio) rendono problematico il ricorso esclusivo a modelli deterministici. La transizione a un approccio probabilistico è spesso inevitabile quando si modellano fenomeni governati da un grande numero di fattori statisticamente indipendenti, come capita, ad esempio nello studio delle fluttuazioni di una popolazione.

Al riguardo, notiamo che le fluttuazioni sono riconducibili a due distinte classi di fattori, cui corrispondono

una *stocasticità demografica*, dovuta al fatto che il numero di individui presenti è una quantità intera e che i cambiamenti nel livello di una popolazione sono causati da una successione di eventi di nascita e morte dei quali non è predicibile individualmente l'istante di accadimento;

una *stocasticità ambientale*, indotta da variazioni aperiodiche e individualmente non predicibili dell'ambiente in cui la popolazione vive.

Ci limiteremo, qui e in seguito, a considerare la stocasticità demografica, supponendo che l'ambiente sia perfettamente statico.

2.4.1 Il processo lineare di nascita e morte: le ipotesi

Le ipotesi alla base del modello di popolazione si possono riassumere come segue:

1. la consistenza numerica può essere modificata soltanto da eventi di nascita e di morte; sono quindi assenti altri fenomeni (migratori, di colonizzazione etc.) che possono influire sull'evoluzione della popolazione;
2. la riproduzione è di tipo asessuato o, nel caso di una popolazione sessuata, si considera soltanto la sua componente femminile, ipotizzando che la popolazione maschile sia sempre sufficiente;
3. la probabilità che un individuo si riproduca o muoia nell'intervallo Δt non dipende dalla densità della popolazione (ipotesi di malthusianità), né dalle caratteristiche dell'individuo stesso (in particolare dalla sua età x), né dall'istante di tempo t nel quale si considera la popolazione (ambiente costante e individui con caratteristiche morfologiche invarianti)

Indichiamo rispettivamente con

$$\beta\Delta t + o(\Delta t) \quad \text{e} \quad \mu\Delta t + o(\Delta t)$$

le probabilità che un individuo, arbitrariamente scelto nella popolazione, ne generi un altro oppure muoia in un intervallo di ampiezza Δt .

Indichiamo inoltre con $p(N, t)$ la probabilità che al tempo t la popolazione consista di N individui. In termini frequentisti, tale probabilità può essere interpretata considerando un grandissimo numero k di repliche della medesima popolazione e le corrispondenti storie (*realizzazioni*), così da aversi

$$p(N, t) = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{\text{numero delle repliche con } N \text{ individui al tempo } t}{k} \quad (2.7)$$

ν

2.4.2 Le equazioni

Per ogni $N > 0$, l'eventualità che al tempo $t + \Delta t$ la popolazione consti di N individui si presenta se si verifica uno dei casi seguenti

1. al tempo t sono presenti $N - 1$ individui e in $[t, t + \Delta t]$ avviene una nascita;
2. al tempo t sono presenti N individui e in $[t, t + \Delta t]$ non si hanno né nascite, né morti;
3. al tempo t sono presenti $N + 1$ individui e in $[t, t + \Delta t]$ avviene una morte.

Gli altri eventi possibili in $[t, t + \Delta t]$ hanno probabilità di verificarsi infinitesima di ordine superiore rispetto a Δt , essendo connessi all'accadimento di almeno due eventi di nascita e/o morte in $[t, t + \Delta t]$, quindi i casi 1-3 sono mutuamente esclusivi ed esaustivi di tutte le possibilità.

Abbiamo allora, per ogni N positivo,

$$\begin{aligned} p(N, t + \Delta t) &= p(N - 1, t)(N - 1)\nu\Delta t + p(N, t)(1 - N\nu\Delta t)(1 - N\mu\Delta t) \\ &+ p(N + 1, t)(N + 1)\mu\Delta t + o(\Delta t) \end{aligned} \quad (2.8)$$

e, passando al limite per $\Delta t \rightarrow 0$ in

$$\frac{p(N, t + \Delta t) - p(N, t)}{\Delta t} = p(N - 1, t)(N - 1)\nu - p(N, t)N(\nu + \mu) + p(N + 1, t)(N + 1)\mu + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t}$$

si ottiene il sistema di equazioni differenziali (per $N > 0$)

$$\frac{dp(N, t)}{dt} = \nu(N - 1)p(N - 1, t) - (\nu + \mu)Np(N, t) + \mu(N + 1)p(N + 1, t) \quad (2.9)$$

Per $N = 0$, è immediato completare il sistema (2.9) con l'equazione

$$\frac{dp(0, t)}{dt} = \mu p(1, t) \quad (2.10)$$

che si ottiene con un ragionamento analogo al precedente, o semplicemente estendendo il sistema (2.9) ad $N = 0$ con la posizione $p(-1, t) = 0$.

Lo studio della dinamica del modello (2.9 - 2.10) consiste nella determinazione, per ogni valore di $t > 0$, della distribuzione di probabilità

$$p(0, t), p(1, t), p(2, t), \dots$$

a partire da una distribuzione iniziale

$$p(0, 0), p(1, 0), p(2, 0), \dots$$

per la quale si suppone valere la condizione di consistenza $\sum_{N=0}^{\infty} p(N, 0) = 1$.

Spesso la popolazione iniziale $N(0) = i$ è nota con esattezza, e ciò equivale a supporre assegnata una distribuzione iniziale del tipo

$$\begin{aligned} 0 &= p(0, 0) = p(1, 0) = p(2, 0) = \dots = p(i - 1, 0) \\ 1 &= p(i, 0) \\ 0 &= p(i + 1, 0) = p(i + 2, 0) = \dots \end{aligned}$$

Nel caso generale, lo studio del problema non è banale, perché richiede di risolvere simultaneamente infinite equazioni differenziali. Prima di affrontarlo, considereremo due casi particolari, per i quali il sistema di equazioni può essere risolto ricorsivamente: il processo di pura morte e quello di pura nascita, le cui equazioni si ottengono da (2.9 - 2.10) ponendo rispettivamente $\nu = 0$ oppure $\mu = 0$.

2.5 Il processo lineare di pura morte

Ponendo in (2.9 - 2.10) $\nu = 0$ si ottengono le equazioni del processo di pura morte

$$\frac{dp(N, t)}{dt} = -\mu N p(N, t) + \mu(N + 1)p(N + 1, t) \quad (2.11)$$

Esse possono applicarsi, ad esempio, ad una popolazione isolata il cui ambiente sia stato alterato (dall'inquinamento o altro) in modo da annullare le potenzialità riproduttive e per la quale si possa ritenere indipendente dall'età il tasso di mortalità, come si verifica in varie specie di uccelli o di pesci adulti³.

2.5.1 Soluzione delle equazioni

Assumiamo che, con probabilità 1, si abbia $N(0) = i$. Per ogni $t > 0$ risulta allora

$$0 = p(i + 1, t) = p(i + 2, t) = \dots$$

e per $N = i$ la (2.11) diventa

$$\frac{dp(i, t)}{dt} = -\mu i p(i, t) \quad (2.12)$$

che ha per soluzione

$$p(i, t) = e^{-\mu i t}. \quad (2.13)$$

Ponendo $N = i - 1$ in (2.11) e sostituendovi la soluzione (2.13), si ottiene l'equazione

$$\frac{dp(i - 1, t)}{dt} = -\mu(i - 1)p(i - 1, t) + \mu i e^{-\mu i t}, \quad (2.14)$$

che può essere risolta con il metodo di variazione delle costanti. Iterando il procedimento si perviene in un numero finito di passi alla soluzione completa:

$$p(N, t) = \binom{i}{N} e^{-\mu t N} (1 - e^{-\mu t})^{i - N} \quad N \leq i \quad (2.15)$$

La (2.15) può essere ricavata con un ragionamento diverso e molto semplice.

Per (2.13), la probabilità che un individuo singolo sopravviva fino all'istante t è pari a $e^{-\mu t}$, quindi $(1 - e^{-\mu t})$ rappresenta la probabilità che lo stesso individuo muoia in qualche istante dell'intervallo $[0, t]$.

Poiché la sorte di un individuo non ha alcuna influenza su quella degli altri, l'evento che all'istante t siano sopravvissuti N individui degli i presenti al tempo 0 può essere assimilato al risultato di i esperimenti bernoulliani⁴, ciascuno dei quali caratterizzato da una probabilità di successo (sopravvivenza) pari a $p = e^{-\mu t}$ e di insuccesso (morte) pari a $q = (1 - e^{-\mu t})$. La probabilità di avere successo N volte (= N sopravvissuti) in i esperimenti è data da $\binom{i}{N} p^N q^{i - N}$, da cui segue (2.15).

OSSERVAZIONE Nella formula (2.15) μ e t figurano sempre accoppiati nel prodotto μt . Fissata la popolazione iniziale i , la distribuzione di probabilità dipende soltanto da μt : elevati tassi di mortalità danno luogo in breve tempo alla distribuzione di probabilità prodotta da tassi meno elevati su tempi più lunghi.

- **ESERCIZIO 2.5.1** Si verifichi che per ogni $t > 0$ risulta $\sum_{N=0}^i p(N, t) = 1$
- **ESERCIZIO 2.5.2** Derivando rispetto a t la (2.15) si verifichi che la funzione del tempo $p(N, \cdot)$ raggiunge il valore massimo per $\mu t = \ln i - \ln N$
- **ESERCIZIO 2.5.3** La probabilità che al tempo t la popolazione sia estinta è $p(0, t) = (1 - e^{-\mu t})^i$, cioè il prodotto delle probabilità di estinzione di ciascuno degli i individui.

³applicazioni si hanno anche all'obsolescenza di macchine, al decadimento radioattivo etc.

⁴quali il lancio i volte di una moneta

In figura 2.5.1 è riportato l'andamento di $p(N, \cdot)$ per $N = 0, 1, \dots, i$ al variare di μt .

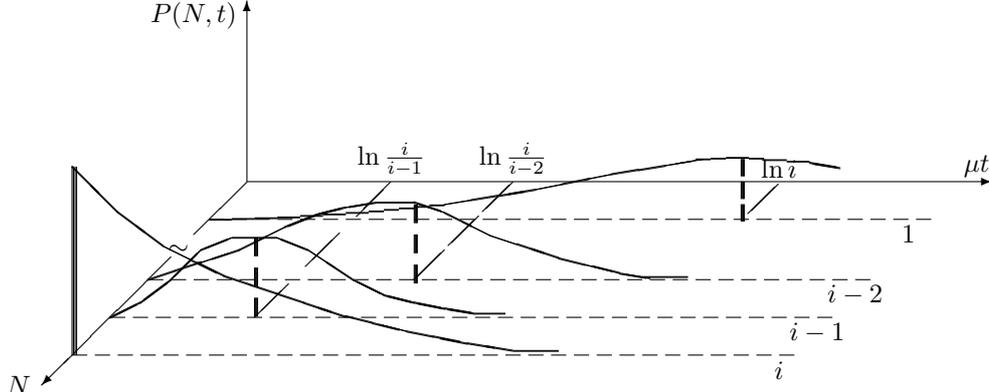


Figura 2.5.1

2.5.2 Valor medio e varianza

Per ogni $t \geq 0$ la successione $\{p(N, t)\}_{N=0,1,\dots,i}$ soddisfa la condizione $\sum_{N=0}^i p(N, t) = 1$, quindi è la distribuzione della variabile casuale $N(t)$ a valori in $\{0, 1, 2, \dots, i\}$. Al tempo t il valor medio della variabile casuale

$$E[N(t)] := \sum_{N=0}^i N p(N, t)$$

può essere calcolato direttamente sostituendo a $p(N, t)$ l'espressione (2.15). In alternativa, si può ottenere moltiplicando per N primo e secondo membro delle (2.11) e sommando per N variabile da 0 a i . Si ottiene l'equazione differenziale

$$\begin{aligned} \frac{dE[N(t)]}{dt} &= -\mu \sum_{N=1}^i N^2 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} N(N+1) p(N+1, t) \\ &= -\mu \sum_{N=1}^i N^2 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} ((N+1)^2 - N-1) p(N+1, t) \\ &= -\mu \sum_{N=1}^i N^2 p(N, t) + \mu \sum_{M=1}^i (M^2 - M) p(M, t) = -\mu \sum_{M=1}^i M p(M, t) \\ &= -\mu E[N(t)] \end{aligned} \quad (2.16)$$

che ha per soluzione

$$E[N(t)] = i e^{-\mu t} \quad (2.17)$$

Il valor medio della popolazione nel modello stocastico è uguale al valore fornito dal corrispondente modello deterministico malthusiano.

Per il calcolo della varianza di $N(t)$, valutiamo prima il momento del secondo ordine $E[N^2(t)] = \sum_{N=0}^i N^2 p(N, t)$. Moltiplicando per N^2 primo e secondo membro di (2.11) e sommando per

N variabile da 0 a i , si perviene all'equazione differenziale

$$\begin{aligned}
\frac{dE[N^2(t)]}{dt} &= -\mu \sum_{N=1}^i N^3 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} N^2(N+1)p(N+1, t) \\
&= -\mu \sum_{N=1}^i N^3 p(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{i-1} ((N+1)^3 - (2N^2 + 3N + 1))p(N+1, t) \\
&= -\mu \sum_{N=0}^{i-1} (2N^2 + 3N + 1)p(N+1, t) = -\mu \sum_{N=0}^{i-1} ((2(N+1)^2 - (N+1))p(N+1, t) \\
&= -2\mu \sum_{M=1}^i M^2 p(M, t) + \mu \sum_{M=1}^i M p(M, t) = -2\mu E[N^2(t)] + \mu E[N(t)] \\
&= -2\mu E[N^2(t)] + \mu i e^{-\mu t} \tag{2.18}
\end{aligned}$$

che può essere integrata per variazione delle costanti. Tenuto conto della condizione iniziale $E[N^2(0)] = i^2$, si ricava

$$E[N^2(t)] = i^2 e^{-2\mu t} + i e^{-2\mu t} (e^{\mu t} - 1) \tag{2.19}$$

A questo punto, il calcolo della varianza è immediato

$$\text{var}[N(t)] = E[N^2(t)] - E^2[N(t)] = i e^{-\mu t} (1 - e^{-\mu t}) \tag{2.20}$$

e con esso anche quello della derivata:

$$\frac{d \text{var} E[N(t)]}{dt} = i \mu e^{-\mu t} (2e^{-\mu t} - 1),$$

che risulta positiva per $t < \frac{1}{\mu} \ln 2$ e negativa per $t > \frac{1}{\mu} \ln 2$.

La (2.20), come è noto, fornisce una misura di quanto differiranno fra loro al tempo t i livelli raggiunti in un "grande" insieme di repliche della medesima popolazione, tutte inizializzate da $N(0) = i$. Inizialmente nulla, poi cresce, raggiungendo il massimo all'istante $t = \frac{1}{\mu} \ln 2$, in cui è massima l'incertezza sul valore della popolazione, poi decresce e tende asintoticamente a zero.

Nel fatto, all'istante iniziale e per $t \rightarrow \infty$ non ci sono incertezze sulla sorte della popolazione: si ha infatti $N(0) = i$ e $N(\infty) = 0$. Appare anche ragionevole aspettarsi che, se il tasso di mortalità μ è molto elevato, sia più rapida l'estinzione della popolazione e l'istante di massima incertezza sulla numerosità si verifichi prima.

2.5.3 Tempi di attesa e tempo di estinzione

Indichiamo con A_N *tempo di attesa al livello N* l'istante $t \geq 0$ in cui si verifica il primo evento di morte in una popolazione che all'istante $t = 0$ si trova al livello N . Ovviamente A_N è una variabile casuale, che può assumere valori reali non negativi.

Se indichiamo con $\pi(t)$ la probabilità che nell'intervallo $[0, t]$ non abbia avuto luogo alcun evento di morte, abbiamo

$$\pi(t + \Delta t) = \pi(t)(1 - \mu N \Delta t),$$

quindi $\frac{d\pi}{dt} = -\mu N$ e infine $\pi(t) = e^{-\mu N t}$.

Distribuzione cumulativa e densità di probabilità della variabile casuale A_N sono allora

$$P\{A_N \leq t\} = 1 - e^{-\mu N t} \quad \text{e} \quad P\{t \leq A_N \leq t + dt\} = \mu N e^{-\mu N t} dt$$

e il valor medio del tempo di attesa è

$$E[A_N] = \int_0^\infty t\mu N e^{-\mu N t} dt = \frac{1}{\mu N} \int_0^\infty (\mu N t) e^{-\mu N t} d(\mu N t) = \frac{1}{\mu N} \int_0^\infty \xi e^{-\xi} d\xi = \frac{1}{\mu N}$$

L'istante in cui una popolazione di livello iniziale i si estingue è una variabile casuale Ω_i , detta *tempo di estinzione*, esprimibile come somma dei successivi tempi di attesa al livello i , al livello $i - 1$, ..., al livello 1, ovvero

$$\Omega_i = A_i + A_{i-1} = \dots + A_1$$

Il valor medio della somma di più variabili casuali è la somma dei valori medi di ciascuna, quindi

$$E[\Omega_i] = \sum_{N=1}^i E[A_n] = \frac{1}{\mu} \left(1 + \frac{1}{2} + \dots + \frac{1}{i-1} + \frac{1}{i} \right) \sim \frac{1}{\mu} (\ln i + \varepsilon) \quad (2.21)$$

dove l'approssimazione vale asintoticamente per $i \rightarrow \infty$ e $\varepsilon = 0,57\dots$ è la costante di Eulero.

- **ESERCIZIO 2.5.4** Da (2.15) si ha la probabilità $p(0, t) = (1 - e^{-\mu t})^i$ che una popolazione, di livello i al tempo 0 al tempo t abbia raggiunto il livello 0 e quindi si sia estinta in qualche istante di $[0, t]$. Poiché la variabile casuale Ω_i da densità di probabilità $\frac{dp(0, t)}{dt}$, si riottienga (2.21) mediante la formula

$$E[\Omega_i] = \int_0^{+\infty} t \frac{dp(0, t)}{dt} dt$$

2.6 Il processo lineare di pura nascita

Se poniamo in (2.9 - 2.10) $\mu = 0$ si ottengono le equazioni del processo di pura nascita

$$\frac{dp(N, t)}{dt} = \nu(N - 1)p(N - 1, t) - \nu N p(N, t) \quad (2.22)$$

Esse possono applicarsi alla crescita di alcune popolazioni di organismi unicellulari che si riproducono per divisione, limitatamente a brevi intervalli di tempo e in condizioni ambientali favorevoli che rendano trascurabile la mortalità (p.es. "fioriture" algali in primavera).

2.6.1 Soluzione delle equazioni

Assumiamo che si abbia, con probabilità 1, $N(0) = i$. Poiché la popolazione non può diminuire, per ogni $t \geq 0$ risulta

$$p(0, t) = p(1, t) = \dots = p(i - 1, t) = 0 \quad (2.23)$$

mentre le altre probabilità di determinano ricorsivamente risolvendo nell'ordine le equazioni

$$\begin{aligned} \frac{dp(i, t)}{dt} &= -\nu i p(i, t) \\ \frac{dp(i + 1, t)}{dt} &= -\nu(i + 1)p(i + 1, t) + \nu i p(i, t) \\ \frac{dp(i + 2, t)}{dt} &= -\nu(i + 2)p(i + 2, t) + \nu(i + 1)p(i + 1, t) \\ \dots &= \dots \end{aligned} \quad (2.24)$$

Dalla prima delle (2.25) si ricava

$$p(i, t) = e^{-\nu i t}. \quad (2.25)$$

Introducendo la funzione (2.25) nella seconda delle (2.25), si ottiene l'equazione

$$\frac{dp(i + 1, t)}{dt} = -\nu(i + 1)p(i + 1, t) + \nu i e^{-\nu i t},$$

che si risolve con la formula di variazione delle costanti

$$p(i+1, t) = \int_0^t e^{-\nu(i+1)(t-\sigma)} \nu i e^{-\nu i \sigma} d\sigma = i e^{-\nu t} [1 - e^{-\nu t}] \quad (2.26)$$

Il procedimento ha evidentemente carattere generale: quando sia nota $p(N, t)$, la probabilità $p(N+1, t)$ è data da

$$p(N+1, t) = \int_0^t e^{-\nu(N+1)(t-\sigma)} \nu N p(N, \sigma) d\sigma$$

e, per induzione, si dimostra valere per ogni $N \geq i$ la formula

$$p(N, t) = \binom{N-1}{i-1} e^{-\nu t i} [1 - e^{-\nu t}]^{N-i} \quad (2.27)$$

Analogamente al modello di pura morte, in (2.27) ν e t sono costantemente accoppiate. Fissata la popolazione iniziale i , la distribuzione di probabilità dipende soltanto dal prodotto νt . In figura 2.6.1 è riportato l'andamento delle funzioni $p(N, t)$ per diversi valori di N al variare di νt .

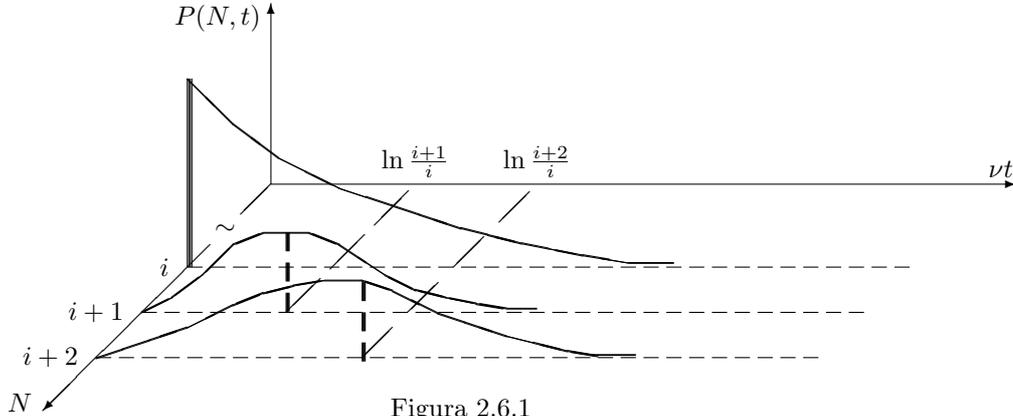


Figura 2.6.1

- ESERCIZIO 2.6.1 Con procedimenti analoghi a quello del processo di pura morte, si verifichi che, per $N \geq i$ le funzioni $p(N, t)$ raggiungono il valore massimo per $\nu t = \ln N - \ln i$.
- ESERCIZIO 2.6.2* Qual è l'interpretazione combinatoria di (2.25) ?

2.6.2 Valor medio, varianza e tempi di attesa

Procedendo come nella sezione precedente, si verifica che nel caso di pura nascita, la media e il momento del secondo ordine di $N(t)$ valgono

$$E[N(t)] = \sum_{N=i}^{+\infty} N p(N, t) = i e^{\nu t} \quad (2.28)$$

$$E[N^2(t)] = \sum_{N=i}^{+\infty} N^2 p(N, t) = i^2 e^{2\nu t} + i e^{\nu t} (e^{\nu t} - 1) \quad (2.29)$$

Ancora una volta il valor medio della popolazione nel modello stocastico è uguale al valore del corrispondente modello deterministico malthusiano.

Quanto alla varianza,

$$\text{var}[N(t)] = E[N^2(t)] - E[N(t)]^2 = i e^{\nu t} (e^{\nu t} - 1) \quad (2.30)$$

essa è una funzione crescente del tempo, com'è da attendersi dal momento che quanto più tempo è trascorso dall'istante iniziale, tanto meno precise in valore assoluto risultano le

previsioni che possono essere formulate circa il livello raggiunto da una popolazione che può soltanto crescere.

Più della varianza, è statisticamente significativa la *dispersione relativa*, ovvero il quoziente della deviazione standard sulla media

$$\delta[N(t)] := \frac{\sqrt{\text{var}[N(t)]}}{E[N(t)]} = \frac{\sqrt{ie^{\nu t}(e^{\nu t} - 1)}}{ie^{\nu t}} \quad (2.31)$$

che asintoticamente per $t \rightarrow +\infty$ vale

$$\delta[N(t\infty)] = \sqrt{\frac{1}{i}} \quad (2.32)$$

Poiché la dispersione relativa misura l'errore medio delle previsioni in rapporto alla dimensione media raggiunta da un gran numero di realizzazioni della popolazione, da (2.32) segue che, quanto più numerosa è la popolazione iniziale, tanto più le previsioni formulate con il modello deterministico forniscono una rappresentazione adeguata dell'evoluzione della popolazione.

In completa analogia con il processo di pura morte, per quello di pura nascita il tempo di attesa A_N nello stato $N \geq i$ ha densità di probabilità $\frac{1}{\nu N} e^{-\nu N t}$ e il suo valor medio è

$$E[A_N] = \frac{1}{\nu N} \quad (2.33)$$

Di conseguenza, il valor medio del tempo di attesa A_i^{2i} necessario per il raddoppio di una popolazione di livello iniziale i è

$$E[A_i^{2i}] = E[A_i] + E[A_{i+1}] + \dots + E[A_{2i-1}] = \frac{1}{\nu} \left(\frac{1}{i} + \frac{1}{i+1} + \dots + \frac{1}{2i-1} \right).$$

Se i è molto grande, ricordando la formula di Eulero per approssimare la somma delle ridotte di una serie geometrica, il valore medio del tempo di attesa per il raddoppio è dato da

$$\frac{1}{\nu} \sum_{N=i}^{2i-1} \frac{1}{N} = \frac{1}{\nu} \left(\sum_{N=1}^{2i-1} \frac{1}{N} - \sum_{N=1}^{i-1} \frac{1}{N} \right) \sim \frac{1}{\nu} (\ln(2i-1) - \ln(i-1)) \quad (2.34)$$

$$= \frac{1}{\nu} \ln \frac{2i-1}{i-1} \sim \frac{1}{\nu} \ln 2 \quad (2.35)$$

- **ESERCIZIO 2.6.3** Si verifichi che la quantità $\frac{1}{\nu} \ln 2$ è il tempo necessario perché la media $E[N(t)] = ie^{\nu t}$ raddoppi, passando dal livello i al livello $2i$, qualunque sia i .

Quindi per grandi valori della popolazione iniziale i il tempo di raddoppio della media $E[N(t)]$ coincide con il valor medio dell'intervallo di tempo $E[A_i^{2i}]$ che la popolazione impiega per passare dal livello i al livello $2i$.

Per piccoli livelli di popolazione iniziale la coincidenza non vale più: ad esempio, per $i = 1$ abbiamo $E[A_1^2] = \frac{1}{\nu}$ mentre la media passa dal livello $E[N(0)] = 1$ al livello $E[N(t)] = 2$ per $t = \frac{1}{\nu} \ln 2 < \frac{1}{\nu}$. Perché?

- **ESERCIZIO 2.6.4** Se la popolazione iniziale i è molto grande, qual è il tempo medio necessario perché la popolazione raggiunga il livello ki , $k \in \mathbb{N}$?

2.7 Il processo lineare di nascita e morte: caso generale

Indichiamo con $G(z, t)$ la *funzione generatrice* della variabile aleatoria N all'istante t

$$G(z, t) = \sum_{N=0}^{+\infty} z^N p(N, t) \quad (2.36)$$

Fissato $t = \bar{t}$, la successione dei coefficienti $p(N, \bar{t})$ è per costruzione la distribuzione di probabilità della variabile casuale N all'istante \bar{t} , e quindi la soluzione all'istante $t = \bar{t}$ del sistema di equazioni (2.9 - 2.10).

2.7.1 Equazione alle dd.pp. per la funzione generatrice

Derivando rispetto al tempo la (2.36) e tenendo conto di (2.9 - 2.10), si ricava

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial G(z, t)}{\partial t} &= \sum_{N=0}^{+\infty} z^N \frac{dp(N, t)}{dt} \\
 &= \sum_{N=2}^{+\infty} z^N \nu(N-1)p(N-1, t) - \sum_{N=1}^{+\infty} z^N (\nu + \mu)Np(N, t) + \sum_{N=0}^{+\infty} z^N \mu(N+1)p(N+1, t) \\
 &= \nu z^2 \sum_{N=2}^{+\infty} z^{N-2} (N-1)p(N-1, t) - (\nu + \mu)z \sum_{N=1}^{+\infty} z^{N-1} Np(N, t) + \mu \sum_{N=0}^{+\infty} z^N (N+1)p(N+1, t) \\
 &= \nu z^2 \sum_{j=1}^{+\infty} z^{j-1} jp(j, t) - (\nu + \mu)z \sum_{j=1}^{+\infty} z^{j-1} jp(j, t) + \mu \sum_{j=1}^{+\infty} z^{j-1} jp(j, t) \\
 &= (\nu z^2 - (\nu + \mu)z + \mu) \frac{\partial G(z, t)}{\partial z}
 \end{aligned}$$

e si conclude che la funzione generatrice soddisfa la seguente equazione differenziale lineare omogenea alle derivate parziali

$$\frac{\partial G(z, t)}{\partial t} - (\nu z^2 - (\nu + \mu)z + \mu) \frac{\partial G(z, t)}{\partial z} \quad (2.37)$$

Abbiamo così ricondotto il problema di risolvere il sistema di infinite equazioni differenziali ordinarie (2.9 - 2.10) con le condizioni iniziali

$$p(i, 0) = 1, \quad p(N, 0) = 0, \quad \forall N \neq i$$

a quello di trovare una soluzione $G(z, t)$ all'equazione alle dd.pp. (2.37) in corrispondenza alla condizione iniziale

$$G(z, 0) = \sum_{N=0}^{+\infty} z^N p(N, 0) = z^i \quad (2.38)$$

La soluzione può essere calcolata per valori di z appartenenti ad un intorno abbastanza piccolo dello zero e quindi per valori di (z, t) appartenenti ad una striscia del piano z, t quale rappresentata in figura 2.7.1. Per ogni intero non negativo N , il coefficiente di z^N nello sviluppo in serie di potenze di z della soluzione $G(z, t)$ individua allora la probabilità $p(N, t)$.

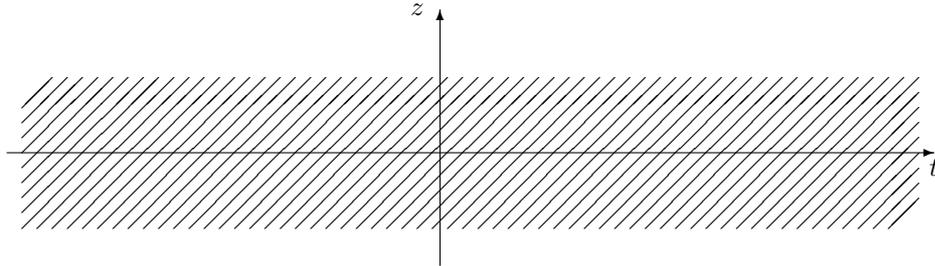


Figura 2.7.1

2.7.2 *Come risolvere l'equazione alle dd.pp.

Premessa

Conviene anzitutto introdurre un breve cenno alla struttura e ai metodi per il calcolo della soluzione generale dell'equazione (2.37), considerandola come un caso particolare della classe di equazioni alle derivate parziali del tipo

$$L(z, t) \frac{\partial G}{\partial t} - M(z, t) \frac{\partial G}{\partial z} = 0 \quad (2.39)$$

Al riguardo , il risultato fondamentale è espresso dal seguente

Teorema 2.7.1 *Se la forma differenziale*

$$L(z, t)dz + M(z, t)dt, \quad L(z, t) \neq 0 \quad (2.40)$$

ammette una primitiva⁵ $U(z, t)$, allora, per ogni funzione regolare f , la funzione composta $f(U(z, t))$ è una soluzione di (2.39).

Viceversa, ogni soluzione di (2.39) è del tipo anzidetto, cosicché $f(U(z, t))$ fornisce, al variare di f la soluzione generale di (2.39)

PROVA Se la forma ammette primitiva U , si ha

$$L = \frac{\partial U}{\partial z}, \quad M = \frac{\partial U}{\partial t}$$

e l'equazione differenziale (2.39) si riscrive come

$$\frac{\partial U}{\partial z} \frac{\partial G}{\partial t} - \frac{\partial U}{\partial t} \frac{\partial G}{\partial z} = \det \begin{bmatrix} \frac{\partial G}{\partial t} & \frac{\partial G}{\partial z} \\ \frac{\partial U}{\partial t} & \frac{\partial U}{\partial z} \end{bmatrix} = 0 \quad (2.41)$$

È evidente che $f(U(z, t))$ risolve l'equazione, perché sostituendo $f(U)$ a G in (2.41) si ottiene

$$\frac{\partial U}{\partial z} \frac{df}{dU} \frac{\partial U}{\partial t} - \frac{\partial U}{\partial t} \frac{df}{dU} \frac{\partial U}{\partial z} = 0$$

Viceversa, se G soddisfa la (2.41), G e U sono funzionalmente dipendenti, essendo nullo lo jacobiano delle due funzioni. Poiché inoltre $\frac{\partial U}{\partial z} = L(z, t)$ è diverso da zero, tale dipendenza è esprimibile nella forma

$$G(z, t) = f(U(z, t))$$

per un'appropriata funzione regolare f e per z sufficientemente prossimo all'origine. Q.E.D.

Quando la forma differenziale associata all'equazione (2.39) non è esatta⁶ (ed è questo il caso dell'equazione (2.37)), poiché i coefficienti $L(z, t)$ e $M(z, t)$ dell'equazione omogenea sono individuati a meno di un fattore moltiplicativo non nullo si può scegliere un fattore integrante $H(z, t)$ tale da rendere

$$H(z, t)L(z, t)dz + H(z, t)M(z, t)dt$$

un differenziale esatto. La soluzione generale dell'equazione

$$H(z, t)L(z, t) \frac{\partial G}{\partial t} - H(z, t)M(z, t) \frac{\partial G}{\partial z} = 0$$

coincide con la soluzione generale di (2.39).

Popolazione iniziale unitaria

Tornando ora alla soluzione di (2.37), premettiamo una semplice osservazione, che ci permetterà di semplificare il problema.

Se $G_1(z, t)$ è la soluzione particolare corrispondente ad una popolazione iniziale unitaria e quindi alle condizioni iniziali $G(z, 0) = z$, la soluzione particolare $G_i(z, t)$ corrispondente a una popolazione iniziale di livello i è data da

$$G_i(z, t) = G_1(z, t)^i. \quad (2.42)$$

Ciò si verifica immediatamente osservando che , se $G_1(z, t)$ soddisfa la (2.37) e risulta $G_1(z, 0) = z$, allora $G_1(z, t)^i$ soddisfa ancora la (2.37) e si ha $G_1(z, 0)^i = z^i$.

La (2.42) si può anche giustificare per altra via, ricordando che la funzione generatrice della somma di più variabili aleatorie indipendenti è il prodotto delle rispettive funzioni generatrici. Nel nostro caso, consideriamo le variabili aleatorie costituite dal numero dei discendenti, al tempo t , dal primo, dal secondo, \dots , dall' i -esimo capostipite, ciascuna con funzione generatrice $G_1(z, t)$. Poiché le linee di discesa da ciascun capostipite non interagiscono, la variabile casuale somma , che dà il numero dei discendenti da i capostipiti al tempo t , è somma di variabili indipendenti ed uguali. Da cui la (2.42).

D'ora in poi supporremo $i = 1$ e calcoleremo $G_1(z, t)$; la soluzione di (2.37) per $i > 1$ si ottiene allora da (2.42).

⁵in questo caso si dice che la forma differenziale è "esatta" o "integrabile"

⁶si rammenta che condizione necessaria per l'esattezza della forma differenziale (2.40) in un campo A è che vi valga la condizione $\frac{\partial L}{\partial t} = \frac{\partial M}{\partial z}$; tale condizione è anche sufficiente se A è semplicemente connesso

Fattore integrante e integrazione della forma differenziale

Come s'è detto, la forma differenziale

$$1 dz + (\nu z - \mu)(z - 1) dt$$

associata alla (2.37) non è integrabile. Tuttavia lo è la forma

$$dU = H(z, t) dz + H(z, t)(\nu z - \mu)(z - 1) dt \quad (2.43)$$

con

$$H(z, t) = \frac{1}{(\nu z - \mu)(z - 1)}$$

L'integrale di (10.27) è allora

$$U(z, t) = \int_0^z \frac{1}{(\nu \xi - \mu)(\xi - 1)} d\xi + \int_0^t dt + \text{cost} = \begin{cases} \frac{1}{(\mu + \nu)} \ln \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1} + t + \text{cost} & \text{se } \nu \neq \mu \\ -\frac{z}{\nu(z - 1)} + t + \text{cost} & \text{se } \nu = \mu \end{cases} \quad (2.44)$$

2.8 Soluzione del processo lineare di nascita e morte

2.8.1 Il caso $\nu \neq \mu$

Se $\nu \neq \mu$, $U(z, t)$ è espressa dalla prima delle (4.11) e quindi la soluzione generale di (2.37) è la famiglia di funzioni

$$\begin{aligned} \left\{ f [(\mu - \nu)(U(z, t) - \text{cost})] \right\}_{f \text{ regolare}} &= \left\{ f \left[(\mu - \nu)t + \ln \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1} \right] \right\}_{f \text{ regolare}} \\ &= \left\{ f \left[e^{(\mu - \nu)t} \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1} \right] \right\}_{f \text{ regolare}} \end{aligned}$$

L'ultima espressione consente di valutare facilmente la funzione generatrice imponendo la condizione iniziale $G(z, 0) = z$, ossia la funzione $G_1(z, t)$ corrispondente alla distribuzione iniziale di probabilità $p_1(N, 0) = 1$. In questo caso si deve infatti determinare una funzione regolare f per la quale sia verificata la condizione

$$z = f \left(\frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1} \right) \quad (2.45)$$

Ponendo

$$x = \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1} \quad \text{e quindi} \quad z = \frac{x - \frac{\mu}{\nu}}{x - 1}$$

si ricava immediatamente la struttura di f :

$$f(x) = \frac{\mu - \nu x}{\nu - \nu x} \quad (2.46)$$

e con essa la struttura di $G_1(z, t)$

$$\begin{aligned} G_1(z, t) &= \frac{\mu - \nu e^{(\mu - \nu)t} \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1}}{\nu - \nu e^{(\mu - \nu)t} \frac{z - \frac{\mu}{\nu}}{z - 1}} = \frac{z[\mu - \nu e^{(\mu - \nu)t}] - \mu[1 - e^{(\mu - \nu)t}]}{z[\nu - \nu e^{(\mu - \nu)t}] - [\nu - \mu e^{(\mu - \nu)t}]} \\ &= \frac{\frac{\mu}{\nu} A(t) - B(t)z}{1 - A(t)z} \end{aligned} \quad (2.47)$$

dove si è posto

$$A(t) := \frac{\nu e^{rt} - \nu}{\nu e^{rt} - \mu}, \quad B(t) := \frac{\mu e^{rt} - \nu}{\nu e^{rt} - \mu}, \quad r := \nu - \mu \quad (2.48)$$

Le probabilità $p(0, t)$, $p(1, t)$, $p(2, t)$, ... sono i coefficienti dello sviluppo di MacLaurin di $G_1(z, t)$, pensata come funzione della variabile z nell'intorno del valore $z = 0$. Dalla espressione finale di (2.47) si ricava

$$\begin{aligned} G_1(z, t) &= \left[\frac{\mu}{\nu} A(t) - B(t)z \right] [1 + A(t)z + A^2(t)z^2 + A^3(t)z^3 + \dots] \\ &= \frac{\mu}{\nu} A(t) + \left[\frac{\mu}{\nu} A^2(t) - B(t) \right] z + \left[\frac{\mu}{\nu} A^3(t) - A(t)B(t) \right] z^2 + \left[\frac{\mu}{\nu} A^3(t) - A^2(t)B(t) \right] z^3 + \dots \end{aligned} \quad (2.49)$$

e quindi

$$\begin{aligned} p(0, t) &= \frac{\mu}{\nu} A(t) = \mu \frac{e^{rt} - 1}{\nu e^{rt} - \mu}, \\ p(1, t) &= \frac{\mu}{\nu} A^2(t) - B(t) = \nu \mu \left[\frac{e^{rt} - 1}{\nu e^{rt} - \mu} \right]^2 - \frac{\mu e^{rt} - \nu}{\nu e^{rt} - \mu} \\ &\dots \quad \dots \end{aligned} \quad (2.50)$$

Per quanto riguarda il comportamento asintotico al divergere del tempo, passando al limite in (2.48) per $t \rightarrow +\infty$ si ricava

$$A(\infty) = \begin{cases} \frac{\nu}{\mu}, & \text{se } r < 0 \\ \mu, & \\ 1, & \text{se } r > 0 \end{cases}, \quad B(\infty) = \begin{cases} \frac{\nu}{\mu}, & \text{se } r < 0 \\ \mu, & \\ 1, & \text{se } r > 0 \end{cases}$$

da cui segue la *probabilità di estinzione*

$$p(0, \infty) := \lim_{t \rightarrow \infty} p(0, t) \begin{cases} 1, & \text{se } r < 0 \\ \frac{\mu}{\nu}, & \text{se } r > 0 \end{cases} \quad (2.51)$$

mentre per ogni altro livello N si trova

$$p(N, \infty) := \lim_{t \rightarrow \infty} P(N, t) = \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{\mu}{\nu} A^{N+1}(t) - B(t)A^{N-1}(t) \right] = 0 \quad (2.52)$$

Pertanto, se la probabilità di morte eccede la probabilità di nascita, l'estinzione della popolazione al divergere del tempo ha probabilità unitaria mentre è nulla la probabilità che la popolazione si trovi asintoticamente a qualche livello $N > 0$.

Se invece la probabilità di morte è inferiore a quella di nascita, l'estinzione è possibile, ma con probabilità asintotica $\frac{\mu}{\nu} < 1$. Per ogni t probabilità complementare a $p(0, t)$ si distribuisce sui valori positivi della variabile casuale ma, qualunque sia $M > 0$, la somma $\sum_{N=1}^M p(N, t)$ al divergere di t tende a zero.

Possiamo concludere che la probabilità asintotica complementare a quella di estinzione è la probabilità che avvenga una *esplosione demografica*, ossia che la popolazione ecceda qualsiasi livello finito.

- **ESERCIZIO 2.8.1** Se il livello iniziale della popolazione è $i > 1$, quando $t \rightarrow \infty$ la probabilità di estinzione è 1 o $(\mu/\nu)^i$, a seconda che sia $\mu > \nu$ o $\mu < \nu$.

2.8.2 Il caso $\nu = \mu$

Con procedimento analogo a quello del caso $\nu \neq \mu$, a partire dalla seconda espressione di $U(z, t)$ fornita da (4.11) si ricava

$$G_1(z, t) = \frac{\nu t + (1 - \nu t)z}{(1 + \nu t) - \nu t z} = \frac{\frac{\nu t}{1 + \nu t} + \frac{1 - \nu t}{1 + \nu t}z}{1 - \frac{\nu t}{1 + \nu t}z} = \frac{A(t) - B(t)z}{1 - A(t)z} \quad (2.53)$$

ovvero una funzione della variabile z con la medesima struttura di (2.47) quando in essa si ponga $\nu = \mu$, ma con coefficienti $A(t)$ e $B(t)$ espressi da

$$A(t) = \frac{\nu t}{1 + \nu t}, \quad B(t) = \frac{-1 + \nu t}{1 + \nu t} \quad (2.54)$$

Sviluppando (2.53) in serie di potenze di z

$$G_1(z, t) = [A(t) - B(t)z][1 + A(t)z + A^2(t)z^2 + \dots] \quad (2.55)$$

$$= A(t) + [A^2(t) - B(t)A(t)]z + [A^3(t) - B(t)A^2(t)]z^2 + \dots \quad (2.56)$$

dai coefficienti dello sviluppo si ricavano le probabilità $p(N, t)$ quando $p(1, 0) = 1$:

$$p(0, t) = \frac{\nu t}{1 + \nu t} \quad (2.57)$$

$$p(N, t) = A^{N+1}(t) - B(t)A^{N-1}(t) = \frac{(\nu t)^{N-1}}{(1 + \nu t)^{N+1}} \quad N \geq 1 \quad (2.58)$$

Al divergere di t , si ha $p(0, t) \rightarrow 1$ e $p(N, t) \rightarrow 0$, $\forall N \geq 1$: anche in questo caso si ha probabilità di estinzione unitaria, e si perviene alla medesima conclusione anche quando la popolazione iniziale ha numerosità $i > 1$.

2.8.3 Media e varianza di $N(t)$

Per il calcolo della media $E[N(t)] = \sum_{N=0}^{\infty} NP(N, t)$, come per il processo di pura morte si utilizzano le equazioni differenziali (2.9) che determinano l'evoluzione delle probabilità:

$$\begin{aligned} \frac{dE[N(t)]}{dt} &= \nu \sum_{N=2}^{\infty} N(N-1)p(N-1, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^2 p(N, t) + \mu \sum_{N=1}^{\infty} N(N+1)p(N+1, t) \\ &= \nu \sum_{N=2}^{\infty} [(N-1)^2 + (N-1)]p(N-1, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^2 p(N, t) \\ &\quad + \mu \sum_{N=0}^{\infty} [(N+1)^2 - (N+1)]p(N+1, t) \\ &= \nu \sum_{M=1}^{\infty} [M^2 + M]p(M, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^2 p(N, t) + \mu \sum_{M=1}^{\infty} [M^2 - M]p(M, t) \\ &= (\nu - \mu)E[N(t)] \end{aligned} \quad (2.59)$$

Ponendo $E[N(0)] = i$ si ottiene

$$E[N(t)] = ie^{(\nu - \mu)t} = ie^{rt}, \quad (2.60)$$

corrispondente alla soluzione del modello malthusiano deterministico con tassi costanti. Si osservi che quando i tassi ν e μ coincidono e quindi il tasso intrinseco di crescita $r = \nu - \mu$ è nullo, il modello deterministico prevede una popolazione che si mantiene costantemente,

e quindi anche asintoticamente, al livello i . Il modello stocastico, invece, prevede che le fluttuazioni casuali associate alla stocasticità demografica conducano asintoticamente e con probabilità unitaria all'estinzione della popolazione, una conclusione che sembra contraddire quella del modello deterministico. E d'altra parte, il modello stocastico sembra accordarsi con quello deterministico, quando si guarda al comportamento della media $E[N(t)]$, che conserva in ogni istante il valore i .

Per chiarire questa apparente contraddizione, osserviamo che

- al crescere di t cresce la probabilità di estinzione $p(0, t)$, che tende monotonamente al valore 1, mentre decresce, tendendo a zero quando $t \rightarrow \infty$, la somma $\sum_{N=1}^{\infty} p(N, t)$, cioè la probabilità che la popolazione non sia estinta;
- d'altra parte rimane costante (si veda il successivo esercizio) la somma della serie

$$\sum_{N=1}^{\infty} Np(N, t) = i, \quad \forall t. \quad (2.61)$$

Il vanificarsi progressivo della probabilità distribuita sui valori positivi della variabile casuale viene compensato, nel calcolo della media, dal concentrarsi di tale probabilità su valori via via più grandi della variabile, in modo che per ogni t , e quindi anche al limite, si abbia $\sum_{N=1}^{\infty} Np(N, t) = i$.

- **ESERCIZIO 2.8.2** Si dimostri la formula (2.61)
 ‡ *Suggerimento: Supponendo $i = 1$, si ponga $x = \nu t$ in (2.58) e si noti che*

$$\sum_{N=1}^{\infty} N \frac{x^{N-1}}{(1+x)^{N+1}} = \frac{d}{dx} \sum_{N=0}^{\infty} \left(\frac{x}{1+x} \right)^N = \frac{d}{dx} (1+x) = 1$$

Se $i > 1$, basta notare che le "linee di discesa" generate da ciascuno degli i capostipiti sono variabili casuali indipendenti.

Considerazioni analoghe possono essere svolte per l'andamento della media quando $\nu - \mu \neq 0$.

Anche per il momento del secondo ordine $E[N^2(t)] = \sum_{N=0}^{\infty} N^2 p(N, t)$ si procede alla determinazione della sua derivata rispetto a t . È lasciato come esercizio verificare nei dettagli la formula seguente

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \sum_{N=0}^{\infty} N^2 p(N, t) &= \nu \sum_{N=2}^{\infty} N^2 (N-1) p(N-1, t) - (\nu + \mu) \sum_{N=1}^{\infty} N^3 p(N, t) \\ &+ \mu \sum_{N=1}^{\infty} N^2 (N+1) p(N+1, t) \\ &= 2(\nu - \mu) E[N^2(t)] + (\nu + \mu) E[N(t)] \\ &= 2(\nu - \mu) E[N^2(t)] + (\nu + \mu) i e^{(\nu - \mu)t} \end{aligned} \quad (2.62)$$

L'equazione si risolve con la condizione iniziale $E[N^2(0)] = i^2$ e, ponendo come d'uso $r = \nu - \mu$, si ricava

$$E[N^2(t)] = i^2 e^{2rt} + \int_0^t e^{2r(t-\sigma)} (\nu + \mu) i e^{r\sigma} d\sigma \quad (2.63)$$

$$\text{var}[N(t)] = E[N^2(t)] - E^2[N(t)] = \int_0^t e^{2r(t-\sigma)} (\nu + \mu) i e^{r\sigma} d\sigma \quad (2.64)$$

Si conclude allora, distinguendo i casi $r \neq 0$ e $r = 0$

$$\text{var}[N(t)] = \begin{cases} i \frac{\nu + \mu}{r} e^{rt} (e^{rt} - 1), & \text{se } r \neq 0 \\ i(\nu + \mu)t = i2\nu t & \text{se } r = 0 \end{cases} \quad (2.65)$$

La varianza non dipende soltanto dal tasso di accrescimento $r = \nu - \mu$, ma è funzione crescente della somma $\nu + \mu$. Ciò è spiegabile facilmente: a pari valore di r , le predizioni sulla dimensione futura della popolazione sono meno precise se le nascite e le morti si succedono con maggiore rapidità ($\nu + \mu$ grande).

- ESERCIZIO 2.8.3 Se r è negativo, la varianza assume il suo valore massimo per $t = \frac{\ln 2}{-r}$.
- ESERCIZIO 2.8.4 Si supponga $r < 0$, $i = 1$ e si indichi con $\Delta p(0, t)$ l'incremento di $p(0, t)$ in $[t, t + \Delta t]$. Allora

$$\Delta p(0, t) \frac{dp(0, t)}{dt} \Delta t$$

rappresenta la probabilità che l'estinzione della popolazione accada in $[t, t + \Delta t]$.

Si verifichi che il valor medio del tempo di estinzione di una popolazione originata da un solo capostipite è

$$E[\Omega_1] = \int_0^\infty t \frac{dp(0, t)}{dt} dt = \frac{1}{\nu} \ln \frac{\mu}{\mu - \nu} \quad (2.66)$$

Si supponga invece $r = 0$ e si verifichi che $E[\Omega_1] = \infty$.

‡Suggerimento: Si utilizzi la (2.50) per la prima parte dell'esercizio. Per la seconda, si ponga $\alpha = \mu/\nu$ e si passi al limite per $\alpha \rightarrow \infty$ nella (2.66)